

有肺類の自家受精(総説)

江 村 重 雄

Ueber Selbstbefruchtung bei Lungenschnecken
von
Shigeo Emura

ま え が き

動物界の雌雄性 Sexuality を内田(1934)は、つぎのように分類することを提案している。

- a. 1個体で雌と雄との両方の単位を正規的に現わすもの。雌雄同体 Hermaphrodite.
- b. 1個体で雌 female か, 雄 male か 1方の単位のみを正規的に現わすもの。雌雄異体 Gonochorism.
- c. 1個体で雌か雄か 1方の単位のみを正規的に出すものが, 変則的に雌雄の両方を現わすもの。擬雌雄同体 Pseudo hermaphrodite.
 1. 雌雄の形質が空間的に混合するもの。雌雄嵌合体(性的モザイク・雌雄兼有形) Gynandro morphism.
 2. 雌雄の形質が時間的に混合するもの。間性 Intersex. (なお個体が発生の途上に性を逆転する性転換 Sex reversal するものもある。クロダイ・ホッコクアカエビ・カキ・フネガイ等)。

雌雄同体は高等動物にはほとんどなく, 下等動物又は原始的動物などに見られるが, この雌雄同体者には精子と卵とを同一体内の異なる場所(精巣 testis と 卵巣 ovary)で形成される群(扁形動物のデストマ・サナダムシ等, 環形動物のミミズ・ヒル等。)同一器官(両性腺 Hermaphroditic gland)で形成される群(軟体動物の後鰓類 Opisthobranchia・有肺類 Pulmonata 等)とある。

ここでは有肺類 Pulmonata(軟体動物 Mollusca・腹足類 Gastropoda)の自家受精 Self-fertilization と交配受精 Cross-fertilization とを比較し, 日本に産するもの又は日本で飼育観察された数種につき述べる。

なおナメクジ *Phylomycus bilineatus* とオナジマイマイ *Bladybaena similaris* については第19回国民体育大会春季大会の際に天皇陛下に御泊所(赤倉観光ホテル)で「遺伝現象からみた有肺類の自家受精について」と昭和39年6月12日午前9時30分から11時まで御進講を申し上げた1部である。(新潟県, 1964: 両陛下を越路にお迎して。P. 166—168)。

有肺類の自家受精

雌雄同体の動物で両性腺 Hermaphrodite gland をもつ有肺類 Pulmonata (Mollusca・Gastropoda) の自家受精 Self-fertilisation・Selbstbefruchtung については国内・国外での観察が多くなされているが, それに関する文献の概要を次に配列する。

基眼目 Basommatophora

オガワコザラガイ科 Ancyliidae

Ancylus fluviatilis Colton (1918)

サカマキガイ科 Physidae

- Physa acuta* Holzfuss (1914), Larambergue (1939)
 ♪ *fontinalis* Holzfuss (1914)
 ♪ *gyrina* Crabb (1927)
 ♪ *sayi* Crabb (1927)
 ♪ *halei* Baker (1933)
 ♪ *heterostrophia* Poteat (1892), Clton (1918)

ヒラマキガイ科 Planorbidae

- Planorbis boissyi* Larambergue (1939)
 ♪ *corneus* Holzfuss (1914), Allen (1935)
 ♪ *exacutis* Colton (1918)
 ♪ *parvus* Colton (1918)
 ♪ *marginatus* Holzfuss (1914)
 ♪ *metidjiensis* Brumpt (1928・1936)
 ♪ *vortex* Chadwick (1903)
Indoplanorbis exustus Brumpt (1936), Larambergue (1939)
Bulinus contortus Brumpt (1928), Larambergue (1930・1934・1937)
Pyrrophysa forskali Larambergue (1939)

モノアラガイ科 Lymnaeidae

- Lymnaea acuminata* Seshaiya (1927)
 ♪ *luteola* Seshaiya (1927)
 ♪ *auricularia* Oken (1817), Braun (1888), Varigny (1894), Colton (1918),
 Larambergue (1929)
 ♪ *catasopium* Colton (1918)
 ♪ *reflexa* Colton (1918)
 ♪ *humilis modicella* Colton (1918)
 ♪ *columella* Colton (1912・1918・1922), Collon et Pennypacker (1934),
 Bailey (1931), Winsor (1935)
 ♪ *japonica* Taki (1930), Sonehara (1932)
 ♪ *ovata* Holzfuss (1914)
 ♪ *parustris* Crabb (1928), Larambergue (1939)
 ♪ *peregra* Boycott et Diver (1923・1930), Pelseneer (1935),
 Larambergue (1939)
 ♪ *pervia* Sonehara (1932)
 ♪ *stagnalis* Varigny (1894・1895), Nourry (1898), Hozfuss (1914),
 Popovici-Bazosanu (1929), Larambergue (1939)
 ♪ *stagnalis appressa* Crabb (1927)
 ♪ ♪ *vulgaris* Schodduyn (1925)

柄眼目 Stylommatophora

キセルガイ科 Clausilidae

- Phaedusa tau* Miyazaki (1979)

アフリカマイマイ科 Achatinidae

- Achatina fulica* Leeuwen (1932), Meer-Mohr (1949), Mead (1961),
Yoshikawa (1977)

ハリガイ科 Vitrinidae

- Vitrina brevis* Künkel (1920)

コウラクロナメクジ科 Arionidae

- Arion ater* Wotton (1893)
 ♪ *empiriorum* Künkel (1911・1916)
 ♪ *hortensis* Künkel (1916)
 ♪ *minimus* Künkel (1916)
 ♪ *simrothi* Künkel (1916)
 ♪ *subfuscus* Künkel (1916)

ナメクジ科 Philomycidae

- Philomycus bilineatus* Ikeda (1929・1937)

コウラナメクジ科 Limacidae

- Agriolimax agretis* Luther (1915)
 ♪ *reticulatus* Luther (1915)
 ♪ *laevis* Rosenwald (1927)
Limax cinereoniger Künkel (1911・1916)
 ♪ *cinereus* Künkel (1916)
 ♪ *variegatus* Künkel (1916)
 ♪ *flavus* Laurent (1851)
 ♪ *tenellus* Künkel (1934)

コハクガイ科 Zonitidae

- Hyalina cellaria* Baudelot (1863)

オナジマイマイ科 Bradybaenidae

- Bradybaena similaris* Ikeda et Emura (1934)

マイマイ科 Helicidae

- Helix hortensis* Lang (1912)
 ♪ *nemoralis* Stelfox (in Diver et Boycott 1925)

以上の如く基眼目では淡水産のものだけにつき 4 科 31 種ほど、柄眼目では 9 科 22 種ほどで観察研究されているが、その中でわが国に生活しているモノアラガイ *Lymnaea japonica*, ヒメモノアラガイ *L. pervia*, ナミコギセル *Phaedusa tau*, アフリカマイマイ *Achatina fulica*, ナメクジ *Philomycus bilineatus*, オナジマイマイ *Bradybaena similaris* の各種につき論及する。

謝 辞

カタツムリを私の生涯の学友として御紹介くださった恩師故池田嘉平先生に厚く感謝し、60 年間にわたり常に御指導を頂いた日本貝類学会 名誉会長 黒田徳米先生（明治 19 年生）の御健勝を祈上ます。新潟大学臼杵格教授、東京都立大学理学部生物学教室吉川研二氏は文献等を御教示下さいました。東京都立小笠原高校高橋道彦・牟田清両先生は 1980 年 5—9 月無降雨の異

常気象下にかかわらずアフリカマイマイを苦心採集の上、麻酔・アルコール漬標品として送って頂きました。また新潟大学理学部広川豊康理学博士は新潟国体のとき著者の病臥中ナメクジとオナジマイマイの天覧用白子等の写真を撮影され、高市茂子理学博士はセトウチマイマイの受精直前の卵を走査電顕で苦心撮影された未公表写真の使用を許可されました。

本文に入るに先だち各位に厚く御礼を申し上げます。

I モノアラガイ *Lymnaea japonica*

モノアラガイ属 *Lymnaea* は右巻の貝殻をもつ淡水産の貝で世界各地に多くの種類が産し、前世紀から多数の研究者によって生殖・生理・生態・遺伝など多方面からの研究が進められている。

本種の生殖孔は軟体頭頸部の右触角の基部下方に雄性生殖門 Male genital opening, これよりやや後方で腹足の基部で呼吸孔の下方に雌性生殖門 Female genital opening がある。呼吸孔も肛門も殻口右側にある。

交配は何れか一方が雄として精子を射出し他の一方がこれを受ける。即ち雌の役目をする。雄の行動をとる者が、雌となる者の背殻上に匍い上り右触角の下方から陰茎外鞘を突出し雌となる個体の殻口外唇 ober lip に直角方向に陰茎外鞘を徐々に伸して雌の外套内に入れる。そして陰茎外鞘の先が曲って鉤状となり、雌性生殖門内に陰茎本体が入り精子が放出される。2個体以上間の連鎖状交配の場合もほぼ同様で滝 (1929) はこれを詳細に図説している。(図1—a)。

モノアラガイ類の生殖器官(図1—b)は両性腺に続く両性管をすぎると間もなく雄性器官と雌性器官となり前者は扁平な輸精管・太い前立腺部・細長の輸精管を経て短い陰茎本体から強大な陰茎鞘を経て雄性生殖孔に開く。後者は複雑な輸卵管となり、ここに大きい蛋白腺が開く。ついで比較的細くなり卵包腺を有し太い梨子状体となり腔は受精囊柄部を併せてから雌性生殖孔に

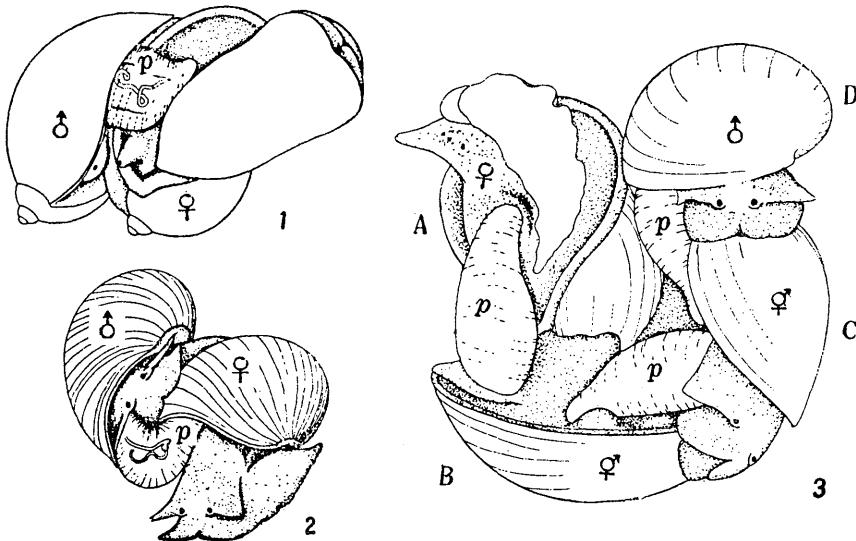


図1—a モノアラガイ *Lymnaea japonica* の交配 (滝・1928)

1・2 2個体の交配, 3 4個体の交配, p 陰茎, ♂ 雄の行動をする個体
♀ 雌の行動をする個体, ♂ 雄と雌との両性行動をとる個体

開く。

交配受精の場合い相手から受取った精子は1度受精囊に入った後、輸卵管を溯ってその上部で受精し、卵蛋白や卵包などを得てから産出される。

幼時から単独飼育のモノアラガイ類の産卵と発育は単為生殖 Parthenogenesis・Jungfernzeugung か、自家受精 Self fertilization か、自家交配 Self-copulation によるか論じられている。

単為生殖によるとする報告はすくなく Pelseneer (1919) は *L. auricularis*, *L. glutinosa*, *L. palustris* 等で単独個体の産んだ卵は唯1個の極体を出したばかりだという。

然るに Colton (1918) は *L. columella* に, Crabb (1927) は *L. palustris* で単独者の産んだ卵は2個の極体を正常に出すと自家受精を確認している。

雌雄の生殖孔を別々にもつ基眼類 Basommatophora で自家交配(自家の陰茎を自家の腔に挿入する)を K. von Baer (1835) は *L. auricularia* で見たという。Semper (Braun 1888) も隔離個体の産卵はすべてこれによるとしている。

然るに Braun (1888) は *L. auricularia* の隔離者の産卵はどんな場合にも自家交配は見られないので内的自家受精 internal self-fertilization によるものと言う。

以上モノアラガイ類の受精を見るに交配と自家交配では共にほぼ同一で1度受精囊内に入った精子が輸卵管上部まで溯って行われると考えられるが、他の場合では両性腺を出た精子は雄性器官を下降し、その後どんな経路を通して生理的に成熟し、どこで受精するのか全く不明である。

曾根原 (1932) はモノアラガイ *Lymnaea (Radix) japonica* とヒメモノアラガイ *L. (R.) pervia* を幼時から単独飼育のものと雑居飼育とを行い、その産卵数を調査した。

モノアラガイ (表1-a) では5月から9月までと7月から10月までと2回にわたって処女幼貝から飼育したものの産卵状況を観察した (表1-aの飼育番号20-21は第2回で、他は第1回の飼育である)。

ヒメモノアラガイ (表1-b) では7月から10月まで処女幼貝からの飼育者でしらべた。

その結果単独個体は雑居者に比して成長は早く産卵数も多い。1卵塊中の平均卵数は両者間に特に差異はない。そして単独者も明かに発育能力のある卵を産む。

ただし曾根原は単独飼育貝の産卵が自家受精によるものか、その他の原因によるかにはふれて

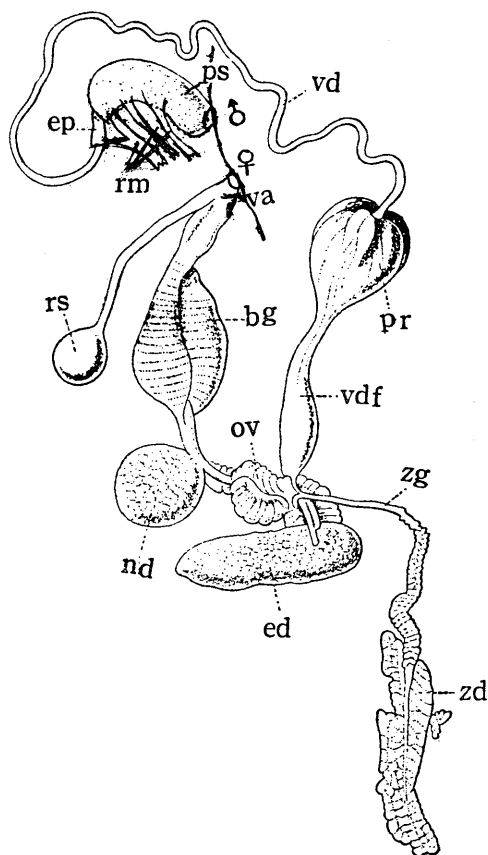


図1—b モノアラガイの一種 (*Lymnaea stagnalis*) の生殖器官 (Nach Baudelot)

♂ 雄性生殖孔	♀ 雌性生殖孔	bg 梨子状体
ed 蛋白腺	ep 陰茎本体	nd 卵包腺
ov 輸卵管	pr 前立腺	ps 陰茎鞘
rm 陰茎牽引筋	rs 受精囊	va 腔
vd 輸精管	vdf 輸精管扁平部	zd 両性腺
zg 両性管		

表 1—a

モノアラガイの産卵数 (曾根原・1932)

飼育番号	容器内の数	5 月		6 月		7 月		8 月		9 月		10 月		総 計		
		総卵塊数	総卵数	総卵塊数	総卵数	総卵塊数	総卵数	総卵塊数	総卵数	総卵塊数	総卵数	総卵塊数	総卵数	総卵塊数	総卵数	一卵匹平均数
12.	3	0	0	22・1,089	33・844	2・31	—	—	—	—	—	—	—	57・1,964	654.7	
13	2	0	0	7・227	5・260	—	—	—	—	—	—	—	—	12・487	243.5	
20	3	—	—	—	—	—	—	4・42	13・434	16・553				33・1,029	343	
14	1	6・175		22・1,199	25・1,572	33・1,772	12・267	—	—	—	—	—	—	98・4,985	〃	
16	1	—	—	35・1,826	38・1,738	5・80	—	—	—	—	—	—	—	78・3,644	〃	
17	1	2・21		31・1,617	41・1,890	53・2,429	12・884	—	—	—	—	—	—	139・6,841	〃	
21	1	—	—	—	—	2・24	18・322	15・120	4・46					39・512	〃	

表 1—b

ヒメモノアラガイの産卵数 (曾根原・1932)

飼育番号	容器内の数	7 月		8 月		9 月		10 月		総 計		
		総卵塊数	総卵数	総卵塊数	総卵数	総卵塊数	総卵数	総卵塊数	総卵数	総卵塊数	総卵数	一卵匹平均数
26	4	2・32		18・372		27・855		12・261		59・1,520	380	
27	1	2・7		2・13		0	0	0	0	4・20	〃	
30	1	3・17		3・59		13・226		0	0	19・302	〃	
31	1	5・89		15・207		10・201		0	0	30・497	〃	

いない。

モノアラガイ類 *Lymnaea* の自家受精が自家交配 self-copulation によるものか内的自家受精 internal self-fertilization かは論及している研究者はすくないが、後者の場合に精子が両性管から雄性生殖器官部を下降し、如何なる経路で受精するか。仮にこの経路をさかのぼり、更に雌性器官を膣部まで下り更に受精囊に入り、そしてその柄部を下って両び雌性部を溯行して蛋白腺附近の輸卵管で未受精卵と会合受精して更に 雌性生殖器官をを 再下降して産卵されるのだろうか。今後の解明が残されている。(Thompson (1976) は海産の後鰓類 Opisthobranchia で精子の自家体内の移行につき詳細の観察研究を報じている)。

Ⅱ ナミコギセル *Phaedusa* (*Euphaedusa*) *tau*

キセルガイ科 Clausiliidae は細長い左巻陸貝で卵胎生 Ovoviviparity のものと卵生 Oviparity のものとある。後者にはミカドギセル *Tyrannophaedusa* (*Tyrannophaedusa*) *mikado* などがある。

ナミコギセルは卵胎生で、生殖孔は1個で左大触角の基部に開口す。生殖器官図は本種のもの

がみあたらなかったのもナミギセル *Megalophaedusa (Stereophaedusa) japonica* のものを図2に示す。両性腺は数個の小葉にわかれており、両性管が複雑に回転する小管である。この群は受精嚢に大きい盲嚢をもつものが多い。この図の個体の盲嚢は褐黄色を呈して大型だった（その機能については未調査である。なお輸精管の1部が陰茎本体に結組織で強固に結ばれていた。江村, 1933写生）。

宮崎はナミコギセルを飼育している（1979）。生後約2年後に3回の交配を確認してから2個体を隔離してその産児をみている（表2—a）。本種は2—3匹ずつの幼貝を産むのでこの表では年間の産児数を示している。A個体は16年にわたって生存し1963年から10年間に302児（年平均27.5）を産み、B個体は11年間の生活で8年間に164児（年平均20.5）を産んでいるが交配の翌年とその次年（1964年・1965年）に最も多産しているが、全期間の子貝が交配によって受取った精子によって受精されたものか否かについて著者は言及していない。

出産と同時に隔離飼育した4個体（表2—b）は死亡するまで、又はG個体は8年間出産している。これはナミコギセルが単独出産することを示す貴重な資料で、著者は自家受精と断定している。

また交配個体と隔離個体との産児数の差について著者は精子の量を考えているが前者のB個体と後者のG個体と間に大差なく、この点については再検討を要すると思う。

本種は出生後1年4か月頃から無交配で幼貝を産むから、交配個体も相手から受取った精子と共に、自家の精子で自家の卵を受精した児貝も多少混じている可能性もあり、交配後数年間の産児については自家受精か、交配によって受取った相手の精子が7—10年間にわたって受精能力を

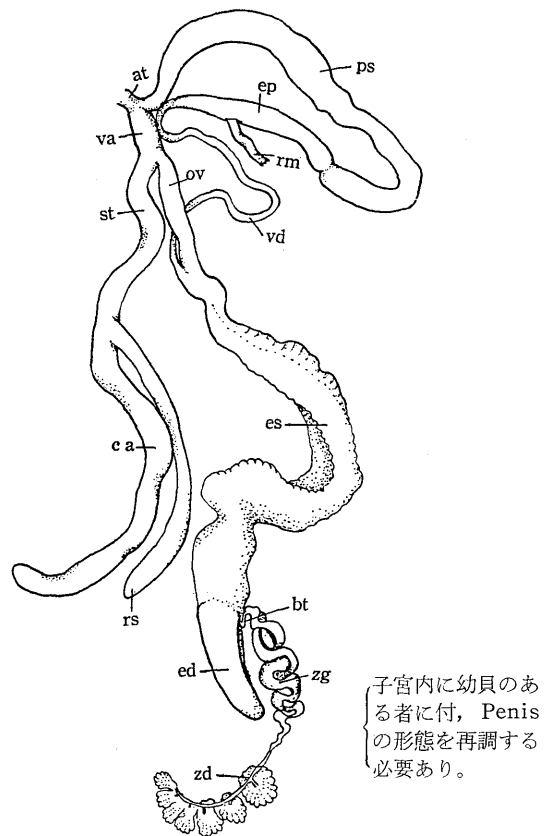


図2 ナミギセル *Megalophaedusa (Stereophaedusa) japonica* の生殖器官（新潟県能生産）

at 生殖腔 bt 受精腔 ed 蛋白腺
ep 陰茎本体 es 精卵輸管 ov 輸卵管
ps 陰茎鞘 rm 陰茎牽引筋 rs 受精嚢
ca 同盲嚢 st 同柄部 va 腔
vd 輸精管 zd 両性腺 zg 両性管（精
卵輸管下部に胎生幼貝2—3個あり）。

表2—a

ナミコギセルの産児数（宮崎・1979）

個 体	生月 年日	交年月 月配日	産 児 数 (年) 交 配 後 は 単 独 飼 育														年平均	
			63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76		計
A	1961 ・ 7	1963年 ・ 5月	31	70	53	26	30	19	17	23	8	19	6	0	0	死	302	27.5
B	・ 12	12・19・25	21	43	43	17	21	10	7	2	死	-	-	-	-	-	164	20.5

表 2—b

ナミコギセルの単独飼育者の産児数 (宮崎・1979)

個 体	出 産 と 同 時 隔離 (年・月)	産 児 数 (年)									年 平 均
		68	69	70	71	72	73	74	75	計	
F	1967年 4 月	18	7	死	—	—	—	—	—	25	12.5
G		24	26	30	17	33	33	18	10	191	23.9
H		11	9	9	1	死	—	—	—	30	7.5
I		2	10	8	死	—	—	—	—	20	6.7

保有するのか、遺伝的その他の方法で再調し、この貴重な資料を更に意義づけるように切望する。

なおキセルガイ類 *Clausiliidae* の自家受精については他に見られないようであるが、幾多の難関を越えて研究推進を今後に冀う。

Ⅲ アフリカマイマイ *Achatina fulica*

アフリカマイマイ属はタニシ形の貝殻をもつ大型蝸牛で多くの種類が熱帯アフリカ地方に産す。

なかでもメノウアフリカマイマイ *Achatina achatina* は世界最大の陸貝で殻長19cmに及ぶものもあり、原住民族は大好物の食物だという。新潟大学津田禾粒教授によれば Nigeria 国では本類の大型生貝の殻に穿孔し5個を1連として市販しており高価だと言う。

アフリカマイマイ *A. fulica* は1800年頃 Africa 大陸から Madagascar 島に渡り Ceylon 島には1900年に、Sumatora 島 (1917) あたりを経て食用蝸牛として人為的に台湾に移入され、1932年頃日本で繁殖用として販売されたが、日本の4島には定着しなかったが、小笠原では1937年頃から戦中・戦後にわたり大繁殖し、作物は勿論、現地の固有植物をも食害している。本種は印度地方・南方諸島・沖縄・ハワイ・カリフォルニア・メキシコなどでも害を及ぼしている。小笠原諸島では農作物や原生林中の個有植物を絶滅からまもるために農業用の誘殺剤 (殺貝剤 Metaldehyde) を使用しているが、本剤は同島特産の貴重陸貝の生存を、おびやかしている (高見, 1960)。

更にこの貝は広東住血糸状虫 *Angiostrongylus cantonensis* の中間宿主としても衛生動物学上面倒の役割を担っている (大鶴, 1978)。

アフリカマイマイの生態については Rees, W. J. (1951) Mead, R. A. (1961) 吉川 (1977) その他多数の報告がある。

しかし交配・生殖についてはすくない。

生殖器官について Thiele (1931) は「Penis mit mehr oder weniger deutlicher Scheide, der Retraetor ist ein Zweig des rechten Fühlermuskels; Eier klein und zahlreich.」としているが、詳細が不明なので東京都立小笠原高等学校にお願いして現地で麻醉後に、アルコール漬標本として頂き解剖した。(本種は農業用有害動物で、生貝の移動は禁じられている)。図3の如く両性腺は数葉に分離しており精卵輸管の上部(esp)は複雑に屈曲していてほとんど単色を呈し下部(es)では輸卵部は濃褐色で平滑の外면을有す。膣は筋肉質でその生殖腔に接する部分には特に筋肉質の膨大部(vam)がある。陰茎鞘と陰茎本体とはほとんど境界部が、外面からは認められない。陰茎牽引筋は Thiele の報告の如く右側大触角牽引筋に附着す。

本種の交配は小笠原母島でその末期かと思われるものを1回観察したばかりで、陰部の膨大部や陰茎の作用状態などについては全く不明だった。(図版-10)。

アフリカマイマイを単独飼育で産卵繁殖することにつき Van der Meer Mor (1949) は殻長12cmの個体を382日間単独飼育後産卵・孵化を報告し、これを自家受精によるものと報告した。

しかしこの貝は単独飼育以前に交配している可能性があると言われ、別の処女貝を2年間隔離飼育したが遂に無産卵に終わった。更に9年間にわたる飼育でも1度も交配せずには無産卵だった記録もある (Leeuwen, 1932)。

よって Mead (1961) も吉川 (1977) も本種の自家受精については明らかでなく、今後の観察によらねばならぬ。

Ⅳ ナメクジ *Philomycus bilineatus*

コウラクロナメクジ科 Arionidae については Wotton (1892)・Künkell (1911, 1916), コウラナメクジ科 Limacidae では Rosenwald (1927) その他の人々によって多くの研究がある。

日本在来種のナメクジ *Philomycus bilineatus* で池田が1930年以来白子 Albino (厳密には眼点に黒色々素をもつ半白子) を用いて劃期的な遺伝的研究方法で自家受精を解明している。

本種の野生型は体の背面正中線とその両側に各1条、合計3本の黒色縦帯をもつが、このうちで背面正中線のものは卵殻中から、すでに出現し成体になると早く消失するので命名者 Benson は学名を *bilineatus* としたのかも知れない。白子 Albino は体の各部に黒色素を欠き大触角の先端部眼点にだけこの色素を残存する半白子で、全体面に黄色素 Xanthophore をもつ (江村1971) 図版-7・8・9。

白子は野生型に対してメンデル式単純劣性の遺伝をする。

図4はナメクジの生殖器官で産卵中の半模式図である。本種は通常2個体が交配し、相手個体から精莖 Spermatophore を受取り精子は1度受精嚢内に入り、ここで尾部が切り離され精子頭部だけが精卵輸管を溯って受精腔に達し、ここで両性管をアミバ状運動を行いながらおりて来た卵と合一して受精卵となり、精卵輸管で卵白や卵膜に包まれて生殖腔から粘液状で数珠状に

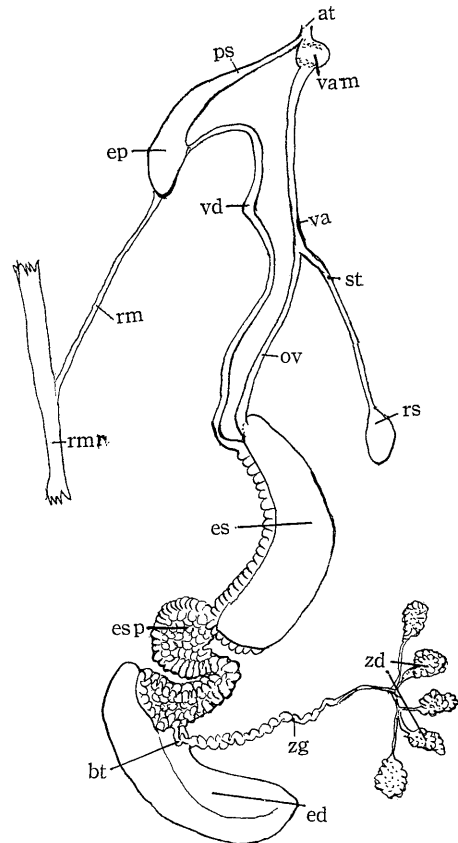


図3 アフリカマイマイ *Achatina fulica* の生殖器官 (江村1981)

at 生殖孔	bt 受精腔	ed 蛋白腺
ep 陰茎本体	es 精卵輸管	esp 同上部
ov 輸卵管	rs 陰茎鞘	rm 陰茎牽引筋
rmr 右大触角牽引筋	rs 受精嚢	st 同柄部
va 腔	vam 腔の筋肉質膨大部	
dv 輸精管	zd 両性腺	zg 両性管

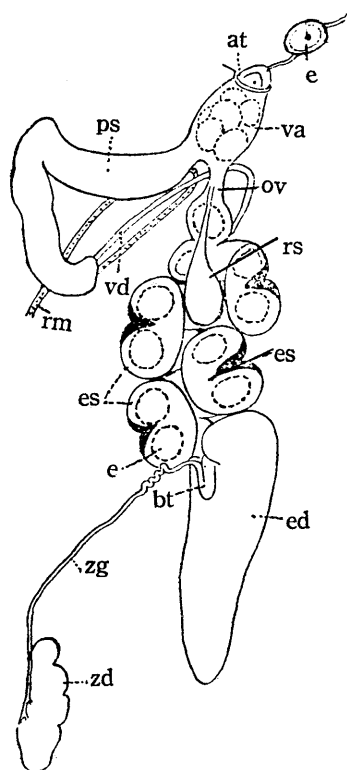


図4 ナメクジ *Philomycus bilineatus* の生殖器官 (池田・1939) 産卵中。

at 生殖孔 bt 受精腔 e 卵
ed 蛋白腺 es 精卵輸管 ov 輸卵管
ps 陰茎鞘 rm 陰茎牽引筋 rs 受精囊
va 腔 vd 輸精管 zd 両性腺
zg 両性管

これらの点からナメクジでは交配個体と隔離個体との間で産卵数にあまり相違がない。

換言すれば自家受精が交配の場合とほぼ同様に行われることが白子を用いた遺伝実験で証明され、表4-aでの白子幼生11個体は自家受精の結果と推定できる。

即ちナメクジでは2個体が遭遇すれば交配産卵し、その機会が得られなければ自家受精で交配の場合とほぼ同数の産卵を行う。

交配の場合に相手から受取った精子は1度受精囊に入り、ここで尾部が切断されることは池田の詳細な研究があり、こ

連っている1個の卵塊とを形成している。

ナメクジの白子は野生型に対してメンデル式単純劣性であると前述したが、その大要を表4-a~cとして示す。しかし表4-a(黒色型MM×白子mm)で白子母体の産出幼生にメンデル式単純劣性なら出現しないはずの白子が11匹も出たり、逆交配Mm×mm(表4-d)で白子母体の産出卵は白子幼生が随分多いこと、及び隔離個体(表4-c)が平均161.95個を産卵し、F₁相互間交配(表4-b)が平均178.44の産卵でほぼ同数である。

表4 ナメクジの軟体色の遺伝・産卵

a, 交配 黒色型MM × 白子mm

母 体	産 卵 個体数	幼 生			
		黒色	白子	計	(平均産卵数)
黒 色 (MM)	13	1,498	0	1,498	(115.2)
白 子 (mm)	11	964	11	975	(88.6)

b, F₁ 相互交配 Mm × Mm

母 体	産 卵 個体数	幼 生			分 離 比
		黒色	白子	計	
黒 色 (Mm)	36	4,841	1,583	6,424	3,014 : 0.986±0.015

c, 隔離個体 (Mm)

母 体	産 卵 個体数	幼 生			分 離 比
		黒色	白子	計	
黒 色 (Mm)	40	4,945	1,533	6,478	3,059 : 0.941±0.015

d, F₁ と白子との逆交配 Mm×mm

母 体	産 卵 個体数	幼 生			分 離 比
		黒色	白子	計	
黒 色 (Mm)	18	950	879	1,829	1,039 : 0.961±0.016
白 子 (mm)	18	791	1,234	2,025	0.781 : 1.219±0.015
	36	1,741	2,113	3,854	

の尾部切断の精子が受精腔で受精することは確実である。即ち両性腺で作られた精子は形態的には成熟しているが、尾部が切り離されて後に機能的に成熟すると推理されるが、精卵輸管をどのようにして溯行して受精腔に達して受精するのか未解決である。

V オナジマイマイ *Bradybaena similaris*

蝸牛類についてヨーロッパ産の *Helix hortensis* や *H. nemoralis* で Lanng その他の自家受精の研究があるが日本在来種ではその研究がほとんどなく、帰化蝸牛のオナジマイマイで江村、池田・江村、駒井・江村の報告があるにすぎないようだ。

本種の野生種の殻色は淡黄無帯(YU)・淡黄色地に濃褐色(栗皮色)色帯を1本もつもの(YS)・褐紫色無帯(BU)・褐紫色地に濃褐色帯を1本有するもの(BS)の4型がある(図版一1~4)。

その自然界での生息比は地方によって異なるが最も多産する型は淡黄色無帯(YU)でYS又はBUがこれにつぎ最も少いのは褐紫色有帯(BS)である(駒井1951, 駒井・江村1955)。

殻色4型の遺伝関係については表5-a~eに示す如くYUはYS及びBUに対して単純劣性でYSとBUとは等位 *equistasis* にあって同時に表現されるので3重対等因子 Triple-allele である(人類のABO式血液型と同一の遺伝型式)。

表5 オナジマイマイの貝殻色の遺伝

a, 黄殻色無帯同志の交配 YUYU × YUYU

母 体	産 卵 個体数	幼 生	
		黄 殻 色 無 帯	計
黄殻色無帯(YUYU)	39	2,130	2,130

b, 黄殻色無帯 YUYU × 黄殻色有帯 YSYS

母 体	産 卵 個体数	幼 生		
		黄殻色無帯	黄殻色有帯	計
黄殻色無帯(YUYU)	18	2	1,174	1,176
黄殻色有帯(YSYS)	19	0	1,102	1,102

c, 黄殻色無帯 YUYU × 褐殻色無帯 BUBU

母 体	産 卵 個体数	幼 生		
		黄殻色無帯	褐殻色無帯	計
黄殻色無帯(YUYU)	13	9	773	782
褐殻色無帯(BUBU)	12	0	901	901

d, 褐殻色有帯同志の交配 BSBS × BSBS

母 体	産 卵 個体数	幼 生				分 離 比
		黄殻色有帯	褐殻色無帯	褐殻色有帯	計	
褐殻色有帯(BSBS)	10	235	250	412	897	1.05 : 1.11 : 1.84 ± 0.039 : ± 0.045

e, 褐殻色有帯 BSBS × 黄殻色無帯 YUYU

母 体	産 卵 個体数	幼 生					分 離 比
		黄殻色無帯	黄殻色有帯	褐殻色無帯	褐殻色有帯	計	
褐殻色有帯 BSBS	5	0	277	271	1	549	1.011 : 0.989 ± 0.029
黄殻色無帯 YUYU	5	1	230	251	0	482	0.956 : 1.044 ± 0.031

受精腔も充満している。交接時に精子は陰茎本体で精莖を作られ相手貝の腔口で受取られ受精嚢に入ることはナメクジと同様である（江村 1932）。

産卵時の卵は精卵輸管を溯行してきた精子と受精腔内で受精することもナメクジと同じだが蝸牛の卵ではこの受精腔内で数個の突出部をつくり金米糖状を呈し、この突出部に精子が入る。これを Meisenheimer (1907) は *Helix pomatia* で池田 (1930) はオナジマイマイ *Bradybaena similaris* で報告し、高市茂子はセトウチマイマイ *Euhadra hickonis* で走査電顕写真で撮影しているが未公表だ（図 5—b, 図 5—c）。

オナジマイマイでは隔離者と交配組との間に産卵数の変化があるか否か（表 5—k）。

幼時から個体毎に分離飼育したもの24匹を2組にわけ、実験Ⅰでは1組と2組とは隔離を続け、3組と4組とは成熟後に交配した（この飼育は冬期間は植物用温室でその他の期間は普通の実験室を使用した）。

3・4組では交配後約1週間で産卵を開始したが、隔離組では翌春4月以後にようやく産卵を開始したが1回の産卵数も産卵回数も交配組に比して著しく少数だった。即ち1年間に交配組では各個体平均14回に309.25個産卵したのに対し、隔離者では1匹平均年間1.0回で年間1.4個しか産まなかった。

両者が非常に著しい差を示したので隔離組が、異常個体ばかりでなかったと案じて実験Ⅱでは隔離組の半数は交配し（2組）半数は隔離を続け（1組）、実験Ⅰで交配したものの半数は隔離し（3組）半数は再交配した（4組）。

約7ヶ月後に隔離継続組（1組）では5.6回に13.8個、3組（前回交配して、第Ⅱ実験で隔離

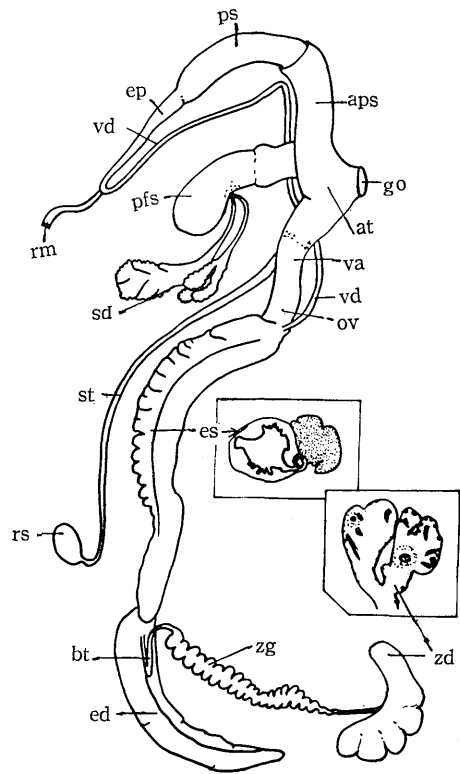


図 5—a オナジマイマイの生殖器官
(江村, 1932)

at	生殖腔	bt	受精腔	ed	蛋白腺
ep	陰茎本体	es	精卵輸管	go	生殖孔
ov	輸卵管	pfs	矢嚢	ps	陰茎鞘
rm	陰茎牽引筋	rs	受精嚢	sd	粘液腺
va	腔	vd	輸精管	zd	両性腺
zg	両性管				

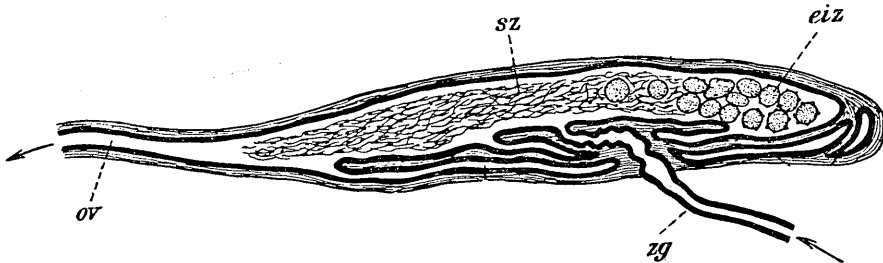


図 5—b 受精時の受精腔 Befruchtungstasche 縦断面 (*Helix pomatia*, Meisenheimer, 1907)

eiz 卵 ov 精卵輸管の卵管部 sz 精子 zg 両性管

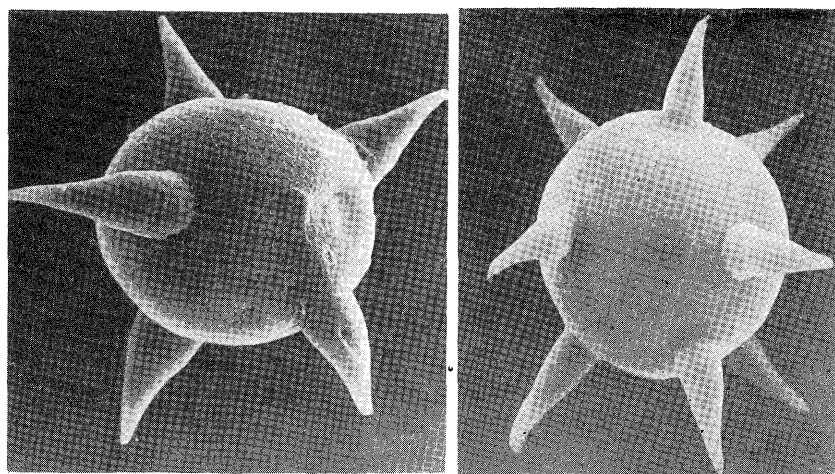


図5—c セトウチマイマイ *Euhadra hickonis* の受精腔内の卵
(走査電顕写真・高市茂子未公表)

表5—k

オナジマイマイの隔離者と交配者の産卵

実験 I (1930年9月～31年9月)				実験 II (1931年12月～32年6月)	
組	個体数	平均産卵回数	平均産卵数	平均産卵回数	平均産卵数
1 (隔離)	5	1.0	1.4	(隔離経続, 5 個体)	5.6
2 (")	6	1.0	1.4	(交配, 6 個体)	12.0
3 (交配)	6	14.3	325.3	(隔離, 6 個体)	3.0
4 (")	6	13.7	293.2	(交配, 6 個体)	12.5

者)では3.0回に6.7個の平均産卵回数と産卵数を示し、前回隔離者を交配したもの(2組)では12.0回に207.2個、再交配者(4組)では12.5回に154.5個を産出した。

本種の産卵には交配が重要な役割をなし、隔離者は交配組に比して産卵回数・産卵数とも著しく少い。又隔離者の多くは1回に1個の産卵であるが、個体によっては4回で49個を産出した者もあった。オナジマイマイで隔離者と交配個体間で産卵回数・産卵数のこの著しい差異については御進講後に天皇陛下から特に御下問があったが、その理由については、今も不明である。但し前述の如く個体差があり、その後の研究でも、著者も他の研究者もこのことを見ている。

附記 オナジマイマイが交配で相手個体から受取った精子が、その体内でどれほどの期間受精力を保持しているか。これを殻色の遺伝から追及した。即ち殻色が黄色無帯YUにホモの褐色有帯BSBSとを交配してYUの貝がBSの子供を産出する期間を調査したら13ヶ月に及ぶものが2個体、15ヶ月が1個体、16ヶ月が2個体あった。即ち最長16ヶ月間は相手個体から受取った精子が受精能力を保有することが遺伝学的に証明出来た(池田・江村, 1934)。

ま と め

有肺類 Pulmonata (Mollusca. Gastropoda) は自家受精 Selbstbefruchtung がどの程度なされるか、文献を総合し、本邦産の種類につき説明した。

1 基眼目 Basommatophore では淡水産のもの4科31種, 柄眼目 Stylommatophore では9科22種ほどで自家受精が報じられている。

2 モノアラガイ *Lymnaea japonica*, ヒメモノアラガイ *L. pervia* では交配組も単独飼育者も共によく産卵する。ただしこの単独飼育貝の産卵が, 自家交配によるものか内的自家受精によるものか不明である。

3 ナミコギセル *Phaedusa (Euphaedusa) tau* は卵胎生種で, 交配後11年間も幼貝を産出し単独飼育者では8年間も子貝を生産した個体もあった。交配者と隔離者との比較は実験個体数はすくないが, あまり大差はないようである。

4 アフリカマイマイ *Achatina fulica* では, 生殖行為に関する研究文献がよく集められなく, 何とも明言できない。

5 ナメクジ *Philomycus bilineatus* では白子を用いた遺伝学的研究により, 交配者と単独飼育者間に産卵上の差は認められなく, 後者の産卵は自家受精によることが確認されている。

6 オナジマイマイ *Bradybaena similaris* では, 交配飼育と単独飼育とでは前者が著しく多く産卵する。しかし後者でも少数の産卵が見られ, この場合も発生する, 即ち自家受精である。しかしこの著しい産卵数が相違する原因については不明であり目下検討を進めている。

図 版 説 明

1—6 オナジマイマイ *Bradybaena similaris*

1—4 軟体色は野生型・殻色 1. YU, 2. YS, 3. BU, 4. BS

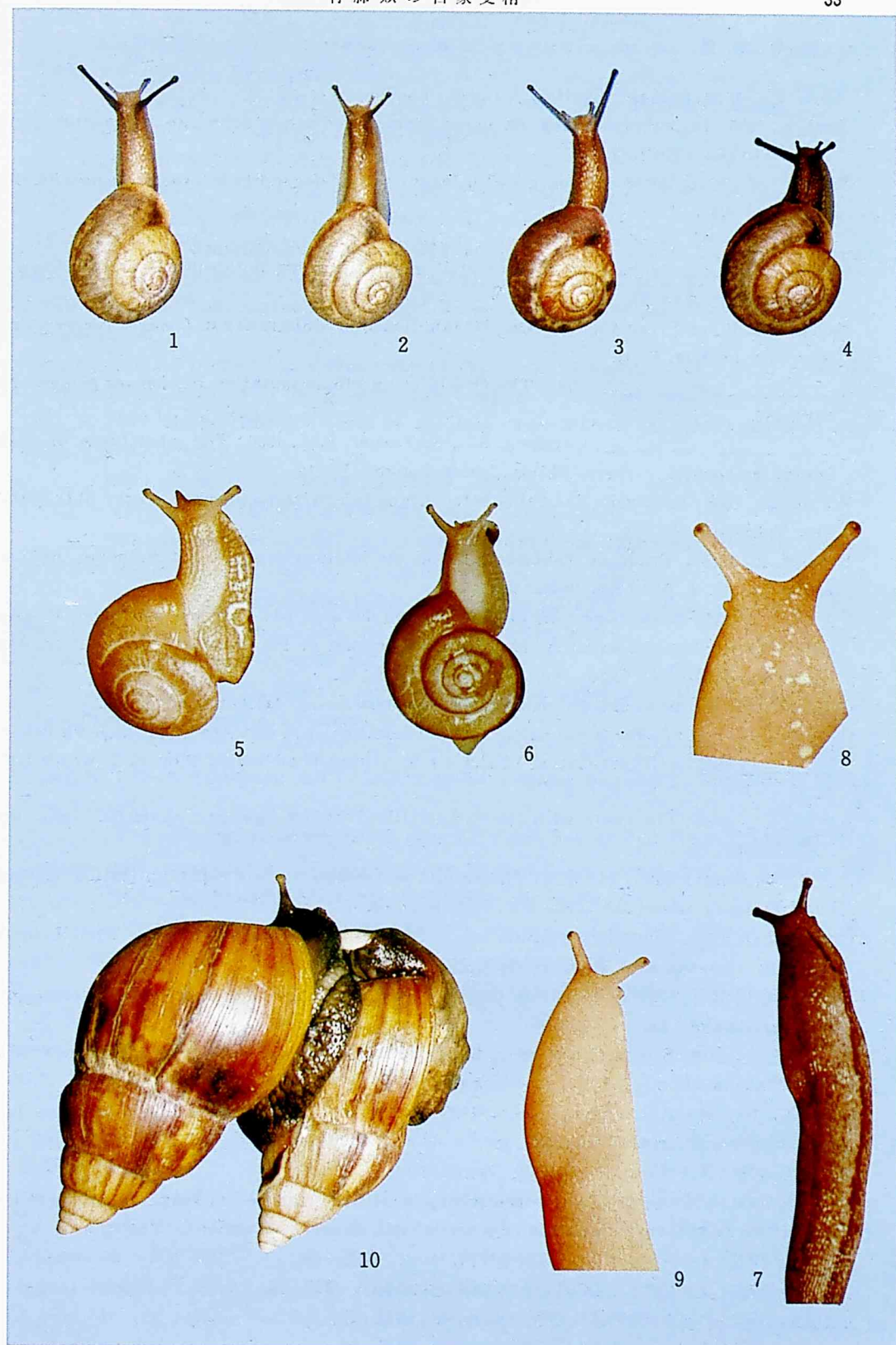
5—6 軟体色は半白子・殻色 5. YU, 6. BS

7—9 ナメクジ *Philomicus bilineatus*

7. 野生型, 8・9. 半白子 (8は眼点の黒色を示す)。

10 アフリカマイマイ *Achatina fulica* の交接

(小笠原母島 1978. 5. 24朝6時で交接状態は末期と思われた)。



参 考 文 献

- Allen, Ch., 1935 : Self-fertilization. J. Conch. London, 20.
- Baer, k., 1835 : Selbstbefruchtung on einer hermaphrodischen Schnecke beobachtet. Arch. Anat. Physiol. (Müller),
- Bailey, J. L., 1931 : Some data on growth. longevity and fecundity in *Lymnaea columella*. Biol. Generalis Wien, 7.
- _____, 1933 : Self-fertilization and nidification in *Physa haley*, Nautilus Philad, 47.
- Baudelot, E., 1863 : Recherches sur l'appareil générateur des Mollusques Gastéropodes. Ann. Sci. paris (4e sér.). 19.
- Boycott, A. E., et Diver, C., 1933 : On the inheriance of sinistrality in *Limnaea peregra*. Proc. Roy. Soc. London, B, 95.
- _____ et _____, 1927 : The Origin of an albino mutation in *Limnaea peregra*. Nature, 119.
- _____ _____, Garstang. S.L., et Turner, F.M., 1930 : The inheritance of sinistrality in *Limnaea peregra*. Philos. Trans. London, B, 219.
- Braum, M., 1888 : Zur Frage der Selbstbefruchtung bei Zwitter Schnecken. Nachr Bl.D. Malak. Ges. Frankfurt, 20.
- Brumpt, E., 1928 : Etude de l'autofécondation du Mollusque aquatipue Pulmoné, *Bullinus contortus*. C. R. Acad.Sci. Paris. 186.
- _____, 1936 : *Schistosoma bovis* et *Sch. mansoni* ne sont pas transmis pan *Planorbis (Jndoplanorbis) exustus* : observatons biologiques concernant et Planorbe (autofécondation, érosion de la coquille, élevage). Ann. Parasital. Paris, 14.
- Chadwick, W. H., 1903 : Self-fecundation in *Planorbis vortex*. J.Conch. London. 10.
- Colton, H. S., 1912 : *Lymnaea columella*, and self-fertilization. Proc. Acad. Nat. Sci. Philad., 64.
- _____, 1918 : Self-fertilization in the air breathing Pond-Snails. Biol. Bull. woods Hole, 35.
- _____, 1922 : The years with the self-fertilized line of *Lymnaea columella*. Anat. Rec. Philadelphia, 23.
- _____ et Pennypacker, M., 1934 : The results of twenty years of self-fertilization in Pond-Snail *Lymnaea columella*. Amer. Nat. Nat. N.Y., 68.
- Crabb, E. D., 1927 : Anatomy and function of the reproductive system in the Snail *Lymnaea stagnalis appressa*. Biol. Bull. woods Hole., 53.
- _____, 1927 : The fertilization process in the Snail *Lymnaea stagnalis appressa*. Biol. Bull. woods Hole, 53.
- _____, 1928 : Self-fertilization in the Pond-Snail *Lymnaea stagnalis*. Trans. Amer. Micr. Soc. Menasha, 47.
- Diver, C., Bayfott, A.E., Garstany, S.L., 1925 : The inheritance of inverse symmetry in *Limnaea peregra*. J. Gene. Cambridge. 15.
- 江村重雄, 1932 : オナジマイマイの生活史. Venus, 3.
- _____, 1934 : (池田と共著) On the possibility of self-fertilization and longevty of spermatozoa in the receptaculum seminis of a land Snail, *Bradyboena similis*. Venus, 4.
- _____, 1937 : オナジマイマイの三重対等因子について, 動雑. 49.
- _____, 1940 : オナジマイマイの左巻その他の畸形について, 遺雑. 16.
- _____, 1952 : カタツムリの半対立遺伝子について, 遺雑. 27.
- _____, 1954 : オナジマイマイの集団遺伝学的研究, 遺雑. 29.

- _____, 1955 : (駒井と共著) A study of population genetics on the polymorphic land snail *Bradybaena similaris*. Evolution, 9.
- _____, 1956 : オナジマイマイの集団遺伝学 (駒井と共著) 駒井・酒井・集団遺伝学, 培風館.
- _____, 1956 : カタツムリの軟体部白子の遺伝, 遺雑. 31.
- _____, 1971 : 蝸牛軟体部白子の遺伝, 新潟青短研報. 2.
- _____, 1974 : オナジマイマイの双頭双殻畸形, 新潟青短研報. 4.
- _____, 1978 : 有肺類の自家受精の研究と池田嘉平先生, ちりばたん. 10.
- Gavrilov, K., 1935 : Contributions á l'étude de l'autofécondation chez les Métazoaires hermaphrodites. Bull. Ass. Russe Rech. Sci. Prague, sect. Sci. Nat. et Math., II.
- Holzfuß, E., 1914 : Selbstbefruchtung einiger Süßwasserschnecken. Nachr. Bl. D. Malak. Ges. Frankfurt, 96.
- Ikeda, K., (池田嘉平), 1929 : The spermatozoa of *Philomycus bilineatus* with special reference to their metamorphosis in the receptaculum seminis. Annot. zool. jap., 12.
- _____, 1930 : The fertilization cones of the land snail *Eulota (Eulotella) similis simpsoni*, Japan. J. Zool., 3.
- _____, 1930 : 有肺類に於ける自家受精の遺伝学研究, 遺雑. 6.
- _____, 江村重雄, 1934 : 蝸牛の自家受精と精子の寿命, Venus. 4.
- _____, 1937 : Cytogenetic studies on the self-fertilization of *Philomycus bilineatus* Bensen. J. Sci. Hiroshima B.1, Zool., 5.
- _____, 1939 : 有肺類の雌雄同体現象. 鹿児島県第一師範学校 (講演要旨).
- Jones, J. S., 1980 : Evolutionary genetics of snails. Nature, 285.
- 駒井 卓, 1951 : オナジマイマイの地理的変異, Venus. 16.
- Komai, T., and Emura, S., 1955 : A study of population genetics on the polymorphic land snail *Bradybaena similis*, Evolution, 9.
- _____, _____, 1956 : オナジマイマイの集団遺伝学, 駒井・酒井, 集団遺伝学, 培風館.
- Künkel, K., 1908 : Vermehrung und Lebensdauer der *Limnaea stagnalis* L., Nachr. Bl. D. Malak. Ges. Frankfurt, 40.
- _____, 1911 : Ein bisher unbekannter grundlegender Faktor für die Auffindung eines Vererbungs Gesetzes bei den Nacktschnecken. Verhandl. Ges. deuts. Naturf. Artz. 83.
- _____, 1916 : Zur Biologie der Lungenschnecken. Heidelberg.
- _____, 1929 : Experimentelle Studie über *Vitrina brevis* Fer., Zool. Jahrb. Jena (Allg. Zool.) 46.
- _____, 1934 : Zur Biologie des *Limax tenellus*, mit besonderer Berücksichtigung der Kopula. Zool. Jahrb. Jena (Allg. Zool.), 53.
- 黒田徳米, 1963 : 日本非海産貝類目録, 日本貝類学会.
- Lang, A., 1912 : Vererbungswissenschaftliche Miszellen. Z. indukt. Abstamm. U. Vererb. Lehre, 8.
- Larambergue, M., 1929 : Cytologie de l'autofécondation chez *Limnaea auricularia*. C. R. Acad. Sci. Paris, 189.
- _____, 1939 : Étude de l'autofécondation chez les Gastéropodes Pulmonés recherches sur l'aphallie et la fécondation chez *Bulinus contortus*. Bul. Biol. France et Belgique Univ. France, 73. 1-213.
- Laurent P., 1851 : Recherches sur la génération des Limaces. C.R. Soc. Biol. Paris, 3.
- Leeuwen, D., 1932 : Notes and comments conchology *Achatina fulica*, Hong kong Naturalist, 3.
- Meed, A. R., 1961 : The Giant african snail, 1-257. The Univ. Chicago Press.

- Meer-Mohr, J.C., 1949 : On the Reproductive capacity of the African or Giant snail, *Achatina fulica* (Fér.), Treubie, 20.
- Meisenheimer, J., 1907 : Zur Biologie, Morphologie und Physiologie des Begattungs vorganges und Eiablage von *Helix pomatia*. Zool.Jahrb. Jena, 25.
- _____, 1930 : Geschlecht und Geschlechter in Tierreich, I. Jena.
- 宮崎 惇, 1979 : ナミコギセルの飼育, ちりぼたん, 10.
- Nourry, M., 1898 : Observations embryogénériques de la *Limnaea stagnalis*, C. R. Ass. franc. Av. Sci., P. 497.
- Oken, L., 1817 : Schneckenjung ohne Begattung. Isis. Jena, P. 319.
- 大鶴正満, 1978 : 臨床寄生虫学, 南江堂.
- Pelseneer, P., 1935 : Essai d'éthologie zoologique d'après l'étude des Mollusques. Acad. R. Belg. Bruxelles,
- Popovici-Bazosanu, A., 1929 : Experiences sur l'accroissement et l'autofécondation chez *Lymnaea stagnalis*. Congr. nat. Natur. Roumanie, I,
- Potat, W. L., 1892 : Notes on the fertility of *Physa heterostrophus* Say. Science, 19.
- Rosenwald, K., 1927 : Beeinflussung des Geschlechtswechsels von *Limax laevis*. Z. indukt. Abstamm. u. Vererb. Lehre, 43.
- Schodduyn, R., 1925 : Observation biologiques en micro-aquarium, Ann. Biol. Lacuster, Bruxelles, 14.
- Seshaiya, R. V., 1927 : On the breeding habits and fecundity of the snail *Limnaea luteola*. J. Bombay Nat. Hist. Soc., 32.
- Simroth, H., 1900 : Ueber Selbstbefruchtung bei Lungenschnecken. Ver. Deutsch. Zool. Ges. Leipzig, 10.
- 曾根原周平, 1932 : モノアラガイ *Lymnaea* の隔離された個体に於ける産卵に就いて, Venus, 3.
- _____, 1934 : モノアラガイ *Lymnaea (Radix) japonica*, 博雑. 32.
- 高見 順, 1960 : アフリカマイマイ, 朝日ジャーナル, 2.
- 滝 巖, 1928-31 : モノアラガイ *Lymnaea (Radix) japonica* の生態小観察, 1-3, Venus, 1. 2.
- Thiele, J., 1931 : Handbuch der Systematischen Weichtierkunde, I. Jena.
- Thompson, T. E., 1976 : Biology of Opisthobranch Molluscs. I. Roy, Soc., London.
- 内田 亨, 1934 : 動物の雌雄性, 岩波講座生物学(2).
- _____, 1972 : 谷津・内田 動物分類名辞典, 東京.
- Winsor, C.P. et A.A., 1935 : Longevity and fertility in the Pond-Snail *Lymnaea columella*. J. Wash. Acad. Sci., 25.
- Wotton, E. W., 1893 : The life history of *Arion ater* and its power of self-fertilization. J. Conch. London, 7.
- 吉川研二, 1977 : 小笠原のアフリカマイマイ侵略者の生態学一, 小笠原研究年報 (東京都立大学)