

# スクミリンゴガイの特異な性比変動

奈良女子大学理学部生物科学科 遊 佐 一  
よ さ よ う いち

## はじめに

スクミリンゴガイ（通称ジャンボタニシ；図-1）は、南米の温帯から亜熱帯（もしくは熱帯域）原産の淡水巻貝である（和田，2002）。この貝は、1970年代の終りごろから食用として日本をはじめアジア各地に導入された（WADA, 1997）。また、現在でも黄色の系統がペットとして各地で販売され、加えて水田雑草の除草目的での利用や放飼も国内外で行われている（和田，2002；COWIE, 2002）。このような意図的な導入や、非意図的な移入により、スクミリンゴガイは世界的に分布を広げつつあり、アジアの広い範囲・北米大陸・ハワイなどで定着した（NECK and SCHULTZ, 1992；COWIE, 2002）。

いったん定着すると、この貝はイネなどの農作物に対する加害（菖蒲, 1996；WADA, 1997；和田, 2002）、廣東住血線虫など寄生虫の媒介（WADA, 1997）、在来の水生植物相や生態系の改変（CARLSSON et al., 2004）など、様々な問題を引き起こす。このことから、スクミリンゴガイは世界および日本の侵略的外来種ワースト100にノミネートされている（日本生態学会, 2002）。

スクミリンゴガイの問題は、このように水田内に留まらないため、他の水系においても適切な個体群管理を行う必要がある。しかし水田以外では有効な管理技術は全くといっていいほど確立されていない。そこで筆者のグループは、この貝の繁殖生態に注目し、繁殖をコントロールすることによる個体群管理を目指した研究を行っている。スクミリンゴガイは卵胎生である在来のタニシ類とは異なり、水上の植物や壁面に赤色の卵塊を産む。卵は10～14日でふ化し、稚貝が水中に落下する。最近になって、卵塊からふ化した貝の性比（オスの比率）が大きくばらつくことが明らかになった（YUSA and SUZUKI, 2003）。この現象は基礎的に興味深いだけでなく、今後の研究の発展次第では、新たな個体群管理技術に利用できる可能性を秘めている。そこで、本稿では、現在までに判明した性比変動の様相について紹介し、その近接要因や究極要因について考察する。比較対照のために、他

の動物における性比変動や性決定様式についても簡単に言及する。

## I スクミリンゴガイの性比変動

初めに次のような実験を行った（YUSA and SUZUKI, 2003）。1998年に熊本県七城町の水田で交尾中のペアを30対採集し、ペアごとに水槽で飼育して産卵させた。最初に産まれた卵塊は、野外で交尾した他のオスの精子で授精されている可能性があるため実験には使用せず、2番目の卵塊をシャーレでふ化させる。ふ化後に最大40ないし80個体の貝を取り、水槽で卵塊ごとに飼育する。飼育を始めて50日ほど経過すると、オスでは精巣や陰茎鞘が、メスではタンパク腺の発達がみられるようになる。そこで殻高14 mmに達した貝を解剖し、これら生殖器の有無により雌雄を判定する。それより小さな貝はさらに飼育を継続し、殻高14 mmを超えたたら順次解剖する。このようにして卵塊ごとの性比を決定した。

このような単純な実験ではあるが、やってみると驚くべき結果になった。ある卵塊からふ化した貝では、飼育した80個体がすべてオスであったのに対し、別の卵塊由来の貝では、オス5個体にメス35個体と極端にメスに偏っていた（図-2）。性がコインの表と裏が出る確率のように決まっている（統計学的には二項分布に従うという）とすると、そのような結果は到底起り得ない。一方、性比が偏っていない卵塊も多く、全体としてみると性比は0から1まで連続的であった。念のため同じ実験を翌年繰り返し、さらに熊本市の個体群などでも調べてみたが、やはり卵塊ごとの性比は大きくばらついた（図-2）。

さらに、ペアごとに卵塊性比が一定かどうかを調べる

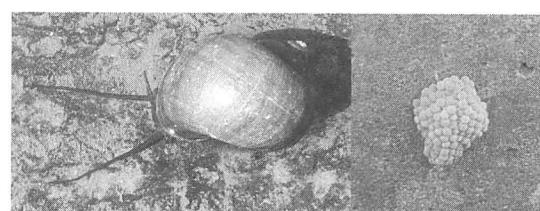


図-1 スクミリンゴガイの成貝（左）と卵塊（右）

Extraordinary Sex Ratios in the Apple Snail *Pomacea canaliculata* (Lamarck). By Yoichi YUSA

（キーワード：スクミリンゴガイ、性比変動、遺伝的性決定）

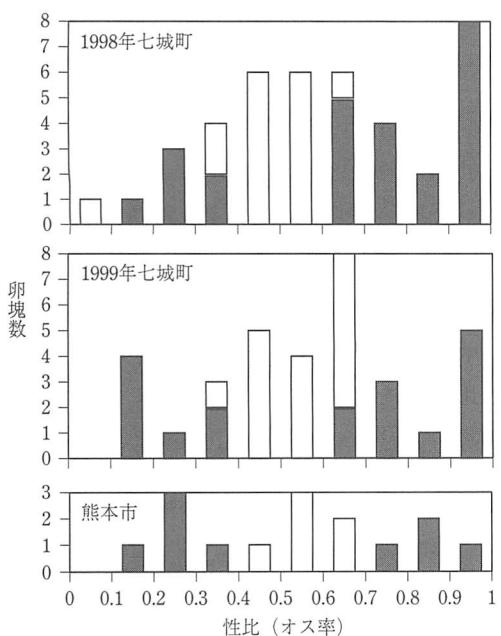


図-2 スクミリングガイの卵塊性比

グラフ中、アミの部分は二項検定で性比が 0.5 とは有意に異なる卵塊、白ヌキの部分はそれ以外の卵塊 (YUSA and SUZUKI, 2003 を改変)。

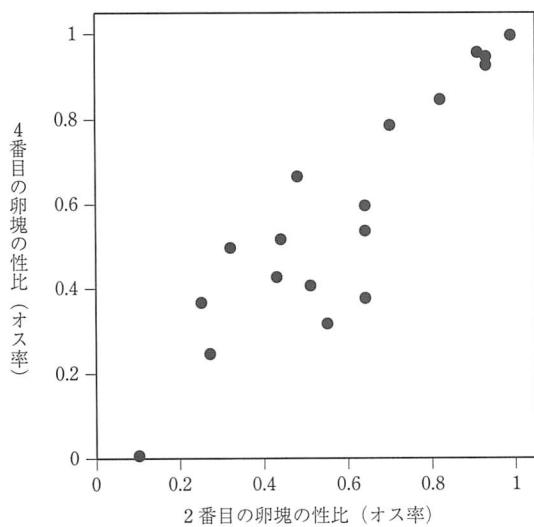


図-3 同一ペアが産んだ 2 番目と 4 番目の卵塊性比の関係 (YUSA and SUZUKI, 2003 を改変)

ため、初めの実験で用いた同一のペアについて 4 番目の卵塊も採取して同様に性比を調べることにした。すると、2 番目の卵塊の性比と 4 番目の卵塊の性比の間には高い相関があり (図-3)、同一ペアの卵塊性比がほぼ一定し

ていることが明らかになった。この結果は、性比の変動が遺伝的な要素をもっていることを示唆している。なお、飼育中の貝の生存率は約 98% と高く、またふ化率と性比との相関関係もみられなかったので、観察された性比変動は胚発生時やその後の死亡率の性差によるものではなく、性決定時の性比変動をほぼ反映しているものと考えられる。

以上のように、スクミリングガイの卵塊性比は 0 から 1 まで連続的に、しかし大きくばらつくことが明らかになった。しかし個体群性比（卵塊性比の平均）はどこでも 0.5 と有意に異ならなかった (0.52 ~ 0.61)。つまり、ペアの多くが雌雄どちらかに偏った性比で子供を産んでいるにもかかわらず、個体群全体では雌雄がほぼ同数に保たれているということになる。このような例は他の動物ではあまり知られておらず、わずかにゴカイの一種 (PREMOLI et al., 1996) やケンミジンコの一種 (VOORDOUW and ANHOLT, 2002) など数種で報告されているに過ぎない。

## II 他の動物における性決定と性比変動

ここで、スクミリングガイの性比変動の特異性を明確にするため、他の動物における性比と性決定について簡単にみてみよう。一般に、性比の変動と性決定は密接に関連している場合が多い。例えば哺乳類や鳥類のように、1 組の性染色体によって遺伝的に性が決まっている場合、性比の変動は二項分布にほぼ従う。つまりこのような性決定を行う動物では、親による性比の操作がある場合 (WEST and SHELDON, 2002) を除いて、スクミリングガイでみられるような性比の変動は起こらない。

レミング (タビネズミ) やプラティフィッシュ (カダヤシの仲間) などでは、性決定に関与するのは三つ以上の遺伝子である (BULL, 1983)。例えばレミングでは、X, Y, W という三つの性決定遺伝子があり、その組み合わせによって、XY や YY (致死) はオス、XX や WX, WY はメスというように性が決まる。この場合、異なる遺伝子をもったペア間では、子供の性比は多少ばらつく (XY オスと XX メスの組み合わせでは性比は 0.5, XY と WX では 0.25)。しかし、遺伝子が三つではスクミリングガイでみられるような多様な性比は生じない。

カメやワニなどの爬虫類や環形動物のボネリアなどでは、発生や発育の過程で経験する環境要因によって性が決まる (環境性決定; BULL, 1983)。例えば多くのカメ類では、およそ 25 ~ 30°C を境に、胚発生時にそれより低温だとオス、高温だとメスになる。一方、ボネリアの幼生は、成熟メスが存在するとオスになる。環境性決定

を行う種の場合、環境要因の変動に応じて性比も変動する。

### III 性比変動のメカニズム

では、スクミリングガイの特異な性比変動は、環境による性決定のためなのだろうか。環境要因が性比に与える影響を調べるために、同一卵塊から孵化した貝を40個体ずつの二つのグループに分け、それぞれ異なる環境条件下（例えば餌の多少）で飼育した後、性比を調べた（表-1；YUSA, 2004）。餌条件のほか、成熟個体の存在（雄・雌）、水温（20°C・25°C）、屋内・外、飼育容器サイズ、親の齢などの影響を調べたが、いずれも有意な効果は検出できなかった。ところが、卵塊ごとの性比の違いはどの環境条件下においても有意であった（表-1）。要するに、性比の変動は、環境要因ではなく遺伝的要因によって決まっているのである。現在、性比変動の遺伝様式を追究するために実験を進めているところである。ここで詳しく述べられないが、スクミリングガイの性比変動は、四つ以上の少数の遺伝子が関与する性決定機構に基づいている証拠が得られつつある。

### IV 性比変動の究極要因

性比変動がどのようなメカニズムで生じているのか（近接要因）を知ることも重要であるが、一方でなぜ卵塊性比が変動し、個体群性比が一定なのか（究極要因）を知ることも同様に重要である。まず、なぜ卵塊性比がばらつくのであろうか。これが実は大変難問であり、明確な答えは得られていない。一つの仮説として、アジア

表-1 餌量と卵塊の違いがスクミリングガイの性比（オス率）に与える影響（Yusa, 2004 を改変）

卵塊	餌量少			餌量多		
	生存率	生存個体数	性比	生存率	生存個体数	性比
A	0.95	38	0.08	1.00	40	0.10
B	0.98	39	0.26	1.00	40	0.23
C	0.93	37	0.35	1.00	40	0.40
D	0.88	35	0.46	0.95	38	0.47
E	0.93	37	0.81	1.00	40	0.80
F	1.00	40	0.83	1.00	40	0.78
G	0.95	38	0.92	1.00	40	0.83
平均	0.95	37.7	0.53	0.99	39.7	0.52
要因	自由度	平均平方	F	P		
餌量	1	5.7	0.75	0.41		
卵塊	6	781.7	103.21	< 0.001		
誤差	6	7.6				

に導入された際に複数個体群の異なる性決定機構が入り混じって、多様な性比変動を示すようになった可能性がある。この仮説の検証のため、原産地での性比変動の実態解明が望まれる。

一方、個体群性比が0.5であることの究極要因はよく知られている。FISHER (1930) は、一般に性比が雌雄どちらかに偏ると、少ないほうの性が繁殖上有利になる（頻度依存選択）ことから、性比は0.5で安定することを示した（FISHERの原理）。個体群が十分に大きい場合、全体の性比が0.5に保たれていれば、各個体がどのような性比で子を産んでいても適応度の違いはない（WILLIAMS, 1979）。これがスクミリングガイで卵塊性比がばらつくことを許容する要因かもしれない（ただし、個体群が小さいと0.5の性比が最適になる；WILLIAMS, 1979）。FISHERの原理は進化生物学の基本原理の一つであるが、意外にもこの原理が直接検証されたことはほとんどない（検証例としては CONOVER and VAN VOORHEES, 1990）。FISHERの原理の最も直接的な検証は、遺伝的に性比がばらつく生物で、偏った性比から始まった個体群が、世代を経るうちに性比が0.5で安定するかどうかを確かめることである。スクミリングガイでは、国内でも年々新たな場所に分布を広げつつあるため、新たに形成された個体群で数年にわたって性比を調べれば、過去に例のない野外における FISHER 理論の検証も不可能ではない。

### おわりに

スクミリングガイの特異な性比変動について、現象・メカニズム・究極要因の側面から述べてきた。最後に、応用への展望について簡単に述べたい。

まず、除草目的での利用のため、あるいは害虫防除目的の不妊オス放飼のため、オスのみを作り出す技術は有効である。現在でもオスのみを産む家系が見つかっているので、この実現は比較的容易であろう。ただしオスのみを放飼するとはいえ、除草目的で未分布地に貝を離すことには慎重になるべきである。しかし、雌雄共に既に貝が放されている現実がある以上、これらをオスのみの放飼に置き換える必要は早急にある。

また、性比を直接操作することによる防除も可能かもしれない。例えば、性比に影響する遺伝子を用いて害虫個体群を絶滅に追いやることは理論的に可能である（HAMILTON, 1967）。この際、これに対抗する選択圧が強力に働くが、遺伝的要因には、選択圧がかからない要素がある（非相加的の遺伝分散）ため、これをうまく利用す

ることは可能であろう。

本研究が新たな防除技術のシーズとして役に立つかどうかの見極めには、さらなる研究の蓄積が必要である。その意味で、この研究は「遊び」の段階かもしれない。しかし、すぐに役に立つ成果のみが要求され、目の技術開発にのみとらわれていると、真に新しい技術は生まれてこない。果たして10年、20年後に我々がどれだけ多くの技術シーズをもっているのか、それは応用の展望に基づいた基礎研究の推進にかかっているといつても過言ではない。

### 引用文献

- 1) BULL, J. J. (1983) : Evolution of sex determining mechanisms, Benjamin/Cummings, California, 316 pp.
- 2) CARLSSON, N. O. L. et al. (2004) : Ecology 85 : 1575 ~ 1580.
- 3) CONOVER, D. O. and D. A. VAN VOORHEES (1990) : Science 250 : 1556 ~ 1558.
- 4) COWIE, R. H. (2002) : Molluscs as crop pests, CABI, p. 145 ~

192.

- 5) FISHER, R. A. (1930) : The Genetical theory of natural selection, Clarendon, London, 291 pp.
- 6) HAMILTON, W. D. (1967) : Science 156 : 477 ~ 488.
- 7) NECK, R. W. and J. G. SCHULTZ (1992) : Texas J. Sci. 44 : 115 ~ 116.
- 8) 日本生態学会(編) (2002) : 外来種ハンドブック, 地人書館, 東京, 390 pp.
- 9) PREMOLI, M. C. et al. (1996) : J. Evol. Biol. 9 : 845 ~ 854.
- 10) 菖蒲信一郎 (1996) : 植物防疫 50 : 211 ~ 217.
- 11) VOORDOUW, M. J. and R. A. ANHOLT (2002) : Evolution 56 : 1754 ~ 1763.
- 12) WADA, T. (1997) : Proceedings of the international workshop on biological invasions of ecosystems by pests and beneficial organisms, NIAES, Tsukuba, p. 170 ~ 180.
- 13) 和田 節 (2002) : 外来種ハンドブック, 地人書館, 東京, p. 171.
- 14) WEST, S. A. and B. C. SHELDON (2002) : Science 295 : 1685 ~ 1688.
- 15) WILLIAMS, G. C. (1979) : Proc. R. Soc. Lond. B 205 : 567 ~ 580.
- 16) YUSA, Y. (2004) : J. Moll. Stud. 70 : 269 ~ 275.
- 17) ————— and Y. SUZUKI (2003) : Proc. R. Soc. Lond. B 270 : 283 ~ 288.

## 新しく登録された農薬 (16.12.1 ~ 12.31)

掲載は、種類名、登録番号：商品名（製造業者又は輸入業者）登録年月日、有効成分：含有量、対象作物：対象病害虫：使用時期および回数等。ただし、除草剤・植物成長調整剤については、適用作物、適用雑草等を記載。（登録番号：21436 ~ 21467）下線付きは新規成分。

### 「殺菌剤」

#### ●イミノクタジン酢酸塩液剤

21467：ペフラン液剤 25 (日本曹達) 2004/12/22

イミノクタジン酢酸塩：25.0%

麦類（小麦を除く）：雪腐大粒菌核病、紅色雪腐病：1000倍：根雪前：3回以内（但し、散布は2回以内）：散布、紅色雪腐病：乾燥種子1kg当り10倍希釈液30~50ml、乾燥種子1kg当り5倍希釈液15~25ml：塗沫処理、紅色雪腐病、条斑病、斑葉病：乾燥種子1kg当り原液3~5ml：は種前：種子吹き付け処理又は塗沫処理、斑葉病：250~500倍：は種前、10~30分間種子浸漬、なまぐさ黒穂病：1,000~2,000倍：は種前：10~30分間種子浸漬：3回以内（但し、散布は2回以内）、小麦：雪腐大粒菌核病、紅色雪腐病：1,000倍：根雪前：5回以内（但し、出穂期以降は2回以内）：散布、紅色雪腐病：乾燥種子1kg当り10倍希釈液30~50ml、乾燥種子1kg当り5倍希釈液15~25ml：塗沫処理、紅色雪腐病、条斑病：乾燥種子1kg当り原液3~5ml、は種前：種子吹き付け処理又は塗沫処理、なまぐさ黒穂病：1,000~2,000倍：は種前：10~30分間種子浸漬、赤かび病：1,000~2,000倍：収穫21日前まで：5回以内（但し、出穂期以降は2回以内）：散布、りんご：紫紋羽病：250倍：苗木植付前：根部浸漬、モニリア病、腐らん病：1,000倍：展葉期：散布、腐らん病：500~1,000倍：休眠期：散布、斑点落葉病、すす点病、すす斑病、褐斑病、輪紋病：1,500~2,000倍、黒星病：1,500倍：収穫14日前まで：5回以内（但し、開花期以降散布は3回以内）：散布、ぶどう：晚腐病：250~500倍、褐斑病、黒とう病：250倍：休眠

期：1回、黒とう病、枝膨病：1,000倍：収穫60日前まで：2回以内：散布、日本なし：黒斑病：250倍：休眠期：1回：散布、西洋なし：輪紋病：1,500倍：収穫30日前まで：4回以内：散布、黒斑病：250倍：休眠期：4回以内：散布、もも：縮葉病：250~500倍：休眠期：1回：散布、みかん：貯藏病害（青かび病、緑かび病：2,000~3,000倍、黒腐病、白かび病：2,000倍）：収穫前日まで：3回以内：散布、みかん以外のかんきつ類：貯藏病害（青かび病、緑かび病：2,000~3,000倍、黒腐病、白かび病：2,000倍）：収穫7日前まで：2回以内：散布、マルメロ、かりん：腐らん病：1,500倍：展葉期：4回以内（但し、開花期以降散布は3回以内）：散布、アスパラガス：茎枯病：収穫終了後（冬期まで）：1,000倍：5回以内：散布、茶：灰色かび病：摘採40日前まで：2回以内：散布、りんどう：花腐菌核病、葉枯病：1,500倍：8回以内：散布、芝：葉枯病：500~1,000倍：6回以内：1m<sup>2</sup>当り0.5~1.7散布

### 「除草剤」

#### ●ベンスルタップ・イマゾスルフロン・カフェンストロール・ダイムロン粒剤

21436：ショウリョクジャンボ（住化武田農薬）2004/12/08

ベンスルタップ：32.0%，イマゾスルフロン：1.8%，カフェンストロール：4.2%，ダイムロン：20.0%  
移植水稻：スクミリングガイ（食害防止）、水田一年生雑草、マツバヤ、ホタルイ、ミズガヤツリ、ウリカワ、ヒルムシロ、セリ、アオミドロ、藻類による表層はく離  
(25ページへ続く)