

桜島大正熔岩転石海岸におけるシマベッコウバイの ω 指数を用いた同所的共存の生態学的分析

當山真澄・富山清升

〒 890-0065 鹿児島市郡元 1-21-35 鹿児島大学理工学研究科理学系生物学コース

はじめに

新腹足目エゾバイ科に属する肉食性のシマベッコウバイ *Japeuthrza cingulata* (Reeve) は、特に腐肉食性が強い巻貝で、潮間帯の岩礁に生息している。伊豆諸島以南・西太平洋に分布し、夜行性である。このシマベッコウバイは、少なくとも4年間生きること、1年で13 mm、2年で20 mm、3年で26.5 mmに成長すること (Ota and Tokeshi, 2002) が報告されている。また、シマベッコウバイや同属のイソニナについての研究例としては、Takada and Kikuchi (1990, 1991) や大田ほか (1996) による、他の軟体動物を含めた潮間帯での生息分布の報告例がある。Ota and Tokeshi (2000) は同所的に生息するシマベッコウバイとイソニナの食性と生長に関して報告した。しかし、まだ生態学的な研究は少なく、新規個体の加入時期などまだはっきりと確認されていないことが多い。

そこで鹿児島市桜島町の袴腰海岸で、さらに、サイズ頻度分布調査、生息密度調査を行うことによって、シマベッコウバイの生活史と垂直分布を調査した。同様な研究を鎌田 (2000)、鎌田ほか (2001, 2002) は、サイズ測定を殻幅で行っているが、今回は殻高で行った。しかし、鎌田 (2000) の報告で、殻幅と殻高は相関関係が証明されたので比較も可能であった。また、袴腰海岸には古腹足目ニシキウズガイ科に属するイシダタミガイ *Monodonta labio confusa* や吸腔目オニツノガイ科に属するカヤノミカニモリも多く生息している。イシダタミガイは、藻食性の巻貝で北海道以

南に分布し、潮間帯の岩礫の間に生息する。カヤノミカニモリは肉食性の巻貝で房総半島以南に分布し、潮間帯の岩の隙間や転石の下、砂の中にかたまって生息する。この3種は、同所的に生息することも多いので、季節ごとにω指数 (Iwao, 1977) を用いて分布の重なり度を求めることで、シマベッコウバイシダタミガイ間、シマベッコウバイーカヤノミカニモリ間の種間関係を分析した。

材料と方法

材料 本研究で対象としたシマベッコウバイは、新腹足目エゾバイ科に属する肉食性の海産貝類である。伊豆諸島以南・西太平洋に分布する巻貝であり、腐肉食性が強く、夜行性で、潮間帯の岩の隙間などに生息し、場所によっては群生することがある。同じエゾバイ科のイソニナに生活様式もよく似ている。殻は紡錘形でやや薄質、各螺層はやや膨れ、殻表には非常に細い螺肋が規則的に走っている。殻口は細長い紡錘形で、殻色は、淡灰色の地色に茶褐色の縦縞があり、螺肋も茶褐色である。殻高は35 mm、殻幅は15 mm (波部・奥谷, 1983)。

シマベッコウバイとの種間関係を調査したイシダタミガイは、古腹足目ニシキウズガイ科に属する藻食性の海産貝類である。北海道以南に分布する巻貝であり、潮間帯の岩礫の間に生息し、潮線内外に群生し多産する。乾燥に強くなく、干潮時には体が乾かないようにするために、石の裏や、

Tōyama, M. and K. Tomiyama. 2021. Ecological study of *Japeuthria cingulata* on lava shore in Hakamagoshi, Sakura-jima, Kagoshima, Japan, coexistence relations between some snail species based on ω-index. *Nature of Kagoshima* 47: 263–274.

✉ 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).

Received: 7 February 2021; published online: 9 February 2021; http://journal.kagoshima-nature.org/archives/NK_047/047-051.pdf

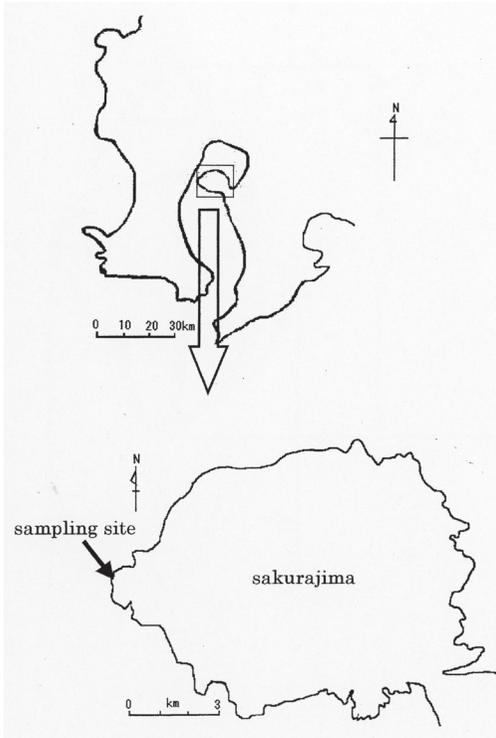


Fig. 1. 調査地.

タイドプールの中に逃げたり、潮が引く前に体内に海水を貯えたりする。殻は重厚堅固、卵円錐形で、螺層は7階、螺溝はせまく、肋は石畳状になっている。殻口は斜め下に傾き、真珠光沢があり、大きい。大きい殻口に比例して、足が広い。そして、軟体部は足の裏だけがクリーム色で全体は黒く、這う速さが速く、活発である。軸唇に牙があり、底唇にも強いひだがある。体層大きく殻表には方形の顆粒を並べた多数の螺脈を石畳状にめぐらし、この石畳が全体暗緑色のものもあるが、多くは暗緑色と淡紅色とが交互になっている。オキナワイシダタミガイでは、石畳の1つ1つが顆粒状に突出しているが、イシダタミガイでは平ら。臍孔はなく軸唇は底唇に移行して彎曲し、その境に、切り込みがあり切り込みの両端は歯状となる。蓋は黄色で、薄く多旋型である。殻高25 mm、殻径22 mm。同様に、シマベッコウバイとの種間関係を調査したカヤノミカニモリは、吸腔目オニツツノガイ科に属する肉食性の海産性貝類である。房総半島以南に分布する巻貝であり、潮間帯

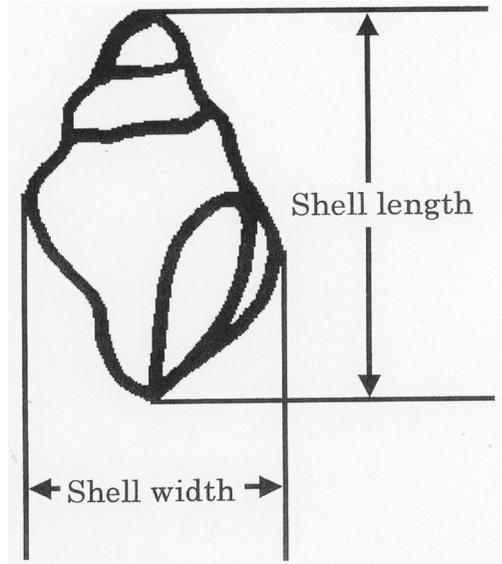


Fig. 2. 殻高・殻幅の部位.

の岩の隙間や転石の下、砂の中などにかたまって生息する。殻は、厚質堅固で、卵円錐形、螺塔は高く、殻には不規則に縦肋が出てその間を細い螺肋が走りっている。螺肋は黒く3本あって、縫合下の1本が他の2本より弱い傾向がある。螺肋の間は白つぼいが、微細な螺肋線がある。いずれも縦溝で切れ大きい果粒状となっている。体層はよく膨れ、背面には縦張肋がある。体層には螺肋が6-7本ある。殻口は半円形で外唇内縁は白色で黒点がある。殻表は粗雑で凹凸が多い。水管溝がわずかに認められる。殻色は灰黒色と白色のまだら模様だが、個体変異も多いく、ときには全身黄色の個体もある。夏にゼラチン質のひも状の卵塊を産む。オオシマカニモリガイに似ているが、このほうは螺塔が低く、体層は大きく、果粒が大きい。殻高は25 mm、殻幅は13 mm、環境によって大きさの変化は著しく、倍くらいサイズが違うものもある (Lewis, 1964; 波部・奥谷, 1983)。

調査地 調査は鹿児島県鹿児島市桜島町の袴腰海岸 (31°35'N, 130°36'E) で行った (Fig. 1)。この海岸は桜島が大正3年に噴火したときに溶出した大正溶岩が基盤になっている転石海岸である。生息密度調査を行うために、調査地の潮間帯を区分した。通常、潮間帯は、潮間帯上縁部、真

潮間帯, 亜潮間帯上縁部の3ゾーンに分けられる (Lewis, 1964). しかし, 今回は潮間帯を次のように4つに区分した. 調査対象のシマベッコウバイ, イシダタミガイ, カヤノミカニモリが見られた上限の線を境に上方を上部, 下方を中部とした. そして, 藻類が生息しているところより上方を中部, 下方を下部とした. さらに中部は, 中・上部, 中・下部と均等に区分した. 上部は大潮高潮線と小潮高潮線の間, 中部は小潮高潮線と小潮低潮線の間, 下部は小潮低潮と大潮低潮線の間に対応する.

上部は石の層が薄く, 中礫に覆われている. 中部は大礫や巨礫というように上部よりも大きな石に覆われており, 場所によっては, 石の層が50 cm以上になるところもあるが, 石の下の砂地が見えるほど石の層が薄いところもある. 下部は藻類に覆われており, 石の層は, どの場所もほとんど一様で, 20-30 cmほどである. 上記に中礫, 大礫, 巨礫を挙げたが, 中礫は粒径4-64 mm, 大礫は粒径64-256 mm, 巨礫は粒径256 mm以上の礫のことである.

サイズ頻度分布調査 サイズ頻度分布調査は2007年1月から2008年1月の大潮または中潮の日中の干潮前後に, 毎月1回行った. 手捕りで50個体以上のシマベッコウバイを採集し, 殻高(mm)をノギスで0.1 mm単位まで測定し, 記録した (Fig. 2). 採集した貝のうち, 殻頂が欠けているものは除いた. そのため, 1月, 2月の個体数が50個体を下回った.

生息密度調査 生息密度調査は季節に1回, 2007年5月, 8月, 10月, 12月の計4回行った. 採集は, 潮間帯を上部, 中・上部, 中・下部, 下部に区分し, 春と夏は中・上部, 中・下部の各地点で50×50 cmのコドラート (方形区) をそれぞれ5ヶ所, 秋と冬は, 中・上部, 中・下部, 下部の各地点で50×50 cmのコドラートをそれぞれ5ヶ所, 海面に水平になるようにランダムに設置し, コドラート内のシマベッコウバイの個体数と殻高 (mm) を測定し, 記録した. 個体数は殻頂が欠けた個体も含め, 殻高の測定は, 殻頂が欠けた個体は除いて行った.

種間関係調査 種間関係調査は季節に1回,

2007年5月, 8月, 10月, 12月の計4回, 生息密度調査と同時にを行った. 春と夏は中・上部, 中・下部の計10ヶ所に, 秋と冬は中・上部, 中・下部, 下部の計15ヶ所にランダムに50×50 cmのコドラート (方形区) を設置し, コドラート内のシマベッコウバイ, イシダタミガイ, カヤノミカニモリの個体数を記録し, それを用いて ω 指数 (Iwao, 1977) を算出した. 殻頂が欠けたシマベッコウバイも個体数に含めた.

ω 指数は2種類の独立分布に対する相対的な分布の重なり度の尺度であり, 次式で表される. $\omega=1$ のときは完全に分布が重なり, $\omega=0$ のときは独立した分布で, $\omega=-1$ のときは排他的な分布を表す. 0.5から-0.5の間は独立分布よりである. ω 指数は2種類の独立分布に対する相対的な分布の重なり度の尺度であり, 下式で表される.

m_x は種Xについての平均密度. m_y は種Yについての平均密度.

$$\omega_{xy} = \frac{\gamma - \gamma_{\min}}{1 - \gamma_{\min}} = \sqrt{\frac{m_x m_y - m_x m_y}{(m_x + 1)(m_y + 1) - m_x m_y}} \quad \gamma \geq \gamma_{\min} \text{ のとき}$$

$$\omega_{xy} = \frac{\gamma - \gamma_{\min}}{\gamma_{\min}} = \sqrt{\frac{m_x m_y}{m_x m_y} - 1} \quad \gamma \leq \gamma_{\min} \text{ のとき}$$

ω は, 分布が完全に重なっているとき最大値1, 独立分布のとき0, 完全に排他的なとき最小値-1をとる.

種Xと種Yに属する個体が同一空間に分布すると仮定する. 種Xに対する種Yの平均こみあい度 (例 1つのコドラート内に種Xが2匹, 種Yが10匹あるとすると, 種X1匹に対して, 種Yは5匹)

$$m_{yx} = \frac{\sum_{j=1}^Q x_{yj} x_{yj}}{\sum_{j=1}^Q x_{yj}}$$

であり, 種Yに対する種Xの平均こみあい度は

$$m_{xy} = \frac{\sum_{j=1}^Q x_{xy} x_{xy}}{\sum_{j=1}^Q x_{xy}}$$

ここで, x_{xy} と x_{yj} はそれぞれj番目の区画内の種Xと種Yの個体数であり, Qは総区画数である.

個々の種内の平均こみあい度が次式

$$m_x = \frac{\sum_{j=1}^Q x_{xy} (x_{xy} - 1)}{\sum_{j=1}^Q x_{xy}}$$

と

$$\dot{m}_i = \frac{\sum_{j=1}^n x_{ij}(x_{ij} - 1)}{\sum_{j=1}^n x_{ij}}$$

で表せるとき、種 X に対する種 X と種 Y 両種の平均こみあい度は

$$\dot{m}_{x,x+y} = \dot{m}_x + \dot{m}_{xy}$$

となる。同様に種 Y に対する種 X と種 Y 両種の平均こみあい度は

$$\dot{m}_{y,x+y} = \dot{m}_y + \dot{m}_{xy}$$

である。もし種 X と種 Y の区別をしなれば、両種を含む全体のこみあい度は

$$\dot{m}_{x,y} = p(\dot{m}_x + 1 + \dot{m}_{xy}) + (1-p)(\dot{m}_y + 1 + \dot{m}_{xy}) - 1$$

となる。ここで、 $p = \sum x_{xy} / (\sum x_{xy} + \sum x_{yx})$ である。

γ は X_{xy} と X_{yx} との間のある種の相関係数と一致しており、直線関係 $X_{xy} = \alpha X_{yx}$ にどの程度近いかわを示す。

$$\gamma = \sqrt{\frac{(\dot{m}_x \dot{m}_y)}{(\dot{m}_x + 1)(\dot{m}_y + 1) - 1}}$$

結果

サイズ頻度分布調査 2007 年 1 月から 2008 年 1 月におけるシマベッコウバイの殻高サイズ頻度分布を Figs. 3-5 に示した。各月のサイズピークは次のようになった。2007 年 1 月は 16 mm, 2 月は 12 mm, 3 月は 11 mm, 4 月は 14 mm, 5 月は 14 mm, 6 月は 15 mm, 7 月は 16 mm, 8 月は 17 mm, 9 月は 17 mm, 10 月は 22 mm, 11 月は 17 mm, 12 月は 23 mm, 2008 年 1 月は 19 mm となった。10 月, 12 月はサイズピークが急に大きな個体になっているが、それを除くと 2007 年 3 月から 2008 年 1 月の期間は、サイズピークが徐々に大きくなっていき、成長していることがわかった。

2007 年 1 月は 17 mm, 22 mm の個体が採集できず、2 月は 20 mm, 24 mm, 27-28 mm, 3 月は 23 mm, 4 月は 24 mm, 6 月は 26-28 mm, 7 月は 24 mm, 29-30 mm, 9 月, 10 月は 27 mm, 11 月は 27 mm, 29 mm, 12 月は 30 mm, 2008 年 1 月は 28 mm の個体が採集することができなかった。

4 月において、殻高 3-4 mm の個体が見られ、二山を示すようになった。その集団のサイズピークは、4 月に 4 mm, 6 月には 5 mm, 7 月には 7 mm, 8 月には 8 mm と成長し、10 月には二山は重なった。9 月において、2 mm の個体が出現したが、9 月以降にその集団が成長したと思われる集団は見られなかった。

生息密度調査 2007 年 5 月から 12 月におけるシマベッコウバイの生息密度の季節変化を Figs. 6-8 に示した。5 月, 10 月, 12 月は、中・上部でシマベッコウバイを見つけることができなかった。Figs. 6-7 からわかるように、個体は中・上部より中・下部、下部に多く生息している。下部の個体も採集した 10 月, 12 月で、中・下部と下部のサイズピークを比較すると、10 月の中・下部、下部のサイズピークがそれぞれ 13 mm, 17 mm, 12 月では、15 mm, 19 mm となっており、下部より中・下部の個体の方が小さいという結果が出た。

鎌田ほか (2001, 2002) は生息密度調査で、殻幅 3 mm 以下の稚貝は下部に生息域が限られると報告しているが、今回の調査では殻幅 3 mm 以下、すなわち殻高 5.6 mm 以下の個体は中・下部、下部どちらでも見つけることができなかった。殻幅 3 mm ≒ 殻高 5.6 mm というのは、鎌田 (2000) の殻幅と殻高長の関係から求めた。

種間関係調査 2007 年 5 月から 12 月におけるシマベッコウバイシダタミガイ間、シマベッコウバイカヤノミカニモリ間の種間関係を調査するための ω 指数の値を Fig. 9 に示した。シマベッコウバイシダタミガイ間の ω 指数は、5 月に -0.09, 8 月に -0.02, 10 月に 0.16, 12 月に 0.38 というように、徐々に増加する傾向が見られた。そして 1 年を通して、排他的な関係を示すことはなかった。

シマベッコウバイカヤノミカニモリ間の ω 指数は、5 月は、カヤノミカニモリの個体数が非常に少なかったために算出することができなかった。また、この 2 種間の ω 指数は、8 月に 0.48, 12 月に 0.22 というように排他的な関係を示さなかったが、10 月は、-0.68 という値で排他的という結果になった。

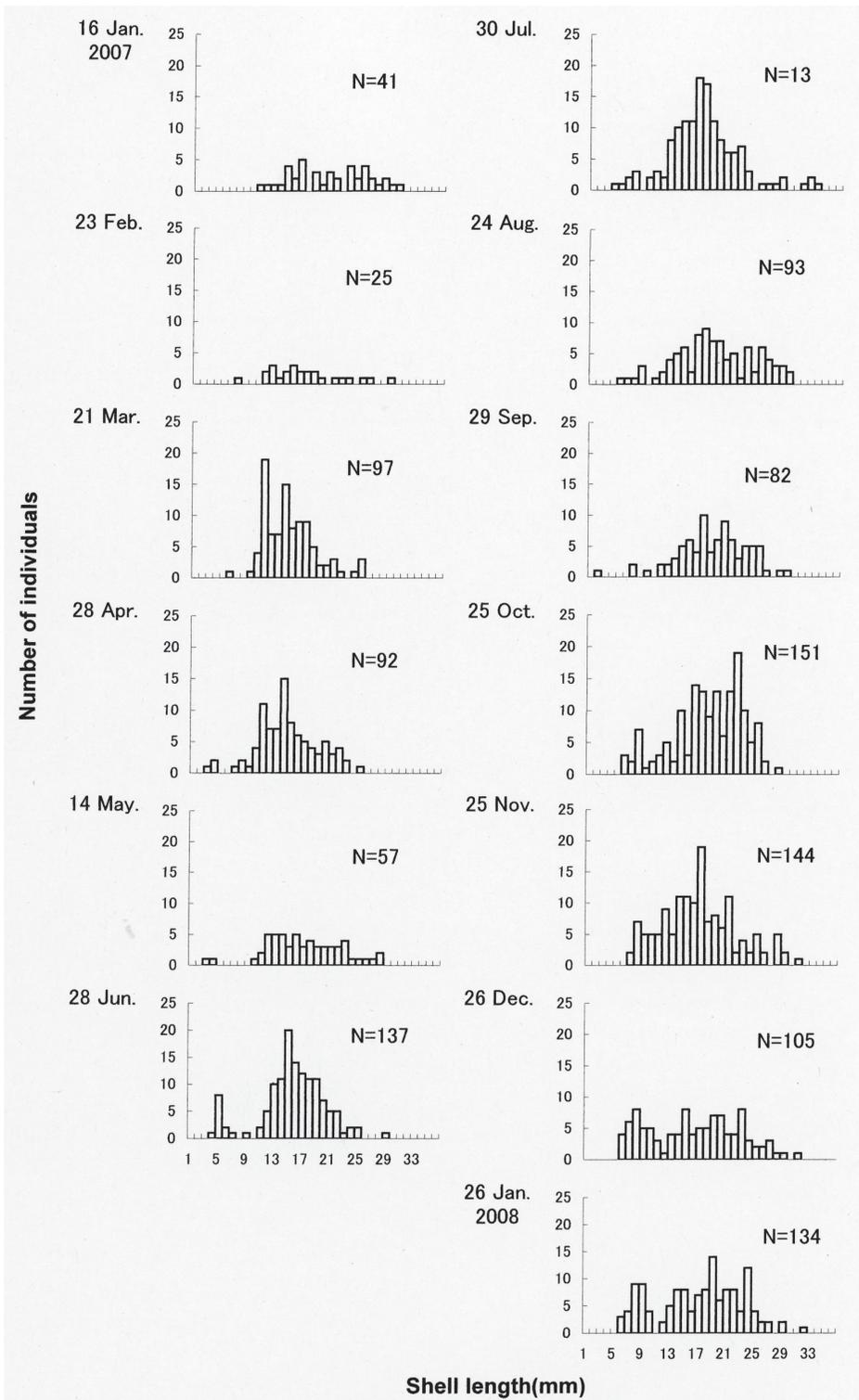


Fig. 3. シマベッコウバイの殻高サイズ頻度分布の季節変化 (個体の個数).

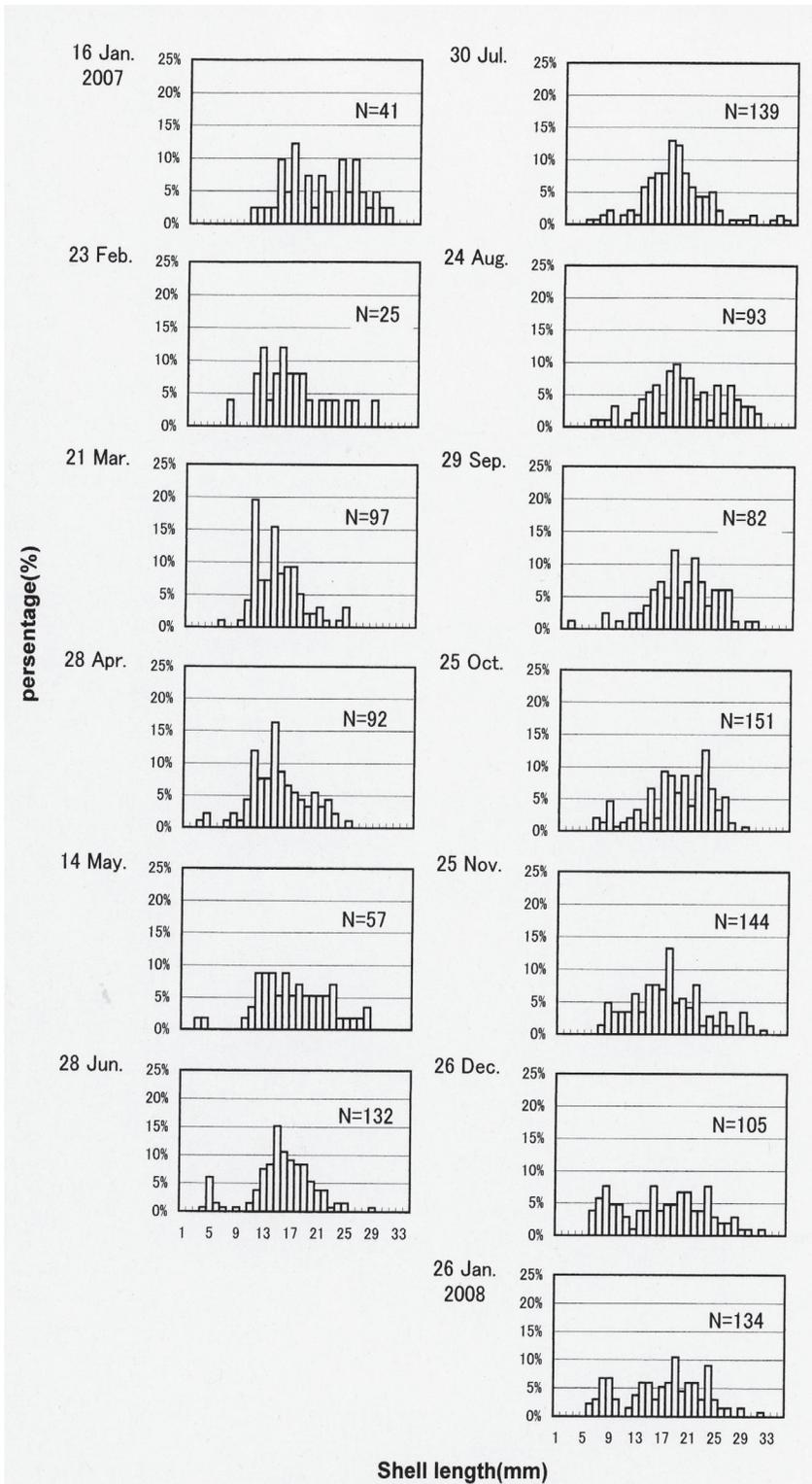


Fig. 4. シマベッコウバイの殻高サイズ頻度分布の季節変化（個体の割合）。

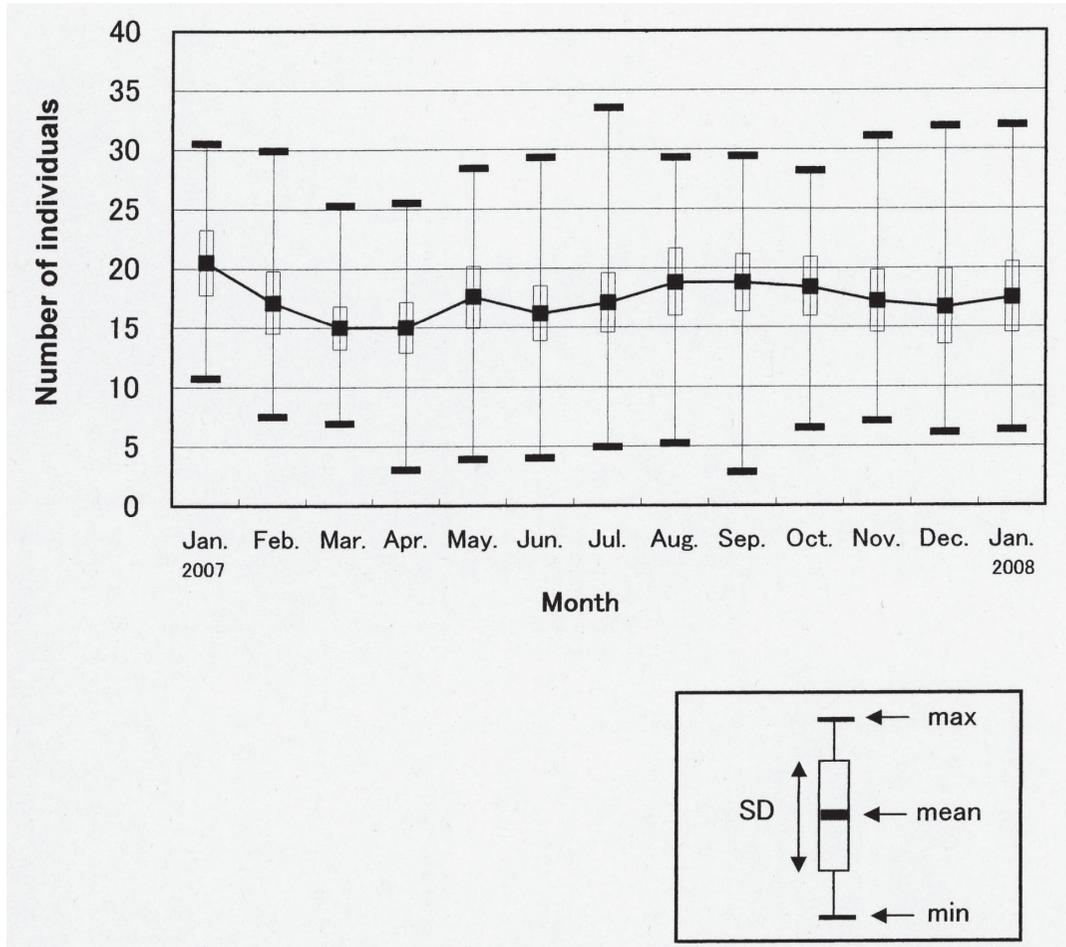


Fig. 5. シマベッコウバイの殻高平均の月変化.

考 察

Figs. 3-4を見ると、ほとんどの月で17-30 mmのサイズの間で採集できなかった個体サイズがある。シマベッコウバイの殻は紡錘形でやや薄質なので、個体が大きくなるのに伴って、波や岩礁によって殻頂が削られたり、欠けてしまうことが多い。そのことと、殻頂が欠けた個体を除いてグラフを作成したために個体数が少なくなったことで、採集されていない個体サイズが生じたのだと推測される。

4月には、3 mmの個体が出現し、二山を示し始めた。シマベッコウバイは生後1年で13 mmに成長すること (Ota and Tokeshi, 2002) から、2006年の暮れから2007年初め頃に加入した新規個体が成長したものだとして推測する。また、鎌田ほ

か (2001, 2002) の報告でも4月に殻幅3 mm (殻高5.6 mm) 以下の個体が多く見られ、Ota and Tokeshi (2002) の研究でも8月に殻高6 mmに成長したと報告されているため、安定的に新規個体加入が続いていると考えられる。

一方で、9月に2 mmの個体が出現したため、新たに新規個体が加入し成長したと推測したが、9月以降にその集団が成長したと思われる集団は見られなかったため新たに新規個体が加入したと考えるのは難しい。

4-9月には二山を示しているが、右側の山は1歳前後から1歳以上の集団が成長したもので、左側の山は、新たに加入した0歳集団のものだと考えられる。その2つの山が10月になると1つの山になっている。これは、左側の新たに加入した

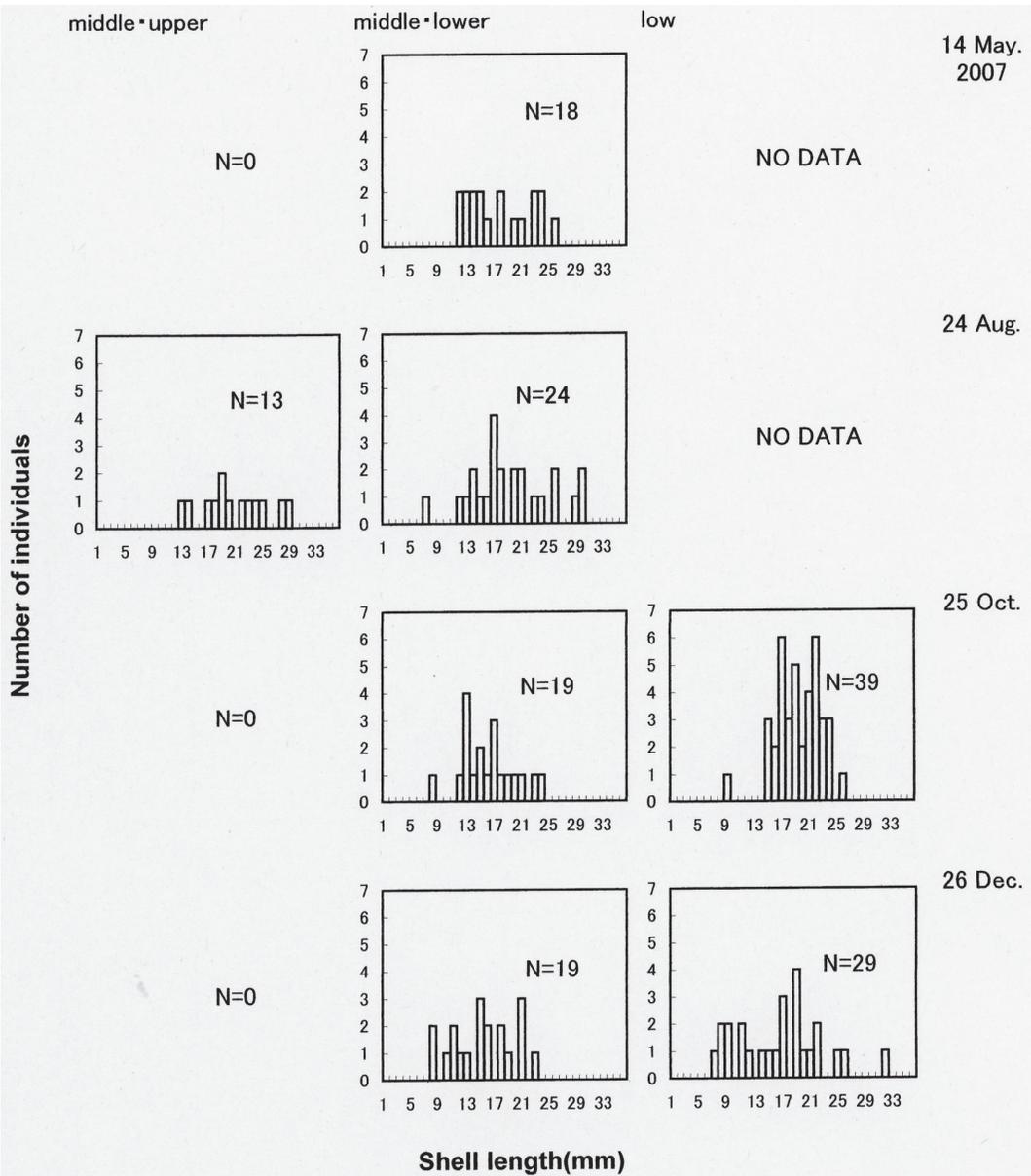


Fig. 6. シマベッコウバイの生息密度の季節変化 (個体の個数).

個体が成長したため、右側の山に組み込まれたものだと考える。

生息密度調査で、中・上部が中・下部、下部に比べて個体数が少ないという結果が出た。これは乾燥から逃れるためだと考えられる。シマベッコウバイの乾燥耐性実験では、乾燥状態で平均 8.98 日間 (SD = 2.56, N = 50) 生存する (鎌田, 2000) という報告があるように乾燥には弱い方ではないが、乾燥は避けたいと思われる。また、餌

が中・下部、下部に集中するので餌の獲得もその一因だと考えられる。

Takada and Kikuchi (1990, 1991) は天草の潮間帯の動物相調査において、シマベッコウバイなどの腹足類の分布状況を報告している。天草の海岸においてもシマベッコウバイは、潮間帯の中部から下部にかけて主に分布しているが、密度のピークは低潮線よりもやや高いところにあり、低潮線付近では個体数が少ない (Takada and Kikuchi,

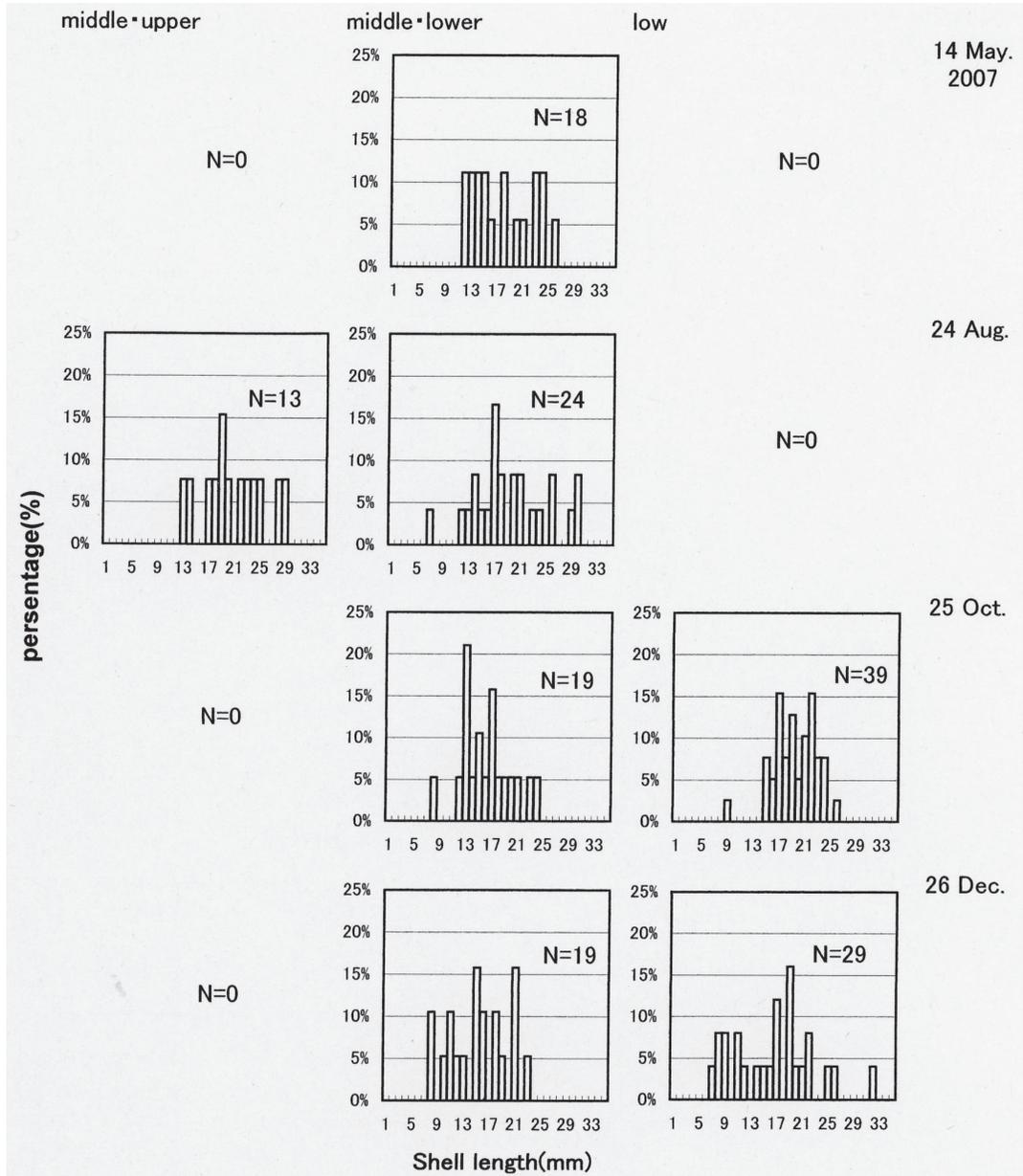


Fig. 7. シマベッコウバイの生息密度の季節変化 (個体の割合).

1991). 桜島の潮間帯でも、シマベッコウバイは潮間帯最下部よりやや上方で1コドラート当たりの個体数が最も多くなっている(鎌田ほか, 2001, 2002). また、潮間帯の低潮線付近の最下部で、他の肉食性貝類の数が多くなっていることから、シマベッコウバイは低潮線のやや上方に生息することにより、他種の肉食性腹足類と空間的な棲み分けを行っているという仮説も提示された

(鎌田ほか, 2001, 2002).

10月, 12月では、中・下部のサイズピークは下部に比べて小さくなっている. 天草・曲崎では小型個体の加入と産卵は垂直分布の中部に多く見られ、成長に伴い分布域が高・低潮位に、特に低潮位域に広がる(Ota and Tokeshi, 2002)との報告から桜島・袴腰海岸でも同じことが言えそうであるが、鎌田ほか(2001, 2002)の報告では、下部

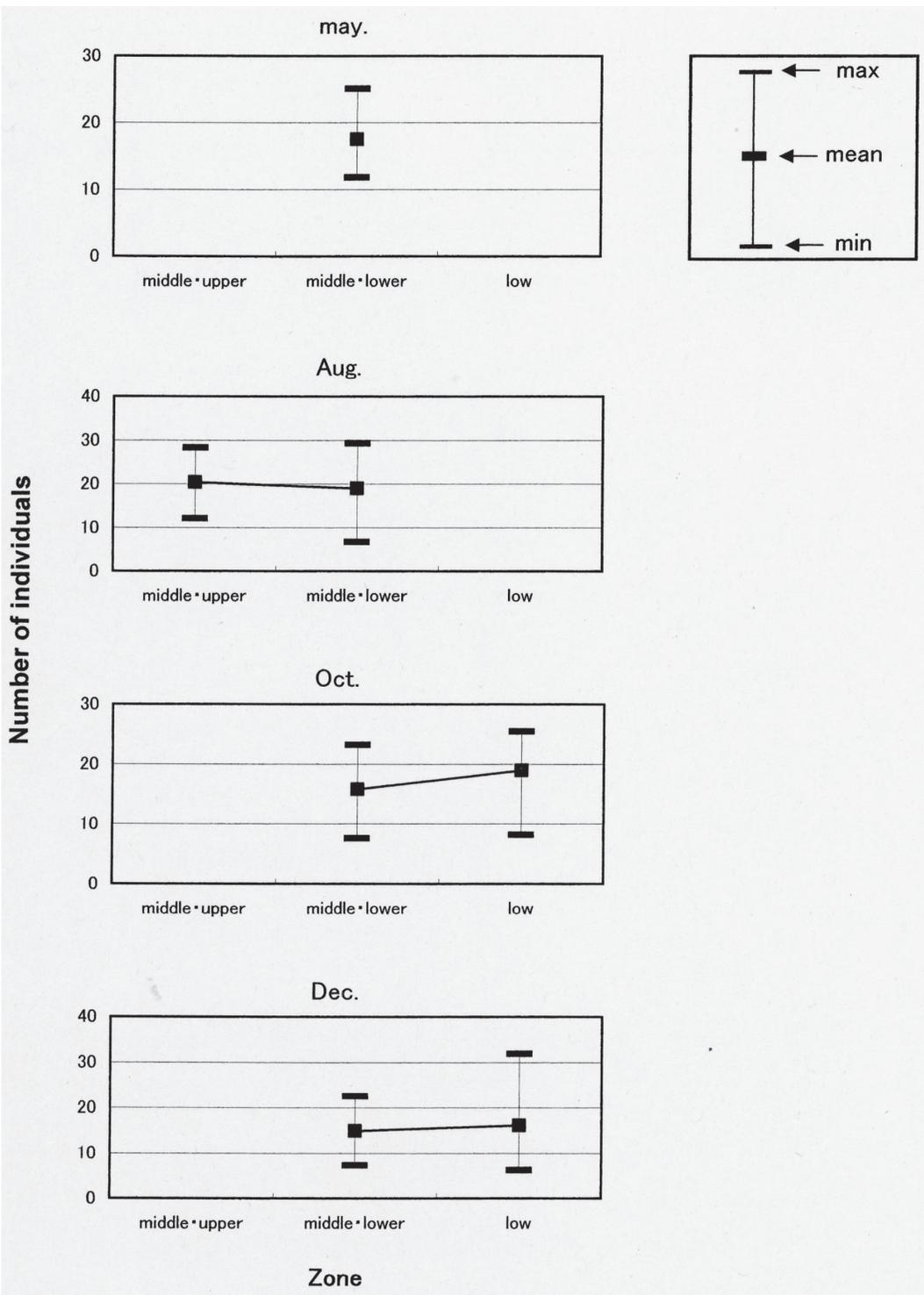


Fig. 8. シマベッコウバイの生息密度の観高平均.

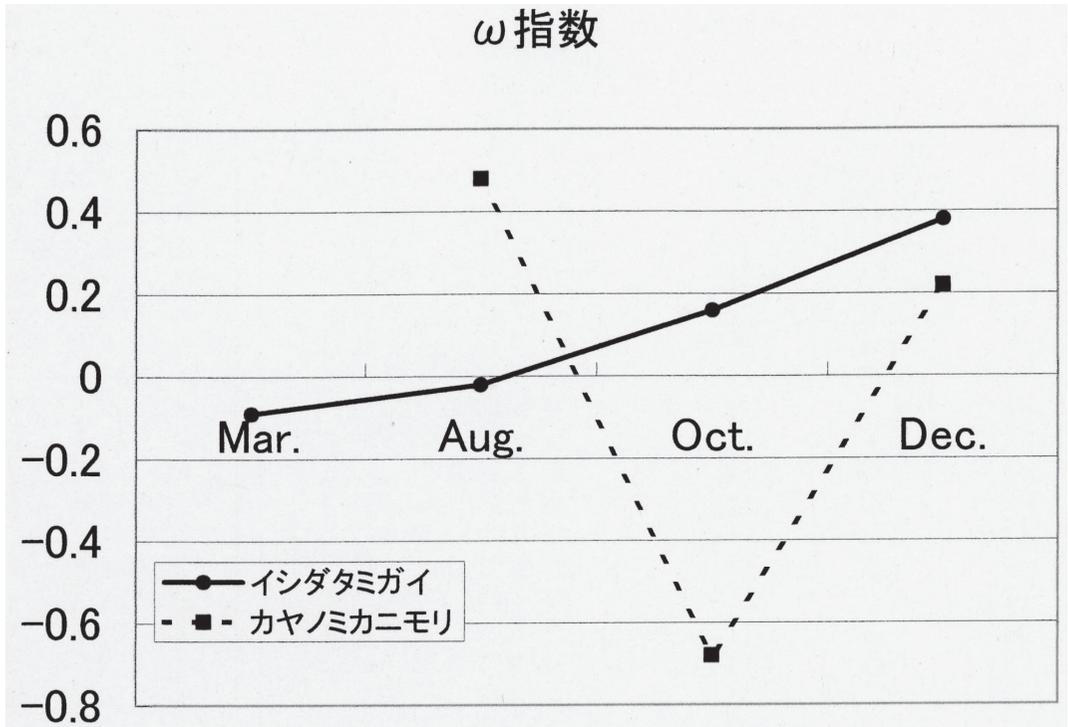


Fig. 9. シマベッコウバイ-イシダタミガイ間, シマベッコウバイ-カヤノミカニモリ間の ω 指数.

で殻幅 3 mm 以下 (殻高約 5.6 mm 以下) の稚貝を多く見つけることができ, 今回の調査では殻高 5.6 mm 以下の小さな個体は見つけることができなかった. そのため, 中・下部に新個体が定着したとは考えることは難しい.

種間関係調査では, シマベッコウバイ-イシダタミガイ間の ω 指数は 5 月, 8 月, 10 月, 12 月の計 4 回 -0.09-0.38 で, 1 年を通して排他的な関係を示さなかった. それは, シマベッコウバイは肉食性で, イシダタミガイは藻食性という食性が異なるというのがその一因だと考えられる.

シマベッコウバイ-カヤノミカニモリ間は, 10 月だけ -0.68 と排他的な関係を示した. その一因は, カヤノミカニモリがシマベッコウバイと同様に肉食性の貝であるためだと考えられる.

謝 辞

本研究を行うにあたり, 鹿児島大学理学部地球環境科学科多様性生物学講座の皆様方に深く感謝申し上げます. また, 論文作成にあたり, 適切

なご助言を頂きました小野田剛さん, Desy Ekawati さん, 武内有加さん, 小長井利彦さん, 中島貴幸さん, 片野田裕亮さん, 市川志野さん, 松本千香さんに深くお礼申し上げます. 最後に, 調査に同行して頂いた橋野智子さん, 吉田稔一さん, 安永洋子さん, 井上康介さん, 下之段佑一さん, 鹿児島大学理学部生態学研究室の皆様方に深く感謝致します. 本稿の作成に関しては, 用皆依里様 (鹿児島学 URA センター), および, 本村浩之先生 (鹿児島大学総合研究博物館) には投稿でお世話になりました. 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 26-32 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 27-32 年度特別経費 (プロジェクト分) 一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, 2020 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・奥谷喬司. 1983. 学研生物図鑑貝 I (巻貝). 学習研究社, 東京.
- Iwao, S. 1977. Analysis of spatial association between two species based on the interspecies mean crowding. *Researches on Population Biology*, 18: 243–267.
- 鎌田育江. 2000. 火山溶岩の転石海岸における肉食性貝類 3 種の生活史と分布について. 2000 年鹿児島大学理学部地球環境科卒業論文.
- 鎌田育江・野中佐紀・富山清升. 2001. 桜島溶岩転石海岸の潮間帯における肉食性腹足類 2 種の分布の季節変動. 九州の貝, 56: 28–36.
- 鎌田育江・野中佐紀・富山清升. 2002. 溶岩転石海岸の潮間帯におけるシマベッコウバイの垂直分布. *Venus*, 60(4): 285–294.
- Lewis, J. R. 1964. The ecology of rocky shores. English Universities Press, London.
- Ota, N. and M. Tokeshi. 2000. A comparative study of feeding and growth in two coexisting species of carnivorous gastropods. *Marine Biology*, 136: 101–104.
- Ota, N. and M. Tokeshi. 2002. A population study of two carnivorous buccinid gastropods on an intertidal stony shore. *Venus*, 60(4): 261–271.
- 大田直友・高田宜武・森 敬介. 1996. 転石地潮間帯におけるフジツボパッチ内外の貝類群集組成の比較. *Benthos Research*, 51: 55–65.
- Takada, Y. and T. Kikuchi. 1990. Mobile molluscan communities in boulder shores and the comparison with other intertidal habitats in Amakusa. *Publications from the Amakusa Marine Biological Laboratory, Kyushu University*, 10: 145–168.
- Takada, Y. and T. Kikuchi. 1991. Seasonal and vertical variation of the boulder shores fauna in Amakusa. *Publications from the Amakusa Marine Biological Laboratory, Kyushu University*, 11: 1–17.