

潮間帯のタイドプールにおける レイシガイダマシモドキの摂食リズム

山 本 智 子

(京都大学理学部)

Foraging Rhythm of the Whelk *Muricodrupa fusca*
(KÜSTER) (Muricidae) in Intertidal Rockpools

TOMOKO YAMAMOTO

Abstract

YAMAMOTO, TOMOKO (Department of Zoology, Kyoto University). 1993. Foraging rhythm of the whelk *Muricodrupa fusca* (KÜSTER) (Muricidae) in intertidal rockpools. Benthos Research, 45: 43—48.

Foraging rhythm of predatory gastropod *Muricodrupa fusca* (KÜSTER) was investigated in some intertidal rockpools of mid-tide level at the south-west coast of Kii Peninsula. The foraging activity of *M. fusca* did not exhibit clear rhythms with day-night periodicity, high and low tide periodicity nor even semilunar periodicity. Comparison of these results with those from other studies about animals living out of pools evidently indicate that *M. fusca* in the pools do not have any foraging rhythmicity reported in the other studies. It was suggested that such a foraging pattern of the whelk was caused by its long foraging time and less changeable environmental conditions in rockpools. This non-rhythmicity of the foraging was considered not to be so disadvantageous to the living in rockpools.

はじめに

潮間帯に棲む生物は、昼夜の交代や潮汐がもたらす、環境要因の激しく周期的な変化にさらされており、様々な種において、昼夜や潮汐に伴った周期活動が報告されている (PALMER, 1973; ENRIGHT, 1975; NAYLOR, 1985)。

アクキガイ科の肉食性巻貝の摂食活動についても、多くの研究がなされており、摂食活動を制限している要因として、乾燥 (BLACK, 1978; FAIRWEATHER, 1988)・波浪による衝撃 (MENGE, 1974)・捕食者

(GARRITY & LEVINGS, 1981) があげられている。アクキガイ科の多くの種が、このような制限要因が強く働く時期、すなわち、摂食には不利な時期を、摂食を中止し、安全な場所で集団を作りやすごしている (BLACK, 1978; MORAN, 1985; MCQUAID, 1985)。

不利な環境条件を避ける避難場所として利用されているのは、主に岩の割れ目やタイドプールであるが、アクキガイ科の仲間にはもともとそのような場所を中心に生息しているものがある。しかし、このような種がもつ摂食活動のリズムについてはまったく研究されておらず、わずかに、藻食性の笠貝の一種 (*Siphonaria capensis* (Q. & G.)) について、プール内外での活動パターンを比較した例 (BRANCH & CHERRY, 1985) が

あるにすぎない。

この論文では、タイドプール内を中心に生息するアキギライ科の捕食者、レイシガイダマシモドキ *Muricodrupa fusca* (KÜSTER) の摂食リズムについて調査した結果を報告し、あわせて、タイドプール内の特殊な環境が、肉食性巻貝の活動リズムに与える影響を考察する。

調査地と調査方法

調査地は、紀伊半島西南岸の和歌山県白浜町にある京都大学瀬戸臨海実験所付近の岩礁性潮間帯である。この付近の大潮干潮線と大潮満潮線との落差は約2mであり、調査は、干潮線から約1.2mの高さにある平たい岩場で、面積約25.0m²の大きなタイドプールと面積約0.4~1.0m²の8つの小さなタイドプールに棲むレイシガイダマシモドキを対象として行なった。いずれのタイドプールも、底面は凹凸が少なく、深さも浅いため(大プールで15cm、小プールで5cm)、プール内の環境は比較的均一であると思われる。なお、本種は、この調査地では、タイドプール以外の岩礁表面にはほとんど生息していなかった。

調査地の潮汐条件は表1に示す。なお、潮の干満の状況は、干出(exposure)・冠水(submersion)・awashの3つに分けたが(図表中ではLow, High, Awashと表現)、タイドプール内では、岩礁やそこに棲む底生生物が完全に空気中に露出する「干出」という状態はおこり得ない。しかし、周囲の岩礁が干出しタイドプールが海水から孤立した状態では、水温や塩分濃度の変化が大きく、プール内の生物がおかれている環境が、冠水時やawash時(潮の満ち引きの途中で海水面がそ

の場所を通過する時期)とは明らかに異なっている。そこで、本論文では、この状態を「干出」と呼ぶことにする。

摂食個体の割合が、昼夜や潮の干満に伴って変化するかどうかを明らかにするための行動観察を、1991年5, 8, 11月と1992年2月の各月の大潮と小潮の計8日間、2~4時間おきに19~33時間続けて繰り返した。調査は、9プールのうち主に大プールで行なった。毎回20個以上の個体を岩からはがし、摂食中の個体であれば、餌の種類とどのような食べ方をしているかを記録した。

なお、行動を確認する際に各個体を岩からはがす必要があるため、摂食活動を攪乱することになる。この攪乱が観察結果に与える影響を避けるため、各個体が最大調査間隔の4時間では移動できない距離において、プール内で調査場所を順次移動させ、それによって、同一個体の観察には12時間以上の間隔があくようにした。

また、摂食個体の割合に半月周期性があるかどうか調べるために、それぞれの調査日(大潮と小潮の日)とその前後各2日間の計5日間、昼の干潮時または昼夜の干潮時に各一回ずつ、8つの小プールにおいて同様の行動観察を行なった。

結 果

1) 餌の種類と摂食方法

捕食されているところが観察された餌の種類を、表2に示す。小型の藻食性巻貝であるタマキビ類(Littorinacea)や固着性二枚貝のイガイ類(Mytilidae)の稚貝、ウノアシガイ(*Patelloidea saccharina* (REEVE))・コガモガイ(*Collisella heroldi*

Table 1 Duration of each tidal condition and the time of the lowest water.

Date	Spring/ Neap	Tidal condition(hrs)			Time of the lowest water	
		Low	High	Awash		
May 14.'91	Spring	8.7	10.0	5.4	23:29	11:53
May 22.'91	Neap	12.1	4.4	7.5	6:03	18:05
Aug. 12.'91	Spring	9.3	11.3	3.5	23:45	12:07
Aug. 4.'91	Neap	6.7	9.5	7.8	7:04	18:58
Nov. 6.'91	Spring	7.1	10.7	6.3	23:17	11:28
Nov. 12.'91	Neap	7.1	9.1	7.9	4:17	17:34
Feb. 18.'92	Spring	12.1	8.6	3.4	23:44	12:00
Feb. 12.'92	Neap	16.6	2.7	4.8	4:16	18:17

(DUNKER)・カラマツガイ (*Siphonaria japonica* (DONOVAN)) の笠貝 3種が主な餌種であった。タマキビ類とイガイ類に対しては、ほとんどの場合、殻に穴をあけ、そこから軟体部を食べていたが、笠貝に対しては、岩からはがし、餌の腹足の方から摂食しており、殻への穿孔はみられなかった。

2) 摂食個体の割合の周期性

各調査日ごとに摂食個体の割合を昼夜別にまとめたところ、季節を通して、また、大潮・小潮のどちらの潮汐条件でも、昼夜共に摂食が観察され(図1)、昼夜間で有意な違いはなかった (MANN-WHITNEY U-test ; $p > 0.05$)。

摂食個体の割合を、干出・冠水・awash の各状態の間で比較した結果を図2に示す。各調査日内で、潮の

状態別に摂食個体の割合を比較したところ、有意な差はみられなかった (KRUSKAL-WALLIS test ; $p > 0.05$)。また、5月の大潮、11月の大潮・小潮の満潮時と8月の小潮のawash 時には摂食個体が観察されなかつたが、季節や大潮・小潮を問わず、特定の潮の状態では摂食を行なわない、という現象はみられなかつた。

91年5、8、11月と92年2月の大潮と小潮の日とその前後2日ずつ、計5日間について、大潮と小潮の間で干潮時の摂食個体の割合を比較した結果(図3)、どの月においても有意な差は検出できなかつた (MANN-WHITNEY U-test ; $p > 0.05$)。

したがって、摂食個体の割合の変化には、日周性・潮の干満に伴う周期性・半月周期性のいずれの周期性も認められなかつた。

Table 2 Prey species and percentage of prey individuals which were drilled on their shells

Prey species	Number of observation	Number	Percentage
		of drilled prey	of drilled prey
Littorinacea	44	33	78%
Mytilidae	10	10	100%
Limpets	Patelloidea saccharina	3	0%
	Collisella heroldi	9	0%
	Siphonaria japonica	16	0%
others	8	4	50%

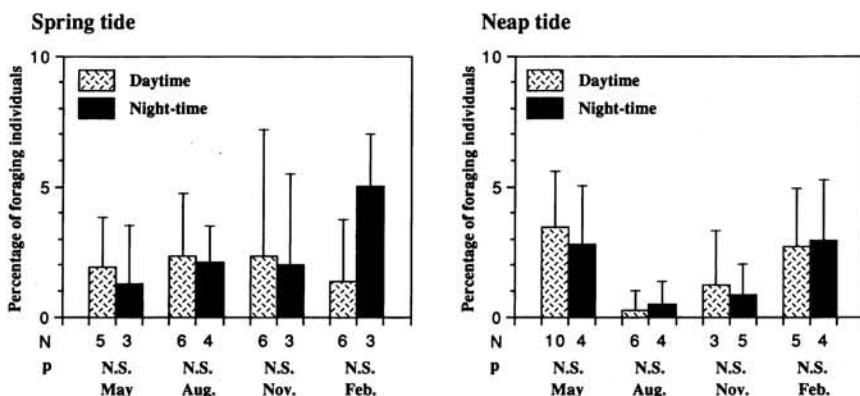


Fig. 1 Comparison of percentage of foraging individuals between daytime and night-time. Vertical bar shows SD. N is the number of times of observations. MANN-WHITNEY U-test was used in the comparisons (N. S. : $p > 0.05$)

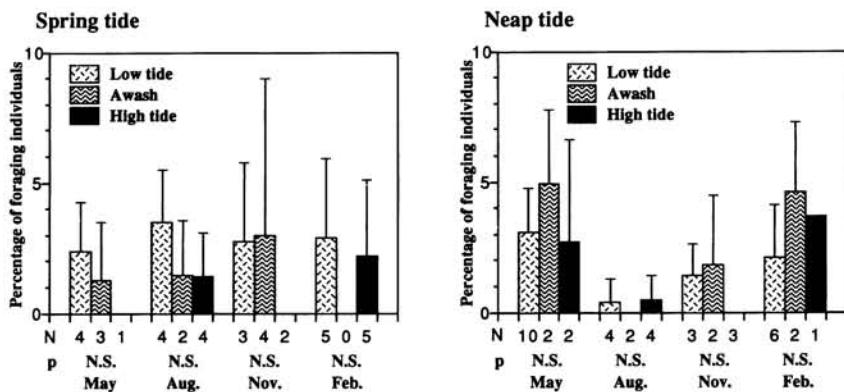


Fig. 2 Comparison of percentage of foraging individuals among different tidal conditions. Vertical bar shows SD. N is the number of times of observations. KRUSKAL-WALLIS test was used in the comparisons (N. S. : $p > 0.05$).

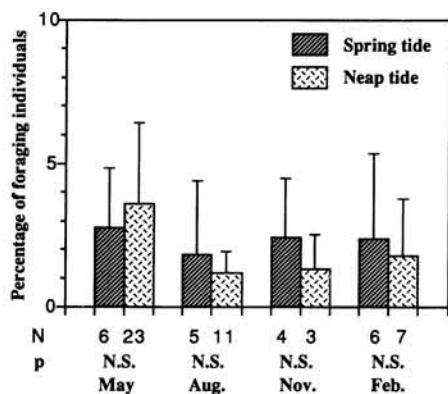


Fig. 3 Comparison of percentage of foraging individuals between spring and neap tide. Vertical bar shows SD. N is the number of times of observations. MANN-WHITNEY U-test was used in the comparisons (N. S. : $p > 0.05$).

考 察

プール内に棲むレイシガイダマシモドキの摂食リズムを調査した結果を、アクギガイ科の他種を対象にしてプール外で行なわれた研究結果と比較してまとめると、以下のようになる。

まず、本調査では、摂食個体の割合に、昼夜や潮の干満に伴う周期はみられなかった(図1・2)。5月の

大潮、11月の大潮・小潮の満潮時と8月の小潮のawash時には摂食個体が観察されていないが、5月の大潮と11月の大潮は波が高く、満潮時に特にその影響が大きかったのではないかと考えられる。8月の小潮時は、全体的に摂食個体の割合が低く、潮汐以外の要因が働いていると思われる。このように、本種は、大潮干出時にはまったく摂食しない *Morula musiva* (KIENER) と *Thais clavigera* (KÜSTER) (ABE; 1989) や、満潮時にのみ活動する *Dicathais aegrota* (REEVE) (BLACK; 1978) とは異なっている。

また、MORAN(1985)は、*Morula marginalba* (BLAINVILLE)において、冠水時間が月齢によって変化する潮間帯上部では、冠水時間が長い大潮前後に捕食率は最大となり、冠水時間が変化しない潮間帯中部では、日中に干出するような月齢の時に捕食率が最低となることを明らかにし、摂食活動に半月周期性が存在することを示した。同様に、MCQUAID (1985)は、*Nucella dubia* (KR) が、満潮時の潮位が高くなる大潮前後に潮間帯上部へ移動し、捕食率を上げることを示し、明白な半月周期の摂食リズムを持つとした。このように、半月周期は、乾燥等への適応のため、干満の時刻や干出・冠水時間の長さの潮汐条件が異なる大潮・小潮間で、摂食率が変化することによって生じることが多い。しかし、本調査では、潮汐条件に大潮・小潮間で明らかな違いがあるにも関わらず(表1)、大潮と小潮の間で摂食個体の割合に差はなく(図3)、摂食活動に半月周期性はみられなかった。

以上のことから、レイシガイダマシモドキは、昼夜や潮汐に伴う明確な摂食リズムを持たないことが明ら

かになった。その原因として、摂食に要する時間が長すぎるため、昼夜の交代や潮の干満によって環境条件が変化しても、摂食を続けるを得ないという可能性が考えられる。MENGE (1974) は、*Acanthina punctulata* (SOWERBY) がタマキビ類を食べる場合、すべての個体に対して穿孔し、平均して約28時間を摂食に要するとしている。本調査では、レイシガイダマシモドキは、タマキビ類の4分の3に穴を開けており(表2), *A. punctulata* と同様、摂食には長時間を要すると推測される。しかし、MENGE (1974) によると、*A. punctulata* は、不利な条件下で摂食を行なう時間をできるだけ短くするように摂食開始のタイミングをコントロールしている。もし、レイシガイダマシモドキが、潮の干満や昼夜の交代にあわせて摂食の開始をコントロールしているのであれば、やはり、摂食個体の割合に何らかの周期性を示すはずであるが、そのような周期性はみられない。

したがって、タイドプールにおける本種の摂食リズムには、摂食時間が長いこと以外の要因も関係していると考えられる。タイドプール内では、腹足類の活動を制限するであろう様々な要因が緩和されている。干潮時も海水中にあり、「乾燥」からはほぼ開放されているし、プールの様なくぼみの中では、「波浪による衝撃」も避けにくい。加えて、本調査を行なったタイドプールの底面には凹凸が少ないため、より上位の捕食者に捕獲される危険を避けて、プール内のより目立たない場所へ逃げ込むといった行動も考えにくい。すなわち、本調査の対象となったレイシガイダマシモドキは、摂食中であるなしに関わらず捕食される危険率が一定であると考えられる。このように、本調査で明らかになったプール内のレイシガイダマシモドキの摂食パターンは、その摂食活動を制限する要因に変化が少なく死亡率が摂食を行なうタイミングに左右されることが少ない、という環境下に棲む摂食時間の長い捕食者にとって、合理的なパターンであると考えられる。

本調査地では、レイシガイダマシモドキのタイドプールへの依存度がきわめて高く、プール外における本種の摂食リズムとの比較ができなかった。しかし、笠貝の一種、*S. capensis* が、プール内では昼夜の干潮時に活動するが、プール外では夜間の干潮時にしか活動しない(BRANCH & CHERRY, 1985) ことから、レイシガイダマシモドキにおいても、プール内外で違う摂食リズムをもつことが推測される。今後の研究によって、この点を明らかにすれば、本種のみならずその餌となっている笠貝類についても、プール

内に棲む固体のおかれている環境の特殊性を理解する一助となるであろう。

謝 辞

本論文をまとめるにあたって、京都大学の川那部浩哉教授、原田英司教授、岩崎敬二博士をはじめとした動物生態学研究室の大学院生の方々には、草稿を読んでいただき、貴重なご意見をいたしました。また、京都大学瀬戸臨海実験所の方々には、調査にあたって様々な便宜をはかっていただきました。ここに深く感謝いたします。

文 献

- ABE, N., 1989. Prey value to the carnivorous gastropods *Morula musiva* (KIENER) and the two forms of *Thais clavigera* (KÜSTER): Effect of foraging duration and abandonment of prey. *Malacologia*, 30: 373-395.
- BLACK, R., 1978. Tactics of whelks preying on limpets. *Mar. Biol.*, 46: 157-162.
- BRANCH, G. M. and M. I. CHERRY, 1985. Activity rhythms of the pulmonate limpet *Siphonaria capensis* Q. & G. as an adaptation to osmotic stress, predation and wave action. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 87: 153-168.
- ENRIGHT, J. T., 1975. Orientation in time: endogenous clocks. In, *Marine ecology*, ed. by O. KINNE, Wiley-Interscience, London, pp. 917-944.
- FAIRWEATHER, P. G., 1988. Movements of intertidal whelks (*Morula marginalba* and *Thais orbita*) in relation to availability of prey and shelter. *Mar. Biol.*, 100: 63-68.
- GARRITY, S. D. and S. C. LEVINGS, 1981. A predator-prey interaction between two physically and biologically constrained tropical rocky shore gastropods: direct, indirect and community effects. *Ecol. Monogr.*, 51: 267-286.
- MCQUAID, C. D., 1985. Differential effects of predation by the intertidal whelk *Nucella dubia* (KR.) on *Littorina africana knysnaensis* (PHILLipi) and the barnacle *Tetraclita serrata* (DARWIN).

- J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 89: 97-107.
- MENGE, J. L., 1974. Prey selection and foraging period of the predaceous rocky intertidal snail, *Acanthina punctulata*. *Oecologia*, 17: 293-316.
- MORAN, M. J., 1985. The timing and significance of sheltering and foraging behaviour of the predatory intertidal gastropod *Morula marginalba* BLAINVILLE (Muricidae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 93: 103-114.
- NAYLOR, E., 1985. Tidally rhythmic behaviour of marine animals. *Symp. Soc. Exp. Biol.*, 39: 63-93.
- PALMER, J. D., 1973. Tidal rhythms: The clock control of the rhythmic physiology of marine organisms. *Biol. Rev.*, 48: 377-418.

〒606-01 京都市左京区北白川追分町

京都大学理学部動物学教室

山本智子