

ホタテガイの行動について (2)

—成長に伴う稚貝の付着能力と底質に対する選択性の変化—

高橋 克成

はじめに

ホタテガイ (*Patinopecten yessoensis*) の生活様式は発育の段階に従って、浮遊生活、付着生活、底生生活と変化し、それぞれの期間において特徴的な生態を示す。ホタテガイの養殖においては付着稚貝以降人間の手が加わり、初期種苗としての質の良否は次の中間育成の段階で決定される。中間育成の初期は付着生活から底生生活に移行する時期に当り、この間の稚貝の行動面の研究は養殖技術を考えるうえでキーポイントとなるものを含んでいるものと思われる。

先の実験「ホタテガイの行動(1)」で報告されているように、底生生活に入ったホタテガイは生活底面としての砂質に対して強い選択性をもっているが、ここではこうした選択性が付着生活から底生生活に移行するどの時点で現われるかを明らかにする目的で研究を行なった。実験は砂と平板を組合せた水槽を用いて昭和54年7月から10月までの16回実施したが、結果として稚貝期の付着能力と砂への選択性の変化という2つの内容についてまとまったので報告する。

なお、本研究を進めるに当り精力的に助手役を努めて戴いた清水透氏に深甚な謝意を表します。

材 料

- 供 試 貝 : 昭和54年(1979)産当年貝。採苗器から採集してパールネットに収容し、当センター前の筏に垂下しておいた貝。
- 砂 : セメント用の川砂(中～粗砂)
- 平 板 : 塩化ビニール製の透明で厚さ4mmの硬質の平板

方 法

1 供試貝の取扱い

実験日の朝、パールネットから毎回使用する貝を取り出し実験室に運び、付着生物を注意深く取り去り、正常な成長をしている貝を選んで実験に供した。実験ごとに異なる貝を使用するので貝の均一性を保つことに努め、殻長の外に稚貝の収容密度や垂下水深等の垂下条件にも注意を払った。

2 実験内容とその条件

1回の実験は1日目の底面における分布状況を見る実験と2日目の非付着貝を使った付着能力の再実験で構成され、それぞれの実験条件は次のとおりである。

1) 底面における分布状況を見る実験

底質の種類として砂と平板の組合せ方式を採用し、7月20日から10月31日まで第1表に示す条件の下に実験を行なった。実験水槽は稚貝の成長に従いホーローびきのバット、塩化ビニール製のトロ函、側壁がガラスの大型水槽と適宜変更した。水槽の大きさと底面の配置図を第1図に示し

た。トロ函での実験から底面を8等分し、砂区と平板区の面積を等しくし、かつ表面の高さが等しくなるように調整した。水槽、砂、平板は実験ごとによく洗浄して使用した。実験中の昼間は実験室のけい光灯を使用し、日長は自然の状態とした。1日目の実験終了の朝の観察は点灯すると貝が動くので、点灯前に行なった。

2) 非付着貝の再実験

1日目の実験で付着しなかった貝について、付着能力を吟味する目的でホーローバットに移し、海水かけ流しで1日放置した。ホーローバットはトロ函や大型水槽より小さく、底は硬く水位も浅いので、貝の安定にとってはきわめて悪い条件となっている。

3 実験手順と観察項目

① 午前中に供試貝を実験水槽の底面に均一に分布するよう散布する。

② 翌日朝最終観察

観察項目：付着した稚貝の付着場所（壁面、平板、その他）別の個体数計数

付着しない貝の砂区、平板区ごとの個体数計数

砂区内での蝶番部の通称耳の部分を含めた左殻全体に砂をのせた貝（砂かぶり貝）の計数

③ 付着貝、非付着貝および砂区、平板区に分けた個体の殻高測定

④ 砂区貝、平板区貝別の非付着貝をホーローバットに移し再実験

⑤ 翌日朝、付着貝、非付着貝の計数とそれぞれの群別の殻高測定

第1表 供試貝および実験条件

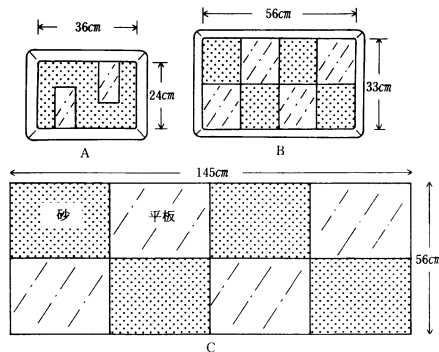
実験 No.	開始 月 日	供試貝 数 (個)	平均殻高 (mm)	変動 ¹⁾ 係数	実験 ²⁾ 水槽	海水 ³⁾	水温 (°C)	貝の密度 (個体/m ²)	貝の面積率 ⁴⁾ (%)
1	7.20	441	5.9±1.0	0.18	A	A	23.2前後	5,250	14.0
2	8.8	80	12.8±1.5	0.12	A	A	20.4前後	964	11.9
3	8.9	100	13.5±1.1	0.08	B	C	23.8前後	549	7.7
4	8.17	98	14.6±1.1	0.07	B	B	20.0~20.4	538	8.9
5	8.24	100	17.3±1.4	0.08	B	B	19.8~20.1	549	12.7
6	8.31	80	18.9±1.0	0.05	B	B	19.5~19.6	440	12.1
7	9.7	80	20.4±0.9	0.04	B	B	20.0~20.8	440	14.1
8	9.13	100	16.9±1.4	0.08	B	B	19.4~20.3	549	12.1
9	9.17	80	21.8±1.5	0.07	B	B	19.4~19.7	440	16.2
10	9.27	80	24.2±1.1	0.05	B	B	19.8~20.4	440	19.9
10'	9.27	99	21.8±1.7	0.08	C	C	18.8~20.2	122	4.6
11	10.4	60	23.6±1.5	0.06	B	B	18.3~18.8	330	14.2
12	10.11	59	27.2±1.6	0.06	B	B	18.4~18.8	324	18.6
13	10.18	50	30.7±1.7	0.06	B	B	18.6~18.8	275	20.0
14	10.25	110	30.9±1.8	0.06	C	C	17.0~18.0	135	10.2
15	10.31	110	32.8±2.1	0.06	C	C	16.0~18.9	135	11.4

1) 標準偏差/平均殻高

2) A：ホーローバット B：トロ函 C：大型水槽

3) A：濾過海水かけ流し B：水温制御濾過海水かけ流し C：濾過海水止水+通気

4) (平均殻高を直径とした円の面積) × N / 水槽底面積



第1図 水槽の大きさと砂・平板の配置

A : ホーローバット B : トロ函 C : 大型水槽
 864cm³ 1,848cm³ 8,120cm³

結 果

水槽内における稚貝の分布状況（1日目の実験）と非付着貝の再実験（2日目の実験）で観察された各種観察項目別の個体数をまとめ付表-1に示した。付表-1をもとに計算した非付着貝の出現率や砂区への分布率、およびそれぞれの平均殻高値等をまとめ付表-2に示した。

I 付着能力の変化

1) 水槽壁面に付着した貝について

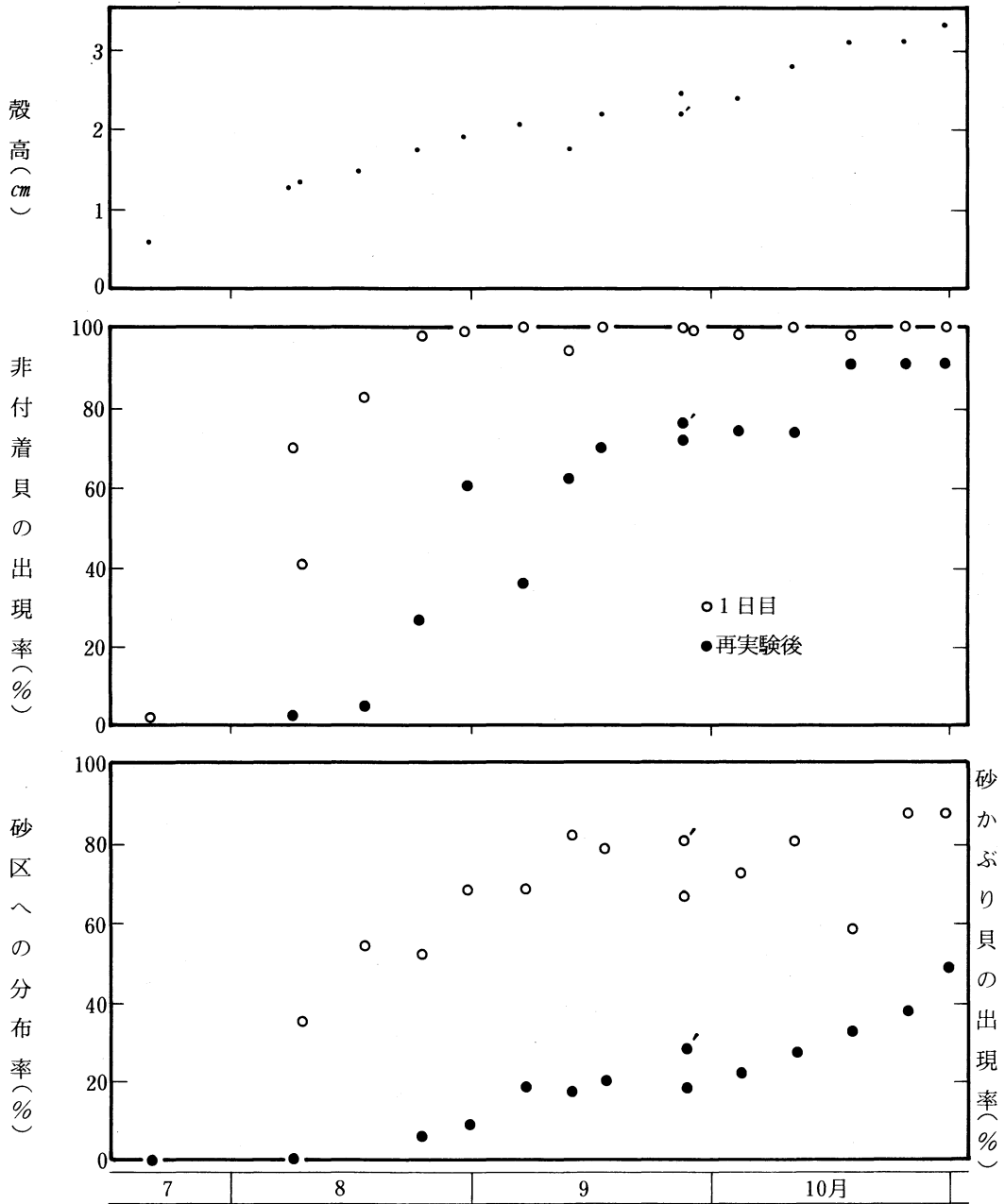
7月20日のNo.1の実験では供試貝の平均殻高が5.9mmと小さいため、水槽に収容した時から殻の開閉運動により底面から離れて活ばつに泳ぎまわる貝が多く、実験終了時にはほとんどの貝が水槽の壁面に付着し、底面の平板や砂に分布する貝は非常に少ない状態となった。実験No.3からのトロ函での実験では壁面付着貝はNo.3、4、5、8に現われ、それぞれの殻高範囲は11~14、12~15、16~18、14~15mm台であった。実験No.6、7および9以降は壁面に付着する貝は現われず、それらの供試貝の最小殻高は16、18および19mm台であった。この結果からこのような実験条件で遊泳により壁面に付着する貝の最大殻高は18mm台であった。

2) 底面に分布した貝の付着状況

底面に分布した貝のうち平板区の貝はNo.4の実験までは平板に付着する貝が多く、とくにNo.3では平板区の89%が付着した。No.5の実験からは付着する貝はまれになったが、最も遅くになって付着したのはNo.13（10月18日）の殻高28mm台の貝であった。一方砂区の貝の付着貝は全て他の個体（貝殻）に付着した貝であったが、その数はNo.3の実験以降はNo.10'で1個現われただけで、きわめて少なかった。

平板区における付着貝と非付着貝の平均殻高を比較すると、実験No.3では13.2、14.2mm、No.4では13.8、14.8mmとなり、いずれも付着貝が小さく、非付着貝は砂区の非付着貝と同等あるいは少し大きい傾向があった。

1日目の実験で水槽内における付着状況を供試貝中の非付着貝の出現率として時間を横軸にとつて第2図に示した。8月上旬の平均殻高13mm付近から付着しない貝が多くなり8月下旬の17mm付近では98%と高まり以後高い率を維持した。



第2図 供試貝の平均殻高(上)、非付着貝の出現率(中)
 および砂区への分布率(○)と砂かぶり貝の出現率(●)(下)

3) 非付着貝の再実験による付着状況

平板区と砂区における非付着貝について、底面や水槽の条件を変えることにより付着するか否かの再実験を試みた結果、殻高が小さい時期は大部分の貝が付着するのが認められ、貝の成長とともに非付着貝の比率が高まった。平板区の貝では№14、15では付着する貝が出現しなくなったが、砂区の貝は一般に平板区の貝と較べ付着貝の比率が高く、№14、15の実験でも96個体中10個の付着貝が出現した。この再実験により、トロ函中の非付着貝は水槽や底面の条件を変えることにより付着し、その比率は貝の成長とともに低くなることが判った。それらの様子を全非付着貝の出現率として第2図に示した。8月中旬までは10%以下であるが、9月上旬頃には60%となり、10月下旬には90%を越えた。前日のトロ函での非付着貝の出現率と較べると8月～9月上旬の実験でその差が大きく現われ、その時の平均殻高はおよそ20mm以下であった。

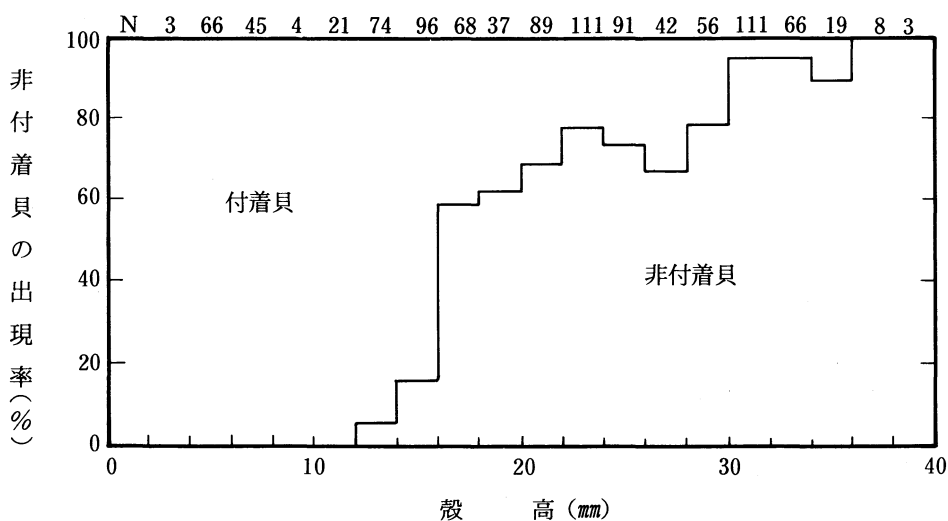
再実験後の付着状況を平板区の貝と砂区の貝で比較すると、付表-2に示したように少数の実験例をのぞき砂区貝の付着率が高かった。これは付着能力のある貝が砂区内では非付着貝として数多く分布する（選択している）ことを示している。

4) 殻長別にみた付着貝と非付着貝の出現率（再実験後）

1日目の実験で得た付着貝と再実験後の付着貝の殻高および再実験後の非付着貝の殻高を2mmごとの階級に区分し、殻高区分ごとの付着貝・非付着貝の出現率を求め第3図に示した。

なお、計算に当っては再実験後の殻高を測定しなかった№3、5、6、7の実験を除いた。第3図より、再実験後の非付着貝は殻高12mm台から出現し始め、16mm台では59%と上昇し、22mm台では78%、30mm台以上では95%を越えることが判る。

1回の実験の結果では上記のような殻高と付着能力の関係は明瞭に現われないが、平均殻高で比較すると実験ごとに少しずつ非付着貝の方が大きく、その差は平均殻高が26mmを越える№12から大きくなる傾向があった。（付表-2参照）



第3図 殻高別にみた付着貝、非付着貝の出現率 (%)

再実験後の結果を加えた値、上段の数字は計算に用いた貝の数

II 底面における分布状況の変化

1) 砂区への分布率（選択性）について

付表-2に示した砂区への分布率の変化を図として第2図に示した。供試貝数に対する砂区への分布率は№6（8月31日、 $\overline{SH}=18.9mm$ ）以降68%を越え、№8（9月13日、 $\overline{SH}=16.9mm$ ）には82%まで達したが、その数の分布率の上昇は停滞し、№13（10月18日、 $\overline{SH}=30.7mm$ ）では逆に58%に低下した。この時の状況は貝の砂かぶり行動（後述）によって平板上に砂が移動し、平板の性質が一部失なわれていたことや、付表-2に示したように貝の面積率が大きく、底面積の狭さに起因していると思われたので、次回の実験では大型水槽を使用し、№14、15では最高の87%の結果を得た。底面積の狭さが分布率に与えた影響については№10と№10'の同時期に密度を変えた実験例により明瞭である。

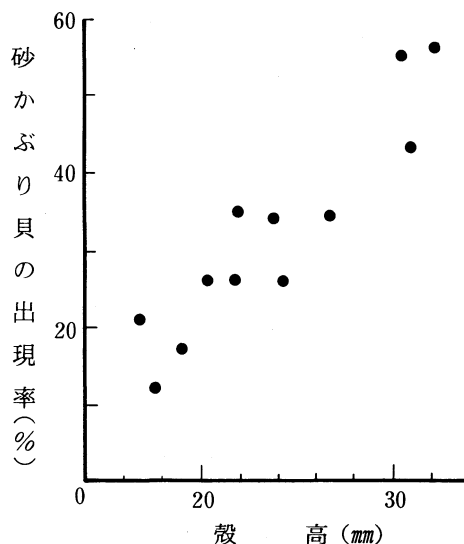
平板区と砂区への分布が同じであれば、50%となるので、50%を基準として考えると、砂区への分布率（選択性）が高くなる状況は、前述した再実験後の非付着貝の出現率の変化とよく一致した。これは付着機能の変化と砂への分布という行動の変化がほぼ同時に起こっていることを示している。

2) 砂かぶり貝の出現状況

砂かぶり貝とは砂に分布した非付着貝にだけ現われる貝のことで、殻の開閉運動により水流を起こし、周囲の砂をまきあげて殻の上のせ、貝自身も水平方向の微妙な運動により砂に埋まった状態の貝を指している。ここでは単に左殻に砂をのせた貝でなく蝶番部の通称耳の部分にまで十分砂をのせ、安定した状態となっている貝だけを砂かぶり貝として計数している。この砂かぶり貝の観察数、出現率等を付表-1、付表-2に示すとともに、供試貝全数に対するこの貝の出現率を第2図に示した。砂かぶり貝は8月下旬頃から出現し始め、次第に増加し9月中旬には20%、10月末には49%となった。砂区に分布した貝の中で出現率を求めると、もっと高くなり、最大55%にまで達した。この変化を貝の成長段階別に見る目的で砂区に分布した貝の平均殻高と砂かぶり貝の出現率の関係として見ると、第4図のような結果が得られた。殻高18mmでは15%前後、24mmでは30%前後、30mmを越えると50%を越え、貝が大きくなるに従って砂かぶり貝の出現率も大きくなるのが明らかになった。

3) 明るさの変化に対する反応

№6の実験（8月31日、 $\overline{SH}=18.9$ ）から昼間部屋の照明を変えたり、人影による照度の変化および翌朝の最終観察時に部屋の照明を点灯する場合等に貝が急に動き回ることが観察された。



第4図 砂区に分布した貝の平均殻高と砂かぶり貝の出現率

考 察

1 付着能力について

1日目の実験で付着しなかった貝が2日目の再実験では付着する貝が多数出現し、とくに殻高が小さい時期に顕著であった。その原因を考えると、再実験の条件は貝自身を不安定にする要因が強く、貝が安定を求めするために足糸の分泌による付着を促したと考えられる。ではどのような条件が貝の安定にかかわったかを考えると、再実験ではホローバットを使用したため水槽が狭くこのことは貝相互間の干渉を大きくし、貝の移動行動を促し、水のゆれを起こした。水量が少ないことは海水の注水や貝の移動による水のゆれを大きくした。底面が硬いことは貝自身の不安定につながった。このような条件に貝自身の自重による安定度—これは成長に伴ない大きくなる—が加わり大きな差となったと考えられる。1日目の実験では殻高17mm付近で付着する貝はなくなったが、再実験では付着する貝がなくなったのは36mmであった。このように貝が安定できない条件では付着する貝が多く、その変化も貝自身の安定度によって相対的に変化すると考えられる。

2 砂への選択性について

砂区へ分布する貝が平板より多くなり始める時期は、壁面に付着するような遊泳能力を持つ時期が過ぎて、底面に分布した貝の中で付着しない貝が出現し始める時期と一致している。このことは付着能力が次第に小さくなることにより、貝自身の安定化行動を足糸による付着ではなく、不安定な硬い平板を回避し水平移動の行動を起こさせ、結果として砂区へ加入し、砂の上が平板上より安定していることを認識し、そこで生活するようになると解釈される。硬い平板上では動き回る期間が長くつづき、貝同志が重なり合うことによって安定を求めることが関野(1980)で報告され、本誌「ホタテガイの行動(1)」によっても短時間に砂区へ移動することが確かめられていることから、底生生活期に入った稚貝は何らかの方法で貝自身の安定を求めるとは本能的なものであろう。このような行動の結果として砂に分布することを砂への選択性という言葉で表現してよいものか疑問であるが、ここでは他に適当な表現がないので便宜的に使用している次第である。

3 砂かぶり(砂掘り)行動について

砂区に分布した貝が、貝の成長に伴ない次第に砂をかぶり自身を砂の中にうずめてゆく行動は、砂上での典型的な貝の安定化行動と解釈され、本能的なものであろう。耳の部分まで砂をかぶらない不完全な砂かぶり貝は殻高14mm付近から出現しているので、このような行動が完全なものになるためには貝自身の重さや、閉殻筋の発達等がかかわっているものと思われる。

4 ホタテガイ稚貝期の生態と行動様式のまとめ

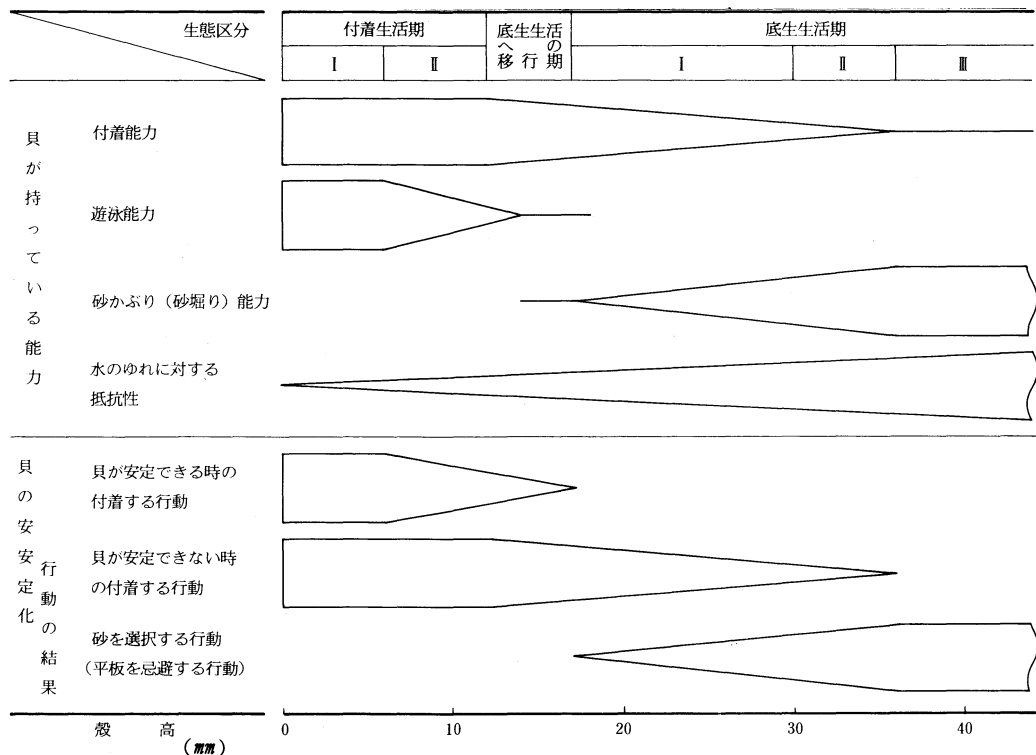
本実験で明らかにされたホタテガイ稚貝期の付着能力や砂への選択性等についての結果をもとに、それらが成長に伴ないどのように変化するかを模式的に描くとともに、それより得られた稚貝の生態的に区分されるステージについて名称を与えることを試みそれらを第5図に示した。

図を描くに当たって規準としたデータは、付着能力は再実験における付着貝の出現率、遊泳能力は1日目の実験で壁面に付着した貝の出現率、砂かぶり能力は1日目の砂かぶり貝の出現率、水のゆれに対する抵抗性は単純に貝の大きさを示したが、実際は重量に比例すると思われるので、直線的にはならない。下段は安定化行動の結果を示し、貝が安定できる場合の付着行動は1日目の付着貝

の出現率、貝が安定できない場合の付着行動は再実験における付着貝の出現率、砂を選択する行動については1日目の砂区への分布率である。

生態的に区分される各ステージの名称の意味するところは次のとおりである。

- ・付着生活期（Ⅰ）；付着能力・遊泳能力とともに強く、安定できる環境でも付着によって貝の安定をはかる時期。この期間に形成する貝殻の形態については、高橋（1980）の報告した「初期の成殻」を持つ時期と重なる。殻高約6mm以下。
- ・付着生活期（Ⅱ）；遊泳能力は次第に弱まり、付着能力は強いが安定できる環境では付着しない貝が現われる。この時期から殻は成殻となる。殻高約6～12mm。
- ・底生生活への移行期；付着生活期と底生生活期両者の生態をもち、どちらも区分できない。遊泳能力は無くなり、安定できる環境では付着しなくなる。砂への選択性は未だ現われない。殻高約12～17mm。
- ・底生生活期（Ⅰ）；安定できない環境では付着する貝があるが、砂かぶり貝や砂を選択する貝が現われ、底生生活に適応した生態を持ち始める。殻高約17～30mm。
- ・底生生活期（Ⅱ）；大部分の貝が砂かぶり能力をもち、移動することにより砂を選択するようになる。安定できない環境では少数の貝は付着するが、貝の自重も重くなり水のゆれに対する抵抗性も強く、底生生活にほぼ適応する時期。殻高約30～36mm。
- ・底生生活期（Ⅲ）；砂かぶり能力、砂への選択性ともに強く、付着能力はほとんど消失し、底生生活に完全に適応する時期。殻高約36mm以上。



第5図 ホタテガイ稚貝期の成長に伴う生態・行動様式の模式図

以上のようにホタテガイ稚貝の行動様式からステージの区分を試みたが、生理学・解剖学的な所見を欠落したまま区分し名称を与えているので、今後の研究で明らかになることを期待している。ただし前述したように、形成される貝殻の形態が採苗器から採取した付着稚貝では殻高4～9mm、自然発生貝では殻高4mmを境として初期の成殻から成殻に大きく変化することが報告されており、この大きさの稚貝に生理・生態学的な1つの節目が存在することを注目すべき事項として付記しておく。

さらに感覚器官の発達に関連して、照度の変化に対して動き回る反応が平均殻高 18.9 ± 1.0 の貝(底生生活期(I))から見え始めたことも注目すべき事項と思われる。

引用文献

- 関野哲夫(1980)ホタテガイの行動 貝類養殖漁場適正利用技術開発研究報告書
高橋克成(1979)ホタテガイ異常へい死対策試験 — 貝の手入・収容密度・施設の振動等についての検討 — 青森県水産増殖センター事業概要第8号
高橋克成(1980)ホタテガイ貝殻の表面彫刻とその諸変化について 同第9号
高橋克成(1985)ホタテガイの行動(1) 青森県水産増殖センター事業報告第14号

付表-1 各種観察個体数の一覧表

実験 No.	供試 貝数	水槽内分布実験								非付着貝再実験									
		壁面		平板区		砂区		境界		付着 貝計	非付着 貝計	砂かぶり 貝	平板区		砂区		付着 貝計	非付着 貝計	
		付着	非付着	付着	非付着	付着	非付着	付着	非付着				付着	非付着	付着	非付着			
1	441	431	0	4	2	4	0	433	8	0	-	-	-	-	-	-	433	<	-
2	80	3	16	8	5	48	0	24	56	0				(54	2	0)	78		2
3	100	11	48	6	0	35	0	59	41	+	-	-	-	-	-	-	59	<	-
4	98	8	9	27	0	54	0	17	81	+	25	2	0	51	3	0	93		5
5	100	2	0	46	0	49	3	2	98	5	39	7	0	30	19	0	71		26
6	80	0	1	25	0	54	0	1	79	9	5	20	0	25	29	0	31		49
7	80	0	0	26	0	54	0	0	80	14	22	4	0	29	25	0	51		29
8	100	3	3	12	0	82	0	6	94	17	9	3	0	23	59	0	38		62
9	80	0	0	18	0	61	1	0	80	16	2	16	0	22	39	0	24		55
10	80	0	0	27	0	53	0	0	80	14	4	21	2	18	35	0	22		56
10'	99	0	0	19	1	79	0	1	98	26	7	12	0	16	61	3	24		73
11	60	0	1	16	0	38	5	1	59	5	1	15	0	11	22	5	13		37
12	59	0	0	12	0	47	0	0	59	16	3	8	1	12	34	1	15		42
13	50	0	1	20	0	29	0	1	49	16	1	19	0	1	11	17	3		30
14	110	0	0	14	0	96	0	0	110	41	0	14	0	10	86	0	10		100
15	110	0	0	14	0	96	0	0	110	53	0	14	0	10	86	0	10		100

- 1) 砂区非付着貝に観察された殻上に砂をかぶり右殻を埋没させている個体、No. 3～5の+印は耳の部分まで砂をかぶっていない不完全な状態の個体が観察されたことを示す。
- 2) 再実験の際、翌日ホーローバットから飛び出した個体。
- 3) 前日の実験で付着した個体を加えた数。

付表-2 出現率と殻高および貝の面積率の計算値

実験 No.	付着行動関係				分布行動関係							
	非付着貝の 出現率 (%)		再実験後の 平均殻高 (mm)		砂分 区布 への 率 (%)	砂かぶり貝 の出現率 (%)		平均殻高 (mm)			貝の 面積率 (%)	
	水槽 内	再実 験	付着貝	非付 着貝		全体 比	砂区 内比	壁面	平板区	砂区	板区	砂区
1	2	-	5.9±1.0	-	-	0	0	5.9±1.0	-	-	-	-
2	70	3	12.8±1.5	-	-	0	0	-	-	-	-	-
3	41	-	-	-	35	+	-	12.8±1.0	13.3±1.1	13.9±1.0	8.1	5.7
4	83	5	-	-	55	+	-	14.1±1.1	14.6±0.9	14.7±1.1	6.5	9.9
5	98	27	-	-	51	6	10	16、18	17.0±1.5	17.6±1.3	11.7	13.3
6	99	61	-	-	68	9	17	-	18.9±0.8	19.0±1.0	7.9	16.6
7	100	36	-	-	68	18	26	-	20.4±0.9	20.4±0.9	9.2	19.1
8	94	62	16.9±1.5	16.9±1.4	82	17	21	14.8±0.6	17.3±1.5	16.9±1.4	3.8	19.9
9	100	70	21.5±1.6	21.9±1.5	77	20	26	-	22.0±1.3	21.8±1.6	7.6	24.8
10	100	72	24.0±1.0	24.2±1.2	66	18	26	-	24.0±1.0	24.3±1.2	13.2	26.6
10'	99	76	21.5±1.6	21.9±1.6	81	28	33	-	21.3±1.9	22.0±1.6	1.7	7.5
11	98	74	23.5±1.3	23.7±1.6	68	22	13	-	23.1±1.4	23.9±1.5	8.8	19.7
12	100	74	26.6±0.8	27.4±1.8	80	27	34	-	27.3±1.3	27.1±1.7	7.6	29.3
13	98	91	28.8±0.6	30.7±1.8	58	32	55	-	30.3±1.9	31.0±1.5	16.4	23.7
14	100	91	29.2±1.6	31.1±1.7	87	37	43	-	30.9±2.7	30.9±1.7	2.6	17.7
15	100	91	31.7±2.1	32.9±2.0	87	49	55	-	33.5±1.9	32.7±2.1	3.0	19.8

1) 再実験後の非付着貝数 / (供試貝数 - 境界分布数 - 再実験貝中の他の数)