

博士論文

七北田川河口域の塩性湿地に生息する  
カワザンショウガイ科巻貝の生態に関する比較研究

Comparative Studies on the Ecology of Assimineid Snails Inhabiting

Salt Marshes in the Nanakita River Estuary

倉田 健悟

平成10年

# 目次

	頁
第一章 序 論	1
第二章 七北田川河口域におけるカワザンショウガイ科巻貝の分布と個体群動態	
はじめに	4
研究地域	4
材料と方法	
(1) 七北田川河口域とその周辺域における分布調査	5
(2) 定量採集調査	5
(3) 環境要因の測定	6
(4) 個体の分布様式の記述	7
(5) 移動行動の調査	7
結 果	
(1) 七北田川河口域とその周辺域における分布	8
(2) 垂直分布	8
(3) 環境要因と巻貝の密度	9
(4) 密度の経時変化	10
(5) 個体の分布様式	11
(6) カワザンショウガイのマーキング実験	11
(7) クレイロカワザンショウガイのマーキング実験	12
考 察	
(1) 分布と環境要因	12
(2) 定着後まもない個体の密度と分布	14
(3) 個体の分布様式と移動行動	15
第三章 蒲生潟のヨシ湿地におけるカワザンショウガイとクレイロカワザンショウガイ の生活環と二次生産量	
はじめに	17
材料と方法	
(1) 個体群の解析	18
(2) 軟体部の乾燥重量	18
(3) 成長量と成長率	18
(4) 二次生産量	19
結 果	

(1) アロメトリー.....	19
(2) 生活環.....	20
(3) 成長量と成長率.....	21
(4) 密度の月変化と二次生産量の季節性.....	22
(5) 年のP/B比.....	22
考察	
(1) 生活環.....	23
(2) 二次生産量.....	24
第四章 カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの生活史形質と体サイズの性的二型の比較	
はじめに.....	26
材料と方法	
(1) 個体群の解析.....	27
(2) 繁殖器官とその発達の度合い.....	27
(3) 交尾行動.....	27
(4) 卵と幼生.....	28
結果	
(1) 成長と生存.....	28
(2) 繁殖器官の発達の度合い.....	29
(3) 交尾行動.....	30
(4) 卵と幼生.....	30
考察	
(1) 性的成熟と体サイズの性的二型.....	31
(2) 卵と幼生.....	32
(3) 生涯の繁殖機会数、野外寿命、繁殖開始齢.....	32
第五章 カワザンショウガイ類の利用している餌資源に関する安定同位体による解析	
はじめに.....	35
材料と方法	
(1) 野外サンプルの採集.....	36
(2) 摂食実験のための餌の調製.....	37
(3) 摂食実験.....	37
(4) 安定同位体比の測定.....	38
結果	
(1) 野外採集のサンプルの安定同位体比.....	39
(2) 摂食実験のサンプルの安定同位体比とC/N.....	39
(3) 糞数.....	39

考 察	
(1) 炭素安定同位体比	40
(2) 窒素安定同位体比	42
(3) 塩性湿地における大型底生動物の餌資源	43
第六章 総合討論	
(1) 分布と加入量の年変動	44
(2) 生活史形質と体サイズの性的二型	45
(3) 場所をめぐる競争と餌をめぐる競争	47
摘 要	49
謝 辞	51
引用文献	52
図一覧	58
表一覧	64
図 表	66

# 第一章

## 序 論

生物学的に近縁な複数種が混在して同所的に生息している状況は自然界でよく見られる。一方、生態学の古典的な考えに、「食物その他の生活要求の類似した種は、競争の結果として、同じ場所に共存を続けることはできない」という競争的排除則 (competitive exclusion principle) があり、近縁な複数種の共存の問題は生態学の主要なテーマであった。関連した「棲み分け」や「食い分け」の概念は、同所的に生息している近縁な複数種において、実際には生息場所や食性などに微妙な差があって共存が可能になっていることを多くの実例とともに示した (e.g., Schoener 1974, Brown 1975, Arnold 1987)。また、同所的に生息している以上、生物にとっての環境条件はあるスケールで同じであるが、その環境に適応して進化してきた複数種の生態的特徴の差異がもしあれば、そのことはそれぞれの種が異なる選択圧を受けてきたことを示唆し、なぜ種間で異なっているのか、という生態学的に興味深い問題につながる。したがって、同所的に生息している近縁な複数種を材料にしてそれらの生態を調べることは、近縁な複数種の共存機構と生態的特徴の進化の両方の問題にとって有効かつ有望な研究アプローチである。

野外で採集した一部の個体の生理的性質や行動的性質を実験室で調べて種間で比較することは研究を進める上での一つの方法ではあるが、その実験結果が野外の個体群にそのまま当てはまるとは限らない。近縁な複数種が野外で実際にどのような生活を送っているか、世代を重ねて個体群としてどのような生活環を送っているかを調べるのが、同所的に生息している近縁な複数種の生態的特徴を知る上で必要不可欠である。どのような材料を使ってどのような場所で研究を行うにせよ、先行する研究がない場合はある地域を研究地域として選んでその場所の群集や個体群を研究対象とし、まずは詳細に分布・個体群動態・生活史を研究することが必要である。なぜならば、同所的に生息している近縁な複数種の個体群動態と生活史が分からなければ、近縁な複数種の共存機構と生態的特徴の進化の両方の問題にとってそれらが重要な要因として関係しているのかどうか、という本質的な部分を検討することができないからである。

大西洋沿岸から北海周辺の沿岸域に分布する底生性の腹足類Hydrobiidae科は近縁な複数種の共存機構に関する多くの研究で材料として用いられてきた。*Hydrobia*属の3種、*H. ventrosa*、*H. neglecta*、*H. ulvae*は汽水性の河口や干潟に生息し、塩分に対する分布範囲、波あたりの穏やかな潟または波浪の程度の強い河口に対する選好性、発生様式・卵サイズ・卵数などの繁殖戦略等が相違している (Lassen 1979, Lassen & Clark 1979, Cherrill & James 1985)。3種の生活史戦略と環境条件との関係についてはBarnes (1990, 1993, 1994) が詳細に研究した。また、*H. ventrosa*と*H. ulvae*について、両種が共存して生息している地点といずれかの種のみが生息している地点の間で、2種の体サイズの変異を調べたところ、異所的な地点では体サイズに種間の差異が見られないのに対して同所的な地点では体サイズが種間で異なっていた (Fenchel 1975)。その理由として、Fenchel (1975) とFenchel & Kofoed (1976) は、餌の粒子サイズに関する種間の競争的相互作用の結果、

同所的な地点で種間の体サイズの分岐が進化し、体サイズと関係した餌の粒子サイズの食べ分けによって安定的な共存が可能になっていると主張した。しかし餌の粒子サイズの食べ分けで種間の体サイズの分岐を説明することは不相当であるという反論や (Levinton 1982, Cherrill 1988)、異所的な地点と同所的な地点での体サイズの差異は環境条件によって説明できるという反論

(Cherrill & James 1987, Saloniemi 1993) がなされた。Gorbushin (1996) は野外における成長と生存を見るケージ実験から、*Hydrobia*属の形質置換は遺伝的な現象ではなく、環境条件によって説明されるとした。このように、近縁な複数種の共存機構に関するテーマのもとで3種の*Hydrobia*属の生態の比較研究は主に欧州において精力的に行われてきた。

Hydrobiidae科と同じRissoacea超科に属するカワザンショウガイ科 (Assimineidae) は、熱帯域と温帯域に広く分布する小型の底生性巻貝である (Abbott 1958)。Assimineae属には50~60種が含まれるが生態の知られている種はわずかであり (Abbott 1958)、カワザンショウガイ科の巻貝に関する研究は少ない。Fowler (1977) はカリフォルニアの塩性湿地で普通に見られる*Assimineae californica* (Tryon) の生物学と生活史を調査し、Fowler (1980) は*A. californica*の繁殖生物学を詳細に記述した。Sander (1950, 1952) とSander & Siebrecht (1967) はヨーロッパのカワザンショウガイ類*Assimineae grayana* Flemingの幼生の形態、産卵、季節性を研究し、Seeleman (1968) は*A. grayana*の孵化に関するいくつかの生態的側面を議論した。また、Fortuin et al. (1981) はオランダの南西部において*A. grayana*の個体群構造を研究し、Suzuki et al. (1997) はタイのマングローブ湿地に生息する*Ovassimineae brevicula*の個体群構造と分布を研究した。Abbott (1958) はAssimineae属の分類を詳しく述べ、その生態的特徴を議論した。彼はAssimineaeの巻貝は湿った泥や朽ちた木の上を動くことができるだけでなく水中でもまた活動的であり、他の紐舌型の歯舌を持った前鰓類と同様にデトリタス食であると報告した。日本ではカワザンショウガイ科に属するカワザンショウガイ (*Assimineae japonica* v. Martens) が河口域の塩性湿地や干潟で普通に見られる (和田ら 1996)。しかし日本のカワザンショウガイ科についての分類学的研究はなされているが (波部 1942, 1943)、生態学的研究はほとんど行われていなかった。

カワザンショウガイ類の主な生息場所である塩性湿地の生態系はデトリタス食物連鎖が優占するとされる。一次生産者としての陸上の維管束植物、海洋の大型藻類、珪藻などの微小藻類、そしてそれらを起源とした有機物と分解者の微生物の集合体であるデトリタスなどが、一次消費者である大型底生動物の餌となり、さらに大型底生動物を捕食する魚や鳥などの捕食者が二次消費者である。大型底生動物の中でも摂食様式によって懸濁物食者、堆積物食者などと分類されるものが重要な消費者となり、懸濁物食者と堆積物食者はデトリタス食物連鎖において重要な役割を担っているとされる。しかしながら、懸濁物食者と堆積物食者が実際に何を食べて栄養としているのかを明らかにすることは困難であったため、デトリタス食物連鎖における餌をめぐる競争といった視点から、塩性湿地の生物群集において同じ栄養段階に属する複数種の共存に注目した研究は非常に少ない。宮城県東部の七北田川河口域にはカワザンショウガイ類の生息場所である塩性湿地があり、カワザンショウガイとカワザンショウガイ科に属するクリイロカワザンショウガイ (*Angustassimineae castanea* (Westerlund)) とムシヤドリカワザンショウガイ (*Angustassimineae parasitologica* Kuroda) の3種の種名が1981年に行われた底生動物相の調査で報告されている (武田未発表; 波部氏同定)。しかしながら、塩性湿地に生息するデトリタス食のカワザンショウガイ類

を材料にした近縁な複数種の共存機構に関するテーマのみならず、これら3種の分布・個体群動態・生活史といった生態学的研究は全くなされていなかった。

以上の背景から、本研究では塩性湿地に生息する複数種のカワザンショウガイ類を材料とし、七北田川河口域を研究地域として選んでカワザンショウガイ類の個体群を研究対象とし、まずは詳細に分布・個体群動態・生活史を研究することを目的とした。ムシヤドリカワザンショウガイの個体数はカワザンショウガイおよびクリイロカワザンショウガイと比較して少なかったため、本研究では個体数の多かったカワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの2種に焦点を絞って研究を進め、得られた結果をもとに生態的特徴の進化と近縁な複数種の共存機構の両方の問題に関して考察した。

この論文の第一番目の目的は、カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの分布、行動、個体群動態、生活環、成長、二次生産量、生活史形質、体サイズの性的二型、利用している餌、等の野外における生態的特徴を明らかにすることである。第二番目の目的は、これらの生態的特徴を種間で比較し、生態的特徴の進化と近縁な複数種の共存機構の問題に関して論議することである。本論文はこの序論と第二章から第五章までの以下の内容の章および総合討論によって構成されている。

第二章：七北田川河口域における分布と個体群動態

第三章：生活環と二次生産量

第四章：生活史形質と体サイズの性的二型の種間の比較

第五章：利用している餌資源に関する安定同位体による解析

第六章：総合討論

総合討論ではカワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの生態的特徴をまとめ、(1) 分布と加入量の年変動、(2) 生活史形質と体サイズの性的二型、(1) 場所をめぐる競争と餌をめぐる競争、の3点について考察した。

## 第二章

### 七北田川河口域におけるカワザンショウガイ科巻貝の 分布と個体群動態

#### Distribution and population dynamics of assimineid snails in the Nanakita River Estuary, Japan

#### はじめに

カワザンショウガイ科の巻貝は日本の河口域の塩性湿地や干潟に生息する代表的な底生動物であり、本州から琉球列島に至る地域に分布が認められる（和田ら 1996）。なかでもカワザンショウガイ (*Assiminea japonica*) は最も普通に見られ、朝鮮半島や中国北部などの東アジア一帯に広く分布している。ところが、カワザンショウガイ科の巻貝は各地の底生動物相の調査において出現する種の一つとして記載されることは多いものの、生態分布と環境要因との関係を詳しく報告した例は極めて少ない。例えば、宮城県東部に位置する蒲生潟 (Fig. II-1) の底生動物相の調査（土屋と矢島 1975）では、カワザンショウガイが代表的な種として報告されているが、土壌の有機物含有率やシルトクレイ含有率などに対する出現範囲が示されているだけである。蒲生潟ではカワザンショウガイの他に、カワザンショウガイ科の巻貝としてクリイロカワザンショウガイ

(*Angustassiminea castanea*) とムシヤドリカワザンショウガイ (*Angustassiminea parasitologica*) の生息が1981年の調査で確認されたが（武田 未発表; 波部氏同定）、生態分布と環境要因との関係を詳しく調べるまでには至らなかった。

底生動物の分布は環境要因との関係によってのみ決まっているのではなく、例えば浮遊幼生が加入する際の分布や定着後の底生生活における移動行動も分布に影響するであろう。また分布は季節的にも変化し得る。そこで、本研究ではまずカワザンショウガイ類の密度と環境要因との関係を解析し、経時的な定量採集調査によって密度分布の季節変化を調べた。カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイについては、サンプルに含まれる小個体の解析から定着後まもない個体の分布を、マーキング実験から個体の移動行動の性質を調べ、分布に影響する要因を検討した。

#### 研究地域

この研究は主に宮城県東部の七北田川河口域において行われた (Fig. II-1)。七北田川河口域とは汽水性の蒲生潟を含む、平水時において塩水が入る河口からおよそ4.5kmの地点（栗原 1988）ま

での感潮域を指す。蒲生潟は河口から200m上流で七北田川と導流堤を介して繋がり、水の交換は導流堤に設置された3基の水門を通して主になされるが、高潮時には導流堤を越えて汽水が流出入する。蒲生潟の塩分は潮汐と河川流量の変動によって変化し、潟の中央部ではおよそ5~30%の範囲で変動する(栗原ら 1994)。水温は7月と8月に最も高くなり、これらの時期の日最低および日最高水温はそれぞれ平均20℃と25℃であるのに対し、水温が最も低くなる1月と2月には、それぞれ平均3℃と8℃となる(栗原ら 1994)。低潮時には七北田川河口付近から蒲生潟中央部にかけて砂泥質の干潟が現れるが、潟の中央部から北部は比較的深く、低潮時においても干出しない(菊地ら 1980)。蒲生潟の岸の大部分は*Phragmites australis* (Trin.) が優占するヨシ群落の湿地によって囲まれている(Figs. II-1 & II-2)。ヨシ湿地はほぼ潮間帯上部に位置し、満潮時にヨシ湿地の大部分は冠水するが、ヨシ湿地の最も高い場所は春の大潮の満潮時にのみ冠水する(Takeda & Kurihara 1988)。ヨシ湿地においては、有機物に富んだ砂泥質の土壌の上にヨシの枯れた葉や茎のリターが堆積している。

## 材料と方法

### (1) 七北田川河口域とその周辺域における分布調査

七北田川河口域におけるカワザンショウガイ類の分布を調べるため、1992年11月にヨシが優占する塩性湿地に複数の調査地点を設け(Fig. II-1)、目視によるカワザンショウガイ科巻貝の生息分布調査を行なった。また、カワザンショウガイ類が生息している可能性がある場所として七北田川下流部と井戸浦を含む名取川河口域を徒歩で観察し、カワザンショウガイ科巻貝が生息しているか目視により調べた。

### (2) 定量採集調査

#### (2-1) 調査地点

潮間帯に生息する底生動物の密度分布を調べるため、蒲生潟の干潟とヨシ湿地の境界線に対して垂直に干潟からヨシ湿地へ3本のトランゼクトライン(Tr. M, Tr. P, Tr. Q)を設置した(Fig. II-1)。地形の勾配を考慮して2.5~10m間隔に調査地点を設け、各地点でコドラート法による底生動物の定量採集を行った(後述)。その他に、定点の調査地点として蒲生潟北部の2地点(St. A10, St. A25)と七北田川左岸の2地点(St. R1, St. R3)を選んだ。以下、トランゼクトラインの水平距離もしくは定点の調査地点間を結ぶ直線の水平距離を用いて調査地点名を表す。例えば、Tr. Mにおいて干潟とヨシ湿地の境界線に対して垂直に境界線からヨシ湿地へ水平距離10mの地点をSt. M10と呼び、同様にSt. A10は10mの地点を表し、St. R1は1mの地点を表す。

#### (2-2) 調査の時期および採集方法

各月の下旬のある日、ヨシ湿地が干出した(河口の閉塞により蒲生潟の水位が高く、ヨシ湿地

が冠水していた1992年10月のサンプリングは除く) 日中の干潮時にコドラート法による底生動物の定量採集を行った。20cm×20cmの方形枠をランダムに基質の上に置き、方形枠内の高さ約5cmより上のヨシの茎を剪定バサミで切り取った。次に方形枠に沿って基質のリターを剪定ハサミで切り離して枠内のリターをポリエチレン袋に採集し、さらに土壌表面の底生動物をピンセットを用いて全てポリエチレン袋に採集した。1992年3月から1993年2月までは方形枠内の表層から約2cmの深さまでの土壌をスクレイパーで掘って採取し、目合い0.5mmの篩を通して篩上に残ったものを別のポリエチレン袋に入れ、10%中性ホルマリンで固定した後に研究室へ持ち帰った。St. M-5でのみ1個、その他の調査地点では2~8個の方形枠の繰り返しをとった。リターと底生動物を採集したサンプルを研究室へ持ち帰って底生動物を選別し、10%中性ホルマリンで固定した後70%エタノールに置換して標本を保存した。実体顕微鏡を使用して種を同定し、出現した種の個体数を計数した。1992年6月から1997年4月まで主にTr. Mの調査地点において以上の作業を行った。1993年5月~1994年4月には蒲生潟北部の2地点 (St. A10, St. A25) と七北田川左岸の2地点 (St. R1, St. R3) で、1995年7月にはTr. PとTr. Qで同様の定量採集調査を行った。いずれの地点においても、1994年9月~1995年6月は調査を行わなかった。

### (2-3) サイズの小さい個体の出現の調査

巻貝の種の同定の際にサンプル中の個体のサイズが大きい群と小さい群との二山型の分布を示す場合があったので、1993年3月~1997年4月の定量採集調査のサンプルについて、定着後まもない個体の出現を把握するために以下の作業を行った。すなわち、サンプル中の個体のサイズが大きい群と小さい群との二山型の分布を示し、小さい群に含まれる個体がカワザンショウガイでは殻高およそ5mm以下、クリイロカワザンショウガイでは殻高およそ4mm以下であるとき、それらを大個体 (Large) と小個体 (Small) とに分けて個体数を計数した。ムシヤドリカワザンショウガイについてはいずれのサンプルについても明らかな二山型の分布を示さなかったため、2群に分ける作業を行わなかった。また、1995年9月下旬に蒲生潟のヨシ湿地を徒歩で観察し、カワザンショウガイ科巻貝の当年の定着後まもない個体が出ているか調べた。

### (3) 環境要因の測定

生息場所の環境要因として以下の項目を測定した。

#### (3-1) 土壌の水分含有率

土壌を表層から約2cmの深さまでを一つかみポリエチレン袋に採取して研究室へ持ち帰った。土壌の湿重量を測定した後、105℃で24h乾燥させて乾燥重量を測定した。湿重量から乾燥重量を差し引いた重量の湿重量に対する百分率を土壌の水分含有率とした。

#### (3-2) 土壌の有機物含有率 (灼熱減量)

水分含有率を測定した後、乾燥させた土壌をマッフル炉で550℃で8h焼却して灰重量を測定した。乾燥重量から灰重量を差し引いた重量 (灼熱減量) の乾燥重量に対する百分率を土壌の有機物含有率とした。

### (3-3) リター乾燥重量

コドラート法による底生動物の定量採集の際にポリエチレン袋に採集した方形枠内のリターを105℃で24h乾燥させ、乾燥重量を測定してリター乾燥重量とした。

### (3-4) 沈殿物中の有機物量

水中からの沈殿物を採集するため直径90mmのガラスシャーレを基質の上に固定して設置し、一昼夜（2回の冠水）の後に回収して研究室へ持ち帰った。ガラスシャーレに沈殿したものをガラス繊維ろ紙（ワットマンGF/F、粒子保持能0.7 $\mu$ m）の上に吸引ろ過し、ろ紙ごと105℃で24h乾燥させて乾燥重量を測定した。さらにこれをマッフル炉を使用して450℃で8h焼却して灰重量を測定した。乾燥重量から灰重量を差し引いた重量を沈殿物中の有機物量とし、ガラスシャーレの面積で換算して単位面積あたりの沈殿有機物量を求めた。

### (3-5) クロロフィル量

干潮時に表層から5mmの深さまでの土壌を適量ユニパックに採取して持ち帰り、測定まで-21℃の冷凍庫に保存した。保存しておいた試料を室温に放置して解凍後、Whitney & Darley (1979)の方法に従いクロロフィルa量とフェオフィチンa量を測定し、採取した土壌の体積で換算して単位体積あたりの土壌に含まれるクロロフィルa量とフェオフィチンa量を求めた。

## (4) 個体の分布様式の記述

同所的な地点においてカワザンショウガイ科3種の個体が基質上でどのような分布を示しているかを記述するために、1997年6月にSt. M40で1個の20cm×20cmの方形枠を置いて3種の個体の位置を記録した。また、カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイについては季節による個体の分布様式の違いを調べるため、1994年8月と1995年1月にSt. M10、1994年2月と8月にSt. M40においてそれぞれ4個の20cm×20cmの方形枠を基質上に置き、それぞれカワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの個体の位置を記録した。各々の方形枠における個体の分布の集中度を表す森下の指数（Morisita 1959）を各季節の各種について計算した。

## (5) 移動行動の調査

カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの移動行動の性質を調べるため以下の野外実験を行った。

### (5-1) カワザンショウガイのマーキング実験

1993年6月にSt. M10で4個の20cm×20cmの方形区を設置し、区内にいたカワザンショウガイ ( $n = 103$ ) の殻表にペイントマーカで番号を書いて区内へ戻した。24時間後、方形区内にいた個体数は12個体であった。およそ88%が方形区の外側に移動した。St. M10のヨシを刈り取って番号を書いた個体を追跡することはその後の定量採集調査に影響するので、場所を変えて以下の方法で再度マーキング実験を行った。1995年7月にTr. Mから約50m離れたヨシ湿地において、20cm間隔の

格子に区切った3m×3mの実験区を設定した (Fig. II-3)。その中の5ヶ所の20cm×20cmの方形区内にペイントマーカーで識別したカワザンショウガイを50個体 (殻高の平均6.4mm、範囲5.1~8.7 mm) ずつ計250個体放逐した。翌日、実験区内のヨシを刈り取って識別された個体を探し、どの20cm×20cmの方形区にいたかを記録した。

#### (5-2) クリイロカワザンショウガイのマーキング実験

クリイロカワザンショウガイは体サイズがカワザンショウガイより一回り小さいため、リターが堆積したヨシ湿地で多数の個体を追跡することは困難であった。そこでヨシを刈り取らずに少数の個体を数日間追跡する方法を採用した。1997年6月にSt. M40で1m×1.2mの座標区を設定した。交尾行動を行っていたクリイロカワザンショウガイの10個体 (オス5個体、メス5個体) の殻表にマニキュアで印を書いて元の位置へ戻した。この日を0日目として1~3日間隔で10日目まで、St. M40が干出している時間に印が書かれた個体を探し、見つけることができた場合はその個体のいた座標を記録した。

## 結 果

### (1) 七北田川河口域とその周辺域における分布

1992年11月の蒲生潟を含む七北田川河口域 (Fig. II-1) の分布調査の結果、蒲生潟の北部 (St. A10, St. A25, St. B)、蒲生潟の中央部 (St. C)、七北田川の左岸 (St. R1, St. R3) のいずれの地点においてもカワザンショウガイ (*Assiminea japonica*)、クリイロカワザンショウガイ

(*Angustassiminea castanea*)、ムシヤドリカワザンショウガイ (*Angustassiminea parasitologica*) の3種の生息が認められた。また、七北田川河口から上流へ向かって川岸を歩き、カワザンショウガイ類の分布を調べたところ、河口からおよそ2.3km上流の高砂橋付近のヨシ湿地でカワザンショウガイ、クリイロカワザンショウガイ、ムシヤドリカワザンショウガイの3種が確認された。河口からおよそ5.1km上流の福田大橋付近 (河川流量が平水時には淡水域である) の中州でクリイロカワザンショウガイが確認されたが、それより上流では3種の分布は確認されなかった。名取川河口域においては汽水性の潟湖である井戸浦のヨシ湿地でカワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの2種の生息が確認され、河口付近の川岸の転石地 (平水時の川面に近い地高) でカワザンショウガイの生息が確認された。

### (2) 垂直分布

Trs. M, P, Qのプロファイルを図II-4に示す。平均水面を相対地高0cmにとると大潮時の平均高水面はおおよそ+40cmであったので、ヨシ湿地の大部分は潮間帯上部に相当する。Tr. Mは干潟から砂丘まで相対地高が単調増加する地形であるのに対して、Tr. PとTr. Qはラインの相対地高が上下しながら両端が干潟に隣接している地形である。これらの3本のトランゼクトラインにおけるカワザンショウガイ類の個体群密度をFigs. II-5 & II-6に示す。横軸を干潟とヨシ湿地の境界線からのト

ランゼクトラインの水平距離にして密度の分布を表すと、Tr. MにおいてカワザンショウガイはSts. M10, M20, M30で密度が高く、クリイロカワザンショウガイはSts. M20, M30, M40で密度が高かった (Fig. II-5)。ムシヤドリカワザンショウガイは概して生息個体数は少ないがSts. M20, M30で比較的密度が高かった。Tr. PとTr. QにおいてはカワザンショウガイがSts. P5, P26, P30, P35, Q2.5, Q15, Q47.5, Q50で、クリイロカワザンショウガイがSts. P10, P26, P40, P45, Q5, Q20, Q30, Q45で、それぞれ密度が高い傾向が見られた。ムシヤドリカワザンショウガイは概して生息個体数は少なかった。相対地高と密度の関係を調べるためTrs. M, P, Qのデータを合わせ、横軸を相対地高にして密度の分布をFig. II-6に表す。カワザンショウガイはおよそ0~30cmに分布し、クリイロカワザンショウガイはおよそ15~45cmに分布していた。ムシヤドリカワザンショウガイはおよそ15~40cmに分布していたが、クリイロカワザンショウガイの密度が高かった地点より相対地高の低い地点で密度が高かった。相対地高がおよそ15~30cmの範囲の地点では3種が生息し、生息場所が互いに重なることなく地高によって区切られているわけではなかった。

蒲生潟の北部と七北田川の左岸の生息場所における3種の分布を調べるため、干潟からヨシ湿地の方向へ地高が高くなる地形の蒲生潟北部の2地点 (St. A10, St. A25)、七北田川左岸の2地点 (St. R1, St. R3) を選び、Tr. Mの2地点 (St. M10, St. M40) を加えたカワザンショウガイ科巻貝3種の密度をFig. II-7に示す。いずれの場所も干潟からヨシ湿地の方向へ地高が高くなる地形のため、Sts. A10, M10, R1の相対地高はSts. A25, M40, R3のそれらよりそれぞれ低い。カワザンショウガイはより低い地点 (Sts. A10, M10, R1) で、クリイロカワザンショウガイはより高い地点 (Sts. A25, M40, R3) で、それぞれ密度が高かった。ムシヤドリカワザンショウガイの密度は、St. A10がSt. A25より高く、St. M40とSt. R3がSt. M10とSt. R1よりそれぞれ高かった。すなわち、相対地高に対するカワザンショウガイ科巻貝3種の垂直分布については、カワザンショウガイがより低い場所で、クリイロカワザンショウガイがより高い場所で、ムシヤドリカワザンショウガイがその中間で、それぞれ密度が高い分布であった。

### (3) 環境要因と巻貝の密度

Trs. M, P, Qの水平距離を横軸にとって水分含有率、有機物含有率、リター乾燥重量の分布をFig. II-8に表す。それぞれの環境要因を測定した年月は異なるのでそれらを図中に示した。Tr. Mにおける水分含有率、有機物含有率、リター乾燥重量は上に凸型の分布を示し、すなわちヨシ湿地の中ほどでこれらの環境要因の値が高い傾向があった。1997年2月のSt. M10におけるリター乾燥重量が極めて高い値を示したのは、1996年9月の台風の影響でヨシの枯死体が大量にヨシ湿地に打ち上げられたためである。Tr. Mの土壌のクロロフィルa量、フェオフィチンa量、沈殿物中の有機物量の分布をFig. II-9に表す。Tr. Mの土壌のクロロフィルa量とフェオフィチンa量は干潟の地点 (St. M-5)、干潟とヨシ湿地の境界付近の地点 (St. M0)、ヨシ湿地の地高の比較的高い地点 (St. M40) で高い傾向があった。沈殿物中の有機物量はヨシ湿地の中ほどで値が低い傾向が見られた。St. M10とSt. M40において一昼夜 (2回の冠水) の間に沈殿した有機物量は1996年8月と1997年8月でおおよそ同程度で、1cm<sup>2</sup>あたり約0.5mgであった。

Trs. M, P, Qの水分含有率、有機物含有率、リター乾燥重量の各環境要因間の相関、および相対地高との相関についてまとめた (Table II-1)。水分含有率 (%) と有機物含有率 (%) については、

値を100で割ってその平方根をアークサインで変換して計算に用いた。水分含有率と有機物含有率との間には強い正の相関があったが、それらとリター乾燥重量との間に有意な相関関係はなかった。また、水分含有率と有機物含有率は相対地高との間に高い有意な負の相関があったが、リター乾燥重量は相対地高と有意に相関していなかった。

1995年7月のTr. PとTr. Qにおける環境要因（水分含有率、有機物含有率、リター乾燥重量）と巻貝の密度のデータに線形回帰モデルを適用し、巻貝の密度に有意な効果を及ぼす環境要因を調べた（Table II-2）。前節で示したように、明らかに巻貝の密度は相対地高に対して線形ではないので、相対地高は解析には用いなかった。巻貝の密度については、値に0.5を加えてその平方根を計算に用いた。水分含有率と有機物含有率との間には強い正の相関があったので（Table II-1）、いずれかを独立変数から除いた二通りの変数増加法によるステップワイズ分析を行ったところ、カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイについてはそれぞれ有意な回帰式があったが、ムシヤドリカワザンショウガイについては有意な回帰式はなかった。カワザンショウガイの密度は土壌の水分含有率または有機物含有率によって説明され、クリイロカワザンショウガイの密度は有機物含有率およびリター乾燥重量、またはリター乾燥重量によって説明された。

#### (4) 密度の経時変化

St. M10とSt. M40におけるカワザンショウガイ科巻貝3種の密度の経時変化をFig. II-10に示す。St. M10のカワザンショウガイの個体群密度はおよそ500~2,000 ( $m^{-2}$ ) の範囲で変動したもののSt. M40のそれより高く、St. M40のクリイロカワザンショウガイの個体群密度はおよそ300~1,500 ( $m^{-2}$ ) の範囲で変動したもののSt. M10のそれより高かった。ムシヤドリカワザンショウガイはSt. M40で個体群密度が高い傾向が続き、St. M40ではおよそ60~750 ( $m^{-2}$ ) の範囲で変動した。Tr. Mにおけるカワザンショウガイ科巻貝3種の密度分布の季節変化をFig. II-11に示す。1992年8月~1993年4月と1996年8月~1997年4月のいずれの期間においても、カワザンショウガイがより低い場所で、クリイロカワザンショウガイがより高い場所で、ムシヤドリカワザンショウガイがその中間で、それぞれ密度が高い分布であった。また、それぞれの年において季節的に分布が変化する傾向は認められなかった。

七北田川河口域の6地点におけるカワザンショウガイの小個体 (Small) と大個体 (Large) を区別してその出現をFig. II-12に示す。Sts. A10, A25, M10, M40では1993年の7月から8月にかけて、Sts. R1, R3では1993年の9月から10月にかけて、それぞれ小個体がサンプルに入ってきた。St. A10とSt. M10においては個体群全体に占める小個体の割合が大きく、月によって小個体は50%以上を占めた。七北田川河口域の6地点におけるクリイロカワザンショウガイの小個体 (Small) と大個体

(Large) を区別してその出現をFig. II-13に示す。いずれの地点においても、1993年の8月から9月にかけて小個体がサンプルに入ってきた。Sts. A10, A25, M40では個体群全体に占める小個体の割合は小さかった。St. M10のカワザンショウガイとSt. M40のクリイロカワザンショウガイについて、1993年~1997年の小個体 (Small) と大個体 (Large) の密度の年変化をFig. II-14に示す。カワザンショウガイは各年の7月~8月頃に、クリイロカワザンショウガイは各年の8月~10月頃に、それぞれ小個体がサンプルに入ってきた。1994年9月~1995年6月の期間は調査を行っていないが、1995年7月と9月のサンプルには1994年に加入したと推定される小個体が存在した。1995年9月にSt.

M10から干潟の方向へ10m離れたSt. M0で表層から約2cmの深さの土壌を採取して研究室へ持ち帰り、実体顕微鏡を使用して定着後まもないと考えられる殻高1mm以下の個体を探したがいなかった。また、1995年9月下旬に蒲生潟のヨシ湿地を徒歩で観察し、カワザンショウガイ科巻貝の当年の定着後まもない個体が出現しているか調べたが、いずれの場所においても少数の定着後まもない個体は見られたものの、大規模な加入群は見られなかった。1993年に加入したカワザンショウガイの小個体 (Small 93) の密度はSt. M10で高かったもののSt. M40では低く、1995年に加入したクリイロカワザンショウガイの小個体 (Small 95) の密度はSt. M40で高かったもののSt. M10では低かった (Fig. II-15)。カワザンショウガイの小個体のTr. Mにおける密度分布の季節変化をFig. II-16に示す。St. M10付近で高い傾向がいずれの季節でも見られた。クリイロカワザンショウガイの小個体のTr. Mにおける密度分布の季節変化をFig. II-17に示す。1995年に加入した小個体 (Small 95) はSt. M20~St. M40で密度が高かった。1996年に加入した小個体 (Small 96) はいずれの季節においても密度が低かった。1996年10月にSt. M0とSt. M50を除く地点で見られたが、1997年1月と4月にはSt. M40でのみ見られた。

#### (5) 個体の分布様式

1997年6月のSt. M40におけるカワザンショウガイ科巻貝3種の個体の位置を記録した模式図をFig. II-18に示す。3種はヨシ湿地の基質上で入り混じっており、3種の行動を観察したところ、他種個体に干渉する行動は見られなかった。この個体の位置の模式図をもとに種間平均こみあい度

(Iwao 1977) を計算したところ、種間で機会的な分布を示す45度の直線の周りに点がプロットされたので (Fig. II-19)、3種の個体間に正または負の相互関係があるとは言えない。また、カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイについて季節による個体の分布様式の違いを調べた結果、冬 (1994年2月) のクリイロカワザンショウガイの森下の指数 (=  $I_s$  index) は1.0より大きく、クリイロカワザンショウガイが冬には集中分布をしていることを示したが、夏 (1994年8月) のクリイロカワザンショウガイと夏 (1994年8月) と冬 (1995年1月) のカワザンショウガイの場合は機会分布に帰せられた (Fig. II-20)。クリイロカワザンショウガイの集中分布はこの種が冬の季節にはパッチ状に分布するためであった。実際には、リターの下で数個体から数十個体のクリイロカワザンショウガイが集合し、蓋を閉じて不活発になっている様子が11月下旬から2月の終わり頃まで観察された (Fig. II-21)。カワザンショウガイではこのような集合は観察されなかったが、冬の季節に七北田川左岸のSt. R1でカワザンショウガイが、甲殻類などの他の動物が掘った穴に入口から半分ほど中へ入って動かない様子が観察された。

#### (6) カワザンショウガイのマーキング実験

実験区の模式図を示す (Fig. II-22)。放逐された250個体のうち211個体 (84.4%) が翌日実験区で発見された。放逐区 (A~E) から最も遠くまで移動したと推定される個体の移動距離はおおよそ1.2mであった。放逐区の20cm×20cmの範囲で発見された個体数の割合は平均18.0% (範囲8.9%~33.3%) であり、その一回り外側の20cm幅の範囲 (この場合の移動距離を30cmとする) で発見された個体数がA~Eのいずれの放逐区においても最も多かった (Fig. II-23)。発見された個体の約95%は1m×1mの範囲にいた。移動距離の累積頻度の中央値 (50%) はおおよそ25cmで、50cm×50

cmの範囲で全体の半数の個体が発見された。

発見された区を放逐区に対して陸側 (on-shore)、潟側 (off-shore)、陸側でも潟側でもない (neither-nor) の3種類に分類した (Table II-3)。neither-norに含まれる個体数の2分の1 (小数点以下切り捨て) をそれぞれon-shoreとoff-shoreの個体数に加えたデータについて、on-shoreとoff-shoreの個体数の偏りを検定したところ、いずれの放逐区についても有意でなかった (二項検定、有意水準5%)。また、3種類に分類された区に含まれる個体数の配分にA~Eの放逐区によって違いがあるか検定したところ、有意でなかった ( $\chi^2 = 12.434, P = 0.133$ )。

#### (7) クリイロカワザンショウガイのマーキング実験

クリイロカワザンショウガイのオス5個体とメス5個体の軌跡を示す (Fig. II-24)。印が付された個体を見つけることができなかった観察日を除いて各個体の座標を結んである。軌跡の観察日間の距離を0日目から累計した距離を算出した (Fig. II-25)。実験開始から1日後の移動距離の範囲はオスで10cm~24cm、メスで10cm~20cmとなり、雌雄間で移動距離に有意な差はなかった (*U*-test,  $P = 0.917$ )。実験開始から2日後の累積移動距離の範囲はオスで15cm~48cm、メスで15cm~38cmとなり、雌雄間で累積移動距離に有意な差はなかった (*U*-test,  $P = 0.602$ )。実験開始から10日後の累積移動距離の範囲はオスで50cm~210cm、メスで75cm~135cmとなり、雌雄間で累積移動距離に有意な差はなかった (*U*-test,  $P = 0.221$ )。クリイロカワザンショウガイのオスとメスの間で移動距離に違いがあるとは言えなかった。

ある観察日における個体のいた座標から次に発見された観察日におけるその個体の座標への方角を各個体の軌跡から読み取り、それらの方向を陸側 (on-shore) と潟側 (off-shore) の2種類に分類した。on-shoreとoff-shoreの方向の観測数の偏りを検定したところ、オスとメスのいずれについても有意でなかった (二項検定、有意水準5%)。同様にして、ある観察日における個体のいた座標から次に発見された観察日におけるその個体の座標への方角を、陸側 (on-shore)、潟側 (off-shore)、南 (south)、北 (north) の4種類に分類した (Table II-4)。4種類に分類された方向に含まれる観測数の配分にオスとメスによって違いがあるか検定したところ、有意でなかった ( $\chi^2 = 1.135, P = 0.769$ )。

## 考 察

### (1) 分布と環境要因

カワザンショウガイ科は世界の温帯から熱帯の地域に広く分布している分類群である (Abbott 1958)。日本産のカワザンショウガイ類については分類学的研究 (波部 1942, 1943) と底生動物相の調査において出現する種としての記載 (和田ら 1996) はなされているものの、詳細な分布調査は本研究が初めてである。宮城県の七北田川河口域とその周辺域においては、カワザンショウガイ科に属する3種 (カワザンショウガイ、クリイロカワザンショウガイ、ムシヤドリカワザンショウガイ) が分布していることが確認された。これら3種のうち、カワザンショウガイとクリイロカ

ワザンショウガイは日本各地の河口域などで普通に見られる種とされているが、ムシヤドリカワザンショウガイは「絶滅に向けて進行していると見なされる種」である「危険」のランクに分類されている（和田ら 1996）。蒲生潟を含む七北田川河口域では、カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの個体数は多かったが、相対的にムシヤドリカワザンショウガイは少なかった。ヨシの優占する塩性湿地は埋め立てなどによって消失してしまうことが多いため、危険種を含むカワザンショウガイ類の生息場所としてのヨシ塩性湿地を十分に保全する必要があると思われる。

干潟からヨシ湿地への3本のトランゼクトラインの調査から、3種の分布の中心は潮間帯上部に属するヨシ湿地にあることが分かった。カワザンショウガイがより低い場所で、クリイロカワザンショウガイがより高い場所で、ムシヤドリカワザンショウガイがその中間で、それぞれ密度が高い分布を示し、季節的な変化は認められなかった。また、3本のトランゼクトラインでのみこのような垂直分布が見られたのではなく、蒲生潟北部と七北田川左岸のヨシ湿地においても同様な傾向が見られた。カワザンショウガイ科3種の分布は相対地高と関連を持つように思われる。潮間帯に生息する生物は帯状の分布を示すことが多く、相対地高の違いによる冠水時間の違いからもたらされる生息場所の乾燥条件が、潮間帯の生物の垂直分布に関係していると考えられている（e.g., Vermeij 1972）。潮間帯上部は冠水している時間よりも干出している時間の方が長い。このことは、潮下帯の生物と比較すれば潮間帯上部の生物は多少の乾燥に耐えられる生理的特性を持っていることが必要になる。カワザンショウガイ類が鰓と肺の両方を備え、水中でも陸上でも活動できる体制になっている（Abbott 1958）ことは、干出している時間が長い潮間帯上部で生活するのに適していると考えられる。日本産のカワザンショウガイ科3種が相対地高によって異なった分布を示したのは、生息場所の乾燥条件に対する生理的特性が種間で異なっているからかもしれない。

蒲生潟の干潟を中心とした底生動物と底質の環境要因に関する研究（土屋と矢島 1975, 土屋と栗原 1976）によると、底生動物の分布を決定している大きな要因は物理化学的環境条件であるという。例えば、底質の粒度組成、有機物量、酸化還元電位、露出時間などの要因に対して多毛類や二枚貝類の分布を調べてみると、種の出現範囲はおおよそ決まっているが、各要因間には相関があり、潮汐に伴う水の動きがその場のさまざまな地形に対応してそれらの底質の環境要因を決定している、と指摘している。一方、本研究の調査地点の多くは干潟に隣接する塩性湿地に位置し、リター層という塩性湿地に特徴的な底質環境が備わっているものの、潮汐に伴う水の動きは干潟と同様に底質の環境要因に影響していると考えられる。ヨシ塩性湿地において、ヨシの地上部は12月頃には枯れてしまい、落ちた葉部や倒れた茎部が堆積してリター層を形成する（栗原 1988）。本研究のトランゼクトラインにおける環境要因間の関係を解析したところ、リター乾燥重量と相対地高との間に有意な相関関係は見られず、リター乾燥重量はヨシ湿地の中ほど（相対地高15~40cm）で大きい傾向があった。ヨシのリターの分解はヨシ湿地の土壤に有機物を供給するので、Tr. Mの中ほどにおいては土壤の有機物含有率が高い一方、夏期には土壤表層から2~3mm下方に黒色の還元層がたびたび形成される（pers. obs.）。豊富な有機物と厚いリター層は、塩性湿地に生息する底生動物にとっての餌と生息空間の増加をもたらす、底生動物の密度を増加させる要因であると予想される。カワザンショウガイの密度は土壤の水分含有率または有機物含有率を独立変数とした線形回帰モデルによって説明され、クリイロカワザンショウガイの密度は土

壤の有機物含有率とリター乾燥重量、またはリター乾燥重量を独立変数とした線形回帰モデルによって説明された (Table II-2)。しかし以下で述べるように、巻貝の密度は必ずしも底質の環境要因との関係のみで決まっていな。例えば、土壌の水分含有率と有機物含有率は強い正の相関を持ち、これらは相対地高との間に負の相関があった (Table II-1)。しかしながら、明らかにカワザンショウガイの密度は相対地高に対して上に凸型の分布でなおかつ相対地高のより低い場所で密度が高い分布であったことから (Fig. II-6)、必ずしも水分含有率と有機物含有率がカワザンショウガイの密度に影響しているとは断定できない。底質の環境要因がその場所の地高 (もしくは潮汐に伴う水の動き) と関係していることを考えると、カワザンショウガイ科3種の分布に直接的に影響している環境要因を特定するためには、野外での自然の分布を解析することの他に実験的に環境要因を変えて分布の変化を調べる必要があると考えられる。

## (2) 定着後まもない個体の密度と分布

サンプル中の個体のサイズが大きい群と小さい群との二山型の分布を示し、小さい群に含まれる個体がカワザンショウガイでは殻高およそ5mm以下、クリイロカワザンショウガイでは殻高およそ4mm以下であるとき、それらを大個体 (Large) と小個体 (Small) とに分けて個体数を計数し、小個体の密度の地点間と年間の変動を調べた結果、カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの小個体の密度は年によって大きく異なった。一方、1995年9月には蒲生潟のヨシ湿地のいずれの場所においても大規模な加入群は見られなかったが、1993年にはSt. M10とSt. A10の両地点でカワザンショウガイの小個体の密度が高く、1993年は蒲生潟の全域でカワザンショウガイの加入量が多かったことが示唆される。これらのことから、カワザンショウガイ類の加入量の変動は局所的に起こった現象ではなく、蒲生潟の全域かもしくはより広い水域の空間スケールで起こった現象であると考えられる。ムシヤドリカワザンショウガイを含む3種が浮遊幼生期を持っていることは確かめられているが (pers. obs.)、加入量の変動の原因はよく分かっていない。

ところで、1996年8月のカワザンショウガイの小個体はSt. M10で密度が高く、1997年4月までこの傾向は続いた。8月はカワザンショウガイの定着後まもない個体の分布を反映していると考えられ、すなわち相対地高に対してより低い場所で密度が高いカワザンショウガイの分布は、定着後まもない個体から成長した大個体まで変わらないことが示唆される。1996年10月のクリイロカワザンショウガイの小個体 (Small 96) はSt. M0とSt. M50を除く地点で見られたが、1997年1月と4月にはSt. M40でのみ見られた。しかしながら、1996年に加入した小個体 (Small 96) はいずれの季節においても密度が低かったため、10月が定着後まもない個体の分布を反映しているか判断できない。そこで他の年と比較して著しく密度が高かった1995年に加入した小個体 (Small 95) について見ると、定着後まもないと考えられる1995年11月にはSt. M10よりSt. M40で密度が高かった。およそ1年後の1996年8月と10月にはSt. M20~St. M40で密度が高い分布を示した。すなわち相対地高に対してより高い場所で密度が高いクリイロカワザンショウガイの分布は、定着後まもない個体から成長した大個体まで変わらないことが示唆される。両種とも、定着後まもない極めて早い時期に成貝と同様な垂直分布を示していること、小個体のその後の1年間の分布もまた成貝と同様な垂直分布を示していることから、カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの垂直分布は定着後まもない極めて早い時期に既に形成され、成長に伴う移動がないことによって継続される

ものと考えられる。

### (3) 個体の分布様式と移動行動

同所的な地点におけるカワザンショウガイ科巻貝3種の個体はヨシ湿地の基質上で入り混じっていた。カワザンショウガイ類は表在性であり、塩性湿地の土壌やリターの上を匍匐して移動し、表層の堆積物を摂食していると考えられる（第五章参照）。3種とも他種個体に干渉する行動は見られず、種間平均こみあい度（Iwao 1977）から3種の個体間に正または負の相互関係はなかった。同所的な地点では3種の個体は実際に入り混じって生息し、異種間または同種間で目に見える干渉行動は野外の観察において全く見られず、なわばりや防衛圏のようなものはないと考えられる。一方、クリイロカワザンショウガイは冬に数個体から数十個体が集合してパッチ状の分布を示したが、カワザンショウガイではこのような集合は観察されなかった。クリイロカワザンショウガイの個体間に何らかの誘因作用が働いて集合したのか、ヨシ湿地の基質の環境要因に異質性が存在してそれに反応して集合したのかは不明である。いずれにせよ、同所的な地点で3種の個体が塩性湿地の基質の上で共存している理由として次のように考えることができる。Tr. Mでは潮間帯上部に属する範囲が水平距離にしておよそ50mあり、非常に緩い傾斜になっている。カワザンショウガイ類の生息する相対地高の範囲はおよそ30cmであるので、その範囲に入る生息場所の面積は広い。ここでは理由は分からないが、その範囲に入る生息場所の面積を埋め尽くすほど密度が高くなることはなく、物理的な空間としての生息場所は十分に余っていると言える。したがって、潮間帯の岩礁の固着生物間でよく見られるような基質をめぐる競争はカワザンショウガイ類では起こっていないと考えられる。

カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの移動行動を調べたマーキング実験の結果、巻貝の移動する方向に一定の傾向は見られず、両種ともランダムな方向に移動している可能性が高い。また、一ヶ所に留まって動かないのではなく、カワザンショウガイでは50%の個体が1日で25cm以上の距離を移動し、クリイロカワザンショウガイではオスが10cm～24cm、メスが10cm～20cmの距離をそれぞれ1日で移動した。これらの移動行動が積み重なると、数ヶ月の期間においては生息場所の広い範囲で個体の入れ替わりが起ることが予想される。そして、もし巻貝がこのような移動行動を続けるとすると、分布の両端にいた個体は分布の外側へはみ出し、分布の中心にいた個体は周辺にすなわち密度の高い方から低い方へ拡散することで、山型の分布はより平坦な形に平均化されることが予想される。しかしながら、トランゼクトラインにおいてカワザンショウガイが相対地高のより低い場所で、クリイロカワザンショウガイがより高い場所でそれぞれ密度が高い分布は季節によって変化しなかった。これは予想と反しているが、次のように考えられる。マーキング実験はそれぞれの種の密度が高い傾斜が緩やかな場所で行ったため、いずれの方向へ移動しても相対地高がほとんど変わらず、両種の個体はランダムな方向に移動した可能性が高い。それぞれの種の分布の両端か傾斜が急な場所では、巻貝は周囲の環境の変化を感じて相対地高に対する分布範囲の外側へ移動しないのかもしれない。このことを示唆する現象が蒲生潟北部の干潟からヨシ湿地への傾斜が急な場所において観察された。すなわち、干潟とヨシ湿地の境界付近の砂泥地に帯状に分布したカワザンショウガイが干潟の方向へ移動し、その後上げ潮になるとヨシ湿地の方向へ移動した。この場所にいた全ての個体が移動したわけではなく、

またクリイロカワザンショウガイとムシヤドリカワザンショウガイについてはこの移動行動は見られなかった。傾斜が緩やかであるTr. Mにおいてこのような移動行動は観察されなかった。

以上の分布に関する考察から、カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの分布が形成される過程と分布が維持される機構の説明として、次のように考えることができる。すなわち、底生生活の極めて早い時期に相対地高に対応した垂直分布が形成されるものの、実際には個体の移動行動によって生息場所の広い範囲で個体の入れ替わりが少しずつ起こる。しかしカワザンショウガイが相対地高のより低い場所で、クリイロカワザンショウガイがより高い場所でそれぞれ密度が高い分布は季節によって変化せず、また小個体と大個体とで分けた巻貝の体サイズによってもこれらの分布は異ならなかった。したがって、分布の両端では分布の中心方向へ戻る移動行動が外側への移動よりも多いという仮説が考えられる。今後は、分布域の上限および下限付近での移動行動を調べる必要がある。

### 第三章

## 蒲生潟のヨシ湿地におけるカワザンショウガイとクリイロ カワザンショウガイの生活環と二次生産量

Life cycle and secondary production of *Assiminea japonica* and *Angustassiminea castanea*  
(Gastropoda: Assimineidae) at a reed marsh in Gamo lagoon

#### はじめに

第二章で3種のカワザンショウガイ科巻貝が潮間帯上部のヨシ塩性湿地の広い範囲で共存して分布することを述べた。しかも、塩性湿地に生息する大型底生動物としてこれらの巻貝は密度の上で優占していた。このような近縁な複数種の共存機構や生態的特徴の進化を考える上での基礎的なデータとしてそれらの生活環を調べることは重要である。しかし、カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの生活環はこれまで調べられていない。第二章では七北田川河口域におけるこれら2種の個体群について、定着後まもない個体の出現に関するデータを示したが、それらの個体の成長と死亡については述べていない。浮遊幼生の定着加入のサイクルと定着後の成長と死亡を含む生活環を明らかにするには、個体群構造（サイズまたは齢の組成）の変化を追跡することが必要である。この章ではサイズの変化を追跡して個体の成長過程と個体群構造を調べ、各年齢群の二次生産量を測定することを試みた。

優占する個体群の二次生産量の測定は生態系のエネルギー収支の視点からも重要である。また、二次生産量は餌の消費量と関連し、共存する2種の餌をめぐる競争の問題を考える上での一つの情報を提供する。例えば、Rissoacea（超科、カワザンショウガイ科を含む）に属する巻貝について、個体群が餌の消費にどのくらい貢献しているかという問題が研究された。Mandracchia & Ruber（1990）は砂泥底に生息する*Hydrobia*属の2種の巻貝個体群の二次生産量と、一次生産量もしくはデトリタスを含む全エネルギー収入を比較し、デトリタスの消費におけるhydrobiid類の重要性を示唆した。Siegismund（1982）は河口域に生息するhydrobiid類の巻貝が一次生産量の大きな割合を消費して河口域の食物網において重要な役割を担っていると推測した。紐舌型の歯舌を持ったカワザンショウガイ類はデトリタスを食べるとされ（Abbott 1958）、七北田川河口域のヨシ湿地においてカワザンショウガイ類は大型底生動物のバイオマスや密度の多くを占め、カワザンショウガイ類ではカワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイが密度の上で優占するので（第二章）、これら2種はデトリタスの消費において重要な生態的役割を担っているものと考えられる。しかしながら、カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの二次生産量はこれまで調べられていない。

本章では、蒲生潟のヨシ湿地において連続した2年間の毎月の定量採集調査を行い、カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの個体群構造を調査した。2種の生活環を明らかにして

年間の二次生産量を推定し、近縁で共存してなおかつ同じ栄養段階に属すると考えられる2種の間で二次生産量を比較することが目的であり、このような研究はこれまであまり行われていない。

## 材料と方法

### (1) 個体群の解析

研究地域、調査地点の状況、サンプリング方法、同定および計数の方法は第二章と同様である。蒲生潟のヨシ湿地においてカワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイは相対地高のより低い場所とより高い場所でそれぞれ密度が高かった(第二章)。この章では、トランゼクトラインのうちTr. M1においてそれぞれの種の分布の中心付近であったSt. M10とSt. M40をカワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの個体群構造の変化を追跡するための調査地点としてそれぞれ選び(Fig. II-1)、1992年3月から1994年4月まで毎月4個の20cm×20cmのコドラートサンプルを採集した。任意に選んだコドラートサンプルの個体数の合計が100を超える場合はそれらのコドラートサンプルの全個体の殻サイズを測定し、100に満たない場合は4個のコドラートサンプルの全個体の殻サイズを測定した。マイクロテストプレートのウェル(直径4mm)に殻口が上を向くように各個体を置き、解剖双眼顕微鏡と接眼マイクロメーターを使って0.1mmの精度で各個体について殻高と殻幅を測定した。各月の殻高のサイズ頻度分布を作成した後、コンピュータプログラム(Tsutsumi & Tanaka 1994)を使用してコホートもしくは齢クラスを分けた。後述するように新規加入は年に1回見られたので、本研究では各コホートの加入年を区別し、1989年に加入したと推定されるコホートをc89という略称で呼ぶこととし、同様に1990年から1993年のコホートをそれぞれc90からc93とした。個体群全体の密度とそのコホートの占める割合の積として各コホートの密度を算出した。

### (2) 軟体部の乾燥重量

カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの各種それぞれ201個体以上について重量の測定を行った。アルミニウムホイルと針金で作られた容器に巻貝を1個体ずつ入れて105℃で24h乾燥させ、その重量を秤量して乾燥重量とした。Siegismund(1982)にしたがって、乾燥重量が既知の個体を550℃で8h燃焼させた後の重量を測定し、重量の減少すなわち灼熱減量を巻貝の軟体部の乾燥重量(AFDW, ash free dry weight)とした。各種それぞれ201個体以上のデータを用いて殻高の対数に対するAFDWの対数の回帰式を求め、各コホートの各月における平均の殻高をこれらの回帰式に代入して各コホートの各月における平均のAFDWを算出した。

### (3) 成長量と成長率

コホート解析の結果からそれぞれの種の卓越するコホートまたは若いコホートについて殻高とAFDWの成長曲線を描いた。温暖な6ヶ月(3月~10月)と寒冷な6ヶ月(11月~4月)に分けてそれぞれの時期の平均成長量と平均成長率を計算した。成長率は前月の殻高またはAFDWに対する

成長量のパーセンテージとして計算した。アロメトリーと絶対的なサイズが種間で異なったので（後述）、種間の成長パターンの比較には成長率を用いた。

#### (4) 二次生産量

Crisp (1971) にしたがって、各種について1992年4月から1994年4月までの毎月のコホートの密度と、各コホートの各月における平均のAFDWから二次生産量を計算した。あるコホートのある月の二次生産量は次の式で計算される。

$$\Delta P_{t+1} = (\overline{W}_{t+1} - \overline{W}_t) \times (N_{t+1} + N_t) \div 2$$

ここで、

t: 月

$\Delta P_{t+1}$ : t+1月の生産量

$\overline{W}_{t+1}$ : t+1月における個体の平均のAFDW

$\overline{W}_t$ : t月における個体の平均のAFDW

$N_{t+1}$ : t+1月における密度

$N_t$ : t月における密度

各月の二次生産量はあるコホートの平均サイズと密度の月変化から計算されるので、同じコホートに属するより大きい個体の死亡や移出によって平均の殻高が減少することで負の値になることがある。そこで、二次生産量の季節的な傾向を見るために温暖（3月～10月）と寒冷（11月～4月）の期間に分けて平均の二次生産量を計算した。また、平均密度、平均の年間生産量、平均生物量、そして年のP/B比を計算した。各コホートの平均生物量は各月における平均のAFDWと密度の積の平均として計算し、年のP/B比は平均生物量に対する平均の年間生産量の比として計算した。

## 結 果

### (1) アロメトリー

Table III-1にカワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの各形質の計測値についての回帰式のパラメータをまとめる。両種とも殻幅は殻高と強く相関し、カワザンショウガイの殻高に対する殻幅の比（0.709, SD = 0.028, n = 648）はクリイロカワザンショウガイのそれ（0.645, SD = 0.032, n = 499）より有意に高かった（Mann-Whitney U-test, P < 0.001）。カワザンショウガイは丸みを帯びた殻を持つのにに対して、クリイロカワザンショウガイは長い細い殻を持っていた。殻高の対数に対するAFDWの対数の回帰は両種とも高い決定係数を示し、同じ殻高の個体についてクリイロカワザンショウガイのAFDWはカワザンショウガイのそれより小さかった。例えば、殻高が6mmのクリイロカワザンショウガイのAFDWは2.24mgであるのに対して、同じ殻高のカワザン

ショウガイのそれは3.61mgであった。乾燥重量に対するAFDWの回帰から、同じ乾燥重量の個体についてカワザンショウガイのAFDWはクリイロカワザンショウガイのそれより大きいことが示唆された。クリイロカワザンショウガイの乾燥重量に対する殻の乾燥重量（乾燥重量-AFDW）の比はカワザンショウガイのそれより有意に高かった（Mann-Whitney *U*-test,  $P < 0.001$ ）。

## (2) 生活環

カワザンショウガイの殻高が約2mmの個体は1993年の8月から9月にかけて主に加入した（Fig. III-1）。主要な加入は年に1回起こったと推定される。新規加入群と考えられる殻高が約2mmの個体は1992年の8月から9月にかけてはほとんど採集されなかった。1992年3月のサイズ頻度分布を見ると、平均殻高3.3mmのコホートが認められる。一方、1993年の8月から9月にかけて加入したc93は12月までに平均殻高2.9mmに成長し、1994年4月までに3.2mmに達した（Fig. III-1）。したがって、1992年3月の平均殻高3.3mmのコホートは前年からの加入群（c91）であると考えられる。c91は1993年3月で6mmの殻高に成長して1994年3月で7mmに成長した。したがって、1992年3月の6mmと7mmのコホートはそれぞれ1990年（c90）と1989年（c89）からの加入群であると推測される。1992年は新規加入群がほとんどいなかったため、c91は1992年8月から1993年7月まで個体群の中で大きな割合を占めて卓越コホートとなっていた（Fig. III-1）。1993年8月の加入の後、サイズ頻度分布は二山型の分布を示した。二山のうちの老齢なコホートはc91であり、若いコホートはc93である。これらc91とc93の殻高とAFDWの成長曲線をそれぞれFigs. III-3a & III-4aに示す。1992年3月に3~4mmの殻高のc91は春から夏に成長して1992年8月に5.3mmの殻高に、1993年8月に6.6mmの殻高に達した（Fig. III-3a）。c91はAFDWにおいても1992年の春から夏に成長し、1992年8月におよそ2.5mgに達して1993年8月にはおよそ5mgに達した（Fig. III-4a）。c91は加入したと推測される1991年8月から32ヶ月後の1994年の春において依然生存し、さらにc89とc90については3年目の7月と8月までそれぞれコホートが分離されたことが示唆された（Fig. III-1）。野外研究においてより老齢の個体について正確な生存率（寿命）を推定することは多くの場合困難であるが、少なくとも野外で記録された最年長の生存個体によっておおよその「野外寿命」を推定することは可能である。よって、カワザンショウガイは32~36ヶ月の野外寿命を持つと推定された。

クリイロカワザンショウガイの目立った加入は1992年と1993年のいずれにおいてもなかったが、少数の新規加入群が1992年10月と1993年9月と10月に見られた（Fig. III-2）。したがって、加入は年に1回9月から10月にかけて起こった可能性が高い。1992年3月のサイズ頻度分布を見ると、個体群の大部分は殻高で約4mmの個体で構成されていた（Fig. III-2）。この群の殻高は平均して1年あたり0.8mmの速度で増加し、1994年3月までに約5.7mmに達し、この時点でも個体群の大きな割合を占めた。1992年秋の新規加入群（c92）は1993年春から秋にかけてよく成長して11月までに4.5mmのサイズに達したが、1994年3月までは大体同じサイズに留まった（Fig. III-2）。したがって、1992年3月の約4mmの大部分の個体は2年前の秋に加入したもの（c90）であると考えられる。クリイロカワザンショウガイの卓越するコホート（c90）または若いコホート（c92およびc93）の殻高とAFDWの成長曲線をそれぞれFigs. III-3b & III-4bに示す。若いコホート（c92およびc93）は殻高とAFDWの両方において加入後の10月から3月までの期間はほとんど成長しなかった。卓越するコホート（c90）は殻高の成長に伴ってAFDWにおいても1992年3月（約0.6mg）から1993年11月

(約2mg)まで成長した。c90は加入したと推測される1990年9月から43ヶ月後の1994年の4月において生存していた。つまり、クリイロカワザンショウガイは少なくとも43ヶ月の野外寿命を持つと推定された。しかしながら、これは過小評価であるものと考えられる。c90よりも前に加入したと考えられる個体(c89)が少数ではあるが5年目に残っていた(Fig. III-2)。

コホート解析の結果から、カワザンショウガイの顕著な加入は1991年と1993年のみならず、1989年の加入も比較的多かったことが示唆される(Fig. III-1)。一方、クリイロカワザンショウガイの顕著な加入は1990年に起こったものの、その前の2年間(1988年と1989年)は加入量が少なかったことが示唆され、その後の3年間(1991年～1993年)の新規加入群は少数であった(Fig. III-2)。

### (3) 成長量と成長率

カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイについて殻高の成長量と成長率をそれぞれFigs. III-5a & III-5bに、AFDWのそれらをそれぞれFigs. III-6a & III-6bに示す。個体数が多く分離のよいコホートとして、カワザンショウガイのc91とc93、クリイロカワザンショウガイのc90、c92、c93を選び、成長量と成長率の計算に使用した。

カワザンショウガイのc91の殻高における成長量は最初の温暖な期間、すなわち加入後9～14月齢の時(1992年5月～10月)に大きかったが、寒冷な期間には減少した(Fig. III-5aの棒グラフ)。再び1993年5月から10月の間に成長量は増加し、そして3回目の寒冷な期間において減少した。1993年8月に加入したc93の成長量は最初の寒冷な期間に比較的高い値を示した。クリイロカワザンショウガイの3つのコホートの殻高における成長量の変化も同様に季節的に変化し、温暖な期間で大きく寒冷な期間で小さかった(Fig. III-5b)。さらに、c90より若いc92とc93は、温暖な期間と寒冷な期間の両方でc90より大きな成長量を示した。両種のAFDWにおける成長量についても、殻高における成長量の変化とほぼ同様の傾向が見られたが、カワザンショウガイのAFDWにおける成長量の絶対値がクリイロカワザンショウガイのそれよりかなり大きかった(Figs. III-6a & III-6b)。

殻高とAFDWの成長率をそれぞれFigs. III-5 & III-6の折れ線グラフ(右側のy軸)に示す。ここで、加入後1年以内の成長率を両種のc93によって代表させ、2年目の成長率をカワザンショウガイでは1992年5月から1993年4月までのc91、クリイロカワザンショウガイでは1993年5月から1994年4月までのc92のデータを用い、また3年目の成長率をカワザンショウガイでは1993年5月から1994年4月までのc91、クリイロカワザンショウガイでは1992年5月から1993年4月までのc90のデータを用い、両種の成長率を年齢間で比較することにする。さらに、成長量と同様に成長率もまた温暖な期間と寒冷な期間との間で上下に変動したので、種間の成長パターンの比較のために温暖な期間のみの成長率を考えることにする。殻高に関してカワザンショウガイの成長率は若齢な方から高齢な方へ順番におおよそ6%、7.5%、2%(Fig. 5a)であるのに対して、クリイロカワザンショウガイのそれはおおよそ22.5%、12.5%、2.5%(Fig. 5b)であった。AFDWに関してカワザンショウガイの成長率はおおよそ45%、26%、8%(Fig. 6a)であるのに対して、クリイロカワザンショウガイのそれはおおよそ105%、38%、8%(Fig. 6b)であった。これらの結果から、両種とも最初の2回の温暖な期間には成長率が高いものの、その次の年には成長率が低いことが示唆された。特に、クリイ

ロカワザンショウガイの若い個体は最初の2回の温暖な期間に極めて高い成長率を示したが、老齢な個体の成長率は低くカワザンショウガイのそれとほぼ同じ値であった。

#### (4) 密度の月変化と二次生産量の季節性

カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの個体数が多く分離のよいコホート（カワザンショウガイのc91とc93、クリイロカワザンショウガイのc90、c92、c93）の密度の月変化をそれぞれFigs. III-7a & III-7bに示す。カワザンショウガイの卓越コホートであるc91の密度は1992年4月から1993年6月まで減少傾向にあった。1993年8月の加入から1994年4月までc93の密度は約500 ( $m^{-2}$ ) であり、1991年8月に加入したと考えられるc91の1992年4月における密度よりかなり小さかった。クリイロカワザンショウガイの卓越コホートであるc90の密度は200~1,400 ( $m^{-2}$ ) の範囲で変動しながら期間を通じて減少傾向にあった。クリイロカワザンショウガイのc92とc93の密度はc90のそれより著しく低かった。

カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの平均生産量の季節変化をFigs. III-8a & III-8bに示す。両種とも、卓越するコホートの月あたりの平均生産量は他のコホートより著しく高かった。カワザンショウガイは寒冷な月（11月~4月）より温暖な月（5月~10月）で生産量が高く、いずれの季節においても1993年の生産量は1992年のそれより低かった。クリイロカワザンショウガイの卓越コホートであるc90もまた寒冷な月より温暖な月で高い生産量を示した。

#### (5) 年のP/B比

年と年間で二次生産量が大きく変動したため、P/B (turnover比) を二通りの方法で計算した。第一の方法では、全研究期間を通しての平均密度、平均の年間生産量、平均生物量、P/Bを計算した (Table III-2a)。第二の方法では、それらの値を前半の期間（1992年5月から1993年4月まで）と後半の期間（1993年5月から1994年4月まで）とで別々にそれぞれ計算した（それぞれ、Tables III-2b & III-2c）。1992年5月から1994年4月までのカワザンショウガイの平均の年間生産量は2.73g AFDW ( $m^{-2}\cdot yr^{-1}$ ) であったが、クリイロカワザンショウガイのそれは0.42g AFDW ( $m^{-2}\cdot yr^{-1}$ ) でカワザンショウガイの生産量の15%しかなかった。一方、1992年5月から1993年4月までのカワザンショウガイの年間生産量は4.49g AFDW ( $m^{-2}\cdot yr^{-1}$ ) で、1993年5月から1994年4月までのそれは0.97g AFDW ( $m^{-2}\cdot yr^{-1}$ ) であった。生物量もまた後半の期間より前半の期間で大きかったにもかかわらず、1992年5月から1993年4月までのP/Bは1.05で、1993年5月から1994年4月までのそれ（0.33）の3倍もあった。クリイロカワザンショウガイの年間生産量は前半の期間の0.49g AFDW ( $m^{-2}\cdot yr^{-1}$ ) から後半の期間の0.35g AFDW ( $m^{-2}\cdot yr^{-1}$ ) へ減少し、P/Bもまた前半の0.59から後半の0.35へ減少した。

全研究期間を通してのカワザンショウガイのc91とクリイロカワザンショウガイのc90の平均密度、平均の年間生産量、平均生物量、P/BをTable III-3aに示す。カワザンショウガイのc91の年間生産量は個体群全体の年間生産量の約83%であり、クリイロカワザンショウガイのc90のそれは個体群全体の年間生産量の約88%であった。前半の期間（1992年5月から1993年4月まで）と後半の期間（1993年5月から1994年4月まで）とで別々に計算したカワザンショウガイのc91とクリイロカワザンショウガイのc90の平均密度、平均の年間生産量、平均生物量、P/BをそれぞれTables III-3b & III-3cに示す。前半の期間 (Table III-3b) におけるカワザンショウガイのc91の齢と後半の期間

(Table III-3c)におけるその齢はそれぞれ9~20ヶ月と21~32ヶ月であった。前半の期間 (Table III-3b)におけるクリイロカワザンショウガイのc90の齢と後半の期間 (Table III-3c)におけるその齢はそれぞれ20~31ヶ月と32~43ヶ月であった。カワザンショウガイのP/Bは9~20ヶ月齢のとき1.26であるのに対して21~32ヶ月齢のとき0.28であった。クリイロカワザンショウガイのP/Bは20~31ヶ月齢のとき0.64で32~43ヶ月齢のとき0.32であった。

## 考 察

### (1) 生活環

カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの個体群構造を解析した結果、両種とも個体群は複数の世代の個体から成り立っており、カワザンショウガイでは32~36ヶ月の野外寿命を持つと推定され、クリイロカワザンショウガイでは野外寿命は少なくとも43ヶ月、場合によっては5年もあると推定された。ヨーロッパのカワザンショウガイ類*Assiminea grayana*の野外寿命は約1.5~2年である (Fortuin et al. 1981) ことを考えると、クリイロカワザンショウガイは*A. grayana*やカワザンショウガイと比較して比較的長寿命であるように思われる。

カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの両種とも主要な加入は年に1回であったが、年によって加入量が大きく変動した。蒲生潟で採集した水を水槽に入れておいたところカワザンショウガイ類の稚貝が出現したこと (倉田 1995)、実験容器で両種の成貝を飼育したところ産卵された卵からヴェリジャー幼生が孵化したことから (pers. obs.)、カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの両種は浮遊幼生期を持つことが確認されている。一方、*A. grayana*は卵から自由遊泳性のヴェリジャーとして孵化するが (Sander 1950)、対照的にアメリカ西海岸の*Assiminea californica*は浮遊幼生期を欠いて基質の上に産みつけられた卵カプセルから直接稚貝が孵化する (Fowler 1980)。カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの個体群は年に1回の浮遊幼生の加入によって維持され、またヴェリジャー幼生が水中で分散してヨシ湿地のような生息場所に定着することにより個体群間の遺伝的な交流が起こっていると考えられる。浮遊幼生期の長さは種が分散できる最大の潜在的な距離にとって重要であるが (Scheltema 1986)、カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイのいずれについても浮遊期間がどのくらいなのか分かっていない。

浮遊幼生期を持つ底生動物の様々な種で加入量の年変動が報告されている (Coe 1956, McKillup et al. 1993, Beukema & Dekker 1995)。McKillup et al. (1993)は幼生の供給量もしくは物理的要因の違いが潮間帯の巻貝*Nassarius pauperatus*の稚貝の加入における時間的な変動を引き起こすことを示唆した。Kimura & Sekiguchi (1993)はイガイの仲間の*Musculista senhousia*の個体群動態を研究し、大雨が加入群の大量死と顕著な年変動を引き起こしたことを報告した。Underwood & Fairweather (1989)は幼生の供給に関する総説の中で、現場の親個体の密度と加入の間には関係がないことを示した。本研究のカワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの両種は蒲生潟の塩性湿地で優占し、再生産を行う個体数が少なかったとは考えられず、1992年に両種の加入個

体数が少なかったのは浮遊幼生期から定着の過程において何らかの原因があったためと思われる。ところで、蒲生潟は河口から200m上流で七北田川と導流堤を介して繋がり、水の交換は導流堤に設置された3基の水門を通して主になされるので (Fig. II-1)、蒲生潟で孵化した浮遊幼生は下げ潮で河口から海へ流されて上げ潮で再び蒲生潟と七北田川へ戻ってくると考えられる。通常、潮汐と河川流量の変動によって塩分は変動するが、七北田川の河口は砂の集積によって度々閉じてしまい、潟の塩分が低く水位が高い状態になることがある。1992年には9月と11月の2回河口の閉塞が起こったが1993年は起こらなかった (栗原ら 1994)。これらの水理学的な現象が両種の1992年の低い加入量に影響を及ぼした可能性がある。すなわち、河口の閉塞による塩分や水位の変動が浮遊幼生期から定着の過程において両種の死亡率を増加させたのかもしれない。Mileikovsky (1971) は底生動物の幼生の発生様式についてレビューを行い、長い外洋生活が加入の変動を引き起こすであろうと示唆した。Connell (1985) は加入量の変動が底生動物の個体群構造に影響することを示唆した。蒲生潟の塩性湿地において、カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの両種の加入量には非常に大きい年変動が見られ、その結果両種は年によって異なった個体群構造を示した。個体群構造の非安定性は成体の個体群動態とヨシ湿地に生息するこれらのカワザンショウガイ類を含む底生動物の群集構造に影響するかもしれない。例えば、年間のカワザンショウガイ類の個体群構造の違いは各々の種の二次生産量の年間の変動を引き起こしたかもしれない。

## (2) 二次生産量

両種とも多くの場合若い個体の成長量は老齢な個体のそれより大きかった (Figs. III-5 & III-6)。この齢による成長量の違いはそれぞれの種において個体群構造が年によって違うことと関係し、二次生産量とP/B比に影響を及ぼしたと考えられる。なぜならば、二次生産量は個体の成長量とコホートの密度から計算されたからである。カワザンショウガイの卓越コホートであるc91は1992年の5月から9月まで速く成長したので (Figs. III-3a & III-4a)、平均の二次生産量もまた高かった (Fig. 8a)。反対に、c91が老齢になった1993年には成長量が減少した (Figs. III-5a & III-6a) ので1993年の平均の二次生産量は1992年のそれより低かった。カワザンショウガイの個体は生活環のより早い段階 (9~20ヶ月齢) で速く成長して単位生物量あたり高い二次生産 ( $P/B = 1.26$ ) を行い (Table III-3b)、より後の段階 (21~32ヶ月齢) では成長が遅くなりより低いP/B (0.28) を示した (Table III-3c)。同様に、32~43ヶ月齢におけるクリイロカワザンショウガイのP/B (0.32) は20~31ヶ月齢におけるそれ (0.64) より低かった (Tables III-3c & III-3b)。クリイロカワザンショウガイの0~19ヶ月齢のサンプルが少量しかないのでP/B比の計算のためには不十分であった。しかしながら、クリイロカワザンショウガイのより若い個体が高い成長率を持つパターン (Figs. III-5b & III-6b) から、若い個体のP/Bは老齢な個体のそれより高いことが示唆される。加えて、20~31ヶ月齢におけるクリイロカワザンショウガイのP/B (0.64) は21~32ヶ月齢におけるカワザンショウガイのそれ (0.28) より高かった。長寿命の種は生物量の成長が遅い傾向があるのでP/B比は野外寿命と負に相関していると考えられている (Robertson 1979)。この一般則はしかしながら、相対的に長い野外寿命を持つクリイロカワザンショウガイのP/Bがカワザンショウガイより高いこともあるので、カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの関係には成り立たないと考えられる。

カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの二次生産量は他の巻貝と比較してどの程度であろうか。Rissoacea (超科、カワザンショウガイ科を含む) に属する巻貝について、砂泥底に生息するhydrobiid類の二次生産量がいくつか報告されている。スペインにおける*Hydrobia minoricensis*、*H. ulvae*、*H. ventrosa*の年間生産量の大きさはそれぞれ6.3、0.8、1.0gAFDW ( $\text{m}^2 \cdot \text{yr}^{-1}$ ) であった (Drake & Arias 1995)。また、デンマークのKysing Fjord河口域において、若い個体を含むhydrobiid類の二次生産量の大きさは*H. ventrosa*と*H. neglecta*についてそれぞれ8.40と5.86g AFDW ( $\text{m}^2 \cdot \text{yr}^{-1}$ ) であった (Siegismund 1982)。本研究のカワザンショウガイについて、c91の若い個体がサイズを大きく増加させた前半の期間 (1992年5月から1993年4月まで) における年間の二次生産量は4.49gAFDW ( $\text{m}^2 \cdot \text{yr}^{-1}$ ) で、hydrobiid類の二次生産量と同じくらいの大きさであった。カワザンショウガイの密度は約1,700 ( $\text{m}^2$ ) より低かったが、hydrobiid類のそれは10,000 ( $\text{m}^2$ ) がそれより高かった (Siegismund 1982)。カワザンショウガイのAFDWは最大で約7.0mgであったが (Fig. III-4a)、hydrobiid類のそれは最大でも約1.0mgであった (Siegismund 1982)。すなわち、カワザンショウガイと*Hydrobia*の種の $1\text{m}^2$ あたりの生物量 (体サイズと密度の積) は同じくらいの大きさであった。種間の二次生産量の差異の一部は動物の体サイズと密度の違いによって説明できるが、個体群構造の時間的変化の影響も受ける (Waters 1977)。特にこの研究で示したように、対象とした個体群の年齢組成の時間的な違いは二次生産量を大きく変化させる。個体群の二次生産量の種間、年間、地点間の比較を行う研究においては個体群構造の違いを考慮に入れることが重要である。

カワザンショウガイのAFDWにおける成長量はクリイロカワザンショウガイのそれよりかなり大きかった (Fig. III-6)。カワザンショウガイの最大の殻サイズはクリイロカワザンショウガイのそれより大きく、カワザンショウガイは軟体部をクリイロカワザンショウガイより大きく成長させるアロメトリーを持っていることから (Table III-1)、おそらくカワザンショウガイはクリイロカワザンショウガイより多くの餌を消費するか餌をより効率的に同化するのであろう。カワザンショウガイ類の種の同化および成長効率はここでは分からないが、Odum & Smalley (1959) は堆積物食のタマキビ*Littorina irrorata*が摂食した餌の45%を同化し、その同化物質の14%が二次生産に充てられることを示し、Humphreys (1979) は3種の腹足類の純成長効率 ( $P/A$ ) がそれぞれ18%、25%、33%であることを引用した。同化効率や純成長効率が種間で最大2倍程度違うと仮定しても、カワザンショウガイのAFDWにおける成長量はクリイロカワザンショウガイのそれより大きく、AFDWの成長量が大きいカワザンショウガイは消費する餌の量もクリイロカワザンショウガイより多かったと考えられる。hydrobiid類の巻貝は一次生産量の大きな割合を消費して河口域の食物網において重要であると推定された (Siegismund 1982)。

蒲生潟の塩性湿地ではカワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイは密度で優占し、一次生産またはデトリタスの主要な消費者として塩性湿地の物質循環に大きな役割を担っていると考えられる。このような場合、二次生産量と消費された餌の量との間には正の相関があることが予想され、高い密度の個体群においては餌の量が二次生産量を制限しているかもしれない。同所的に生息している2種のカワザンショウガイ類がもし同じ餌を消費しているとすれば、種間で餌をめぐる消費型競争があるかもしれず、これは今後の研究の可能な課題になるであろう。そのためには、両種の餌が何であるのかを調べ、また餌資源の量について測定することが必要となろう。

## 第四章

### カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの 生活史形質と体サイズの性的二型の比較

Comparisons of life history traits and sexual dimorphisms in body size between  
*Assiminea japonica* and *Angustassiminea castanea* (Gastropoda: Assimineidae)

#### はじめに

近縁の複数種が異なる選択圧を受けて共存してきたのであれば、種間の生活史形質などに差異が出てくることが予想され、生活史形質を比較することでどのような選択が働いたのか推測することができる。また、自然界において雌雄異体の生物はしばしば性的二型を示し (e.g., Temeles 1985, Kusano & Kusano 1989, Harvey 1990, Beaupre et al. 1998)、雌雄が異なった選択圧を受けてきたことを示唆している。したがって近縁の複数種の生活史形質を比較する際には性を区別した個体群の解析が必要であるにも関わらず、巻貝に関する研究では雌雄を分けたうえで生活史形質を調べた例は極めて少ない。カワザンショウガイ科が属する前鰓亜綱では多くの種が雌雄異体であることが知られており、いくつかの種は殻形態や体サイズにおいて性的二型を示す (Giese & Pearse 1977)。しかしながら、この亜綱についての多くの研究は採集された動物標本の形質の限られた側面に焦点があてられ、ある時に採集された動物標本のメスとオスのサイズを比較してそのデータから体サイズの性的二型を議論することが多かった (e.g., Pearce & Thorson 1967, Cazzaniga 1990)。体サイズの性的二型はメスとオスの成長の差異によっているので、浮遊分散期を持つ底生動物にとって定着後の成長パターンを明らかにすることは重要である。定着した稚貝は成長してやがて性的成熟に達し、その過程で体サイズなどの性的二型が生ずる。また性的成熟齢や野外寿命 (field longevity) のようなメスとオスの生活史形質は、メスとオスに異なった選択圧がかかって進化してきたと考えられる体サイズの性的二型と関係していると考えられる。

*Assiminea*属は雌雄異体であることが報告されている (Abbott 1958, Fowler 1980)。本研究のカワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイもまた雌雄異体である。しかしながら、カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイについて、交尾行動、雌雄の成長、生活史形質などの生態学的研究は行われてこなかった。第三章ではこれら2種の加入の季節と成長パターンを研究し、それらが種間で異なっていることを示したが、性を区別して生活史を調べていなかった。本章では、特にメスとオスのサイズに注目し、成長速度と体サイズに差異が見られるか調査した。長期間の野外個体群のサンプルについて、性を区別しながらコホートを追跡し、性的成熟の齢とサイズを推定した。本章の目的はカワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの生活史形質と性的二型を調べ、その結果を比較・考察することである。

## 材料と方法

### (1) 個体群の解析

第三章と同様に、St. M10のカワザンショウガイとSt. M40のクリイロカワザンショウガイについて (Fig. IV-1)、雌雄を区別しながら個体群の解析を行った。1992年7月～1996年8月の定量採集調査から半年に約1回の頻度に相当するサンプルを選び、サンプルに含まれる全ての個体について殻高と殻幅を測定した。サンプリング方法、同定および計数の方法、殻サイズの測定方法は第二章および第三章と同様である。サイズ測定後、マイクロテストプレートのウェル (直径6.4mm) に巻貝個体を入れて殻物質を溶かすために数日間10%ギ酸溶液に浸した。解剖双眼顕微鏡を使って軟体部を解剖してメスとオスの繁殖器官の存在によって性を決定した (Fig. IV-2)。いずれの種についてもメスとオスのアロメトリーは変わらなかった (Table IV-1)、各月の各性のサイズ頻度分布を殻高に基づいて作成した。第三章のコホート解析を参考にしながらメスとオスのコホートを追跡した。すなわち、カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイはそれぞれ8月と10月に年に1回、殻高が約1.8mmの個体が加入するものとし、その後の各性の各コホートについて加入後の殻高の成長曲線を推定した。卓越するコホートの密度はそのコホートに属すると推定される個体数から算出された。本章では、カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの齢をそれぞれ加入年の8月と10月からの累積月と定義し、第三章と同様に加入年によって各コホートを「cXX」、例えば1992年に加入のコホートはc92、と呼んだ。

### (2) 繁殖器官とその発達の度合い

成熟したカワザンショウガイのメス (Fig. IV-3a) とオス (Fig. IV-3b) について、殻と外套膜を除いた状態の軟体部の概略を示す。メスは卵形の目立つ交接囊 (bu) とアルブミン腺とカプセル腺を含む白っぽい外套輸卵管 (po) を持ち、卵巣 (ov) は中腸腺から分けることは通常難しい。卵巣は場合によっては樹状形で、または白色からオレンジ色の顆粒状のものを含んでいる。オスはペニス (p)、前立腺 (pr)、輸精管、精巣 (t) の4つの目立つ生殖器官を持っている。クリイロカワザンショウガイの生殖系はカワザンショウガイのそれと同様であった。

1996年8月に採集した両種のオス標本のペニスの長さと幅を計測し、ペニスサイズと殻高との関係を調べた。両種ともペニスは殻高の成長とともに大きくなるだけでなく、殻高に対して優成長を示した (Fig. IV-4)。このことは繁殖器官の相対サイズによって繁殖器官の発達の度合いを表すことができることを意味する。そこで、生殖腺の様子の観察とともに、メスの交接囊とオスのペニスと前立腺の相対的なサイズによって個体を繁殖器官の発達の度合いの異なるいくつかの群 (メスについてはf1～f5の5段階、オスについてはm1～m6の6段階) に分類した (Table IV-2; 例えば、Figs. IV-3c & IV-3d)。1994年1月と7月のカワザンショウガイと1996年4月と8月のクリイロカワザンショウガイの標本について、殻高と繁殖器官の発達の度合いとの関係を調べた。

### (3) 交尾行動

1997年1月から10月まで日中の低潮時にカワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの交尾行動を観察した。St. M10とSt. M15 (Fig. IV-1) において20cm×20cmのコドラート内で交尾行動をしていたカワザンショウガイのペアの数を数え、St. M40とSt. M20 (Fig. IV-1) においてはクリイロカワザンショウガイのペアの数を数えた。1996年3月と6月に交尾行動を行っていたカワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイをそれぞれランダムに採集した。ペアの個体を10%中性ホルマリン溶液で固定した後に70%エタノール溶液で保存した。数日後、巻貝の殻高と殻幅を計測して前述の方法で性を確認した。

#### (4) 卵と幼生

10%のろ過海水で湿らせたろ紙を敷いたペトリ皿 (直径90mm) を用いて1997年4月に採集したカワザンショウガイと1996年12月に採集したクリイロカワザンショウガイを飼育した。解剖双眼顕微鏡を使用して産みつけられた卵の直径を計測した。いくつかのペトリ皿に希釈海水 (10%) を注ぎ、プランクトン幼生の孵化を観察した。カワザンショウガイの幼生について、次の方法で走光性の実験を行った。25匹の孵化したヴェリジャーを拾って10%海水で満たした35mm径のペトリ皿の中へそれらを1個体ずつ入れた。実験ペトリ皿の一方の側をファイバー光源 (150Wのハロゲンランプ) からの光にあて、ヴェリジャーがいずれの側へ泳いでいたかを1分後にチェックした。

## 結 果

### (1) 成長と生存

カワザンショウガイの1991年と1993年のコホートは個体数が多く、1993年7月から1996年1月まで総個体数の大部分を占めた (Fig. IV-5)。c93のコホートのメスとオスについて追跡が比較的容易であったので、このコホートの雌雄の成長曲線について主に解析した。サイズ頻度分布から得られた成長曲線は、メスの成長がオスの成長より明らかに大きかったことを示した (Fig. IV-5)。すなわち、c93のメスとオスは加入後異なった成長率を示し、サイズはそれぞれ11月齢 (1994年7月) までに5.2mmと4.8mmに増加して29月齢 (1996年1月) までに8.2mmと7.0mmに達した。一方、c91の成長曲線はc93のそれと異なり、加入年によって成長曲線が異なることが示唆された。c93について、生存個体を追跡してメスとオスの両方の密度を推定した (Fig. IV-7a)。11月齢から36月齢まで密度は減少する傾向であった。カワザンショウガイの少数の個体が雌雄とも3年間生存したので、本種の野外寿命は雌雄とも約3年と推定された。

1992年7月から1996年8月までクリイロカワザンショウガイのc90とc95は他のコホートより個体数が著しく多かった (Fig. IV-6)。これらのコホートのメスとオスについて追跡が比較的容易であったので、これらのコホートの雌雄の成長曲線について主に解析した。サイズ頻度分布から得られた成長曲線は、オスの成長がメスの成長より大きかったことを示した (Fig. IV-6)。c95の10月齢 (1996年8月) の殻高は6月齢 (1996年4月) のそのほぼ2倍の大きさであり、メスとオスのサイズは1996年4月で異ならなかったが ( $U$ -test,  $P > 0.05$ )、1996年8月で有意に異なった ( $U$ -test,  $P <$

0.01)。つまり、メスとオスの成長率は6月齢から10月齢の間で差異が生じ始め、その後の体サイズの性的二型を引き起こしたことが示唆された。稚貝は加入から6月齢まで殻高が1.8mmのままであったが、春から夏を通して急速に成長して12月齢までに約4mmの殻高に達した。その後、クリイロカワザンショウガイはゆっくりと成長して39月齢の時メスとオスについてそれぞれ5.7mmと6.0mmのサイズに到達した（1994年1月のc90、Fig. IV-6）。c90またはc95に属すると推定されるメスとオスの両方の密度を推定した（Fig. IV-7b）。c90の27月齢と39月齢の時の密度の分散が大きかったのは、1993年1月（ $n = 0, 0, 93, 0$ ）と1994年1月（ $n = 119, 66, 14, 9$ ）のコドラートサンプル間の分散が大きかったことによる。冬にクリイロカワザンショウガイはパッチ状に分布するため（第二章）、これらの月における密度の分散が大きくなったと考えられる。これらの月を除いて、c90の密度は21月齢から57月齢まで減少する傾向であった。それ以降は個体数が極めて少なくコホートを追跡することができなかつたので、最大の可能な齢は不明であるが、クリイロカワザンショウガイは野外で雌雄ともほぼ5年間生存したと推定された。

## (2) 繁殖器官の発達の度合い

両種ともペニスの長さとは殻高と正に相関し、なおかつ殻高に対する優成長を示した（Fig. IV-4）。加えて、殻高6.5mmより大きいカワザンショウガイのオスは6.5mmより小さい個体と比較して相対的に大きなペニスを持っているように見え、この殻高でペニスが相対的に大きく成長したことを表している。

カワザンショウガイのメスとオスについて、繁殖器官の発達の度合いによって分類された群（Table IV-2；例えば、Figs. IV-3c & IV-3d）と殻高組成との関係をFig. IV-8に示す。1994年1月の群f1と群m1はc93であり、これらが成長してメスとオスはそれぞれ1994年7月に群f3と群m3になった。1月で6mmより大きいメスと5mmより大きいオスの多くはそれぞれ群f5と群m6に分類された。これらの個体はよく発達した生殖腺を持っており、成熟しているものと考えられる（Table IV-2）。しかしながら、オスについて少しの例外があった。同程度のサイズのオスのほとんどがそれぞれ群m1と群m3に分類された1994年1月と7月のサンプルについて、1月の殻高3.6mmのオス1個体と7月の殻高4.7mmのオス1個体が群m6と群m5に分類された。殻高と各群の出現の関係から、繁殖器官の発達の度合いによって分類された群について若齢から老齢への時間的な順番が推定された。すなわち、メスについてはf1、f3、f5、f4、オスについてはm1、m3、m6、m5の順番であると考えられる。このことは、カワザンショウガイは1月に発達した繁殖器官（メスの交接囊とオスの前立腺）を持つが、7月にそれらの相対サイズを減少させ、繁殖に季節環があることを示唆している。

クリイロカワザンショウガイのメスとオスについて、繁殖器官の発達の度合いによって分類された群（Table IV-2）と殻高組成との関係をFig. IV-9に示す。1996年4月の群f1と群m1はc95であり、これらが成長してメスとオスはそれぞれ1996年8月に群f1、f2、f3、f5と群m2、m3、m4、m6（いずれも5mmより小さい個体群に属する）になった。群f5のメスの平均殻高（3.87 mm, SD = 0.17,  $n = 15$ ）は群m6のオスのそれ（4.03 mm, SD = 0.22,  $n = 21$ ）より有意に小さかった（ $t$ -test,  $P < 0.05$ ）。これらの個体はよく発達した生殖腺を持っており、成熟しているものと考えられる（Table IV-2）。8月で5mmより大きいメスとオスの大部分はそれぞれ群f5と群m6に分類された。殻高と各群の出現の関係から、繁殖器官の発達の度合いによって分類された群について若齢から老齢への時間的な

順番が推定された。すなわち、メスについてはf1、f2、f3、f5、f3、f5、オスについてはm1、m2、m3、m4、m6、m4、m6の順番であると考えられる。このことは、いくつかの個体は8月に発達した繁殖器官（メスの交接囊とオスの前立腺）を持つが、4月にそれらの相対サイズを減少させ、繁殖に季節環があることを示唆している。

### (3) 交尾行動

カワザンショウガイ類の交尾はオスがメスの上に這い乗って殻口近くの外唇にくっつくことによって行われた (Fig. IV-10)。そしてオスはペニスを伸ばしてメスの体内へ挿入した。このような交尾行動が場合によっては一日中続いたこともあったが、挿入の持続時間について確かな情報はない。

St. M10とSt. M15におけるカワザンショウガイの交尾行動の頻度をFig. IV-11aに示す。交尾行動は1月の終わりに始まった。頻度は2月に急激に増加して4月にピークに上り、その後7月には減少した。このことは、カワザンショウガイは主に2月から6月まで交尾行動を行ったことを示唆している。St. M40とSt. M20におけるクリイロカワザンショウガイの交尾行動の頻度をFig. IV-11bに示す。交尾行動は5月の初めに始まり、6月に増加し、7月にピークに上り、そして8月の終わりに急激に減少した。クリイロカワザンショウガイの交尾行動は5月から8月まで行われると考えられる。

カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの交尾行動をしていた個体を解剖して性を確認したところ、オスに乗られていた個体の中で正常な繁殖器官を備えていない個体が認められ、それらの個体数はカワザンショウガイでは15個体、クリイロカワザンショウガイでは5個体であった。吸虫類の寄生による生殖巣の破壊が原因と考えられた (pers. obs.)。さらに、オスに乗られていた個体のうちクリイロカワザンショウガイでは2個体が正常な繁殖器官を持つオスであったので、カワザンショウガイでは15個体、クリイロカワザンショウガイでは7個体のデータを取り除いた上で、それぞれの種の交尾行動をしていた個体の殻高組成を作成した (Fig. IV-12)。1996年3月に交尾行動をしていたカワザンショウガイでは、メスがオスより明らかに大きかった (Fig. IV-12a)。これらの交尾行動をしていた殻高約8.2mmのメスと約7.0mmのオスは31月齢のc93に属すると推定される (Fig. IV-5)。1996年6月に交尾行動をしていたクリイロカワザンショウガイの殻高組成 (Fig. IV-12b) では、メスの平均殻高 (5.76 mm, SD = 0.42, n = 77) はオスのそれ (6.11 mm, SD = 0.39, n = 84) より有意に小さかった (*t*-test, *P* < 0.01)。Fig. IV-6と比較して、これらの交尾行動をしていた個体はc95より老齢なコホートに属すると推定される。

### (4) 卵と幼生

カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの飼育ペトリ皿において、ろ紙の上や餌の堆積物の上に1個ずつの卵または数個の卵の塊が見られた。これらの産みつけられた卵の中に小さな殻を持ったヴェリジャー幼生が観察された。ペトリ皿のろ紙を交換した後にもいくつかのペトリ皿において再び産みつけられた卵が見られたので、両種は一度ではなく数度にわたって産卵をするものと考えられる。

カワザンショウガイの卵の直径は200から250 $\mu$ mであったのに対して、クリイロカワザンショウガイのそれは125から150 $\mu$ mであった。カワザンショウガイのメスの1個体について産卵数を数える

ことができ、少なくとも2,272であった。卵を汽水に浸すとヴェリジャー幼生が孵化して泳ぎ出すのが観察された。孵化時のカワザンショウガイのヴェリジャー幼生の長さはおおよそ200 $\mu\text{m}$ であったのに対して、クリイロカワザンショウガイのそれはおおよそ125 $\mu\text{m}$ であった。ヴェリジャーはヴェラムで泳ぐことができた。ペトリ皿を叩いて衝撃の刺激を与えるとヴェリジャーはヴェラムを殻の中へ引っ込めて底に沈んだが、まもなく水面の方向へ再び泳ぎ始めた。カワザンショウガイのヴェリジャー幼生の走光性実験では25個体のうち23個体(92%)のヴェリジャーが正の走光性を示した。飼育条件のもとでは、両種のヴェリジャー幼生は少なくとも2週間生存したが、稚貝として定着するまで飼育することはできなかった。

## 考 察

### (1) 性的成熟と体サイズの性的二型

性的成熟の齢とサイズを交尾行動と軟体部の解剖の結果に基づいて決めることができる。ここでは交尾行動を示していたか交尾行動の期間に繁殖のために十分に繁殖器官を発達させていた個体を性的成熟の状態にある個体と定義する。カワザンショウガイについて、殻高が5mmより大きい個体は2月より交尾行動を見せたが(Figs. IV-11a & IV-12a)、1994年1月に殻高が5mmより小さかった個体のほとんどは、1月と7月の時点で繁殖器官が十分に発達してなかった(Fig. IV-8)。加入後1年以内に繁殖器官が成熟しているように思われた早熟なオスの例外があったが(Fig. IV-8)、大部分の個体は加入後1年以内に繁殖せず、本種の性的成熟は17月齢であると考えられる。交尾行動を行っていた個体のサイズと繁殖のために十分に繁殖器官を発達させていた個体のサイズから、殻高が5~6mmの間が成熟と未成熟の個体の境界線と考えられる。クリイロカワザンショウガイでは殻高が4.5mmより大きい個体が1996年6月に交尾行動(5月から始まる)を行っていた(Figs. IV-11b & IV-12b)。1996年6月に殻高が約4mmの個体(c95)は交尾行動を行っていなかったが、繁殖器官の解剖観察から1996年8月で殻高が約4mmのいくつかの個体は成熟していた(Fig. IV-9)。交尾シーズンは8月まで続いたのでこれらの個体は8月に繁殖できたと考えられる。したがって、本種の性的成熟は10月齢と推定された。成熟サイズはc95のメス(3.87 mm)とオス(4.03 mm)との間で異なった。Estebenet & Cazzaniga (1998)は実験条件のもとで南アメリカのapple-snail *Pomacea canaliculata*のメスがオスより大きく成長したと報告した。本研究では、カワザンショウガイのメスはオスより大きかったが、クリイロカワザンショウガイのメスはオスより小さかった。すなわち、体サイズの性的二型のパターンがカワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの間で反対であった。サイズの分岐は早い段階におけるメスとオスとの間の異なる成長率の結果であった(Figs. IV-5 & IV-6)。Cupul-Magaña & Torres-Moye (1996)は海産の腹足類*Astraea undosa*について成長曲線の性的差異を見つけてメスの低い成長の原因が生殖巣の発達のための高いエネルギー要求であると推測した。大きいオスの進化的説明は、オス-オス競争またはメスの選択による伝統的な性選択に帰すことができる(Vollrath 1998)。大きいオスの進化的説明はクリイロカワザンショウガイのオスの場合に適用できるかもしれないが、カワザンショウガイのオスにつ

いては適用できない。カワザンショウガイの体サイズの性的二型については、その本質は小さいオスなのか大きいメスなのかを検討することが必要であると考えられる。

## (2) 卵と幼生

カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの両方は繁殖期間に複数回、1つずつもしくは塊の形で卵を産んだ。西海岸のカワザンショウガイ類 *Assiminea californical* は一年中貯精嚢に精子を保持しているが (Fowler 1980)、カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイについて精子が貯精嚢にためられているかどうかは確かめられなかった。成熟した卵はメスの体内で順番に受精して、基質の上に産卵されると予想される。ヨーロッパのカワザンショウガイ類 *Assiminea grayana* は卵から自由遊泳性のヴェリジャーとして孵化することが知られている (Sander 1950)。 *A. californical* は対照的に遊泳幼生期を欠いており、基質の上に産みつけられた卵カプセルから稚貝が直接孵化する (Fowler 1980)。また産卵直後に卵を直接観察していないので、カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイについては、トロコフォラからヴェリジャーへの変態が産卵の前に起こるのか後に起こるのか不明である。卵を汽水に浸すと、いくつかの卵は孵化しないままだが、30分以内に何匹かのヴェリジャーが孵化した。水圧が孵化するための刺激を与えるのかもしれない。自由遊泳性の浮遊幼生を持つ多くの底生無脊椎動物の種が広い水界での分散に適応していると考えられる (Scheltema 1986)。カワザンショウガイのヴェリジャーは正の走光性を示した。この性質はヴェリジャーを水面へ導いて分散を助けるであろう。加えて、実験室でヴェリジャーが少なくとも2週間生存したことは、実際の浮遊期間はおそらく2週間より長いことを示唆し、この長期の浮遊期間はより遠い生息場所への定着を可能にするかもしれない。カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの加入は1年に1回それぞれ8月と10月に起こったことから (第三章)、交尾期間の終わりと加入の月との間は2ヶ月あることになる。すなわちそれぞれ、カワザンショウガイでは6月から8月の2ヶ月、クリイロカワザンショウガイでは8月から10月の2ヶ月である。しかしながら、両種の交尾行動は3~4ヶ月前から観察される。 *A. grayana* は孵化が数日から数ヶ月遅れ得る (Sander & Siebrecht 1967, Seeleman 1968)。カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイについて交尾行動の時期から加入の時期までの時間的遅れが長い浮遊期間によるものなのか産卵や孵化の遅れによるものなのかは定かでない。

## (3) 生涯の繁殖機会数、野外寿命、繁殖開始齢

カワザンショウガイ科巻貝の交尾行動は、まずオスがメスの殻上に乗ってその後オスがペニスを挿入することによって行われるので、オスは正しく同種のメスを認識して殻上に乗り、またメスも殻上に乗ったオスを正しく認識する必要があると予想される。野外でのカワザンショウガイ科巻貝の交尾行動の観察では、異種間の交尾行動は全く見られなかった。また、カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイで交尾行動の時期が全般的にずれていることは、種間交雑を避けるためには一定の効果があると推測される。カワザンショウガイともクリイロカワザンショウガイとも同定できないような中間型の個体は全く採集されず、これら2種間での交雑はないものと考えられる。Abbott (1958) は *Assiminea* 属に属する巻貝の交尾行動が水の外で行われて5もしくは10分間続いたと述べているが、日本産のカワザンショウガイ類の交尾行動の時間についての確

かな情報はない。何匹かの個体は同じ日に複数回ペアを形成し、気温が極端に低かったり高かったりした時は巻貝の行動活性が低い傾向があったので (pers. obs.)、気温が交尾行動の持続時間や頻度に影響し、数えられたペア数の観察日間の分散が大きくなったかもしれない。全体として、両種の交尾行動は数ヶ月の期間にわたったが (Fig. IV-11)、多年生のカワザンショウガイ類における繁殖シーズンは1年に一続きの季節的なものであると考えられる。カワザンショウガイの野外寿命は約3年であると推定されたのに対してクリイロカワザンショウガイのそれはほぼ5年であった。この意味で、カワザンショウガイはその生涯に2回の繁殖シーズンの機会を持ち、おそらく早熟なオスの場合は3回である。クリイロカワザンショウガイはもっと多くの繁殖シーズンの機会を経験することができ、おそらく5回であろう。Fortuin et al. (1981) は *A. grayana* が約1.5~2年の野外寿命を持つと述べた。Rissoacea (超科) の砂泥底に生息する巻貝の野外寿命と性的成熟齢についてはいくつかの報告がある。*Hydrobia ventrosa* の野外寿命は1~1.5年の範囲で (Siegismund 1982, Gorbushin 1993, Drake & Arias 1995)、*H. ulvae* のそれは1~3年の範囲であった (Chatfield 1972, Fish & Fish 1974, Barnes 1990, Gorbushin 1993)。*H. ventrosa* は成熟に達するまで13週かかるが (Lassen & Clark 1979)、*H. ulvae* は9~10ヶ月を要する (Barnes 1990)。それらのhydrobiidの種と比較して、クリイロカワザンショウガイはより長い野外寿命を持ち、典型的な多回繁殖の種である。カワザンショウガイはhydrobiidの種より長く生存するが、クリイロカワザンショウガイほど長くない。約1.5~2年の寿命を持っている *A. grayana* と比較しても、クリイロカワザンショウガイは長寿命であるように思われる。

カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの生活史形質をFig. IV-13にまとめた。加入から10月齢までの両種の最初の成長パターンは極めて異なっていた。10月に加入したクリイロカワザンショウガイは冬の間は成長せずサイズを保ったままで翌春に急速に成長し始めた。冬の月は、クリイロカワザンショウガイのほとんどの個体は集合して殻口を閉じた状態で不活発であった (第二章)。本種の冬の月における遅い成長率はこの時期の活動性の低さと関係しているかもしれない。しかし、翌春の急速な成長によって加入後1年以内に性的成熟に達した。反対に、カワザンショウガイは冬の月に不活発でなく2月にさえ交尾したが、加入後1年以内では成熟しなかった。すなわち、繁殖開始齢としてはクリイロカワザンショウガイがカワザンショウガイより早い。繁殖の季節的特性の視点で見ると、クリイロカワザンショウガイの繁殖時期は5月から8月までであり、カワザンショウガイの2月から6月までの繁殖時期より遅れている。クリイロカワザンショウガイの冬の月の間の不活発性が季節的には繁殖の始まりを遅らせているのかもしれない。一方、カワザンショウガイの繁殖開始齢が遅れることは体の成長と繁殖との間のトレードオフ (Stearns 1992, Hughes 1995) によって説明できるかもしれない。ひとつ考えられることは、カワザンショウガイにとって加入後1年以内の繁殖の開始は成長もしくは生存にとってマイナスに作用するかもしれない、ということである。もしメスが6~10月齢の時に殻高で4mmであるとすると、殻高で7mmの個体の20%の体積しかないであろう (比4/7の3乗)。大きい個体はより多くの子孫を再生産できると予想されるので、カワザンショウガイは加入後の最初の繁殖シーズンの間は性的に不活発のまま、エネルギーを体の成長へ分配しているのであろう。カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの種間の繁殖開始齢の違いを以下のように説明することが可能である。カワザンショウガイは、約3年間生き、繁殖シーズンあたりの産仔数をできるだけ多く得ようと成

長し続け、加入後1年以内の繁殖の最初の機会を通過する。反対に、クリイロカワザンショウガイはほぼ5年間生き、繁殖の機会をより多く得ようがために十分なサイズに達するまで最初の温暖な季節の間急速に成長し、その結果加入後1年以内の性的発達をもたらされる。今後これらの仮説が数理的にも正しいかどうか検証される必要がある。

## 第五章

### カワザンショウガイ類の利用している餌資源に関する 安定同位体による解析

Stable isotope analysis on food resources utilized by assimineid snails

#### はじめに

陸上や海洋の生物由来の様々な有機物が含まれる沿岸域のデトリタスを摂食する堆積物食者が、実際にデトリタス中の何を栄養源としているのかについては不明な場合が多く、それらの餌の選択的摂食や選択的同化に関していくつかの研究が行われてきた。例えば、デトリタス全体を消化して同化しているわけではなく、主にデトリタス中のバクテリアおよび珪藻を重要な栄養源としていることを示した研究例は多い (e.g., Tsuchiya & Kurihara 1979, Jensen & Siegismund 1980, Kamermans 1994)。また餌の選択的摂食に関し、堆積物食者の巻貝 *Hydrobia* は粒径が大きい場合は粒子の表面をなめるようにして摂食するが、粒径が小さい場合は粒子をそのまま飲み込むようにして摂食すること (Lopez & Kofoed 1980)、堆積物食者の端脚類 *Corophium volutator* と巻貝 *Hydrobia ulvae* が摂食した粒子および珪藻のサイズ分布は、2種の摂餌行動が粒子や珪藻のサイズに対して選択的であること (Fenchel et al. 1975)、などが報告された。これらの動物の食性に関する多くの研究では、摂餌行動の観察、消化管の解剖、糞の観察、成長実験、などから動物が実際に同化した餌を推定することが多かった。

沿岸域の塩性湿地はヨシ (*Phragmites* spp.) や *Spartina* が優占する生産量の高い生態系である。維管束植物のリターは塩性湿地における有機物の供給に大きく貢献している (Lee 1990, Moran & Hodson 1990)。一方、塩性湿地の大型底生動物にとっては底生性珪藻などの微小藻類が重要な餌であるとも言われている (Sullivan & Moncreiff 1990)。塩性湿地では維管束植物のリター由来の有機物と珪藻などの微小藻類由来の有機物の主要な2種類の餌資源が供給されるので、生息する堆積物食者がいずれの餌を同化しているのかについて議論が続いた。例えば、塩性湿地に生息する大型底生動物である有肺類の *Melampus bidentatus* と端脚類の *Orchestia grillus* の消化管内容物の検鏡結果 (Thompson 1984) は、これらの動物が分解途中のリター片や藻類を摂食していることを示したが、*O. grillus* と *Spartina* のリターを用いた室内摂食実験 (Lopez et al. 1977) は、リター自身は消化されずに付着している微生物が消化されていることを示した。このように塩性湿地の大型底生動物が実際に同化した餌を旧来の方法のみで明らかにすることは困難な面がある。

ところが近年、炭素と窒素の安定同位体比の測定方法の進展により、同位体比を食物連鎖の物質マーカーとして利用し、動物が何を同化しているのかを明らかにすることが可能になった。しかし同位体比を用いたこれまでの食物網の研究は、野外採集サンプルの安定同位体比から、餌と消費者 (または捕食者) の関係を推定したものが多く (e.g., Jackson et al. 1986, Sullivan & Moncreiff

1990, Hobson & Welch 1992, Kikuchi & Wada 1996, Currin et al. 1995, Gu et al. 1997, Kwak & Zedler 1997)、摂食実験を行って餌と消費者の関係を同位体的に確かめた例は意外に少ない (e.g., Haines & Montague 1979)。同化した餌とその消費者の安定同位体比は必ずしも一致するわけではなく、同位体比は食物連鎖である程度変化することが知られている。動物は季節的にも (Goering et al. 1990)、空間的にも (Deegan & Garritt 1997)、移動を伴った成長段階によっても (Minami & Ogi 1997)、安定同位体比を変化させうる。そのため、摂食実験により餌とその消費者の間で安定同位体比の変化を確認することで推定された餌と消費者の関係を裏付けることが重要となる。さらに、複数種の餌を使用した摂食実験を行って安定同位体比の変化を見ることで、堆積物食者が餌を選択的に摂食もしくは同化するかについても調べることが可能である。

本研究では七北田川河口域の塩性湿地に生息する堆積物食者の巻貝、カワザンショウガイ (*Assiminea japonica*) とクリイロカワザンショウガイ (*Angustassiminea castanea*) を材料に選び、これらの動物が野外で実際に何を餌として利用しているのかを検証することを目的とした。両種が同じ餌を利用している時には種間に餌をめぐる競争が存在することが考えられ、両種の実際に利用・同化している物質が同じか否かは両種の共存機構を探る上での重要な情報となる。カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイは中腹足目に属する。原始腹足目に多い扇舌型や梁舌型の歯舌を持った巻貝のグレージングと呼ばれる摂食様式とは異なり、中腹足目に属する巻貝は紐舌型の歯舌を持つものが主流である。紐舌型の歯舌を持つ巻貝は基質上の堆積物を拾うようにして摂食するので、これら2種はともに堆積物食の摂食様式であるとされる。七北田川河口域のヨシが優占する塩性湿地では、水中の懸濁物が潮汐によって運ばれて基質上に沈澱する。2種のカワザンショウガイ類の生息場所においては、ヨシのリター由来の有機物と沈澱物に含まれる有機物が、利用されている可能性のある餌として挙げられる。この章では、野外で利用可能な数種類の餌を採集して炭素と窒素の安定同位体比を測定し、巻貝の安定同位体比と比較して餌と消費者の関係を推定した。さらに数種類の餌を使用した摂食実験を行って2種の巻貝の餌資源の利用を確認し、動物の選択的摂食または選択的同化の有無について検討した。

## 材料と方法

### (1) 野外サンプルの採集

安定同位体比測定のための試料として、カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイが餌として利用している可能性のあるヨシ湿地の表層土壌と干潟の沈澱物、およびこれら2種の巻貝の個体を採集した。七北田川河口域に設けられたサンプリング地点の概要は次の通りである (Fig. V-1)。すなわち、Sts. A10, M15, M40, R1はヨシ湿地の内部に位置し、St. M0はヨシ湿地と干潟の境界付近、St. M-5はSt. M0から5m潟側に離れた干潟に位置する。Sts. M-5, M0, M15, M40は干潟からヨシ湿地に設置したトランゼクトライン上に位置し、これらの地点の中で相対地高はSt. M-5が最も低くSt. M40が最も高い。このトランゼクトライン上では、カワザンショウガイはSt. M15付近で最も密度が高く、クリイロカワザンショウガイはSt. M40付近で最も密度が高かった (第二章参

照)。

1997年9月11日にSts. A10, M0, M15, M40, R1で表層からおよそ5mmまでの土壌を採取し、ユニパックに入れて-21℃の冷凍庫に保存した(ヨシ湿地の土壌;それぞれ、S-A10, S-M0, S-M15, S-M40, S-R1と略記)。干潟への沈澱物を採集するため、9月2日と3日にSt. M-5に直径90mmのシャーレを置き、1日後の9月3日と4日にそれぞれ回収した。これを5,000rpmで10分間遠心して沈殿したものをユニパックに移し、-21℃の冷凍庫に保存した(干潟の沈澱物;それぞれ、D-9/3, D-9/4と略記)。9月22日にSt. M15でカワザンショウガイをSt. M40でクリイロカワザンショウガイをそれぞれ採集し、ユニパックに入れて-21℃の冷凍庫に保存した(AJ, AC)。なお、カワザンショウガイ(AJ)とクリイロカワザンショウガイ(AC)は後述する摂食実験における摂食前の群(control)として統計解析で使用した。

## (2) 摂食実験のための餌の調製

野外で利用可能と考えられる4種類の餌(珪藻、リター、沈澱物、土壌)を摂食実験のために調製した。それぞれの餌の調製方法は以下の通りである。珪藻(diatom): St. M-5でオゴノリを採取し、付着していた珪藻の一種(*Nitzshia* sp.)を単離してミッセル型海水培地を用いて培養した。増殖した珪藻の培養液を遠沈管に移して5,000rpmで10分間遠心し、上澄みを捨てて沈殿したものをシャーレに移して乾燥機で70℃24h乾燥させた。乾燥した培養珪藻を乳鉢ですりつぶして粉末状にし、デシケーター中に保存した。リター(litter): St. M15において、基質に堆積して茶褐色を呈している枯れたヨシの葉のリターを採取した。実験室へ持ち帰った後に水道水で洗って付着していた泥などを全て取り除き、乾燥機で70℃24h乾燥させた。これを調理用ミキサーで粉末状になるまで十分粉碎し、デシケーター中に保存した。沈澱物(deposit): St. M-5に直径90mmのシャーレを干潟表面に置き、7日後に回収した。シャーレ内の沈澱物をなるべく粒子の大きい砂は入らないようにしながら遠沈管に移し、5,000rpmで10分間遠心した。遠心後に上澄みを捨て、沈殿したものをシャーレに移して乾燥機で70℃24h乾燥させ、デシケーター中に保存した。土壌(soil): St. M15で表層からおよそ5mmまでの土壌を採取し、乾燥機で70℃24h乾燥させ、デシケーター中に保存した。

## (3) 摂食実験

野外で巻貝を採集して実験室で異なる餌を与えて飼育し、安定同位体比の変化を見る摂食実験を行った。1997年9月11日にSt. M15のカワザンショウガイとSt. M40のクリイロカワザンショウガイを採集して実験室へ持ち帰り、各個体の殻高を計測してマニキュアで印をつけて個体識別をした。ろ紙を敷いた後に5mlのろ過海水(蒸留水で1/3濃度に希釈)を加えた直径90mmのプラスチックシャーレを飼育容器として用意しておき、1つのシャーレにつきいずれかの種の4個体(カワザンショウガイは殻高5mm以上、クリイロカワザンショウガイは殻高4mm以上)を入れて合計34個のシャーレを実験に使用した。前述の4種類の餌(珪藻、リター、沈澱物、土壌)に加え、4種類の餌を合わせて与えた「混合餌」(mixture)および「餌を与えない」(none)の合計6種類の餌条件を設定し、前5種類の餌条件には両種とも3個ずつのシャーレを、「餌を与えない」(none)の餌条件に両種とも2個のシャーレをそれぞれ割り振った。3日ごとに餌の入ったシャーレに4個体の巻貝を移し替える方法で巻貝に餌を与えた。前5種類の餌条件における巻貝4個体の3日分の餌の乾

乾燥重量は次のようにして決められた。すなわち、前もって調製した4種類の餌（珪藻、リター、沈殿物、土壌）の有機物含有率を灼熱減量によって測定し、それぞれの餌の有機物量が20mg（乾燥重量）となる重量を、「混合餌」については4種類の餌の有機物量がそれぞれ5mgとなる重量を、それぞれ巻貝4個体の3日分の餌の量とした。気温条件21℃の実験室で飼育を行い、9月18日に第1回目の餌を与えて37日後の10月25日に飼育を終了し、全ての個体を-21℃の冷凍庫に保存した。3日ごとに交換した飼育シャーレのろ紙または餌の上に排泄された巻貝の糞数を計数するため、実体顕微鏡の写真撮影装置でシャーレの上方からシャーレ内の一部を撮影した。写真中の長円形の糞の数を数えてシャーレの面積と個体数で換算し、1個体3日間あたりの糞数の平均値を餌条件間で比較した。

#### (4) 安定同位体比の測定

窒素および炭素の安定同位体比を測定する試料を以下の手順で作成した。巻貝：殻を割った後に実体顕微鏡を使用してピンセットで殻の破片と蓋を取り除き、硬質ガラス製管瓶に軟体部を1個体ずつ入れて一昼夜凍結乾燥させた。凍結乾燥させた試料の入った管瓶にクロロホルム-メタノール混合液（混合比率2：1）を適量注ぎ、一昼夜放置して脂肪を抽出した。この管瓶の試料をガラスろ紙（ワットマンGF/F）の上に吸引ろ過して脂肪とクロロホルム-メタノール混合液を除去し、ろ紙上の試料を管瓶に戻して一昼夜凍結乾燥させた。土壌と沈殿物：適量を管瓶に入れて一昼夜凍結乾燥させた後、1Nの塩酸溶液を適量注いで一昼夜放置して炭酸塩を除去した。塩酸溶液を捨てた後に管瓶の試料を一昼夜凍結乾燥させた。珪藻とリター：適量を管瓶に入れて一昼夜凍結乾燥させた。これらの前処理が終わった後、いずれの試料も安定同位体比の測定まで-21℃の冷凍庫に保存した。

元素分析計および質量分析計FinniganMAT252（国立環境研究所化学環境部）を使用して試料の炭素安定同位体比（ $\delta^{13}\text{C}$ ）、窒素安定同位体比（ $\delta^{15}\text{N}$ ）、炭素含有率（C wt. (%)）、窒素含有率（N wt. (%)）、炭素窒素比（C/N）を測定した。試料の安定同位体比は次の計算式によって相対値（‰）として表される。

$$\delta^{13}\text{C}, \delta^{15}\text{N} = (R_{\text{sample}} - R_{\text{standard}}) \div R_{\text{standard}} \times 1,000$$

ここで、 $R = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$ ,  ${}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}$ である。炭素の標準試料（standard）はPDB（矢じり石の化石）を用い、窒素のそれは大気中の $\text{N}_2$ を用いた。従来からの安定同位体比の測定方法である真空ラインでのガス精製による測定値と元素分析計による測定値とでは若干のずれが生じるため、七北田川河口域の大型底生動物の試料をもとに計算された補正值（戸谷と南、私信）を用いて本研究の元素分析計による測定値を補正した。

## 結 果

### (1) 野外採集のサンプルの安定同位体比

1997年9月に野外で採集したサンプルの安定同位体比の平均値と標準偏差を、横軸に $\delta^{13}\text{C}$  (‰)、縦軸に $\delta^{15}\text{N}$  (‰) の二次元平面上に表した (Fig. V-2)。 $\delta^{13}\text{C}$  に関してカワザンショウガイ (AJ) とクリイロカワザンショウガイ (AC) の両種は土壌 (S-A10、S-M0、S-M15、S-M40、S-R1) より沈殿物 (D-9/3、D-9/4) に近い値を示した。 $\delta^{15}\text{N}$  に関してこれら2種は沈殿物 (D-9/3、D-9/4) といくつかの土壌 (S-A10、S-M0、S-M15) に近い値を示した。沈殿物の安定同位体比は採集した日によって異なった。St. R1の土壌 (S-R1) の $\delta^{15}\text{N}$ は5‰より低かったが、St. M40の土壌 (S-M40) を除いたその他のサンプルの $\delta^{15}\text{N}$ は7.5‰から10.5‰の範囲であった。 $\delta^{13}\text{C}$ はクリイロカワザンショウガイ (AC) が、 $\delta^{15}\text{N}$ はカワザンショウガイ (AJ) がそれぞれ他方の種より高い傾向があったが、 $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ の平均値の種間の差はそれぞれおよそ0.9‰とおよそ0.4‰で非常に小さかった。

### (2) 摂食実験のサンプルの安定同位体比とC/N

摂食実験に使用した4種類の餌 (珪藻、リター、沈殿物、土壌) と摂食実験における摂食前の群 (control) とした巻貝の $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 、C wt.、N wt.、C/Nをまとめた (Table V-1)。リター (litter) は土壌 (soil) と近い $\delta^{13}\text{C}$ の値を示し、沈殿物 (deposit) と珪藻 (diatom) の $\delta^{13}\text{C}$ はそれぞれ-20.7‰と-13.5‰であった。リター、土壌、沈殿物の $\delta^{15}\text{N}$ は8.5‰から10.5‰の範囲であるのに対して、珪藻のそれはおよそ4‰であった。C/Nはリター (litter) が最も高く、珪藻 (diatom) が最も低かった。摂食実験における摂食前の群 (control) とした巻貝の $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ は、沈殿物 (deposit) のそれらの値に近かった。

摂食前の群と6種類の餌条件で約1ヶ月間飼育した後の群の $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ について、餌条件の効果をみる分散分析を行った。その結果、カワザンショウガイの $\delta^{15}\text{N}$ について餌条件の効果は有意でなかったが (ANOVA,  $P > 0.05$ )、カワザンショウガイの $\delta^{13}\text{C}$ とクリイロカワザンショウガイの $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ について餌条件の効果は有意であった (ANOVA, いずれも  $P < 0.0001$ , Figs. V-3 & V-4)。いくつかの餌条件の間で安定同位体比に有意な差が見られた。すなわち、カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの両種について、リター、「餌を与えない」、土壌の餌条件での $\delta^{13}\text{C}$ は摂食前の群 (control) のそれと有意に異なったが、珪藻、混合餌、沈殿物の餌条件での $\delta^{13}\text{C}$ と摂食前の群 (control) のそれとの間に有意な差はなかった。(Bonferroni/Dunnの多重比較法, Fig. V-3)。一方 $\delta^{15}\text{N}$ については、珪藻の餌条件で飼育したクリイロカワザンショウガイの $\delta^{15}\text{N}$ だけが摂食前の群 (control) のそれと有意に異なった (Bonferroni/Dunnの多重比較法, Fig. V-4)。

### (3) 糞数

異なる餌条件で飼育した巻貝の糞数について分散分析を行ったところ、両種とも餌条件の効果は有意であった (ANOVA, いずれも  $P < 0.0001$ , Fig. V-5)。両種とも混合餌の餌条件で糞数が最も多かった (Bonferroni/Dunnの多重比較法)。

## 考 察

### (1) 炭素安定同位体比

一般に $\delta^{13}\text{C}$ は食物連鎖を通じてほとんど変化せず、消費者の $\delta^{13}\text{C}$ の値は同化した餌の値とほぼ同じになる (Fry & Sherr 1984)。カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの $\delta^{13}\text{C}$ は沈殿物のそれと非常に近い値を示したが、土壌の有機物とヨシのリターの $\delta^{13}\text{C}$ とは離れていた (Fig. V-2, Table V-1)。したがって、2種の巻貝は生息場所のヨシ湿地において土壌中に存在する有機物やヨシのリターを同化しているというより、水中からの沈殿物に含まれる有機物を同化していると推測される。なぜならば、もし土壌の有機物やヨシのリターを同化していれば、カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの $\delta^{13}\text{C}$ はもっと低い値を示すはずであるからである。土壌の有機物は沈殿物よりおよそ5%低い値を示し、ヨシのリターの値とほぼ同じ値であることから大部分がヨシのリターから由来していると考えられる。カワザンショウガイ類は紐舌型の歯舌で基質上の堆積物を拾うようにして摂食するので、ヨシ湿地に堆積しているリターを直接的に食う可能性は低いと考えられ、リターから由来していると考えられる土壌の有機物を同化している可能性もまた低いことが分かった。本研究の沈殿物は水中に存在する懸濁有機物および無機物と植物プランクトンなどが流速の低下によって干潟に沈殿したものである。沈殿物のC/Nはリターと土壌より低い値を示した (Table V-1)。一般的に、維管束植物は高いC/Nを示して難分解性であり、植物プランクトンは低いC/Nを示して易分解性であるので、沈殿物には植物プランクトン由来でC/Nの低いタンパク質などの消化されやすい有機物が多く含まれていると推測される。沈殿物はヨシ湿地の端から5m潟側に離れた干潟の地点 (Fig. V-1) で採集されたが、上げ潮から満潮時にヨシ湿地は冠水するので、カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの生息場所のヨシ湿地の基質上にも沈殿物は運ばれると考えられる。2種の巻貝は生息場所のヨシ湿地において、ヨシのリターが主な起源である土壌の有機物よりは、むしろ潮汐によって潮間帯上部に運ばれて沈殿する水中からの有機物を同化している可能性が高い。

摂食実験において、沈殿物を与えた群の $\delta^{13}\text{C}$ は両種とも摂食前のコントロールと統計的に有意な差がなかったのに対して、リターや土壌を与えた群の $\delta^{13}\text{C}$ は両種ともコントロールより低かった (Fig. V-3)。餌のリターや土壌の $\delta^{13}\text{C}$ は摂食前のコントロールの巻貝の値より低いこと (Table V-1)、リターや土壌の餌を与えた群で両種とも糞が排泄されていることから (Fig. V-5)、これらの餌を与えた条件の群の $\delta^{13}\text{C}$ が低下したのは、巻貝がヨシのリターや土壌の有機物を同化したためと考えられる。また、野外で採集した巻貝の値とリターや土壌の餌を与えた群の値とが異なったことは、野外では巻貝はリターや土壌の有機物を主な餌としていないことを示している。沈殿物の餌を与えた群においてもリターや土壌の餌を与えた群と同じかそれ以上の糞が排泄されているので (Fig. V-5)、沈殿物を与えた群の $\delta^{13}\text{C}$ が両種とも摂食前のコントロールと統計的に有意な差がなかったのは、巻貝は沈殿物を同化したものの餌の沈殿物の $\delta^{13}\text{C}$ が摂食前のコントロールの巻貝の値と非常に近かったので (Table V-1)  $\delta^{13}\text{C}$ の変化が表れなかったためであると考えられる。野外採集サンプルからは主に沈殿物を同化していることが示唆されたが、摂食実験では巻貝は沈殿物、リター、土壌の餌のいずれも同化したと考えられる。このことは、巻貝は実験条件下では粉末状にしたヨシのリターやヨシ湿地の表層土壌を摂食して同化することができるものの、野外に

においてはこれらを同化せずに専ら沈殿物を同化していることを意味する。

一般に、陸上維管束植物の遺体は動物にとって難分解性のセルロースやリグニンなどを主成分としているので (Hodson et al. 1984)、消化酵素を持たない動物は直接的に植物遺体を利用できず (Kristensen 1972)、バクテリアによる分解物もしくはバクテリアを専ら同化していると考えられている (Gosselink & Kirby 1974, Lopez et al. 1977, Thompson 1984)。本研究の摂食実験で餌とした土壤の有機物は、 $\delta^{13}\text{C}$ の結果から大部分がヨシのリターから由来していると推定され、難分解性のセルロースやリグニンを多く含んでいると考えられる。摂食実験で粉末状にしたリターや土壤を餌として与えた場合、巻貝の $\delta^{13}\text{C}$ はリターや土壤の値に近づく方向にシフトしたが (Fig. V-3)、巻貝はヨシのリター由来の有機物を基質としたバクテリアもしくはバクテリアによる分解物を実際には同化したのかもしれない。摂食実験で $\delta^{13}\text{C}$ が変化したリターと土壤の餌条件の結果を見る限り、それらの変化率は小さく、餌の同位体比にあまり近づいていなかった。リターや土壤を餌として与えた場合、難分解性のセルロースやリグニンを多く含んでいると考えられるこれらの餌の有機物で巻貝の軟体部を構成する有機物を置換するための時間として、摂食実験の約1ヶ月の期間は十分でなかったのかもしれない。

摂食実験の混合餌の条件において両種とも他の餌条件より多くの糞を排泄し (Fig. V-5)、実験後の $\delta^{13}\text{C}$ はリターを与えた群および土壤を与えた群との間で有意な差があったが、沈殿物を与えた群および摂食前のコントロールの間では有意な差はなかった (Fig. V-3)。混合餌は $\delta^{13}\text{C}$ が最も低い土壤 (-26.3%) から最も高い珪藻 (-13.5%) まで4種類の餌の有機物量がそれぞれ5mgの配合であるので、それぞれの餌の $\delta^{13}\text{C}$ と炭素含有率 (Table V-1) から期待される混合餌の $\delta^{13}\text{C}$ はおおよそ -24% である。したがって、混合餌を与えた群の $\delta^{13}\text{C}$ が摂食前のコントロールと異ならず、沈殿物を与えた群とも異ならなかったことは、巻貝が混合餌の有機炭素を等しい効率で同化したというより、沈殿物の有機炭素を効率的もしくは選択的に同化した結果である可能性が高い (ヨシのリターもしくは土壤の有機物と珪藻の組み合わせを同化して沈殿物を全く同化しなかったことは考えにくい)。混合餌の条件で糞数が他の餌条件より極めて多かったのは、巻貝が混合餌を大量に摂食したかもしくは同化できずに排泄される餌を多く摂食した、またはその両方であったことによると考えられる。 $\delta^{13}\text{C}$ の結果から混合餌の沈殿物が主に同化されたと考えられるので、巻貝は混合餌の中から沈殿物を選択的に摂食したのではなく、他の餌とともに混合餌を摂食し、おそらくヨシのリターや土壤の有機物はあまり同化されずに排泄されたのであろう。また、混合餌の糞数は各餌を単独で与えた餌条件での糞数の1/4を合計した数より多いので、混合餌の条件の極めて多い糞数は各餌の摂食量の相加的な合計では説明できず、相乗的に摂食量が増加したためであると考えられる。しかしながら、なぜ混合餌の条件で摂食量が増加したのかは不明である。結局、混合餌の条件でヨシのリターと土壤の有機物があまり同化されずに沈殿物が主に同化されたことは、ヨシ湿地においてもカワザンショウガイ類は餌として主に (ヨシのリターまたは土壤の有機物でなく) 沈殿物を利用していることを示唆する。

一方、「餌を与えない」条件と摂食前のコントロールとの間で統計的に有意な差があり、両種の $\delta^{13}\text{C}$ は若干低くなった (Fig. V-3)。「餌を与えない」飢餓条件での動物の栄養状態や摂食行動は、摂食実験で餌を与えた条件における動物の状態と異なることが考えられ、なぜ「餌を与えない」条件で $\delta^{13}\text{C}$ が低下したのかは不明である。推測される理由を挙げると、例えば飢餓におかれる

と基礎代謝として体内のより $\delta^{13}\text{C}$ の高い有機物を分解して $\delta^{13}\text{C}$ は低下するのかもしれない。もしくは、この条件で少し糞を出していることから、巻貝は飼育に使用したろ紙上やシャーレ壁面に付着した物質やバクテリアを摂食したのかもしれない。また、「餌を与えない」条件で $\delta^{13}\text{C}$ が若干低くなったことは、摂食実験で沈澱物を与えた餌条件で $\delta^{13}\text{C}$ が変化しなかったのは巻貝が沈澱物を同化したためであるとした前述の考察と矛盾しない。

培養した珪藻を餌として与えた群については次節で窒素安定同位体比の結果と合わせて考察する。

## (2) 窒素安定同位体比

野外で採集したサンプルの $\delta^{15}\text{N}$ について、カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの値はおよそ9.5%であり、特に沈澱物と近い値であった (Fig. V-2, Table V-1)。多くの研究では野外で採集した生物および餌の候補物質の試料について、栄養段階が一段階上がると窒素の安定同位体比が3-4%程度上昇するという一般則に基づいて食物連鎖が推定され、海洋の浮遊系の食物連鎖によく適合する例が知られている。しかし、本研究の炭素安定同位体比の解析から推定された、カワザンショウガイ類が主に利用している餌である沈澱物の $\delta^{15}\text{N}$ はカワザンショウガイ類のそれと極めて近い値を示した。沿岸河口域のデトリタスは様々な由来の物質の集合であるため、デトリタス食の底生動物が体内で選択的にデトリタスの一部を同化したり、同位体窒素の分別の経路が海洋の生食連鎖の動物とは異なる可能性が考えられ、窒素の安定同位体比が餌より3-4%程度高いという一般則は当てはまらないのかもしれない。

摂食実験の $\delta^{15}\text{N}$ の変化について、餌条件の効果はクリイロカワザンショウガイで有意であったがカワザンショウガイでは有意でなかった (Fig. V-4)。培養した珪藻を与えたクリイロカワザンショウガイを除き、摂食前のコントロールとの間で統計的に有意な差はなかった (Fig. V-4)。餌のリター、土壌、沈澱物の $\delta^{15}\text{N}$ の値は8.5%から10.5%の範囲であり、摂食前の巻貝の値とあまり異ならなかったため (Table V-1)、リター、土壌、沈澱物の餌条件ではそれらを同化したものの $\delta^{15}\text{N}$ の値は変化しなかったと考えられる。これら2種の巻貝の同位体窒素の分別についてはより詳しい研究を行う必要がある。

植物プランクトンは底生動物にとって消化しやすい良い餌であると一般に考えられており、摂食実験で使用した珪藻の餌の $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ はカワザンショウガイ類のそれらとは大きく異なる値であったので (Table V-1)、もし巻貝がこの餌を同化すれば $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ の値は変化すると予想された。しかしながら、培養した珪藻を与えた餌条件では、クリイロカワザンショウガイの $\delta^{15}\text{N}$ が低くなったものの、 $\delta^{13}\text{C}$ は変化しなかった。また、カワザンショウガイの $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ は変化しなかった。また、両種とも糞をあまり排泄しなかった (Fig. V-5)。調製した珪藻の餌がカワザンショウガイ類には合わなかったのかもしれない。培養した珪藻の餌は無菌培養でないので培養液中で繁殖したバクテリアが餌には含まれていたと考えられ、クリイロカワザンショウガイは与えられた餌の有機物の一部を選択的に同化したために、 $\delta^{15}\text{N}$ は低くなったものの $\delta^{13}\text{C}$ は変化しなかったのかもしれない。一方、カワザンショウガイはあまり珪藻の餌を同化しなかったと考えられるが、その理由は分からない。

### (3) 塩性湿地における大型底生動物の餌資源

野外採集サンプルと摂食実験の解析から、カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイは、ヨシのリターや土壌の有機物を同化せずに選択的に沈殿物を同化していることが分かった。しかしながら、沈殿物を餌として利用していることは確かであるが、巻貝の軟体部を構成する有機物の起源は沈殿物の内容を詳細に調べなくてはならない。塩性湿地の大型底生動物にとって、維管束植物が重要な餌なのか、植物プランクトンや底生性珪藻などの微小藻類が重要なのかは議論が続いてきた。Jackson et al. (1986) は東イングランドの塩性湿地において *Spartina anglica* が底生動物の主な炭素源であるとし、Sullivan & Moncreiff (1990) はミシシッピ州の *Spartina alterniflora* が優占する塩性湿地では藻類が重要であるとし、Currin et al. (1995) は北カロライナ州の *S. alterniflora* が優占する塩性湿地でのデータと数多くの引用文献から底生性微小藻類と枯れた *S. alterniflora* の両者が重要であると結論した。

ところで、西半球の温帯沿岸域の塩性湿地は  $C_4$  植物の *Spartina* spp. が優勢であり、東半球の熱帯域から温帯域にかけての塩性湿地は  $C_3$  植物の *Phragmites* spp. が優勢である (Lee 1990)。両者は塩性湿地の生態系で同じ生態的地位を占めていると言える。餌と消費者の関係をめぐる安定同位体比を利用した研究の多くは *Spartina* spp. が重要な地域で行われたものである。*Spartina* spp. の  $\delta^{13}C$  はおよそ -13‰ であり、底生性珪藻や植物プランクトンは -21‰ から -13‰ の範囲の値をとる (Currin et al. 1995)。このように、*Spartina* spp. の  $\delta^{13}C$  と微小藻類のそれとの間にあまり差がないことが、*Spartina* spp. が優占する塩性湿地の大型底生動物と餌との関係を調べた研究において異なる見解が存在する理由と考えられる。一方、ヨシのリターの  $\delta^{13}C$  はおよそ -25‰ で (Table V-1)、底生性珪藻や植物プランクトンの値とは離れている。したがって野外採集サンプルの餌と消費者の炭素安定同位体比の比較検討においても混同することは少ない。本研究の巻貝が餌として利用している沈殿物は、ヨシなどの維管束植物のデトリタスや底生性珪藻や植物プランクトンなどの微小藻類を含んでいたが (pers. obs.)、沈殿物の  $\delta^{13}C$  の値はおよそ -21‰ であったので、微小藻類が主要な成分である可能性が高い。七北田川河口域の塩性湿地に生息するカワザンショウガイ類2種にとって、沈殿物に含まれる植物プランクトンや底生性珪藻などの微小藻類が重要な栄養源であると考えられる。

## 第六章

### 総合討論

#### (1) 分布と加入量の年変動

本論文の研究結果から、カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの生態的特徴についてTable VI-1にまとめた。潮間帯上部のヨシ湿地において、カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイは相対地高のより低い場所とより高い場所にそれぞれ密度が高い分布であった。定着後まもないと考えられる小個体の垂直分布もまた同様で、カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの小個体は相対地高のより低い場所とより高い場所にそれぞれ密度が高い分布であった。それぞれの種の分布の中心付近ではこれら2種の移動行動によって個体の入れ替わりが起こると考えられるが、2種の垂直分布は季節的に変化しなかった。両種ともヴェリジャー幼生の浮遊期を経て年に1回の加入が起こった。両種の加入量には著しい年変動が見られ、1990年から1996年までの7年間ではカワザンショウガイは1991年と1993年において、クリイロカワザンショウガイは1990年と1995年において、それぞれ加入量が他の年より著しく多かった。さらに、カワザンショウガイは1989年の加入個体数もまた多かったことがコホート解析から推測された。カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの繁殖シーズンは数ヶ月続くものの両種とも1年に一続きの期間であった。加入と繁殖の時期は種間で異なり、カワザンショウガイの交尾行動は2月から6月まで行われて新規加入が8月から9月にかけて起こり、クリイロカワザンショウガイの交尾行動は5月から8月まで行われて新規加入が9月から10月にかけて起こった。

カワザンショウガイ類の加入量の年変動を引き起こす要因として、浮遊幼生期の死亡と定着直後の死亡を挙げることができる。もし両種の加入量の年変動が同じパターンであれば、その年の異常気象や水理学的な現象が有力な原因であると推測できる。しかしながら、1990年から1996年までの7年間でこれら2種の顕著な加入は同じ年に起こらず、ある年ではカワザンショウガイの加入量が多く、ある年ではクリイロカワザンショウガイの加入量が多く、ある年では両種の加入量が少なかった。カワザンショウガイの加入はクリイロカワザンショウガイより約1ヶ月早く起こり、また交尾行動の始まりも数ヶ月早かった。浮遊幼生の定着するまでの期間は種によって広く異なることが知られているものの (Scheltema 1986)、カワザンショウガイの幼生の変態および定着の時期はクリイロカワザンショウガイより早いものと推測される。よって浮遊幼生の存在する期間は種間で全く同じではなく、この期間における気象や水理学的な要因の差異が種間の加入量の違いをもたらしているのかもしれない。

一方、浮遊幼生は潮汐や波浪などによって潮間帯上部のヨシ湿地に運ばれて定着するものの、定着直後に高い率で死亡しているのかもしれない。幼生の定着に関して底生動物の成体と加入する幼生の相互作用について多くの研究が行われている。Turner et al. (1997) は二枚貝の *Macomona liliana* の密度が砂質干潟の底生動物の分散加入に影響を与えたことを示唆したが、McCann & Levin (1989) は下層堆積物食者の貧毛類 *Monopylephorus evertus* は多毛類の *Streblospio benedicti* の加入に

大きな影響を与えていないことを示唆した。定着後まもない個体の分布は、カワザンショウガイがより低い場所で多くクリイロカワザンショウガイがより高い場所で多かった。しかしながら、このことは幼生の変態・定着がその場所で多く起こったことを必ずしも意味しない。Wilson (1990) は軟体動物（二枚貝類および腹足類）の定着が海草帯で多いものの、このことによって生息場所間の成体の密度の相違が説明されないことから、定着後の過程における死亡と移動の要因を調べる必要があると述べた。加入量の年変動を引き起こす要因の一つとして、ヨシ湿地の基質の上で幼生の定着が妨げられたり定着直後のサイズの個体が死亡したりする可能性について今後検討することが必要である。

## (2) 生活史形質と体サイズの性的二型

カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの性的成熟齢、野外寿命、生涯の繁殖機会数の生活史形質は種間で異なり、カワザンショウガイは約17ヶ月で性的成熟に達して約3年の野外寿命において2回の繁殖機会を持つのに対して、クリイロカワザンショウガイは約10ヶ月で性的成熟に達して約5年の野外寿命において5回の繁殖機会を持つことが推定された。カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイで繁殖を開始する齢が異なることの説明として、第四章で次のように論議した。すなわち、カワザンショウガイは、約3年間生き、繁殖シーズンあたりの産仔数をできるだけ多く得ようと成長し続け、加入後1年以内の繁殖の最初の機会を通過する。反対に、クリイロカワザンショウガイはほぼ5年間生き、繁殖の機会をより多く得ようがために十分なサイズに達するまで最初の温暖な季節の間急速に成長し、その結果加入後1年以内の性的発達もたらされる。

生涯の繁殖機会数の進化は、理論的には死亡率の変動と関係している (Stearns 1992)。不確かな環境の変化は子孫の生存率を変動させるため、このような環境の場合には長い繁殖期間に複数回に分けて再生産を行う方が有利であると考えられ、幼稚体の生存率が変動する場合には長寿命の多回繁殖の形質が進化することが予測されている (Murphy 1968, Schaffer 1974)。そこで、クリイロカワザンショウガイの長寿命の多回繁殖の形質について、以下のような仮説が考えられる

(Fig. VI-1)。クリイロカワザンショウガイはカワザンショウガイに比べて、ヨシ湿地の潮間帯上部のより高いゾーンに密度が高い。潮間帯上部のより高い場所は、小潮の満潮時では冠水せず大潮の満潮時でないと冠水しないため、ヴェリジャー幼生が定着する機会は潮間帯上部のより低い場所より相対的に少ないと考えられる。潮間帯上部のより高い場所では、潮汐による冠水の頻度が少ないため幼生の定着が困難になり、定着した稚貝の生存率は乾燥した基質条件によって変動するのかもしれない。ところで、カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの両種とも顕著な加入が7年間のうち2回(年)起こったが(第二章)、カワザンショウガイは1989年の加入個体数もまた多かったことが推測されたのに対して、クリイロカワザンショウガイの顕著な加入は1988年と1989年には起こっていないことが推測された(第三章)。より長期的な調査を行わなければ確実なことは言えないものの、クリイロカワザンショウガイの幼稚体の生存率がカワザンショウガイのそれより変動することはあるかもしれない。したがって、クリイロカワザンショウガイの幼稚体の生存率が変動するため、長寿命の多回繁殖の形質が進化したという仮説が考えられる。一方、冬の月にクリイロカワザンショウガイが不活発になり集合を形成するのは、生存率

を高めて寿命を増加させるための適応であるように思われる。

生涯の繁殖機会数の進化に関するもう一つの仮説として、吸虫類の感染によるカワザンショウガイ類の繁殖への影響を挙げることができる (Fig. VI-1)。カワザンショウガイは吸虫類の第一中間宿主となることが寄生虫学の研究で報告されている (Faust 1924, Ito 1962, Yoshimura et al. 1970)。吸虫類の寄生は巻貝の繁殖に重大な影響を与えることが知られている。*Hydrobia ulvae*の産卵は吸虫類の感染によってほとんど完全に停止し (Mouritsen & Jensen 1994)、新腹足目の種の *Ilyanassa obsoleta* は吸虫類に寄生されると不妊になった (Curtis & Hurd 1983)。吸虫類の寄生によるカワザンショウガイ類の繁殖への効果は明らかではないが、カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイのいくつかの個体は実際に吸虫類の幼生に寄生されていた (pers. obs.)。感染した個体はカワザンショウガイでより高い割合で見つかり、クリイロカワザンショウガイの感染率は低いように見受けられた (第四章)。吸虫類の幼生は水中から巻貝に侵入するため、ヨシ湿地の潮間帯上部のより低いゾーンでは冠水時間が相対的に長く、吸虫類の幼生の感染の機会がより高いゾーンに比べて頻繁であると考えられる。カワザンショウガイは吸虫類の寄生によって不妊になる高いリスクを被っているのかもしれない。このような場合には長寿命の多回繁殖の形質は不利であろう。カワザンショウガイは、繁殖シーズンあたりの産仔数を増加させるために加入後の1年間は資源を成長に分配して体サイズを大きくし、加入後約17ヶ月で第1回目の繁殖を行い、吸虫類の寄生による不妊の高いリスクを避けるために2回の繁殖機会しか持たないという形質を進化させてきたのかもしれない。

両種とも雌雄で成長が異なり、カワザンショウガイではメスがオスよりも大きくなるのに対して、クリイロカワザンショウガイではオスがメスよりも大きくなった。すなわち、体サイズの性的二型の関係が種間で反対になっていた。サイズの分岐は早い段階におけるメスとオスとの間の異なる成長率の結果であった (Figs. IV-5 & IV-6)。体サイズの性的二型の進化は伝統的には次のように説明されてきた。すなわち、メスについては体サイズが産仔数と相関することで自然選択によって体サイズが大きくなる方向へ進化し、オスについては体サイズが交尾相手数と相関することでオス間競争もしくはメスの選好性の性選択説によってより有利な体サイズの方向へ進化した、と考えられている (Darwin 1871, Trivers 1972)。例えば、カワザンショウガイの体サイズの性的二型の本質は小さいオスなのか大きいメスなのかであり、すなわちオスのサイズへの性選択が働いたのか、メスのサイズへの自然選択働いたのか、というように二通りに議論され得る。カワザンショウガイの小さいオスは大きいオスに比べて繁殖成功度が高く、体サイズの性的二型の進化が導かれたのかもしれない。同様に、カワザンショウガイの大きいメスは小さいメスに比べて繁殖成功度が高く、体サイズの性的二型の進化が導かれたのかもしれない。

同所的で近縁なカワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの体サイズの性的二型について、種間の生活史形質の差異を考慮し、以下のような仮説が考えられる (Fig. VI-2)。一つは、カワザンショウガイでは生涯の繁殖機会数は2回であるため、メスには1回の繁殖機会により多くの産仔数を残すように体サイズが大きくなる方向へ選択圧がかかり、オスには1回の繁殖機会により多くの交尾相手と交尾できるように体サイズが小さくなる方向へ選択圧がかかる、というものである。一般的にはメスの体サイズと産仔数の正の相関関係は支持されるが、オスの体サイズと交尾相手数の負の相関関係は正の相関関係に比べればあまり例がないかもしれない。例えば、小

小さいオスは移動速度が速くより多くのメスを探索できる有利さがあるかもしれない。一方、クリイロカワザンショウガイでは生涯の繁殖機会数は5回であるため、メスとオスは1回の繁殖機会ですそれぞれより多くの産仔数もしくは交尾相手数を得ることの他に、生存率を高めてより多くの繁殖機会数を確保する方向へ選択圧がかかることが考えられる。このとき、メスが小さいことで有利な点とオスが大きいことで有利な点を今後調べる必要があるが、クリイロカワザンショウガイの体サイズの性的二型の程度はカワザンショウガイのそれに比較して小さいので、究極要因を検討することで性的二型を説明するのは困難であるかもしれない。再生産に必要なエネルギー量がオスよりメスにおいて大きいため、メスの体サイズの成長量はオスのそれより小さく、クリイロカワザンショウガイの体サイズの性的二型が生じたという説明も考えられる。

### (3) 場所をめぐる競争と餌をめぐる競争

カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの個体群密度の分布から見ると生息場所の中心は種間で異なっていたが、このことは必ずしも2種が競争の結果として生息する空間を棲み分けていることを意味しない。実際にはカワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの個体はヨシ湿地の基質を足場として利用しているので、両種は個体の占有空間として同じ資源を利用している。加えて、前後左右に移動することが妨げられるほど高密度ではないので、物理的な空間の資源は余っていると考えられる。また、同所的な地点ではカワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの個体は入り混じって生息し、異種間または同種間で目に見える干渉行動は野外の観察において全く見られず、移動行動の性質を調べた野外実験からも、これら2種にはなわばりや防衛圏のようなものはないことが示唆された。もし両種の個体が場所をめぐる競争しているとすれば、個体の分布様式は互いに排他的になると予想されるが、実際のデータはランダムな分布であった。空間の資源をめぐる競争が存在する可能性は低いと考えられる。

ヨシ湿地においては、生息場所はこれらの動物にとっての占有空間であると同時に摂餌を行う場所でもある。安定同位体比を用いた解析によって、カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイはヨシ湿地に生息しているにもかかわらず、ヨシなどの維管束植物由来の有機物を利用しているのではなく、潮汐によってヨシ湿地に運ばれる水中の沈殿物（主に微小藻類）を餌として利用していることが推定された。したがって、沈殿物の供給量がこれら2種の巻貝にとって十分であるか不足であるかは、個体間の餌をめぐる消費型競争の有無と強く関係する。また、二次生産量は個体群によって消費された餌の量と関係していると考えられ、カワザンショウガイの場合、二次生産量は卓越するコホートの年齢によって変動したが、若いコホートが卓越した年の個体群では $4.49\text{gAFDW (m}^2\cdot\text{yr}^{-1}\text{)}$ であった。そこで、餌として供給される沈殿物の有機物量と巻貝の摂食量との関係を検討するため、二次生産量をもとにいくつかの効率を仮定して摂食量を試算してみた。動物が摂食した餌のエネルギーの流れについて、摂食量をI、同化量をA、純生産量（成長量と再生産量）をP、同化効率を $A/I$ 、総成長効率を $P/I$ 、純成長効率を $P/A$ 、と表記し、次のような計算のための仮定を設ける。(I) 再生産量は成長量と等しい。(II)  $A/I = 50\%$ 、 $P/A = 20\%$ とする。(III) 沈殿物の有機物量の1/2は他の底生動物によって利用される。これらの仮定のうち、(I)では繁殖を行う前の若いコホートが卓越した年の個体群の二次生産量を2倍することになるので、純生産量としては大きめの見積もりである。(II)の $A/I$ についてはOdum & Smalley (1959

) が塩性湿地に生息するタマキビ類 *Littorina irrorata* について報告した  $A/I = 45\%$  の値を参考にし、 $P/A$  については Odum & Smalley (1959) が報告した  $P/A = 14\%$  の値に加え、Humphreys (1979) が3種の腹足類の  $P/A$  について報告した18~33%の値を参考にした。(III)においては、カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイはヨシ湿地で優占するものの、他の底生動物が沈殿物の有機物のある程度利用する可能性を想定した。

第二章より沈殿物の有機物量は

$$\sim 0.5 \text{ (mg} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}\text{)}$$

$$= 1,825 \text{ (g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}\text{)}$$

仮定 (III) より他の底生動物によって利用される分を差し引いた沈殿物の有機物量は

$$\sim 913 \text{ (g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}\text{)}$$

第三章より巻貝の二次生産量は

$$\sim 5 \text{ (g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}\text{)}$$

仮定 (I) より巻貝の純生産量は

$$\sim 10 \text{ (g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}\text{)}$$

仮定 (II) より巻貝の摂食量は

$$\sim 100 \text{ (g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}\text{)}$$

したがって、他の底生動物によって利用される分を差し引いた沈殿物の有機物量と巻貝の摂食量の比は

$$\sim 9$$

ここでは、仮定 (I) でカワザンショウガイ類の摂食量を大きめに、仮定 (III) で餌の供給量を小さめに設定したにもかかわらず、この計算では摂食量のおよそ9倍の量の利用可能な餌が巻貝に供給され、この沈殿物の有機物量でカワザンショウガイの若いコホートが卓越した年の個体群と同程度の二次生産量を持つ個体群が9個養われることになる。カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの個体群の二次生産量として  $5 \text{ (g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}\text{)}$  の値を用いたが、第三章で示したように卓越するコホートの年齢によって二次生産量は異なる。この試算では沈殿物の有機物量の季節変化は考慮されておらず、また同化効率 ( $A/I$ ) と純成長効率 ( $P/A$ ) を文献から引用したので、不確定な要素が大きい。しかしながら、摂食量のおよそ9倍の量の利用可能な餌が巻貝に供給されているという結果は、沈殿物の供給量は巻貝にとって十分な量であるという見方を支持し、個体間の餌をめぐる消費型競争が存在する可能性は低いと結論される。すなわち、野外では餌をめぐる競争する密度より低い密度でカワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイは生息し、両種は共存が可能になっていると考えられる。両種で見られた加入量の著しい年変動が、カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの野外における低い密度の理由の一つであると考えられる。

## 摘 要

宮城県東部の七北田川河口域において、カワザンショウガイ科に属する巻貝の生態を研究した。コドラート法による定量採集調査の結果、ヨシが優占する塩性湿地に3種のカワザンショウガイ科巻貝が生息し、それぞれの個体群密度の分布は異なっていた。平均水面から大潮時の平均高水面までの潮間帯上部において、カワザンショウガイ (*Assiminea japonica* v. Martens) がより低い場所で、クリイロカワザンショウガイ (*Angustassiminea castanea* (Westerlund)) がより高い場所で、ムシヤドリカワザンショウガイ (*Angustassiminea parasitologica* Kuroda) がその中間で、それぞれ密度が高い分布を示した。しかしながら3種の分布は互いに大きく重なり、重なっている地点では3種の個体が入り混じって生息し、個体は機会的な分布を示した。密度の高い傾斜が緩やかな場所で個体の移動行動を調べたところ、カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの個体は陸側へも潟側へも1日で20cm前後の距離を移動するので、生息場所の広い範囲で個体の入れ替わりが起こることが示唆された。一方、両種とも定着後まもない極めて早い時期に成貝と同様な垂直分布を示し、その後も時間的に分布が変化する傾向は認められなかった。おそらく分布の両端では分布の中心方向へ戻る移動行動によって相対地高に対応した垂直分布が維持されるものと考えられた。

蒲生潟のカワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの個体群について生活環と二次生産量を調べた。両種ともヴェリジャー幼生の浮遊期を経て1年に1回、殻高が約2mmの個体の加入が起こり、カワザンショウガイでは8月から9月にかけて、クリイロカワザンショウガイでは9月から10月にかけて、それぞれ加入が起こった。また、両種で加入量の年変動が見られ、1990年から1996年までの7年間ではカワザンショウガイは1991年と1993年において、クリイロカワザンショウガイは1990年と1995年においてそれぞれ加入量が他の年より著しく多かった。交尾行動の時期は両種とも数ヶ月続くものの1年に1シーズンであり、カワザンショウガイでは2月から6月まで、クリイロカワザンショウガイでは5月から8月まで、それぞれ交尾行動が行われた。巻貝の軟体部の乾燥重量とコホートの密度から二次生産量を計算したところ、カワザンショウガイのそれは $0.97 \sim 4.49 \text{gAFDW (m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1})$ であるのに対して、クリイロカワザンショウガイのそれは $0.35 \sim 0.49 \text{gAFDW (m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1})$ であった。成長量、成長率、二次生産量は個体群で卓越するコホートの年齢によって大きく変動することが示唆された。

カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの生活史形質と体サイズの性的二型を比較した。両種とも雌雄で成長が異なり、カワザンショウガイではメスがオスよりも大きくなるのに対して、クリイロカワザンショウガイではオスがメスよりも大きくなった。すなわち、体サイズの性的二型の関係が種間で反対になっていた。産卵された卵の直径はカワザンショウガイでは $200 \sim 250 \mu\text{m}$ であるのに対して、クリイロカワザンショウガイでは $125 \sim 150 \mu\text{m}$ であった。性的成熟齢、野外寿命、生涯の繁殖機会数は種間で異なり、カワザンショウガイは約17ヶ月で性的成熟に達して約3年の野外寿命において2回の繁殖機会を持つのに対して、クリイロカワザンショウガイは約10ヶ月で性的成熟に達して約5年の野外寿命において5回の繁殖機会を持つことが推定された。種

間の生活史形質と体サイズの性的二型の差異について、それらの進化の理由を生息場所の違いによる幼稚体の生存率の変動や吸虫類の感染の影響と関連づけて論議した。

カワザンショウガイとクリイロカワザンショウガイの野外で利用可能な餌を用いた摂食実験を行った。炭素と窒素の安定同位体比の解析から、ヨシ湿地に生息する2種のカワザンショウガイ科巻貝はヨシなどの維管束植物由来の有機物ではなく、潮汐によってヨシ湿地に運ばれる水中からの沈殿物を主に餌として利用していることが推定された。沈殿物の有機物量と巻貝個体群の二次生産量を比較したところ、沈殿物の供給量は巻貝にとって十分な量であり、餌をめぐる消費型競争が存在する可能性は低いと推測された。

## 謝 辞

本研究を行うにあたり、終始懇切丁寧なご指導と心温かい数々のご支援を頂きました菊地永祐博士に深く感謝申し上げます。本研究を進めるにあたり、終始多くの有益なる温かいご教示を頂きました西平守孝博士に厚くお礼申し上げます。本論文をまとめるにあたり、多くの有益なご示唆を頂きました河田雅圭博士に厚くお礼申し上げます。本論文の一部を投稿するにあたり、多くの的確なご示唆を頂きました武田哲博士と鈴木孝男博士と、原稿の英語を添削して下さいました Winnie LauさんとSamuel Aikinsさんに厚くお礼申し上げます。また、安定同位体比の測定にあたって懇切丁寧なご指導を頂きました南浩史博士と、蒲生潟の水位計測データをお借りして高度測定についてご教示頂きました上原忠保博士に厚くお礼申し上げます。動物生態学研究室の皆様には野外調査および室内実験を行うにあたって多大な助力を頂き、また日頃から刺激となる多様な研究テーマと有益な議論の場に接することができました。親愛なる友人の動物生態学研究室の皆様は深く感謝申し上げます。研究生活を続けるにあたっては、両親と妻から多大な経済的援助を頂きました。尊敬する両親と愛する妻に心より感謝申し上げます。

## 引用文献

- Abbott RT (1958) The gastropod genus *Assiminea* in the Phillipines. Proc Acad Nat Sci Phila 110:213-278
- Arnold EN (1987) Resource partition among lacertid lizards in southern Europe. J Zool Ser B 1:739-782
- Barnes RSK (1990) Reproductive strategies in contrasting populations of the coastal gastropod *Hydrobia ulvae*. II. Longevity and life-time egg production. J Exp Mar Biol Ecol 138:183-200
- Barnes RSK (1993) Life-history strategies in contrasting populations of the coastal gastropod *Hydrobia*. III. Lagoonal versus intertidal-marine *H. neglecta*. Vie et Milieu 43:73-83
- Barnes RSK (1994) Investment in eggs in lagoonal *Hydrobia ventrosa* and life-history strategies in north-west European *Hydrobia* species. J Mar Biol Ass UK 74:637-650
- Beaupre SJ, Duvall D, O'Leile J (1998) Ontogenetic variation in growth and sexual size dimorphism in a central Arizona population of the western diamondback rattlesnake (*Crotalus atrox*). Copeia 1998:40-47
- Beukema JJ, Dekker R (1995) Dynamics and growth of a recent invader into European coastal waters: the American razor clam, *Ensis directus*. J Mar Biol Ass UK 75:351-362
- Brown JH (1975) Geographical ecology of desert rodents. In: Cody ML, Diamond JM (eds) Ecology and evolution of communities. Belknap/Harvard, Cambridge, Mass
- Cazzaniga NJ (1990) Sexual dimorphism in *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae). Veliger 33:384-388
- Chatfield JE (1972) Studies on variation and life history in the prosobranch *Hydrobia ulvae* (Pennant). J Conch 27:463-473
- Cherrill AJ, James R (1985) The distribution and habitat preferences of four species of Hydrobiidae in East Anglia. J Conch 32:123-133
- Cherrill AJ, James R (1987) Character displacement in *Hydrobia*. Oecologia 71:618-623
- Cherrill AJ (1988) The shell size - prey size relationship in mudsnails. Oikos 51:110-112
- Coe WR (1956) Fluctuations in populations of littoral marine invertebrates. J Mar Res 15:212-232
- Connell JH (1985) The consequences of variation in initial settlement vs. post-settlement mortality in rocky intertidal communities. J Exp Mar Biol Ecol 93:11-45
- Crisp DJ (1971) Energy flow measurements. In: Holme NA, McIntyre AD (eds) Methods for the study of marine benthos. Blackwell, Oxford, p 197-279
- Cupul-Magaña FG, Torres-Moye G (1996) Age and growth of *Astraea undosa* Wood (Mollusca: Gastropoda) in Baja California, Mexico. Bull Mar Sci 59:490-497
- Currin CA, Newell SY, Paerl HW (1995) The role of standing dead *Spartina alterniflora* and benthic microalgae in salt marsh food webs: considerations based on multiple stable isotope analysis. Mar Ecol Prog Ser 121:99-116
- Curtis LA, Hurd LE (1983) Age, sex, and parasites: spatial heterogeneity in a sandflat population of

- Ilyanassa obsoleta*. Ecology 64:819-828
- Darwin C (1871) The descent of man and selection in relation to sex. John Murray, London
- Deegan LA, Garritt RH (1997) Evidence for spatial variability in estuarine food webs. Mar Ecol Prog Ser 147:31-47
- Drake P, Arias AM (1995) Distribution and production of three *Hydrobia* species (Gastropoda: Hydrobiidae) in a shallow coastal lagoon in the bay of Cádiz, Spain. J Moll Stud 61:185-196
- Estebenet AL, Cazzaniga NJ (1998) Sex-related differential growth in *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae). J Moll Stud 64:119-123
- Faust EC (1924) Notes on larval flukes from China. III. Studies on some larval flukes from the central and south coast provinces of China. Amer J Hyg 4:241-300
- Fenchel T (1975) Character displacement and coexistence in mud snails (Hydrobiidae). Oecologia 20:19-32
- Fenchel T, Kofoed LH, Lappalainen A (1975) Particle size-selection of two deposit feeders: the amphipod *Corophium volutator* and the prosobranch *Hydrobia ulvae*. Mar Biol 30:119-128
- Fenchel T, Kofoed LH (1976) Evidence for exploitative interspecific competition in mud snails (Hydrobiidae). Oikos 27:367-376
- Fish JD, Fish S (1974) The breeding cycle and growth of *Hydrobia ulvae* in the Dover estuary. J Mar Biol Ass UK 54:685-697
- Fortuin AW, de Wolf L, Borghouts-Biersteker CH (1981) The population structure of *Assiminea grayana* Fleming, 1828 (Gastropoda: Assimineidae), in the South-West Netherlands. Basteria 45:73-78
- Fowler BH (1977) Biology and life history of saltmarsh snail *Assiminea californica* (Tryon, 1865). M. A. thesis, Dept. Biol. Sci. San Jose State University
- Fowler BH (1980) Reproductive biology of *Assiminea californica* (Tryon, 1865) (Mesogastropoda: Rissoacea). Veliger 23:163-166
- Fry B, Sherr EB (1984)  $\delta^{13}\text{C}$  measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. Contrib Mar Sci 27:13-47
- Giese AC, Pearse JS (1977) Reproduction of marine invertebrates. Vol. 4. Academic Press, New York
- Goering J, Alexander V, Haubenstein N (1990) Seasonal variability of stable carbon and nitrogen isotope ratios of organisms in a north Pacific bay. Estuar Coast Shelf Sci 30:239-260
- Gorbushin AM (1993) Structure of the lines of winter growth interruption and their formation in the shells of *Hydrobia ulvae* (Gastropoda: Prosobranchia) in the White Sea. Zoologicheskii Zhurnal 72:29-31
- Gorbushin AM (1996) The enigma of mud snail shell growth: asymmetrical competition or character displacement? Oikos 77:85-92
- Gosselink JG, Kirby CJ (1974) Decomposition of salt marsh grass *Spartina alterniflora* Loisel. Limnol Oceanogr 19:825-832
- Gu B, Alexander V, Schell DM (1997) Stable isotopes as indicators of carbon flows and trophic structure of the benthic food web in a subarctic lake. Arch Hydrobiol 138:329-344
- 波部 忠重 (1942) 日本産カワザンショウガイ科. Venus 12:32-56
- 波部 忠重 (1943) 日本産カワザンショウガイ科の追補訂正. Venus 13:96-106

- Haines EB, Montague CL (1979) Food sources of estuarine invertebrates analyzed using  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  ratios. *Ecology* 60:48-56
- Harvey AW (1990) Sexual differences in contemporary selection acting on size in the hermit crab *Clibanarius digueti*. *Am Nat* 136:292-304
- Hobson KA, Welch HE (1992) Determination of trophic relationships within a high Arctic marine food web using  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  analysis. *Mar Ecol Prog Ser* 84:9-18
- Hodson RE, Christian RR, Maccubbin AE (1984) Lignocellulose and lignin in the salt marsh grass, *Spartina alterniflora*: initial concentrations and short-term post-depositional changes in detrital material. *Mar Biol* 81:1-7
- Hughes RN (1995) Resource allocation, demography and the radiation of life histories in rough periwinkles (Gastropoda). *Hydrobiologia* 309:1-14
- Humphreys WF (1979) Production and respiration in animal populations. *J Anim Ecol* 48:427-453
- Ito J (1962) A monograph of cercariae in Japan and adjacent territories. In: *The Progress of Medical Parasitology in Japan*. Vol. 2. Meguro Parasitological Museum, Tokyo, p 393-544
- Iwao S (1977) Analysis of spatial association between two species based on the interspecies mean crowding. *Res Popul Ecol* 18:243-260
- Jackson D, Harkness DD, Mason CF, Long SP (1986) *Spartina anglica* as a carbon source for salt-marsh invertebrates: a study using  $\delta^{13}\text{C}$  values. *Oikos* 46:163-170
- Jensen KT, Siegismund HR (1980) The importance of diatoms and bacteria in the diet of *Hydrobia*-species. *Ophelia* (Suppl.) 1:193-199
- Kamermans P (1994) Similarity in food source and timing of feeding in deposit- and suspension-feeding bivalves. *Mar Ecol Prog Ser* 104:63-75
- 菊地 永祐, 花輪 公雄, 栗原 康 (1980) 河口域保全の問題点 - 蒲生干潟の場合 -. *陸水学雑誌* 41:117-123
- Kikuchi E, Wada E (1996) Carbon and nitrogen stable isotope ratios of deposit-feeding polychaetes in the Nanakita River Estuary, Japan. *Hydrobiologia* 321:69-75
- Kimura T, Sekiguchi H (1993) Some aspects of population dynamics of a Mytilid *Musculista senhousia* (Benson) on tidal flats. *Benthos Res* 44:29-40
- Kristensen JH (1972) Carbohydrases of some marine invertebrates with notes on their food and on the natural occurrence of the carbohydrates studied. *Mar Biol* 14:130-142
- 倉田 健悟 (1995) 七北田川河口域におけるカワザンショウガイ科2種の個体群動態. 修士論文, 東北大学大学院理学研究科
- 栗原 康 (1988) 河口・沿岸域の生態とエコテクノロジー. 東海大学出版会, 東京
- 栗原 康, 菊地 永祐, 上原 忠保, 鈴木 孝男 (1994) 平成5年度蒲生干潟環境保全対策基礎調査報告書. 宮城県
- Kusano H, Kusano T (1989) Size assortative mating and sexual dimorphism in Gammaridean amphipods. *Jpn J Ecol* 39:147-161
- Kwak TJ, Zedler JB (1997) Food web analysis of southern California coastal wetlands using multiple stable isotopes. *Oecologia* 110:262-277

- Lassen HH, Clark ME (1979) Comparative fecundity in three Danish mudsnails (Hydrobiidae). *Ophelia* 18:171-178
- Lassen HH (1979) Reproductive effort in Danish mudsnails (Hydrobiidae). *Oecologia* 40:365-369
- Lee SY (1990) Net aerial primary productivity, litter production and decomposition of the reed *Phragmites communis* in a nature reserve in Hong Kong: management implications. *Mar Ecol Prog Ser* 1990:161-173
- Levinton JS (1982) The body size - prey size hypothesis: the adequacy of body size as a vehicle for character displacement. *Ecology* 63:869-872
- Lopez GR, Levinton JS, Slobodkin LB (1977) The effect of grazing by the detritivore *Orchestia grillus* on *Spartina* litter and its associated microbial community. *Oecologia* 30:111-127
- Lopez GR, Kofoed LH (1980) Epipsammic browsing and deposit-feeding in mud snails (Hydrobiidae). *J Mar Res* 38:585-599
- Mandrachia MA, Ruber E (1990) Production and life cycle of the gastropod *Hydrobia truncata*, with notes on *Spurwinkia salsa* in Massachusetts salt marsh pools. *Estuaries* 13:479-485
- McCann LD, Levin LA (1989) Oligochaete influence on settlement, growth and reproduction in a surface-deposit-feeding polychaete. *J Exp Mar Biol Ecol* 131:233-253
- McKillup SC, Butler AJ, McKillup RV (1993) The importance of sandflat morphology to recruitment of the intertidal snail *Nassarius pauperatus* during ten consecutive years at three sites in South Australia. *Mar Biol* 115:577-580
- Mileikovsky SA (1971) Types of larval development in marine bottom invertebrates, their distribution and ecological significance: a re-evaluation. *Mar Biol* 10:193-213
- Minami H, Ogi H (1997) Determination of migratory dynamics of the sooty shearwater in the Pacific using stable carbon and nitrogen isotope analysis. *Mar Ecol Prog Ser* 158:249-256
- Moran MA, Hodson RE (1990) Contributions of degrading *Spartina alterniflora* lignocellulose to the dissolved organic carbon pool of a salt marsh. *Mar Ecol Prog Ser* 62:161-168
- Morisita M (1959) Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. *Mem Fac Sci Kyushu Univ, Ser E (Biol)* 2:215-235
- Mouritsen KN, Jensen KT (1994) The enigma of gigantism: effect of larval trematodes on growth, fecundity, egestion and locomotion in *Hydrobia ulvae* (Pennant) (Gastropoda: Prosobranchia). *J Exp Mar Biol Ecol* 181:53-66
- Murphy GI (1968) Pattern in life history and the environment. *Am Nat* 102:391-403
- Odum EP, Smalley AE (1959) Comparison of population energy flow of a herbivorous and a deposit-feeding invertebrate in a salt marsh ecosystem. *Proc Natl Acad Sci USA* 45:617-622
- Pearce JB, Thorson G (1967) The feeding and reproductive biology of the red whelk, *Neptunea antiqua* (L.) (Gastropoda: Prosobranchia). *Ophelia* 4:277-314
- Robertson AI (1979) The relationship between annual production: biomass ratios and lifespans for marine macrobenthos. *Oecologia* 38:193-202
- Saloniemi I (1993) An environmental explanation for the character displacement pattern in *Hydrobia* snails.

Oikos 67:75-80

- Sander Kv (1950) Beobachtungen zur Fortpflanzung von *Assiminea grayana* Leach. Arch Molluskenk 79:147-149
- Sander Kv (1952) Beobachtungen zur Fortpflanzung von *Assiminea grayana* Leach (2). Arch Molluskenk 81:133-134
- Sander Kv, Siebrecht L (1967) Das Schlüpfen der Veligerlarve von *Assiminea grayana* Leach (Gastropoda: Prosobranchia). Zeitschr Morph Ökol Tiere 60:141-152
- Schaffer WM (1974) Selection for optimal life histories: the effects of age structure. Ecology 55:291-303
- Scheltema RS (1986) On dispersal and planktonic larvae of benthic invertebrates: an eclectic overview and summary of problems. Bull Mar Sci 39:290-322
- Schoener TW (1974) Resource partitioning in ecological communities. Science 185:27-38
- Seeleman U (1968) Zur Überwindung der biologischen Grenze Meer-Land durch Mollusken II. Untersuchungen an *Limapontia capitata*, *Limapontia depressa* und *Assiminea grayana*. Oecologia 1:356-368
- Siegismund HR (1982) Life cycle and production of *Hydrobia ventrosa* and *H. neglecta* (Mollusca: Prosobranchia). Mar Ecol Prog Ser 7:75-82
- Stearns SC (1992) The evolution of life histories. Oxford University Press, New York
- Sullivan MJ, Moncreiff CA (1990) Edaphic algae are an important component of salt marsh food-webs: evidence from multiple stable isotope analyses. Mar Ecol Prog Ser 62:149-159
- Suzuki T, Nishihira M, Shikano S, Paphavasit N (1997) Population structure and distribution of *Ovassiminea brevicula* (Gastropoda) in Samut Somkhram mangrove swamp, Thailand. In: Nishihira M (ed) Benthic communities and biodiversity in Thai mangrove swamps. Biological Institute, Tohoku University, Sendai, p 97-114
- Takeda S, Kurihara Y (1988) The effects of the reed, *Phragmites australis* (Trin.), on substratum grain-size distribution in a salt marsh. J Oceanogr Soc Japan 44:103-112
- Temeles EJ (1985) Sexual size dimorphism of bird-eating hawks: the effect of prey vulnerability. Am Nat 125:485-499
- Thompson LS (1984) Comparison of the diets of the tidal marsh snail, *Melampus bidentatus* and the amphipod, *Orchestia grillus*. The Nautilus 98:44-53
- Trivers RL (1972) Parental investment and sexual selection. In: Campbell B (ed) Sexual selection and the descent of man 1871-1971. Heinemann, London, p 136-179
- 土屋 誠, 矢島 孝昭 (1975) 蒲生干潟における底生動物の分布. 栗原 康 (編) 蒲生干潟の環境保全に関する基礎的研究. 宮城県, p 69-86
- 土屋 誠, 栗原 康 (1976) 宮城県蒲生干潟における底生動物の分布と微細粒子の挙動に関する研究. 生理生態 17:145-151
- Tsuchiya M, Kurihara Y (1979) The feeding habits and food sources of the deposit-feeding polychaete, *Neanthes japonica* (Izuka). J Exp Mar Biol Ecol 36:79-89
- Tsutsumi H, Tanaka M (1994) Cohort analysis of size frequency distribution with computer programs based

- on a graphic method and Simplex's method. *Benthos Res* 46:1-10
- Turner SJ, Grant J, Pridmore RD, Hewitt JE, Wilkinson MR, Hume TM, Morrisey DJ (1997) Bedload and water-column transport and colonization processes by post-settlement benthic macrofauna: Does infaunal density matter? *J Exp Mar Biol Ecol* 216:51-75
- Underwood AJ, Fairweather PG (1989) Supply-side ecology and benthic marine assemblages. *Trends Ecol Evol* 4:16-20
- Vermeij GJ (1972) Intraspecific shore-level size gradients in intertidal molluscs. *Ecology* 53:693-700
- Vollrath F (1998) Dwarf males. *Trends Ecol Evol* 13:159-163
- 和田 恵次, 西平 守孝, 風呂田 利夫, 野島 哲, 山西 良平, 西川 輝昭, 五嶋 聖治, 鈴木 孝男, 加藤 真, 島村 賢正, 福田 宏 (1996) 日本における干潟海岸とそこに生息する底生生物の現状. WWF Japan サイエンス レポート 第3巻. (財) 世界自然保護基金日本委員会, 東京
- Waters TF (1977) Secondary production in Inland Waters. *Adv Ecol Res* 10:91-164
- Whitney DE, Darley WM (1979) A method for the determination of chlorophyll *a* in samples containing degradation products. *Limnol Oceanogr* 24:183-186
- Wilson FS (1990) Temporal and spatial patterns of settlement: a field study of molluscs in Bogue Sound, North Carolina. *J Exp Mar Biol Ecol* 139:201-220
- Yoshimura K, Hishinuma Y, Sato M (1970) Comparative studies on *Paragonimus sadoensis* and *P. ohirai*, V. Comparison of susceptibility of *Assiminea japonica*, *Oncomelania hupensis chiui* and *Paludinella japonica*. *Jpn J Parasitol* 19:455-466

## 図一覽

### 第二章

- Fig. II-1. Map of study area. Six stations (Sts. A10, A25, B, C, R1, R3) and three transect lines (Trs. M, P, Q) are shown.
- Fig. II-2. A view of a reed marsh and muddy tidal flat in the Nanakita River Estuary.
- Fig. II-3. Diagram showing the design of moving experiment for *A. japonica*. The experimental square (3 m X 3 m) was divided into 225 cells (20 cm X 20 cm). Five quadrats of A to E indicate the cells where marked individuals of *A. japonica* were released.
- Fig. II-4. Profiles of Trs. M, P and Q. The origin of the horizontal distance (0 m) is the border between the tidal flat and the reed marsh, and that of the vertical relative height (0 cm) is the mean sea water level.
- Fig. II-5. Density distributions (mean  $\pm$  1 SD) of *A. japonica*, *A. castanea* and *A. parasitologica* at Trs. M, P and Q. The origin of the horizontal distance (0 m) is the border between the tidal flat and the reed marsh.
- Fig. II-6. Relationships between the relative height and the densities of three assimineid species at Trs. M, P and Q.
- Fig. II-7. Density distributions (mean  $\pm$  1 SD) of assimineids at six stations in the Nanakita River Estuary. (a) *A. japonica*. (b) *A. castanea*. (c) *A. parasitologica*.
- Fig. II-8. Environmental factors (mean  $\pm$  1 SD) at Trs. M, P and Q. (a)-(c), (d)-(f) and (g)-(i) represents; water content in soil, organic matter content in soil and litter dry weight at Trs. M, P and Q, respectively.
- Fig. II-9. Environmental factors (mean  $\pm$  1 SD) at Tr. M. (a) Chlorophyll *a* in surface soil. (b) Pheophytin *a* in surface soil. (c) Deposit organic matter.
- Fig. II-10. Changes in densities (mean  $\pm$  1 SD) of assimineids at Sts. M10 and M40. (a) *A. japonica*. (b) *A. castanea*. (c) *A. parasitologica*.

- Fig. II-11. Seasonal changes in density distributions (mean  $\pm$  1 SD) of assimineids at Tr. M.
- Fig. II-12. Densities of small individuals of *A. japonica* at six stations in the Nanakita River Estuary. The arrows indicate the months when small individuals were collected at the first time of the year. From May 1993 to April 1994.
- Fig. II-13. Densities of small individuals of *A. castanea* at six stations in the Nanakita River Estuary. The arrows indicate the months when small individuals were collected at the first time of the year. From May 1993 to April 1994.
- Fig. II-14. Annual changes in densities of small individuals. The arrows indicate the transitional zone (where it is difficult to separate small from large individuals). (a) *A. japonica* at St. M10. (b) *A. castanea* at St. M40.
- Fig. II-15. Changes in densities (mean  $\pm$  1 SD) of small individuals at Sts. M10 and M40, that were recruited in years of abundance. (a) Small individuals of *A. japonica* recruited in 1993. (b) Small individuals of *A. castanea* recruited in 1995.
- Fig. II-16. Seasonal changes in density distributions (mean  $\pm$  1 SD) of small individuals including two cohorts (small 95 and small 96) of *A. japonica* at Tr. M. From August 1996 to April 1997.
- Fig. II-17. Seasonal changes in density distributions (mean  $\pm$  1 SD) of small individuals including two cohorts (small 95 and small 96) of *A. castanea* at Tr. M. From August 1996 to April 1997.
- Fig. II-18. Diagram showing the localities of individuals. The letters j, c and p indicate localities of individuals *A. japonica*, *A. castanea* and *A. parasitologica*, respectively.
- Fig. II-19. Relationships between mean density ( $m$ ) and intraspecies or interspecies mean crowdings ( $m^*$ ) with changes of quadrat sizes. The intraspecies mean crowding of species x and the interspecies mean crowding of species y against species x are expressed as  $m_x^*$  and  $m_{xy}^*$ , respectively. The letters x, y and z indicate *A. japonica*, *A. castanea* and *A. parasitologica*, respectively. (a) *A. japonica* and *A. castanea*. (b) *A. castanea* and *A. parasitologica*. (c) *A. parasitologica* and *A. japonica*.
- Fig. II-20.  $I_g$  indices. (a) *A. japonica* at St. M10 in August 1994. (b) *A. japonica* at St. M10 in January 1995. (c) *A. castanea* at St. M40 in August 1994. (d) *A. castanea* at St. M40 in February 1994. Each line indicates  $I_g$  indices for one quadrat divided into sub-quadrats.

Fig. II-21. Photograph of an aggregation of inactive individuals of *A. castanea* on the substratum of reed marsh in December 1993.

Fig. II-22. Diagram showing the design of moving experiment for *A. japonica*. The experimental square (3 m X 3 m) was divided into 225 cells (20 cm X 20 cm). Five quadrats of A to E indicate the cells where marked individuals of *A. japonica* were released. The figure numbers within cells show the number of individuals found in the cells.

Fig. II-23. Moving distances of *A. japonica*. (a) Frequency distributions of the number of individuals against the ranges of moving distances. (b) Cumulative frequency distributions of moving distances.

Fig. II-24. Tracks of each individual in moving and tracing experiment for *A. castanea*. The letters m1-m5 and f1-f5 indicate the individual numbers for males and females, respectively. Lines indicate tracks of individuals accompanied by numbers showing the cumulative days after the experimental set up (= 0).

Fig. II-25. Cumulative moving distances of *A. castanea*. (a) Males. (b) Females.

### 第三章

Fig. III-1. Monthly changes in size frequency distribution of *A. japonica* at St. M10 from March 1992 to April 1994 and the results of cohort analysis.

Fig. III-2. Monthly changes in size frequency distribution of *A. castanea* at St. M40 from March 1992 to April 1994 and the results of cohort analysis.

Fig. III-3. Growth curves in shell height (mean  $\pm$  1 SD) of separated predominant or young cohorts of *A. japonica* (a) and *A. castanea* (b) from March 1992 to April 1994. For relationships between cohort numbers and recruitment years, see text.

Fig. III-4. Growth curves in AFDW of separated predominant or young cohorts of *A. japonica* (a) and *A. castanea* (b) from March 1992 to April 1994. The AFDW of each cohort was calculated from the mean shell height of the cohort using regressions of AFDW (mg) on shell height (mm). For relationships between cohort numbers and recruitment years, see text.

Fig. III-5. Growth increment and growth rate in shell height of predominant or young cohorts of *A. japonica*

(a) and *A. castanea* (b). Average growth increment ( $\text{mm}\cdot\text{mo}^{-1}$ ) and average growth rate ( $\%\cdot\text{mo}^{-1}$ ) were calculated from the data for each six month period. Bars and lines indicate growth increment and growth rate, respectively. For relationships between cohort numbers and ages, see text.

Fig. III-6. Growth increment and growth rate in AFDW of predominant or young cohorts of *A. japonica* (a) and *A. castanea* (b). Average growth increment ( $\text{mg}\cdot\text{mo}^{-1}$ ) and average growth rate ( $\%\cdot\text{mo}^{-1}$ ) were calculated from the data for each six month period. Bars and lines indicate growth increment and growth rate, respectively. For relationships between cohort numbers and ages, see text.

Fig. III-7. Monthly changes in densities of separated predominant or young cohorts of *A. japonica* (a) and *A. castanea* (b) from April 1992 to April 1994. For relationships between cohort numbers and recruitment years, see text.

Fig. III-8. Seasonal changes in mean productions of predominant or young cohorts of *A. japonica* (a) and *A. castanea* (b). Mean secondary production ( $\text{g AFDW}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{mo}^{-1}$ ) was calculated from the data for each six month period. For relationships between cohort numbers and ages, see text.

#### 第四章

Fig. IV-1. Profile of Tr. M. Four stations (Sts. M10, M15, M20, M40) in the reed marsh are shown.

Fig. IV-2. Photograph of soft body of matured *A. japonica*, with its mantle peeled off. Female (left) has a whitish ovary and male (right) has an orange testis and a hook-shaped penis (see Fig. IV-3). Bar represents 1 mm.

Fig. IV-3. Diagrammatic representations of soft body for matured *A. japonica*, with its mantle peeled off. (a) Female. (b) Male. (c) Examples of females classified into several groups according to the relative sizes of reproductive organs (see Table IV-2). (d) Examples of males classified into several groups according to the relative sizes of reproductive organs (see Table IV-2). Abbreviations: ov, ovary; bu, bursa copulatrix; po, pallial oviduct (albumen and capsule glands); t, testis; pr, prostate; p, penis.

Fig. IV-4. Relationships between male penis sizes (length and width) and shell height of *A. japonica* (a) and *A. castanea* (b).

Fig. IV-5. Changes in size frequency distribution (histogram) and growth curves (hair lines) of each cohort

of females (solid) and males (dotted) of *A. japonica* from July 1993 to August 1996. For relationships between cohort numbers and recruitment years, see text.

Fig. IV-6. Changes in size frequency distribution (histogram) and growth curves (hair lines) of each cohort of females (solid) and males (dotted) of *A. castanea* from July 1992 to August 1996. Early juveniles during six months after recruitment are shown in broken hair lines. For relationships between cohort numbers and recruitment years, see text.

Fig. IV-7. Changes in densities (mean  $\pm$  1 SD) of females and males of *A. japonica* (a) and *A. castanea* (b) against ages (months) after recruitment. For relationships between cohort numbers and recruitment years, see text.

Fig. IV-8. Shell height composition of females and males classified into several groups according to the degree of development of reproductive organs. Females (a) and males (b) of *A. japonica* in January and July 1994. For relationships between group numbers and the degree of development of reproductive organs, see Table IV-2.

Fig. IV-9. Shell height composition of females and males classified into several groups according to the degree of development of reproductive organs. Females (a) and males (b) of *A. castanea* in April and August 1996. For relationships between group numbers and the degree of development of reproductive organs, see Table IV-2.

Fig. IV-10. Photograph of a pair of *A. japonica* showing mating behaviour. The male on the shell of the female is about to extend its penis.

Fig. IV-11. Seasonal changes in frequencies of mating pairs of *A. japonica* at Sts. M10 and M15 (a) and *A. castanea* at Sts. M20 and M40 (b).

Fig. IV-12. Shell height distribution of females and males performing mating behaviour. *A. japonica* collected in March 1996 (a) and *A. castanea* collected in June 1996 (b).

Fig. IV-13. Schemata of life histories of *A. japonica* (a) and *A. castanea* (b). Growth curves of the female (solid lines) and the male (dotted lines) of the predominant or young cohorts, and growth of early juveniles for *A. castanea* (broken line) are shown with symbols for recruitment ( $\blacktriangle$ ), sexual maturity ( $\blacktriangledown$ ), mating behaviour ( $\text{—}$ ), and aggregation ( $\bullet\bullet\bullet\bullet$ ). For relationships between cohort numbers and recruitment years, see text.

## 第五章

Fig. V-1. Map of study sites. Six sampling stations (Sts. A10, M-5, M0, M15, M40, R1) are shown.

Fig. V-2. Stable carbon and nitrogen isotope ratios (mean  $\pm$  1 SD) of field samples.

Abbreviations: AJ, *A. japonica*; AC, *A. castanea*; D-9/3, D-9/4, deposit matters collected at St. M-5 on 3 and 4 September, respectively; S-A10, S-M0, S-M15, S-M40, S-R1, surface soil of reed marshes at Sts. A10, M0, M15, M40, R1, respectively.

Fig. V-3. Stable carbon isotope ratios (mean  $\pm$  1 SD) of *A. japonica* (a) and *A. castanea* (b) of feeding experiments, and the results of ANOVA. Dotted line indicates control experiment.

Fig. V-4. Stable nitrogen isotope ratios (mean  $\pm$  1 SD) of *A. japonica* (a) and *A. castanea* (b) of feeding experiments, and the results of ANOVA. Dotted line indicates control experiment.

Fig. V-5. Number of fecal pellets (mean  $\pm$  1 SD) of *A. japonica* (a) and *A. castanea* (b) of feeding experiments, and the results of ANOVA.

## 第六章

Fig. VI-1. Hypotheses on life history traits of *A. japonica* (a) and *A. castanea* (b).

Fig. VI-2. Hypotheses on sexual size dimorphisms of *A. japonica* (a) and *A. castanea* (b).

## 表一覽

### 第二章

Table II-1. Summary of Pearson's correlation coefficients between environmental factors and relative height on the profile (height above mean sea water level). Number of samples are given in parentheses. The arcsine transformation was applied to both organic matter content (%) and water content (%). Significant coefficients are indicated by \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.001$ .

Table II-2. Relationships between densities of three assimineid species and environmental factors at Trs. P and Q in July 1995. Dependent variable (Y) of a linear regression is the square root transformation of 0.5 added to the density. The arcsine transformation was applied to both organic matter content (%) and water content (%). Significant levels are indicated by \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ , \*\*\*  $P < 0.001$ .

Table II-3. Moving experiment of *A. japonica*. Number of individuals in the cells classified into three directions are shown.  $\chi^2$  test for independence indicates that there are no significant dependences among rows and columns.

Table II-4. Moving experiment of *A. castanea*. Number of individuals in the cells classified into four directions are shown.  $\chi^2$  test for independence indicates that there are no significant dependences among rows and columns.

### 第三章

Table III-1. Parameters for the regressions of shell width (mm) on shell height (mm), AFDW (mg) on shell height (mm) and AFDW (mg) on dry weight (mg) for *A. japonica* and *A. castanea*. The number of samples ( $n$ ), coefficients of regression equations (a, b) and coefficient of determination ( $r^2$ ) are listed.

Table III-2. Mean density (D, no. $\cdot$ m<sup>-2</sup>), mean annual production (P, g AFDW $\cdot$ m<sup>-2</sup> $\cdot$ yr<sup>-1</sup>), mean biomass (B, g AFDW $\cdot$ m<sup>-2</sup>) and turnover ratio (P/B) of *A. japonica* and *A. castanea*. (a), estimates from two years; (b), estimates from the earlier half period; (c), estimates from the later half period.

Table III-3. Mean density ( $D$ , no. $\cdot$ m<sup>-2</sup>), mean annual production ( $P$ , g AFDW $\cdot$ m<sup>-2</sup> $\cdot$ yr<sup>-1</sup>), mean biomass ( $B$ , g AFDW $\cdot$ m<sup>-2</sup>) and turnover ratio ( $P/B$ ) of c91 of *A. japonica* and c90 of *A. castanea*. (a), estimates from two years; (b), estimates from the earlier half period; (c), estimates from the later half period.

#### 第四章

Table IV-1. Parameters for the regressions ( $\text{Log}_{10} Y = a + b\text{Log}_{10} X$ ) of shell width ( $Y$  mm) on shell height ( $X$  mm) of the individuals collected in August 1996. The number of samples ( $n$ ), slopes ( $b$ ), intercepts ( $a$ ) and coefficients of determination ( $r^2$ ) for the female and the male of *A. japonica* and *A. castanea* are listed.

Table IV-2. Groups classified according to the relative sizes of reproductive organs (e.g., Figs. IV-3c and IV-3d) and the observations of gonad appearance of female and male.

#### 第五章

Table V-1. Summary of  $\delta^{13}\text{C}$  (‰),  $\delta^{15}\text{N}$  (‰), C wt. (%), N wt. (%), and C/N values of diets and snails for feeding experiments. Means, standard deviations and samples ( $n$ ) are shown below.

#### 第六章

Table VI-1. Summary of the findings obtained in the present research for the ecological traits of *Assiminea japonica* and *Angustassiminea castanea*.

图 表

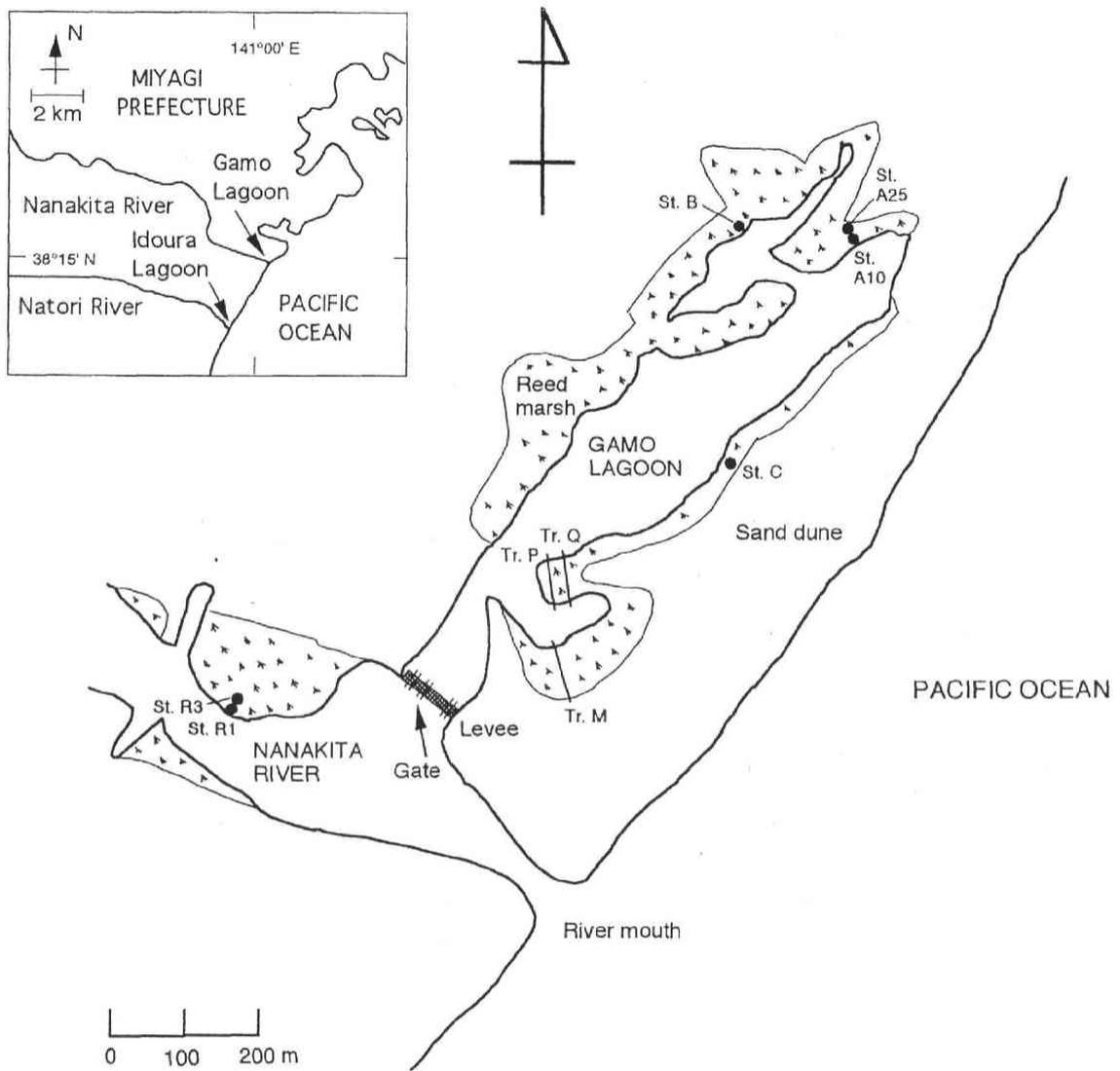


Fig. II-1. Map of study area. Six stations (Sts. A10, A25, B, C, R1, R3) and three transect lines (Trs. M, P, Q) are shown.



Fig. II-2. A view of a reed marsh and muddy tidal flat in the Nanakita River Estuary.

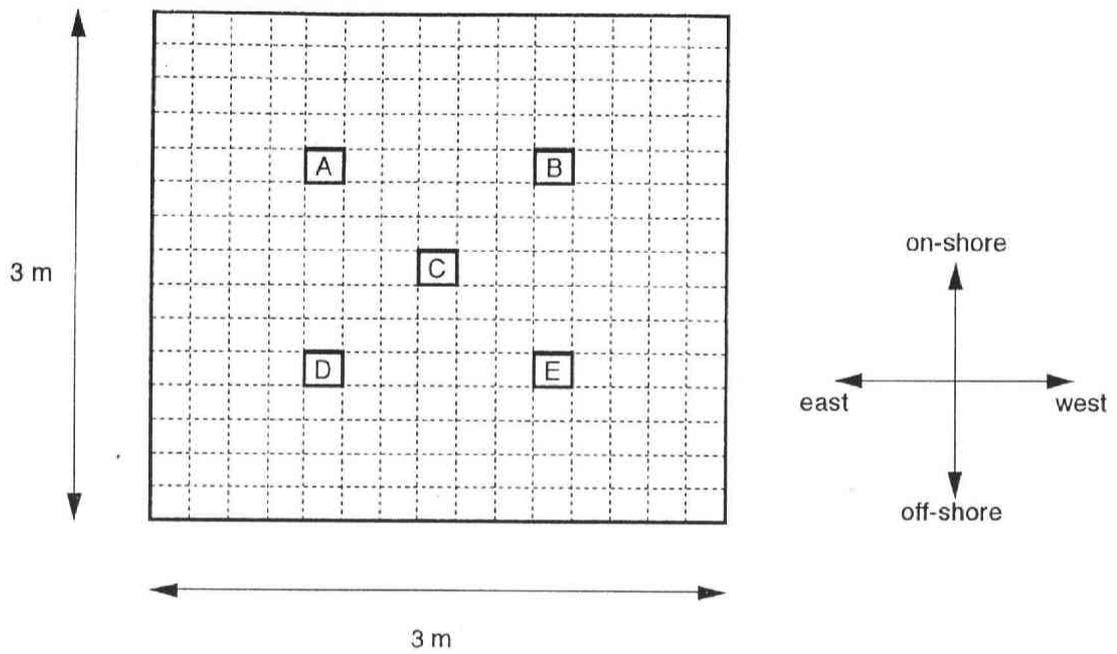


Fig. II-3. Diagram showing the design of moving experiment for *A. japonica*. The experimental square (3 m X 3 m) was divided into 225 cells (20 cm X 20 cm). Five quadrats of A to E indicate the cells where marked individuals of *A. japonica* were released.

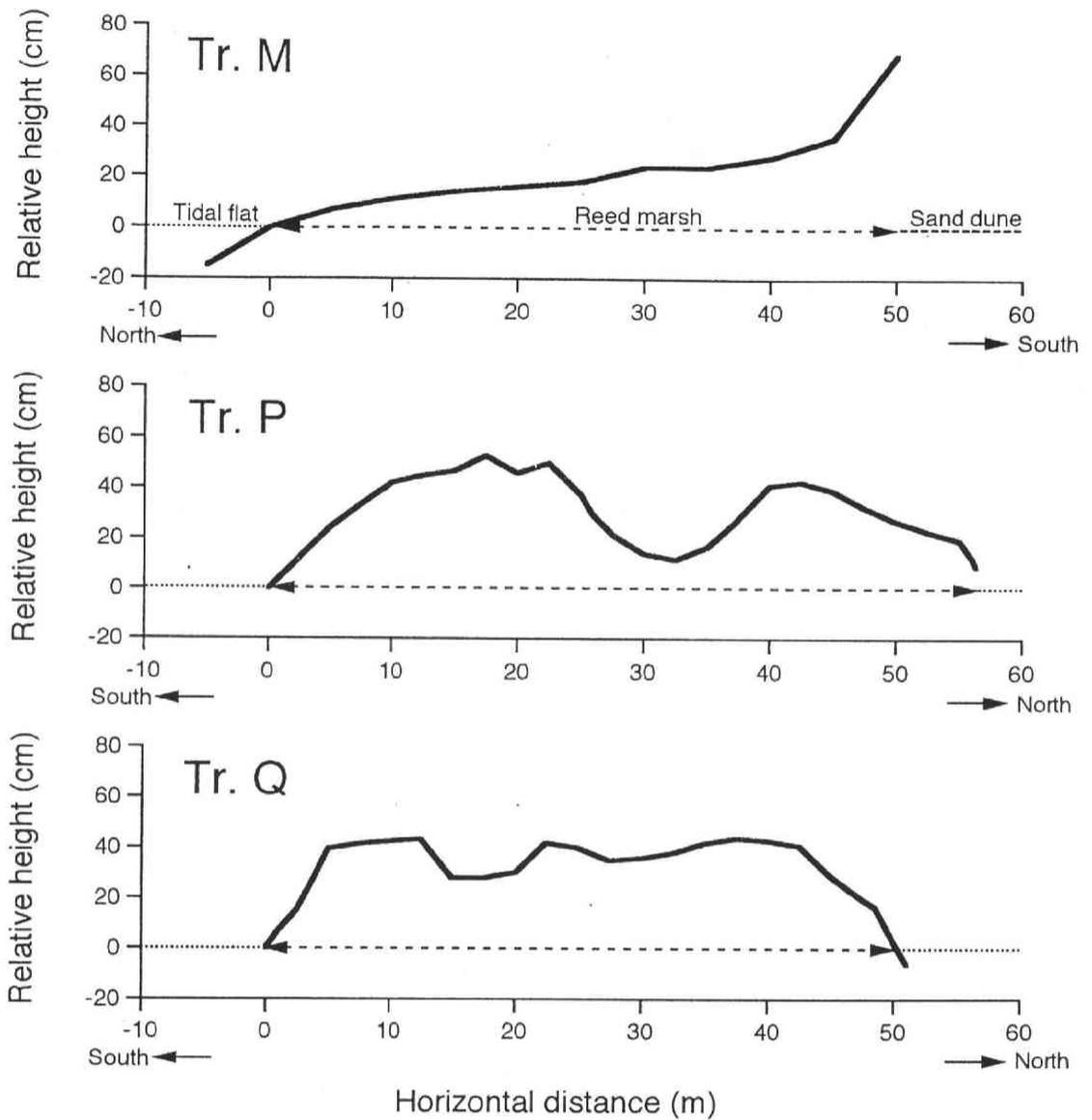


Fig. II-4. Profiles of Trs. M, P and Q. The origin of the horizontal distance (0 m) is the border between the tidal flat and the reed marsh, and that of the vertical relative height (0 cm) is the mean sea water level.

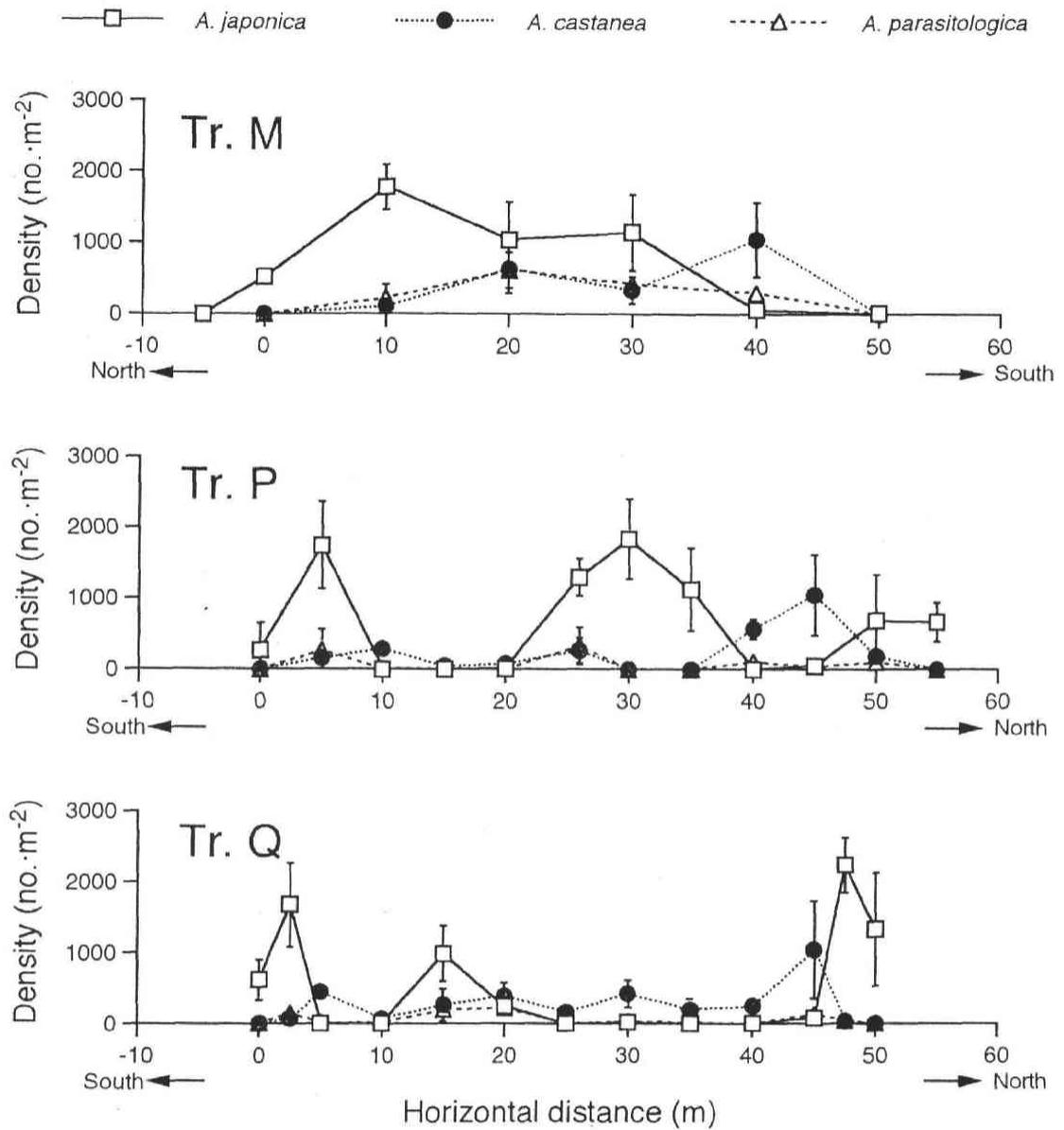


Fig. II-5. Density distributions (mean  $\pm$  1 SD) of *A. japonica*, *A. castanea* and *A. parasitologica* at Trs. M, P and Q. The origin of the horizontal distance (0 m) is the border between the tidal flat and the reed marsh.

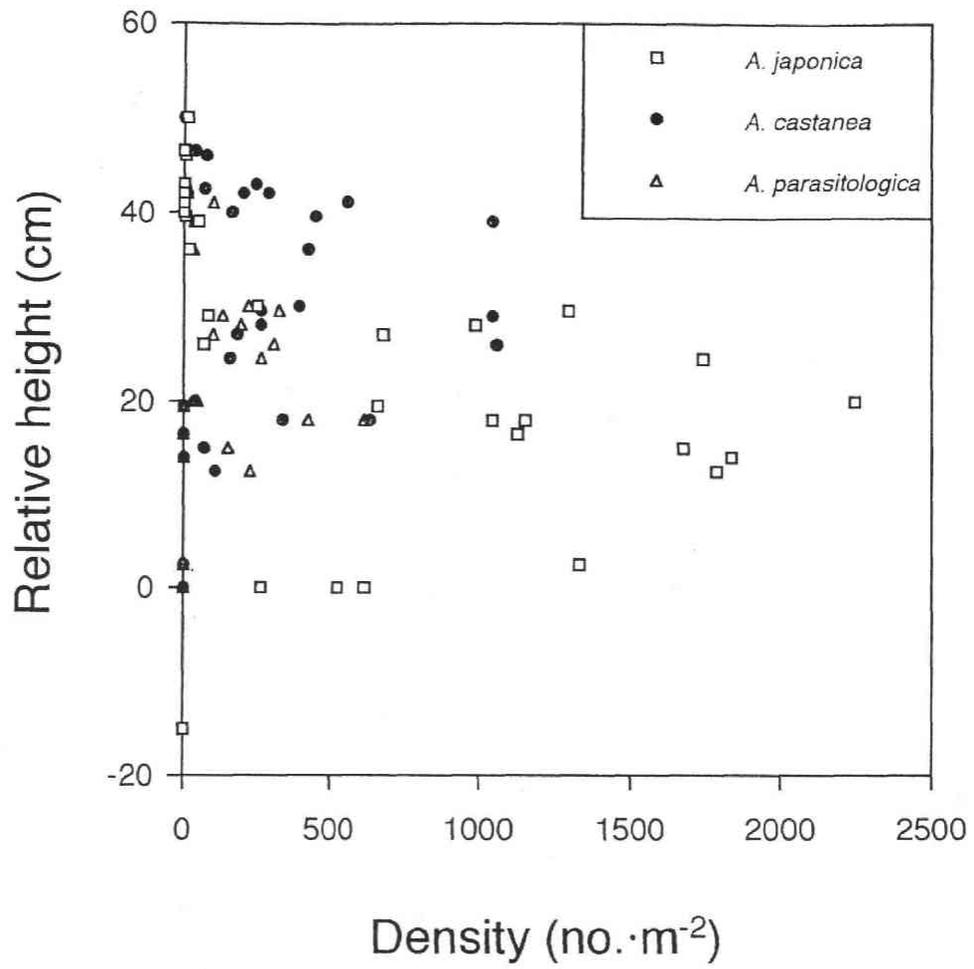


Fig. II-6. Relationships between the relative height and the densities of three assimineid species at Trs. M, P and Q.

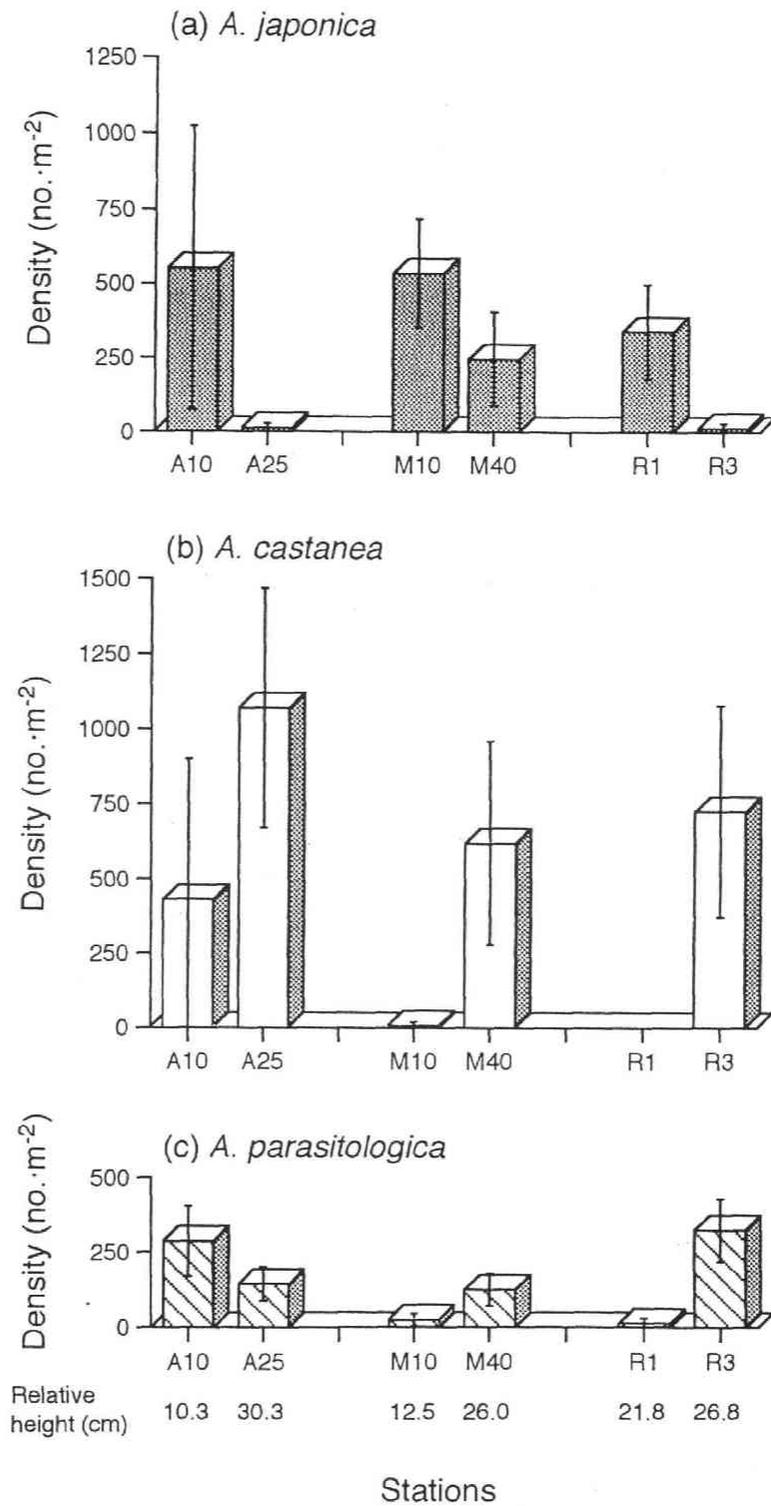


Fig. II-7. Density distributions (mean  $\pm$  1 SD) of assimineids at six stations in the Nanakita River Estuary. (a) *A. japonica* (b) *A. castanea* (c) *A. parasitologica*

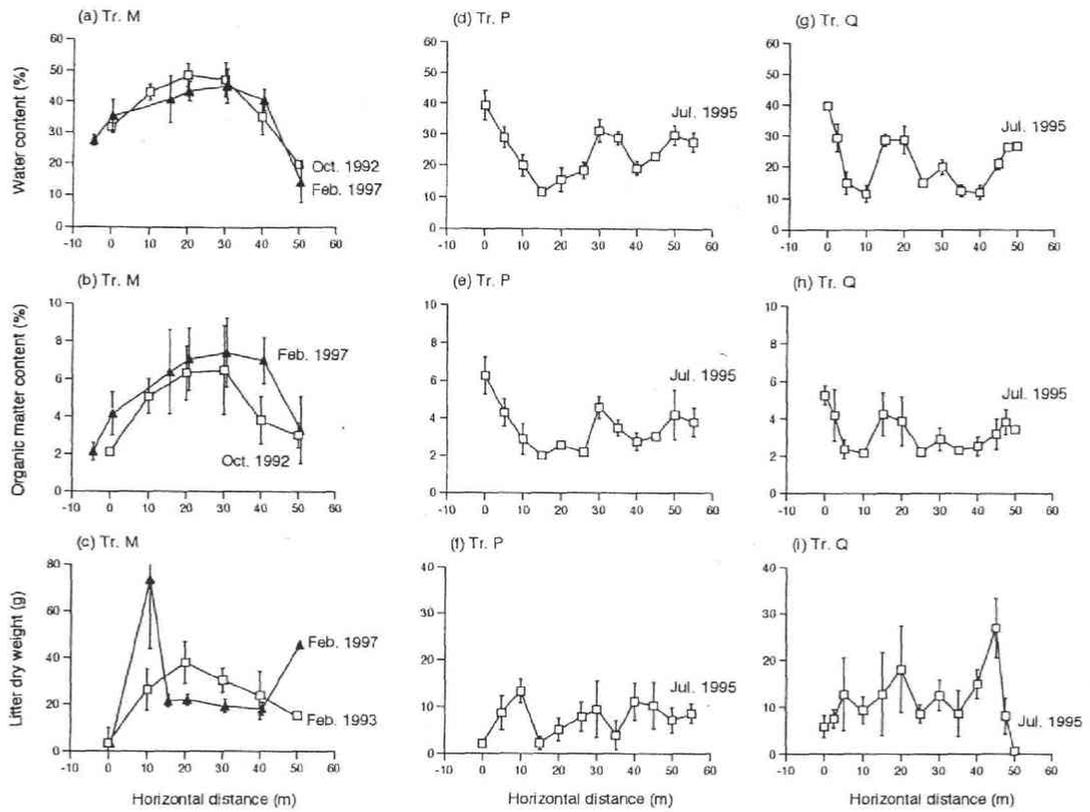


Fig. II-8. Environmental factors (mean  $\pm$  1 SD) at Trs. M, P and Q. (a)-(c), (d)-(f) and (g)-(i) represents; water content in soil, organic matter content in soil and litter dry weight at Trs. M, P and Q, respectively.

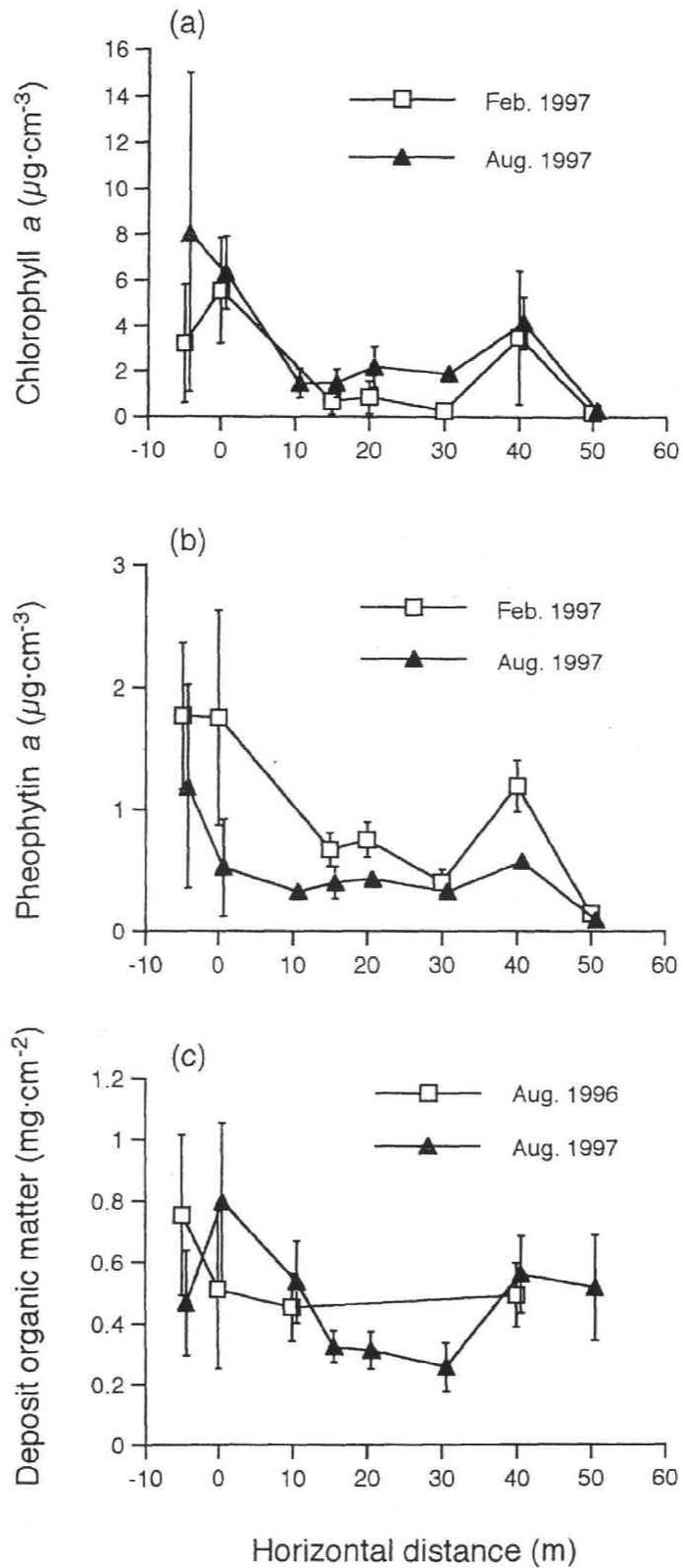


Fig. II-9. Environmental factors (mean  $\pm$  1 SD) at Tr. M.  
 (a) Chlorophyll *a* in surface soil. (b) Pheophytin *a* in surface soil. (c) Deposit organic matter.

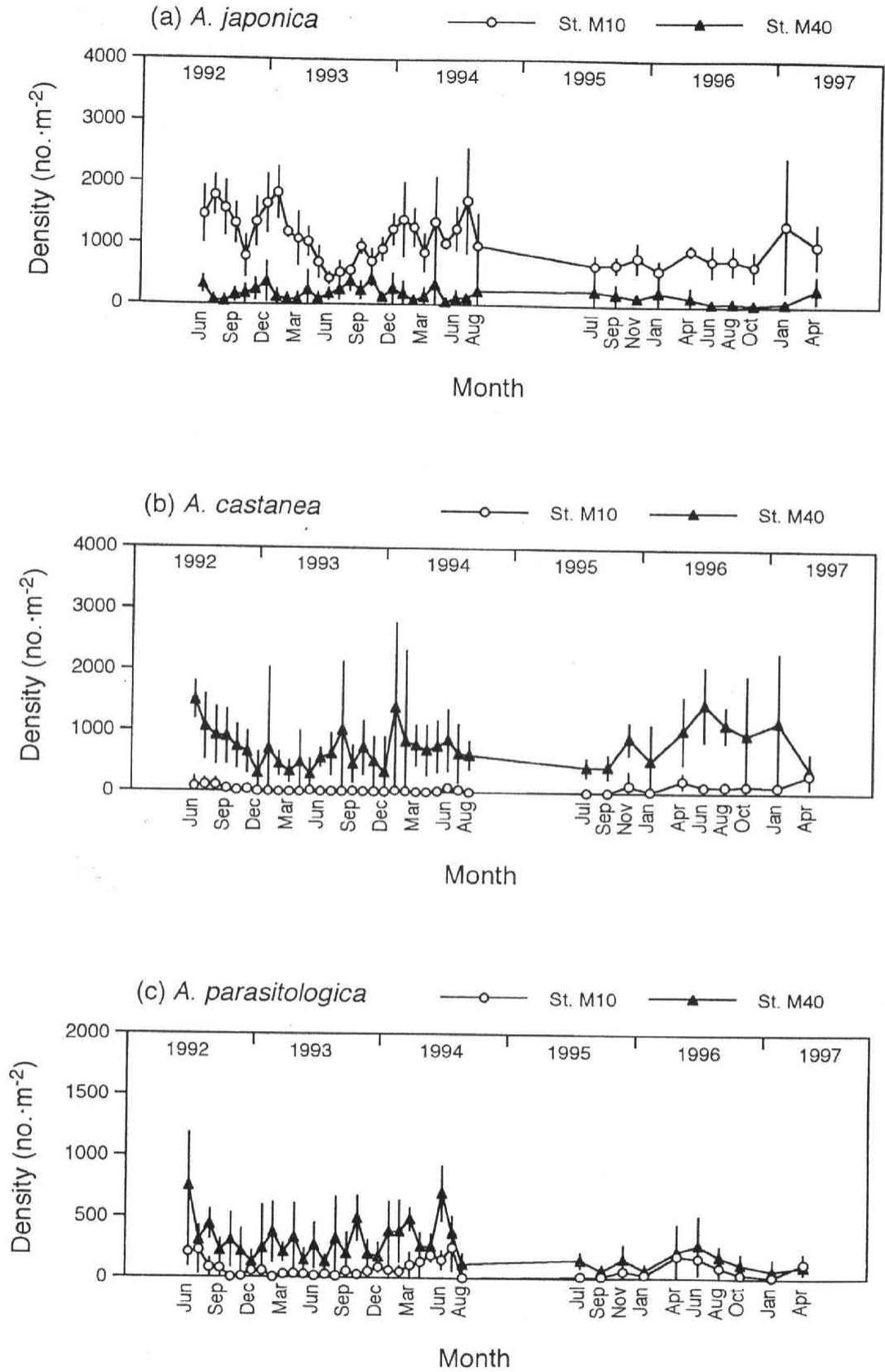


Fig. II-10. Changes in densities (mean  $\pm$  1 SD) of assimineids at Sts. M10 and M40. (a) *A. japonica*. (b) *A. castanea* (c) *A. parasitologica*

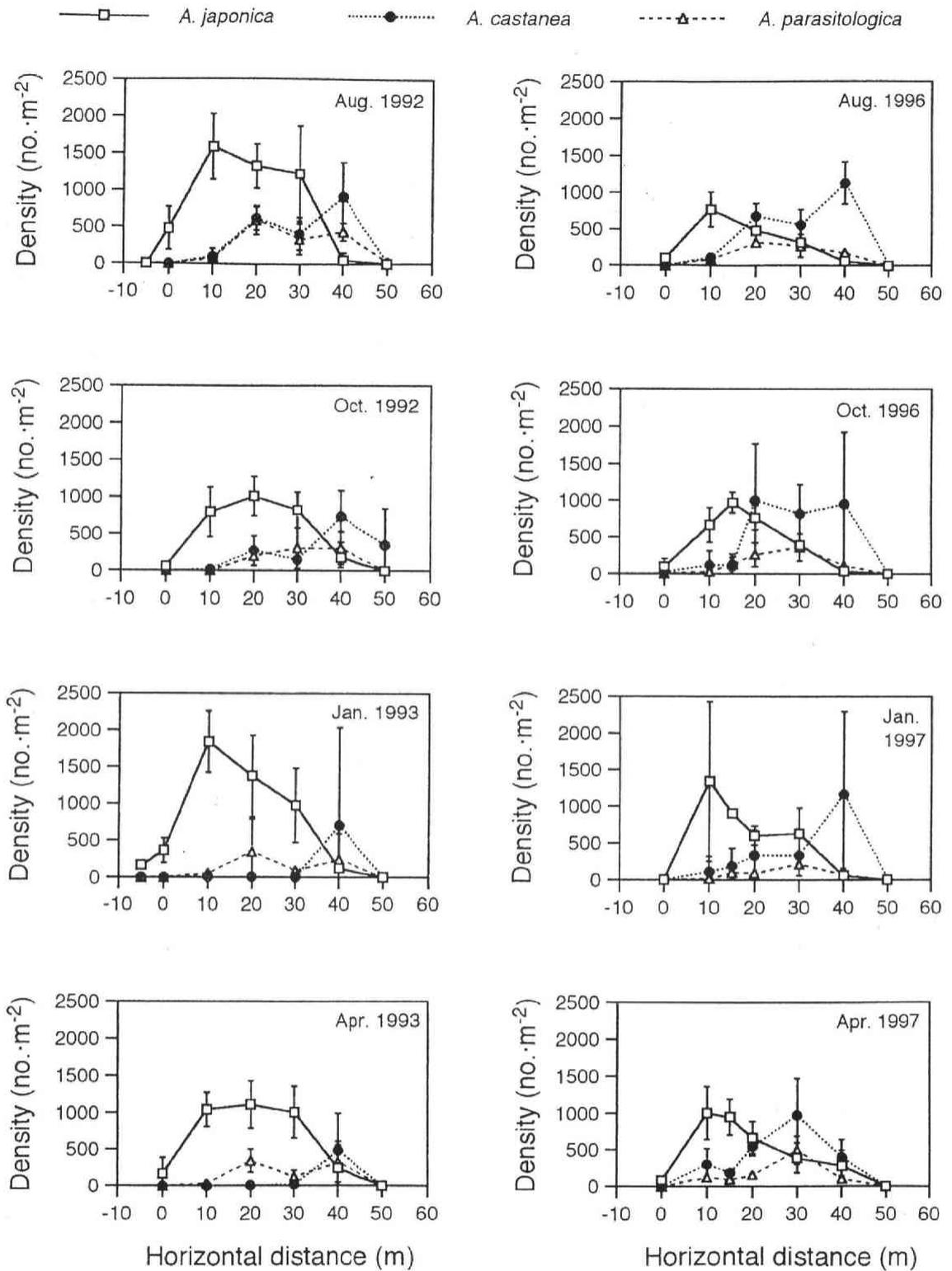


Fig. II-11. Seasonal changes in density distributions (mean  $\pm$  1 SD) of assimineids at Tr. M.

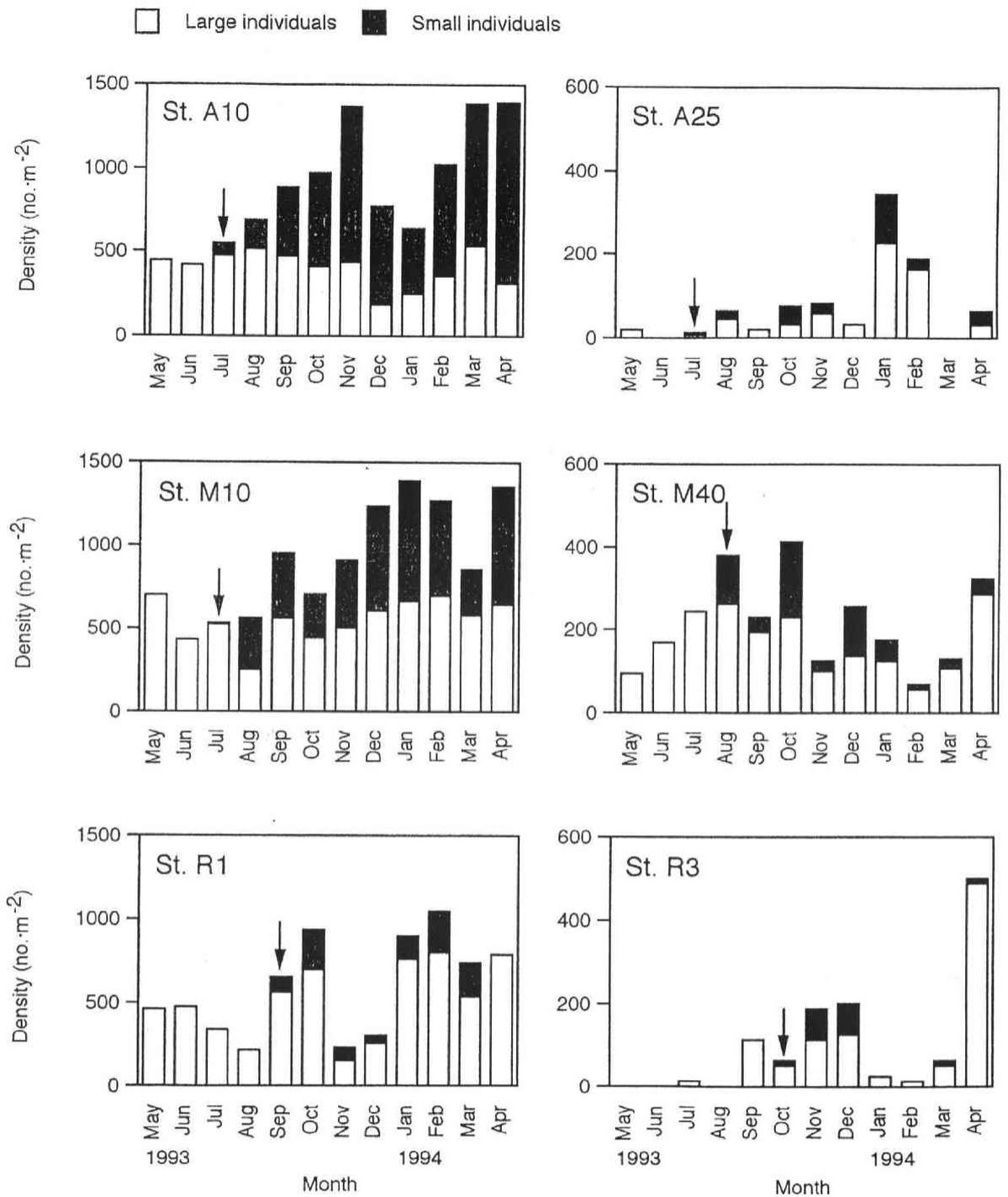


Fig. II-12. Densities of small individuals of *A. japonica* at six stations in the Nanakita River Estuary. The arrows indicate the months when small individuals were collected at the first time of the year. From May 1993 to April 1994.

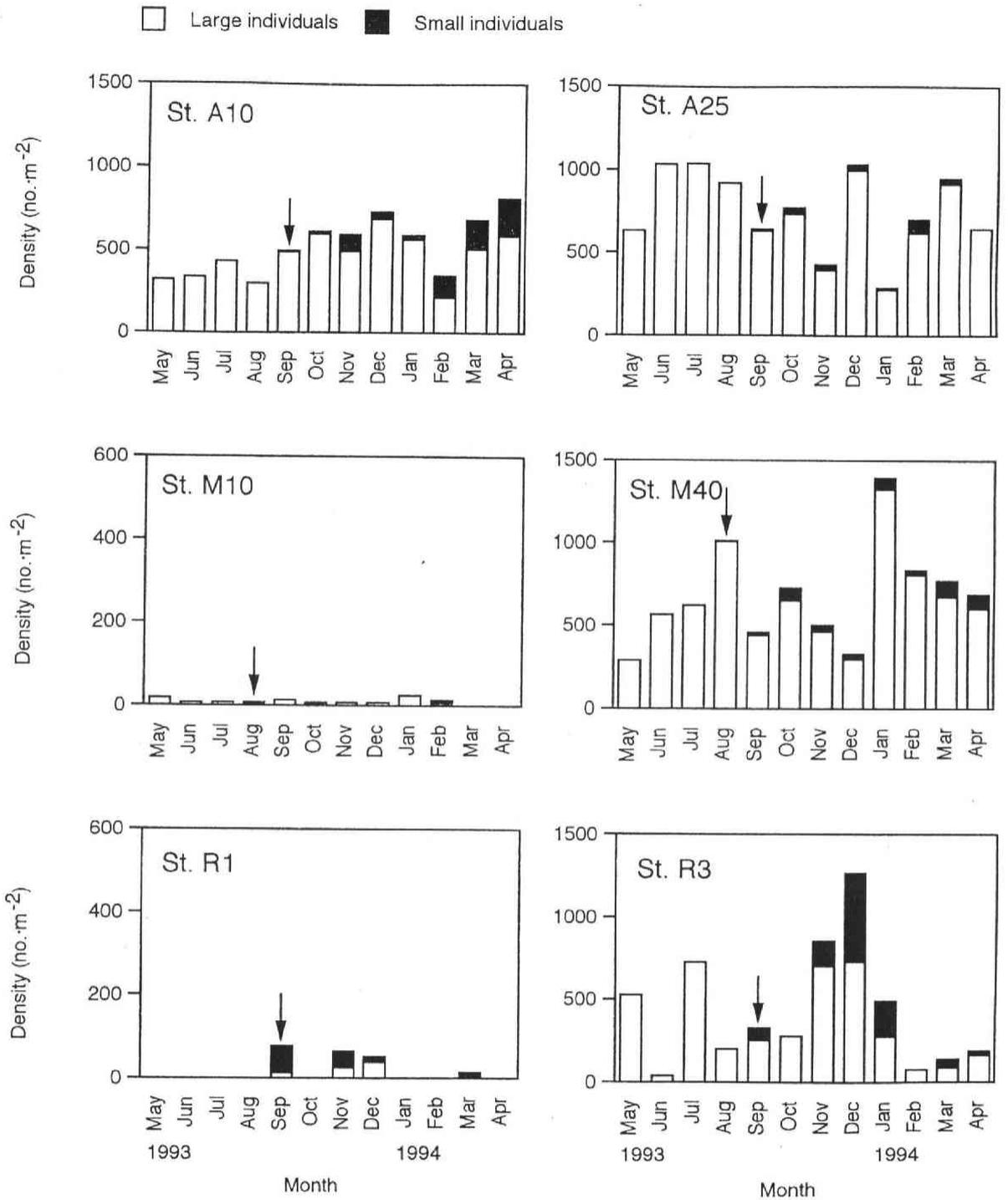


Fig. II-13. Densities of small individuals of *A. castanea* at six stations in the Nanakita River Estuary. The arrows indicate the months when small individuals were collected at the first time of the year. From May 1993 to April 1994.

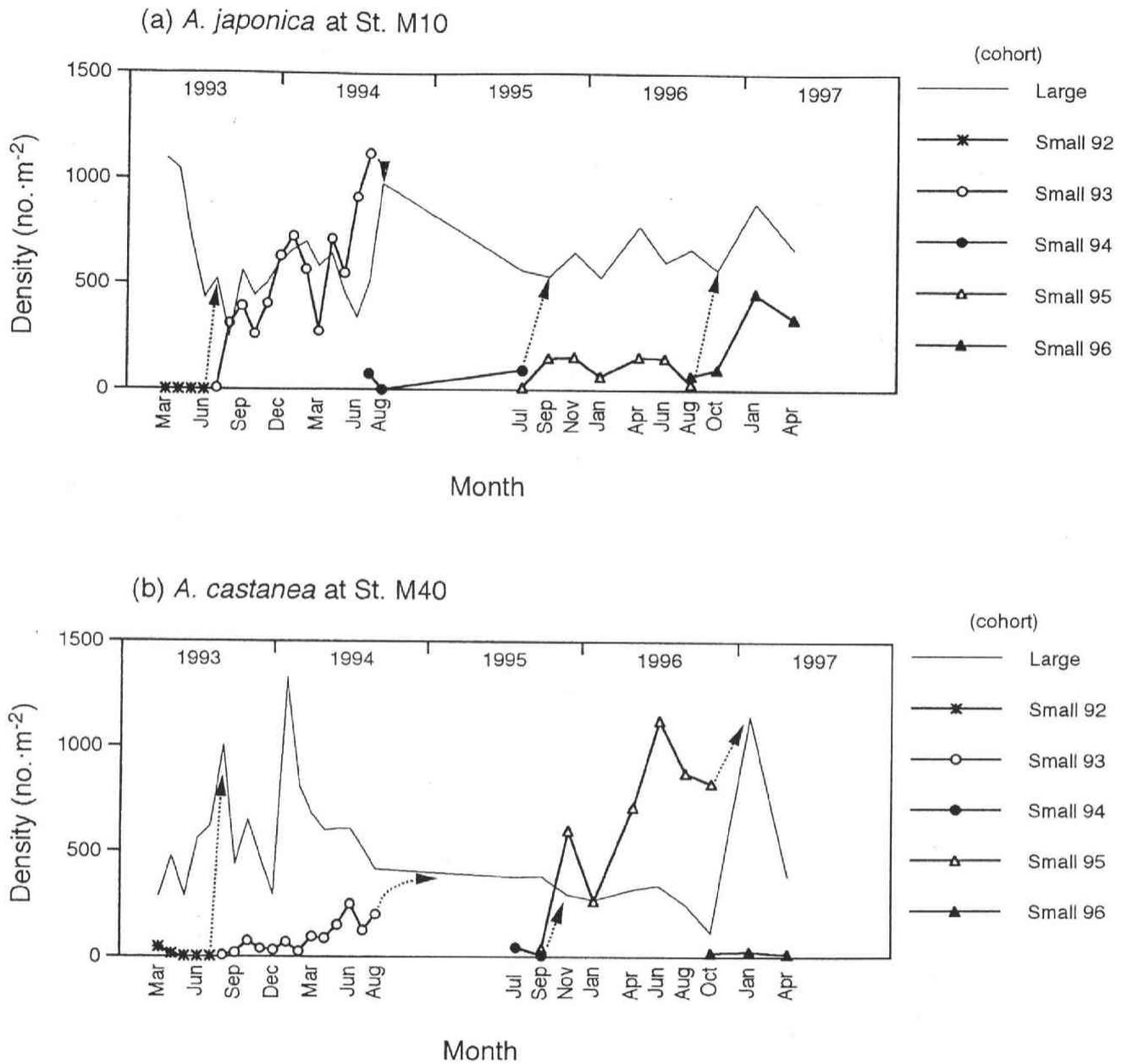


Fig. II-14. Annual changes in densities of small individuals. The arrows indicate the transitional zone (where it is difficult to separate small from large individuals). (a) *A. japonica* at St. M10. (b) *A. castanea* at St. M40.

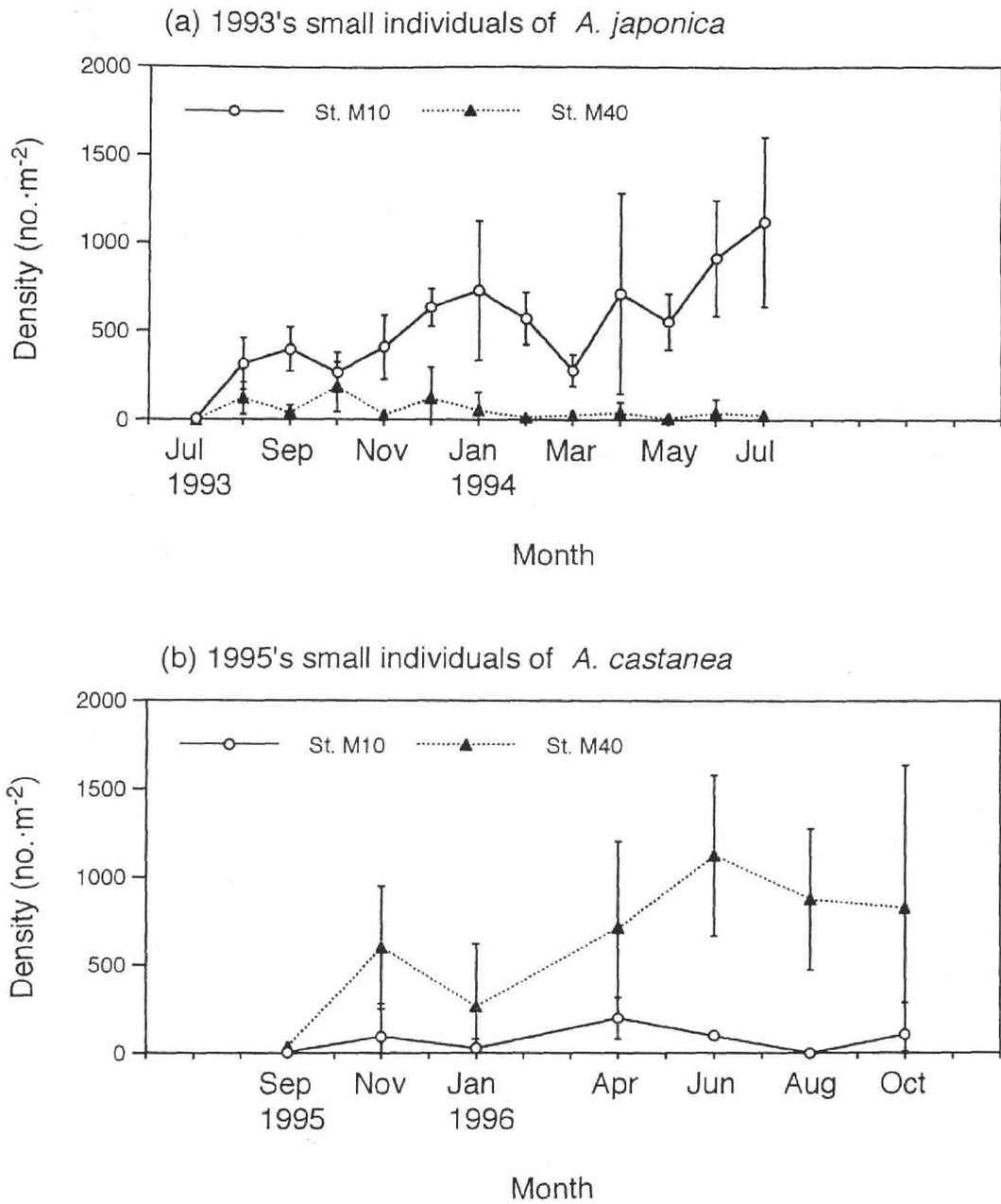


Fig. II-15. Changes in densities (mean  $\pm$  1 SD) of small individuals at Sts. M10 and M40, that were recruited in years of abundance. (a) Small individuals of *A. japonica* recruited in 1993. (b) Small individuals of *A. castanea* recruited in 1995.

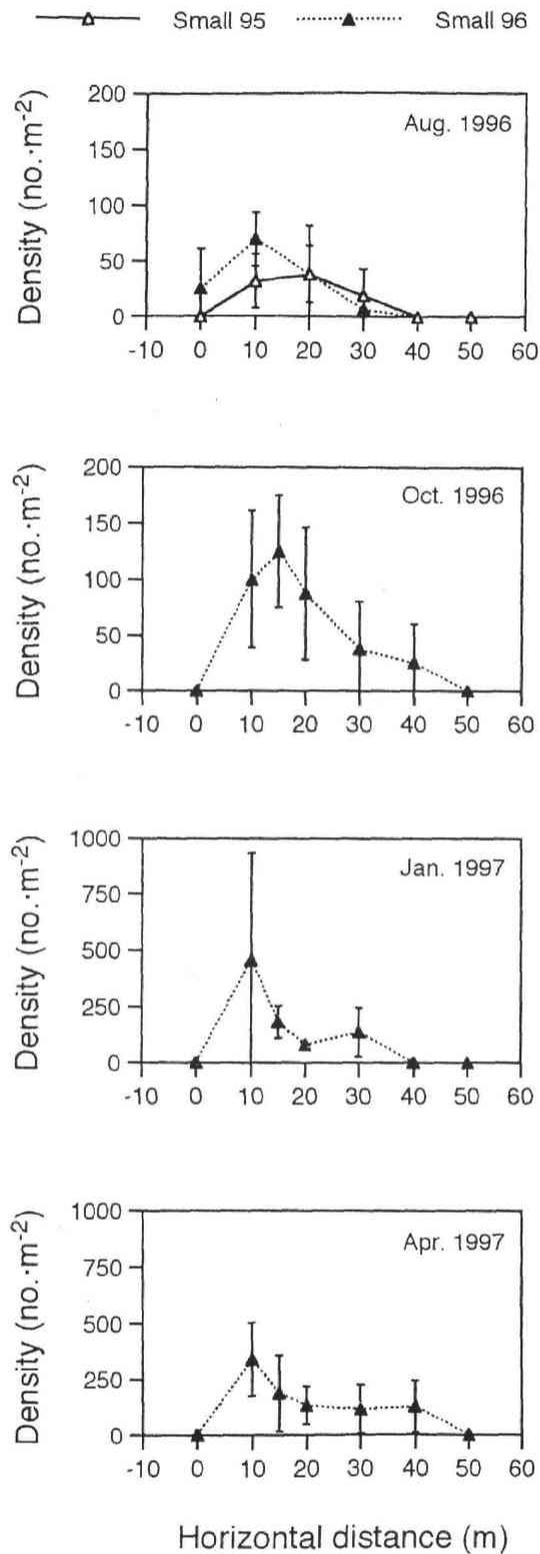


Fig. II-16. Seasonal changes in density distributions (mean  $\pm$  1 SD) of small individuals including two cohorts (small 95 and small 96) of *A. japonica* at Tr. M. From August 1996 to April 1997.

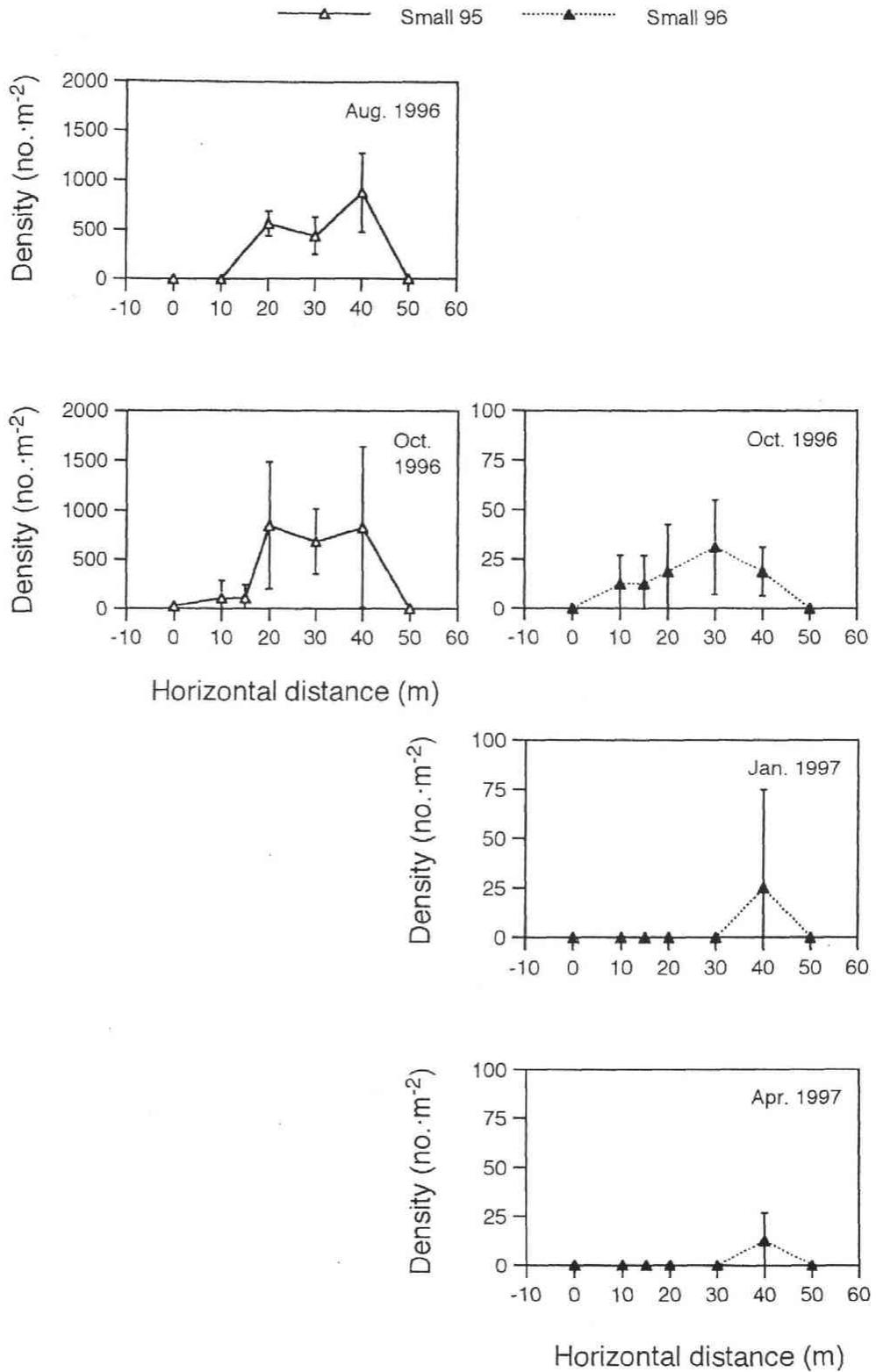
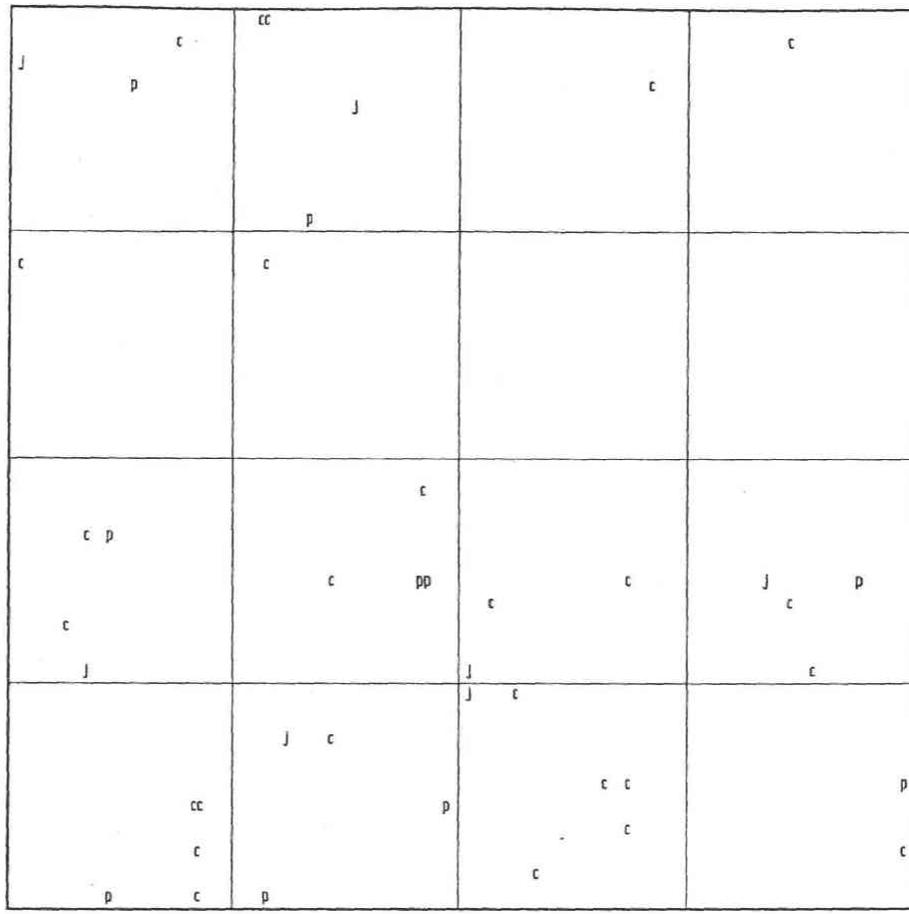


Fig. II-17. Seasonal changes in density distributions (mean  $\pm$  1 SD) of small individuals including two cohorts (small 95 and small 96) of *A. castanea* at Tr. M. From August 1996 to April 1997.



j, *A. japonica* (n = 7); c, *A. castanea* (n = 26); p, *A. parasitologica* (n = 10)

1 cm

Fig. II-18. Diagram showing the localities of individuals. The letters j, c and p indicate localities of individuals *A. japonica*, *A. castanea* and *A. parasitologica*, respectively.

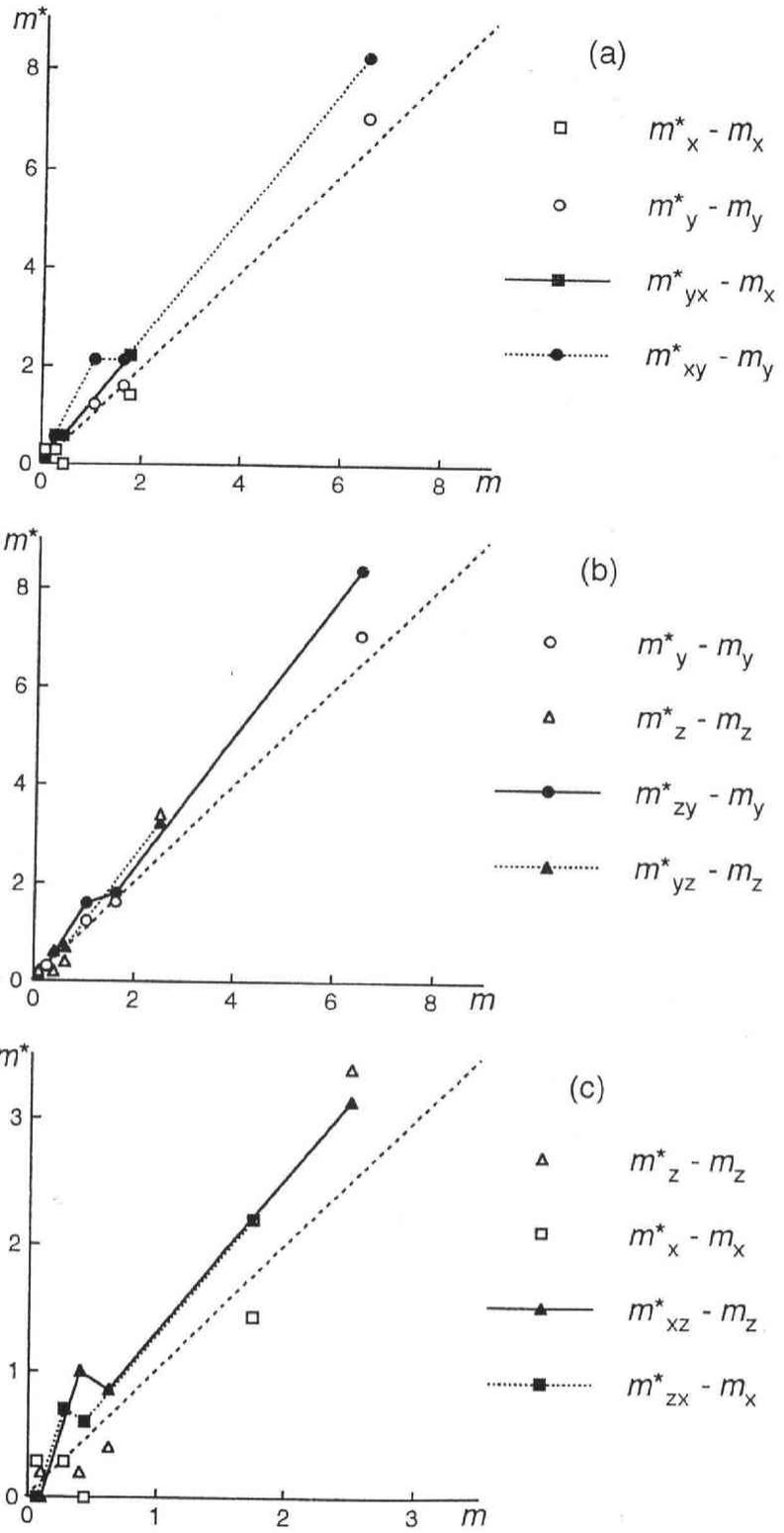


Fig. II-19. Relationships between mean density ( $m$ ) and intraspecies or interspecies mean crowdings ( $m^*$ ) with changes of quadrat sizes. The intraspecies mean crowding of species  $i$  and the interspecies mean crowding of species  $j$  against species  $i$  are expressed as  $m^*_i$  and  $m^*_{ij}$ , respectively. The letters  $x$ ,  $y$  and  $z$  indicate *A. japonica*, *A. castanea* and *A. parasitologica* respectively. (a) *A. japonica* and *A. castanea* (b) *A. castanea* and *A. parasitologica* (c) *A. parasitologica* and *A. japonica*.

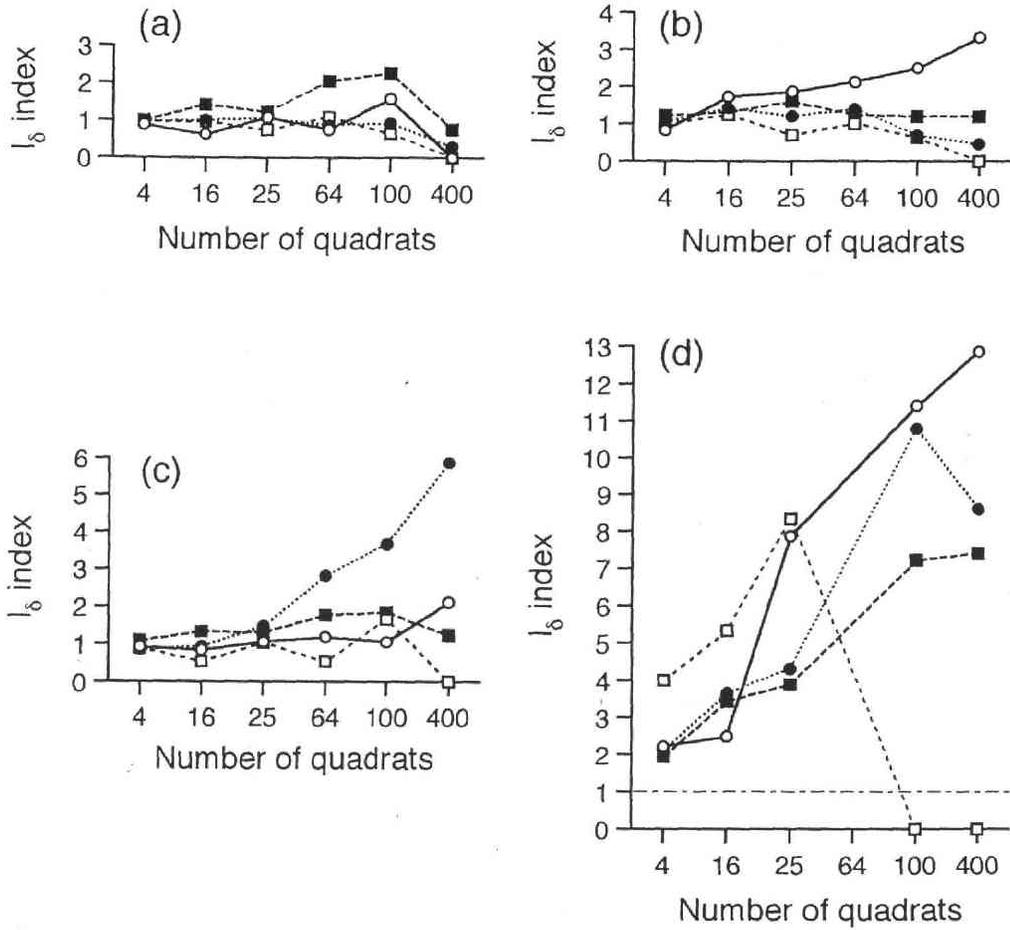


Fig. II-20.  $I_\delta$  indices. (a) *A. japonica* at St. M10 in August 1994. (b) *A. japonica* at St. M10 in January 1995. (c) *A. castanea* at St. M40 in August 1994. (d) *A. castanea* at St. M40 in February 1994. Each line indicates  $I_\delta$  indices for one quadrat divided into sub-quadrats.



Fig. II-21. Photograph of an aggregation of inactive individuals of *A. castanea* on the substratum of reed marsh in December 1993.

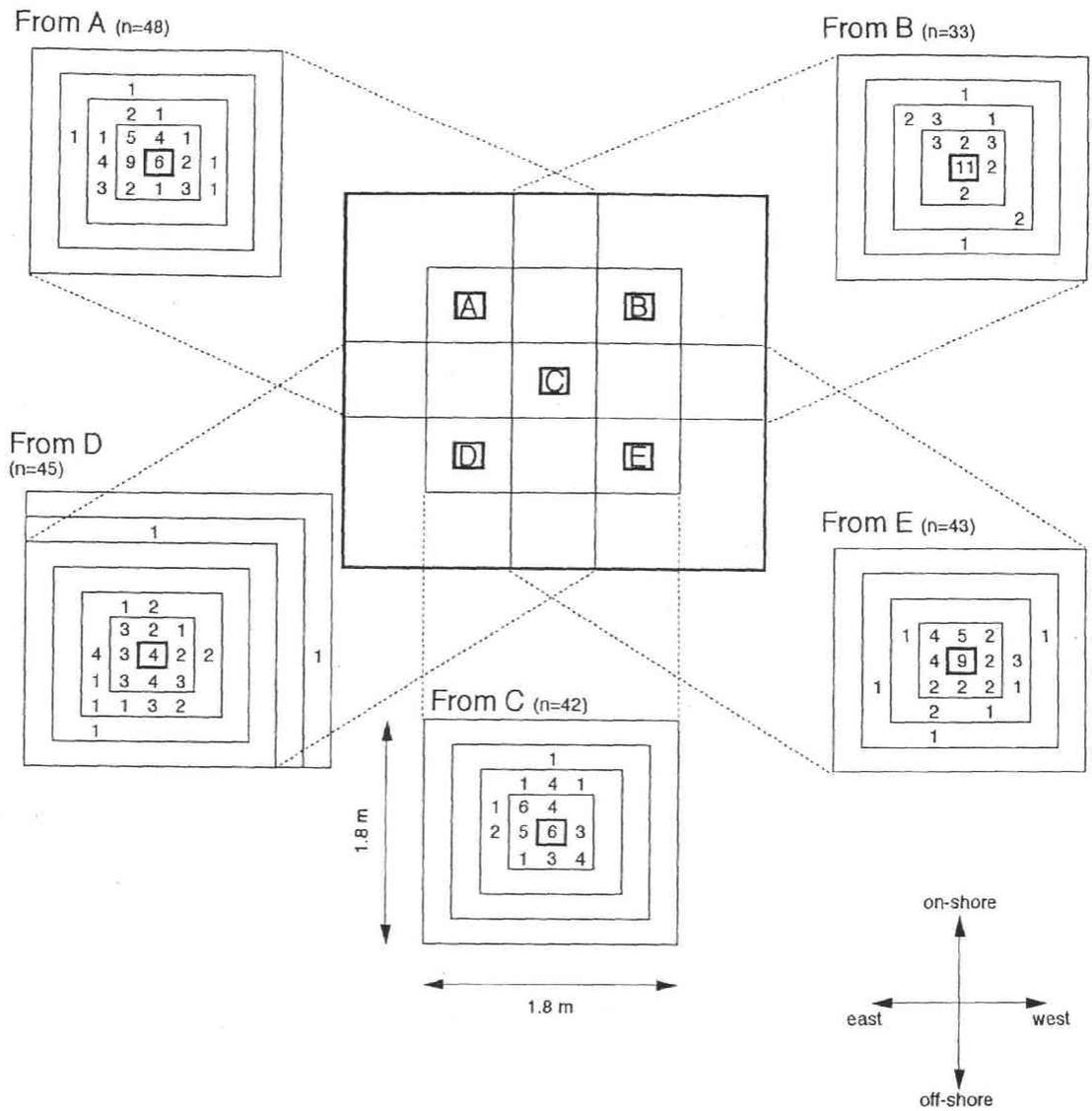
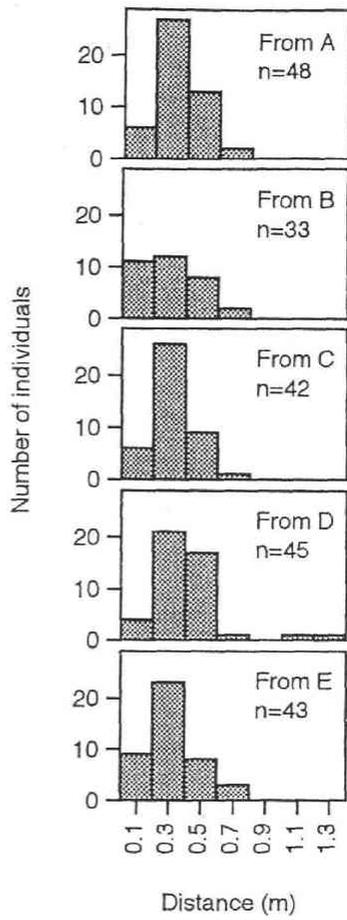


Fig. II-22. Diagram showing the design of moving experiment for *A. japonica*. The experimental square (3 m X 3 m) was divided into 225 cells (20 cm X 20 cm). Five quadrats of A to E indicate the cells where marked individuals of *A. japonica* were released. The figure numbers within cells show the number of individuals found in the cells.

(a) Frequency distribution of distance



(b) Cumulative frequency of distance

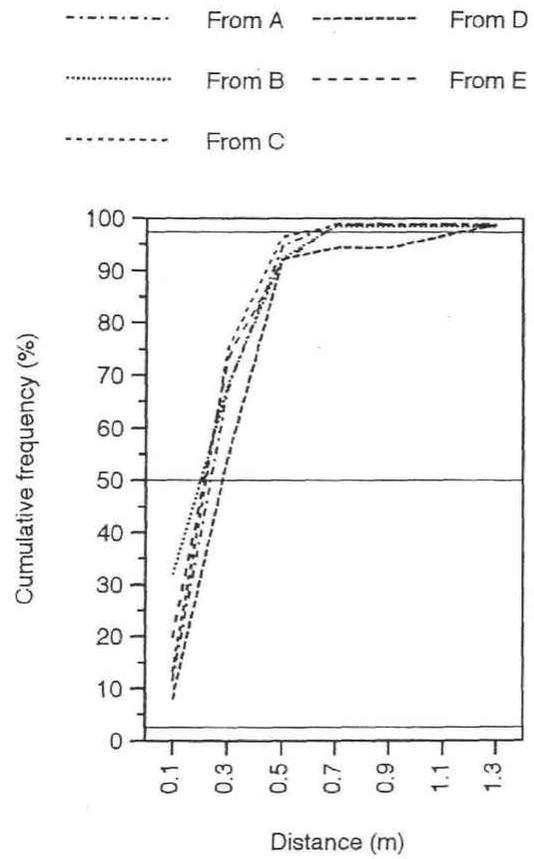


Fig. II-23. Moving distances of *A. japonica* (a) Frequency distributions of the number of individuals against the ranges of moving distances. (b) Cumulative frequency distributions of moving distances.

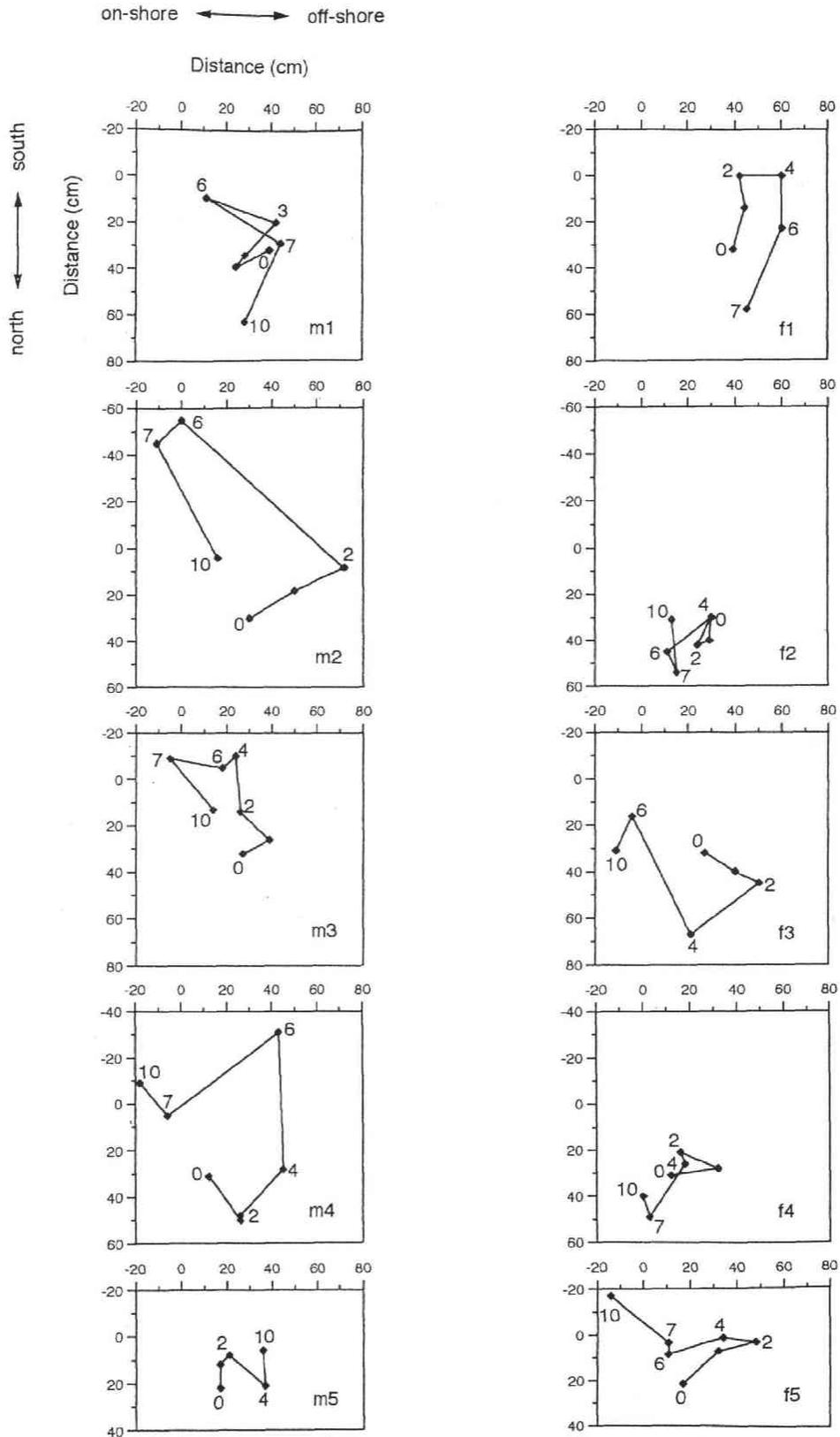


Fig. II-24. Tracks of each individual in moving and tracing experiment for *A. castanea*. The letters m1-m5 and f1-f5 indicate the individual numbers for males and females, respectively. Lines indicate tracks of individuals accompanied by numbers showing the cumulative days after the experimental set up (= 0).

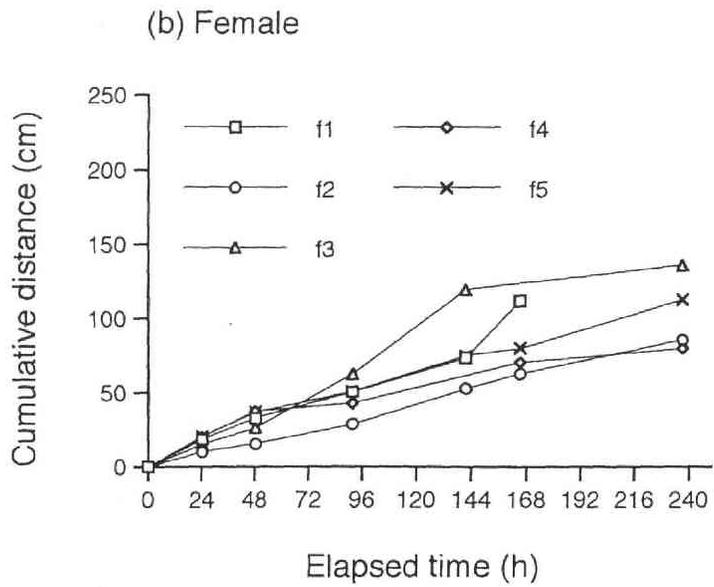
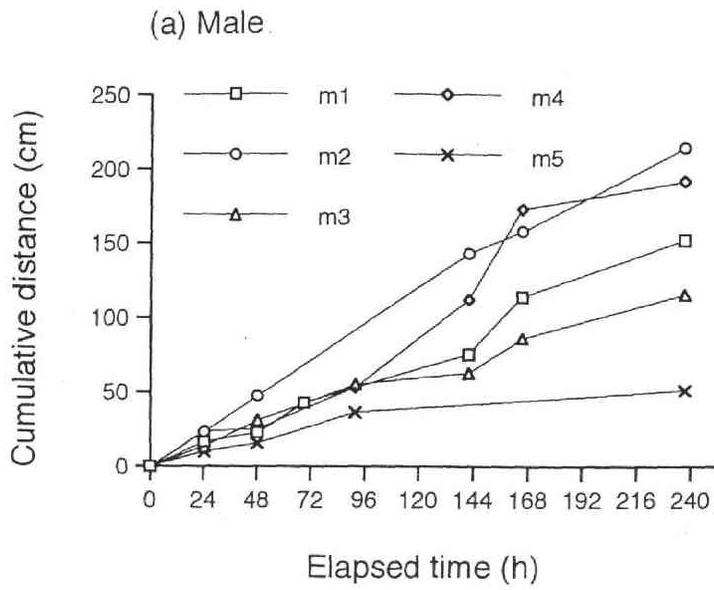


Fig. II-25. Cumulative moving distances of *A. castanea*  
 (a) Males. (b) Females.

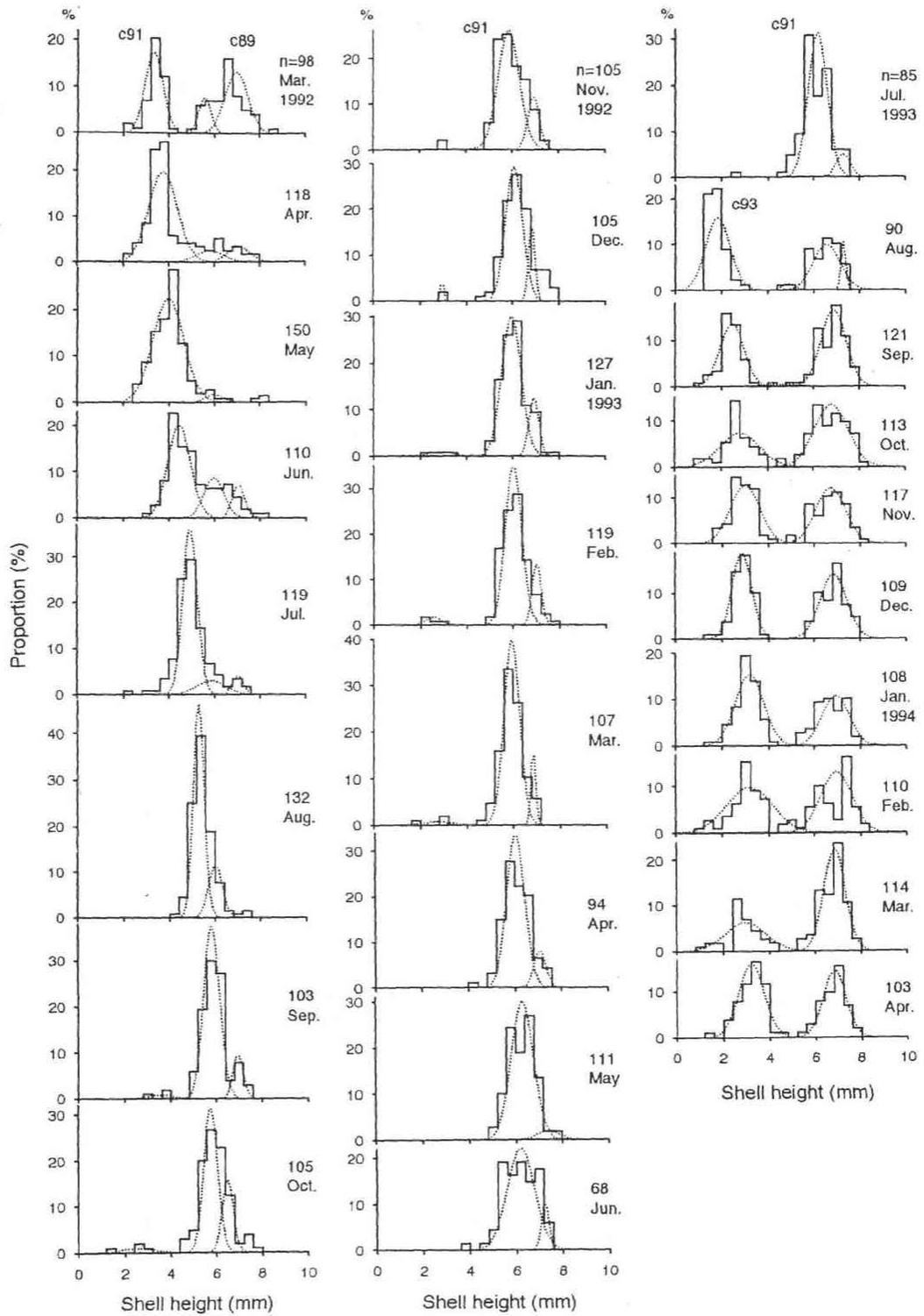


Fig. III-1. Monthly changes in size frequency distribution of *A. japonica* at St. M10 from March 1992 to April 1994 and the results of cohort analysis.

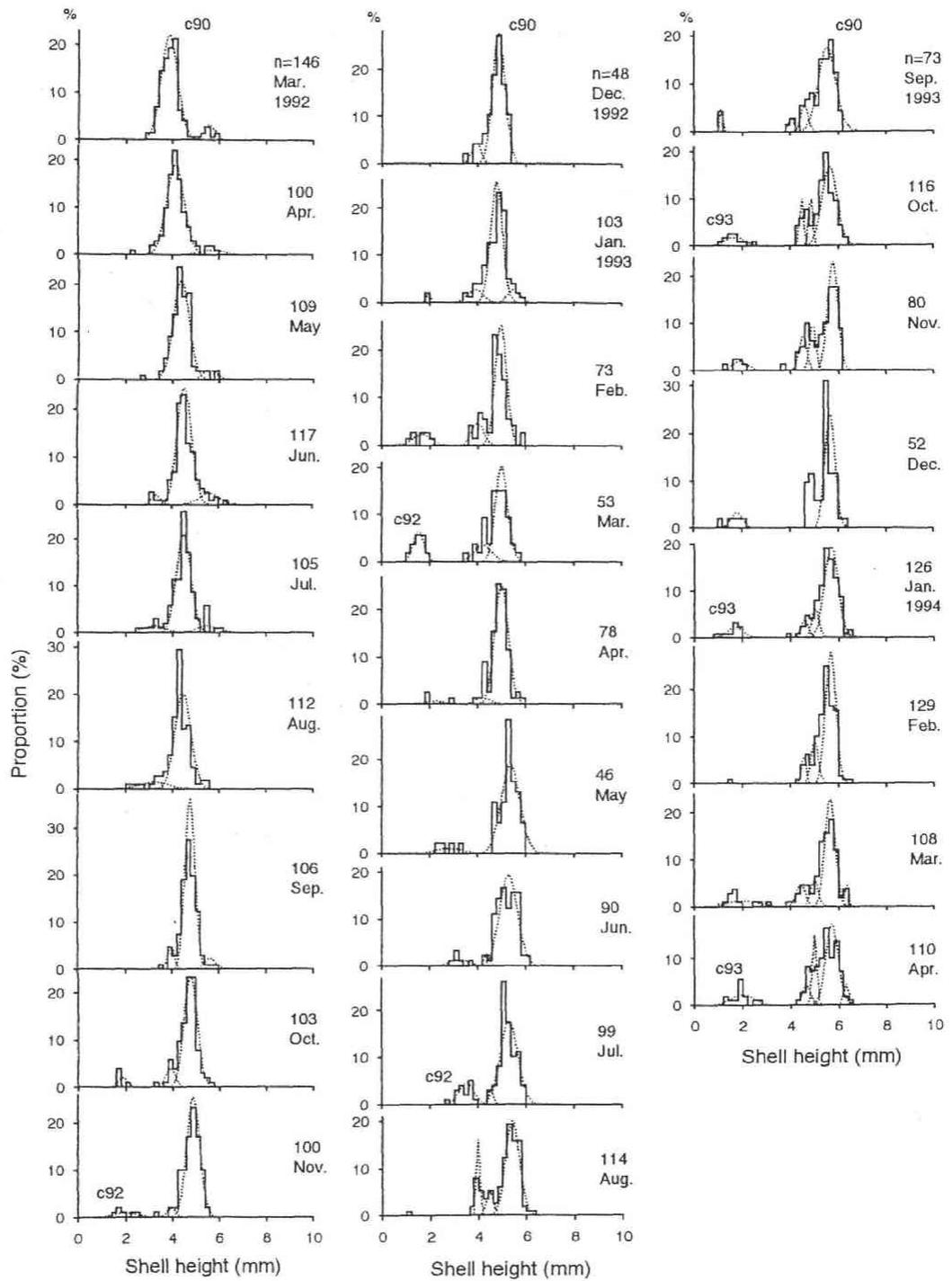
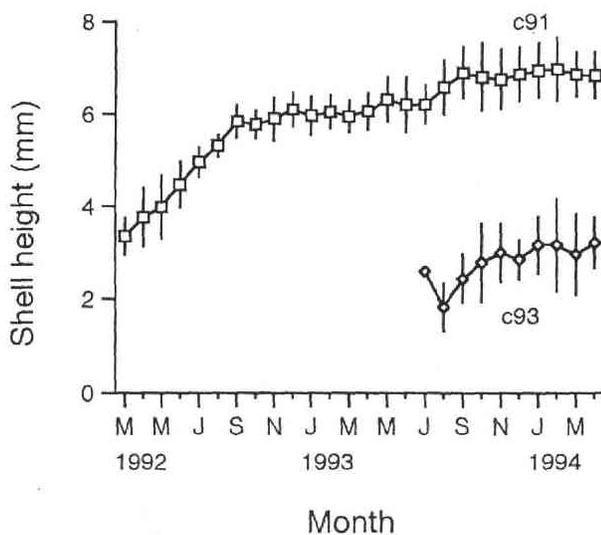


Fig. III-2. Monthly changes in size frequency distribution of *A. castanea* at St. M40 from March 1992 to April 1994 and the results of cohort analysis.

(a) *A. japonica*



(b) *A. castanea*

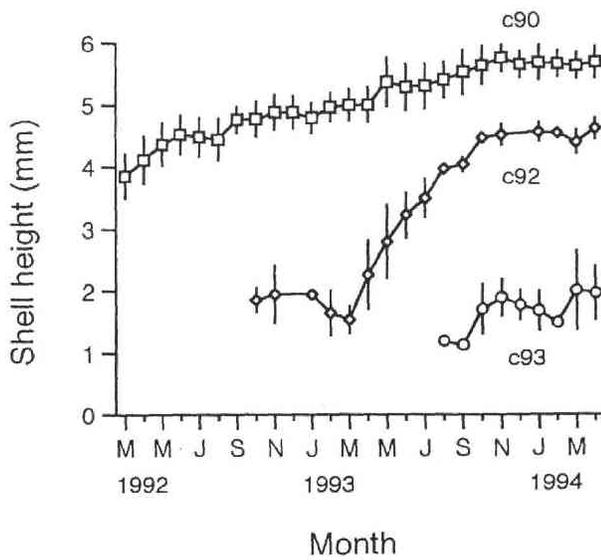
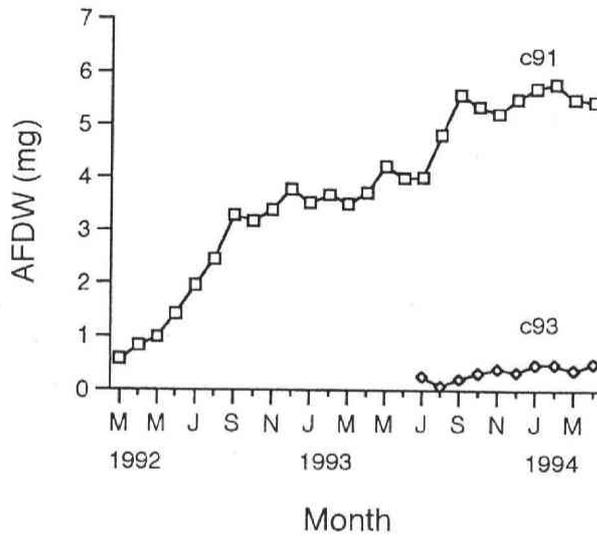


Fig. III-3. Growth curves in shell height (mean  $\pm$  1 SD) of separated predominant or young cohorts of *A. japonica* (a) and *A. castanea* (b) from March 1992 to April 1994. For relationships between cohort numbers and recruitment years, see text.

(a) *A. japonica*



(b) *A. castanea*

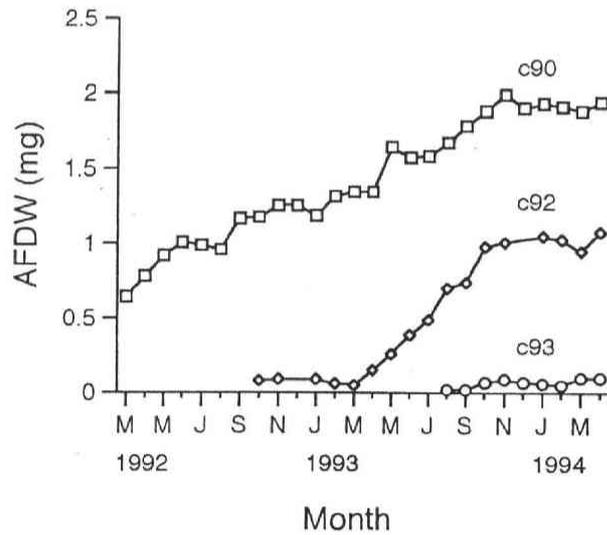
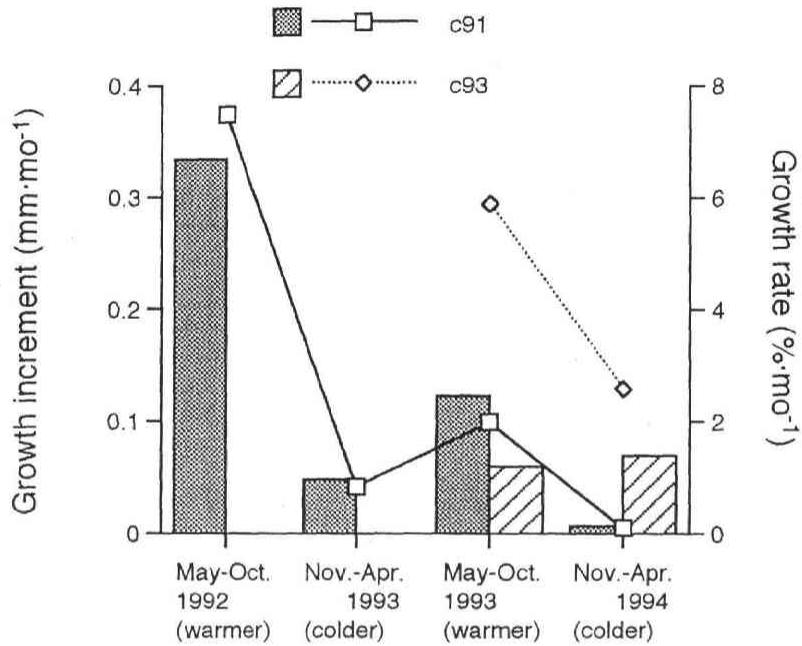


Fig. III-4. Growth curves in AFDW of separated predominant or young cohorts of *A. japonica* (a) and *A. castanea* (b) from March 1992 to April 1994. The AFDW of each cohort was calculated from the mean shell height of the cohort using regressions of AFDW (mg) on shell height (mm). For relationships between cohort numbers and recruitment years, see text.

(a) *A. japonica*



(b) *A. castanea*

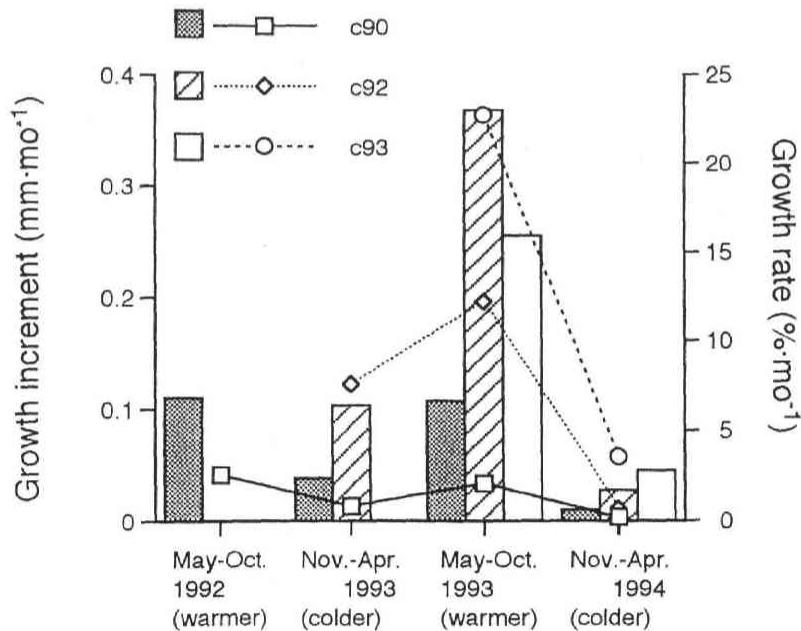
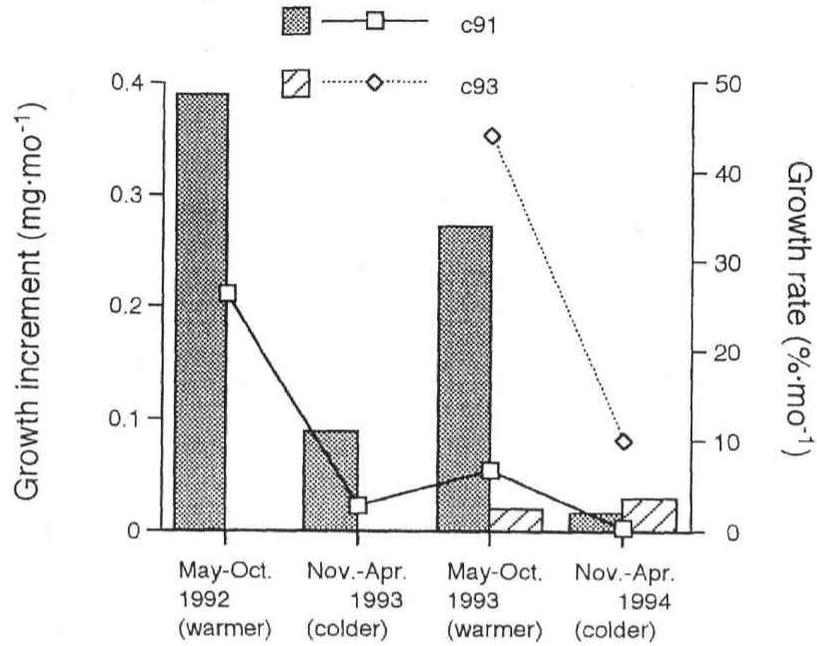


Fig. III-5. Growth increment and growth rate in shell height of predominant or young cohorts of *A. japonica* (a) and *A. castanea* (b). Average growth increment (mm·mo<sup>-1</sup>) and average growth rate (%·mo<sup>-1</sup>) were calculated from the data for each six month period. Bars and lines indicate growth increment and growth rate, respectively. For relationships between cohort numbers and ages, see text.

(a) *A. japonica*



(b) *A. castanea*

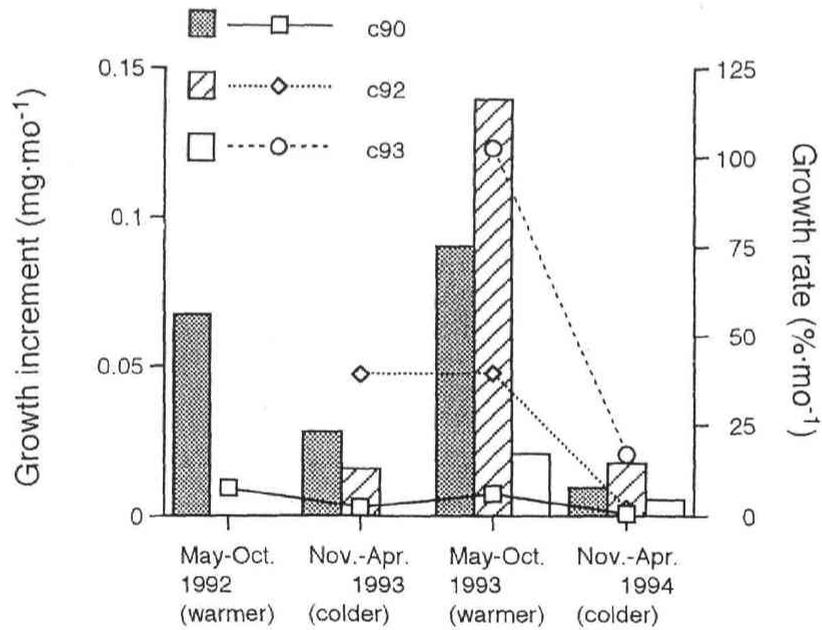


Fig. III-6. Growth increment and growth rate in AFDW of predominant or young cohorts of *A. japonica* (a) and *A. castanea* (b). Average growth increment (mg·mo<sup>-1</sup>) and average growth rate (%·mo<sup>-1</sup>) were calculated from the data for each six month period. Bars and lines indicate growth increment and growth rate, respectively. For relationships between cohort numbers and ages, see text.



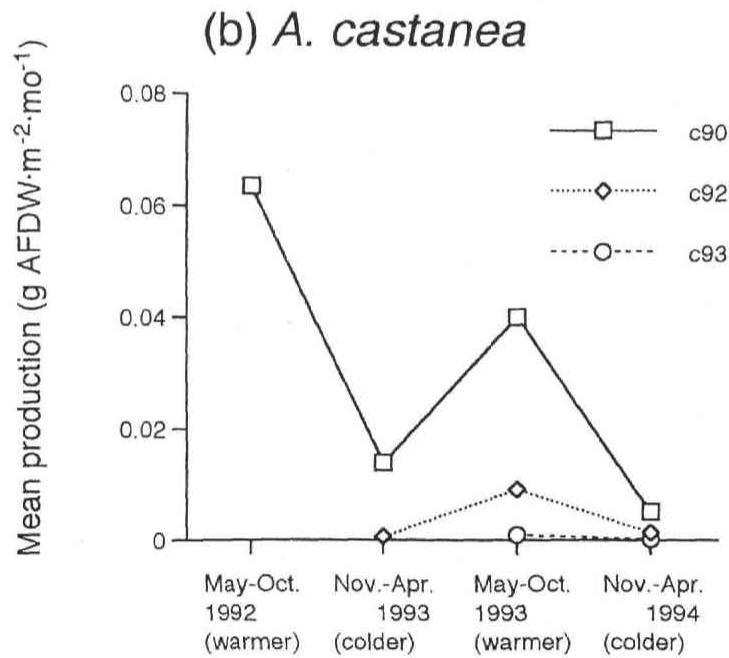
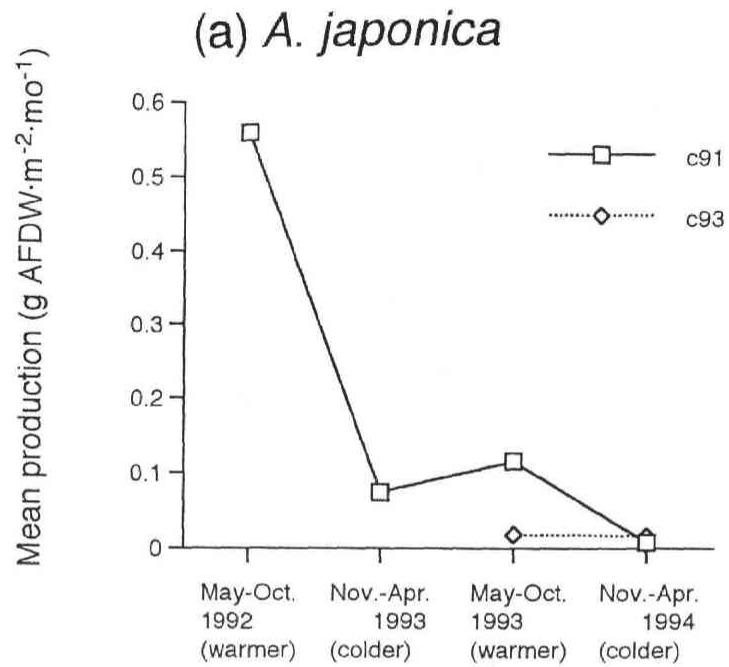


Fig. III-8. Seasonal changes in mean productions of predominant or young cohorts of *A. japonica* (a) and *A. castanea* (b). Mean secondary production ( $\text{g AFDW}\cdot\text{m}^2\cdot\text{mo}^{-1}$ ) was calculated from the data for each six month period. For relationships between cohort numbers and ages, see text.

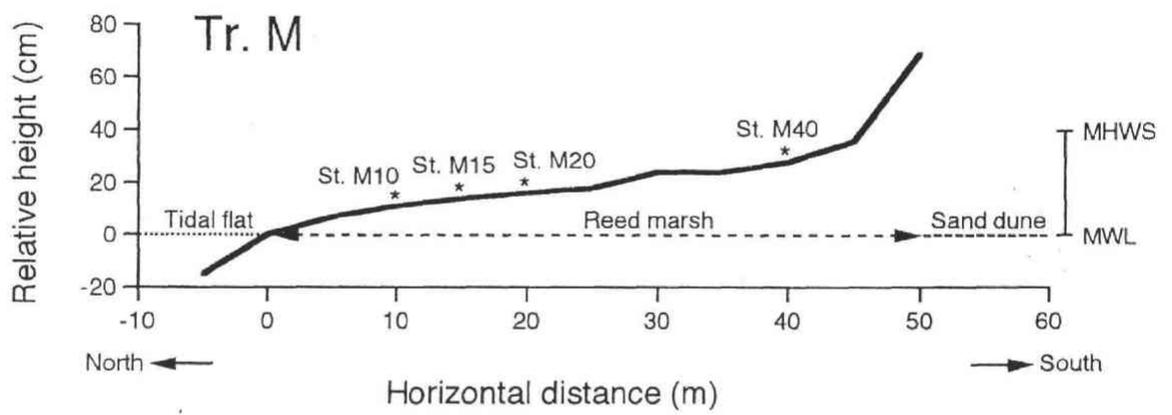
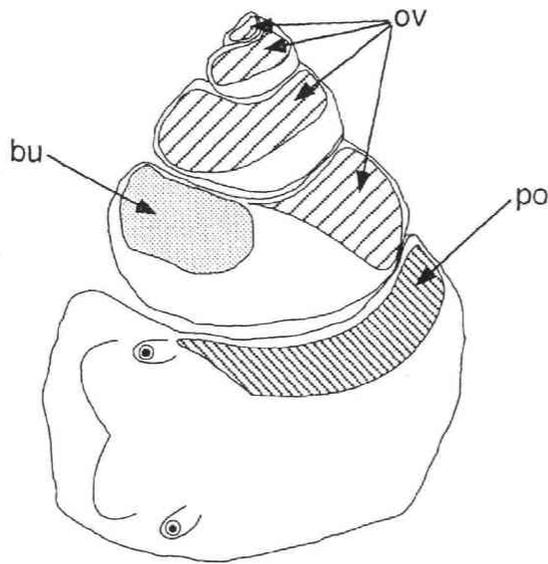


Fig. IV-1. Profile of Tr. M. Four stations (Sts. M10, M15, M20, M40) in the reed marsh are shown.

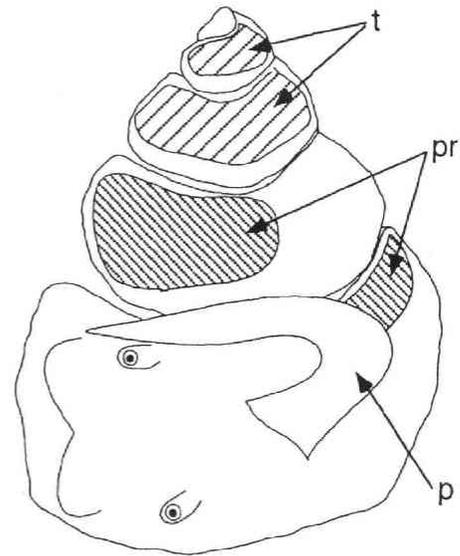


Fig. IV-2. Photograph of soft body of matured *A. japonica*, with its mantle peeled off. Female (left) has a whitish ovary and male (right) has an orange testis and a hook-shaped penis (see Fig. IV-3). Bar represents 1 mm.

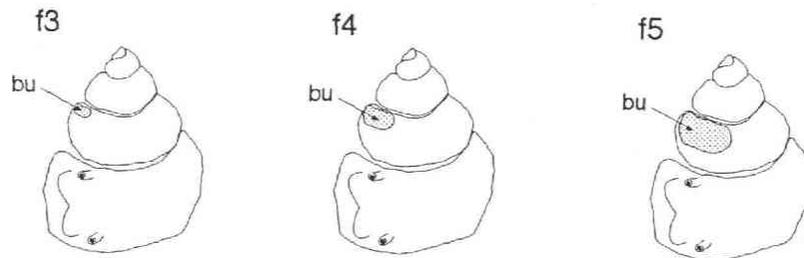
(a) Female



(b) Male



(c) Female



(d) Male

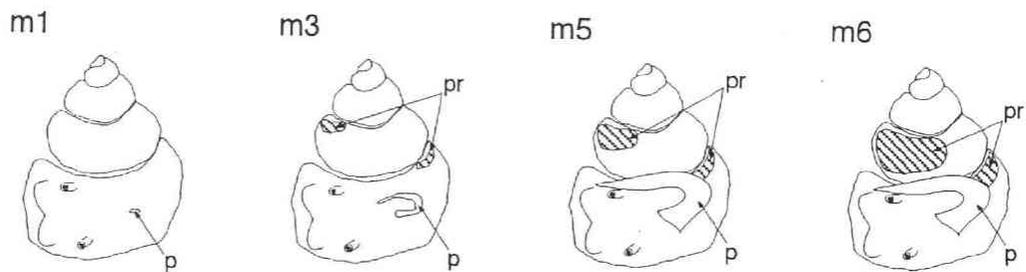
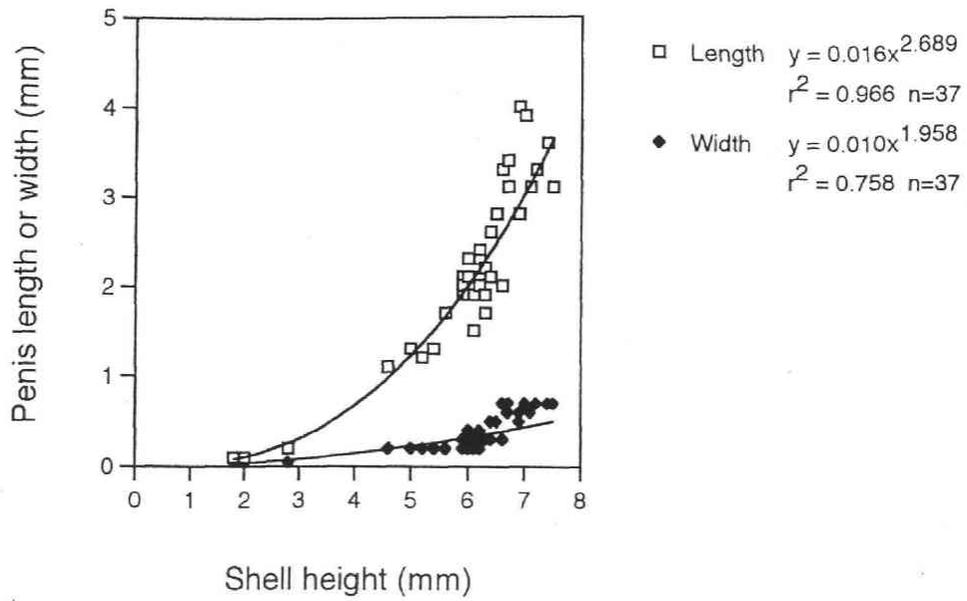


Fig. IV-3. Diagrammatic representations of soft body for matured *A. japonica*, with its mantle peeled off. (a) Female. (b) Male. (c) Examples of females classified into several groups according to the relative sizes of reproductive organs (see Table IV-2). (d) Examples of males classified into several groups according to the relative sizes of reproductive organs (see Table IV-2). Abbreviations: ov, ovary; bu, bursa copulatrix; po, pallial oviduct (albumen and capsule glands); t, testis; pr, prostate; p, penis.

(a) *A. japonica*



(b) *A. castanea*

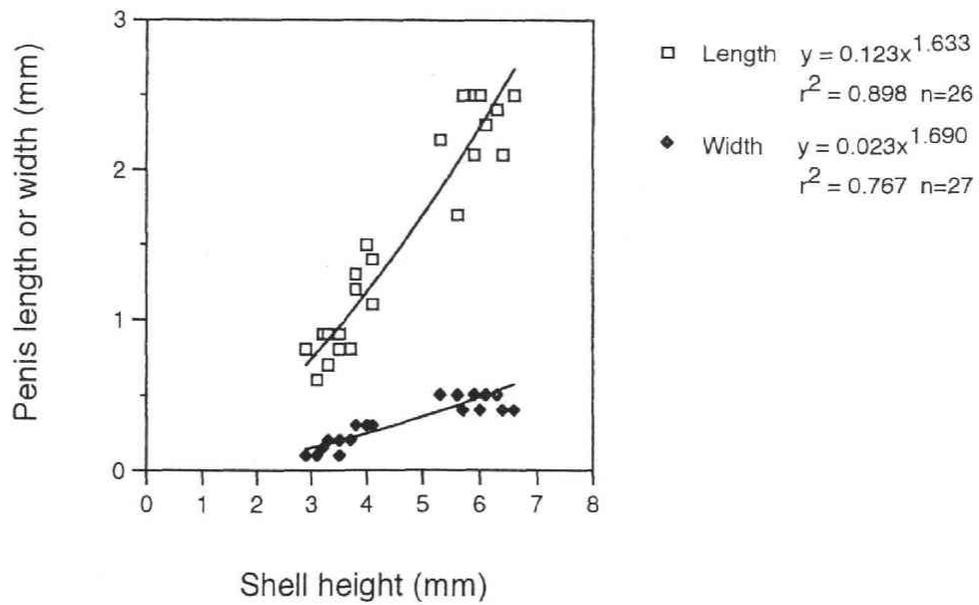


Fig. IV-4. Relationships between male penis sizes (length and width) and shell height of *A. japonica* (a) and *A. castanea* (b).

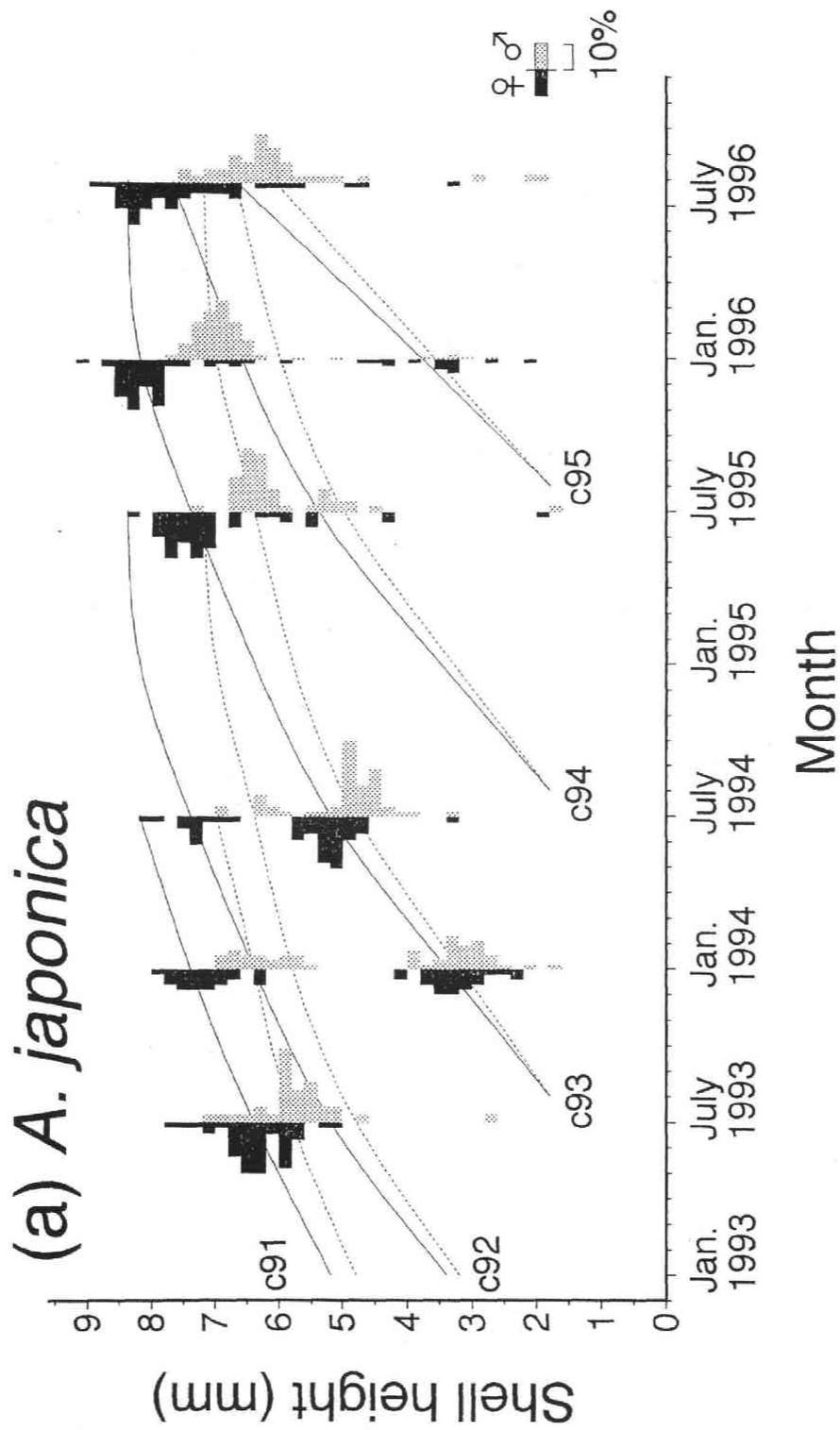


Fig. IV-5. Changes in size frequency distribution (histogram) and growth curves (hair lines) of each cohort of females (solid) and males (dotted) of *A. japonica* from July 1993 to August 1996. For relationships between cohort numbers and recruitment years, see text.

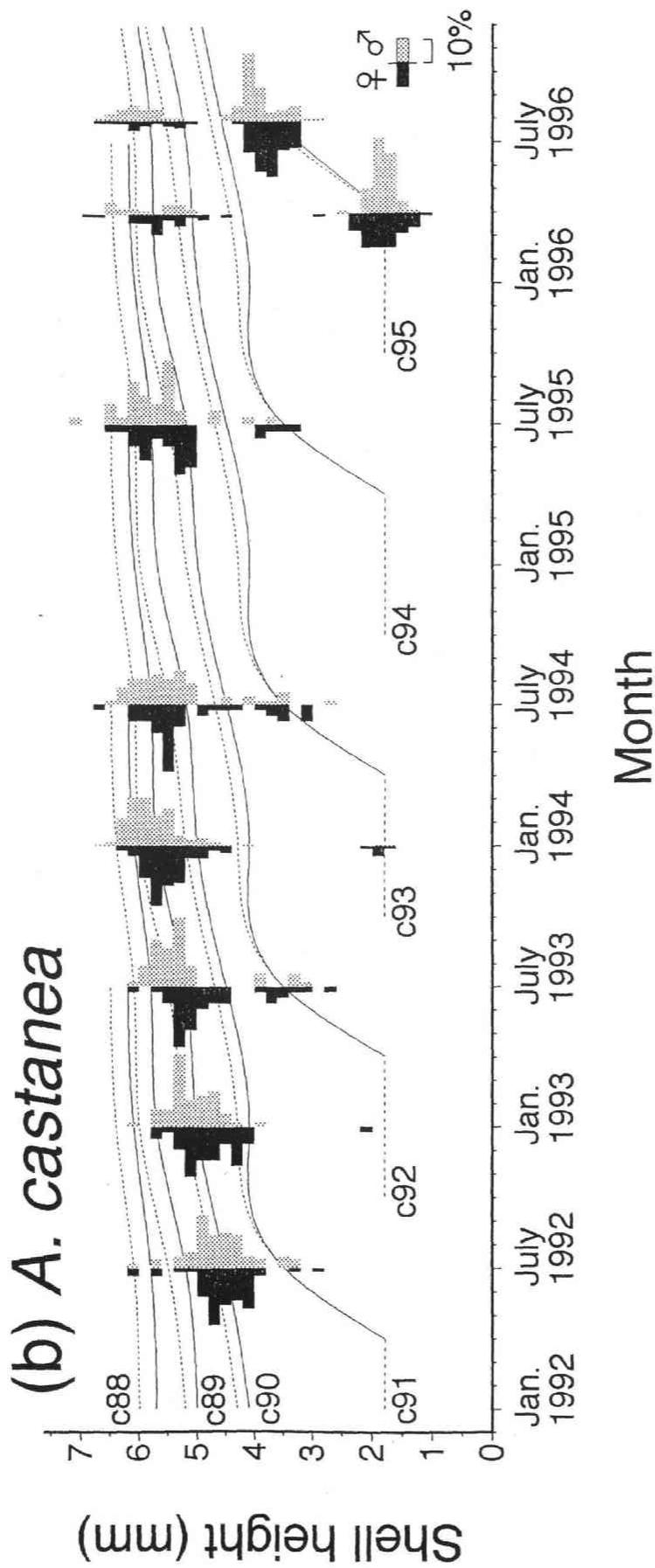


Fig. IV-6. Changes in size frequency distribution (histogram) and growth curves (hair lines) of each cohort of females (solid) and males (dotted) of *A. castanea* from July 1992 to August 1996. Early juveniles during six months after recruitment are shown in broken hair lines. For relationships between cohort numbers and recruitment years, see text.

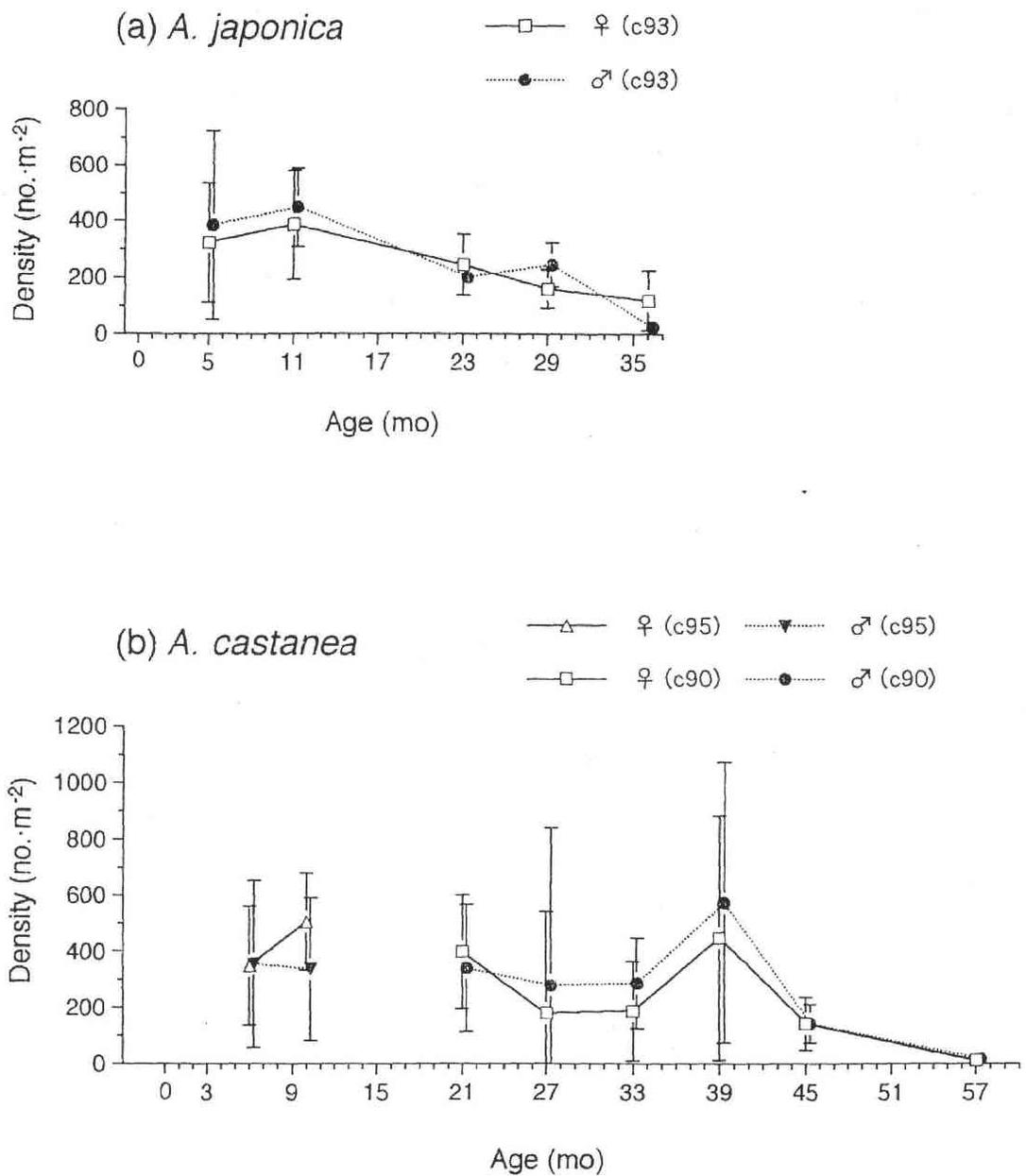


Fig. IV-7. Changes in densities (mean  $\pm$  1 SD) of females and males of *A. japonica* (a) and *A. castanea* (b) against ages (months) after recruitment. For relationships between cohort numbers and recruitment years, see text.

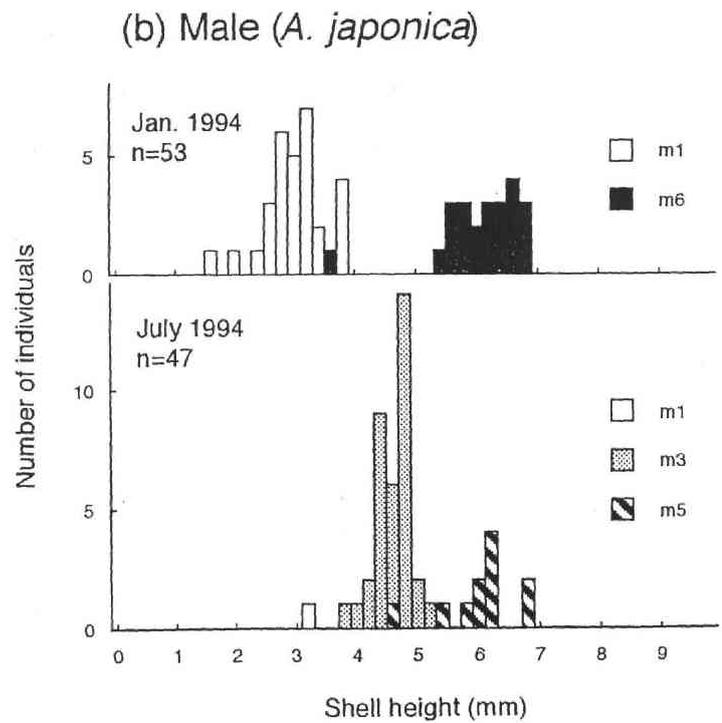
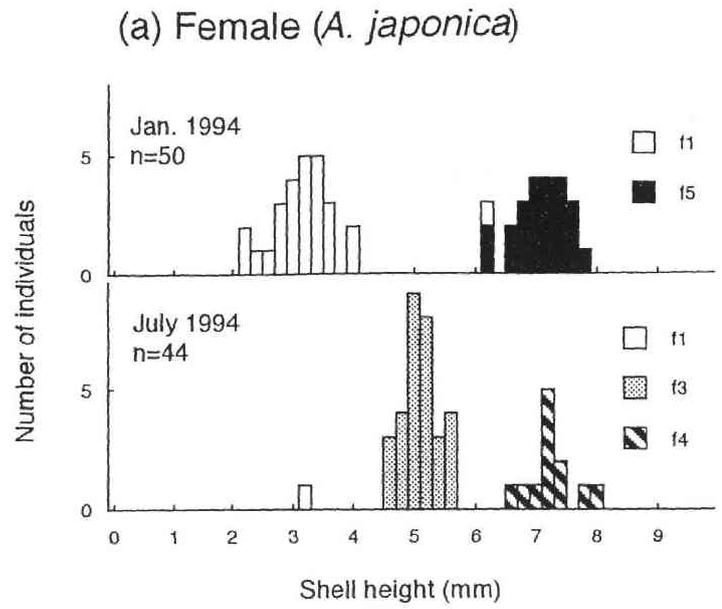
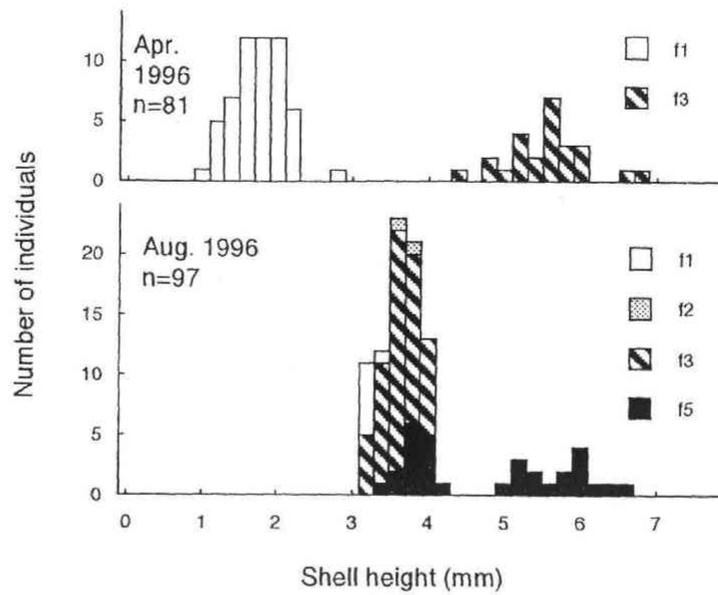


Fig. IV-8. Shell height composition of females and males classified into several groups according to the degree of development of reproductive organs. Females (a) and males (b) of *A. japonica* in January and July 1994. For relationships between group numbers and the degree of development of reproductive organs, see Table IV-2.

(a) Female (*A. castanea*)



(b) Male (*A. castanea*)

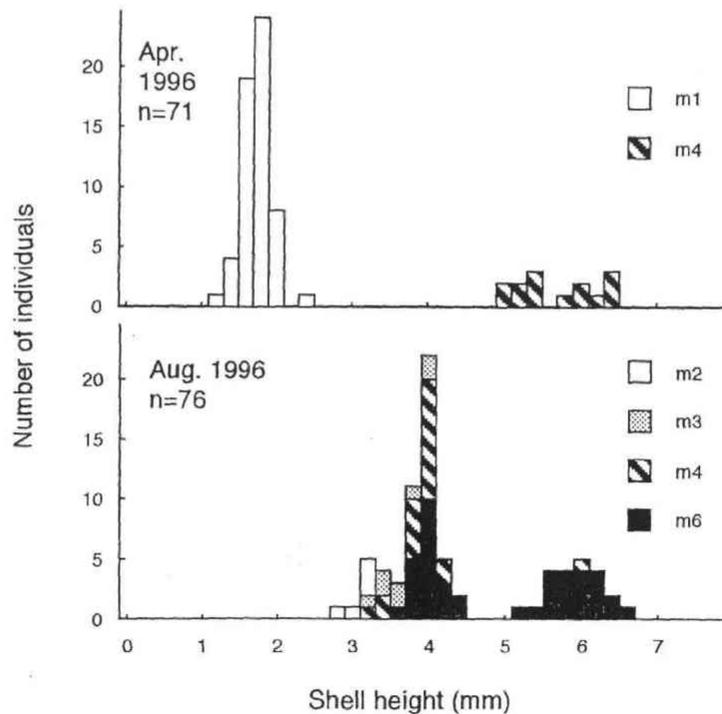


Fig. IV-9. Shell height composition of females and males classified into several groups according to the degree of development of reproductive organs. Females (a) and males (b) of *A. castanea* in April and August 1996. For relationships between group numbers and the degree of development of reproductive organs, see Table IV-2.



Fig. IV-10. Photograph of a pair of *A. japonica* showing mating behaviour.  
The male on the shell of the female is about to extend its penis.

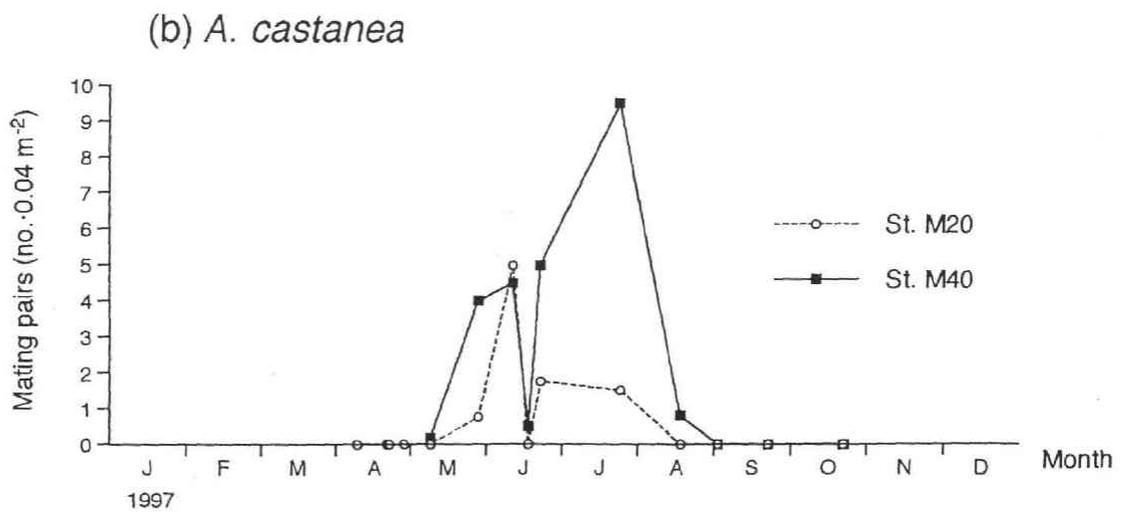
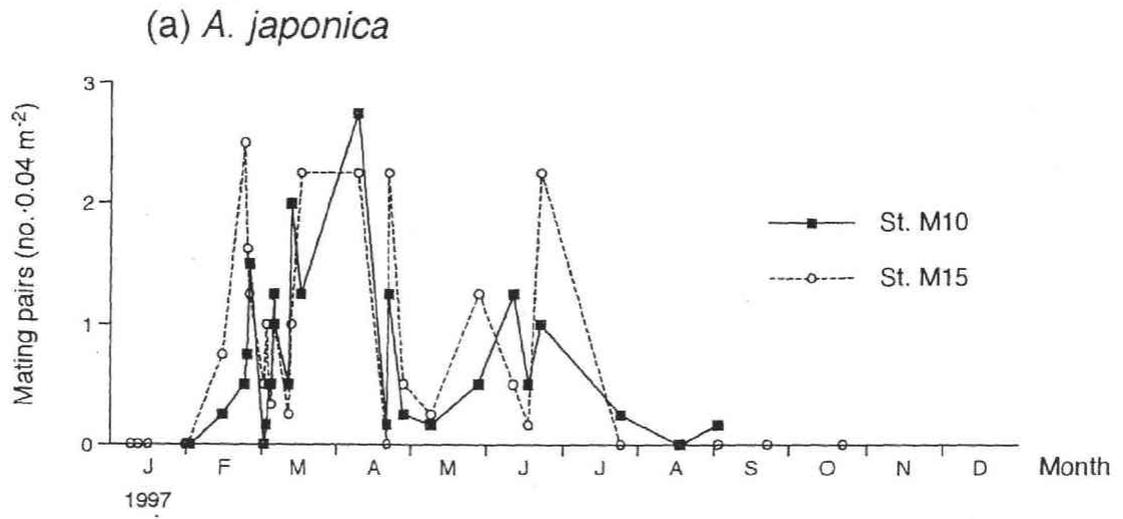
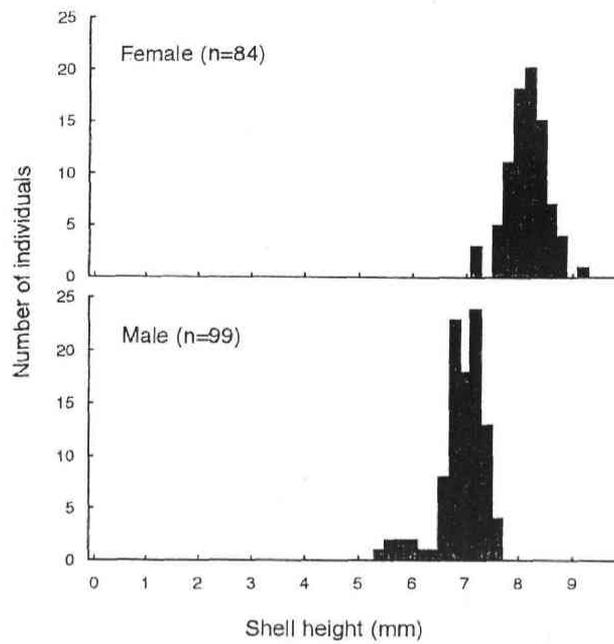


Fig. IV-11. Seasonal changes in frequencies of mating pairs of *A. japonica* at Sts. M10 and M15 (a) and *A. castanea* at Sts. M20 and M40 (b).

(a) *A. japonica* (March 1996)



(b) *A. castanea* (June 1996)

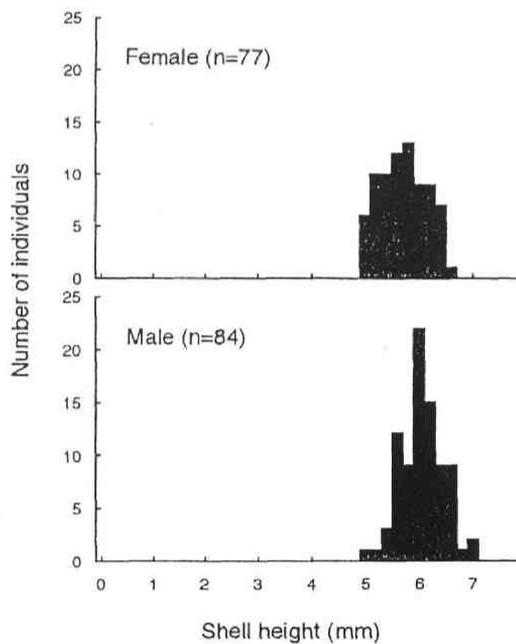


Fig. IV-12. Shell height distribution of females and males performing mating behaviour. *A. japonica* collected in March 1996 (a) and *A. castanea* collected in June 1996 (b).

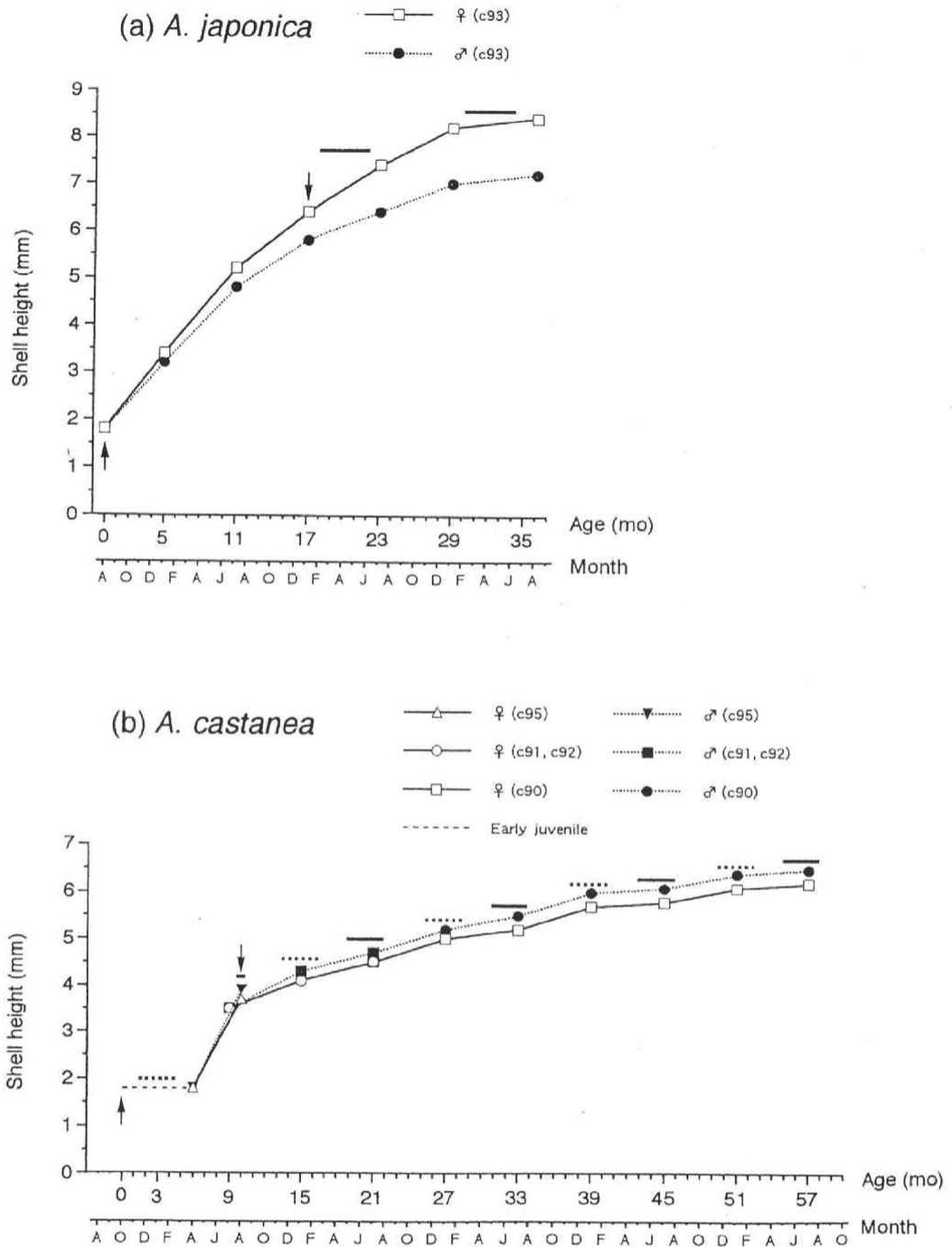


Fig. IV-13. Schemata of life histories of *A. japonica* (a) and *A. castanea* (b). Growth curves of the female (solid lines) and the male (dotted lines) of the predominant or young cohorts, and growth of early juveniles for *A. castanea* (broken line) are shown with symbols for recruitment ( $\uparrow$ ), sexual maturity ( $\downarrow$ ), mating behaviour (—), and aggregation (.....). For relationships between cohort numbers and recruitment years, see text.

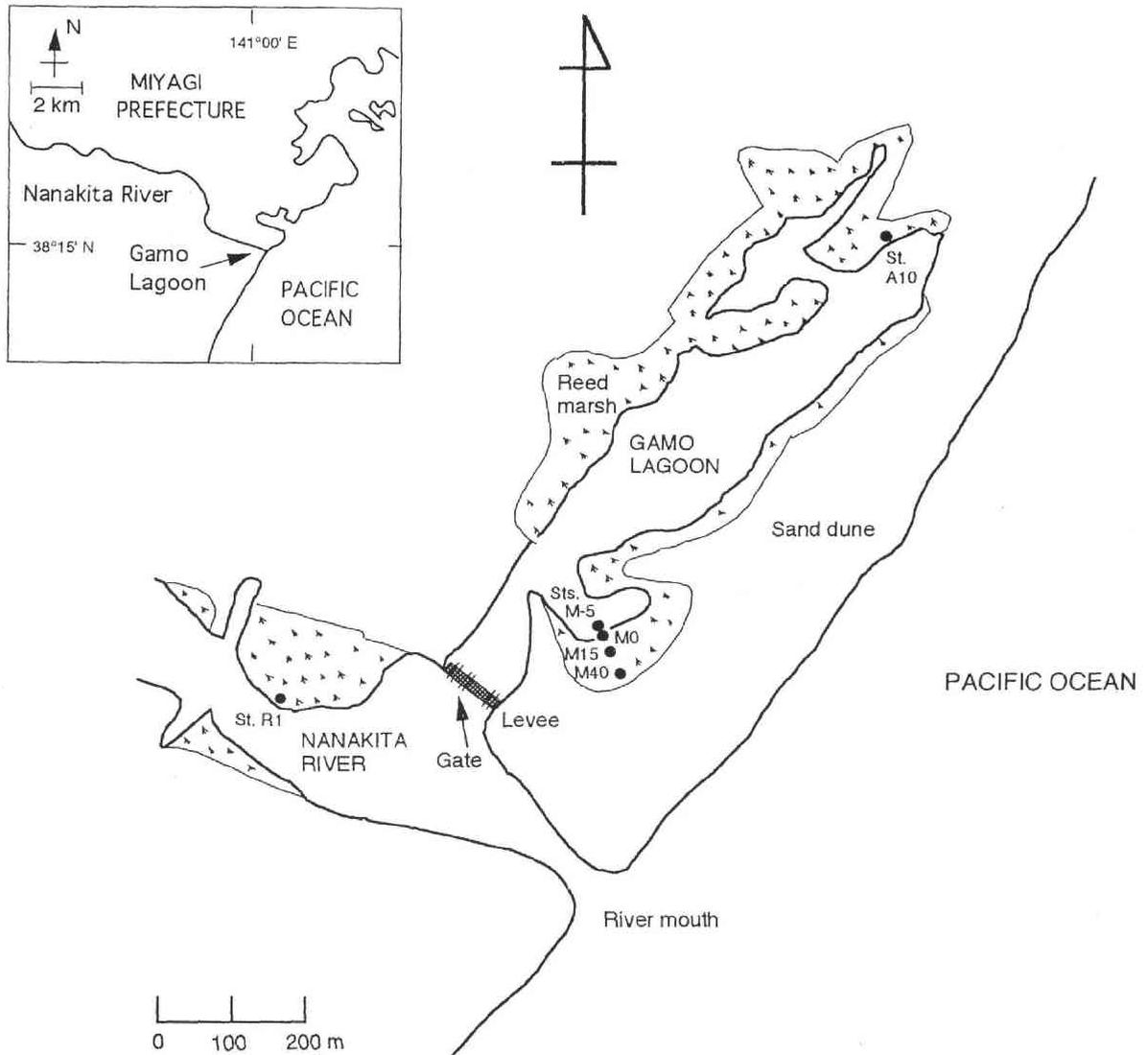


Fig. V-1. Map of study sites. Six sampling stations (Sts. A10, M-5, M0, M15, M40, R1) are shown.

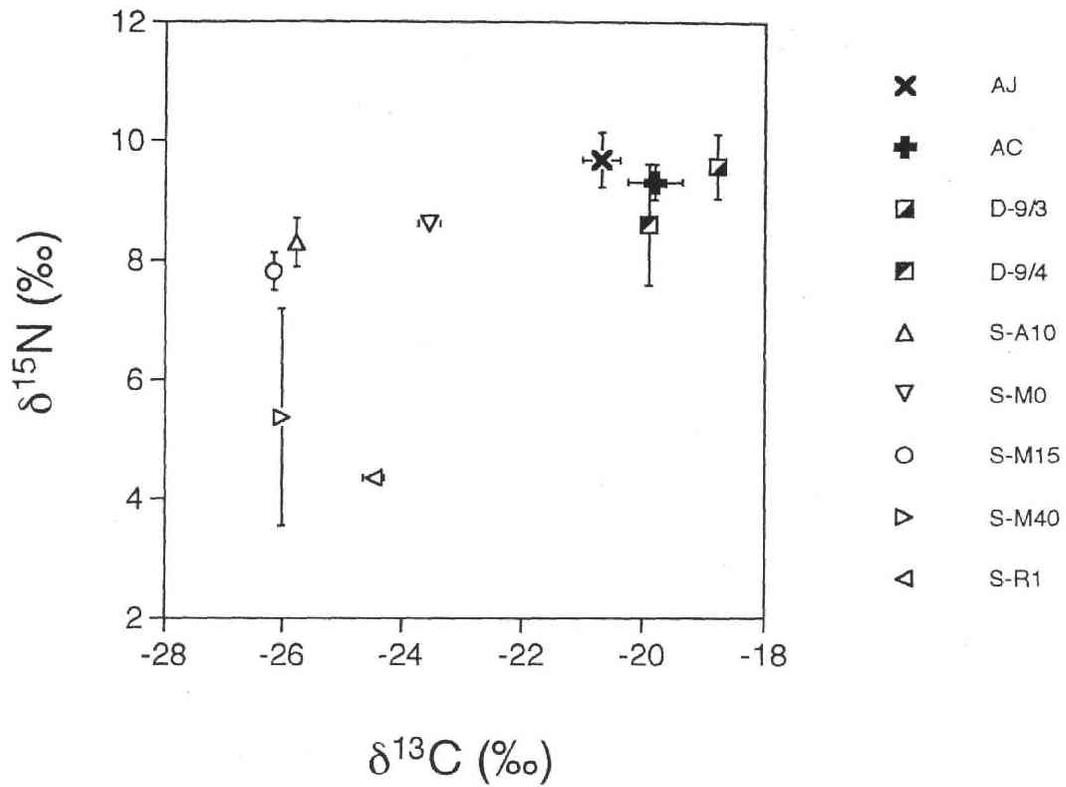


Fig. V-2. Stable carbon and nitrogen isotope ratios (mean  $\pm$  1 SD) of field samples. Abbreviations: AJ, *A. japonica*; AC, *A. castanea*; D-9/3, D-9/4, deposit matters collected at St. M-5 on 3 and 4 September, respectively; S-A10, S-M0, S-M15, S-M40, S-R1, surface soil of reed marshes at Sts. A10, M0, M15, M40, R1, respectively.

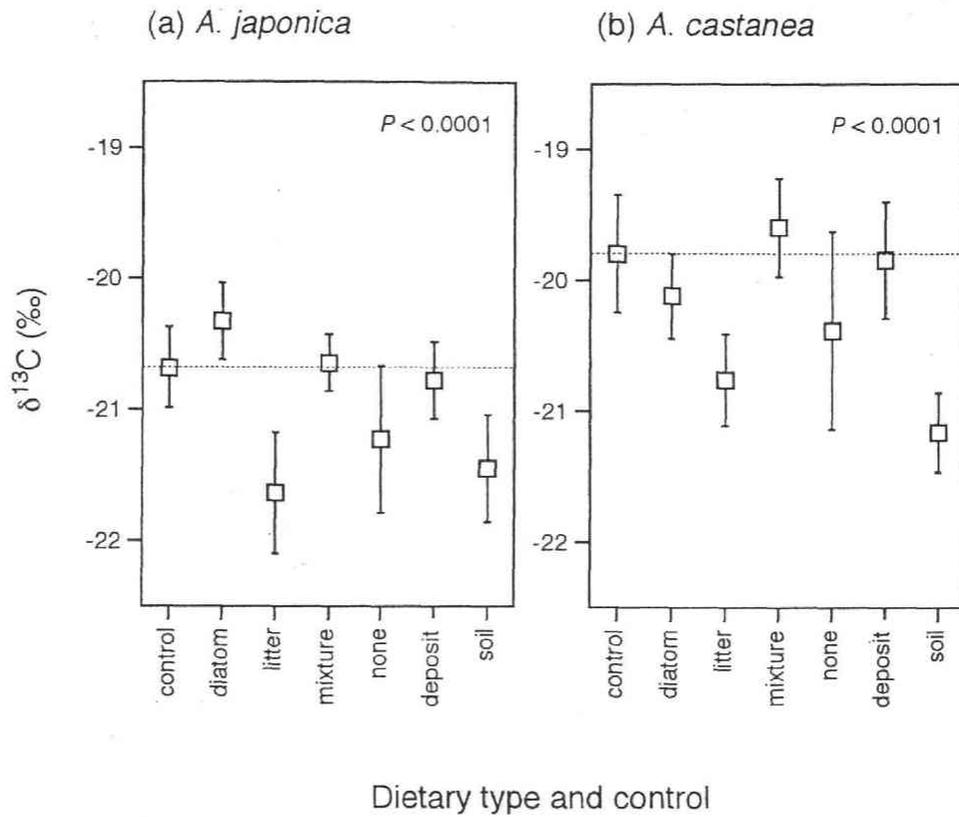


Fig. V-3. Stable carbon isotope ratios (mean  $\pm$  1 SD) of *A. japonica* (a) and *A. castanea* (b) of feeding experiments, and the results of ANOVA. Dotted line indicates control experiment.

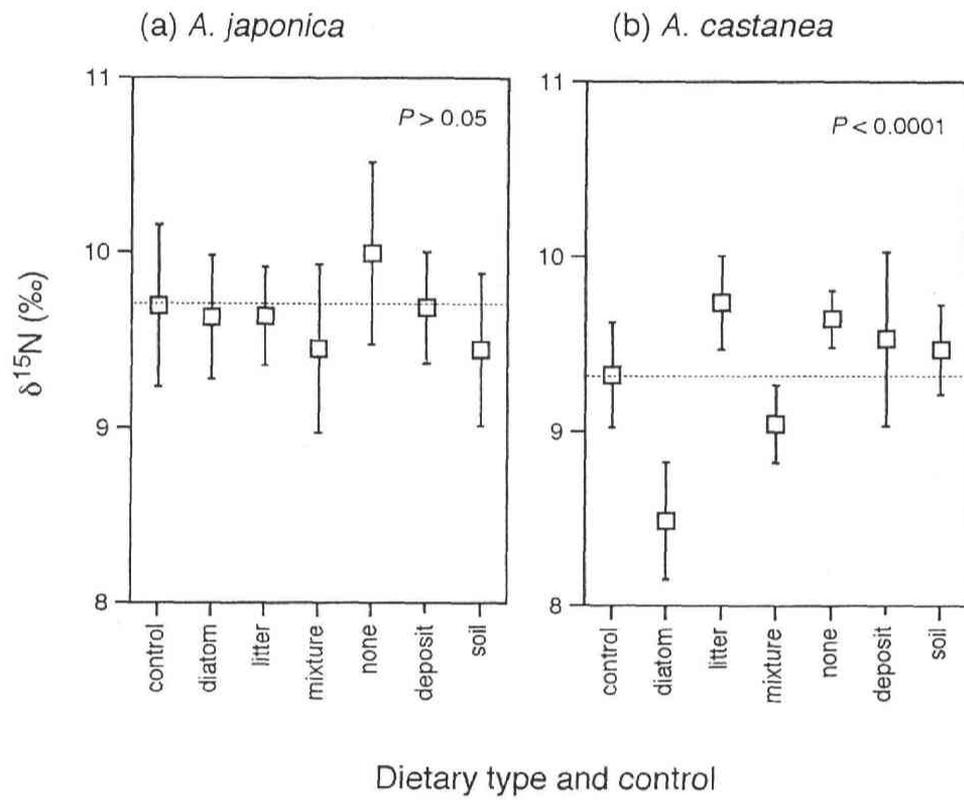


Fig. V-4. Stable nitrogen isotope ratios (mean  $\pm$  1 SD) of *A. japonica*(a) and *A. castanea*(b) of feeding experiments, and the results of ANOVA. Dotted line indicates control experiment.

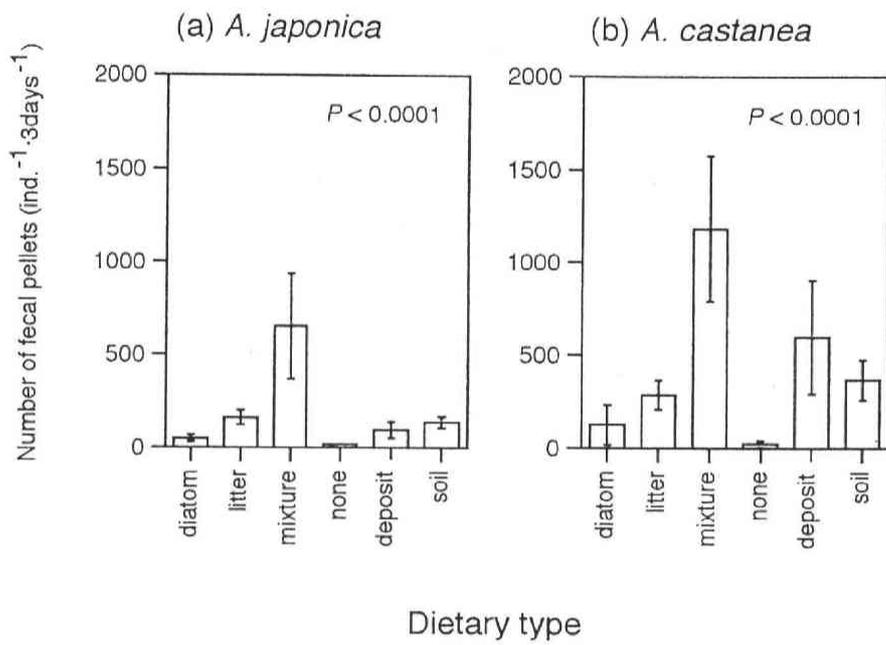


Fig. V-5. Number of fecal pellets (mean  $\pm$  1 SD) of *A. japonica* (a) and *A. castanea* (b) of feeding experiments, and the results of ANOVA.

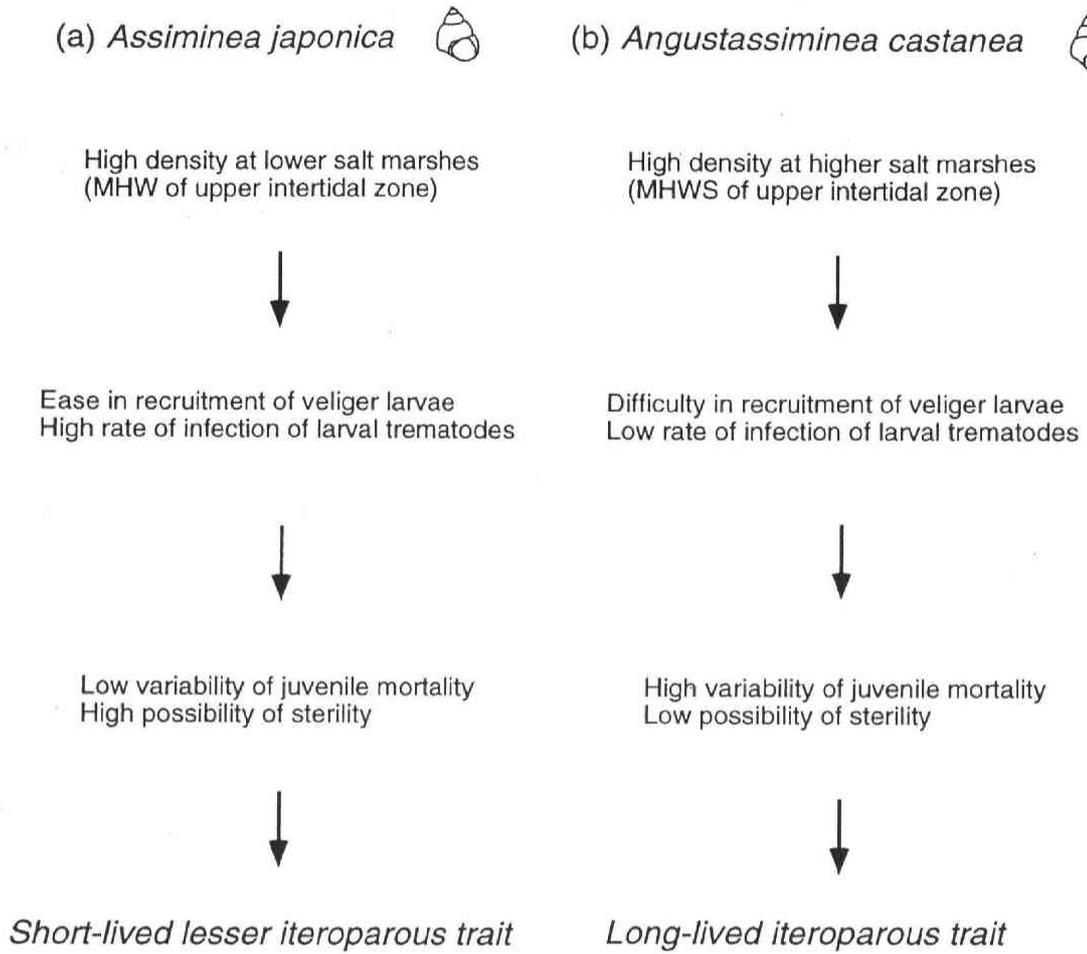
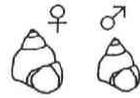


Fig. VI-1. Hypotheses on life history traits of *A. japonica* (a) and *A. castanea* (b).

(a) *Assimineea japonica*



Field longevity of about three years  
Two opportunities of reproduction



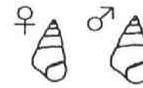
Female:  
Increase its body size  
so as to increase the  
number of offsprings  
per an opportunity of  
reproduction

Male:  
Decrease its body size  
so as to increase its  
lifetime reproductive  
successes



*Sexual size dimorphism  
of larger females and  
smaller males*

(b) *Angustassimineea castanea*



Field longevity of about five years  
Five opportunities of reproduction



Female:  
Energy constraint  
of somatic growth  
due to a trade-off  
with reproduction

Male:  
Increase its body size  
so as to increase its  
lifetime reproductive  
successes



*Sexual size dimorphism  
of larger males and smaller  
females*

Fig. VI-2. Hypotheses on sexual size dimorphisms of *A. japonica* (a) and *A. castanea* (b).

Table II-1. Summary of Pearson's correlation coefficients between environmental factors and relative height on the profile (height above mean sea water level). Number of samples are given in parentheses. The arcsine transformation was applied to both organic matter content (%) and water content (%). Significant coefficients are indicated by \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.001$ .

Environmental factor	Relative height (cm)	Water content	Organic matter content
Water content (%)	-0.683 (38) **	-	-
Organic matter content (%)	-0.392 (38) *	0.878 (38) **	-
Litter dry weight (g)	0.090 (38)	-0.005 (31)	0.193 (31)

Table II-2. Relationships between densities of three assimineid species and environmental factors at Trs. P and Q in July 1995. Dependent variable (Y) of a linear regression is the square root transformation of 0.5 added to the density. The arcsine transformation was applied to both organic matter content (%) and water content (%). Significant levels are indicated by \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ , \*\*\*  $P < 0.001$ .

Species	Regression equation	n	Adjusted coefficient of determination	Independent variables		Standard partial regression coefficients		
				X <sub>1</sub>	X <sub>2</sub>	a'	b' <sub>1</sub>	b' <sub>2</sub>
<i>A. japonica</i>	$Y = a + b_1 X_1$	25	0.342 **	OMC	NA	-47.18 *	0.608 **	NA
	$Y = a + b_1 X_1$	25	0.450 ***	WC	NA	-39.87 **	0.688 ***	NA
<i>A. castanea</i>	$Y = a + b_1 X_1 + b_2 X_2$	25	0.599 ***	OMC	LDW	18.28 *	-0.288 *	0.700 ***
	$Y = a + b_1 X_1$	25	0.533 ***	LDW	NA	0.302	0.743 ***	NA
<i>A. parasitologica</i>	NA							

Abbreviations: OMC, organic matter content; WC, water content; LDW, litter dry weight (g); NA, not applicable.

Table III-1. Parameters for the regressions of shell width (mm) on shell height (mm), AFDW (mg) on shell height (mm) and AFDW (mg) on dry weight (mg) for *A. japonica* and *A. castanea*. The number of samples ( $n$ ), coefficients of regression equations (a, b) and coefficient of determination ( $r^2$ ) are listed.

Dependent (Y) variables	Independent (X) variables	Regression model	<i>A. japonica</i>				<i>A. castanea</i>			
			$n$	a	b	$r^2$	$n$	a	b	$r^2$
Shell width (mm)	Shell height (mm)	$Y = a + bX$	648	0.244	0.661	0.971	499	0.554	0.520	0.927
AFDW (mg)	Shell height (mm)	$Y = aX^b$	230	0.013	3.160	0.959	204	0.014	2.814	0.812
AFDW (mg)	Dry weight (mg)	$Y = aX^b$	230	0.054	1.190	0.926	204	0.079	0.923	0.761

Table II-3. Moving experiment of *A. japonica*. Number of individuals in the cells classified into three directions are shown.  $\chi^2$  test for independence indicates that there are no significant dependences among rows and columns.

	on-shore	off-shore	neither-nor	Total
From A	16	10	22	48
From B	15	5	13	33
From C	18	8	16	42
From D	10	19	16	45
From E	13	12	18	43
Total	72	54	85	211

$$\chi^2 = 12.434, P = 0.133$$

Table II-4. Moving experiment of *A. castanea*. Number of individuals in the cells classified into four directions are shown.  $\chi^2$  test for independence indicates that there are no significant dependences among rows and columns.

	on-shore	off-shore	south	north	Total
Male	8	6	9	4	27
Female	7	6	7	7	27
Total	15	12	16	11	54

$$\chi^2 = 1.135, P = 0.769$$

Table III-2. Mean density (D, no. $\cdot$ m<sup>-2</sup>), mean annual production (P, g AFDW $\cdot$ m<sup>-2</sup> $\cdot$ yr<sup>-1</sup>), mean biomass (B, g AFDW $\cdot$ m<sup>-2</sup>) and turnover ratio (P/B) of *A. japonica* and *A. castanea*. (a), estimates from two years; (b), estimates from the earlier half period; (c), estimates from the later half period.

(a)

Species	D	P	B	P/B
<i>A. japonica</i>	1,291	2.73	3.61	0.76
<i>A. castanea</i>	731	0.42	0.93	0.45

D and B, estimates from Apr. 1992 to Apr. 1994; P, estimates from May 1992 to Apr. 1994.

(b)

Species	D	P	B	P/B
<i>A. japonica</i>	1,643	4.49	4.30	1.05
<i>A. castanea</i>	777	0.49	0.83	0.59

D and B, estimates from Apr. 1992 to Apr. 1993; P, estimates from May 1992 to Apr. 1993.

(c)

Species	D	P	B	P/B
<i>A. japonica</i>	919	0.97	2.94	0.33
<i>A. castanea</i>	666	0.35	1.01	0.35

D and B, estimates from Apr. 1993 to Apr. 1994; P, estimates from May 1993 to Apr. 1994.

Table III-3. Mean density (D, no. $\cdot$ m<sup>-2</sup>), mean annual production (P, g AFDW $\cdot$ m<sup>-2</sup> $\cdot$ yr<sup>-1</sup>), mean biomass (B, g AFDW $\cdot$ m<sup>-2</sup>) and turnover ratio (P/B) of c91 of *A. japonica* and c90 of *A. castanea*. (a), estimates from two years; (b), estimates from the earlier half period; (c), estimates from the later half period.

(a)

Species (cohort)	D	P	B	P/B
<i>A. japonica</i> (c91)	909	2.27	2.82	0.81
<i>A. castanea</i> (c90)	583	0.37	0.80	0.46

D and B, estimates from Apr. 1992 to Apr. 1994; P, estimates from May 1992 to Apr. 1994.

(b)

Species (cohort)	D	P	B	P/B
<i>A. japonica</i> (c91)	1,280	3.80	3.01	1.26
<i>A. castanea</i> (c90)	678	0.46	0.73	0.64

D and B, estimates from Apr. 1992 to Apr. 1993; P, estimates from May 1992 to Apr. 1993.

(c)

Species (cohort)	D	P	B	P/B
<i>A. japonica</i> (c91)	533	0.75	2.65	0.28
<i>A. castanea</i> (c90)	477	0.27	0.85	0.32

D and B, estimates from Apr. 1993 to Apr. 1994; P, estimates from May 1993 to Apr. 1994.

Table IV-1. Parameters for the regressions ( $\text{Log}_{10}Y = a + b\text{Log}_{10}X$ ) of shell width (Y mm) on shell height (X mm) of the individuals collected in August 1996. The number of samples ( $n$ ), slopes ( $b$ ), intercepts ( $a$ ) and coefficients of determination ( $r^2$ ) for the female and the male of *A. japonica* and *A. castanea* are listed.

Species	Female				Male				t-test	
	$n$	$a$	$b$	$r^2$	$n$	$a$	$b$	$r^2$	Slope	Intercept
<i>A. japonica</i>	47	-0.068	0.900	0.959	37	-0.057	0.879	0.994	NS	NS
<i>A. castanea</i>	97	-0.079	0.841	0.971	76	-0.072	0.829	0.982	NS	NS

NS, not significant at 5% level.

Table IV-2. Groups classified according to the relative sizes of reproductive organs (e.g., Figs. IV-3c and IV-3d) and the observations of gonad appearance of female and male.

Female			
Bursa copulatrix		Ovary	Group
iv		iv	f1
iv		v	f2
s		v	f3
m		v	f4
l		mat	f5
Male			
Penis	Prostate	Testis	Group
s	iv	iv	m1
m	iv	iv	m2
m	s	v	m3
l	s	v	m4
l	m	v	m5
l	l	mat	m6

Abbreviations: iv, invisible under a dissecting binocular microscope; v, visible under a dissecting binocular microscope; s, relatively small; m, relatively medium sized; l, relatively large; mat, mature appearance (grainy ovary for female or swollen testis with thick vas deferens for male).

Table V-1. Summary of  $\delta^{13}\text{C}$  (‰),  $\delta^{15}\text{N}$  (‰), C wt. (%), N wt. (%), and C/N values of diets and snails for feeding experiments. Means, standard deviations and samples ( $n$ ) are shown below.

	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	C wt.	N wt.	C/N
Diets					
diatom	$-13.5 \pm 0.2$ (3)	$3.9 \pm 0.1$ (3)	$1.6 \pm 0.2$ (3)	$0.3 \pm 0.0$ (3)	$4.8 \pm 0.1$ (3)
litter	$-25.4 \pm 0.1$ (2)	$10.4 \pm 0.4$ (3)	$44.8 \pm 0.5$ (2)	$1.6 \pm 0.0$ (2)	$27.2 \pm 0.5$ (2)
deposit	$-20.7 \pm 0.3$ (3)	$9.6 \pm 0.3$ (5)	$2.0 \pm 0.1$ (3)	$0.2 \pm 0.0$ (3)	$9.3 \pm 0.3$ (3)
soil	$-26.3 \pm 0.1$ (3)	$8.8 \pm 0.1$ (3)	$2.6 \pm 0.2$ (3)	$0.2 \pm 0.0$ (3)	$14.0 \pm 0.3$ (3)
Snails					
<i>A. japonica</i>	$-20.7 \pm 0.3$ (13)	$9.7 \pm 0.5$ (13)	$39.2 \pm 1.7$ (9)	$10.9 \pm 1.0$ (9)	$3.6 \pm 0.2$ (9)
<i>A. castanea</i>	$-19.8 \pm 0.5$ (13)	$9.3 \pm 0.3$ (12)	$38.2 \pm 1.2$ (9)	$11.0 \pm 0.6$ (8)	$3.5 \pm 0.1$ (8)

Table VI-1. Summary of the findings obtained in the present research for the ecological traits of *Assiminea japonica* and *Angustassiminea castanea*.

	<i>A. japonica</i>	<i>A. castanea</i>
Distribution	Lower zone (Upper-intertidal)	Higher zone (Upper-intertidal)
Distribution of juveniles	Lower zone (Upper-intertidal)	Higher zone (Upper-intertidal)
Recruitment	August-September	September-October
Mating season	February-June	May-August
Mating season- recruitment (mo)	6-3	4-2
Variation in recruits	Abundant in 1991 and 1993 between 1990 and 1996	Abundant in 1990 and 1995 between 1990 and 1996
Secondary production (g AFDW·m <sup>-2</sup> ·yr <sup>-1</sup> )	0.97-4.49	0.35-0.49
P/B ratio	0.33-1.05	0.35-0.59
Larval type	Veliger	Veliger
Length at hatching (µm)	200	125
Egg diameter (µm)	200-250	125-150
Age at maturity (mo)	17	10
Field longevity (yr)	3	5
Reproductive seasons per lifetime	2	5
Sexual dimorphism in body size	Females are larger than males	Males are larger than females
Food resources	Deposit organic matter from water	Deposit organic matter from water