

北海道産チシマドブガイ幼生の寄生期間における高塩分耐性

High salinity tolerance during the parasitic period for glochidia of the freshwater unionid mussel *Beringiana beringiana* from Hokkaido in experimental tanks伊藤寿茂^{1*}・柿野 亘²・成田 勝³・竹内 基⁴Toshishige Itoh^{1*}, Wataru Kakino², Masaru Narita³ and Motoi Takeuchi⁴¹相模原市立相模川ふれあい科学館, 〒252-0246 神奈川県相模原市中央区水郷田名 1-5-1²北里大学獣医学部, 〒034-8628 青森県十和田市東二十三番町 35-1³東北緑化環境保全株式会社, 〒980-0014 宮城県仙台市青葉区本町 2-5-1⁴岩手県立久慈高等学校, 〒028-0033 岩手県久慈市畑田26-96¹Sagamigawa Fureai Science Museum, 1-5-1 Suigotana, Chuo-ku, Sagamihara, Kanagawa 252-0246, Japan.²Kitasato University School of Veterinary Medicine, 35-1 Higashi-Nijyu-Sanbancho, Towada, Aomori 034-8628, Japan. ³Tohoku Ryokka Kankyohozen Co., Ltd., 2-5-1 Honcho, Aoba-ward, Sendai, Miyagi 980-0014, Japan. ⁴Kuji High School, 26-96 Hatakeda, Kuji, Iwate 028-0033, Japan.

*Corresponding author, e-mail: t.itoh@sagamigawa-fureai.com

Abstract

Glochidium larvae of the freshwater unionid mussel, which parasitize the fish, can be widely dispersed as the fish migrate. Under captive conditions, the glochidium larvae obtained from *Beringiana beringiana* were allowed to infect the euryhaline Japanese rice fish (*Oryzias latipes*) and the salinity tolerance of the larvae was investigated. The fishes were kept in three saline environments (static freshwater environment at 0 psu, fluctuating environment from 0 to 22 psu, and fluctuating environment from 0 to 33 psu), and the number of glochidia and metamorphosed juveniles detached from the host fishes was counted for 15 days. Live juveniles detached from *O. latipes* were observed in all saline environments, indicating that glochidia of *B. beringiana* can survive on the host at high salinities, supporting the connectivity among geographically distant mussel populations at the larval stage with diadromous fish species via brackish water or the sea.

Key words: Anodonta; Sinanodonta; hooked glochidium; parasitism; Unionida**緒言**

チシマドブガイ *Beringiana beringiana* は、北海道からユーラシア北東部（ロシア東部）を経て北米北西部（アラスカ州からカナダ西部、オレゴン州北西端まで）に広域分布するイシガイ目（Unionida）イシガイ科（Unionidae）の淡水二枚貝（以下、イシガイ類と表記）である（近藤 2020; Lopes-Lima et al. 2020）。本種の繁殖生態については、日本国外に分布する個体群を対象として、ある程度の知見が集積されている。幼生（グロキディウム）は比較的大型の有鉤子型で（Sayenko and Vetsler 2023）、春から夏にかけての繁殖盛期に宿主魚類の鰭や鰓に寄生する。宿主としてサケ科

（Salmonidae）のオシヨロコマ *Salvelinus curilus*、ホワイトチャー *S. albus*、アメマス *S. leucomaenis*、ベニザケ *Oncorhynchus nerka*、マスノスケ *O. tshawytscha*、ギンザケ *O. kisutch*、トゲウオ科（Gasterosteidae）のイトヨ *Gasterosteus aculeatus* やトミヨ属汽水型 *Pungitius pungitius*、キュウリウオ科（Osmeridae）のイシカリワカサギ *Hypomesus olidus* が報告されている（Sayenko et al. 2001; Nedeau et al. 2009; Bulakhova et al. 2023）。一方で日本国内に分布する個体群については、北海道への分布が古くから知られるものの（鈴木 1939; 石山 1981）、幼生の宿主をはじめとする繁殖生態の知見が皆無である。その遠因として、日本産の旧

ドブガイ属 *Anodonta* (*Sinanodonta*) との種識別が難しかったことや、同属のタガイ *B. japonica* のシノニムとしてみなされてきたことが挙げられる (Kondo 2008)。近年なされた遺伝子分類学の研究によって、チシマドブガイは新属 *Beringiana* の模式種として、明確に種として再記載されている (近藤 2020; Lopes-Lima et al. 2020)。

そうした分類上の再検討を経た本種が有するユニークな特徴として、海を隔てて東西に分かれたユーラシア大陸と北米大陸の両方に極めて広域分布する点が挙げられる (Lopes-Lima et al. 2020; Bulakhova et al. 2023)。さらに、東西の大陸に同一種が分布するだけでなく、北東アジア地域の数百 km 離れた地域間の個体群が遺伝的に類似していることも確認されている (Sayenko et al. 2001; Bulakhova et al. 2023)。これらの事実は、日本列島を含む東アジアに産する同属他種の多くが、陸接の地域間ですら細かく種分化していることと極めて対照的である (近藤 2020; Lopes-Lima et al. 2020)。その理由として、本種においては幼生期に宿主魚類の通し回遊に伴う汽水域や海域を介した分散の可能性が示されている (Sayenko et al. 2001; Bulakhova et al. 2023)。しかし、仮に宿主が海域に移動した場合に、寄生していた幼生が高塩分下で生残できるかは、未だ確かめられていない (Bulakhova et al. 2023)。

このたび著者らは、北海道産イシガイ類の成員を入手し、その飼育中に幼生の放出を確認した。産地や幼生の形態からチシマドブガイに同定される可能性があるこれらのサンプルを用いて、幼生の塩分耐性の一端を明らかにするための飼育下試験を試みた。広塩性であり、段階的に塩分を上昇させることで海水塩分 (33 psu) に馴致させることが可能であるミナミメダカ *Oryzias latipes* を寄生対象に用いて (伊藤 2021)、幼生を寄生させた状態で一時的に高塩分の塩水に曝す処理を行ったところ、幼生の生残と変態が確認された。併せて、供試した貝の種を確定するために、親貝と幼生について外部形態の計測と、成員の軟体組織を用いた DNA 解析による種同定を行い、供試個体をチシマドブガイに同定した。本報では、チ

シマドブガイ幼生期の塩水中での生残事例として報告したうえで、その分布域や遺伝的特性の現状からのみ示唆されてきた本種の塩水分散の可能性を補強したい。

材料および方法

親個体の蓄養と放出された幼生の測定

2020 年 12 月 9 日に、北海道の天塩川水系産のイシガイ類の成員を 1 個体入手した。成員は同年 10~11 月に天塩川水系で徒手採取された後、数週間の純淡水での蓄養を経て、湿らせた新聞紙と共にビニール袋に入れ、段ボール箱に梱包された状態で宅急便により輸送された。着荷した成員の生存を確認してから、化石粉末を 3 割ほど混合した砂 (直径 1~4 mm) を 5 cm ほどの深さで入れた純淡水の水槽 (幅 90 cm×奥行 45 cm×高さ 30 cm、水量約 80 L) を屋外 (神奈川県南部) に設置し、無給餌で貝を蓄養した。給餌に代替する措置として、1 日数時間程度の日照によって水槽内部に付着増殖した藻類を月数回のペースで剥離し、飼育水に懸濁させた。2021 年 2 月 22 日に貝を取り出し、宮部ら (2007) に従って空气中に約 2 時間干出させてから容器に戻すことを数日毎に繰り返して幼生の放出を促したところ、同年 3 月 1 日に幼生塊を放出した。幼生塊を実体顕微鏡下で検鏡したところ、大部分の幼生は粘液を纏っておらず、少量の水を入れたシャーレ内で軽く攪拌すると個体別に着底し、数十秒毎に幼生殻を素早く開閉する様子が見られたことから、寄生能力がある健全な個体が含まれると判断された。幼生の一部を 0.01 mm 目盛り入りのスライドグラスに乗せて倒立型顕微鏡 (株式会社ニコン、TMS-F) 下で 40~100 倍で検鏡しながら写真撮影を行い、24 個体分の殻長と 16 個体分の殻高、1 個体分の殻幅を計測してから、幼生の大部分を以下の寄生実験に供試した。その後、成員の殻長、殻幅、殻高をノギス (松井精密株式会社製、M 型ノギス) で測定し、写真撮影を行ってから、99%エタノールで固定した。その軟体部の一部を切り取って以下の DNA 解析に供試した。

幼生の寄生実験

幼生の寄生対象として用いたミナミメダカ (92 個体) は 2020 年 10 月から 11 月にかけて生体販売業者 (有限会社さがみ水産) から入手したものである。まず、幼生と魚を一緒に容器 (水量約 20 L) に収容し、乾電池式エアポンプ (株式会社山田電器工業株式会社ハピソン製、YH-735B) による曝気と徒手による 5~10 分毎の撈拌をしながら、魚体への幼生の寄生を促した。寄生処理の時間は、魚の状態を継続的に観察し、鼻上げや転覆などの状態悪化の症状が生じていない約 30 分間とした。その後、魚を水量約 10 L の別容器に移し、魚体に未寄生の幼生を十分に洗い落とししたものを供試魚とした。

寄生実験は、飼育水を純淡水のまま継続する方法 (A 区: 以下、純淡水下実験と表記) と、実験開始数日間の間に飼育水の塩分を上下させて塩水下環境を経験させる方法 (B、C 区: 以下、変動塩分下実験) を同時に行った。最初に、供試魚を 10~12 個体ずつ複数のプラスチック製のカゴ (12 cm×8 cm×8 cm、目合 2~3 mm) に分けて収容した。それを 1 個ずつ実験水槽 (幅 20 cm×奥行 20 cm×高さ 40 cm、水量約 5 L) に収容したものを 9 つ用意した。実験水槽 3 つをまとめて 1 つの実験区とみなし、3 つ分の実験区を用意した。塩分以外の環境条件を 3 実験区で統一するために、各水槽にはエアポンプで供試魚の生存に支障がない程度の曝気を施し、ヒーターを用いて水温を 26 °C に設定したウォーターバスの中に湯煎して管理した。ウォーターバスの水温は 25.3~26.0 °C (平均 25.8±標準偏差 0.26 °C) であった。実験中、供試魚への給餌は行なわなかった。1~2 日毎に実験区ごとにプランクトンネット (目合約 0.1 mm) で飼育水を全て濾過し、各魚種からの離脱物をサンプリングした後、飼育水の全量を換水することを繰り返した。

B 区では、寄生期間中に汽水域への曝露を経験することを想定し、飼育水の塩分を 2 回目の離脱物サンプリング後 (60 時間経過時) で 11 psu に、3 回目 (108 時間経過時) で 22 psu に、4 回目 (132 時間経過時) で純淡水に、順次変更した。C 区で

は、寄生期間中に海域への曝露を経験することを想定し、飼育水の塩分を 2 回目の離脱物サンプリング後 (60 時間経過時) で 16 psu に、3 回目 (108 時間経過時) で 33 psu に、4 回目 (132 時間経過時) で純淡水に、順次変更した。以後は、純淡水下実験と同様のサンプリングを繰り返した。各区とも、サンプリングした離脱物中に含まれる幼生と稚貝を実体顕微鏡下で判別しながら計数した。殻の内容物が全て失われている個体や、腹縁周辺に胎殻の形成が認められない個体を変態に失敗した幼生と見なした。それに対して、幼生殻の腹縁周辺に胎殻が形成され、殻を開閉したり、足を伸縮させて移動する個体を変態に成功した稚貝と見なした。実験期間は、ドブガイ属の寄生期間が 25 °C で平均 5.8~9.8 日 (Kondo 2008) であることを鑑み 15 日間とし、離脱物中に幼生と稚貝が確認されなくなった時点で終了した。各実験終了時に、ノギスを用いて各種供試魚の標準体長を測定した。

DNA 解析による種同定

99 %エタノールで固定後の成貝から軟体部を数 mm 程度の長さで切り取って、DNA 解析に供した。まず、切り取った軟体部の一部を滅菌済マイクロチューブ (1.5 mL) に入れ、DNA 抽出試薬 (DNAzol® Direct, Molecular Research Center 製) を 200~300 µL 加えた後、インキュベーターに入れて 80 °C で 10 分間にわたり加温し、DNA を抽出した。次に、ミトコンドリア DNA の COI (cytochrome oxidase subunit I) 領域の塩基配列を調べるために、抽出された DNA からの COI 領域の PCR 増幅を行なった。PCR 増幅のために使用したプライマーにはフォワード LCO1490; 5' GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG 3'、リバーズ HCO2198; 5' TAAACTTCAGGGTGACCAAAA AATCA 3' (Folmer et al. 1994) を用いた。PCR 用混合溶液を 94 °C で 1 分間、熱変性 (DNA の二本鎖を一本鎖に分離) させた。続いて、改めて 94 °C の熱変性を 1 分間、42 °C まで下げてアニーリング (プライマーを標的 DNA の隣接領域に結合) を 1 分間、72 °C まで上げて伸長 (DNA の

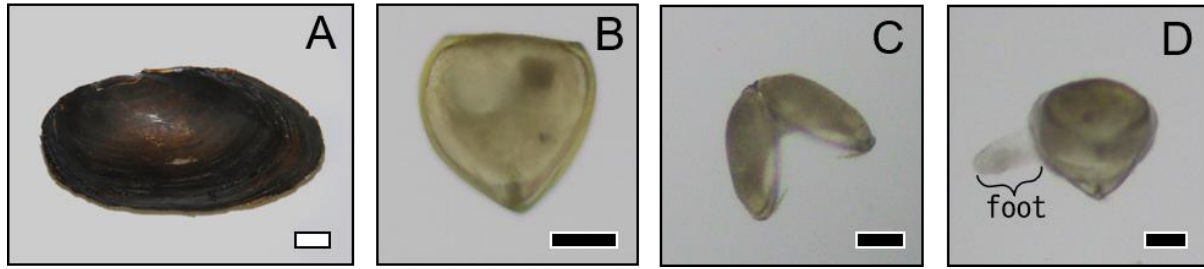


Fig. 1. Photographs of *Beringiana beringiana*. A: adult mussel. B: closed glochidium. C: half closed glochidium. D: alive juvenile 1–2 days after detachment from host body. White scale bar = 10 mm. Black scale bars = 0.1 mm.

伸長)を1分間行い、この一連の反応(熱変性、アニーリング、伸長)を35回繰り返すことで、対象とするDNAを増幅(PCR増幅)させた。一連の反応後のPCR産物(増幅されたDNA)は、1.5%濃度のアガロースゲルを用いた電気泳動に供してPCR増幅の可否を確認した。増幅が確認されたPCR産物を精製し、DNAシーケンサー(ABI Prism 3130xl Genetic Analyzer, Applied Biosystems)によって塩基配列を決定した。得られた塩基配列に類似する配列の探索にはNCBIのBLAST (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>)を用いた。

結果

供試個体の種同定

供試個体の測定結果について、成貝は殻長82.8 mm、殻高42.2 mm、殻幅29.8 mmで、殻の色彩は暗褐色であった(Fig. 1A)。殻頂は背縁よりも上方に突出せず、その前方寄りに位置した。背縁と腹縁中央部はほぼ平行で、やや細長い楕円形であった。供試個体の殻の形態的特徴は、殻頂が背縁よりも突出しない点を除き、北米北西部産の個体群と合致しており(Neddeau et al. 2009)、過去に北海道産の個体群で示された特徴や(鈴木 1939; 石山 1981)、タガイ種群の特徴ともほぼ合致していた(Kondo 2008)。次に、幼生は垂三角形の有鉤子型で(Fig. 1B, C)、色彩は黄褐色を呈した。計測された24個体の殻長は265~285 μm (平均277.5 μm)、16個体分の殻高は275~297 μm (平均287.8 μm)、1個体分の殻幅は170 μm であった。

殻長と殻高の両方が測定された14個体分の殻長・殻高比は1.00~1.07(平均1.03)とタガイ種

群(旧ドブガイB型)の高緯度地域産の数値に内包された(近藤ら 2006)。これらの形態的特徴は北米北西部産や日本産 *Beringiana* 属の特徴とほぼ合致した(近藤ら 2006; Kondo 2008; Sayenko and Vetsler 2023)。また、同水域に分布するカタドブガイ *Buldowskia iwakawai* とは、殻長が100 μm ほど小さいことから明確に識別された(伊藤ら 2022)。加えて、幼生が放出された時期を繁殖期と見なした場合、春から夏にかけての繁殖盛期があるとすると北米北西部産の記述と矛盾しない(Sayenko et al. 2001; Neddeau et al. 2009; Bulakhova et al. 2023)。

本標本で決定できたCOI領域(523 bp)の塩基配列をデータベースに登録した(accession number LC832856)。BLAST検索の結果、本配列はチシマドブガイ *Beringiana beringiana* (accession numbers MK574208, OR858627)のCOI領域の塩基配列と99.8%の高い相同性を示した。一方、キタノタガイ *Beringiana gosannensis* (accession numbers MT020553, MT020587)のCOI領域の塩基配列との相同性は93.4%であった。

以上、供試貝の産地と幼生の外部形態、繁殖期、DNA解析の結果を総合的に判断し、供試貝をチシマドブガイと同定した。

宿主に寄生したチシマドブガイ幼生の稚貝への変態状況

チシマドブガイの幼生を供試した寄生実験について、各実験区における供試魚の標準体長、供試個体数と生残個体数、離脱した幼生と稚貝の個体数、供試魚1個体あたりの幼生の変態率をTable 1に、各実験における幼生と稚貝の累積離脱率の計時変化をFig. 2に、それぞれ示す。

Table 1. Information on the Japanese rice fish, *Oryzias latipes*, used as host for the infection experiment and the number of glochidia and juveniles of *Beringiana beringiana* detached from the host under three saline environments.

test	salinity range (psu)	period	<i>Oryzias latipes</i>				<i>Beringiana beringiana</i>		
			No. fish used	standard length (mm)		No. fish survived	No. glochidia	No. juveniles	rate of metamorphosis (%)
				mean	SD				
A	0	Mar. 1 - 15, 2021	30	26.4	1.4	28	338	47	12.3
B	0-22	Mar. 1 - 15, 2021	32	26.2	1.2	31	308	58	15.9
C	0-33	Mar. 1 - 15, 2021	30	25.4	1.9	28	77	21	22.2

全実験区において、チシマドブガイの幼生と稚貝の離脱が確認された (Table 1)。純淡水下実験 (A 区) では、供試魚 30 個体中 28 個体が生残り、338 個体の幼生と 47 個体の稚貝が得られ、幼生の変態率は 12.3%であった (Table 1, Fig. 2A)。最大 22 psu まで塩分を上昇させた変動塩分下実験 (B 区) では、供試魚 32 個体中 31 個体が生残り、308 個体の幼生と 58 個体の稚貝が得られ、幼生の変態率は 15.9%であった (Table 1, Fig. 2B)。最大 33 psu まで塩分を上昇させた変動塩分下実験 (C 区) では、供試魚 30 個体中 28 個体が生残り、77 個体の幼生と 21 個体の幼生が得られ、幼生の変態率は 22.2%であった (Table 1, Fig. 2C)。いずれの実験区も、幼生の大部分が実験開始後 5 日目 (108 時間) までに離脱しており、稚貝は 6 日目 (132 時間) 以降に離脱し始め、8、9 日目 (132~204 時間) にピークとなった (Fig. 2)。

宿主から離脱直後の稚貝 (Fig. 1D) は、幼生 (Fig. 1B、C) とほぼ同じ外部形態と色彩、サイズを有したが、幼生殻の内側に胎殻が形成されて腹縁が 2 重になっているように見え、個体によっては外套膜などの軟体部が腹縁からわずかにみ出していた (Fig. 1D)。観察を続けていると殻を開閉、殻越しの脚部の微動、殻外へ足を伸縮させての移動といった挙動を示した。また、無給餌期間中に幼生殻の内側から胎殻がはみ出すように成長する様子が観察されたが、幼生殻の殻長の 1.2~1.5 倍ほどに成長したところで停滞し、上述の挙動も停止し、まもなく死亡、あるいは微生物による軟体部への食害が生じ、殻のみが残された。

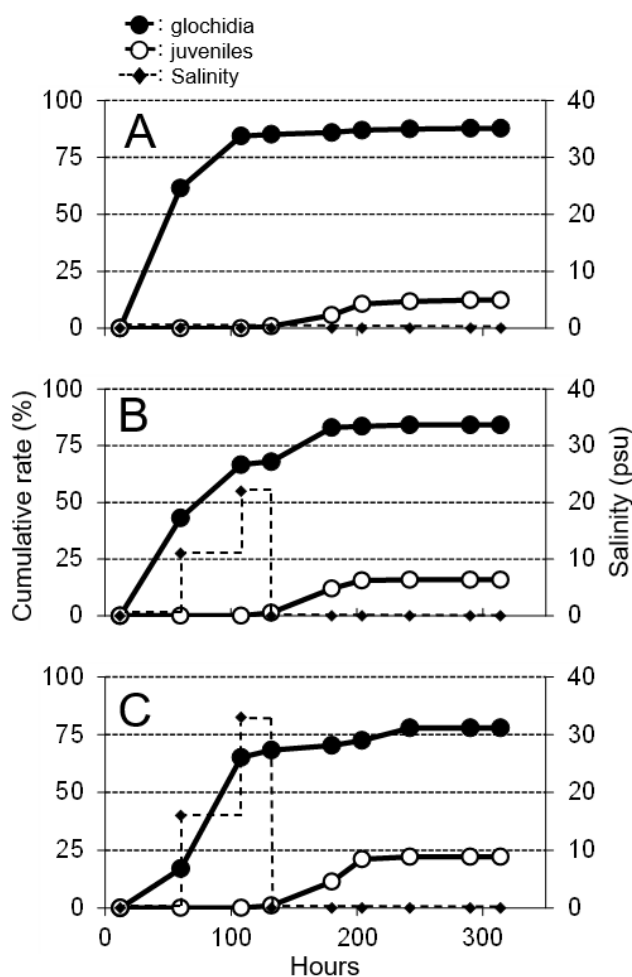


Fig. 2. Cumulative rate of glochidia and juveniles of *Beringiana beringiana* detached from the host fish, *Oryzias latipes*, under variable salinity experiments. A: freshwater (0 psu). B: fluctuating environment (from 0 to 22 psu). C: fluctuating environment (from 0 to 33 psu). Experimental period was from March 1 to 15, 2021.

考察

本報では、幼生の寄生実験と並行して成貝と幼生の外部形態の観察、成貝の軟体部を用いた

DNA 解析による供試員の種鑑別を行い、チシマドブガイに同定した。長期にわたる繁殖期や、外部形態の変異の多様さ、それらの特徴を同属他種と共有していることから (Sayenko et al. 2001; Kondo 2008; Nedeau et al. 2009; Bulakhova et al. 2023)、同属の種同定には DNA 解析が有効かつ必須であると考えられ (Lopes-Lima et al. 2020)、今後は貝の種同定を他目的の研究と同時進行し、後から判明した種同定結果を反映させるケースが増えるものと思われる (伊藤ら 2022, 2024)。

本報では、広塩性魚種のミナミメダカをチシマドブガイ幼生の寄生相手として用いることで、寄生期間中の幼生が高塩分耐性を有すること、加えてミナミメダカがチシマドブガイの宿主として機能することを明らかにした。変態率の多寡については同実験内に供試した複数の魚種間で比較して判断すべきであり、本報においては、その多寡を明示できないが、同じイシガイ科に属する別種のマツカサガイ *Pronodularia japonensis* において本報よりも低い変態率が報告されていることを鑑みると (宮部ら 2007)、少なくともマツカサガイよりチシマドブガイの方が、宿主としてのミナミメダカへの適合度は高いと見なせるかもしれない。加えて、本報の結果には以下の不確定要素が含まれる。新宿主としてのミナミメダカは、自然下においてチシマドブガイとは分布が重複しないため (中坊 2013; Lopes-Lima et al. 2020)、あくまで幼生の寄生に対する生理的適合性が示されたに過ぎない。幼生の変態率は、魚体からの離脱個体のうち、内容物が失われているものを全て幼生とみなしており、算出された変態率が過少に評価されている可能性がある。以下の考察は、これらを鑑みたうえでの示唆となる。

上述したチシマドブガイ幼生の高塩分耐性は、近年になっていくつかの日本産イシガイ類の幼生でも確認されており (伊藤ら 2017, 2023; 岸ら 2019)、イシガイ類が幼生期に宿主魚類の通し回遊によって塩水域を分散する可能性を補強する (Sayenko et al. 2001; Bulakhova et al. 2023)。本報では、生きた幼生が得られた時点で供試可能であった広塩性魚種としてミナミメダカを緊急的に

用いたが、自然下における貝の広域分散の担い手を判定する際には、貝と同所的に分布する魚種であることに加えて、幼生が寄生している比較的短期間で塩水域を介して水系間移動を行なう魚種であることも重要である (伊藤ら 2023)。岸ら (2019) は、遼河回遊魚であるサケ科魚類の一種、サクラマス *Oncorhynchus masou masou* の河川残留型で水系間移動の実例があることを例示しながら (安藤・河村 2003)、実験飼育下でもサクラマスに寄生させたカワシンジュガイ *Margaritifera laevis* の幼生が生残することを確かめており、カワシンジュガイ科の広域分布に塩水域を介した分散が寄与した可能性を示している。また、伊藤ら (2023) はイシガイ類の高塩分耐性が幼生期特有のもので、塩水域と淡水域を短期間で往来する可能性がある周縁性淡水魚が潜在的宿主として機能すること、さらに自然下の汽水域で広塩性の魚種に複数種のイシガイ類幼生が寄生している実例を示し、その塩水域を介した分散を強く示唆している。

チシマドブガイについては、淡水環境下で判明した既知の宿主の中に、北海道を含む北東アジアにも自然分布するサケ科やトゲウオ科の広塩性魚種が複数含まれていること (Sayenko et al. 2001; Nedeau et al. 2009; 中坊 2013; Bulakhova et al. 2023)、高緯度の地域に分布することから (Lopes-Lima et al. 2020)、低水温による幼生の寄生期間の長期化が予測され (Kondo 2008)、他のイシガイ類と比べて宿主魚類に寄生して塩水域分散の機会が多い可能性がある。この点については、自然下の塩水域において、本来の宿主魚種へのチシマドブガイ幼生の寄生事例を確認する必要がある。そのうえで、本報による幼生期の高塩分耐性能を加えることで、これまでその分布域や遺伝的特性の現状からのみ示唆されてきたチシマドブガイの塩水域分散について (Sayenko et al. 2001; Lopes-Lima et al. 2020; Bulakhova et al. 2023)、妥当性を高めることができると考える。

謝辞

本研究を行うにあたり、北海道旭川市の加本勝

義氏には、供試成貝の入手にご協力を頂いた。さらに、相模川ふれあい科学館および新江ノ島水族館の展示飼育部の方々には、本研究にご理解を頂き、報告の機会を頂いた。深くお礼申し上げます。

引用文献

- 安藤大成・河村 博 (2003). 秋放流されたサクラマス幼魚の河川間移動. 北海道立水産孵化場研究報告 57: 45–48.
- Bulakhova, N. A., Makhrov, A. A., Lazutkin, A. N., Shekhovtsov, S. V., Poluboyarova, T. V., Berman, D. I. (2023). Beringian freshwater mussel *Beringiana beringiana* (Unionidae) in Northeast Asia. *Water* 15: 3538.
- Folmer, O., Black, M., Hoeh, W., Lutz, R., Vrijenhoek, R. (1994). DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome C oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Mol. Marine Biol. Biotechnol.* 3: 294–299.
- 石山尚珍 (1981). 北海道の大沼湖沼群の淡水貝について. 地質調査所月報 32: 397–401.
- 伊藤寿茂 (2021). 日本に帰化したカダヤシ科 3 魚種およびヒメダカの塩分上昇に対する耐性と馴致. 自然環境科学研究 34: 1–5.
- 伊藤寿茂・柿野 亘・市川圭祐・成田 勝・竹内基 (2023). 飼育下におけるイシガイ目成貝 3 種と幼生 2 種の塩分耐性, および汽水湖における幼生 2 タイプの魚体寄生事例. *Venus* 81: 75–92.
- 伊藤寿茂・柿野 亘・北野 忠・河野裕美 (2017). イシガイ科淡水二枚貝の成貝 6 種と幼生 2 種の塩分耐性. 陸水学雑誌 78: 87–96.
- 伊藤寿茂・柿野 亘・成田 勝・竹内基 (2022). 実験飼育下で判明したカタドブガイ幼生の宿主魚類. *Venus* 80: 25–34.
- 伊藤寿茂・柿野 亘・成田 勝・團 重樹・竹内基 (2024). 実験飼育下で観察されたカタドブガイ幼生の宿主魚類と初期発生. 水生動物 2024: AA2024–12.
- 岸 大弼・伊藤健吾・秋山吉寛・竹内 基・近藤高貴 (2019). 宿主に寄生中のカワシンジュガイ幼生が有する一時的な塩分耐性. *Venus* 77: 54–58.
- Kondo, T. (2008). Monograph of unionoida in Japan (Mollusca: Bivalvia). The Malacological Society of Japan, Tokyo.
- 近藤高貴 (2020). イシガイ科貝類の新たな分類体系. ちりぼたん 50: 294–296.
- 近藤高貴・田辺雅昭・福原修一 (2006). ドブガイに見られる遺伝的 2 型のグロキディウム幼生の形態. *Venus* 80: 241–245.
- Lopes-Lima, M., Hattori, A., Kondo, T., Lee, H. J., Kim, K. S., Shirai, A., Hayashi, H., Usui, T., Sakuma, K., Toria, T., Sunamura, Y., Ishikawa, H., Hoshino, N., Kusano, Y., Kumaki, H., Utsugi, Y., Yabe, S., Yoshinari, Y., Hiruma, H., Tanaka, A., Sao, K., Ueda, T., Sano, I., Miyazaki, J., Goncalves, V. A., Klishko, K. O., Konopleva, S. E., Vikhrev, V. I., Sayenko, M. E., Soroka, M., Zieritz, A., Bogan, E. A., Froufe, E. (2020). Freshwater mussels (Bivalvia: Unionidae) from the rising sun (far East Asia): phylogeny, systematics, and distribution. *Mol. Phylogenet. Evol.* 146: 106755.
- 宮部多寿・高橋克夫・井上雅之 (2007). マツカサガイ *Inversidens japonensis* の人工増殖に関する基礎研究. 千葉県水産総合研究センター研究報告 2: 53–60.
- 中坊徹次編 (2013). 日本産魚類検索 全種の同定 第三版. 東海大学出版会, 神奈川.
- Nedeau, E. J., Smith, A. K., Stone, J., Jepsen, S. (2009). Freshwater Mussels of the Pacific Northwest second edition. pp. 51. The Xerces Society for Invertebrate Conservation, Washington, D. C.
- Sayenko, E. M., Shedko, M. V., Kholin, S. K. (2001). Morphology and some peculiarities of the biology of glochidia of the mollusk genus *Beringiana* (Bivalvia, Unionidae) of Kamchatka and the Northern Kurils. *Vestnik Zoologii* 35: 59–68. (In Russian with English abstract).
- Sayenko, E. M., Vetsler, N. M. (2023). The first data on morphology of glochidia of *Beringiana beringiana* (Bivalvia, Unionidae) from the Dalneye Lake, Kamchatka. *Ruthenica, Russian Malacological Journal* 33: 9–17. (In Russian with English abstract).
- 鈴木好一 (1939). 北海道及び樺太に産するカタドブガヒ. *Venus* 9: 129–145

Received: 24 November 2024 | Accepted: 29 November 2024 | Published: 1 January 2025