飼育条件下での多毛類アカムシ *Halla okudai* の捕食行動

今林博道・斉藤英俊・大政千晃・河合幸一郎

広島大学生物生産学部

Foraging behavior of the polychaete *Halla okudai* in aquariums

HIROMICHI IMABAYASHI, HIDETOSHI SAITO, CHIAKI OHMASA

and KOICHIRO KAWAI

Abstract

IMABAYASHI, HIROMICHI, HIDETOSHI SAITO, CHIAKI OHMASA and KOICHIRO KAWAI (Faculty of Applied Biological Science, Hiroshima University). 1996. Foraging behavior of the polychaete *Halla okudai* in aquariums. Benthos Research, 50:11-17.

A unique foraging behavior of the carnivorous polychaete *Halla okudai* (Lysaretidae) is described in detail. Living bivalves, *Ruditapes philippinarum* were supplied to adult *H. okudai*, which were burrowing in sandy sediment in aquariums. The foraging behavior was divided into 4 stages; responding, searching, handling, and feeding. Responding and searching were considered to be dependent on the olfactory sense, and searching was significantly responsible for the variation in total foraging time. Handling was performed by inhibiting the escape of the bivalve and then opening its shell while secreting a jelly-like material. Bivalve size (23.8-26.3mm shell length) showed a significant correlation to handling time, which ranged from 0.87 to 6.67hr. During feeding, the polychaete continued to secrete the jelly-like material, which was different in hue from that secreted during handling.

はじめに

多毛綱ピクイソメ科に属するアカムシ *Halla okudai* は、体長90cm以上にも達する日本固有の大型環形動物である。本種の生息場所は日本南西部の潮間帯砂質底であり、広島湾ではアサリ養殖場やカキ筏に多い。商業的には釣り餌として利用され、特に鯛釣り

の餌として珍重されている(田村, 1932)。

多毛綱ではピクイソメ科を含めて16の科が、“顎を用いた肉食性探索種 (CMJ)”を含む (FAUCHALD & JUMARS, 1979)。 *H. parthenopeia* は、海藻や付着珪藻、底生性カイアシ類などの小型餌生物を捕獲後、直ちに摂食するとされている (YONGE, 1954)。これに対して、アカムシは生きた二枚貝を襲い、それを粘液物質で包み込んで弱らせた後に摂食するという特異な行動が観察されている (石川, 1938)。PIANKA

1994年8月1日受付：1995年10月12日受理

(1988)によると、アカムシのような二枚貝探索型は、活発な餌の探索および捕獲処理のために多くのエネルギーを消費するとされている。このような捕食行動は、多毛類のみならず他の無脊椎動物でも観察例がなく、また行動生態学的意義はほとんど論じられていない (FAUCHALD & JUMARS, 1979; 小澤, 1984)。

本研究では、アカムシの特異的な捕食行動を詳細に観察し、その行動を応答・探索・捕獲処理・摂食の4過程に分けて記載した。その際、餌生物との距離や体サイズの関係から、最適捕食行動の存在についても合わせて検討した。

材料と方法

1993年の5月18日、9月3日および10月12日、広島県安芸郡江田島付近のカキ棚下の干潟で採集したアカムシ6個体 (体長 22~26cm) を、室内水槽中で飼育した。Fig. 1 に示した角型のアクリル製水槽 (正面 450×奥行50×高さ250mm) 6個に、アカムシを1個体ずつ収容した。この水槽は底面濾過式で、エアレーションにより水流を起こし、水槽内の水が循環するようにした。濾過用の綿と小礫 (ϕ 4~64mm) の上に、底質 (後述) を140mmの厚さに敷いた。塩分32‰の濾過海水を水深 40mm になるように注入し、週に1回、全量を交換した。底質として、広島県安芸津町の干潟で採取した自然砂を用いた。その粒径組成は、以下のとおりである: 極細砂 (ϕ 0.063~0.125mm), 3.5%; 細砂 (ϕ 0.125~0.25mm), 5.2%; 中砂 (ϕ 0.25~0.50mm), 50.8%; 粗砂 (ϕ 0.50~1.0mm), 34.5%; 極粗砂 (ϕ 1.0~2.0mm), 6.0%。自然光を暗幕で遮断した飼

Fig. 1 Aquarium (50×450×250mm) used for observing the foraging behavior of *Halla okudai*.

育室内は、タイマーによって12時間明 (300 lx)・12時間暗の光周期とした。水温はアカムシの成育に適した 25°C (板崎・吉田, 1985) に調節した。

予備飼育として、自然砂中で餌として山口県産生アサリ (殻長 23.8~26.3mm) を約1カ月間投与しそれに順化させた後、本実験に供した。

アカムシの捕食活動は一般に日没後に活発になるが (板崎, 1982), 予備飼育によると、数日間絶食状態におかれると日中でも摂食することが判明した。そこで、7日間絶食させたアカムシに、生アサリを投与し、投与直後から12時間 (10:00AM~10:00PM), 明るい状態で捕食行動を観察した。生アサリの投与位置は、アカムシの潜伏位置にかかわらず水槽の中央とした。個体別の継続飼育期間は1.5~3カ月であった。

結 果

捕食行動のパターン アカムシ6個体で計20回の捕食行動が観察された (Table 1)。アカムシが投与した生アサリを発見して攻撃し摂食し終わるまでの一連の捕食行動は、以下の4つの過程 (応答・探索・捕獲処理・摂食) に区分できた (Fig. 2)。

1) 応答

アカムシが頭部を水中に出すことを反応と呼び、餌を与えてから最初の反応が起こるまでの期間を「応答」と定義した。

アサリは水槽内に投入されると、ほとんどの個体は直ちに潜砂し始めた (Fig. 2-1)。これに対してアカムシは、移動することなく、巣穴から頭部を水中にほぼ垂直に1~2 cm出した (Fig. 2-2)。本種の応答時間は、アサリとの距離によって変わらず (Fig. 3),

Table 1 Experimental records on the foraging behavior of *Halla okudai*.

Number	Individual	No. of observations
	Body length (cm)	
1	25	7
2	26	1
3	24	1
4	22	1
5	24	6
6	23	4

Fig. 2 Foraging behavior of *Halla okudai* supplied with a bivalve *Ruditapes phillipinarum* as food. The behavior was divided into 4 processes: responding (1~2), searching (3~4), handling (5~8) and feeding (9~10). 1 : bivalve was getting into the sediment. 2 : polychaete raised the head with three tentacles (arrow) 1 to 2cm above the sediment. 3 : head of the polychaete turned toward the bivalve dwelling in the sediment. 4 : polychaete moved gradually to the bivalve. 5 : bivalve seemed to escape from the polychaete by using the foot (arrow). 6 : polychaete wound itself round the bivalve stretching the siphons (arrow). 7 : bivalve was covered with the jelly material (arrow) secreted by the polychaete. 8 : polychaete entered the bivalve when the shell opened approximately 2mm. 9 : visera of the bivalve was eaten. 10: amount of the jelly material (arrow) was largest at the end of feeding.

Fig. 3 Relationship between distance from a bivalve *Ruditapes phillipinarum*, and time for responding or searching in *Halla okudai*.

ほぼ一定であった（平均±標準誤差：0.27±0.05時間）。20回の観察例の内、20分以内に応答した例が15回含まれていた。

2) 探索

アカムシが反応を示してから餌であるアサリに辿りつくまでを、「探索」とみなした。したがって、潜砂したアカムシの直上にアサリを投与した場合、応答がそのまま探索と結びつくので、探索時間は0と算定された。

水中に体前部を出したアカムシは頭部を前後・左右に振る行動がみられた。その際、前口葉背面後端にある3本の感触手は立てており、頻りに動かしていた

(Fig. 2-2)。しばらくすると、巣穴に隠れた。再び、巣穴より頭部を出したアカムシは、上記と同様に頭部を振る行動を示した後、アサリの方向に頭部を傾斜した (Fig. 2-3)。だが、すぐに巣穴にもどった。底質中のアカムシは水中で頭を向けた方向へ1～2 cmずつ掘り進み (Fig. 2-4)、時折、底質表面に頭部を現した。アサリを通り越したアカムシは、頭部を盛んに振って水面まで伸ばすことが多かった。このような行動を繰り返してアサリに接近するが、探索のため水中に頭部を出す反応は0～41回と観察例によって大きなバラツキがあった。探索時間 (Y, 時間) は、0～9.28時間と広範囲にわたったが、アサリ投与時の距離 (X, cm) との間には有意な正の一次式 $Y = 0.25X - 0.06$ ($r = 0.590$, $n = 20$, $p < 0.01$) が成立した (Fig. 3)。

3) 捕獲処理

アカムシが餌であるアサリに辿り着いてから摂食を始めるまでを、「捕獲処理」とよんだ。この過程には、二枚貝を食べるのに不可欠な開殻が含まれる。

アカムシが潜砂したアサリに辿り着くと、アサリは水を放出し、また足を屈曲させながら素早く水中へ飛び出した (Fig. 2-5)。底質上のアサリは足を用いて頻りに逃避行動を示した。アサリの殻には、アカムシが分泌した少量のゼリー状物質が付着していた。アカムシは一旦巣穴に引っ込むことがあってもすぐに底質表面に現れて、殻に巻きつき、顎を翻転させながら露出した軟体部に噛みついた。アサリは殻を一時的に閉ざして軟体部を引き込めようとしたが、すぐに水管や足を屈曲させながら再び逃避行動を示した (Fig. 2-6)。このような逃避行動を繰り返した後に、アサリは最終的に殻を強く閉ざし静止した。アカムシは、その後も引き続き閉殻溝に沿って巻きつき、とりわけ蝶番に顎を接触させている場合が多かった。アサリは次第に無色透明なゼリー状物質で覆われてきた (Fig. 2-7)。アカムシは、捕獲処理の間にアサリから離れることがあっても、近辺に潜伏していた。潜伏している時間は漸次長くなり、時折、姿を現してはアサリの閉殻溝に沿って体を一周させる動作を繰り返した。この間に、閉ざされていた貝殻が開いてきた。頭部を挿入できる程度 (約2 mm) に殻が開くと、直ちにアカムシは摂食し始めた (Fig. 2-8)。

捕獲処理時間 (Y, 時間) は、0.87～6.67時間の広範囲にわたったが、アサリの殻長 (X, mm) との間には有意な正の一次式 $Y = 1.33X - 30.67$ ($r = 0.684$, $n = 20$, $p < 0.01$) が成立した (Fig. 4)。

Fig. 4 Relationship between shell length of a bivalve *Ruditapes philippinarum*, and time for handling or feeding in *Halla okudai*.

Fig. 5 Time composition of total foraging behavior in *Halla okudai*.

4) 摂食

アカムシがアサリの殻中に頭部を入れてから食べ終わるまでを、「摂食」とみなした。

アカムシは顎を翻転させながら軟体部を噛み切り始めたが、外套膜のような薄く細長いものは徐々に呑み込んでいた (Fig. 2-9)。摂食が進むにつれて殻は開き、また殻全体を包むようにしてアカムシはゼリー状物質を分泌した (Fig. 2-10)。この摂食時のゼリー状物質は、捕獲処理時でのゼリー状物質と比較して、分泌量が多く白濁していた。最後に捕食される部位は、硬い水管と外套膜の破片であった。摂食は間断なく続き、アカムシは全ての肉質部を食べ終わると、底質中に姿を消した。

摂食時間 (y , 時間) は、0.70時間以上を要し、アサリの殻長 (x , mm) との間には有意な正の一次式 $y = 0.48x - 10.43$ ($r = 0.492$, $n = 20$, $p < 0.05$) が成立した (Fig. 4)。

捕食行動の所要時間 応答, 探索, 捕獲処理および摂

Table 2 Time for 4 processes in the short and long foraging behaviors of *Halla okudai*.

Time is given as mean $\pm$ SE.

Time for total foraging behaviors (hr)	No. of observations	Time (hr) for			
		Responding ¹⁾	Searching ²⁾	Handling ³⁾	Feeding ⁴⁾
Short : 4.77 ± 0.31	15	0.19 ± 0.03	0.70 ± 0.20	2.48 ± 0.27	1.40 ± 0.15
		ns	*	ns	ns
Long : 12.87 ± 0.36	5	0.53 ± 0.15	6.40 ± 1.16	3.72 ± 0.81	2.23 ± 0.29

1) until polychaete first appeared on the sediment after the supply of food.

2) until bivalve was caught after responding process.

3) until the viscera of bivalve began to be eaten after searching process.

4) until foraging behavior terminated after handling process.

* : significantly different (t-test, $p < 0.01$)

ns : not significantly different (t-test, $p > 0.05$)

食に至る一連の捕食行動に要した総時間の頻度分布 (Fig. 5) をみると、短時間 (平均4.77時間) と長時間 (平均12.87時間) の2つのグループに明瞭に分離された。両グループ間で、応答、探索、捕獲処理および摂食の各行動を比較すると (Table 2)、長時間グループは、短時間グループと比べて、応答、捕獲処理および摂食の各所要時間に有意な差はみられなかったが (t 検定, $p>0.05$)、探索時間については有意な差がみられた (t 検定, $p<0.01$)。したがって、探索が総捕食時間に占める割合は、長時間グループで平均49.7%であるのに、短時間グループでは平均14.7%と低かった。

考 察

本研究では、多毛類の中でも特異的であるアカムシの捕食行動を飼育下で20例観察し、捕食行動が、応答、探索、捕獲処理および摂食の4つの過程に区別できることを示した。また、後半の2つの過程においては、アカムシが分泌するゼリー状物質が重要な役割を果たすことが示唆された。

応答・探索の過程において、アサリの投与直後もまたアサリの潜砂後も、アカムシは頻繁に水中に姿を現しており、その際大きな3本の感触手を頻りに動かしていた。以上のような水中での行動様式は、2対の眼が退化しているアカムシ (OKUDA, 1933) において、感触手をを用いた嗅覚による餌の探索が行われていたことを示唆している。また、長時間の探索はいずれもアサリの産卵終了期の6~7月 (桃山・岩本, 1979) に観察されていた。アサリの存在を感知させる物質濃度が、その時期には低下していたのかもしれない。巣穴内で餌を待ち伏せするような肉食性多毛類のチロリ的一种 *Glycera alba* では、逆に嗅覚に依存した餌探索の度合いは低下している (OCKELMANN & VAHL, 1970)。

本実験でみられたアカムシの底質中・水中の繰り返しによる探索行動は反面、自然界ではアカムシ自身が魚などに捕食されやすい危険な状態であることは否定できない。予備実験では、潜砂させないようにしたアサリに対しては、底質表面上を這って一直線にアサリに到達している。本種では、このような捕食の危険性を幾分でも緩和するものとして、色素の一種であるハラクロムという忌避物質 (伏谷, 1989) や蛍光を放つ警告色 (粕谷, 1990) の存在が知られている。

捕食行動の所要時間は、探索の長短によって大きく

影響されており、長時間グループの平均探索時間は、短時間グループの7倍以上に達していた。捕食時間が最も短い観察例 (2.83時間) ではさらに低くなり、探索時間の割合は5.9%に過ぎなかった。探索での移動距離の増大は、捕食コストの上昇に結びついていると考えられる。特に、体長90cmにも達する大型アカムシにおいて、探索・移動は大きなコストと見做される。

硬い殻をもつアサリを捕食するためには、捕獲処理の過程で強制的な開殻という操作が不可欠である。しかも、アサリなどの二枚貝は殻を閉じたままでも長時間生存できる (HOCHACHKA, 1984) ので、効率的な捕食のためにも短時間に開殻させる必要がある。二枚貝捕食者が用いる開殻には物理的方法と生理的方法があり、前者の例としてカニ類 (ELNER & HUGHES, 1978) やタコ類 (MCQUAID, 1994)、後者ではイモガイ類 (小林・大泉, 1987) が知られている。特に、イモガイ類が分泌する餌生物の逃避停止物質は、閉殻筋も麻痺・弛緩させる作用があるとされている (坂田, 1989)。アカムシでは、捕獲処理時のゼリー状物質の分泌によって短時間に開殻することから、イモガイ類の場合と同様に、アサリの閉殻筋を麻痺・弛緩させるような毒性物質が、逃避行動が生じた開殻時に体内に注入されていると推察される。

捕食行動の最終過程である摂食では、咽頭部に備わった強力な上顎と下顎 (OKUDA, 1933) の翻転や、ゼリー状物質の分泌が挙げられる。アカムシと同一属の *H. parthenopeia* やイソゴカイ *Perinereis nuntia* でも、強力な顎が存在しているが、ゼリー状物質は分泌されず、小型無脊椎動物や藻類を主体とする雑食性である (吉田, 1984; YONGE, 1954)。摂食時のゼリー状物質は、捕獲処理時のそれとは色合いが異なり、またアサリの体サイズに比例してより多く分泌されること (斉藤, 未発表) から、食物の消化・吸収を助ける役割があるものと推察される。

アカムシが捕食行動でゼリー状物質を餌サイズに比例して分泌することは、本種に特有でまた捕獲処理や摂食のために必要とするエネルギーコストとなる。ゼリー状物質の分泌量は多く、本実験で用いた体長24cmのアカムシでは、アカムシ体重の14.7%に相当するアサリ1個体 (殻長25mm) を捕食する際に、アサリ体重 (殻抜き体重) の3.2%に上り、餌エネルギー量の約1/4に達するものと推定されている (斉藤, 未発表)。板崎 (1982) によると、本種を増養殖する場合、過大な粘液物質の分泌は成長量の低下を来すことが指摘されている。このように、獲得エネルギーが多い大型

二枚貝では消費コストは一段と増大している。しかし、前述したように大きな移動コストが掛かる探索過程からみると、一度に大型個体を捕獲した方が効率的であり、また餌サイズ選択性飼育実験（斉藤・今林、1994）によると、本種は成長に伴って大型の餌を選択する傾向を示している。以上のことは、二枚貝捕食種のアカムシが、獲得エネルギーに対して、探索やゼリー状物質の消費コストを少なくするような餌選択捕食行動をとっていることを示唆する。

文 献

- ELNER, R.W. and R.N. HUGHES, 1978. Energy maximization in the diet of the shore crab, *Carcinus maenas*. *J. Anim. Ecol.*, 47:103-116.
- FAUCHALD, K. and P.A. JUMARS, 1979. The diet of worms: A study of polychaete feeding guilds. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 17:193-284.
- 伏谷伸宏, 1989. 防御行動の化学. 北川 勲・伏谷伸宏編, 海洋生物のケミカルシグナル, 講談社サイエンティフィク, 東京, pp.85-86.
- HOCHACHKA, P.W., 1984. *Living without Oxygen*. 橋本周久・阿部宏喜・渡部終五訳, 低酸素適応の生化学—酸素なき世界で生きぬく生物の戦略, 恒星社厚生閣, 東京, 194 pp.
- 板崎 清, 1982. アカムシ増殖試験—II アカムシの摂餌生態について. 熊本水試研報, 2:7-8.
- 板崎 清・吉田好一郎, 1985. アカムシ増殖試験—VI アカムシの成長について. 熊本水試研報, 4:1-5.
- 石川久治, 1938. 実験・応用—釣餌虫利用の研究. 釣餌料研究会, 福岡, pp.30-32.
- 粕谷英一, 1990. 行動生態学入門, 東海大学出版会, 東京, pp.108-114.
- 小林淳一・大泉 康, 1987. イモ貝のペプチド毒と毒性発現機構. 化学と生物, 25:726-733.
- MCQUAID, C.D., 1994. Feeding behaviour and selection of bivalve prey by *Octopus vulgaris* CUVIER. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 177:187-202.
- OCKELMANN, K.W. and O. VAHL, 1970. On the biology of the polychaete *Glycera alba*, especially its burrowing and feeding. *Ophelia*, 8:275-294.
- OKUDA, S., 1933. Some polychaete annelids used as bait in the Inland Sea. *Annot. Zool. Jap.*, 14:243-253.
- 小澤智生, 1984. 貝類食者の捕食活動と貝類の適応・進化. 海洋と生物, 6:2-8.
- PIANKA, E.R., 1988. *Evolutionary Ecology* (4th edition). Harper & Row Publishers, New York, pp.92-97.
- 斉藤英俊・今林博道, 1994. 貝類捕食者アカムシ *Halla okudai* (多毛綱) の餌選択性について. 広島大学生物生産学部紀要, 33:151-157.
- 坂田完三, 1989. 摂餌行動の化学. 北川 勲・伏谷伸宏編, 海洋生物のケミカルシグナル, 講談社サイエンティフィク, 東京, pp.38-40.
- 桃山和夫・岩本哲二, 1979. 山口・大海湾におけるアサリの産卵期について. 山口県水試報, 7:19-34.
- 田村松太郎, 1932. 習性. 牧野謙二編, 広島県産主要餌虫類に関する調査書, 広島県水産試験場, 広島, pp.12-20.
- YONGE, C.M., 1954. Food of invertebrates. *Tab. Biol.*, 21:25-45.
- 吉田俊一, 1984. イソゴカイの飼育生態と養殖に関する研究. 大阪水試研究, 6:1-63.

〒724 東広島市鏡山1-4-4
広島大学生物生産学部
今林 博道