

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った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）。この後、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

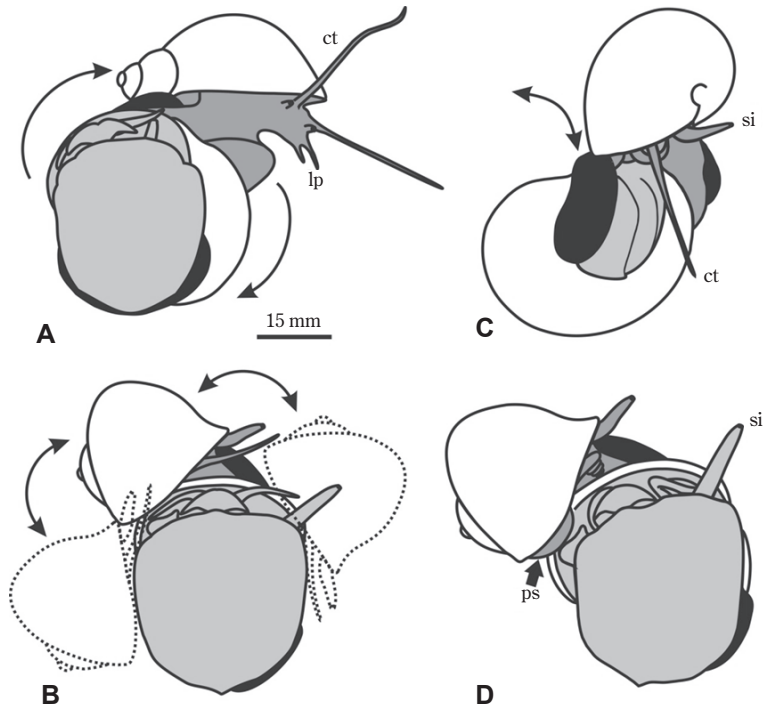


図-1 スクミリングガイにおける一連の配偶行動 (水槽で撮影された写真を基に作画; 上方向が水面で、メスの腹足はCを除いて水槽の壁面に接着している)。A: オスの転回運動, B: メスの殻振り行動, C: 殻への退避とレスリング行動, D: 挿入体勢。メスの体は明るい灰色, オスの体は暗い灰色, 殻は白, 蓋は黒でそれぞれ表す。si (水管), ct (頭部触角), lp (唇弁), ps (陰茎鞘)。曲がった矢印は動きの方向を示す

かし、そうでない場合には、陰茎鞘の挿入の後、メスは最終的には静止して、壁面などにしっかりと張り付く。時には交尾を開始してから20～60分後に、オスは明確な理由もなく自発的に陰茎鞘を取り出し、メスの殻から降りることがある。このような自発的な中断が起こらなかった場合、オスはメスの殻にしっかりと張り付いた状態で、メスと同様、静止状態に入る。対になった個体は、通常、頭部触角が巻いた状態でこの体勢を維持する(図-1D)。このとき、精子の受け渡しが始まっているが、その過程を直接観察することは、ほとんど不可能である。精子の受け渡しの間、雌雄ともに肺様器官の換気をするために時々体を前後に揺らすが、それ以外はあまり動かない。

交尾を開始して平均12.80時間(範囲: 4.13～19.78時間)後にオスはゆっくりと陰茎鞘を取り出し、メスの殻から降り、交尾は終了する。時には、交尾が終わってから1時間足らずの間、オスがメスの殻の上にとどまっていることもある(交尾後段階)。

II 婚姻ギフト

交尾を開始して少なくとも4時間ほど経ってから、オスはしばしば陰茎鞘外腺の開口部から白っぽい粘液(婚姻ギフト; 口絵③)を分泌し始める。それは溜まって滴状になり、メスが交尾中に時折それを食べる。この婚姻ギフトは、今のところ他の腹足類では知られていない特異な行動である(BURELA and MARTIN, 2007)。オスの分泌腺で作られたギフトをメスが食べるため、これはGWYNNE(2008)の言う経口ギフトと考えることができる。BURELA and MARTIN(2015)は、スクミリングガイにおける婚姻ギフトの機能について、三つの仮説(妨害オスの排除、オスの繁殖努力、親の投資)に基づいて三つの疑問を提示した。すなわち、①オスは(メスも)婚姻ギフトに対して誘因あるいは忌避といった反応を示すのか、②婚姻ギフトによってメスは交尾をより長く続けようとするのか、③婚姻ギフトによってメスは短期的に繁殖力を向上させるのか、である。まず、粘液の分泌物である

婚姻ギフトに対して、雌雄ともに忌避的な反応は示さず、逆にメスは粘液に対して引き付けられた。しかし、オスの陰茎鞘外腺を陰茎鞘の一部ごとすりつぶして人工婚姻ギフトを作って交尾中の雌に与えても、交尾の継続時間には影響を及ぼさなかった。さらに、異なる量の人工婚姻ギフトを与えたメスの間で、一定期間内の産卵数や卵塊数に違いはなかった。

BURELA and MARTIN (2015) は、さらにスクミリンゴガイの二つの野外個体群において、婚姻ギフトが見られた頻度とそのオス間競争における役割について調べた。野外における婚姻ギフトが見られた交尾ペアの割合は、貝密度が高い個体群では低い個体群の約 10 倍であった。これは高密度の個体群では、オスが婚姻ギフトを盛んに生産していることを示している。本種ではオスと交尾中のメスに、別のオス（妨害オス）が求愛しているのがしばしば観察される。密度が高い個体群において、妨害オスと婚姻ギフトの両方が見られた交尾ペアの割合は、偶然に期待されるよりも有意に高かった。以上、全体の結果は、スクミリンゴガイの婚姻ギフトの機能に関する三つの仮説（妨害オスの排除、オスの繁殖努力、親の投資）のどれを支持しているとも厳密には言いがたいが、雄間競争において婚姻ギフトが異なる役割をもつ可能性を示唆している。すなわち、他のオスが交尾しようとしてきた際に、メスの感覚に便乗して、交尾を続けるようにオスがメスを誘導することである*訳注。

III 産卵行動

リンゴガイ科のなかで、*Pomacea* 属と *Pila* 属の種は、水上に石灰質の卵を産みつける。*Pomacea* 属のほとんどの種は、抽水植物の茎や水辺の木・岩・橋脚のような硬い構造物の水際よりかなり上の部分に産卵する（口絵④左）。*Pila* 属の種は、水際近くの植物や土表面に直接産卵するが、岸辺の泥に窪地を掘り、その中に産卵する種もある（COWIE, 2002; HAYES et al., 2015）。

産卵は通常、夜間か早朝に行われる。これはおそらく、

* 訳注：この最後の 1, 2 文は理解しづらいかも知れない。まず、個体群密度が高く、他のオスからの妨害が激しい状況下で婚姻ギフトがより多く生産されているため、婚姻ギフトは仮説 1 のように妨害オスを直接追い払いはしないものの、メスに交尾を続けさせるといった意義があると推測できる。ところが、交尾時間や産卵数の増加など直接的な利益が検出できなかったため、オスの繁殖努力（仮説 2）も親の投資（仮説 3）も支持されない。よって、例えばおいしい味など別の状況で用いられる感覚に便乗して、オスがそれほどコストをかけずにメスを操作して交尾を続けさせている可能性があるとして筆者は見ている。なお、国内のスクミリンゴガイにおいても婚姻ギフトが筆者により初めて確認された（口絵③）。

地上の動物による捕食のリスクや、硬化に時間がかかる卵やメスに対する乾燥や高温のストレスを減らすためである（ALBRECHT et al., 1996; ESTEBENET and MARTIN, 2002）。産卵は数時間ほど続き、足の右前方にある溝を通過して多くの卵が生殖口から植物などの基質まで運ばれる。また個々の卵が輸送される間隔は、種ごとに異なる（ANDREWS, 1964; ESTEBENET and MARTIN, 2003）。種間では、卵塊当たりの平均卵数は、卵サイズに反比例する（COWIE, 2002; MARTIN and ESTEBENET, 2002）。水上での産卵は、水中に産み付けられた卵が直面する他種による捕食や同種の成体による共食いを避けるために進化したのであろうが、それでも乾燥など多様なコストを被る（COWIE, 2002; HAYES et al., 2015）。

Pomacea 属と *Plia* 属以外のリンゴガイ類、つまり *Afropomus*, *Asolene*, *Felipponea*, *Lanistes*, *Marisa*, *Saulea* 属の種は、知られている限りすべて、水中にゼラチン質に包まれた（非石灰質の）卵を産む（HAYES et al., 2009）。産卵の過程は、スクミリンゴガイと同様である。通常夜間か早朝に、水中の植物の茎などの上に、3~4 個の卵がゼラチン質で包まれた卵嚢を塊状に産み付ける。この過程は 1~3 時間続く [*Marisa cornuarietis*: (DEMIAN and IBRAHIM, 1971; SCHULTE-OEHLMANN et al., 1994); *Asolene pulchella* (TIECHER et al., 2014; 口絵④右)]。

おわりに

スクミリンゴガイのメスが産む卵数と卵塊数は、1 回しか交尾させない場合でも同じオスと繰り返し交尾させた場合でも変わらない（BURELA and MARTIN, 2011）。このことは、1 回交尾すれば、卵を長期間授精させるのに十分な量の精子を受け取り、保持できることを示唆している（平均して 8 週間に卵 2,244 個）。1 個体のメスでも新たな個体群を確立する可能性が非常に高いため、この高い産卵能力と精子貯蔵能力は、スクミリンゴガイの侵入性において重要な特徴であると考えられる（JERDE et al., 2009）。ところが、スクミリンゴガイのメスが一度交尾すれば産卵に十分な精子を得られ、しかも交尾の際にオスを拒否することができて（BURELA and MARTIN, 2009）、メスは頻繁に長く続く交尾を行う。メスにとって何回も交尾することの利益は、子孫の遺伝的多様性を高めることかも知れない。この遺伝的多様性は、侵入地において新たな環境に対する本種の適応力を向上させている可能性があるだろう。

翻訳：熊谷葉摘・遊佐陽一（奈良女子大学理学部）。

引用文献

- 1) ALBRECHT, E. et al. (1996): *Veliger* **39**: 142 ~ 147.
- 2) ANDREWS, E. B. (1964): *Proc. Malacol. Soc. Lond.* **36**: 121 ~ 140.
- 3) BURELA, S. and P. R. MARTIN (2007): *Malacologia* **49**: 465 ~ 470.
- 4) ——— and ——— (2009): *ibid.* **51**: 157 ~ 164.
- 5) ——— and ——— (2011): *J. Mollus. Stud.* **77**: 54 ~ 64.
- 6) ——— and ——— (2015): *Malacologia* (in press).
- 7) COWIE, R. H. (2002): *Molluscs as Crop Pests*, CABI, p. 145 ~ 192.
- 8) DEMIAN, E. S. and A. M. IBRAHIM (1971): *Bull. Zool. Soc. Egypt* **23**: 1 ~ 12.
- 9) ESTEBENET, A. L. and P. R. MARTIN (2002): *Biocell* **26**: 83.
- 10) ——— and ——— (2003): *J. Moll. Stud.* **69**: 301 ~ 310.
- 11) ——— et al. (2006): *Biocell* **30**: 329 ~ 335.
- 12) GWYNNE, D. T. (2008): *Annu. Rev. Entomol.* **53**: 83 ~ 101.
- 13) HAYES, K. A. et al. (2009): *Am. Malacol. Bull.* **27**: 47 ~ 58.
- 14) ——— et al. (2015): *Malacologia* (in press).
- 15) HORGAN, F. G. et al. (2014): *Acta Oecol.* **54**: 90 ~ 100.
- 16) JERDE, C. L. et al. (2009): *Am. Nat.* **173**: 734 ~ 746.
- 17) LIU, J. et al. (2012): *Chin. J. Appl. Ecol.* **23**: 559 ~ 565.
- 18) MARTIN, P. R. and A. L. ESTEBENET (2002): *Malacologia* **44**: 153 ~ 163.
- 19) SCHULTE-OEHLMANN, U. et al. (1994): *Zool. Beitr. (NF)* **36**: 59 ~ 81.
- 20) TIECHER, M. J. et al. (2014): *Invertebr. Reprod. Dev.* **58**: 13 ~ 22.
- 21) YUSA, Y. (2004): *J. Mollus. Stud.* **70**: 43 ~ 48.

登録が失効した農薬 (27.1.1 ~ 1.31)

掲載は、種類名、登録番号：商品名（製造者又は輸入者）登録失効年月日。

〔殺虫剤〕

●マシン油乳剤

12732：サマーマシン 97（住友化学）15/1/31

●インドキサカルブ MP 水和剤

21626：風神フロアブル（丸和バイオケミカル）15/1/25

●アジムスルフロン・ピリミノバックメチル・ベンスルフロンメチル・メフェナセット粒剤

19504：プロスパー A1 キロ粒剤 36（クマイ化学工業）15/1/31

●オキサジクロメホン・クロメプロップ・プロモブチド粒剤

21622：黒帯 1 キロ粒剤（日本農薬）15/1/25

〔除草剤〕

●トリフルラリン・プロメトリン乳剤

15909：コワーク乳剤（バイエル クロップサイエンス）15/1/31

●テブチウロン・DCMU・DPA 粒剤

17876：JC ハービアウト粒剤（日本カーリット）15/1/7

〔誘引・誘殺・交尾阻害剤〕

●オリフルア・トトリルア・ピーチフルア剤

21010：コンフューザー N（信越化学工業）15/1/28