

北海道太平洋沿岸および根室海峡におけるウバガイ *Spisula sachalinensis* の外套腔に生息するヒモビル *Malacobdella japonica* について

堀井貴司*

北海道立総合研究機構釧路水産試験場

Occurrence of *Malacobdella japonica* in the pallial cavity of Sakhalin surf clam *Spisula sachalinensis* along Pacific coast of Hokkaido and Nemuro Strait

TAKASHI HORII*

Kushiro Fisheries Research Institute, Hokkaido Research Organization, Kushiro, Hokkaido 085-0024, Japan

There is a high possibility that *Malacobdella japonica* lived in almost all Sakhalin surf clams caught in the fishing grounds of the Pacific coast of Hokkaido and the Nemuro Strait. The occurrence of symbiosis increased with the growth of the clam and exceeded 90% for clams with a 60 mm shell length. The maximum wet weight of *M. japonica* was 350.9 mg. The standard symbiotic style was one *M. japonica* per clam, and most of *M. japonica* was juveniles in the case of multiple individuals within one clam. I hypothesized that *M. japonica*, which lived as multiple individuals in the clam, begins living solitarily by the time the wet weight reaches approximately 30 mg, after the battle of survival.

キーワード : nemertean, ribbon worm, symbiosis, 共生率, ヒモムシ, ホッキガイ

ウバガイ *Spisula sachalinensis* は千葉県九十九里浜以北の浅海砂浜域に生息する大型二枚貝であり(佐々木, 1993; 信太, 1993), ホッキガイと通称される産業重要種である。2022年の北海道における漁獲量は4,378 t(高橋・栗原, 2024), 青森県～茨城県における漁獲量は651 tであり(水産研究・教育機構水産資源研究所ほか, 2024), 北海道は全国漁獲量の87%を占めていた。北海道では檜山振興局管内を除く海域で漁獲されるが, 近年の主要生産地は胆振, 釧路, 根室振興局管内にあり, 3海域で北海道全体の70%以上を占めている(Fig. 1)。ウバガイ漁業の特徴は, 移動性が小さくて寿命が長いために計画的な漁業が行えることにある(林, 1972)。1960年代以降, 多くの漁業協同組合が資源量調査を行って年間の許容漁獲量を決め, 北海道海面漁業調整規則以上に制限殻長や禁漁期を自主的に厳しくするなど, 徹底した資源管理に取り組んでいる(林, 1972; 高丸, 2001; 北海道資源管理指針, <https://www.jfa.maff.go.jp/form/pdf/1hokkaido.pdf>, 2024年10月15日閲覧)。このことによって, 1980年代以降の漁獲量はおおむね5,000 t前後

で推移しており, 比較的安定した生産を漁業者にもたしている(北海道資源管理指針, Fig. 1)。

ウバガイは, 刺し身や寿司, てんぷら, バター焼き, 酢の物, カレーライス等, 様々な料理に用いられ, スーパー等の小売店では, 殻付き活貝やむき身パック等で販売されている。殻付き活貝の殻を開けると, 軟体部に付

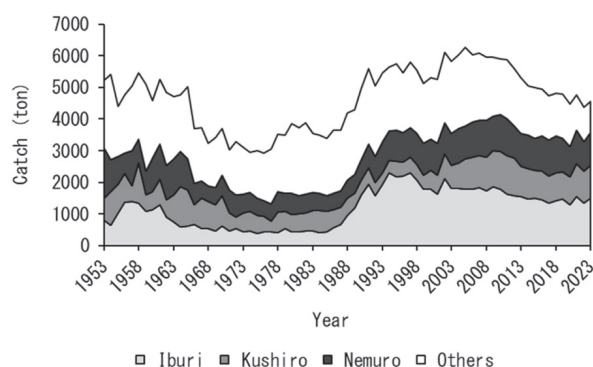


Fig.1 Change of annual catch of Sakhalin surf clam from representative areas in Hokkaido.

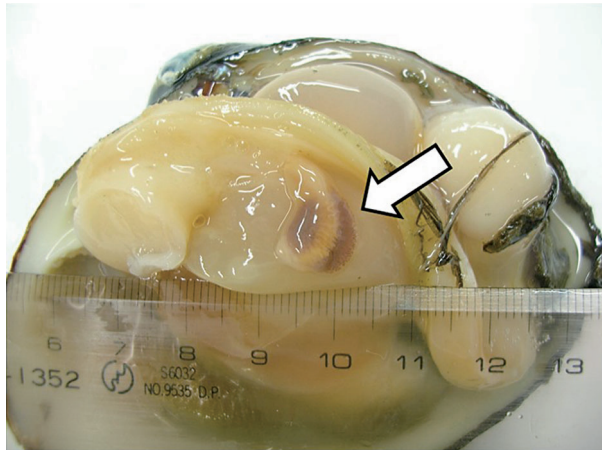


Fig.2 *Malacobdella japonica* attached to the mantle of Sakhalin surf clam.

着するヒル状の生物を見かけることがある (Fig. 2)。これは、環形動物門に属するヒルの仲間ではなく、紐形動物門ヒモビル科に属するヒモビル *Malacobdella japonica* である。

ヒモビル科は全世界で1属6種が知られているが (Gibson, 1995; Ivanov *et al.*, 2002), 国内では *M. japonica* のみが記録されている (Kajihara, 2007)。本種は, Takakura (1897) によって新種 *Malacobdella japonica* として発表された。Riepen (1933) は本種をヨーロッパに分布する *Malacobdella grossa* の地方変異型であろうと論じたが, 河合・山岡 (1940) は形態学的特徴から, Alfaya *et al.* (2015a) はDNA解析によって, 本種が *M. grossa* とは異なる種であることを報告した。また, 寄生率や寄生部位について, 千葉県九十九里浜 (高倉, 1897), 厚岸町沿岸 (Yamaoka, 1940), 小樽市および羽幌町沿岸 (木下・寺井, 1956), 青森県八戸〜三沢沿岸 (横山・須川, 1989) で採集されたウバガイ, 厚岸町の小売店で購入されたウバガイ (波々伯部, 2019) で報告されている。Hookabe (2024) は, 自由生活をする幼生から共生生活する成体への移行期間における発達過程を報告した。

ウバガイの外套腔に本種が生息していることは古くから知られており, インターネットで検索すると簡単な紹介に行き当たる (例えば, ぼうずコンニャクの市場魚貝類図鑑, <https://www.zukan-bouz.com/article/724>, 2024年9月17日閲覧)。しかし, 科学的知見は前出の9報のみであり, そのうち, 寄生率に係る知見は5報だけである。*Malacobdella* 属はすべて, 真正の寄生虫ではないと考えられており (高倉, 1897), 同属他種 (*M. grossa*, *M. arrokeana*) では, 「宿主を傷つけない」「宿主の成長や成熟に影響を及ぼさない」「宿主が吸い込んだ海水が

ら餌を得ている」と報告されている (Riepen, 1933; Gibson, 1968; Gibson and Jennings, 1969; Teso *et al.*, 2006; Alfaya *et al.*, 2015b)。しかし, 体長 34 ~ 37 mm, 体幅 10 mm になるような大きな生物 (Yamaoka, 1940) の寄生率が海域によっては 90% を超え (高倉, 1897; 横山・須川, 1989), また, ウバガイが生鮮食品として流通されている以上, 風評被害が生じる危険性から免れることはないだろう。消費者から苦情が寄せられることもあり (長澤, 2002), 筆者も消費者や漁業関係者からの問い合わせを何度か受けたことがある。しかし, 漁業者や消費者の不安を払拭するために必要な科学的知見は断片的である。

本研究では, 漁業協同組合が水産技術普及指導所の協力を得て実施している資源量調査 (北海道資源管理指針) と北海道立函館水産試験場室蘭支場 (現, 北海道立総合研究機構栽培水産試験場) が行ったウバガイに係る試験研究 (北海道立函館水産試験場, 1995 ~ 1997; 堀井ら, 2002) の中で採集したウバガイの一部を用いて, 共生率や付着部位等のヒモビルとウバガイとの関係についての知見を得たので報告する。なお, *Malacobdella* 属は寄生種ではないと考えられていることから, 本報ではこれ以降, 既往の知見で用いられてきた「寄生」ではなく, 「共生」という文言を用いる。

試料及び方法

漁獲量は, 1953 ~ 1984 年は北海道水産現勢 (北海道水産部, 1957 ~ 1986), 1985 年以降は漁業生産高報告を用いた。

1994 ~ 1996 年に室蘭市, 登別市, 白老町, 苫小牧市, 厚真町, むかわ町および門別町 (現, 日高町) のウバガイ漁場 (以降, 襟裳以西海域と称す) において, 2012 ~ 2024 年には豊頃町, 浜中町および別海町のウバガイ漁場 (以降, 襟裳以東海域と称す) において, ウバガイ 34 標本 5,491 個体を採集した (Fig. 3, Table 1)。採集したウバガイは, 測定・観察までの 1 ~ 2 日間, 海水かけ流し, あるいは, 海水に入れずに 3 ~ 5℃ で冷蔵保管した。なお, 海水かけ流し保管では, 水槽に複数のカゴを設置して, それぞれに標本を入れた。また, 冷蔵保管の標本は, 測定前にウバガイから脱落していたヒモビルを計数したが, 海水かけ流し保管の標本では計数しなかった。

ウバガイは, 北海道立水産試験場測定マニュアルに従って (吉田, 2013), 殻長, 殻高, 殻幅, 全重量, 貝殻重量, 軟体部重量を測定した。また, 1993 ~ 2019 年に採集した 29 標本のウバガイは (Sample No.1 ~ 29, Table 1), 貝殻の表面に形成される同心円輪で年齢を推

Table 1 Occurrence of *Malacobdella japonica* in Sakhalin surf clam *Spisula sachalinensis*

sample No.	date	area	Shell length and age of <i>S. sachalinensis</i>					Occurrence of <i>M. japonica</i> in <i>S. sachalinensis</i>				Rate of the habitat in <i>S. sachalinensis</i> which <i>M. japonica</i> was attached (%)							Number of <i>S. sachalinensis</i> with <i>M. japonica</i>					d2	SC											
			mean	SD	min	max	Age	n1	n2	n3	n4	n4/n3	p-value*	foot	mantle	gill	labial palp	adductor muscle	siphon	d1	M1	M2	M3			M4	M5									
1	1994/10/18	Muroran	78	25.3	32	127	6.4	5.36	1	21	61	57	99.4	0.9326	30	30	100.0		0.6817	21.1	73.7	0.0	5.3	0.0	0.0	0.0	0.0	57	0	0	0	0	0	×	A	
2	1993/9/1	Noboribetsu	82	7.2	63	98	4.0	0.28	4	4	207	195	94.2	0.8607	121	112	92.6		0.1699			No observation						195	0	0	0	0	0	×	A	
3	1994/5/25	Noboribetsu	84	17.7	43	122	5.3	3.69	2	25	262	257	98.1	0.0181	**	158	157	99.4		0.2302			No observation					257	0	0	0	0	0	×	A	
4	1994/5/26	Noboribetsu	78	8.2	60	110	5.1	1.11	5	13	176	168	95.5	0.4854		71	68	95.8		0.9065			No observation					168	0	0	0	0	0	×	A	
5	1995/6/1	Noboribetsu	91	7.6	74	107	6.0	0.00	6	6	180	177	98.3	0.0394	**	160	157	98.1		0.6479	4.5	94.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.6	177	0	0	0	0	0	×	A	
6	1997/4/15	Noboribetsu	90	10.7	72	108	8.0	0.00	8	8	60	48	60	100.0	0.1403		48	48	100.0		0.5910	10.0	90.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	60	0	0	0	0	0	×	A
7	1994/6/16	Shiraoi***	93	16.6	56	119	8.4	5.16	2	21	210	188	89.5	0.0366	**	146	132	90.4		0.0023	**		12.9	83.1	1.6	0.8	0.0	1.6	188	0	0	0	0	0	×	A
8	1994/6/16	Shiraoi (joiyoudama)	86	17.7	53	120	5.3	2.97	2	13	102	94	92.2	0.5888		68	66	97.1		0.8805			No observation					94	0	0	0	0	0	×	A	
9	1993/9/20	Tomakomai	95	10.4	53	113	8.4	3.60	2	12	61	60	98.4	0.2605		59	58	98.3		0.8382			No observation					60	0	0	0	0	0	×	A	
10	1993/11/30	Tomakomai	95	12.0	47	119	8.5	4.23	1	16	436	412	94.5	0.6285		376	359	95.5		0.6285			No observation					412	0	0	0	0	0	×	A	
11	1994/4/20	Tomakomai	95	18.5	50	136	8.8	5.46	1	21	210	187	89.0	0.0171	**	153	140	91.5		0.0095	**		No observation					187	0	0	0	0	0	×	A	
12	1994/10/6	Tomakomai	87	30.5	18	129	7.7	5.20	1	17	91	75	82.4	0.0001	**	66	64	97.0		0.8881	24.0	73.3	0.0	1.3	0.0	0.0	1.3	75	0	0	0	0	0	×	A	
13	1994/11/29	Tomakomai	95	12.4	35	116	8.3	4.28	1	13	399	381	95.5	0.2649		366	354	96.7		0.9072	16.5	79.3	1.6	1.3	0.5	0.3	0.5	381	0	0	0	0	0	×	A	
14	1995/4/18	Tomakomai	99	11.8	51	121	10.3	4.17	3	23	170	169	99.4	0.0141	**	158	157	99.4		0.2302	14.8	84.0	0.6	0.0	0.6	0.0	0.0	169	0	0	0	0	0	×	A	
15	1995/12/7	Tomakomai	89	20.2	14	118	8.3	5.12	1	14	307	292	95.1	0.4856		227	221	97.4		0.7518	11.6	85.3	1.4	0.7	0.0	0.0	1.0	292	0	0	0	0	0	×	A	
16	1996/10/23	Tomakomai	100	5.8	88	113	11.5	3.53	8	15	60	58	96.7	0.5037		60	58	96.7		0.9163	12.1	86.2	1.7	0.0	0.0	0.0	0.0	58	0	0	0	0	0	×	A	
17	1996/12/10	Tomakomai	100	5.4	87	113	11.5	3.51	8	15	159	156	98.1	0.0757		159	156	98.1		0.6102	7.7	87.8	2.6	1.3	0.6	0.0	0.0	156	0	0	0	0	0	×	A	
18	1994/7/1	Atsuma	105	13.1	70	129	9.6	5.05	3	21	112	101	90.2	0.2147		102	91	89.2		0.0012	**		11.9	84.2	2.0	0.0	0.0	101	0	0	0	0	0	×	A	
19	1995/7/28	Atsuma	99	8.7	83	118	7.6	3.98	4	14	78	76	97.4	0.3070		78	76	97.4		0.7950	3.9	90.8	2.6	2.6	0.0	0.0	0.0	76	0	0	0	0	0	×	A	
20	1994/5/12	Mukawa	97	13.9	67	127	7.2	4.20	2	17	160	155	96.9	0.2175		142	138	97.2		0.8482			No observation					155	0	0	0	0	0	×	A	
21	1995/2/13	Maebetsu	78	16.6	28	116	5.2	2.19	2	18	343	299	87.2	0.0000	**	206	198	96.1		0.8646	8.0	84.9	4.3	2.3	0.3	0.0	0.0	299	0	0	0	0	0	×	A	
22	1995/2/20	Maebetsu	92	15.7	64	124	6.6	4.36	3	23	78	73	93.6	0.9358		58	55	94.8		0.7681	5.5	87.7	4.1	2.7	0.0	0.0	0.0	73	0	0	0	0	0	×	A	
23	1995/2/23	Maebetsu	84	17.3	40	132	5.7	3.72	2	23	193	187	96.9	0.1596		135	133	98.5		0.5445	10.1	85.6	1.6	1.6	1.1	0.0	0.0	186	1	0	0	0	0	×	A	
24	2013/5/28	Toyokoro	79	10.5	55	106	6.2	2.93	3	18	140	129	92.1	0.5330		75	74	98.7		0.6380	8.7	78.6	7.1	4.0	1.6	0.0	0.0	126	0	0	0	0	0	3	B	
25	2012/10/22	Hamanaka	87	13.9	40	110	10.0	4.51	2	18	79	72	91.1	0.4969		62	59	95.2		0.8496	12.2	71.6	8.1	2.7	0.0	1.4	4.1	70	2	0	0	0	0	0	B	
26	2013/10/24	Hamanaka	86	13.4	52	108	7.0	3.59	3	21	86	82	95.3	0.6235		59	58	98.3		0.8382	18.6	69.8	7.0	3.5	0.0	0.0	1.2	78	4	0	0	0	0	0	B	
27	2017/10/17	Betsukai	72	20.6	25	105	7.7	4.57	2	28	242	212	87.6	0.0004	**	103	98	95.1		0.7957	22.5	56.4	11.4	5.1	0.0	0.8	3.8	200	5	3	3	1	0	0	B	
28	2019/5/27	Betsukai	85	9.9	54	105	9.3	4.13	4	25	160	156	97.5	0.1395		115	114	99.1		0.4650	18.2	65.6	7.1	3.2	1.3	1.3	3.2	144	1	1	0	1	9	0	B	
29	2019/10/29	Betsukai	88	9.5	39	107	8.5	4.15	2	20	112	110	98.2	0.1323		90	88	97.8		0.7579	16.5	70.6	5.5	0.9	0.0	1.0	13.8	197	1	0	0	0	2	B		
30	2020/5/27	Betsukai	88	8.5	51	108	No observation	No observation			202	196	97.0	0.1285		174	171	98.3		0.6509	16.8	57.1	9.2	2.0	0.0	0.0	0.7	185	12	2	0	0	0	12	B	
31	2021/5/26	Betsukai	90	12.3	26	108	No observation	No observation			148	141	95.3	0.5721		142	138	97.2		0.8482	16.3	54.8	9.6	0.0	0.0	0.7	18.5	193	6	0	0	0	0	12	B	
32	2021/5/26	Betsukai	42	12.6	20	64	No observation	No observation			61	42	68.9	0.0000	**	0	0				31.0	33.3	26.2	9.5	0.0	0.0	0.0	42	0	0	0	0	0	0	B	
33	2022/11/9	Betsukai	94	7.6	61	108	No observation	No observation			60	54	90.0	0.3537		58	53	91.4		0.2486	7.4	77.8	0.0	3.7	0.0	3.7	7.4	54	0	0	0	0	×	A		
34	2024/5/30	Betsukai	97	16.4	46	116	No observation	No observation			86	80	93.0	0.8345		77	74	96.1		0.9092	26.7	62.8	4.7	1.2	0.0	0.0	4.7	68	6	2	0	0	4	B		
Total			88	17.2	14	136	7.5	4.30	1	28	5,491	5,151	93.8		4,102	3,955	96.4			13.8	76.8	4.2	1.9	0.3	0.3	2.1	5,080	28	6	3	2	32				

n1 : the number of *S. sachalinensis* measured, n2 : the number of *S. sachalinensis* with *M. japonica* (the sum M1 - M5 added d2)n3 : the number of *S. sachalinensis* measured more than shell length 80 mm, n4 : the number of *S. sachalinensis* over shell length 80 mm with *M. japonica*

* p-values obtained as a result of multiple comparisons (BH method) of the residuals analysis ** There is a significant difference (significant level is 0.05)

M1 : the number of *S. sachalinensis* with one *M. japonica*, M2-5 : the number of *S. sachalinensis* with two - five *M. japonica*d1 : the number of *M. japonica* that got out of *S. sachalinensis* during measurementd2 : the number of *M. japonica* that got out of *S. sachalinensis* during storage. × in d2 : no observationSC : storage conditions before measurement, A : *S. sachalinensis* was kept in flowing natural sea water for one to two days, B : *S. sachalinensis* was kept in the refrigerator for one to two days*** in Shiraoi (No. 7), the habitats of *M. japonica* were observed only 124 of 188 *S. sachalinensis*

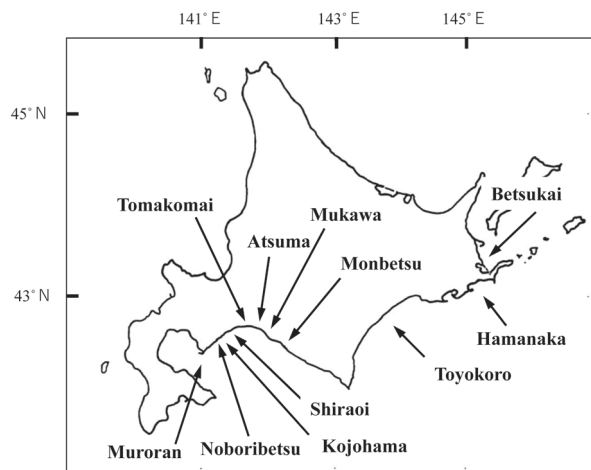


Fig.3 Map showing the sampling area of Sakhalin surf clam.

定した（林ら，1963）。測定後に共生の有無を観察したが，34標本のうちの26標本では（Sample No.1, 5～7, 12～19, 21～24, Table 1），ヒモビルが付着していた部位（足，外套膜，鰓，唇弁，閉殻筋，出入水管，付着部位不明）を併せて観察した。ただし，白老（Sample No.7）は，共生が確認されたウバガイ188個体の内の124個体のみ，付着部位を観察した。共生が確認されたウバガイの個体数を，観察したウバガイの個体数で除して100を乗じた値を共生率（%）とした。また，観察したウバガイ全数に対する共生率を示す際には，単純無作為抽出として計算した場合の標準偏差（次式）を付記した。

$$\text{標準偏差} = (p(1-p)/n)^{0.5}$$

p：共生率，n：観察数

襟裳以東海域のヒモビルの湿重量を，2012年の豊頃町と浜中町では0.01 g単位，2013年の浜中町と2013～2022年の別海町では0.1 mg単位で個体毎に測定した。なお，0.01 gを最小単位とする秤で測重したヒモビルのうち，0と表示された個体は10 mg未満として記録した。

本研究に用いたウバガイは，目的の異なる様々な調査から得たことから，採集海域や採集時期に統一性がない。しかし，ヒモビルとウバガイとの関係は，海域や時期にかかわらず，その特徴を示すものと推定し，共生率とウバガイの殻長および年齢との関係，ヒモビルの体重とウバガイの殻長および年齢との関係，ヒモビルが付着するウバガイの部位に係る解析は，標本情報を併せて実施した。ただし，ウバガイは水温の影響で南に生息する個体群ほど成長が速い傾向がある（佐々木，1993）。襟裳以西海域の苫小牧では，2歳のウバガイの平均殻長は66 mm，5歳91 mm，12歳103 mmと報告されており（堀井ら，1995），襟裳以東海域の浜中では，中川ら（2002）

によって報告された成長式から，2歳35 mm，5歳70 mm，9歳93 mm，12歳100 mmと算出される。襟裳以西海域と襟裳以東海域とでは成長速度が異なることから，共生率と殻長および年齢との関係は海域別に解析した。

標本間の共生率を比較するために χ^2 検定を行い，期待値5未満が20%を超えた場合にはイエーツ補正を行った。また，差を示した標本を検知するために残差分析を行い，Benjamini & Hochberg法（BH法）によって多重比較した。殻長範囲毎あるいは年齢毎の共生率を襟裳以西海域と襟裳以東海域とで比較するためにフィッシャーの正確確率検定を行った。有意水準は0.05とした。

結 果

共生率 ウバガイ34標本5,491個体の殻長の平均（標準偏差）と範囲は，88 mm（17.2），14～136 mm，推定年齢の平均（標準偏差）と範囲は，7.5歳（4.30），1～28歳であった（Table 1）。5,119個体の外套腔にヒモビルが認められ，そのうちの5,080個体には1個体，39個体には複数（2～5個体）のヒモビルが共生していた。共生が認められた99%が，ウバガイ1個体に対してヒモビル1個体の共生であったことから，冷蔵保管中に脱落したヒモビル32個体それぞれがウバガイ1個体に共生していたと仮定すると，ウバガイ全数（5,491個体）に対する共生率（標準偏差）は93.8%（0.325）と推定された。ただし，34標本の共生率には68.9～100%の幅があつて有意差が認められ（ $\chi^2 = 208.33$, $df = 33$, $p = 0.000$ ），3標本（98.1～99.4%，Sample No.3, 5, 14）は有意に高く，6標本（68.9～89.5%，Sample No.7, 11, 12, 21, 27, 32）は有意に低かった。

共生率とウバガイの殻長，年齢 ウバガイの殻長範囲毎の共生率は，襟裳以西海域では，殻長20 mm台から50 mm台に10%から83%へと増加して60 mm台で91%となり，その後，漸増した。襟裳以東海域では，殻長20 mm台から50 mm台に29%から79%へと増加し，60 mm台で91%となり，その後，漸増した（Fig. 4）。各殻長範囲それぞれ，海域間で共生率に有意差は認められなかった。年齢毎の共生率は，襟裳以西海域では，1～2歳に59～76%へと増加し，3歳で93%となった。襟裳以東海域では，2～4歳に23～88%へと増加し，5歳で96%となった（Fig. 5）。2歳と3歳では海域間で共生率に有意差が認められ，4歳以降，有意差は認められなかった。

ヒモビルの体重とウバガイの殻長，年齢 襟裳以東海域の11標本1,376個体のうち，ヒモビルが共生していた

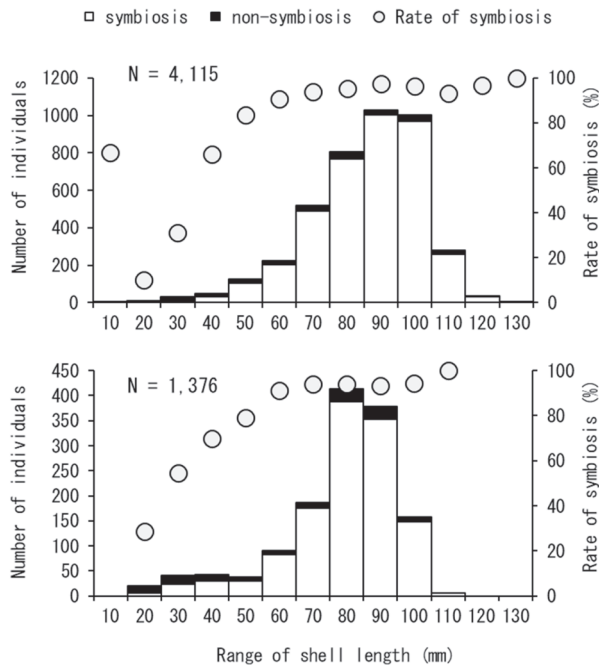


Fig.4 Shell length distribution of Sakhalin surf clam with and without *Malacobdella japonica*, and rate of Sakhalin surf clam with *M. japonica* in each shell length range. The upper and lower panels show the western and eastern waters of Cape Erimo, respectively.

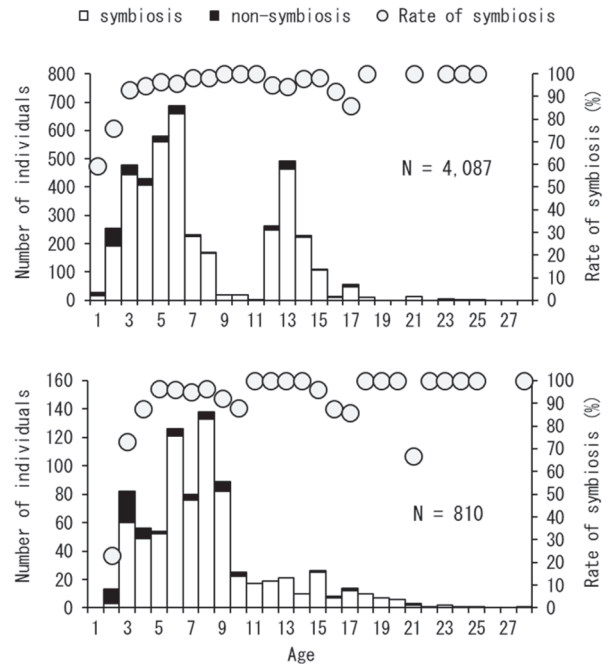


Fig.5 Age distribution of Sakhalin surf clam with and without *Malacobdella japonica*, and rate of Sakhalin surf clam with *M. japonica* in each age. The upper and lower panels show the western and eastern waters of Cape Erimo, respectively.

と推定されたウバガイは1,274個体、採取したヒモビルは1,330個体であった (Table 1)。平均体重 (標準偏差) は95.9 mg (62.75), 最大値は350.9 mg, 最小値は0.1 mgであった。10 mg未満の個体が全体の14%を占めて最も多く、20～30 mg台は2%と少なくなったが、40～110 mg台に4%から6%へと増え、120～200 mg台には6%から1%へと減少した (Fig. 6)。210 mg以上のヒモビルは39個体で全体の3%であり、300 mg以上の個体は2個体のみであった。また、10 mg未満の39%, 10 mg台、20 mg台それぞれの16%が、ウバガイ1個体に対して複数共生していたヒモビルであった。

ウバガイの殻長とヒモビルの体重との関係を Fig. 7 に示した。殻長20～40 mmに共生していたヒモビルは10 mg未満であったが、殻長40～60 mmでは10～30 mgが漸増した。殻長60～80 mmでは0.1～204 mg, 殻長80～100 mmには0.1～351 mgと、ウバガイが大きくなるにつれて大きなヒモビルが共生するようになるとともに、様々な大きさが認められるようになった。

ウバガイの年齢とヒモビルの体重の関係を Fig. 8 に示した。2歳に共生していたヒモビルの体重は0.6～11 mgで、3歳0.1～54 mg, 4歳0.1～105 mg, 6歳0.1～17 mg, 8歳1～312 mgと、ウバガイの年齢が上がるにつれて大きなヒモビルが共生するようになるととも

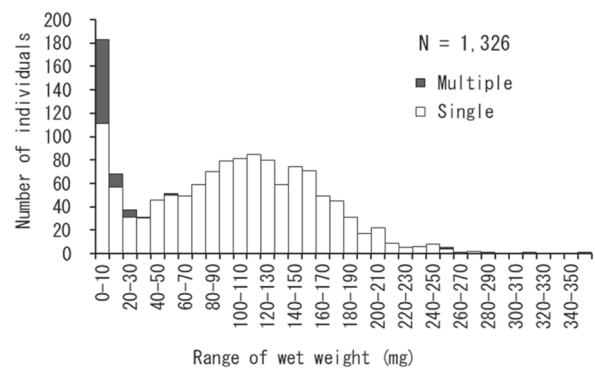


Fig.6 Wet weight distribution of *Malacobdella japonica*, living as single or multiple individuals in one Sakhalin surf clam in the eastern waters of Cape Erimo.

に、様々な大きさが認められるようになった。しかし、8歳以降、年齢に伴って大きくなることはなかった。

複数共生 複数のヒモビルが共生していたウバガイは39個体で、それらは9標本 (Sample No.23, 25～31, 34) から見つかり、2個体共生のウバガイが28個体、3個体共生が6個体、4個体共生が3個体、5個体共生が2個体であった (Table 1)。9標本の中でヒモビルが共生していたウバガイの殻長範囲は29.9～131.9 mmにあり、殻長30～40 mm台の13～15%, 50 mm台の8%, 60

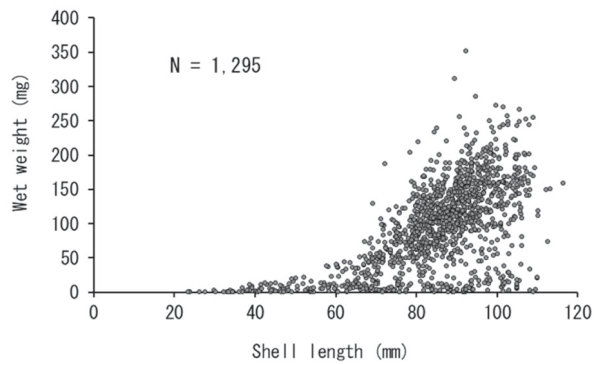


Fig.7 Relationship between shell length of Sakhalin surf clam and wet weight of *Malacobdella japonica* in the eastern waters of Cape Erimo.

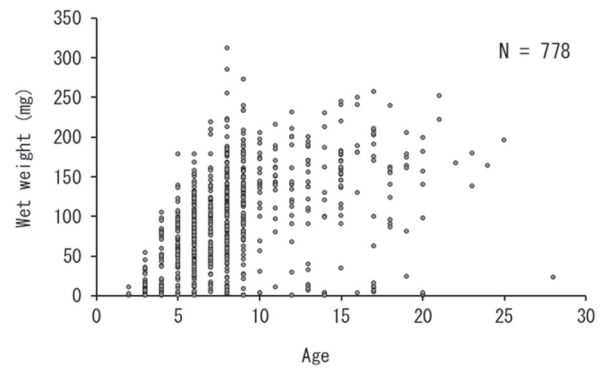


Fig.8 Relationship between age of Sakhalin surf clam and wet weight of *Malacobdella japonica* in the eastern waters of Cape Erimo.

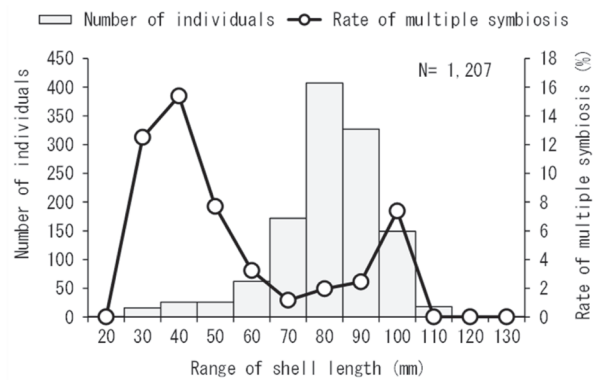


Fig.9 Shell length distribution of Sakhalin surf clam which *Malacobdella japonica* lived in, and rate of multiple symbiosis in each shell length range.

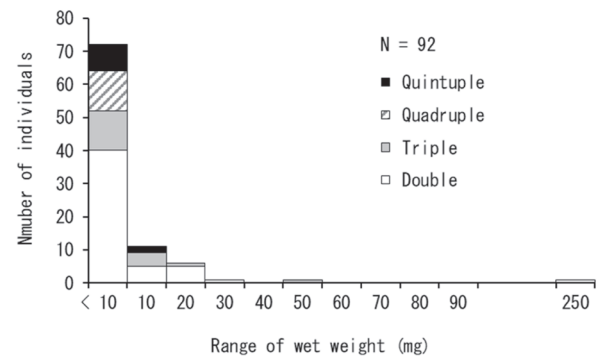


Fig.10 Wet weight distribution of *Malacobdella japonica*, with two to five individuals per Sakhalin surf clam.

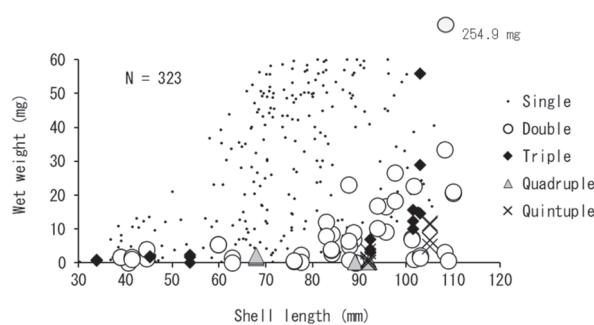


Fig.11 Relationship between shell length of Sakhalin surf clam and wet weight of *Malacobdella japonica* living in Sakhalin surf clam.

It shows *M. japonica* weighing < 60 mg.

M. japonica (254.9 mg) living in 109 mm Sakhalin surf clam is noted as an outlier.

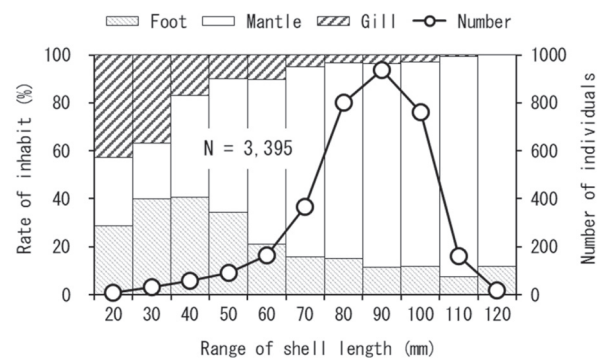


Fig.12 Relationship among foot, mantle, and gill of Sakhalin surf clam, which *Malacobdella japonica* was attached to, and shell length distribution of Sakhalin surf clam.

～90 mm 台の1～3%，100 mm 台の7%に、複数の共生が認められた (Fig. 9)。

ウバガイ1個体に複数で共生していたヒモビルの合計は96個体であり、そのうちの4個体の体重は測定されず、4個体は10 mg 未満であった。0.1 mg 単位で測定した88個体の体重の範囲は0.1～254.9 mg にあり、外れ値の254.9 mg を除く平均体重(標準偏差)は6.4 mg (9.15)であった。92個体の体重組成は、10 mg 未満が72個体で全体の78%を占めて最も多く、次いで10 mg 台の11個体12%であった (Fig. 10)。また、10 mg 未満および10 mg 台のヒモビルはウバガイ1個体に対して2～5個体、20 mg 台以降は2～3個体が付着していた。

ウバガイの殻長とヒモビルの体重との関係は、30～70 mm 台に共生するヒモビルの体重は0.6～5.5 mg、80 mm 台0.1～12.0 mg、90 mm 台0.1～16.8 mg、100 mm 台1.0～254.9 mg と、殻長が伸長するにつれてヒモビルは大きくなるとともに、様々な大きさが認められるようになった (Fig. 11)。また、単独で共生するヒモビルの方が複数で共生する個体よりも大きい傾向が認められた。なお、最も大きかった254.9 mg のヒモビルは0.7

mg の個体とともに、殻長108.9 mm のウバガイから採取された。

ヒモビルの付着部位 最も多くヒモビルが付着していたウバガイの部位は外套膜で全体の76.8%を占め、足13.8%、鰓4.2%と続き、唇弁は1.9%、閉殻筋と出入水管はそれぞれ0.3%と僅かであった (Table 1)。付着割合の高かった上位3部位は、殻長が20 mm から110 mm 台へと伸長するに伴い、外套膜が29%から76%へと増加したのに対し、足は29%から7%へ、鰓は43%から1%へと減少した (Fig. 12)。

10 mg 未満のヒモビルは、外套膜、足、鰓に同程度の割合で付着していたが、10 mg を超えると、外套膜の割合が高くなり、足と鰓の割合は低くなった (Fig. 13a)。さらに、10 mg 未満では、1 mg 未満の56%が鰓、30%が外套膜、7%が足に付着していた。しかし、1～3 mg 台には同程度となり、6 mg 以降、外套膜は増加し、鰓と足は減少した (Fig. 13b)。

考 察

共生率 観察したウバガイ全数に対するヒモビルの共生率は93.8%と推定された。しかし、共生率には標本間で有意差が認められ、特に共生率が低かったのは、殻長範囲20～64 mm の sample No.32 であった。共生率はウバガイの成長に伴って上昇することから、標本間の共生率の差には各標本を構成するウバガイの大きさの違いも影響したと考えられる。漁業者や消費者が実際に手にするウバガイは漁獲されたものである。北海道漁業調整規則では殻長7.5 cm 未満の採捕は禁じられているが、ほとんどの海域で殻長8～10 cm の間で自主規制が行われている (高丸, 2001)。そこで、殻長80 mm 以上を対象として共生率を計算したところ、ウバガイ (4,102 個体) に対する共生率 (標準偏差) は96.4% (0.290) となり、各標本の共生率は89.2～100%の範囲にあった (Table 1)。標本間に有意差は認められたが (イエーツ補正, $\chi^2 = 59.46$, $df = 32$, $p = 0.002$)、有意差を示さなかった標本数は30に増え (共生率の範囲: 91.4～100%)、有意差を示した標本数は3 (St.7, 11, 18, 共生率の範囲: 89.2～91.5%) に減じた。

ウバガイに侵入して経過時間が比較的短いと推定される体重30 mg 未満のヒモビルは (後述)、共生率が90%を超えた殻長60 mm 台以降も出現し続け、殻長70 mm 台の19.8%、80～90 mm 台の9.3～9.8%、100 mm 台の18.5%を占めた。このことは、何らかの要因で先住者が退去した宿主に、新たな幼若個体が侵入したことを示唆している。また、本研究で採集されたウバガイの推

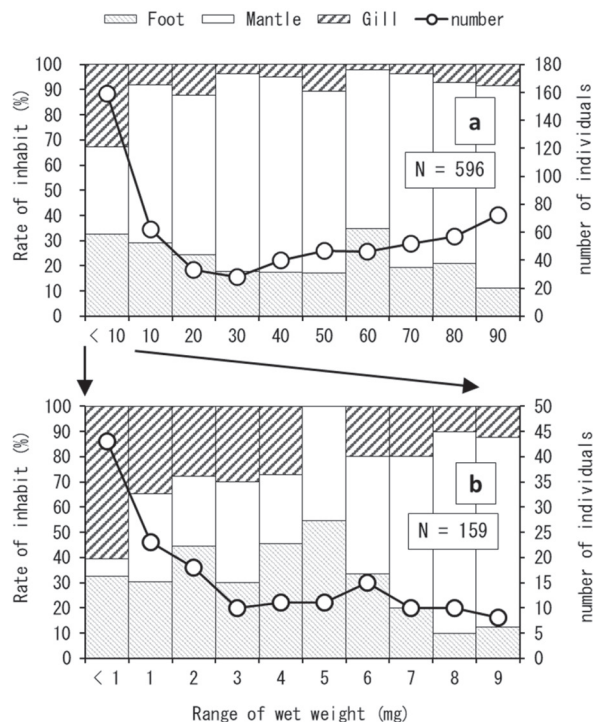


Fig. 13 Relationship among foot, mantle, and gill of Sakhalin surf clam, which *Malacobdella japonica* was attached to, and wet weight distribution of *M. japonica*.

Figure a: Weight range was 10 mg, and a weight < 100 mg is indicated.

Figure b: Weight range was 1 mg, and a weight < 10 mg is indicated.

定年齢と平均殻長（標準偏差）は、襟裳以西海域では4歳で82.6 mm (7.60)、襟裳以東海域では7歳で80.1 mm (7.52)であった。共生率が90%を超えるような海域で、4年あるいは7年を超えて生息する未共生の宿主をヒモビルが見逃すとは考え難い。殻長80 mm以上で共生が認められなかったのは、先住者退去後の個体ではないだろうか。冷蔵保管中以外の、漁獲から測定に至る過程で脱落した個体が存在する可能性もあり、漁獲されたウバガイのほとんどすべてにヒモビルが共生していた可能性は高い。

共生率とウバガイの成長との関係 共生率は、ウバガイの成長とともに高くなった。襟裳以西海域、襟裳以東海域ともに、殻長20～50 mm台に上昇して60 mm台には90%を超え、それ以降、漸増した。しかし、90%を超えた年齢は、襟裳以西海域は3歳、襟裳以東海域は5歳であり、襟裳以西海域の方が襟裳以東海域よりも若齢で高くなった。*M. grossa*では、宿主の大きさと共生率との間に正の相関があると報告されている（Gibson, 1967）。ウバガイの成長速度は襟裳以西海域の方が襟裳以東海域よりも早く（堀井ら, 1995；中川ら, 2002）、90%を超える年齢が異なるのは、殻長60 mmに達する年齢が異なるためであると考えられる。

共生率の地域差 各地の共生率は、千葉県九十九里浜で96.3%（高倉, 1897）、厚岸町で87～88%（Yamaoka, 1940）、青森県八戸～三沢沿岸では殻長7～10 cmのウバガイで平均96.2%、範囲89.8～100%（横山・須川, 1989）と報告されており、本研究で示した共生率と同程度であった。しかし、木下・寺井（1956）は殻長7 cm以上のウバガイについて、小樽市銭函では平均61.8%、範囲25.0～82.0%（1954年採集）、平均41.2%、範囲11.1～90.0%（1955年採集）、羽幌町では平均36.3%、範囲33.3～40.0%（1955年採集）と報告した。この結果は他の知見に比べて著しく低い。*M. grossa*の共生率について、Riepen（1933）は比較的狭い範囲でさえかなりの地域的変動があると述べており、ドイツ北部のキール湾で48～80%（Kennel, 1878）、キーラー・フェーラデで50～60%（Riepen, 1933）、イングランド北部のヨークシャー沿岸では17.7～56.2%（Gibson, 1967）と報告されている。したがって、本種の共生率に地域差があっても不思議ではない。

林（1972）にならって、木下・寺井（1956）と本研究でヒモビルが観察された年の海岸線1 kmあたりの平均漁獲量を換算してみると、羽幌町0.4 t/km（1955年）、小樽市0.6 t/km（1954～1955年）、苫小牧市51.5 t/km（1993～1996年）、豊頃町2.8 t/km（2013年）、浜中町5.3 t/km（2012～2013年）、別海町5.6 t/km（2017～2022年）

となる。各海域の資源量や生息密度を正確に示すものではないが、本研究の調査海域に比べて羽幌町と小樽市の資源はかなり小さいことが推測される。共生率には宿主個体群の資源規模や生息密度が影響を及ぼすのではないだろうか。しかし、共生率が低い海域の知見は北海道日本海沿岸の木下・寺井（1956）のみであり、これだけで判断することはできない。共生率の海域による相違を検討するための情報は不足している。

産卵期 ヒモビルの産卵期についてYamaoka（1940）は、生殖腺は5～6月に成熟すると報告したが、波々伯部（2019）は、9月に採集した個体によって発生実験を実施し、吸盤原基が形成されるまでの発生過程を観察した。本研究では、ウバガイに侵入して比較的経時経過が短いと推定される個体が（後述）、5月と10～11月に確認されている。Gibson（1968）は*M. grossa*の産卵期について、冬と春の年2回の繁殖ピークのある非季節性の繁殖行動を示す可能性を報告しており、本種も同様の特性を有するのかもしれない。

宿主への侵入と単独生活の時機 本種がウバガイに2個体以上共生する場合は必ず幼若個体だけであると報告され（高倉, 1897）、*M. grossa*でも同様に、宿主に複数の個体が認められる場合は全てが幼若個体であり、一定の大きさになると競争が始まると考察された（Riepen, 1933; Gibson, 1967; Gibson, 1968）。これらのことから、宿主1個体に対して複数で共生する小型の個体は、宿主に侵入して比較的経時経過の少ない個体であると推定される。本研究では、ウバガイ1個体に対して複数で共生していたヒモビルの97%は30 mg未満であり、それらは、殻長24～110 mm、2～28歳のウバガイに認められた。*M. grossa*は全ての宿主サイズ群に侵入すると報告されており（Gibson, 1968）、本種もウバガイへの侵入が、2歳以降、殻長20 mm台以降の、どの段階においても起こり得ると考えられた。また、10 mg未満の個体の39%は、宿主1個体に対して複数で共生していたが、その割合は10～30 mg台に16%から3%へと減少し、40 mg以降に他の小型個体と共生していたのは56.0 mg（14.5 mg, 29.0 mgの個体と共生）と254.9 mg（0.7 mgの個体と共生）の2個体だけであった。このことからヒモビルは、概ね30 mgまでに単独生活に入ると考えられた。

ウバガイによる捕食 最も多かったヒモビルは体重10 mg未満の個体であり、その個体数は20 mg台に急減した。また、10 mg未満の個体の61%が単独生活をしている状態にあった。これらのことは、10 mg未満の段階で既に、減耗が始まっていることを示唆している。ヒモビルは、浮遊生活期を経て潜砂している宿主との共生生活に至ることから、入水管から外套腔に侵入するものと推

測される。また、ウバガイは、入水管を通して外套腔に取り入れた海水中から、鰓の表面に密生する繊毛と粘液によって微小な生物や有機物粒子を濾し取って食物とする濾過摂食を行う（佐々木，1993）。そして、測重した中で最も軽量だった 1 mg 未満のヒモビルが最も多く付着していたのは鰓であった。このことは、入水管から取り込まれた幼若個体が鰓に補足され、ウバガイに捕食される可能性を示しており、捕食を免れて吸着に成功した個体が共生生活に移行するものと推測される。

成体による幼若個体の減耗 本研究では、殻長 108.9 mm のウバガイから、成体と考えられる 254.9 mg のヒモビルが、0.7 mg の幼若個体とともに採取された。Yamaoka（1940）も成体と幼若個体が共生したウバガイを 1 個体、報告している。このことは、成体が宿主に先住していても、幼若個体は宿主に侵入することを示唆している。しかし、成体と幼若個体が同一宿主内で確認されたのは、この 2 例しかない。*Malacobdella* 属 2 種では、成体が先住する宿主に侵入した幼若個体は成体によって捕食されると考察されており（高倉，1897；Riepen，1933；Gibson，1967），成体と幼若個体の同居事例が極めて少ないということは、成体が先住する宿主に侵入した幼若個体は、侵入後のかなり早い時期に駆逐されることを示唆している。

幼若個体間の競争 先住者がいなかった時、幼若個体はある一定期間共存することができるが、最後にはただ 1 個体の最優秀者を残すに至ると論述されている（高倉，1897）。しかし、*M. grossa* では、咽頭繊毛によるろ過と口吻によって非選択的に微小粒子を摂餌する雑食性であると報告されており（Gibson and Jennings，1969），大きな個体が小さな個体を口吻によって捉えた事例は観察されているが（Gibson，1968），この摂餌方法では、同程度のサイズの個体を捕食するとは考え難い。本種は、Riepen（1933）によって *M. grossa* の地方変異型であるとされるほどに形態が類似していることから、摂餌生態は *M. grossa* と同様であろう。ウバガイ 1 個体に共生するヒモビルの個体数が複数から単独に至る過程には、同種間の被捕食以外の要因が予想される。Gibson（1968）は採集中や水槽内における観察によって、宿主の水管が激しく収縮して排出された *M. grossa* が再び宿主に戻れなかったことを観察し、それは水管の収縮時に吸盤が離れていた場合に生ずることを示唆した。そして、採集中に自由生活する個体を発見したことから、自然界でも排出が生じていると推測し、宿主から排出された個体は斃死すると論じた。また、Riepen（1933）は、他の個体からの口吻による攻撃を受けた個体が吸盤を水槽表面から離す状況を観察した。競争相手を捕食せずとも、宿主か

ら剥がすことが出来れば排除できるのかもしれない。

最大重量 ウバガイの成長とともに、ヒモビルの体重の最大値は大きくなり、かつ、様々な重さの個体が認められるようになった。しかし、殻長 90 mm 以上、年齢 8 歳以上になると体重の最大値が大きくなる傾向は認められなくなった。210 mg 以上の個体はヒモビル全体の 3% と少なく、体重の最大値は 350.9 mg であった。ヒモビルの最大体長について、Takakura（1897）は完全に伸びきった状態で約 45 mm、Yamaoka（1940）は通常の状態では 34～37 mm と報告した。ヒモビルの体重に関する報告はなく、本報が初記載となる。

おわりに 本研究によって、北海道太平洋沿岸および根室海峡のウバガイ漁場において漁獲されるウバガイのほとんどすべてにヒモビルが共生していたことが示唆された。また、生活史の一端が以下のように推測された。

ヒモビルは浮遊生活期を経た後、先住者の有無にかかわらずにウバガイに侵入し、ウバガイの捕食から逃れた個体のみが軟体部に付着する。宿主に侵入した幼若個体は、先住者が成体の場合には早々に排除され、幼若個体の場合には競争が始まって宿主から排出されなかった個体が生き残り、30 mg に成長するまでには単独生活に至る。

成体の死亡要因はほとんど明らかになっていないが、Gibson（1968）は、宿主による排出を死亡要因の一つとして論じた。2021 年 5 月 26 日に室温でウバガイ 14 個体を 3% 食塩水（並塩 日本海水（株））によって 16 時間（17:00～9:00）畜養したところ、全てのウバガイ（平均殻長 101 mm、標準偏差 4.1、範囲 94～107 mm）からヒモビル（平均重量 143 mg、標準偏差 79.0、範囲 9～249 mg）が生きた状態で脱落した（堀井，未発表）。海水による比較試験は行っていないが、海水かけ流しで保管した標本の共生率が概ね 90% を超えていることから、市販塩が何らかの刺激を、ウバガイあるいはヒモビルもしくは双方に与えたものと推測される。これは、外的要因による刺激によってヒモビルが宿主から脱落する可能性を示している。

これまで、*Malacobdella* 属が宿主に対して負の影響を及ぼさないことは報告されてきたが、宿主個体群に対する影響が検討された知見は認められない。しかし、本研究で標本が採集された海域は古くから好漁場として知られており（林，1972）、高い共生率を示したにもかかわらず、現在でも国内における主要漁場となっている。したがって、ヒモビルによる共生がウバガイ資源に負の影響を及ぼす可能性は極めて低いと考えられる。

謝 辞

標本採集等にご協力いただいた各地の漁業協同組合および水産技術普及指導所の関係各位に深謝いたします。

引用文献

- Alfaya JE, Bigatti G, Kajihara H, Strand M, Sundberg P, Machordom A. DNA barcoding supports identification of *Malacobdella* species (Nemertea: Hoplonemertea). *Zoological Studies*. 2015a; 54: 1–9.
- Alfaya JE, David F, Galván DE, Machordom A, Penchaszadeh PE, Bigatti G. *Malacobdella arrokeana*: Parasite or Commensal of the Giant Clam *Panopea abbreviata*? *Zoological Science* 2015b; 32(6): 523–530.
- Gibson R. Occurrence of the entocommensal rhynchocoelan, *Malacobdella grossa*, in the Oval Piddock, *Zirfaea crispata*, on the Yorkshire coast. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 1967; 47: 301–317.
- Gibson R. Studies on the biology of the entocommensal rhynchocoelan *Malacobdella grossa*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 1968; 48: 637–656.
- Gibson R, Jennings JB. Observations on the diet, feeding mechanisms, digestion and food reserves of the entocommensal rhynchocoelan *Malacobdella grossa*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 1969; 49: 17–32.
- Gibson R. Nemertean genera and species of the world: an annotated checklist of original names and description citations, synonyms, current taxonomic status, habitats and recorded zoogeographic distribution. *Journal of Natural History* 1995; 29: 405–406.
- 林忠彦, 川村一広, 斎藤勝男, 寺井勝治, 涌井卓哉. ホッキガイについて (その2). 北水試月報 1963 ; 20(1) : 16–30.
- 林忠彦. 北海道におけるホッキガイ漁業の現状と問題点. 北水試月報 1972 ; 29(7) : 2–21.
- 北海道水産部. 昭和 28 ～ 59 年度北海道水産現勢. 札幌. 1957 ～ 1986.
- 北海道立函館水産試験場. 平成 5 ～ 8 年度事業報告書. 函館. 1995 ～ 1997.
- 波々伯部夏美. ホッキガイ寄生性の紐形動物ヒモビルの繁殖生態調査. 2019 年度厚岸湖・別寒辺牛湿原学術研究 研究実績報告書, 厚岸水鳥観察館, 北海道. http://www.akkeshi-bekanbeushi.com/josei/report/report_r01/2019_02.pdf, (2024.09.17).
- Hookabe N. Postembryonic development and lifestyle shift in the commensal ribbon worm. *Frontiers in Zoology* 2024; 21(13): 2–13.
- 堀井貴司, 阿部英治, 多田匡秀. 苫小牧海域老齡ホッキガイ資源の現況調査. 平成 5 年度事業報告書. 函館. 1995 ; 180–185.
- 堀井貴司, 村上修, 櫻井泉. ウバガイ *Pseudocardium sachalinense* の成長に及ぼす生息密度の影響. 日本水産学会誌 2002 ; 68(5) : 666–673.
- Ivanov VA, Bigatti G, Penchaszadeh PE, Norenburg JL. *Malacobdella arrokeana* (Nemertea: Bdellonemertea), a new species of nemertean from the southwestern Atlantic Ocean entocommensal in *Panopea abbreviata* (Bivalvia, Heterodonta, Hiatellidae) in Argentina. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 2002; 115(2): 359–367.
- Kajihara H. A Taxonomic Catalogue of Japanese Nemerteans (Phylum Nemertea). *Zoological Science* 2007; 24: 308–309.
- 河合三郎, 山岡貞一. 日本産蛭紐蟲 *Malacobdella japonica* TAKAKURA に就いて. 動物学雑誌 1940 ; 52(7) : 255–259.
- Kennel J. Contributions to the knowledge of Nemertean. *Arb. zool.-zootom. Inst. Würzburg* 1878; 4: 305–381 (in German).
- 木下虎一郎, 寺井勝治. 北海道産ホッキガイにおけるヒモビル *Malacobdella japonica* の寄生について (第 1 報). 北水試月報 1956 ; 13(12) : 543–545.
- 中川義彦, 角田富男, 阿部英治, 秦安史. 北海道東海岸重要資源 (ウバガイ) の実態調査. 平成 12 年度事業報告書. 北海道立釧路水産試験場, 北海道. 2002 ; 97–100.
- 長澤和也. ヒモムシ類. 「魚介類に寄生する生物 ベルソーブック 009」日本水産学会, 東京. 2002 ; 65–66.
- Riepen O. Anatomy and histology of *Malacobdella grossa*. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie* 1933; 143: 323–496 (in German).
- 佐々木浩一. ウバガイ (ホッキガイ) の生態と資源. 水産研究叢書 1993 ; 42 : 1–85.
- 信太雅博. 鮎子および飯岡沿岸におけるウバガイ漁業. 千葉水試研報 1993 ; 51 : 11–16.
- 水産研究・教育機構水産資源研究所社会・生態系システム部, 青森県産業技術センター水産総合研究所, 宮

- 城県水産技術総合センター，福島県水産資源研究所，茨城県水産試験場．ウバガイ太平洋北部（青森，宮城～茨城）．「令和 5（2023）年度資源評価調査報告書（新規拡大種）」．水産庁・水産研究・教育機構，東京．2024；1-11．https://abchan.fra.go.jp/wpt/wp-content/uploads/2024/03/trends_2023_211.pdf, (2024.12.18)．
- Takakura, U. On a new species of *Malacobdella* (*M. japonica*). *Annotationes zoologicae Japonenses* 1897; 1: 105–112.
- 高倉卯三磨．日本産 *Malacobdella* (nov.sp?) ニ就テ．動物学雑誌 1897；9(104)：233-237.
- 高橋昂大，栞原康裕．ウバガイ（北海道周辺海域）の資源状態の概要報告．「2024（令和 6）年度北海道周辺海域における主要魚種の資源評価書」．北海道立総合研究機構水産研究本部，余市．2024；617-622．<https://www.hro.or.jp/upload/52198/StockAssessment2024.pdf>, (2025.06.05)．
- 高丸禮好．ホッキガイ．北水試百周年記念誌，北海道立水産試験場，北海道．2001；215-221.
- Teso VS, Bigatti G, Bazterrica MC, Ciocco NF, Penchaszadeh PE. The reproductive cycle of the entocommensal nemertean *Malacobdella arrokeana* and its symbiosis with the geoduck *Panopea abbreviata*. *Invertebrate Biology* 2006; 125(4): 314-324.
- Yamaoka T. The fauna of Akkeshi Bay IX Nemertini. *Contributions from the Akkeshi Marine Biological Station* 1940; 32: 205-263.
- 横山勝幸，須川人志．ホッキガイ 青森県．「昭和 63 年度地域特産種増殖技術開発事業報告書（二枚貝グループ）」．1989；1-18.
- 吉田秀嗣．ウバガイ．「北水試魚介類測定・海洋観測マニュアル（改訂版）」．北海道立中央水産試験場，北海道．2013；貝類，ウニ類，ナマコ -23-25.

