

鹿児島湾におけるイシダタミガイ *Monodonta labio confusa* Tappone-Canefri, 1874 の生活史および 殻の内部成長線分析に基づく年齢推定

橋野智子・富山清升

〒 890-0065 鹿児島市郡元 1-21-35 鹿児島大学大学院理工学研究科

Abstract *Monodonta labio confusa* belonging to the Trochidae is a tidal snail, is distributed along the west coast of the Pacific Ocean from Honshu to Kyushu, Japan. Seasonal change in the frequency distribution of shell lengths and the pattern of internal growth lines of the shell of this species were investigated in a tidal zone of Sakurajima, Kyushu island, Japan. Shell samples were collected monthly from July 2007 to October 2009 in the tidal area along the Hakamagishi coast of Sakurajima. In the *M. labio confusa* population, the frequency distribution of shell lengths showed that newly-recruited juveniles (3–6 mm in shell length) appeared from November to March. Shells were polished by a grinder, and internal growth lines located near shell apex were observed in section samples with a digital microscope. This species forms two white internal growth lines caused by a delay of growth of shell during one year. In the shells less than 8 mm long, there was a high correlation between the number of internal growth lines and shell length. As the size of shell became larger, there was no significant correlation between them. In the individuals with shell lengths more than 18 mm, no correlation was recognized at all. These results show that the number

of internal growth lines remains constant after the growth of shell stops. Therefore, the age cannot be determined in these fully-grown individuals with similar shell sizes. In many previous studies the age of a snail was estimated based on the frequency distribution of shell sizes, but this technique would lead to a mistake. According to our analysis of the internal growth lines of the shell, estimation of the accurate age of this snail seems impossible by means of shell size.

■ はじめに

イシダタミガイ *Monodonta labio confusa* は、北海道以南に生息する藻食性の腹足類の巻貝で、岩礁性の海岸や転石海岸の潮間帯に普通に見られる。通常は潮間帯の中部から下部で生活しているが、繁殖期には満潮線付近に集まることが知られている。したがって、イシダタミガイは潮間帯の巻貝の生活史や齢を分析するための研究対象としてこれまで多くの研究が行われてきた（澄川, 1955, 1958 ; Kojima, 1962 ; Desai, 1966 ; Nakano & Nagoshi, 1981, 1984 ; Takenouchi, 1985 ; Takada, 1992, 1995, 1996 ; 野中, 2000 ; 野中ら, 2001, 2002）。鹿児島県桜島の袴腰海岸は 1914 年の桜島の大爆発の際に流れ出た溶岩流でできた転石海岸であり、様々な大きさの転石によって覆われている。桜島の潮間帯の貝類の生態に関する研究例は数多く存在するが（鎌田, 2000 ; 野中, 2000 ; 玉井, 2001 ; 玉井ら, 2001 ; 野中ら, 2001, 2002 ; 鎌田ら, 2001 ; 河野舞子, 2001 ; Kamata et. al., 2002 ; Kawano et. al., 2002 ; 竹ノ内, 2003 ; 野沢,

Hashino, T. and K. Tomiyama. 2013. Life history of *Monodonta labio confusa* Tappone-Canefri, 1874 in Kagoshima Bay, Kyushu, Japan and age estimation based on annual ring analysis of shell. *Nature of Kagoshima* 39: 143–155.

✉ KT: Graduate School of Science and Engineering (Science), Kagoshima University, Korimoto 1-21-35, Kagoshima 890-0065, Japan (e-mail: tomiyama@sci.kagoshima-u.ac.jp).

2004; 河野宏美, 2004; 當山, 2008; 吉田, 2008; 内田, 2009; 山下, 2009; 藤田, 2009; 川野, 2009; 岩重, 2009, 2012; 吉本, 2012; 山角, 2012; 山口, 2013), 貝類の内部成長線に基づく年齢査定の研究例はほとんどない. 前園 (2009, 2011) は, 桜島袴腰海岸に生息するクジャクガイ *Septifer bilocularis* の外部成長線の分析に基づいて, クジャクガイの年齢推定の研究を行った. 柳生 (2013) は, 桜島袴腰海岸に生息するシマベッコウバイ *Japeuthria cingulata* を用いて, 内部成長線分析に基づく年齢査定の研究を行ったが, 各個体の年齢推定の考察にまでは至らなかった.

貝類の個体群では, 同じ時期にその個体群に新たに加入した個体によって構成される同一齢に属する集団を, 同じ齢級群と呼び, 貝類の個体群は複数の齢級群によって構成されることが多い. 巻貝の殻の成長と個体群の齢構成を推定する研究は, Sumikawa (1955), Kojima (1962), Nakano & Matsui (1981, 1984), Takada (1996) の研究のように, その殻高や殻幅を計測し, それらのサイズ頻度分布ヒストグラムの時系列変化のグラフを作成し, 異なる齢級群どうしを判別する間接的な方法がとられてきた. サイズ頻度分布ヒストグラムを使う方法は, 複数の齢級群を評価するために年間を通じた長期間にわたる定期的な多くのサンプルの採集が必要とされる. そして, 各齢級群の生活史を直接評価することはできず, 個体群の殻サイズ頻度分布の時系列変動の特徴から推定するしかない.

貝の成長線は, 殻の表面や内部にでき, 樹木の年輪のように縞模様になっている. 貝殻の成長線は, 主に, 夏の繁殖活動に栄養を投資して殻への栄養が減る時期と, 冬に気温が低下することで成長遅滞が起こる時期に形成されるとされている (Nakaoka, 1992). 他の成長線ができる要因としては, 水温と他の気候条件 (Lammens, 1967; Jones et al., 1989), 食料供給または栄養状態 (Beukema et al., 1977; Dauvin & Gentil, 1989), 密度効果の年間変化または種内競争 (Hancock, 1973; Goshima, 1982) が挙げられている.

貝類の成長線には Nakaoka & Matsui (1994) の

二枚貝フリソデガイ *Yoldia notabilis* に見られるような, 貝殻の表面に刻まれる外部成長線と貝殻の内部に形成される内部成長線の2種類がある (波部ら, 1999a-b). しかし, イシダタミガイの外部成長線の確認は困難である (橋野, 2008, 2010; 橋野・富山, 2010). 今回研究の材料にしたイシダタミガイの殻の外表面に形成される外部成長線は極めて不明瞭だった. Sumikawa (1955) もイシダタミガイに明瞭な成長線が認められなかったことを報告している. このため, イシダタミガイの生活史を調べる研究は, 殻サイズを測定することによって, 複数の齢級群を推定するサイズ頻度分布季節変化の分析が主流であった. しかし, 袴腰海岸で採集したイシダタミガイから作成したサイズ頻度分布ヒストグラムには, 複数の齢級群を推定できるような明瞭なサイズ・ピーク (モード) が少ない (橋野, 2008).

貝類の殻の内部成長線を利用した生活史の推定は, サイズ頻度分布ヒストグラムに基づく分析よりも, 詳細に複数の齢級群間の比較分析可能である. また, 殻の内部成長線の幅のパターンが少しずつ違っているため, それらのパターンは過去の成長の歴史を反映していると推定され, 各個体の過去の生活史を推定することも可能であると思われる. しかし, 殻の内部成長線が何本で1年を表しているのか, どのような環境下で内部成長線が形成されるのかを決定する必要がある.

Sumikawa (1955) で報告されていた「成長線」が, 殻の外部成長線のことを指すのか, 内部成長線も含むのか不明だったため, 橋野 (2008) は, 殻を縦半分に削り, 断面を観察したところ, 明瞭な数本の縞状の内部成長線が確認できた.

イシダタミガイの殻の内部成長線は数が多いため, 冬の低温期と夏の繁殖期の成長遅滞の他に, 食料供給, 密度, 水温など様々な要因により, 何回も成長遅滞が起こっている可能性が高い. 橋野 (2008) の調査では, 最大内部成長線の本数は同じ殻高でも大きくばらつき, 明瞭な年齢を定めることができなかった. しかし, 内部成長線の本数は各個体の生存時間を反映したものであるため, 何本かをまとめて1年分として見る事ができるか

もしれない。殻高の大きな個体の内部成長線を用いた分析では、内部成長線形成の意味が解明できれば、年齢査定も可能になるであろう。

本研究では、橋野（2008）の研究を発展させ、イシダタミガイの内部成長線の本数を数えることで、イシダタミガイの殻サイズと内部成長線形成との間の関連性を検討した。また、これまで多くの巻き貝類で研究されてきたような、個体群の単純な殻サイズ組成の分析だけから、貝類の年齢群分析のような年齢の査定が可能であるのか否かの考察も併せておこなった。

■ 材料と方法

1. 材料

イシダタミガイ *Monodonta labio confusa* は軟体動物門腹足綱前鰐亜綱板足目ニシキウズガイ科に属し、潮間帯で普通にみられる藻食性の巻貝である（奥谷，2006）。イシダタミガイは巻貝にしては動きが速い。調査の際、礫を静かに動かさないと、転がって逃げることが多い。桜島袴腰海岸で採集されたイシダタミガイの殻高は最大約 26 mm であった。殻は中小型で円錐形、石灰質で堅固。殻表には石畳状の彫刻があり、外部成長線は不明瞭である。殻の内面は真珠光沢が著しい。殻口は白く切れ込みがあるので、牙状突起のようにみえる。蓋は円く革質で、多く巻いた多旋型。雌雄異体。生殖は体外受精。博多湾の浜男海岸では、各個体の産卵回数は年に 1 回である（澄川，1955）。卵は緑色で海中に放散される。卵本体の直径は 140–150 μm 、ゼラチン質の膜まで測ると 235–390 μm 。東北大学臨海実験所の浅虫附近における産卵期は 7 月から 8 月で、繁殖期には高潮線附近に数個体ずつ集合して分布し、繁殖期以外では平均潮位から低潮線下に生息し、繁殖に関連した季節的移動が見られる（Kojima, 1962）。同様に考えるなら、袴腰海岸では、8–9 月に高潮線付近に分布していたため、そのところが繁殖期のピークで、さらに 10 月から 2 月にかけてごく少数が高潮線付近に分布していたため、その頃まで繁殖期が続いていると考えられる（橋野，2008）。志摩半島では、個体群の殻サイズ構成の分析から、本種には 3 つ

の年齢群が認められ、成長曲線が一生を通じてほぼ直線で、1 年の成長では冬に緩慢になり、春から初夏及び秋に活発になり、夏に停滞することが判った（Nakano & Matsui, 1984）。袴腰海岸での新規個体の加入は 11 月から始まり 12 月から 1 月にかけて加入し続け、3 月には加入は落ち着く（野中ら，2001）。本種は、夏に潮間帯の下部で集中して増加し、秋には上部に分散する（Nakano & Nagoshi, 1981, 1984）。晴天の干潮時には、本種は、潮間帯の転石の下や岩の割れ目に隠れているため、乾燥には弱いと考えられる。袴腰海岸の潮間帯では生息数が多く、他の転石の少ない砂海岸や護岸された海岸では、袴腰海岸に比べて生息数が少なかった。秋から冬にかけて稚貝が潮間帯底質に定着する。博多湾浜男海岸での死亡率は夏から冬にかけて高く、寿命が大多数で 2 年半から 3 年である（澄川，1955）。

2. 調査地

鹿児島市桜島横山町の溶岩なぎさ遊歩道沿いの袴腰海岸の北緯 31 度 35 分、東経 30 度 35 分の地点で採集した（図 1）。この海岸は巨礫の点在する転石海岸で、潮間帯はイシダタミガイが好む転石地帯が続いている。転石は 1914 年の噴火の溶岩流に由来している。海岸には様々なサイズの転石がみられる。転石は安山岩質溶岩特有の多孔質で不定形。礫は粒径 256 mm 以上を巨礫、粒径 64–256 mm を大礫、粒径 4–64 mm を中礫、粒径 2–4 mm を小礫とよぶ。礫サイズの構成や、地形、転石層の厚さなどは潮位や場所によって異なる。

3. 方法

3-1. サンプルの採集方法

桜島袴腰海岸の潮間帯で干潮時に 2007 年 7 月から 2009 年 10 月に月に 1 回、イシダタミガイ約 200 個体を採集した。1 つの裂け目や転石の下にいる個体を全て採集し、乾燥機に 1 週間入れて乾燥した。殻の状態が割れ・殻頂の大きな欠けのないものを月ごとに約 30 個選んだ。削る前に乾燥した肉を取り除き水洗いした。殻の殻高を 1/10 mm までノギスで測定した。

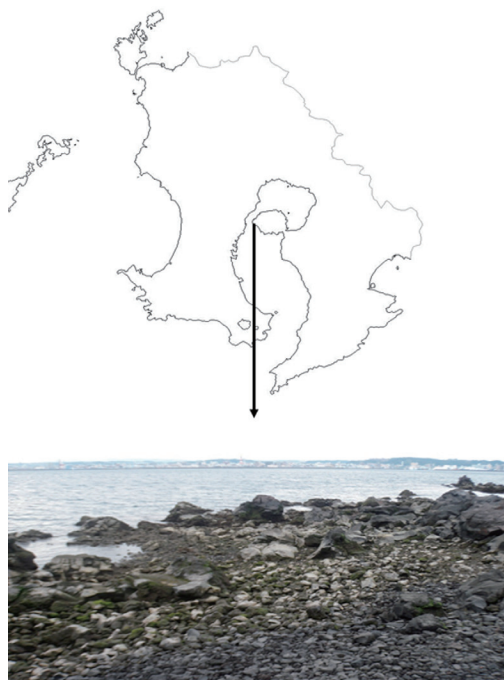


図1. 調査地. 鹿児島県桜島（上図）と袴腰海岸（下図）.

3-2. サンプルの研磨方法

選り出した殻をグラインダーで縦半分に削った（図2）. 最初は #200 の研磨粉で半分近くまで削り、次に #200 より細かい #800 の研磨粉で縦半分まで削った. 仕上げに #2000 の研磨粉を用いて、硝子盤で磨いた. 削った殻は全部で 860 個体であった.

4. 成長線の観察と記録方法

研磨した標本は、KEYENCE 社のデジタル HF マイクロスコープ VH-8000 を用いて、175 倍で殻頂を中心に殻の断面を撮影した（図3）. 殻の断面に白と水色（もしくは茶色または乳白色）の縞が見られるので、白色やその他の色の縞の本数を数えた. 顕微鏡を用いた直接観察で、縞が密集して内部成長線の本数が数えられない場合は、Photoshop Elements 6.0 を使い、画像を階調の反転やレベル補正などの処理をして縞の本数を数えた. それぞれの個体の内部成長線本数の最大数を使い散布図を作成した.

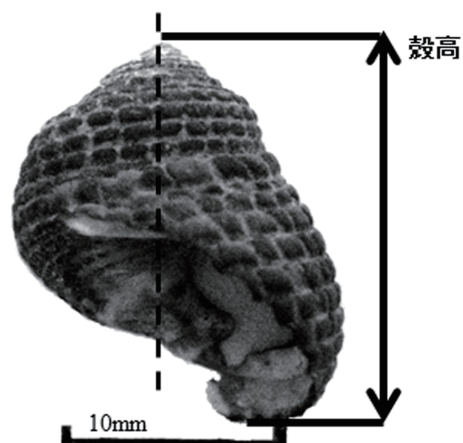


図2. イシダタミの殻. 点線に沿ってグラインダーで削る.

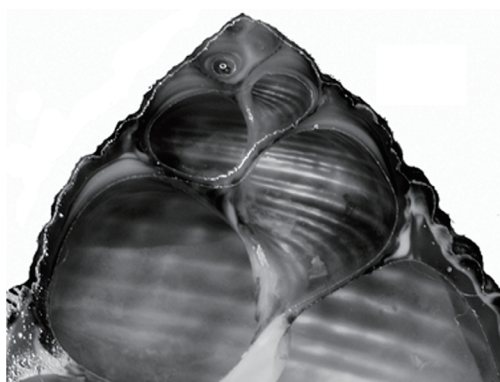


図3. イシダタミの殻の断面.

5. 殻のサイズ頻度分ヒストグラムの作成

殻サイズと殻の内部成長線と比較するために、同じ場所、同じ期間において毎月約 200 個体採取し、1/10 mm までノギスで殻高を測定し、サイズ頻度分ヒストグラムを作成した.

■ 結果

1. 散布図からの内部成長線と殻高の相関

散布図を内部成長線の数と殻高の相関を調べるために、小さいサイズから作成したとき、x 軸は個体数、y 軸は内部成長線本数の最大数として、散布図を作った（図4）. 一番小さい殻高 8 mm 未

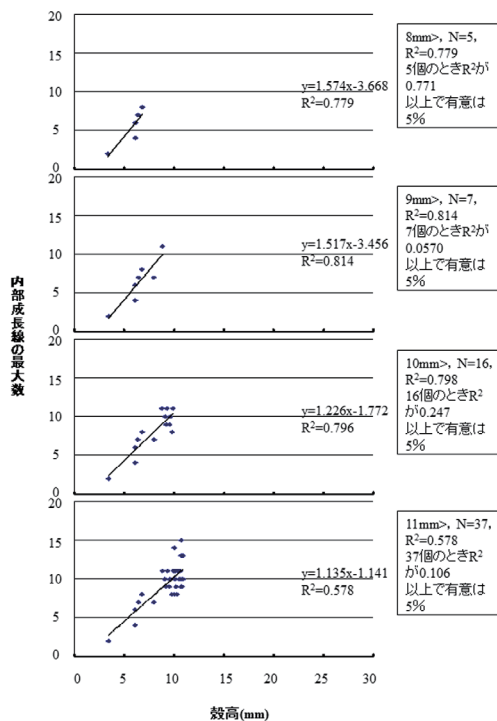


図4a. 一番上から殻高が、8 mm 未満、9 mm 未満、10 mm 未満、11 mm 未満の個体の散布図。

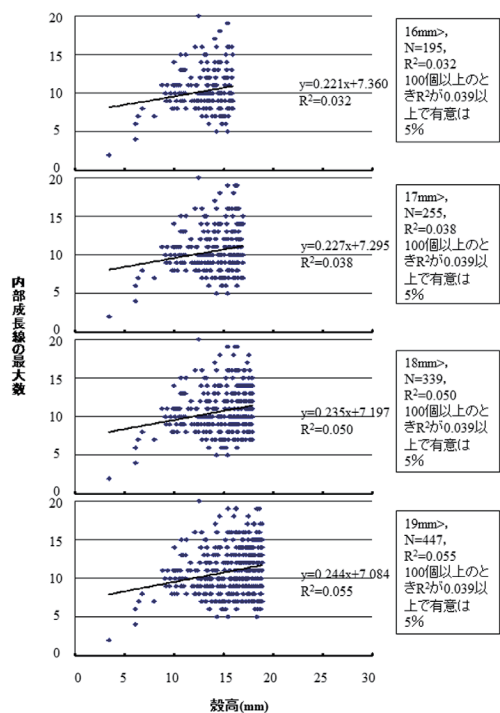


図4c. 一番上から殻高が、16 mm 未満、17 mm 未満、18 mm 未満、19 mm 未満の個体の散布図。

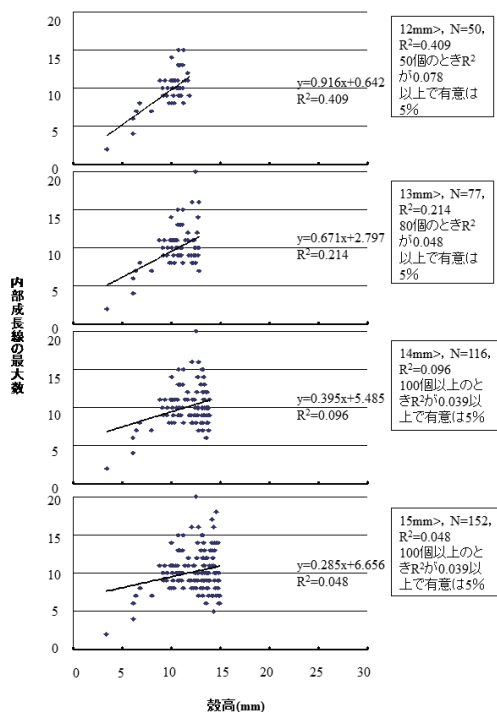


図4b. 一番上から殻高が、12 mm 未満、13 mm 未満、14 mm 未満、15 mm 未満の個体の散布図。

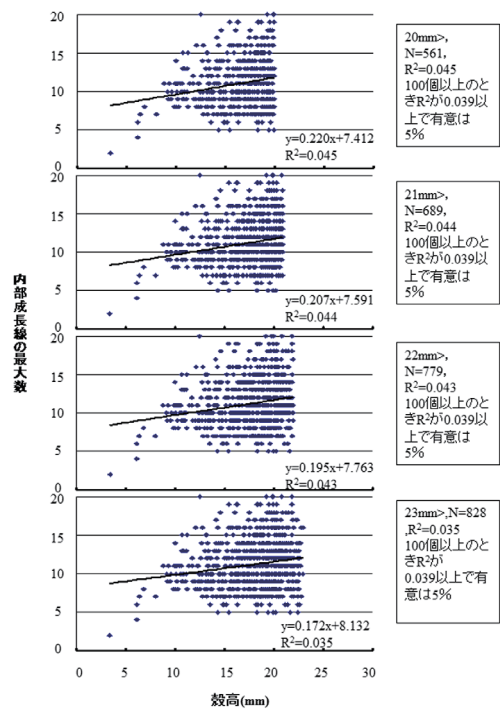


図4d. 一番上から殻高が、20 mm 未満、21 mm 未満、22 mm 未満、23 mm 未満の個体の散布図。

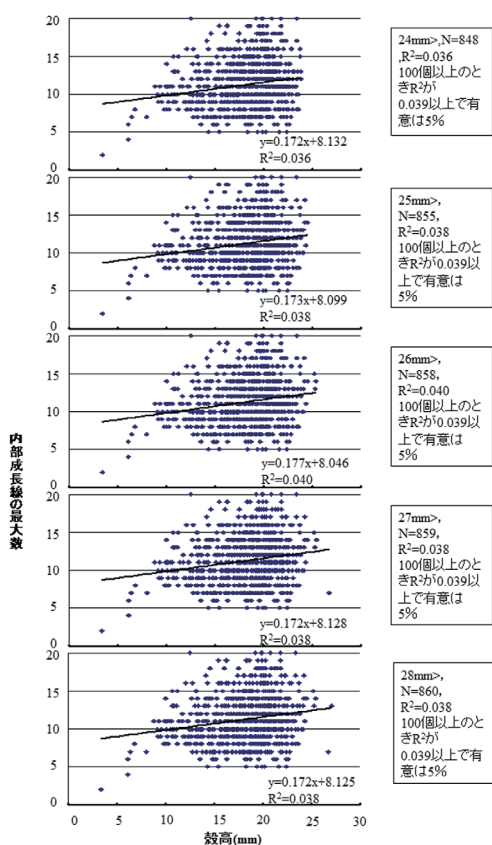


図4e. 一番上から殻高が、24 mm未満、25 mm未満、26 mm未満、27 mm未満、28 mm未満の個体の散布図。

満からなる散布図から、殻高サイズの順番に、28 mm未満からなる散布図の21種類を作った。Nは全個体数、 R^2 は決定係数を表す。 R^2 は原データと傾向線がどれほど一致しているかを表す。 R^2 の値は0-1の間で、1に近いほど信頼度が高い。

8 mm未満から10 mm未満の散布図は、殻高の大きさと最大内部成長線本数に相関がはっきりと見られる。11 mm未満から12 mm未満の散布図の相関は小さくなっていく。13 mm未満から17 mm未満の散布図は、全体的に緩やかに相関がなくなる。18 mm未満から22 mm未満の散布図は、

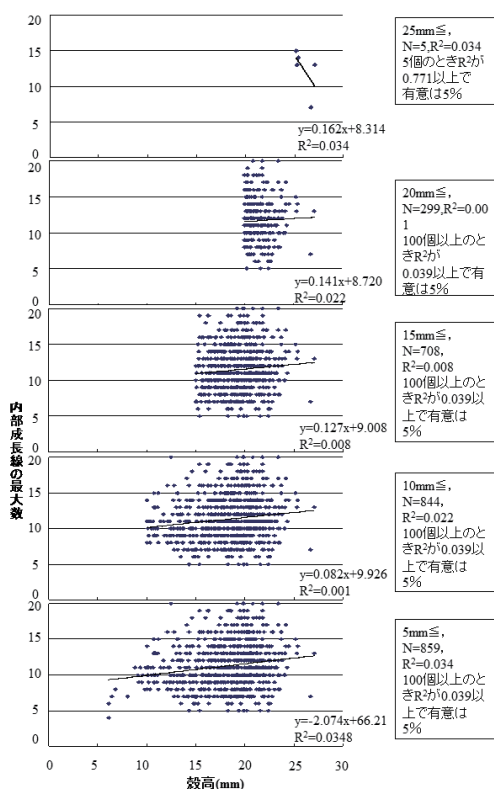


図5. 一番上から殻高が、25 mm以上、20 mm以上、15 mm以上、10 mm以上、5 mm以上の個体で作った散布図。

ほとんど相関はない。23 mm未満から28 mm未満の散布図は、相関がほとんど変化しない。8 mm未満から15 mm未満の散布図は、最大内部成長線本数と殻高の間に、小さい相関が見られた。

本研究では、16 mm未満と17 mm未満の散布図では、相関が見られず、26 mm未満の散布図で相関があったが、ここは本来なら16, 17 mm未満の散布図では相関があり、26 mm未満の散布図では相関がないと考えられる(表1)。したがって、16, 17, 26 mm未満の散布図の結果は、誤差の範囲の結果と思われる。18 mm未満から22 mm未満の散布図には最大内部成長線本数と殻高

表1. 図4の散布図から読み取れる内部成長線の最大数と殻高の相関の有無。

散布図 (mm)	8>	9>	10>	11>	12>	13>	14>	15>	16>	17>	
相関の有無	○	○	○	○	○	○	○	○	×	×	
散布図 (mm)	18>	19>	20>	21>	22>	23>	24>	25>	26>	27>	28>
相関の有無	○	○	○	○	○	×	×	×	○	×	×

の間に相関があった。26 mm 未満の散布図を除いて、23 mm 未満から 28 mm 未満の散布図は、相関がなかった。この結果は、内部成長線の最大数にばらつきがあったために表れたと考えられる。殻高 15 mm 未満の小さいサイズでは相関がある。

大きい殻高と最大内部成長線本数の相関は小さい。大きいサイズから散布図を作成したところ、殻高の小さなものが入るにつれ、近似線に傾きが少々ついたものの、相関は小さいままであった。大きいサイズの個体ほど、同じ殻高の個体同士を比較すると、最大内部成長線本数が大きく異なった。最大内部成長線本数が大きくばらつきがあるので、殻高を測定して齢の決定をする方法はインダタミには不適である。なぜなら、殻高と最大内部成長線本数が比例しないので、殻高が齢を直接表すとは言いがたい。例えば、殻高 20 mm の個体より殻高 21 mm の個体の最大成長線本数が少ない場合もあった (図 5)。

2. 殻高サイズの頻度分布ヒストグラムの季節変化

図 6 にインダタミガイの殻高サイズ頻度分布のヒストグラムの季節変化を示す。2007 年 7 月は、過去の研究例から推定される、夏の繁殖期の殻の成長遅滞が生じているはずである。2007 年 8 月は、前の月の山が少しは右に動いているが、ほぼ同所である。山の形は 1 つ大きな山があるが、右に崩れた形をしている。2007 年 9 月は、前の月から山の位置が変わらない。2007 年 10 月は、山が不規則に崩れている。見方によっては、中央の大きな山の左右に小さな山がある。繁殖期で殻の成長遅滞していた個体が成長したので、中央の大きな山が右に移動している。2007 年 11 月は、前の月の大きな山が右に移動している。また、新規個体が入り始めている。この時期は、冬に入り低温による殻の成長遅滞が起こり始めているはずである。2007 年 12 月は、左端に新規個体の大きな山がある。成長遅滞で、山は移動せず、前の月の大きな山は崩れている。したがって、見方によっては 4 つの山が見える。2008 年 1 月は、新規個体は殻の成長遅滞で大きくなることはなく、ほぼ同

じ大きさを保っている。右に山のようなものがある。前の月で小さな 3 つの山があったが、個体が減って 1 つの山になっている。2008 年 2 月は、新規個体は殻の成長遅滞で大きくなることはなく、ほぼ同じ大きさである。前の月の右の山は右に移動している。2008 年 3 月は、新規加入の山は少し崩れて、右に移動している。右の殻高サイズの大きい山は、移動せずに少し大きくなった。2008 年 4 月は、新規個体の山はさらに、右に移動している。右の大きな個体の山は移動せず、前の月より小さくなっている。2008 年 5 月は、新規個体の山はさらに、右に移動している。右の大きな個体の山は移動せず、崩れてなくなりかけている。2008 年 6 月は、新規個体の山は、右に移動している。右の大きな個体の崩れた山は、新規個体の大きいサイズが入ることでまた大きくなっている。しかし、大きな個体の山は新規個体の山と合体している。2008 年 7 月は、新規個体の山は前の月に比べてあまり移動していない。全体的に前の月と変わっていない。2008 年 8 月は、1 つになった山は、前の月に比べると右に移動している。2008 年 9 月は、前の月に比べると少し右に移動しているが、ほぼ同じ場所である。2008 年 10 月は、目立った山の移動はない。2008 年 11 月は、新規個体の加入があった。大きいサイズの山の移動はなかった。2008 年 12 月は、新規個体の加入があった。大きいサイズの山の移動はなかった。ただし、山は崩れかけていた。2009 年 1 月は、山が 2 つになった。新規個体の加入によってできたものと、大きいサイズの山ができている。大きいサイズの山は移動していないが、山の大きさは小さくなっている。2009 年 2 月は、山は 2 つある。2 つとも移動は見られない。この時期に殻の成長遅滞が起こっている。2009 年 3 月は、山は 2 つあるが、新規加入個体の山は大きい、大きいサイズの山は小さくなっている。2009 年 4 月は、新規加入個体の山が少し右に移動している。大きなサイズの山は前の月の山と比べると分からないが、2 月の大きなサイズの山と比べると右に移動していることがわかる。2009 年 5 月は、山が 2 つあるが、大きいサイズの山が大きい、小さいサ

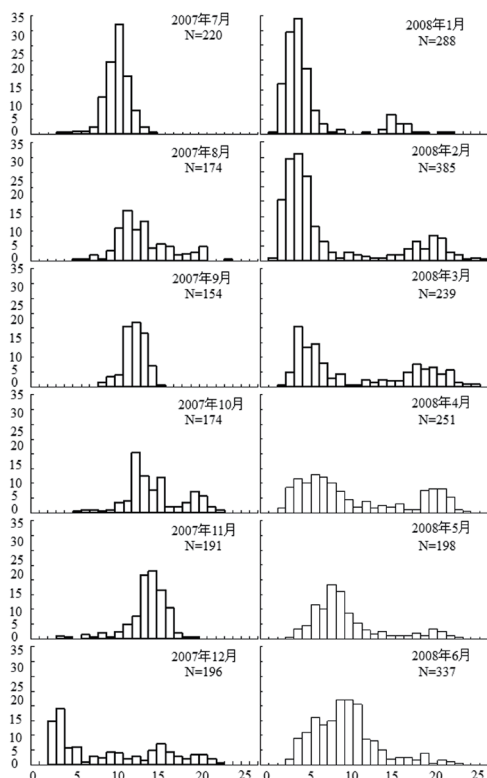


図 6a. 2007 年 7 月から 2008 年 6 月のサイズヒストグラム.

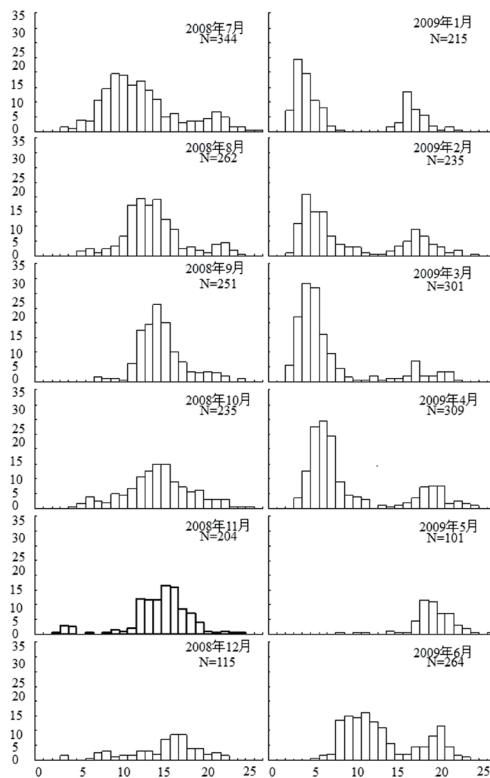


図 6b. 2008 年 7 月から 2009 年 6 月のサイズヒストグラム.

イズの山は、小さくなり、右に移動している。2009 年 6 月は、間の月よりも、4 月の山と比べるとよい。大きいサイズの山は動かず、小さいサイズの山は右に移動している。2009 年 7 月は、小さいサイズと大きいサイズの山があるが、共に動かない。2009 年 8 月は、ひとつの山なのか、2 つの山があるのか分からない。しかし、前の月の左側の山の個体が少し成長した。1 つの山になりかけている。2009 年 9 月は、1 つの山になった。移動はしていない。サイズの小さい山が崩れて 1 つになった。2009 年 10 月は、山は 1 つ。夏の繁殖期の殻の成長停滞のため、山があまり右側に動いていない (図 6)。

まとめると、2007 年 7 月から 2009 年 10 月の期間では、新規個体の加入は 11 月から始まり、12 月から 2 月にかけて成長は遅滞気味で、3 月に少数が確認できる。生殖器官が成熟した個体は殻高の成長が遅れることから、殻高 10 mm 前後の

齢級群の山は大きく崩れている。したがって、殻高 10 mm 前後の個体の成長率には、個体差があることがわかる。2008 年 3 月から 8 月にかけて、明瞭なモードがわかりにくい。殻高 15 mm 以上の殻高成長率は遅く、さらに殻高 20 mm 以上の個体では殻高の成長は常に遅滞気味である。また、本調査地では、殻高 27 mm を超える個体は見られなかった。殻高 5 mm 以上 20 mm 以下の個体で成長が遅滞している傾向がみられた時期は、2007 年 9 月から 10 月、2007 年 12 月から 2008 年 1 月、2008 年 6 月から 2008 年 7 月、2008 年 10 月から 11 月、2008 年 12 月から 2009 年 3 月、2009 年 6 月から 7 月、2009 年 8 月から 10 月であった (図 7)。

なお、イシダタミガイの産卵は海中への放散であるので、繁殖期になると、成熟した個体は高潮線付近に集まる傾向が報告されている (澄川, 1958)。袴腰海岸では、2008 年 8 月に、生殖器官

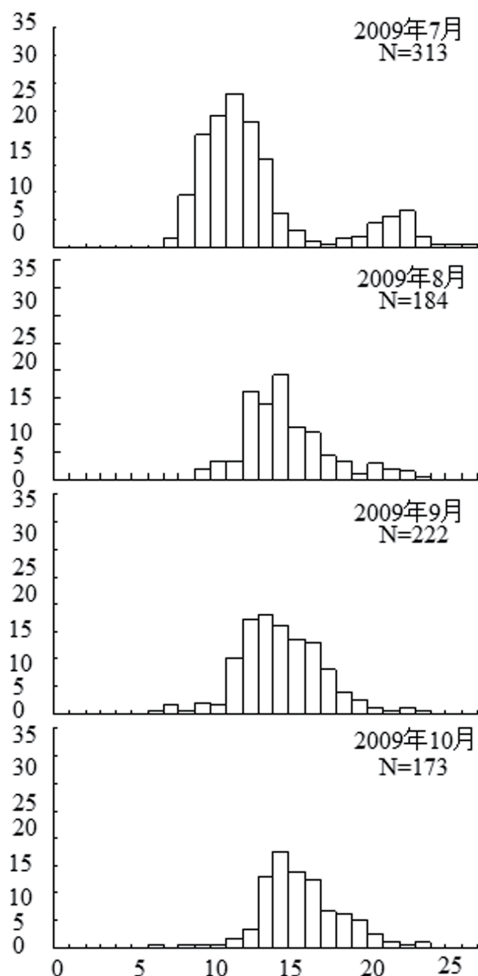


図 6c. 2009 年 7 月から 2009 年 10 月のサイズヒストグラム。

が成熟するサイズと報告 (Nakano & Nagoshi, 1981) されている殻高 11 mm 以上の多数の個体が高潮線付近でみられた。そして、2008 年 10 月には、ごく少数の生殖可能と推測される個体が見られた。

3. 画像の観察からの成長線の決定

本種は、殻の成長遅滞が起こることで、殻の内部成長線が形成される。イシダミガイの殻断面には白と水色 (褐色または乳白色) の縞が確認できた (図 8)。どちらが成長によってできる線、もしくは、成長遅滞によってできる線であるのかを決めるために、まず、サイズ頻度分布ヒストグ

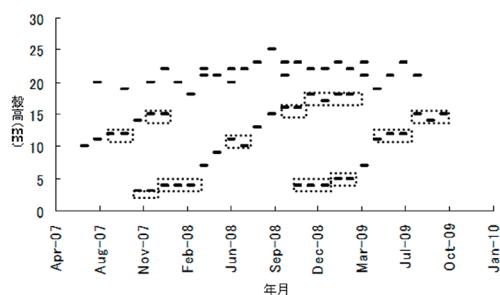


図 7. 2007 年 7 月から 2009 年 10 月の殻高のモードから見える成長遅滞時期。□で囲まれた部分は成長遅滞時期。

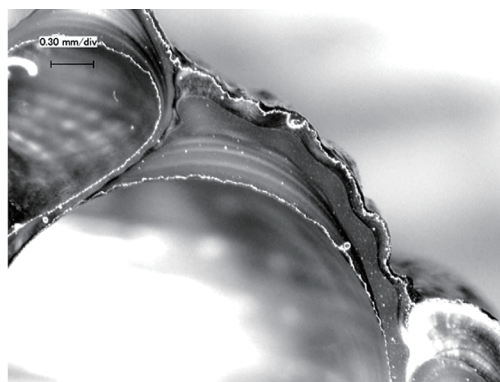


図 8. イシダミの内部成長線。白い層は成長遅滞によって形成された内部成長線。

ラムの季節変化のグラフと比較することで、本研究でのイシダミガイの殻の成長遅滞時期と内部成長線の形成との間の関連性を調べた (図 7)。

2007 年 7 月から 2009 年 10 月のサイズ頻度分布ヒストグラムを見ると、いくつかの成長遅滞期が存在することが判る。殻高 15 mm から 20 mm では 2008 年 12 月から 2009 年 3 月に成長遅滞がみられたため、2008 年 10 月と 2009 年 4 月のサンプルの写真を見比べたところ、水色 (褐色または乳白色) の層の間に白色の層ができていた。したがって、白色の層が殻の成長遅滞によってできた内部成長線であると推定できる。すなわち、白色層の内部成長線は、7 月前後の繁殖時期と、12 月前後の冬季に形成されると判断される。すなわち、この時期に殻の成長遅滞が生じ、そのために白色の内部成長線が形成される。以上のように、本種の内部成長線には、白色の明確な内部成長線が年間に 2 本形成されることがわかった。

■ 考察

イシダタミガイのサイズ頻度分布の季節変化と内部成長線形成との比較分析によって、本種は、年に2回、冬の低温期と夏の繁殖時期に、白色の明確な内部成長線を形成することが判った。また、冬の低温期と夏の繁殖で起こる殻の成長遅滞に因る明確な2本の成長線の他に、不明瞭な成長線が多数存在する。イシダタミガイの内部成長線は、明確な白い線と不明瞭な線を合わせて、最高で20本確認できた。しかし、この本数が、そのままその個体の齢を表すとみなすことは危険である。おそらく、食料供給、生息密度、水温など様々な要因により年間に複数回の殻の成長遅滞が起こり、1年間に、複数回、不明瞭な内部成長線が形成され则认为られる。特に殻高が15 mm以上の個体で観察された最大内部成長線本数には、同じ殻高の個体を比べると大きな差がある。しかし、内部成長線の本数は、確実に各個体の生存時間を反映したものと考えられるため、白い内部成長線2本とその周辺の不明瞭な内部成長線を何本かをまとめて1年分として見なすことは可能と考えられる。しかし、少数個体ではあるが、冬季と繁殖期の殻の成長遅滞期において、白い内部成長線ではなく、不明瞭な内部成長線を形成する個体があった。このように、本研究では、不明瞭な内部成長線を必ずしも明確には評価できなかったため、各個体間の相対的な生存時間の比較はできたものの、各個体の年齢決定という踏み込んだ評価は避けた。Nakaoka (1994) の報告では、二枚貝のフリソデガイ *Yoldia notabilis* の内部成長線に基づく貝殻の年間成長率は海流の親潮の動きと密接な関係があり、親潮から提供される植物性プランクトンの量にフリソデガイの年間成長率は左右され、食糧供給の変化に従って、年々大いに変わる。結果として、フリソデガイは、殻の微細構造のこれらの環境パラメーターの変化を記録する。したがって、イシダタミガイに関する今後の研究では、食料供給、密度、水温など様々な要因を調査し、イシダタミの成長線形成の細かな要因を解明することが求められる。

また、本種には内部成長線本数の雌雄の性差はあまりないものと考えられる。なぜなら、雌は海中に放卵し、雄はその卵に放精という生殖様式であり、生殖による消耗に基づく殻の内部成長線形成の遅滞が同時期に生じると考えられるからである。この方法で繁殖する貝類の種の生殖回数は雄と雌でほぼ同調し、したがって、雄と雌の間では、生殖に基づく内部成長線本数の差は、あまりないと思われる。

殻のサイズ頻度分布ヒストグラムを用いた年齢群の推定の危険性

橋野 (2008) や野中ら (2001) は、イシダタミガイの年齢群の分析の手法として、殻サイズを測定し、サイズ頻度分布ヒストグラムを作成したが、本研究では、どの季節に幼貝が定着するのかを調べる指標としてサイズ頻度分布ヒストグラムを使用した。また、本種のだいたいの殻の成長遅滞の時期がわかることから、サイズ頻度分布ヒストグラムと内部成長線形成の比較分析から、本研究では、内部成長線形成のタイミングを推定する目的でも、2007年7月から2009年10月までに袴腰で採集したイシダタミガイのサイズ頻度分布ヒストグラムを作成した。

殻のサイズ頻度分布ヒストグラムに基づく年齢群の推定は、ヒストグラムの山が崩れているほど認識が難しくなる。また、鹿児島のように、比較的暖かく、季節のはっきりしていない地域では、高緯度地方で研究されているイシダタミガイのサイズ頻度分布ヒストグラムの結果ほどには複数の年齢群の明確な区別ができないと考えられる。また、殻高20 mm以上では、サイズが小さくても年齢（内部成長線の本数）が高い個体や、殻高が大きくても年齢（内部成長線の本数）が低い個体が、個体群中に確実に多数存在する。Nakano & Nagoshi (1984) の研究では、本種は、殻高11 mm以上の個体はほとんど成熟卵をもち、成熟すると殻サイズの成長は低下すると述べている。また、本種の殻高10 mmから11 mmの個体には成熟している個体と未成熟の個体が混じって存在する (Nakano & Nagoshi, 1984)。早く成熟した個体は

殻の成長が遅くなり、遅くに成熟した個体は、早熟の個体より殻は大きくなる。したがって、同世代（同じ年齢群）でも殻高の大きさが違ってくる。他にも、若い時期に栄養状態が良いと殻サイズが大きくなり、成長線の数が少なくて大きい個体が生じる。若い時期に栄養状態が悪く、殻の成長が不良であった個体が長く生きれば、殻高が小さくても長生きしている個体が生じる。したがって、過去の殻の成長履歴が直接反映されている内部成長線を用いた生活史と年齢群の分析が、イシダタミガイにはより適していると判断できる。

海産巻貝を使った他の研究では、殻サイズのデータのみで複数の年齢群の分析を行っている研究例が多い（例えば Nakano & Nagoshi, 1981）。サイズ頻度分布ヒストグラムは新規個体が定着する時期の分析には適しているが、例えばイシダタミガイの殻高が 21 mm の個体より 20 mm の個体の内部成長線の本数が多かったことに示されるように、複数の年齢群の比較分析には適さないことが本研究によって明確に判った。イシダタミガイを含む海産巻貝の年齢群査定の研究には、確実に各個体の過去の生い立ちが反映されている殻の外部成長線、もしくは、内部成長線を用いる方法がより適していると判断された。

イシダタミガイは殻の外部成長線が不明瞭なため、殻の外部成長線を用いた分析は難しいが、殻の内部成長線は明瞭なため、これを用いて生活史や複数の年齢群を分析できるであろう。内部成長線の本数を用いた年齢群の査定は、サイズ頻度分布ヒストグラムを使った分析よりも正確な結果が得られると思われる。今回の研究では、明確な白色の内部成長線が、冬季と繁殖期の殻の成長遅滞によって年に 2 本生じることが判った。しかし、不明瞭な内部成長線は他にも多数存在し、全ての内部成長線の形成要因は分からなかった。しかし、内部成長線ができる要因が、どのような環境の変化によって生じるかが解明されれば、例えば、貝化石の成長線を分析することで、過去の環境の変化を推定するのに、成長線分析は有効な方法となるであろう。

■ 謝辞

本研究を行なうにあたり、山根正氣先生（鹿児島大学理工学研究科）、山本啓治先生（同）には、ご助言をいただいただけではなく、実験器具をさせていただき、大変お世話になりました。心から感謝いたします。そして、井村隆介先生（同）、仲谷英夫先生（同）には適切なご助言をいただきました。深く御礼申し上げます。本研究を進める際に協力していただいた、當山真澄氏（鹿児島大学理学部地球環境科学科）、山崎健史氏（鹿児島大学理工学研究科）、前田拓哉氏（鹿児島大学理工学研究科）に深く御礼申し上げます。最後に、ご助言くださった小野田剛氏（鹿児島大学理工学研究科）、鹿児島大学大学院理工学研究科地球環境科学専攻富山研究室の方々、鹿児島大学理学部地球環境科学科富山研究室、鈴木研究室の皆様、そして、ご助力いただいた全ての方々に心からの感謝を表します。

■ 引用文献

- Beukema, J. J., Cadée, G. C., & Jansen, J. J. M., 1977. Variability of growth rate of *Macoma balthica* (L.) in the Wadden Sea in relation to availability of food. In: Biology of benthic organisms, 11th European Symposium of Maine Biology, Galway, ed. Keegan, B.F., O'Ceidigh, O. & Boaden, P.J.S, Pergamon Press, Oxford, pp. 69–77.
- Dauvin, J. C. & Gentil, F., 1989. Long-term changes in populations of subtidal bivalves (*Abra alba* and *A. prismatica*) from the Bay of Morlaix (Western English Channel). *Marine Biology*, 103: 63–73.
- Desai, B. N., 1966. The biology of Monodonta lineate. *Proceedings of the malacological society of London*, 37(1): 1–17.
- 藤田めぐみ, 2009. 鹿児島湾河口・干潟における巻貝貝相の調査。2008 年度鹿児島大学理学部地球環境科学科富山研究室 卒業論文。
- Goshima, S., 1982. Population dynamics of the soft clam *Mya arenaria* L., with special reference to its life history pattern. *Publications of Amakusa Marine Biological Laboratory*, 6: 119–165.
- Hancock, D. A., 1973. The relationship between stock and recruitment in exploited invertebrates. *Rapp P-v Reun Cons perm int Explor Mer*, 1964: 113–131.
- 波部忠重・奥谷喬司・西脇三郎, 1999a. 軟体動物学概説（上巻）。サイエンティスト社, 東京。
- 波部忠重・奥谷喬司・西脇三郎, 1999b. 軟体動物学概説（下巻）。サイエンティスト社, 東京。

- 橋野智子, 2008. 桜島袴腰の転石海岸におけるイシダタミガイ (*Monodonta labio confusa*) の生態学的研究. 鹿児島大学理学部地球環境科学科 富山研究室 卒業論文.
- 橋野智子, 2010. 鹿児島湾におけるイシダタミガイの生活史一般の年輪分析に基づく年齢推定を含めた考察. 2009 年度鹿児島大学大学院理工学研究科地球環境科学専攻 富山研究室 修士論文.
- 橋野智子・富山清升, 2010. イシダタミガイの年輪分析による年齢査定とサイズ頻度分布. 第 59 回日本生態学会大会 (東京都目黒区駒場) 講演要旨集.
- 岩重佑樹, 2009. 鹿児島県桜島袴腰海岸におけるアラレタマキビガイのサイズ頻度分布の季節変動. 2008 年度鹿児島大学理学部地球環境科学科 富山研究室 卒業論文.
- 岩重佑樹, 2012. 鹿児島県におけるタマキビガイ科 3 種の生態比較. 2011 年度鹿児島大学大学院理工学研究科地球環境科学専攻 富山研究室 修士論文.
- Jones, D. S., Quitmyer, I. R., Arnold, W. S. & Marelli, D. C., 1990. Annual shell banding, age, and growth rate of hard clam *Mercentaria* spp. from Florida. Journal of Shellfish Research, 9: 215–225.
- 鎌田育江, 2000. 火山溶岩の転石海岸における肉食性貝類 3 種の生活史と分布について. 1999 年度鹿児島大学理学部生物学科 富山研究室 卒業論文.
- 鎌田育江・野中佐紀・富山清升, 2001. 桜島岩礫性転石海岸の潮間帯における肉食性腹足類 2 種の分布と季節変動. 九州の貝, 56: 19–27.
- Kamata, I., Nonaka, S. & Tomiyama, K., 2002. Vertical distribution of *Japeuthria cingulata* (Gastropoda: Buccinidae) in an intertidal area of lava seashore. Venus (Japanese Journal of Malacology), 64(4): 285–294.
- Kojima, Y., 1962. On the spawning of a top-shell, *Monodonta labio* (Linné). Venus (Japanese Journal of Malacology), 22(2): 200–203.
- 河野宏美, 2004. 鹿児島湾におけるヒメウズラタマキビガイ (*Littoraria intermedia*) の生息地による生活史の違い. 2003 年度鹿児島大学理学部地球環境科学科 富山研究室 卒業論文.
- 河野舞子, 2001. 多孔質溶岩性の転石海岸における固着性二枚貝 3 種の個体群変動. 2000 年度鹿児島大学理学部地球環境科学科 富山研究室 卒業論文.
- Kawano, M., Tamai, H. & Tomiyama, K., 2002. Seasonal change in the distribution of three Bivalve species in an intertidal area of lava seashore. Venus (Japanese Journal of Malacology), 61(1): 77–87.
- 川野勇気, 2009. 桜島袴腰海岸におけるシマベッコウバイ *Japeuthria cingulata* (Reeve, 1847) の生活史. 2008 年度鹿児島大学理学部地球環境科学科 富山研究室 卒業論文.
- Lammens, J. J., 1967. Growth and reproduction of a tidal flat population of *Macoma balthica* (L.). Netherland Journal of Sea Research, 3: 315–382.
- 前園浩矩, 2009. 桜島袴腰海岸におけるクジャクガイ *Sep-tifer bilocularis* (Linnaeus, 1758) の生活史調査. 2008 年度鹿児島大学理学部地球環境科学科 富山研究室 卒業論文.
- 前園浩矩, 2011. 桜島潮間帯のクジャクガイ生活史と年齢査定に基づく個体群動態の解析. 2010 年度鹿児島大学大学院理工学研究科 富山研究室 修士論文.
- Nakaoka, M., 1992. Age determination and growth analysis based on external shell rings of the Protobranch Bivalve *Yoldia notabilis* Yokoyama in Otsuchi Bay, northeastern Japan. Benthos Research, 43: 53–66.
- Nakaoka, M. & Matsui, S., 1994. Annual variation in the growth rate of *Yoldia notabilis* (Bivalvia: Nuculanidae) in Otsuchi Bay, northeastern Japan, analyzed using shell microgrowth patterns. Marine Biology, 119: 397–404.
- Nakano, D. & Nagoshi, M., 1981. Age structure and growth in a population of *Monodonta labio* (Linnaeus). Venus (Japanese Journal of Malacology), 40(1): 34–40.
- Nakano, D. & Nagoshi, M., 1984. Growth and death in an intertidal population of *Monodonta labio* (Linnaeus), (Prosobranchia, Trochidae). Venus (Japanese Journal of Malacology), 43(1): 60–71.
- 野中佐紀, 2000. 火山性溶岩の転石海岸における藻食性貝類 4 種の生活史と分布について. 1999 年度鹿児島大学理学部生物学科 富山研究室 卒業論文.
- 野中佐紀・鎌田育江・富山清升, 2001. 桜島袴越大正溶岩の岩礫性転石海岸における藻食性腹足類 4 種の生息密度とサイズ頻度分布の月変化. 九州の貝, 57: 19–33.
- 野中佐紀・鎌田育江・富山清升, 2002. 桜島袴越大正溶岩の岩礫性転石海岸における藻食性腹足類 4 種の潮間帯での帯状分布の季節変化. 九州の貝, 58: 35–47.
- 野沢香世, 2004. 桜島と平川におけるアオガイ類の密度変動比較と種間・種内のすみわけ調査. 2003 年度鹿児島大学大学院理工学研究科地球環境科学専攻 富山研究室 修士論文.
- 奥谷喬司, 2006. フィールドベスト図鑑 18 日本の貝 1 巻貝. 学習研究社, 東京.
- 澄川精吾, 1955. 博多湾におけるイシダタミの寿命. 生活科学, 3(1): 75–82.
- 澄川精吾, 1958. イシダタミ *Monodonta labio* の生殖腺の季節的变化: 特に卵巣の変化について. 生活科学, 4(2): 63–66.
- Takada, Y., 1992. Tide level variation of morph frequency and size structure in *Monodonta labio* (Gastropoda: Trochidae) at several boulder shores in Amakusa. Venus (Japanese Journal of Malacology), 51(3): 187–195.
- Takada, Y., 1995. Variation of growth rate with tidal level in the gastropod *Monodonta labio* on a boulder shore. Marine Ecological Progress Series, 117: 103–110.
- Takada, Y. 1996. Seasonal and vertical variations in size structure and recruitment of the intertidal gastropod, *Monodonta labio*. Venus (Japanese Journal of Malacology), 55(2): 105–113.
- Takenouchi, K., 1985. An analysis of shell character and distribution of the intertidal trochid, *Monodonta labio* (Linnaeus) (Gastropoda: Prosobranchia). Venus (Japanese Journal of Malacology), 44: 110–122.
- 竹ノ内秀成, 2003. 溶岩質転石海岸におけるアマオブネガイのサイズ頻度分布の季節変動. 2002 年度鹿児島大学理学部地球環境科学科 富山研究室 卒業論文.

- 玉井宏美, 2001. 火山性溶岩の転石海岸におけるカラムツガイの生活史について. 2000 年度鹿児島大学理学部地球環境科学科 富山研究室 卒業論文.
- 玉井宏美・河野舞子・富山清升, 2001. 鹿児島県桜島大正溶岩の転石海岸におけるカラムツガイの生活史. 九州の貝, 56: 9-18.
- 富山真澄, 2008. 溶岩転石海岸におけるシマベッコウバイの生態学的研究. 2007 年度鹿児島大学理学部地球環境科学科 富山研究室 卒業論文.
- 内田里那, 2009. 鹿児島湾の河口・干潟における二枚貝類の動物相調査. 2008 年度鹿児島大学理学部地球環境科学科 富山研究室 卒業論文.
- 柳生良太, 2013. 桜島袴腰海岸におけるシマベッコウバイ *Japeuthria cingulata* の内部成長線の観察. 2012 年度鹿児島大学理学部地球環境科学科 富山研究室 卒業論文.
- 山田常雄・前川文夫・江上不二夫・八杉竜一・小関治男・古谷雅樹・日高敏隆, 1977. 岩波生物学辞典 第2版. 岩波書店, 東京.
- 山口龍太郎, 2013. 鹿児島県桜島袴腰海岸におけるミミエガイの性転換調査. 2012 年度鹿児島大学理学部地球環境科学科 富山研究室 卒業論文.
- 山下 彩, 2009. 桜島袴腰海岸におけるエガイとミミエガイの生活史調査. 2008 年度鹿児島大学理学部地球環境科学科 富山研究室 卒業論文.
- 山角公彦, 2012. 桜島袴腰海岸におけるゴマフニナの生活史について. 2011 年度鹿児島大学理学部地球環境科学科 富山研究室 卒業論文.
- 吉田稔一, 2008. 火山溶岩の転石海岸におけるカヤノミカニモリの生活史について. 2007 年度鹿児島大学理学部地球環境科学科 富山研究室 卒業論文.
- 吉本 健, 2012. 桜島袴腰海岸におけるカヤノミカニモリの生活史について. 2011 年度鹿児島大学理学部地球環境科学科 富山研究室 卒業論文.