

特集：スクミリンゴガイ研究の進展状況と防除技術の展望

リンゴガイ類の繁殖生物学

シルバーナ プレラ
アルゼンチン国立南大学 生物・生化学・薬学部 Silvana BURELA

はじめに

リンゴガイ類（リンゴガイ科 Ampullariidae）は8属にまたがる187の有効な種を含む多様なグループであり、アジア・アフリカ・南北アメリカの熱帯・亜熱帯地域に分布している。このうち14種のみが原産地以外の場所に導入され、さらにその半数に満たない種が深刻な有害動物となった。これら有害種の研究は進んでいるが、その他のリンゴガイ類のほとんどは、単に名前を付けられているといった程度に過ぎない（HORGAN et al., 2014; HAYES et al., 2015）。

リンゴガイ類は、その形態・生理・行動的特徴によって、驚くべき適応力と耐久力を備えている。リンゴガイ類は、空気呼吸のための肺様器官と水中呼吸のための鰓の両方を持つ。この水陸両用とも言える特徴によって、酸素濃度が低い水中や、水がしばしば干上がってしまう環境でも生息することができ、さらに水中から出て交尾することさえも可能である。また、土に潜ったり、殻の開口部にしっかりと蓋をしりすることによって、体内の水分を保持し、長期間の乾燥に耐えることができる（HAYES et al., 2015）。これらの特徴はリンゴガイ類が幅広い環境適性を持つうえで重要であるが、特に繁殖生態の見解は、彼らの侵略的外来種としての非常な成功を考えるうえで欠くことができない。そこで本稿では、リンゴガイ類の興味深い繁殖生態について概説する。

I 性的二型・配偶行動

リンゴガイ類はすべて雌雄異体であり、リンゴガイ属 *Pomacea* の一部の種だけが性的二型を示す。すなわち、これらの種では殻の開口部や蓋の形、体サイズ等が雌雄で異なり、メスはオスよりも大きくなる（ESTEBENET et al., 2006; 口絵①）。

配偶行動（口絵②）についてはリンゴガイ類の何種かで調べられてきたが、ほとんどが室内で行われた研究で、野外で行われたものは数例しかない（BURELA and MARTÍN, 2011; TIECHER et al., 2014; HAYES et al., 2015）。また、よく研究が行われているのは *Pomacea* 属だけであ

る（ANDREWS, 1964; ALBRECHT et al., 1996; BURELA and MARTÍN, 2007; 2009; 2011）。リンゴガイ類の交尾時間には大きな種間・種内変異がある。1回の交尾継続時間は種によって平均38分から20時間とばらつき、スクミリンゴガイ *Pomacea canaliculata* の場合は 12.15 ± 3.97 時間（平均±標準偏差）にも及ぶ（BURELA and MARTÍN, 2011）。

スクミリンゴガイは雌雄ともに頻繁に違う相手と交尾する。このため、メスの生殖管内で精子の混合が起こり、精子競争の結果、多くの場合一つの卵塊の卵を複数のオスが授精している（YUSA, 2004）。交尾は昼夜を問わず行われ、ほとんどのリンゴガイ類と同様に、この間メスはほぼ自由に動くことができる（ALBRECHT et al., 1996; BURELA and MARTÍN, 2009; LIU et al., 2012; TIECHER et al., 2014; HAYES et al., 2015）。

スクミリンゴガイの配偶行動には、求愛前行動・求愛行動・交尾行動・交尾後行動の四つの段階がある。交尾前段階は、通常はオスが、配偶相手を探す行動である。これには、頭部触角や唇弁、腹足で相手に触れる行動や、歯舌で相手の殻や軟体部の先端をこする行動などが含まれる。求愛段階は、オスの腹足が足場から完全に離れ、メスの殻上に乗ることから始まる。多くの場合、オスはメスの殻上を殻頂から見て反時計回りに這う（転回行動; 図-1 A）。その後、オスはしばしば自発的にメスの殻から降りる。そうでない場合には、オスはメスの体層（貝殻の最後の一卷）に張り付いて自らの殻の開口部をメスの開口部に近づけるために、ゆっくりと移動する。オスの移動は、通常、メスの殻振り行動を誘発する（図-1 B）。この反応において、メスは腹足を足場に付けたまま、殻を左右に何度か大きく回転させる。

陰莖鞘の挿入により交尾が始まると、さらにメスの強い反応を誘発する場合がある。そのような場合、ほとんどのメスは数回殻振り行動を行い、オスを振り払う。時には、陰莖鞘の挿入を嫌がったメスは、すぐに足場から腹足を離して殻の中に頭部を引っ込めて、蓋で殻の開口部を閉めようとする。それでもオスが交尾を止めなかった場合は、メスは蓋を使って自らの外套腔から陰莖鞘を押しだそうとする（レスリング行動; 図-1 C）。このような行動を示したメスのほとんどが交尾を中断する。し