

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

スクミリンゴガイの耐寒性

島根大学 生物資源科学部 ^{いずみ}泉 ^{よう}洋 ^{へい}平

はじめに

1980年代に日本に導入されて以降、スクミリンゴガイは九州のみならず、西日本の多くの府県のほか、関東地方にまでその分布域を広げている。もともと南米が起源である本種が日本に定着するためには、冬の厳しい寒さに耐えなければならない。無脊椎動物の耐寒性は凍結耐性と凍結回避性の二つに大別される。凍結耐性とは文字通り体が凍結しても生存することができる種であり、主に極地や高山帯等に生息している種に見られる。温帯および寒帯に生息している無脊椎動物の多くは凍結回避性であり、冬期に凍結保護物質と呼ばれる糖や糖アルコールを体内に蓄積することで体液や組織の液相を維持している。熱帯原産の種の多くも凍結回避性に属すと考えられている。無脊椎動物の耐寒性に関する研究の多くは昆虫を対象としたものであるが、貝類の耐寒性についてもいくつかの種で報告されている (BLOCK, 1982; OLSSON, 1984; ANSART and VERNON, 2003)。しかしながら、昆虫の耐寒性研究に見られるような詳細なメカニズムの解明には至っていない。

本稿ではスクミリンゴガイの耐寒性について、耐寒性を上昇させる環境要因、耐寒性の上昇に伴う体内成分の変化、各組織の耐寒性の違いについて述べる。

I 耐寒性に関与する環境要因

スクミリンゴガイの耐寒性は季節によって変動する。水田内で越冬していたスクミリンゴガイは、水田に水が入ると活動を再開し、夏期にかけて繁殖活動を行う。この時期のスクミリンゴガイは耐寒性が低く、0℃で5日間処理するとすべての個体が死亡する。水稻の収穫に伴って水田から水が抜かれると、スクミリンゴガイは土中に潜行する。そのころからスクミリンゴガイの耐寒性は上昇し始め、12月にはほぼすべての個体が0℃で5日間の処理に耐えることができるようになる (WADA and MATSUKURA, 2007)。

Cold Hardiness of the Freshwater Apple Snail, *Pomacea canaliculata*. By Yohei IZUMI

(キーワード：スクミリンゴガイ, 耐寒性, グリセロール, 脂肪酸)

温帯に生息する無脊椎動物の耐寒性は、スクミリンゴガイで見られるように季節変化と密接に関連している。この季節変化には、日長、気温、水条件、エサ条件等様々な要素が含まれる。昆虫では日長の変化に反応して休眠に入り、その後の低温で耐寒性を上昇させる種や、低温そのものが休眠を誘導して耐寒性を上昇させる種が温帯では多くを占める。貝類においても、いくつかの種で耐寒性を上昇させる環境要因について報告されている。潮間帯に生息するカラスガイの仲間である *Modiolus demissus* や (MURPHY and PIERCE, 1975)、陸生巻貝のスナガイの仲間である *Gastrocpta armifera* では (RIDDLE and MILLER, 1988)、水温や気温等の環境温度の低下が耐寒性上昇の引き金になっている。ヨーロッパ原産のカタツムリ *Cornu aspersum* では日長が短日に変化するに伴い休止 (休眠) 状態に入り耐寒性が上昇する (ANSART et al., 2001)。また、カラスガイの仲間である *M. Bidentatus* では絶食条件が (LOOMIS and HAYES, 1987)、潮間帯に生息する巻貝である *Littorina littorea* では海水塩分濃度の上昇が、それぞれ耐寒性を上昇させる (MURPHY, 1979)。このように、貝類においてもその生息環境における様々な環境要因が低温耐性を上昇させる。

スクミリンゴガイにおいては、日長は耐寒性の獲得には関連していない。耐寒性の獲得および上昇に関連している要因は温度条件のほかに、水田という生息環境から水条件があげられる。湛水条件下では、スクミリンゴガイは水温が15℃以下に低下すると耐寒性が上昇する。しかし、これには段階的な水温の低下 (低温順化) が必要であり、急激な水温の低下では耐寒性を獲得することができない。また、耐寒性を獲得した後、水温を25℃に上昇させると耐寒性は5日ほどで消失する。このように、スクミリンゴガイの耐寒性は温度依存性である。

水条件に着目してみると、スクミリンゴガイは湛水条件よりも湿潤条件や乾燥条件において、より耐寒性を向上させている。先に述べたように、湛水条件ではいったん耐寒性を獲得しても、水温を25℃に上昇させると耐寒性は消失するが、湿潤条件では同じ温度でもある程度の耐寒性は長期間維持される。これは、スクミリンゴガイの耐寒性は水中よりも、土中においてより上昇し、また維持されることを示している (表-1)。

表-1 各種環境要因が耐寒性へ及ぼす影響

	25℃	低温順化	25℃に再加温
湛水条件	×	◎	×
湿潤条件	△	◎	○
乾燥条件	△		

0℃, 5日間処理における生存率が80%以上のものを◎, 60~80%のものを○, 30~60%のものを△, 30%以下のものを×と表す。

MATSUKURA and WADA (2007), MATSUKURA et al. (2009) を参照。

野外において、水田のスクミリングガイは10月ごろから耐寒性が上昇し始める。この時期は水田から水が抜かれ、スクミリングガイが休止状態になる時期と一致している。そのときの平均気温は20℃を下回り、10月下旬には15℃前後まで低下する。11月、12月にはさらに気温は低下し低温順化が進む。それにより、耐寒性はさらに上昇する。この耐寒性は十分な高温と湛水条件が揃う6月中旬、すなわち代掻きの時期まである程度維持されていると推測される。

II 耐寒性の上昇に伴う体内成分の変化

前述にて、スクミリングガイがその生活環境に応じた様々な環境要因により、耐寒性を獲得していることを解説した。それでは、耐寒性は何によってもたらされているのであろうか。多くの昆虫では、冬期に体内に凍結保護物質と呼ばれる物質を蓄積する。糖アルコールではグリセロールが、糖ではグルコースやトレハロースが、アミノ酸ではプロリンなどが凍結保護物質に含まれる。これらの物質の役割は種によって異なり、ハマキガの一種 (*Retinia resinella*) ではグリセロールを蓄積することで過冷却点を-45℃以下に低下させるが (HANSEN, 1973)、同じくグリセロールを蓄積するニカメイガでは顕著な過冷却点の低下は見られず、細胞膜の保護や細胞内凍結の回避に役立っているとされている (IZUMI et al., 2006)。このように、昆虫における凍結保護物質の変動およびその役割に関する報告は数多くなされている。

しかしながら、貝類における知見は数えるほどしかない。前出の潮間帯性の巻貝 *M. Bidentatus* では、グリセロールとプロリンを蓄積することで過冷却点を低下させる (LOOMIS, 1985)。同じく潮間帯性の2枚貝 *Mytilus edulis* では血液中に蓄積される数種のアミノ酸が凍結保護物質として確認されている (LOOMIS et al., 1988)。また、陸生の巻貝 *Helix pomatia* では、耐寒性の上昇時に体内のグリセロールとグルコースが上昇することが報告されている (NOWAKOWSKA et al., 2006)。

スクミリングガイにおいても、これら報告されている貝類および昆虫と同様に、耐寒性上昇時に体内のグリセロール濃度が上昇する。特に低温順化処理中に有意な上昇が見られ (MATSUKURA et al., 2008)、逆に脱順化処理 (25℃に戻す) では減少する (MATSUKURA et al., 2009)。グリセロールは昆虫の耐寒性メカニズムにおける最も重要な凍結保護物質の一つであり、過冷却点の降下のみならず、低温下での酵素活性の安定化、水分保持、細胞膜の保護等その役割は多岐にわたる。スクミリングガイにおいても耐寒性に寄与していると考えられるが、その役割が昆虫で報告されているものと同じであるかどうかは現時点では明らかでない。スクミリングガイの体内においてグリセロールは、耐寒性上昇時に2倍程度増加する。しかし、その濃度は昆虫で報告されている濃度よりも遙かに低く、過冷却点の降下などの役割を担っているとは考えにくい。酵素活性の安定化や細胞膜の保護に寄与している可能性は否定できないが、明らかにするためにはさらなる研究が必要である。

遊離アミノ酸に注目してみると、グルタミンとカルノシンの増加、およびフェニルアラニンの減少が耐寒性の上昇と関連している。グルタミンの増加は数種の昆虫においても報告されているが (GOTO et al., 1997)、その機能は明らかにされていない。一方、フェニルアラニンは無極性の長側鎖を持つため、凍結時に細胞膜を損傷することが知られている (MORGAN and CHIPPENDALE, 1983)。そのため、それを回避するために耐寒性上昇に伴って減少することが、昆虫や他の動物で示唆されている。しかし、スクミリングガイは凍結に耐えられない種であるため、同様の機能を持っているかどうかは明らかではない。

ここまで、耐寒性の上昇に伴って変動する、いくつかの物質について述べてきたが、残念ながら現時点では、その詳細な役割については明らかにされていない。これらの物質の役割を明らかにすることで、その物質を標的とした新規薬剤や新しい防除法の開発につながると期待される。

III 各組織の耐寒性の違い

スクミリングガイは耐寒性が上昇している個体であっても、凍結すると死亡するが、凍結温度以上の低温に長時間曝されることによっても死亡する。このことから、スクミリングガイの低温による死亡の要因は、凍結障害ではなく、冷温障害であると推測できる。長期間低温に曝されることによる障害について、その詳細は昆虫を含めて無脊椎動物において明らかにされていない。最初のステップとして、低温処理によりどの組織が最も障害を

受けるのかを知ることが、障害発生機構を解明するうえで重要になる。

スクミリングガイの主要な組織（足部筋肉、外套膜、腸、腎臓後葉、消化腺）ごとに、低温による障害の発生状況を調べてみると、低温処理で死亡したすべての個体において外套膜に損傷が見られた。また、生存している個体においても障害が見られ、障害の度合いも他の組織に比べて突出していた。これらのことから、外套膜は低温に最も弱い組織であると言える。巻貝における外套膜の機能としては、他の内臓組織の物理的な保護のほかに、体内浸透圧の調整といった生命の維持に重要な機能を有している。そのため、低温によって外套膜が障害を受けると、個体の死亡が引き起こされたと考えられる。低温処理後に生存していた個体の障害を比較すると、低温順化された個体は、順化されていない個体に比べて外套膜の障害が少なかった。このことから、スクミリングガイの耐寒性は外套膜などの組織における冷温障害回避機構によって付加されると示唆される。その詳細は明らかではないが、細胞膜脂質の流動性の変化が関与していると考えられる。ある種の昆虫では冬期に細胞膜脂質の脂肪酸組成を変化させることにより、低温下での流動性を維持し、冷温障害を回避していることが知られている (IZUMI et al., 2009)。スクミリングガイにおいても、低温順化により不飽和脂肪酸の割合が増加する。

IV 耐寒性から見た今後の分布拡大

これまで、スクミリングガイの耐寒性について、それを誘導する環境要因、耐寒性の上昇に伴う体内物質の変化、各組織の耐寒性の違いについて述べてきた。これらの結果から考えると、スクミリングガイは温帯に定着し

たとはいえ、それほど高い耐寒性を持つ種ではないと言える。現在分布が確認されている地域においても、越冬成功率は低く、九州では5～10%程度、奈良県では1%未満、茨城県では水田での越冬は不可能とされている。そのため、現在分布している地域より冷涼な地域での越冬は不可能であり、さらに分布を拡大することは考えにくい。しかし、近年言われている地球温暖化により、気温が上昇すると分布を北に拡大することは想定できる。そのため、耐寒性メカニズムのさらなる研究を進め、分布拡大の推定や新規防除技術の開発が重要になると考えられる。

引用文献

- 1) ANSART, A. and P. VERNON (2003): *Acta Oecol.* **24**: 95 ~ 102.
- 2) ——— et al. (2001): *Cryobiology* **42**: 266 ~ 273.
- 3) BLOCK, W. (1982): *Comp. Biochem. Physiol.* **73A**: 581 ~ 593.
- 4) GOTO, M. et al. (1997): *J. Insect Physiol.* **44**: 87 ~ 94.
- 5) HANSEN, T. (1973): *Eesti NSV Tead. Akad. Tom. Biol.* **22**: 105 ~ 111.
- 6) IZUMI, Y. et al. (2006): *J. Insect Physiol.* **52**: 215 ~ 220.
- 7) ——— et al. (2009): *Entomol. Sci.* **12**: 376 ~ 381.
- 8) LOOMIS, S. H. (1985): *Can. J. Zool.* **63**: 2021 ~ 2025.
- 9) ——— and D. HAYES (1987): *Cryo-Lett.* **8**: 25 ~ 34.
- 10) ——— et al. (1988): *Biochem Biophys. Acta* **943**: 113 ~ 118.
- 11) MATSUKURA, K. and T. WADA (2007): *Appl. Entomol. Zool.* **42**: 533 ~ 539.
- 12) ——— et al. (2008): *Cryobiology* **56**: 131 ~ 137.
- 13) ——— et al. (2009): *Malacologia* **51**: 263 ~ 269.
- 14) MORGAN, T. D. and G. M. CHIPPENDALE (1983): *J. Insect Physiol.* **29**: 735 ~ 740.
- 15) MURPHY D. J. and S. K. PIERCE (1975): *J. Exp. Zool.* **193**: 313 ~ 322.
- 16) ——— (1979): *Physiol. Zool.* **52**: 219 ~ 230.
- 17) NOWAKOWSKA, A. et al. (2006): *J. Physiol. Pharmacol.* **57**: 93 ~ 105.
- 18) OLSSON, T. I. (1984): *Polar Biol.* **3**: 227 ~ 230.
- 19) RIDDLE, W. A. and V. J. MILLER (1988): *J. Therm. Biol.* **13**: 163 ~ 167.