

いちき串木野市の大里川干潟におけるタマキビガイ3種の生活史、および精子の集団遊泳の観察記録

永田祐樹・水元 嶺・富山清升

〒 890-0065 鹿児島市郡元 1-21-35 鹿児島大学理工学部地球環境科学科

■ 要旨

潮間帯とは、潮の干満により水没と乾燥を繰り返す場所で、温度、湿度、塩分、光量などの環境条件の変化が急激で大きく、それに耐性を有する生物からなる独自の生物群集が成立する。本研究では、鹿児島県いちき串木野市大里川河口の潮間帯において、タマキビガイ3種の殻高サイズ頻度分布の季節変動を追うことにより、各々どのような生活史を持つ種であるかを目的とした。本研究の調査対象は、タマキビ科 Littorinidae のタマキビ *Littorina brevicula* (Philippi, 1844), アラレタマキビ *Nodilittorina radiata* (Souleyet in Eydoux & Souleyet, 1852), ヒメウズラタマキビ *Littoraria intermedia* (Philippi, 1846) の3種である。2017年12月から2018年11月までの毎月1回、大潮または中潮の日中の干潮時刻前後に大里川河口の潮間帯上部に位置する石積護岸で調査を行った。毎月各々約50個体を見つけ取りにて採取した。その後、研究室に持ち帰り、冷凍し乾燥させた後、殻高・殻幅 (mm) のサイズ測定を行い、記録した。ヒメウズラタマキビに関しては、生殖腺の観察も同時に行った。サイズ頻度分布から、3種のうち、

タマキビに関しては、6月から8月の夏季に新たな個体が新規加入したと考えられるが、残りの2種に関しては、1年を通してほとんど一定であった。これは、採取の際に個体のサイズが偏ったことやサイズによって生息地が異なる傾向があるといったことが考えられる。生殖腺観察では、卵子は夏季を除く9ヶ月間で、精子は5月から7月の個体から観察できたため、夏季に繁殖活動を行っていると考えられる。このことから、ヒメウズラタマキビにおいても、夏季に新たな個体の新規加入があると推測することが出来る。

■ はじめに

タマキビ科は、北海道以南日本全国に広く分布し、潮間帯岩礁や礫地、飛沫帯に生息する雌雄異体で卵生、草食性の巻貝である。潮間帯とは、潮の干満により水没と乾燥を繰り返す場所で、温度・湿度・塩分・光量などの環境条件の変化が急激で大きく、それに耐性を有する生物からなる独自の生物群集が成立する。飛沫帯とは、高潮線より上の部分で、直接海水に浸されることはないが、波のしぶきを浴びて海産生物が生息する帯位のこと、タマキビ科が生息する。調査対象にしたタマキビ *Littorina brevicula* (Philippi, 1844), アラレタマキビ *Nodilittorina radiata* (Souleyet in Eydoux & Souleyet, 1852), ヒメウズラタマキビ *Littoraria intermedia* (Philippi, 1846) の3種のうち、アラレタマキビは飛沫帯に生息しており、タマキビとヒメウズラタマキビの2種は、潮間帯に生息している。

タマキビ科3種に関して、生態に関する研究例は挙げられているものの、未だに生活史は明らかになっていない。本調査では、大里川河口の潮

Nagata, Y., R. Mizumoto and K. Tomiyama. 2019. Comparison of the life history between three species of the genus *Littoraria* on tidal flat in Ohsato River, Ichiki-kushikino, Kagoshima, Japan, and a record of observations of the group swimming of the sperm. *Nature of Kagoshima* 45: 265-272.

✉ KT: Department of Earth & Environmental Sciences, Faculty of Science, Kagoshima University, 1-21-35 Korimoto, Kagoshima 890-0065, Japan (e-mail: tomiyama@sci.kagoshima-u.ac.jp).

Published online: 27 March 2019

http://journal.kagoshima-nature.org/archives/NK_045/045-047.pdf

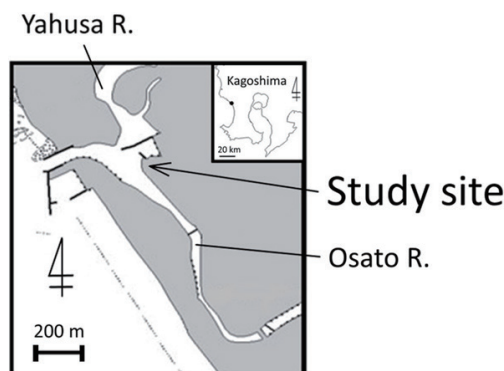


Fig. 1. 調査地の地図 (31°41'36"N, 130°17'18"E).

間帯において、タマキビ科3種の殻高サイズ頻度分布の季節変動とヒメウズラタマキビの生殖腺観察を調べることで、各々どのような生活史を持つ種であるかを検討することを目的とした。

■ 材料と方法

材料 本研究の調査対象はタマキビ科 Littorinidae のタマキビ *Littorina brevicula* (Philippi, 1844), アラレタマキビ *Nodilittorina radiata* (Souleyet in Eydoux & Souleyet, 1852), ヒメウズラタマキビ *Littoraria intermedia* (Philippi, 1846) の3種である。タマキビ科の特徴として、殻の大きさは微小～小型で厚く堅固、単純な円錐形で、水管をもたず、殻表には通常螺肋が結節状の肋がある。また、蓋は角質で内側に支持突起がなく、雄はペニスを、雌は複雑にコイルした輸卵管をもつ。主に潮間帯岩礁や礫地に棲息しており、日本産8属19種により構成されている。タマキビ、アラレタマキビ、ヒメウズラタマキビの3種はどれも雌雄異体で卵生、草食性の巻貝である(奥谷, 2000)。

タマキビは、ソロバン玉形で殻長10–15 mmの殻を持つ。殻表には3–5本の強い螺肋が走る。褐色で白や淡褐色の斑点や色帯が現れる。活動は冬に活発で、夏は夏眠をとる性質があり、岩の隙間に集団でじっとしている。潮間帯中部の岩礁に生息し、北海道以南全国的に分布する。

アラレタマキビは、球形で殻長5–8 mmの小型で白い堅固な殻を持つ。殻表には顆粒列のをせた螺肋と、その間に細い間肋が走る。潮が満ちてく

ると岩礁斜面を這い上がり、潮が引くと濡れている間に下りてくる。潮間帯岩礁最上部や波当たりの強い飛沫帯に生息し、北海道以南全国的に広く分布する(波部, 1961)。

ヒメウズラタマキビの殻長は25 mmで、ウズラタマキビに似るが周縁の角張りが弱く、軸唇は紫色で、縫合の下の螺肋が強いこと、殻頂部でも螺層表面に螺肋が強いことで区別される。潮間帯、マングローブや内湾の岩礁上に生息し、紀伊半島以南のインド・西太平洋に分布する。

調査地 調査は、鹿児島県いちき串木野市大里川の河口(31°41'36"N, 130°17'18"E)で行った(Fig. 1)。この地点は、南東から流れてくる大里川と北東から流れてくる八房川の合流地点に位置している。直径数十 cm に及ぶ石が積み重なる、高さ約2.5 mの石積護岸になっている。調査地には、タマキビ類の他にウミナナ *Batillaria multiformis* (Lischke, 1869) やカワザンショウガイ *Assimineja japonica* (Martens, 1877) などが生息している。

調査方法 定期調査：調査は、2017年12月から2018年11月までの毎月1回、大潮または中潮の日中の干潮時刻前後に大里川河口の潮間帯上部に位置する石積護岸で行った。タマキビ、アラレタマキビ、ヒメウズラタマキビの3種を目視にて確認し、ピンセットを用い毎月約50個体採取した。採取した個体は、冷凍し乾燥させた後、ノギスを用いて殻高・殻幅を0.01 mm単位まで計測し、記録した。

生殖腺調査：ヒメウズラタマキビに関しては、採取個体のうち各月20個体ずつを冷凍させた後、同様に測定を行った。その後、殻をペンチで割り、内臓付近をすりつぶし、プレパラートを作成した。光学顕微鏡を用いて生殖腺の観察を行い、配偶子の有無を記録した。

■ 結果

殻高サイズ頻度分布

タマキビ Fig. 2は調査地におけるタマキビの殻高サイズ頻度分布の季節変動を示している。12月から3月までは、どの月もサイズピークが13

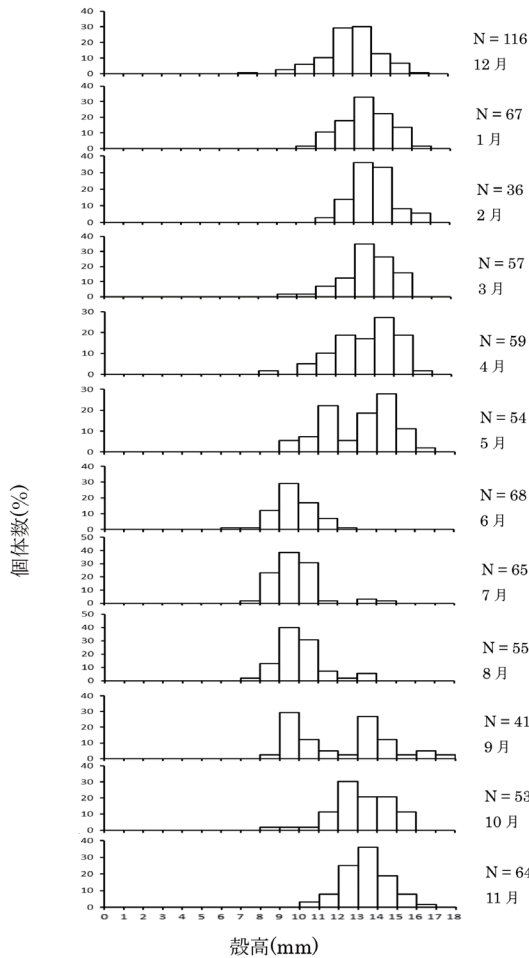


Fig. 2. タマキビの殻高サイズ頻度分布の季節変動.

mm で、個体のサイズ頻度も単峰型でほとんど変化が見られなかった。この期間は 8 mm 以下の個体はあまり見られなかった。

4月と5月には、サイズピークの位置が 14 mm に推移し、サイズ頻度も4月は 12 mm と 14 mm、5月は 11 mm と 14 mm の双峰型へと変化した。5月に新規個体が加入し始めた。

6月から8月には、サイズピークの位置が 9 mm へと推移し、かろうじて 11 mm 以上の個体が見られるものの、全体的に小さい個体が多数を占めるようになった。

9月もサイズピークの位置は、前月と同様に 9 mm だが、6月から8月までのグラフは単峰型なのに対し、9月のグラフは、9 mm と 13 mm の双峰型に推移した。また、14 mm 以上の個体も見

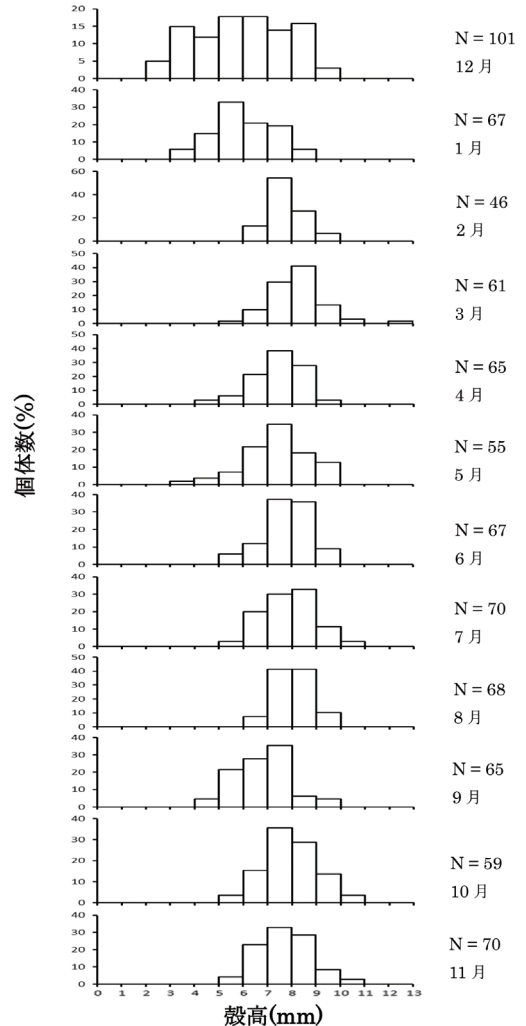


Fig. 3. アラレタマキビの殻高サイズ頻度分布の季節変動.

られた。

10月のサイズピークの位置は、12 mm へと推移した。10 mm 以下はほとんど見られず、11 mm 以上で 10月全体の 90% 以上を占めている。

11月のサイズピークの位置は、13 mm へと推移し、1月のグラフと類似していた。

このように、6月から8月の夏季には小型の個体が多く見つけられたが、9月以降の気温が下がる冬季には小型の個体も見られ、全体的に大型の個体が見られた。

アラレタマキビ Fig. 3 は調査地におけるアラレタマキビの殻高サイズ頻度分布の季節変動を示している。

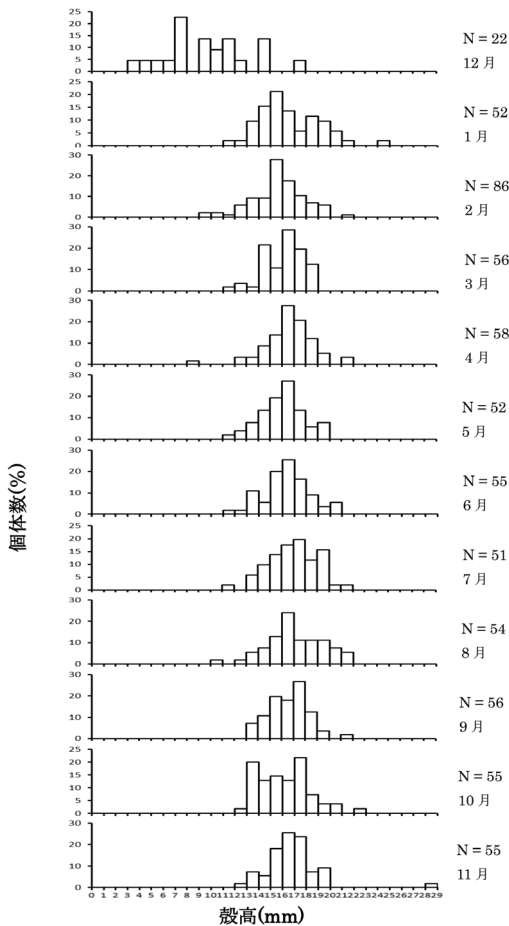


Fig. 4. ヒメウズラタマキビの殻高サイズ頻度分布の季節変動。

12月は、サイズピークが5 mmと6 mmとなったが、約100個体採取することができたこともあり、3 mmと8 mmでも山ができて、幅広い大きさの個体を観察することができた。全体を通して、2 mmの最小の個体も観察できた。

1月もサイズピークの位置は、同様に5 mmとなったが、個体のサイズ頻度は単峰型となった。

2月は、サイズピークの位置が7 mmへと推移した。5 mm以下が見られなかった。

3月は、サイズピークの位置が8 mmへと推移したが、7 mmの個体も多く観察できた。全体を通して、12 mmの最大の個体も観察できた。

4-6月のサイズピークの位置は、7 mmへと再び推移したが、各月前後の6 mm、8 mmも比較的多く観察できた。

7月と8月は、7 mmと8 mmにサイズピークの位置が推移し、8月は2月同様、5 mm以下の個体が見られず、一定の大きさの個体が観察できた。

9-11月もサイズピークの位置は、7 mmであった。9月は、5-7 mmが多数観察できた反面、今まで多数観察できた8 mm以上の個体が一気に少なくなった。しかし、10月と11月には再び8 mm以上の個体も観察でき、単峰型となった。

このように、12月と1月の冬季にはサイズピークの位置が5 mmであり、また2-3 mmの小さい個体も観察できたが、2月以降はサイズピークの位置が7-8 mmへと推移し、全体的に大きい個体が観察できた。

ヒメウズラタマキビ Fig. 4は調査地におけるヒメウズラタマキビの殻高サイズ頻度分布の季節変動を示している。

12月のサイズピークの位置は7 mmだったが、採取した個体数が非常に少なかったため、他のサイズと個体数は僅差であった。小さいものは3 mmから大きいものは17 mmまで幅広いサイズの個体を観察できた。

1月と2月は、サイズピークの位置が15 mmへと大きく推移した。1月は、18 mmも山となる双方型なのに対し、2月は、15 mmが多く観察できた単峰型となった。

3-11月のサイズピークの位置は、16-17 mmとほとんど変化はないが、4-8月、11月は単峰型であるのに対し、3月は14 mmと16 mm、9月は15 mmと17 mm、10月は13 mmと17 mmの双方型となった。4月には8 mmの小さな個体も見られた。11月には、全体を通して28 mmの最大の個体も観察できた。

このように、12月は個体数が少なく、サイズピークを推測することが難しかったが、1月以降は、15-17 mmに落ち着いていた。

殻高サイズの最大値・最小値・平均値

タマキビ Fig. 5は、タマキビの月毎の殻高サイズの最大値・最小値・平均値を示している。

最大値について、6-8月は比較的小さくなって

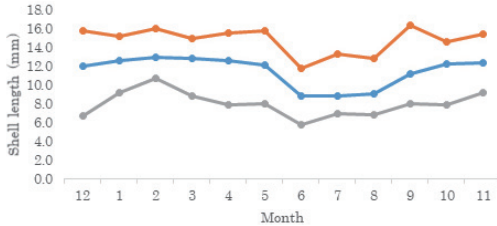


Fig. 5. タマキビの殻高サイズ頻度分布の季節変動。上の線は最大値、中央の線は平均値、下の線は最小値。

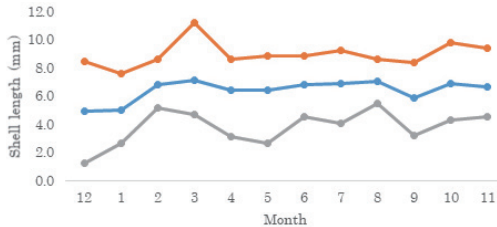


Fig. 6. アラレタマキビの殻高サイズ頻度分布の季節変動。上の線は最大値、中央の線は平均値、下の線は最小値。

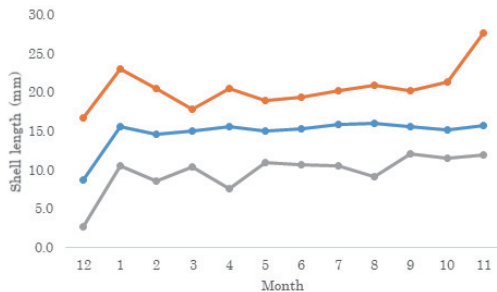


Fig. 7. ヒメウズラタマキビの殻高サイズ頻度分布の季節変動。上の線は最大値、中央の線は平均値、下の線は最小値。

おり、9月に最大値をとり、再び戻った。

最小値について、2-6月にかけて下がり、6月に最小値となった。その後、11月まで上がっていった。

平均値について、12-5月まではほとんど一定で、6-8月に1桁となったが、9月には再び2桁に戻り、10月からはまた変わらなかった。

結論、タマキビに関して、3つの値どれも6月から8月にかけて小さくなった。他の月の平均値は、12 mm 前後となった。

アラレタマキビ Fig. 6は、アラレタマキビの月毎の殻高サイズの最大値・最小値・平均値を示している。

最大値について、3月に10 mmを超える個体が見つかり、最大となった。他の月はほとんど一

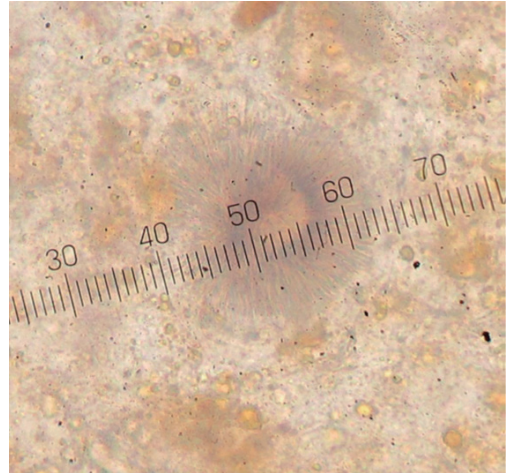


Fig. 8. ヒメウズラタマキビの精子が集団遊泳している様子 (×400)。

定だった。

最小値について、12月に1 mm 台の非常に小さな個体が見つかり、最小となった。その後は、2月にかけて上がり、そこから5月まで下がり、再び8月にかけて上がった。比較的变化が大きかった。

平均値について、12月と1月に最小をとり、その後はほとんど一定となった。

結論、アラレタマキビに関して、平均値は各月6 mm 前後で一定だが、全体を通して、3月に最大値を、12月に最小値を記録した。

ヒメウズラタマキビ Fig. 7はヒメウズラタマキビの月毎の殻高サイズの最大値・最小値・平均値を示している。

最大値について、12月に最小をとり、1月に少し大きい個体が観察できたが、その後10月まで一定であった。11月に最大である25 mmを超える個体が観察できた。

最小について、12月に最小をとったが、1月からは、少し上下に変化はあるもののほとんど一定であった。

平均について、12月に最小をとったが、1月からはほとんど一定であった。

結論、ヒメウズラタマキビに関して、3つの値どれも12月に小さくなった。1月以降平均値は15 mm 前後となり、全体を通して、11月に最大

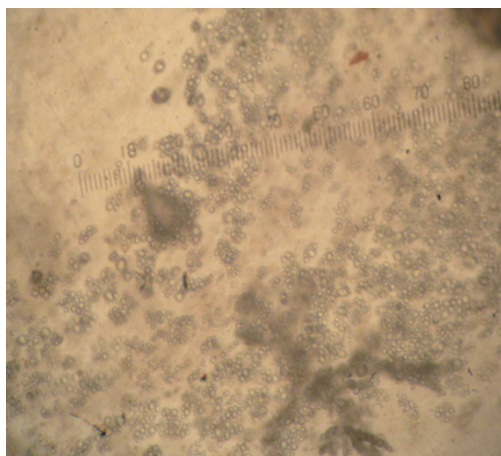


Fig. 9. ヒメウズラタマキビの卵子 (×100).

値を、12月に最小値を記録した。

ヒメウズラタマキビの生殖腺観察

ヒメウズラタマキビは、雌雄異体であるが、生殖腺観察を行った2017年12月から2018年11月までの期間のうち、夏季である8月から10月を除いた9ヶ月間で卵子を持つ個体が見られた(Fig. 9)。精子は5月から7月の3ヶ月間でのみ観察することができた(Fig. 8)。また、精子は単独遊泳の個体も観察されたが、一部の精子が大量に集合して集団で遊泳を行っていた状況が観察できた(Fig. 8)。

■ 考察

タマキビの生活史

タマキビの殻高サイズ頻度分布より、6月から9月のサイズピークは他の月のサイズピークである12–14 mmと比べ、9 mmと小さい値になっていたことから夏季に新規加入が行われていると考えられる。つまり、タマキビの繁殖時期は、年に1回夏の時期であると推測できる。しかし、6月から8月では、11 mm以上の個体が見られなくなっていた。このことから、タマキビの死亡時期も夏の時期であると考えられる。これは、アラレタマキビにおける殻長組成と分布密度の垂直変化について、大垣(1985)によって報告された夏の時期に死亡率が高くなるという研究結果と一致し

ている。1年を通して、最も多く観察できた個体のサイズピークは、13 mmであった。これは、1年を通して採取された全735個体のうちの約22%を占めていた。12 mmと14 mmの個体も含めると約52%と、12–14 mmのサイズの個体が優占していることがわかる。最大殻高は、9月に採取された個体の16 mm台であるが、今回の採取地では16 mm以上の個体はあまり採取されていないことから、タマキビの殻高は16 mm台までしか成長しない個体がほとんどだと考えることができる。また、7 mm以下の個体は、1年を通してほとんど採取することができなかった。この原因として、2つ考えることができる。

第1に、採取の際に見つけやすい、大きいといった特徴の偏ったサイズばかりに着目してしまったことが考えられる。調査地において、タマキビは決して見つけやすい種ではなかったため、50個体集める際、精査しなかったことが原因であると考えられる。

第2に、サイズによって生息地を棲み分けていることが考えられる。今回の調査は、潮間帯で行ったが、実際見つけ取りにて採取した場所は石積護岸である。これは潮間帯の上部に位置する。潮間帯の下部になる干潮線付近の個体は採取しなかったため、このことが原因だと考えられる。干潮線付近において、ふるいなどを用いて採取することで、見つけ取りでは見逃してしまいそうな小さな個体も採取することができれば7 mm以下の個体も見つかったと考えられる。

また、タマキビの寿命について、採取数が50個体に満たない月もあったが、毎月採取することができたため、少なくとも1年以上生きることが分かった。

これらより、大里川に生息するタマキビの生活史において、夏の時期が繁殖期であると推測することができるが、明確な稚貝の定着時期は分からなかった。

アラレタマキビの生活史

アラレタマキビの殻高サイズ頻度分布より、1月を除いて、ほとんどの月で殻高7–8 mmにサイ

ズピークがあるため、このサイズの個体が優占していることがわかる。1月もサイズピークは5 mmにあるが、6-7 mmの個体も採取することができているため、調査期間中の1年間には大きなサイズ変化はなかったといえる。1年を通して、最も多く観察できた個体のサイズピークは、7 mmであった。これは、1年を通して採取された全804個体のうちの約31%を占めていた。6 mmと8 mmの個体も含めると約74%と、調査地におけるアラレタマキビの個体群の大多数をこの大きさの個体で成り立っていることがわかる。最大殻高は、3月に採取された個体の12 mm台であるが、他の月を見ると、10 mmを超える個体自体がほとんど見つからなくなっている。このことから、アラレタマキビに関しては、多数が10 mm台まで成長せず、冬季に殻の成長が大きくなると推測できる。これは、南北海道葛登支におけるアラレタマキビについて宮本ほか(1995)によって報告されている内容からも季節によって成長スピードが変化することが推測できる。2 mm台の個体は、12月のみ見つけられたが、他の月では見つけることができなかった。これは、タマキビでも述べた同様の2つの原因が考えられる。しかし、2つ目に関しては、鹿児島県におけるタマキビ科3種の生態比較における岩重(2012)の研究結果より、稚貝と成貝は同じ場所に生息するという報告があるため、原因とは考えにくく、1つ目の原因が大きいと考えられる。

アラレタマキビの寿命については、タマキビと同様の結果が示唆される。

これらより、大里川に生息するアラレタマキビに関しては、タマキビとは違い、1年を通してあまり変化がなく、繁殖期や稚貝の定着時期は明らかにならなかった。

ヒメウズラタマキビの生活史

ヒメウズラタマキビの殻高サイズ頻度分布より、12月を除いて、ほとんどの月で殻高15-17 mmにサイズピークがあるため、このサイズの個体が優占していることがわかる。12月は、個体採取数が22と目立って低く、グラフを見ると、7

mmにサイズピークがあるが、他のサイズとの差が2個体とあまり参考にならない結果となってしまった。原因として、調査における採取始めであり、種同定がうまくできておらず、ヒメウズラタマキビの種を採取することができなかったことが挙げられる。しかし、12月には、他の月では採取できなかった7 mm以下の個体が観察できている。このことだけで考慮してみると、12月の冬季に新規加入が行われると推測できるが、対象が少ないため、明確には言うことができない。加えて、岩重(2012)や河野・富山(2003)の研究結果と比較しても異なるため、更なる研究データが必要だと考える。1年を通して、最も多く観察できた個体のサイズピークは、16 mmであった。これは、1年を通して採取された全652個体のうちの約20%を占めていた。15 mmと17 mmの個体も含めると約55%と、15-17 mmのサイズの個体が優占していることがわかる。最大殻高は、11月に採取された個体の28 mm台であるが、そもそも20 mmを超える個体がほとんど観察できなかった。これは、種同定で用いた図鑑と比較しても全体的に小さいため、調査地においては、ヒメウズラタマキビの殻高サイズは平均より小さいと考えられる。原因として、寒い地域の方が餌となる藻類が多く、また栄養分が豊富なため大きくなりやすいのではないかと推測できる。毎月のグラフを見て、4月、7月、8月に新規加入が起きていると推測できるが、明確にならなかった。12月を除いて、小さな個体が観察できなかった原因は、タマキビと同様であると考えられる。

ヒメウズラタマキビの寿命については、上記2種と同様の結果が示唆される。

これらより、大里川に生息するヒメウズラタマキビに関しては、タマキビとは違い、1年を通してあまり変化がなく、繁殖期や稚貝の定着時期は明らかにならなかった。

ヒメウズラタマキビの生殖腺観察より、卵子は8月から10月の間は観察することができなかったが、これは観察部位である内臓付近が腐っていたことが考えられる。夏季の高温に加え、研究対象に当たる直射日光等が原因で腐敗してしまった

と考えられるため、もう少し気を遣って処理すべきだった。岩重 (2012) の結果からも、毎月卵子が観察できていることから、卵子は1年中観察できると推測できる。精子に関しては、5月から7月の3ヶ月間でしか観察できなかったが、貝の腐敗が無かったと仮定すると、8月以降も観察できた可能性もある。このため、明確には言えないが、5月から7月の少なくともこの3ヶ月間では繁殖が行われていると推測できる。しかし、河野・富山 (2003) の、春と秋の2回新規加入が行われるという結果とは異なるものになったため、明らかにならなかった。精子の観察において、アクギカイ科では観察されたが、タマキビ科では前例のない集団遊泳を観察することができた。これは、精子が集団を作ることで、受精を効率よく行っていると考えられる。

まとめ

今回の研究において、殻高の季節変化によるサイズ頻度分布、ヒメウズラタマキビの生殖腺観察の観察結果からは、3種とも繁殖期や稚貝の新規加入シーズンを推測することができただけで、明らかにすることができなかった。年により、共通する結果や異なる結果等、データ量に比例して、明らかになることが多くなっているため、今後このような研究が進めばよりタマキビ科の生活史が明らかになると考える。

謝辞

本研究を行うにあたり、適切なお指導、ご助言をいただきました鹿児島大学理工学研究科富山研究室の皆様にご心から感謝申し上げます。加えて、

論文の書き方についてご指導、ご助言を頂きました鹿児島大学理学部多様性生物学講座の皆様にご深くお礼申し上げます。そして、大里川河口に共に向いて調査をお手伝いいただきました同輩の皆様にも心より感謝申し上げます。本稿の作成に関しては、日本学術振興会科学研究費助成金の、平成26-29年度基盤研究(A)一般「亜熱帯島嶼生態系における水陸境界域の生物多様性の研究」26241027-0001・平成27-29年度基盤研究(C)一般「島嶼における外来種陸産貝類の固有生態系に与える影響」15K00624・平成27-30年度特別経費(プロジェクト分)「地域貢献機能の充実」「薩南諸島の生物多様性とその保全に関する教育研究拠点整備」、および、2018年度鹿児島大学学長裁量経費、以上の研究助成金の一部を使用させて頂きました。以上、御礼申し上げます。

引用文献

- 波部忠重. 1961. 続原色日本貝類図鑑. 20 pp.
- 岩重佑樹. 2012. 鹿児島県におけるタマキビ科3種の生態比較. 鹿児島大学理学部地球環境科学科卒業論文.
- 河野尚美. 2004. 鹿児島湾におけるヒメウズラタマキビ *Littoraria (Littorinsis) intermedia* (Philippi, 1846) の生息地による生活史の比較. 鹿児島大学理学部地球環境科学科卒業論文.
- 吉良哲明. 1954. 原色日本貝類図鑑. 25 pp.
- 小島芳男. 1957. アラレタマキビの産卵についての一観察. *Venus* 19: 229-232.
- 小島芳男. 1957. タマキビ及びクロタマキビの繁殖. *Venus*: 224-228.
- 小島芳男. 1958. アツタマキビおよびヒメウズラタマキビの浮遊性卵囊. *Venus* 20: 81-86.
- 宮本 康・伊藤 篤・野田隆史・中尾 繁. 1995. 南北海道葛登支におけるアラレタマキビガイ (*Nodilittorina exigua*) の成長の季節変化. *Venus* 54: 49-56.
- 奥谷喬司. 2000. 日本近海産貝類図鑑. Pp. 801-803.