

淀川のヌートリアによるイシガイ科貝類の捕食事例、
および死殻から推定されるその特徴

石田 惣^{1,3*}・木邑聡美^{2,3}・唐澤恒夫³・岡崎一成³・星野利浩³・長安菜穂子³

Predation on unionid bivalves by the nutria *Myocastor coypus* in the Yodogawa River
and its characteristics inferred from dead shell samples

So ISHIDA^{1,3*}, Satomi KIMURA^{2,3}, Tsuneo KARASAWA³, Kazunari OKAZAKI³,
Toshihiro HOSHINO³ and Nahoko NAGAYASU³

Abstract: In the Yodogawa River (Osaka Prefecture, Central Japan), nutrias (*Myocastor coypus*) have been preying upon unionid bivalves since around 2010. We tried to infer characteristics of this behavior, such as vulnerable shell size fractions and mortality rate, by sampling live and articulated dead shells monthly from September 2012 to August 2013 at the Yakumo *wando* (groyne field) in Moriguchi City. Between seventy and nearly ninety percent of dead *Nodularia douglasiae nipponensis* shells had scratches that were judged to have been made by nutrias' incisors during prey handling. The mean shell length of scratched dead shells was larger than that of live ones in every month. These tendencies were also found in the annual data for *Lanceolaria grayana*. By contrast, less than three percent of live unionid shells had scratches. Although it was difficult to assess the exact rates, this predation might account for the majority of mortality in *N. d. nipponensis* and *L. grayana* around the study site. Nutrias apparently prefer comparatively large-sized unionids. Scratches were found on the right shells more than the left in both *N. d. nipponensis* and *L. grayana*. This might indicate that most nutrias around the study site attack these unionids from the right side. Prompt measures are needed to prevent this mussel predation as it will have a harmful influence on the river's ecological system.

抄録: 淀川(大阪府)では、2010年頃からヌートリアがイシガイ科貝類を捕食している。2012年9月~2013年8月にかけて、八雲ワンド(守口市)でイシガイ類(イシガイ *Nodularia douglasiae nipponensis*, トンガリササノハガイ *Lanceolaria grayana*, ドブガイ属 *Sinanodonta* spp.)の生貝及び合弁死殻を月ごとに採集し、捕食サイズや捕食率等の推定を試みた。採集されたイシガイの死殻の約70~90%近くに捕食によるものと推定しうる傷があり、傷有り死殻の殻長の平均はすべての月において生貝の殻長平均よりも大きかった。これらの傾向はトンガリササノハガイの通年合計でも同様だった。生貝に傷が見られた例数はいずれの種でも0~3%未満だった。正確な比率の推定は難しいものの、調査地付近のイシガイとトンガリササノハガイの死亡要因の多くをヌートリアの捕食が占めている可能性は否定できない。また、ヌートリアは比較的大型のイシガイ類を好む傾向があると考えられる。イシガイ、トンガリササノハガイともに死殻の傷は左殻側よりも右殻側に多かったことから、調査地付近のヌートリアはイシガイ類を捕食する際に右殻側を手前にして開殻することが多いのかもしれない。ヌートリアによるイシガイ類の捕食は河川生態系への悪影響が懸念されることから、早急な対策が求められる。

Key Words: Invasive alien species; nutria; freshwater mussel; groyne field *wando*; predation trace.

大阪市立自然史博物館業績第449号 (2015年2月17日受理)

1 大阪市立自然史博物館 〒546-0034 大阪市東住吉区長居公園1-23

Osaka Museum of Natural History, 1-23 Nagai Park, Higashiumiyoshi, Osaka 546-0034 Japan

E-mail: iso@mus-nh.city.osaka.jp

2 いであ株式会社大阪支社 〒559-8519 大阪市住之江区南港北1-24-22

IDEA Consultants, Inc., Osaka Branch Office, 1-24-22 Nanko-kita, Suminoe, Osaka 559-8519 Japan

3 イシガイ研究会 〒545-0042 大阪市阿倍野区丸山通2-3-28

Unionids Research Group, 2-3-28 Maruyama-dori, Abeno, Osaka 545-0042 Japan

ヌートリア *Myocastor coypus* は南米原産の半水生大型齧歯類である。日本では1939～1949年に毛皮目的で養殖され、その後飼育個体の放逐により野外定着したとされる（村上, 2002）。西日本の陸水域を中心に侵入・定着し、分布域が広がっている（鈴木, 2005; 阿部ほか, 2008）。ヌートリアは基本的に草食性で、水辺の草本や農作物を食害するという点で問題視され、2005年に外来生物法が施行された当初から特定外来生物に指定されている。

ところが近年、各地の河川やため池で、ヌートリアがイシガイ科貝類を捕食する、またはその可能性が疑われる事例が報告されるようになった。ヌートリアが淡水二枚貝を捕食することは海外で指摘はされていたものの（LeBlanc, 1994）、問題になるレベルの事例報告はほとんどなかった。しかし、国内では2000年代以降に報告が相次ぎ、岡山県佐伯町のため池（森, 2002; 森, 2003）、兵庫県篠山市の篠山城趾南堀（無署名, 2011）、島根県出雲市の斐伊川（中野ほか, 2011）ではドブガイ類が、岐阜県羽島市の木曾川（久米ほか, 2012）や大阪府の淀川（石田, 2010）ではドブガイ類に加えてイシガイやトンガリササノハガイが捕食されているようである。イシガイ科貝類はその生活史や生態において魚類との関係が深く、特にタナゴ類に産卵場所を提供するという点において河川生態系で重要な地位にある。そのようなイシガイ類が直接的に捕食を受けるということは、河川の自然環境や生物多様性の保全上危険な状況であり、緊急にその実態把握が求められる。

そこで、本研究ではイシガイ類が捕食を受けている地域の一つである淀川において、その状況を定量的手法により把握することを試みた。淀川でヌートリアの侵入が確認されたのは2000年（河合, 2002; 野生動物保護管理事務所, 2007）で、2005年頃から支流域にも急速に分布を広げている（和田, 2010）。イシガイの死殻の増加等でヌートリアによる捕食が疑われたのは2010年（石田, 2010）頃からである。その後、市民の目撃（和田, 2014）や著者らの観察により、実際の捕食行動が確認されている（図1）。淀川の場合、後述するようにヌートリアが捕食する際は殻に対して切歯によるひっかけ傷状の捕食痕が残る。本研究では、死殻に残されたこの傷を手がかりとして、捕食率や捕食サイズの推定を試みるとともに、捕食行動に関するいくつかの考察を行うことにした。



図1. 調査地付近でイシガイを捕食するヌートリア。開殻後に軟体部を摂食しているところとみられる。殻表に傷（矢印）が確認できる（2014年3月、木野村文生氏撮影）。

Fig. 1. A nutria consuming the soft body of *Nodularia douglasiae nipponensis* near the study site. A scratch (arrow) can be seen on the shell surface. Photo by Fumio Kinomura in March 2014.

材料と方法

調査地とサンプリング：調査は淀川左岸の「八雲ワンド」（大阪府守口市）付近で行った（図2）。八雲ワンドの開口部付近の岸沿いを中心に計7つの区画からなる調査区を設定し、2012年9月から2013年8月までの月1回（ただし2012年12月と2013年2月を除く）、目合約3mmのタモ網を用いて河底からイシガイ類の生貝及び合弁死殻を採集した。合弁死殻については、目視で確認できたものも徒手で採集した。区画I・III・VとII・IV・VIの境界、及び区画II・IV・VIの河央側の境界は、調査時の水位に基づく水深（それぞれ50cm程度、及び1m程度）で設定した。調査努力は各区画で30分・人（すなわち調査区全体で計3.5時・人）となるよう調整した。以下の解析では7区画分のサンプルを合計して行った。

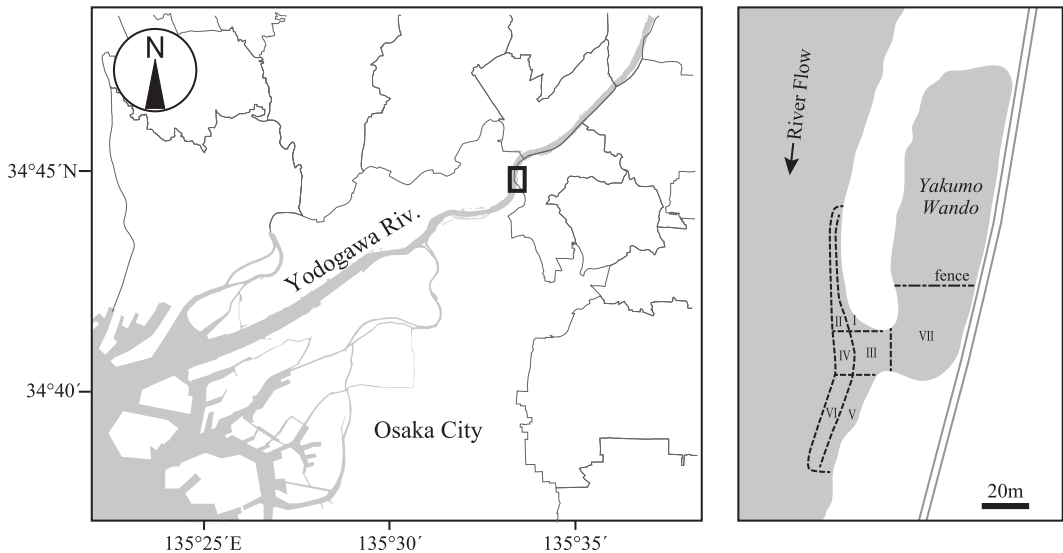


図2. 調査区の位置. I～VIIの7つの区画で、各区画につき30分・人の調査努力でサンプリングを行った（詳しくは本文参照）。

Fig. 2. Study site. Sampling was conducted in the seven sections (I—VII). The outer margin of II・IV・VI and the boundary line between I・III・V and II・IV・VI were defined by the water depth (about 1m and 50cm, respectively). Sampling effort was standardized for 30 minutes・person at each section.

サイズ計測：生貝は現地地でノギスを用いて殻長を0.1mmの精度で測定し、もとの区画に返した。合弁死殻は室内に持ち帰って生貝と同様に殻長を測定した。殻の前端または後端が両殻とも欠けている場合（全期間を通じて6個体）は、失われている部分の輪郭を推定することで本来の殻長を1mm精度で求めた。

殻表上の傷：淀川水系のヌートリアによるイシガイ類の捕食行動については、NHK大阪放送局の平野康人氏が取材過程で撮影した映像があり、それを閲覧する機会があった（撮影時期は2014年11月下旬～12月上旬、場所と捕食行動を観察した個体数は桜之宮公園付近で2個体、城北ワンドで1個体）。この映像から確認できた手順は以下のとおりであった：

- (1)殻を両前脚で保持し、上顎の切歯を靱帯～窩心部付近に、下顎の切歯を腹縁側の殻の合わせ目に当てて殻をこじ開ける。
- (2)続いて、殻をそのまま保持した状態で、下顎切歯を使って手前側の殻の軟体部をこそげとって摂食する。この際、下顎切歯を殻内面に繰り返し当てることに伴い、同時に上顎切歯が殻表に当たることが多い。
- (3)その後、必要に応じて殻を持ち変える等して、反対側の殻内に残った外套膜等を下顎または上顎の切歯でこそげとって摂食する。軟体部は(2)の段階で多くの部位が除去されることから、この段階におけるこそげとりの頻度や切歯をあてる圧力は(2)の段階よりも低い。

したがって、この捕食方法では(1)の開殻時、及び(2)(3)の軟体部摂食時に、殻表に上顎切歯による線状、または連続する点状のひっかけ傷が高い頻度で残ると考えられる。実際には強い咬合力を伴う(1)の段階で傷がつくことが多いと考えられ、また(3)の段階で傷がつくことは少ないとみられることから、この傷は一方の殻のみ（開殻のために保持した際に手前側となる殻）についていること

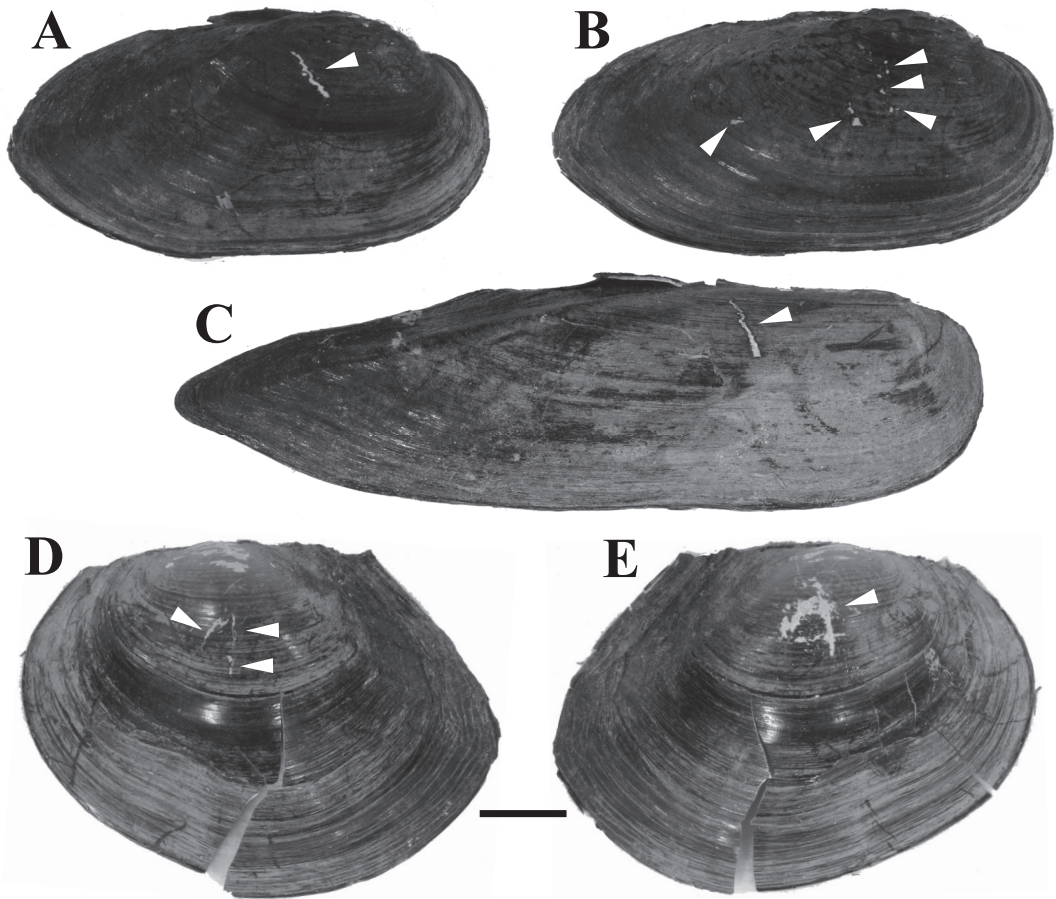


図3. イシガイ類の死殻についての捕食によるとみられる傷の例 (三角矢印, 採集はいずれも2012年10月). A: 直線状の傷 (イシガイ右殻, 殻長46.4mm). B: 複数の点状の傷 (イシガイ右殻, 殻長48.6mm). C: 直線状の傷 (トンガリササノハガイ右殻, 殻長96.1mm). D: 複数の直線状の傷 (ヌマガイ左殻, 殻長72.0mm). E: 擦過状の傷 (ヌマガイ右殻, Dと同一個体. 殻の割れは採集後保管中に生じたもの).

Fig. 3. Scratches on dead unionid shells (triangular arrows, collected in October 2012). A: straight scratch (*Nodularia douglasiae nipponensis*, right shell, SL=46.4mm). B: repeated dot scratches (*N. d. nipponensis*, right, SL=48.6mm). C: straight scratch (*Lanceolaria grayana*, right, SL=96.1mm). D: repeated straight scratches (*Sinanodonta lauta*, left, SL=72.0mm). E: abrasive scratch (*S. lauta*, right, the same individual as in D. Cracks on shells occurred during sample preservation).

が多いとみられる。

そこで、採集した死殻と生貝について、捕食によるとみられる殻表上の傷の有無を確認した (死殻は全期間、生貝は2013年5月から8月までの4回のみ)。本研究では、殻表に見られる傷のうち、侵食による殻皮の欠損等と、捕食に伴うひっかき傷として確実性が高いと認められる傷とを分離するため、(ア) 長さ3mm以上の直線状の明瞭な傷 (図3A, C, D), または、(イ) 長さ3mmに満たない線状または点状の明瞭な傷が近接して複数認められる (図3B), ものを捕食痕とみなした。なお、数は多くないが、多数の傷が重なり擦過状になったものもあり (図3E), これは定義上 (ア) に含まれる。以下、本稿ではこれらの条件にあうものを「傷」と呼ぶ。傷の有無は右殻・左殻別に記録した。

表1. イシガイ類3種の生貝・傷有り死殻・傷無し死殻の平均殻長（平均±1SD），及び生貝と傷有り死殻の殻長比較結果．イシガイは月ごと，トンガリササノハガイとドブガイ属は通年合計で示す．

Table 1. Mean shell length of live, scratched and unscratched dead shells of three unionid species, and the comparison of shell length between live and scratched dead shells. *Nodularia douglasiae nipponensis* are shown for each month, and *Lanceolaria grayana* and *Sinanodonta* spp. as the sum for the year. SL: mean shell length ± 1SD (mm).

Species	Sampling Term	Live		Scratched Dead		Unscratched Dead		Mean SL of Live vs. Scratched Dead		
		SL	N	SL	N	SL	N	Welch's t	p	
<i>N. d. nipponensis</i>	2012 Sep	42.6±12.1	117	50.3±7.2	46	47.3±9.3	14	5.02	<0.001	
		44.4±10.8	329	49.8±4.7	87	49.2±5.9	36	6.96	<0.001	
		34.0±15.0	45	49.5±4.9	21	40.5±7.2	6	6.23	<0.001	
	2013	Jan	34.6±16.5	44	50.3±6.1	12	46.2±5.3	2	5.13	<0.001
		Mar	45.9±9.8	43	49.7±4.7	18	37.1±12.6	4	2.02	0.049
		Apr	40.3±14.0	61	51.1±4.5	64	48.0±6.2	15	5.7	<0.001
		May	45.1±11.9	80	52.4±5.1	82	49.0±5.4	15	5.06	<0.001
		Jun	45.4±10.9	123	51.9±4.5	73	49.3±6.3	11	5.86	<0.001
		Jul	44.0±12.7	145	51.0±4.6	36	52.0±7.4	8	5.34	<0.001
Aug	40.1±15.6	77	49.0±5.1	8	48.4±5.2	2	3.52	<0.01		
<i>L. grayana</i>	2012 Sep - 2013 Aug	48.7±14.2	51	92.4±9.8	18	78.7±6.9	2	14.28	<0.001	
<i>S. spp.</i>	2012 Sep - 2013 Aug	65.0±33.2	17	96.0±33.9	2	66.1±11.5	2	-	-	

結果

サンプリングによって採集されたイシガイ類のうち，最も多かったのはイシガイ *Nodularia douglasiae nipponensis* で，生貝が1064個体，死殻が560個体であった．次いでトンガリササノハガイ *Lanceolaria grayana*（生貝51個体，死殻20個体），ドブガイ属 *Sinanodonta* spp.（生貝17個体，死殻4個体）であった．それぞれの生貝及び死殻（傷有り・無し）の殻長ヒストグラムを，イシガイについては各月ごとに，トンガリササノハガイとドブガイ属については通年合計をそれぞれ図4と図5に示す．イシガイの生貝の殻長平均の範囲は34.0mm（2012年11月）-45.4mm（2013年6月），傷有り死殻は49.0（2013年8月）-52.4mm（2013年5月）と傷有り死殻の方が大きく，月毎の比較でもすべての月において傷有り死殻の方が有意に大きかった（表1, Welch's t-test, すべての月で $p < 0.05 - 0.001$ ）．この傾向は，トンガリササノハガイの通年合計でも同様であった（表1, Welch's t-test, $p < 0.001$ ）．

表2. 傷の有無別にみた各月のイシガイの死殻数. 傷有り死殻については傷の位置別（左殻のみ・右殻のみ・左右両殻）の死殻数と，左殻のみ:右殻のみ=1:1を帰無仮説とする二項検定の結果を示す．

Table 2. Number of scratched and unscratched *Nodularia douglasiae nipponensis* shells. Number of scratched shells are subdivided by valve (left/right/both) and the results of a binomial test for left/right inclination are shown (null hypothesis is L:R=1:1).

	Scratched	Unscratched	Total	% Scratched Shells	Probability of binomial test for L/R inclination			
						L	R	Both
2012	Sep	14	24	8	14	60	76.7	0.0352
	Oct	8	72	7	36	123	70.7	<0.001
	Nov	0	21	0	6	27	77.8	<0.001
2013	Jan	1	9	2	2	14	85.7	0.0098
	Mar	0	17	1	4	22	81.8	<0.001
	Apr	8	50	6	15	79	81.0	<0.001
	May	4	64	14	15	97	84.5	<0.001
	Jun	3	56	14	11	84	86.9	<0.001
	Jul	3	31	2	8	44	81.8	<0.001
Aug	0	7	1	2	10	80.0	0.0078	

表3. 傷を持つイシガイ生貝の個体数と殻長（2013年5月～8月）．

Table 3. Number and shell length of scratched live *Nodularia douglasiae nipponensis* from May to August 2013.

Month	No. shells	Shell Length (mm)
May, 2013	1	52.7
Jun, 2013	1	54.9
Jul, 2013	0	-
Aug, 2013	2	51.7, 52.7

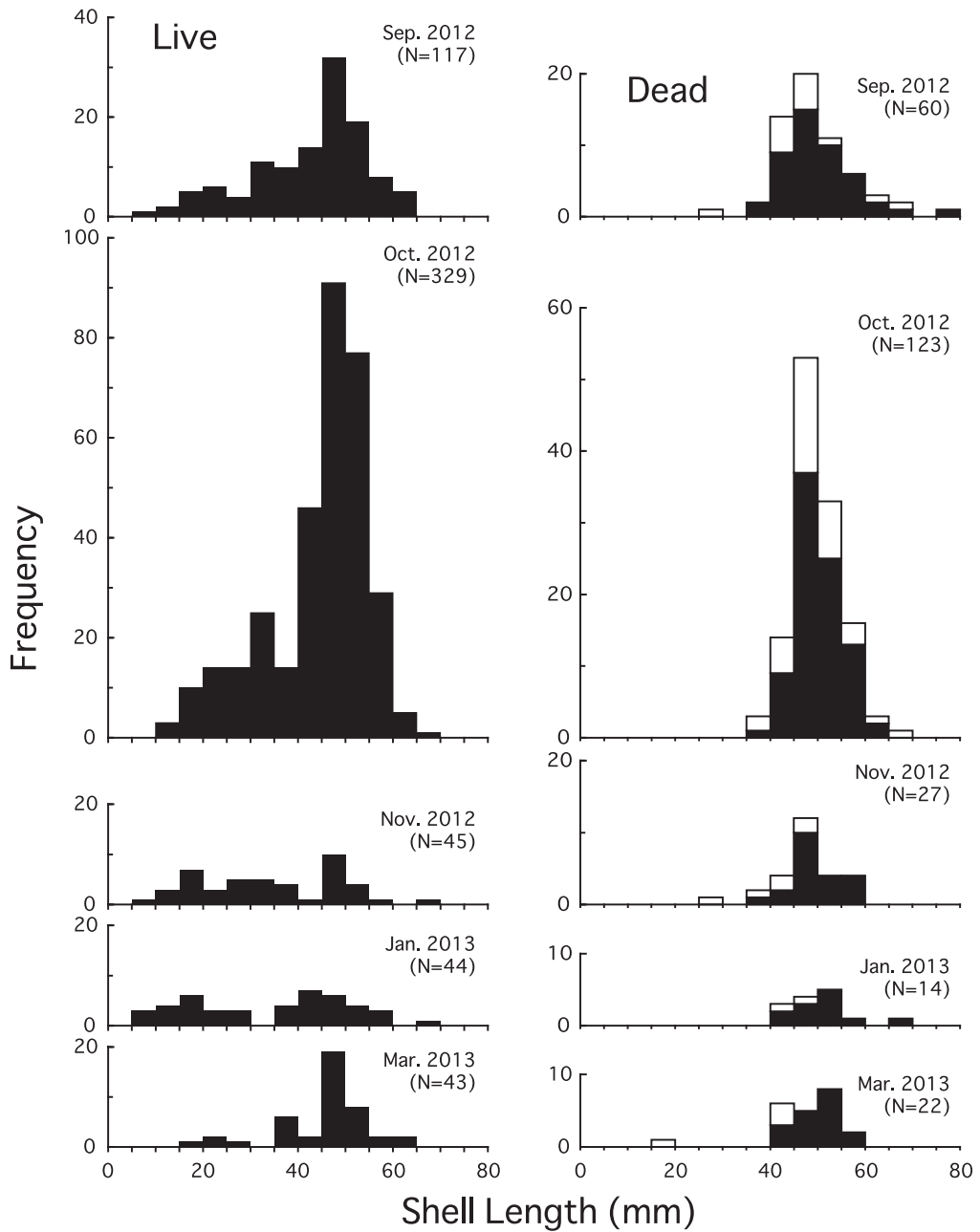
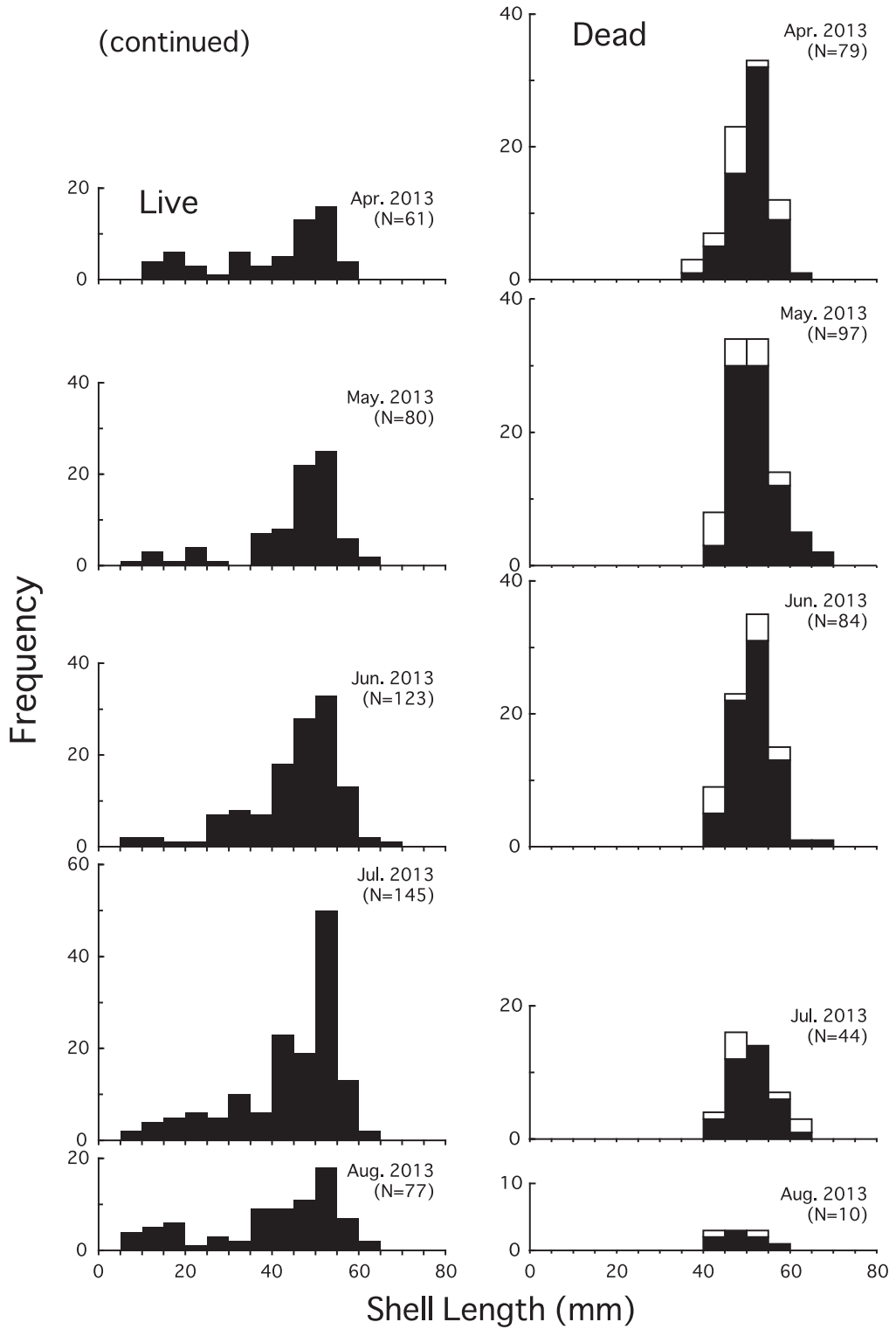


図4. イシガイの生貝および死殻の月別サイズヒストグラム. 死殻のうち黒は傷有りを, 白は傷無しを示す.
 Fig. 4. Monthly size frequency of *Nodularia douglasiae nipponensis*. Black and white bars for dead shells denote scratched and unscratched shells respectively.



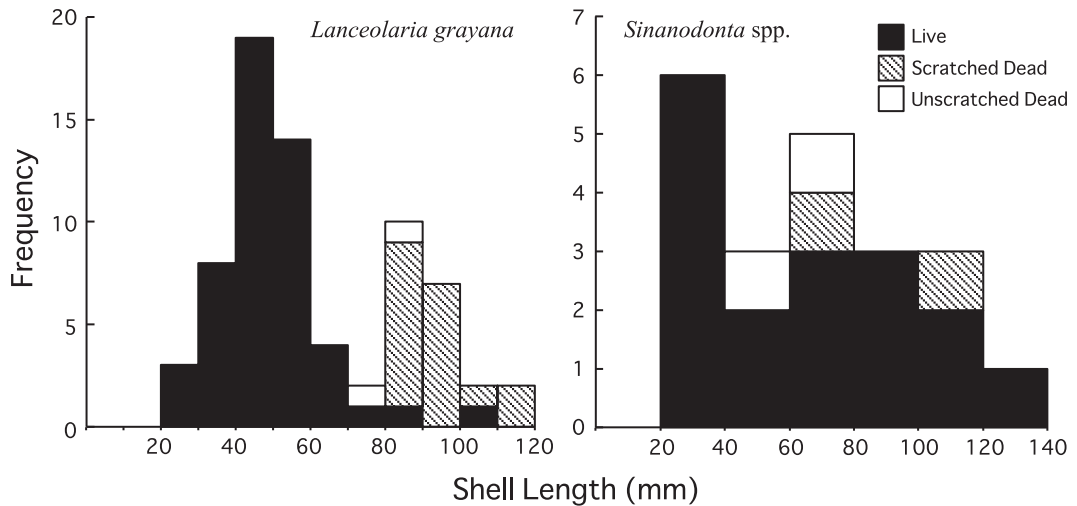


図5. トンガリササノハガイおよびドブガイ属の通年サイズヒストグラム．黒は生貝，斜線は傷有り死殻，白は傷無し死殻を示す．

Fig. 5. Annual size frequency of *Lanceolaria grayana* and *Sinanodonta* spp. Black, shaded and white bars denote live, scratched dead and unscratched dead shells respectively.

イシガイの死殻についてみると，傷を持つ個体の割合は70.7–86.9%に達していた（表2）．生貝で傷を持つ個体は，2013年5月と6月に各1個体，7月に0個体，8月に2個体で，生貝全体に占める割合は3%未満であった（表3）．

傷は左殻のみ・右殻のみ・左右両殻のいずれのパターンも認められたが，左殻のみと右殻のみの死殻数を比較すると，イシガイでは右殻に傷を持つ死殻の割合がいずれの月においても有意に高かった（表2，左右比=1:1を帰無仮説とする二項検定，すべての月で $p<0.05$ — 0.001 ）．この傾向はトンガリササノハガイでも同様で，期間中に採集された死殻20個体のうち，傷を持つものは18個体で，そのうち17個体は右殻のみに傷，1個体は左右両殻に傷（ただし右殻の方が傷が大きかった）があり，左殻のみに傷を持つ死殻はなかった（左殻のみ：右殻のみについて同じく二項検定， $p<0.001$ ）．2013年5月～8月の間に，トンガリササノハガイ及びドブガイ属で傷を持つ生貝は確認されなかった．

生貝数の通年合計を利用可能な資源量，同じく傷有り死殻数を捕食量とみなしてManlyの選択指数 α (Chesson, 1978; Manly et al., 2002)を算出すると，イシガイは0.47 ($>1/3$)，トンガリササノハガイは0.40 ($>1/3$)，ドブガイ属では0.13 ($<1/3$)となった．従って，イシガイとトンガリササノハガイに対する選択傾向はポジティブ，ドブガイ属に対する選択傾向はネガティブと考えられた．

考察

捕食率と捕食サイズ

イシガイの死殻で傷を持つ割合は，期間中を通じて常に70%を超えていた．捕食の際にひっかけ傷が全くつかない可能性を否定するデータは今のところなく，傷のない死殻に占めるヌートリアによる捕食の割合は不明である．一方で，生貝でも傷を持つ個体がわずかにあったが，これはヌートリアに捕獲され捕食が試みられたものの，何らかの理由でヌートリアが開殻を断念し，捕食を免れたものという可能性がある．もとより，この調査で捕食痕とみなした傷には，実際には捕食によら

ない別の物理的要因によって生じたものが含まれている可能性もある。これらから、傷を持つ死殻の死亡要因がすべてヌートリアの捕食によるもの、という断定はできない。また、生貝は調査区境界をまたぐ移動があり、死殻も波浪などによって岸近くに打ち寄せられる傾向があることから、調査区内・外の間では生貝・死殻ともに移出入があると考えられる。さらに、図1のようにヌートリアが泳ぎながら捕食する行動も観察されているほか、ヌートリアが捕獲したイシガイ類を餌処理しやすい浅場に運んで開殻・摂食する可能性もあることから、これらも死殻の移出入に影響していることが想定される。

したがって、イシガイの死因に占めるヌートリア捕食の正確な割合を今回のデータから推定することは、複数の仮定条件を置く必要があるため難しいと言わざるを得ない。しかし、生貝に見られる傷の割合が相当小さいこと（3%未満）や、まとまった数量の傷有り死殻が通年回収されていることを踏まえると、調査地付近のイシガイの死亡要因としてヌートリアの捕食が高率を占める、という可能性は否定できない状況である。このことはトンガリササノハガイに対しても同様だと考えられる。ドブガイ属については生貝・死殻の回収数が通年でそれぞれ17個体・4個体（傷有り2個体、傷無し2個体）であった。ドブガイ属も捕食されうると考えられるが、イシガイやトンガリササノハガイに比べて選択される傾向は低い（ $\alpha=0.13$ ）とみられることから、この両種が受けている影響よりは相対的に小さいかもしれない。ただし、ドブガイ属の回収数はもともと少ないため、影響の度合いの評価にあたってはサンプル数が少ないという点を留意しておくべきであろう。

イシガイの生貝と死殻の殻長サイズ組成を比較すると、いずれの月も傷を持つ死殻は生貝に比べて平均殻長は大型であった。生貝では新規加入個体群として殻長35mm未満に年級群を形成する程度の個体群が認められるが、死殻では殻長35mm未満だったのは調査期間を通じて3個体のみで、これらはいずれも傷を持っていなかった。また、トンガリササノハガイでも傷有り死殻の平均殻長が生貝よりも大きい傾向があった。このことから、ヌートリアは比較的大型のイシガイやトンガリササノハガイを好むと推定される。これはイシガイについては野外で大型個体の方が資源量が多いこと、両種とも大型の方が目立つため探索しやすいこと、大型の方が餌処理（開殻）がしやすいこと、エネルギー獲得効率がよいこと、等が考えられる。

調査区におけるイシガイの生貝及び死殻の採集数には、月ごとに大きなばらつきがあった。生貝については稚貝の新規加入が影響している可能性もあるが、生貝と死殻の採集数の変動は月ごとに概ね一致していることから、むしろ採集効率そのものの差異を反映している可能性が高い。調査地一帯では淀川大堰の開門運用に伴って川の水位に若干の変動（ $\pm 10\text{--}20\text{cm}$ 程度）がある。採集数が多い月は水位が低かったことにより、イシガイ生貝が多い河央側へアクセスできるとともに、浅場が広がって目視による死殻の回収数が増えていた可能性がある。特に2012年10月は水位が低いうえに出水後だったため、埋まっていた死殻の露出や打ち上げもあった可能性がある。ただし、生貝と死殻の採集数の比が逆転して死殻が多かった時期（2013年4～5月）があることから、ヌートリアの捕食には季節変動が存在する可能性もある。

餌処理方法と選択傾向

岡山県佐伯町のため池や、兵庫県篠山市の篠山城趾南堀で目撃されたドブガイの事例では、ヌートリアが殻を口で割ることで捕食しているという（森, 2002; 森, 2003; 無署名, 2011）。島根県出雲市の斐伊川のイシガイ科貝類の捕食事例では、殻を割るという方法でドブガイが選好的に捕食され、殻の固いカラスガイやイシガイは避けられていると推定されている（中野ほか, 2011）。一方、岐阜県羽島市の木曾川のワンドの事例では、食痕として殻の割れと殻表の傷跡の両方が確認されており、

食痕を持つ死殻はイシガイで81個体中32個体（約40%）、トンガリササノハガイでは272個体中246個体（約90%）で、両種とも多くが殻表に傷跡を持ち、殻の割れは少数であったという。また、木曽川ではドブガイ類も棲息するが、死殻は少数（5個体）で、選択指数もトンガリササノハガイに比べると小さかったという（久米ほか, 2012）。このように、ヌートリアがイシガイ類を捕食する際の餌処理方法には少なくとも種間差があり、その結果として地域差が生じているようだ。殻が薄いドブガイ類には殻を直接割る方法を取り、殻が厚いイシガイやトンガリササノハガイには殻をこじ開ける方法をとる、という基本的な傾向があるのだろう。その上で、行動圏内において密度の高い種に対する攻略法に特化することで、結果として餌処理や餌選択に地域差が生じているのかもしれない。今回調査した淀川ではイシガイ、次いでトンガリササノハガイが優占しており、餌処理においては割る方法よりもこじ開ける方法が多くとられていると考えられる。この傾向は、前述の岡山県・兵庫県・島根県の事例よりも、岐阜県の木曽川に類似していると言える。

ただし、餌としての選択傾向については木曽川と淀川で異なる点もある。久米ほか（2012）で示された木曽川でのManlyの選択指数 α はイシガイで0.07、トンガリササノハガイで0.90とトンガリササノハガイに高い選択傾向が見られたのに対し、本研究の淀川ではイシガイで0.47、トンガリササノハガイで0.40となり、両種双方に対してポジティブな選択傾向が見られた。この違いは、両種の密度差によるのかもしれない。木曽川での両種の生息密度（単位努力量あたりの捕獲量、CPUE）の比は、イシガイ：トンガリササノハガイ=50.1個/時：13.6個/時=3.7：1である（久米ほか, 2012）。一方、本研究の淀川での生息密度（生貝数の通年合計）の比は、イシガイ：トンガリササノハガイ=1064個体：51個体=20.9：1となり、トンガリササノハガイの比は非常に小さい。このことから、木曽川のようにヌートリアにトンガリササノハガイを好む潜在的な傾向があったとしても、淀川ではトンガリササノハガイの密度が著しく小さいことからトンガリササノハガイを選択的に探索することは効率的ではなく、イシガイを含めてランダムに餌探索しているという可能性が考えられる。久米ほか（2012）はトンガリササノハガイが選択される理由として、同種が水底に突き刺さった状態で定位し、かつ移動性が低いことからヌートリアに発見されやすいという可能性を挙げている。これに加えて、本研究で観察された捕食行動を踏まえると、イシガイに比べてトンガリササノハガイは殻が前後方向に長いことから、開殻時に保持しやすいという理由もあるのかもしれない。

傷の左右非対称性

イシガイやトンガリササノハガイの殻につく傷は右殻が多いという非対称性が認められた。この左右差はなぜ生じたのだろうか。イシガイ類では殻内面の交歯を除き、左殻と右殻とで殻形態に非対称性はないことから、開けやすさについて本質的に殻の左右差があるとは考えにくい。一方、ヌートリアにとっては、確実な開殻のために靭帯～窩心部付近に上顎切歯を当てる必要があるが、イシガイ・トンガリササノハガイともにこの位置は殻の前後軸上の中心からは少しずれている（図3A, B, C）。シジミのような山型の殻形状であれば靭帯の位置はわかりやすいが、両種の殻は全体に筒状のため、この位置は殻の輪郭からは把握しにくい。そのため、ヌートリアが切歯をあてる位置は、殻の前端または後端からの距離を手がかりにしている可能性が考えられる。このような開殻動作の習得にある程度の学習が必要だとすれば、保持の際に殻の向きを決めておくことは学習を早める可能性がある。結果として、これが観察される傷の左右非対称につながっているのではないだろうか。ただ、この点については推測の域を出ない。仮にこのような向きの偏りがあったとして、その向きに個体差があるのかどうか（個体差はなく種内でその向きが一定しているのか、あるいは個体差があるものの調査地一帯の個体群ではたまたま一方の向きが多数を占めていたのか）についても不明

である。また、開殻行動の集団内での変異についても現時点では把握できていないため、例えば殻の保持の向きが同じであっても、ヌートリアの個体間で殻に傷を残す頻度に左右差が存在する可能性もある。ヌートリアの捕食行動の観察例数を増やす、あるいはヌートリアの個体が行き来しない程度離れた地点間で比較する、といった調査ができれば、この現象の理解が進むかもしれない。

なお、捕食によらない別の物理的要因で傷がつく場合は、このような左右差が生じるとは考えにくい。今回のデータで示された傷の有無の左右非対称性は、ここで捕食痕とみなした傷に物理的要因によるものが含まれている割合は相対的に小さいことを示すものでもあるだろう。

アライグマによる捕食の可能性

外来哺乳類のアライグマも、ドブガイ類を捕食する可能性が指摘されている（奈良県, 2011）。淀川流域ではドブガイ属を含むイシガイ類の捕食の目撃例は著者らの知る限りないが、アライグマの生息そのものは確認されていることから、注意は必要である。もし今後、アライグマによる捕食事例が淀川流域で直接確認された場合は、本研究のような捕食痕データの解析に際してはアライグマも想定捕食者として含めた考察が必要となるだろう。

河川生態系に対する影響

イシガイやトンガリササノハガイ等に対するヌートリアの捕食圧が大きいとすると、これらの個体群構造は影響を受ける可能性がある。まず、個体群そのものの減耗の可能性もある。また、特定の体サイズを狙う捕食者の存在により、餌生物の成長速度や繁殖開始サイズといった生活史が変化（例えばCrowl and Covich, 1990）可能性も考えられる。イシガイ類の大型個体に捕食圧がかかることで、例えば繁殖開始サイズの小型化といった現象が起きるかもしれない。

また、淀川は国の天然記念物に指定されているタナゴ亜科のイタセンパラ *Acheilognathus longipinnis* の生息地であり、イシガイはその産卵母貝として利用される（上原, 2008）ことから、イタセンパラの個体群維持に欠かせない存在である。イシガイが捕食を受けることで、産卵母貝が減少、あるいは産卵されたイシガイが体内のイタセンパラの卵・仔魚もともと捕食されることも考えられ、直接・間接にイタセンパラへの影響が懸念される。ヌートリアによるイシガイ類の捕食は、淀川の河川生態系に対して重大な影響をもたらす恐れがあると言える。

淀川のイシガイについては、外来魚（ブルーギルやオオクチバス）が増加することでグロキディウム幼生の適合寄主が減少したり、適合しない外来魚に寄生して変態不全で死亡する、といった外来魚による負の影響が指摘されている（石田ほか, 2010）。ヌートリアによる捕食とあわせて、イシガイには複数の外来生物が影響していることになる。本調査は淀川の結果であるが、ヌートリアや外来魚が侵入している河川は他にもある。淀川はもちろんのこと、国内で同様の状況にある河川において、包括的な外来生物対策が緊急に必要なことを提言しておきたい。

謝辞

山口一馬氏（いであ株式会社）には現地調査に、鳥袋光世氏には死殻の計測にご協力を頂いた。木野村文生氏には本稿での写真の使用をご快諾頂いた。平野康人氏（NHK大阪放送局報道部）には、淀川水系のヌートリアがイシガイ類を捕食する映像を見せて頂いた。ヌートリアの捕食行動を記述する上で、この映像は非常に参考になった。また、2名の査読者には初稿に対して大変有益なコメントを頂いた。カロモン・ポール氏（ドレクセル大学自然科学アカデミー）には英文校閲をして頂いた。記してお礼申し上げる。

引用文献

- 阿部 永・石井信夫・伊藤徹魯・金子之史・前田喜四雄・三浦慎悟・米田政明 2008. 日本の哺乳類 [改訂2版]. 東海大学出版会, 神奈川, 206p.
- Chesson, J. 1978. Measuring preference in selective predation. *Ecology* 59: 211-215.
- Crowl, T.A. and Covich, A.P. 1990. Predator-induced life-history shifts in a freshwater snail. *Science* 247: 949-951.
- 石田 惣 2010. “2 - 5 貝類” 大阪市立自然史博物館編, 第41回特別展「みんなでつくる淀川大図鑑」展解説書. 大阪市立自然史博物館, 大阪, p. 55-60.
- 石田 惣・久加朋子・金山 敦・木邑聡美・内野 透・東 真喜子・波戸岡清峰 2010. 外来魚の優占がイシガイ科二枚貝の繁殖に与える負の影響 - 淀川ワンド域におけるイシガイ *Unio douglasiae nipponensis* での事例. *保全生態学研究* 15: 265-280.
- 河合典彦 2002. 淀川ワンドでヌートリアを目撃. *Nature Study* 48(4): 8.
- 久米 学・小野田幸生・根岸淳二郎・佐川史朗・永山滋也・萱場祐一 2012. 木曾川氾濫原水域における特定外来生物ヌートリア (*Myocastor coypus*) によるイシガイ科二枚貝類の食害. *陸水生物学報* 27: 41-47.
- LeBlanc, D.J. 1994. “Nutria” Hygnstrom, S.E., Timm, R.M. and Larson, G.E. ed., *Prevention and Control of Wildlife Damage* (2 vols.). University of Nebraska-Lincoln, Nebraska, P. B71-B80.
- Manly, B.F.J., McDonald, L.L., Thomas, D.L., McDonald, T.L. and Erickson, W.P. 2002. *Resource Selection by Animals: Statistical Design and Analysis for Field Studies*. 2nd ed. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 221p.
- 森 生枝 2002. ヌートリア野生化個体によるドブガイの大量捕食. 岡山県自然保護センター研究報告 10: 63-67.
- 森 生枝 2003. 岡山県自然保護センターにおけるヌートリアの食性. 岡山県自然保護センター研究報告 11: 49-58.
- 村上興正 2002. “ヌートリア～水辺の大食漢” 日本生態学会編, 外来生物ハンドブック. 地人書館, 東京, p. 69.
- 中野浩史・桑原友春・金森弘樹 2011. 斐伊川ワンドに侵入したヌートリア *Myocastor coypus* と補食された淡水二枚貝の記録. ホシザキグリーン財団研究報告 14: 315-317.
- 奈良県 2011. 特定希少野生動植物ニッポンバラタナゴ保護管理事業計画. 奈良県, 奈良, 59p. <http://www.pref.nara.jp/secure/54368/nipponbaratanagoikeikaku.pdf> (2015年1月31日閲覧)
- 鈴木欣司 2005. 日本外来哺乳類フィールド図鑑. 旺文社, 東京, 271p.
- 上原一彦 2008. イタセンパラの野生復帰の条件. 関西自然保護機構会誌 30: 95-101.
- 和田 岳 2010. 淀川水系のヌートリアの分布の変遷. *Nature Study* 56(7): 2-4.
- 和田 岳 2014. “8 アライグマとヌートリア” 大阪市立自然史博物館編, 第45回特別展「ネコと見つける都市の自然」解説書 都市の自然2014. 大阪市立自然史博物館, 大阪, p. 79-80.
- 野生動物保護管理事務所 2007. 平成18年度ヌートリア生息状況調査報告書. 大阪府, 大阪, 36p.
- 無署名 2011. 二枚貝食べる草食のヌートリア. 丹波新聞 2011年3月10日付. <http://tanba.jp/modules/news/index.php?page=article&storyid=907> (2014年8月12日閲覧)