

学 位 論 文 題 名

キサゴ *Umbonium costatum* の個体群生態学的研究

学位論文内容の要旨

個体群動態とは特定の種の個体群の時間的・空間的变化と、それを支配する要因の関係を指し、個体群動態の解明はそれ自体が生態学における主要な研究テーマである。しかし、現在まで潮下帯砂泥底域での腹足類の個体群動態の特徴はまったく明らかにされていないと言える。本研究では、函館湾に生息するキサゴを対象に、年齢査定と殻の成長様式を明らかにし、さらに生活史特性、個体群統計、個体群の空間的動態の詳細を明らかにし、これらをもとに個体群動態の解析を行った。これらの結果は潮下帯砂泥域の水産有用種の資源管理を行う上でも重要な知見を提供すると考える。

まず、殻に形成される外部成長休止帯を用いて函館湾におけるキサゴの年齢査定と殻の成長様式を検討した。殻表面の体層上に見られる成長休止帯は毎年6～8月の期間に、すべての年齢で1年に一本の成長休止帯が形成されることから、これを年齢形質と見なし得ると判断した。

また、8月を0歳として求めた月齢 t における殻径 L_t (mm)の成長式は以下のように求められ、年間の成長のほとんどが4月から10月の期間に生じていた。この殻成長の季節性は水温の影響を強く受けていることが示唆された。

$$L_t = 22.024[1 - \exp\{-0.793(t/12 - 0.050) + 0.150 \sin(2\pi(t/12 - 0.421))\}]$$

キサゴの生活史特性として雌雄別に繁殖サイクル、性成熟サイズと齢、齢別の生殖物質放出量と産卵量、および齢別の純生産量を求めた。その結果、繁殖は性成熟以後の雌雄ともに年2回、6-7月と9-10月に認められ、個体群中の各個体が年2回の繁殖を行うと推定された。また、雌の性成熟サイズは殻径11mm、性成熟齢は13月齢（1歳の9月）と判断した。雄では初めてむかえる繁殖期（6月）には性成熟すると考えられ、齢別の生殖物質放出量は

雌雄とも繁殖初年齢には少なく、以後急激に増加し4歳以降はほとんど飽和した。年齢別の産卵数は生殖物質放出量と同様の変化を示し、1歳の2100から8歳の37000まで変化した。年齢別の純生産量は雌雄とも、1回目と2回目の繁殖期の間で最大となり、以後減少した。これに対し、生殖物質放出量は体サイズに対して一定の割合を保ちつつ、加齢に伴い増加し、年齢別の純生産量と生殖物質放出量は5歳以降はほぼ同じ値をとった。

次に、函館湾のキサゴ個体群を1982年10月から1988年11月までの期間と1992年の10月に調査し、この期間の個体群の経時変化を数量的な側面（数）と、空間的な側面（分布）から明らかにした。

まず、本種の加入（目合1mmのふるいを用いて採集される殻径に成長すること）と死亡の過程、個体群密度、および年齢組成の年変動を記載し、採集した死殻の形状から死亡原因の検討も行った。

キサゴの加入は毎年9月または10月の短期間に集中的に起こっていた。加入群の密度の年変動は極めて大きく、その変動幅（最大値／最小値）は約84倍に達した。年齢別の年間生存率は0-1歳間では多くの年で40%以下であったのに対し、1歳以上では多くの年で70%以上であった。また、年間生存率の年変動は0-1歳間では15%以下から70%以上で、1歳以上の変動幅（40-90%）と比べると大きかった。

加入月の個体群密度の年変動幅（最大値／最小値）は全個体では調査期間中に約6倍であった。これに対し、成体（1歳以上）の密度変動幅は約2.5倍と小さかった。また、年齢組成は調査期間中、常に加入量の多かった卓越年級によって優占されており、凹凸の多い形であった。

死殻の形状はタマガイの捕食痕のあるもの、カニによって破壊されたと思われるもの、無傷のものなどに大別された。殻サイズに関わらず、無傷の死殻が最も多かった。

次に、函館湾のキサゴ個体群の空間分布様式を検討したのち、個体群の分布の時間変化を記載した。

個体群全体、および各年級群の分布は汙線に平行して帯状に見られ、隣接した地点間では採集密度は類似していた。また、地点間で密度に大きな差が認められたにもかかわらず、各年級群、全個体とも局所的な分布様式はラン

ダム分布であった。

加入群と成体群（1歳以上）間で分布域の位置や広がり、およびそれらの年変動が大きく異なっていた。0歳個体は常に成体より岸側に分布し、その分布域の広がりと高密度の位置変動も大きかった。また、沖合いの高密度域には多くの1歳以上の年級群が集中していた。この現象は岸側に加入していた稚貝が1年後に移動し、沖に位置する成体の高密度域に入っていくことによって生じたと考えられた。

以上で得られた個体群統計値と生活史特性値から、変動主要因分析、密度効果の分析、およびレズリ一行列を用いた個体群の長期変動パターンの解析を行って、キサゴ個体群の変動特性を検討した。

各年級群の相対的大小関係は1歳、または2歳には決定されていると考えられた。そこで卵から1歳、および卵から2歳までの期間の死亡率を全死亡率とし、変動主要因分析を行った結果、卵から2歳までの期間の死亡率が変動主要因であった。なお、キサゴの加入率、生存率および成長率には密度効果は検出されなかった。

個体群の長期的変動パターンの解析を加入率、齢別産卵数、齢別生存率の実測値を用い、8つの推移行列を組み合わせて行った。その結果、キサゴの個体群は長期的にも単独で存続し得ること、個体群存続にはたまに起こる良好な加入が必要であること、個体群密度は多くの年で減少傾向にあることが推測された。

近年、加入の時空間変動が個体群や群集の動態におよぼす劇的な影響が複数報告されている。これらの知見と比較しても、函館湾のキサゴの個体群動態に対する加入の影響力は他に例を見ないほど大きいといえる。加入の年変動は個体群の数量変動（個体数や年齢構造）、個体群の分布範囲の年変動、個体群存続性に対し、圧倒的な影響力を持っていた。

開放性潮下帯砂浜域のキサゴをはじめとするマクロベントスの多くは、定座性の懸濁物食者で、長寿で成体の生存率が高く、散発的な加入成功を示すことが知られている。このことと環境特性から、開放性潮下帯砂浜域では、加入量の変動は不可避である一方で、加入後の高く安定した生存率が保証され易いため、成体の高い生存率と繰返し繁殖によって散発的な加入成功を有

効に利用するという生活史がマクロベントスにおいて成立しやすいと考えた。

また、キサゴの生活様式には砂泥底に優占的な二枚貝との共通点が多いものの、個体群動態は二枚貝とは大きく異なり、高い移動力によって特徴づけられていると結論できた。

学位論文審査の要旨

主査	教授	中尾	繁
副査	教授	箕田	嵩
副査	教授	菅野	泰次
副査	助教授	五嶋	聖治

学位論文題名

キサゴ *Umbonium costatum* の個体群生態学的研究

現在まで潮下帯砂泥底での腹足類の個体群動態に関する研究は極めて少なく、その時空間的变化とそれを支配する要因についてはほとんど明らかにされていない。

本研究は、函館湾に生息するキサゴを対象にして、成長様式と生活史特性、および個体群の時空間的数量変動に基づいて個体群動態の解析を行ったものである。得られた結果の概略は以下の通りである。

まず、殻表のリングが1年に1本、6～8月に形成され、年齢形質として有効であることを確かめた。これを用いて8月を0齢として求めた月齢における殻径 L_t (mm) の成長式から、年間殻成長の大部分は4月から10月の高水温期に生じていた。

繁殖は雌雄ともに6-7月と9-10月の年2回認められ、性成熟した各個体が年2回の繁殖を行うと推定された。雌の性成熟は殻径11mm、13月齢からで、産卵数は1歳の2100から8歳の37000まで変化し、繁殖初年齢で少なく、以降加齢とともに4齢まで急増した後一定となる。齢別の純生産量は雌雄とも1回目と2回目の繁殖期間で最大となり、以後減少した。齢別の純生産量と生殖物質放出量は、5歳以降はほぼ同じ値を示した。

キサゴの加入は毎年9月、または10月の短期間に起こっており、加入

群密度の年変動は極めて大きい。その変動幅は約84倍に達する。齢別の年間生存率は、0-1歳では40%以下、1歳以上では70%以上であった。

加入月の個体群密度の年変動幅は、全個体群では約6倍、1歳以上の成体群では約2.5倍であり、年齢組成は常に加入量の多かった卓越年級群によって優占される凹凸の多い形を示した。

個体群全体、および各年級群の分布は汀線に平行に見られたが、加入群と1歳以上の成体群の間では分布域の位置や広がり、またはそれらの年変動に大きな差が認められた。加入群は常に成体群より岸側に分布し、分布域の広がりと高密度域の位置の変動が大きい。沖合いの高密度は多くの成体群が集中しており、これらの現象は岸側に加入した稚貝が、1年後に沖合いの成体群分布域に移動していくことを示している。

以上で得られた生活史特性値と個体群統計値から、変動主要因分析、密度効果の分析、およびレズリ-行列を用いた個体群の長期変動パターンの解析を行って、キサゴ個体群の変動特性を検討した。

各年級群の相対的大小関係は1歳、または2歳には決定されていると考えられたので、卵から1歳、および卵から2歳までの期間の死亡率を全死亡率とし、変動主要因分析を行った結果、卵から2歳までの期間の死亡率が変動主要因であった。なお、キサゴの加入率、生存率および成長率には密度効果は検出されなかった。

個体群の長期的変動パターンの解析を加入率、齢別産卵数、齢別生存率の実測値を用い、8つの推移行列を組み合わせて行った。その結果、キサゴの個体群密度は多くの年で減少傾向にあるが、たまに起こる良好な加入によってキサゴ個体群は長期的にも単独で存続し得ることが推測された。

函館湾のキサゴ個体群に関して、その動態に与える加入量の年変動の影響は、これまで報告されている結果と比較して極めて強いと言える。また、キサゴ個体群の維持には、高い成体の生残率と繰り返し産卵が寄与していると考えた。この成体の高い生残率を保障すると推察した移動力は、生活様式が多くの点で共通する二枚貝とは明らかに異なる点であった。

さいごにこれらの結果から、開放性潮下帯砂浜域の環境特性に対するマク

ロベントスの個体群維持機構について論じている。開放性潮下帯砂浜域のキサゴをはじめとするマクロベントスの多くは、定座性の懸濁物食者で、長寿で成体の生存率が高く、散発的な加入成功を示すことが知られている。このことと環境特性から、開放性潮下帯砂浜域では、加入量の変動は不可避である一方で、加入後の高く安定した生存率が保証され易いため、成体の高い生存率と一生の間の多くの繰返し繁殖による散発的な加入成功を有効に利用するという生活史がマクロベントスにおいて成立し易いと考えた。

環境特性の解析では野外のデータが不十分な点やキサゴの移動に関する適応的意義、あるいはキサゴ個体群の隔離性などが今後に残された課題であるが、得られた結果は、生態学上の研究テーマである個体群動態に関して極めて貴重な成果であり、これはまた、砂浜域の水産有用腹足類の資源管理を考える上でも重要な知見を提供している。

以上の観点から、審査委員一同は本研究が博士（水産学）の学位を受けるに十分な内容であると判定した。