

鹿児島県喜入干潟におけるフトヘナタリの繁殖行動および ウミニナ類の鹿児島における分布

武内麻矢・菊池陽子・武内有加・富山清升

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

Abstract

Cerithidea rhizophorarum is a dioecious snail that belongs to the family Potamididae and is distributed in various parts of the western Pacific Ocean from the Tohoku region to the south of Japan. Generally, *C. rhizophorarum* inhabits the tidal flat mud of reed beds and mangrove forests. A mangrove forest consisting especially of *Kandelia obovata* and *Hibiscus hamabo* spreads out on the estuary tidal flat of the Atago River that flows through Kiirecho (currently part of Kagoshima City). In the present study, we investigated the life history, reproductive behavior, and tree climbing behavior of *C. rhizophorarum* in this zone. Firstly, three survey stations were set on the estuary tidal flat, 60 m away from and orthogonal to the shoreline. The snails were randomly collected every month at each station, and the number and size of the appearing individuals were recorded. From the results, it was found that there was no introduction of new individuals. Secondly, mating behavior was observed in July and August 2002. The observation of mating behavior was conducted as follows: patrolling the surveying the area every 15 minutes; setting a flag mark nearby and recording the time as a starting time when a mating pair was found; and recording the time as an end time, when the separation of the pair is observed. The frequency of mating peaked about one to two and a half hours before the lowest tide in the daytime. At night, the frequency was relatively high in the two hours before and after the lowest tide. Almost no mating pair was observed when it was raining. Moreover, the observation of the tree climbing behavior was carried out in an area of 100 m² where the species *K. obovata* was dominant. The number of *C. rhizophorarum* attached to *K. obovata* in the area was recorded and compared with

the fluctuation of the number of individuals on the ground surface. In addition, we recorded hourly population fluctuations to investigate what kind of diurnal activity this species has in summer and winter. As a result, the number of *C. rhizophorarum* on the tidal flats was important from early spring to summer, while the diurnal activities were hardly seen in the winter in this area. Also, the diurnal activities on climbing trees were more active in the summer.

Résumé

Cerithidea rhizophorarum est un escargot dioïque qui appartient à la famille des Potamididae et est réparti dans diverses parties de l'océan Pacifique Ouest, depuis la région de Tohoku jusqu'au sud du Japon. En général, *C. rhizophorarum* vit dans la boue des rose-lières et des forêts de mangroves. Une forêt de mangrove composée surtout de *Kandelia obovata* et d'*Hibiscus hamabo* s'étend dans des vasières de l'estuaire de la rivière Atago traversant la ville de Kiire (actuellement faisant partie de la ville de Kagoshima). Dans la présente étude, nous avons étudié le cycle biologique, le comportement reproductif et le comportement d'escalades des arbres de *C. rhizophorarum*. Tout d'abord, trois stations d'étude ont été établies à 60 m de distance et orthogonalement au rivage dans les vasières de l'estuaire. Les escargots ont été collectés au hasard tous les mois dans chaque station, et le nombre et la taille de chaque individu ont été enregistrés. Les résultats ont montré qu'il n'y avait pas d'introduction de nouveaux individus. Deuxièmement, les comportements d'accouplement ont été étudiés en juillet et en août 2002. L'observation du comportement d'accouplement s'est déroulée comme suit: faire un tour de la zone toutes les 15 minutes; poser un drapeau à proxi-

Takeuchi, M., Y. Kikuchi, Y. Takeuchi and K. Tomiyama. 2021. Reproductive behaviour of the dioecious tidal snail *Cerithidea rhizophorarum* (Gastropoda: Potamididae) and distribution of some potamidid and batillariid species in Kagoshima, Japan. *Nature of Kagoshima* 48: 161–175.

✉ KT: Department of Earth & Environmental Sciences, Faculty of Science, Kagoshima University, 1-21-35 Korimoto, Kagoshima 890-0065, Japan (e-mail: k2490509@kadai.jp).

Received: 17 December 2021; published online: 12 January 2022; https://journal.kagoshima-nature.org/archives/NK_048/048-032.pdf

mité et enregistrer l'heure lorsqu'un couple s'accouple; puis enregistrer de nouveau l'heure lorsque la séparation du couple est observée. La fréquence des accouplements a atteint son maximum environ une heure à deux heures et demie avant la marée la plus basse dans la journée. La fréquence était relativement élevée dans les deux heures précédant et suivant la marée la plus basse dans la nuit. Quasiment aucun accouplement n'a été observé durant la pluie. Enfin, nous avons étudié le comportement d'escalade sur des arbres dans une zone de 100 m² où l'espèce *K. obovata* était dominante. Le nombre de *C. rhizophorarum* accroché à *K. obovata* a été enregistré. Nous avons ensuite comparé la fluctuation du nombre d'individus sur les arbres et celle du nombre d'individus sur terre. Nous avons également enregistré la fluctuation horaire de la population de *C. rhizophorarum* afin d'étudier le type d'activité diurne de cette espèce en été et en hiver. En conséquence, le nombre de *C. rhizophorarum* dans les vasières était important du début du printemps à l'été, alors que les activités diurnes étaient à peine observées en hiver dans cette zone. De même, les activités diurnes d'escalade sur les arbres étaient plus actives en été.

はじめに

フトヘナタリは東北地方以南、西太平洋各地に分布するフトヘナタリ科に属する雌雄異体の巻貝であり、アシ原やマングローブ林の泥上に生息している。鹿児島市喜入町を流れる愛宕川の河口干潟にはメヒルギやハマボウからなるマングローブ林が広がっており、河口域の干潟にはウミニナ科のウミニナ *Batillaria multiformis* (Lischke, 1869) と、フトヘナタリ科のカワアイ *Cerithidea djadjarisensis* (K. Martin, 1899)、ヘナタリ *Cerithidea cingulate* (Gmelin, 1791) の3種が同所的に生息している。ウミニナ科とフトヘナタリ科の貝類は汽水域の砂泥底ないし泥底に生息しており、日本の干潟では普通に見られる巻貝である。

フトヘナタリの生態に関してはいくつかの研究例がある。波部 (1995) は岡山県笠原市の潮干帯における本種の産卵様式について報告している。また、ヘナタリ、ウミニナ、ホソウミニナ *Batillaria cumingi* (Crosse, 1862)、ヘナタリの4種について耐塩性、低湿選好性、干出選好性の観点から分布について山本・和田 (1999) によって詳

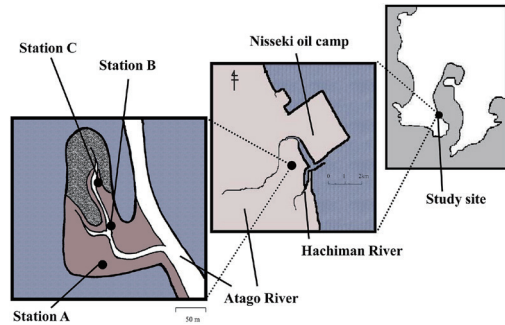


Fig. 1. 鹿児島県喜入町愛宕川河口マングローブ林干潟の調査地の概要。

しい考察が行われた。

Wells (1983) は、香港のマングローブ林に生息するウミニナ科・フトヘナタリ科の6種フトヘナタリ、カワアイ、ヘナタリ、ウミニナ、イボウミニナ *Batillaria zonalis* (Bruguere, 1792)、マドモチウミニナ *Terebralia sulcate* (Born, 1778) の分布と生息環境との関係を考察するとともに、フトヘナタリがマングローブの樹上に粘液で付着し、さらにフトヘナタリは高潮位にその分布が偏ることを示した。また、サイズ分布の季節変動に関しては、愛宕川の河口干潟においてウミニナ科・フトヘナタリ科4種フトヘナタリ、ウミニナ、カワアイ、ヘナタリ、コゲツノブエガイ *Clypeomorus corallium* (Kiener, 1834) の5種の潮間帯における垂直分布に関して大滝ほか (2001a) によって、フトヘナタリの分布の季節変化と繁殖行動に関して大滝ほか (2001b) によって、フトヘナタリの木登り行動に関して大滝ほか (2002) によって報告されている。しかし愛宕川河口干潟におけるフトヘナタリの稚貝の新規加入時期は特定されておらず、夜間の交尾行動や木登りの行動の要因も明らかではない。特に木登り行動は、潮干帯の貝類では特異的な行動であり、その行動パターンや要因の解明は重要であると考えられる。そこで本研究は、愛宕川河口干潟におけるフトヘナタリの生態について、さらに調査を進めたものである。

材料と方法

調査区の設定 調査地は大滝ほか (2001b) の調査と同じく、鹿児島市喜入町を流れる愛宕川の

支流の河口干潟(31°23'N, 130°33'E)で行った(Fig. 1). 愛宕川は鹿児島湾の日石原油基地の内側に河口があり, この河口部で八幡川と合流している. 干潟周辺にはメヒルギやハマボウからなるマングローブ林が広がっており, 太平洋域における北限のマングローブ林とされている. 調査地周辺の干潟上には, ウミナナ科のウミナナ, フトヘナタリ科のカワイイ, ヘナタリ, フトヘナタリの他, コゲツノブエガイ, アラムシロガイ *Reticunassa festiva* (Lesson, 1831), ヒメカノコガイ *Clithon faba* (Sowerby, 1836), カノコガイなどの腹足類が生息している.

大滝ほか(2001b)の調査では, 愛宕川河口の支流にある干潟において, 汀線に直行し約60 m はなれた3つの調査Line, 下流側からLine A, Line B, Line Cを設けたが, 本調査ではこれらのLine沿いを調査Stationとし, それぞれStation A, Station B, Station Cとした.

Station Aは満潮線から支流までは水平距離が約9 m, 高低差は150 cmで, 底質は砂質である. Station Bは満潮線から支流までの水平距離が6 mほど, 高低差は97 mで, 底質は砂質となっている. 周辺の干潟にはメヒルギが多数生息しているが, Station内にはみられない. またStation Cは大満潮線から支流までは水平距離が約8 m, 高低差55 mで, 底質は砂泥質である. 上部(0 m)から中部(6 m)にかけてはハマボウが生育しており, 周辺にはメヒルギも多数生育している. Station上はメヒルギ, ハマボウの木陰に覆われている.

サイズ分布の定期調査 2000年4月から2003年5月の期間に毎月1回, 大潮から中潮の日の干潮時に, 各Stationにおいて, フトヘナタリをランダムに目視と砂泥(深さ約2 m)を1 mmメッシュのふるい内で洗うことによって集め, 出現個体を記録した. 大滝ほか(2001b)の調査では, フトヘナタリはサイズによって同じLine内での分布が異なっていることが示された. そのため, サンプルはできるだけLineに沿ってランダムに採集した. 採集した貝は, 殻幅が1 mmに満たない個体は, 調査地での目視では種の同定が不可能のため調査対象から外した. 採集した貝は計数,

計測後, 採集したStation内に放した.

交尾頻度調査 腹足類の交尾行動は大きく分けて対面型と乗っかり型の2型が報告されているが(Asami, 1998), フトヘナタリは乗っかり型の行動をとる(大滝ほか, 2001b). 喜入の干潟では大滝ほか(2001b)によってフトヘナタリの交尾が6月中旬から8月中旬にかけて観察され, また, 交尾開始時間のピークは最干潮時刻より前であることが報告されている. そこで本研究では, 2002年6月12日から8月10日まで計3回, 調査は, Station AからBに向かって干潟上に約110 mの調査ルートを定め, ルート上で目視できた全フトヘナタリ個体数と交尾個体数を記録することによって行った.

大滝ほか(2001b)と同様に, 交尾個体は相手個体の上に乗っかり, 軟体部を挿入している個体を油性ペンでマーキングし, 相手個体(下個体とする)とペアで研究室に持ち帰った. 持ち帰った個体はその後冷凍保存し, 殻幅・湿重量を測定した. ペア個体を解凍後, ペンチを用いて殻をわり, 内部器官を取り出し, 生殖腺の特徴の違いから雌雄の区別を明らかにした.

交尾行動の連続観察 2002年7月12日および13日に, 1時間おきにStation AからBに向かう調査ルート上で目視できた全フトヘナタリ個体数と交尾個体数を記録することにより, 交尾頻度の変化を調べた. さらに, 大滝ほか(2001b)の調査と同様に, フトヘナタリの交尾開始時刻, 継続時間を調べるために, ルート上を15分おきに巡回した. 交尾中のペアは動かないため, ルート上で交尾ペアを発見した場合, 近くの地面に旗を刺すことでマーキングしその時間を記録した. この時刻を交尾開始時刻とした. ペアが離れた時点で交尾が終了したもののみなし旗マークを外して時間を記録した. この時刻を交尾終了時刻とし, 交尾開始時刻との差を交尾継続時間とした.

木登り行動の個体数 メヒルギのみが多く生息するStation Cに近接した場所に, 100 m²の調査区画を設定し, 調査区画内に生えているメヒルギ100本に番号をつけ, 地面から30 cmの幹直径を測定し, 2002年2月から2003年5月まで毎月

大潮から中潮の昼間の最干潮時から約2時間後に木登りし、樹幹に付着している個体を記録した。

木登り行動の日周活動 季節によって日周活動に変化があるのかを調べるために過去2年間のデータより、1年のうちでもっとも木登りが活発になる時期であろうと思われる、2002年9月20日の8:30から16:00までと、最も木登り活動が不活発であると思われる時期の1月30日の10:00から16:00まで、1時間おきに調査区画内のメヒルギ98本に登っているフトヘナタリの個体数を記録し、季節間で木登りの日周活動に差があるのかを調べた。

鹿児島湾におけるウミナナ類の分布 鹿児島湾に面する主要な川における、愛宕川に生息するウミナナ科・フトヘナタリ科の分布状況を大潮～中潮の日の干潮時に調べた。

結 果

サイズ分布の定期調査 Fig. 2に殻幅頻度分布の季節変化を示す。どのStationでもおおよそ全ての月で、10.1–12.0 mmをピークとして9.1–13.0 mmの個体が見られた。

Station Aにおいては、6mm以下の個体が3月まで殆ど見られなかったが2001年4月ごろから特にStation A, Bで徐々に見られ始めた。その後5、6月ともに6 mm以下の個体が見られ、10月になると3 mm以下の個体が58個体、3.1–4.0 mmのものが55個体、4.1–5.0 mmのものが15個体、11月には3 mm以下の個体が29個体3.1–4.0 mmのものが28個体、4.1–5.0 mmが18個体、12月には3 mm以下の個体が23個体3.1–4.0 mmのものが27個体、4.1–5.0 mmが19個体みられた。2002年になると、徐々に3 mm以下の個体が減少し、8月以降では殆ど見られなくなった。

Station Bでは、6 mm以下の個体は2000年12月に5個体、2001年1月に11個体、2月に14個体、3月に7個体見られたものの、その後殆ど見られなくなった。しかしStation Aと同様、2001年10月には3 mm以下の個体が41、3.1–4.0 mmのものが4個体、4.1–5.0 mmのものが5個体見られた。11月には3 mm以下の個体が74個体、

3.1–4.0 mmのものが12個体、4.1–5.0 mmのものが2個体、12月には3 mm以下の個体が92個体、3.1–4.0 mmのものが13個体みられた。2002年では3 mm以下の個体が1月に50、2月に48、3月に8、4月に15個体見られたが、その後いずれの月においても3 mm以下の個体は10個体以上はみられなかった。

Station Cでは、6 mm以下の個体は2001年4月までほとんど見られなかったが、5月に3.1–4.0 mmに17個体とピークが見られた。その後9月になると、3 mm以下が82個体見られ、10月には3 mm以下の個体が215、3.1–4.0 mmのものが15個体、4.1–5.0 mmのものが4個体、11月には3 mm以下の個体が169個体、3.1–4.0 mmのものが26個体、4.1–5.0 mmのものが8個体、12月には3 mm以下の個体が93個体、3.1–4.0 mmのものが15個体、4.1–5.0 mmのものが3個体みられた。また、2002年からはStation A, Bと同じく1月に41、2月に47、3月に24、4月に33個体3 mm以下の個体が出現しておりその後、2003年にかけては3 mm以下の個体が著しく出現することはないもののどの月もランダムに出現している。

交尾頻度調査 Fig. 3に2002年6月12日と6月25日、8月10日に行った交尾調査における1時間おきの交尾頻度を示す。6月12日は、交尾頻度のピークが最干潮時刻(14:10)の2時間前である12:00にみられる。また、6月25日においては、最干潮時刻(13:31)の30分前の、13:00に最も交尾頻度が高くなっており、8月10日では、最干潮時刻の30分前の14:00にピークがみられた。

Fig. 4-1Aに交尾ペアの殻幅とその頻度、Bに湿重量とその頻度を示す。観察した交尾ペアは100ペアである。上個体の殻幅は平均 10.96 ± 2.36 mm ($M \pm SD$; $N = 100$, Range = 8.6–13.0 mm), 下個体の平均は 11.72 ± 2.9 mm ($M \pm SD$; $N = 100$, Range = 8.8–13.9 mm)であり、交尾ペアの上下個体の殻幅サイズ間に有意な相関はなかった($R^2 = 0.0033$)が、上個体は下個体より殻幅が有意に小さかった(t -test: $P < 0.05$)。また、上下個体の湿重量間には有意な相関はなく($R^2 = 0.0048$)、ま

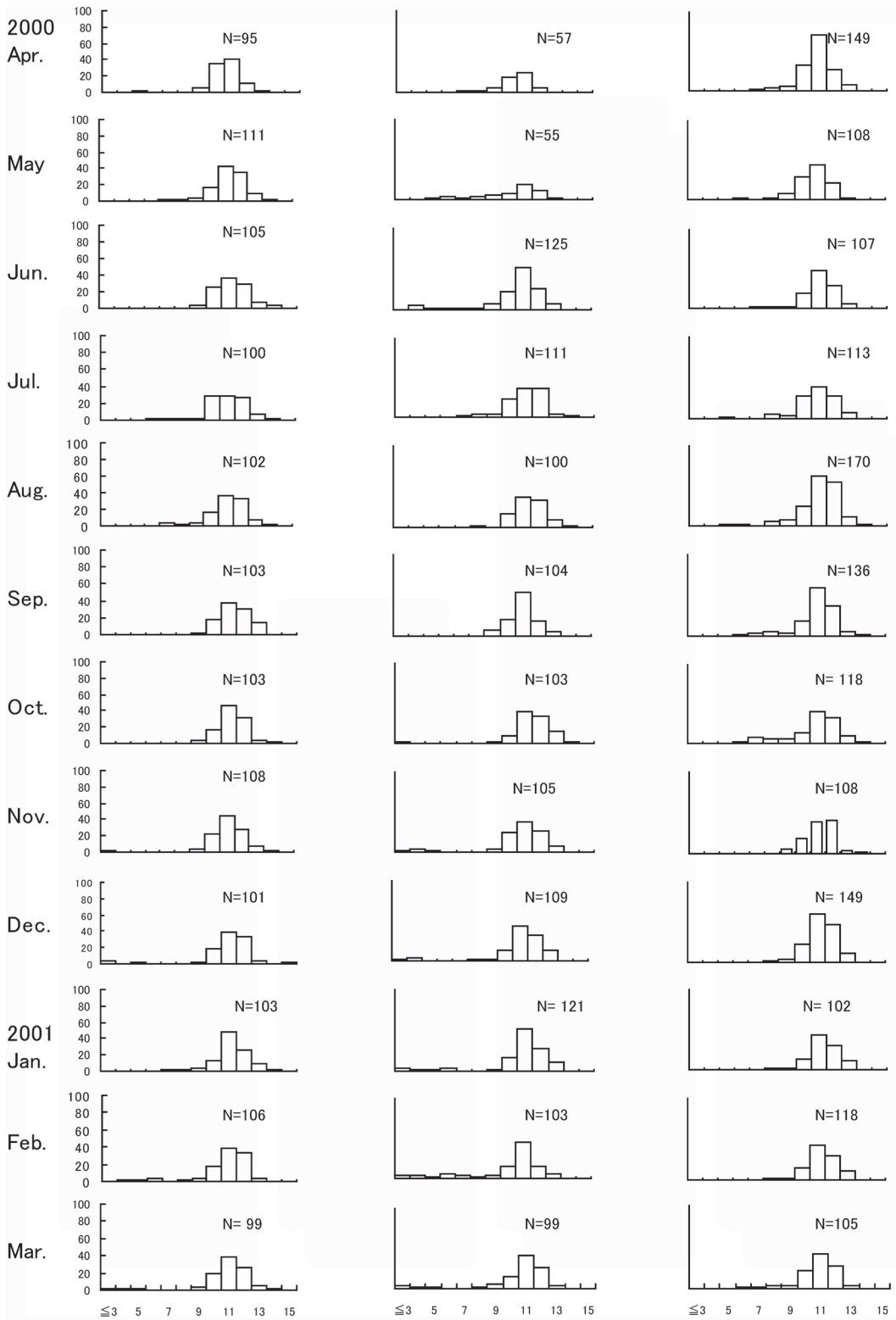


Fig. 2-1. 各 Station におけるフトヘナタリの殻幅サイズ頻度分布の月別変化.

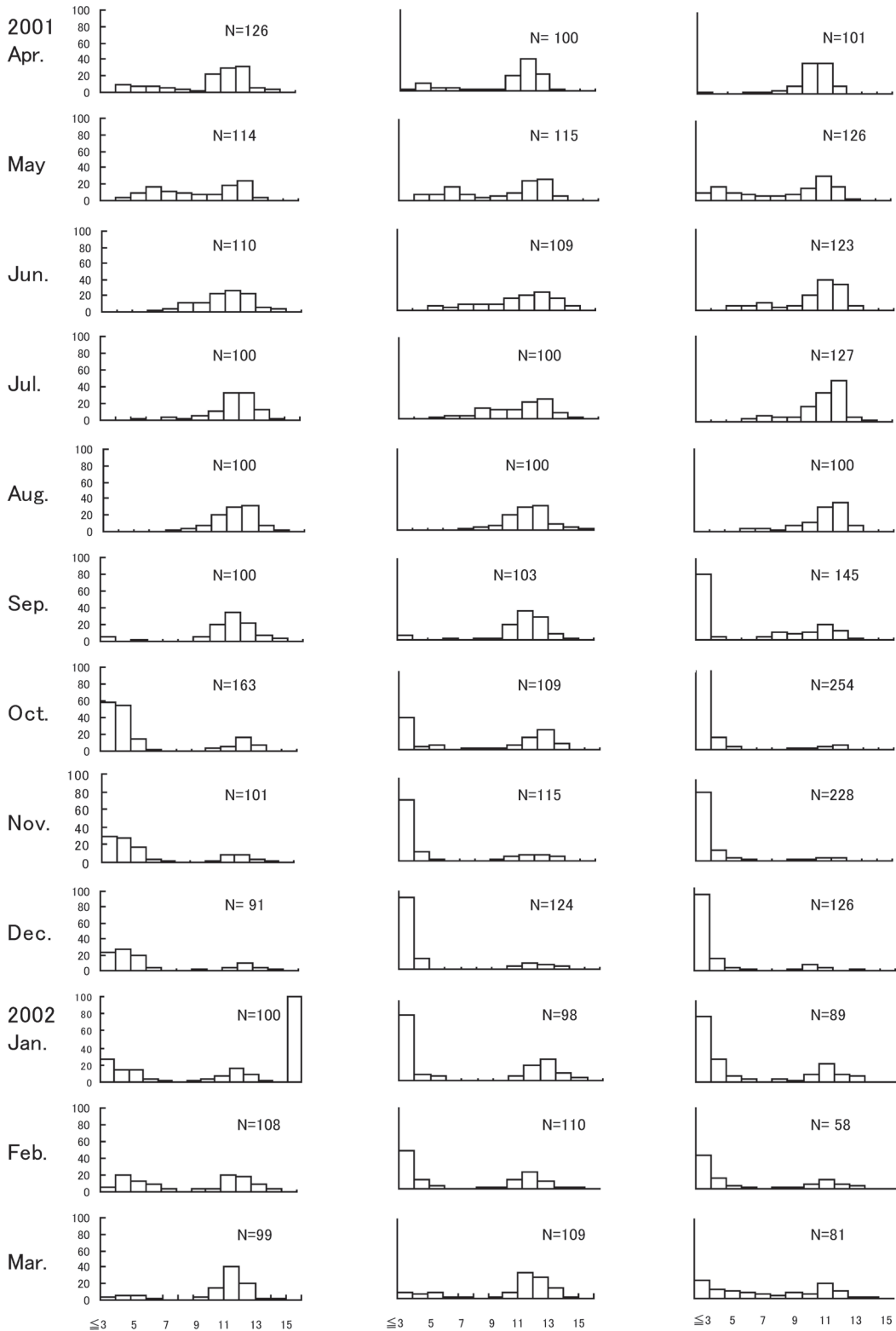


Fig. 2-2. 各 Station におけるフトヘナタリの殻幅サイズ頻度分布の月別変化.

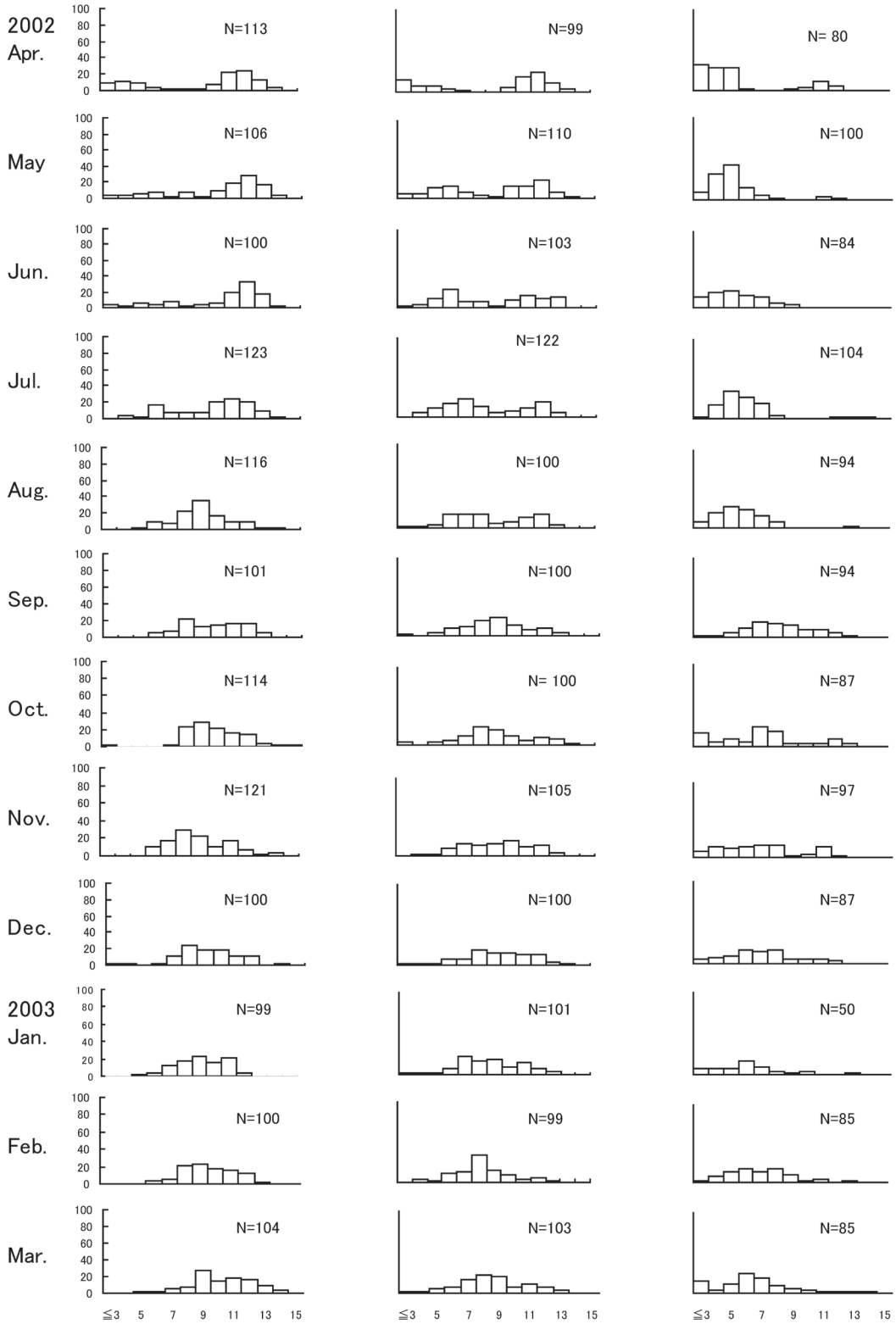


Fig. 2-3. 各 Station におけるフトヘナタリの殻幅サイズ頻度分布の月別変化.

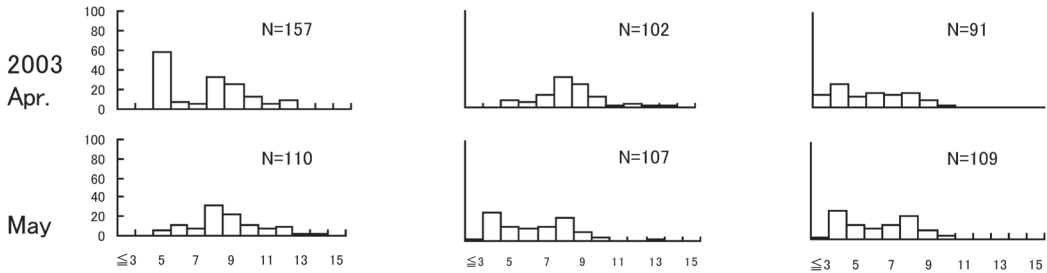


Fig. 2-4. 各 Station におけるフトヘナタリの殻幅サイズ頻度分布の月別変化.

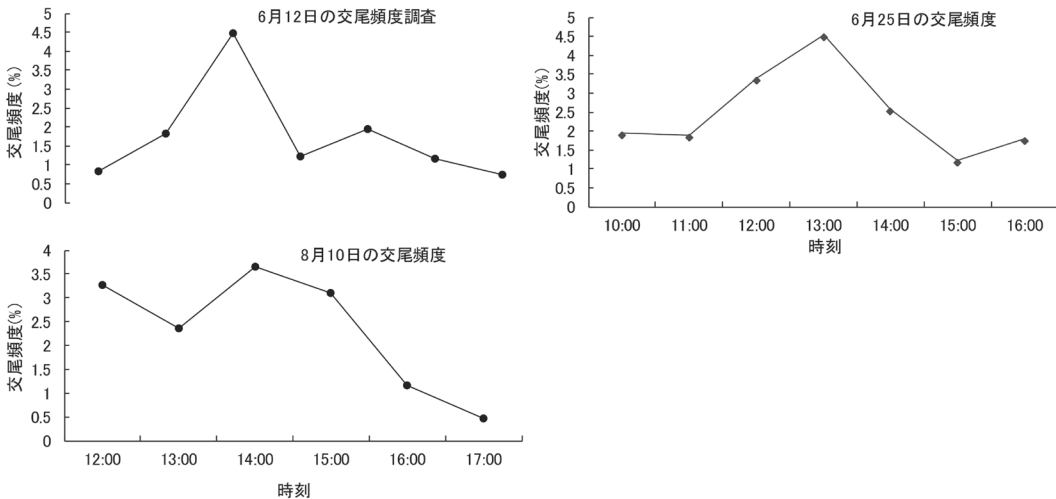


Fig. 3. 2002 年 6 月 12 日と 8 月 10 日におけるフトヘナタリの交尾頻度の日周変化. 矢印は最干潮時刻.

た上下個体の湿重量の平均にも有意な差はみられなかった (t -test: $P \geq 0.05$). これら 100 交尾ペアについて雌雄を調べた結果を Fig. 4-2 に示す. 65 ペア (65%) は上個体が雄の生殖器を持つもの, 下個体が卵をもつものであったが, 31 ペア (31%) が上個体, 下個体ともに雄の生殖器を持った個体, また 1 ペアが上下雌の生殖器を持つもの (1%), そして 3 ペアにおいて下個体がオス, 上個体が雌の生殖器を持つものという結果になった.

雄個体の殻幅の平均は 11.03 ± 2.7 mm ($M \pm SD$; $N = 131$, Range = 8.6–13.5 mm), 雌個体の平均は 11.49 ± 2.69 mm ($M \pm SD$; $N = 69$, Range = 8.8–13.9 mm) であり, 交尾ペアの雌雄の殻幅サイズ間に有意な相関はなく ($R^2 = 0.0125$), 雌雄間の殻幅サイズにも有意な差はみられなかった (F -test: $P \geq 0.05$).

交尾行動の連続観察 Fig. 5 に 7 月 12 日の昼

から 7 月 14 日の朝までに行った計 4 回の調査における 1 時間ごとの交尾頻度の変化を示す. 12 日昼と 13 日夜ではまったく同じ様な傾向を示しており, 干潮の 1 時間後くらいをピークに頻度が増加しその後, 減少している. また, 13 日昼では干潮の 2 時間前をピークに交尾頻度は増加し, その後緩やかに減少している.

交尾継続時間については Fig. 6 に示したとおりである. 12 日昼では 30–44 分間交尾する個体が 70 個体と最も多く, 次いで 15–29 分間交尾した個体が 55 個体, 45–59 分間交尾したペアが 46 個体であった. 12 日夜では, 15–29 分間と 30–44 分間交尾する個体が, それぞれ 7 ペアずつと, 一番多かった. 13 日昼においては, 30–44 分間, 45–59 分間交尾を行ったものがそれぞれ 72 個体で最も多かった. ついで 15–29 分間交尾した個体が 66 個体であった. 13 日夜では 45–59 分間交尾

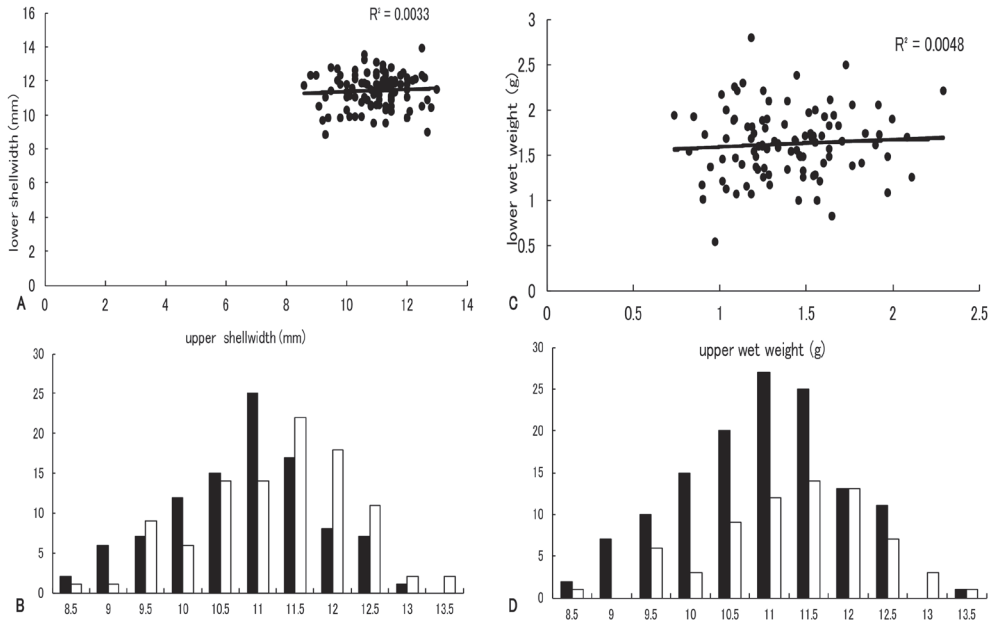


Fig. 4-1. A : 全交尾個体の上位置個体と下位置個体の殻幅の散布図. $Y = 0.062X + 10.758$ (Xは下位置個体の殻幅, Yは上位置個体の殻幅); $R^2 = 0.0048$ ($P > 0.05$); $N = 100$. B : 全交尾個体の上位置個体と下位置個体の殻幅の頻度分布. 黒: 上位置個体, 白: 下位置個体. C : 全交尾個体の上位置個体と下位置個体の湿重量の散布図. $Y = 0.083X + 1.5029$ (Xは下位置個体の湿重量, Yは上位置個体の湿重量); $R^2 = 0.0048$ ($P > 0.05$); $N = 100$. D : 全交尾個体の上位置個体と下位置個体の湿重量の頻度分布. 黒: 上位置個体, 白: 下位置個体.

する個体が24ペアと最も多く、次に多いのが30-44分間で、18ペア見られた。全体を通しては、大体30-59分にピークがみられた。また12日夜の調査では、途中で雨が降り始め、雨が降り始めるまでは交尾個体が確認できたが、その後全く交尾個体が確認できなくなった。

木登り行動の個体数 Fig. 7-1に2000年4月から2003年5月までの100 m²あたりの木登り個体数の季節変化を示す。どの年においても繁殖行動を行う、6月から8月までは減少し、7月もしくは8月を底辺としてその後増加に転じている。2000年においては5月に1071個体、6月に1353個体、7月に601個体、8月に46個体と減少し続けるが9月では1014個体と増加し、また翌2001年においても木登り個体が6月に930個体、7月に246個体、8月に38個体となると前年同様、9月には645個体と急増し、その後、10月に687個体、11月に822個体みられた。2002年においては6月に233個体7月に20個体と減少した後

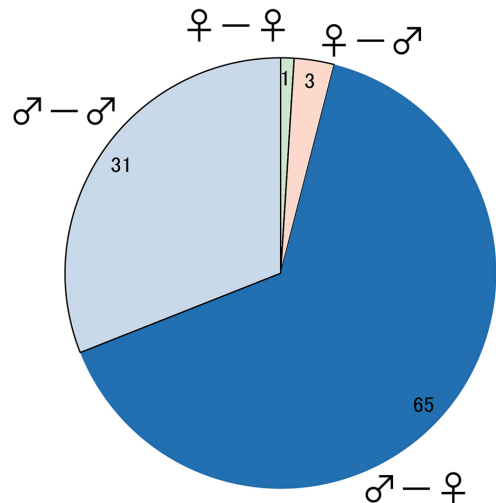


Fig. 4-2. 交尾個体の雌雄組み合わせの内訳の円グラフ.

8月に444個体と増加している。

また、9月から12月ピークとして2月まで木登り個体数は減少し続け、暖かくなり始める3月頃から増加する傾向もみられた。2000年10月に

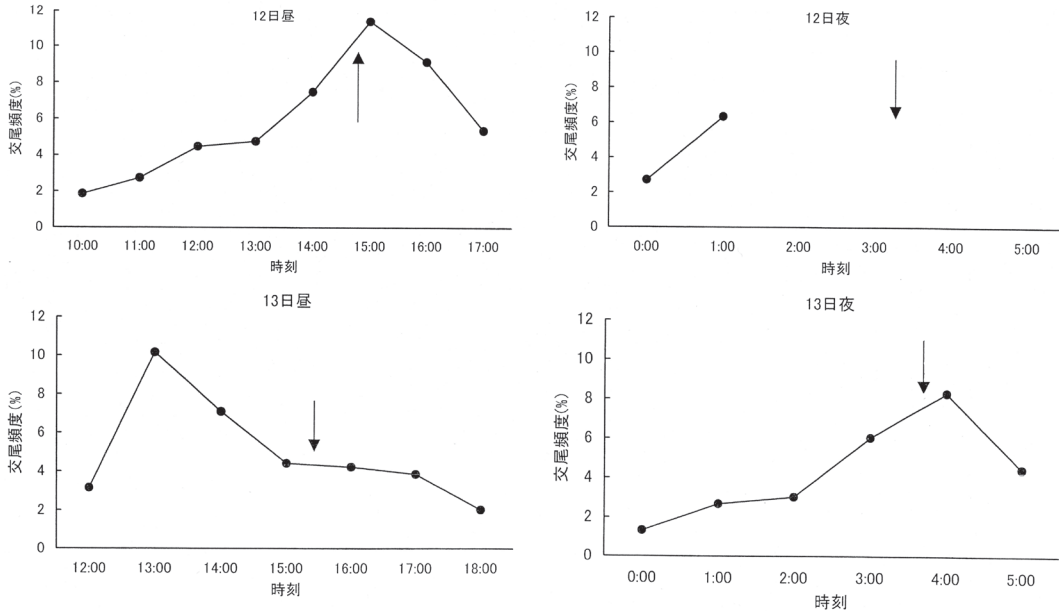


Fig. 5. 2002年7月12日と13日におけるフトヘナタリの交尾頻度の日周変化. 矢印は最干潮時刻.

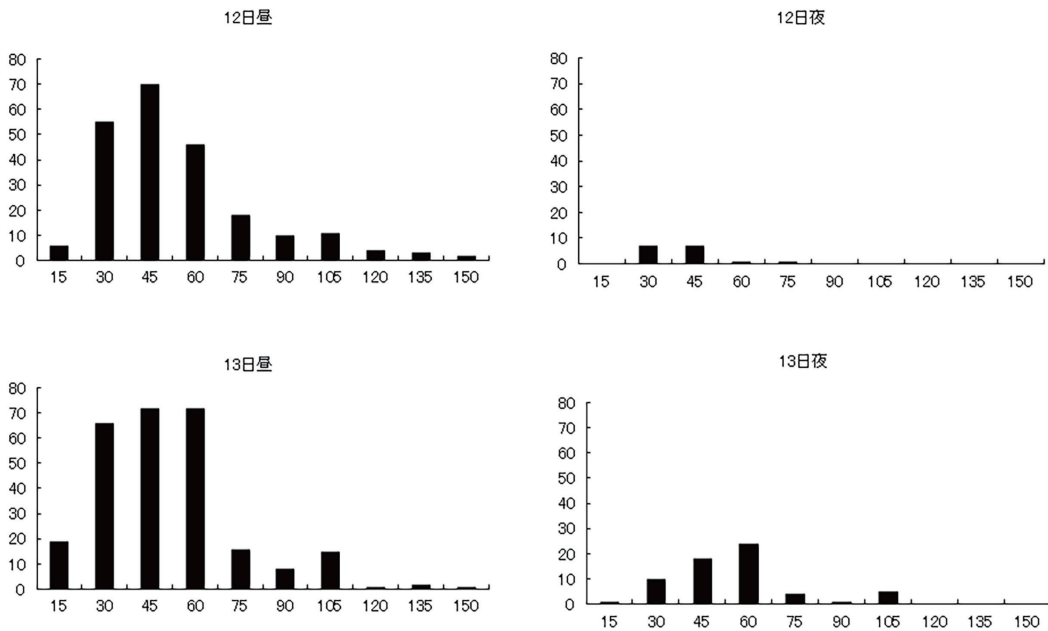


Fig. 6. 2002年8月12日と13日における交尾継続時間の頻度分布.

1840 個体, 11月に 1502 個体, 12月に 1954 個体見られた後, 2001年1月には 1255 個体, 2月には 403 個体, 3月には 175 個体と減少した. その後, 4月には 798 個体と増加し始めた. 2001年12月には 649 個体観察されたが, 2002年の1月には

110 個体に急に減少し, その後2月に 144 個体が観察され, 3月に 233 個体, 4月に 397 個体と増加している. また2002年の12月に, 490 個体, 2003年1月に 295 個体, 2月に 205 個体, 3月に 106 個体と減少すると, 4月には 219 個体, 5月

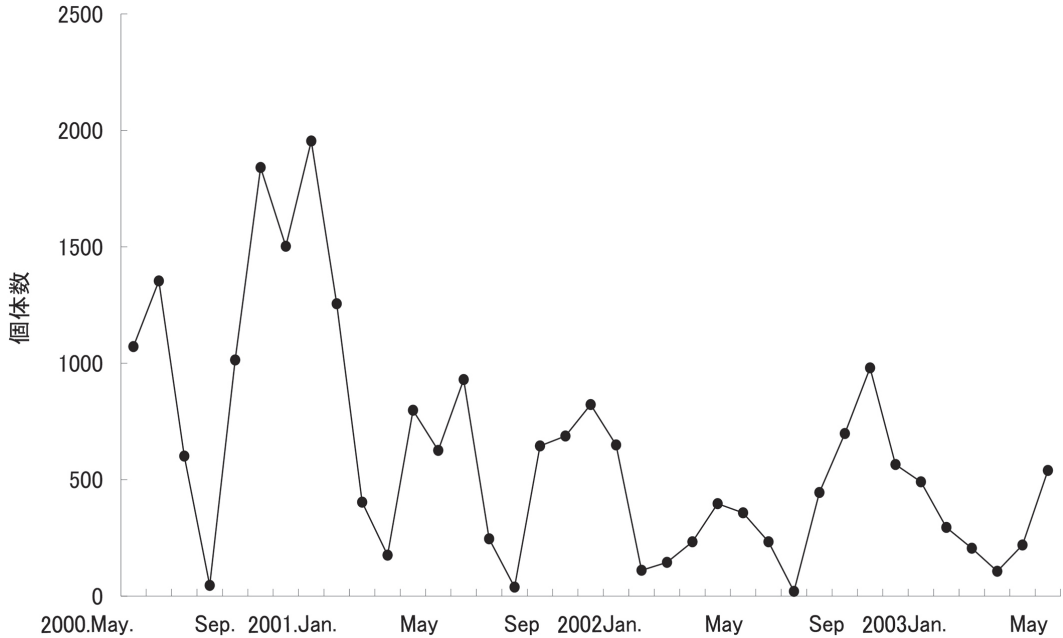


Fig. 7-1. メヒルギに登るフトヘナタリの個体数の季節変化.

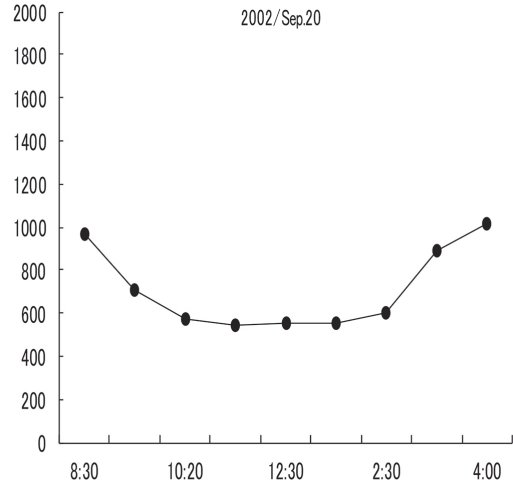
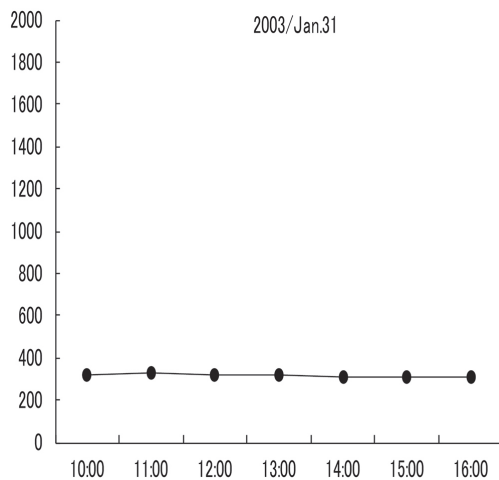


Fig. 7-2. メヒルギに登るフトヘナタリの個体数の経時変化. A : 2002年09月20日(夏期); B : 2003年01月31日(冬期). 矢印は最干潮時刻を示す.

には 539 個体と増加している.

木登り行動の日周活動 Fig. 7-2A に 2002 年 9 月 20 日 (干潮時刻 12:47) の木登り個体数の日周変化を示す. 木登り個体数は, 調査開始時刻である 8:30 では 968 個体であったのが, 最干潮時刻に近づくにつれ減少し 9:20 には 708 個体, 10:20 には 569 個体, 11:20 には 544 個体, 12:30 時点で木登り個体数は 551 個体であった. また最干潮時

刻を過ぎ, 最満潮時刻に近づくとも体数は増加に転じ, 13:30 では, 554 個体, 14:30 では 600 個体, 15:30 では 890 個体, 16:30 においては 1013 個体の木登り個体がみられた.

また, 2003 年 1 月 30 日に行った同様の調査では, Fig. 8-2 B に示すとおり, 干潮, 満潮の関係なく殆ど日周変化は見られず, 木登り総個体数の平均は 316.7 個体 (±13.3) であった.

鹿児島湾におけるウミナ類の分布 Table 1

に、鹿児島湾に面する主要な川と種子島のマングローブ林に面する2つの川でのウミナ類の分類、Fig. 8 にそれらの川の位置を地図上に示した。

大隈半島においては高洲川以南にウミナ類がまったく確認できなかつた。しかし桜島に隣接する本城川より北ではウミナ類がみられた。

ウミナは今回調査を行った川のうちウミナ類が確認された川において78%の確率で確認できた。また逆にカワアイについては愛宕川以外ではまったく確認されなかつた。

Table 1. 鹿児島湾内の河川河口干潟におけるウミナ類4種の分布。○は生息が確認されたことを示す。

地図番号	川の名称	フトヘナタリ	ウミナ	ヘナタリ	カワアイ
1	二反田川		○		
2	湊川				
3	田貫川		○		
4	貝底川		○		
5	八幡川	○		○	
6	愛宕川	○		○	○
7	前田川				
8	樋高川				
9	浜田川				
10	浜平川		○		
11	五位野川	○	○		
12	障子川		○		
13	木ノ下川	○	○		
14	永田川		○		
15	脇田川				
16	新川				
17	甲突川				
18	稲荷川				
19	思川	○	○	○	
20	別府川	○	○	○	
21	網掛川	○	○	○	
22	日本山川	○	○	○	
23	清水川		○	○	
24	天降川	○			
25	須戸川	○	○		
26	検校川		○	○	
27	深港川				
28	松崎川		○	○	
29	本城川			○	
30	高須川				
31	神川				
32	雄川				
33	湊川				
34	大浦川	○			



Fig. 8. 鹿児島湾内の河川河口干潟におけるウミナ類(ウミナ, フトヘナタリ, ヘナタリ, および, カワアイ)の分布を調査した河川図。

考察

本調査地におけるフトヘナタリのサイズ分布の季節変動に関して、若松・富山(2000)の調査では、フトヘナタリの小型個体が極めて少なく、新規加入の時期は特定できなかったとしている。また、大滝ほか(2001b)は、若松・富山(2000)と同様に、小型個体があまり得られなかったと報告している。本研究においては、3 mm以下の個体が2001年9月より多く見られ始め、フトヘナタリの稚貝が9月頃から新規加入することが明らかになった。またそれらの個体は3月-7月にかけて10 mm前後の個体に成長することが明らかになった。しかし、翌2002年においては、小型個体が少なく、新規加入は見られなかった。しかし、少数であるが、出現した3 mm以下の個体は2001年同様、翌夏までに10 mm前後の個体に成長している。以上の結果から、フトヘナタリは本調査地において毎年新規加入を行わないが、それをを行う年には稚貝の新規加入は9月から起こり、冬にかけて3 mm前後に成長し、春から初夏にかけて11 mm前後になるものと推定できる。

大滝ほか (2001b) は、若松・富山 (2000)、大滝ほか (2001b) の調査においてフトヘナタリの小型個体あまり得られなかったことから、新規加入は調査場所以外で行われているか、もしくは、幼貝の定着自体が減少している可能性を示唆した。この研究において、新規加入が見られる年と見られない年が存在することが判明した。従って新規加入の見られない年について前者の仮説は支持できよう。また、後者の仮説については、大滝ほか (2001b) は有機スズ剤汚染、いわゆる環境ホルモンによって引き起こされるインボセックスによる繁殖力の低下や、生息域と定着場所の汚染による幼生や幼貝の高死亡率の可能性をあげた。インボセックスとは、巻き貝の雌に雄の生殖器と輸精管が形成されて発達し、卵形成阻害や輸卵管の入り口が閉塞され、産卵できなくなる一連の症状を指す。本研究では、雄の生殖器を持った個体同士の交尾が2001年観察時では55ペア中3ペア(5.45%)、2002年観察時では100ペア中31個体(31%)と、大滝ほか (2001b) が報告した20%より2001年次には減少、2002年時には増加している。これらの結果を照らし合わせてみると、雄の性器をもつもの同士の交尾が多く見られた年ほど新規加入は起こっていないことになる、これらのことから小型個体が得られない要因として、有機スズ剤汚染の可能性は支持されるかもしれない。

本研究の交尾開始時刻、継続時間の調査では、昼に調査を行った2002年6月12日、7月12日、13日、8月10日での交尾頻度はそれぞれ最干潮時刻の約2時間前、1時間前、1時間後、2時間前にピークがあり、夜に調査を行った7月4日の交尾開始ペアは最干潮時刻1時間後に最も多くみられた。大滝ほか(2001b)の昼に行った調査では、交尾開始時刻は最干潮時刻の約2時間前にピークがあり、夕方になるにつれて緩やかに減少していた。このことから、昼間の交尾ペア数は最干潮時刻よりも前にピークとなる傾向があり、最干潮時刻をはさんだ3時間のあいだによく交尾が見られることがわかった。

また、7月12日夜の調査において、雨が降り

始めると全く交尾が見られなくなったことから、降雨がフトヘナタリの交尾行動を妨害する要因のひとつである可能性が示唆される。今後、大潮以外の様々な環境条件下においての交尾行動を観察する必要があるだろう。

本研究の交尾ペアの調査では、雌雄については上が雄、下が雌のペアであるものが100個体中65ペアと最も多く見られた。次いで雄同士のペアが31ペア、また上が雌、下が雄のペアが3ペア、雌同士のペアが1ペアであった。従って、原則的にはフトヘナタリの雄が交尾時には雌の上に乗っかるという方法をとっているといえよう。また、殻幅サイズについては上個体のほうが下個体より有意に小さいという結果が出た。交尾相手を探すにあたっての高い時間的およびエネルギー的コストのために、サイズ同類交配は陸上の貝では稀である(Baur, 1992)のに対し、Yusa (1996b)はアメフラシの交尾において、大きな雌が好まれ、それらのつがい小さな雌のつがいよりも交尾継続時間が長いことを示した。本研究の結果より、このことがフトヘナタリにも当てはまる可能性が十分あるといえるだろう。仮説を検証するために、今後、交尾継続時間とその交尾ペアの体サイズなどの調査が必要であろう。

本研究の木登り個体数と地表面個体数の季節変動の調査から、本調査地のマングローブ林においてフトヘナタリは、春先から初夏にかけて樹上に多く見られ、7、8月頃には干潟に降り、9月頃から再び多くの個体が樹上に移動し、冬になると再び干潟上に下りる個体が増えるという大きな年周変動が明らかになった。大滝ほか (2002) は、木登り個体が夏期に潮汐に関係した経時移動を行うことと、2週間のマーキング調査によって冬期は夏期より同じ木に留まる個体が非常に多いことを示し、木登り行動の要因として、水没や捕食の回避という短期的な要因と、繁殖周期や冬眠という季節的な要因の可能性をあげた。本研究の日周活動調査によって、冬期には経時移動をほとんど行わないことが明らかになったことから、冬期における木登り行動が冬眠によるという可能性はさらに支持されるだろう。しかし、秋に多い木登り

個体数も、冬期から春先までの間に減少している。これは冬眠の準備の為に多くの個体が樹上に移動し、その後何らかの物理的原因により干潟上に落下、再び活動を始めるまで再度上らないために起こるのではないかと提言できる。また、多くの個体が地上に移動し始める7,8月は、交尾時期と一致する。また、フトヘナタリの交尾は樹上では今のところ観察されていない。これは、普段木登り活動を行っている個体が、繁殖のために地上におりてきている、という要因が考えられる。また、Morton (2004) は、香港のアラムシロ貝の成熟個体が、繁殖行動にエネルギー費やす冬場には成長を行わないということを示した。またフトヘナタリも、木登り行動が、繁殖時期において極端に非活動的であるのは、繁殖に多くのエネルギーを費やし、木登りにおけるエネルギー消費を抑えているためだとも考えられる。2002年9月に行った木登りの経時調査では干潮時にフトヘナタリが樹上から降り、満潮時に再び樹上に戻るという結果が得られた。これは水没を避ける為に起こる行動と考えられる。以上のことから、フトヘナタリの木登り行動には、今のところ交尾周期、潮の干満（水没の回避）、冬眠という要素が影響を与えていると考えられる。今後、木登り行動と繁殖との関係に関しては、樹上個体と地表面上にいる個体の成熟の程度や産卵を終えた雌の割合における季節変化の調査、産卵に関する継続的な調査などが必要であろう。

本研究における、ウミナガ類の鹿児島県における分布について、特にウミナガが随所で大量に見られた。カワアイが愛宕川以外で見られなかったことや、フトヘナタリやヘナタリがウミナガほど多くは確認されなかったことから、ウミナガは環境に対する適応力が他の種に比べ優れており、反対にカワアイについては環境をより選択する種であるといえよう。また本研究調査地を行った鹿児島市喜入町には、国指定の天然記念物となっているメヒルギの自生地がある。しかしこの自生地は、国道の拡張工事によって破壊され、生息していただろうウミナガ類などの巻貝類もほとんど生息していない（大滝ほか、2001a）。対して本研究

を行った愛宕川のマングローブ林は、太平洋の北限マングローブ林とされており、鹿児島県本土において唯一カワアイ、ウミナガ、ヘナタリ、フトヘナタリ全種が生存している非常に珍しい場所であり、生態学的にも非常に重要な位置を占めるのではないかといえる。今後、緊急に何らかの保護措置を講じられるべきであろう。

謝辞

本研究を行うにあたり、適切なご指導、ご助言をいただいた鹿児島大学理学部地球環境科学科多様性生物学講座生態学研究室の皆様にご心からお礼申し上げます。ご多忙の中、共に調査をしていただいた安東美穂、番匠志匠、大滝陽美、小田光夫、小野田剛の各氏にご心からお礼申し上げます。また、論文作成にあたり助言をいただいた武内エリザベス氏、助言や励ましを頂いた生態学研究室の皆様にご深く感謝申し上げます。本稿の作成に関しては、用皆依里様（鹿児島学 URA センター）、および本村浩之先生（鹿児島大学総合研究博物館）には投稿でお世話になりました。本稿の作成に関しては、日本学術振興会科学研究費助成金の、平成26-32年度基盤研究（A）一般「亜熱帯島嶼生態系における水陸境界域の生物多様性の研究」26241027-0001、平成27-29年度基盤研究（C）一般「島嶼における外来種陸産貝類の固有生態系に与える影響」15K00624、令和3-4年度基盤研究（C）一般「都市生態系における外来種および適応在来種の都市進化生態学的分析」21K12327-0001、平成27年-令和3年度特別経費（プロジェクト分）一地域貢献機能の充実-「薩南諸島の生物多様性と其の保全に関する教育研究拠点整備」、および2021年度鹿児島大学学長裁量経費、以上の研究助成金の一部を使用させて頂きました。以上、御礼申し上げます。

引用文献

- Asami, T. 1998. Evolution of mirror images by sexually asymmetric mating behavior in hermaphroditic snails. *American Naturalist*, 152: 225-236.
- Baur, B. 1992. Random mating by size in the simultaneously hermaphroditic land snail *Arianta arbustorum* experiments and an explanation. *Animal Behaviour*, 43: 511-518.

- Morton, B. and Chan, K. 2004. The population dynamics of *Nassarius festivus* (Gastropoda: Nassariidae) on three environmentally different beaches in Hong Kong. *Journal of Molluscan Studies*, 70: 329–339.
- 波部忠重. 1955. カワアイとフトヘナタリの産卵. 貝雑, 18: 204–205.
- 大滝陽美・真木英子・富山清升. 2001a. 北限のマングローブ林周辺干潟における腹足類5種の垂直分布. 九州の貝, 57: 35–45.
- 大滝陽美・真木英子・富山清升. 2001b. フトヘナタリの分布の季節変化と繁殖行動. 貝雑, 60: 199–210.
- 大滝陽美・真木英子・富山清升. 2002. フトヘナタリの木登り行動. *Venus*, 61: 215–223.
- 田代美穂. 1998. カワザンショウガイの生態学的研究. 1997年度茨城大学大学院理工学研究科修士論文.
- 若松あゆみ・富山清升. 2000. 北限のマングローブ林周辺干潟におけるウミナナ類分布の季節変化. 貝雑, 59: 225–243.
- Wells, F. E. 1983. The Potamididae (Mollusca: Gastropoda) of Hong Kong, with an examination of habitat segregation in a small mangrove system. In: B. Morton and D. Dudgeon (eds.) *Proceeding of the Second International Workshop on the Malacofauna of Hong Kong and Southern China*, Hong Kong, 1983, pp.140–154. Hong Kong University Press, Hong Kong.
- 山本百合亜・和田恵次. 1999. 干潟に生息するウミナナ科貝類4種の分布とその要因. 南紀生物, 41: 15–22.
- Yusa, Y. 1996a. Utilization and degree of depletion of exogenous sperm in three hermaphroditic sea hares of the genus *Aplysia* (Gastropoda: Opisthobranchia). *Journal of Molluscan Studies*, 62: 113–120.
- Yusa, Y. 1996b. The effects of body size on mating features in a field population of the hermaphroditic sea hare *Aplysia kurodai* Baba, 1937 (Gastropoda: Opisthobranchia). *Journal of Molluscan Studies*, 62: 381–386.