

瀬戸内海泥底における底生二枚貝の捕食者について (I)

——ヒメカノコアサリに対するハナツメタガイの捕食の影響——

向 井 宏

(東京大学海洋研究所)

Predators of the Benthic Bivalves on the Muddy Bottom  
in the Inland Sea of Japan (I)\*

—— The effect of the predation of *Neverita reiniana* (DUNKER)  
on *Veremolpa micra* (PILSBRY) ——

Hiroshi MUKAI

(Ocean Research Institute, University of Tokyo)

(挿図 Text-figs. 1—9; 表 Table 1)

Abstract

*Veremolpa micra* (PILSBRY) is a dominant bivalve inhabiting the muddy bottom which is the most widely distributed sediment type in the Inland Sea of Japan. Rearing experiments were made in order to reveal the feeding rate of a naticid gastropod, *Neverita reiniana* (DUNKER) on this small-sized bivalve. The results obtained are as follows:

1. From the diameter of the hole on the shell of *V. micra* attacked by *N. reiniana*, the body size of the predator can be estimated. In the relationship between the inner or outer diameter of the hole ( $H_i$  or  $H_o$ ) and the wet weight of the predator ( $W_p$ ), the following formulae were given.  

$$\log H_o = 0.23571 \log W_p - 0.63334$$

$$\log H_i = 0.24511 \log W_p - 0.91234$$
2. The feeding rate of the predator (Text-figs. 3—6) was affected by the density of the prey under the regulated temperature ( $20.0 \pm 1.0^\circ\text{C}$ ). A loose and positive correlation between them was observed.
3. The relative size of the prey (i. e., shell length of the prey/aperture height of the predator shell) affects also to the feeding rate of *N. reiniana*. Even if the density of the prey is same, it was revealed that the greater the relative size of the prey, the higher the feeding rate of the predator. On the contrary, when the relative size of the prey is smaller than a certain value, feeding example has not been observed. The critical value is estimated as 0.2—0.4 (Text-fig. 7).
4. The relationship of the size of predator to the shell length of the prey are shown in Text-figs. 8—9. The feeding rate of *N. reiniana* was affected by both the density and the

\* 向島臨海実験所業績 No. 111

Contribution from the Mukaishima Marine Biological Station, No. 111.

relative size of *V. micra*. Although the predation of *N. reiniana* on the adult forms of this bivalve is conspicuous (over 50%), the predation on young and immature prey is negligible. Therefore, the reason of the mass mortality of young and immature bivalves may have to be sought for in other causes.

瀬戸内海の灘部や二次的な内湾には、広大な泥底部が存在するが、そこには、殻長 1 mm 以上の底生二枚貝類のうち、シズクガイ *Theora lubrica* (GOULD), ヒメカノコアサリ *Veremolpa micra* (PILSBRY), コボレウム *Pillucina neglecta* HABE の三種が数的に最も豊富である。これら三種の二枚貝は、どれも定着後ほぼ一年～一年半の生理的寿命をもっているが、定着した稚貝は、ほぼ一定の死亡率で死んでゆき、一年以上生きのびるのは定着した個体数の 5% にも満たない (MUKAI, unpublished)。即ち、幼若個体の死亡数がはなはだ大きい。この原因は明確ではないが、捕食者による捕食の影響も無視できないと思われる。今回からの一連の報告は、どのような捕食者の捕食が、これら二枚貝の各個体群の動態にどの程度の影響があるか、について、検討してみた結果である。

底生二枚貝の捕食者としては、①肉食性巻貝 ②ヒトデ・クモヒトデ類 ③底生魚類などが知られ、また、無選択な泥食をするナマコ類・歪形ウニ類・多毛類などによっても、二枚貝の稚貝が食べられていることは十分考えられる (CHRISTENSEN '66, '71)。

また GREEN ('57) は、*Scrobicularia plana* (DA COSTA) では定着直後の稚貝の多くが、同一種の成体の無選択な泥食のため、食べられてしまうことのあることを示唆した。瀬戸内海に普通な三種の二枚貝 (上述) のうち、シズクガイは無選択な泥食を行なうので、成体が稚貝を食べることも考えられるが、その点については、まだ確かめていない。

この報告では、肉食性巻貝、特にタマガイ科の一種をとりあげた。瀬戸内海において、タマガイ科の普通種として、ウチャマタマツバキ、ツメタガイ、ハナツメタ、フロガイダマシ、アダムズタマガイ、ゴマフダマ、ツガイ、ネコガイ、オリイレシラタマなどが知られている (稲葉 '63)。それらのうち、最も豊富なものとして、ツメタガイとハナツメタのみがあげられ、その他のタマガイ類は個体数が少なく、底生二枚貝の捕食者としては重要な位置を占めていない\*。また、ツメタガイはアサリなどの捕食者としてよく知られているが、瀬戸内海では主に潮間帯下部に分布しており、ヒメカノコアサリなどの分布する、泥底にはほとんどみられない。これに反して、ハナツメタは、ヒメカノコアサリのすむ泥底部に豊富で、底引網にも多くかかり、しばしば食用とされることもある。ここではハナツメタの幼貝によるヒメカノコアサリの捕食についての知見を述べる。

#### 材料および方法

材料として用いたヒメカノコアサリとハナツメタは、瀬戸内海中央にある向島周辺の泥底から、エクマン・バージ型採泥器および小型ドレッジで採集した。

飼育実験は、平均底面積 110 cm<sup>2</sup>、高さ 5~15 cm の円筒形シャーレ中に、採集した場所の海底の泥を 1~2 cm 程の深さに入れ、さらに海水を泥表面から数 cm 以上の深さになるように入れて行なった。

実験を開始する前に、ハナツメタは 2 日間海水流水中に隔離して飼育し、飢餓条件を与

\* 野外研究を行なった向島深浦湾では約 600 個の Ekman-Birge 採泥器サンプル中、ハナツメタ以外のタマガイ類はツガイ 1 個体のみであった。

えた。実験は、各シャーレにヒメカノコアサリを所定の密度になるよう均一に分布させ、ハナツメタを一個体入れて、低温恒温器中で  $20.0^{\circ}\text{C}$  ( $\pm 1.0^{\circ}\text{C}$ ) で飼育した。飼育は原則として20日間行ない、途中4日に一度観察・換水した。観察の際、捕食されたヒメカノコアサリの死殻をとり出し、各個体の殻長、穿孔痕の外径・内径を測定した。また、被食個体数と同数のヒメカノコアサリ生貝をシャーレ中に加え、餌密度が変化しないようにした。実験開始時と終了時には、ハナツメタの殻込湿重量と殻口径を測定した。測定部位は第1図に示してある。ヒメカノコアサリの殻込湿重量は、殻長 ( $L$ ) - 湿重量 ( $W$ ) 関係式 (MUKAI, unpublished)

$$W = 0.177 L^{3.172}$$

Text-fig. 1. 貝の測定部位

Biometric parts of the shells.

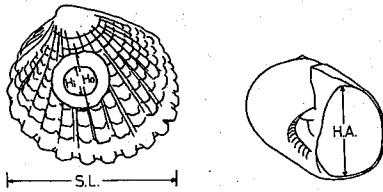
○ *Veremolpa micra* ヒメカノコアサリ

S. L. 殻長 Ho 穿孔痕の外径 Hi 穿孔痕の内径

S. L. Shell length. Ho Outer diameter of the hole drilled. Hi Inner diameter of the hole drilled.

○ *Neverita reiniiana* ハナツメタ

H. A. 殻口径 H. A. Height of the shell aperture.



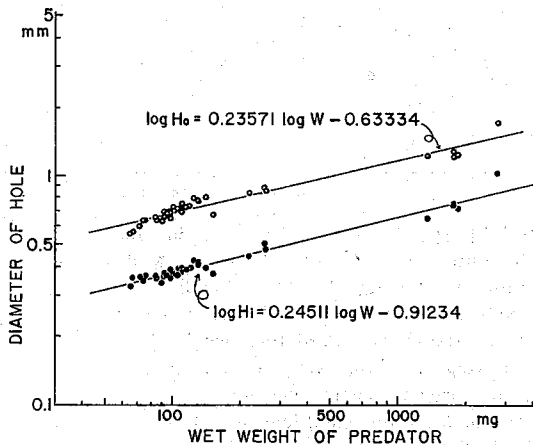
から求めた。

また、1969年8月と、1971年6月の2回、向島南部の深浦湾の底泥から、ヒメカノコアサリの死殻を多数採集した。死殻は、穿孔殻と非穿孔殻の保存条件のちがいを考慮して、比較的新しいもの(内面の艶が残っているもの)だけを選別し、野外におけるハナツメタによる捕食の状態を知る資料とした。

## 結 果

### 1. 穿孔痕による捕食者の大きさの推定

一般にタマガイ類は二枚貝を捕食する時に歯舌を用いて殻に円形の孔をあけ、中の軟体部を食べる (ZIEGELMEIER '54, 浜田 '61)。そのため、タマガイ類によって捕食された二枚貝は、一見して他の捕食者による死亡と区別することができる。ハナツメタの捕食様式



Text-fig. 2. 穿孔痕の大きさと捕食者の大きさの関係  
Relationship between diameter of the hole drilled and wet weight of the predator with shell.

についても、同様の事が観察された。

捕食者の大きさと、穿孔痕の大きさとを相関をみるために、実験的にヒメカノコアサリを様々な大きさのハナツメタに捕食させ、穿孔痕の大きさと、ハナツメタの大きさを測定した。

その結果は第2図に示した様に、穿孔痕の直径と捕食者の湿重量の間には対数グラフで明らかな直線関係がみられる。すなわち、穿孔痕の外径  $H_0$  (mm) と捕食者の湿重量  $W_p$  (mg) との関係は

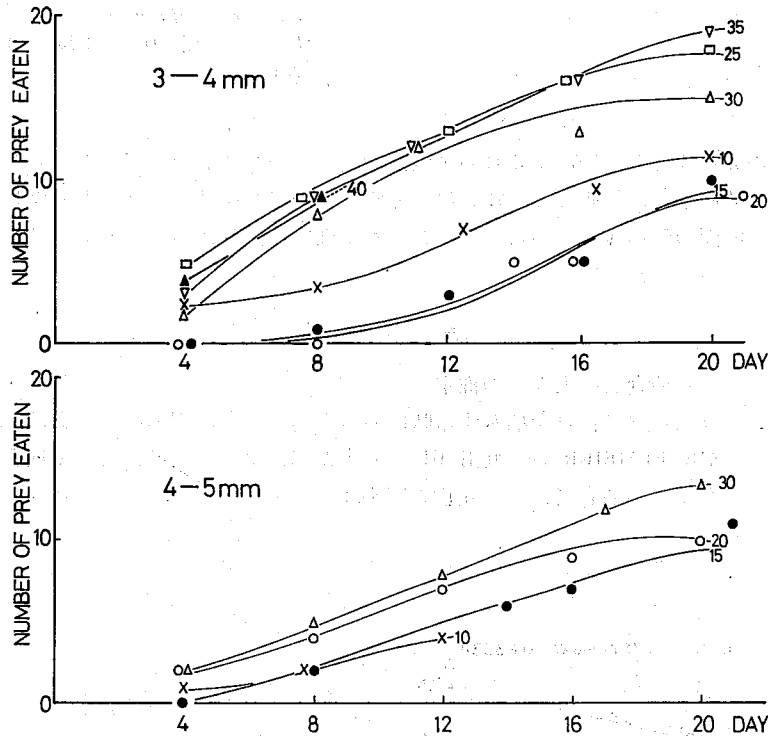
$$\log H_0 = 0.23571 \log W_p - 0.63334$$

内径  $H_i$  (mm) と  $W_p$  は

$$\log H_i = 0.24511 \log W_p - 0.91234$$

で表わすことができる。両者のうち、 $H_i$  と  $W_p$  の関係の方が  $H_0$  と  $W_p$  の関係よりも直線回帰度は高い。それは、内径が捕食者の口物の大きさと一義的に決定されるのに対し、外径はさらに餌生物の殻の厚さによっても多少の影響をうけるためと考えられる。

そこで、後者の式を用いることによって、穿孔されたヒメカノコアサリの死殻から、捕食者の大きさを推定することができる。

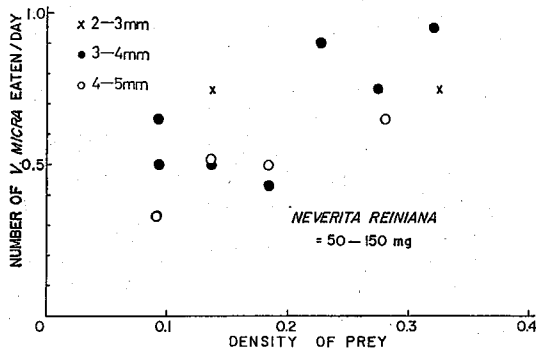


**Text-figs. 3-4.** 異った餌密度における摂餌量の変化。ハナツメタは 50~150 mg: 図 3. 殻長 3-4 mm のヒメカノコアサリによる結果, 図 4. 殻長 4-5 mm のヒメカノコアサリによる結果  
Cumulative numbers of the prey eaten by *N. reimana* at various density of the prey. Predators were about 50-150 mg in wet weight. Numerals are the number of individuals of the prey in each experiment of Fig. 3. Results in the case of 3-4 mm shell length of *V. micra*. Fig. 4. Results in 4-5 mm shell length of *V. micra*.

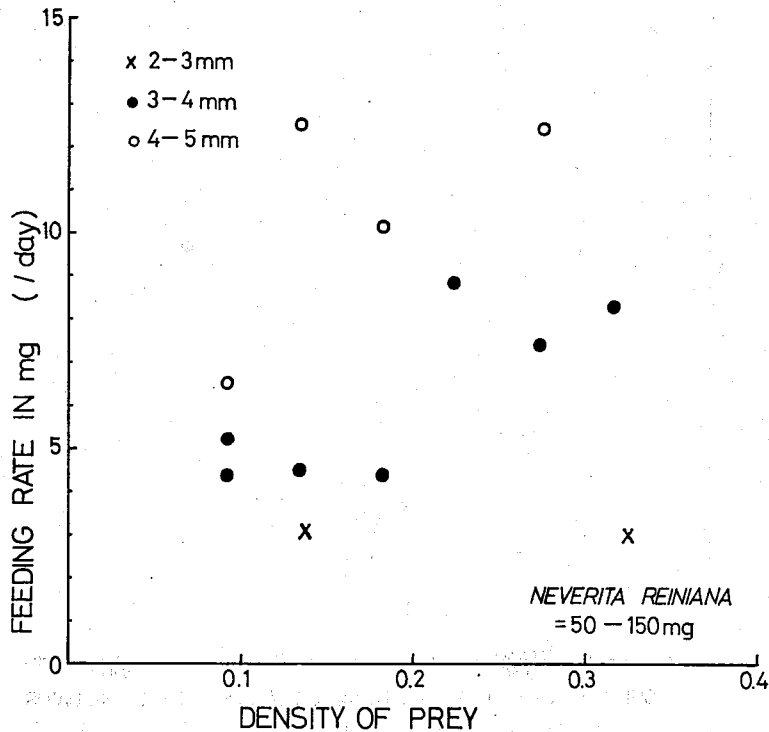
## 2. ハナツメタの摂餌速度に対する餌密度の影響

一般に捕食者の摂餌速度は、基本的に温度や餌生物の密度に左右されることはよく知られている (IVLEV '65 他)。今回のハナツメタ-ヒメカノコアサリの予備的な飼育実験でも、温度のちがいはハナツメタの摂餌速度にかなり大きく影響を与えていることが観察された。そこで、以後の実験では、温度条件を一定として、温度以外の要因の解析を行なった。

まず餌生物の密度がハナツメタの摂餌速度にどのように影響をおよぼすかを知ることが必要である。そこで餌のヒメカノコアサリの密度を一シャーレ (110cm<sup>2</sup>) 中に、殻長3~4 mm のものについては、10, 15, 20, 25, 30, 35 個体ずつ、4~5 mm のものについて



Text-fig. 5. ハナツメタの摂餌速度 (一日あたり捕食個体数) と、ヒメカノコアサリの密度の相関 Correlation between the density of the prey and the feeding rate of the predator in number of individuals of the prey eaten per day.

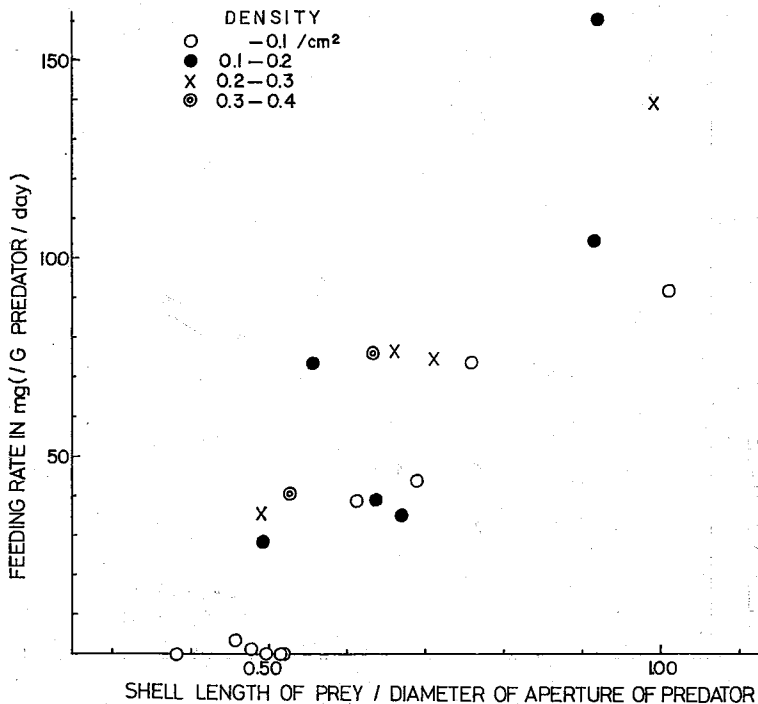


Text-fig. 6. ハナツメタの摂餌速度 (一日あたり捕食湿重量) と、ヒメカノコアサリの密度の相関。Correlation between the density of the prey and the feeding rate of the predator in wet weight of the prey eaten per day.

は、10, 15, 20, 30個体ずつにして、50~150 mg のハナツメタに摂食させた。その結果を第3・4図に示す。ハナツメタの個体差がかなり含まれていることは予想されるが、一般的にみて、餌密度が大きくなれば、被食個体数も増大している。2~3 mm の個体についての同様な実験結果とこれらの結果をあわせて、一日あたりの被食個体数（摂餌速度）と餌密度との関係について、第5図にまとめた。上述したように、全体として餌密度が大きくなれば、摂餌速度も増加する傾向がみとめられるが、この関係は直線回帰はしないようである。個体差や実験条件のわずかなちがいによるのかもしれない。

また、餌の大きさは3種類あったが、餌の大きさ（殻長）が小さいほど、被食個体数は多くなる傾向がみられた。これは、ハナツメタの生長に必要な摂餌速度を確保するためには、小型の餌では多数捕食しなければならないことから当然首肯されることであろう。そこでこの問題を解明するために、摂餌速度をヒメカノコアサリの湿重量で表わしてみた（第6図）。

湿重量で表わした摂餌速度が、餌の密度の増加に伴って増大する傾向は、第5図の場合とほとんど同じだが、餌の大きさ（殻長）のちがいによる摂餌速度の大小は全く逆になる。すなわち、餌の大きい場合は餌密度が同じでも、摂餌速度がより大きい。これは、餌が大きい場合は索餌労力が少なくすむことによるとも考えられる。しかし、2~3mm のヒメカノコアサリを用いた実験では、密度が大きくなっても、摂餌速度があまり増加しないようである。これらの結果から餌の大きさがハナツメタの摂餌速度に、密度のちがいによる以上の影響を与えていると考えられる。

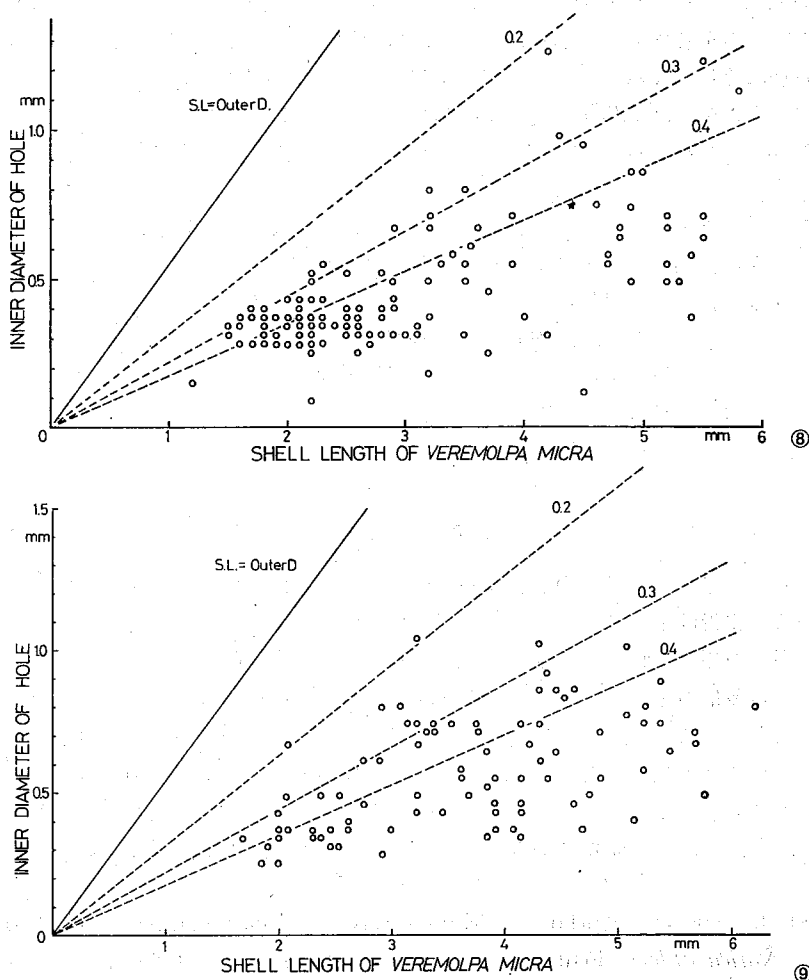


Text-fig. 7. 各餌密度における餌の相対的大きさと摂餌速度（ハナツメタ 1g あたり 1日あたり捕食湿重量）の関係  
Relationship of the relative size of the prey to the feeding rate of the predator in wet weight of the prey eaten per gram of the predator per day in each density of the prey.

### 3. ハナツメタの摂餌速度に対する餌の大きさの影響

ハナツメタの摂餌速度に餌の大きさがどのような影響を与えているかを明らかにするために、捕食者の大きさに対するヒメカノコアサリの相対的な大きさと摂餌速度の関係の実験結果を第7図に示した。捕食者の大きさは 50 mg から 2000 mg まで様々であったので、捕食者の大きさによる摂餌速度の差をなくすために、摂餌速度は捕食者 1 g に対する 1 日の摂餌量とした。また、餌生物の相対的な大きさは、ヒメカノコアサリの殻長/ハナツメタの殻口径として表わした。ハナツメタの湿重量は殻口径の約 3 乗に比例する。

結果は、餌密度のちがいによる摂餌速度のちがいもみられるけれども、同じ餌密度の場合にも、餌の相対的な大きさが大きくなるほど捕食者の摂餌速度は著しく大きくなること



Text-figs. 8—9. 向島深浦湾におけるヒメカノコアサリ被食個体と穿孔痕の大きさ(捕食者の大きさの指標としての)との関係: 1969年8月採集(図8)および1971年6月採集(図9)の死殻から Relationship between the shell length of *V. micra* drilled and the inner diameter of the hole as an index of the size of the predator in the Fukaura cove, Mukaishima Island. From the data at August, 1969 (Fig. 8) and June, 1971 (Fig. 9).

が明らかになった。この餌生物の相対的な大きさが摂餌速度におよぼす影響は、餌密度がおよぼす影響と同じ程度かむしろ大きいと思われる。

また、餌生物の相対的な大きさが、ある値以下になった場合は、摂餌速度はゼロになる。その値は、餌密度の大小によっても多少異なるかもしれないが、餌密度  $0.1 \sim 0.4/\text{cm}^2$  の場合におそらく大きさの相対値で  $0.2 \sim 0.4$  の範囲にあることが予測される (第7図)。

#### 4. 野外における捕食例

1969年8月と1971年6月に深浦湾の底泥から採集したヒメカノコアサリの死殻から、前述のように比較的新しく、しかもハナツメタに捕食されたと思われる死殻を選別し、死殻の殻長と穿孔痕の内径 (捕食者の大きさの指標としての) の関係を第8・9図に示した。図中に、ヒメカノコアサリの相対的な大きさ (殻長/捕食者の殻口径) の  $0.2, 0.3, 0.4$  あたる所を各々破線で示した。また、理論的に穿孔しうる最大値として、穿孔痕の外径が殻長に等しくなる所を実線で示した。これらの結果から、ヒメカノコアサリの相対的な大きさが、ほぼ  $0.3$  以上で主に捕食されており、それ以下では被食個体が著しく少なくなることがわかる。このことは、実験で示した予測を支持するものであると考えてもよからう。

一方、ヒメカノコアサリの殻長が大きければ、それを食べる捕食者の大きさも大きくなる傾向がみられ、ハナツメタがより適当な大きさのヒメカノコアサリを選択しているようにみられる。しかし、殻長の大きいものでも、かなり小型のハナツメタに食べられている例が多少みられる。例えば、1969年8月の調査結果のうちには、殻長  $4.5 \text{ mm}$  のヒメカノコアサリが、実に殻込湿重量で  $5 \sim 10 \text{ mg}$  (*H. A.*  $2 \sim 3 \text{ mm}$ ) 程度の小さいハナツメタに食べられたと推定されるものがあつた。ハナツメタのこの大きさは、定着してまだ間もない個体であらう。

### 考察と結論

ヒメカノコアサリ個体群の定着後の死亡がどの程度肉食性巻貝によっているかという点についての報告は未だない。今回の研究は、底生二枚貝の採集に際して、しばしば多量のそして高率の穿孔されたヒメカノコアサリの死殻が見出されることから、その死亡とくに幼若個体の多量の死亡は、ハナツメタの捕食によるところが大きいのではないかと考えて行なったものであつた。しかし、その結果は、ハナツメタの摂餌速度は餌密度および相対的なヒメカノコアサリの大きさの両方によって規定されており、餌の小さいものでは摂餌速度も小さくなっている。しかも一定の値 (約  $0.3$ ) 以下では、ほとんど摂食されないことから、ハナツメタの捕食によるヒメカノコアサリの幼若個体の死亡は少ないと思われる。

ANSELL ('60) は、Scotland の Kames Bay で、*Venus striatula* (DA COSTA) に対する *Natica alderi* (FORBES) の捕食について研究した。彼によると、*N. alderi* は *V. striatula* の3年未満の同年令個体群のうち、より小型のものを選択的に食べているという。彼は、*N. alderi* の大きさについて正確に述べてはいないのではっきりしないが、*V. striatula* の相対的な大きさは、今回のヒメカノコアサリの場合より大きいと思われる。(ちなみに、彼が実験に用いた *N. alderi* の大きさは、おそらく全殻長が  $5 \sim 15 \text{ mm}$ 、*V. striatula* は  $3 \sim 15 \text{ mm}$  であると思われるので、*V. striatula* の大きさは、おそらく前述の相対値で  $1.0$  以上になり、今回の実験と比べて、捕食者と被食者の大きさの関係が



全く逆になっている。また野外では *N. alderi* はほぼ 12~15 mm (TRYON, 1886) *V. striatula* は最大約 4.5 cm まで (TEBBLE '66) であり、野外においてもその関係はかわらない。) それ故に、ハナツメタの摂餌速度を極大とする二枚貝の大きさが、餌としての二枚貝の相対的な大きさが、それより大きくなった場合には、摂餌速度がより制限されることになる可能性も考えられるであろう。しかし、ヒメカノコアサリの絶対的な大きさがほぼ 10 mm までであり、また、内海中央部では、ほとんど最大 6 mm を越えないこと (MUKAI, unpublished) などから、野外におけるハナツメタ-ヒメカノコアサリ系については、今回の実験の範囲内の事で説明できるものとする。

また、ANSELL ('60) は *N. alderi* に食べられた *V. striatula* の殻長と穿孔痕の大きさとの関係に正の相関がみられたと述べ、その理由を *N. alderi* がより適当な大きさの餌を選択することによるとしている。PIERON ('33) も *Natica* と *Donax* および *Mactra* について同様な関係をみた。ただ、ANSELL の掲げた例でも、餌生物の殻長が大きくなれば、それを食べた捕食者の大きさのバラツキはより大きくなっている。

深浦湾から採集したヒメカノコアサリの死殻のうち、ハナツメタに捕食されて死亡したものの比率を求めてみた (第1表)。その比率は、1969年8月の結果で平均 46.4%、1971年6月で平均 25.5% であった。この比率は、死亡する際に殻がこわれたものもある (例

Table 1 向島深浦湾のヒメカノコアサリ死殻中のハナツメタによる被食率

The ratio of shells bored by *N. reiniana* among dead *V. micra* in the Fukaura cove, Mukaishima Island.

1969年8月 August of 1969.

Size class of shell length	Number of odd valves	Number of valves with a hole drilled	Percentage
1.0—1.5 mm	33	4	24.2%
1.5—2.0	155	30	38.7
2.0—2.5	157	40	51.0
2.5—3.0	96	25	52.1
3.0—3.5	58	15	51.7
3.5—4.0	29	7	48.3
4.0—4.5	38	5	26.3
4.5—5.0	34	10	58.8
5.0—5.5	22	10	90.1
5.5—6.0	8	1	25.0
6.0—	4	0	0
Average	(Total 634)	(147)	46.4

1971年6月 June of 1971.

1.0—1.5 mm	8	0	0 %
1.5—2.0	93	8	17.2
2.0—2.5	151	10	13.2
2.5—3.0	155	11	14.2
3.0—3.5	118	13	22.0
3.5—4.0	79	13	32.9
4.0—4.5	46	15	65.2
4.5—5.0	24	7	58.3
5.0—5.5	22	9	81.8
5.5—6.0	10	3	60.0
6.0—	9	2	44.4
Average	(Total 715)	(91)	25.5

えばかみくだいて捕食する魚類による死亡)とすれば, 多少過大評価になるかもしれないが, かなり高い値を示しており, ハナツメタの捕食がヒメカノコアサリの死亡に多大の影響を与えていることがわかる。但し, ヒメカノコアサリの殻長クラス毎に被食率を求めてみれば, 被食率は殻長クラスの大きいほど大きくなる。

以上の考察から次のような結論が導かれる。即ち, ヒメカノコアサリのハナツメタによる被食率は, ハナツメタの現存量によるだけでなく, 季節によっても, 餌の密度によっても, また餌の殻長組成によっても, さらには他の餌生物の存否およびその量によっても変化すると考えられる。1969年8月と1971年6月の深浦湾の例では, 被食率がかなり大きいことが知られたが, その大部分は大型の成員に対する捕食であって, 幼若個体の死亡の大きい原因ではないことが明らかとなった。ヒメカノコアサリ幼若個体の大量の死亡の原因は, 他の捕食者に求められねばならないだろう。

#### 謝 辞

この研究をすすめるにあたって, 向島臨海実験所所長稲葉明彦教授には種々ご指導, ご助言をいただき, さらに東京大学海洋研究所山本護太郎教授とともに, 原稿を校閲していただいた。ここに深謝の意を表す。また, 材料の採集や飼育観察にご協力いただいた向島臨海実験所の職員, 学生諸氏および妻保子にお礼を申し上げたい。

#### 参 考 文 献

- ANSELL, A. D. 1960: Observations on predation of *Venus striatula* (DA COSTA) by *Natica alderi* (FORBES). *Proc. Mal. Soc. Lond.*, 34: 157—164.
- CHRISTENSEN, A. M. 1970: Feeding biology of the sea-star *Astropecten irregularis* PENNANT. *Ophelia*, 8: 1—134.
- GREEN, J. 1957: The growth of *Scrobicularia plana* (DA COSTA) in the Gwendraeth estuary. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 36: 41—47.
- 浜田颯子 1961: エゾタマガイ *Tectonatica janthostomoides* KURODA & HABE の穿孔について *Venus*, 21: 212—217.
- 稲葉明彦 1963: 瀬戸内海の生物相 352 pp. 6 pls. 向島臨海実験所, 向島
- IVLEV, B. C. 1965: 魚類の栄養生態学 223 pp. 新科学文献刊行会, 米子
- MUKAI, H. : On the distributions and biological productions of four marine bivalves in the Inland Sea of Japan. (unpublished).
- PIERON, H. 1933: Notes éthologiques sur les Gastéropodes perceurs et leur comportement avec utilisation de méthode statistique. *Arch. Zool. exp. gén.*, 75: 1—20. (Cited from ANSELL '60)
- TEBBLE, N. 1966: British bivalve seashells. 212 pp., 12 pls., British Mus., London
- THORSON, G. 1966: Some factors influencing the recruitment and establishment of marine benthic communities. *Netherlands J. Sea Res.*, 3: 267—293.
- , 1971: Life in the sea. 256 pp. World Univ. Lib., London.
- TRYON, G. W. 1886: Manual of conchology. vol. 8, 461 pp. 79 pls.
- ZIEGELMEIER, E. 1954: Beobachtungen über den Nahrungserwerb bei der Naticide *Lunatia nitida* DONOVAN (Gastropoda Prosobranchia). *Helgolander wiss. Meeresunters.*, 5: 1—33.