



Title	チヂミボラ <i>Nucella freycineti</i> (Deshayes) 個体群の生産生態学的研究
Author(s)	河合, 溪
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(水産学)
Dissertation Number	甲第3279号
Issue Date	1993-09-30
DOI	https://doi.org/10.11501/3093856
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/49942
Type	doctoral thesis
File Information	000000269584.pdf



チヂミボラ *Nucella freycineti* (DESHAYE)
個体群の生産生態学的研究

河合 溪
平成5年

①

チヌミボラ *Nucella freycineti* (Deshayes) 個体群の
生産生態学的研究

河合 溪

平成 5 年

目次	
1. 調査地	1
2. 調査動物と調査期間	1
3. 調査方法	1
4. 結果	1
5. 結論	1
6. 参考文献	1
7. 謝辞	1
8. 索引	1
9. 図表目録	1
10. 参考文献	1
11. 謝辞	1
12. 索引	1
13. 図表目録	1
14. 参考文献	1
15. 謝辞	1
16. 索引	1
17. 図表目録	1
18. 参考文献	1
19. 謝辞	1
20. 索引	1
21. 図表目録	1
22. 参考文献	1
23. 謝辞	1
24. 索引	1
25. 図表目録	1
26. 参考文献	1
27. 謝辞	1
28. 索引	1
29. 図表目録	1
30. 参考文献	1
31. 謝辞	1
32. 索引	1
33. 図表目録	1
34. 参考文献	1
35. 謝辞	1
36. 索引	1
37. 図表目録	1
38. 参考文献	1
39. 謝辞	1
40. 索引	1
41. 図表目録	1
42. 参考文献	1
43. 謝辞	1
44. 索引	1
45. 図表目録	1
46. 参考文献	1
47. 謝辞	1
48. 索引	1
49. 図表目録	1
50. 参考文献	1
51. 謝辞	1
52. 索引	1
53. 図表目録	1
54. 参考文献	1
55. 謝辞	1
56. 索引	1
57. 図表目録	1
58. 参考文献	1
59. 謝辞	1
60. 索引	1
61. 図表目録	1
62. 参考文献	1
63. 謝辞	1
64. 索引	1
65. 図表目録	1
66. 参考文献	1
67. 謝辞	1
68. 索引	1
69. 図表目録	1
70. 参考文献	1
71. 謝辞	1
72. 索引	1
73. 図表目録	1
74. 参考文献	1
75. 謝辞	1
76. 索引	1
77. 図表目録	1
78. 参考文献	1
79. 謝辞	1
80. 索引	1
81. 図表目録	1
82. 参考文献	1
83. 謝辞	1
84. 索引	1
85. 図表目録	1
86. 参考文献	1
87. 謝辞	1
88. 索引	1
89. 図表目録	1
90. 参考文献	1
91. 謝辞	1
92. 索引	1
93. 図表目録	1
94. 参考文献	1
95. 謝辞	1
96. 索引	1
97. 図表目録	1
98. 参考文献	1
99. 謝辞	1
100. 索引	1
101. 図表目録	1
102. 参考文献	1
103. 謝辞	1
104. 索引	1
105. 図表目録	1
106. 参考文献	1
107. 謝辞	1
108. 索引	1
109. 図表目録	1
110. 参考文献	1
111. 謝辞	1
112. 索引	1
113. 図表目録	1
114. 参考文献	1
115. 謝辞	1
116. 索引	1
117. 図表目録	1
118. 参考文献	1
119. 謝辞	1
120. 索引	1
121. 図表目録	1
122. 参考文献	1
123. 謝辞	1
124. 索引	1
125. 図表目録	1
126. 参考文献	1
127. 謝辞	1
128. 索引	1
129. 図表目録	1
130. 参考文献	1
131. 謝辞	1
132. 索引	1
133. 図表目録	1
134. 参考文献	1
135. 謝辞	1
136. 索引	1
137. 図表目録	1
138. 参考文献	1
139. 謝辞	1
140. 索引	1
141. 図表目録	1
142. 参考文献	1
143. 謝辞	1
144. 索引	1
145. 図表目録	1
146. 参考文献	1
147. 謝辞	1
148. 索引	1
149. 図表目録	1
150. 参考文献	1
151. 謝辞	1
152. 索引	1
153. 図表目録	1
154. 参考文献	1
155. 謝辞	1
156. 索引	1
157. 図表目録	1
158. 参考文献	1
159. 謝辞	1
160. 索引	1
161. 図表目録	1
162. 参考文献	1
163. 謝辞	1
164. 索引	1
165. 図表目録	1
166. 参考文献	1
167. 謝辞	1
168. 索引	1
169. 図表目録	1
170. 参考文献	1
171. 謝辞	1
172. 索引	1
173. 図表目録	1
174. 参考文献	1
175. 謝辞	1
176. 索引	1
177. 図表目録	1
178. 参考文献	1
179. 謝辞	1
180. 索引	1
181. 図表目録	1
182. 参考文献	1
183. 謝辞	1
184. 索引	1
185. 図表目録	1
186. 参考文献	1
187. 謝辞	1
188. 索引	1
189. 図表目録	1
190. 参考文献	1
191. 謝辞	1
192. 索引	1
193. 図表目録	1
194. 参考文献	1
195. 謝辞	1
196. 索引	1
197. 図表目録	1
198. 参考文献	1
199. 謝辞	1
200. 索引	1

目次

1. 緒言	1
2. 調査地と環境要因	3
3. 生殖周期	5
1) 方法	11
2) 結果	
配偶子形成	13
生殖巣の発達	14
性成熟	18
交尾期	20
卵塊産出と稚仔	20
3) 考察	28
4. 成長	34
1) 方法	35
2) 結果	
殻成長	37
体構成部位の成長	51
3) 考察	66
5. 個体の生産量	72
1) 方法	74
2) 結果	
摂食量	77
呼吸量	78
代謝排出量	85
体構成部位におけるエネルギー蓄積と消費	90
個体のエネルギー収支	99
繁殖努力、繁殖価	103
3) 考察	103
6. 個体群動態	109
1) 方法	110

2) 結果	
密度	111
分布の集中度	111
個体群の齢構造	111
死亡率	116
3) 考察	116
7. 個体群のエネルギー収支	118
1) 方法	119
2) 結果	
年間の生産諸量	121
生産量、現存量、P/B比	121
3) 考察	128
8. 総合考察	129
9. 摘要	136
10. 文献	138

1. 緒言

チヂミボラ *Nucella freycineti* (DESHAYES) は東北以北の潮間帯の岩礁域、潮だまり、イガイベツトに普通に見られ、新腹足目アクキガイ科に属し、イボニシ *N. clavigera* やエゾヨウラク *Ocenebra japonica* と共に潮間帯に定在しているフジツボ類やイガイ類などを捕食する肉食性巻貝である。*N. lapillus*、*N. emarginata* などの肉食性巻貝はフジツボ類 *Semibalanus* やムラサキイガイ類 *Mytilus* に対して大きな捕食圧を示すことが多くの報告で指摘されている (Morgan, 1972; Palmer, 1983; Hughes & Dunkin, 1984; West, 1986; Brown & Richardson, 1987)。チヂミボラ個体群も捕食者として潮間帯定在性濾過食者へ大きな捕食圧を与えることにより、岩礁帯特有の底生生物帯状分布の下限を制約する生物的要因となっていると考えられ、潮間帯および潮下帯上部における底生生物群集の構造と機能に大きく関与している主要種群の一つとして注目される。このように潮間帯において重要な生態的地位を占めるチヂミボラ個体群の動態は、潮間帯における底生生物群集を中心とする物質循環や底生生物の群集形成機構の解明には欠かすことのできない重要な課題となろう。また、イボニシ *N. clavigera* がマガキ *Ostrea gigas* の捕食者としてカキ養殖産業に大きな被害を与える (田中, 1949; 小金沢, 1963) ことから、近縁種であるチヂミボラの生活史に基づく生産生物学的研究は、これの具体的防御対策を考える上でも極めて有効な基礎的知見を提供しうると考えられる。

イギリス、アメリカ、オーストラリア等に広く分布する *N. lapillus*、*N. emarginata*、あるいは *N. lamellosa* については成長、稚仔孵出、捕食に関する研究が広くなされている (Gallardo, 1979; Crothers, 1980; Palmer, 1983)。最近では、環境変動に伴う諸器官 (特に栄養器官と繁殖器官) の成長パターンの変化に焦点を当てた研究も多くなされている (Etter, 1988a, 1989; Geller, 1990a, b)。これに対して、北方海域に生息するチヂミボラの生態学的研究、特に生産

生態に焦点をあて、その生活史を検討した研究は極めて乏しいのが現状である。

個体群のエネルギー収支の解明には個体群動態の数量的変動を裏付ける添加と減耗の実態、およびそれに影響する要因の究明が必要条件となる。そのためには、成長様式、生殖周期、孵出など個体加入と死亡や被食など減耗に関する生態学的諸事象を明らかにすることが先決となる。また、同時に成長に伴う個体のエネルギー収支の解明は必要不可欠であり、これらの諸点についても検討した。

この論文はチヂミボラの1)生殖周期、2)成長、3)個体のエネルギー収支、4)個体群動態、および、それぞれの結果に基づいて、5)チヂミボラ個体群のエネルギー収支を明かにし、各章ごとに考察を行った後に、6)その生活環をまとめ、チヂミボラの潮間帯底生生物群集に与える影響についての考察を加えた6部より成っている。

初めに、チヂミボラの生殖周期に関する組織学的研究、交尾行動の野外観察、そして、産出卵囊の出現度合より生殖に関する項目について検討と卵囊内の稚仔の成長を扱った。次の章では、殻と軟体部に分け、それらの成長について検討を行った。ここでは、殻内部に形成される年齢形質を用いて殻成長を検討し、軟体部を足、内臓、中腸腺、生殖線の各部に分け、それぞれの季節成長より、軟体部成長をとらえた。第3に、個体のエネルギー収支を扱った。まず、摂餌生態を明かにした後に、摂食量を求め、それぞれ求めた成長量、代謝排出量、そして呼吸量を差し引くことにより同化量を求めた。第4に、1987年12月から1991年9月までの定点調査で求めたデータから、個体群の年齢構造、死亡率を中心にチヂミボラの個体群動態について検討を行った。次の章では、これまで記述した結果に基づき、白尻潮間帯岩礁域における、チヂミボラ個体群のエネルギー収支について論じ、最後に各項目の結果からチヂミボラ的生活環についてまとめた。

稿をすすめるに先立ち、終始御指導頂いた北海道大学水産学部中尾繁教授、箕田嵩教授、山崎文雄教授、富士昭名誉教授及び五嶋

聖治助教授に対し、謝意を表すものである。また、実験、調査を行うに当り御協力いただいた臼尻実験所の各位、並びに、北海道大学水産学部鹹水増殖学講座諸氏に感謝の意を表すものである。

2. 調査地と環境要因

調査地

野外調査は、北海道南部の臼尻(42° 21'N: 140° 57'E)潮間帯において、約200 x 50 m内の岩礁域 (Fig. 1) で行った。ここは平均潮位が95cm、平均大潮高潮位は143cm、平均大潮低潮位は43cmである。Fig.1のB地域は1987年から1991年にかけてコドラートにより個体数調査を行った70地点を示している。調査地は開放海岸で波当たりが強く、特にこのFig.1のB地域で示した地点は細長い岩礁帯のため、満潮時には岩礁間は細い水路状になり水交換がよく、比較的高くまで飛沫帯となる。また、海水中の6地点は標準海水面下2mまでの地点で、基質は岩盤で転石帯である。生殖周期、体成長と個体のエネルギー収支に用いた個体は、個体数調査へ影響を及ぼさないように、Fig. 1のA地域より採集した。また、殻の季節成長を調べるため、新たにFig.1のC地域に15地点をもうけ、1991年6、9、12月、そして1992年3月において定点内に生息する全個体を持ち帰り年齢査定を行った。これらの潮間帯は イワフジツボ *Chthamalus challenger*、タマキビガイ *Littorina brevicura*、ムラサキインコガイ *Septifer virgatus*の3種が主要種となっている (Fuji & Nomura, 1990)。また、干潮時には調査地内の岩盤上にはイトマキヒトデ *Asterina pectinifera* やヒトデ *Asterias amurensis* が、そして転石下、クレバス内にはイソガニ *Hemigrapsus sanguineus* がしばしば観察された。

環境要因

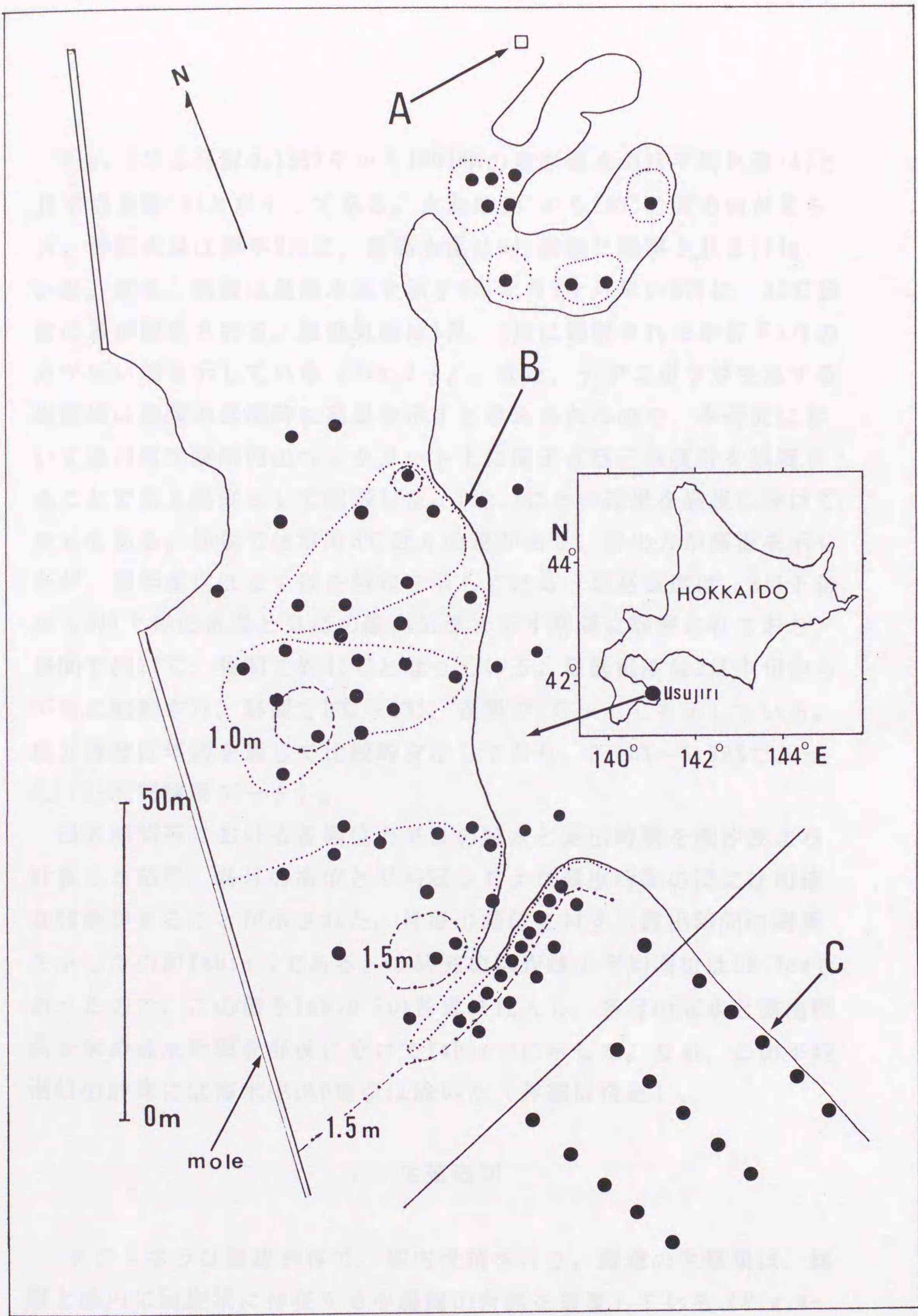


Fig. 1. Map showing the study area (A, B and C) and approximate height in meter. Black circles show the sampling stations.

Fig. 2には臼尻の1987年から1991年の表面海水の月平均気温(A)と月平均水温(B)とが示してある。水温は2°Cから20°Cの間の値が見られ、最低水温は例年2月に、最高水温は9月前後に観察される(Fig. 2-B)。また、気温は最高水温を示す9月より1ヶ月早い8月に、22°C前後の値が観察される。最低気温は1月、2月に観察されるが若干1月の方が低い値を示している(Fig. 2-A)。また、チヂミボラが生息する岩礁域は昼間の低潮時に高温を示すと考えられるので、本研究においては臼尻実験所内のコンクリート上に電子式自己温度計を設置することで岩上温度として記録した。Fig. 3にその結果を昼夜に分けて示してある。昼夜では常時3°C近くの差があり、昼の方が高温を示したが、周年変化はよく似た傾向を示している。最高温度は、8月下旬から9月上旬の水温と気温の最高気温を示す期間に観察されており、昼間で約27°C、夜間で約22°Cとなっている。最低温度は2月中旬から下旬に観察され、昼間で0°C~1°C、夜間で0°C~-1°Cを示している。塩分濃度は年間を通して比較的安定しており、3.16%~3.39%であった(臼尻実験所データ)。

臼尻潮間帯における各潮位の毎日の冠水と露出時間を潮汐表より計算した結果、各月の潮位と平均冠水および露出時間の間には明確な関係があることが示された。月毎の潮位に対する露出時間の関係を示したのがTable 1である。本研究の調査域の平均潮位は99.7cmであったので、この値をTable 1の各式に代入し、各月の冠水と露出時間を求め冠水時間を昼夜に分けてTable 2に示した。なお、この平均潮位の計算には海水中の6地点は除いた(詳細は後述)。

3. 生殖周期

チヂミボラは雌雄異体で、体内受精を行う。雌雄の生殖巣は、螺旋塔上部内に回旋状に存在する中腸腺の背側を被覆している(Fig. 4-A)。精巣は、多数集合した円柱状の精巣小囊より構成されている。この小囊は輸精小管に開口し、輸精管へと続く。輸精管は中腸腺か

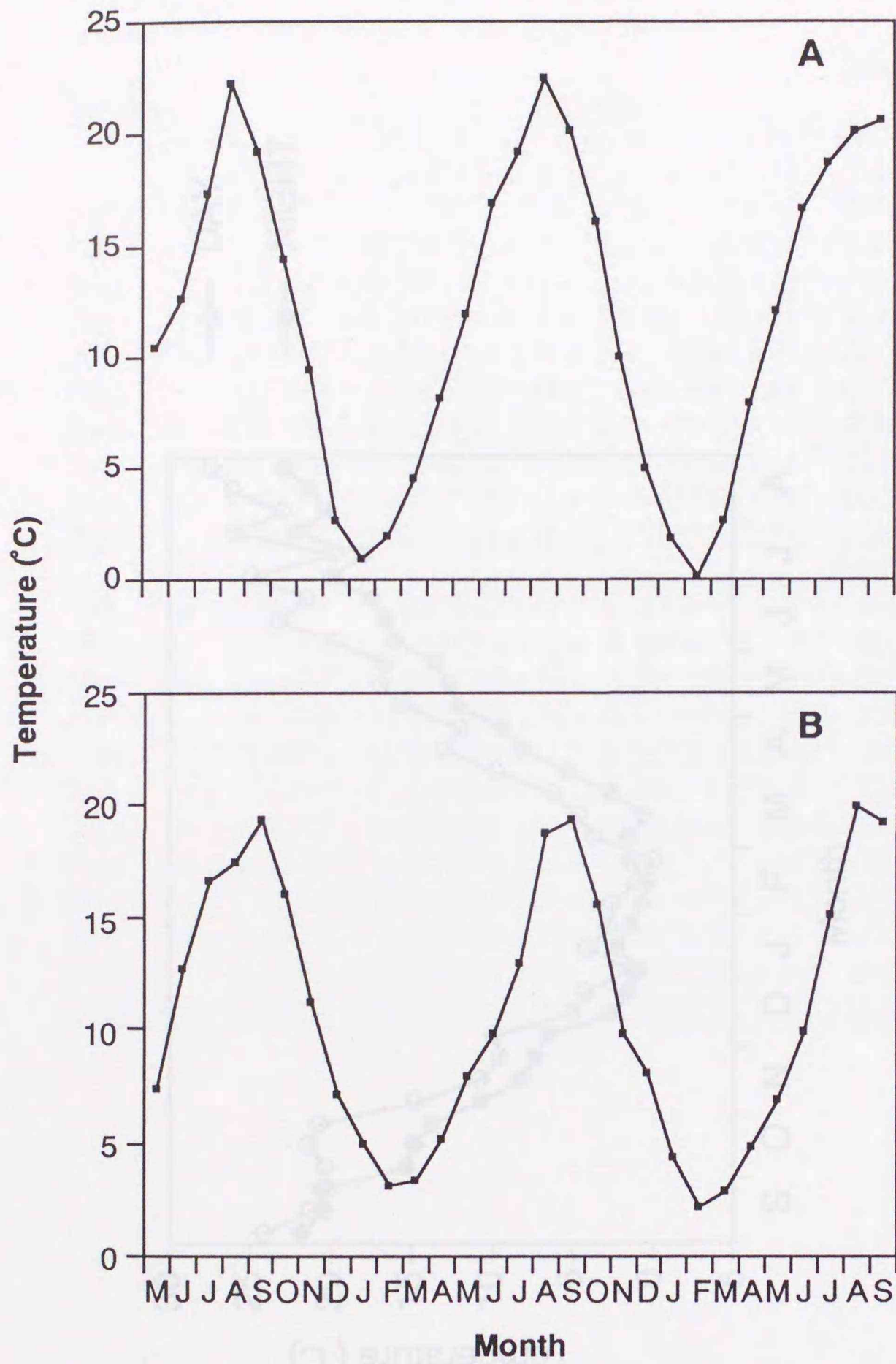


Fig. 2. Seasonal changes in the air (A) and the sea (B) temperature in Usujiri from May 1988 to September 1990.

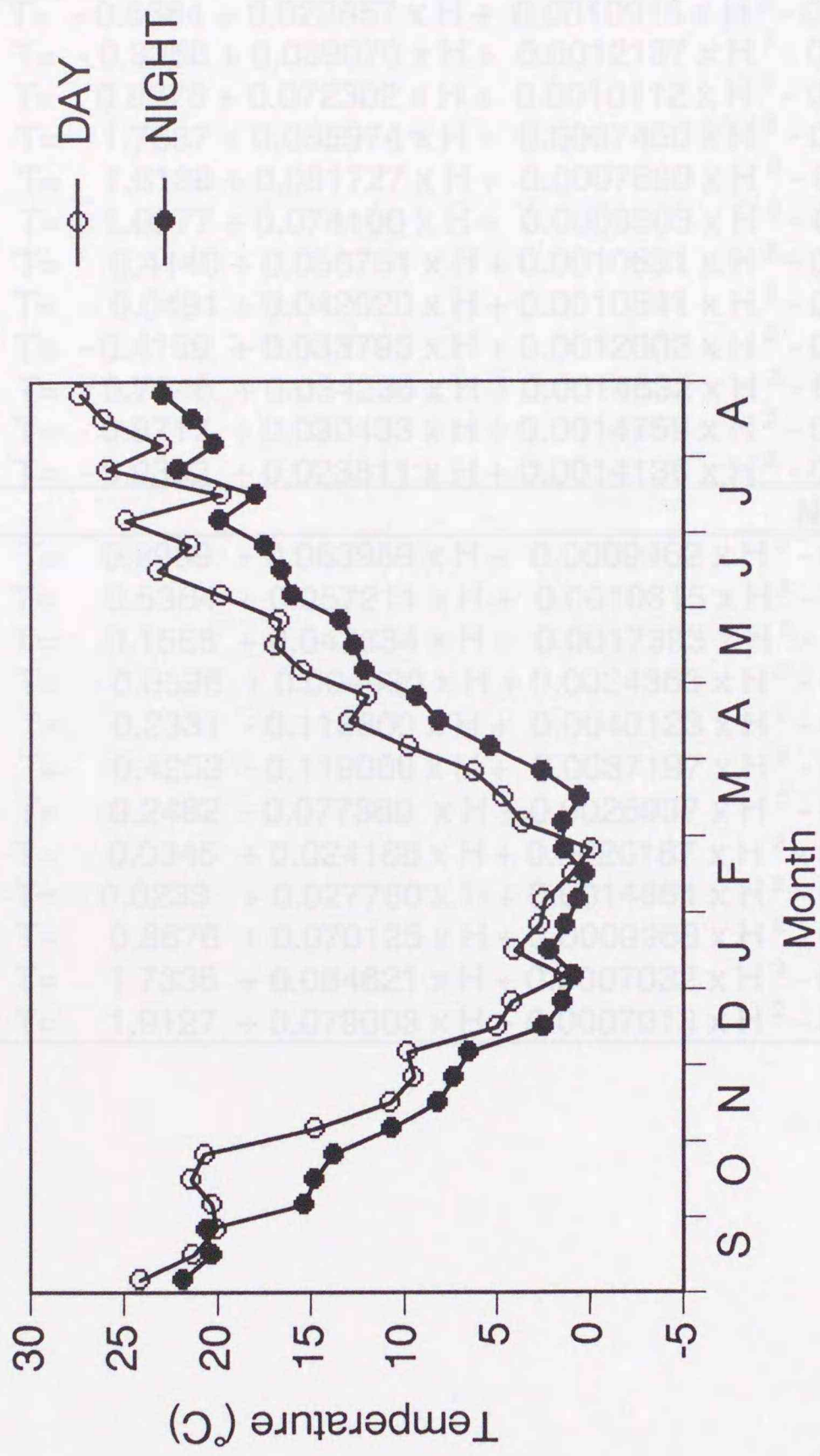


Fig. 3. Seasonal changes in day and night time temperature on the rock in Usujiri from September 1991 to August 1992.

Table 1. Equations showing the relationship between the monthly tidal height (cm) and emersion time (hr.). H: tidal height, T: time.

		Day time
Month	Equation	
Jan.	$T = -0.5684 + 0.022857 \times H + 0.0010915 \times H^2 - 0.0000415 \times H^3$	
Feb.	$T = -0.3368 + 0.039070 \times H + 0.0012137 \times H^2 - 0.0000605 \times H^3$	
Mar.	$T = 0.8878 + 0.072302 \times H + 0.0010112 \times H^2 - 0.0000688 \times H^3$	
Apr.	$T = 1.7637 + 0.085974 \times H + 0.0007450 \times H^2 - 0.0000604 \times H^3$	
May	$T = 1.6138 + 0.081727 \times H + 0.0007890 \times H^2 - 0.0000605 \times H^3$	
Jun.	$T = 1.0977 + 0.074100 \times H + 0.0009303 \times H^2 - 0.0000646 \times H^3$	
Jul.	$T = 0.4140 + 0.056751 \times H + 0.0010631 \times H^2 - 0.0000617 \times H^3$	
Aug.	$T = -0.0491 + 0.042020 \times H + 0.0010841 \times H^2 - 0.0000533 \times H^3$	
Sep.	$T = -0.4199 + 0.033793 \times H + 0.0012002 \times H^2 - 0.0000556 \times H^3$	
Oct.	$T = -0.7646 + 0.034236 \times H + 0.0014632 \times H^2 - 0.0000739 \times H^3$	
Nov.	$T = -0.8717 + 0.030433 \times H + 0.0014759 \times H^2 - 0.0000727 \times H^3$	
Dec.	$T = -0.9352 + 0.023811 \times H + 0.0014136 \times H^2 - 0.0000635 \times H^3$	
		Night time
Jan.	$T = 0.8989 + 0.063989 \times H + 0.0009462 \times H^2 - 0.0000590 \times H^3$	
Feb.	$T = 0.5364 + 0.057211 \times H + 0.0010315 \times H^2 - 0.0000601 \times H^3$	
Mar.	$T = 0.1588 + 0.043334 \times H + 0.0017393 \times H^2 - 0.0001038 \times H^3$	
Apr.	$T = -0.6598 + 0.004430 \times H + 0.0024363 \times H^2 - 0.0001307 \times H^3$	
May	$T = 0.2331 - 0.113800 \times H + 0.0040123 \times H^2 - 0.0001831 \times H^3$	
Jun.	$T = 0.4253 - 0.119000 \times H + 0.0037197 \times H^2 - 0.0001621 \times H^3$	
Jul.	$T = 0.2482 - 0.077360 \times H + 0.0026937 \times H^2 - 0.0001088 \times H^3$	
Aug.	$T = 0.0345 + 0.024186 \times H + 0.0020187 \times H^2 - 0.0000874 \times H^3$	
Sep.	$T = -0.0233 + 0.027760 \times H + 0.0014851 \times H^2 - 0.0000756 \times H^3$	
Oct.	$T = 0.8676 + 0.070125 \times H + 0.0009963 \times H^2 - 0.0000663 \times H^3$	
Nov.	$T = 1.7335 + 0.084621 \times H + 0.0007032 \times H^2 - 0.0000563 \times H^3$	
Dec.	$T = 1.9127 + 0.079003 \times H + 0.0007013 \times H^2 - 0.0000535 \times H^3$	

Table 2. Seasonal changes of emersion (day and night) and immersion time (hr.) of the sampling stations in the intertidal area of Usujiri. ETD: emersion time during day, ETN: emersion time during night, IT: immersion time.

Month	ETD	ETN	IT
Jan.	7.07	9.83	7.09
Feb.	8.47	9.54	5.97
Mar.	10.7	10.7	2.51
Apr.	11	9.8	3.14
May	11.3	9.85	2.75
Jun.	11.3	9.55	3.08
Jul.	10.4	8.39	5.16
Aug.	9.56	8.94	5.49
Sep.	9.07	9.74	5.18
Oct.	9.82	11.15	3.01
Nov.	8.85	11.13	4.02
Dec.	8.56	11.03	4.31

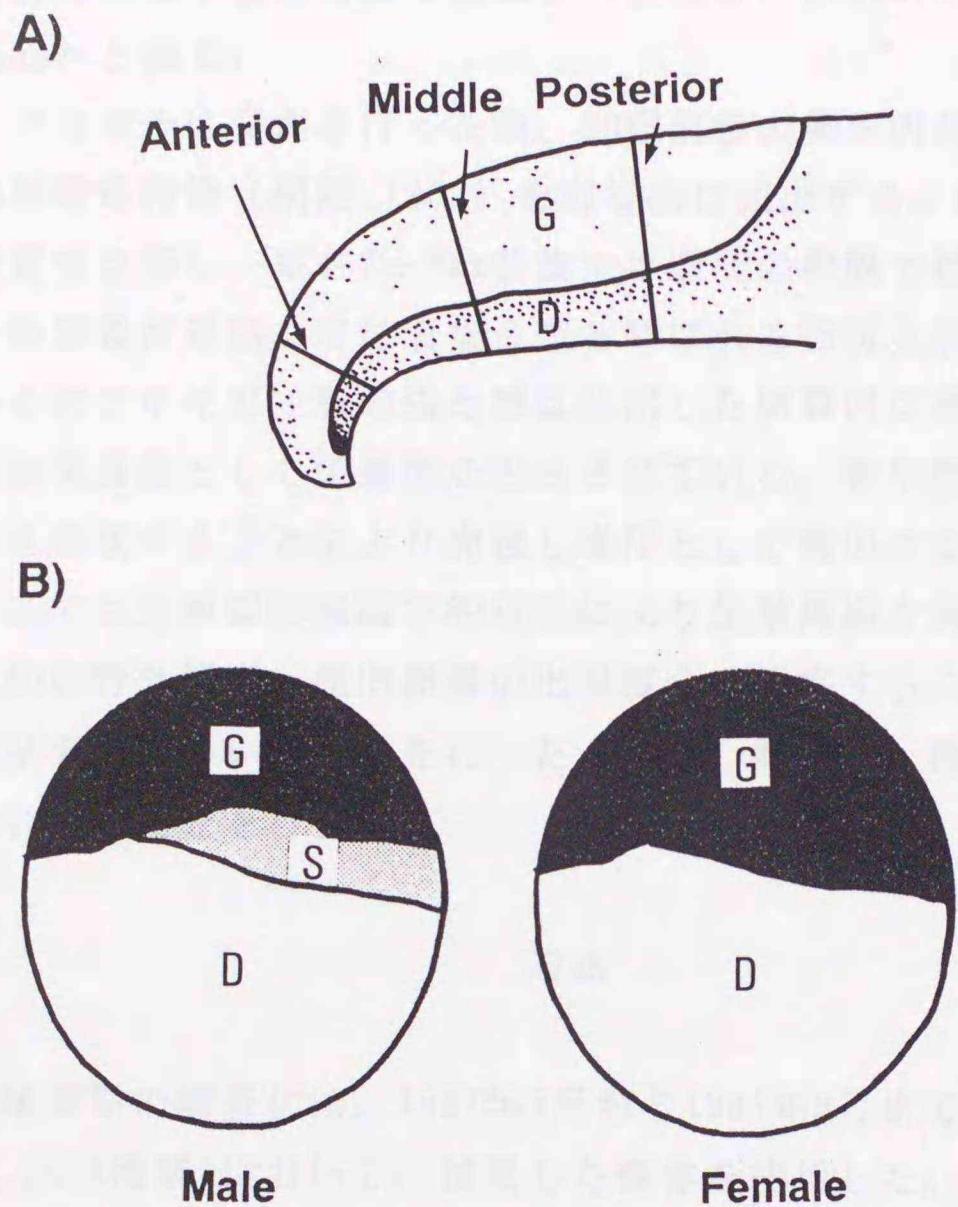


Fig. 4. Diagram of *Nucella freycineti* showing the visceral mass (A) and section of gonad-digestive gland complex (B).

$$G.I.(%) = \frac{1}{N} \times \frac{1}{3} \sum_{i=1}^N \left\{ \left(\frac{Aa_i}{Ga_i + Sa_i + Da_i} \right) + \left(\frac{Am_i}{Gm_i + Sm_i + Dm_i} \right) + \left(\frac{Ap_i}{Gp_i + Sp_i + Dp_i} \right) \right\} \times 100$$

G: gonad, D: digestive gland, S: seminal vesicle, N: total number of individuals, Ga_i : area of gonad in anterior part of individual i , Sa_i : area of seminal vesicle in anterior part (only for male) of individual i , Da_i : area of digestive gland in anterior part of individual i , Aa_i : area of gonad or seminal vesicle (only for male) in anterior part of individual i and Am_i , Gm_i , Sm_i , Dm_i , Ap_i , Gp_i , Sp_i and Dp_i are those of middle part and posterior parts of individual i , respectively.

ら内臓域にかけて複雑に回旋するが、この回旋部は貯精囊としての機能を果たす。その後体右側に沿って伸び、陰茎に達する。卵巣は円柱状の卵巣小囊集合体で輸卵管へと続き、albumin腺、capsule腺、vaginaへと続く。

チヂミボラは交尾を行った後、50個前後の卵を内包する固着型の地物付着性卵囊（網尾,1963）を岩堆面に産出する。産出された卵囊は淡黄色を呈し、長さ7~8mm前後で半透明の卵膜で被われており、個々の卵囊が連結して付着集合型と呼ばれる卵塊を形成している。

多くのアクキガイ科の腹足類は産出した卵囊内に発生卵と共にそれらの栄養源として栄養卵を内包させている。発生卵は卵囊内で栄養卵を吸収することにより発達し稚仔として孵出する。

ここでは生殖腺の組織学的研究により生殖周期を調べ、同時に交尾活動の野外観察、産出卵囊の出現度合を観察することにより交尾期、産卵期について検討を行った。また、孵出率、稚仔の発達様式についても調査を行った。

方法

生殖周期の調査には、1987年9月から1988年9月までの月1回、定点（Fig.1のA地域）において、採集した個体を使用した。採集個体はブアン固定を施して、生殖巣発達の観察に用いた。

ブアン固定の材料は、雌雄各40個体について殻長を測定後、軟体部を摘出し、雌個体については生殖巣の前部、中部、後部の3カ所（Fig4-A）を、また、雄個体については生殖腺と共に、貯精囊として機能する輸精管回旋部位も同時に摘出して、通常のパラフィン包埋法により、5~8 μ mの連続切片とし、デラフィールド・ヘマトキシリンとエオシンの二重染色を施した。

チヂミボラの生殖腺は中腸腺の背側を被覆しているため独立組織として摘出することは困難である。従って、本研究では生殖腺を含む中腸腺の3カ所における断面積と、その内での生殖腺（貯精囊）断面

積との比をもって生殖巣指数とした (Fig. 4-B)。

$$\text{G.I.}(\%) = \frac{1}{N} \times \frac{1}{3} \sum_{i=1}^N \left\{ \left(\frac{Aa_i}{Ga_i + Sa_i + Da_i} \right) + \left(\frac{Am_i}{Gm_i + Sm_i + Dm_i} \right) + \left(\frac{Ap_i}{Gp_i + Sp_i + Dp_i} \right) \right\} \times 100$$

ただし、Nは個体数、Aaiはi番目の個体の前部の生殖腺の面積あるいは貯精囊の面積（雄）、Gaiはi番目の個体の前部の生殖腺の面積、Saiはi番目の個体の前部の貯精囊の面積（雄）、Daiはi番目の個体の前部の中腸腺の面積、Ami、Gmi、Smi、Dmiはi番目の個体の中部の各部の面積、Api、Gpi、Spi、Dpiはi番目の個体の後部の各部の面積を示す。

性成熟サイズを検討するため、成熟期に該当する4月に殻長7mm～29mmの計230個体をFig. 1に示したA地域より採集し、生殖巣および貯精囊の組織像を観察した。雌については生殖巣における生殖細胞の発達過程を、また、雄では貯精囊における精子量に基づいて性成熟に達する個体の大きさを検討した。性成熟サイズはHarvey & Vincent (1989)に従い、個体数の50%が成熟期に達した殻長として求めた。

交尾期、交尾サイズを検討するため、1990年5月から1991年7月までの各月に、Fig. 1のB地域で示される1㎡の各定点内に観察された交尾対数を数え、その殻長を雌雄に分けて測定した。

1987年の産卵期をはさむ4月下旬から9月中旬までの間に、毎週1回定点方形枠内 (Fig. 1のB地域)に見出される産出卵囊数、孵出卵囊数、および被食卵囊数の計数を行うと共に、卵囊内の稚仔発育を観察するために約30個の卵囊を毎週採集した。ここで、被食卵囊とは小型巻貝等の捕食により壁面に穴が開けられた卵囊とし、孵出卵囊とは頭部のゼリー部分が消失し、被食による穴が見られないものを孵出後卵囊とした。また、1988年と1989年においては産出卵囊数のみ計数した。ただし、4月2日、5月24日、7月19日、8月16日は悪天候のため卵囊の定点調査は行えなかった。この仲間は卵囊内に発生卵と栄養卵を含むので、その比率を検討するため、産卵直後にあたる5月上旬と孵出直前にあたる7月下旬に50～60個の卵囊を採集した。採集した

卵嚢は10%海水ホルマリンで固定した後、卵嚢長を測定し外皮を切開して栄養卵と発生卵あるいは稚仔を取り出して計数し、卵径あるいは殻長を測定して、発育過程の観察に用いた。

結果

配偶子形成過程

卵形成： 卵形成過程は高丸・富士(1981)に従い次の6つに区分した。

卵原細胞；8~12 μm の楕円形の細胞で、約6 μm の核が内部に存在し、周りを薄い細胞質が取り囲んでいる。核内には顆粒状の染色質と、数個の仁が見られる(PLATE I-1)。

前卵黄形成期；卵原細胞は増殖を終え、卵母細胞になる。この期の卵母細胞は15~30 μm の楕円形で、成長が進むと、小嚢内に突出して円形を示しはじめる。この期にはまだ、卵黄顆粒は観察されない(PLATE I-2)。

卵黄形成前期；この期の卵母細胞は40~100 μm に成長する。細胞質中には、直径1 μm 前後の卵黄顆粒が現れ始める。この期の核は35~40 μm の楕円形で、内部には1個の仁が存在する(PLATE I-3)。

卵黄形成期；この期の卵母細胞は著しく成長し、洋梨形あるいは楕円形を呈して、小嚢腔内に大きく突出する。100~230 μm の大きさで、細胞質中には10 μm 前後の卵黄顆粒が観察される(PLATE I-4)。

前成熟期；細胞質は10 μm 前後の卵黄顆粒で占められ、200~300 μm の大きさに成長する。40 μm 前後の核内には、1個の仁が観察される(PLATE I-5)。

成熟期；卵母細胞は成長し、200~400 μm の大きさで、相互に他の卵と接触して多角形を呈している。核を取り巻くように、1 μm 前後の卵黄顆粒が観察され、その外側には10 μm の卵黄顆粒が取り

巻く。核内の仁は染色性を失い、組織像として観察されなくなる (PLATE I - 6)。

精子形成：精子形成過程はFeare(1970a)に従い次の4つに区分した。

精原細胞；8~13 μ mの楕円形で5 μ m前後の核をもつ。核内には、数個のエオシンに染まる仁が存在する (PLATE I - 7)。

精母細胞；精原細胞は増殖分裂を終え、第1次精母細胞となる (PLATE I - 8)。細胞の大きさは10 μ m前後の円形で、核内の染色質は網目状を呈している。第一次成熟分裂が行われ (PLATE I - 9)、5 μ m前後の第2次精母細胞となる (PLATE I - 10)。続いて、第2次精母細胞では染色体が中央に並び第2次成熟分裂が行われる。

精細胞；第2次成熟分裂が終了すると、精母細胞は精細胞になる。精細胞は染色質が核の一方に寄り、三日月状を呈し、やがて棒状になる (PLATE I - 11)。

精子；ヘマトキシリンに染まる頭部と、エオシンに染まる尾部から形成される (PLATE I - 12)。精巣で形成された精子は、交尾期まで輸精管貯留部位に貯留されている。

生殖巣の発達

生殖巣の発達段階

生殖細胞は発達に伴い、前項に示したような明瞭な細胞学的特徴を示す。したがって、生殖小囊内に見出される生殖細胞が、どの発育過程に該当しているかを手掛かりとするならば、生殖巣の成熟過程を比較的明瞭に、しかも容易に識別することができる。ここでは次の4つの発達段階に分けて考察した。

回復期：生殖腺小囊の内腔は卵巣、精巣とも、成熟生殖細胞の放出により空洞化しているが、生殖上皮にはすでに、卵原細胞、精

原細胞の出現が認められる。卵巢小嚢内には、卵原細胞の他に、残存卵や、残存卵の卵黄顆粒、前卵黄形成期卵母細胞も認められるが、卵黄形成期の卵母細胞はまだ、出現していない (PLATE II - 1)。精巢小嚢の内腔は空虚であるが生殖上皮に精原細胞が認められ、一部精母細胞が観察される (PLATE III - 1)。

成長期：卵巢小嚢は卵母細胞の成長が著しく、成長により前期と後期に分けられる。成長前期では卵巢小嚢では卵黄形成前期の卵母細胞が卓越し、これが内腔を埋めている (PLATE II - 2)。成長後期では卵母細胞が急激に肥大し、 $10\mu\text{m}$ 前後の卵黄顆粒を多数内包する、卵黄形成期の卵母細胞が、卵巢小嚢内を広く占めている。一部の小嚢には、若干の成熟卵が認められる (PLATE II - 3)。精巢内部は第2次精母細胞が多数形成され、小嚢壁から精原細胞、精母細胞、精細胞の順に配列されている。数は少ないが、すでに内腔には精子塊の出現が観察される。しかし、大部分の小嚢では精子の出現は観察されない (PLATE III - 2)。

成熟期：卵巢小嚢は相互に接触し、多角形を示す成熟卵により占められる。成熟期は内腔を埋めている成熟期卵母細胞の発達により2期に分けられる。成熟前期ではやや小型で、卵黄顆粒が一様の大きさを示し、主として染色性を失っていない仁をもつ成熟期卵母細胞が、小嚢内を占めている (PLATE II - 4)。成熟期では前成熟期卵母細胞よりやや大きめで、核の回りに顆粒状の卵黄顆粒が集まり、染色性が失われた仁をもつ成熟期卵母細胞が小嚢内の多くを占めている (PLATE II - 5)。精巢小嚢の生殖上皮には、精原細胞と精母細胞は見られるが分裂はあまり行われておらず、内腔はかなりの部分を精子塊により占められる (PLATE III - 3)。

放出期：卵巢は成熟期卵母細胞の放出により、小嚢は空洞化し、残存卵が観察される (PLATE II - 6)。精巢も卵巢と同様に精巢小嚢内は空洞化しており、ここに残存精子塊が認められる。また精原細胞や精母細胞は認められるが、精子形成は行われていない (PLATE III - 4)。

貯精囊の発達段階

貯精囊として機能する輸精管回旋部位の雄性生殖巣の発達段階に伴う形態的变化の過程を、組織学的特徴および内腔の精子量に基づいて、次の3期に区分した。

休止期：輸精管を構成している繊維性結合組織は厚く層状をなし、内部は空洞化している。区別した3期の内で、繊維性結合組織は最も厚い。そして、上皮細胞層には、黄色顆粒小体が認められる(PLATE III-5)。

貯留期：貯精囊には、その内腔に、精子が渦巻状を呈して、多量に貯留されている。この期の上皮細胞は薄く、休止期にみられた黄色顆粒状小体は消失している(PLATE III-6)。

放出期：貯精囊内腔には、まだ多量の精子が貯留されているが、量的には前期より減少する。上皮細胞は精子量の減少に伴って、その厚さを増している(PLATE III-7)。

以上に述べてきた各発達段階の生殖巣および貯精囊が、観察個体中に占める割合の周年変化は個体群成熟の度合を表す。Fig.5にその結果を示す。回復期卵巣は6月より見られ、7月から8月にかけて最大の出現率に達し、以後、減少しながら12月ごろまで続く。成長期及び成長後期は7月から見られ始め、9月、10月には全体の70%前後に達した後、出現率は減少するが、2月ごろまで見られる。成長期は、9月に出現率が最大になり、その後、減少して2月には見られなくなる。一方、成長後期は11月に出現率が最大に達した後、徐々に減少して2月まで若干見られる。成熟期卵巣は、11月に急激に増加して2月に最大の出現をむかえる。そして、3月には急激に減少し、5月にはほとんど見られなくなる。このことは産卵が3月頃に始まり、5月まで続くことを示唆している。

一方、精巣の成熟過程は、卵巣に見られるそれとは様相を異にしている。精巣は3月より回復期をむかえ、5月から7月に最大の出現を

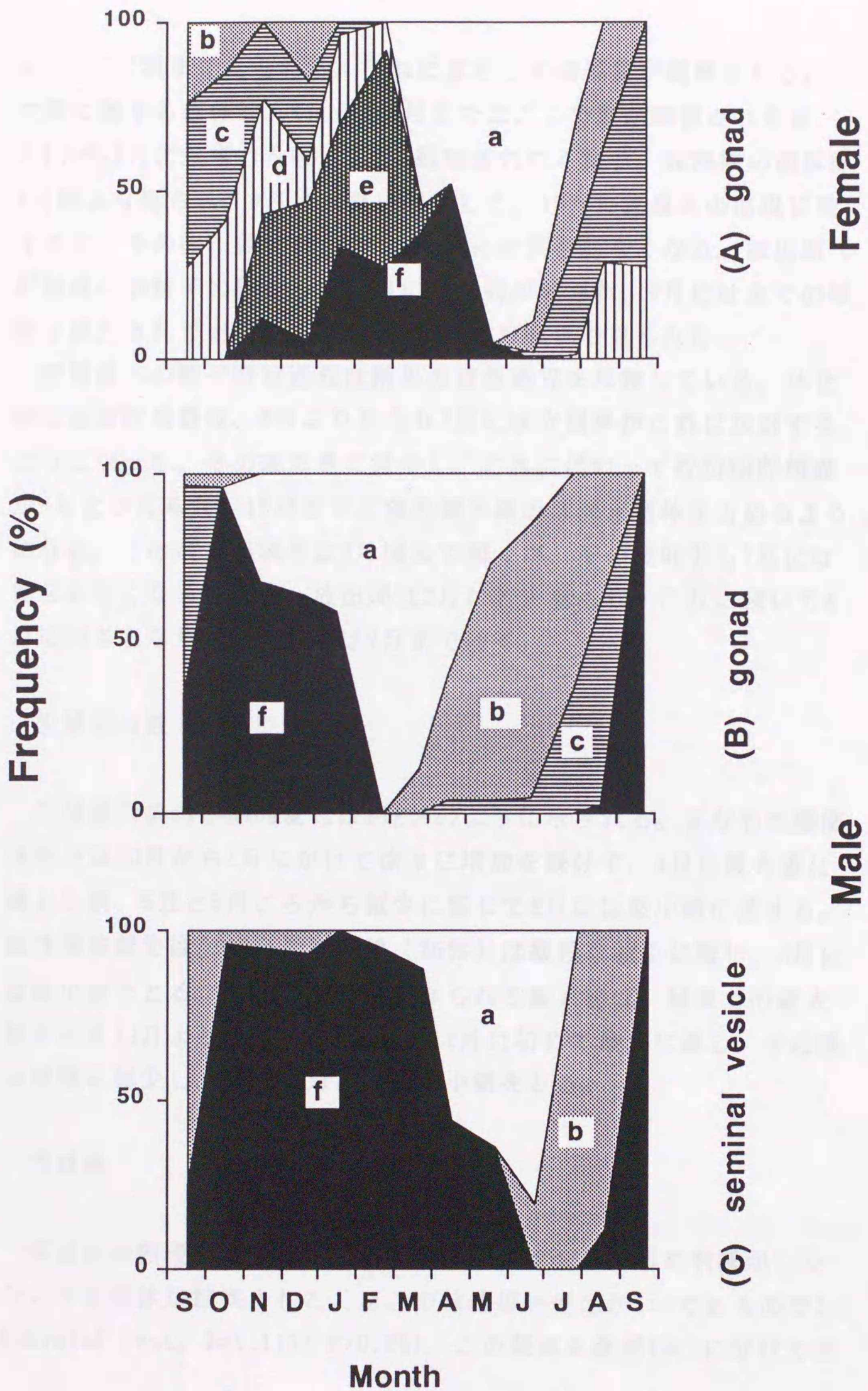


Fig. 5 Diagram showing the relative proportion (%) of snails in each gonad stages (A & B) and seminal vesicle stages (C). a: Spent stage, b: Recovery stage (gonad), Resting stage (seminal vesicle), c: Active stage, d: Late-active stage, e: Early mature stage, f: Mature stage (gonad), Accumulating stage (seminal vesicle).

示し、9月頃まで見られる。それに並行して成長期が観察される。この期に属する個体は、4月より6月まではごく少数が観察されるが、7月から8月に急増した後、9月に観察されなくなる。成熟期の個体は8月頃より見られ、9月に急激に増加して、10月には最大の出現に達するが、その後、徐々に減少して2月には見られなくなる。放出期（貯精囊への精子の移動）は11月に40%弱が見られ、2月には全ての個体で放出されており、放出期の個体は7月頃まで見られた。

貯精囊への精子貯留過程は精巣の成熟過程を反映している。休止期にある貯精囊は、6月より見られ7月には全個体がこれに該当するようになった。その後急速に減少し、これに代わって貯留期貯精囊が8月より見られ、10月までに雄性個体群のほぼ全個体を占めるようになる。この高い出現率は3月頃まで続くが、その後低下し7月には見られなくなる。また、放出期は2月に若干見られ、これに続いて4月に70%となり、この出現は7月まで続く。

生殖巣指数

生殖巣指数の季節的变化はFig.6のように示される。すなわち雌個体群では10月から1月にかけて徐々に増加を続けて、4月に最大値に達した後、5月と6月ごろから減少に転じて8月には最小値に達する。雄性個体群では、10月の最大値（25%）は緩慢な減少に転じ、8月には最小値をとる。一方、貯精囊にみられる最大値は、精巣での最大値を示す10月よりほぼ2カ月遅れて12月に初めて最大に達し、その後は緩慢に減少し、6月と8月ごろに最小値をとる。

性成熟

前述の成熟段階以外に生殖巣の観察からは全く雌雄の判断がつかない小型個体が観察された。ここでは雌雄の性比が1:1であるので（binomial-test, $Z=1.117$; $P>0.05$ ）、この個体を雌雄1対1に分けて表

最も多いのが、17である。雌では成熟期以降ともつ鱗片が成長16mm
 以上に達するまでに作れ、成熟期に達するまで成長し、成熟期に
 達するまでの間に成長が止まる。成長17mm以上になると、成長16
 mm-17mmの鱗片間で少くとも1枚の鱗片が脱落する。成長18
 mmからは脱落、あるいは脱落の間に鱗片が脱落して成長17mm以上
 になるまで成長が止まる。このように、成長17mm以上になると、
 成長16mm-17mmの鱗片間で少くとも1枚の鱗片が脱落する。成長18mm
 以上になると、成長17mm-18mmの鱗片間で少くとも1枚の鱗片が

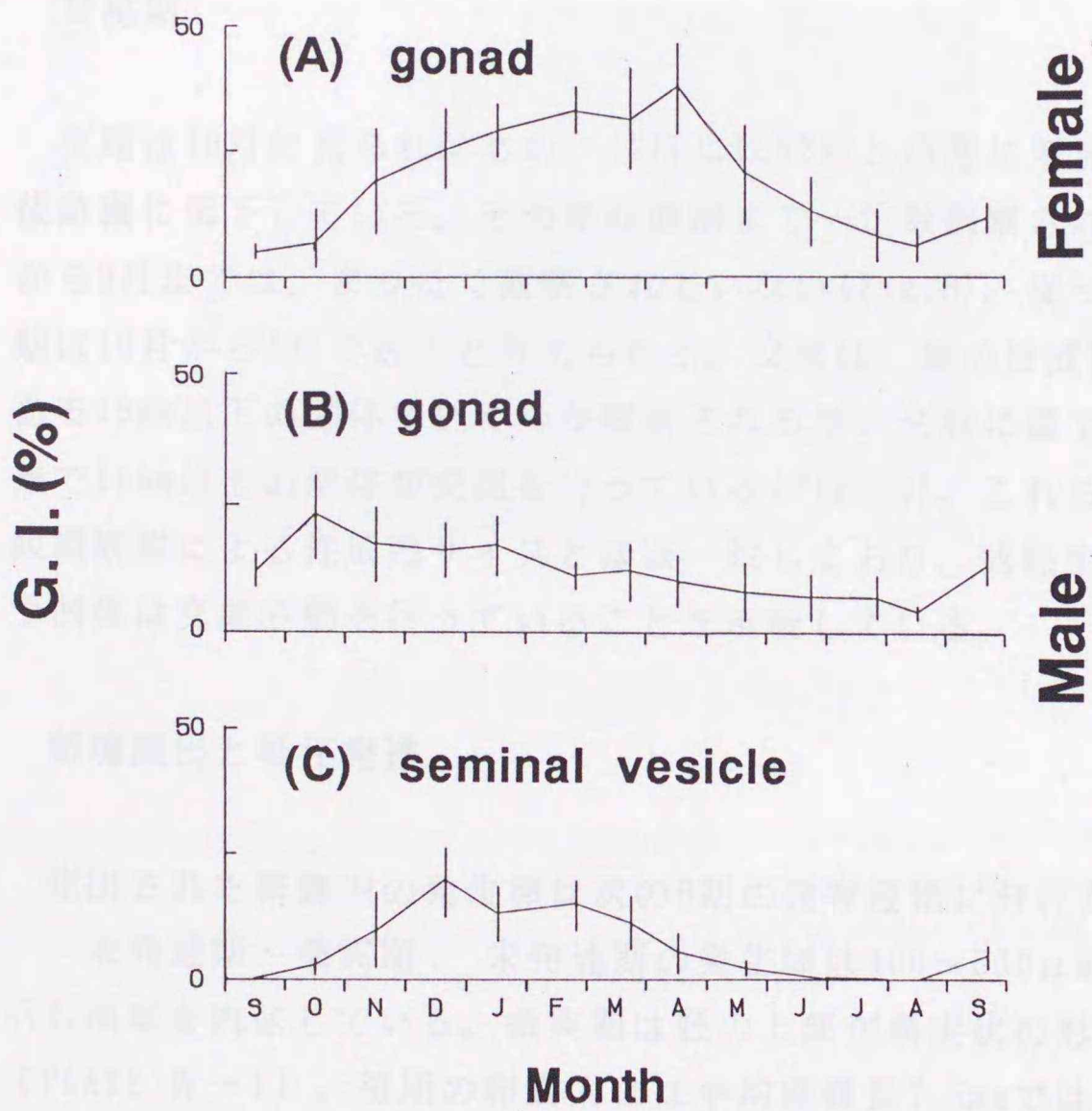


Fig. 6. Seasonal changes of gonad index. Each vertical bar shows the range of standard deviation. Samples are forty individuals in each sex.

示したのがFig.7である。雌では成熟期卵巢をもつ個体が殻長15mmを境にして殻長の増大に伴い、漸進的にその割合を増大し、殻長19mmでは全ての個体が成熟卵巢を保有している。一方、雄では、殻長7mm-15mmの個体間で少数ではあるが貯留期の貯精嚢をもつが、殻長15mmからは貯留期、あるいは放出期の割合は急増し、殻長17mm以上になると全個体がこれに該当する。これらのことより、臼尻弁天島潮間帯チヂミボラ個体群では雌性個体では19mm、雄性個体では15mmで初めて生殖群に加入すると考えられる。

交尾期

交尾は10月に見られはじめ、12月には92対と急激に増加し、その後急激に低下している。その後産卵期まで一定数観察されるが、5月から9月までは、まったく観察されていない(Fig.8)。従って、交尾期は10月から4月であると考えられる。交尾は、雌の性成熟サイズである19mm以下の個体でいくつか観察されるが、全般に雌で19mm以上、雄で15mm以上の個体が交尾を行っている(Fig.9)。これらの値は、組織観察による性成熟サイズとほぼ一致しており、成熟生殖腺を持つ個体は交尾活動を行っていることを示唆している。

卵塊産出と稚子発達

産出された卵嚢内の発生卵は次の6期の発育段階に分けた。

未発達期～桑実期：未発達期の発生卵は400～500 μ mで球形を示し油球を内包している。桑実期は胚の上部が桑実状の形態を示す(PLATE IV-1)。初期の卵嚢内には平均卵嚢長7.5mmでは平均50.3個の卵を内包している。

トロコフオア期～初期ベリジャー期：約400 x 500 μ mの大きさで、ベラムが形成途次の個体から完成した個体までを含む。この時には、殻の形成はまだ見られない(PLATE IV-2)。

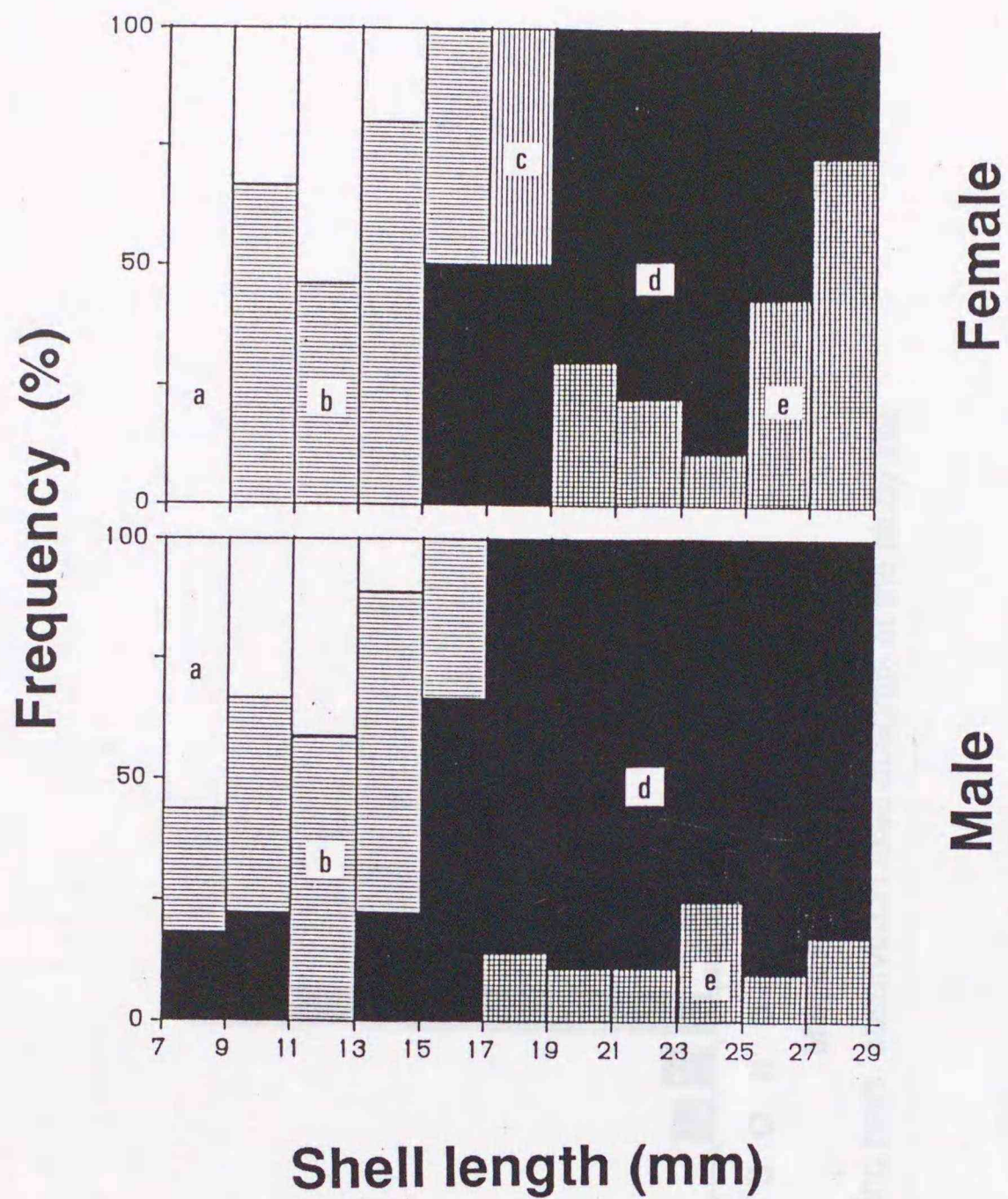


Fig. 7. Diagram showing the relative proportion (%) in various stages of ovary or seminal vesicle in each size group. a: Unsexed. b: Recovery stage (female), Resting stage (male), c: Active stage (female), Accumulating stage (male), d: Mature stage (female), Accumulating stage (male), e: Spent stage.

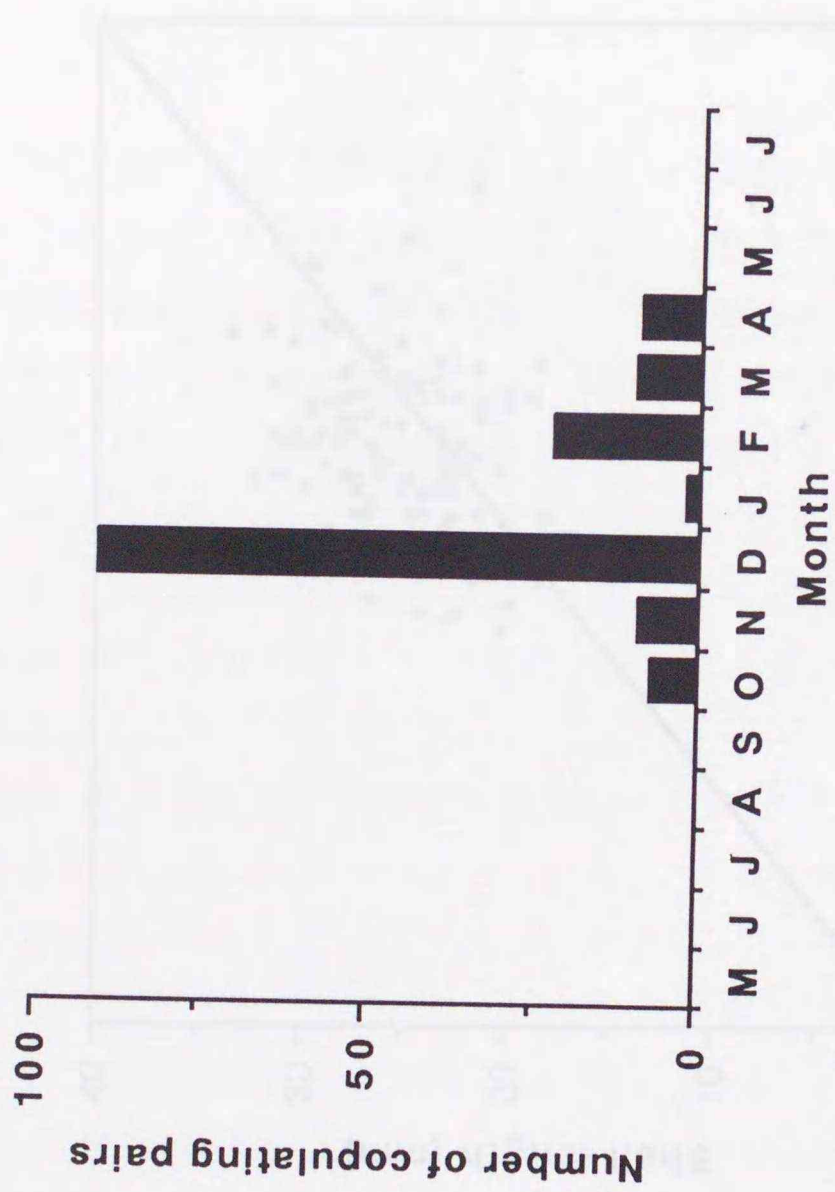


Fig. 8 Number of copulating pairs observed in fixed quadrats at the study site.

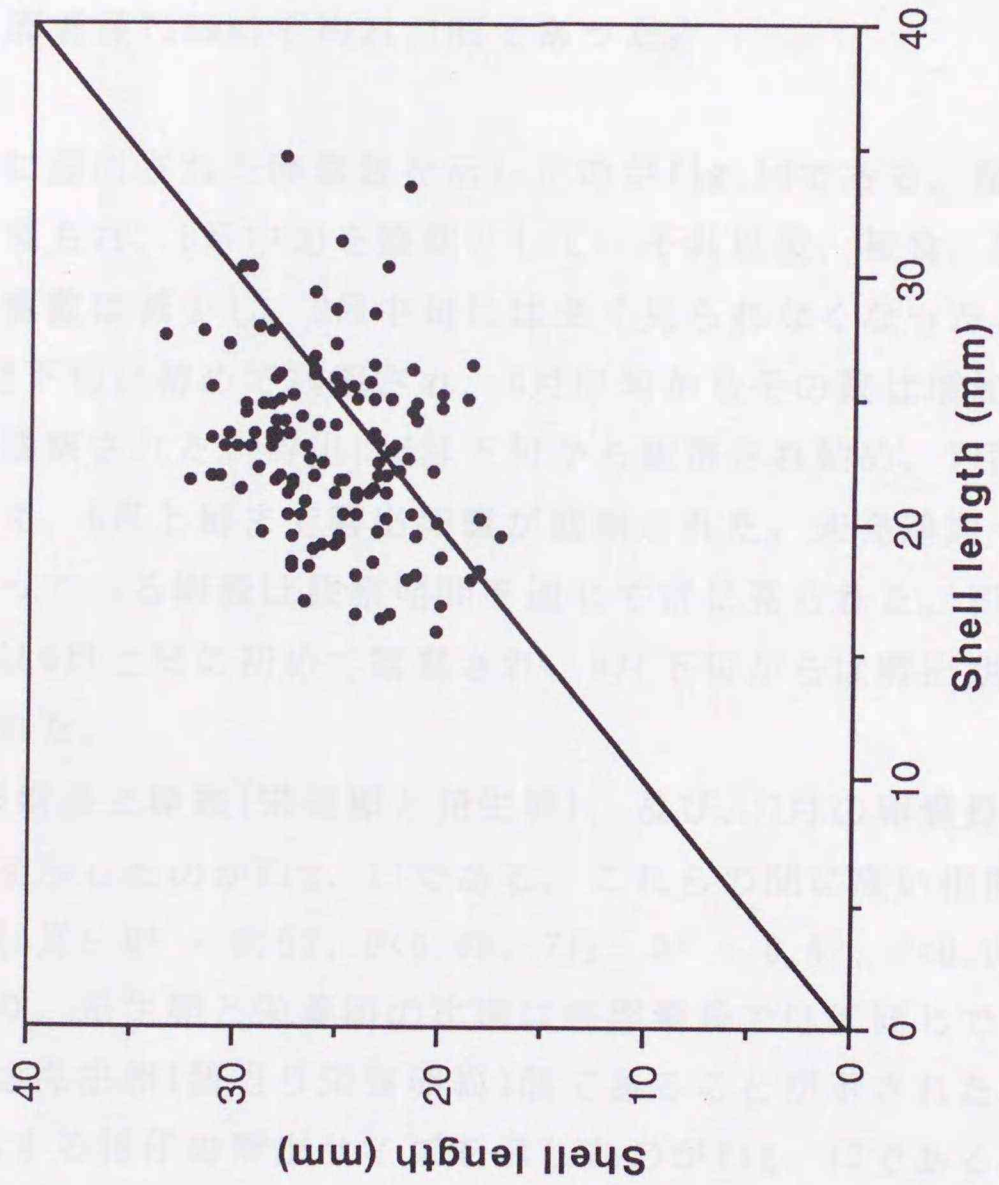


Fig. 9 Relationship of copulating pairs between male (x axis) and female (y axis).

第1期ベリジャー期： 900 μ m~1300 μ m前後となり完成したベールラムが観察され、殻形成と足の出現が見られる (PLATE IV-3)。

第2期ベリジャー期： 900 μ m~1300 μ m前後で前期より殻の発達が進み、眼点が確認できる。螺塔部には卵黄油球が集合している (PLATE IV-4)。

後期ベリジャー期： 900 μ m~1300 μ m前後で殻形成は完了している。前期より色素沈着により濃く着色されている (PLATE IV-5)。

孵出期： ベールラムは完全に消失し成体に近い形態をとる。殻には若干の模様がみられる (PLATE IV-6)。孵出時の稚子数は卵囊1個当たり (卵囊長7.5mm)平均21.1個であった。

1987年に産出された卵囊数を示したのがFig.10である。産卵は4月下旬より見られ、5月中旬を盛期として、それ以後、被食、孵出などにより卵囊数は減少し、9月中旬には全く見られなくなった。また、被食は5月下旬に初めて観察され、6月中旬からその数は増加し、8月下旬まで観察された。孵出は6月下旬から観察され始め、7月中旬に盛期を迎え、8月上旬まで孵出卵囊が観察された。未発達期~桑実期にとどまっている卵囊は観察期間を通じて常に見られた。初期ベリジャー期は6月上旬に初めて観察され、6月下旬からは孵出期の卵囊が観察された。

5月の卵囊長と卵数 (栄養卵と発生卵)、及び、7月の卵囊長と稚子数の関係を示したのがFig. 11である。これらの中に高い相関関係が示された (5月: $R^2 = 0.53$, $P < 0.05$, 7月: $R^2 = 0.62$, $P < 0.05$)。この結果より、発生卵と栄養卵の比率は各卵囊長でほぼ同じであり、その比率は発生卵1個当たり栄養卵約1個であることが示された。また、7月に孵出する稚子の孵出サイズを示したのがFig. 12である。卵囊長6mm前後で孵出サイズの最大値1300 μ mをとるが、卵囊長が大きくなると、孵出サイズは若干低下傾向を示す。

1987年の全卵囊数に対する被食、孵出、残存卵囊数 (孵出期をすぎても残っていた卵囊数) の割合を示したのがTable 3である。孵出

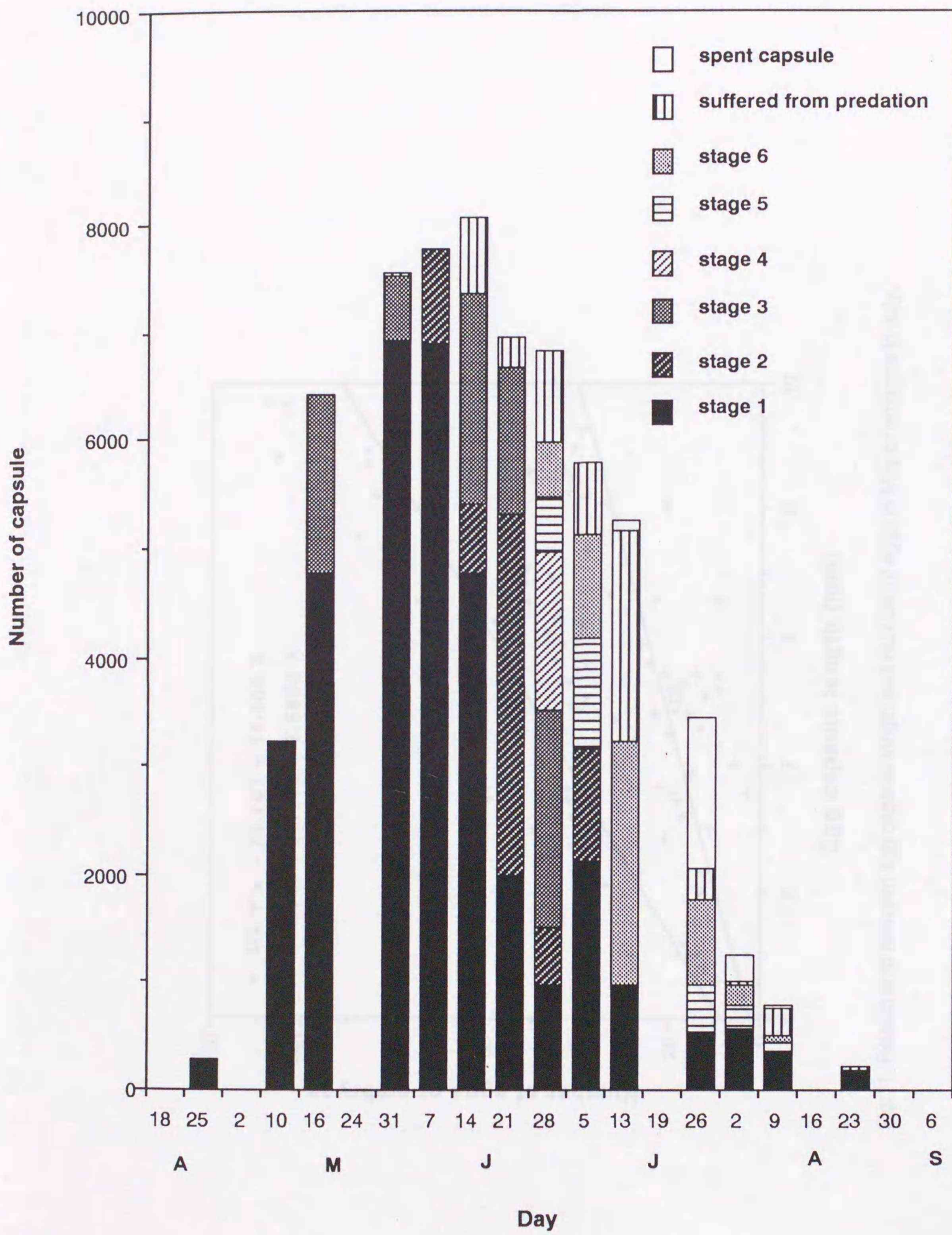


Fig.10. Diagram showing the number of deposited capsules in each stage from April to September 1988.

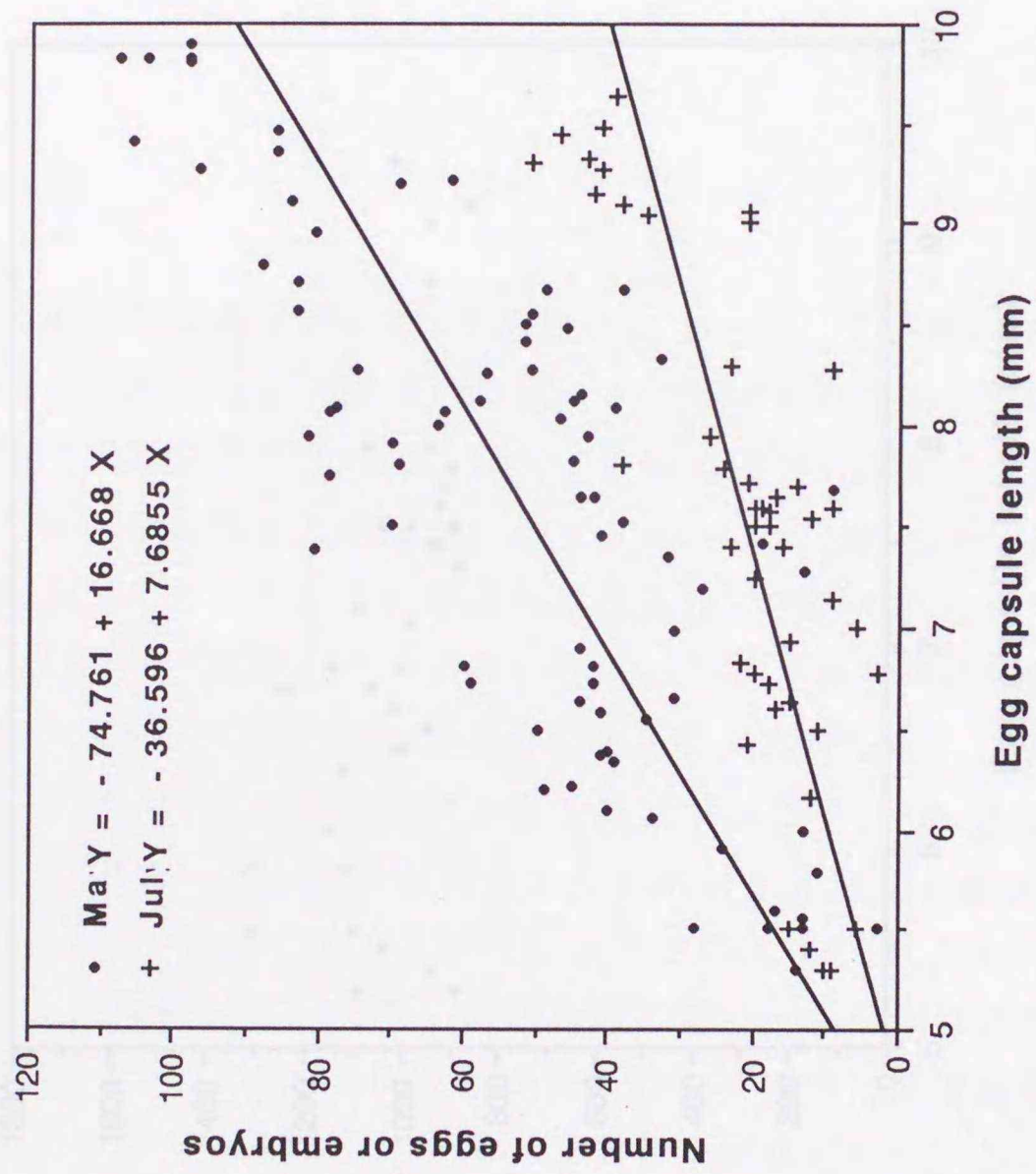


Fig.11. Relationship between egg capsule length and number of eggs in May or embryos in July.

卵の大きさは、産卵量に比例し、産卵時期によって異なる。
 産卵時期には、卵の大きさが産卵量と正比例の関係にある。
 産卵量が増えるにつれて、卵の大きさが小さくなる。
 産卵量が少ないときは、卵の大きさが大きくなる。
 産卵量が多いときは、卵の大きさが小さくなる。
 産卵量が少ないときは、卵の大きさが大きくなる。
 産卵量が多いときは、卵の大きさが小さくなる。

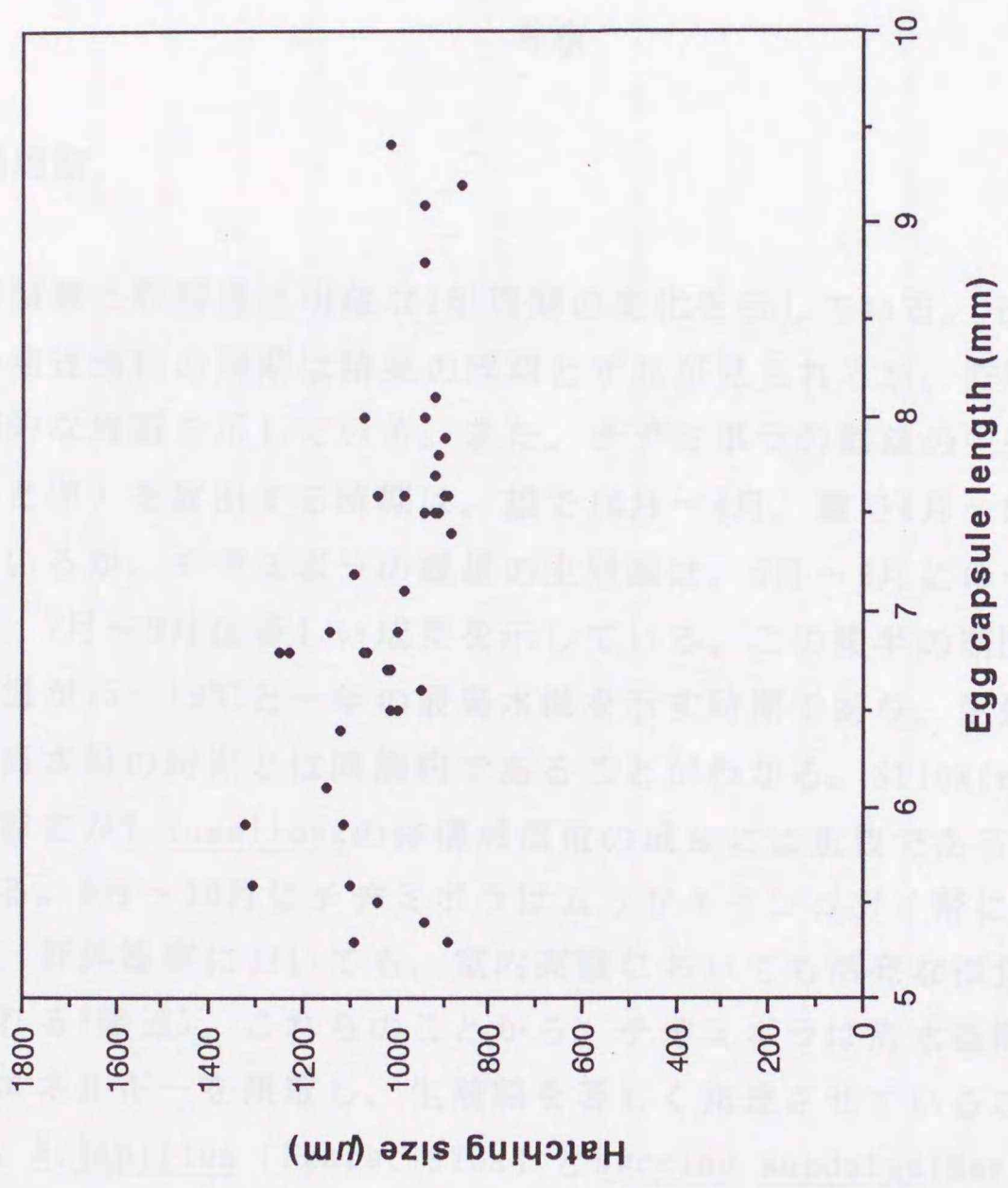


Fig. 12. Relationship between egg capsule length (mm) and hatching size (μm) of snails.

率は20.8%、被食率は58.0%、残存卵囊率は21.2%であった。

Table 4には1987年から1989年のコドラート内の全産出卵囊数を示している。3年間で、産出卵囊数が減少していることがわかる。

これまでに得られた結果に基づいて、臼尻潮間帯におけるチヂミボラ個体群の生殖周期を一括するとFig. 13のように要約することができる。すなわち、成熟期は雌個体群で11月～3月、雄個体群で9月～3月である。その後、交尾期は10月～4月、産卵期は4月下旬～6月上旬、そして、孵出期は7月～8月とまとめることができる。

考察

生殖周期

生殖腺と貯精囊は明確な1年周期の変化を示している。そして、卵巣の発達過程の周期は精巣の周期とずれが見られるが、貯精囊とは同調的な周期を示している。また、チヂミボラの雌雄の生殖物質（精子と卵）を放出する時期は、雄で10月～4月、雌で4月～6月と異なっているが、チヂミボラの雌雄の生殖腺は、5月～6月にゆっくり成長し、7月～9月は著しい成長を示している。この後半の期間は臼尻の水温が15～19℃と一年の最高水温を示す時期であり、生殖腺の発達と高水温の時期とは同調的であることがわかる。Stickle(1973)は餌の存在が*T. lamellosa*の体構成部位の成長には重要であると報告している。5月～10月にチヂミボラはムラサキインコガイ帯に分布しており、野外観察においても、室内実験においても活発な摂食行動が見られる(後述)。これらのことから、チヂミボラは高水温期間に多くのエネルギーを摂取し、生殖腺を著しく発達させていることがわかる。*N. lapillus* (Feare, 1970a) と *Buccinu undatum* (Martel et al., 1986) で卵巣と貯精囊の発達過程の周期にチヂミボラと同様なずれが報告されている。しかし、*B. undatum* では摂食活動は夏に低下し冬に活発になっており、チヂミボラとは異なった結果を示してい

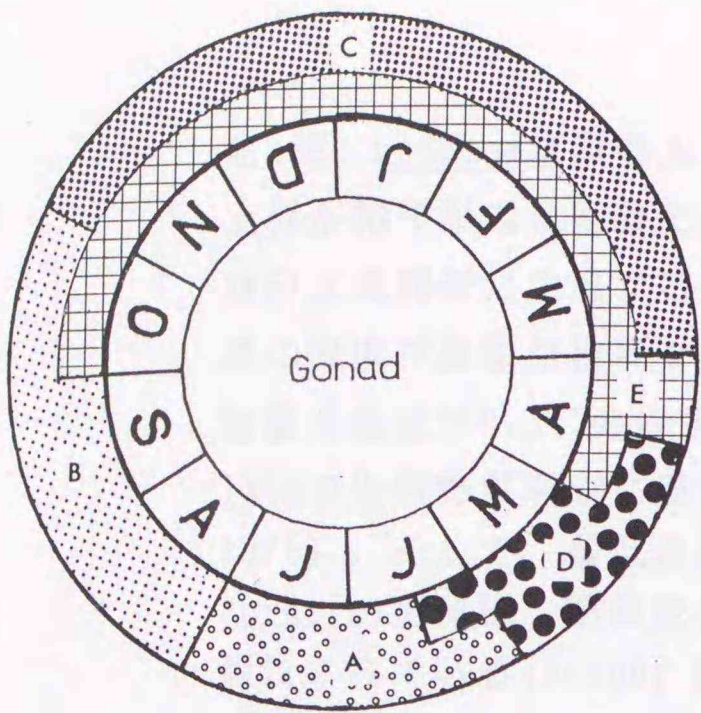
Table 3. Number and percentage of deposited egg capsules at final condition in 1987.

	Hatched	Predated	Residual	Total
No.	1794	4996	1831	8621
(%)	20.8	58.0	21.2	100

Table 4. Number of deposited egg capsules observed in all quadrats from 1987 to 1989.

	Year
	1987
	1988
	1989
No.	8621
	3612
	1421

Female



Male

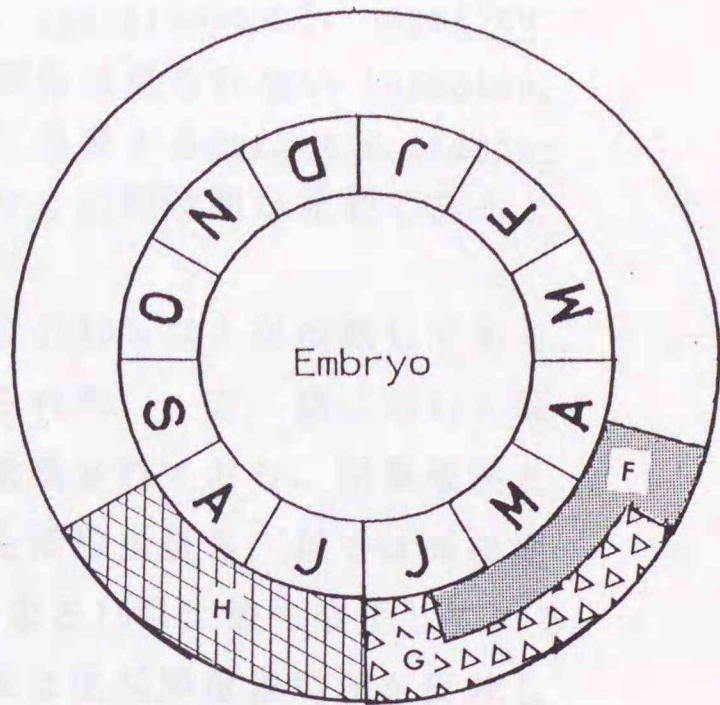
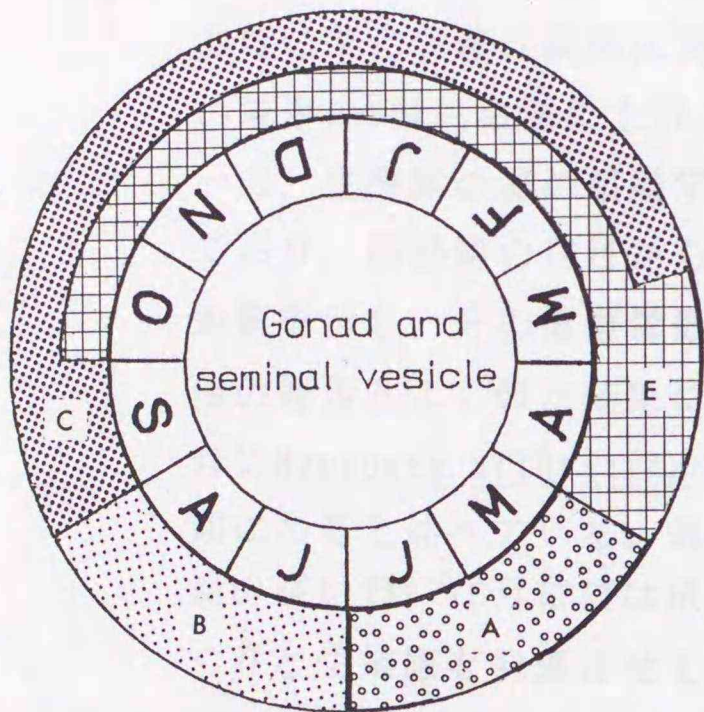


Fig. 13. Diagrams showing cyclic change of gonad and / or seminal vesicle and embryo. A: recovering period, B: developing period, C: Mature period, D: Breeding period, E: copulating period, F: birthing period, G: embryogenesis period, H: Hatching out period.

る。*B. undatum*は最低水温が0°C近くになる地域に生息しており温度上昇が精子形成に重要であると指摘されている。Niu & Fuji(1989)は臼尻潮間帯に生息するコガモガイ *Collisella heroldi*の生殖腺発達に温度が重要な役割を果たしているとしている。一方、高温域では最低温度が9.5°Cの場所に生息する *T. emarginata*と *T. canaliculata*で生殖物質形成に温度との直接的関係は見られない (Houston, 1975)。そして、最低温度12°Cの地域に生息する *Hariotis cracheroidii*の生殖腺の季節変化には温度でなく日照時間が重要であると報告されている (Webber & Giese, 1969)。

7月~8月の短い間に、雄のチヂミボラの90%以上が成熟しており、成熟するための高水温の重要性が示唆された。一方、雌においては卵巣発達が産卵期直前の低水温期まで観察されており、卵巣成熟と温度の間に明確な関係は見られない。生殖腺重量も、雄では高温期の後半の9月に急激に上昇し、交尾の始まる10月に最も成長している。一方、生殖腺の雌の組織学的研究の結果は生殖腺重量増加を反映しており、高温期の10月からゆっくりと成長し、産卵期初期の4月に最大値を示し、その後重量低下が見られる (後述)。これらの結果は他の報告とよく似た結果になっている。藤永 (1985)は噴火湾で10月に *Neptunea arthritica*の雄の90%が成熟しているが、雌は前発達期にあると述べている。高丸・富士 (1981)は *B. undatum*で比較的水温の高い7月~8月に雄は成熟しているが、雌は5月の産卵期までゆっくりと生殖腺を発達させていると報告している。

以上の事より低水温域に生息する腹足類の生殖腺発達に温度変化が重要な要因になっていることが考えられる。

交尾は貯精囊が組織学的に見た貯留期にあたる10月に開始され、産卵期初期の4月に終了している。最も頻度の高い月は12月で、全体の61%が観察されている。交尾は主に低水温期に観察されているが、水温は3~15.8°Cと大きな変動幅があり、交尾頻度と水温の間に明確な関係はないと考えられる。Martel et al.(1986)は *B. undatum*で雌が放出するフェロモンが交尾のため雄を誘発すると推察しているが、

チヂミボラは潮間帯に生息しており、波当たりが非常に高く、また、何時間も干出状態にあることなどから、この仮説はチヂミボラには当てはまらないであろう。従って、交尾には温度やフェロモン以外の何等かの要因が起因していると考えられる。

組織学的検討結果では卵巢の放出終了期は3月～5月に当たる。一方、潮間帯の岩盤上に卵嚢が産出されるのが4月～6月であるので産卵期はおおよそ4月～6月と考えられる。この時期は温度の上昇時期である。一般には北西太平洋における新腹足類においては75.7%が夏期産卵（6-8月）であり、春期産卵は16.2%でしかなかった（網尾、1963）。しかし、チヂミボラ属の多くの種においては春期産卵の報告がなされている（Moore, 1938; Feare, 1970a; Houston, 1975; Gallardo, 1979; Abe, 1983）。チヂミボラが孵出する夏期は温度が高く餌のムラサキインコガイやフジツボ類が多く見られる。このような環境への適応によりこのような春期産卵が存在すると考えられる。

産出卵嚢と稚仔

海産腹足類における稚仔孵出様式は、卵嚢から離脱する稚仔の発達段階により、トロコフオアあるいはベリジャーで孵出する幼生型（間接発生型）と、ベリジャー期を終了して稚貝として離脱する稚貝型（直接発生型）の2型に大別される（網尾、1963）。また、卵嚢内発達期間中、発生卵の栄養供給源として2つのタイプが存在する。すなわち、1)大きな卵自体が栄養供給源になっているタイプと、2)卵嚢内に発生卵と共に栄養供給源となる栄養卵を含むタイプである。チヂミボラ属では発生卵と栄養卵を内包する卵嚢を産出する産卵様式が多く見られ（Spight, 1976a; Gallardo, 1979）、チヂミボラも同様な産卵様式をとっている。Spight (1975)はこの卵嚢内の発生卵の発達に影響する要因として環境温度、卵径、孵出型、系統、気候帯をあげている。チヂミボラの卵径は450 μ mであり、*N. lapillus*で

は180 μ m (Pechenik et al., 1984)、*N. crassilabrum*では240 μ m (Gallardo, 1979)、*Thais lima*では920 μ m (Spight, 1976b)と報告されている。このうち、*T. lima*は栄養卵を持たないタイプなので、チヂミボラは栄養卵を持つタイプ内では径の大きな卵を形成している。栄養卵を持つタイプでは、同一卵嚢内に内包されている発生卵1個体当りの栄養卵数は、孵出サイズに影響を与える重要な要因といえる。*N. emarginata*は28個、*N. crassilabrum*は12.6個 (Gallardo, 1979)、*N. lapillus*は15.6個 (Pechenik et al., 1984)、あるいは16.1個 (Pelseneer, 1911*)とチヂミボラ属の仲間は多くの栄養卵を持っている。これに対して、チヂミボラは発生卵1個当りの栄養卵は約1個でしかない。一方、孵出サイズは*N. crassilabrum*では0.8~1.3mm (Gallardo, 1979)、*N. lapillus*では1.02~1.27mm (Etter, 1989)、*N. emarginata*では0.9~1.8mm (Spight, 1976a)と報告されている。また、栄養卵を持たない*T. lima*は1.3mm (Spight, 1976b)で孵出している。一方、チヂミボラの孵出サイズは0.9~1.3mmであり、Spight (1976b)が示唆したとうり栄養供給型の違う2タイプを含めほとんど同じサイズ範囲で孵出している。栄養卵の割合と卵径には種により大きな差が見られるが、孵出サイズには差は見られない。これは孵出サイズを一定にするように卵径と発生卵1個体当りの栄養卵数の間には対抗関係が存在することを示唆する。

Spight (1976b)は*N. emarginata*において、時として大きな卵嚢内に少しの発生卵と多くの栄養卵が、また、小さな卵嚢に多くの発生卵と少ない栄養卵が含まれていたことを、そして、卵嚢に内包する発生卵数が多くなると孵出サイズが小さくなることを報告している。このことは、卵嚢内においては栄養源への競争で、卵嚢間においては内包する発生卵数により、孵出サイズに大きな差が起これると考えられる。これとは逆に、栄養卵を持たない卵嚢内の発生卵は発生卵間での栄養源の競争がないので孵出サイズが均一化されると考えられる。このタイプでは親の発生卵への投資が等しく分散されていることになる。しかし、*T. lima*のように栄養卵を持たないタイプは卵

径が大きくなっており (Spight, 1976b)、孵出までの発達日数が長くなっている (Spight, 1975)。また、発達日数の増加は捕食者や生理的ストレスに長くさらされるなど負の要因を増加させる。チヂミボラ類の孵出までの時間は *N. crassilabrum* で 70~80 日、*T. emarginata* で 80 日 (Emlen, 1966*)、*T. lamellosa* で 140 日 (Emlen, 1966*)、あるいは 67~91 日 (Spight, 1975)、*T. dubia* で 74 日 (Bokenham & Neugebauer, 1938*) である。チヂミボラの孵出までの期間は約 2 ヶ月であり、相対的に短期間で発達すると考えられる。そして、この短い孵出期間は Spight (1975) が示唆した環境温度、卵径、孵出型、系統、気候の 5 つの要因以外に卵径と栄養卵の関係が重要なのではないかと考えられる。

稚子の数と卵囊長との関係は、多くの種で正の相関関係があると報告されており、卵囊長が含有発生卵数の指数になると考えられる (Spight, 1976a; Gallardo, 1979; Pechenik *et al.*, 1984)。各種の最大卵囊長とその含有稚子数を示すと、*N. lapillus* では 7.6mm と 44.3 個 (Pechenik *et al.*, 1984)、*N. crassilabrum* では 12.9mm と 83.9 個、(Gallardo, 1979)、*N. emarginata* では 8.2mm と 21.4 個 (Spight, 1976a) である。一方、チヂミボラは 9.8mm と 38.4 個であり、比較的大きな卵囊に少しの発生卵を保有していることがわかる。

以上のことをまとめると、チヂミボラは栄養卵を 1 個の発生卵当り最低数の約 1 つだけ持っており、卵径を大きな 450 μ m にしている。また、チヂミボラは比較的大きな卵囊内に少ない稚子しか含んでいない。これらのことは、孵出までの期間を長くしない範囲で卵サイズを大きくし、栄養源として大きな栄養卵を 1 つ供給することにより、栄養卵を多く持つ種に比べ、1 つの卵囊内の稚子孵出サイズのばらつきを小さくすることを可能にしている。

4. 成長

一般に海産腹足類では口縁に並行して殻が成長し、成長に不利な

条件のもとでは成長線の停滞により明瞭な溝状帯が形成され、これが年輪として成長表示に用いられている (Hughes, 1986)。このような貝殻部位を切片として観察した場合、透明層をつくることが知られている (Benelander & Benzer, 1948; 林, 1955; Kato & Hamai, 1975)。チヂミボラでは殻表に明確な休止部が確認できないため殻内部に形成される透明層を用いて成長の検討をおこなった。

体成長は適当量の食物供給により支えられ、摂取した食物の消化や吸収から体各部への物質の転換による体重量の増加、または生殖物質放出や維持代謝による重量低下によって表現される。従って、体各部の重量変化を季節的にとらえることは、個体群の生物生産過程を解明するためには必要不可欠な事象と言えよう。本章では、体各部を内臓、足、生殖腺、中腸腺、蓋、殻に分け、それぞれの重量変化について検討した。

方法

年齢査定には臼尻潮間帯において1987年9月から1988年9月まで月1回、定点 (Fig.1のA地点)において採集した個体を使用した。毎月約30個体について殻長測定後、殻底部の第2螺肋より殻頂と軸頂を結んだ線に垂直に殻を切断し、殻皮をグラインダーで削り取り1Nの稀塩酸に12時間浸漬した標本を軟X線により撮影した。この写真を用いて年齢形質について検討し年齢査定を行った。

貝類個体群の年齢組成解析にはHarding (1949)の正規確率紙による検討が数多く適用されている (Goodwin, 1978; Gardner & Thomas, 1987; Staikou *et al.*, 1988)。しかし、この方法には峯の間に極小値がない場合は年齢群の分離がかなり困難で、高齢群ほど分離が明確でなくなるなどいくつかの欠点が指摘されている (Crisp, 1984, 玉井, 1988)。また、本研究で採用した年齢査定法では殻表面から判断することができず、殻を切断する必要があるため、野外で直ちに年齢査定を実行することは不可能である。そこで、次のような操

作を行って各年級群の成長を調べた。第1に、1987年12月から1988年12月と、1989年4月と、1990年4月から1991年9月まで各月の前半の大潮時に、Fig. 1のB地域の潮間帯の70地点においてチヂミボラの密度と殻長組成調査を行った。調査は定点の1㎡コドラート内に生息する全てのチヂミボラの殻長をキャリパーにより測定し、その後同じ場所に戻すことを繰り返した。潮下帯下部の地点はスキンドイビングにより定点調査を行った。しかし、潮下帯の6地点においては、1年3ヶ月の間チヂミボラの生息を確認することができなかつたので、これらの各地点は生息域外と判断し、その後の調査は潮間帯の64地点で行った。最終調査時（1991年9月）にFig. 1のB地域に生息する全個体を持ち帰り、前述の年齢形質により年齢査定を行い、調査地点内の実際の年級群組成を求めた。第2にチヂミボラの4季節での、各齢の平均殻長を求めるため、Fig. 1のc地域に15地点を設け、1991年6、9、12月と1991年3月に1㎡コドラートを用い15地点内に見られたチヂミボラを毎調査時に全個体採集した。そして、前述の方法により年齢査定を行い、各齢の殻成長を検討した。第3に上述したHardingの方法の欠点を補うため、2番目に求めた各齢の4季節の平均殻長を目安とし、1番目で求めた最終調査時の年級群組成（1991年9月）を基にして、堤・田中（1987）のコンピュータプログラムを用いて1991年9月より順に前月の殻長頻度を各年級群に分ける操作を行った。

各齢の平均殻長を基に、チヂミボラの成長様式をBertalanffy、Robertson、Gompertzの3式についてその適合度をWalford定差図により検討し、成長式の当てはめを行った。

体成長の検討に用いた個体はFig. 1のA地域に示した地点より1990年6月から1991年5月まで各月前半の大潮時にランダムに持ち帰った。殻長測定後、殻を除去して、軟体部の特徴により雌雄を識別した。ここでは未成熟個体のデータは15mm以下の個体により計算を行った。Figs. 5と6で明らかかなように雌雄間で生殖周期に大きな違いが観察されたので軟体部成長も異なる成長様式をとると考え、雌、雄、及び未成熟に分け測定を行った。それぞれに属する30個体について殻、

足、内臓、及び中腸腺-生殖腺部位に分け、60°Cの恒温下で乾燥して秤量した。

雌の産出卵嚢量を検討するため産卵直前の交尾ペア30対を野外で採集し実験所に持ち帰った。各ペアを小型水槽(20x15x10cm)にそれぞれ入れ、流水中でムラサキインコガイを餌として飼育し、卵嚢の産出を行わせた。産出された卵嚢は長さを計測後、全産出卵嚢の乾燥重量の測定を行った。また、産出終了ペアは雌雄ごとに殻長と軟体部乾燥重量の測定を行った。

多くの論文 (Feare, 1971; Stickle, 1973; Belisle & Stickle, 1978) で報告されているように、チヂミボラ類は生殖腺を中腸腺と分離することが困難であり、本種においても同様であった。そこで、ここでは雌雄の各齢の各月の生殖腺重量を求めるため次のような手順をふんだ。各性の各月重量変化と生殖腺-中腸腺部重量の回帰式から雌雄の各齢の各月の生殖腺-中腸腺部重量を求め、これに前述の生殖腺-中腸腺断面中における生殖腺占有率を示す生殖腺指数 (G.I.) (Fig. 6) をかけることで計算を行った。

結果

殻成長

年齢査定

チヂミボラでは刻脈として成長線が現れるが、これら刻脈のうちで、明瞭な溝状帯を呈する部位の軟X線による像は、他と区別できる透明帯像として現れる (Fig. 14)。この透明帯部が殻口に形成されている個体の出現頻度を、周年にわたり観察したのが Fig. 15 である。年により多少の違いはあるが、いずれの年においても、透明帯部の出現は8月に始まり、その後、急速に出現頻度を増して、2月には全個体におよぶ。その他の月では、透明帯部が出現する個体は観察さ

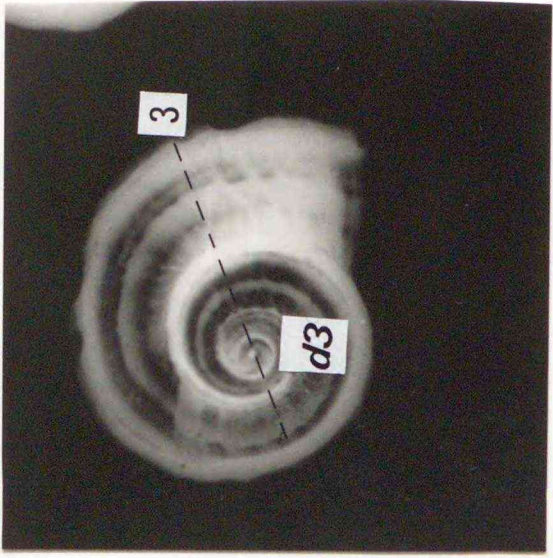
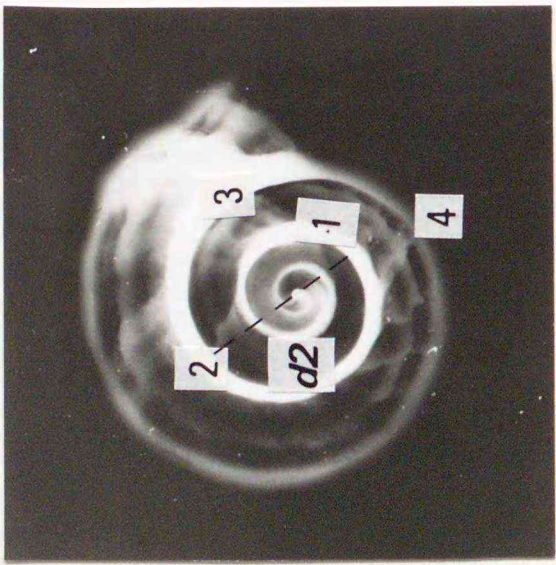


Fig. 14. Growth bands in adult *Nucella freycineti*. Numbers show each growth band and d2 and d3 correspond to the diameter of ring formation.

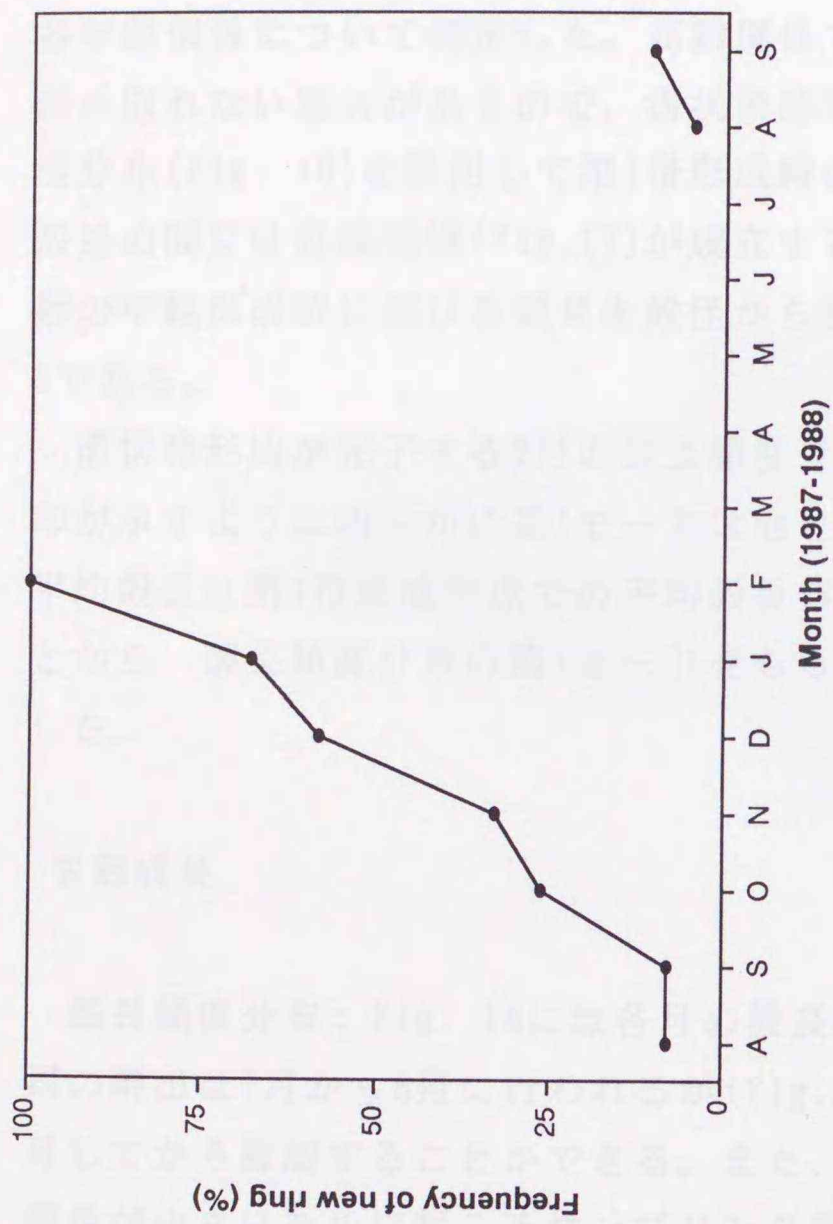


Fig.15. Diagram showing the relative proportion (%) of the animals with a new band at the shell margin.

れなかった。このことは1年に1つの透明帯部が形成されることを示すもので、年齢形質として溝状帯が有効であることを示唆している。

殻成長の性差について *Buccinia* 属では認められない (Frank, 1965) と報告されているので、ここでは性差はないものとして一括して取り扱った。

溝状帯部位における体層縫合部と螺頂を結んだ長さを殻径とし、各年齢個体について測定した。高齢個体では第1帯のリングが正確に読み取れない場合があるので、溝状帯部形成時にあたる2月の殻長頻度分布 (Fig. 16) を併用して第1帯形成時の殻長を推定した。殻径と殻長の間には直線回帰 (Fig. 17) が成立するので、これを用いて各年齢の年輪形成時における殻長を殻径から換算して示したのが Table 5 である。

溝状帯形成が完了する2月の殻長頻度分布において、Fig. 16の矢印が示すように明らかに第1モードは他と分離しており第1モードの平均殻長は第1帯形成時点での平均殻長 (Table 5) と一致していることから、殻長頻度分布の第1モードをもって第0齢の平均殻長と判断した。

季節成長

殻長頻度分布: Fig. 18には各月の殻長頻度分布を示してある。稚貝の孵出は7月から8月に行われるが (Fig. 10)、野外では孵出後数ヶ月してから確認することができる。また、0-1齢の個体が少ないのは殻長が小さいために起こるサンプリング誤差と考えられる。個体数は1989年に減少傾向が見られ始め、その後、安定しており、1990年後期と比較すると1988年初期の個体数は約 1/3 になっている。また、1991年9月の全コドラート内の全個体の年齢組成の結果を Table 6 に示した。8齢以上の個体は4個体で2~5齢の個体が多くを占めていることがわかる。しかし、1988年の大型個体においては11齢以上の個体も含まれた。

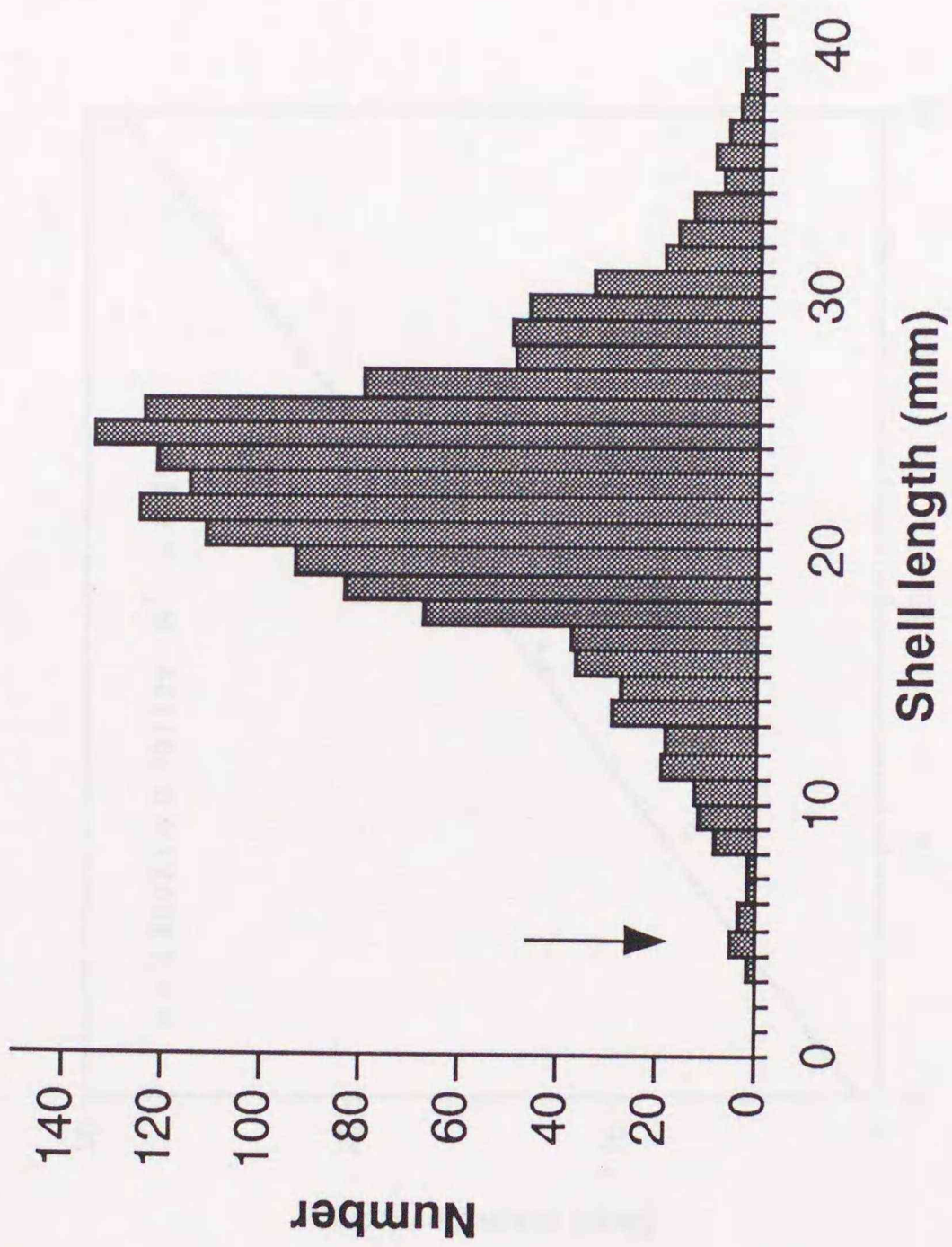


Fig. 16. Size frequency distribution of *N. freycineti* in February 1988.

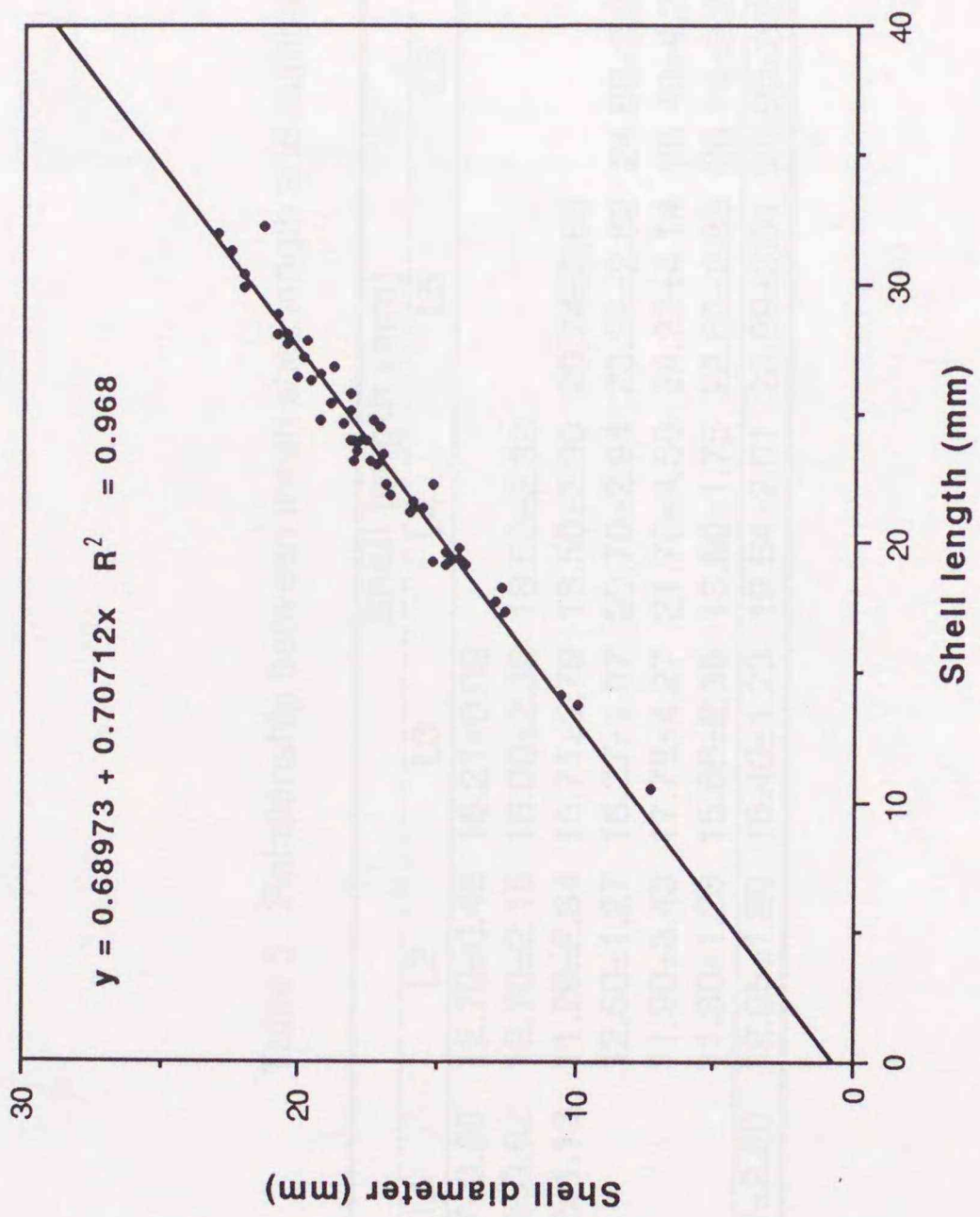


Fig.17. Relationship between shell length and shell diameter.

Table 5. Relationship between mean shell length and number of rings in each age.

Number of rings	Shell length (mm)							
	L1	L2	L3	L4	L5	L6	L7	L8
3	5.87±0.80	12.70±0.49	16.21±0.09					
4	6.22±0.62	12.70±2.15	16.00±2.39	18.50±2.38				
5	5.92±1.12	11.20±2.34	15.71±2.79	18.50±2.90	20.74±2.66			
6		12.50±1.27	16.27±1.97	20.70±2.94	23.32±2.82	24.88±2.33		
7		11.90±3.43	17.78±4.27	21.70±4.50	24.22±4.14	25.49±4.27	26.21±4.85	
8		11.30±1.28	15.86±2.35	18.80±1.75	22.60±2.88	26.14±2.29	27.63±2.16	28.12±2.10
Mean ± S.D.	6.01±2.20	12.05±1.20	16.40±1.23	19.64±2.01	23.99±3.01	25.90±2.20	27.01±3.05	28.12±2.10

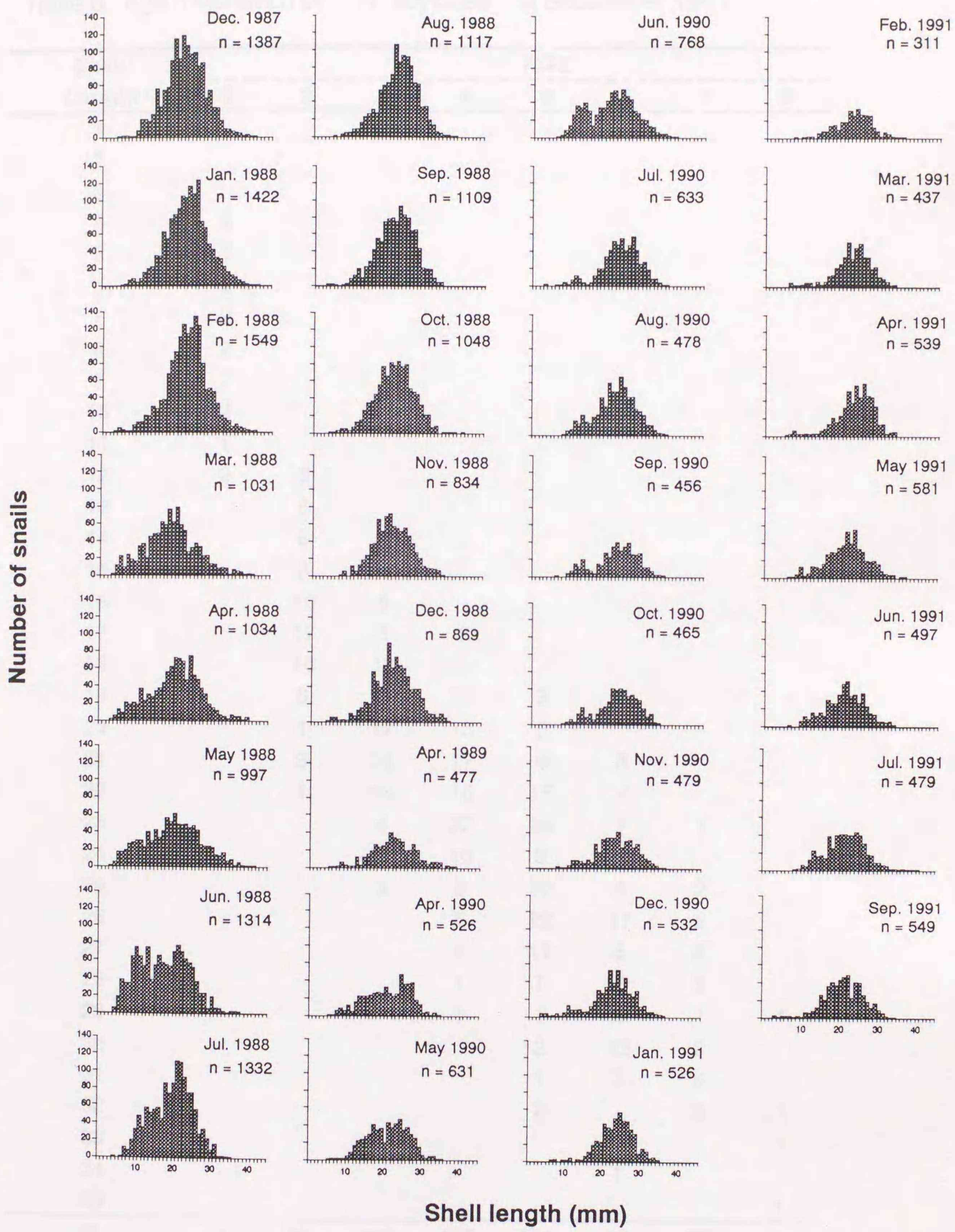


Fig. 18. Size frequency distribution of shell length from December 1987 to September 1991.

Table 6. Age distribution of *N. freycineti* in September 1991.

Shell Length	AGE							
	1	2	3	4	5	6	7	8
1								
2								
3								
4	3							
5	1							
6	2							
7	2							
8	2							
9	1							
10	2							
11	1							
12	2	5						
13		6						
14		8						
15		8	4					
16		19	5					
17		17	3	1				
18		16	18	1				
19		6	21	11	3			
20		1	17	13	6			
21		3	14	17	6	3		
22		1	13	15	15	2		
23			4	22	24	7	1	
24			1	10	9	3		
25			3	8	22	5	2	
26				5	22	11	2	
27				4	11	6	5	
28				1	7	7	3	
29				1	1	8	1	1
30					2	13	2	
31					1	3	5	
32					2		3	1
33							1	1
34						1		
35								1
N	16	90	103	109	131	69	25	4
Mean shell length	7.94	16.19	19.62	22.31	24.81	29.63	28.68	32.25

殻の季節成長：Fig. 1に示したc地域でのチヂミボラの殻長頻度分布を示したのがFig. 19である。大型個体は毎回の採集により数の減少が見られるが、9月には前年加入群を明瞭に識別することができる。各月の10mm以上の個体（1齢以上）について前述の年齢査定法により年齢査定を行い、各齢の平均殻長を求めた(Table 7)。その結果、9齢までの個体の年齢査定が可能であった。3齢までは比較的著しい成長を示しており、その後はゆっくりとした成長をしていることがわかる。

Table 7で示された各齢の平均殻長の季節変化を基にし、Fig. 18で示された殻長頻度分布を各年級群に分けて示したのがTable 8である。チヂミボラの成長はWalfordの定差図による検討では Bertalanffy、Robertson、Gompertzの3式に適合するが、これらの式により導き出される理論的最大殻長はそれぞれ33.39mm、24.88mm、および27.35mmと算出され、Bertalanffy式が実測値(42.5mm)により近似している。そこで、ここではPauly & Gaschutz(1979)のBertalanffy修正式 (Moreau, 1987から再引用)を採用した。この式は以下の様に表示される。

$$L_t = L_{\infty} (1 - \exp(-k(t/12 - T_0) + A \sin(2\pi(t/12 - T_s))))$$

ただし、 L_t は月齢 t 時の殻長、 L_{∞} は最大到達殻長、 k は成長係数、 T_0 は理論上の殻長0の時の月齢、 A は $ck/2\pi$ と定義されるパラメーターで、 c は月間成長の振幅の程度を表す定数、 T_s は誕生($t = 0$)から最初の成長振動が始まるまでの時間を表す。

Table 8の値を用いてBertalanffyの成長式にシンプレックス法によるコンピュータプログラム (奥村、1986)を用いて当てはめを行うと次の式が求められる。

$$L_t = 44.66 (1 - \exp(-0.158(t/12 + 0.267) + 0.011 \sin(2\pi(t/12 - 0.634))))$$

この式により求められた成長曲線をFig. 20に示した。チヂミボラの殻成長は緩やかに成長しているが成長率は4齢以降で減少することを示している。チヂミボラの性成熟サイズは雄で15mm、雌で19mmであ

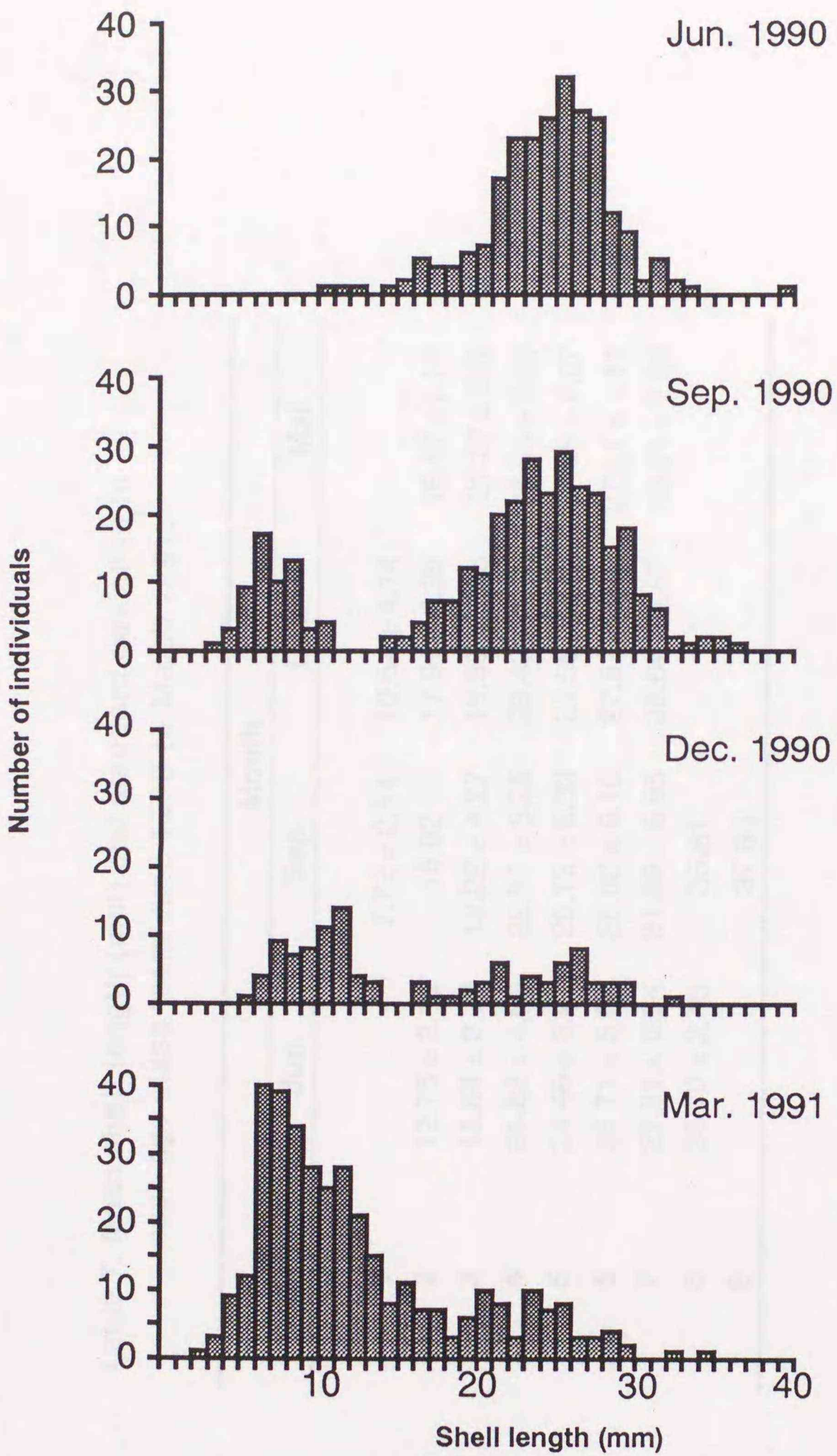


Fig.19. Size frequency distribution of snails at st. B from June 1990 to March 1991.

Table 7. Mean shell length (mm) and standard deviation in each age class from June 1990 to March 1991.

Age	Month		
	Jun.	Sep.	Dec.
0			
1		7.72 ± 2.54	10.54 ± 4.14
2	12.75 ± 2.19	15.02	17.91 ± 0.39
3	18.64 ± 3.72	19.22 ± 4.27	19.35 ± 2.06
4	21.82 ± 4.69	22.97 ± 5.25	23.43 ± 4.64
5	24.46 ± 3.47	25.13 ± 6.03	24.58 ± 3.52
6	26.71 ± 5.52	28.62 ± 9.10	27.87 ± 4.27
7	27.91 ± 6.54	31.69 ± 6.95	28.64 ± 4.87
8	28.70 ± 2.48	35.61	
9		37.85	

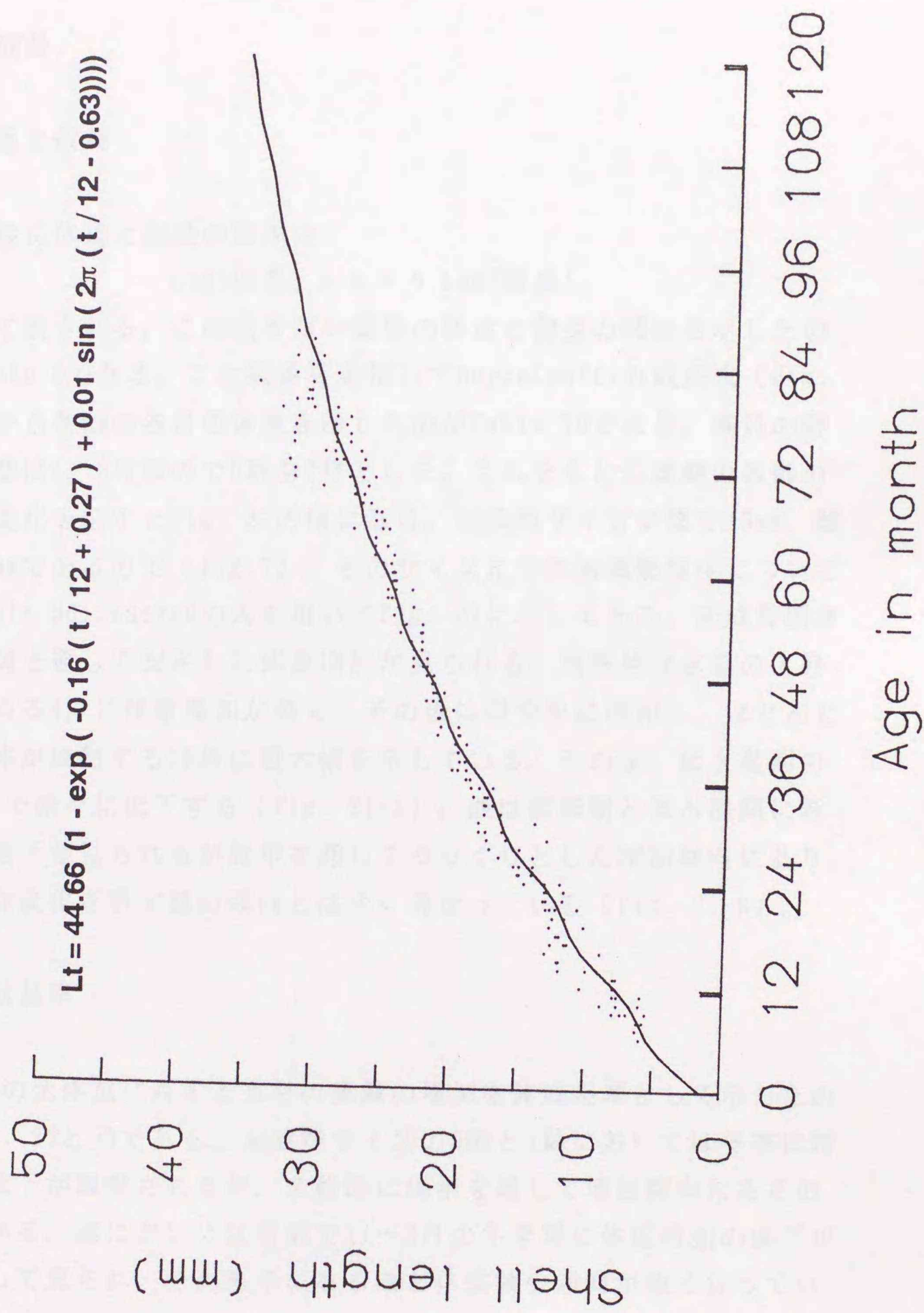


Fig. 20. The growth curve for shell length versus age in month.

り (Fig. 7)、これをこの成長式を用いて年齢に変換すると、それぞれ2.5齡、3.5齡になる。

体成長

体重と殻長

一般に体重と殻長の関係は

$$\text{Log(体重)} = a + b \text{ Log(殻長)}$$

として表される。この式を用い雌雄の体重と殻長の関係を示したのがTable 9である。この関係式を用いてBertalanffyの成長式 (Fig. 20) から各齡の各月の体重を示したのがTable 10である。稚貝の孵出時期は7、8月なので0齡を7月とした。これをもとに雄雌の各齡の重量変化を示すとFig. 21の様になる。性成熟サイズが雄で15mm、雌で19mmであるので (Fig. 7)、そのサイズまでの未成熟個体についてはTable 9のunsexedの式を用いてFig. 21に示してある。未成熟個体は年間を通して安定した体重増加が見られる。成熟雄は水温の上昇し始める4月に体重増加が急で、その後は穏やかに増加し、ほとんどの個体が成熟する10月に最大値を示している。その後、低水温期の3月まで徐々に低下する (Fig. 21-A)。雌は産卵期と低水温期に若干の低下が見られるが周年を通してゆっくりとした増加傾向にあり、急激な変化を示す雄の傾向とは全く異なっている (Fig. 21-B)。

体成長率

前月の全体重に対する当月の重量の増減を体成長率として示したのがFig. 22と23である。未成熟サイズの0齡と1齡においては冬季に若干の低下が観察されるが、全般的に周年を通して増加傾向にあるのがわかる。雄においては各齡で11~3月の冬季間に体重増加の低下が継続して見られ、その後半になるほど体重減少傾向が強くなってい

Table 9. Regression equation showing the relationship between dry weight and shell length.

Y: dry weight (mg), X: shell length (mm). Samples are thirty individuals in each sex.

Month	Male	R ²	Female	R ²	Unsexed	R ²
Jan.	Log Y = 3.129 Log X - 5.150	0.95	Log Y = 2.946 Log X - 4.686	0.99	Log Y = 3.233 Log X - 5.466	0.88
Feb.	Log Y = 3.484 Log X - 5.740	0.95	Log Y = 2.836 Log X - 4.608	0.86	Log Y = 3.903 Log X - 6.056	0.96
Mar.	Log Y = 3.383 Log X - 5.572	0.91	Log Y = 2.971 Log X - 4.737	0.88	Log Y = 2.644 Log X - 4.683	0.82
Apr.	Log Y = 3.053 Log X - 4.983	0.90	Log Y = 3.092 Log X - 4.930	0.97	Log Y = 3.772 Log X - 5.789	0.91
May	Log Y = 2.639 Log X - 4.455	0.88	Log Y = 3.905 Log X - 6.117	0.97	Log Y = 3.204 Log X - 5.164	0.82
Jun.	Log Y = 2.234 Log X - 3.800	0.97	Log Y = 2.842 Log X - 4.612	0.93	Log Y = 2.052 Log X - 4.059	0.89
Jul.	Log Y = 3.322 Log X - 5.332	0.85	Log Y = 3.046 Log X - 4.932	0.77	Log Y = 3.182 Log X - 5.147	0.99
Aug.	Log Y = 3.627 Log X - 5.793	0.83	Log Y = 3.545 Log X - 5.656	0.91	Log Y = 4.012 Log X - 6.012	0.68
Sep.	Log Y = 3.578 Log X - 5.706	0.93	Log Y = 2.596 Log X - 4.210	0.75	Log Y = 1.969 Log X - 3.867	0.76
Oct.	Log Y = 3.029 Log X - 4.888	0.95	Log Y = 3.206 Log X - 5.090	0.90	Log Y = 3.233 Log X - 5.139	0.78
Nov.	Log Y = 2.990 Log X - 4.855	0.85	Log Y = 3.106 Log X - 4.997	0.91	Log Y = 2.819 Log X - 4.673	0.94
Dec.	Log Y = 3.027 Log X - 4.975	0.89	Log Y = 3.015 Log X - 4.852	0.96	Log Y = 3.269 Log X - 5.163	0.89

Table 10. Male and female monthly somatic dry weight (mg) for each age group of *N. freycineti*.

Month	Age															
	Male				Female											
	0	1	2	3	4	5	6	7								
Jul.	0.0	4.9	26.3	66.5	129.0	207.8	297.5	393.0	0.0	4.9	26.3	68.1	138.5	214.5	298.0	384.7
Aug.	0.0	5.1	36.1	61.0	122.1	201.9	295.3	397.0	0.0	5.1	36.1	112.7	129.8	212.3	307.8	411.0
Sep.	1.2	10.6	25.7	71.0	137.1	221.3	318.4	422.8	1.2	10.6	25.7	124.9	201.3	285.0	370.1	455.7
Oct.	0.5	11.6	46.3	100.6	171.8	254.3	342.8	433.0	0.5	11.6	45.0	106.7	187.9	284.6	390.5	500.0
Nov.	1.4	15.4	49.4	103.0	171.6	249.9	333.0	417.0	1.4	15.4	47.1	105.0	178.4	263.6	355.2	448.8
Dec.	1.3	16.5	44.7	91.7	151.6	219.7	292.0	365.1	1.3	16.5	56.6	117.7	194.1	281.0	373.0	465.9
Jan.	0.8	8.4	42.2	86.9	144.5	210.6	281.2	352.9	0.8	8.4	27.1	145.7	235.1	335.2	440.2	545.2
Feb.	0.8	11.9	30.5	67.2	117.3	177.2	243.5	312.7	0.8	11.9	47.5	128.9	202.7	283.8	367.5	450.5
Mar.	2.4	13.9	35.4	75.2	128.1	190.3	258.2	328.3	2.4	13.9	34.5	147.9	235.8	333.9	436.3	538.8
Apr.	1.7	18.9	56.8	110.0	177.4	252.3	331.1	410.2	1.7	18.9	67.4	140.7	227.0	324.3	427.1	530.5
May	3.1	21.3	62.2	109.2	162.9	219.7	276.8	332.3	3.1	21.3	60.4	112.9	204.2	318.0	447.7	586.4
Jun.	5.1	16.1	93.5	148.3	206.4	264.5	320.5	372.9	5.1	16.1	30.6	147.2	224.1	307.2	392.1	475.6

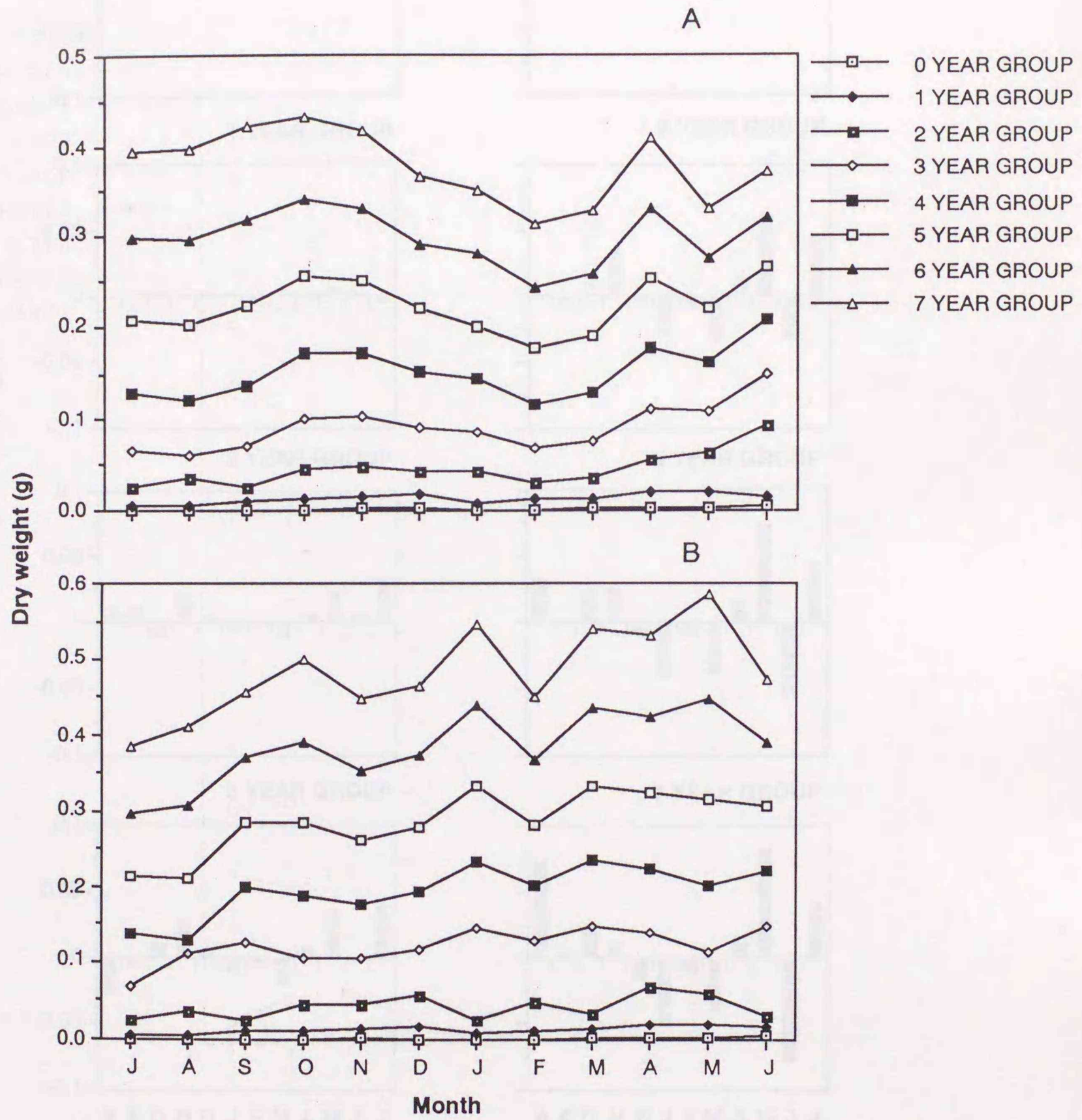


Fig. 21. Growth curve, in total body dry weight (g), for each age group of the male (A) and the female (B) snail.

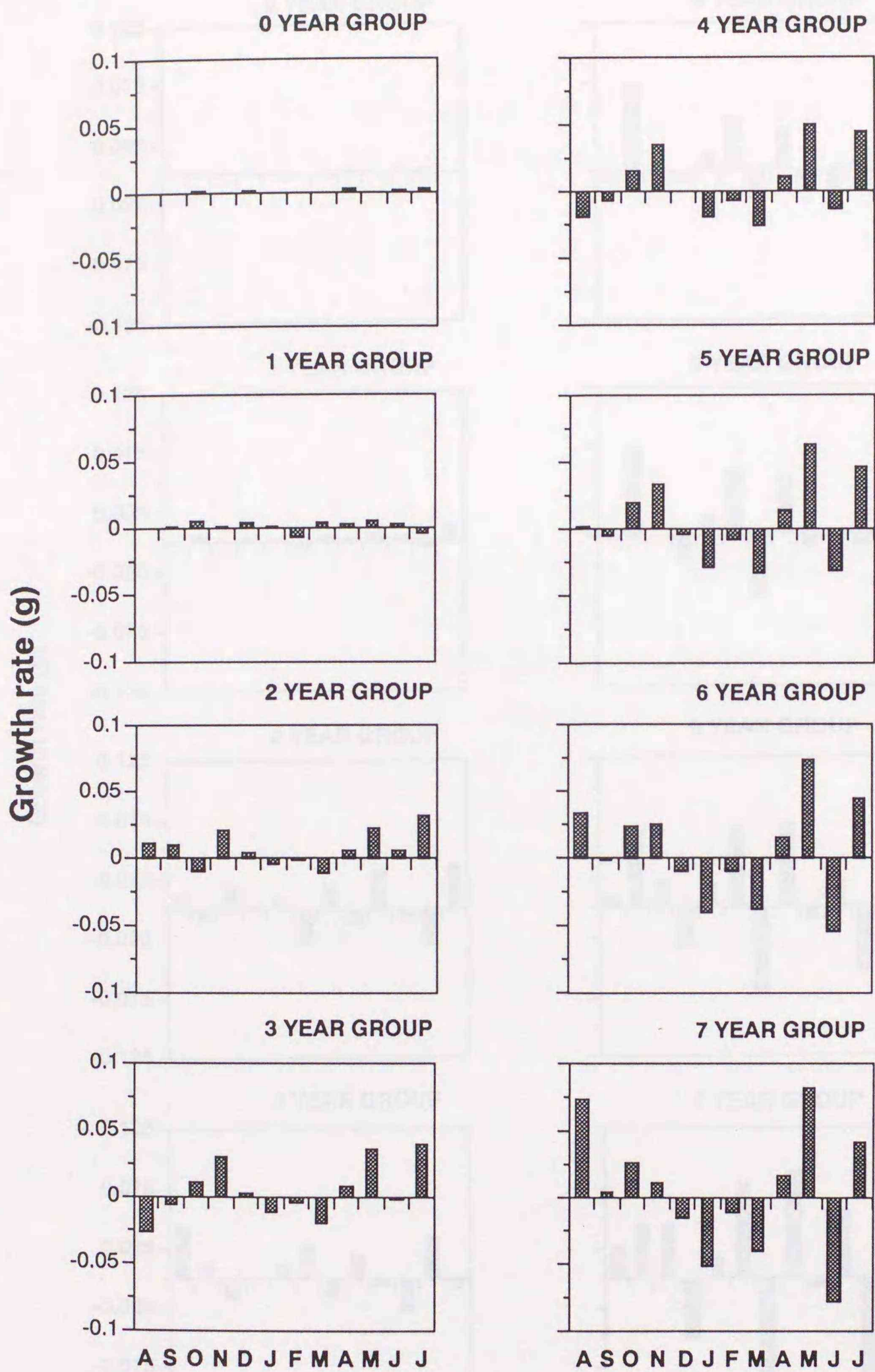


Fig. 22. Monthly absolute growth rate of total body of different age group of the male snail.

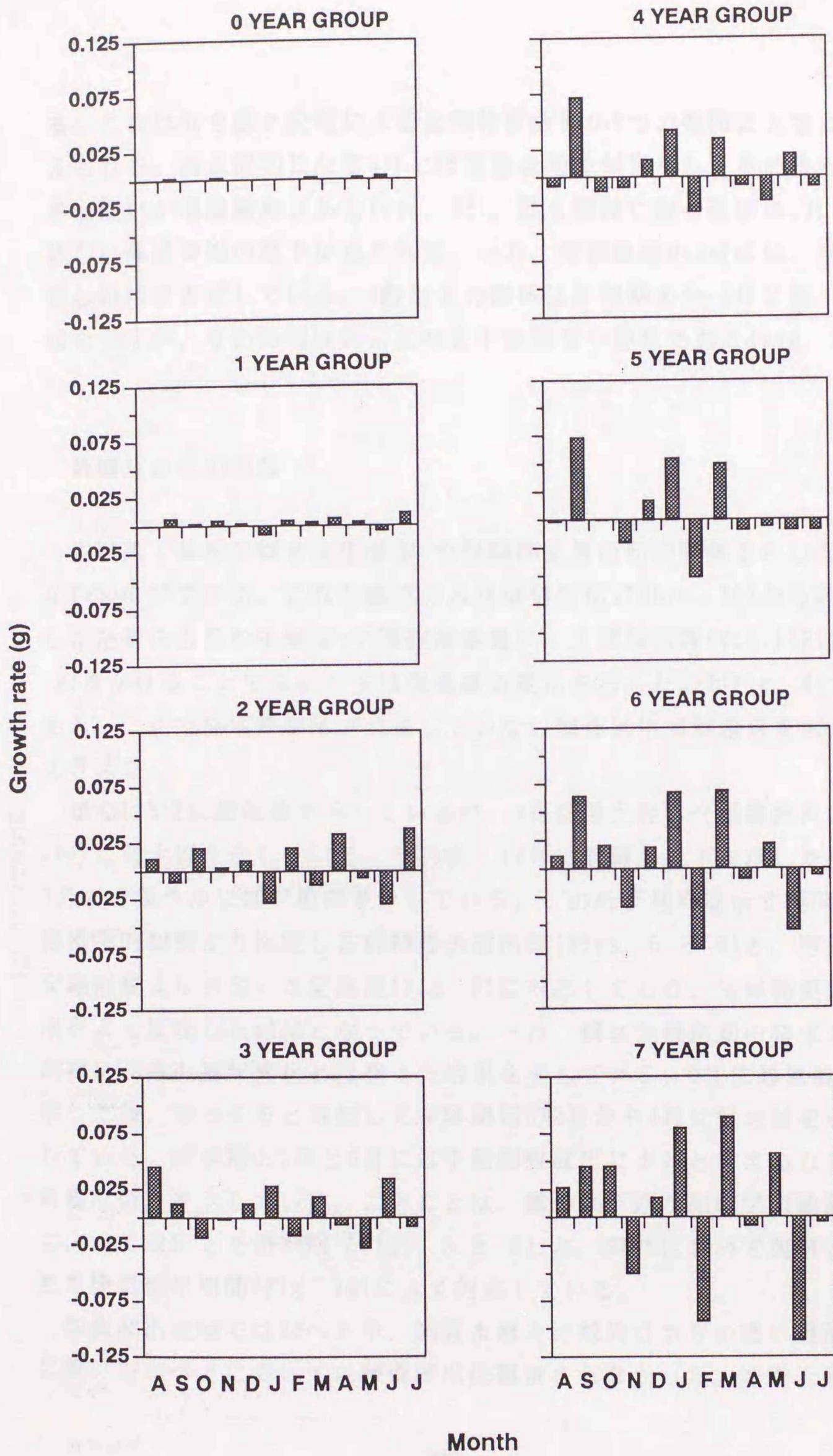


Fig.23. Monthly absolute growth rate (g) of total body of different age group of the female snail.

る。これは低水温と交尾による生殖物質放出の2つの要因によると考えられる。高水温期になる4月には急激な増加が見られ、その後も比率は低いが増加傾向にある (Fig. 22)。雌も同様に低水温期の2月に著しい体成長率の低下が見られる、一方、産卵直前の3月には、逆に著しい増加を示している。4歳以上の個体は産卵期の4~6月に低下傾向を示すが、その時期は齢により若干の異なりが見られる (Fig. 23)。

各構成部位の成長

生殖腺：体重に対する生殖腺-中腸腺部重量の回帰関係を示したのが Table 11 である。これと雌雄の各月重量変化 (Table. 10) から計算した各齢の各月の生殖腺-中腸腺部重量に、生殖腺指数 (G.I.) (Fig. 6) をかけることで求めた生殖腺重量の変化を示したのが Fig. 24 である。ここで性成熟サイズに達していない個体は生殖腺重量を0として考えた。

雄では8月に最低値を示しているが、9月に急上昇し交尾開始月の10月に最大値を示している。その後、11月に急激な低下を示した後、3月まで緩やかに低下傾向を示している。この低下傾向を示す期間は組織学的観察より決定した貯精囊の放出期 (Figs. 5 と 6) と、野外交尾対数より決定した交尾期 (Fig. 8) に対応しており、生殖物質放出をよく反映した結果となっている。一方、雌は生殖周期の結果と同様に、雄の周年変化とは異った結果を示している。9月に最低値を示した後、ゆっくりと増加して産卵期前の2月から4月に最大値を示している。産卵期の5月と6月には生殖物質放出によると考えられる急激な低下を示している。このことは、雌の低下期が組織学的検討によって決定した産卵期 (Figs. 5 と 6) と、野外において観察された卵囊産出期間 (Fig. 10) によく対応している。

卵囊産出実験では30ペア中、飼育水槽を比較的日当りの悪い場所に置いた20ペアにおいては卵囊産出は観察されなかった。卵囊を産

Table 11. Regression equation showing the relationship between total dry weight and dry weight of gonad-digestive gland. X : total dry weight (g), Y : dry weight of gonad-digestive gland (g). Samples are thirty individuals in each sex.

Month	Male	R ²	Female	R ²
Jan.	LogY = 1.089 LogX - 0.673	0.85	LogY = 1.117 LogX - 0.537	0.96
Feb.	LogY = 0.997 LogX - 0.751	0.73	LogY = 0.809 LogX - 0.462	0.95
Mar.	LogY = 1.009 LogX - 0.719	0.75	LogY = 1.200 LogX - 0.488	0.97
Apr.	LogY = 1.014 LogX - 0.732	0.86	LogY = 1.305 LogX - 0.442	0.95
May	LogY = 1.072 LogX - 0.487	0.77	LogY = 0.970 LogX - 0.569	0.76
Jun.	LogY = 1.335 LogX - 0.332	0.87	LogY = 1.166 LogX - 0.444	0.90
Jul.	LogY = 1.461 LogX - 0.234	0.86	LogY = 1.225 LogX - 0.375	0.92
Aug.	LogY = 1.351 LogX - 0.270	0.86	LogY = 1.229 LogX - 0.394	0.87
Sep.	LogY = 1.253 LogX - 0.275	0.86	LogY = 1.253 LogX - 0.330	0.91
Oct.	LogY = 1.254 LogX - 0.300	0.81	LogY = 1.187 LogX - 0.380	0.94
Nov.	LogY = 1.249 LogX - 0.434	0.82	LogY = 1.151 LogX - 0.482	0.93
Dec.	LogY = 1.241 LogX - 0.420	0.94	LogY = 1.229 LogX - 0.466	0.98

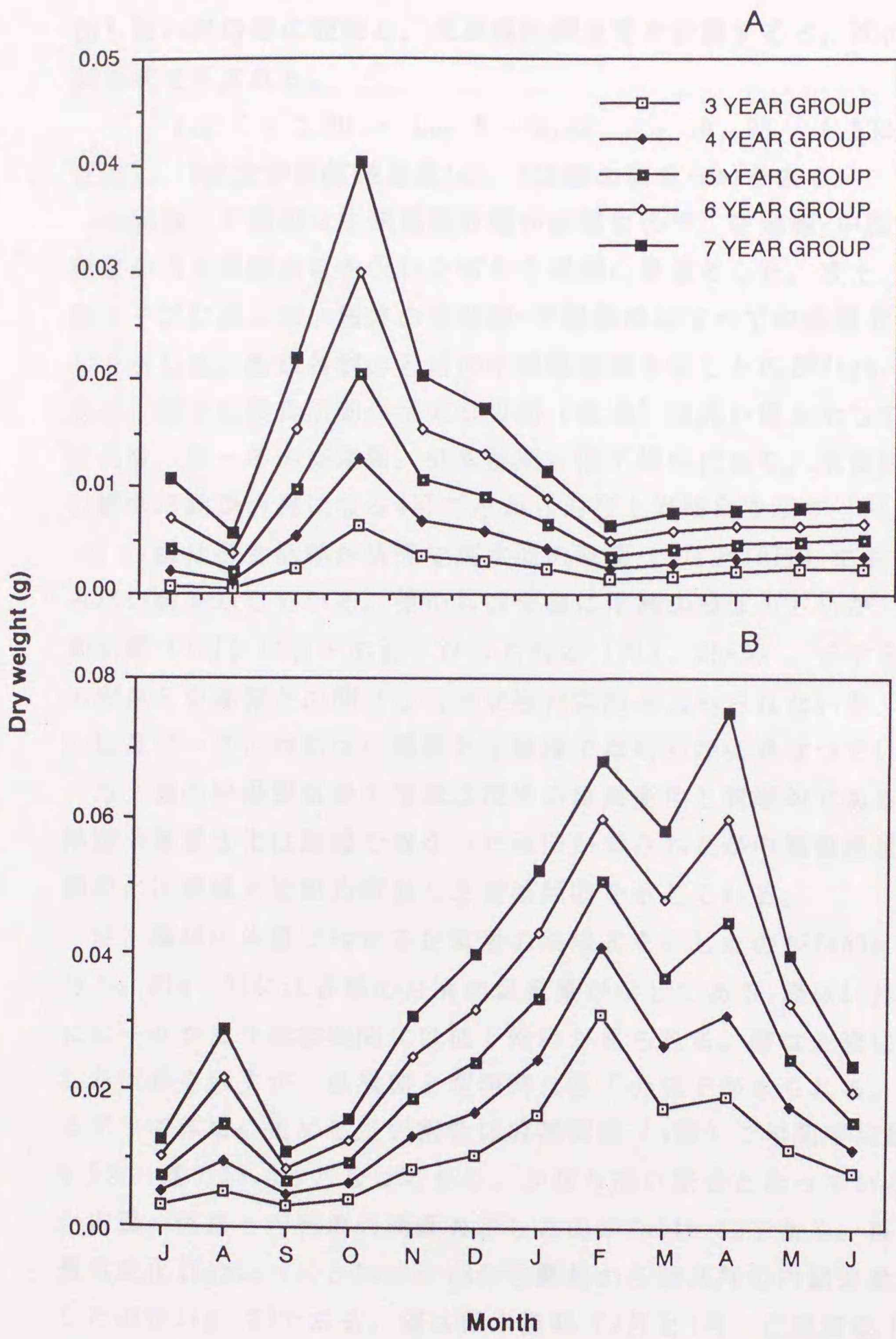


Fig. 24. Growth curve, in gonad dry weight (g), for each age group of the male (A) and the female (B) snail.

出した10対の雌の殻長と、全卵囊乾燥重量を計算すると、次の様な関係式で示される。

$$\text{Log } Y = 3.70 \cdot \text{Log } X - 6.62, N = 10, R^2 = 0.632$$

ただし、Yは全卵囊乾燥重量(g)、Xは雌の殻長(mm)を表す。

中腸腺：中腸腺は生殖腺様分離が困難なので、生殖腺-中腸腺部重量から生殖腺重量を引いた値を中腸腺の重量とした。また、性成熟サイズに達しない個体の生殖腺-中腸腺部はすべて中腸腺であるとして示した。雌雄各齢の各月の中腸腺重量を示したのがFigs. 25である。雄では摂食活動が活発な夏期（後述）に高い値を示している。その後、秋～冬の交尾期、低水温期に低下傾向にあり、水温が上昇し摂食活動が活発になる4月ごろから再び上昇傾向を示す（Fig. 25-A）。雌は摂食活動が活発で高水温の時期（9月と10月）においてのみ高い値を示している。他の月は全般に増減の幅は小さいが、産卵期初期（4月）に若干の低下がみられる（Fig. 25-B）。チヂミボラの卵巢と中腸腺との間には明確な逆相関関係は示されないが、各齢の重量ピークの時期は中腸腺と生殖腺では明らかに異なっている。一方、雄の中腸腺重量の増減は精巣の重量変化と同調的である。生殖腺の重量変化は雌雄で異なった傾向が示されたが中腸腺重量の季節変化は雌雄で比較的類似した増減傾向を示している。

足：雌雄の体重に対する足重量の回帰式を示したのがTable 12である。Fig. 26には各齢の月別の足重量が示してある。雄は11月と4月にピークがあり低温期間には低下傾向が見られる。雌は全般に一定した成長を示すが、低温期と産卵期に若干の低下がみられる。チヂミボラの体重に占める足の割合は成熟個体（4齢）で年間平均雄で50.5%、雌で38.8%となっており、かなり高い割合となっている。

内臓：体重と内臓重の関係を示したのがTable 13である。各月の重量変化（Table 10）とTable 13から雌雄の各齢各月の内臓重量を示したのがFig. 27である。雄は低水温期（2月と3月）に重量低下があり、4月に急上昇を示して、その後はあまり変化なく経過する（Fig. 27-A）。雌は全般に産卵期以後は上昇傾向にあるが、雄同様に低水

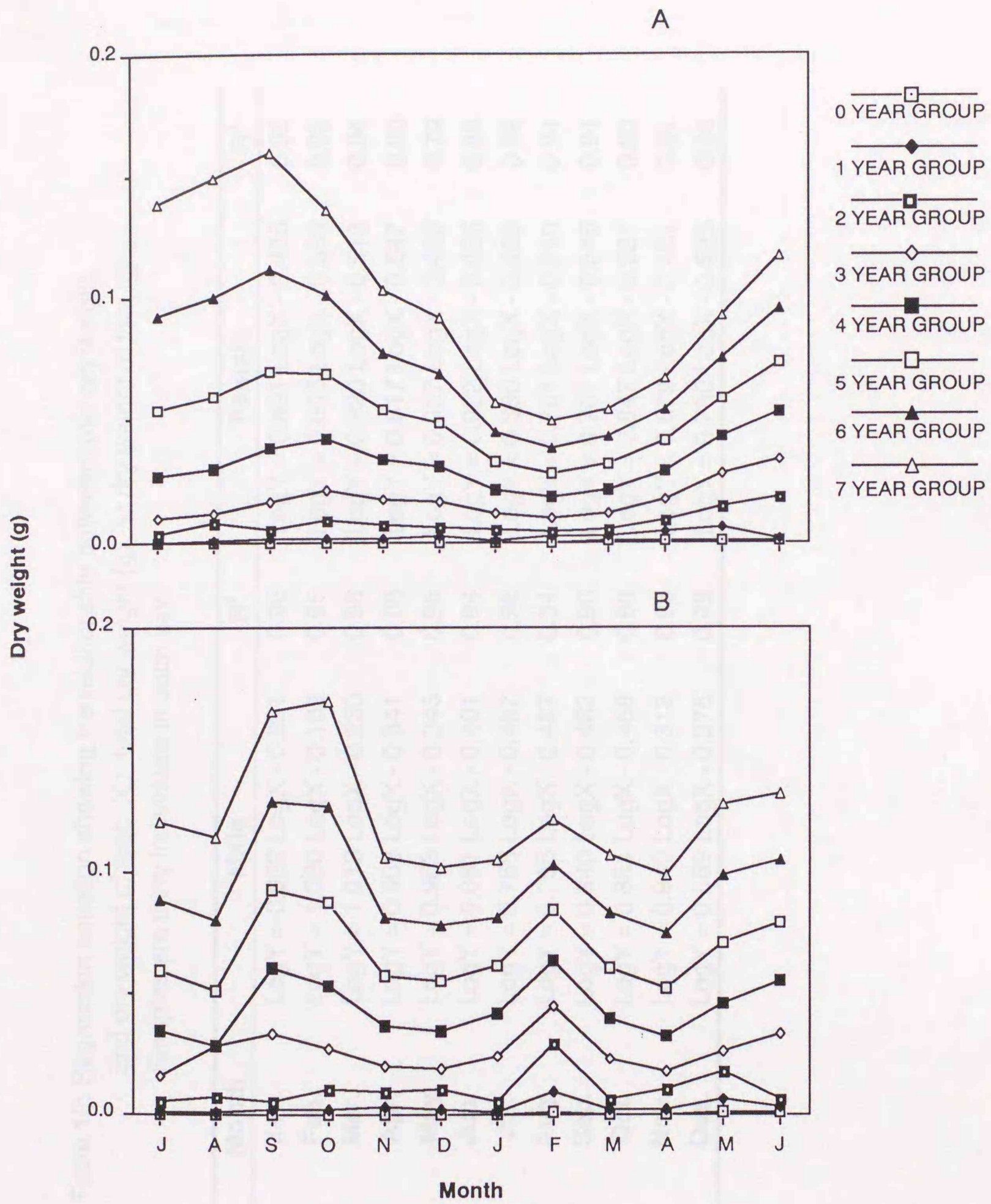


Fig. 25. Growth curve, in digestive gland dry weight (g), for each age group of the male (A) and the female (B) snail.

Table 12. Regression equation showing the relationship between total dry weight and dry weight of foot. X : total dry weight (g), Y: dry weight of foot (g). Samples are thirty individuals in each sex.

Month	Male	R ²	Female	R ²
Jan.	LogY = 0.932 LogX - 0.291	0.96	LogY = 0.891 LogX - 0.486	0.95
Feb.	LogY = 1.080 LogX - 0.162	0.95	LogY = 0.805 LogX - 0.533	0.92
Mar.	LogY = 1.013 LogX - 0.230	0.98	LogY = 0.820 LogX - 0.513	0.94
Apr.	LogY = 0.903 LogX - 0.341	0.88	LogY = 0.617 LogX - 0.647	0.90
May	LogY = 0.963 LogX - 0.345	0.96	LogY = 0.927 LogX - 0.452	0.79
Jun.	LogY = 0.881 LogX - 0.401	0.94	LogY = 0.922 LogX - 0.426	0.89
Jul.	LogY = 0.788 LogX - 0.457	0.96	LogY = 0.880 LogX - 0.468	0.88
Aug.	LogY = 0.796 LogX - 0.487	0.94	LogY = 0.781 LogX - 0.510	0.84
Sep.	LogY = 0.840 LogX - 0.462	0.96	LogY = 0.761 LogX - 0.546	0.94
Oct.	LogY = 0.831 LogX - 0.468	0.88	LogY = 0.847 LogX - 0.537	0.80
Nov.	LogY = 0.942 LogX - 0.313	0.96	LogY = 0.879 LogX - 0.481	0.91
Dec.	LogY = 0.869 LogX - 0.376	0.98	LogY = 0.780 LogX - 0.525	0.96

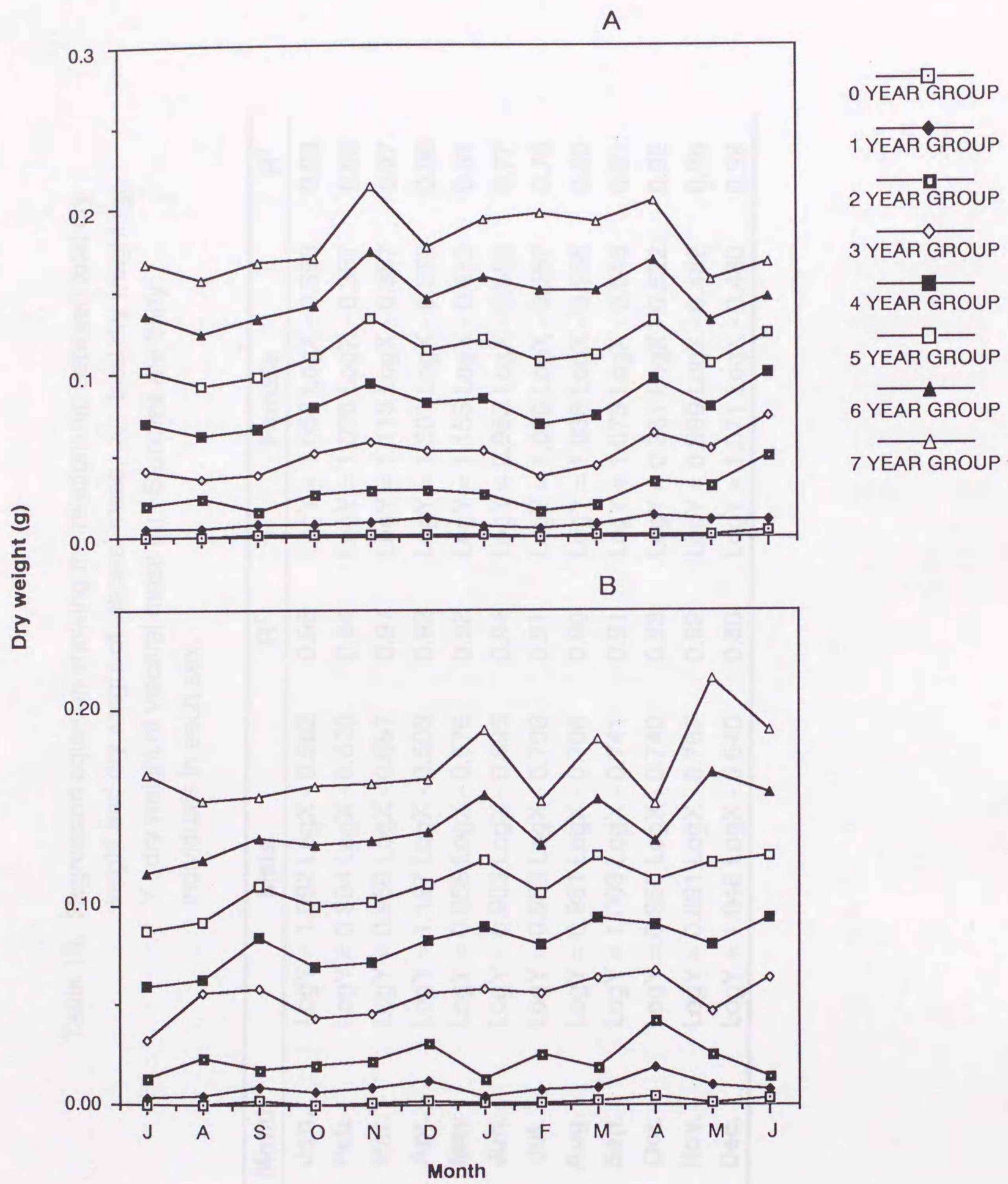


Fig. 26. Growth curve, in foot dry weight (g), for each age group of the male (A) and the female (B) snail.

Table 13. Regression equation showing the relationship between total dry weight and dry weight of visceral mass. X : total dry weight (g), Y : dry weight of visceral mass (g). Samples are thirty individuals in each sex.

Month	Male	R ²	Female	R ²
Jan.	LogY = 1.092 LogX - 0.562	0.96	LogY = 1.058 LogX - 0.398	0.98
Feb.	LogY = 0.804 LogX - 0.820	0.84	LogY = 1.098 LogX - 0.387	0.93
Mar.	LogY = 0.959 LogX - 0.667	0.97	LogY = 1.113 LogX - 0.387	0.97
Apr.	LogY = 1.127 LogX - 0.503	0.92	LogY = 1.301 LogX - 0.275	0.96
May	LogY = 0.988 LogX - 0.676	0.92	LogY = 1.155 LogX - 0.413	0.81
Jun.	LogY = 0.903 LogX - 0.696	0.94	LogY = 0.953 LogX - 0.586	0.77
Jul.	LogY = 0.989 LogX - 0.703	0.91	LogY = 1.000 LogX - 0.567	0.78
Aug.	LogY = 0.931 LogX - 0.706	0.90	LogY = 1.038 LogX - 0.556	0.80
Sep.	LogY = 1.003 LogX - 0.741	0.91	LogY = 1.073 LogX - 0.545	0.91
Oct.	LogY = 0.950 LogX - 0.740	0.93	LogY = 0.981 LogX - 0.522	0.92
Nov.	LogY = 0.891 LogX - 0.767	0.92	LogY = 0.999 LogX - 0.482	0.96
Dec.	LogY = 1.046 LogX - 0.640	0.80	LogY = 1.071 LogX - 0.430	0.99

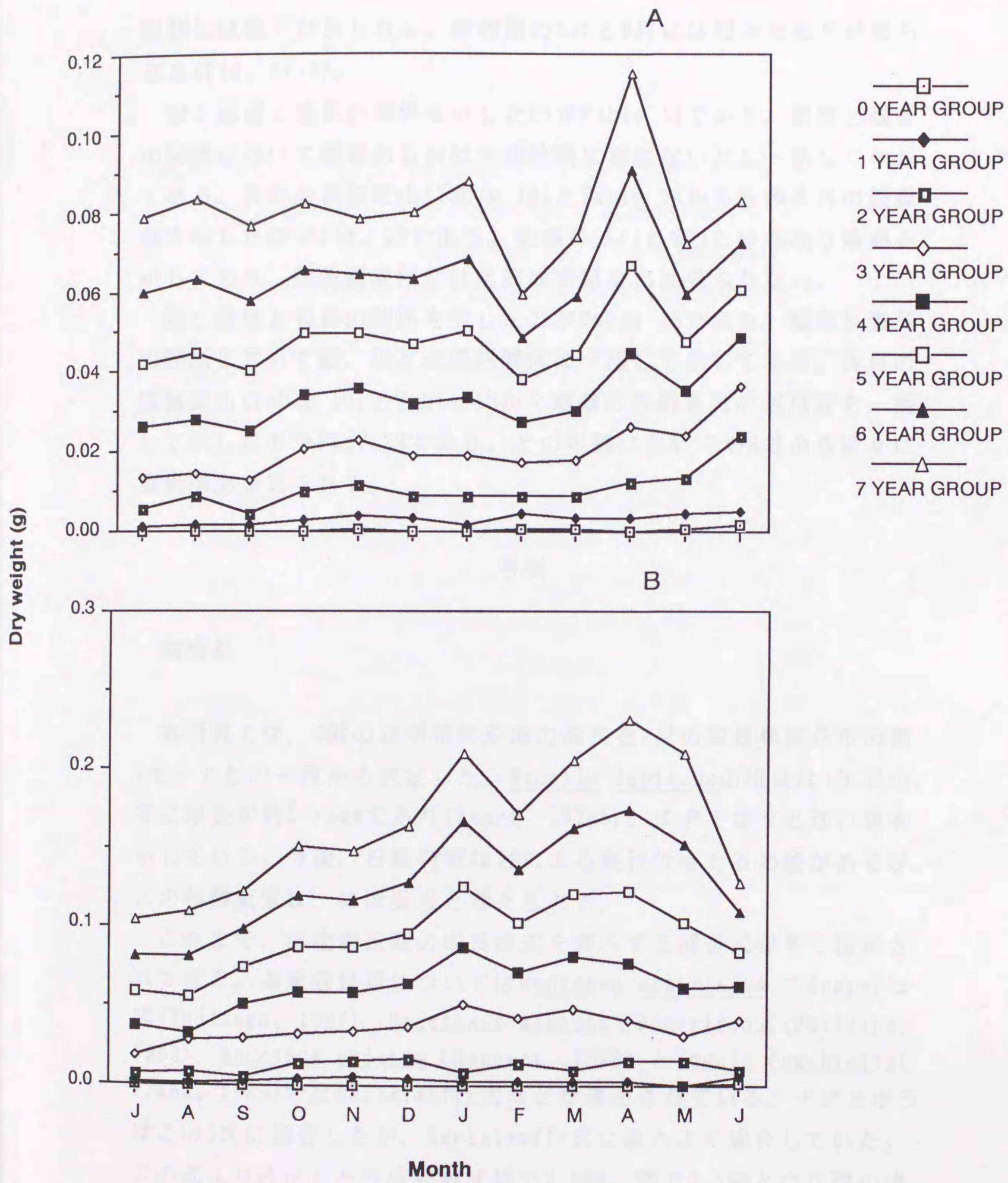


Fig. 27. Growth curve, in visceral mass dry weight (g), for each age group of the male (A) and the female (B) snail.

温期には低下が見られる。産卵期の5月と6月には明かな低下が見られる(Fig. 27-B)。

殻：殻重と殻長の関係を示したのがTable 14である。殻重と殻長の関係において雌雄あるいは未成熟間に差はないとし一括して示してある。各月の重量変化(Table 10)とTable 14から各齢各月の殻重量を示したのがFig. 28である。殻成長(Fig. 20)とは異なる傾向を示しており、殻重量変化には明確な季節変化は見られない。

蓋：蓋重と殻長の関係を示したのがTable 15である。蓋重と殻長の関係において雌、雄と未成熟個体は一括して示してある。各月の重量変化(Table 10)とTable 15から雌雄の各齢各月の殻重量を一括して示したのがFig. 29である。どの年齢においても8月から徐々に重量増加が見られる。

考察

殻成長

本研究では、0齢の透明帯部形成の殻長を2月の殻長頻度分布の第1モードとの一致から決定した。*Nucella lapillus*の稚貝は1年目の冬に殻長が約5~9mmであり(Feare, 1970b)、チヂミボラと近い値を示している。今後、日輪判断などによる裏付けをとる必要があるが、この年齢査定は、ほぼ妥当と考えられる。

これまで、海産腹足類の成長様式を表示する成長式が多く提示されてきた。海産巻貝類については*Neptunea arthritica*でGompertz式(Fujinaga, 1987)、*Dicathais aegrota*でRobertson式(Phillips, 1969)、*Buccinum undatum*(Hancock, 1963)と*Tegula fumbialis*(Frank, 1965)ではBertalanffy式などが適用されている。チヂミボラはこの3式に適合したが、Bertalanffy式に最もよく適合していた。この式より決定した性成熟齢は雄で2.5齢、雌で3.5齢となり殻の成長率の低下する時期と同調していた。これは*Nucella lapillus*(Hu-

Table 14. Regression equation showing the relationship between dry shell weight and shell length.

Y : shell weight (g), X : shell length (mm).

Samples are thirty individuals in each sex.

Month	Regression formulae	R ²
Jan.	LogY = 2.947 LogX - 3.879	0.98
Feb.	LogY = 2.947 LogX - 3.880	0.98
Mar.	LogY = 2.942 LogX - 3.874	0.93
Apr.	LogY = 3.169 LogX - 4.176	0.99
May	LogY = 3.102 LogX - 4.134	0.99
Jun.	LogY = 3.002 LogX - 4.015	0.93
Jul.	LogY = 3.112 LogX - 4.152	0.99
Aug.	LogY = 3.106 LogX - 4.153	0.91
Sep.	LogY = 2.842 LogX - 3.762	0.96
Oct.	LogY = 3.007 LogX - 3.963	0.98
Nov.	LogY = 2.984 LogX - 3.989	0.83
Dec.	LogY = 3.162 LogX - 4.170	0.99

Table 16. Regression equation showing the relationship between dry operculum weight and shell length

Month	0 YEAR GROUP	1 YEAR GROUP	2 YEAR GROUP	3 YEAR GROUP	4 YEAR GROUP	5 YEAR GROUP	6 YEAR GROUP	7 YEAR GROUP
Jan	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$
Feb	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$
Mar	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$
Apr	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$
May	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$
Jun	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$
Jul	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$
Aug	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$
Sep	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$
Oct	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$
Nov	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$
Dec	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$	$Y = 0.189X - 0.189$

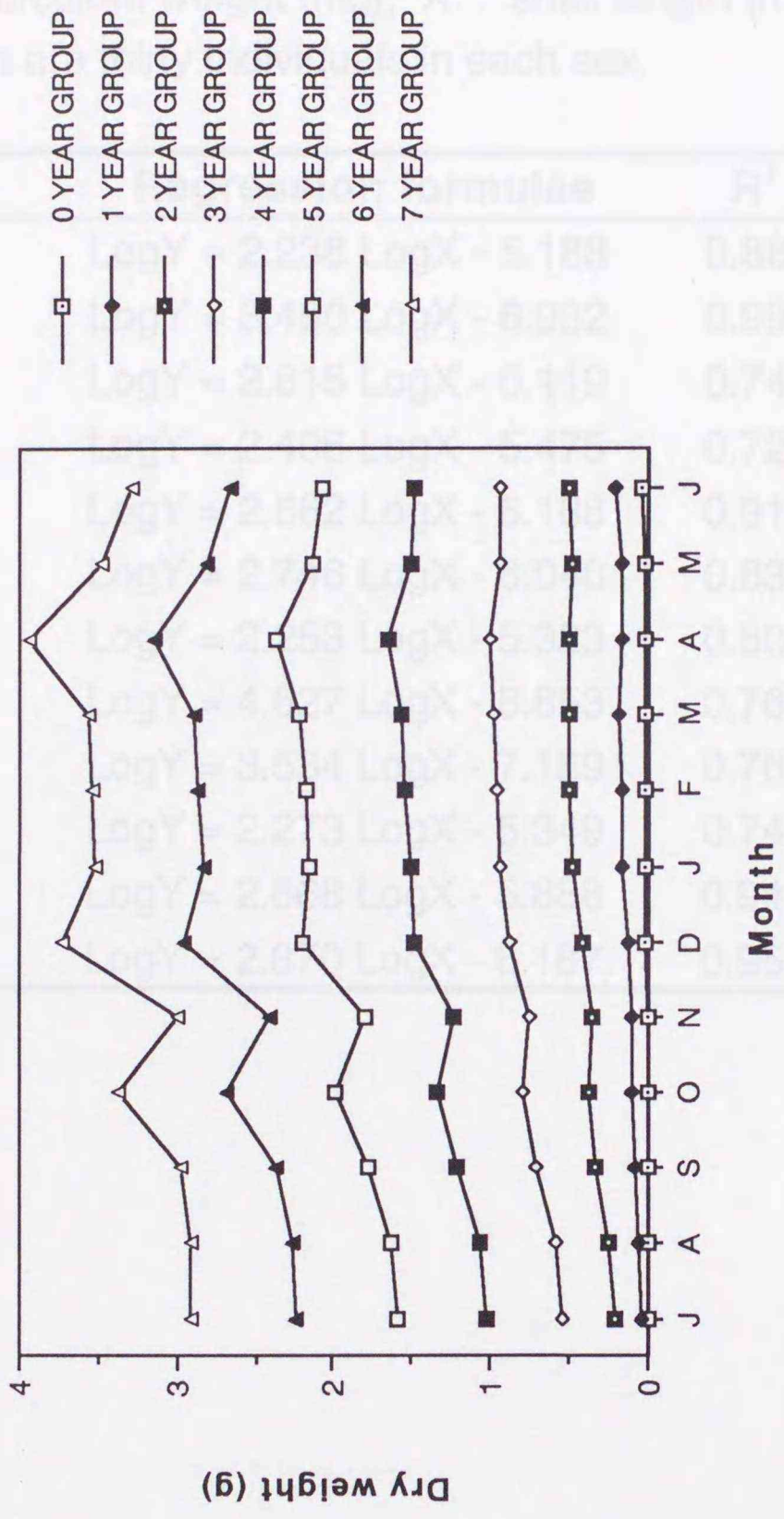


Fig.28. Seasonal changes in the shell dry weight (g) of each age group of the snail.

Table 15. Regression equation showing the relationship between dry operculum weight and shell length.

Y : operculum weight (mg), X : shell length (mm)

Samples are thirty individuals in each sex.

Month	Regression formulae	R ²
Jan.	LogY = 2.238 LogX - 5.188	0.88
Feb.	LogY = 3.450 LogX - 6.932	0.99
Mar.	LogY = 2.815 LogX - 6.119	0.74
Apr.	LogY = 2.406 LogX - 5.475	0.72
May	LogY = 2.862 LogX - 6.188	0.91
Jun.	LogY = 2.746 LogX - 6.040	0.83
Jul.	LogY = 2.253 LogX - 5.323	0.80
Aug.	LogY = 4.627 LogX - 8.853	0.76
Sep.	LogY = 3.534 LogX - 7.189	0.76
Oct.	LogY = 2.273 LogX - 5.349	0.74
Nov.	LogY = 2.668 LogX - 5.888	0.94
Dec.	LogY = 2.870 LogX - 6.187	0.95

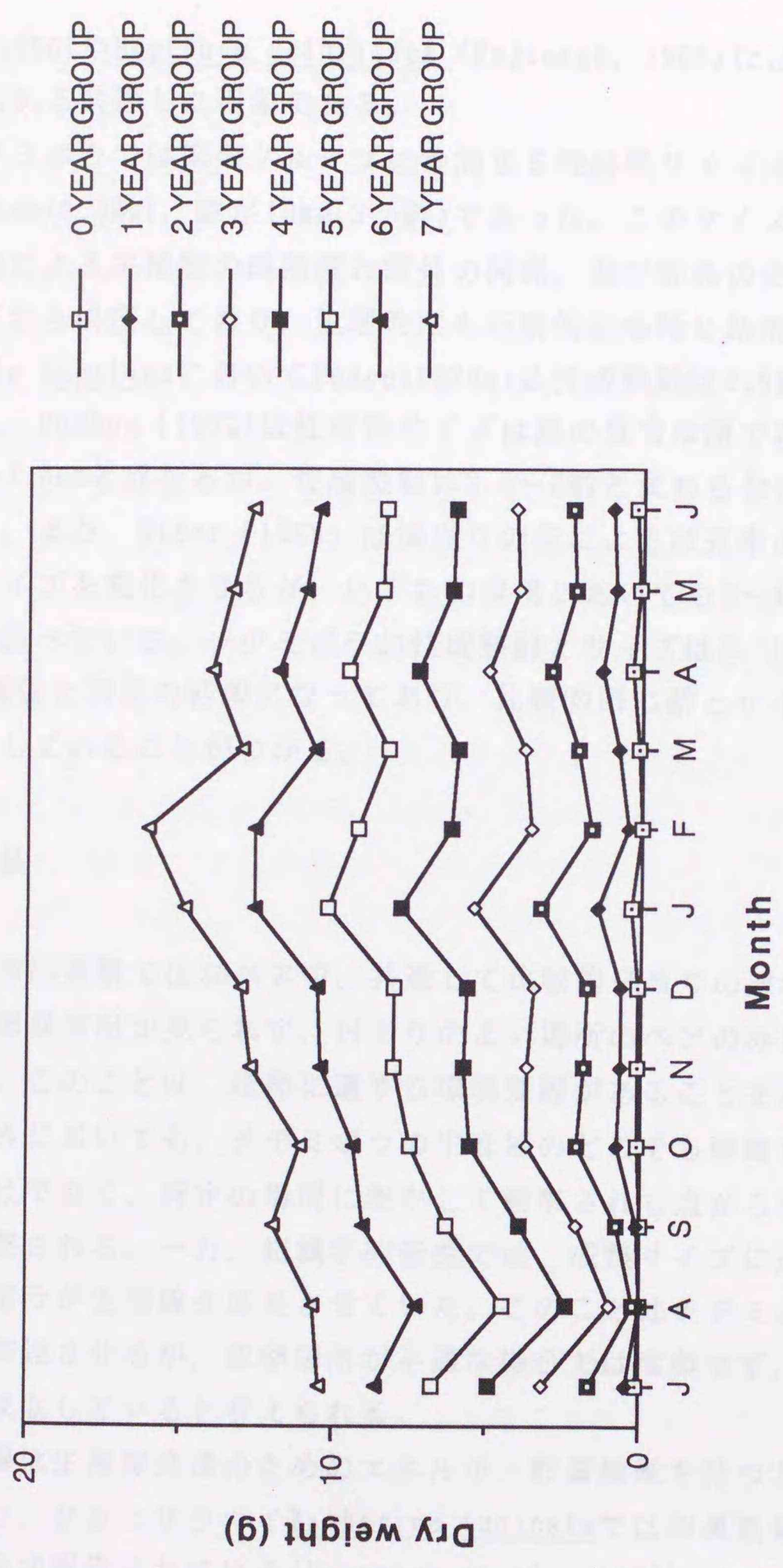


Fig. 29. Growth curve, in total operculum dry weight (mg), for each age group.

ghes, 1986)や*Neptunea arthritica* (Fujinaga, 1987)など多くの種に見られる共通した現象である。

チヂミボラでは繁殖グループに参加する性成熟サイズは、殻長で雄が15mm(2.5齢)、雌が19mm(3.5齢)であった。このサイズは組織学的研究による生殖腺の成熟度と殻長の関係、及び野外の交尾ペアのサイズから決定しており、生理的にも行動的にも同じ結果を示した。*Nucella lapillus*においてFeare(1970a)は性成熟齢は2.5齢であると報告し、Hughes(1972)は性成熟サイズは餌の豊富な所で2cm、少ない所で1.6cmと異なるが、性成熟齢は2.5~3齢と変わらないと報告している。また、Etter(1989)は波当りの差による成長率の違いが性成熟サイズを変化させるが、いずれの環境においても2~4齢で成熟すると述べている。チヂミボラの性成熟齢とサイズは*N. lapillus*の上記3報告と同様の結果になっており、比較的同じ齢とサイズで性成熟に達していることがわかる。

体成長

卵嚢産出実験では30ペア中、共通して比較的日当りの悪かった20ペアで卵嚢産出が見られず、日当りのよい場所のペアのみが産卵を行った。このことは、産卵に適する環境要因があることを示している。野外においても、チヂミボラの生息域のどこでも卵嚢が観察されるわけではなく、特定の場所に集中して観察される点からもこのことが推察される。一方、組織学的研究では、成熟サイズに達した全チヂミボラが生殖腺を成長させていた。このことはチヂミボラは生殖腺を発達させるが、産卵場所が不適な場合では産卵せず、生殖物質を再吸収していると考えられる。

中腸腺は生殖腺発達のためのエネルギー貯蓄機能を持つと指摘されており、クロヒザラガイ*Katharine tunicata*では卵巣重量との逆相関関係が報告されている(Lawrence et al., 1965)。しかし、Webber(1970)は*Haliotis cracherodii*で生殖周期に対応して中腸腺は

ほとんど変化しないと報告している。チヂミボラの卵巣においても中腸腺との明確な逆相関関係は示されなかった。

チヂミボラの体重に占める足の割合の年平均値は成熟個体(4齢)の雄で50.5%、雌で38.8%となっており、かなり高い割合となっている。重量は雌で周年変化は見られないが、雄は3月に明確な重量低下が見られる。一方、足の含有エネルギー量は雌雄共に、夏に低く、冬に高くなっており、エネルギー消費が雌雄共に冬期と繁殖物質放出期に観察されている(後述)。このことより、チヂミボラの大きな足は雌雄共にエネルギー貯蔵器官として機能していることが明らかである。チヂミボラの仲間である *Thais lamellosa* (Stickle, 1973) や、*T. haemastoma* (Bellisle & Stickle, 1978) では雌雄共に足重量の顕著な季節的变化はないと報告されており、チヂミボラと若干異なった結果となっている。

雌は産卵期の5月と6月に内臓重量の明確な低下が見られた。これは産卵時に卵と共に産出されるalbumin 物質を形成する、albumin 腺や、capsule腺がここに含まれているためこのような産卵時の低下が見られたものである。Bellisle & Stickle(1978)はcapsuleやalbuminの重量変化は生殖周期をよく反映していると述べており、チヂミボラにおいてもcapsule-albuminを含む内臓の季節変化は生殖腺の変化と同調しており、生殖周期を反映する指標の1つになると考えられる。

5. 個体の生産諸量

チヂミボラ個体群は、これを構成する個体間の相互作用を通して、この種固有の構造と機能を備えていると考えられる。そのため、個体群の持つ生物生産の機構解明には、まず、個体の段階で示される生物生産過程を把握しなければならない。これまで述べてきた、各齢の個体の成長は、摂食物質の同化と異化の差引の結果、蓄積されたエネルギーが成長という形で表されたものである。したがって、

この種の個体における同化と異化にかかわるエネルギー諸量を明かにし、次いで、個体群の生物生産過程を解明することは、チヂミボラ個体群の生活様式を明かにする上で必要不可欠な事象と考えられる。

一般に個体のエネルギー収支は次式で示される。

$$C = Pr + Pg + F + R + U$$

ただし、Cは摂食量、Prは生殖腺成長量、Pgは体成長量、Fは未消化排出量、Rは呼吸量、Uは代謝排出量である。

チヂミボラ類の生産諸量に関する報告は多くなされている(Hughes, 1972; Stickle, *et al.*, 1984; Stickle & Bayne, 1987; Geller; 1990a, b)。しかし、各諸量を包括した報告はあまり多くはない。本研究では毎月各項目ごとに測定し齢別にエネルギー収支の検討を行った。

チヂミボラの仲間は捕食性の巻貝であり、その摂食に関する報告は多く(Hughes & Drewett, 1985; Burrows & Hughes, 1989, 1990)、餌は主に二枚貝や、フジツボを摂食している(Morgan, 1972; Hughes & Dunkin, 1984; West, 1986)。チヂミボラ類の摂食様式は二枚貝や、フジツボの殻を酸で溶かし直径数mmの穴を開け、その穴に吻を入れ、歯舌を用いて摂食を行っている(Hughes, 1986)。また、Palmer(1983)は*N. lapillus*において餌の質により成長率が異なることを指摘している。そこで本研究では、まず、チヂミボラが野外においてどのような食性を示しているかを調べ、次いでそれを基礎にして摂食量の推定を行った。

海産腹足類は一般に鰓呼吸を行うが、潮間帯に生息する生物は一定期間空気中にさらされるため、その間は外套膜内の水を使い外套膜により呼吸を行っている(Hughes, 1986)。チヂミボラは潮間帯に生息しているので、本研究では両呼吸について検討し、冠水露出時間を考慮し呼吸量の推定を行った。呼吸量は標準呼吸、活動呼吸、及び特異動的作用による呼吸の増加の3つに分け、実験室内の呼吸量を標準代謝と考え、この値より他の2項目を推定することによりチヂミ

ボラの野外での呼吸量の推定を行った。

海産腹足類において蛋白質の代謝終産物としてアンモニアが産出されており、この物質の生産は生理状況により大きく影響されている (Hughes, 1986)。捕食者であるチヂミボラは一定期間の餌の探索時間の後、摂食を行っているので、食物供給は断続的であり比較的長い飢餓時間が存在すると考えられる。この時、生物は体内の蛋白質の異化作用を頻繁に行っており、多くのアンモニアの放出を行っている。また、粘液は多くの腹足類で摂食、移動、防御に使用されている (Hughes, 1986)。そこで、本研究では代謝排出量としてアンモニア態窒素と粘液について検討を行った。

一般に、ある繁殖期に産卵へ投資するエネルギーは年齢と共に上昇していく。しかし、繁殖に用いるエネルギーを大きくすることは、親個体の物質収支に負担をかけたり行動を制約することによって期待寿命を減少させ、その後の生涯における繁殖価を減殺することになりかねない (菊池、1985)。チヂミボラが同化したエネルギーを自分自身の体成長と繁殖物質へどう配分しているかという繁殖効率を検討するため繁殖努力、残存繁殖価 (RRV)、そして繁殖の代価について計算を行った。

方法

チヂミボラの餌種を調べるため、1989年4月から1990年6月まで毎月上旬に Fig. 1 に示した B 地域の定点内において、餌に吻を差し込み摂食中のチヂミボラ個体の餌種の記録を行った。

摂食量推定は1990年2月から1991年2月まで白尻臨海実験所において毎月行った。実験に使用する個体が以前に摂食した餌に影響されないように、実験を行う前月下旬に各サイズクラス (0~10、10~15、15~20、20~30、30mm<) ごとに6匹のチヂミボラを採集し、約10日間流水中で飼育した。野外で最もよく摂食されているムラサキインコガイ *Septifer virgatus* (後述) を野外より採集し、1個体ずつ分離

し殻長測定後、小型水槽（20x15x10cm）内に各サイズ（0～10、10～20、20～30、30mm<）ごとに餌5個体と、殻長測定したチヂミボラ1個体を共に入れた。大型水槽（2x1.5x1m）中に全30セットの小型水槽を設置し、流水中で実験を行った。摂食中のチヂミボラには触れぬように、設置後1週間おきに被食されたムラサキインコガイの殻長を測定し、同サイズの餌個体と交換した。3週間以上飼育した後、チヂミボラの殻長測定と、殻、軟体部、蓋にわけた乾燥重量を測定した。摂食量をエネルギーとして求めるため、餌種の軟体部を60℃で乾燥後、粉末状にし一部を微量熱量計O.S.K.モデル220により含有エネルギーを求めた。そして、残りを灰分量測定に用いた。灰分量は電気炉内で500℃で8時間以上燃焼し重量の差から求めた。以上の結果とあらかじめ求めた餌の殻長と軟体部乾燥重量の関係式から摂食重量をエネルギー量に変換した。

1990年9月から1991年11月まで、2ヶ月に1度、ランダムに各サイズ（<10、10～15、15～20、20～30、30mm<）のチヂミボラを実験室に持ち帰り、恒温槽内において数時間温度順化（5、10、15、20、25℃）させ、その後呼吸量の測定を行った。水中呼吸はチヂミボラを濾過海水と共にガラス瓶（300ml）内に5～6時間放置後、ウインクラー法により残存溶存酸素量を測定した。空気呼吸は温度順化後、呼吸容器にチヂミボラとCO₂吸収剤をいれ酸素減少量を読みとることにより測定を行った。呼吸量と体サイズの間関係については多くの報告があり（Pain, 1971; Mann & Gallager, 1985; Hughes, 1986）、これらの関係については一般に

$$\text{Log } R = a\text{Log } W + b$$

で示される。ここで、Wは個体の乾燥重量（g）、Rは酸素消費量（ml-O₂/h）である。この式に従い、各温度において各サイズ毎の酸素消費量を検討した。

活動呼吸測定が困難であるため、実験室での結果が標準呼吸であると仮定し、その値を用いて特異動的作用と活動呼吸の推定を行った。特異動的作用による呼吸量の増加は、標準呼吸に特異動的作用

による代謝の増加係数 1.68 (穿孔時と摂食時の平均値) (Bayne & Scullard; 1978) と摂食餌個体数、及び餌1個体当りの摂食所用時間 (Bayne & Scullard; 1978b) を乗じて求めた。Mishima & Odum (1963) は *Littorina irrorata* において実験室と野外で代謝率を測定したところ野外は室内の約2倍になり、これは運動量の差によるものであると報告している。すなわち、これは活動呼吸によるものであると考えられる。チヂミボラにおいても活動呼吸を考慮することにより、野外の呼吸量は標準呼吸 + 特異動的作用による増加分の合計の2倍であると仮定し呼吸量の推定を行った。この推定量に 4.83 cal/ml-O_2 (Ivlev, 1934; Crisp, 1984) を乗ずることでカロリー換算を行った。

アンモニア態窒素の測定を1991年7月から1992年7月の毎月下旬の大潮時に行った。各サイズのチヂミボラを採集した後、殻長を測定し、一定時間水中で順化させた。そして、チヂミボラを濾過海水で満たした容器に入れ密閉した後、一定期間 (4~6hr) 放置した。海水中に排出されたアンモニア態窒素は Strickland 法 (Strickland & Parsons, 1965) により測定した。測定後、チヂミボラを取り出し軟体部摘出後、乾燥重量を求めた。アンモニア態窒素排出量と軟体部重量の相関関係は一般に次のような関係式で示される。

$$\text{Log } U = a + b \text{ Log } W.$$

ただし、 U はアンモニア態窒素量 ($\mu\text{g-NH}_4$)、 W は個体の軟体部乾燥重量 (g) である。

粘液量について1990年12月から1991年11月まで、毎月下旬に各サイズクラス全12個体のチヂミボラを用いて粘液量の測定を行った。殻長を測定した各個体を洗浄後、茄形フラスコ内に1個体ずつ入れ、小型シャーレで蓋をし、Table 2で示した冠水と露出時間に従い、水を入れた状態と抜いた状態の合計24時間飼育を行った。実験下の水温、気温はその月の温度に従っている。フラスコ内に分泌された粘液はシャーレと共に湿式酸化法 (Kauzinkin & Taukivskaya, 1960; Hughes, 1969) により有機物量を測定し、次式によりカロリー計算を行った。

$$\text{cal} = c \times 0.6667 \times 3.38 \times 25 \times f/10$$

ただし、cは0.01Nのチオ硫酸ナトリウムの適定値、fはファクターを表す。

粘液量についても乾燥重量との関係について検討した。

体構成部位におけるエネルギー蓄積と消費を検討するため体構成部位の重量変化 (Table 10) と含有エネルギー量を求め、月間の熱量の差を計算した。熱量は毎月、雌、雄、未成熟の個体を各5個体持ち帰り、足、内臓、殻、蓋、生殖腺-中腸腺部の各部に分け、60℃で乾燥後、粉末状にして微量熱量計0.S.K.モデルにより単位重量当りの熱量として求めた。また、同時に同サンプルの一部を電気炉内で500℃で8時間以上燃焼し重量を測定することにより各サンプルの灰分量を求めた。

菊池(1985)は繁殖努力の表現法として4つの方法を紹介している。ここでは同化エネルギーの配分比を用いて繁殖努力として表現した。ここで繁殖努力は生殖物質放出量(Pr)を同化量(A)から呼吸量(R)を差し引いた値で割ることで求めている。

個体が将来生存して繁殖に費やす物質エネルギー量を示す残存繁殖価(RRV)(Williams, 1966)は次のような式を用い雌個体において計算を行った。

$$\text{RRV} = \sum L_{t+1} / L_t \cdot M_{t+1}$$

ただし、 M_t はある繁殖期t時点における産卵量(当座の繁殖価)、 L_t は時点tにおける生存個体数を表す。残存繁殖価を計算するのに、チヂミボラ個体群では年級群間で死亡率に差が見られなかったので(後述)、年間平均死亡率53.23%を用いて生存個体数を計算した。

結果

摂食

調査期間中、摂食行動を観察したチヂミボラは130個体であった。

その餌種と摂食の全季節変化を示したのがTable 16である。餌として記録されたのは二枚貝類が3種、フジツボ類が2種であった。そのうち、イワフジツボ *Chthamalus challenger* と、ムラサキインコガイ *Septifer virgatus* は臼尻潮間帯の主要種となっている種である (Fuji & Nomura, 1990)。観察個体中82個体 (63.5%) がムラサキインコガイを、24個体 (18.5%) がムラサキガイ *Mytilus edulis* を摂食しており、この二枚貝2種が餌全体の約8割を占めている。

ムラサキインコガイが周年を通して高い比率で被食されていたので、摂食量推定用の餌としてムラサキインコガイを使用した。また、毎月のムラサキインコガイの殻長と軟体部重量の回帰式 (Table 17) を用い、毎月の室内での摂食量を餌重量でチヂミボラの殻長ごとに示したのがFig. 30である。0~10mmのサイズクラスの個体の摂食量は8月に最高値を示し、その後、ゆっくりとした低下傾向にあり、2~7月までは摂食活動があまり活発ではない。10mm以上の個体では産卵期前後の4、5月から摂食活動が活発になり、その傾向が9~10月まで続き、その後、徐々に低下していく。Fig. 31で示したムラサキインコガイの毎月のカロリー量を用いてチヂミボラの摂食量をカロリー換算したのがTable 18である。各サイズとも冬期間の摂取カロリー量は低くこれは野外における低い摂食量と (Table 16)、同様な結果である。また、産卵後の高温期には高い摂取カロリー量を示し、高エネルギーを取得している。10mmまでの未成熟個体は冬期間にも比較的多くのエネルギー取得をしている。

呼吸

空気、水中呼吸共に体重に対する単位時間当りの酸素消費量の回帰を示したのがTable 19である。この回帰関係には水温間で傾斜に有意差は認められない (ANCOVA: $P > 0.05$) ので各月を一括し、また切片と温度の間には高い相関関係 (水中呼吸: $r^2 = 0.91$, 空気呼吸: $r^2 = 0.97$) が見られたのでその関数として示すと次のような

Table 16. The numbers of prey of different species eaten by *Nucella freycineti*.

Prey species	1990												1991											
	Apr.	May	Jun.	Jul.	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.	Dec.	Jan.	Feb.	Mar.	Apr.	May	Jun.	Apr.	May	Jun.						
<i>Mytilus edulis</i>		1	1	3	3		10	2																
<i>Septifer virgatus</i>	4	9	8	12	9	3	9	5	11	1		1	2	2	6									
<i>Lasaea undulata</i>			2	1								3	11	1										
<i>Chtamalus challengerii</i>				2									1	1	2									
<i>Balanus cariosus</i>									1															

Table 17. Regression equation showing the relationship between dry weight and shell length of *Septifer virgatus*. Y : dry weight (g), X : shell length (mm) Samples are forty individuals in each sex.

Month	Regression formulae	R ²
Jan.	LogY = 2.330 LogX - 4.400	0.92
Feb.	LogY = 2.254 LogX - 4.269	0.95
Mar.	LogY = 2.542 LogX - 4.571	0.96
Apr.	LogY = 2.330 LogX - 4.420	0.96
May	LogY = 2.307 LogX - 4.310	0.94
Jun.	LogY = 2.560 LogX - 4.798	0.94
Jul.	LogY = 2.569 LogX - 4.658	0.99
Aug.	LogY = 2.191 LogX - 4.172	0.99
Sep.	LogY = 2.527 LogX - 4.686	0.96
Oct.	LogY = 2.348 LogX - 4.421	0.92
Nov.	LogY = 2.225 LogX - 4.311	0.95
Dec.	LogY = 2.349 LogX - 4.456	0.99

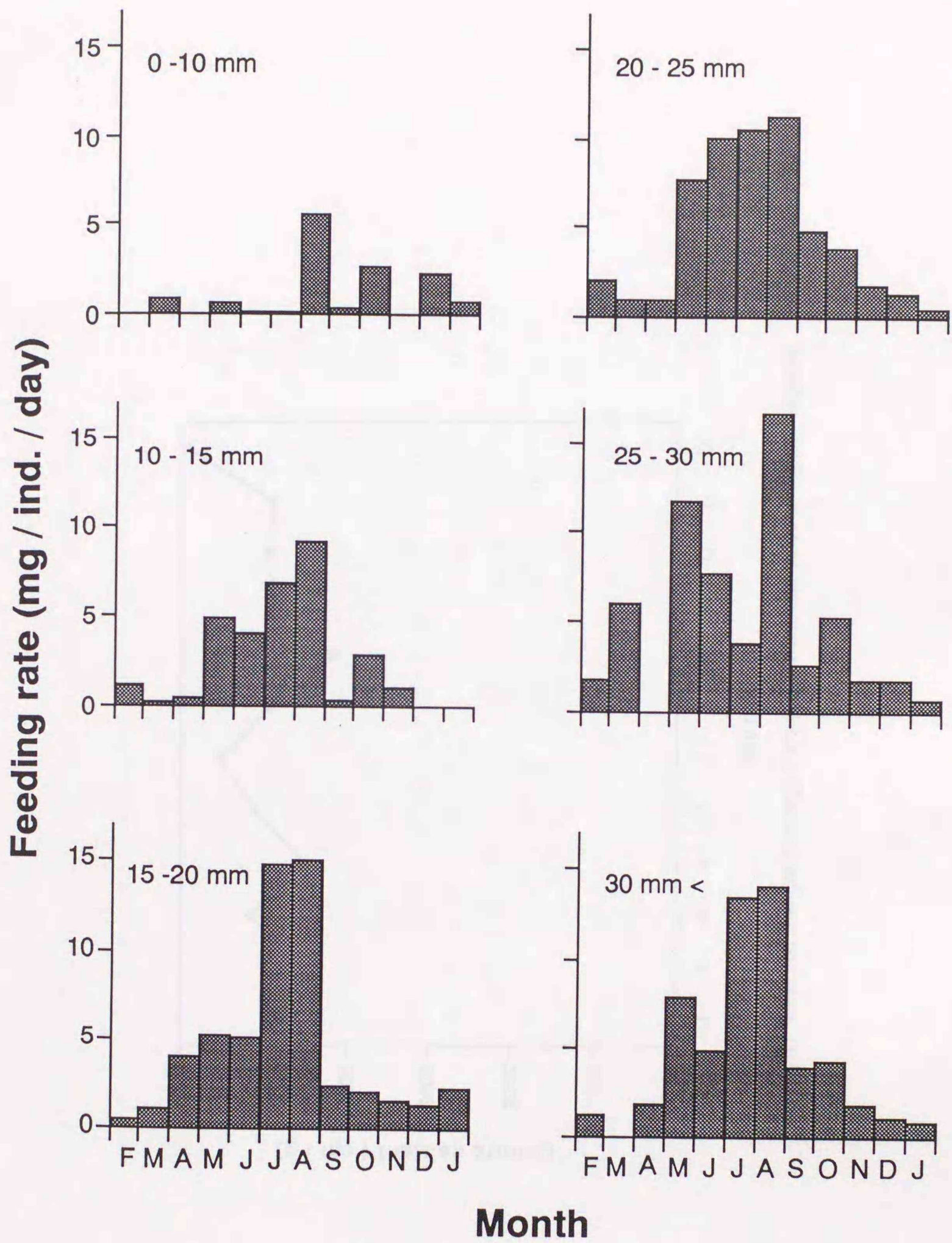


Fig.30. Monthly feeding rate (mg / ind. / day) by different size groups in the laboratory.

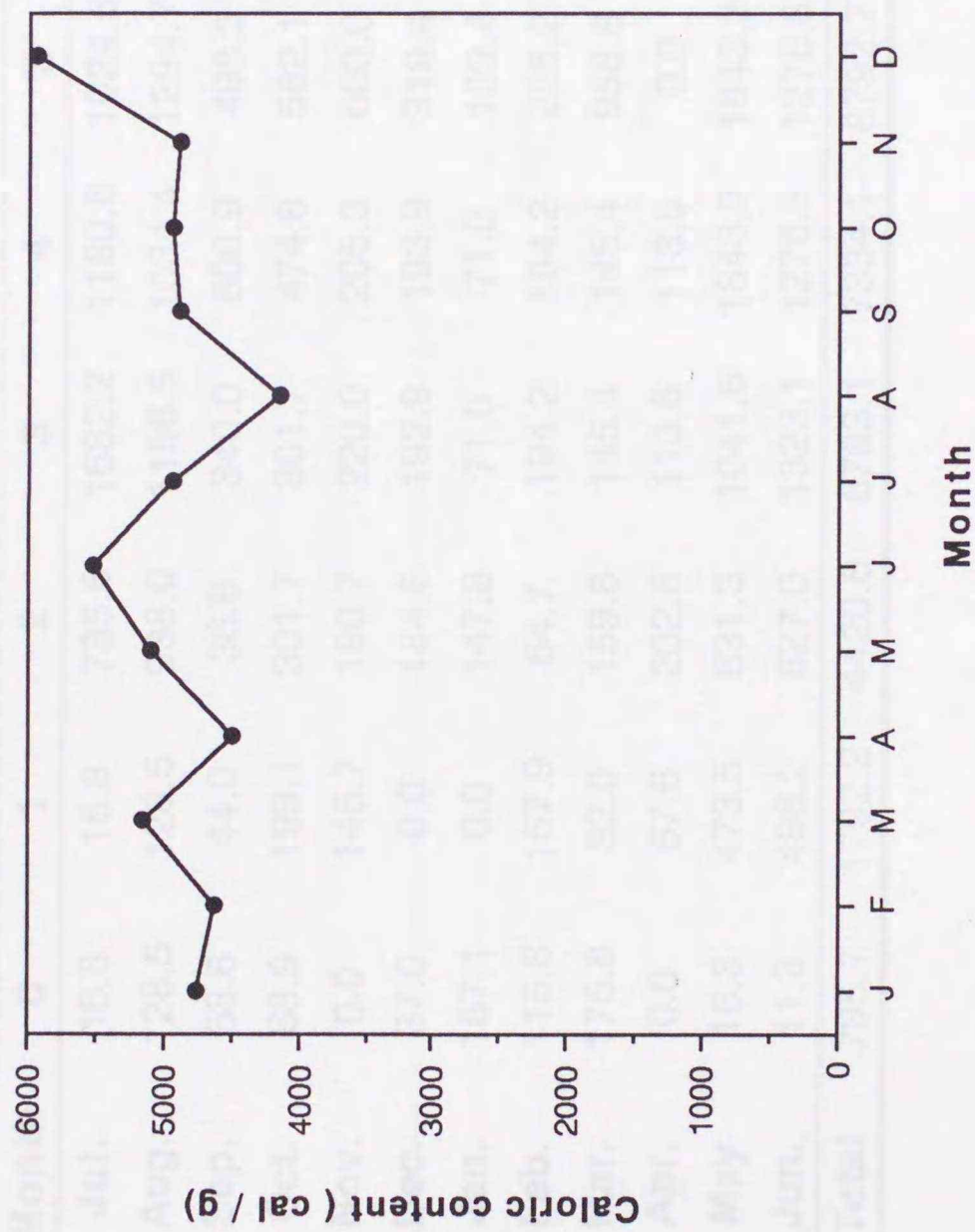


Fig.31. Seasonal changes in energy content of the somatic tissue of *Septifer virgatus*.

Table 18. Seasonal changes in the consumption (cal / ind. / month).

Month	Age							
	0	1	2	3	4	5	6	7
Jul.	16.8	16.8	735.6	1682.2	1180.6	1024.6	1024.6	2033.9
Aug.	128.5	128.5	938.0	1156.5	1034.4	1294.7	1294.7	1807.9
Sep.	58.6	44.0	36.6	340.0	600.9	498.3	498.3	559.8
Oct.	68.9	199.1	301.7	301.7	474.8	582.1	582.1	663.2
Nov.	0.0	146.7	190.7	220.0	205.3	660.0	660.0	250.8
Dec.	37.0	0.0	184.6	193.9	193.9	319.4	319.4	190.2
Jan.	167.1	0.0	147.8	71.0	71.0	109.4	109.4	121.2
Feb.	115.8	157.9	64.7	194.2	194.2	225.2	225.2	258.9
Mar.	175.8	32.0	159.8	145.4	145.4	958.8	958.8	0.0
Apr.	0.0	67.6	202.8	113.6	113.6	0.0	242.0	242.0
May	16.3	473.5	631.3	1041.6	1843.3	1843.3	1387.7	1387.6
Jun.	11.8	496.2	827.0	1323.1	1276.8	1276.8	1490.2	1488.5
Total	795.7	1792.2	4420.6	6783.1	7334.1	8792.7	8792.7	9003.9

Table 19. Regression equations showing the relationship between oxygen consumption ($\mu\text{l} / \text{h} / \text{ind.}$) and dry weight (mg) for unfed snail under different temperature. Y: oxygen consumption, X: dry weight.

Temp.	Regression lines		R^2
	Aquatic respiration	Aerial respiration	
25 °C	Log Y = 0.395 Log X - 0.229	Log Y = 0.552 Log X - 1.333	0.97
20 °C	Log Y = 0.534 Log X - 0.222	Log Y = 0.603 Log X - 1.429	0.74
15 °C	Log Y = 0.456 Log X - 0.275	Log Y = 0.639 Log X - 1.489	0.91
10 °C	Log Y = 0.496 Log X - 0.293	Log Y = 0.744 Log X - 1.661	0.98
5 °C	Log Y = 0.609 Log X - 0.575	Log Y = 0.609 Log X - 1.438	0.63

関係式で示すことができる。

$$\text{空気呼吸: } \text{Log R} = 0.634 \text{ Log W} + (0.784 \text{ Log T} - 2.421)$$

$$\text{水中呼吸: } \text{Log R} = 0.524 \text{ Log W} + (0.533 \text{ Log T} - 0.906)$$

ここでTは水温(°C)である。

得られた関係式にTable 10に示した個体重および平均水温(Fig.2)、昼夜平均岩上温度(Fig.3)を代入することで各月におけるその個体の1時間当りの水中および空中での酸素消費量が算出できる。また、冠水露出時間(Table 2)の値を用いることで毎月の1日当りの酸素消費量が算出できる。その結果を示したのがTable 20である。

特異動的作用と活動呼吸による増加を計算し野外の呼吸とし示したのがTable 21である。全体に夏期の8月と9月で高く、そして、水温低下する2月と3月は夏期の半分近くに減少している。

代謝排出量

アンモニア態窒素量

各月の排出アンモニア態窒素量と、軟体部の関係式を示したのがTable 22である。得られた関係式にTable 10で示した個体重を代入することで各月における各齢個体の1時間当りのアンモニア態窒素排出量が算出できる。また、アンモニア態窒素排出量はチヂミボラが海水中にのみ排出すると仮定し、Table 2の冠水時間を乗ずることで1日当りの排出量として求めることができる。この値に5.49cal/mg-NH₄ (Holdway & Beamish, 1984)を乗じることでカロリー換算した。ここで呼吸量同様、野外の代謝量は室内の代謝量の2倍である(Mishima & Odum, 1963)と考え、その結果を示したのがTable 23である。全般に交尾期間の9~1月と産卵期の5月に高い値を示している。逆に低水温期の2~4月は低い値を示している。

粘液分泌量

Table 20. Monthly energy cost of oxygen consumption (cal / ind. /day) by the different age groups of *N. freycineti*.

Month	Oxygen consumption															
	Male							Female								
	0 year	1 year	2 year	3 year	4 year	5 year	6 year	7 year	0 year	1 year	2 year	3 year	4 year	5 year	6 year	7 year
Jul.	0.05	0.95	2.35	3.90	5.59	7.25	8.82	10.27	0.05	0.95	2.35	3.95	5.81	7.37	8.82	10.15
Aug.	0.07	1.15	3.29	4.36	6.36	8.35	10.27	12.07	0.07	1.15	3.29	6.09	6.57	8.59	10.51	12.30
Sep.	0.51	1.62	2.61	4.52	6.46	8.38	10.21	11.92	0.51	1.62	2.61	6.14	7.96	9.62	11.10	12.42
Oct.	0.19	0.99	2.11	3.24	4.35	5.41	6.39	7.27	0.19	0.99	2.08	3.34	4.57	5.76	6.86	7.88
Nov.	0.33	1.17	2.18	3.25	4.29	5.26	6.15	6.95	0.33	1.17	2.13	3.28	4.38	5.41	6.37	7.29
Dec.	0.27	1.03	1.75	2.57	3.37	4.11	4.79	5.40	0.27	1.03	1.99	2.94	3.84	4.68	5.45	6.15
Jan.	0.27	0.91	2.13	3.12	4.09	4.98	5.81	6.55	0.27	0.91	1.69	4.11	5.29	6.38	7.36	8.25
Feb.	0.17	0.70	1.14	1.73	2.31	2.88	3.40	3.88	0.17	0.70	1.43	2.43	3.09	3.68	4.22	4.70
Mar.	0.15	0.38	0.63	0.95	1.27	1.58	1.87	2.13	0.15	0.38	0.62	1.38	1.78	2.15	2.49	2.79
Apr.	0.21	0.76	1.39	2.02	2.62	3.19	3.71	4.18	0.21	0.76	1.53	2.30	3.00	3.66	4.27	4.82
May	0.33	0.96	1.75	2.40	3.01	3.56	4.05	4.49	0.33	0.96	1.72	2.45	3.41	4.37	5.30	6.18
Jun.	0.57	1.07	2.85	3.69	4.43	5.09	5.67	6.18	0.57	1.07	1.53	3.67	4.64	5.54	6.35	7.08

Table 21. Monthly energy cost of oxygen consumption (cal / ind. / month) by the different age groups of *N. freycineti*.

Month	Oxygen consumption															
	Male						Female									
	0 year	1 year	2 year	3 year	4 year	5 year	6 year	7 year	0 year	1 year	2 year	3 year	4 year	5 year	6 year	7 year
Jul.	1.90	31.88	94.50	160.22	213.60	277.01	297.57	346.49	1.90	31.88	94.50	162.22	222.05	291.82	297.85	342.46
Aug.	2.35	39.74	132.66	180.09	237.97	331.07	407.09	478.19	2.35	39.74	132.66	251.26	246.04	340.20	416.38	487.33
Sep.	16.60	52.94	83.05	142.66	207.31	266.41	324.66	378.86	16.60	52.94	83.05	193.73	255.39	305.64	352.83	394.67
Oct.	7.15	37.69	75.52	108.16	148.05	193.77	228.73	260.45	7.15	37.69	74.41	111.72	155.59	206.27	245.88	282.12
Nov.	9.80	39.83	65.53	97.55	136.58	172.36	201.48	218.08	9.80	39.83	63.84	98.54	139.46	177.39	208.63	226.91
Dec.	9.34	31.85	59.14	86.90	118.91	138.78	161.66	172.23	9.34	31.85	67.05	99.20	135.63	158.17	184.16	196.12
Jan.	8.50	28.20	69.05	100.09	130.89	161.43	188.08	206.64	8.50	28.20	54.78	131.57	169.39	206.51	238.48	260.18
Feb.	4.95	20.46	33.51	53.15	71.21	86.92	102.72	116.63	4.95	20.46	42.29	74.83	94.96	111.30	127.53	141.30
Mar.	4.71	11.97	20.99	30.04	40.15	53.36	63.05	66.01	4.71	11.97	20.69	43.42	56.06	72.60	84.08	86.64
Apr.	6.18	23.17	48.25	62.55	81.29	95.57	111.17	133.96	6.18	23.17	53.03	71.47	93.23	109.90	128.13	154.64
May	11.00	35.24	62.10	89.48	111.96	139.85	159.25	160.90	11.00	35.24	64.00	91.11	126.99	171.99	208.52	221.41
Jun.	17.78	45.07	111.14	137.85	165.81	184.60	205.55	210.95	17.78	45.07	59.76	137.26	173.62	200.76	230.20	241.81

Table 22. Regression lines showing the relationship between the monthly ammonia excretion rate ($\mu\text{g-at. NH}_4 / \text{h} / \text{ind.}$) and body dry weight (g). N: ammonia excretion, W: dry weight.

Month	Regressions lines	R ²
Jul.	Log N = 0.9811 Log W + 1.8926	0.68
Aug.	Log N = 0.4367 Log W + 0.9239	0.69
Sep.	Log N = 0.3077 Log W + 1.7405	0.92
Oct.	Log N = 0.5313 Log W + 1.7583	0.76
Nov.	Log N = 0.4484 Log W + 1.5394	0.90
Dec.	Log N = 0.5391 Log W + 1.8154	0.81
Jan.	Log N = 0.4433 Log W + 1.6922	0.60
Feb.	Log N = 0.4151 Log W + 1.1807	0.91
Mar.	Log N = 0.8504 Log W + 1.7985	0.88
Apr.	Log N = 0.7204 Log W + 1.4797	0.77
May	Log N = 0.2261 Log W + 1.6197	0.84
Jun.	Log N = 0.9139 Log W + 1.2631	0.72

Table 23. Monthly energy cost of ammonia excretion (cal / ind. /day) by the different age groups of *N. freycineti*.

Month	Ammonia excretion															
	Male							Female								
	0 year	1 year	2 year	3 year	4 year	5 year	6 year	7 year	0 year	1 year	2 year	3 year	4 year	5 year	6 year	7 year
Jul.	0.00	0.01	0.06	0.16	0.30	0.46	0.63	0.80	0.00	0.01	0.06	0.16	0.32	0.47	0.63	0.79
Aug.	0.00	0.03	0.06	0.08	0.10	0.12	0.14	0.16	0.00	0.03	0.06	0.1	0.1	0.13	0.15	0.16
Sep.	0.20	0.39	0.51	0.69	0.84	0.96	1.07	1.15	0.20	0.39	0.47	0.26	0.88	0.98	1.05	1.11
Oct.	0.02	0.09	0.18	0.28	0.36	0.44	0.51	0.57	0.02	0.09	0.18	0.28	0.38	0.47	0.54	0.61
Nov.	0.04	0.12	0.20	0.27	0.34	0.40	0.45	0.49	0.04	0.12	0.19	0.27	0.34	0.4	0.46	0.5
Dec.	0.04	0.17	0.29	0.42	0.55	0.66	0.76	0.85	0.04	0.17	0.33	0.48	0.62	0.75	0.86	0.96
Jan.	0.08	0.23	0.47	0.64	0.79	0.93	1.04	1.14	0.08	0.23	0.39	0.8	0.98	1.14	1.27	1.39
Feb.	0.03	0.08	0.12	0.16	0.20	0.23	0.26	0.29	0.03	0.08	0.14	0.21	0.25	0.29	0.32	0.34
Mar.	0.01	0.02	0.04	0.07	0.10	0.14	0.18	0.22	0.01	0.02	0.05	0.17	0.25	0.32	0.4	0.46
Apr.	0.01	0.03	0.07	0.11	0.15	0.19	0.22	0.25	0.01	0.03	0.07	0.13	0.18	0.22	0.26	0.3
May	0.17	0.26	0.34	0.38	0.42	0.44	0.46	0.48	0.17	0.26	0.33	0.39	0.44	0.48	0.51	0.54
Jun.	0.00	0.01	0.04	0.05	0.07	0.09	0.10	0.12	0.00	0.01	0.01	0.05	0.08	0.1	0.12	0.14

粘液分泌量と重量との関係を示したのがTable 24である。得られた関係式に雌雄の各重量(Table 10)を代入することにより各月の各齢の粘液分泌量を求めた。呼吸量、排出アンモニア態窒素量同様、野外の代謝量は室内の代謝量の2倍である(Mishima & Odum, 1963)と考え、その結果を示したのがTable 25である。個体の大小で粘液分泌カロリー量を比べると1年の内8ヶ月で小型個体の分泌量が多いことがわかる。また、小型個体は7、8、1月に非常に高い分泌を示している。一方、大型個体は周年を通して小型個体に比べかなり低い値を示している。しかし、1月は小型個体同様他の月に比べ非常に高い値を示している。また、産卵期の初期の4月は大型個体の分泌が高く1年を通してみても高い値を示している事がわかる。そして、低い値を示す時期は小型個体は産卵期前後の3~6月、大型個体で7~12月と、サイズ間で季節変化が大きく異なっている。

体構成部位におけるエネルギー蓄積と消費

前述の様に生殖腺と中腸腺を分離することが困難なため、比較的分離が可能な成熟期の10月(雄)と4月(雌)に各部を分離し、それぞれの熱量を測定した。その結果、生殖腺と中腸腺間に熱量の差が見られなかった(Mann-Whitney U-Test, $U = 29$, $p > 0.05$)ので、2ヶ所の熱量は周年同じであるとして扱った。各部の熱量の結果を示したのがTable 26である。足の熱量は雌雄共に冬期に高い値を示し、雌の成熟期における生殖腺の熱量が高いこと以外に明確な季節変化は見られない。一方、未成熟個体の熱量には明確な季節変化が見られる。足、内臓共に夏期に低く、冬期にはその2倍近い値を示している。殻のカロリー量は他の部分に比べ非常に低い値を示している。

これらの値をもとにTable 10に示した月ごとの体構成部位重量を熱量に変換し、毎月の体部位ごとの蓄積エネルギー量を示したのがTables 27、28、29、30及び31である。雄においては冬期に中腸腺、足、内臓共にエネルギー消費が見られる。この時期は低温度期であ

Table 24 . Regression lines showing the relationship between the monthly mucus secretion rate (cal / h / ind.) and body dry weight (mg).
M: mucus secretion, W: body dry weight.

Month	Regressions lines	R ²
Jul.	Log M = -0.4428 Log W - 2.2969	0.59
Aug.	Log M = -0.6136 Log W - 3.1226	0.62
Sep.	Log M = -0.0579 Log W - 1.9054	0.63
Oct.	Log M = -0.2310 Log W - 2.0010	0.55
Nov.	Log M = -0.3528 Log W - 2.6516	0.60
Dec.	Log M = -0.0949 Log W - 1.9445	0.92
Jan.	Log M = 0.6588 Log W - 1.6263	0.60
Feb.	Log M = -0.1059 Log W - 1.9939	0.71
Mar.	Log M = -0.1863 Log W - 2.2551	0.68
Apr.	Log M = 0.1189 Log W - 1.5688	0.77
May	Log M = 0.2483 Log W - 2.1262	0.64
Jun.	Log M = 0.1038 Log W - 1.7086	0.72

Table 25. Monthly energy cost of mucus secretion (cal / ind. /month) by the different age groups of *N. freycineti*.

Month	Mucus secretion															
	Male							Female								
	0 year	1 year	2 year	3 year	4 year	5 year	6 year	7 year	0 year	1 year	2 year	3 year	4 year	5 year	6 year	7 year
Jul.	0.544	0.053	0.025	0.016	0.012	0.010	0.009	0.008	0.544	0.053	0.025	0.017	0.012	0.010	0.009	0.008
Aug.	0.492	0.019	0.006	0.004	0.003	0.002	0.002	0.001	0.492	0.019	0.006	0.003	0.003	0.002	0.002	0.001
Sep.	0.018	0.016	0.016	0.014	0.014	0.014	0.013	0.013	0.018	0.016	0.015	0.015	0.014	0.013	0.013	0.013
Oct.	0.057	0.028	0.020	0.017	0.015	0.014	0.013	0.012	0.057	0.028	0.020	0.017	0.015	0.014	0.013	0.012
Nov.	0.022	0.010	0.006	0.005	0.004	0.004	0.003	0.003	0.022	0.010	0.007	0.005	0.004	0.004	0.003	0.003
Dec.	0.021	0.017	0.015	0.014	0.014	0.013	0.013	0.013	0.021	0.017	0.015	0.014	0.013	0.013	0.013	0.012
Jan.	0.548	0.424	0.355	0.329	0.312	0.300	0.291	0.285	0.548	0.424	0.372	0.310	0.295	0.284	0.277	0.270
Feb.	0.022	0.016	0.015	0.014	0.013	0.012	0.012	0.011	0.022	0.016	0.014	0.013	0.012	0.012	0.011	0.011
Mar.	0.017	0.012	0.011	0.010	0.009	0.008	0.008	0.008	0.017	0.012	0.010	0.008	0.007	0.007	0.007	0.006
Apr.	0.013	0.017	0.019	0.021	0.022	0.023	0.023	0.024	0.013	0.017	0.020	0.021	0.023	0.023	0.024	0.025
May	0.002	0.003	0.004	0.004	0.005	0.005	0.005	0.006	0.002	0.003	0.004	0.004	0.005	0.005	0.006	0.006
Jun.	0.011	0.013	0.015	0.016	0.017	0.017	0.017	0.018	0.011	0.013	0.014	0.016	0.017	0.017	0.018	0.018

Table 26. Seasonal changes in energy content (cal / g) of foot (F.), visceral mass (V.), gonad and digestive gland (G.&D.), shell and operculum (Oper.) of the male, the female and the unsexed.

Month	Male			Female			Unsexed			
	Foot	V.	G.&D.	Foot	V.	G.&D.	F.&V.	G.&D.	Shell	Oper.
Jan.	5031	6428	6585	7091	5284	7040	10316	13519	474	7141
Feb.	5864	6640	6023	5143	5534	6361	14485	12151	467	7918
Mar.	5574	8442	5246	5601	5481	6273	10519	10706	478	6409
Apr.	5330	6503	6010	4689	5594	6714	8994	7956	527	6345
May	5115	6164	6459	4019	5445	6756	6325	10549	425	7819
Jun.	4957	5704	6059	4499	5043	6555	8949	8709	421	6694
Jul.	5245	5726	6877	6430	5161	6081	5123	7696	400	7782
Aug.	5309	8863	5821	5746	5938	5771	6900	5682	538	6144
Sep.	5265	6051	5235	5084	5554	6589	9482	10968	376	6909
Oct.	5481	6284	7165	5082	5534	6159	6362	6899	347	5661
Nov.	6669	6632	6354	7457	5399	5847	7504	10079	432	6115
Dec.	7781	5912	5682	7423	5260	6246	11827	15597	516	6888

Table 27. Monthly amount of absolute growth in foot of *N. freycineti*.

Month	Amount of growth (cal)							
	Male							
	0 year	1 year	2 year	3 year	4 year	5 year	6 year	7 year
Jul.-Aug.	0.07	6.59	58.05	-29.78	-40.31	-46.84	-49.27	-48.15
Aug.-Sep.	11.23	38.01	-8.44	10.50	18.01	27.90	39.65	52.61
Sep.-Oct.	-7.50	-18.53	-6.19	79.66	89.34	86.02	71.62	48.91
Oct.-Nov.	3.49	18.45	45.63	104.46	184.82	280.41	384.81	495.51
Nov.-Dec.	8.07	68.74	29.08	29.35	18.74	-1.23	-28.13	-59.47
Dec.-Jan.	-8.84	-79.34	-85.21	-146.30	-211.00	-274.50	-334.10	-388.50
Jan.-Feb.	-2.35	22.47	-41.30	-45.22	-25.36	20.57	89.26	175.29
Feb.-Mar.	9.26	-2.46	18.11	20.00	10.43	-11.86	-45.70	-88.61
Mar.-Apr.	-0.60	32.99	71.01	94.08	100.62	89.63	63.28	25.13
Apr.-May	-2.27	-4.09	-23.02	-59.02	-107.30	-163.90	-224.80	-287.10
May -Jun.	22.74	23.43	84.64	92.69	87.79	72.99	51.43	25.82
Jun.-Jul.	-6.46	8.15	-27.62	-1.86	40.54	94.40	154.90	218.12

Month	Amount of growth (cal)							
	Female							
	0 year	1 year	2 year	3 year	4 year	5 year	6 year	7 year
Jul.-Aug.	0.40	18.44	88.30	223.84	-23.85	-35.38	-46.80	-57.58
Aug.-Sep.	15.86	50.07	7.26	-90.66	66.48	28.01	-27.58	-91.55
Sep.-Oct.	-13.22	-42.46	-32.25	-75.31	-68.81	-47.19	-14.53	25.24
Oct.-Nov.	4.72	21.04	35.25	118.05	183.24	254.01	326.47	397.75
Nov.-Dec.	12.28	80.27	206.98	77.79	75.46	60.12	34.96	3.23
Dec.-Jan.	-14.26	-96.17	-240.40	-1.23	20.71	51.35	87.80	127.38
Jan.-Feb.	7.92	72.77	230.05	-126.61	-220.50	-327.74	-441.28	-555.58
Feb.-Mar.	9.25	-23.64	-161.26	68.67	108.57	152.34	197.43	241.95
Mar.-Apr.	17.19	78.84	179.64	-43.22	-102.29	-171.48	-245.50	-320.34
Apr.-May	-29.73	-112.54	-218.22	-127.21	-97.93	-36.96	48.51	150.60
May -Jun.	15.06	11.60	-30.84	100.42	99.43	77.55	37.85	-15.24
Jun.-Jul.	-9.32	-3.62	28.99	95.99	139.76	186.05	232.68	278.03

Table 28. Monthly amount of absolute growth in visceral mass of *N. freycineti*.

Month	Amount of growth (cal)							
	Male							
	0 year	1 year	2 year	3 year	4 year	5 year	6 year	7 year
Jul.-Aug.	0.02	0.27	9.01	51.21	96.50	153.39	218.23	287.42
Aug.-Sep.	2.33	12.58	-0.03	-51.53	-96.49	-151.20	-211.70	-274.60
Sep.-Oct.	-1.39	-2.65	10.99	51.63	64.84	69.33	64.99	53.04
Oct.-Nov.	4.08	23.74	16.05	20.60	21.26	18.21	12.15	3.93
Nov.-Dec.	-1.57	6.86	-25.27	-38.37	-47.62	-52.09	-52.03	-48.23
Dec.-Jan.	-1.95	-28.81	3.05	11.08	24.92	44.03	67.24	93.12
Jan.-Feb.	4.48	32.35	5.29	-7.67	-33.74	-71.50	-118.10	-170.40
Feb.-Mar.	1.10	-14.27	13.06	37.34	73.87	120.20	173.18	229.77
Mar.-Apr.	-5.19	-9.45	6.75	18.75	37.61	62.42	91.65	123.62
Apr.-May	5.46	20.94	3.00	-25.08	-74.48	-141.80	-222.20	-310.40
May -Jun.	7.41	-7.41	51.51	59.34	59.96	54.84	45.61	33.76
Jun.-Jul.	-6.82	-0.42	-57.36	-55.33	-36.45	-3.56	39.52	88.99

Month	Amount of growth (cal)							
	Female							
	0 year	1 year	2 year	3 year	4 year	5 year	6 year	7 year
Jul.-Aug.	-0.03	-3.68	-4.60	21.93	4.56	30.39	69.01	117.81
Aug.-Sep.	2.32	17.17	11.40	6.10	85.24	81.36	60.54	25.48
Sep.-Oct.	-1.04	2.36	37.43	15.20	39.18	73.21	114.86	161.39
Oct.-Nov.	3.53	25.34	57.84	2.10	-4.70	-15.20	-28.45	-43.48
Nov.-Dec.	-0.01	19.91	110.62	10.29	19.59	32.01	46.83	63.19
Dec.-Jan.	-1.92	-37.12	-148.42	77.87	119.28	163.21	207.26	249.77
Jan.-Feb.	-0.88	4.29	56.73	-36.04	-63.36	-95.58	-130.58	-166.58
Feb.-Mar.	3.36	-1.07	-72.15	28.31	56.72	93.73	136.96	183.89
Mar.-Apr.	-4.29	-13.27	22.77	-36.18	-18.85	23.25	88.44	172.21
Apr.-May	4.08	23.47	33.02	-62.10	-95.62	-126.24	-150.26	-166.06
May -Jun.	9.47	-3.57	-77.95	41.32	-21.21	-135.23	-295.35	-491.41
Jun.-Jul.	-4.33	10.66	60.46	-16.98	-14.61	-7.99	2.01	14.38

Table 29. Monthly amount of absolute growth in digestive gland of *N. freycineti*.

Month	Amount of growth (cal)							
	Male							
	0 year	1 year	2 year	3 year	4 year	5 year	6 year	7 year
Jul.-Aug.	0.01	0.67	15.54	-2.25	-11.10	-28.30	-54.00	-87.30
Aug.-Sep.	1.89	18.69	19.83	20.05	26.65	22.13	2.17	-34.30
Sep.-Oct.	-1.51	-7.55	-1.63	66.68	101.70	128.40	141.50	139.50
Oct.-Nov.	0.83	7.16	-17.90	-41.30	-88.20	-152.10	-229.00	-314.20
Nov.-Dec.	0.64	17.90	-7.21	-20.50	-41.20	-68.40	-100.20	-134.20
Dec.-Jan.	-0.36	-22.60	-1.31	-12.10	-32.90	-63.20	-101.30	-145.10
Jan.-Feb.	0.97	13.44	-7.80	-17.20	-29.80	-44.70	-60.80	-77.40
Feb.-Mar.	3.84	0.87	1.11	0.63	-0.86	-3.36	-6.66	-10.50
Mar.-Apr.	-2.38	2.67	24.15	42.23	61.96	81.73	100.50	117.80
Apr.-May	7.51	37.21	44.82	74.35	105.70	136.90	166.51	193.80
May -Jun.	-6.39	-51.70	12.15	25.06	42.36	62.88	84.35	108.60
Jun.-Jul.	-1.78	9.73	-40.40	-19.50	54.01	186.60	374.20	606.30

Month	Amount of growth (cal)							
	Female							
	0 year	1 year	2 year	3 year	4 year	5 year	6 year	7 year
Jul.-Aug.	0.00	-1.33	1.05	36.19	-50.48	-66.88	-76.10	-76.72
Aug.-Sep.	1.15	13.71	13.65	59.30	233.88	316.35	385.79	438.38
Sep.-Oct.	-0.77	-2.75	20.20	-48.70	-64.95	-70.57	-64.02	-46.14
Oct.-Nov.	1.40	12.84	26.08	-51.24	-114.04	-201.48	-308.59	-429.11
Nov.-Dec.	-0.23	7.04	57.82	0.83	2.57	5.81	10.55	16.54
Dec.-Jan.	-0.18	-15.58	-86.53	52.16	72.25	88.02	98.43	103.55
Jan.-Feb.	11.92	97.95	286.85	111.22	115.74	101.89	72.96	33.05
Feb.-Mar.	-10.78	-96.24	-295.45	-138.13	-155.21	-152.63	-132.84	-99.77
Mar.-Apr.	-1.80	-4.24	23.85	-25.16	-30.57	-29.95	-22.81	-9.81
Apr.-May	9.79	51.68	101.96	57.79	92.03	129.09	166.47	202.45
May -Jun.	-3.92	-42.53	-133.31	44.84	48.06	40.73	23.43	-2.02
Jun.-Jul.	-1.73	12.10	66.87	-10.27	-0.93	17.29	43.34	75.35

Table 30. Monthly amount of absolute growth in shell and operculum of *N. freycineti*.

Month	Amount of growth (cal)							
	Shell							
	0 year	1 year	2 year	3 year	4 year	5 year	6 year	7 year
Jul.-Aug.	0.38	11.88	43.55	94.81	161.47	238.39	320.72	404.46
Aug.-Sep.	1.08	6.21	-4.46	-44.14	-114.40	-210.42	-324.88	-450.30
Sep.-Oct.	0.55	0.98	1.32	4.39	11.61	23.03	37.93	55.28
Oct.-Nov.	1.75	11.31	26.83	45.67	5.87	86.09	105.47	123.52
Nov.-Dec.	1.94	17.61	59.99	132.82	232.80	353.19	486.43	625.56
Dec.-Jan.	3.47	11.99	10.77	-9.15	-49.38	-107.24	-178.17	-257.30
Jan.-Feb.	1.54	4.36	5.81	5.14	2.44	-1.87	-7.30	-13.37
Feb.-Mar.	2.04	7.57	14.80	22.57	30.23	37.42	43.96	49.81
Mar.-Apr.	-0.39	2.75	20.65	58.96	117.35	192.05	278.06	370.37
Apr.-May	-0.73	-16.72	-60.19	-132.59	-229.27	-343.23	-467.30	-595.22
May -Jun.	3.79	8.96	8.97	0.95	-15.18	-38.05	-65.72	-96.27
Jun.-Jul.	1.53	2.94	5.31	9.83	16.92	26.40	37.71	50.21

Month	Amount of growth (cal)							
	Operculum							
	0 year	1 year	2 year	3 year	4 year	5 year	6 year	7 year
Jul.-Aug.	-0.09	-3.63	-10.78	-18.32	-23.58	-25.08	-22.40	-15.87
Aug.-Sep.	0.02	0.94	3.87	8.22	12.68	16.09	17.76	17.47
Sep.-Oct.	0.51	3.41	6.28	6.88	4.31	-1.35	-9.57	-19.62
Oct.-Nov.	-0.10	-0.48	-0.14	1.32	3.82	7.11	10.92	14.98
Nov.-Dec.	0.03	0.11	0.65	1.89	3.78	6.22	9.01	11.99
Dec.-Jan.	1.59	6.11	10.91	14.64	16.89	17.71	17.34	16.08
Jan.-Feb.	-1.67	-6.40	-10.19	-10.70	-7.26	-0.20	9.71	21.56
Feb.-Mar.	0.40	1.08	0.10	-3.71	-10.56	-20.04	-31.47	-44.12
Mar.-Apr.	1.05	3.39	5.64	7.18	7.82	7.64	6.82	5.53
Apr.-May	-0.32	0.03	2.55	7.49	14.50	22.97	32.86	42.02
May -Jun.	-0.10	-1.80	-5.75	-11.76	-19.33	-27.86	-36.86	-45.81
Jun.-Jul.	2.40	5.81	8.74	10.64	11.43	11.26	10.36	8.94

Table 31. Monthly amount of absolute growth in tissue of gonad of *N. freycineti*.

Month	Amount of growth (cal)							
	Male							
	0 year	1 year	2 year	3 year	4 year	5 year	6 year	7 year
Jul.-Aug.	—	—	—	-2.86	-7.74	-15.70	-26.80	-40.60
Aug.-Sep.	—	—	—	9.70	21.36	37.92	58.55	82.10
Sep.-Oct.	—	—	—	33.84	62.21	96.44	133.90	172.60
Oct.-Nov.	—	—	-3.56	-23.40	-47.30	-79.00	-116.00	-157.00
Nov.-Dec.	—	—	-1.76	-4.88	-9.71	-15.90	-23.30	-31.20
Dec.-Jan.	—	—	0.12	-1.49	-4.85	-9.91	-16.30	-23.80
Jan.-Feb.	—	—	-3.66	-8.06	-14.00	921.00	-28.80	-36.80
Feb.-Mar.	—	—	0.38	0.58	0.74	0.84	0.87	0.85
Mar.-Apr.	—	—	2.19	3.59	4.94	6.13	7.11	7.86
Apr.-May	—	—	2.19	3.13	3.84	4.26	4.43	4.38
May-Jun.	—	—	-0.76	-1.20	-1.58	-1.87	-2.06	-2.17
Jun.-Jul.	—	—	-2.23	0.15	6.78	18.08	33.69	52.74

Month	Amount of growth (cal)							
	Female							
	0 year	1 year	2 year	3 year	4 year	5 year	6 year	7 year
Jul.-Aug.	—	—	—	—	12.29	24.71	41.59	62.10
Aug.-Sep.	—	—	—	—	-9.83	-23.87	-43.67	-68.19
Sep.-Oct.	—	—	—	1.42	4.38	9.06	15.22	22.50
Oct.-Nov.	—	—	—	14.99	26.09	39.15	53.31	67.85
Nov.-Dec.	—	—	—	9.17	17.20	27.52	39.55	52.62
Dec.-Jan.	—	—	—	31.82	48.99	66.70	83.82	99.67
Jan.-Feb.	—	—	—	69.34	81.85	87.11	85.99	79.84
Feb.-Mar.	—	—	—	-74.79	-88.28	-93.13	-90.18	-81.02
Mar.-Apr.	—	—	—	7.25	20.83	41.53	68.40	99.89
Apr.-May	—	—	—	-25.75	-52.13	-87.55	-130.07	-177.36
May-Jun.	—	—	—	-11.99	-26.02	-44.93	-67.59	-92.68
Jun.-Jul.	—	—	—	-14.62	-22.49	-30.87	-39.26	-47.33

り、かつ交尾期であるので、繁殖物質放出と冬期間の絶食による重量低下が考えられ、これを反映した現象と考えられる。雌の足と内臓は産卵期に、中腸腺は産卵期前にエネルギー消費が見られる。足においては低温期にもエネルギー消費が見られる。

個体のエネルギー収支

Tables 27、28、29、30及び31よりチヂミボラの各齢の年間のエネルギー収支を計算し、その結果を雌雄別に示したのがTable 32である。雌雄間で生産量に大きな違いが見られる。これは生殖物質生産(Pr)の差によるものが大きいと考えられる。0令未成熟個体においては粘液の生産量が比較的高く、未成熟個体1、2令になると2~3%と非常に低い値を示すようになる。代謝排出量(粘液+アンモニア態窒素)の同化量に占める割合は1割近くを占めている。

同化エネルギー収支を年齢毎に百分率で示したのがFig. 32である。雌雄間において繁殖物質生産量の占める割合に大きな差異が見られ、雌で雄の2倍近くを占めている。この項目は、雌雄共に年齢と共に増加しており、逆に体成長に回されるエネルギーの減少傾向が観察される。

生産量の項目をPrとPg(殻、蓋、内臓、中腸腺、足、生殖細胞支持組織)の項目に分け、各項目の割合を年齢に伴う変化として捉えたのがFig. 33である。生殖物質量(Pr)は雌雄共に年齢と共に増加していることは明白であるが、その占める割合には大きな差が見られる。繁殖に大きく関与すると考えられる中腸腺(Pd)の割合は、Prと異なり雄において年齢と共にかなりの割合を示すようになっていく。一方、雌は一定の割合を示している。雌雄共通した傾向として殻生産量の占める割合が多いことが挙げられる。チヂミボラの場合、殻の単位重量当りのカロリー値はさほど多くないが殻成長に伴う殻幅の増加が殻生産量の多い結果を導きだしたと考えられる。足の生産量は未成熟個体で高い割合を示しており、それは年齢と共に減少傾

Table 32. Energy budget (cal / year) for a individual. C: consumption, P: production, R: respiration, M: mucus secretion, N: ammonia excretion, A; assimilation.

Age group	Male					Female						
	C	P	R	M	N	A	C	P	R	M	N	A
0	795.7	28.6	200.5	7.1	36.2	302.4	795.7	51.8	200.5	7.1	36.2	295.6
1	1792.2	213.0	796.1	2.5	87.3	1098.9	1792.2	210.2	796.0	2.5	87.3	1096.3
2	4420.6	324.0	1716.9	1.8	144.5	2193.4	4420.6	408.2	1620.5	2.1	142.5	2173.9
3	6783.1	585.8	2497.5	1.7	202.5	3287.6	6783.1	757.8	2932.6	1.8	223.4	3915.7
4	7334.1	779.9	3327.5	1.7	257.5	4366.7	7334.1	1022.3	3736.4	1.7	298.8	5060.3
5	8792.7	950.3	4202.3	1.6	309.0	5463.3	8792.7	1272.4	4685.2	1.6	356.0	6314.9
6	8792.7	1019.4	4902.1	1.6	356.1	6279.3	8792.7	1430.6	5445.6	1.6	407.7	7285.2
7	9003.9	1264.0	5498.8	1.6	398.4	7162.9	9003.9	1774.8	6071.8	1.5	453.9	8301.9

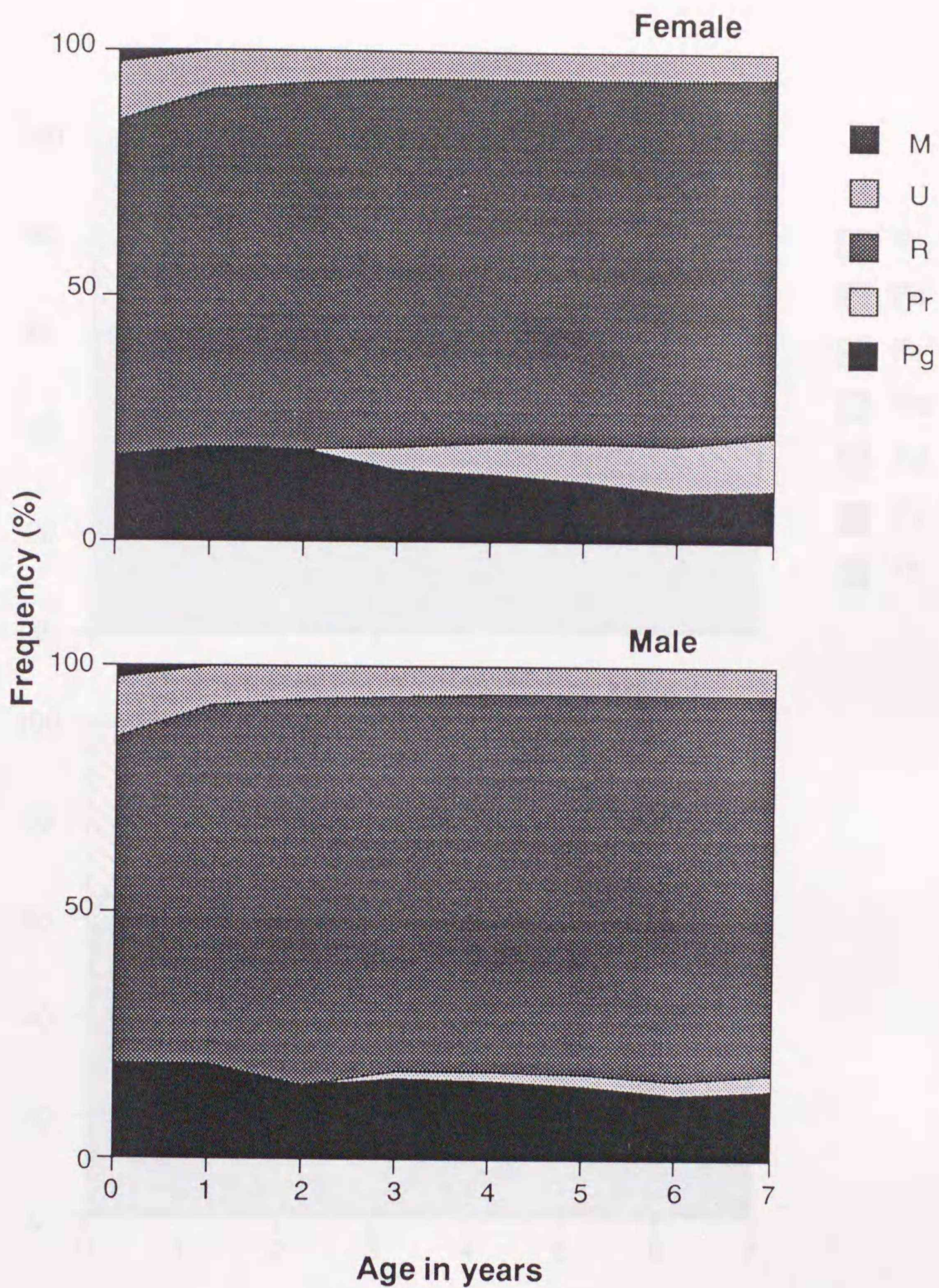


Fig.32. Diagram showing allocation of assimilated energy among the various components of the energy budget, in relation to age.

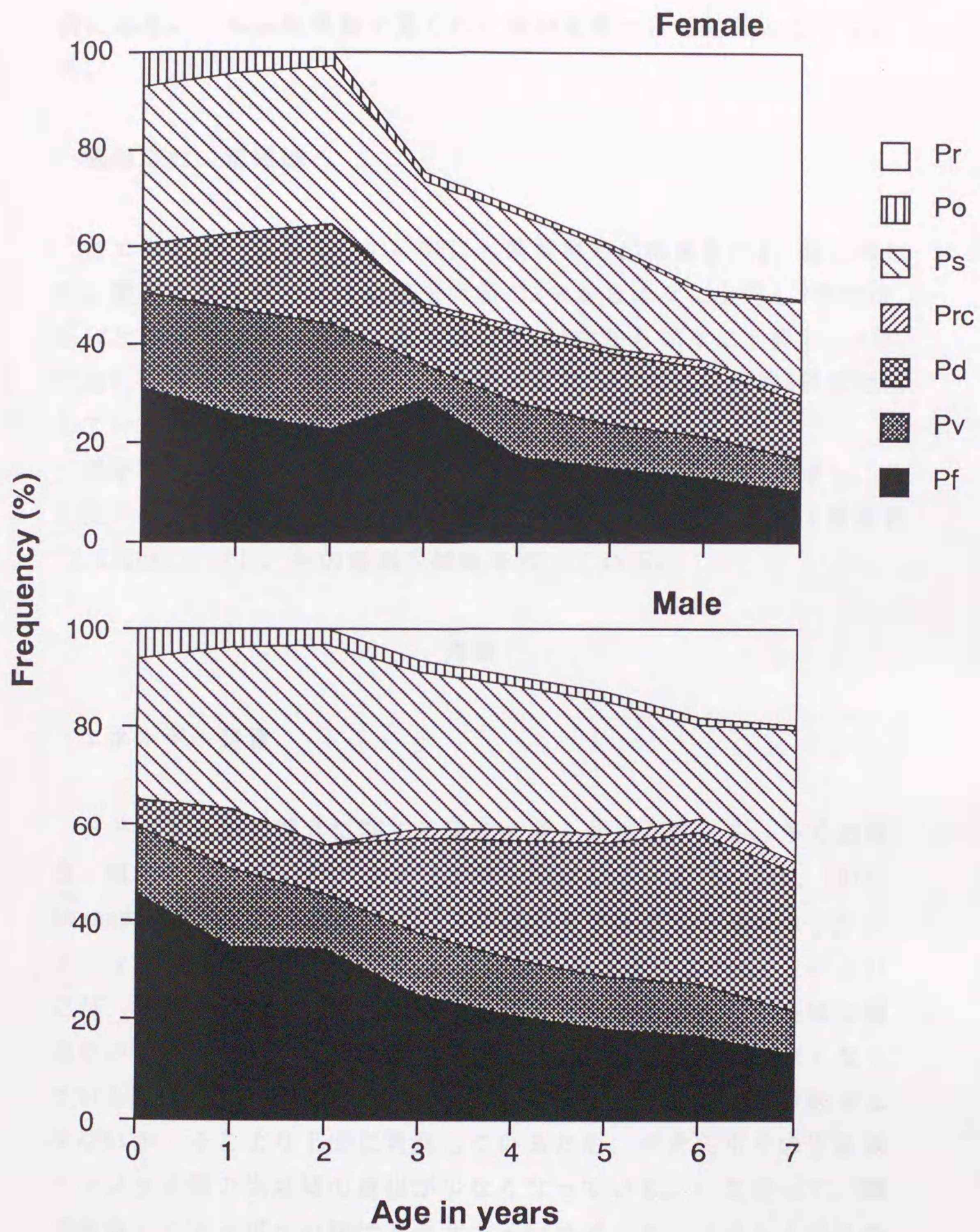


Fig. 33. Diagram showing partition of stored energy among foot (Pf), visceral mass (Pv), digestive gland (Pd), composed tissue of gonad (Prc), shell (Ps), operculum (Po) and gonad (Pr) in relation to age.

向にある。これは粘液量で見られた傾向を裏づける結果となっている。

繁殖努力、繁殖価

各エネルギー諸量をTable 33に、繁殖努力の結果をFig. 34に示した。繁殖努力は雄では性成熟令直前の2令から徐々に上昇し7令では0.16となっている。一方、雌においては3令から徐々に上昇し、7令では0.47近くの値を示している。雌の繁殖努力量は雄の約2倍に相当している。

残存繁殖価の結果をFig. 35に示した。0令で0.001Kcalを示し、その後、年齢が上がるにつれゆっくりと上昇し、高齢の8令では最高値1.97Kcalを示し、その後減少傾向を示している。

考察

エネルギー諸量

チヂミボラ類の捕食に関する研究は多くなされている。多くの場合、餌としてイガイ類とフジツボ類を捕食している(Morgan, 1972; Hughes & Dunkin, 1984; West, 1986)。チヂミボラの餌はムラサキインコガイとムラサキイガイの2種の二枚貝が全体の8割を占めていたが、フジツボ類への捕食はあまり観察されなかった。調査域は波当たりが強く、加えて満潮時には細い水路状になり、流速が速くなっている。そのため、チヂミボラ生息域にはフジツボ幼生の着底量は少ないか、そこより上部に着底しているため、チヂミボラの生息域とフジツボ類の生息域の重複が少なくなっている。したがって、調査域内のチヂミボラの餌はムラサキインコガイとムラサキイガイの2種の二枚貝が主となっていると考えられる。

呼吸量は標準呼吸と活動呼吸と特異動的作用の3つから成ると考え

Table 33. Summaries of energy budget (cal / ind. / year) for a *N. freycineti* individual. C: consumption, P: production, R: respiration, M: mucus secretion, N: ammonia excretion, A: assimilation, A/C: assimilation rate, P/C: gross growth efficiency, Pr/A, Pr/(A-R), Pr/P: reproductive effort, Pg/A: net growth efficiency.

Male														
Age	C	Pg	Pr	R	M	N	A	A/C	P/C	P/A	Pr/A	Pr/(A-R)	Pr/P	Pg/A
0	795.7	59.0	0	200.5	7.1	36.2	303	0.38	0.07	0.19	0	0	0.00	0.19
1	1792.2	213.0	0	796.1	2.5	87.3	1099	0.61	0.12	0.19	0	0	0.00	0.19
2	4420.3	330.0	0	1716.9	2.0	144.5	2193	0.50	0.07	0.15	0	0	0.00	0.15
3	6783.1	548.0	37.8	2497.5	1.8	202.5	3288	0.48	0.09	0.18	0.01	0.05	0.06	0.17
4	7334.1	704.0	75.9	3327.5	1.7	257.5	4367	0.60	0.11	0.18	0.02	0.07	0.10	0.16
5	8792.7	824.0	125.8	4202.3	1.7	309.0	5463	0.62	0.11	0.17	0.02	0.10	0.13	0.15
6	8792.7	835.0	184.4	4902.1	1.6	356.1	6279	0.71	0.12	0.16	0.03	0.13	0.18	0.13
7	9003.9	1015.0	248.8	5498.8	1.6	398.4	7163	0.80	0.14	0.18	0.03	0.15	0.20	0.14
8	—	1028.0	316.1	6120.1	1.7	461.6	7928	—	—	0.17	0.04	0.17	0.24	0.13
9	—	941.0	383.4	6674.4	1.7	503.0	8503	—	—	0.16	0.05	0.21	0.29	0.11
10	—	898.0	448.8	7165.0	1.6	540.2	9054	—	—	0.15	0.05	0.24	0.33	0.10

Female														
Age	C	Pg	Pr	R	M	N	A	A/C	P/C	P/A	Pr/A	Pr/(A-R)	Pr/P	Pg/A
0	795.7	52.0	0.0	200.5	7.1	36.2	295.8	0.37	0.07	0.18	0	0	0	0.18
1	1792.2	210.0	0.0	796.1	2.5	87.3	1095.9	0.61	0.12	0.19	0	0	0	0.19
2	4420.3	408.0	0.0	1620.2	2.1	142.5	2172.8	0.49	0.09	0.19	0	0	0	0.19
3	6783.1	569.0	188.0	2932.2	1.8	223.4	3914.4	0.58	0.11	0.19	0.05	0.19	0.25	0.15
4	7334.1	692.0	330.0	3736.3	1.7	298.8	5058.8	0.69	0.14	0.20	0.07	0.25	0.32	0.14
5	8792.7	770.0	503.0	4685.4	1.6	356.0	6316.0	0.72	0.14	0.20	0.08	0.31	0.39	0.12
6	8792.7	736.0	695.0	5446.2	1.6	407.7	7286.5	0.83	0.16	0.20	0.10	0.38	0.49	0.10
7	9003.9	877.0	897.0	6071.5	1.5	453.9	8300.9	0.92	0.20	0.21	0.11	0.40	0.51	0.11
8	—	784.0	1101.0	6732.3	1.7	502.3	9121.3	—	—	0.21	0.12	0.46	0.58	0.09
9	—	744.0	1301.0	7320.1	1.6	543.2	9909.9	—	—	0.21	0.13	0.50	0.64	0.08
10	—	692.0	1491.0	7838.3	1.6	592.3	10615.2	—	—	0.21	0.14	0.54	0.68	0.07

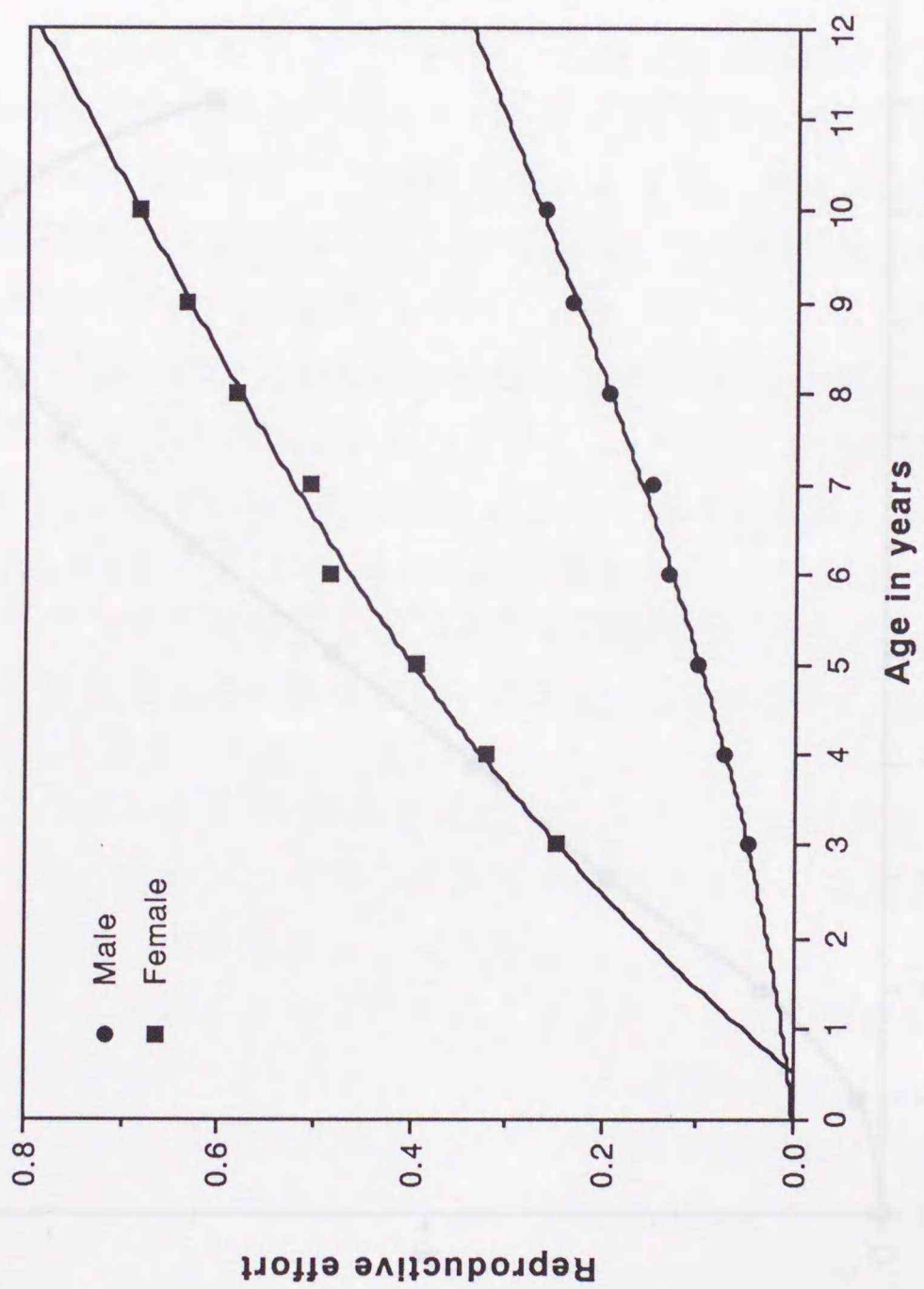


Fig. 34. Reproductive effort in the male and the female individuals.

られる(小野、1972; Clarke, 1987)。最近、この項目の1つである活動呼吸の重要性を指摘する報告が多くなされている(Ansell, 1982; Clarke, 1987; Etter, 1989)。しかし、測定の困難さよりこの項目は、省略されるか、何等かの形での推定している研究例が多い。本研究でもMishima & Odum(1963)の結果から、実験室で測定した標準呼吸と特異動的作用の値を2倍することで活動呼吸量の推定を行った。しかし、Mishima & Odum(1963)の実験では *Littorina irrorata* を用いており、この種はグレイザーであることから肉食性のチヂミボラより高い活動能力を有すると考えられ、ここで適用した2倍の係数は呼吸量の過大推定をもたらす危険性もある。また、測定に放射性同位元素の垂鉛を使っていることから、重金属の生理的活動への影響も考慮されなければならないであろう。

Thais lapillus において Sandison(1966)は乾燥重量0.25gの個体では18°Cで呼吸量は $55 \mu\text{l-O}_2/\text{h}$ であると報告し、Bayne & Scullard (1978a)は夏に $82 \mu\text{l-O}_2/\text{h}$ 、冬に $61 \mu\text{l-O}_2/\text{h}$ であると報告している。また、*T. lamellosa*は $120 \sim 130 \mu\text{l-O}_2/\text{h}$ と報告されている(Stickle, 1973)。チヂミボラは最頻サイズである22mm(0.25g dry weight)の個体で、年間を通しての呼吸量は $112.6 \mu\text{l-O}_2/\text{h}$ であり、*T. lamellosa*と近似した値を示した。

多くの論文ではエネルギー諸量を基にした各効率(粗成長効率、純成長効率等)など各分野の考察において代謝排出量(粘液量やアンモニア態窒素量等)を省略することが多くなされてきた。しかし、チヂミボラ個体においては同化量中に占めるアンモニア態窒素量と粘液分泌量の合計は6~15%を占めていることが明かになった。また、Callow(1978)は渦虫や淡水産巻貝において粘液等生産量は摂食量の20~70%を占めていると報告している。これらの点より、Clark(1987)が指摘するようにエネルギー諸量の考察において代謝排出量は重要な項目であると言える。

生産

貝類の場合生産量(P)は体成長(Pg)、生殖腺成長(Pr)と殻成長(Ps)に分けて考える事ができる。しかし、一般には殻の含有エネルギーは低く、殻生産量は少ないため、殻生産量を体成長の一部と扱っている例が多い。Niu(1992)はコガモガイ *Collisella heroldi* において殻生産量は全生産量の1~5%でしかないと報告している。しかし、チヂミボラは殻生産量が多く、どの年齢においても全生産量の3割前後を占めるため、重い殻を持つことになる。Geller(1990a,b)は波当たりが弱い所には *N. emarginata* の捕食者が多数分布し、この捕食者の存在が身を守るため貝殻を厚くさせていると報告しており、重い殻を持つ個体は殻の生産と維持に大きなコストがかかるため、波当りの差が間接的に巻貝の生活史特性に大きな影響力を持つと指摘している。*N. lapillus* においてもこれと同様な傾向が指摘されている(Etter, 1989)。チヂミボラの生息する地域は開放海岸であるが、多くのチヂミボラは潮だまり内や波当りの弱い地域に生息している。この地域には、他地域に見られるような大型捕食者は生息していないが、カニ類やヒトデ類が観察され、チヂミボラにとっての捕食者となる可能性が考えられる。また、調査期間中にチヂミボラの殻頂が割られていた個体が観察されており、被食による可能性が考えられる。そして、Geller(1983*)は開放海岸においても5~20%の割合で捕食者に捕食されると述べている。これらのことは、捕食者を断定することはできないが、開放海岸に生息するが潮だまりなどのくぼみに生息しているため、捕食者に対する形態的戦略として、殻の生産量が多くなっている可能性を示唆している。

チヂミボラの足の生産量は殻生産同様、全生産量に占める割合が高い。特に若令個体では3~4割を占めているが、高齢になるとその割合が減少する。足重量が全軟体部重量に占める割合は雄で50.5%、雌で38.8%である。チヂミボラは開放海岸に生息しているため、このような大きな足を持つことは基質への粘着力増加のために、必要不可欠な特性と考えられる。足生産量と大きく関係のある粘液生産

量においては、若齢個体の粘液生産量の同化量に占める割合は3% (0齢)と1% (1齢)で、年齢とともに減少する傾向が示された。粘液は移動時に分泌されており、粘液生産量は移動活動を反映した指数と考えられる。Feare (1970b) は *N. lapillus* で未成熟個体特有の移動があるとしており、0齢個体のチヂミボラの粘液生産の高い結果が支持される結果を報告をしている。

繁殖効率

チヂミボラの残存繁殖価は高齢の8齢で最大値を示し、その後、ゆっくりと低下傾向にある。Goodman (1982) は最適理論から考えると最大軟体部成長は残存繁殖価の最大値近くで見られなければならないと述べている。しかし、Bayne *et al.* (1983) や、Tompson (1984) は *Mytilus edulis* の残存繁殖価の最大値は最大成長が見られる前にあると指摘している。一方、Vahl (1981) は *Chlamys islandicano* の残存繁殖価のピークが最大成長が見られるよりかなり後に見られることを報告している。これは、チヂミボラの示した齢別残存繁殖価の傾向とよく似ている。すなわち、チヂミボラにおいては最大軟体部成長は若齢で見られるが、残存繁殖価の最大値は8齢と非常に高齢で見られている。Ricklefs (1981) は最適理論から残存繁殖価を考える時、成長と繁殖、あるいは生存などの生活史戦略を考慮し検討する必要があると指摘している。チヂミボラにおいては寿命が長く若齢時から足と殻に多くのエネルギーを必要とするため、若齢での繁殖放出量が少なくなっている。逆に、その結果として高齢で成長の低下により繁殖放出量が増加した結果、高齢での残存繁殖価の最大値が見られたと考えられる。

6. 個体群動態

種個体群は死亡と稚仔個体の加入という構成員の更新により維持されており、物質生産が維持されている。従って、その生物生産過程を知るためには、個体群動態について検討し、その数量的変動を明かにする必要がある。本章ではチヂミボラ個体群の密度調査を行った後、分布の集中度と、そして、各年級群に分けることで齢構造や、死亡率等について検討した。

方法

密度変化を調べるため、1987年11月から1988年12月、1989年4月、1990年4月から1991年9月までFig.1のB地域に示した潮間帯の定点64点と、1987年7月から1988年12月まで潮下帯下部の定点6点において1m²のコドラートを置き密度調査を行った。毎月前半の大潮時に定点(1m²)内に生息するチヂミボラを探し、その場でキャリパーにより殻長を0.1mmまで測定した後、チヂミボラを同じ場所に戻すことを行った。

分布の集中度を検討する方法として森下のI δ (Morisita, 1959; Alava & Defeo, 1991)、平均こみあい度 (Lloyd, 1967)や Taylorの Power Law (Taylor, 1961; Staikou *et al.*, 1988, 1990) などが用いられている。本研究においては次式に示されるI δ を用い、集中度の検討を行った。

$$I\delta = n(\sum X_i(X_i-1))/(N(N-1))$$

ただし、nはサンプル数、Nは総個体数 ($\sum X_i$)、 X_i はi番目のサンプルの個体数である。

各月の殻長頻度分布(Fig. 18)を殻の季節成長(Table 7)をもとに堤・田中(1986)のコンピュータプログラムを使用することで各年級群ごとに分けることができ、個体群の齢構造と各年級群の死亡率について検討した。

結果

密度

調査期間中の各月の密度変化を示したのがTable 34である。調査初期の1988年2月に総個体数は1549個体で最大値を示しており1㎡当り24.98個体であった。その後、年を追うごとに密度の低下が見られ、1990年4月には総個体数526個体、1㎡当り8.71個体に低下した。それ以後は、安定傾向にある。調査期間中、小型個体が比較的少ない（Fig. 18）が、これは生息域が複雑であることによるサンプリング誤差と実際に着底個体が少なかったことの2つの理由が考えられる。

分布の集中度

分布の集中度の結果をFig. 36に示した。I δ は周年1以上の値を示しており、チヂミボウが常に集中分布をしていることがわかる。そのなかでも、3つの季節的傾向（夏、冬、春）があると考えられる。1つ目として、11月～2月に見られるI δ が一番高い値（3.27～6.75）を示している時期である。この時期は水温が一年を通して比較的低い時期（3～9.8℃）であり2月には最低気温を示している（Fig. 2）。その後、3月にI δ はいったん低下するが、5月（産卵期）前後にまた高い集中度がみられる。3つ目は、I δ が比較的低い値を示している時期でこれは夏季にみられる。

個体群の年齢構造

各年級群の各月の個体数を示したのがTable 35である。これをもとにして、各月の各年級群が個体群に占める割合を示したのがFig. 37である。新規加入個体の割合は加入初期には低いが、その後増加して約1年目に最大値をとりその後低下傾向を示している。この初期に見られる新規加入個体数の低い値と増加の変動は、野外調査のサ

Table 34. Number of *N. freycineti* in fixed quadrat from Dec. 1987 to Sep. 1991.
 —: no data.

Year	Month											
	Jan.	Feb.	Mar.	Apr.	May	Jun.	Jul.	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.	Dec.
1987	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1387
1988	1422	1549	1031	1034	997	1314	1332	1117	1109	1048	834	869
1989	—	—	—	477	—	—	—	—	—	—	—	—
1990	—	—	—	526	631	768	633	478	456	465	479	532
1991	526	311	437	539	581	497	479	—	549	—	—	—

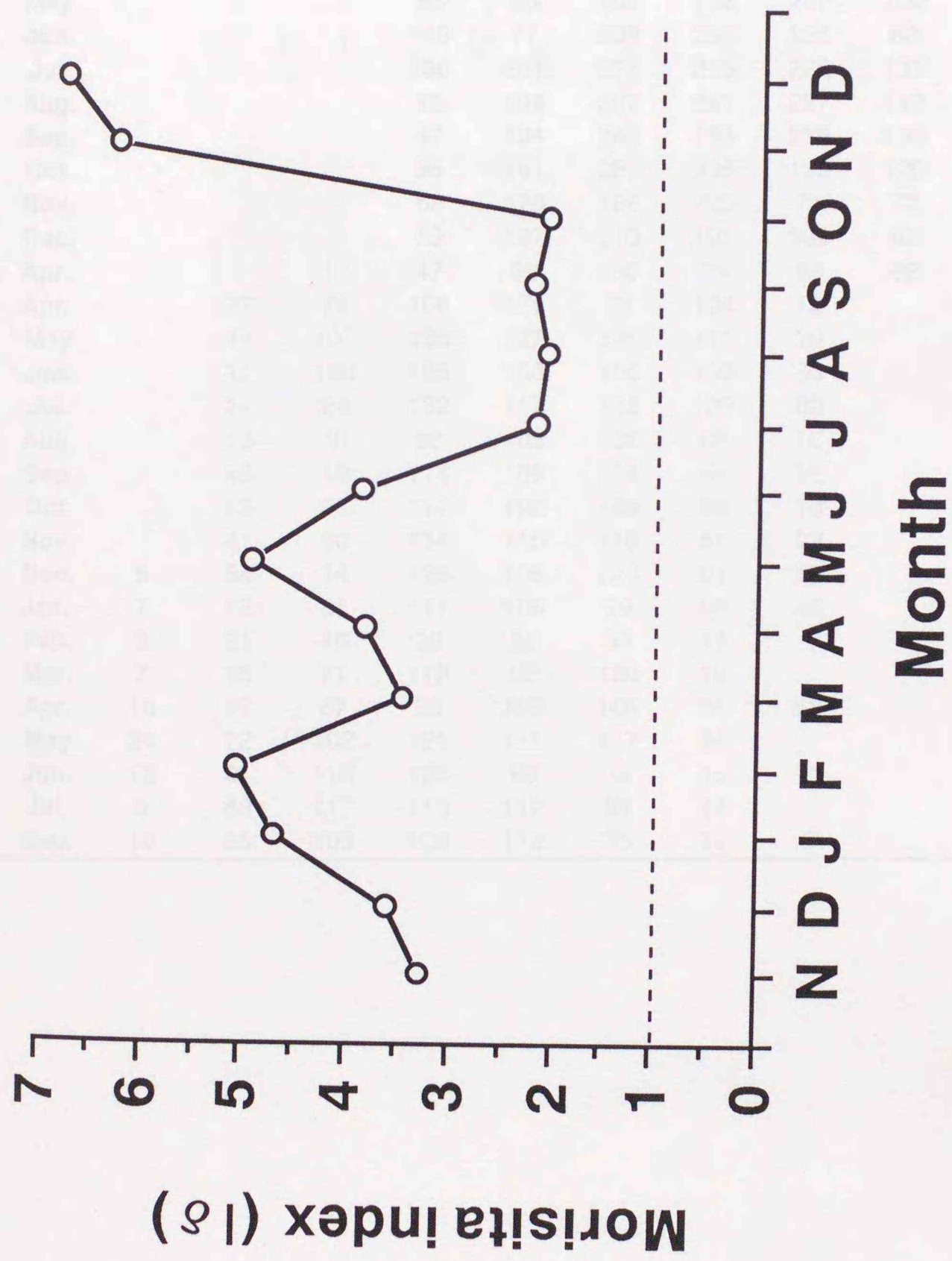


Fig. 36. Seasonal changes of the Morisita index.

Table 35. Monthly number of snails in each year class.

Month	YEAR CLASS										
	1990	1989	1988	1987	1986	1985	1984	1983	1982	1981	1980
1987 Dec.					77	172	351	278	307	136	66
1988 Jan.					85	158	232	355	336	148	108
Feb.					210	201	391	324	186	147	90
Mar.				61	191	194	276	105	112	92	
Apr.				73	210	187	223	186	99	98	
May				98	85	181	132	217	102	40	
Jun.				149	77	288	235	128	69	100	
Jul.				136	251	273	265	220	137	50	
Aug.				15	193	267	241	227	142	32	
Sep.				47	194	242	183	279	130	34	
Oct.				95	161	227	236	169	120	40	
Nov.				68	176	186	229	71	72	32	
Dec.				59	187	210	191	160	62		
1989 Apr.			10	47	95	130	75	58	62		
1990 Apr.		27	78	106	121	78	104	12			
May		14	107	126	127	126	111	20			
Jun.		17	188	125	150	150	108	30			
Jul.		11	24	132	117	138	129	82			
Aug.		13	50	98	103	136	62	16			
Sep.		43	19	114	106	114	44	16			
Oct.		15	35	119	102	134	50	10			
Nov.		41	20	114	115	116	51	22			
Dec.	5	54	14	126	108	123	84	18			
1991 Jan.	7	12	81	111	108	99	60	48			
Feb.	3	21	46	98	52	93	18				
Mar.	7	15	71	112	92	130	10				
Apr.	16	17	87	95	106	105	61	52			
May	24	72	102	121	111	117	34				
Jun.	12	51	116	135	89	78	16				
Jul.	5	80	117	110	112	83	44				
Sep.	19	85	109	109	112	75	34	6			

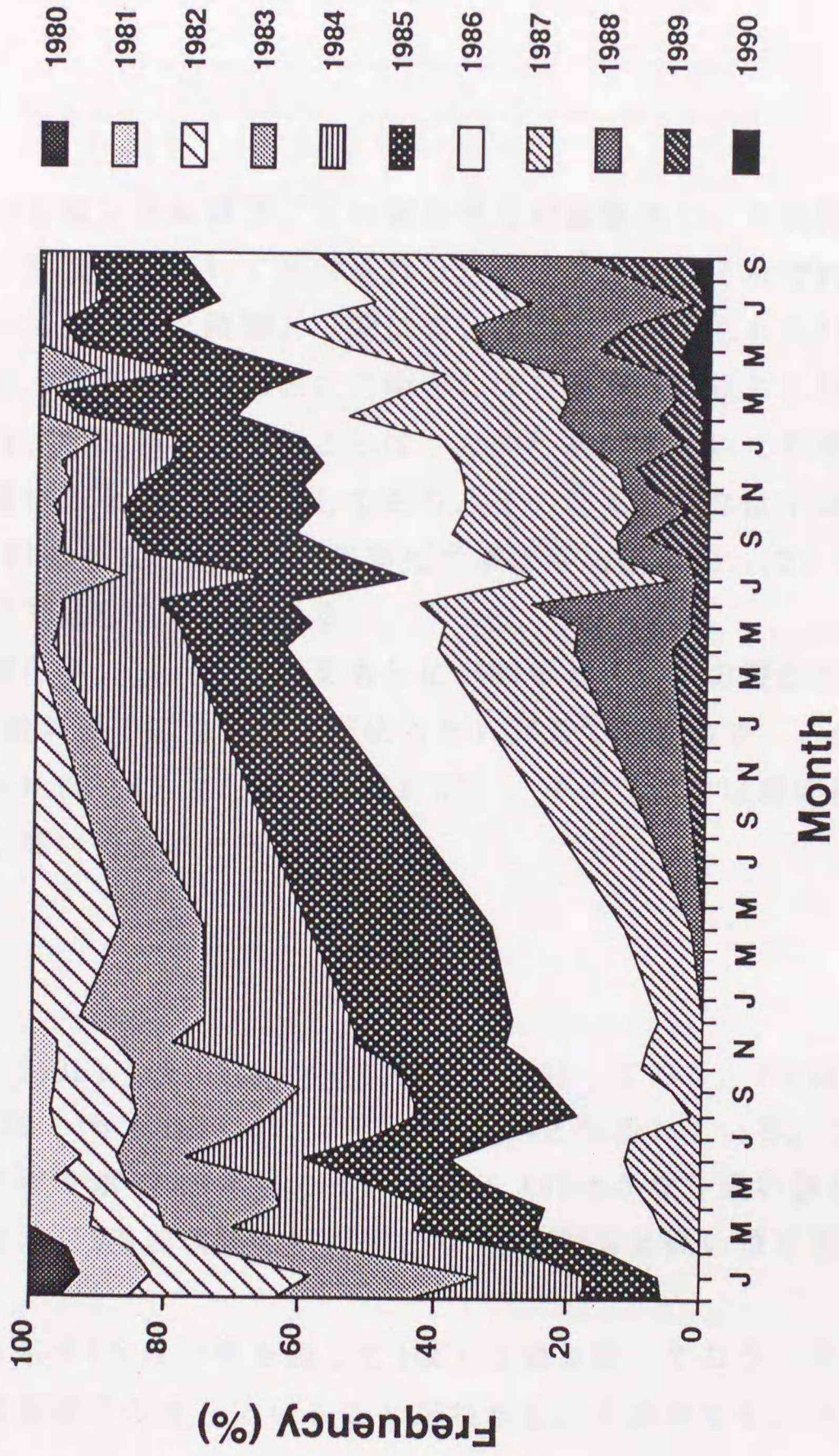


Fig. 37. Population age structure of the snail *Nucella freycineti*.

ンプリング誤差が大きく影響していると考えられる。9歳以上の個体も確認されており、かなり複雑な年齢構成をしている事がこのことよりわかる。また、各年齢とも個体群に占める割合が調査期間中一定傾向にあり、チヂミボラの個体群の年齢構造は安定年齢分布であると考えられる。

死亡率

Table 35を基に各年齢群ごとに個体数を対数変換し、その時間的経過との相関関係について検討を行った。その結果、それぞれの年齢群において個体数と時間との間に高い相関関係が見られた(Table 36)。また、各年齢群の関係式の傾きには有意な差が見られなかった(ANCOVA, $P > 0.05$)。このことは、どの年齢群においても死亡率に大きな違いがないことを示しており、その結果、傾きは平均値の-0.03を採用できる。従って、年間死亡率は平均値の53.23%としても大きな誤りではないと思われる。

稚貝の孵出率(Table. 3)をもとに1987年と1989年の孵出稚貝から1年後の稚貝までの生存率を求めると1.36%であるので、この間の死亡率は平均98.64%となる(Table 37)。チヂミボラは着底後1年間に非常に高い死亡率を示している。

考察

Feare (1970b) は *N. lapillus* の死亡を検討しており、1年目の死亡率は90.2%、2年目は52.2%、3年目は27.1%と報告している。これに対して、チヂミボラの1年目の死亡率は98.64%とかなり高い値を示している。また、2年目以降の平均死亡率も53.23%と高い値を示している。

集中度を示す $I\delta$ は一年を通して1以上の値を取っており、チヂミボラは周年集中分布をしていることがわかる。その中でも、年間で

Table 36. Regression lines showing the relationship between the number of snails (Y) and monthly age (X).

Year class	Regression lines	R ²
1990	Log Y = -0.020 X + 1.973	0.65
1989	Log Y = -0.052 X + 3.311	0.63
1988	Log Y = -0.008 X + 1.967	0.59
1987	Log Y = -0.001 X + 2.108	0.66
1986	Log Y = -0.007 X + 2.273	0.67
1985	Log Y = -0.009 X + 2.375	0.70
1984	Log Y = -0.023 X + 2.540	0.77
1983	Log Y = -0.034 X + 2.497	0.80
1982	Log Y = -0.038 X + 2.373	0.58
1981	Log Y = -0.086 X + 2.436	0.79

Table 37. Number of snails in 0 and 1 year group and survival rate (%) in 1987 and 1989.

Year	Age		(%)
	0	1	
1987	44112	149	0.34
1989	7270	173	2.38
Mean	25691	161	1.36

3つの傾向を示すと考えられる。

Feare(1971)はN. lapillusにおいて、摂食のための夏集団、波による流出から防御するための冬集団、交尾のための産卵集団の3タイプの集団に分類し、それぞれの形成要因について考察している。臼尻ではI δ が高い11~2月は水温が3~9.9°Cである。野外観察で、この冬期間にはチヂミボラは潮間帯下部のくぼみや波当りの弱い所に生息しているのが観察されている。Largen(1967)はN. lapillusにおいて水温が5°C以下になると、足の付着能力が低下することを報告し、冬期集団は波から身を守るために形成される集団であるとしている。また、チヂミボラの交尾が最も盛んな月は12月であり、この月はI δ の高い時期である。これらのことより、チヂミボラは波当りを避けるため冬期に集団を形成し、この期間に交尾をすることで交尾相手を簡単に見つけていると考えられる。I δ は3月にいったん低下するが、再び4月と5月に上昇する。この時期は産卵期にあたっている。Abe(1983)はT. clavigeraで卵嚢を塊状に産卵することは捕食者から卵嚢を守る機能を持つ可能性を示唆している。臼尻において、チヂミボラの卵嚢の被食は5月下旬に若干発見されているが、4月と5月はほとんど発見されていない。6月中旬は稚仔の殻形成が見られる時期である。このことは、チヂミボラの産卵集団は稚仔の初期段階の被食率を低下させる機能があることを示唆している。6~10月の高水温期は、I δ の値は冬期に比べ低いが、チヂミボラは集中分布をしている。この時期は生殖腺の著しい発達が見られ、ほとんどの雄個体はこの期の後半に成熟している。また、この時期は摂食活動が最も活発な時期である。このことは、この時期の集中分布は摂餌活動を行うのに有効であり、そのため形成された集団であると考えられることができる。以上のことより、チヂミボラは年3タイプの集団形成を形成していることがわかる。それぞれ、摂餌集団(6~10月)、越冬、交尾集団(11~3月)、産卵集団(4、5月)とまとめることができる。

7. 個体群のエネルギー収支

海産腹足類においてエネルギー各諸量について多くの報告がなされてきた(Stenton-Dozey & Brown; 1988; Geller, 1990b; Barnes, 1990)。チヂミボウ類においてはHughes (1972) が *N. lapillus* の生産量を求め、餌条件の違いが生産量に与える影響について論じている。Stickle *et al.* (1984) は *T. lima* において流出油の与える生理的影響についてエネルギー収支を論じている。その他、呼吸、アンモニア態窒素、摂食など多くの報告がなされてきた (Stickle, 1973; Bayne & Scullard, 1978a; Belisle & Stickle, 1978)。しかし、個体群レベルまでおよんで検討を行っている報告は余り多くない。本章では個体のエネルギー収支と個体群動態を基礎にしてチヂミボウ個体群のエネルギー収支について検討を行った。

方法

1988年と1990年の各月の各コホートの各生産諸量(呼吸量、粘液量、アンモニア態窒素量、摂食量)は生存曲線より求めた各月の密度(Table 38)と個体の生産諸量(Tables 18、21、23、25)を基にして次の様にして計算を行った。

$$P = N_i \cdot P_i \cdot D$$

ここで、Pは1月当りの各生産諸量、 N_i は年級群*i*の密度、 P_i は年級群*i*の1日当りの各生産諸量、Dは各月の日数を示している。

小野(1972)は個体群の生産量の推定法について逐次計算法、生存曲線法、及びAllenの曲線法の3つの方法を紹介している。本章では個体群を同時出生集団に分けて求めた生存曲線と、個体重の成長を基にしてチヂミボウ個体群の生産量の計算をおこなった。

個体群を同時出生集団に分ける事により求めた生存曲線 (Table 36) を用いて計算した各月の各年級群の密度 (Table 38) と、個体の各部 (軟体部、殻、蓋、生殖腺) の成長 (Tables 27、28、29、30、31) を基にして雌雄別に生産量の推定を行った。雌雄の性比は1:1で

Table 38. Mean density (ind. / m²) calculated by survivorship equations.

Month	YEAR CLASS										
	1990	1989	1988	1987	1986	1985	1984	1983	1982	1981	1980
1987 Dec.				5.58	2.86	3.58	5.02	4.50	3.41	3.49	0.90
1988 Jan.				4.65	2.83	3.51	4.76	4.20	3.19	2.90	0.83
Feb.				3.99	2.79	3.44	4.51	3.92	2.97	2.42	0.76
Mar.				3.49	2.75	3.37	4.28	3.66	2.77	2.01	0.70
Apr.				1.94	2.71	3.30	4.06	3.41	2.59	1.67	0.65
May				1.94	2.67	3.23	3.85	3.19	2.42	1.39	0.59
Jun.				1.93	2.64	3.16	3.65	2.97	2.25	1.15	0.55
Jul.			288.30	1.93	2.60	3.10	3.46	2.77	2.10	0.96	0.50
Aug.			5.85	1.92	2.56	3.03	3.28	2.59	1.96	0.80	0.46
Sep.			3.90	1.92	2.53	2.97	3.11	2.42	1.83	0.66	0.43
Oct.			2.92	1.91	2.49	2.91	2.95	2.25	1.71	0.55	0.39
Nov.			2.34	1.91	2.46	2.85	2.80	2.10	1.59	0.46	0.36
Dec.			1.95	1.90	2.43	2.79	2.65	1.96	1.49	0.38	0.33
1989 Jan.			1.67	1.90	2.39	2.74	2.52	1.83	1.39	0.31	0.30
Feb.			1.04	1.89	2.30	2.57	2.15	1.49	1.13	0.18	0.24
1990 Jan.		1.59	0.88	1.85	2.03	2.13	1.33	0.80	0.60	0.03	0.11
Feb.		1.42	0.86	1.84	2.00	2.09	1.26	0.74	0.56	0.02	0.10
Mar.		1.27	0.85	1.84	1.97	2.05	1.20	0.69	0.52	0.02	0.09
Apr.		1.13	0.83	1.84	1.94	2.00	1.13	0.65	0.49	0.02	0.08
May		1.00	0.82	1.83	1.92	1.96	1.08	0.60	0.46	0.01	0.08
Jun.		0.89	0.80	1.83	1.89	1.92	1.02	0.56	0.43	0.01	0.07
Jul.	113.20	0.80	0.79	1.82	1.86	1.88	0.97	0.52	0.40	0.01	0.06
Aug.	2.30	0.71	0.77	1.82	1.84	1.84	0.92	0.49	0.37	0.00	0.06
Sep.	1.53	0.63	0.76	1.81	1.81	1.81	0.87	0.46	0.34	0.00	0.05
Oct.	1.15	0.56	0.74	1.81	1.79	1.77	0.82	0.43	0.32	0.00	0.05
Nov.	1.92	0.50	0.73	1.81	1.76	1.73	0.78	0.40	0.30	0.00	0.04
Dec.	0.28	0.45	0.72	1.80	1.74	1.70	0.74	0.37	0.28	0.00	0.04
1991 Jan.	0.27	0.40	0.70	1.80	1.72	1.66	0.70	0.34	0.26	0.00	0.04
Feb.	0.26	0.35	0.69	1.79	1.69	1.63	0.67	0.32	0.24	0.00	0.03
Mar.	0.25	0.31	0.68	1.79	1.67	1.59	0.63	0.30	0.23	0.00	0.03
Apr.	0.24	0.28	0.66	1.78	1.65	1.56	0.60	0.28	0.21	0.00	0.03
May	0.23	0.25	0.65	1.78	1.62	1.53	0.57	0.26	0.30	0.00	0.03
Jun.	0.22	0.22	0.64	1.78	1.60	1.50	0.54	0.24	0.18	0.00	0.02
Jul.	0.21	0.20	0.63	1.77	1.58	1.47	0.51	0.23	0.17	0.00	0.02
Sep.	0.19	0.15	0.61	1.76	1.54	1.41	0.46	0.20	0.15	0.00	0.02

あるので (binomial-test, $Z = 1.117$, $P > 0.05$)、全個体数の半分をそれぞれの個体数として計算を行っている。体生産量は1988年と1990年において次の式を用いて計算を行った。

$$P_{t \sim t+1} = \sum_t^{t+1} (N_{t+1} \times (W_{t+1} - W_t) + (N_t - N_{t+1}) \times (W_{t+1} - W_t) / 2)$$

ここで、 P は $t \sim t+1$ 間の生産量、 N_t は t 時点の個体数、 W_t は個体重である。

生産量と平均現存量の比 (P/B 比) を回転率と呼び、この値について検討した。

これらの結果からチヂミボウ個体群の粗成長効率 (K_1)、純成長効率 (K_2) について検討を行った。計算は次式を用いて行った。

$$K_1 = (P_g + P_r + P_s + P_o) / C$$

$$K_2 = (P_g + P_r + P_s + P_o) / A$$

ここでは P_g 、 P_r 、 P_s 、 P_o はそれぞれ軟体部、生殖腺、殻、蓋の生産量 ($\text{kcal}/\text{m}^2/\text{yr.}$)、 A は同化量 ($P_g + P_r + P_s + P_o + R + M + N$) ($\text{kcal}/\text{m}^2/\text{yr.}$)、 R は呼吸量 ($\text{kcal}/\text{m}^2/\text{yr.}$)、 M は粘液量 ($\text{kcal}/\text{m}^2/\text{yr.}$)、 N はアンモニア態窒素量 ($\text{kcal}/\text{m}^2/\text{yr.}$)、 C は摂食量 ($\text{kcal}/\text{m}^2/\text{yr.}$) を表している。

結果

年間の生産諸量

生産諸量の計算結果を雌雄別に示したのが Table 39 である。同じ年級群でも雌雄で大きく異なり、特に呼吸量において雌は1988年で $29.36 \text{Kcal}/\text{m}^2/\text{yr.}$ と、1990年で $16.21 \text{Kcal}/\text{m}^2/\text{yr.}$ と雄の1988年で $26.66 \text{Kcal}/\text{m}^2/\text{yr.}$ と、1990年で $14.76 \text{Kcal}/\text{m}^2/\text{yr.}$ と比べ約1.8倍のエネルギーを用いているのが示されている。個体群レベルでは1988年は $115.38 \text{Kcal}/\text{m}^2/\text{yr.}$ を摂食し、 $80.02 \text{Kcal}/\text{m}^2/\text{yr.}$ を同化している。1990年は $62.14 \text{Kcal}/\text{m}^2/\text{yr.}$ を摂食し $44.10 \text{Kcal}/\text{m}^2/\text{yr.}$ を同化していることが示された。

Table 39. Annual energy losses through respiration (R), ammonia excretion (U), mucus secretion (M) and consumption (C) and assimilation (A) (kcal /m /year) in *N. freycineti*.

YEAR		C	P	R	U	M	A
1988	Male	57.69	5.88	26.66	2.15	2.52	37.21
	Female	57.69	8.46	29.36	2.47	2.52	42.81
	Total	115.38	14.35	56.02	4.62	5.04	80.02
1990	Male	31.07	3.39	14.76	1.16	0.99	20.30
	Female	31.07	5.28	16.21	1.32	0.99	23.80
	Total	62.14	8.67	30.97	2.48	1.98	44.10

生産量、現存量、P/B比

1988年と1990年の軟体部、殻、蓋の生産量を雌雄に分けて示したのがTable 40である。ここでPr(生殖腺放出量)は雌においては単位重量当りの卵嚢放出量の関係式用い、雄においては交尾期間(10月～4月)の生殖腺重量低下量として求めている。1988年の全生産量は雄雌それぞれ、5.88と8.46Kcal/m²/yr.で、1990年はそれぞれ3.39と5.28Kcal/m²/yr.であった。チヂミボラ個体群の性比は1:1であるので、各年の個体群の生産量は雌雄の合計値で表すことができる。すなわち、1988年は14.35Kcal/m²/yr.と1990年は8.67Kcal/m²/yr.と求めることができる。チヂミボラ個体群の1988年と1990年の平均現存量はTable 38の各月の個体数とTable 10の個体重より計算を行った。その結果を示したのがTable 41である。平均現存量は1988年と1990年でそれぞれ17.23と9.42Kcal/m²/yr.と計算することができる。

チヂミボラのP/B比を計算すると、1988年が0.63(雄は0.54、雌は0.70)、1990年が0.69(雄で0.55、雌で0.81)となり、2年間の平均P/B比は0.65であった。年級群ごとに分けてP/B比を求めるとTable 42のように表すことができる。すなわち、0令に当たる年級群は1.08(1988年)、1.21(1990年)と非常に高い値を示しており、1令に当たる年級群で0以下を雌雄共に示している。雌雄間には大きな差は見られない。

雌雄平均のK₁は1988年で0.12と1990年で0.14を示した。雌の値は雄に比べ、かなり高い値を示している。一方、K₂は1988年で0.18と1990年で0.20を示している。

チヂミボラ個体群のエネルギー収支を1990年を例にし、Fig.38のようにまとめることができる。すなわち、摂食量(62.14 Kcal/m²/yr.)の70.97%を同化し、残りの29.03%(18.04 Kcal/m²/yr.)を未消化排出物として、環境に戻している。そして、摂食量の49.84%(30.97 Kcal/m²/yr.)は呼吸に、4.00%(2.48Kcal/m²/yr.)はアンモニア態窒素として排出し、3.19%(1.98Kcal/m²/yr.)は粘液分泌に

Table 40. Annual production (cal / m²) of somatic tissue (Pg), gonad (Pr), operculum (Po) and shell (Ps) of male (M) and female (F) in *N. freycineti* population.

YEAR CLASS	1988												1990											
	Pg		Pr		Po		Ps		Total		Pg		Pr		Po		Ps		Total					
	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F				
1989																								
1988	21.0	21.0	0.0	0.0	1.0	1.0	37.2	37.2	59.2	59.2	10.4	10.4	0.0	0.0	0.3	0.3	13.7	13.7	24.4	24.4				
1987	93.7	93.7	0.0	0.0	6.5	6.5	68.4	68.4	168.6	168.6	40.2	40.2	0.0	0.0	1.6	1.6	20.9	20.9	62.7	62.7				
1986	207.0	485.8	0.0	0.0	15.1	15.1	185.4	185.4	407.5	686.3	63.4	146.9	0.0	0.0	4.4	4.4	55.4	55.4	123.2	206.7				
1985	432.0	647.5	103.6	0.0	19.7	19.7	320.1	320.1	875.4	987.3	246.2	419.9	68.1	0.0	14.0	14.0	199.0	199.0	527.3	632.9				
1984	675.8	673.9	189.6	725.5	13.2	13.2	256.4	256.4	1134.9	1668.9	333.5	492.4	130.5	361.8	13.5	13.5	145.5	145.5	623.0	1013.2				
1983	671.6	426.7	232.7	1053.6	5.5	5.5	178.9	178.9	1088.8	1664.7	401.3	512.3	208.8	647.3	12.4	12.4	251.3	251.3	873.8	1423.3				
1982	575.0	249.2	254.4	1216.1	3.6	3.6	348.8	348.8	1181.7	1817.7	154.7	48.0	84.6	416.9	3.0	3.0	152.0	152.0	537.3	862.8				
1981	363.7	-332.1	72.2	965.9	0.6	0.6	267.5	267.5	704.0	901.9	125.6	6.3	82.2	412.8	0.8	0.8	74.7	74.7	283.2	494.6				
1980	165.9	-23.8	94.8	529.5	0.6	0.6	2.7	2.7	264.0	509.0														

Table 41. Mean biomass (kcal / m²), production (somatic and gonad) (kcal / m²) and P/B ratio in *N. freycineti* population.

	Biomass			Production			P/B
	Male	Female	Total	Male	Female	Total	
1988	7.69	9.54	17.23	4.15	6.73	10.88	0.63
1990	4.21	5.21	9.42	2.33	4.23	6.56	0.70

Table 42. P/B ratio of each year class of male and female
in 1988 and 1990.

YEAR CLASS	1988		1990	
	Male	Female	Male	Female
1990			1.21	1.21
1989			0.89	0.89
1888	1.08	1.08	0.32	0.58
1987	0.62	0.62	0.60	0.64
1986	0.48	0.87	0.52	0.77
1985	0.54	0.51	0.60	0.95
1984	0.57	0.73	0.54	0.84
1983	0.53	0.69	0.43	0.69
1982	0.49	0.70	0.69	0.98
1981	0.57	0.69		
1980	0.54	0.93		

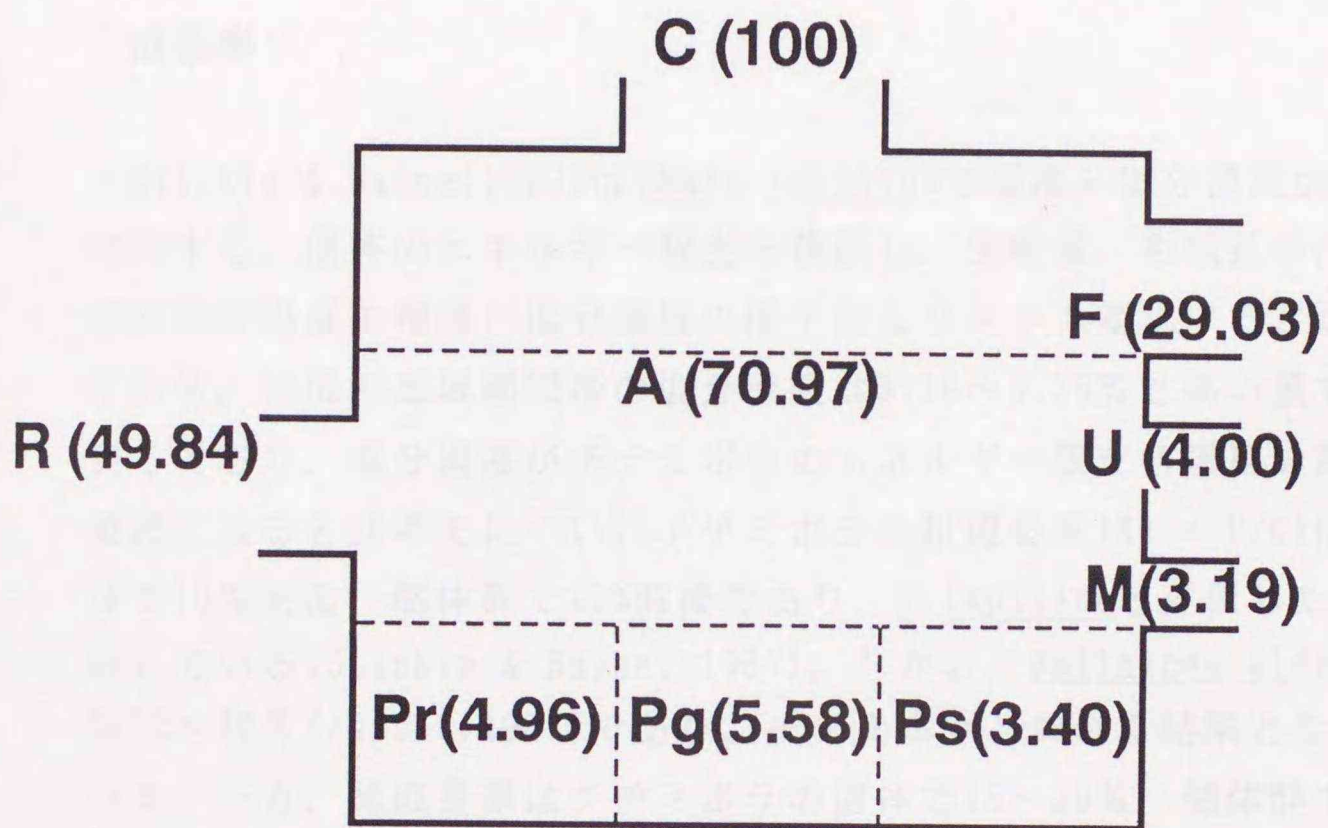


Fig. 38. Scheme showing the rate (%) and the value of energy allocation
 C: consumption, F: faeces, A: assimilation, U: ammonia excretic
 M: mucus secretion, Pr: reproductive production, Ps: shell
 production, Pg: somatic production, R: respiration.

利用している。そして、13.95% (8.67Kcal/m²/yr.) が生産量として体内に蓄えられる。その内、5.58% (3.47Kcal/m²/yr.) は体成長に、4.96% (3.08Kcal/m²/yr.) は繁殖物質生産に、3.40% (2.01Kcal/m²/yr.) は殻と蓋の生産に分配されている。

考察

成長率

Stickle & Bayne(1987)はThais lapillusで温度と塩分濃度の変化に対する、個体のエネルギー収支を検討し、生産量、粗成長率、純成長率が温度の増減と塩分濃度の低下により大きく変化すると述べている。白尻岩礁域潮間帯の塩分濃度は3.16~3.39%と高い値で安定しており、塩分濃度がチヂミボラのエネルギー収支各項目の制限要因になるとは考えにくい。チヂミボラの粗成長率($K1 = P/C$)は個体で10%前後、個体群で13%前後であり、T. lapillusと近似した値を示している(Stickle & Bayne, 1987)。しかし、Polinices alderiでは20~30%(Ansell, 1982)であり、チヂミボラと異なる結果となっている。一方、純成長率はチヂミボラの個体で15~20%、個体群で18~20%であった。Nucella lapillus個体群の26~28%(Hughes, 1972)と比べると低い値となっている。これはチヂミボラの高い代謝量を反映した結果と考えられる。

個体群の生産量とP/B比

チヂミボラ個体群の生産量は1988年と1990年で、それぞれ14.35 Kcal/m²/yr.と8.67Kcal/m²/yr.で、平均生産量は11.51Kcal/m²/yr.であった。N. lapillusでは餌の少ない地域で5.59Kcal/m²/yr.、餌の多い地域で16.66 Kcal/m²/yr.であり(Hughes, 1972)、このうち軟体部生産量が0.78と7.77 Kcal/m²/yr.で生殖物質放出量は4.81と

8.89Kcal/m²/yr.であった。そして、Pr/Pは0.86と0.53であった。チヂミボラの個体群のPr/Pは0.24~0.26である。チヂミボラ個体群の生産量はN. lapillusの餌環境の異なる2個体群の中間の生産量を示すが、Pr/Pの値は餌の少ない地域のN. lapillusのそれよりもかなり低い値を示している。これはチヂミボラが環境に適応して殻や、足など体各部の生産量を増加させた結果、体各部生産量と生殖物質放出量の間にはtrade-offの関係が成立して、生殖物質放出量の低下につながっているためと考えられる。

P/B比は若令個体(0齢と1齢)で1以上と高い値を示しており、これは現存量に対して生産量が高いことの結果と見られる。1988年と1990年の個体群のP/B比は、それぞれ0.63と0.69と計算され、1990年が1988年よりわずかに高くなっているのは、P/B比の高い若令個体の新規加入により、個体群全体に占める割合が増えたためと考えられる。

一般に寿命の長い種のP/B比は1以下の低い値を示しており(菊池, 1986)、チヂミボラにおいては平均0.65であった。これはチヂミボラの寿命が11年以上と長く、P/B比の高い値を示す若令個体が個体群に占める割合が低く、高齢個体が多くなっているためと考えられる。

8. 総合考察

生活環とエネルギー収支

チヂミボラは餌として固着性の二枚貝やフジツボ類を摂食し、摂食活動には明確な季節変化が見られた。すなわち、5月前後から摂食活動は活発になり6月~9月に最も活発になる。そして、2月前後には摂食活動は非常に低くなる。この季節変化は温度の変化と同調した周年変化を示した。また、殻長の成長も、夏期に高い成長率を示すが、2月には停止する季節変化を示した。一方、殻重量の増加も8月~11月に顕著に見られたが、2月前後には増加しないという結果を示

し、殻長の成長の結果を反映したものとなっている。

そこで、チヂミボラの生活環を摂食、成長、繁殖、そして、分布の集中度を基に、それぞれの値を相対値として模式的に示したのが Fig. 39である。各項目は年周期としてとらえることができる。ここで、雄雌の体重変化と摂食活動については7歳以上の個体の結果を基にして示してある。

全軟体部重量の季節変化は雌雄で異り、年間の最大値は雌雄共に繁殖物質放出期直前に見られた。これに対し、殻長の高い成長率は雌雄共に全年齢で夏期に見られた。チヂミボラは5月～10月にムラサキインコガイ帯に分布し、活発な摂食活動が観察された。Stickle (1973) が *T. lamellosa* で指摘したように、チヂミボラにおいても摂食活動と体構成部位の成長が同調している事がわかる。

チヂミボラの生殖物質放出時期は、雄（交尾）が10月～4月、雌（産卵）が4月～6月と雌雄で異なっているが、チヂミボラの雌雄の生殖腺は、共に5月～6月にゆっくり発達し、7月～9月には著しい発達を示す。この後半の期間は白尻の水温が15～19℃と一年の最高水温を示す時期であり、生殖腺の発達と高水温の時期とが同調的であることがわかる。また、雄で10月、雌で11月に多くの個体が成熟生殖腺を持ち始めていた。

集中度を示す森下指数 ($I\delta$) は摂食活動が活発な6月～10月で低い値を示すが、周年1以上を示し、チヂミボラは周年集中分布を行っていることがわかる。また、水温、気温が0℃近くになる2月前後は $I\delta$ 指数が非常に高く、チヂミボラは強い集中分布をすることが分かる。これは越冬集団と考えられる。しかし、3月にいったん $I\delta$ 指数の低下が見られるが、4月から5月に再び高い値が見られた。4月や5月に越冬集団を形成した場所に分布する個体も観察されるが、多くの個体は冬期に生息した地域のやや上部に別の集団を形成していた。3月に見られた $I\delta$ の低下は、この別の集団を形成するための分散の結果と考えられ、この時期の移動が考えられる。

以上の事をまとめると以下のようにまとめることができる。

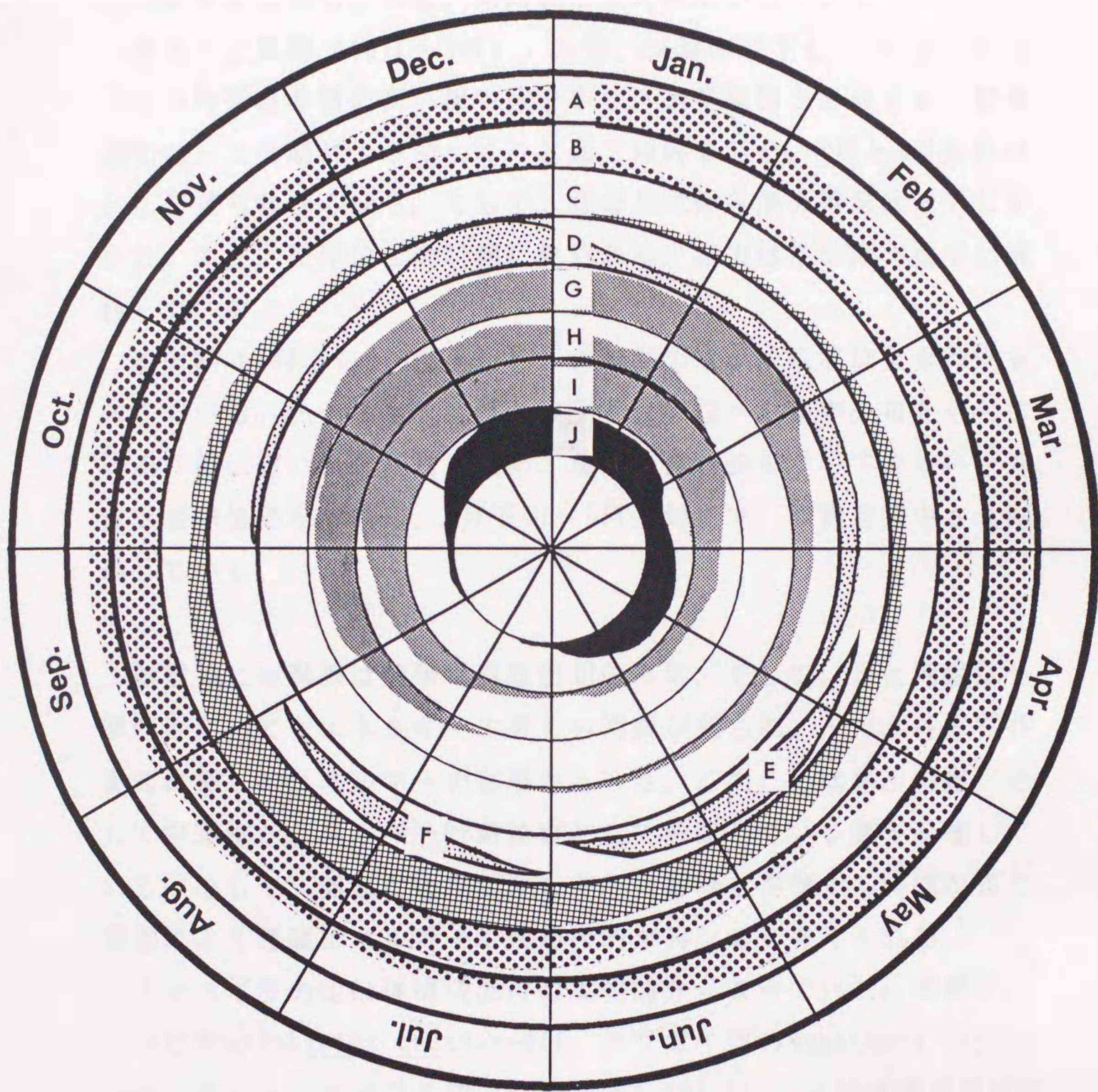


Fig. 39. Schema showing the life cycle of *Nucella freycineti* population. A: female body weight, B: male body weight, C: foraging activity, D: copulating activity, E: breeding activity, F: hatch out, G: accumulating stage in seminal vesicle, H: mature stage in testis, I: mature stage in ovary, J: Morisita index.

成長期（6月～9月）：高い水温や気温を示すこの時期は雌雄共に弱い集中分布を示し、高い摂食行動を示している。そして、雌雄共に軟体部と殻を発達させ、精巣、卵巢を著しく発達させている。9月には精巣は成熟している。同時に稚仔の孵出が見られる。

越冬、交尾期（10月～3月）：水温、気温が低下し、0℃近くになるこの時期は非常に高い集中度を示し、越冬集団を形成する。摂食活動は、この期に入りゆっくりと低下傾向を示し、1月と2月にはほとんど見られなくなる。そして、雌雄共に体各部の重量は低下している。また、交尾はこの時期に見られる。卵巢はこの期の後半に成熟している。

産卵期（4月下旬～6月上旬）：この期の水温、気温は上昇傾向を示している。チヂミボラは越冬集団とは異なった集中分布を示している。雄は高い摂食活動を始め、急激な体成長を示してくる。一方、雌は産卵集団を形成し、4月下旬～6月上旬まで、卵嚢を集中させ産卵している。

雌雄共に中腸腺は繁殖物質放出期のみならず、そして、足と内臓は冬期間においてもエネルギーの著しい消費が見られ、一方、各器官共夏期に著しいエネルギーの蓄積があった。このことは足、内臓、そして中腸腺がエネルギー貯蔵器官として機能している事を示唆している。そして、器官によりエネルギーを蓄積し消費する時期が異なり、器官により貯蔵エネルギーの使用目的が異なると考えられる。

チヂミボラの足は体構成部位の主要部分となっていた。同様に、アワビ類の *Haliotis cracherodii*、カサガイ類の *Megathura crenulata*、そして、タマガイ類の *Polinices lewisii* も足が体構成部位の主要部位であると報告されている (Giese, 1959)。しかし、Stickle (1973) は *Thais lamellosa* ではこのような結果は得られなかったとし、これらの結果は生態的地位により説明できると述べている。すなわち、アワビやカサガイ類はグレイザーであるため、またタマガイ類は移動時に殻を守るために足が発達したが、捕食性巻貝

の *T. lamellosa* は、岩と餌に付着するためだけに足を用いており、著しい発達はしなかったと指摘している。一方、Etter (1988b) は波当りの違う場所に生息する *N. lapillus* において、開放海岸の個体は遮閉海岸の個体より足の基質への接地面積が大きくなることを指摘している。チヂミボラは開放性の臼尻潮間帯に生息するため、大きな足は基質への接地面積を大きくし、強力な粘着力を身につけ、そして、波当りの強い場所で移動するのに有利であると考えられる。

すなわち、チヂミボラにとって足は、移動や基質に付着し、エネルギーを貯蓄しておく器官として機能し、体構成部位の主要な部位になっていると考えられる。

年間殻生産量は全生産量の2~3割を占めていた。Geller (1990b) は重い殻を持つ個体は殻の生産と共にその維持に大きなコストがかかると指摘している。チヂミボラで見られた高い呼吸量消費の結果はこのことを裏付ける結果と考えられる。

チヂミボラにおいては殻や体部位の生産量が多いため、繁殖物質に回すエネルギーが少なくなっていた。Ansell (1982) は肉食性巻貝であるタマガイ類の *Polinices alderi* の繁殖努力 $Pr/(A-R)$ は0.9近くであると報告している。これに対して、チヂミボラの繁殖努力は非常に低く、雌の8令で0.5を超える程度で、雄に至っては11令で0.3弱でしかない。

チヂミボラの産卵には次のような3つの特徴が見られる。1) ほおづき状の卵囊内にチヂミボラ属内では比較的大きめの約 $450 \mu\text{m}$ の卵を内包している。2) 比較的大きな卵囊内に少ない稚仔を含んでいる。3) 1個の卵囊内において発生卵1個当りの栄養卵の数は最低数の約1個となっている。Spight (1975) は卵囊内の卵が大きいと孵出に要する日数が長くなることを報告している。そして、卵囊に内包された稚仔数が多くなると、孵出サイズが小さくなることが指摘されている (Spight, 1976b)。また、稚仔当りの栄養卵の数が少ないと卵囊内の稚仔孵出サイズの分散が小さいと考えられる。潮間帯のチヂミボラ属の孵出サイズは多くの種で $900 \sim 1300 \mu\text{m}$ と近似した値を示して

おり (Spight, 1976a; Gallardo, 1979; Etter, 1989)、チヂミボラもこのサイズ内で孵出している。

産出された卵囊のカロリーは5種の *Conus* 類が 5396~5559 cal/g ash freeである (Perron, 1981) のに対して、チヂミボラの卵囊のカロリー量は9926 cal/g ash freeと非常に高い値を示した。この事はチヂミボラの発生卵当りの親の投資量が非常に高いことを示している。

以上の事より、チヂミボラの繁殖様式は以下のようにまとめる事ができる。孵出時間を長くしない範囲で卵サイズを大きくし、栄養源として大きな栄養卵を1つ供給することにより、発生卵当り多くの栄養卵を供給する種に比べ、1つの卵囊内の稚仔孵出サイズのばらつきを小さくしている。このことは、それぞれの発生卵1個の受ける親の投資量のばらつきを小さくしていると考えられる。また、稚仔孵出サイズを統一することは、生存率を一定にするなど、稚仔になんらかの有利さを与えており、親の投資エネルギーの損失を少なくしていると考えられる。

各部の生産と繁殖様式よりチヂミボラ個体群のエネルギーの流れを以下のようにまとめることができる。チヂミボラは環境に適応した結果、重い殻と、大きな足を持っている。そのため、多量のエネルギーを体各部の成長に回さなければならず、繁殖に回すエネルギーが少なくなっている。しかし、チヂミボラは稚仔一匹当りの投資量を高くし、稚仔の孵出サイズのばらつきを小さくすることにより、一定の孵出サイズに近づけ、稚仔の生存率を一定にするなど、少ない繁殖のためのエネルギーを非常に効率よく稚仔に分配していると考えられる。

岩礁域潮間帯群集における捕食者としてのチヂミボラの役割

臼尻岩礁域潮間帯のマクロベントスの群集構造について研究した Fuji & Nomura (1990) によれば、チヂミボラが最もよく摂食するムラ

サキインコガイとムラサキイガイの現存量は、優占種21種の全現存量中、それぞれ、66.3%と1.7%を占めている。優占種21種中、捕食性腹足類はチヂミボラとエゾヨウラク *Ocenebra endermonis* である。それぞれ、現存量は0.8、 $< 0.1\text{g(AFDW)}/\text{m}^2$ であり、優占種21種の全現存量中に占める割合は0.4、 $< 0.1\%$ である。他の捕食者と考えられるヒトデやカニ類の現存量等は不明であるが、多数は生息していないので、臼尻岩礁域潮間帯のマクロベントス群集においてチヂミボラは主要な捕食者であると考えてよからう。また、餌2種はこの地域では最も優占している種であることがわかる。

Menge (1983) は捕食者の餌種に与える影響を捕食圧指数を用いて検討している。これは単位面積当りの捕食者による摂食餌数を生息餌数で割ることで計算をしている。これを用いて、4地点の潮下帯において、そこに生息する捕食者（ヒトデ、カニ、腹足類）の群集に与える影響について検討を行っている。そこで、本研究ではチヂミボラ個体群の年間の摂食量をムラサキインコガイの現存量 (Fuji & Nomura, 1990) で割ることで、Menge (1983) の計算した捕食圧指数に相当する指数として算出した。その結果、チヂミボラ個体群の捕食圧の指数は1988年で0.19、1990年で0.10となった。すなわち、年間当り餌種現存量の10~19%を本種が摂取していることになる。Menge (1983) によれば捕食圧指数は *Thais lapillus* が優占する地域では0.03~0.14、カニの類 *Carcinus borealis* が優占する地域では0.75~1.06、ヒトデ類の *Asterias* が優占する地域では0.20~0.70であり、それぞれが各群集の keystone species であると報告している。他の研究報告について捕食者が餌の現存量をどの程度摂食しているかを計算してみると次のようになった。ただし、計算はチヂミボラに用いた方法を用いた。多毛類の *Nephtys hombergii* が2種の多毛類、*Scoloplos armiger* と *Heteromastus filiformis* に対して示す捕食圧指数は、それぞれ0.20~0.50と0.30 (Schubert & Reise, 1986) であった。ヒトデ類の *Pisaster ochraceus* は小型巻貝の *Tegula funebris* に対して0.25~0.28 (Pain, 1969) を、ロブスター *Jasus lalan-*

*diiha*はマクロベントス群集に対して0.75(Barkai & Branch, 1988)を、イガイ *Aulacomya ater*に対して0.20 (Pollock, 1979)を示していた。イガイに対して低い値を示したのは、この地域の餌サイズが大きかったため、ロブスター *J. lalandi*の餌になりにくかったと説明されている。以上の結果をチヂミボラと比較すると、ほとんどの種でチヂミボラより高い捕食圧指数を示した。特に甲殻類、ヒトデ類は高い値を示した。チヂミボラのこの指数は低い値であるが、同じ捕食性巻貝の *T. lapillus*がイガイ類を摂食し keystone species となって優占している地域の指数値と非常によく類似している事がわかる。

Menge & Southerland (1976) は群集の多様性を維持する機構として、上位の栄養段階では競争が、下位では捕食が重要であり、岩礁潮間帯のように構造が単純な環境下では、競争は群集の多様性を低下させるが、適度な捕食は多様性を高めると述べている。そして、Pianka(1978)は種多様度を決定する仮説の1つとして捕食をあげている。また、Hughes(1986)は肉食性腹足類の捕食は群集に対する影響は低いが、被食された餌の殻が、各種幼体の着底基質や生息基盤になることを指摘している。臼尻岩礁域潮間帯においてチヂミボラの捕食圧はさほど高くなく、直接的な群集構成種の現存量への影響度は低いと考えられる。しかし、優占種ムラサキインコガイを主に捕食することで、下位の栄養段階での競争を低下させ、かつ、各種幼体に着底基質や生息場所を提供しており、群集の多様性を高めることに関与していると考えられる。以上の事より、チヂミボラ個体群は臼尻岩礁域潮間帯の群集においては重要な生態的地位を占めていると考えられる。

摘要

1) 組織学的観察により雌雄の配偶子形成過程を次のように分けた。雄は精原細胞、精母細胞、精細胞、精子、そして、雌は卵原細胞

胞、前卵黄形成期卵母細胞、卵黄形成期卵母細胞、成熟期卵母細胞である。以上の配偶子が生殖巣に占める割合から、生殖巣の成熟過程を回復期、成長期、成熟期、放出期の4段階に分けた。また、貯精嚢は組織学的特徴と精子量に基づいて貯留期、放出期、休止期の3期に区分した。

2) 精巣、貯精嚢と卵巣の成熟過程はそれぞれ明確な年周期を示し、卵巣と貯精嚢の周期は同調した。野外観察の結果、交尾は10月から4月の7ヶ月間観察され、12月に最も頻繁に観察された。組織学的検討と産出卵嚢頻度より産卵期は4月下旬から6月上旬である。

3) チヂミボラは岩上やクレバス内に長さ5mm~10mmの地物付着性の卵嚢を産出し、その中に平均約25個の発生卵とほぼ同数の栄養卵を内包する。卵径は約450 μ mで、7月か8月に900 μ m~1300 μ mの稚貝として孵出する。

4) 殻内部に観察される年齢形質は年1回2月に形成された。

5) 年齢形質により明らかにした各齢の各季節の平均殻長とHardingの正規確率紙より、各月の殻長頻度分布を各年級群に分けることで、殻の季節成長を検討した。その結果、以下のBertalanffyの修正式によく当てはまった。

$$Lt = 44.66(1 - \exp(-0.158(t/12 + 0.268) + 0.011 \sin(2\pi(t/12 - 0.634))))$$

ただし、Ltは月齢t時の殻長を表す。

6) 性成熟サイズは雄で15mm、雌で19mmで、それぞれ2.5齢と3.5齢に相当する。

7) 各体構成部位の重量変化は雌雄で異なった明確な季節性を示した。

8) 卵嚢産出量は以下の式により表された。

$$\text{Log } Y = 3.70 \cdot \text{Log } X - 6.62$$

ただし、Yは1匹の雌が産出した全卵嚢乾燥重量(g)を、Xは雌の殻長(mm)を表す。

9) 野外観察によりチヂミボラは白尻潮間帯群集で優占種のムラ

サキインコガイ *Septifer virgatus* を最もよく摂食している。

10) 呼吸量は温度と体重との間に高い相関関係が見られた。

11) 粘液量とアンモニア態窒素で検討した代謝排出量は同化エネルギーの約10%であった。

12) 繁殖努力量は高齢雌個体では0.5近くと低い値を示し、雄においては雌の約半分の値を示した。また、残存繁殖価は高齢個体で最大値を示した。

13) 個体数密度は1987年から1988年にかけて低下傾向にあるが、その後1991年までは安定傾向にあった。また、年齢構造は安定年齢分布を示している。

14) 分布の集中度を示す森下の指数は周年1以上の値を示しており、チヂミボラは常に集中分布をしている。

15) 各年級群の時間的個体数変化より死亡率を検討したところ、各年級群において有意な差が見られず、53%と一定の死亡率を示した。

16) 生残曲線法により個体群の生産量について検討した。その結果、チヂミボラ個体群は88.76 kcal/m²/yr. を摂食し、その約70%の62.06kcal/m²/yr. を同化している。同化エネルギーは約50%の43.50 kcal/m²/yr. を呼吸に、約4%の3.55 kcal/m²/yr. を粘液に、約4%の3.50kcal/m²/yr. をアンモニア態窒素に、そして約13%の11.51kcal/m²/yr. を生産に用いられていることが示された。

17) 回転率を各齢で計算すると0齢は1以上の値を示すが、1齢以上の個体は1以下の値を示した。そして、チヂミボラ個体群の平均回転率は0.65であった。

18) チヂミボラ個体群の粗成長率は約13%で、純成長率は約20%であった。

文献

Abe, N., 1983. Breeding of *Thais clavigera* (Kuster) and predation of its eggs by *Cronia margariticola* (Broderip).

- Proceedings of the second international workshop on the Malacofauna of Hong Kong and Southern China, Hong Kong., 381-392.
- Alava, A. de & O. Defeo, 1991. Distributional pattern and population dynamics of Excirolana armata (Isopoda: Cirolanidae) in a Uruguayan sandy beach. *Est. and Coast. Mar. Sci.*, 33, 433-444.
- 網尾勝, 1963. 海産腹足類の比較発生学ならびに生態学的研究。水大研報, 12, 15-144.
- Ansell, A. D., 1982. Experimental studies of a benthic predator-prey relationship. II. Energetics of growth and reproduction, and food-conversion efficiencies, in long-term cultures of the gastropod drill Polinices alderi (Forbes) feeding on the bivalve Tellina tenuis da Costa. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 61, 1-29.
- Barkai, A. & G. M. Branch, 1988. Energy requirements for a dense population of rock lobsters Jasus lalandii: Novel importance of unorthodox food sources. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 50, 83-96.
- Barnes, R. S. K., 1990. Reproductive strategies in contrasting population of the coastal gastropod Hydrobia ulvae. II. Longevity and life-time egg production. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 138, 183-200.
- Bayne, B. L. & C. Scullard, 1978a. Rates of oxygen consumption by Thais (Nucella) lapillus (L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 32, 97-111.
- Bayne, B. L. & C. Scullard, 1978b. Rates of feeding by Thais (Nucella) lapillus (L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 32, 113-129.
- Bayne, B. L., P. N. Salkeld & C. M. Worrall, 1983. Reproductive

- effort and value in different populations of the marine mussel, Mytilus edulis L. *Oecologia*, 59, 18-26.
- Belisle, B.W. & W.B. Stickle, 1978. Seasonal patterns in the biochemical constituents and body component indexes of the muricid gastropod, Thais haemastoma. *Biol. Bull.*, 155, 259-272.
- Benelander, G. & P. Benzer, 1948. Calcification in marine molluscan. *Biol. Bull.*, 94, 176-183.
- Bokenham, N.A.H. & F.L.M. Neugebauer, 1938*. The vertical distribution of certain intertidal marine gastropods in False Bay, with notes on the development of two of them. *Ann. Natal. Museum.*, 9, 113-137.
- Brown, K.M. & T.D. Richardson, 1987. Foraging ecology of the southern oyster drill Thais haemastoma (Gray): constraints on prey choice. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 114, 123-141.
- Burrows, M.T. & R.N. Hughes, 1989. Natural foraging of the dogwhelk, Nucella lapillus (Linnaeus); the weather and whether to feed. *J. Moll. Stud.*, 55, 285-295.
- Burrows, M.T. & R.N. Hughes, 1990. Variation in growth and consumption among individuals and populations of dogwhelks, Nucella lapillus: a link between foraging behaviour and fitness. *J. Anim. Ecol.*, 59, 723-742.
- Calow, P., 1978. Ecology, evolution and energetics: a study in metabolic adaptation. *Adv. Ecol. Res.*, 10, 1-62.
- Clarke, A., 1987. Temperature, latitude and reproductive effort. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 38, 89-99.
- Crisp, D.J., 1984. Energy flow measurements. In: Holme, N.A., McIntyre, A.D. (2nd ed.) *Methods for the study of marine benthos*. IBP Handbook No. 16. Blackwell, Oxford, P.

284-372.

- Crothers, J.H., 1980. Further observations on the growth of the common dog-whelk, Nucella lapillus(L.), in the laboratory. J.moll.stud., 46, 181-185.
- Emlen, J.M., 1966*. Time, energy and risk in two species of carnivorous gastropods. Thesis, University of Washington.
- Etter, R.J., 1988a. Asymmetrical developmental plasticity in an intertidal snail. Evolution, 42, 322-334.
- Etter, R.J., 1988b. Physiological stress and color polymorphism in the intertidal snail Nucella lapillus. Evolution, 42, 660-680.
- Etter, R.J., 1989. Life history variation in the intertidal snail Nucella lapillus across a wave-exposure gradient. Ecology, 70, 1857-1876.
- Feare, C.J., 1970a. The reproductive cycle of the dog whelk (Nucella lapillus). Proc.malac.Soc.Lond., 39, 125-137.
- Feare, C.J., 1970b. Aspects of the ecology of an exposed shore population of dogwhelks Nucella lapillus(L.). Oecologia, 5, 1-18.
- Feare, C.J., 1971. The adaptive significance of aggregation behaviour in the dogwhelk Nucella lapillus(L.). Oecologia, 7, 117-126.
- Frank, P.W., 1965. Shell growth in a natural population of the turban snail, Tegula funebialis. Growth, 29, 395-403.
- Fuji, A. & H.Nomura, 1990. Community structure of the rocky shore macrobenthos in southern Hokkaido, Japan. Mar. Biol., 107, 471-477.
- 藤永 克昭, 1985. ヒメエゾボラ (Neptunea arthritica Bernardi)

個体群の繁殖生態、特に生殖周期と卵塊産出・稚貝孵出について。北大水産彙報,36,87-98.

Fujinaga, K., 1987. On the growth pattern of the Neptunea whelk, Neptunea arthritica Bernardi. Bull. Fac. Fish. Hokkaido, Univ., 38, 191-202.

Gallardo, C.S., 1979. Developmental pattern and adaptations for reproduction in Nucella crassilabrum and other muricacean gastropods. Biol. Bull., 157, 453-463.

Gardner, J.P.A. & M.L.H. Thomas, 1987. Growth, mortality and production of organic matter by a rocky intertidal population of Mytilus edulis in the Quoddy region of the Bay of Fundy. Mar. Ecol. Prog. Ser., 39, 31-36.

Geller, J.B., 1983*. A note on shell scar frequency in two northern California gastropods: microhabitat differences. Veliger, 26, 113-115.

Geller, J.B., 1990a. Reproductive responses to shell damage by the gastropod Nucella emarginata (Deshayes). J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 136, 77-87.

Geller, J.B., 1990b. Consequences of a morphological defense: growth, repair and reproduction by thin- and thick-shelled morphs of Nucella emarginata (Deshayes) (Gastropoda: Prosobranchia). J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 144, 173-184.

Giese, A.C., 1959. Comparative physiology: annual reproductive cycles of marine invertebrates. In: Ann. Rev. Physiol. 21, 547-576.

Goodman, D., 1982. Optimal life histories, optimal notation, and the value of reproductive value. Am. Nat., 119, 803-823.

Goodwin, B.J., 1978. The growth and breeding cycle of Litto-

- rina obtusata (Gastropoda: Prosobranchiata) from cardigan bay. J.Moll.Stud.,44,231-242.
- Hancock,D.A., 1963. Marking experiments with commercial whelk (Buccinum undatum). Spee.Publs.Jnt.Comm.N.W. Atlant.Fish.,4,176-187.
- Harding,J.P., 1949. The use of probability paper for the graphical analysis of poly modal frequency distributions. J.Mar.Biol.Ass.U.K.,28,141-152.
- Harvey,M & B.Vincent, 1989. Spatial and temporal variations of the reproductive cycle and energy allocation of the bivalve Macoma balthica (L.) on a tidal flat. J.Exp.Mar.Biol.Ecol.,129: 199-217.
- 林忠彦, 1955. 貝類の年齢査定に関する研究 I。貝殻切片による観察(1)。北水研報,12,1-6.
- Holdway,D.A. & F.W.H.Beamish, 1984. Specific growth rate and proximate body composition of Atlantic cod (Gadus morhua L.). J.Exp.Mar.Biol.Ecol.,81,147-170.
- Houston,R.S., 1975. Reproductive biology of Thais emarginata (Deshayes, 1839) and Thais canaliculata (Duclos, 1832). Veliger,13,348-357.
- Hughes,R.N., 1969. Appraisal of the iodate-sulphuric acid wet-oxidation procedure for the estimation of the caloric content of marine sediments. J.Fish.Res.Bd Can.,26,1959-1964.
- Hughes,R.N., 1972. Annual production of two scotian populations on Nucella laillus(L.). Oecologia,8,356-370.
- Hughes,R.N., 1986. A functional biology of marine gastropods. 245pp,Croom.Helm, London.
- Hughes,R.N. & S.DeB.Dunkin, 1984. Effect of dietary history on selection of prey, and foraging behaviour among

- patches of prey, by the dogwhelk, Nucella lapillus(L.). J.Exp.Mar.Biol.Ecol.,79,159-172.
- Hughes,R.N. & D.Drewett, 1985. A comparison of the foraging behaviour of dogwhelks, Nucella lapillus(L.), feeding on barnacles or mussels on the shore. J.Mollusc. Stud.,51,73-77.
- Ivlev,V.S., 1934. Eine mikromethode zur bestimung des kaloriengehalts non nahrungstoffen. Biochem.Zool,275,49-55.
- Kato,Y. & I.Hamai, 1975. Growth of shell formation of the surf clam, Spisula sochalinensis(Schunch). Bull.Fac. Fish.Hokkaido Univ.,25,291-303.
- 菊池泰治, 1985. 海産無脊椎動物の繁殖生態と生活史 X V。繁殖努力(3)。海洋と生物,41,1985.
- 菊池泰治, 1986. 海藻・ベントス。海洋科学基礎講座、5,148-437 pp.東海大学出版会。
- Kauzinkin,G.S. & O.I.Taukivskaya, 1960. Determination of caloric value of small samples. In: Techniques for the Investigation of Fish Physiology (Ed. by E. N. Pavlovskii), 120-122,Israel Prog.Sci.Trans.Ltd.,Washington D.C.
- 小金沢昭光,1963. カキ養殖場に於けるニシ貝の生態的研究。宮城県水産試験場研究報告,3,12-22.
- Largen,M.J., 1967. The influence of water temperature upon the life of the dog-whelk Thais lapillus (Gastropoda : Prosobranchia). J.Anim.Ecol.,36,207-214.
- Lawrence,A.L., J.M.Lawrence & A.C.Giese, 1965. Cyclic variations in the digestive gland and glandular oviduct of chitons (Mollusca). Science,147,1-2.
- Lloyd,M., 1967. Mean crowding. J.Anim.Ecol.,36,1-30.

- Mann, R. & S.M. Gallager, 1985. Physiological and biochemical energetics of larvae of Teredo navalis and Bankia gouldi (Bartsch) (Bivalvia: Teredinidae). J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 85, 211-228.
- Martel, A., D.H. Larrivee, K.R. Klein & J.H. Himmelman, 1986. Reproductive cycle and seasonal feeding activity of the neogastropod Buccinum undatum. Mar. Biol., 92, 211-221.
- Menge, B.A., 1983. Components of predation intensity in the low zone of the New England rocky intertidal region. Oecologia, 58, 141-155.
- Menge, B.A. & J.P. Southerland, 1976. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity. Am. Nat., 110, 351-369.
- Mishima, J. & E.P. Odum, 1963. Excretion rate of Zn^{65} by Littorina irrorata in relation to temperature and body size. Limnol. Oceanogr., 8, 39-44.
- Moore, H.B., 1938. The biology of Purpura lapillus. III. Life history and relation to environmental factors. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 21, 67-74.
- Moreau, J., 1987. Mathematical and biological expression of growth in fishes: Recent trends and further developments. In Age and Growth of Fish, ed. by R.C. Summerfelt & G.E. Hall, Iowa State Univ. Press, Ames, pp 81-113.
- Morgan, P.R., 1972. The influence of prey availability on the distribution and predatory behaviour of Nucella lapillus (L.). J. Ani. Ecol., 41, 257-274.
- Morisita, M., 1959. Measuring of the dispersion of individual and analysis of the distributional patterns. Mem.

- Fac.Sci.,Kyushu Univ.,Ser.E(Biol),2,215-235.
- Niu,C., 1992. Ecological energetics of the limpet Collisella heroldi (Dunker, 1861) population. Ph.D. thesis, Faculty of Fisheries, Hokkaido University Hakodate, pp154.
- Niu,C. & A.Fuji, 1989. Gametogenesis and reproductive cycle of the limpet Collisella heroldi(Dunker, 1861). Bull. Fac. Fish.Hokkaido.Univ.,40,214-227.
- 奥村晴彦, 1986. パソコンによるデータ解析入門。技術評論入門, 東京,244pp.
- 小野勇一, 1972. 動物の生産過程。生態学講座、18、105pp.共立出版、東京.
- Pain,R.T., 1969. The Pisaster-Tegula interaction: prey patches, predator food preference, and intertidal community structure.
- Pain,R.T., 1971. Energy flow in a natural population of the herbivorous gastropod Tegula funebris. Limnol.Oceanogr.,16,86-103.
- Palmer,A.R., 1983. Growth rate as a measure of food value in Thaidid Gastropods: Assumption and implication for prey morphology and distribution. J.Exo.Mar.Biol. Ecol.,73,95-124.
- Pechenik,J.A., S.C.Chang & A.Lord, 1984. Encapsulated development of the marine prosobranch gastropod Nucella lapillus. Mar. Bio.,78,223-229.
- Pelseneer,B.F., 1911*. Recherches sur l'embryologie des Gastropodes. Mem.Acad.Roy.Belg.Cl.Sci.Ser.,2,1-163.
- Perron,F.E., 1981. The partitioning of reproductive energy between ova and protective capsules in marine gastropods of the genus Conus. Ame.Nat.,118,110-118.

- Phillips, B.F., 1969. The population ecology of the dogwhelk Dicathais aegrota in western Australia. Aust. J. Mar. Freshwat. Res., 20, 225-265.
- Pianka, E.R., 1978. Evolutionary Ecology (2nd ed.) Harper and Row, New York. (伊藤・久場・中筋・平野訳『進化生態学(原書第2版)』蒼樹書房。
- Pollock, D.E., 1979. Predation-prey relationships between the rock lobster Jasus lalandii and mussel Aulacomys ater at Robben island on the cape west coast of Africa. Mar. Biol. 52, 347-356.
- Ricklefs, R.E., 1981. Fitness, reproductive value, age structure and the optimization of life-history patterns. Am. Nat., 117, 819-825.
- Sandison, E.E., 1966. The oxygen consumption of some intertidal gastropods in relation to zonation. J. Zool., 149, 163-173.
- Schubert, A. & K. Reise, 1986. Predatory effects of Nephtys hombergii on other polychaetes in tidal flat sediments. Mar. Ecol. Prog. Ser., 34, 117-124.
- Spight, T.M., 1975. Factors extending gastropod embryonic development and their selective cost. Oecologia, 21, 1-16.
- Spight, T.M., 1976a. Hatching size and the distribution of nurse eggs among prosobranch embryos. Biol. Bull., 150, 491-499.
- Spight, T.M., 1976b. Ecology of hatching size for marine snails. Oecologia, 24, 283-294.
- Staikou, A., M. Lazaridou-Dimitriadou & N. Farmakis, 1988. Aspects of the life cycle, population dynamics, growth and secondary production of the edible snail

- Helix lucorum Linnaeus, 1758 (Gastropoda, pulmonata) in Greece. J.Moll.Stud.,54,139-155.
- Staikou,A., M.Lazaridou-Dimitriadou & E.Pana, 1990. The life cycle, population dynamics, growth and secondary production of the snail Bradybaena fruticum (Muller, 1774) (Gastropoda pulmonata) in northern Greece. J.Moll.Stud.,56,137-146.
- Stenton-Dozey, J.M.E. & A.C.Brown, 1988. Feeding, assimilation, and scope for growth in the scavenging sandy-beach neogastropod Bullia digitalis (Dillwyn). J. Exp.Mar.Biol.Ecol.,119,253-268.
- Stickle,W.B., 1973. The reproductive physiology of the intertidal prosobranch Thais lamellosa (Gmelin). I. Seasonal changes in the rate of oxygen consumption and body component indexes. Biol.Bull.,144,511-524.
- Stickle,W.B. & B.L.Bayne, 1987. Energetics of the muricid gastropod Thais (Nucella) lapillus (L.). J.Exp.Mar. Bio.Ecol.,107,263-278.
- Stickle,W.B., S.D.Rice & A.Moles, 1984. Bioenergetics and survival of the marine snail Thais lima during long-term oil exposure. Mar.Bio.,80,281-289.
- Strickland,J.D.H. & T.R.Parsons, 1965. A manual of sea water analysis, 2nd ed. Bull.Fish.Rese.Board of Can.,125,203pp.
- 高丸禮好・富士昭, 1981. 北海道南部におけるヒメエゾボラ Neptunea arthritica(Bernardi)の生殖周期、水産増殖、29,78-87.
- 玉井恭一, 1988. ベントスの生産量とその推定法。海洋と生物,11, 49-53.
- 田中彌太郎, 1949. イボニシのマガキ稚貝に対する加害機構につ

- いて。日水誌,15,447-457.
- Taylor,L.R., 1961. Aggregation, variance and mean. *Nature*, 189,732-735.
- Thompson,R.J., 1984. Production, reproductive effort, reproductive value and reproductive cost in a population of the blue mussel Mytilus edulis from a subarctic environment. *Mar.Ecol.Prog.Ser.*,16,249-257.
- 堤祐昭・田中雅生, 1986. 多毛類の個体群動態の調査解析法 (マイクロ・コンピュータを使用した体長の計測から世代解析まで)。 *Benthos Res.*,31,18-28.
- Vahl,O., 1981. Age-specific residual reproductive value and reproductive effort in the Iceland scallop, Chlamys islandica (O.F.Muller). *Oecologia*,51,53-56.
- Webber,H.H., 1970. Changes in metabolite composition during the reproductive cycle of the abalone Haliotis cracheroidii (Gastropod: Prosobranchiata). *Physiol. Zool.*,43,213-231.
- Webber,H.H & A.C.Giese, 1969. Reproductive cycle and gametogenesis in the black abalone Haliotis cracherodii (Gastropod: Prosobranchiata) *Journ. Mar.Biol.*,4,152-159.
- West,L., 1986. Interindividual variation in prey selection by the snail Nucella(=Thais) emarginata. *Ecology*,67, 798-809.
- Williams,G.C., 1969. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *Am. Nat.*,100,687-690.

*:は原著論文を参照することができず、他の論文より引用した。

EXPLANATION OF PLATE

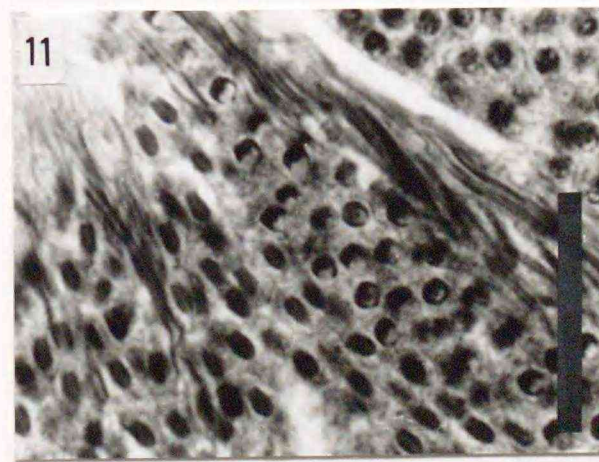
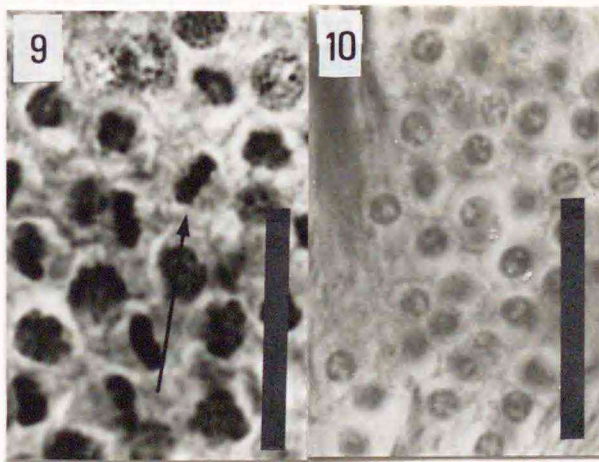
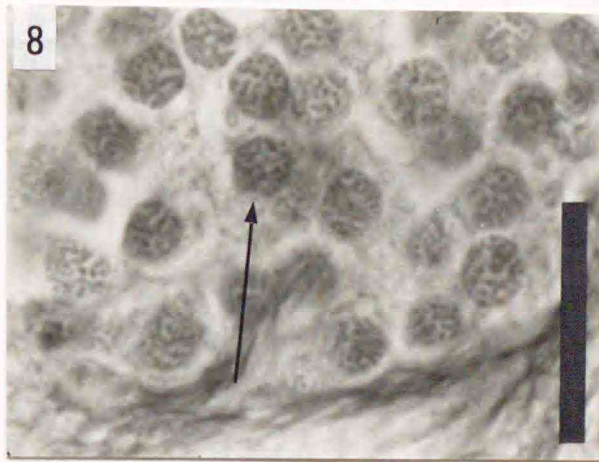
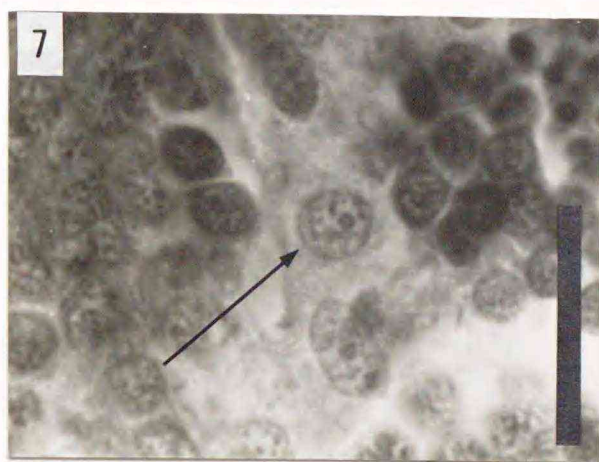
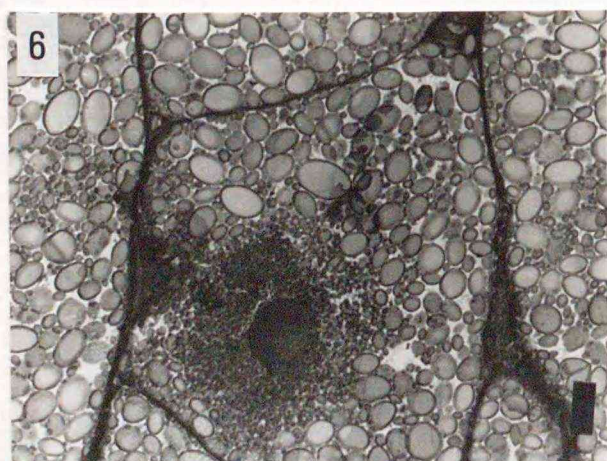
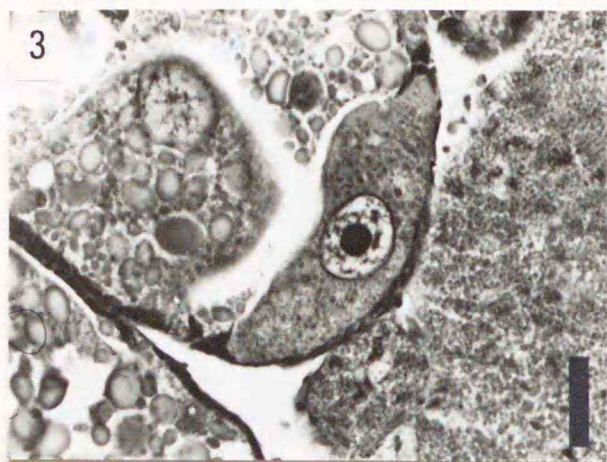
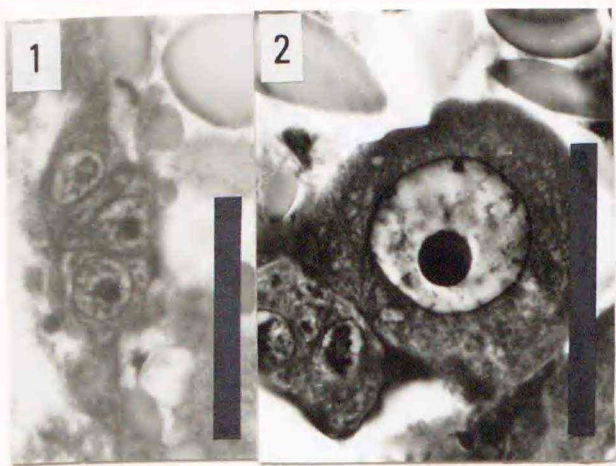
PLATE - I

Photomicrographs of germ cells in various stages.

- Fig. 1. Oogonia.
- Fig. 2. Previtellogenic oocyte.
- Fig. 3. Early - vitellogenic oocyte.
- Fig. 4. Vitellogenic oocyte.
- Fig. 5. Early mature oocyte.
- Fig. 6. Mature oocyte.
- Fig. 7. Spermatogonia.
- Fig. 8. Primary spermatocytes.
- Fig. 9. Primary spermatocytes in the first meiotic division.
- Fig. 10. Secondary spermatocytes.
- Fig. 11. Spermatids.
- Fig. 12. Spermatozoa.

All scale bars = 50 μ m

Plate I .



EXPLANATION OF PLATE

Plate - II

Photomicrographs of sections through ovary in various stages.

Fig. 1. Recovery stage.

Fig. 2. Active stage.

Fig. 3. Late - active stage.

Fig. 4. Early mature stage.

Fig. 5. Mature stage.

Fig. 6. Spent stage.

All scale bars = 250 μm

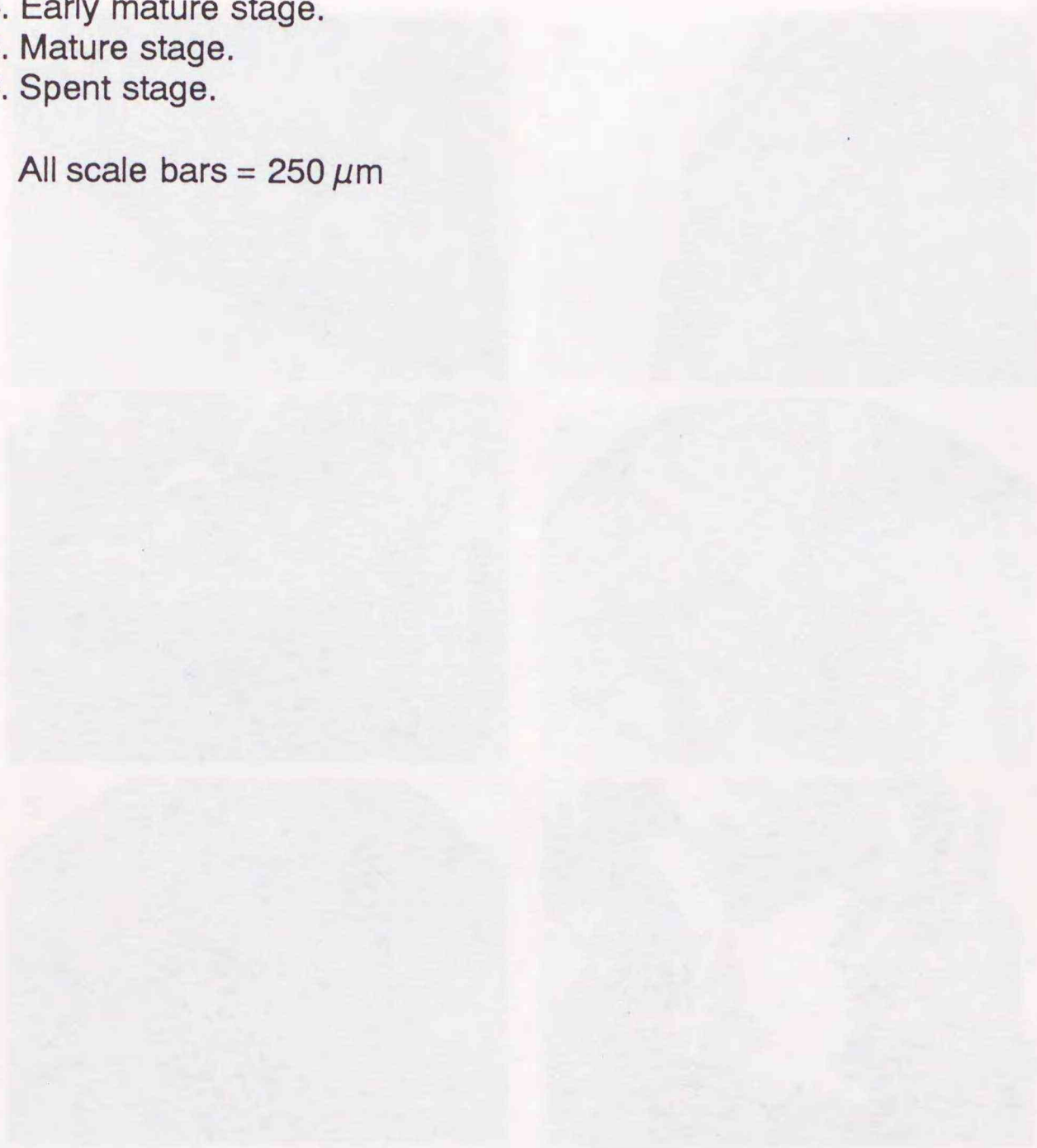
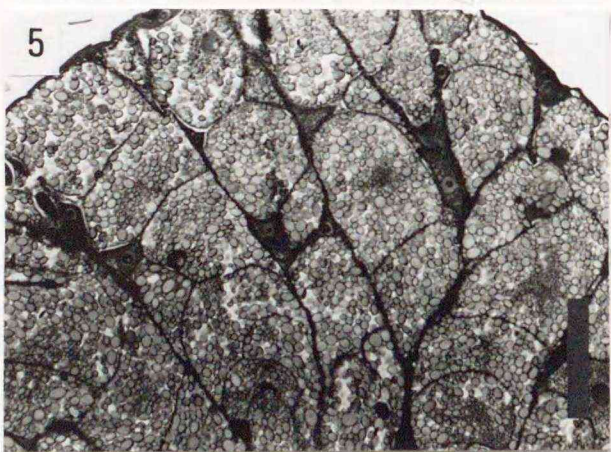
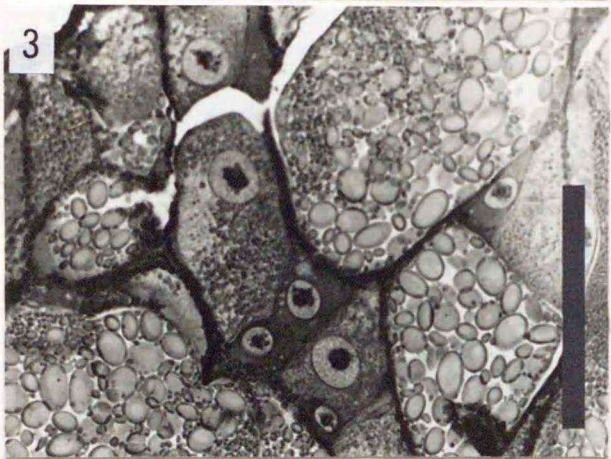
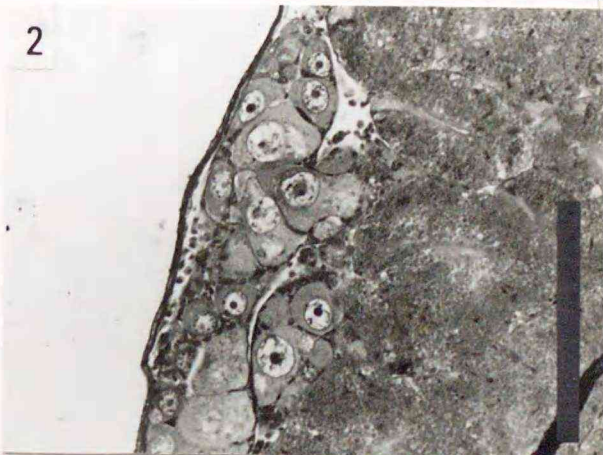
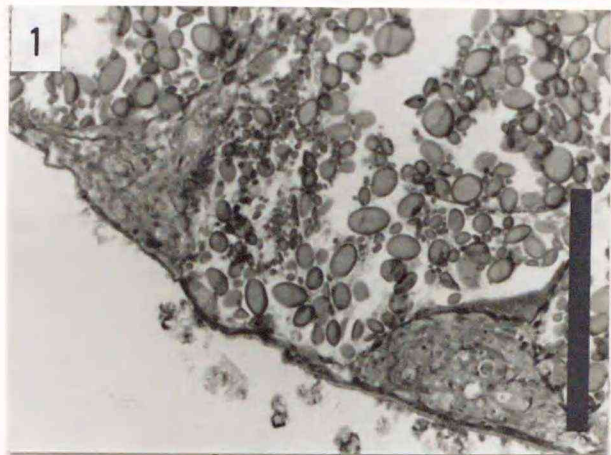


Plate II



EXPLANATION OF PLATE

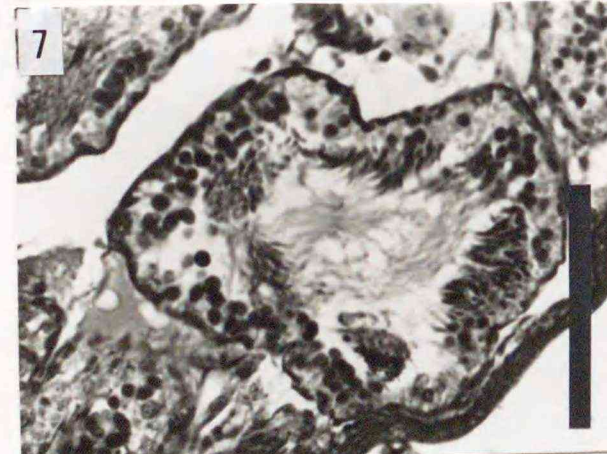
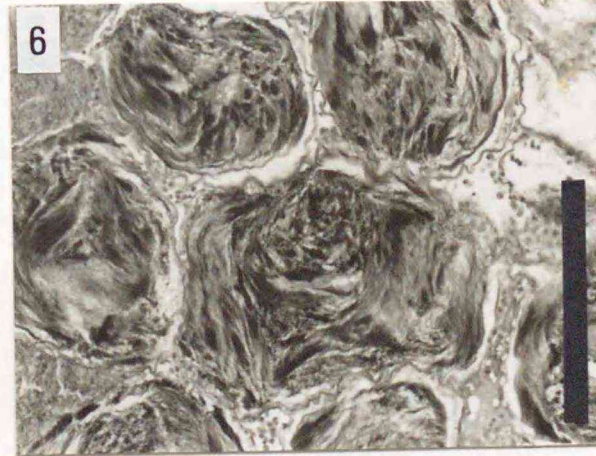
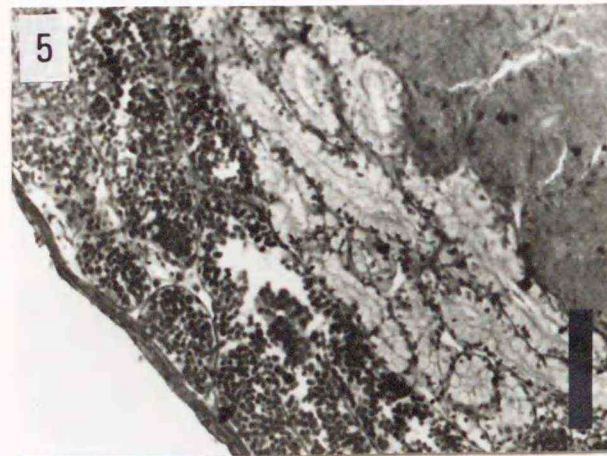
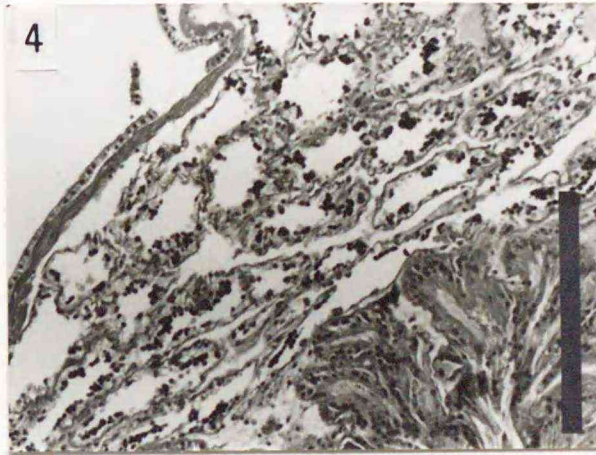
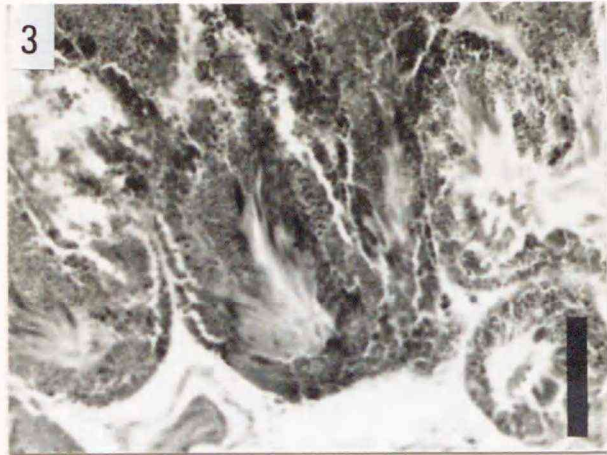
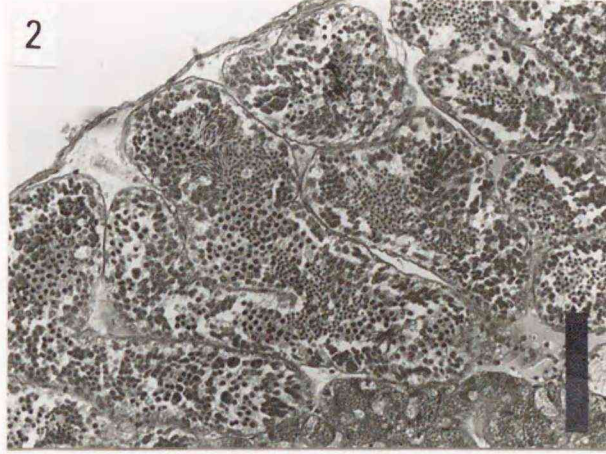
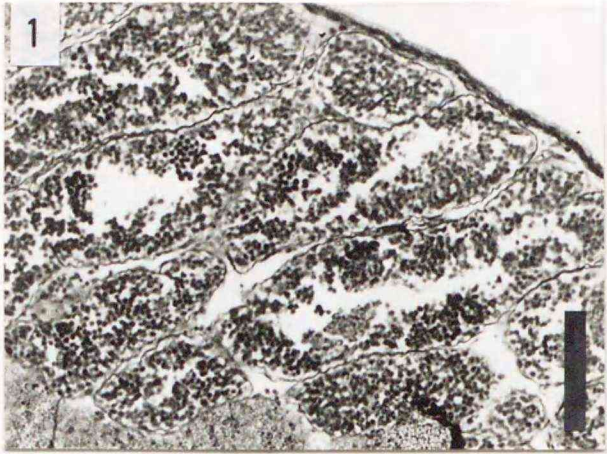
Plate - III

Photomicrographs of sections through testes and seminal vesicles in various stages.

- Fig. 1. Recovery stage.
- Fig. 2. Active stage.
- Fig. 3. Mature stage.
- Fig. 4. Spent stage.
- Fig. 5. Seminal vesicle: resting stage.
- Fig. 6. Seminal vesicle: accumulating stage.
- Fig. 7. Seminal vesicle: spent stage.

All scale bars = 250 μ m

Plate III



EXPLANATION OF PLATE

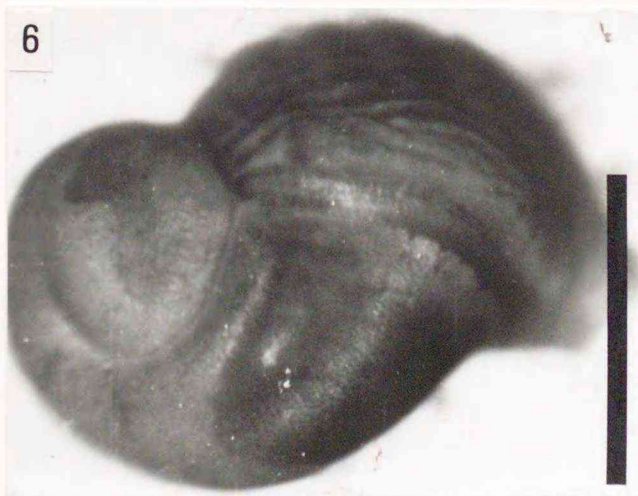
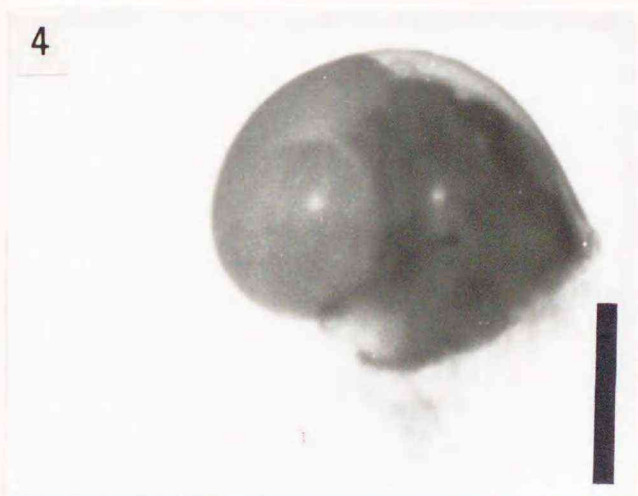
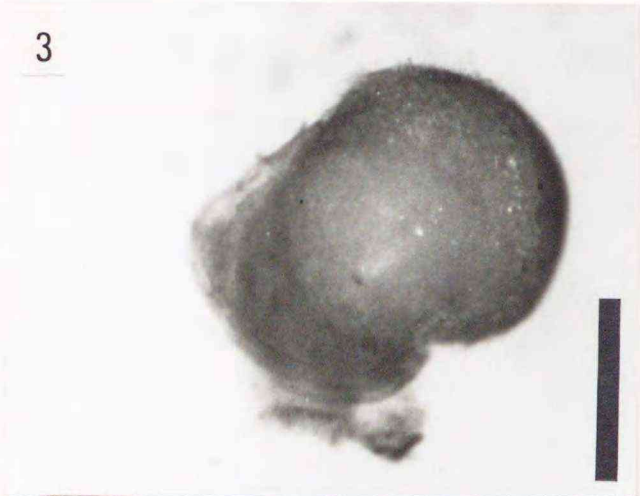
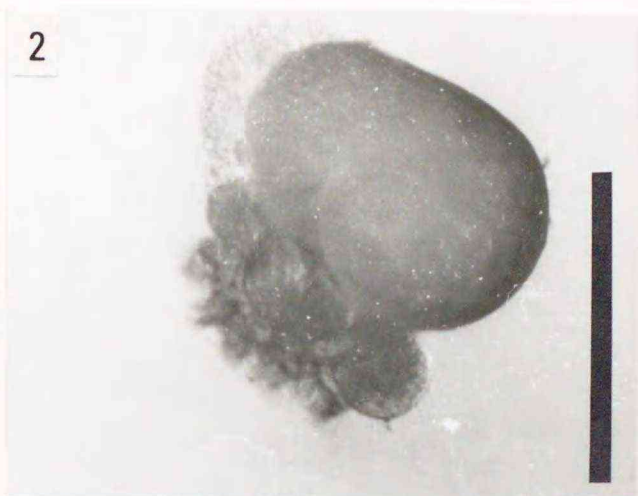
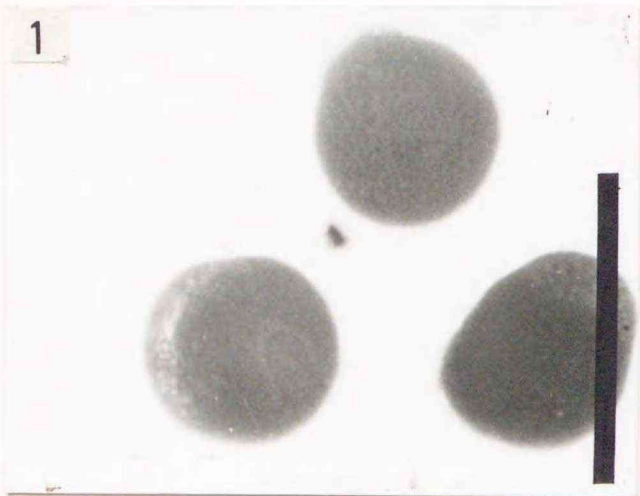
Plate - IV

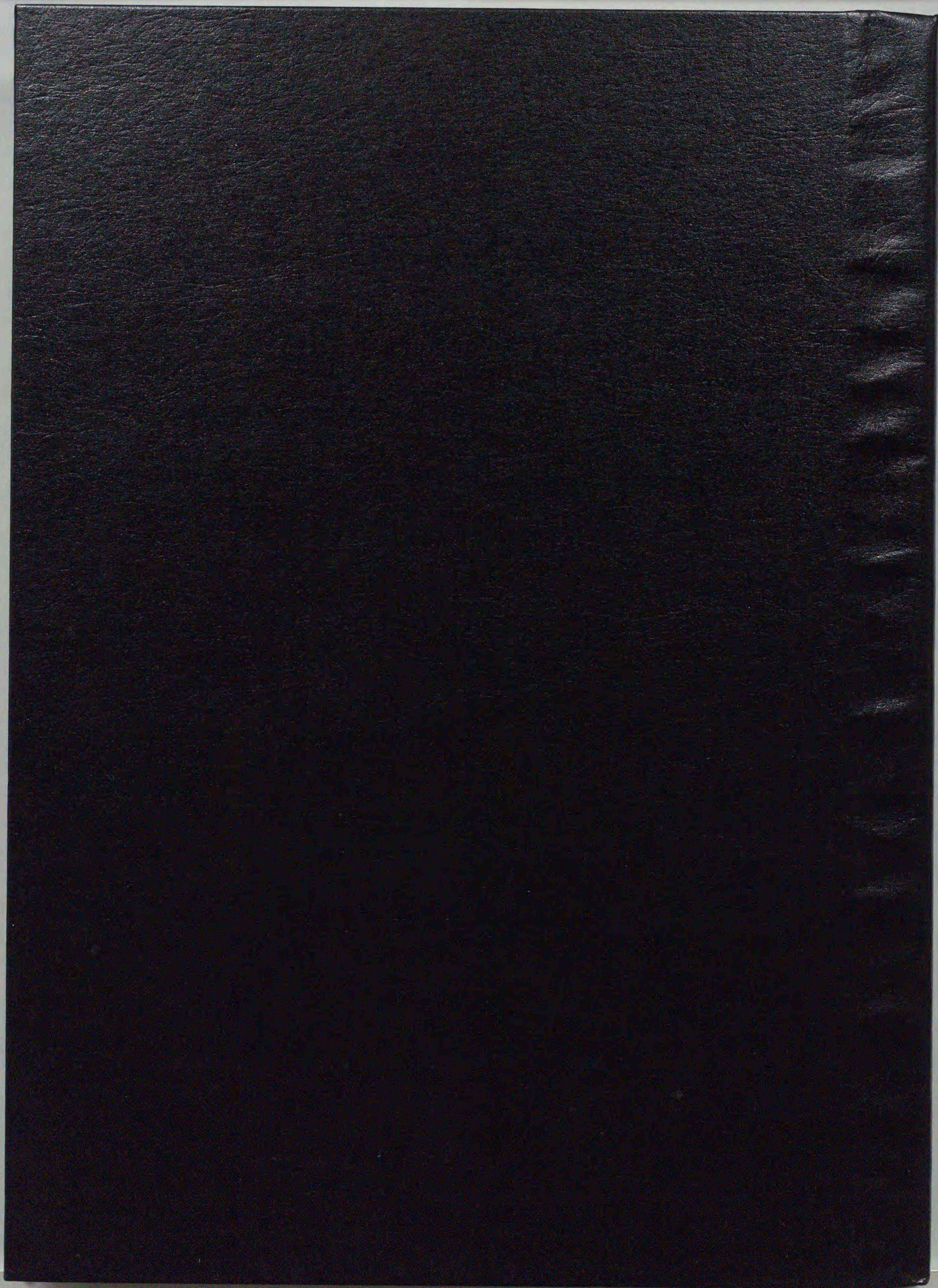
Different stages of intracapsular development.

- Fig. 1. From fertile to morula stage.
- Fig. 2. Trochophore and early veliger stage.
- Fig. 3. Primary veliger stage.
- Fig. 4. Secondary veliger stage.
- Fig. 5. Late veliger stage.
- Fig. 6. Pre - hatching stage.

All scale bars = 500 μ m

Plate IV

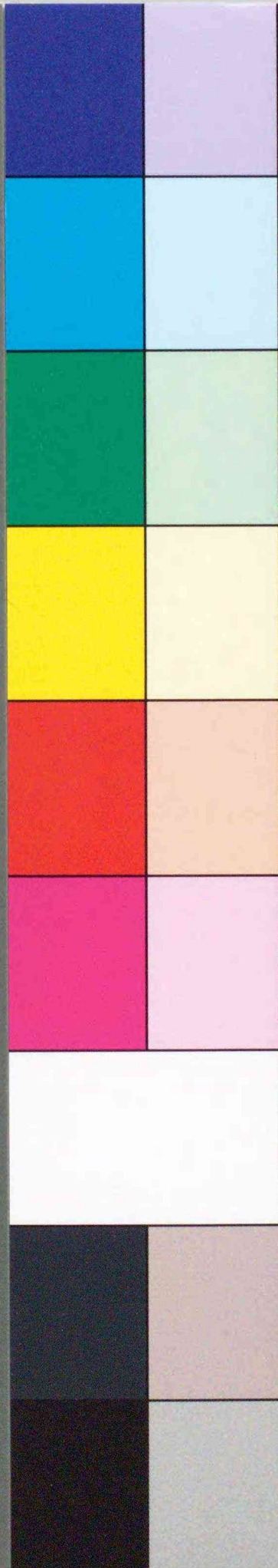




inches 1 2 3 4 5 6 7 8
cm 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19

Kodak Color Control Patches

Blue Cyan Green Yellow Red Magenta White 3/Color Black



Kodak Gray Scale

A 1 2 3 4 5 6 M 8 9 10 11 12 13 14 15 B 17 18 19



© Kodak, 2007 TM: Kodak