ヒメエゾボラにおける同化量の季節変化

藤永克昭, 中尾 繁

(1995年9月20日受付)

Seasonal Change in Assimilation Energy of *Neptunea arthritica*Katsuaki Fujinaga*¹ and Shigeru Nakao*²

Seasonal changes in the assimilation energy of *Neptunea arthritica* in Usu Bay, Hokkaido were examined. In adults, energy directed to growth was largest in summer, and energy accumulated as reproductive output was largest in autumn. The assimilation energy levels that sustained metabolism during those periods were considerably higher than during winter and spring. The assimilation energy levels in immature individuals showed less variation than in adults.

Net growth efficiency exhibited a convex curve with a peak (49.4%) at 2 years old. In both males and females, the proportion of assimilation energy utilized for reproductive output increased with age. The proportion of investment in females was 3 to 6 times that of males, owing to the production of egg capsules. The production efficiency of adults remained relatively constant at 35 to 40%, except for 5 years male, which showed 25.0%.

キーワード: ヒメエゾボラ, 同化量, 軟体部, 生殖物質, 殻, 代謝, 純成長効率, 生産効率

エゾバイ科の大型腹足類であるヒメエゾボラ *Neptunea arthritica* は、東北、北海道や沿海州の沿岸域に分布し、地域によっては重要な浅海漁獲物となっている。これまでヒメエゾボラの生態学的な研究は、繁殖¹⁻⁶⁾、成長^{7,8)}と移動様式⁹⁾に限られており、生物生産過程については調査されていない。生物生産過程に関する知見は、分布や移動などをエネルギー摂取の側面から説明するとともに、最適漁獲量の見積りに対してエネルギー収支や回転率の点から重量的基礎を与える重要な事項である。本研究では、ヒメエゾボラ個体群のエネルギー収支を明らかにする上で必要となる個体の同化エネルギーについて調査した。

同化エネルギー A は、成長、生殖物質、呼吸、粘液と代謝排泄物の合計値として次式で求められる。¹⁰⁻¹²⁾

$$A = Pg + Pr + R + M + U$$

ここで、 Pg : 成長、 Pr : 生殖物質、 R : 呼吸、 M : 粘液、そして U : 代謝排泄物である。一般に、殻に向けられるエネルギー量は、殻のエネルギー含量の低さのため無視されている。しかし、未成熟個体と成体個体の成長様式を比較する場合、殻の生産量を推定した方が成長段階による成長様式の相違がより明らかになると思われる。ここでは、粘液と代謝排泄物を除く各項目へのエネ

ルギー量を年齢ごとに求め、ヒメエゾボラの個体の同化エネルギー量を明らかにするとともに、季節や成長に伴うエネルギー配分の変化を検討した。

材料および方法

ヒメエゾボラは、北海道噴火湾湾奥部に位置する有珠湾で採集した。採集した個体は、生殖巣指数の測定、乾燥重量の測定とカロリー含量の分析および酸素消費に関する実験に供した。生殖巣指数 (生殖巣重量 (g)/軟体部重量 (g) $\times 100$) は、1977年8月から1978年9月にかけて毎月採集した個体を用いて測定した。

乾燥重量とカロリー含量の測定は、1985年5月から1986年3月にかけて2カ月ごとに採集した個体を用いた。採集した個体は殻高を測定した後、殻、軟体部と生殖巣に分けた。次に、それらの部位を約70°Cの温度で恒量になるまで乾燥し、秤量した。その後軟体部と生殖巣を粉碎し、試料をカロリー含量の分析に供した。ただし、殻のカロリー含量は Vinogradov¹³⁾ によった。カロリー含量は Y.M. 燃研式デジタル熱量計 (吉田製作所) を用いて測定した。

有珠湾の水温は1977年8月から1978年9月にかけて、湾口付近の定点 (水深1m) で計測した (Fig. 1)。

*¹ 道都大学教養部 (Liberal Arts, Dohto University, Monbetsu, Hokkaido 094, Japan).

*² 北海道大学水産学部 (Faculty of Fisheries, Hokkaido University, Hakodate, Hokkaido 041, Japan).

Fig. 1. Seasonal change in water temperature (1 m depth layer) near the mouth of Usu Bay.

呼吸 R 代謝エネルギー量は、酸素消費量に酸素カロリー当量 (3.34 cal/mgO_2)¹⁴⁾ を乗ずる方法によって推定した。酸素消費に関する実験は、1985 年 5 月から 1986 年 3 月まで 2 カ月ごとに実施し、実験にあたっては、酸素消費の日周変化と酸素張力の影響を考慮し、およそ 30 時間にわたって、測定終了時の酸素濃度が飽和濃度の 50% 以下にならない時間間隔で連続して酸素消費量を測定した。実験は、 2.1°C から 18.0°C の範囲の水温で行った。実験には、殻の付着物を除去した後、無給餌・流水で約 24 時間馴致した殻高 30~95 mm の範囲の 8~10 個体を用いた。光は、日中は窓からの自然光のみを利用し、夜間は測定に伴う操作時以外照明を使用しなかった。密閉止水式で実験を行い、海水は脱脂綿で濾過したものを用いた。1 ないし 2 個体を容量 250~650 ml の容器に入れ、気泡が入らないように密閉し一定時間放置した。各測定の開始時と終了時に海水を採集し、両者の溶存酸素量の差を個体の酸素消費量とした。溶存酸素量は、Winkler 法によって定量した。

成長 P_g 成長を体成長と殻の成長に分けて求めた。有珠湾に生息するヒメエゾボラの成長については Fujinaga⁹⁾ によって報告されている (Table 1)。Table 1 に示した月齢と殻高との関係に基づいて算出した各年齢個体の各月の殻高を、殻高-軟体部重量関係と殻高-殻重量関係の回帰式に代入することにより、各年齢個体の体成長と殻の成長を求めた。殻高-軟体部重量関係の回帰式は、成熟と生殖周期の相違⁴⁾、そして殻高-殻重量関係は成熟後の殻の肥厚^{15,16)} を考慮し、未成熟個体、雄個体と雌個体に分けた。初成熟に達する大きさに基づいて、⁴⁾ 雄は殻高 50 mm 以上、雌は殻高 60 mm 以上の個体を成体個体とみなした。殻高-軟体部重量関係の回帰式は、成体個体における産卵期とその直後の時期 (5 月~8 月) を除き 2 カ月ごとに作成したが、殻高-殻重量関係は周年同一の式を適用した。

生殖物質 P_r 各年齢個体における生殖巣重量の季節

Table 1. The growth formulae in shell height at age in month obtained by applying the Gompert's growth equation: $SH_t = SH_\infty e^{-ae^{-b(t-12m)}}$; where SH_t is the length (mm) at age in month (t), SH_∞ is the ultimate length (mm), m is the age in year, and a and b are constants

Age in month (t)	Age in year (m)	SH_∞	a	b
1~10	0	23.55	1.057	0.099
13~24	1	32.51	0.769	0.288
25~36	2	52.12	0.555	0.280
37~48	3	66.99	0.258	0.276
49~60	4	80.72	0.189	0.269
61~72	5	87.90	0.101	0.412

The age of individuals in year increases in July. For only the 0 age group, t is the age in month from the time of hatching (September).

Fig. 2. Seasonal changes in gonad somatic index (GSI).

Solid circles and vertical bars indicate the means and standard deviations, respectively.

変化は、殻高-生殖巣重量関係の回帰式に Table 1 によって算出した各月の殻高を代入することにより推定した。殻高-生殖巣重量関係の回帰式は生殖巣指数 (GSI) の変化過程に基づいて (Fig. 2)、雄は GSI が下降する 9 月から 2 月まで、そして雌は産卵期とその直後の時期の 5 月から 8 月までは毎月作成し、それ以外の時期は 2 カ月ごとに求めた。

結 果

呼吸 R 2 カ月ごとに実施した酸素消費に関する実験の結果を、いくつかの温度条件における体重に対する単位時間あたりの酸素消費量の平均値として示すと Fig. 3 となる。それぞれの水温において、個体の酸素消費量 ($R: \text{mgO}_2 \cdot \text{ind.}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) は体重 ($W: \text{g dry weight}$) の

Fig. 3. Relationship between oxygen consumption and soft body weight of *Neptunea arthritica* at different water temperatures.

The scale is a double-logarithmic plot.

○: May 1985 (7.7°C), ●: July (15.7°C), □: September (18.0°C), ■: November (10.0°C), △: January 1986 (5.6°C), ▲: March (2.1°C).

増加に伴って指数関数的に増大し、両者の関係は $R = aW^b$ の式で表わされる。ここで、 a と b は定数である。さらに、水温間で各直線の傾斜に有意な差が認められないので (共分散分析, $p > 0.01$), 酸素消費量を個体の乾燥重量と水温とを変数とする次の重回帰式から算出した。

$$R = 0.060 W^{0.690} 10^{0.049t} \quad (r = 0.953, n = 48)$$

ここで、 t は水温 (°C) である。本研究では、各月の個

体の乾燥重量と水温 (Fig. 1) を代入して得られた 1 時間あたりの酸素消費量に酸素カロリー当量を乗じ、標準代謝量としての呼吸量を求めた。

成長 Pg Table 1 に示した成長式に基づいて算出した各年齢個体の各月の殻高を、殻高-軟体部重量関係 (Table 2) と殻高-殻重量関係 (Table 3) の回帰式に代入し、それぞれの年齢個体の各月の軟体部と殻の乾燥重量を求めた。連続する 2 カ月の重量差として得られる軟体部と殻の月間成長量にそれぞれのカロリー含量 (Table 4) を乗じ、成長量をカロリーに換算した。

生殖物質 Pr 生殖物質の産生量と放出量は、Table

Table 3. Shell height (x : mm)-shell weight (y : g dry weight) regression equations ($\log y = a \log x - b$) for immatures and matures (male and female)

	Sex	a	b	
Mature	Male	2.099	2.644	($r = 0.939, n = 100$)
	Female	2.368	3.156	($r = 0.905, n = 59$)
Immature		2.144	2.725	($r = 0.957, n = 29$)

Table 4. Caloric content values ($\pm$ SD) for soft body parts, gonads and shell of *Neptunea arthritica*

Body part	Caloric contents (cal·g dry wt ⁻¹)
Soft body part	5103 $\pm$ 69 ($n = 18$)
Ovary	6775 $\pm$ 159 ($n = 7$)
Testis	5029 $\pm$ 80 ($n = 5$)
Shell	56*

* From Vinogradov¹³.

Table 2. Shell height (x : mm)-soft body part weight (y : g dry weight) regression equations ($\log y = a \log x - b$) for immatures and matures (male and female)

Month	Mature					
	Male		Female		Immature	
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>b</i>
July	3.695	6.258 (<i>r</i> =0.984, <i>n</i> =18)	3.337	5.588 (<i>r</i> =0.946, <i>n</i> =17)		
Aug	3.578	6.032 (<i>r</i> =0.968, <i>n</i> =18)	3.128	5.165 (<i>r</i> =0.908, <i>n</i> =15)	3.772	6.308 (<i>r</i> =0.996, <i>n</i> =31)
Sep-Oct	3.751	6.332 (<i>r</i> =0.983, <i>n</i> =32)	3.305	5.492 (<i>r</i> =0.964, <i>n</i> =27)		
Nov-Dec	3.815	6.445 (<i>r</i> =0.984, <i>n</i> =33)	3.270	5.408 (<i>r</i> =0.930, <i>n</i> =26)	3.841	6.418 (<i>r</i> =0.994, <i>n</i> =33)
Jan-Feb	3.863	6.554 (<i>r</i> =0.986, <i>n</i> =35)	3.480	5.808 (<i>r</i> =0.939, <i>n</i> =30)	3.391	5.718 (<i>r</i> =0.990, <i>n</i> =35)
Mar-Apr	3.722	6.284 (<i>r</i> =0.970, <i>n</i> =34)	3.008	4.934 (<i>r</i> =0.922, <i>n</i> =32)	3.413	5.723 (<i>r</i> =0.995, <i>n</i> =35)
May	3.602	6.061 (<i>r</i> =0.979, <i>n</i> =100)	3.340	5.590 (<i>r</i> =0.994, <i>n</i> =35)		
June	3.455	5.791 (<i>r</i> =0.974, <i>n</i> =19)	3.139	5.166 (<i>r</i> =0.952, <i>n</i> =17)	3.614	6.044 (<i>r</i> =0.996, <i>n</i> =30)

Soft body parts in matures include the operculum, but exclude the gonad.

1と殻高-生殖巣重量関係の回帰式 (Table 5) に基づいて求めた生殖巣重量の連続する2カ月の差に、雌雄それぞれの生殖巣のカロリー含量 (Table 4) を乗ずることによって求めた。ヒメエゾボラの場合、雌個体は卵の排出とともに capsule gland で産生される卵嚢も放出し、雄個体は交尾時まで精子を貯精嚢として機能する輸精管回旋部位に貯蔵する。したがって、殻高-生殖巣重

量関係の回帰式からは、卵と精子の産生量と卵の放出量が見積られるだけである。そこで、卵嚢物質と精子の放出量は、軟体部重量の減少から推定することにした。

各年齢個体の代謝、成長および生殖物質産生に使われる1年間のエネルギー量を、一括して Table 6 に示した。

同化量とエネルギー配分様式 同化エネルギーは、生

Table 5. Shell height (x : mm)-gonad weight (y : g dry weight) regression equations ($\log y = a \log x - b$) for matures (male and female)

Month	Male			Female		
	a	b		a	b	
July				2.554	5.679	($r=0.297, n=17$)
Aug	5.743	12.228	($r=0.927, n=36$)	6.204	12.765	($r=0.663, n=15$)
Sep	4.857	10.148	($r=0.808, n=19$)			
Oct	4.612	9.354	($r=0.940, n=14$)	4.862	9.858	($r=0.756, n=27$)
Nov	4.096	8.509	($r=0.914, n=14$)			
Dec	4.675	9.831	($r=0.959, n=19$)	8.961	17.375	($r=0.714, n=26$)
Jan	4.192	9.104	($r=0.928, n=18$)			
Feb	3.717	8.275	($r=0.958, n=17$)	7.241	14.060	($r=0.587, n=30$)
Mar-Apr	4.690	10.185	($r=0.935, n=34$)	7.576	14.691	($r=0.827, n=31$)
May				8.197	15.847	($r=0.574, n=74$)
June	4.715	10.229	($r=0.919, n=37$)	3.555	7.207	($r=0.348, n=17$)

Table 6. Energy allocation ($\text{cal} \cdot \text{yr}^{-1}$) of *Neptunea arthritica*

Immature						
Item	Age					
	0	I	II			
Assimilation A	396.2	3579.5	15643.7			
Growth Pg						
Soft body part	134.7	1402.3	7720.8			
Shell	41.6	152.5	364.1			
Respiration R	219.9	2024.7	7558.8			
Mature						
Item	Age					
	III		IV		V	
	Male	Female	Male	Female	Male	Female
Assimilation A	27946.3	29501.5	44649.7	48332.0	52319.5	60720.1
Growth Pg						
Soft body part	10535.8	9527.3	15105.4	13558.7	11466.4	9843.7
Shell	371.1	340.5	384.7	428.3	241.7	277.6
Respiration R	16665.2	18312.3	28215.2	29286.9	38985.0	39314.6
Reproductive output Pr						
Production	374.2	1321.4	944.4	5058.1	1626.4	11284.2
(Ejection)	(80.5)	(596.5)	(704.1)	(4678.7)	(1454.9)	(11033.6)

活環や生活史と密接に関連して変化すると考えられる。特に、成体個体では軟体部の成長と生殖巣の発達が結びついて同化エネルギーが使われ、そのためのエネルギー摂取が営まれているはずである。未成熟個体はⅠ齢、成体個体はⅣ齢を対象として、同化量 (U と M を除く) と各項目へのエネルギー量の季節変化を検討した (Fig. 4)。未成熟個体における同化量および成長や呼吸へのエネルギー量は、成体個体ほど大きな季節変動を示さない。同化量は水温の高い初夏から秋にかけて大きく、水温の低下する冬期と初春は少ない。軟体部へのエネルギー量は、負の成長が認められる3月と4月を除くと、季節によってそれほど大きな変化はみられない。成体個体における同化量と各項目へのエネルギー量は生殖物質に雌雄の差がみられるが、全体として雄と雌は同じような傾向を示している。同化量は7月と8月に最大を示し、その値は他の時期に比べるとかなり大きい。成長に向けられるエネルギー量はこの時期に最も高い値をとるが、生殖物質へのエネルギー量は雄は9月と10月に、そして雌は9月から12月に大きな値を示す。生殖物質

Fig. 4. Seasonal changes in assimilation energy of immature and mature (male and female) *Neptunea arthritica*.

Bars below the horizontal axis denote the ejection of reproductive output or the negative growth of soft body parts.

□: growth (including shell growth in matures), ▨: shell growth, ▤: reproductive output, ▦: respiration.

Fig. 5. Changes in energy allocation (%) with age in *Neptunea arthritica*. Each allocation for adults older than 3 years, except shells, is separately indicated for females (dotted line) and males (solid line).

○: soft body parts, □: shell, ■: respiration, ●: reproductive output.

の放出は雌雄とも主に5月と6月に行われるが、エネルギー量には非常に大きな差がみられ、5月と6月に放出される雌のエネルギー量は雄の約10倍にも達する。呼吸に使われるエネルギーは季節や年齢にかかわらず、ほぼ50%以上と大きな部分を占めている。

年齢を成長の指標として、成長に伴う同化量と各項目へのエネルギー量の変化を検討すると Fig. 5 となる。成長に費やされるエネルギーの割合の変化は、軟体部と殻とは様相が大きく異なる。殻へのエネルギー量は、Ⅲ齢からⅣ齢にかけての変化率を除外すれば、年齢とともにほぼ半減し、0 齢個体で 10.5% である割合はⅤ齢個体ではおよそ 0.5% にまで減少する。一方、軟体部に向けられるエネルギーの割合は、Ⅱ齢を頂点とする凸型の変化を示す。0 齢個体において同化エネルギーの 34.0% である割合は、Ⅱ齢時に 49.4% の最大を示した後減少し、Ⅴ齢になると雄は 21.9%、そして雌は 16.2% に低下している。呼吸によるエネルギー消費は、Ⅱ齢個体とⅤ齢の雄個体を除くと 60% 前後の割合を示すが、その割合は年齢とともに少しずつ増加する傾向にある。生殖へのエネルギーの割合は雌雄とも年齢とともに増加するが、GSI とカロリー含量の相違や卵嚢物質の有無により、雄と雌の生殖物質へのエネルギー量には 3~6 倍の大きな差が認められる (Table 6)。

考 察

生物生産過程の研究では、通常殻のエネルギー含量の低さのため殻に使われるエネルギー量の推定は行われていない。しかし、Palmer¹⁷⁾は殻の成長が体成長率を制限することを示唆している。本研究では、未成熟個体と

成体個体の成長様式の相違を明らかにするために、殻に向けられるエネルギー量を推定した。成体個体では殻に使われる同化エネルギー量の割合は1%前後と非常に小さかったが、未成熟個体の0齢個体では10.5%の値を示した。その後未成熟個体における殻への同化エネルギー量の割合は、年齢とともに半減した。この殻へのエネルギー量の割合の減少に伴って、軟体部の成長に費やされる同化エネルギー量の割合は年齢とともに増大した。このように、未成熟個体、特にその初期段階では、殻に使われるエネルギー量を推定した方が、その成長様式が明らかになるばかりでなく、より正確な生物生産過程に関する情報が得られると思われる。

一般に、海産腹足類の純成長効率（体成長に使われる同化エネルギーの割合）は、成長に伴って低下すると考えられている。¹⁸⁾しかし、有珠湾に生息するヒメエゾボラの純成長効率は、Ⅱ齢個体を頂点とする凸型の変化を示した。このことは、殻高から捉えた本種の成長⁹⁾がⅡ齢個体で最も大きく、その前後で小さくなることと一致する。一方、代謝エネルギー量の割合は、年齢とともに少しずつ増大する傾向にあるが、Ⅱ齢個体とⅤ齢の雄個体を除くと60%前後の比較的限られた範囲の値を示した。したがって、未成熟個体では殻の成長に向けられるエネルギーの割合が体成長の割合と逆の変化をみせ、そして成体個体では生殖に向けられるエネルギーの割合が体成長の割合と対照的に変化した。これらのことは、未成熟個体では体成長と殻の成長が密接に関連してエネルギーが配分され、そして成体個体では年齢とともに生殖に使われるエネルギーの割合が増大するが、逆に成長に費やされる割合はそれに対応して漸次低下することを示している。¹⁸⁾成体個体にみられるその傾向は、ヒメエゾボラの場合、雌個体において顕著であった。成体個体の生産効率（体成長と生殖に向けられる同化エネルギーの割合）は、Ⅴ齢の雄個体の25.0%を除くと、35~40%の範囲内にあった。

海産腹足類の純成長効率あるいは粗成長効率（体成長に使われる摂取したエネルギーの割合）は、一般に、種を代表する1つの値、¹⁹⁻²³⁾あるいは重量¹¹⁾や年齢¹⁰⁾の増大に伴ういくつかの異なる値として報告されている。しかし、同化量および成長や生殖へのエネルギー量は、季節によって大きく変動する。ヒメエゾボラの場合、成体個体では、成長が活発な夏⁹⁾には、同化量と成長へのエネルギー量は最大を示し、生殖巣の発達著しい秋⁴⁾は生殖物質として蓄積されるエネルギー量が大きい。また、成長が不活発な冬は、成長に向けられるエネルギー量と同化量は最も小さくなる。一方、未成熟個体における同化量と成長に使われるエネルギー量は、成体個体ほど大きな季節変動を示さない。藤永、中尾⁹⁾によると、

ヒメエゾボラの成体個体は、成長が活発な時期には餌生物が豊富な場所に生息し、未成熟個体は、周年、餌生物が豊富な場所に分布する。さらに、成体個体が生息場所から徐々に分散を開始する時期は、生殖巣が著しく発達する時期と対応している。このように同化量および成長や生殖へのエネルギー量の季節変化は、生息場所や移動などの生活史の把握に対して、エネルギー収支の側面から重要な情報を提供すると考えられる。

代謝エネルギー量を酸素消費量から推定するにあたって、本研究では、日周変化と酸素張力を考慮しながら、酸素消費量を個体の重量と水温とを変数とする重回帰式から算出した。しかし、代謝エネルギー量をより正確に見積るためには、上記の要因以外に活動、摂餌、成長や成熟度などの要因も考慮する必要がある。¹⁸⁾一般に、*Buccinum undatum*のような腐肉食性の傾向を有する腹足類は活動がそれほど活発でなく、摂食間隔はかなり長い傾向にある。²⁴⁾ヒメエゾボラのような摂餌のための穿孔器官を持たないより腐肉食性の強い腹足類においては、さらに運動は活発になり、摂食間隔も長くなると思われる。²⁵⁾したがって、ここで求めた代謝エネルギー量は過小評価されていると考えられるが、本研究では標準代謝量を代謝エネルギー量とみなすことにした。今後は成長や成熟度などの要因も考慮し、精度の高い代謝エネルギー量を推定することが重要と思われる。

海産腹足類における生物生産過程の研究では、多くが雌雄を一括して、生殖に向けられるエネルギー量を推定している。^{10,11,26)}本研究では、生殖周期、GSIと生殖巣のカロリー含量の相違や雌における卵嚢物質の産出を考慮して、雌雄に分けて生殖へのエネルギー量を算定したが、生殖巣のカロリー含量は周年同一の値を用いた。その結果、雌雄とも生殖に使われる同化量の割合は、年齢とともに増大するが、雌の割合は卵嚢物質の産出を反映し、雄の割合の3~6倍に達することがわかった。しかし、卵巣のカロリー含量は季節や成熟度によって大きく変動すると考えられる。²³⁾したがって、生殖周期に対応した卵巣のカロリー含量を適用した場合には、雌雄の差はさらに大きくなると予測される。このヒメエゾボラにみられる雌雄の生殖に向けられるエネルギーの割合の相違は、*Tegula funebris*,²⁰⁾ *Nerita*²¹⁾や*Patella vulgata*²³⁾に比較して、非常に大きい。ヒメエゾボラのように強固な卵嚢を産出する種では、雌雄に分けて生殖に向けられるエネルギー量を算定することが望ましいと思われる。

海産腹足類における粘液は、種々の役割の解明²⁷⁻³¹⁾に伴ってその重要性が強調されてきた。その結果、1980年代に入ると粘液はエネルギー収支式において単独の項目として組み入れられている。¹⁰⁻¹²⁾ヒメエゾボラでも今後同化量の把握には粘液に使われるエネルギー量

を考慮する必要があるが, ここでは, 定量解析の技術的な方法が障害となって粘液の項は削除した。また, 粘液以外にも, 個体の生物生産過程を検討するためには, いくつかの改善すべき点が上げられる。たとえば, 同化量と同時に食物摂取量を明らかにすること, 摂食活動に基づく呼吸量の測定や貯精嚢と capsule gland の重量変化から精子と卵嚢物質の放出量を推定することなどである。今後は, 今述べた点を改善し, さらに個体群の年齢組成やその数量変動を把握することによって, 個体群のエネルギー収支を明らかにすることが必要である。

謝 辞

本研究を進めるにあたり, 指導と助言をいただいた富士 昭北海道大学名誉教授に感謝の意を表する。また, 調査に際して多大の便宜をはかっていただいた北海道立函館水産試験場室蘭分場の故石川政雄氏, 有珠漁業協同組合の神戸弘志参事をはじめ同組合員各位に厚く御礼申し上げます。

文 献

- 宮脇三春: ヒメエソボラの産卵についての二, 三の観察。動維, 62, 199-201 (1953)。
- 高橋延昭, 高野和則, 村井 茂: ヒメエソボラ雄の生殖周期に関する組織学研究。北大水産研究彙報, 23, 65-72 (1972)。
- 高丸禮軒, 富士 昭: 北海道南部におけるヒメエソボラ *Neptunea arthritica* (Bernardi) の生殖周期。水産増殖, 29, 78-87 (1981)。
- 藤永克昭: ヒメエソボラ (*Neptunea arthritica* Bernardi) 個体群の繁殖生態。特に生殖周期と卵塊産出・稚貝孵出について。北大水産研究彙報, 36, 87-98 (1985)。
- K. Kawai, S. Yamaguchi, N. Ide, S. Goshima, and S. Nakao: Reproductive cycle and parasite infection in the neptune whelk *Neptunea arthritica* in Lagoon Saroma. *Ve-nus*, 53, 105-112 (1994)。
- 藤永克昭, 中尾 繁: ヒメエソボラ *Neptunea arthritica* の孵化率と胚の死亡要因。日本誌, 61, 531-539 (1995)。
- 伊藤 博: 風連湖のヒメエソボラの分布と環境。根室湾海域総合開発事業調査報告, 107-114 (1982)。
- K. Fujinaga: On the growth pattern of the neptune whelk: *Neptunea arthritica* Bernardi. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 38, 191-202 (1987)。
- 藤永克昭, 中尾 繁: ヒメエソボラ *Neptunea arthritica* Bernardi の移動様式, 特に繁殖と摂食活動との関連。日生態会誌, 44, 331-338 (1994)。
- G. M. Branch: The biology of limpets: physical factors, energy flow, and ecological interactions. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 19, 235-380 (1981)。
- L. S. Peck, M. B. Culley, and M. M. Helm: A laboratory energy budget for the ormer *Haliotis tuberculata* L. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 106, 103-123 (1987)。
- A. E. Kideys and R. G. Hartnoll: Energetics of mucus production in the common whelk *Buccinum undatum* L. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 150, 91-105 (1991)。
- A. P. Vinogradov: The elementary chemical composition of marine organisms, *Mem. Sears Found. Mar. Res.*, No. 2, New Haven, Moscow, 1953, pp. 271-374。
- V. S. Ivlev: Eine Mikromethode zur bestimmung des Kaloriengehalts von Nahrungsmitteln. *Biochem. Z.*, 275, 49-55 (1934)。
- H. B. Moore: The biology of *Purpura lapillus*. II. Growth. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 23, 57-66 (1938)。
- C. J. Feare: Aspects of the ecology of an exposed shore population of dogwhelks *Nucella lapillus* (L.). *Oecologia (Berl.)*, 5, 1-18 (1970)。
- A. R. Palmer: Do carbonate skeletons limit the rate of body growth? *Nature*, 292, 150-152 (1981)。
- R. N. Hughes: A functional biology of marine gastropods, Croom Helm, London & Sydney, 1986, pp. 254。
- T. H. Carefoot: Growth and nutrition of three species of opisthobranch molluscs. *Comp. Biochem. Physiol.*, 21, 627-652 (1967)。
- R. T. Paine: Energy flow in a natural population of the herbivorous gastropod *Tegula funebralis*. *Limnol. Oceanogr.*, 16, 86-98 (1971)。
- R. N. Hughes: Ecological energetics of *Nerita* (Archaeogastropoda, Neritacea) population on Barbados, West Indies. *Mar. Biol.*, 11, 12-22 (1971)。
- R. N. Hughes: Annual production of two Nova Scotian populations of *Nucella lapillus* (L.). *Oecologia (Berl.)*, 8, 356-370 (1972)。
- J. R. Wright and R. G. Hartnoll: An energy budget for a population of the limpet *Patella vulgata*. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 61, 627-646 (1981)。
- J. H. Himmelman and J.-R. Hamel: Diet, behaviour and reproduction of the whelk *Buccinum undatum* in the northern Gulf of St. Lawrence, eastern Canada. *Mar. Biol.*, 116, 423-430 (1993)。
- R. L. Shimek: The diets of Alaskan *Neptunea*. *Veliger*, 26, 274-281 (1984)。
- R. Barkai and C. L. Griffiths: An energy budget for the South African abalone *Haliotis midae* Linnaeus. *J. Moll. Stud.*, 54, 43-51 (1988)。
- T. G. Wolcott: Physiological ecology and intertidal zonation in limpets (Acmaea): a critical look at "limiting factors". *Biol. Bull.*, 145, 389-422 (1973)。
- P. Calow: Why some metazoan mucus secretions are more susceptible to microbial attack than others. *Amer. Nat.*, 114, 119, (1979)。
- V. M. Connor: The use of mucous trails by intertidal limpets to enhance food resources. *Biol. Bull.*, 171, 548-564 (1986)。
- V. M. Connor and J. F. Quinn: Stimulation of food species growth by limpet mucus. *Science*, 225, 843-844 (1984)。
- S. D. Garrity and S. C. Levings: Aggregation in a tropical nerid. *Veliger*, 27, 1-6 (1984)。