

肉食性巻貝類アカニシとツメタガイの捕食行動と捕食痕の比較

三倉健吾^{*,**}・佐藤慎一^{*}^{*}静岡大学理学部地球科学科・^{**}太陽建機レンタル株式会社Comparison of predatory behavior and drillhole characteristic between *Rapana venosa* and *Glossaulax didyma*Kengo Mikura^{*,**} and Shin'ichi Sato^{*}^{*}Department of Geosciences, Faculty of Science, Shizuoka University, 836 Ohya, Suruga-ku, Shizuoka, 422-8529, Japan (e-mail of S. Sato, corresponding author: sato.shinichi.c@shizuoka.ac.jp); ^{**}Present address: Taiyo Kenki Rental, 422 Nakajima, Suruga-ku, Shizuoka, 422-8046, Japan.

Abstract. In order to extract information about predators from the drillhole characteristics, predatory behavior, drillhole-site selectivity, and preference of prey size and species were examined in *Rapana venosa* and *Glossaulax didyma*. Laboratory experiments used predators and the prey bivalves collected from Lake Hamanako in Shizuoka Prefecture, central Japan. *Glossaulax didyma* always drilled around umbo of bivalve shell, and it preferred similar prey size to its shell size. In contrast, observation of predatory behavior of *R. venosa* revealed that this species usually killed prey bivalve without drillhole but left slit-shaped scratches or no marks using probably poisoning or suffocation. *Rapana venosa* preferred the largest individuals among the different sizes of *Ruditapes philippinarum*, and it consumed first *Cyclina sinensis* rather than *R. philippinarum* and *Scapharca kagoshimensis*. Our results made clear the differences of the drillhole characteristics and preference of prey size between *R. venosa* and *G. didyma*, and enabled to suggest the predator species from the dead and fossil shell.

Key words: Drillhole, gastropods, *Glossaulax didyma*, predatory behavior, *Rapana venosa*

はじめに

捕食痕は、捕食者が獲物を捕食する時に残す痕跡であり、特に肉食性巻貝類が餌とする二枚貝類の殻上に残す捕食痕は円形で外径より内径が小さい特徴的な形態のため、破壊など他の要因で形成された痕跡との識別が容易で、化石としても残りやすい特徴がある (Kowalewski, 2002; Chattopadhyay *et al.*, 2014). 日本では、水産資源であるアサリ *Ruditapes philippinarum* への食害という観点から、特にタマガイ科 Naticidae のツメタガイ *Glossaulax didyma* やサキグロタマツメタ *Laguncula pulchella* に関する捕食行動の研究例が多い (Rodrigues *et al.*, 1987; 平山ほか, 1996; 瀬川・服部, 1997; 岡本, 2000; 酒井, 2000; 大越, 2004; Hasegawa and Sato, 2009; 大越・大越, 2011; Chiba and Sato, 2012; Sato *et al.*, 2012; Sato and Chiba, 2016a, b など). これらタマガイ科巻貝類の主な種は、足を広げて二枚貝類を包み込み、吻を餌個体の貝殻表面に押し当て、吻の先端にある穿孔盤と顎板および歯舌を用いて貝殻に穴を開け、穴の中に吻を差し込み軟体部のみを吸引して摂餌することで、貝殻表面に特徴的な円形の捕食痕を残す (大越・大越, 2011).

一方、アッキガイ科 Muricidae の巻貝類も二枚貝類を捕食することが知られている。特に、アカニシ *Rapana venosa*

は海外では侵略的外来種として注目され、二枚貝類への食害も Harding and Mann (1999), Savini and Occhipinti-Ambrogi (2006), Harding *et al.* (2007), Kosyan (2016) などで調べられ、Giberto *et al.* (2011) はアカニシによる腹縁周辺の捕食痕を確認した。日本では、動物学雑誌編集部 (1901) と山田 (2004) に記述がある他は、最近では大野 (2018) がアカニシによる二枚貝への摂取選択性について発表し、大野ほか (2019) はアカニシの捕食行動と捕食痕の観察を行なっているが、ツメタガイやサキグロタマツメタに比べると研究例は少ない。そのため、アサリの食害調査でも化石貝殻の捕食率の復元でも、タマガイ科による捕食痕の識別だけでは不十分であり、アカニシなどアッキガイ科による捕食痕の情報も必要である。

そこで本研究では、静岡県浜名湖において特にツメタガイとアカニシを対象にして、水槽飼育下で捕食行動を観察することにより、以下に示す目的で種レベルでの比較・検証を行った。1) 貝殻の捕食痕から捕食した個体の種や殻サイズの推定方法を確立するため、飼育環境で二枚貝類の貝殻に開けられた捕食痕の形状やサイズを種ごとに記載した。2) 二枚貝類の食害頻度は種やサイズにより異なるかを検証するため、肉食性巻貝類が餌とする二枚貝類の種やサイズによる選択性の有無を検証した。本

研究の成果により、貝類の食害に関する生態学的情報を提供するほか、化石貝類の捕食・被食関係を検討する上で重要な知見をもたらすことが期待される。

材料と方法

試料の採集

本研究では、静岡大学と静岡県水産・海洋技術研究所浜名湖分場との共同調査により、浜名湖の気賀・佐久米・館山寺・村櫛・中之島の主に5地点で、水深0.3–0.8mの潮下帯上縁の細粒～中粒砂底において鋤簾を用いて二枚貝類と肉食性巻貝類を採集した(図1)。現地での試料採集は、2016年2–11月に毎月1回ずつ行なった。この間に浜名湖5地点などで採集されたツメタガイとアカニシを対象として、また餌としての二枚貝類はアサリ、オキシジミ *Cyclina sinensis*、サルボウ *Scapharca kagoshimensis* を浜名湖で毎月採集して水槽実験に使用した。巻貝は採集後1–2日は水槽内に無給餌状態で置き、その後は水槽内で最長6ヶ月程度は実験に使用した。なお、採集地点による巻貝個体の状態の違いは本研究では考慮せずに扱った。

水槽飼育と捕食痕の計測

現地で採集された肉食性巻貝類を水槽で飼育して、以下に示す3種類の飼育観察により、二枚貝類を捕食する際の行動様式の観察と、残された捕食痕の位置や形態、サイズなどを計測した。貝殻の計測は電子ノギス(精度：

±0.01 mm)を用いて、巻貝類の殻幅・殻高と、捕食された二枚貝類の殻長と捕食痕の内径・外径をそれぞれ計測した。この作業を2–3日に1度の頻度で行い、捕食された二枚貝類と死亡した巻貝類の貝殻を水槽から取り除き、毎月採集した同種の個体を補充した。

水槽飼育は、2016年3月2日から開始した。ツメタガイまたはアカニシを1個体ずつ虫かご(縦11.5 cm、横18.3 cm、高さ11.8 cm)に入れて、餌となる二枚貝類を与えて飼育観察を行なった。それぞれの虫かごには、堆積物の代用として主にガラスビーズ(直径3–5 mm)を深さ7–8 cm程度まで入れ、対象となる巻貝1個体を虫かご中央部に、餌となる二枚貝類を捕食者から同程度の間隔でランダムに配置しビーズ内に生息姿勢になるように埋めて、それらの虫かごをまとめて濾過循環したアクリル水槽(縦50 cm、横40 cm、高さ70 cm)の中に入れて観察した(図2)。

2016年3月2–16日には、両種の捕食行動を比較するため、アカニシ4個体(殻高34.0–65.0 mm)とツメタガイ4個体(殻幅23.4–39.8 mm)によるアサリの捕食行動を観察した。上述のアクリル製水槽内に設置した虫かごに、アカニシまたはツメタガイを1個体ずつ分けて飼育した。餌個体は、1つの虫かごに殻サイズの異なるアサリ(殻長18.5–33.3 mm)を3–4個体ずつ同時に入れた。海水は人工海水(テトラ・マリンソルトプロ)を使用し、水槽用クーラーで飼育水温を18 ± 1°Cに設定した。水槽の外から、巻貝類の捕食行動を観察し、デジタルカメラで撮影した。

上記の観察と並行して、2016年3–11月にはアカニシ捕食痕に見られる季節変化を観察した。上述のアクリル製水槽内に設置した虫かご内に、それぞれアカニシを1個体ずつ分けて飼育し、サイズの異なるアサリ3個体を同時

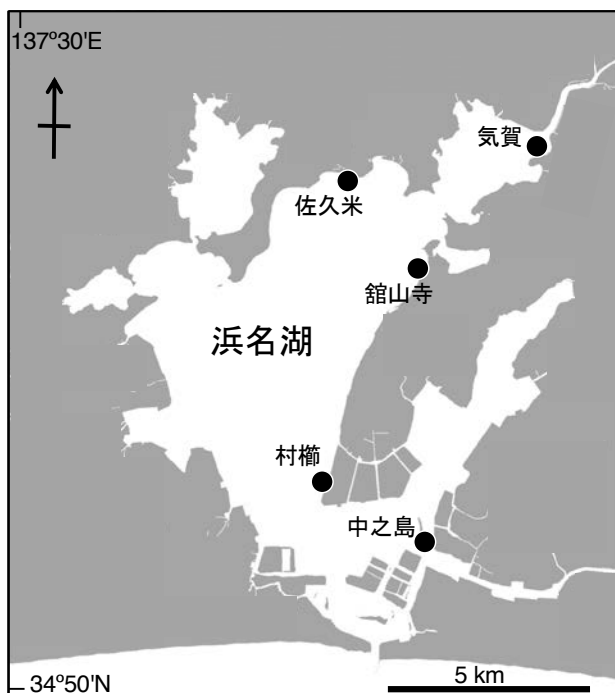


図1. 採集地点(●)の位置図。国土地理院地図Vectorを加工して作成。



図2. 水槽実験の様子。アクリル水槽内にツメタガイまたはアカニシを1個体ずつ入れた虫かごをまとめて入れ、餌となる二枚貝類を与えて飼育観察を行なった。

に与えた。水槽の水温は、クーラーを用いて2016年3月2-16日は $18 \pm 1^\circ\text{C}$ 、2016年4月4-22日は $20 \pm 1^\circ\text{C}$ 、5月2-23日は $16 \pm 1^\circ\text{C}$ 、6月6-30日は $24 \pm 1^\circ\text{C}$ 、7月4-29日は $22 \pm 1^\circ\text{C}$ 、8月1日-9月28日は $20 \pm 1^\circ\text{C}$ 、10月3日-11月28日は $18 \pm 1^\circ\text{C}$ に調整した。2-3日に1度の頻度で水槽から捕食されたアサリを取り出し、貝殻に残された捕食痕の有無や形状を観察・記録した。実験に使用した捕食個体は、実験期間中は水槽内に1-6ヶ月程度連続的に飼育し、同じ個体で反復して観察を行った。また、餌個体や死亡個体の補充時に水槽内における貝類各個体の位置をセットし直した。

肉食性巻貝類の餌選択性の観察

2016年3-5月に、アカニシとツメタガイはどのようなサイズのアサリを好んで食べるのかを観察した。アカニシ4個体（殻高34.0-65.0mm）とツメタガイ10個体（殻高23.4-47.6mm）を用いて、前述の亚克力製水槽内に設置した虫かごに1個体ずつ分けて前述の水温 16 ± 1 - $20 \pm 1^\circ\text{C}$ の範囲で飼育した。それぞれの虫かごには、2-4個体の殻サイズが異なるアサリ（殻長約25mm未満：1-2個体、25mm以上：1-2個体）を同時に入れて、アカニシとツメタガイがどのサイズのアサリから先に食べるかを観察した。アカニシは各個体1回のみを観察を15日間かけて行い、ツメタガイは各個体1-4回の観察をそれぞれ1回につき5-15日間かけて連続して行った。

また、2016年10-11月（水温 $18 \pm 1^\circ\text{C}$ ）には、餌種選択性を検討するため、アカニシ5個体（殻高46.0-69.5mm）を対象に、それぞれの虫かごにアカニシ1個体を入れて、餌となるアサリ（殻長25.2-40.2mm）・オキシジミ（殻長25.2-42.6mm）・サルボウ（殻長30.4-43.7mm）の殻サイズがほぼ等しい個体を選び、それぞれ1種につき1個体ずつを虫かごに入れることで、その後に捕食された二枚貝の種および殻長を計測し、アカニシが捕食した二枚貝の種の順番を観察した。各捕食個体で2-3回の観察を、それぞれ1回につき5-9日間かけて連続して行った。

結果

水槽飼育下での肉食性巻貝類の捕食行動の観察

ツメタガイは、餌となるアサリを足で包むようにして覆い、足の隙間から物を挿入する様子が観察された（図3A）。捕食時には、ツメタガイがアサリを覆うため、どのようにアサリ貝殻を削っているのかは直接観察できなかったが、捕食を終えるまでにはおよそ1-2日間を要することが多かった。捕食後のアサリの貝殻には、ほとんどの場合、殻頂部に円形の捕食痕が残された（図3B）。ツメタガイの捕食痕は、壁面が滑らかで肉眼レベルでは掘削痕は見られず、外径が内径よりも大きく、すり鉢状の形態をしていた。

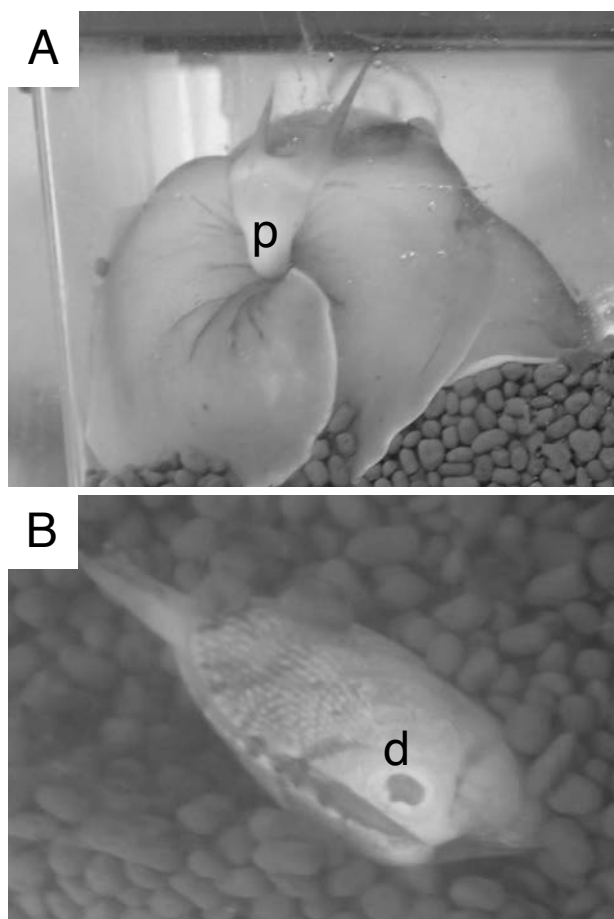


図3. ツメタガイによるアサリへの捕食行動。A、ツメタガイが吻(p)を出している様子。B、生きているアサリ貝殻に失敗痕(d)が残されている様子。

アカニシは、餌となるアサリの腹縁前方または後方に取り付きアサリの貝殻縁辺部に足を付着させ（図4A）、およそ1-2日の間にアサリの殻の隙間から吻を挿入させて中身を食べる様子が観察された（図4B）。アカニシの捕食痕については、後述するように、通常は痕跡を残さないが、稀にアサリの腹縁または中央部に円形またはスリット状の捕食痕が見られ、その比率は季節により変化することが本研究により明らかになった。

水槽飼育下での肉食性巻貝類の捕食痕の観察と計測

水温 16 ± 1 - $24 \pm 1^\circ\text{C}$ の水槽飼育下で、ツメタガイ21個体（殻幅20.7-51.6mm）により捕食されたアサリ貝殻93個（殻長14.6-45.7mm）を拾い出して、捕食痕の内径・外径を計測した結果、捕食したツメタガイ個体の殻幅と捕食痕の外径・内径との間に正の相関関係があることを確認した（図5, 6）。捕食痕の内径は、ツメタガイの殻幅との間の回帰式の傾きが0.032で、大きいツメタガイほど捕食痕の内径が大きくなることがわかった（図5）。また、捕食痕の外径は、ツメタガイの殻幅との間の回帰式の傾きが0.060で、内径の結果と同じように、大きいツ

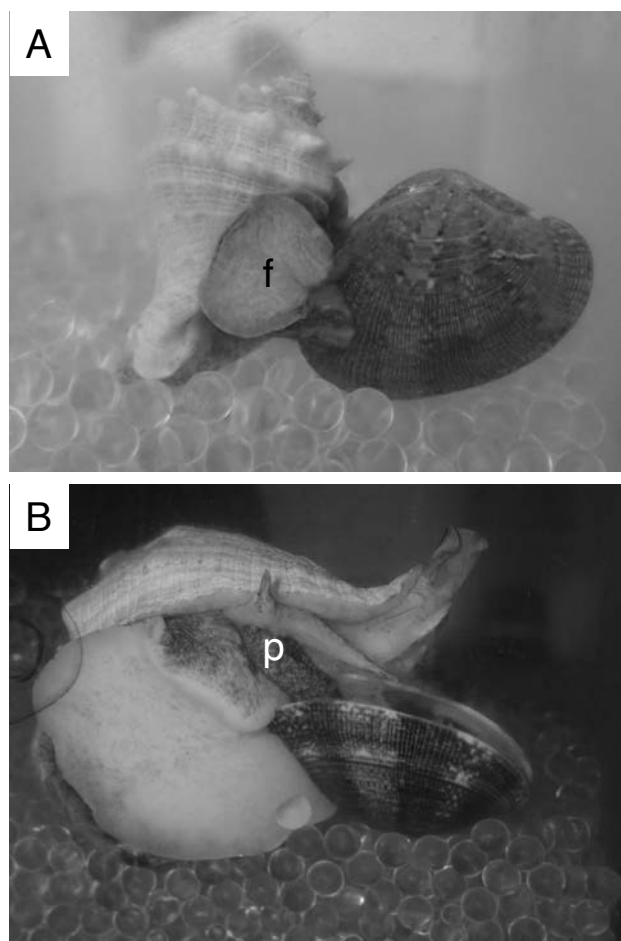


図4. アカニシによるアサリへの捕食行動。A, アカニシがアサリの後方に足 (f) を付着させる様子。B, アサリの殻の隙間から吻 (p) を挿入し捕食する様子。

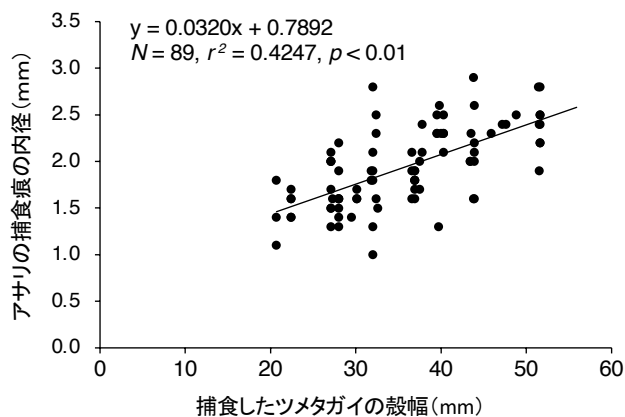


図5. 水槽飼育下で捕食したツメタガイの殻幅とアサリの捕食痕の内径の関係。

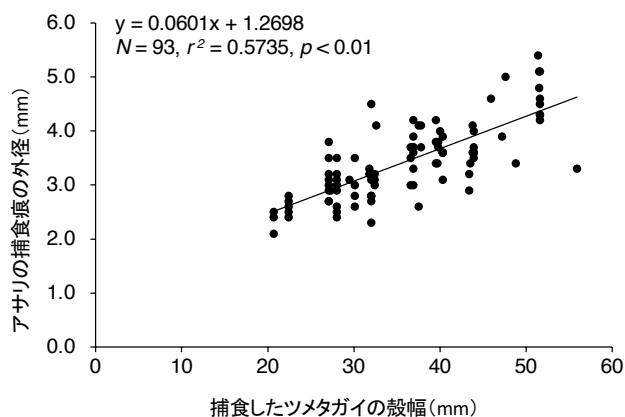


図6. 水槽飼育下で捕食したツメタガイの殻幅とアサリの捕食痕の外径の関係。

表1. 2016年3-11月に実施された飼育実験（飼育水温16-24℃）で得られたアカニシによる捕食痕の有無および捕食痕の形状。

実施期間(2016年)	3月	4月	5月	6月	7月	8月	9月	10月	11月
飼育水温(±1℃)	18	20	16	24	22	20	20	18	18
実験に使用した捕食者個体数	4	7	8	8	7	8	8	7	7
実験中に死亡した捕食者個体数	0	2	0	3	2	0	2	0	1
捕食されたアサリ総個体数(b)	16	11	29	8	34	68	27	33	24
捕食痕のないアサリ個体数	14	10	23	4	23	42	17	33	24
捕食痕のあるアサリ個体数(a)	2	2	6	4	11	24	10	0	0
捕食痕形状									
腹縁スリット状	1	0	0	1	11	24	10	0	0
中央円形	0	0	0	1	0	0	0	0	0
腹縁円形	0	0	2	0	0	0	0	0	0
腹縁半円形	1	2	4	2	0	0	0	0	0
捕食痕のある個体の比率(a/b)	0.125	0.182	0.207	0.500	0.324	0.353	0.370	0.000	0.000

メタガイほど捕食痕の外径が大きくなることわかった(図6)。

一方、アカニシによる捕食では、捕食痕の見られない個体が最も多く、特に10-11月には捕食痕のある個体は全く見られなかった。しかし、3-9月の飼育水温 $16 \pm 1-24 \pm 1^\circ\text{C}$ の範囲では、捕食痕のある個体が見られ、その比率は0.125-0.500であった(表1)。アカニシの捕食痕には4種類の形状が見られた。すなわち、1) 殻中央部に円形の捕食痕、2) 腹縁前方または後方の両殻にまたがる円形捕食痕、3) 腹縁前方または後方の片殻にのみ見られる半円形捕食痕、4) 腹縁前方または後方のスリット状の捕食痕が見られた(図7)。これらは、観察した月により見られる捕食痕の形状の頻度に違いがあり、腹縁スリット状の捕食痕は7-9月に集中し、円形・半円形の捕食痕は主に3-6月に見られた(表1, 図8)。なお、水温は7-9月は $20 \pm 1-22 \pm 1^\circ\text{C}$ 、3-6月は $16 \pm 1-24 \pm 1^\circ\text{C}$ に設定していた(表1)。

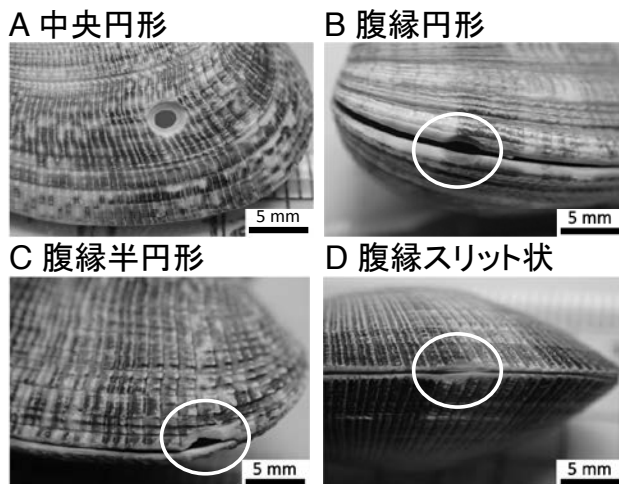


図7. 飼育水槽下で得られたアカニシによるアサリ貝殻上の捕食痕(白丸)。A, 中央円形。B, 腹縁円形。C, 腹縁半円形。D, 腹縁スリット状。

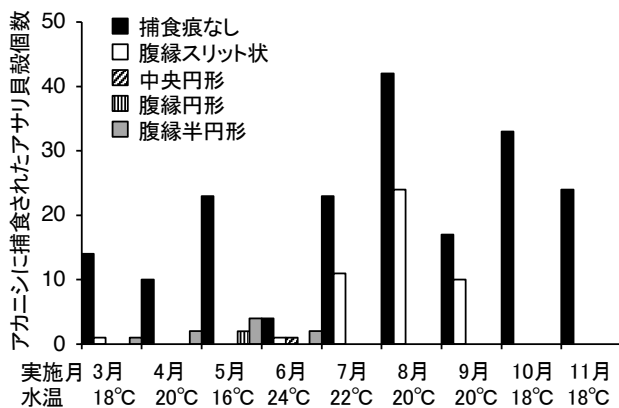


図8. 2016年3-11月に飼育水槽下でアカニシに捕食されたアサリ貝殻上で見られた捕食痕の形状と個数の季節変化。

水槽飼育下での肉食性巻貝類の餌の選択性の観察

水温 $16 \pm 1-20 \pm 1^\circ\text{C}$ の飼育下で、アカニシ4個体に対して、それぞれサイズの異なるアサリ2-4個体を与えて、捕食したアサリの殻サイズを計測し、捕食した順番を明らかにした。その結果、アカニシが最初に捕食したアサリの殻サイズは、すべての個体が虫かごの中で最も殻サイズの大きなアサリから先に捕食した(図9)。一方、ツメタガイ10個体で同様の実験を行うと、本種の場合には必ずしも殻サイズの最も大きいアサリから捕食することなく、概して殻高30mm以下のツメタガイは殻長30mm以上のアサリを捕食しなかった場合が多く、逆に殻高40mm以上のツメタガイは殻長20mm以下のアサリを捕食しなかった(図10)。

次に、アカニシ5個体を個別に飼育して、ほぼ同サイズのアサリ・オキシジミ・サルボウをそれぞれ1個体ずつ同時に与えたところ、12回の実験のうち11回で最初にオキシジミが捕食された(表2)。それ以外の1回はアサリ

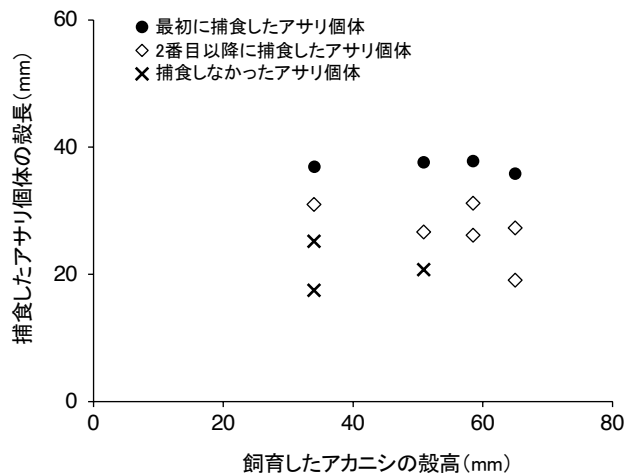


図9. 水槽飼育下でアカニシが捕食したアサリ個体の殻長に対する摂餌の順序。

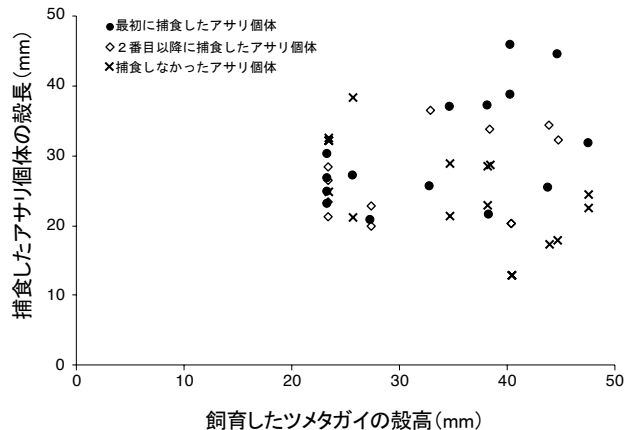


図10. 水槽飼育下でツメタガイが捕食したアサリ個体の殻長の選択性。

表2. アカニシが飼育水槽下で捕食した二枚貝類3種の殻長と順番.
*：最初に捕食した種，**：2番目に捕食した種，-：5-9日間に捕食しなかった種.

アカニシ	アサリ	オキシジミ	サルボウ
殻高(mm)	殻長(mm)	殻長(mm)	殻長(mm)
47.0	40.2-	34.2*	34.5-
47.0	37.4-	32.4*	34.5-
47.0	29.5**	33.9*	34.5-
46.0	28.9**	36.2*	30.4-
46.0	26.3-	27.4*	30.4-
46.0	26.3**	37.7*	30.4-
69.5	46.8**	32.7*	43.7-
69.5	32.9-	42.6*	43.7**
49.2	28.7-	25.2*	31.0-
49.2	28.7**	29.1*	31.0-
52.1	26.3*	27.2-	33.7-
52.1	25.2-	34.2*	33.7-

が最初に捕食された。2番目に捕食された種は、12回中5回の実験でアサリであり、1回がサルボウであった(表2)。それ以外の個体は、5-9日間の実験期間中に捕食されなかった。サルボウは、12回の実験中1回しか捕食されなかった。また、最初に捕食された個体の殻長は、他の2種の個体に比べて必ずしも殻長が最も大きいとは限らず(表2)、二枚貝の殻サイズと捕食の順番の間には傾向が見られなかった。

考察

肉食性巻貝類の捕食行動および捕食痕

本研究では、ツメタガイ個体の殻幅と捕食痕の外径・内径との間に正の相関関係があることを確認した(図5, 6)。ツメタガイの捕食行動に関しては、過去の研究例も多く(例えば, Rodrigues *et al.*, 1987; 平山ほか, 1996; 瀬川・服部, 1997; 岡本, 2000など)、捕食個体のサイズと捕食痕の内径の間に相関関係があることが確認されている(平山ほか, 1996)。本研究によるツメタガイの殻幅と捕食痕の内径との回帰式の傾きは0.032であり、平山ほか(1996)による回帰式の傾き0.04に比べるとわずかに小さかった。また、本研究では捕食痕93個の内径と捕食したツメタガイ21個体の殻幅との回帰式の決定係数は $r^2 = 0.4247$ (図5)であったが、平山ほか(1996)はツメタガイ4個体によるアサリ貝殻28個に見られた捕食痕の内径と捕食個体の殻径との回帰式の決定係数は $r^2 = 0.9306$ と高かった。これは、本研究ではツメタガイの個体間での捕食痕の内径のばらつきや、1個体のツメタガイが複数のアサリを捕食した際の捕食痕の内径にばらつきが大きかったためであり、対象とする個体数を増やすにつれて決定係数や回帰式の傾きは変わってしまう可能性がある。

一方、アカニシの場合は本研究では4種類の形状の捕食痕が確認された(図7)が、捕食痕が見られたアサリ貝殻の比率は捕食されたアサリ個体全体の12.5-50.0%であり、残りの50.0-87.5%のアサリ貝殻には捕食痕が見られなかった(表1)。アカニシの捕食痕について、Harding *et al.* (2007) は水槽飼育下で得られたアカニシによるマガキ *Crassostrea gigas* およびムラサキガイ *Mytilus galloprovincialis* 貝殻上の捕食痕はすべて円形であり、殻長34 mm以上の個体は捕食痕を残さずに捕食したと報告した。アカニシによる腹縁周辺の捕食痕は、先行研究でも確認されている(Giberto *et al.* 2011; 大野ほか, 2019)。本研究の結果では、アカニシによるアサリ貝殻上の捕食痕59個のうち、Harding *et al.* (2007) の記述と同じ中央円形の捕食痕は1個のみであり、残りはすべて腹縁に捕食痕が見られ、その中でも特にスリット状の隙間のような捕食痕が47個も見られた(図7)。捕食した二枚貝類の種が本研究と異なるため比較はできないが、Harding *et al.* (2007) では腹縁周辺の捕食痕に関する記述がなく、観察時に見落としした可能性も考えられる。

また、アカニシの腹縁スリット状の捕食痕は、隙間が1 mm以下しかなく(図7)、アカニシが吻を挿入してアサリを捕食するには小さすぎる。そのため、レイシガイの1種 *Thais haemastoma* などと同様に神経毒を殻内に注入してアサリを弱らせてから捕食していると考えられる(Palmer, 1982)。アカニシが二枚貝類を捕食する際に毒を使う可能性は、動物学雑誌編集部(1901)やSavini and Occhipinti-Ambrogi (2006)、Kosyan (2016) などでも指摘されている。動物学雑誌編集部(1901)では、アカニシがハマグリを捕食する際に、「ある一種の毒液(黄色にして辛味を帯びた……中略……)をサイフォンより注入(後略)」することを報告した。この「黄色にして辛味を帯びた」毒液は、巻貝の鰓下腺から分泌され、古代エジプトなどでは紫色の染料の原料として使われていたことが分かっている(塩見, 1999)。Savini and Occhipinti-Ambrogi (2006) やKosyan (2016) も、同様に鰓下腺から分泌された毒をアカニシは捕食で使用している可能性を述べている。

しかし、塩見・長島(2013)によると、鰓下腺から体外へ毒を放出する仕組みが見当たらないため、肉食性巻貝類は鰓下腺毒ではなく唾液腺毒を捕食に使用していると指摘している。Kosyan (2016) でも、アカニシが鰓下腺毒を捕食で使用している可能性を示すと共に、体内に蓄積した貝毒を使用する可能性についても記述があり、どの種類の毒を捕食で使用するかについては明らかでない。Ito *et al.* (2004) は、広島湾で採集したアカニシの内臓塊から、Gonyautoxinなどの麻痺性貝毒を抽出・特定した。これらの貝毒は鞭毛藻により生産され、広島湾では4-6月に渦鞭毛藻類のブルームが発生し、それを摂餌したアサリなどの二枚貝類の体内に蓄積される事で貝毒が発

生する。そしてアカニシは、貝毒の発生した海域で二枚貝類を捕食することで、その内臓塊に4.2 MU/g程度の神経毒を蓄積したことが確認された (Ito *et al.*, 2004)。なお、1 MU (mouse unit) は、体重20 gの雄マウス1個体を15分以内に殺傷する毒量である。

本研究で行った水槽飼育下でのアカニシによるアサリ貝殻捕食痕の観察では、4種類の形状の捕食痕が確認されたが、そのうち腹縁スリット状の捕食痕は、7-9月に集中して観察された (図8)。この時期は、Ito *et al.* (2004) で確認されたアカニシの内臓塊に麻痺性貝毒が蓄積される時期 (5月以降) に近く、浜名湖においてもアカニシが餌となる二枚貝類から貝毒を蓄積する時期にあたる可能性がある。そのため、腹縁スリット状の捕食痕は、アカニシが内臓塊の貝毒をアサリ体内に注入するために開けられた痕跡であり、その結果として捕食痕の形状に季節性が見られたと解釈できるかも知れない。なお、浜名湖で実験期間中に貝毒の発生は確認されていない。また、貝毒は元々はアサリの内臓塊に蓄積されたものであるが、それを貝殻の隙間から注入した場合のアサリ軟体部への影響については、今後の検証が必要である。

一方、アカニシの捕食痕が見られない場合は、アサリ殻内に毒を注入することは不可能である。Kosyan (2016) は、アカニシの神経毒使用に加えて、アカニシが足で二枚貝類を覆うことで二枚貝類を窒息させて捕食する可能性もあげている。本研究でもアカニシがアサリの貝殻縁辺部に1-2日間ほど足を付着させた後に捕食痕を残さずに捕食の様子が観察された (図4)。そのため、7-9月以外の毒を蓄積できない時期は、アカニシは主にアサリを窒息させて捕食すると考えられる。これについても、その他の可能性を考慮した上で、さらなる検証が必要である。

水槽飼育下での肉食性巻貝類の餌の選択性

本研究では、殻高30 mm以下のツメタガイは殻長30 mm以上のアサリを捕食せず、逆に殻高40 mm以上のツメタガイは殻長20 mm以下のアサリを捕食しなかった (図10)。同様の傾向は、平山ほか (1996) などでも知られており、殻長30-50 mmのツメタガイは殻長10 mm以上のアサリを捕食するが、殻長10 mm以下のアサリは捕食せず、逆に殻長10 mmのツメタガイは殻長10 mm以下のアサリを選択し、殻長30-40 mmのアサリは摂食しなかったことを報告している。この傾向は、サキグロタマツメタでも確認されており (Chiba and Sato, 2012)、足で二枚貝類を包み込んで貝殻に穴をあけるタマガイ科の種では、足で包めるサイズの範囲が決まっており、餌となる二枚貝類が自分のサイズに比べて大き過ぎても小さ過ぎても捕食が難しいことを示唆している。そのため、本研究においても、同じ理由によりツメタガイは極端にサイズの異なるアサリは捕食できなかつたと考えられる。

それに対して、アカニシの場合には、どのようなサイズの個体でも、最も殻サイズの大きなアサリから先に捕食する傾向があることが分かった (図9)。同様の観察は、同じアツキガイ科のイボニシ *Thais clavigera* でも確認されており、イボニシがイワフジツボを捕食する際にも、サイズの大きい個体を選択的に捕食することが報告されている (飯島, 1974)。しかし、アカニシを用いて同様の飼育実験を行った Savini and Occhipinti-Ambrogi (2006) の研究例では、逆にサイズの小さいアサリが選択的に捕食されたと報告している。この研究では、サイズの大きなアカニシ8個体 (殻長99-110 mm) を対象としており、本研究で用いたアカニシ4個体 (殻高34.0-65.0 mm) に比べて顕著に大きい。しかし、餌となるアサリの殻長はどちらの研究でも15-45 mmの範囲の個体を使用しているため、Savini and Occhipinti-Ambrogi (2006) では捕食個体と餌個体のサイズの釣り合いが不適当だった可能性がある。

さらに、本研究ではアカニシに餌としてアサリ・オキシジミ・サルボウをそれぞれ1個体ずつ与えたところ、12回中11回でオキシジミを最初に捕食し、2番目に捕食されたのは12回中5回でアサリであり、1回がサルボウであった (表2)。前述の Savini and Occhipinti-Ambrogi (2006) でも同様の実験を行っており、8個体のアカニシを別々のケージに飼育して、それぞれにアサリ20個体・クイチガイサルボウ *Anada inaequalis* 20個体・ムラサキガイ10個体を与えたところ、ここではクイチガイサルボウが最も頻りに捕食され、次にアサリ、ムラサキガイの順番で捕食されたと報告されている。クイチガイサルボウは、サルボウの近縁種であり、殻形態もサイズも非常に良く似た種である。本研究では最も捕食されなかったサルボウの近縁種が、イタリア・アドリア海では最初に捕食されたことになるが、これも捕食者であるアカニシのサイズ (殻長99-110 mm) と餌となる二枚貝類のサイズ (殻長15-45 mm) の不釣り合いが原因かもしれない。

サルボウは、放射肋が多く縁辺部の貝殻も厚いため、同サイズのアカニシにとっては腹縁スリット状の捕食痕を開けるのも難しいと考えられる。一方、アサリとオキシジミを比較すると、アサリは殻長に比べて殻幅や殻高が小さい形態をしているが、オキシジミは殻長と殻高がほぼ同じで殻幅もアサリに比べて大きいため、同じ1個体を捕食するなら、アサリよりもオキシジミを選択した方が有利と言える。Savini and Occhipinti-Ambrogi (2006) が用いた殻長99 mm以上のアカニシにとっては、サルボウ類の放射肋も捕食の障害にはならなかつたのかも知れず、今後は殻サイズの大きなアカニシを用いて捕食実験を行ってみる必要がある。

また、大野 (2018) と大野ほか (2019) は、アカニシ1個体を水槽の中央に置き、水槽の対角線上の隅にそれ

ぞれアサリとオキシジミを1個体ずつ置いて、どちらの種を捕食するかを観察したところ、アサリが24回、オキシジミが22回捕食され、両種の間に明瞭な差は見られなかったと報告した。この実験は、アカニシが餌となる二枚貝の種を海水中で化学的に識別して移動・捕食したことを前提としており、本研究のように餌となる種が至近距離にある場合にどちらの種を先に捕食するかとは別のメカニズムによるものと判断される。

Giberto *et al.* (2011) 及び大野ほか (2019) は、本研究と同じくアカニシによる腹縁周辺の捕食痕を確認している。特に、腹縁スリット状の捕食痕 (図7D) は、タマガイ類による捕食痕と明確に識別することができ、円形・半円形の捕食痕に比べて貝殻に残っている確率が高い (図8)。しかし、Harding *et al.* (2007) ではスリット状の捕食痕の存在が見落としした可能性もあるため、その識別には注意が必要である。今後は化石アサリ貝殻において腹縁スリット状の捕食痕を見出すことで、地質時代のアカニシによる捕食の実態を明らかにできると期待される。ただし、本研究の飼育観察によると、アカニシに捕食されたアサリ貝殻の50.0–87.5%は捕食痕が見られなかった (表1)。そのため、化石アサリ貝殻腹縁の捕食痕を識別できたとしても、アカニシによる捕食率を50%以上は過小評価しており、実際はその2–8倍のアカニシによる痕跡を残さなかった捕食があることを本研究の結果は示している。

謝辞

本研究の実施に際して、静岡県水産・海洋技術研究所浜名湖分場の皆様には試料採集でご協力をいただいた。静岡大学理学部の塚越哲博士・鈴木雄太郎博士をはじめ、大学院生・学部生の方々にはセミナーで多数のご教示をいただいた。また、編集委員長の上松佐知子博士と2名の査読者 (佐々木猛智博士、匿名査読者) から丁寧な校閲と有益なご指摘を多数いただいた。これらの方々より感謝いたします。

文献

Chattopadhyay, D., Sarkar, D., Dutta, S. and Prasanjit, S. R., 2014. What controls cannibalism in drilling gastropods? A case study on *Natica tigrina*. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **410**, 126–133.

Chiba, T. and Sato, S., 2012. Size-selective predation and drillhole site selectivity in *Euspira fortunei* (Gastropoda: Naticidae): Implications for ecological and paleoecological studies. *Journal of Molluscan Studies*, **78**, 205–212.

動物学雑誌編集部, 1901. アカニシのハマグリを害する方法. *動物学雑誌*, **13**, 360.

Giberto, D. A., Schiariti, A. and Bremec, C. S., 2011. Diet and daily consumption rates of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda: Muricidae) from the Río de la Plata (Argentina-

Uruguay). *Journal of Shellfish Research*, **30**, 349–358.

Harding, J. M., Kingsley-Smith, P., Savini, D. and Mann, R., 2007. Comparison of predation signatures left by Atlantic oyster drills (*Urosalpinx cinerea* Say, Muricidae) and veined rapa whelks (*Rapana venosa* Valenciennes, Muricidae) in bivalve prey. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **352**, 1–11.

Harding, J. M. and Mann, R., 1999. Observations on the biology of the veined rapa whelk, *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in the Chesapeake Bay. *Journal of Shellfish Research*, **18**, 9–18.

Hasegawa, H. and Sato, S., 2009. Predatory behaviour of naticid *Euspira fortunei*: Why does it drill the left shell valve of *Ruditapes philippinarum*? *Journal of Molluscan Studies*, **75**, 147–151.

平山 泉・石田宏一・鳥羽瀬憲久・平田 満, 1996. 緑川河口域で見られたツメタガイによるアサリの食害. 熊本県水産研究センター研究報告, (3), 12–17.

飯島憲司, 1974. イワフジツボ (*Chthamalus challengerii*) に対するイボニシ (*Reishia clarigera*) の捕食と選択性について. ベントス研究会連絡誌, (7/8), 43–46.

Ito, K., Asakawa, M., Beppu, R., Takayama, H. and Miyazawa, K., 2004. PSP-toxicification of the carnivorous gastropod *Rapana venosa* inhabiting the estuary of Nikoh River, Hiroshima Bay, Hiroshima Prefecture, Japan. *Marine Pollution Bulletin*, **48**, 1116–1121.

Kosyan, A., 2016. Predation mechanisms of *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae) in different biotopes along the Black Sea coast. *Marine Pollution Bulletin*, **102**, 265–270.

Kowalewski, M., 2002. The fossil record of predation: an overview of analytical methods. *Paleontological Society Papers*, **8**, 3–42.

岡本一利, 2000. 浜名湖におけるツメタガイによるアサリの食害. 静岡県水産試験場研究報告, (35), 33–34.

大越健嗣, 2004. 輸入アサリに混入して移入する生物——食害生物サキグロタマツメタと非意図的移入種. 日本ベントス学会誌, **59**, 74–82.

大越健嗣・大越和加, 2011. 海のブラックバス サキグロタマツメタ 外来生物の生物学と水産学. 225p., 恒星社厚生閣, 東京.

大野弘貴, 2018. 干潟に生息する肉食性巻貝アカニシによる二枚貝への摂餌選択性. 中津干潟アカデミア〜知の集い・広がる地平〜第2回研究発表会 配布資料, <http://mizubeni.asobukai.org/wp/wp-content/uploads/2018/12/8bdb0e7d0292857290a946882829f811.pdf> (2020年10月27日閲覧)

大野弘貴・安田風眞・南條楠土・山本倫也・恵本 佑・山村秀明・足利由紀子・須田有輔, 2019. アカニシ *Rapana venosa* およびサキグロタマツメタ *Laguncula pulchella* による二枚貝への摂餌選択性. 第25回榎野川河口域・干潟自然再生協議会会議資料, <http://www.pref.yamaguchi.lg.jp/cmsdata/6/c/4/6c4b5b03d6e20ab5ce20a0de284214a9.pdf> (2020年10月27日閲覧)

Palmer, A. R., 1982. Predation and parallel evolution: recurrent parietal plate reduction in balanomorph barnacles. *Paleobiology*, **8**, 31–44.

Rodrigues, C. L., Nojima, S. and Kikuchi, T., 1987. Mechanics of prey size preference in the gastropod *Neverita didyma* preying on the bivalve *Ruditapes philippinarum*. *Marine Ecology Progress Series*, **40**, 87–93.

酒井敬一, 2000. 万石浦アサリ漁場におけるサキグロタマツメタガイのアサリの食害について. 宮城県水産研究開発センター研究報告, (16), 109–111.

Sato, S. and Chiba, T., 2016a. Structural changes in molluscan community over a 15-year period before and after the 2011 Great East Japan Earthquake and subsequent tsunami around Matsushima Bay, Miyagi Prefecture, northeastern Japan. *PLoS one*, **11**, e0168206.

Sato, S. and Chiba, T., 2016b. Ecological impacts and recovery of molluscan populations after the 2011 earthquake tsunami around Matsushima Bay and Sendai Bay, Miyagi Prefecture, northeastern Japan. In Urabe, J. and Nakashizuka, T. eds., *Ecological Impacts*

- of Tsunamis on Coastal Ecosystems: Lessons from the Great East Japan Earthquake*, 179–207. Springer, Tokyo.
- Sato, S., Chiba, T. and Hasegawa, H., 2012. Longterm fluctuations in mollusk populations before and after the appearance of the alien predator *Euspira fortunei* on the Tona coast, Miyagi Prefecture, northern Japan. *Fisheries Science*, **78**, 589–595.
- Savini, D. and Occhipinti-Ambrogi, A., 2006. Consumption rates and prey preference of the invasive gastropod *Rapana venosa* in the northern Adriatic Sea. *Helgoland Marine Research*, **60**, 153–159.
- 瀬川直治・服部克也, 1997. 伊勢湾小鈴谷干潟におけるツメタガイによるアサリの食害. 愛知県水産試験場研究報告, (4), 41–48.
- 塩見一雄, 1999. 海洋動物の毒. 日本救急医学会雑誌, **10**, 4–27.
- 塩見一雄・長島裕二, 2013. 新・海洋動物の毒——フグからイソギンチャクまで——. 成山堂書店, 東京, 254p.
- 山田潤一, 2004. イワガキ資源の持続的利用に関する研究. 秋田県水産振興センター事業報告書, 2004, 174–182.
- 三倉は室内観察・計測と初稿の執筆, 佐藤は研究計画の立案と原稿の修正を担当した.
- (2020年11月12日受付, 2021年7月6日受理)

