

飼育水槽中における *Busycon carica* (L.) による *Mercenaria mercenaria* L. の摂食行為の観察

真 野 勝 友*

この報告は、研究用の二枚貝 (*Mercenaria mercenaria* L.: Veneridae) を飼育水槽中に放置していた時；たまたま同一水槽中に投入しておいた巻貝 (*Busycon carica* L.: Melongenidae) がこの二枚貝を捕え、摂食行動を行なうのを目撃したときの記録である。

この観察を通して、*Busycon* の食害行為に関する従来の報告 (Copeland 1918, Magalhaes 1948, and Carriker 1951) を確認すると共に、化石を通して、古生物の各個古生態を考察する上で、貴重な資料を提供するものと考えられるので報告する。

なお、飼育水槽中には、このほかに、ワタリガニ (*Callinectes sapidus*)、ヒトデ、ヒバリガイ (*Brachydontes exustus*) 等も同時に飼育していたが、これらのうち、ワタリガニ—*Brachydontes*、ヒトデ—*Mercenaria* 等の間でもそれぞれ前者による摂食関係がみられている。

この報告にあたって、研究の便宜をはかって頂いた南カロライナ州立大学電子顕微鏡センター所長渡部哲光教授および同センターの研究員の方々にお礼申し上げる。

I 材料と方法

1. 材料はいずれも、大西洋に面した、米国東岸、South Carolina 州 Georgetown にある同州立大臨海実験所付近の salt marsh の発達する入江 (inlet) で 1976 年 1 月 18 日に採集したものである。

Busycon は動きは活発ではないが、冬期でも活動しており、深さ 1 m ほどの砂底を歩いているところを網で捕獲した。大きさは、殻長で約 25 cm であった。*Mercenaria* は三角州の浅瀬で採集した。

採集した試料は同日同水域で採取した海水と共に飼育水槽に入れておいた。光は通常の室内の明るさであり、室内は空調により 18~19℃ に保たれ、水槽の水温もほぼ同様の温度であった。水槽中の水はエアポンプにより自然海水を循環式にろ過する方法で浄化した。海水は 2~3 週間おきに全体の 2/3 ほどを自然海水に交換した。

Busycon の摂食行動が見られたのは同年 3 月 19 日午後のもので、採集から約 2 ヶ月ほど後のことであった。この間の 2 ヶ月は *Busycon* の摂食行動は認められておらず、ほぼ空腹の状態であったとみられる。

II *Busycon* の摂食行動の観察

飼育水槽内での *Busycon* の摂食行動を見ると以下のよう順序で行われた。

1. *Mercenaria* への接近 二本の触角を前に垂れ下げるように、また水管を水管溝よりも長く伸ばし、先端部をやや垂れ下げ、やや左右にゆらすように動かしながら接近していった。

2. 腹足先端が *Mercenaria* に接すると、腹足を広げ、たちまち *Mercenaria* をその右殻側から完全に包み、左殻側を残すような形でかかえ込んだ。

このとき *Busycon* の殻体は水管溝を上にし、殻頂と体層の棘状結節とで鼎立する状態のいわゆる逆立ちの状態となった。この姿勢はその後とも全く変えなかった (図 1)。

Busycon の水管は、はじめのうちは伸びていたが、その後かなり縮少し、水管溝前端より内側まで縮んだ、触角も見えなくなる。

Mercenaria は捕えられてからは二枚の殻を強く閉ざしたままであった。

3. *Busycon* は時々 *Mercenaria* を足で包み直すように腹足のしわの位置を少しずつ変えながら、2~3ヶ所に大きなしわをつくり、腹足を縮めている。これにより、かなり強い力を二枚貝に加えているようである (図 2)。この状態がしばらく続いた。

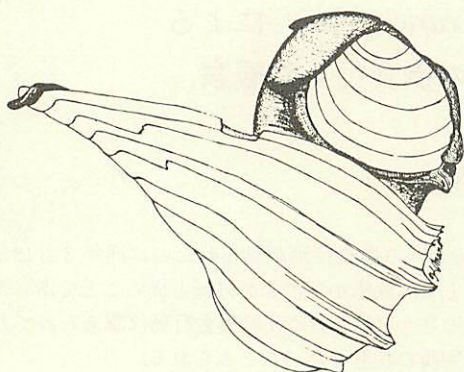
4. *Mercenaria* を捕えてから約 25 分後、*Busycon* は殻口外唇縁の中央からやや水管溝寄りの部分を用いて、そのナイフ様の薄く、直線的な殻縁端を、強く閉じている *Mercenaria* の二枚の殻の咬合部をその咬合面に沿って切り込みを入れたり、前後にゆっくり動かし、押しつける

Katsutomo Mano: Observation of the feeding behavior of *Busycon carica* (Gastropoda) on *Mercenaria mercenaria* (Bivalvia) in aquarium.

* 筑波大学学校教育部

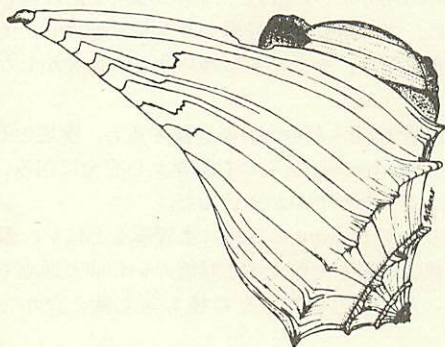
pm 1.20 Aug 19

3



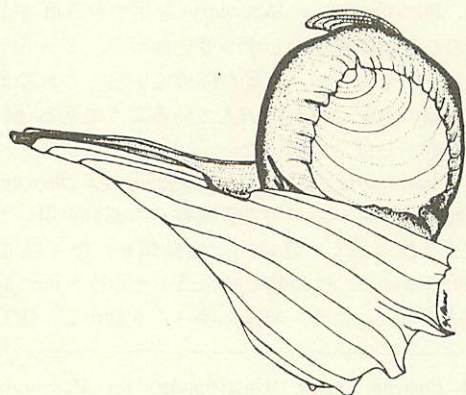
pm 1.15 Aug 19 1/2

2



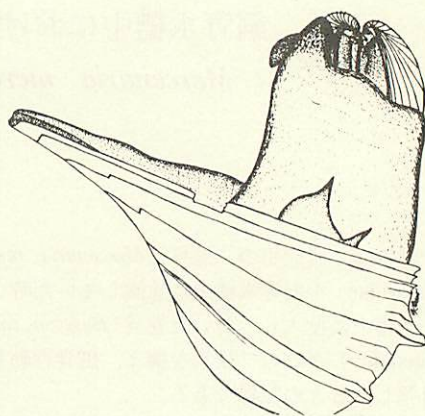
pm 1.10 Aug 19 1/2

1



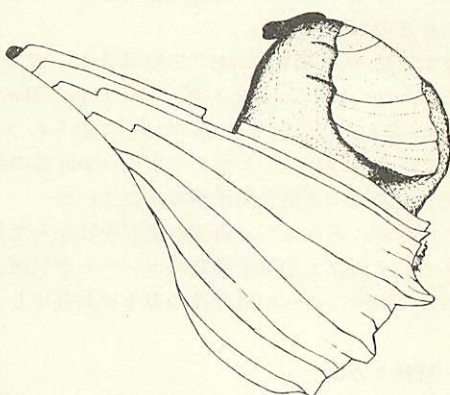
pm 2.10 Aug 19 1/2

6



pm 2.15 Aug 19 1/2

5



pm 1.22 Aug 19 1/2

4

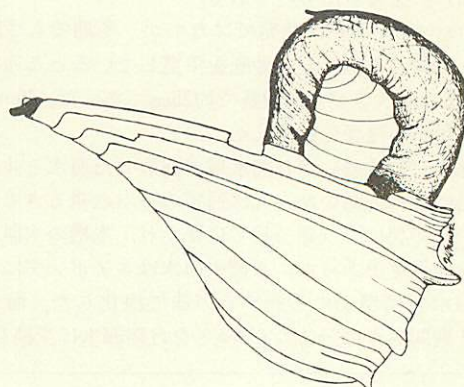
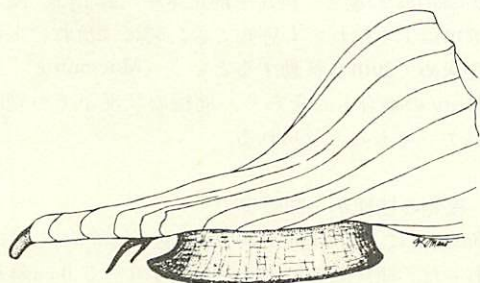


図1～7 *Busycon* の摂食行動を示すスケッチ。



行動を開始した。このとき *Mercenaria* の殻腹縁は *Busycon* の外唇縁が強く押し当てられたときに、少しずつ壊される (図3)。

5. その後約10分後、度重なる *Busycon* の殻破壊行動の結果、*Mercenaria* の殻腹縁の破損が進行し、今まで隙間なく閉ざしていた二枚の殻の間に細長い隙間が生じた。*Busycon* はこの隙間に殻口外唇縁を挿入することに成功する。こうして、それまで堅く閉じられていた *Mercenaria* の二枚の殻は、腹縁部からこじ開けられた。

すると、今まで *Mercenaria* の右殻を包んでいた腹足が動き出し、左殻も大きく包み込みはじめた。この時、わずかな隙間から二枚の殻内に挿入された *Busycon* の吻を見ることができた。この段階で、*Busycon* の摂食が始まったものとみることができる。水管はわずかながら縮む。

6. *Busycon* の摂食開始後約30分後、それまで *Mercenaria* を大きく包んでいた腹足が動き始め包囲をゆるめる。このため、*Mercenaria* の殻が見え出す。二枚貝の殻の開いた状態の一部が認められる。その隙間から忙しく動く *Busycon* の太い吻がわずかに認められた。最後の残りを食べている様子が見え始める (図5)。

7. この後数分で、二枚の殻を包む腹足が再び大きく動き出し、*Mercenaria* の殻を解放し始め、ついに二枚の殻を水槽底に放置した。ここで、*Mercenaria* の殻は完全に開き、殻だけが残し、内の軟体部は肉柱筋をはじめすべて失われていた。

Busycon は水管をやや伸ばし始め、腹足で這い出す体制にもどり、殻体も殻軸が水平の状態となる (図6)。

8. さらにその数分後には *Busycon* は *Mercenaria* の殻をその場に残し、他所へ向って這出した。水管や触角は進行方向に大きく伸ばし、下に垂れ下げ、ゆっくり動かす。ほぼ最初の姿勢である (図7・8)。

III 考察

1. *Busycon* の摂食行動について

Busycon の摂食行動は年間を通じて一定しているわけではなく、一般に夏季には夜間主として行動し、ひんばんに貝類を摂食、冬季には行動は昼間となり、時々二枚貝類を摂食するという。摂食しない期間が1ヶ月に及ぶことも珍しいことではないという (Moris, et al. 1980)。*Busycon* の摂食の対象には *Ostrea*, *Mytilus*, *Mercenaria*, *Tagelus* や *Solen* などがある。*Ostrea* などを摂食する場合は、*Ostrea* が自然開殻している状態のところを *Busycon* が水管を内に挿入し食べてしまうという (Moris, et al., 1980)。この例は、本報告と異なる摂食方法である。

Text fig. 説明

1. pm. 1:00 *Busycon* は二枚貝 (*Mercenaria*) を腹足で大きくつつみ、殻は体層の第1, 第2刺と第2螺層の1刺とで三脚を作り、殻頂を下に、水管溝を上にして立つ。この状態が以後ずっと続く。

水管ははじめ長く伸びていたが、かなり縮んで、水管溝近くにまで至る。

2. pm. 1:15 *Busycon* は二枚貝を腹足で包み直すようにやや動かし、*Mercenaria* を更に大きく包む。

3. pm. 1:24 いよいよ二枚貝の腹縁にすくい刃のような殻口外唇縁端を上下にこすりながら、二枚の殻の間に押し込むところ。この行動は何度か繰り返される。このとき、二枚貝の殻腹縁の一部が壊される。

4. pm. 1:28 たび重なる破壊行動のために、二枚貝の腹縁部にすき間が生じた。この隙間に沿って刃のような *Busycon* の殻口外唇縁端が差し込まれた。はじめ、この外唇縁は浅く、そして次第に二枚貝の間深く差し込まれていった。この間に、*Busycon* の吻が二枚貝中に挿入され貝の食事が始まった。

水管はわずかながら、やや力が入るかに縮まる。

5. pm. 2:03 わずかながら腹足が外へ膨らむような小さい衝撃を感じたあと、二枚貝の中味はほとんど食べつくされ、殻だけとなって *Busycon* は殻を腹足の捕捉から解き放ち始める。このとき開きかけた二枚貝の殻の奥の方に太く長い吻の一部動くのが見える。最後の一片を食べているかのようである。

6. pm. 2:10 *Mercenaria* の殻の内部は完全に食べつくされ、殻と靱帯部を残して、*Busycon* は立ち去る。

捕食中は収縮したままであまり動きを示さなかった水管がやや伸び始める。

7. pm. 2:15 食べ終わった *Busycon* は捕捉前の時のような、ゆう然とした態勢で他へ移動した。

本報告で見られた *Busycon* の摂食の行動を分析してみると次のような四つの段階が認められる。

- 1) 対象の認知から接近・捕捉まで
- 2) 対象の確保から開殻まで
- 3) 対象の摂食開始から終了まで
- 4) 残骸の放棄と移動

これら4段階について以下に分析を加えてみる。

1) 対象の認知から接近・捕捉まで

Busycon の移動中の姿勢は殻口から腹足を出し、腹足が体全体を支え、殻はほぼ水底から遊離している。水管は水管溝中からやや長く伸し、下方にやや垂れ下った状態を呈する。触角は進行方向に水底にすれすれに垂らしながら進む。こうした行動は他の多くの腹足類にみられる現象である (Copeland, 1918; Brock, 1933, 36)。遊動の速さは30cm/10分位のゆっくりした速さであった。このような *Busycon* の姿勢は獲物の認知の方法とも関係しているようである。

Busycon の摂食対象物、いわゆる獲物の認知方法は水管を通して、獲物から出る特有の化学物質を体腔内部にある化学受容器に伝わることによるものとみられている (Kohn, 1961)。この場合の触角の働きは明らかでない。

本報告の場合もおそらく、同様の方法で獲物の認知が行われたものと見られるが、獲物の捕捉までにはかなり複雑な過程が考えられる。すなわち、本報告の場合 *Busycon* による摂食行動は水槽内で同居が始まってから約2ヶ月のことであること。その上、どのような契機で摂食行動になったかが問題である。

この期間中水槽中にはおそらく *Mercenaria* の“嗅”は循環水によって充満していたものと考えられる。この“嗅”は *Busycon* によっても、その化学受容器によって感知されていたものと考えられる。ただし、それにより、直ちに食欲が刺激されたからかは明らかでないが、たとえば *Busycon* の“食欲”が刺激されていた場合でも、水槽全体に *Mercenaria* の“嗅”が充満していた場合、その存在の方向や位置を決めることは困難と考えられる。なぜなら、*Busycon* が *Mercenaria* を化学的に知覚できても、その“嗅”の濃度を識別することで、その嗅の中心や嗅の流れ来る方向を知り、それを追跡することで獲物に到達できるものと考えられるので、水槽のような場合、水の流れがほぼ一定しており、捕食者、被捕食者の位置関係によっては、その時点で嗅いの知覚による位置や方向の決定にはかなりの差が生じる。流れの上流に *Mercenaria* があって、その“嗅”が流れに乗って、より高濃度の流れを作っていれば *Busycon* はおそらく、その方向の認知は可能であろう。そうでない場合は、流れの中で“嗅”が拡散してしまい、*Mercenaria* の方向を知ることは困難になろう。

したがって、一般には *Busycon* が動きまわっているう

ちに、*Mercenaria* に行き当たるが、流れの下流側に来て *Mercenaria* の方向の確認ができることで獲物への到達が可能となろう。

Nassarius の場合、肉片を静止水中では10cm、流水中では6m以上も離れても感知でき、時には流れの上流側へ餌を求めて30mも移動するという (Macginitie, 1935)。*Busycon* の場合もおそらく、同様の状況下での判断が行われているものと見られる。

2. 獲物の捕獲から開殻まで

Busycon による *Mercenaria* の捕獲はきわめて早いものであった。捕獲直前の *Busycon* は40～50cm離れてゐた獲物にほぼ直行し、すべるようにその腹足で獲物におおいかぶさった。その後、腹足下面で獲物の *Merienaria* を抱きかかえながら、前述のいくつかの行動を取った。そのうち、*Mecenaria* へのしめつけ、開殻に適切な位置まで、その殻の回転運動を腹足内で行なうなどの行動は順序だった行動とは云え、観察者に一種の驚きを与える。これはおそらく度重なる行動の経験を通して、あたかも“記憶”しているかのような印象を与える。これは何か、腹足による“つかみごこち”というような、触角による一種のパターンの認識があるのではないかと想像させる。この行動はすでに Carriker(1951)および Morris, et al (1980)によっても報告されており、今回が特別な行動ではないと考えられる。

引続いて、二枚の殻の開殻行動に移るが、殻口外唇縁による開殻行動および二枚貝殻腹縁の破壊行動にみられる、*Busycon* の外唇縁の動かし方もまた驚きである。この行動そのものは、殻軸から発達する収足縮の働きによるもので、本来は殻内に腹足を収納するための働きである。これを逆に二枚貝を支持点として外唇縁を動かす応用も巧みである。

これに対して、*Mercenaria* の側では、二枚貝の開殻が防御の第一手段であり、第二は、殻腹内縁の鋸歯状小彫刻による左右両殻のかみ合わせがある。にもかかわらず、*Busycon* の攻撃の前には及ばず、破壊されてしまう。この腹縁部は殻全体のうちで先端に向って薄くなるところで、強度としては最も弱いところである。

この腹縁の破壊が進行したところで、*Busycon* はその外唇縁をナイフのようにこの隙間に差込む。更に、すかさず物をこの隙間から入れる。ここにも次の食に至る統一の取れた行動が見られる。

なお、*Busycon* による開殻行動で *Mercenaria* の殻に生じた傷跡は腹縁部のこの傷のみであった。

3. 摂食

Mercenaria の殻をこじ開けた *Busycon* は直ちに物をこの隙間から挿入し、摂食を開始する様であるが、この様

子は腹足におおわれていて全く観察できない。摂食が進み、最後の段階で、二枚の殻がぱっと開殻するときのわずかな衝撃が殻を包んでいる腹足に伝わるのが観察される。その後間もなく、*Busycon* は二枚の殻の放出を開始、そのわずかな間に殻の内部で吻が忙しく動いているのが見られたが、その後殻を放出するときには吻は見られない。

この間の内部の様子を推定してみると、まず、軟体部のおそらく内臓部分の食害からはじまり、斧足、外套膜におよび最後に肉柱筋の食害で終る。このうち、肉柱筋の食害により殻が開放さたが、この開放のショックが上述のように、食害の最後の段階のわずかな衝激で現わされている。この後も、殻には着する最後の肉柱筋もきれいに摂食して完了するようである。この摂食の過程については今までにも詳しい報告がみられない。

4. 殻の放棄と移動

摂食終了後の殻の放棄は速やかに行われ、*Busycon* は間もなく、この二枚貝の残骸をその場に置いて、他所へ移動を開始する。この時の姿勢はそれまで倒立状態であった殻体を水平に倒し、水管溝を前方に向け、ゆっくりと前進をはじめる。このときの姿勢は最初の *Mercenaria* に近づくまでの時のものとほとんど変りなかった。

5. 貝殻の形態と貝殻構造について

Busycon による二枚貝の食害行動が後に記録として残されるのは、両者の殻体にのみである。*Busycon* は決して、二枚貝の腹縁をそのするどい刃物のような殻口外唇縁のほぼ中央部を用いて、咬合面に沿って巧みに差し込む。

この際、*mercenaria* の場合、殻の咬合部では両殻腹縁にある *crenuration* が互いに咬み合っているのので、簡単には外唇縁を差し込めない。そこで、*Mercenaria* の部厚い殻ではあるが、比較的衝激にはもろい均質構造と複合稜柱構造からなる殻の楔に薄くなっている先端部に *Busycon* は外唇縁を押し当てて破壊する。*Busycon* の殻体は交差板構造からなっていて、構造からみた殻の強さ、丈夫さは均質構造よりやや優れている (Taylor and Layman, 1972)。この場合では、殻全体としての強さよりも、一点に集中した時の力に対するその部分の強度が重要な要素となっている。この時の破壊も最小限の破壊に止まっており、*Mercenaria* の殻縁にわずかに内部に通じる隙間が生じると、*Busycon* はそこを手がかりとして、薄い刃のような殻口外唇縁を、固く合弁状態にある二枚の殻の間にに入れてしまったのである。

Busycon はこのような攻撃の時に、殻口外唇縁を破壊することもあることは、成長線の配列をみても明らかに推定がつくことである。これらの成長線をみると殻口外

唇縁以外の水管溝の部分に破壊と修復のあとがみられるが、このような例は二枚貝の摂食との関係を求めることは困難である。

一方、*Mercenaria* の殻腹縁の破損の部位は、ほぼ中央から、その前後付近に多くの傷あとがみられた。このような部位が最も傷つきやすい所と見られる。また、*Busycon* のような場合、腹縁部の方が殻をこじ開けやすく、吻も挿入しやすいことは二枚貝の殻の形や構造から容易に考えられることである。しかも、このことは、*Busycon* の腹足による *Mercenaria* の殻の位置の選別の様子を見ても明らかであろう。

このように見て来ると、*Busycon* と *Mercenaria* との関係に限らず、保存良好な化石の場合では、殻体に残された成長線にみられる破損とみられる傷、あるいは殻の縁辺部の破損の位置によっては捕食者、被捕食者の関係を明らかにする上での有力な手がかりになるものと考えられる。これが多くの個体数で見られればより信頼性の高いものとなるだろう。

引用文献

- Carriker, M. R. (1951): Observations on the penetration of tightly closing bivalves by *Busycon* and another predators. *Ecology*, 32, 73-83.
- Copeland, M. (1918): The olfactory reactions and organs of the marine snails *Alectrion obsoleta* (Say) and *Busycon canaliculatum* (Linn). *J. Exper. Zool.* 25, 177-227.
- Kohn, A. J. (1961): Chemo-reception in gastropod molluscs. *Amer. Zool.* 1, 291-308.
- Macginitie, G. E. (1935): Ecological aspects of California marine estuary. *Amer. Mid. Natur.* 16, 629-765.
- Magalhaes, H. (1948): An ecological study of the genus *Busycon* at Beaufort, North Carolina. *Ecol. Monogr.* 18, 379-409.
- Moris, R. H., D. P. Abbott and E. C. Haderlie (1980): Intertidal Invertebrates of California. Stanford Univ. Press, Stanford, 658 p.
- Taylor, J. D. and M. Layman (1972): The mechanical properties of bivalve (Mollusca) shell structures. *Paleont.* 15, 73-87.

Observation of the feeding behavior of *Busycon carica* (Gastropoda) on *Mercenaria mercenaria* (Bivalvia) in aquarium.

Abstract

The feeding behavior of *Busycon carica* on

Mercenaria was observed in aquarium. Following four steps were recognized by the analysis of the feeding behavior. The first step is approach to *Mercenaria*. The second is capture of *Mercenaria* and opening of shell valves. The third is feeding. And the last is releasing bivalves and leaving the spot. These four steps were precisely discussed on the bases of the observation.

The shell structures of these two molluscs were discussed from the view point of strength of shell at the time of opening action on shell by *Busycon*. Paleobiological meanings of this behavior were also

pointed out.

(1983年7月15日 受理)

◆ 論文紹介・本の紹介 ◆

洪積世の貝殻のアミノ酸比から年代推定を行なう法。
K. H. Daries (1983):
Amino acid analysis of Pleistocene marine molluscs
from the Gower Peninsula

Nature, 302, 137~139

層位学的な検討がなされている、イギリスウェールズのゴワ半島の洪積世海岸の十数カ所の海岸堆積物中から、確かに異地性の軟体動物貝殻(成殻) — *Patella vulgata* と *Nucella lapillus* を採取し、そのアミノ酸分析を行ない、D-アロイソロイシン/L-イソロイシンの比とその堆積物の年代を関連づけようとする報告である。

L-イソロイシンは、生物の死後D-アロイソロイシンに異性化することが知られており、その比は0から1.3±0.05で平衡化するという。

平衡に達するまでには、種と温度に依存してその時間が決まるため、標本は限られた地理域からのものを分析してきた。分析部位による比の変化の検討さらに、コロラド大学で分析しても、ほぼ同様の比の値となることが確かめられたとして考察に入っている。

P. vulgata では、3つのグループに、*N. lapillus* では、2つのグループにその比を分けることができた。大きい値のグループのものは、層位学的にみて古い岩相からの標本の場合である。ジェルシー海岸から8m上の洞穴の石灰華物から得た~121kyrBpの年代と、その洞穴からの *P. vulgata* のD-アロイソロイシン/L-イソロイシンの比0.123を結びつけて考え、これをゴワ半島のものに応用していった。

また、種の活性主がわからずじまいであるが、*P. vulgata* の種の動力学平衡速度計算から、堆積物の年代見積もりを試みると、0.134の比は~134kyrBpに、0.203は

~208kyrBpとなるだろうという。この値は、酸素同位体ステージの125kyrBp(5 stage), 210kyr(7 stage)と対比できるだろうという。

N. lapillus の場合で考えると、*N. lapillus* が *p. vulgata* と同じ岩相(同層準)からのものではアミノ酸比が似ているので、*p. vulgata* のときと同じ方法を使って年代を決めると0.138の比は~137kyrBp、0.216は~221kyrBpとなった。

P. vulgata と *N. lapillus* でも、D-アロイソロイシンとL-イソロイシンの比が大きい場合は~210kyrBpと古い堆積物からということになるが、これら古い堆積物は分布も狭く、浸食されてしまっている。

ゴワ半島の大部分の堆積物は、淘汰が不十分な、大小の局地的・外来礫を含む岩相であるが、その堆積物年代はその岩相に含まれる貝殻のアミノ酸比から12万5000年前のものと推定してみた。

(堀田信子)

楊鐘健文集

《楊鐘健文集》編輯委員会編

科学出版社(1982) 精装 3.65元(¥1.830)

平装 2.70元(¥1.350)

中国の古脊椎動物学界を一貫してリードし続けてきた楊鐘健教授(1897-1979)の論文選集。年譜・論文目録・新属新種目録等の他、遺作の論文10篇、生前に発表された代表的な論文28篇が収められている。これまでに出版された中国古脊椎動物学についての文献の中でも、見逃すことのできない重要な一冊と言えよう。219頁(図版16)。

(谷本正浩)