

絶滅危惧種イタボガキ（軟体動物門：二枚貝綱：イタボガキ科）の大阪湾での採集記録

Record of the endangered flat oyster, *Ostrea denselamellosa* (Mollusca: Bivalvia: Ostreidae) in Osaka Bay, Japan

安岡法子^{1),*}・關野正志²⁾

¹⁾ 地方独立行政法人大阪府立環境農林水産総合研究所水産技術センター. 〒599-0311 大阪府泉南郡岬町多奈川谷川 2926-1

²⁾ 国立研究開発法人水産研究・教育機構 水産資源研究所生命情報解析部. 〒236-8648 神奈川県横浜市金沢区福浦 2-12-4

Noriko YASUOKA^{1),*} and Masashi SEKINO²⁾

¹⁾ Research Institute of Environment, Agriculture and Fisheries, Osaka Prefecture, 2926-1 Misaki, Sennan, Osaka 599-0311, Japan

²⁾ Bioinformatics & Biosciences Division, Fisheries Resources Institute, Japan Fisheries Research & Education Agency, 2-12-4 Fukuura, Kanazawa, Yokohama 236-8648, Japan

Abstract: In Japan, the flat oyster *Ostrea denselamellosa* Lischke, 1869 (Mollusca: Bivalvia: Ostreidae) has been known to occur along the coasts of Mutsu Bay south of the East China Sea. This species was commonly fished, especially in the Seto Inland Sea and Mikawa Bay until the 1980s. However, this natural resource has since deteriorated, and consequently, there has been no record of *O. denselamellosa* in Osaka Bay for several decades. In the present study, we sampled 11 *Ostrea* specimens collected with the help of an anchor dredge in Osaka Bay, and identified them as *O. denselamellosa* based on mitochondrial DNA barcoding. To our knowledge, the present study is the first record of *O. denselamellosa* from Osaka Bay after the latest recorded catch in 1980. Moreover, our specimens with various shell sizes implied that *O. denselamellosa* successfully reproduces in Osaka Bay.

Key Words: DNA barcoding, flat oyster, Osaka Bay, *Ostrea denselamellosa*, Ostreidae

はじめに

イタボガキ科カキ類は世界各地に60種程度現生するとされており、世界中の沿岸域に広く分布する（稲葉 2003, Huber 2010）。これらのカキ類のうち、水産重要種を多く含むのはマガキ亜科のマガキ属（*Crassostrea*）とオハグロガキ属（*Saccostrea*）、そしてイタボガキ亜科のイタボガキ属（*Ostrea*）の3属である（稲葉 2003）。その中でも、浅海に生息するイタボガキ属の大型種の資源量は全世界的に著しい減少傾向にある。例えばフランスでは、1920年にヨーロッパヒラガキ *Ostrea edulis* Linnaeus, 1758 が激減し、特にアルカシオン湾やマレーヌ湾では消滅したとされた。その後、南ブルターニュ地方より本種の種苗がこれらの湾に導入され、1960年には生産量が28,000トンにまで回復したが、2種類の原虫症（*Marteilia refringens* によるマル

テイリア症と *Bonamia ostrea* によるボナムア症）の影響によって生産量は2,000トンまで低下し、現在も低迷が続いている（Buestel et al. 2009, Colsoyl et al. 2021）。

日本からはイタボガキ属の中～大型種としてイタボガキ *Ostrea denselamellosa* Lischke, 1869 およびコケゴロモガキ *Ostrea circumpicta* Pilsbry, 1904 の2種と、小型種としてクロヒメガキ *Ostrea futamiensis* Seki, 1929, シロヒメガキ *Ostrea fluctigera* Jousseume in Lamy, 1925, チャワンガキ *Ostrea setoensis* Habe, 1958, アツヒメガキ *Ostrea stentina* Payraudeau, 1826 の4種が報告されている（Hamaguchi et al. 2017）。これら6種のうち食用として漁獲対象とされるのは大型種であるイタボガキで、コケゴロモガキは食用とされ広島県では種苗生産が試みられたことがあるが、一般にはほとんど流通していない（松隈 1986, 田村 2007）。

イタボガキは、陸奥湾以南から東シナ海に分布し、内湾の潮間帯下部から水深35m付近までの海域に生息するとされる（山下 2012, 福田 2020）。本種は瀬戸内海や三河湾湾口部ではかつて豊富に生息し、主に小型底びき網漁業で漁獲された（愛知県科学教育センター 1967, 中井・岩井 1982, 岡村・児島 1984, 山賀 2005, 平川ら 2006）。しかし、

Received 11 May 2021 Accepted 1 November 2021

* Corresponding author

E-mail: anomalocarid18@gmail.com

現在ではほとんど漁獲されないため市場に流通していない(中井・岩井 1982, 山賀 2005). さらに生息環境の悪化などから, 現在では日本ベントス学会によるレッドデータブックで絶滅危惧 IB 種として掲載され, 環境省によるレッドリストにおいても絶滅危惧 I 類に指定されている(山下 2012, 環境省 2020a).

イタボガキの激減あるいは絶滅の時期は, 東京湾では遅くとも 1980 年代以前とされ, 瀬戸内海東部では 1980 年代に入ってからであると考えられている(黒住 1999). 実際, 千葉県のレッドデータブックにおいて本種は消息不明・絶滅生物とされている(千葉県 2019). 大阪湾では 1980 年以降の本種の確実な採集記録が存在せず, 大阪府のレッドリストにおいては“情報不足”とされている(大阪府 2014). 今回, 著者らは 2021 年 1 月に大阪湾で操業する小型底びき網の漁獲物中からイタボガキ属とみられるカキ類を採集した. カキ類では, 殻形態は生息環境により大きく変わり, 形態分類が困難なことが多いため, DNA 解析も併用して種を明らかにすることが望ましい. そこで得られた標本について形態を精査のうえ, ミトコンドリア DNA (mtDNA) による種判別を行ったところ, これらがイタボガキであることが判明したためここに報告する.

材料と方法

カキ標本

大阪府沿岸中部に位置する泉佐野漁港において, 2021 年 1 月 28 日に小型底びき網(石桁網)で漁獲された小型個体が複数付着する比較的大型の 1 個体を入手した. 漁獲位置について漁業者へ聞き取りを行い, 大阪湾中央部との情報を得た. 聞き取った漁獲位置は横山・佐野(2015)や大阪湾環境データベース(<http://kouwan.pa.kkr.mlit.go.jp/>

kankyo-db/data/gaikyo/chishitu/b1_04seijou.aspx)から, 水深 20~30 m の砂泥底と判断した. 入手した個体は実験室に持ち帰り, 殻長と殻幅をノギスで測定し, 殻と軟体部に分け, 閉殻筋を 99% エタノールで固定した. なお, 大型個体に付着していた小型個体は殻長 15 mm 以上の 10 個体に限って標本を作製した(Table 1). 殻標本は全て大阪市立自然史博物館に収蔵した(標本番号 OMNH-Mo 39332).

ミトコンドリア遺伝子の PCR 増幅とシーケンシング

エタノール固定された閉殻筋の一部から, Quick-Gene-810 システム(Kurabo)によりトータル DNA を抽出した. 得られた DNA を鋳型として, mtDNA の 16S リボゾーム RNA をコードする遺伝子(16Srrn)の PCR 増幅を行った. PCR には Banks et al. (1993) に記載されている 16Srrn プライマーを含む以下の組成の反応液(最終液量 15 μ l)を調整した: 鋳型 DNA (約 5 ng 相当), 1 \times PCR バッファー, dNTPs (200 μ M), 16Srrn プライマー(フォワードとリバース各 330 nM) および Ex Taq ポリメラーゼ(1 unit; Takara). Biometra TAdvanced thermal cycler (Analytik Jena) による PCR 増幅では, 熱変性ステップ(98 $^{\circ}$ C, 10 sec), アニールリングステップ(48 $^{\circ}$ C, 30 sec) および伸長ステップ(72 $^{\circ}$ C, 1 min) を 1 サイクルとして 40 サイクル繰り返した後, 72 $^{\circ}$ C (5 min) で最終伸長を行った. PCR 産物のアガロースゲル電気泳動(アガロース濃度: 2%)を行い, LED イルミネーターを用いて PCR 産物を可視化してシングルバンドを確認した後, メス刃を用いてゲルから回収した PCR 産物を MagExtractor PCR & Gel Clean Up (Toyobo) によって精製した. 精製後の PCR 産物を鋳型として BigDye Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems, Thermo Fisher Scientific) によるサイクルシーケンス反応を行った. 反応産物のキャピラリー

Table 1 Shell length and shell width of *Ostrea* oysters from Osaka Bay, Japan.

Specimen ID	Measurements		Accession No.* ¹	Length* ²	ND3	Length
	Shell length (mm)	Shell width (mm)	16Srrn			
OSK-1	34.9	34.7	LC620701	467	LC620711	354
OSK-2	101.1	77.4	LC620702	467	LC620712	354
OSK-3	35.1	22.1	LC620703	468	LC620713	354
OSK-4	48.4	49.1	LC620704	467	LC620714	354
OSK-5	45.9	36.2	LC620705	468	LC620715	354
OSK-6	28.3	28.8	LC620706	467	LC620716	354
OSK-7	18.7	17.4	LC620707	468	LC620717	354
OSK-8	23.6	12.6	LC620708	467	LC620718	354
OSK-9	33.2	22.2	LC620709	468	LC620719	354
OSK-10* ³	19.8	11.2	—	—	LC620720	354
OSK-11	16.1	14.5	LC620710	467	LC620721	354

*¹ Accession numbers in DDBJ/EMBL/GenBank nucleotide database.

*² Nucleotide length of each deposited sequence.

*³ For this specimen, the ND3 gene was successfully sequenced, but not the 16Srrn gene (see text).

Table 2 Reference sequences of 16S rRNA gene used for DNA barcoding.

Registered name*1	Accession No.	Length (bp)	Accepted species name in WoRMS/MolluscaBase
<i>Ostrea algoensis</i>	AF052062	447	<i>Ostrea algoensis</i> G.B. Sowerby II, 1871
<i>Ostrea angasi</i>	AF540594	445	<i>Ostrea angasi</i> G.B. Sowerby II, 1871
<i>Ostrea angelica</i>	KT317133	488	<i>Ostrea angelica</i> Rochebrune, 1895
<i>Ostrea circumpicta</i> #	AB898281	462	<i>Ostrea circumpicta</i> Pilsbry, 1904
<i>Ostrea chilensis</i>	JF808186	487	<i>Ostrea chilensis</i> Küster, 1844
<i>Ostrea conchaphila</i>	KT317174	489	<i>Ostrea conchaphila</i> Carpenter, 1857
<i>Ostrea denselamellosa</i> #	FJ743511	488	<i>Ostrea denselamellosa</i> Lischke, 1869
<i>Ostrea denselamellosa</i> #	HM015199	Comp*2	ditto
<i>Ostrea edulis</i>	KX713245	492	<i>Ostrea edulis</i> Linnaeus, 1758
<i>Ostrea equestris</i>	MK370354	472	<i>Ostrea equestris</i> Say, 1834
<i>Ostrea futamiensis</i> #	LC051601	482	<i>Ostrea futamiensis</i> Seki, 1929
<i>Ostrea permollis</i>	AY376606	487	<i>Ostrea permollis</i> G.B. Sowerby II, 1871
<i>Ostrea lurida</i>	FJ768588	488	<i>Ostrea lurida</i> Carpenter, 1864
<i>Ostrea stentina</i> #	LC051573	482	<i>Ostrea stentina</i> Payraudeau, 1826
<i>Ostrea</i> sp.*3	HQ661001	486	—
<i>Ostrea</i> sp.*3	HQ661000	486	—
<i>Booneostrea subucula</i> *4	LC149512	474	<i>Booneostrea subucula</i> (Jousseume in Lamy, 1925)
<i>Nanostrea fluctigera</i> *5	LC149506	485	<i>Nanostrea pinnicola</i> (Pagenstecher, 1877)
<i>Undulostrea megodon</i>	KX364274	490	<i>Ostrea megodon</i> Hanley, 1846
<i>Saccostrea mordax</i> #	FJ841968	Comp*2	<i>Saccostrea scyphophilla</i> (Peron and Lesueur, 1807)

*1 Registered names in DDBJ/EMBL/GenBank nucleotide database. The five species distributed along the coast of Japan are indicated with a "#".

*2 Complete mitogenome.

*3 Described in Liu et al. (2011).

*4 Syn. *Ostrea subucula* Jousseume in Lamy, 1925; *Ostrea sedea* Iredale, 1939; *Ostrea sedea setoensis* Habe, 1958.

*5 Syn. *Ostrea fluctigera* Lamy, 1925.

電気泳動には 3730xl DNA Analyzer (Applied Biosystems, Thermo Fisher Scientific) を用い、得られたフォワードおよびリバースプライマー側からの塩基配列を、DNASIS Pro version 2.02 (Hitachi Software Engineering) によって整列化した。

補足的データとして、Sekino et al. (2012) が報告している PCR プライマーを使い、mtDNA の NADH 脱水素酵素サブユニット 3 をコードする遺伝子 (*ND3*) の塩基配列を得た。なお、イタボガキの全ミトコンドリアゲノム配列によると (DDBJ/EMBL/GenBank アクセッション番号 HM015199; Yu & Li 2011)、本種の *ND3* の完全長は 354 bp である。PCR 増幅、シーケンシングおよび塩基配列の決定は基本的に上記の方法に準じたが、PCR 増幅のサイクル数は 35 とした。本研究で新たに決定した塩基配列は、DNA データベース (DDBJ/EMBL/GenBank) に登録した (Table 1)。

16Srrn に基づく DNA バーコーディング

DNA バーコーディングのための 16Srrn の参照配列 (主として *Ostrea* 属の種の計 20 本) を DNA データベースから収集した (Table 2)。DNA データベースにおいて、21 のイタボガキ 16Srrn 配列が利用可能であった (2021 年 11 月 1 日現在)。ただし配列の起源個体の詳細な貝殻形態情報が利用できないため、これらが形態に基づく誤同定によ

りイタボガキの配列として登録されている可能性は完全に否定できない。そこで本研究では、全ミトコンドリアゲノムとして登録されているためより信頼性が高いと思われる前記の HM015199 中の 16Srrn 配列をイタボガキ参照配列とした。また補足として、他の登録者らにより報告されている配列 (FJ743511; Table 2) も参照配列として DNA バーコーディングに利用した。なお、WoRMS (World Register of Marine Species; <http://www.marinespecies.org/index.php>) もしくは MolluscaBase (<https://www.molluscabase.org/>) は、DNA データベースに登録されている種名のいくつかを認めていないが (Table 2)、本報告では便宜上、DNA データベース登録種名を使用することとする。これらの参照配列と、本研究で得られた配列について、MAFFT version 7.222 (Katoh & Standley 2013) の L-INS-i アルゴリズムを用いてマルチプルアラインメントを行った。さらにマルチプルアラインメントの信頼度が低い領域は Gblocks version 0.91b (Castresana 2000) により除去した。この処理では、50%以上の配列で挿入/欠失があるサイトも除外した ("With Half" オプション)。

DNA バーコーディングの結果を視覚化するため、MEGA version 6.06 (Tamura et al. 2013) を用いて最大節約法 (Maximum parsimony) により系統樹 (MP-tree) を作成した。MP-tree の構築には SPR (Subtree-Pruning-Regrafting) アルゴリズムを用い、サーチレベルは 3 とした。また欠測

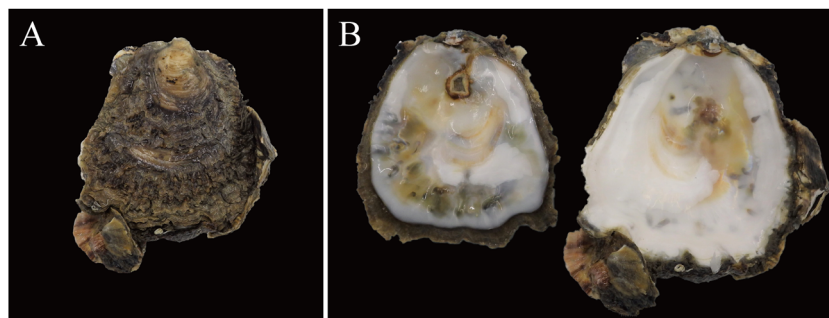


Fig. 2. *Ostrea denselamellosa* collected from Osaka Bay, OSK-2 (OMNH-Mo 39332). Shell length 101.1 mm, shell width 77.4 mm. A. External view of right valve. B. Internal view of both valves.

考 察

形態および DNA に基づく種判別

今回採集された殻長が最大の個体 (OSK-2) は、形態観察と原記載論文で記載されていた形態や標本の図、写真との比較によりイタボガキであると判断できた。また、採集された 11 個体のうち 10 個体は、DNA バーコーディングの結果から、イタボガキ参照配列と同一のクレードに含まれた (Fig. 1)。本研究で用いたイタボガキ参照配列が、真にイタボガキに由来すると断定することはできないが、系統樹上でどの種とも明瞭に分けられたことから、これらの参照配列がイタボガキを代表しているとみなすことは妥当であると考えられる。また、各標本の ND3 配列を BLAST 検索した結果、イタボガキの参照配列と一致した。DNA データベース上でイタボガキ属の ND3 配列が利用できるのは、イタボガキ、ヨーロッパヒラガキおよびオリンピアガキ *Ostrea lurida* Carpenter, 1864 の 3 種のみである (2021 年 9 月 7 日現在)。すなわち、イタボガキと後者の 2 種以外のイタボガキ属の種との間の ND3 配列の差異が不明である。このため、ND3 配列のみでは標本がイタボガキ以外のイタボガキ属の種である可能性は完全には排除できない。しかしオハグログガキ属において、ND3 は 16Srrn や COI (シトクローム c オキシダーゼ サブユニット I) などの遺伝子と同様、種 (系統) が異なればその配列も相応に異なることが示されている (Sekino & Yamashita 2016)。これらのことから、本研究で得られた 11 標本はすべてイタボガキであると判断した。

大阪湾におけるイタボガキ

今回採集された個体においては殻長 101.1 mm の大型個体に平均殻長 30.4 mm の小型個体が複数付着していた。本種はヨーロッパヒラガキなどと同様に同時的雌雄同体で幼生を保育するという繁殖生態をもち (清水・岩本 2007)、瀬戸内海での産卵期は 6 月上旬から 9 月末とされる (兵庫県水産試験場 1958)。香川県で行われた本種の人工種苗の垂下飼育試験の結果では、満 1 歳貝で殻長約 40 mm 程度に成長することが分かっている (山賀・藤原

2006)。したがって本研究で得られた小型個体は 2020 年に発生・定着した個体と考えられ、大阪湾で本種が再生産していることを示唆する。

大阪湾でのイタボガキの記録をみると、1980 年に行われた調査では、本種は貝塚市沖以南の 15 m 以深に生息し、特に岬町深日沖 (水深 30 m) では大型の個体が見られ、大阪湾産カキ類では唯一の水産物として泉佐野漁港の市場に並ぶと報告されている (岡村・児島 1984)。さらに、1981 年頃には貝塚市二色浜において潜水採貝が可能なほど普通に見られる種であった (大古場正 私信)。しかし、大阪湾全域で 1983 年に行われた石桁網、簡易ドレッジ及び板曳網を使用した調査や、1994~1997 年に岬町沖で行われた板曳網を使用した調査では採集されていない (山西 1988, 有山・波戸岡 2003)。その後、2004 年には泉佐野市沖で死後間もないと思われる本種の貝殻が見つかっており、さらに 2020 年には阪南市鳥取沖で漁獲されたアカニシ *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) の殻表面に付着した本種の幼貝 (殻長 36.4 mm) が確認されていることから (大古場正 私信)、大阪湾ではイタボガキの個体数が少しずつ回復している可能性も示唆されている。なお、2021 年に泉佐野漁港において高齢の漁業者や仲買人に聞き取りを行ったが、本種のようなカキ類が漁獲されていたという認識はなかった。したがって、本種は市場には細々と並んではいたが、大阪湾の小型底びき網漁業の操業海域で多産したわけではないと考えられる。

国内におけるイタボガキの採集記録

瀬戸内海東部に位置する播磨灘においては明石市地先が漁場となり、1929 年頃には年間 230~510 トンが水揚げされていた (中井・岩井 1982)。しかし、1960 年以降イタボガキの漁獲量が減少し、北淡町 (現在の淡路市) 富島地先で 1982 年に水深 30~40 m の地点から採集された個体が文献から確認できる最後の採集記録である (中井・岩井 1982)。一方で、1995 年に御津町新舞子 (現在のたつの市) 沖で 2 個体、2013 年に高砂市沖で 1 個体がそれぞれ底びき網で採集されており、姫路市立水族館の収蔵標本として登録されている (増田修 私信)。

その他の瀬戸内海海域においては、イタボガキは岡山

県、愛媛県、香川県で絶滅危惧I類に指定されている(愛媛県 2014, 福田 2020, 香川県 2021)。岡山県においては本種の種苗生産が行われ、人工種苗を岡山県海域に移殖することで個体群の復活を目指しているが(清水ら 2009, 清水・山野井 2009), 岡山県在来の野生個体は絶滅に瀕しているとされている(福田 2020)。香川県では漁獲統計が1895年から1985年まで存在し、1985年の2トンを最後に漁獲統計上の記録は無いが(山賀 2005), 2002年と2003年に多度津町白方地先海域で小型底びき網による採集記録がある(明石ら 2011)。しかし香川県沿岸で2009年から2013年に潮間帯を中心に行われた調査では、イタボガキの生貝は得られていない(瀬尾・Tanangonan 2014)。山口県においては1998年に防府市で、1998年と1999年に宇部市で採集記録があり(中村ら 2000, 大古場正 私信), 宇部市床波沖では2008年においても本種の漁獲が確認されている(河野ら 2018)。大分県では、姫島村で1998年に採集記録があり(中村ら 2000), 中津市では2019年に実施された干潟調査でも本種の生息が確認されている(環境省 2020b)。

有明海に隣接する県において、長崎県では絶滅危惧IA類、福岡県と熊本県では絶滅危惧IB類に指定されている(福岡県 2014, 長崎県 2016, 熊本県 2019)。近年の採集記録をまとめると、長崎県では2004年に諫早市小長井で採集されており(山下 2012, 芳賀拓真 私信), 福岡県では1999年に柳川市沖端漁港でタコ壺に付着した複数の本種の殻が見つかった(福岡県 2014)。熊本県においては、2008年に緑川において本種が採集されており(Hamaguchi et al. 2017), また2015年に熊本市の塩屋漁港において潮間帯下部からイタボガキの生貝が2個体得られている(安岡 未発表)。佐賀県における有明海での生息は1995年以前の標本・文献によって確認された地点、もしくは現在生息していることが認め難い古い殻のみを記録した地点が1地点あるが(山下ら 2019), 佐賀県のレッドリストには掲載されていない。

三重県や愛知県においては、イタボガキは絶滅危惧IA類に指定されている(木村 2015, 2020)。三河湾湾口部では、過去に底びき網によって大量に漁獲され食用とされていた(愛知県科学教育センター 1967)。1980年から1983年12月頃までの調査によると、三河湾産のイタボガキが名古屋市中村区の市場で時々ではあるが入手できたという(高坂 1983)。その後、1994年10月から1995年3月までに三河湾湾口部に位置する日間賀島で行われた調査でも生貝が採集されているが(木村 1996), それ以降の採集記録はなく絶滅の可能性が高いと考えられている(木村 2015, 2020)。2009年6~10月および2010年4月に三河湾沿岸域の干潟で行われた調査では、イタボガキの死殻が確認されているが、生貝は得られていない(早瀬ら 2011)。

日本海側では、能登半島七尾湾にイタボガキが生息するとされる(山下 2012)。しかし、石川県では他の海域とは

異なり漁獲対象とされていないため、単発的な分布情報の報告しかない。例えば、川端(2004)による能登半島産の軟体動物目録に本種が記載されており、七尾市の大立崎で2000年に本種の採集記録がある(床坊睦美 私信)。また、2009年に七尾北湾の水越島で潮下帯から2個体の本種の生貝の採集記録があり、のと海洋ふれあいセンターに標本として収蔵されている(坂井 2012, 東出幸真 私信)。

以上の採集記録から、イタボガキの現在の主たる分布域は、大阪湾を含む瀬戸内海東部・西部、能登半島七尾湾および有明海の一部の海域であると考えられる。一方、マイクロスケールで見ると、本種が潮間帯では見られるのは稀である(早瀬ら 2011, 瀬尾・Tanangonan 2014)。瀬戸内海や三河湾で1980年代以降に本種が見られなくなった原因は明らかではないが、現在では干潟域など潮間帯での生息が確認されにくくなっていることから、本種の生息状況をモニタリングするためには、今回のような潮下帯(浅海帯)からの漁獲物の調査などを積極的に行う必要がある。

謝辞: 関谷商店・関谷健二氏にはサンプルの入手、大阪市立自然史博物館・石田 惣博士には標本の登録・管理にご協力頂いた。泉佐野漁業協同組合・岡田壮史氏には漁獲位置の情報をご提供頂いた。大阪市立自然史博物館・有山啓之博士、きしわだ自然資料館・柏尾 翔氏、三重大学・木村妙子博士、木村昭一氏には文献の入手にご協力頂き、大古場 正氏、のと海洋ふれあいセンター・東出幸真氏、姫路市立水族館・増田 修氏、のと里山里海ミュージアム・床坊睦美氏、国立科学博物館・芳賀拓真博士には貴重なイタボガキの情報をご提供頂いた。これらの協力者の皆様には深く感謝申し上げます。また有益なコメントを頂いた二名の匿名査読者にお礼申し上げます。

引用文献

- 愛知県科学教育センター 1967. 愛知の動物. 愛知県科学教育センター, 222 pp.
- 明石英幹・山賀賢一・内海範子・吉松定昭 2011. イタボガキをめぐる7つの疑問. まいご 18: 10-14.
- 有山啓之・波戸岡清峰 2003. 大阪湾南部岬町沖に生息する底生魚類, 大型甲殻類および軟体動物について. 大阪府立水産試験場研究報告 14: 37-55.
- Banks MA, Hedgecock D, Waters C 1993. Discrimination between closely related Pacific oyster species (*Crassostrea*) via mitochondrial DNA sequences coding for large subunit rRNA. *Molecular Marine Biology and Biotechnology* 2: 129-136.
- Buestel D, Ropert M, Prou J, Gouletquer P 2009. History, status, and future of oyster culture in France. *Journal of Shellfish Research* 28: 813-820.
- Castresana J 2000. Selection of conserved blocks from multiple alignments for their use in phylogenetic analysis. *Molecular Biology and Evolution* 17: 540-552.
- 千葉県 2019. 千葉県の保護上重要な野生生物 千葉県レッドリスト 動物編 2019年改訂版. 千葉県環境生活部自然保護課, 40 pp. <http://www.bdcchiba.jp/endangered/2019/redlist2019.pdf> (accessed on 29 March 2021)
- Colsoul B, Boudry P, Pérez-Parallé ML, Bratoš Cetinić A, Hugh-Jones T, Arzul I, Mérout N, Wegner KM, Peter C, Merk V, Pogoda B 2021. Sustainable large-scale production of European flat oyster (*Ostrea*

- edulis*) seed for ecological restoration and aquaculture: A review. *Reviews in Aquaculture* 13: 1423-1468.
- Cosel R von 1998. Mayor Lischke and the Japanese marine shells. A bibliography of Carl Emil Lischke and a brief history of marine malacology in Japan with bibliography. *The Yuriyagai* 6: 7-50.
- 愛媛県 2014. 愛媛県レッドデータブック 2014—愛媛県の絶滅のおそれのある野生生物一. 愛媛県県民環境部環境局自然保護課, 623 pp. <https://www.pref.ehime.jp/reddatabook2014/top.html> (accessed on 5 September 2021)
- 福田 宏 2020. イタボガキ. 岡山県野生動物植物調査検討会(編), 岡山県版レッドデータブック 2020 動物編, 岡山県環境文化部自然環境課, pp. 553.
- 福岡県 2014. 福岡県レッドデータブック 2014 福岡県の希少野生動物—爬虫類/両生類/魚類/昆虫類/貝類/甲殻類その他/クモ形類等一. 福岡県環境部自然環境課, 276 pp. <http://www.fihes.pref.fukuoka.jp/~kankyouseibutsu/rdb/rdb2014/all.pdf> (accessed on 8 March 2021)
- Hamaguchi M, Manabe M, Kajihara N, Shimabukuro H, Yamada Y, Nishi Y 2017. DNA barcoding of flat oyster species reveals the presence of *Ostrea stentina* Payraudeau, 1826 (Bivalvia: Ostreidae) in Japan. *Marine Biodiversity Records* 10: 4.
- 早瀬善正・種倉俊之・社家間太郎・松永育之・吉川 尚・松浦弘行・石川智士 2011. 愛知県幡豆町の干潟および岩礁域潮間帯の貝類相. 東海大学海洋研究所研究報告 32: 11-33.
- 平川千修・中川彩子・日高 愛 2006. 浅海増養殖に関する研究(5) イタボガキ種苗生産研究. 大分県農林海洋水産研究センター水産試験場(編), 平成17年度大分県農林水産研究センター水産試験場事業報告, pp. 167-169.
- Huber M 2010. *Compendium of Bivalves. A full-color guide to 3,300 of the world's marine bivalves. A status on Bivalvia after 250 years of research.* ConchBooks, Hackenheim, 901 pp.
- 兵庫県水産試験場 1958. 兵庫県における浅海増殖の歩み. 兵庫県水産試験場, pp. 3-9.
- 稲葉明彦 2003. 世界のカキ(1) 総論. 西宮市貝類館研究報告 2, 59 pp.
- 稲葉明彦 2004. 世界のカキ(2) 各論. 西宮市貝類館研究報告 3, 63 pp.
- 香川県 2021. 香川県レッドデータブック 2021 香川県の希少野生生物. 香川県環境森林部みどり保全課, 503 pp.
- 環境省 2020a. レッドリスト 2020. 環境省自然環境局野生生物課希少保全推進室, 131 pp. <http://www.env.go.jp/press/files/jp/114457.pdf> (accessed on 4 February 2021)
- 環境省 2020b. 2019年度モニタリングサイト1000 磯・干潟調査報告書. 環境省自然環境局生物多様性センター, 206 pp. https://www.biodic.go.jp/moni1000/findings/reports/pdf/2019_coasts_and_shallow_seas.pdf (accessed on 9 April 2021)
- Katoh K, Standley DN 2013. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: Improvements in performance and usability. *Molecular Biology and Evolution* 30: 772-780.
- 川端義信 2004. 能登半島産の軟体動物目録. 七尾市少年科学館研究報告 8: 43-82.
- 河野光久・馬場俊典・國守拓也 2018. 山口県瀬戸内海域における海洋生物に関する特記的現象(予報). 山口県水産研究センター研究報告 15: 23-33.
- 木村昭一 1996. ドレッジによって採集された日間賀島南部海域の底生動物. 全国高等学校水産教育研究会研究彙報 35: 3-19.
- 木村昭一 2015. イタボガキ. 三重県農林水産部みどり共生推進課(編), 三重県レッドデータブック 2015—三重県の絶滅のおそれのある野生生物一, 三重県農林水産部みどり共生推進課, pp. 312.
- 木村昭一 2020. イタボガキ. 愛知県環境調査センター(編), 愛知県の絶滅のおそれのある野生生物 レッドデータブックあいち 2020—動物編一, 愛知県環境局環境政策部自然環境課, pp. 537.
- 高坂元治 1983. 市場の貝. かきつばた 9: 6-11.
- 熊本県 2019. 10. 海洋動物. 熊本県希少野生動物検討委員会(編), レッドデータブック熊本 2019—熊本県の絶滅のおそれのある野生動物, 熊本県環境生活部自然保護課, pp. 444-548. <https://www.pref.kumamoto.jp/uploaded/attachment/108548.pdf> (accessed on 22 March 2021)
- 黒住耐二 1999. イタボガキは絶滅危惧種? 九州の貝 52: 23-31.
- Lischke CE 1869a. Diagnosen neuer Meeres-Konchylien von Japan. *Malakozoologische Blätter* 16: 105-109.
- Lischke CE 1869b. *Japanische Meeres-Conchylien. Ein Beitrag zur Kenntniss der Mollusken Japan's, mit besonderer Rücksicht auf die geographische Verbreitung derselben, Vol 1.* Verlag von Theodor Fischer, Cassel, 192 pp.
- Liu J, Li Q, Kong L, Yu H, Zheng X 2011. Identifying the true oysters (Bivalvia: Ostreidae) with mitochondrial phylogeny and distance-based DNA barcoding. *Molecular Ecology Resources* 11: 820-830.
- 松隈明彦 1986. イタボガキ科. 奥谷喬司(編), 決定版生物大図鑑貝類, 世界文化社, 東京, pp. 298-299.
- 長崎県 2016. 長崎県レッドリスト 平成28年度(平成22年度改訂版中間見直し). 長崎県環境部自然環境課. <https://www.pref.nagasaki.jp/shared/uploads/2017/06/1498554051.pdf> (accessed on 8 March 2021)
- 中井昊三・岩井昌三 1982. イタボガキ生息調査. 兵庫県立水産試験場, 昭和57年度兵庫県立水産試験場業務報告, pp. 281-283.
- 中村康博・福田 宏・山下博由 2000. P-20 1990年代の日本におけるイタボガキ(二枚貝綱: イタボガキ科)の産出記録(平成12年度大会(山口)研究発表要旨). *Venus*, 59: 81.
- 岡村親一郎・児島 格 1984. 大阪湾の貝類相I—二枚貝の生息記録一. 南紀生物 26: 121-126.
- 大阪府 2014. 大阪府レッドリスト 2014. 大阪府環境農林水産部みどり・都市環境室みどり推進課, 48 pp. <http://www.pref.osaka.lg.jp/attach/21490/00148206/zentai.pdf> (accessed on 17 February 2021)
- Rodríguez-Pena E, Verísimo P, Fernández L, González-Tizón A, Bárcena C, Martínez-Lage A 2020. High incidence of heteroplasmy in the mtDNA of a natural population of the spider crab *Maja brachydactyla*. *PLoS ONE*, 15: e0230243.
- 坂井恵一 2012. のと海洋ふれあいセンターに収蔵されている軟体動物標本-II. のと海洋ふれあいセンター研究報告 18: 7-23.
- Sekino M, Sato S, Hong JS, Li Q 2012. Contrasting pattern of mitochondrial population diversity between an estuarine bivalve, the Kumamoto oyster *Crassostrea sikamea*, and the closely related Pacific oyster *C. gigas*. *Marine Biology*, 159: 2757-2776.
- Sekino M, Yamashita H 2016. Mitochondrial and nuclear DNA analyses of *Saccostrea* oysters in Japan highlight the confused taxonomy of the genus. *Journal of Molluscan Studies*, 82: 492-506.
- 瀬尾友樹・Jean Tanangonan 2014. 2009~2013年における香川県沿岸の海産貝類相について. 近畿大学農学部紀要 47: 87-124.
- 清水泰子・岩本俊樹 2007. イタボガキ生殖腺の組織学的観察. 岡山県水産試験場報告 22: 11-14.
- 清水泰子・杉野博之・植木範行 2009. イタボガキの種苗生産. 岡山県水産試験場報告 24: 44-48.
- 清水泰子・山野井英夫 2009. 瀬戸内市牛窓地先におけるイタボガキ繁殖試験. 岡山県水産試験場報告 24: 49-48.
- 田村義信 2007. フランスがき類による新たな広島ブランドの開発に向けて. 平成19年度 広島県立総合技術研究所水産海洋技術センター研究発表会要旨集. <https://www.pref.hiroshima.lg.jp/uploaded/attachment/41678.pdf> (accessed on 19 March 2021)
- Tamura K, Stecher G, Peterson D, Filipowski A, Kumar S 2013. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis v6.0. *Molecular Biology and Evolution*, 30: 2725-2729.
- 山賀賢一 2005. イタボガキ種苗生産・養殖試験. 吉松定昭・藤沢

- 節茂・榎野元秀・藤原宗弘（編），平成 15 年度香川県水産試験場事業報告，pp. 64-68.
- 山賀賢一・藤原宗弘 2006. イタボガキ養殖試験. 榎野元秀・本田恵二・安部享利・赤井紀子（編），平成 16 年度香川県水産試験場事業報告，pp. 125-127.
- 山西良平 1988. 1983 年秋期における大阪湾のベントス相 I. メガロベントス. 大阪市立自然史博物館研究報告 42: 33-45.
- 山下博由 2012. イタボガキ. 日本ベントス学会（編），干潟の絶滅危惧動物図鑑—海岸ベントスのレッドデータブック，東海大学出版，奏野，pp. 113.
- 山下博由・阪本 登・森 敬介・前田修之 2019. 佐賀県産貝類チェックリスト. ネイチャー佐賀，佐賀，40 pp.
- 横山 寿・佐野雅基 2015. 大阪湾，2013 年の底層環境—主成分分析による水域区分と既往調査との比較—. 日本水産学会誌 81: 68-80.
- Yu H, Li Q 2011. Mutation and selection on the wobble nucleotide in tRNA anticodons in marine bivalve mitochondrial genomes. *PLoS ONE*, 6: e16147.