

学 位 論 文 題 名

Adaptive significance of seasonal migration  
in the periwinkle *Nodilittorina radiata*

（アラレタマキビの季節移動の適応的意義に関する研究）

学位論文内容の要旨

陸上と海洋との境界である潮間帯から潮上帯にかけての空間は、潮汐による海水面の昇降により干出と水没を繰り返し、環境が時空間的に著しく変化する場所である。そのため、そこに生息する移動性生物は、わずかな移動であっても、物理的、生物的に異なる環境の生息場所に遭遇することになる。

本研究では、函館湾南西部の葛登支岬のコンクリート護岸壁において、潮間帯上部から潮上帯にかけて生息する藻食性腹足類のアラレタマキビを研究材料として、生息場所の時空間的異質性が成長、繁殖や生存に及ぼす影響を調べて、季節的に生息場所を移動することの適応的意義を論じることを目的とした。

**生息場所利用**

季節的な垂直分布様式を調べるために、コドラート調査をおこなったところ、アラレタマキビの分布域は春から夏にかけて低潮位へ下降し、夏から秋にかけて高潮位へ上昇することがわかった。また、標識個体の追跡調査から、分布域の変化は個体の季節的垂直移動によって引き起こされていることが確認された。夏、アラレタマキビは基質が濡れている時に活発に活動していた。干出時には大型個体は基質表面に露出しているが、小型個体は護岸壁のくぼみや割れ目などに潜んでいた。冬は、どの潮位でもほとんど動かずに停滞しており、全ての個体が護岸壁のくぼみや割れ目などに潜んでいた。

**成長**

軟体部重量の季節変化や潮位による違いを調べたところ、夏は高潮位よりも低潮位の個

体が重く、冬は逆に高潮位の個体が重かった。

成長の季節性や潮位による違いを調べるために、野外で標識再捕実験をおこなった。その結果、殻は春から秋にかけて成長し、成長量は高潮位よりも低潮位で大きかった。一方、冬はどの潮位でも殻は成長しなかった。また、殻長と軟体部重量の回帰式から、標識個体の軟体部重量の成長量を推定したところ、軟体部の成長に好適な潮位は季節によって異なっていた。春や夏には低潮位や中潮位の成長量が大きく、秋から冬にかけてはどの潮位でも軟体部重量は減少したが、減少量がもっとも大きかったのは低潮位であった。

軟体部重量や殻成長の潮位差が、潮位に伴う環境の違いに起因するのか、それともそれぞれの潮位に生息している個体が保有する性質に起因するのかを明らかにするために、高潮位と低潮位の個体を用いて、夏と冬に移植実験をおこなった。その結果、夏の実験においては、高潮位に移植した個体では殻も軟体部も成長しなかったが、低潮位に移植した個体の殻と軟体部は成長した。一方、冬の実験では、殻成長はどの潮位でも観察されず、軟体部重量は高潮位では変化がなかったが、低潮位に移植した個体で減少した。これらの実験結果は、殻や軟体部成長の潮位差は潮位に伴う環境の違いに起因していることを示している。

季節移動が成長に与える影響を調べるために、さまざまな移動様式を持つ個体を想定し、その殻高と軟体部重量を標識再捕実験で得られた殻成長式と毎月の殻高-軟体部重量回帰式から推定した。その結果、春に低潮位に下降して、夏の間は低潮位に生息し、秋に高潮位へと上昇し、冬季は高潮位に生息する個体が最大の成長を示した。

以上の結果より、成長期である春季から秋季にかけて低潮位に生息し、非成長期である冬季に高潮位に生息することは、成長量を増大させるための生態的適応であると判断された。

## 繁殖

繁殖期前と繁殖期初期に、高潮位と低潮位から採集した個体の生殖腺の組織学的観察をおこなった。雌雄共に、繁殖期前は高潮位、低潮位いずれの潮位でも生殖腺が放出完了期の個体がほとんどであったが、繁殖期初期には生殖腺が成熟している個体が出現し、生殖

腺の成熟度は高潮位よりも低潮位から採集した個体で高かった。また、受精嚢に精子を保有するメスは繁殖期前には観察されなかったが、繁殖期初期になると出現し、その出現頻度は高潮位よりも低潮位で高かった。

生殖腺発達度に観察された潮位差が、潮位による環境の違いに起因するのか、それともそれぞれの潮位に生息する個体が保有する性質に起因するのかなどを調べるために、移植実験をおこなった。繁殖期にかけて、高潮位と低潮位の個体を、それぞれ低潮位と高潮位に設置したケージに移植して、移植個体の生殖腺の組織学的観察をおこなった。その結果、低潮位ケージの個体は高潮位ケージの個体に較べて、生殖腺の成熟度や生殖巣指数が高かった。このことは、生殖巣が低潮位でより早く成熟して、より大きくなることを示している。

また、潮位が交尾に与える影響を調べるために、高潮位、中潮位、低潮位に設置したケージに、未交尾のメスをオスと一緒に囲い込んだ後、メスの受精嚢を組織学的に観察した。その結果、中潮位と低潮位のケージでは全てのメスの受精嚢に精子が観察されたのに対して、高潮位のケージでは半数のメスの受精嚢には精子が観察されなかった。このことは潮位によって交尾頻度が異なることを示しており、高潮位より中潮位や低潮位で交尾機会が多いことを示唆している。

以上の結果より、繁殖期である夏季に低潮位に生息することは、生殖腺の成熟や交尾機会の増加のための生態的適応であると判断された。

### 生存率

季節や潮位ごとの死亡率を調べるために、標識再捕実験における標識個体数の時間変化を解析した。標識個体がいなくなった場合、その個体は最後に観察された潮位で死亡したものと見なした。解析の結果、死亡率には明確な季節性は認められず、全体的に高潮位よりも低潮位で死亡率が高かった。また、死亡率は大型個体よりも小型個体で高かった。

死亡要因の1つとして、基質からの剥離脱落に着目して剥離脱落による死亡リスクの季節性を野外実験で調べた。護岸壁から採集した個体に標識を施して、護岸壁下部の転石帯に放して、護岸壁への復帰率を測定した。復帰率は夏が高く冬は低く、春と秋はその中

間程度であった。これは、アラレタマキビの活動性が水温に大きく影響を受けているためであると考えられる。また、復帰率は小型個体よりも大型個体で高かった。アラレタマキビは護岸壁から5m離れたところでも、護岸壁の方向に戻ろうとしていたが、転石帯では肉食性巻貝などによる捕食を受けるため、護岸壁に復帰した個体はわずかであった。

脱落した際に護岸壁に戻れなくなる可能性が高い冬に、波浪の影響を受けにくい高潮位に移動し、護岸壁のくぼみや割れ目などに潜むことは、剥離のリスクを小さくするための適応的な行動であると考えられる。また、大型個体は夏には護岸壁表面に付着しているのに対して、小型個体が一年中、護岸壁のくぼみや割れ目などを生息場所としているのは、剥離脱落したときのリスクが大型個体に比べて、小型個体で大きいからなのかもしれない。

#### まとめ

以上の結果より、アラレタマキビの成長、繁殖、生存に好適な潮位は季節によっては、必ずしも一致していないことが明らかになった。冬は成長と生存に好適な生息場所は一致しており、高潮位が好適な場所であったが、春から秋にかけては、摂餌、成長、繁殖のために好適な生息場所は低潮位であるが、低潮位での死亡率は高潮位よりも高かった。このことから、死亡リスクと摂餌活動との間にはトレードオフが存在していることが示唆された。アラレタマキビは成長期、繁殖期には死亡の危険を冒しても、成長や繁殖に好適な生息場所を選択していると考えられる。

# 学位論文審査の要旨

主 査 教 授 五 嶋 聖 治

副 査 教 授 仲 谷 一 宏

副 査 教 授 桜 井 泰 憲

学 位 論 文 題 名

## Adaptive significance of seasonal migration in the periwinkle *Nodilittorina radiata*

(アラレタマキビの季節移動の適応的意義に関する研究)

動物の中には一生の間に生息場所を変化させる種が少なくない。たとえば、生活史段階によって生息場所を大きく変化させるサケなどの回遊魚や、季節的に浅深移動を行うミズダコやタラバガニなど、時空間的に異なる環境を生息地として利用することが知られている。しかし、生息場所変化に関する究極的要因に関する一般則については、未だその知見は不十分である。

本研究は、函館湾南西部の葛登支岬のコンクリート護岸壁において、潮間帯上部から潮上帯にかけて生息する藻食性巻貝であるアラレタマキビが、季節的に垂直移動することが成長、繁殖、生存にいかにより有利であるかに着目し、巧みな野外移植実験を通して、季節的に生息場所を移動することの適応的意義を明らかにしたものである。

**生息場所利用：**季節的な垂直分布様式を調べたところ、アラレタマキビの分布域は春から夏にかけて低潮位へ下降し、夏から秋にかけて高潮位へ上昇することがわかった。また、分布域の変化は個体の季節的垂直移動によって引き起こされていることが確認された。冬には、全ての個体が護岸壁のくぼみや割れ目などに潜み、ほとんど動かずに停滞していた。

**成長：**夏は高潮位よりも低潮位の個体の軟体部重量が重く、冬は逆に高潮位の個体が重かった。殻は春から秋にかけて成長し、成長量は高潮位よりも低潮位で大きかった。一方、冬はどの潮位でも殻は成長しなかった。また、軟体部については、春や夏には低潮位や中潮位での成長量が大きく、秋から冬にかけてはどの潮位でも減少したが、減少量がもっとも大きかったのは低潮位であった。

高潮位と低潮位の個体を用いて移植実験をおこなった。その結果、夏の実験においては、高潮位に移植した個体では殻も軟体部も成長しなかったが、低潮位に移植した

個体の殻と軟体部は成長した。一方、冬の実験では、殻成長はどの潮位でも観察されず、軟体部重量は高潮位では変化がなかったが、低潮位に移植した個体で減少した。これらの実験結果は、殻や軟体部成長の違いは潮位に伴う環境の違いに起因していることを示している。

季節移動が成長に与える影響を調べるために、さまざまな移動様式を持つ個体を想定し、その殻高と軟体部重量を推定した。その結果、春に低潮位に下降して、夏の間は低潮位に生息し、秋に高潮位へと上昇し、冬季は高潮位に生息する個体が最大の成長を示した。

以上の結果より、成長期である春季から秋季にかけて低潮位に生息し、非成長期である冬季に高潮位に生息することは、成長量を増大させるための生態的適応であると判断された。

**繁殖：**雌雄共に、成熟度は高潮位よりも低潮位の個体で高く、かつ早く成熟した。また、移植実験の結果、高潮位より中潮位や低潮位で交尾機会が多いことが判明した。これらの結果より、繁殖期である夏季に低潮位に生息することは、生殖腺の成熟や交尾機会の増加のための生態的適応であると判断された。

**生存：**死亡率には明確な季節性は認められず、全体的に高潮位よりも低潮位で死亡率が高かった。主要死亡要因である、基質からの剥離脱落による死亡リスクの季節性を野外実験で調べた。護岸壁からはがした個体の護岸壁への復帰率を測定した結果、夏に高く冬には低かった。これは、アラレタマキビの活動性が水温に大きく影響を受けているためである。護岸壁からやや離れたところに放されたアラレタマキビは、肉食性巻貝などによる捕食を受けるため、護岸壁に復帰した個体はわずかであった。脱落した際に、護岸壁に戻れなくなる可能性が高い冬に、波浪の影響を受けにくい高潮位に移動し、護岸壁のくぼみや割れ目などに潜むことは、剥離のリスクを小さくするための適応的な行動であると考えられる。

**まとめ：**以上の結果より、アラレタマキビの成長、繁殖、生存に好適な潮位は季節によっては、必ずしも一致していないことが明らかになった。冬は成長と生存に好適な生息場所は一致しており高潮位が好適な場所であったが、春から秋にかけては、摂餌、成長、繁殖のために好適な生息場所は低潮位であるが、低潮位での死亡率は高かった。このことから、死亡リスクと摂餌活動との間にはトレードオフが存在していることが示唆された。アラレタマキビは成長期、繁殖期には、予想される高い死亡率にもかかわらず、成長や繁殖に好適な生息場所を選択していると考えられる。

本研究によって得られた、季節的移動とその適応的意義の関係は、本種の新しい生態的知見であるのみならず、多くの水産資源生物の季節的な生息地移動、生息地選択に関する重要な手がかりを提供するものと評価される。よって、審査員一同は、本論文が博士（水産科学）の学位を授与される資格のあるものと判定した。