

蝸牛類の防除に関する基礎的研究

Studies on the control of some terrestrial pulmonates

代表研究者

東邦大学理学部講師

Assoc. Prof. Dept. of Biology, Faculty of Science, Toho Univ.
Naokuni TAKEDA

武田直邦

協同研究者

東邦大学理学部大学院

Graduate Student, Dept. of Biology, Faculty of Science, Toho Univ.
Hiroshi TAKAYANAGI

高柳博

城西歯科大学助手

Assist. Dept. of Oral Anatomy, Josai Dental Univ.
Kanji SUGIYAMA

杉山完司

日本大学医学部助手

Assist. Dept. of Biology, Nihon Univ. School of Medicine
Shin-Ichi OHTAKE

大竹伸一

東邦大学医学部助手

Assist. Lab. of Biology, Toho Univ. School of Medicine
Kazuyuki OKA

岡和之

東邦大学理学部大学院

Graduate Student, Dept. of Biology, Faculty of Science, Toho Univ.
Kazunori HASEGAWA

長谷川和範

The various terrestrial pulmonates, especially the giant African snail, *Achatina fulica*, are the important pest for human life, including agriculture and sanitation. To obtain the fundamental data for their control, we examined the reproductive, physiological and behavioral aspects in these animals. Materials used in the present study were the slugs, *Limax flavus*, *Limax marginatus* and *Deroceras reticulatum* and the snails, *Enhadra peliomphala* and *Achatina fulica*.

1. Stimulation of egg-laying by nerve extracts in slugs

Brain hormone stimulated egg-laying and tentacular hormone inhibited egg-laying in *Limax flavus* and *Deroceras reticulatum*. Removal of tentacles induced a large increase in the number of egg laid and an increase in the rate of fertilization in both species. Accelerated oviposition and a high rate of fertilization induced by removal of tentacles was inhibited by injection of tentacular hormone. The injection of brain hormone into slugs without tentacles induced still greater egg-laying and fertilization in both species. These results suggest that brain hormone stimulates egg-laying directly, while tentacular hormone inhibits the brain hormone.

2. Induction of egg-laying by steroid hormones in slugs

As described later, sex steroid hormones have been detected in the hermaphrodite gland in these species. To know the action of steroid hormones, androgens and estrogens were injected into the body cavity of slugs. Estrogen stimulated egg-laying in spite of the low rate of development, whereas androgen enhanced the rate of development rather than the number of egg laid. Removal of the optic tentacles in slugs followed by estrogen and androgen administration led to a higher rate of development and egg-laying. Administered together, estradiol and dehydroepiandrosterone enhanced the rate of both egg-laying and development. Since gonadotrophin treatment increased egg-laying and metopirone inhibited both the rate of egg-laying and development, it suggests regulation by steroid hormones of reproduction.

3. A sex pheromone secreting gland in snails

The head-wart in *Euhadra peliomphala*, consists of a number of elevated dermal tubercles covered by a particularly thick epithelium. The head-wart and its epithelial cells attain full size by rapid growth at the time of sexual maturation. When two snails meet in the breeding season, their head-warts become conspicuously protuded. After touching the partner's head-wart with large tentacles, each becomes excited, protrudes its penial mass, and finally copulates. Protrusion of the head-wart and copulation are observed at the same time. By the use of head-wart extract similar sexual behavior can be experimentally induced in snails. It is the epithelial surface of the head-wart of a sexually mature snail which releases the substance that promotes sexual behavior. This substance is considered to be a kind of sex pheromone. This pheromone does not appear to serve as a sexual attractant but serves rather to sexually excite another snail thus evoking a courtship response following their initial encounter.

4. Hormonal control of head-wart development in snails

The development of the head-wart was closely correlated with the sexual maturity of the snail. Castration led to the atrophy of the head-wart. Subsequent injection of hermaphrodite gland homogenate into the body cavity of castrated individuals induced the development of the head-wart. The peripheral regions of the acini in the hermaphrodite gland showed a positive reaction for 3β -hydroxy steroid dehydrogenase. Radioimmunoassay also showed that the hermaphrodite gland of the snail contained testosterone and estradiol. When the immature head-wart was cultured in a medium containing testosterone and estradiol respectively, development of the head-wart was found only in medium containing testosterone. It is concluded that head-wart development is under direct control from the hermaphrodite gland, probably by means of testosterone.

5. Source of the tentacular hormone in pulmonates

Removal of the tentacles including collar cells did not induce spermatogenesis. In *Limax flavus*, especially, no spermatozoa were found in the acini after their removal. After the injection of collar cell homogenate, spermatogenic activity returned and gradually increased. On the other hand, tentacular homogenate including nerve tissue other than collar cells had no hormonal effect. Collar cell homogenate was shown to have a direct stimulating effect on spermatogenesis. No hormonal activity was found in the tentacles other than in collar cells. It was shown that collar cell homogenate acted directly on spermatogenesis as a gonadotropic hormone. Therefore, collar cells are considered to be the source of the so-called tentacular hormone in stylommatophoran pulmonates. We named the collar cell group 'optic gland'.

6. Hormonal control of gametogenesis in snails

Effects of the brain and the optic gland on oogenesis and spermatogenesis were studied in *Euhadra peliomphala*. Removal of the optic tentacles inhibited both oogenesis and spermatogenesis. These effects were abolished by the injection of the optic tentacle extract. In the tissue of the optic tentacle, only the optic gland showed the recovery action. Furthermore, *in vitro* the optic gland extract stimulated spermatogenesis but had no effect on oogenesis. On the contrary, the brain extract promoted oogenesis not only *in vitro* and but also *in vivo*. The hermaphroditic gland extract reduced the nuclear volume of the optic gland cells, but the brain extract did not. In addition, among sex steroid hormones secreted from the hermaphroditic gland, only testosterone also reduced the nuclear volume of them, suggesting its feedback substance from the hermaphroditic gland.

7. Action of sex steroid hormones on gametogenesis and differentiation of accessory sex organ in slugs and snails

In the immature stage the reproductive system consists of a simple elongated tube. The abrupt growth and differentiation of this system is related to the maturation of the hermaphroditic gland. The development of the accessory sex organs, such as the albumen gland, common duct and vagina were inhibited and atrophied after castration. However, after injection of hermaphroditic gland homogenate or steroid hormones, these organs recovered to normal. When a rudiment of these organs began to develop. These results suggest that the development of each accessory sex organ is controlled by substances secreted by the hermaphroditic gland. The amount of steroids was high in the breeding and low in the non-breeding season. After injection of testosterone the number of male germ cells increased and this effect was inhibited by anti-androgen, AA-560. On the contrary, after injection of estradiol the number of oocytes increased and their devel-

opment progressed. When pieces of hermaphrodite gland were cultured in a medium containing testosterone, accelerated spermatogenesis was induced, while the presence of estradiol promoted oogenesis. These effects were inhibited by anti-estrogen, AE-10275. Furthermore, injection of these steroid hormones in intact and in castrated snails induced a gradual development of the accessory sex organs. In organ culture, male parts such as the prostate gland and spermduct as well as the common duct were stimulated by testosterone, whereas female parts such as the albumen gland, vagina, oviducal gland and oviduct developed under the influence of estradiol. The effects were inhibited by the anti-steroid substances. Therefore, these steroids clearly control reproduction directly.

8. Gonadal regeneration and sex steroid hormones in pulmonates

The effect of sex steroid hormones on gonad differentiation and maturation has been examined in slugs and snails by gonadal regeneration induced after castration. Gonadal regeneration occurred as follows. After castration, muscular contraction in the wall resulted in sealing of the cut surface of the hermaphrodite duct and proliferation of connective tissue elements led to the formation of a mass tissue around the wound. Then, the ductule cells dedifferentiated, proliferated and formed the regeneration bud. Finally, acini developed at the tip and gametogenesis occurred within them. At this period, sex steroid hormones in the hemolymph decreased by castration, following hormone injection induced regeneration. By estradiol, only oogenesis was induced not only in the spatial hermaphrodite snails, but also even in the protandrous hermaphrodite slugs. By testosterone, in addition to spermatogenesis, oogenesis was also induced. Without the injection of sex steroid hormones, gonadal regeneration delayed until the increase of hormones. However, regeneration occurs only in young animals. Regeneration ability mainly depend on the age of animals.

9. Neurosecretory control of the optic gland in slugs and snails

The fine structure of the optic gland to clarify its regulatory mechanisms was examined. The optic gland cells are unipolar and the cytoplasm is filled with large granules about 750-1300 nm in diameter with a thin cortex in *Limax marginatus* and 800-1700 nm delimited by a thick cortex in *Euhadra petiomphala*. These gland cells are characterized by the well-developed granular endoplasmic reticulum. Granule formation was seen in the region of the Golgi apparatus. During the breeding season, the medial neurosecretory cells of the brain become active in the synthesis and release of secretory materials. Although no neurosecretory cell bodies occur in the tentacular ganglion, neurosecretory axons penetrate into the optic gland cells. Cobalt filling reveals that axon of one type of medial neurosecretory cells projects to the optic tentacles, near the optic gland. These results suggest that the optic gland is controlled by a neurohormone originating from the medial neurosecretory cells of the brain.

10. Effects of neuropeptides and neurotransmitters in snails

The effects of neuropeptides (FMRF-amide: Phe-Met-Arg-Phe-NH₂ and proctolin: Arg-Tyr-Leu-Pro-Thr) and neurotransmitters (serotonin and octopamine) on the contraction of the cardiac and pharyngeal retractor muscles in snails were examined. The heart rate was increased with the rise of temperature in both species. Besides, humidity was also shown to be the factor for the increase of the heart rate in *Euhadra petiomphala*. The most fundamental characteristics of the cardiac muscle is its spontaneous rhythmical activity. FMRF-amide and octopamine induced rhythmical activity in hearts. These substance also produced the homogeneous tetanic contraction of the non-cardiac muscle, such as the pharyngeal retractor muscle. Although aspects of contraction were somewhat different, actions of FMRF-amide were greater than those of octopamine. Serotonin and proctolin also induced to contract not only the cardiac muscle but also the non-cardiac muscle. In these substances, the single contraction was induced in low concentration and it became tetanic with the increase of concentration.

11. Induction of locomotor behavior in snails

The locomotor-inducing factor of *Achatina fulica* was examined specifically. Snails showed nocturnal circadian behavior in relative humidity at least over 50%. Although the rhythmicity was independent of light and darkness, it was disturbed easily by hydration, and hydrated snails continued to locomote throughout the day. For induction of locomotor behavior, relative humidity over 50% was the fundamental factor and water is shown to be the limiting factor for the endogenous circadian oscillator. The integument of snails showed a higher water permeability.

Through the integument, hemolymph osmolarity changed easily according to hydration and dehydration from about 120 to 400 mOsm/kg H₂O. Circadian behavior was induced in snails in which hemolymph osmolarity ranged from about 130 to 230 mOsm/kg H₂O. By hydration, hemolymph osmolarity in quiescent and estivated snails which have higher osmolarity decreased gradually and then they began to locomote according to the degree of dilution, and *vice versa*. The induction of behavior in these snails was controlled by low hemolymph osmolarity. Together with the endogenous rhythmicity, water environment was shown to be the key factor for the induction of locomotor behavior. Based on the results, the mechanisms of the induction of locomotor behavior in terrestrial pulmonates were proposed. Circadian behavior is induced in the conditions of relative humidity at least over 50% and of hemolymph osmolarity from about 120 to 230 mOsm. Endogenous nocturnal rhythmicity is suggested to be under the control of the central nervous system. As to hydration-related behavior, at first water penetrates the body cavity through the integument and dilute hemolymph osmolarity. Then, some neurons in the central nervous system are activated by lower osmotic stress and induced locomotor behavior. In contrast, in the dehydrated conditions, evaporation of water through the integument lead to the increase of hemolymph osmolarity. The central nervous system is inactivated by higher osmotic stress and locomotor behavior stops. The mechanisms seem to be applied not only to *Achatina fulica* but also to other terrestrial pulmonates.

12. Responses of giant neurons to osmotic stress in snails

From their morphological appearance and the characteristics of intracellular recordings, some giant neurons were identified on the surface of each ganglion in *Achatina fulica*. Using autoactive neurons, the effects of osmotic stress on electrical activity were examined by changing the bathing medium. As a result, higher electrical activity was obtained by hypertonic saline and lower activity was induced by hypotonic saline in isolated ganglia. On the contrary, in intact snails possessing the cerebral ganglion which contain the osmoreceptor, these effects become reversible. In a neuron of the parietal ganglion, electrical activity was induced by hypotonic saline and suppressed by hypertonic saline. These results correspond well with our theory on the induction of behavior in terrestrial pulmonates by hemolymph osmotic pressure.

13. Distribution and population density of *Achatina fulica* in the Ogasawara Islands

In the Ogasawara Islands, Chichijima and Hahajima, we examined the distribution of *Achatina fulica* from all parts of the islands. The population density is higher around the colony region than in the regions of mountains, seashores and farms. The shell height is smaller in snails around the colony region than in mountain, seashore and farm regions. Living snails are numerous around the region of the forests, *Terninalia catappa*, *Ficus microcarpa* and *Leucaena glauca*, in order. Dead snails are also similar.

Based on these results, we examined the biological, chemical, mechanical and ecological control methods. As a result, various control methods and notes for the application of molluscicides, such as metaldehyds and carbamates were introduced.

研究目的

ナメクジやマイマイなどの蝸牛類は、我々の身近にいる軟体動物で、腹足類の中でも肺呼吸をする有肺類に属するものである。本邦には600種ほどの陸産貝類が知られているが、農業および衛生上重要なものは、主として“かたつむり”と称される大型のマイマイとナメクジ類に限られる。本邦で我々の身近にいる代表的なマイマイ類には、ミスジマイマイ *Euhadra peliomphala*, クチベニマイマイ *Euhadra callizona amaliae*, ウスカワマイマイ *Acustadespecta*, ヒダリマキマイマイ *Euhadra*

quaesita, ナミギセルガイ *Stereophaedusa japonica*, アフリカマイマイ *Achatina fulica* などがある。また、ナメクジ類には、ナミナメクジ *Incilaria bilineata*, コウラナメクジ *Limax flavus*, チャコウラナメクジ *Limax maximus*, ノハラナメクジ *Deroceras reticulatus*, ヤマナメクジ *Incilaria fruhstroferi* などがある。特に害があるものとしては、アフリカマイマイ、ウスカワマイマイ、ノハラナメクジなどが挙げられる。これらの種は雑食性で、観賞作物、野菜それに果樹など多くの植物を食害するのみならず、広東住血線虫などを媒

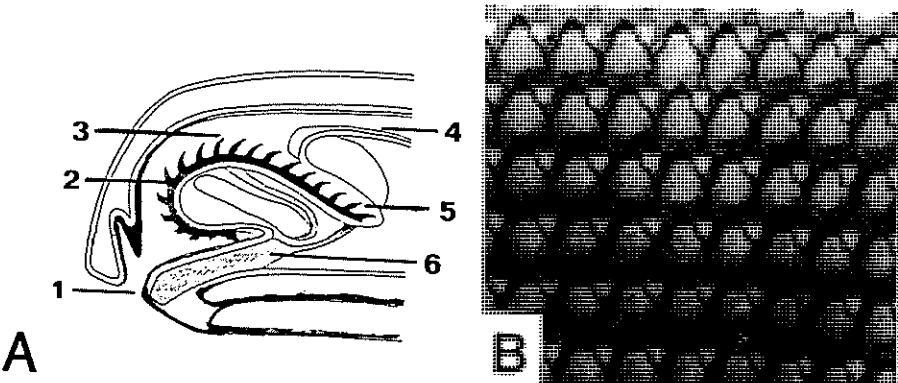


Fig. 1. Schematic drawing of the head (A) and radula (B) in pulmonates. A, 1. mouth, 2. radula, 3. buccal cavity, 4. oesophagus, 5. radular gland, 6. muscle.

介する衛生害虫でもある。降雨の多い年などには大発生し、大きな被害を与えている。アフリカマイマイは、本邦では沖縄や小笠原諸島に生息しているが、特に小笠原地方で猛威をふるっている。これらの蝸牛類は、口の中にある数十枚のおろしがね状の歯舌で、食物を削り取って摂食しているのである (Fig. 1)。昆虫類の場合、防除に関する研究は、基礎になる生理生態学的基盤が古くから広汎にわたって築かれてきているため、著しく進歩しているが、同じ害虫でも蝸虫類の場合、防除の研究はおろか、その基盤となる基礎的な研究がほとんどなされてきていないのが現状である。陸産

貝類には、生殖や生理および行動などに他の種には見られない獨得の現象が数多くあり、純粹科学からみても、これらの研究は発展性のある興味深いものである。本研究は、蝸牛類の防除のための基礎的研究として、これら各種の生殖や生理および行動に関するさまざまな現象を解析したものである。また、これらの結果をふまえて、防除に関する研究にも着手してみた。用いた材料は、マイマイ類としてはミスジマイマイとアフリカマイマイ、また、ナメクジ類としてはコウラナメクジ、チャコウラナメクジおよびノハラナメクジなどである。

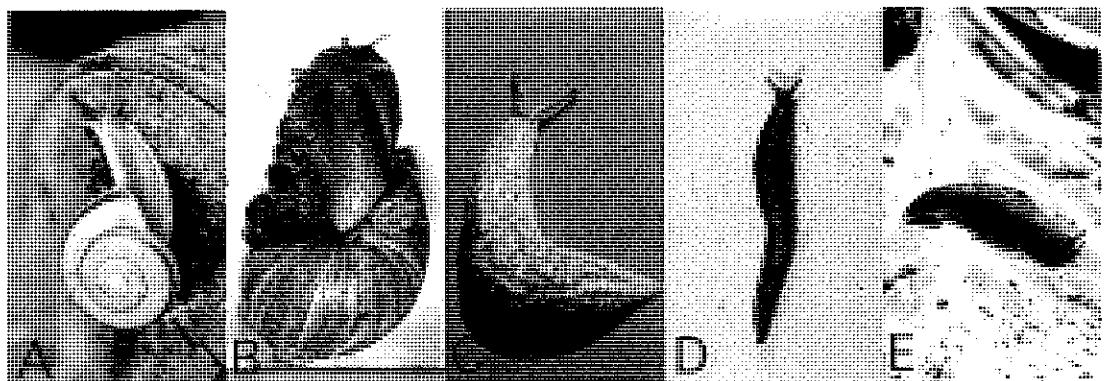


Fig. 2. Slugs and snails used in the present study.
 A: *Euhadra peliomphala* (ca. 4 cm in shell diameter)
 B: *Achatina fulica* (ca. 10 cm in shell diameter)
 C: *Limax flavus* (ca. 5 cm in length)
 D: *Limax marginatus* (ca. 2 cm in length)
 E: *Deroceras reticulatum* (ca. 1 cm in length)

研究成績

1. 産卵と発生

1. 産卵

ナメクジやマイマイ類は雌雄同体であり自家受精も行なうが、通常は交尾 (Fig. 3) をして得た他個体の精子で受精を行なっている。交尾後 2-3 週間で産卵がみられる。ナメクジ類の産卵は、コウラナメクジ類は主として冬期に、ノハラナメクジ類は春期に、ヤマナメクジ類は夏期にと種により異なる。卵は、コウラナメクジ類はジュズ玉状に、在来種のナミナメクジ、ヤマナメクジは卵塊 (Fig. 4a) として産みつけられる。これらの卵は半透明な卵膜に包まれている。マイマイ類の産卵は (Fig. 4b) 春期が主なものであるが、秋期にもみられることがある。これらの卵はナメクジ類とは異なり、不透明の堅い卵殻で保護されている。産下された卵は種や環境条件により異なるが、約 2-3 週間で孵化する。



Fig. 3. Copulation in the slug, *Incilaria fruhstorferi*.

2. 発生

発生の様子を調べるには、胚の様子がそのまま観察できるナメクジの卵を用いると便利である。なお、マイマイは卵殻内で胎殻として約 1.5 卷の螺旋ができるので、孵化時には殻をもってでてくることになる。初めに、コウラナメクジ類の発生を調べてみた。Caweron (1938) による記載名なども参考にして、チャコウラナメクジの発生段階表を模式的に作成した (Fig. 5)。産下された卵内の小さな胚の発生が、時間の経過とともに、胞胚、囊胚と進行する。多くの軟体動物は間接発生で、囊胚形成の後、トロコフォア、ヴェリジャーの各幼生を経て変態し、成体と同じ幼若個体に成育するが、陸生マイマイ類やナメクジ類の場合は、この過程が極めて不明瞭である。すなわち、トロコフォア期に出現する運動器官の原基である原絨毛環は、ナメクジ類には全く認められない。また、陸生マイマイ類でも、原絨毛環が発達してできる面盤は、極めて退化的であった。実際の発生の様相を、Fig. 6 に示した。小さな点としてしか認識されなかった胚体が、2 週間ほどで成体に近い形に発生するのである。興味あることは、体の後方にできた尾囊や足胞とよばれる袋状の構造物が、Fig. 7 に示したように伸び縮みの搏動を常時することである。この搏動により、胚の生死の状態を判定することができる。この袋は、その後の発生の進行に伴い小さくなり退化する。また、胚培養は発生の機構を調べるために有効な手法であるが、ナメクジ類でこの方法が可能であるか否かを



Fig. 4. Oviposition in the slug, *Incilaria bilineata* (A) and the snail, *Euhadra peliomphala* (B).

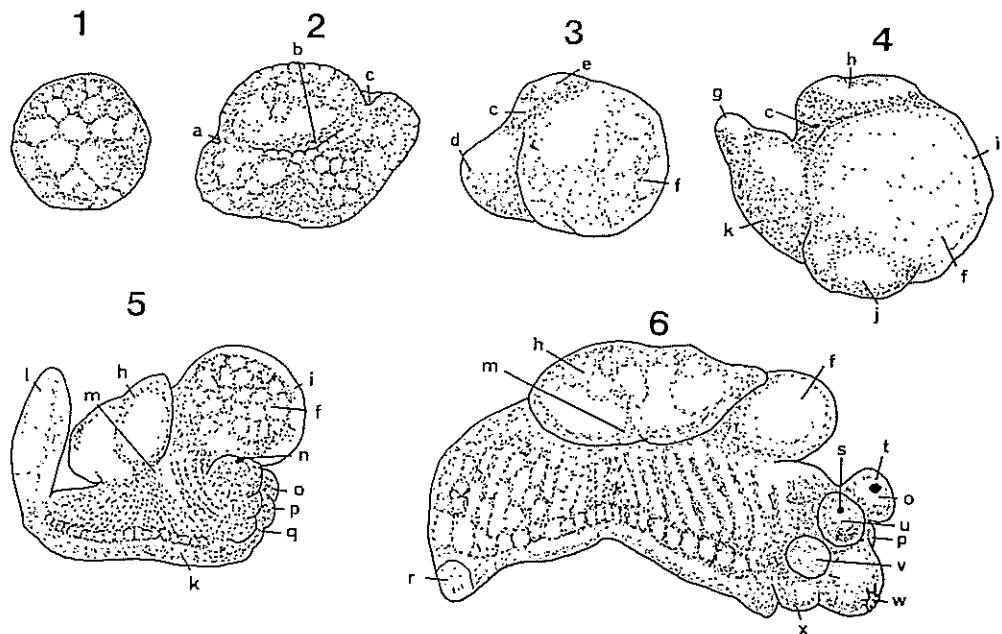


Fig. 5. Developmental stages in the slug, *Limax marginatus*.

Stage 1: blastula.

Stage 2: advanced gastrula.

Stage 3: differentiation of rudiments of body and mantle.

Stage 4: differentiation of rudiments of tentacles and posterior sac.

Stage 5: maximum development of anterior and posterior sacs.

Stage 6: hepatic mass retracted posterior sac atrophied.

a. external opening of left, b. blastopore, c. external opening of right, d. body rudiment, e. mantle rudiment, f. hepatic mass, g. rudiment of posterior sac, h. mantle, i. anterior sac, j. rudiment of right tentacle, k. foot, l. posterior sac, m. pulmonary orifice, n. optic rudiment of left anterior tentacle, o. left anterior tentacle, p. left posterior tentacle, q. third tentacle of right side, r. atrophied posterior sac, s. eye spot of right anterior tentacle, t. eye spot of left anterior tentacle, u. right anterior tentacle, v. right posterior tentacle, w. mouth, x. fused third tentacle.

検討した。取り出した初期胚を Bailey (1973) の培地で培養した結果、約 10 日間で幼体まで発生を進行させることに成功した (Fig. 8)。今後は、単に発生学のみならず、農薬の作用など薬理学的研究にも応用することができるものとみられる。

3. 産卵のホルモン機構

産卵期のコウラナメクジとノハラナメクジを用いて、産卵現象のホルモン機構について調べた。眼腺を含む視触角を切除した個体は、産卵類も多くかつ受精率も高かった (Table 1b)。それゆえ、産卵現象には何らかのホルモン要因が関与しているものと考えられた。実験的には、脳ホルモンを

注射すると産卵数が増加し、触角ホルモン（後述の眼腺ホルモン）を注射すると産卵力は抑制されることが示された (Table 1a)。これらの効果は、各ホルモンを熱処理しても透析しても認められた。次に、後述のように、これらの種の生殖腺では哺乳類のものと同じ性ステロイドホルモンが産生されているので、これらのホルモンが産卵に関与しているのかどうかを調べた (Table 2)。その結果、デヒドロエピアンドロステロン、テストステロン、プレグネノロンなどのアンドロジエン系では、産卵数には有意差はみられなかったものの、エストラジオール、エストロンなどのエスト

ロジエン系では、産卵の促進が認められた。発生率は、エストロジエン系の方がアンドロジエン系より低かった。これらのこととは、また、エストラジオールとデヒドロエピアンドロステロンの混合注射でも認められた。その他、ゴナドトロピンで

は産卵数が増加しメトピロンではそれが抑制されたことから、ステロイドホルモンが産卵に関与していることがさらに裏づけられた。

II. 生殖時期の行動

生殖期のマイマイには、獨得の行動が見られる。本邦産のマイマイ類のほとんどの視触角の間には、頭瘤とよばれる肉塊がみられる (Fig. 9a)。この形態は種により異なり、拳状であったり、蛇行型やヒダ状を呈したりする。組織学的には、頭瘤は結合組織とそれを覆う1層の上皮細胞より成るものである (Fig. 9b, Fig. 10)。この組織は性成熟に伴って大きくなり、繁殖期には最大に達するとともに、交尾時にはそれが反転されて相手方に向けられる。また、交尾中と交尾後は、またもとの状態におさまる。頭瘤の抽出液を交尾期のマイマイにあてがうと興奮状態が惹起される (Fig. 11)ことなどから、この組織からは催淫物質である性フェロモンが放出されることが明らかにされた。性フェロモンは、これまで害虫の防除に実用化されているので、マイマイ類における応用について検討した。しかし、この性フェロモンは、昆虫類で見られるように、遠方から相手を誘引する強い作用をもつものではない。雨天時などに動きまわり、相手が互いに触れあえるような至近距離になって初めて催淫的な作用を現すものである。それゆえ、昆虫におけるような防除への応用は、むずかしいものとみられる。なお、この組織はアフリカマイマイやナメクジ類には見いだされない。交尾に当たっては、その他“恋の矢”が知られている (Fig. 12C)。これはオナジマイマイ科の種にみ

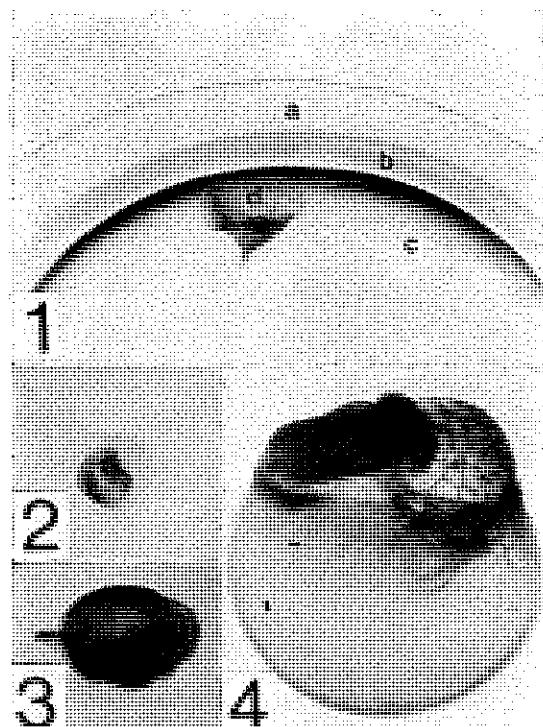


Fig. 6. Embryonic development in the slug, *Limax marginatus*.

1. Embryo in the egg. 2, 3 and 4 show the process of development. a. outer shell layer, b. inner shell layer, c. perivitelline fluid, d. zygote (embryo), e. hepatic lobe.

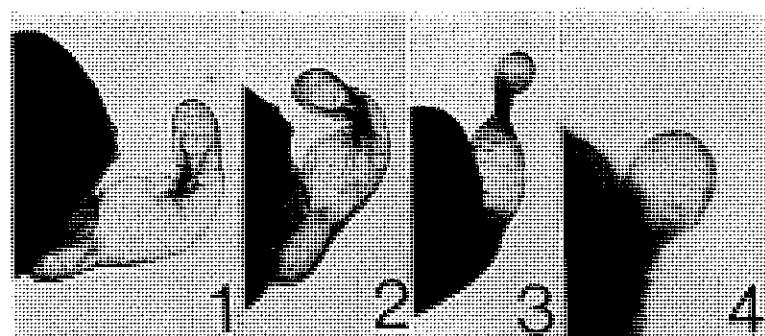


Fig. 7. Process of pulsation of the posterior sac in the slug, *Limax marginatus*.

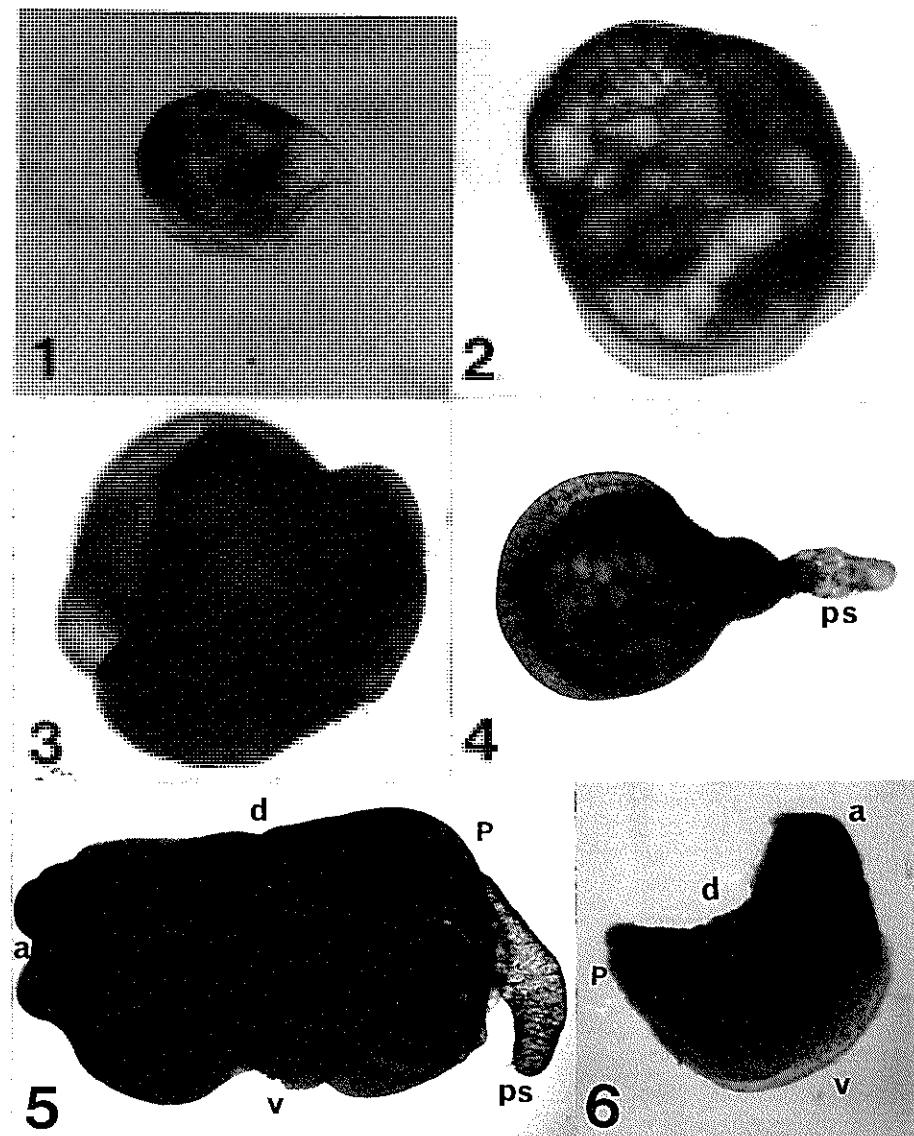


Fig. 8. Embryo culture in the slug, *Limax marginatus*. Cultures were performed in the Bailey's medium for 10 days at 23°C. 1. blastula, 2. gastrula, 3. advanced gastrula, 4. differentiation of rudiments, 5. stage 5, 6. stage 6. ps: posterior sac, a: anterior sac, p: posterior, v: ventral, d: dorsal.

られるもので、矢囊の中に入っている刀身状の石灰質の矢で、交尾時に互いの交尾器周辺の肉質部を刺し合って性的興奮を高めるものである。この矢は交尾後脱落するが、また再生もする。しかし、アフリカマイマイやナメクジ類にはない。ナメクジ類の交尾は、Fig. 3 に示したようにマイマイ類とは異なり、陰茎鞘を体外に出して行なう特

異なるものである。これらの種では、交尾により互いに受精に必要な精包を交換する (Fig. 14a)。

III. 生殖腺附属器官系の成熟

1. 成熟過程

マイマイやナメクジ類の生殖腺は、配偶子を形成する両性腺の他に、卵にガラクトーゲンを中心とした粘液物質などを分泌するタンパク腺、配偶

Table 1. Effects of the injection of brain and tentacular homogenates on oviposition in the slug, *Deroceras reticulatum* (D) and *Limax flavus* (L)

Materials injected	No. of slugs		No. of eggs oviposited (rate of fertilisation)		Average no. of eggs per slug	
	D	L	D	L	D	L
a. Brain homogenates						
Crude	20	20	510 (72%)	420 (76%)	25.5	21.0
Heated	14	14	329	259	23.5	18.5
Dialysed	14	14	308	266	22.0	19.0
Tentacular homogenates						
Crude	20	20	210 (69%)	110 (74%)	10.5	5.5
Heated	14	14	77	105	5.5	7.5
Dialysed	14	14	63	112	4.5	8.0
Control (Physiological saline)	14	14	224 (85%)	189 (87%)	16.0	13.5
b.						
Tentacles cut off	14	14	350 (88%)	259 (81%)	25.0	18.5
Intact	12	12	144 (82%)	108 (78%)	12.0	9.0

Table 2. Effects of the injection of steroids on oviposition in the slug, *Deroceras reticulatum*

Steroids injected	No. of slugs used	No. of eggs oviposited	No. of eggs developed	Rate of development (%)	Average no. of eggs per slug (Mean±S.D.)	Average no. of developing eggs per slug (Mean±S.D.)
Dehydroepiandrosterone	10	99	80	80	9.9±3.2	8.0±0.7
Testosterone	10	81	64	79	9.1±2.7	6.4±0.9
Pregnenolone	10	80	58	72	8.0±1.6	5.8±1.4
Estradiol	10	170	111	65	17.0±1.4	11.1±3.2
Eitrome	10	210	126	60	21.0±1.1	12.6±2.3
Metopirone	10	49	26	54	4.9±0.9	2.6±1.0
Control (olive oil)	8	64	46	71	8.0±2.0	5.7±1.9
Gonatropin	8	98	83	84	12.2±1.9	10.3±1.5

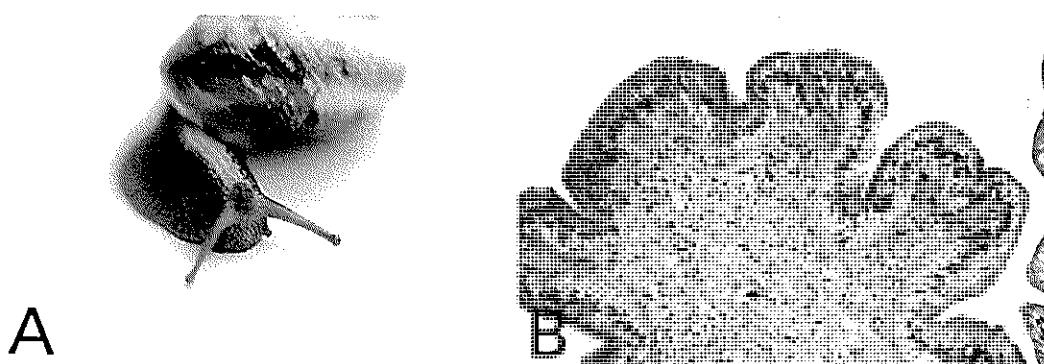


Fig. 9. Head-wart in the snail, *Euhadra peliomphala*. A: general appearance. B: histological appearance.

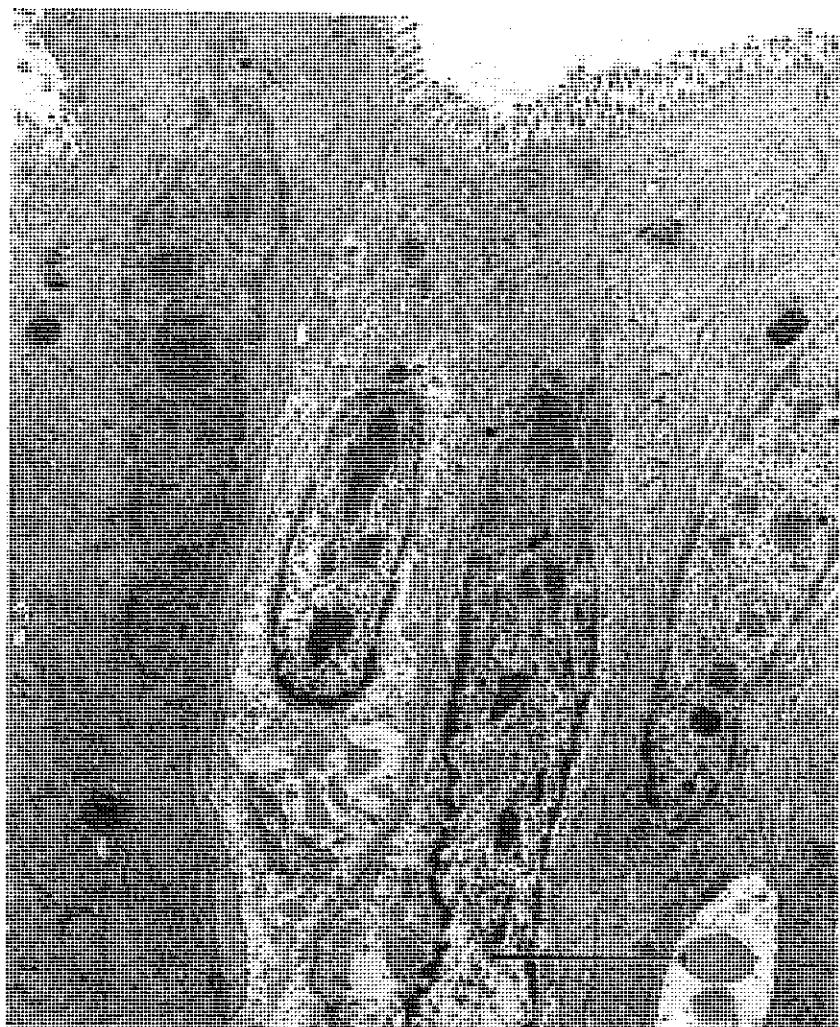


Fig. 10. The fine structure of the head-wart cells in the snail, *Euhadra peliomphala* in the adult stage (scale 5 μm).

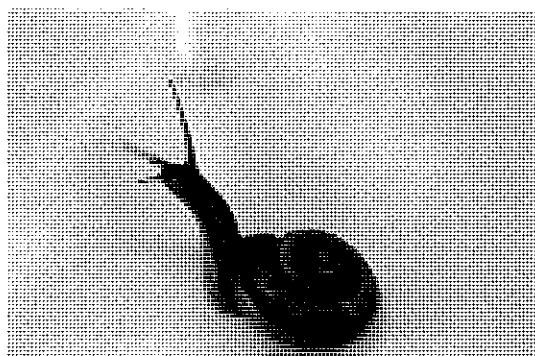


Fig. 11. Excited nail, *Euhadra peliomphala* to the head-wart homogenate (upper).

子の通路である両性輸管、およびそれに付随する粘液腺や前立腺などの付属器官がある (Fig. 16, 21)。生殖腺系全体の湿重量は、通常産卵後に低下するが、その後は漸次上昇し、やがてほぼ一定の値を示す。その中で占めるタンパク腺の割合は大きく、その変動は産卵と密接な関係があることが認められた。また、重量の変動は、組織像から見た成熟度と正の相関を示した。ナメクジやミスマイマイでも、同様な結果が得られた。

次に、生殖腺付属器官の成熟の過程を、組織学的に調べてみた。タンパク腺は、分泌が進行するにつ

れて分泌物質の産出が盛んになる顕著な変化が認められた。また、両性輸管は1本の細い管状構造のものに、順次中央にくびれが入って二つの管である輸精管と輸卵管に分かれるとともに、それらに前立腺と粘液腺の分化がみられた (Fig. 15)。

2. 成熟のホルモン機構

さまざまな付属器官の成熟が、どのような機構で起こるかを調べた。まず、脊椎動物などにみら

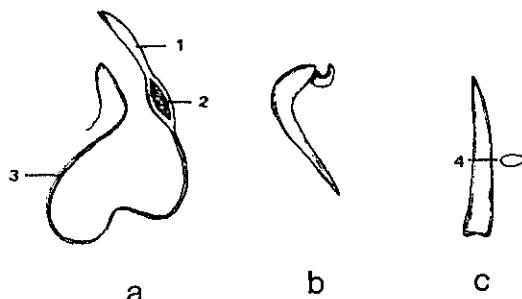


Fig. 12. Spermatophores and dart in slugs and snails.

- a. Spermatophore in the snail, *Helix aspersa*. 1. head region, 2. vesicle of spermatozoa, 3. tail (immobile).
- b. Spermatophore in the slug, *Arion subfuscus*.
- c. Dart in the snail, *Euhadra callizona*.
- d. cross section.

れているように、これらの器官の成熟が生殖腺の支配下にあるのかどうかから検討した。すなわち、去勢を行なってみた。

両性腺を摘出すると1か月ほどで、まず、頭部の退縮がみられた (Fig. 15)。また、タンパク腺や両性輸管などの付属器官も著しく縮少、退縮していた (Fig. 16, 22b)。これらのこととは、組織学的観察からも明らかである (Fig. 17, 18)。ナメクジは、後述のように雄性先熟の雌雄同体現象を示すが、両性腺の発達の段階と付属腺との関係をみると、未分化期はさておき雄性期には両性輸管の雄性部が、また、中間の重複期後にみられる雌性期にはタンパク腺や両性輸管の雌性部が各々発達し、両性腺の成熟度に応じて成熟するのが見出された (Fig. 20a, b)。すなわち、両性腺由来の物質により付属器管が発達することが明らかとなつた。次に、両性腺の中に含まれ性分化に関係している物質は何なのかを、脊椎動物と比較して調べてみた。その結果、両性腺には、ステロイド形成に関与する重要な酵素である 3β ヒドロキシデヒドロゲナーゼの反応が示された。また、ラジオイムノアッセイの結果、性ステロイドホルモンが含有されていることが示され、さらにそれらが生

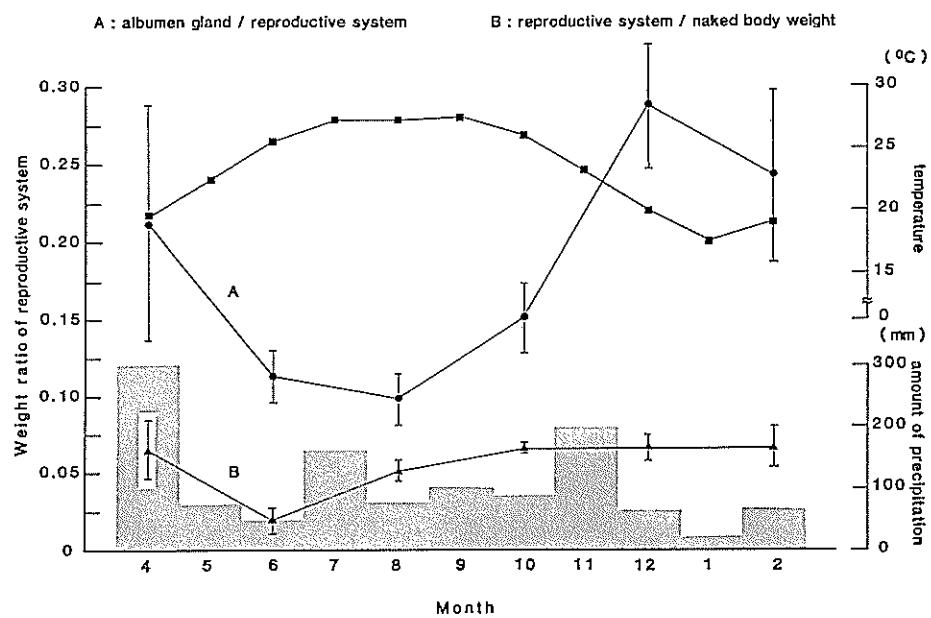


Fig. 13. Seasonal changes of the gonadal weight in the snail, *Achatina fulica*.

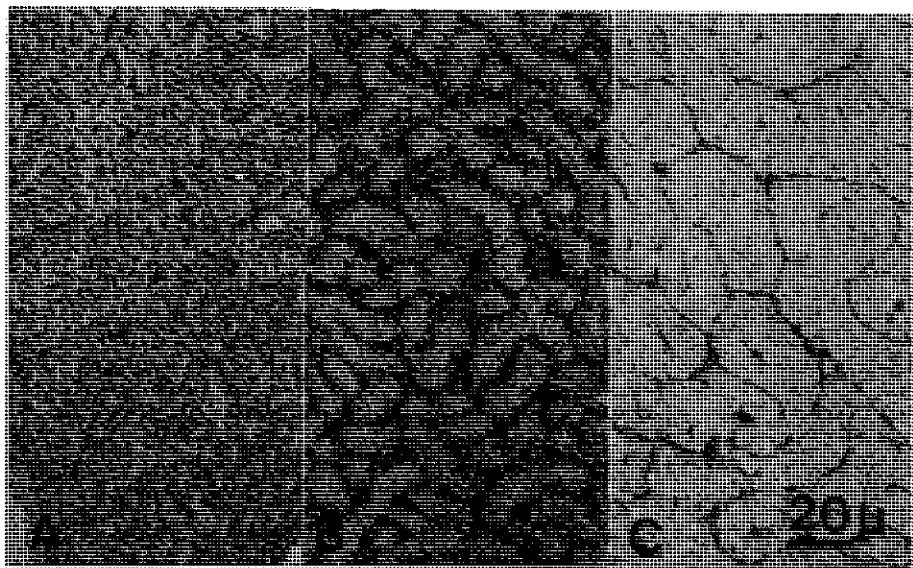


Fig. 14. Stages in maturation of the albumen gland in the snail, *Euhadra peliomphala*.
 A. Undifferentiated stage. B. Alveolar differentiated stage. C. Mature-secreting stage, showing the cells greatly enlarged with secretion and almost obliterated due to the stored secretion.

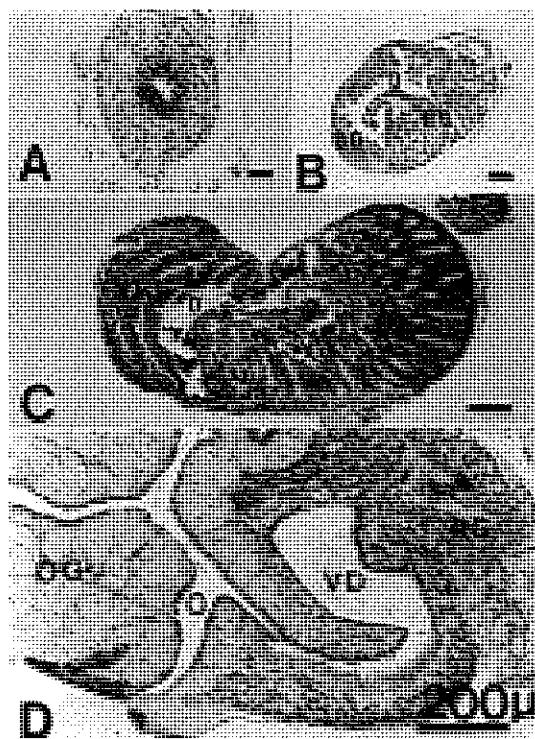


Fig. 15. Stages in maturation of the common duct in the snail, *Euhadra peliomphala*.
 A. Undifferentiated stage, showing a simple elongated tube. B. Early differentiated stage, showing male part and female part. C. Differentiated stage, showing oviduct (O) with developed oviducal glands (OG) and vas deferens (VD) with developed prostate glands. D. Mature stage showing matured oviducal glands (OG) and vas deferens (VD) with matured prostate glands (PG).

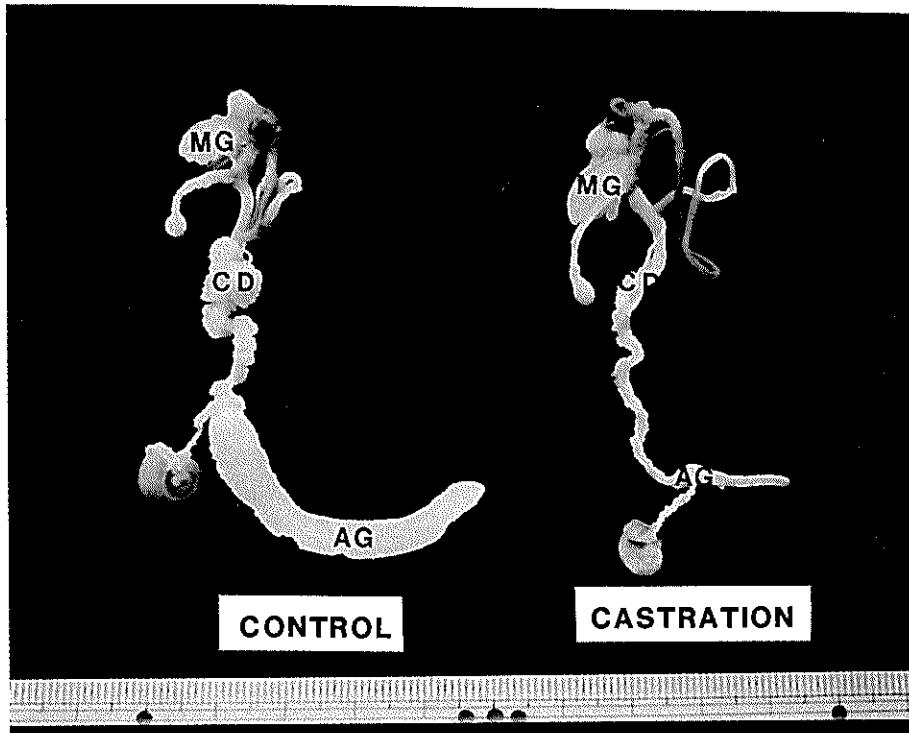


Fig. 16. Effects of castration on the development of the reproductive system in the snail, *Euhadra peliomphala*. Accessory sex organs undergo drastic regressive changes, 30 days after castration. AG: alubmen gland. CD: common duct. NG: mucous gland.

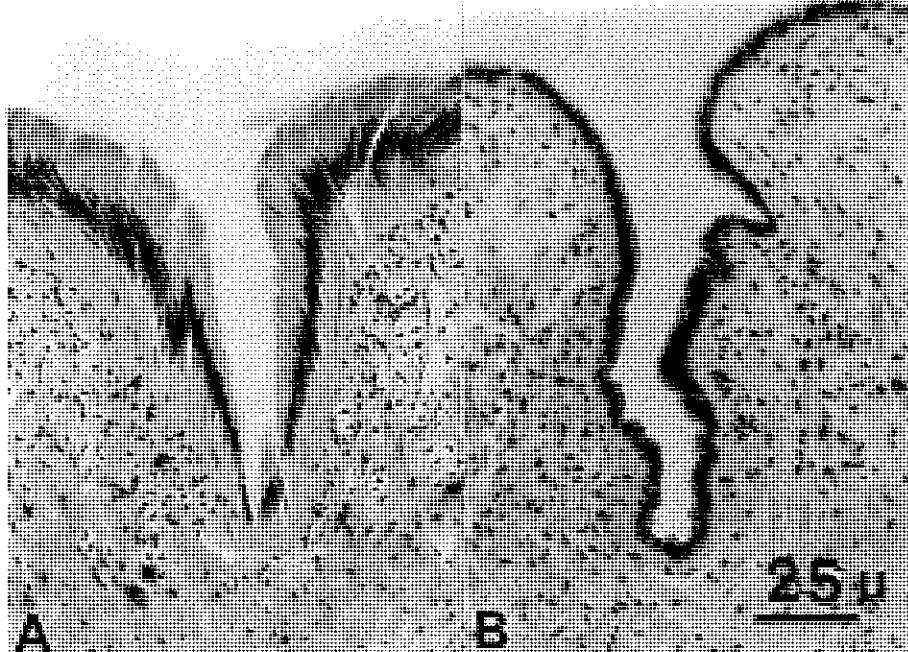


Fig. 17. Effects of castration on the epithelial cells of the head-wart in the adult snail, *Euhadra peliomphala*. (A) Epithelial cells of the head-wart in a control snail. (B) Epithelial cells of the head-wart, 2 weeks after castration.

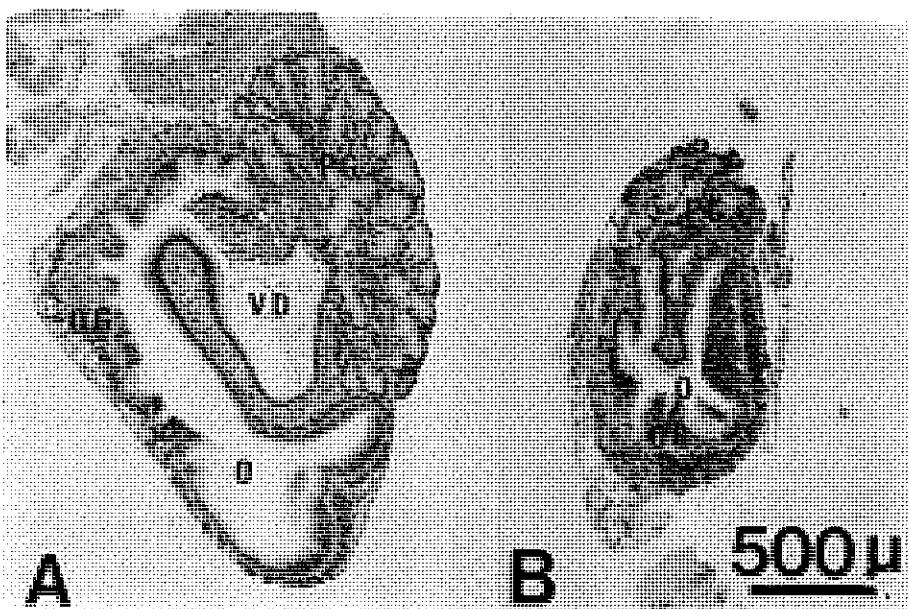


Fig. 18. Effects of castration on the state of the common duct in the snail, *Euhadra peliomphala*. A: control. B: castration (after 30 days). OG: oviducal gland. PG: prostate gland. O: oviduct. VD: vas deferens.

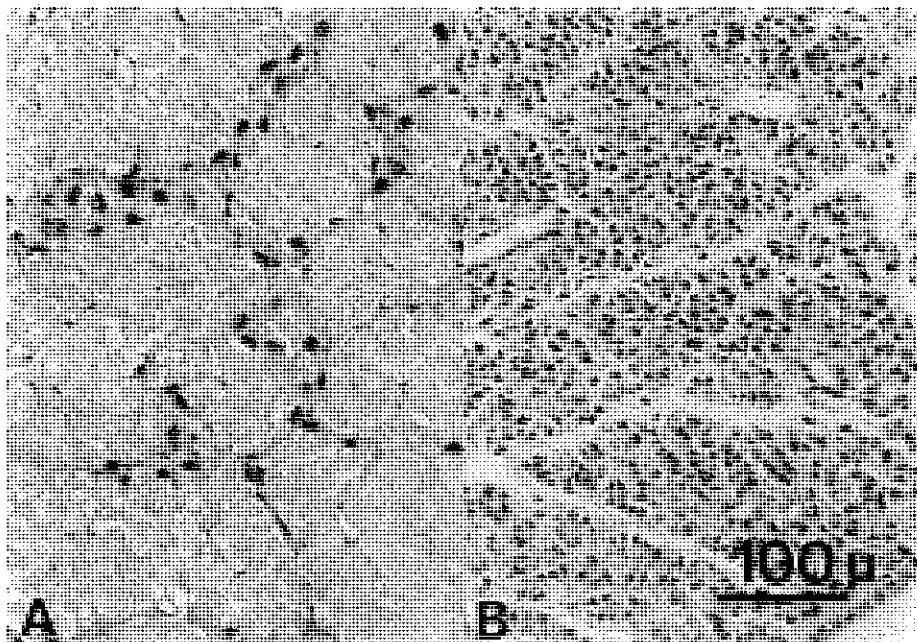


Fig. 19. Effects of castration on the histological state of the albumen gland in the snail, *Euhadra peliomphala*. A: control. B: castration (after 30 days).

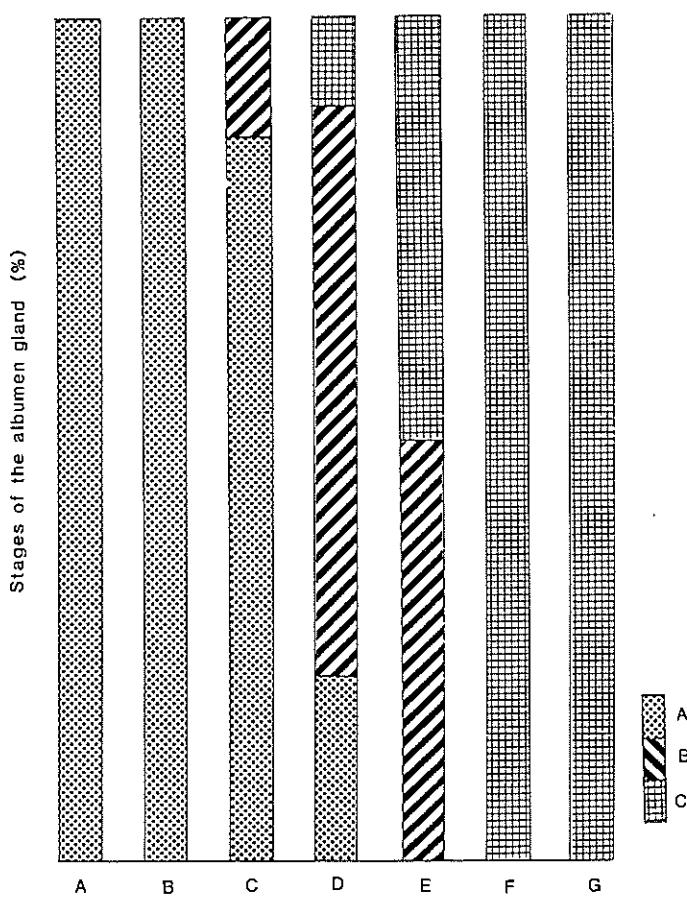


Fig. 20-a. Relationship of maturation between the hermaphrodite gland and the albumen gland. Hermaphrodite gland: A. undifferentiated stage. B. spermatocyte stage. C. spermatid stage. D. early spermatozoon stage. E. late spermatozoon stage. F. early oocyte stage. G. late oocyte stage. H. postreproductive stage. Albumen gland: A. undifferentiated stage. B. synthesizing stage. C. Secreting stage.

Table 3. Contents of steroid hormones in the hermaphrodite gland in the snail, *Euhadra peliomphala*.

Steroid hormones	testosterone	progesterone	estradiol
	(pg/mg tissue)		
Month	Jan.	0.19	0.36
	Apr.	1.13 ng	4.99 ng
	Jul.	5.09 ng	7.11 ng
	Oct.	72.19	126.00
			1.30
			30.00
			235.43
			28.20

殖時期に相関して増減することも明らかにされた

(Table 3)。それゆえ、次に、これらのステロイドが、実際に生殖に関与しているのかどうかを検討した。すなわち、各種ステロイドホルモンを去勢した個体に注射し、付属器官の分化の状態を吟味した。その結果、去勢により著しく退縮したものが、両性腺の抽出物の注射で回復すること、さらに、テストステロンでは雄性部が、エストラジオールでは雌性部が各々発達することが明らかにされた (Fig. 2)。この結果はナメクジの場合であるが、マイマイ類でも同様であった。このことをさらに器官培養より検討した。すなわち、各々

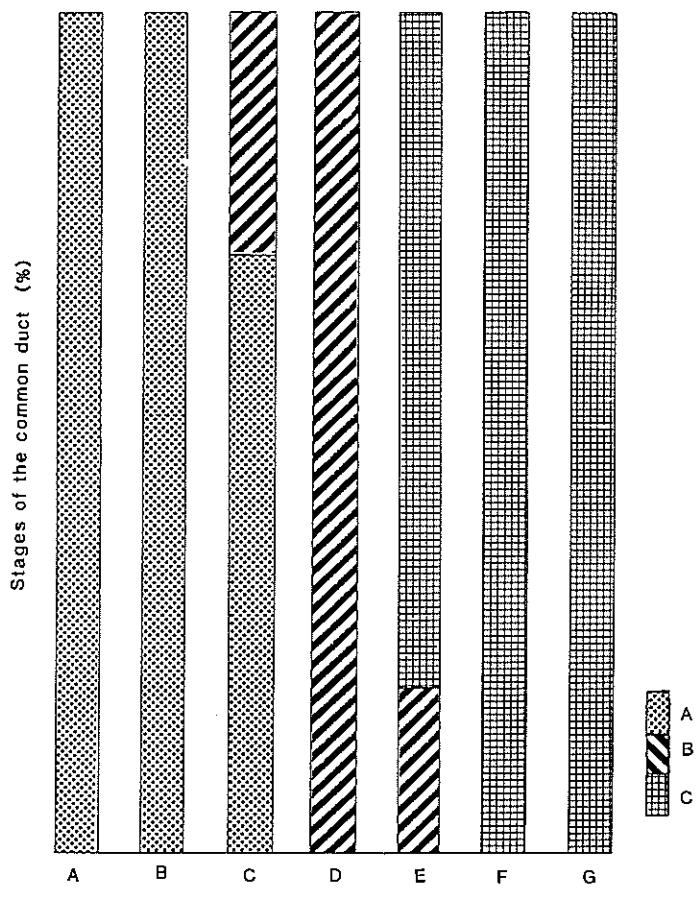


Fig. 20-b. Relationship of maturation between the hermaphrodite gland and the common duct. Hermaphrodite gland: see a. Common duct: A. Undifferentiated stage. B. Male stage. C. Female stage.

Table 4. Effects of hermaphrodite-gland homogenate and steroid hormones (testosterone and estradiol) on the development of the epithelial cells of the head-wart in the snail, *Euhadra peliomphala*.

Treatments	Length (μm)		Nuclear volume (μm^3)
	Long axis	Short axis	
Hermaphrodite gland homogenate	68.8 \pm 15.4	5.6 \pm 0.8	171.5 \pm 57.0
Estradiol+Testosterone	48.8 \pm 6.3	6.5 \pm 1.3	153.8 \pm 43.2
Control	43.1 \pm 8.8	6.7 \pm 1.9	151.5 \pm 60.2
Testosterone	69.3 \pm 13.3	5.8 \pm 1.4	172.4 \pm 46.0
Estradiol	31.8 \pm 15.3	7.4 \pm 3.2	117.0 \pm 41.1
Control	35.8 \pm 10.3	6.8 \pm 1.6	119.3 \pm 46.5

Concentration of steroid hormones; 50 $\mu\text{g}/\text{dl}$ medium, mean \pm S.D. The cultures were maintained for 10 days. As the nuclei during cultivation were approximately ellipsoid, the volume of each nucleus was calculated by the formula, $V=\pi Ll^2/6$.

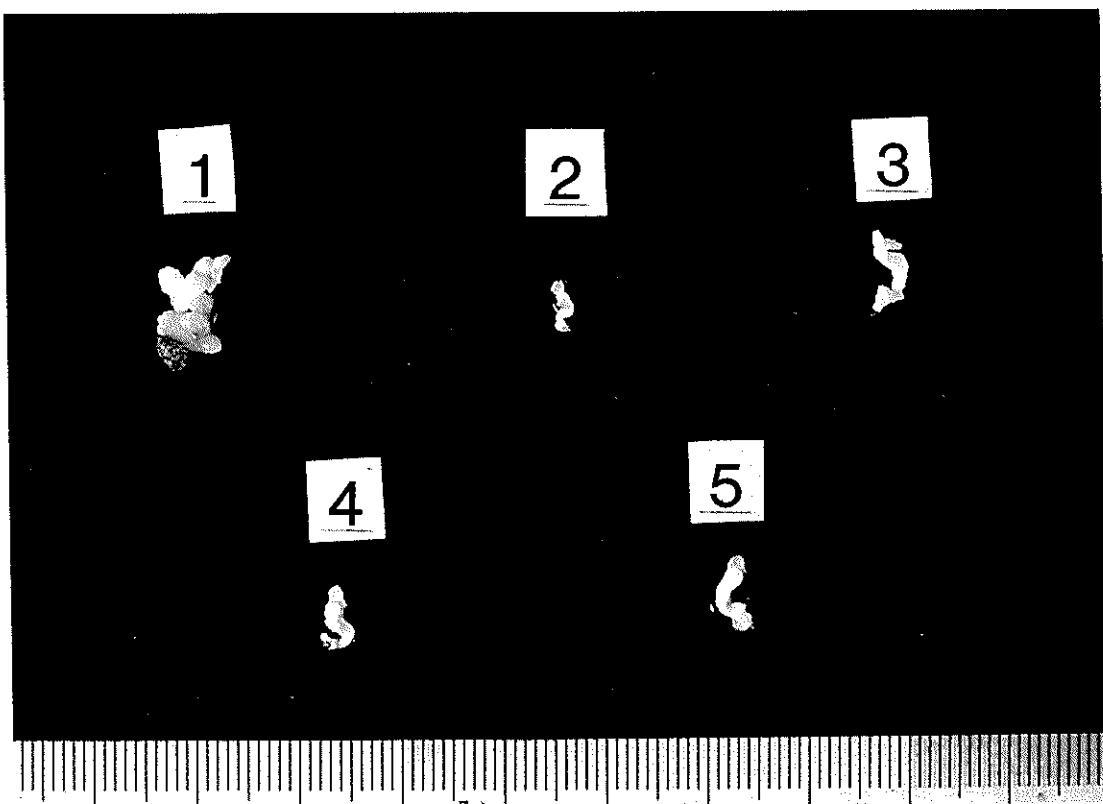


Fig. 21. Hormonal control of the development of the reproductive system in the slug, *Limax marginatus*. 1. control. 2. castration, after 30 days. 3. injection of the hermaphrodite gland extract, after 2 weeks. 4. injection of testosterone, after 7 days. 5. injection of estradiol, after 7 days.

の未分化の器官を, Bailey の基本培地に両性腺の抽出液, テストステロン, エストラジオールなどを各々添加して, 10 日間, 23°C で培養したものである。その結果, 頭瘤 (Table 4), 両性輸管 (Fig. 22), タンパク腺 (Fig. 23), 膀胱皮 (Fig. 24) などで, これらのことことが明瞭に示された。このように, マイマイやナメクジ類における生殖腺付属器官の成熟と分化は, 両性腺から分泌される性ステロイドホルモンにより支配されていることが明らかにされた。

IV. 両性腺の成熟

1. 成熟過程

陸生有肺類の生殖腺では, 雌雄の配偶子である卵と精子が一つの腺の腺房 (アシナス) 内にできるので, 両性腺や卵精巢ともよばれている。発生段階をとつて成熟の過程をみると, ナメクジでは

雄性先熟で, 精子形成がほぼ完了してから重複期を経て卵形成が起こる (Fig. 25)。これに対しマイマイ類では, 精子形成と卵形成がほぼ同時的に進行する同時的雌雄同体である (Fig. 26)。季節的な成熟の度合を付属官の成熟と比較してみると, 一般に産卵期には退縮した像を呈し, その後数か月は卵・精子ともに未熟であるが, 産卵期の数か月前には完熟する。マイマイやナメクジ類の寿命は, 種によりさまざまである。アフリカマイマイでは成貝になるのに 1.5~3 年かかり, 5~10 年生存するといわれる。短い種としては, ハラナメクジがあり, 1 年以内である。他の種では, 大体, 2~3 年が寿命である。

2. 成熟のホルモン機構

一般に無脊椎動物の生殖腺成熟には, 第一義的に神経ホルモンの関与が知られているので, この

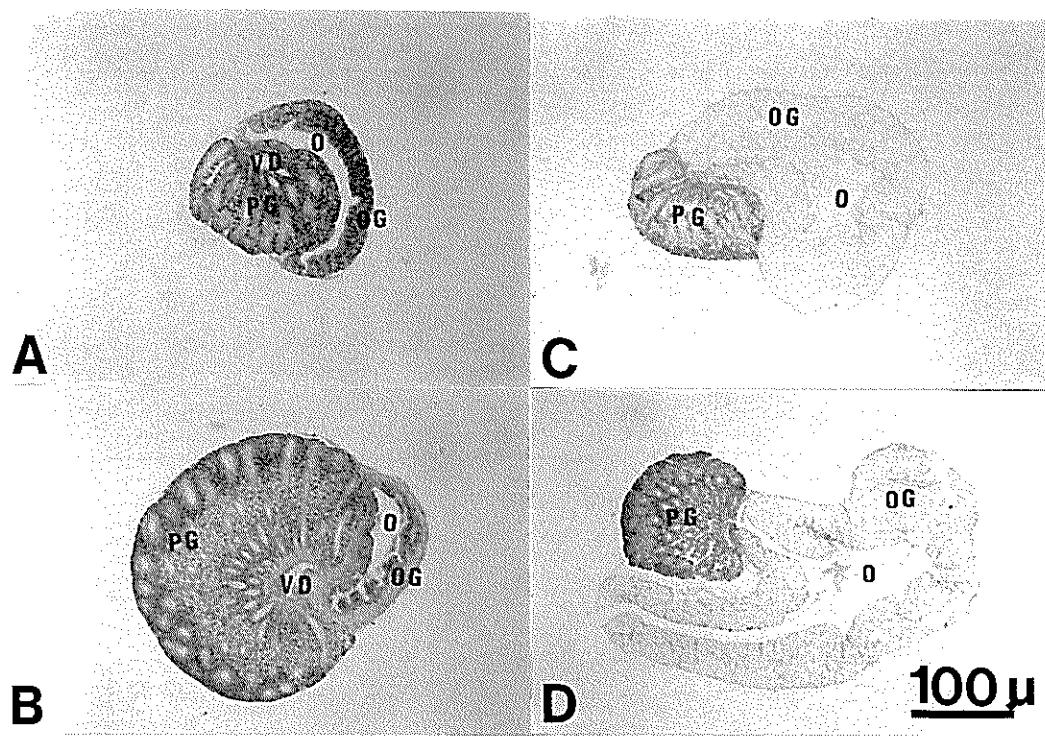


Fig. 22. Effects of steroid hormones on the differentiation of the common duct *in vitro* in the slug, *Limax marginatus*. A. control. B. testosterone. C. testosterone plus estradiol. D. estradiol. Cultures were performed in the Bailay's medium for 10 days at 23°C. OG: oviducal gland. PG: prostate gland. O: oviduct. VD: vas deferens.

点から検討を始めた (Fig. 27)。まず脳をみると、そこには各所に神経分泌細胞群が見いだされる。そのうち、中央神経分泌細胞群のみが生殖期に分泌活性が高まり、ゴルジ体で盛んに顆粒を形成するのが見いだされた (Fig. 28)。この作用をみるために、脳ホルモンの注射および脳ホルモン添加の培地での両性腺の培養を行なった。その結果、脳ホルモン処理により、精子形成より卵形成の方が主として進行することが示された (Table 5)。また、視触角を切除すると配偶子形成全体が低下し、再注射で元にもどること (Table 5) から、視触角内にホルモンの分泌源があることが考えられた。この分泌源を探査した結果、触角神經の先端部に塊となって存在する腺組織を見いだし (Fig. 29)，これにホルモン活性があることを認めた。眼の近くにあることなどから、これに眼腺 (視柄腺) と命名した。また、両性腺の抽出液およびテストステロンは、眼腺の核の容積を低下さ

せた。このことは、生殖腺のホルモン分泌調節において、テストステロンが分泌源に負のフィードバックをすることを示すものとみられる。眼腺の微細構造をナメクジとマイマイとで比較すると、マイマイでは2層構造を呈したが、ナメクジでは単層構造であった (Fig. 30)。さらに、眼腺には神経分泌の顆粒を含む軸索も分布し、その終末は細胞内に入り込んでいるのが見いだされた (Fig. 31)。この神経分泌物は脳の中央神経分泌細胞に由来することが、コバルト注射による追跡実験より明らかにされた。

さて、前述の性ステロイドホルモンは、両性腺内ではどのような作用をしているのであろうか。注射や培養および阻害剤を用いた各種の実験結果より、性ステロイドのテストステロンは精子形成に、エストラジオールは卵形成に、各々直接的に作用することが示された (Table 5)。このことをさらに、生殖腺の再生現象より吟味してみた。両

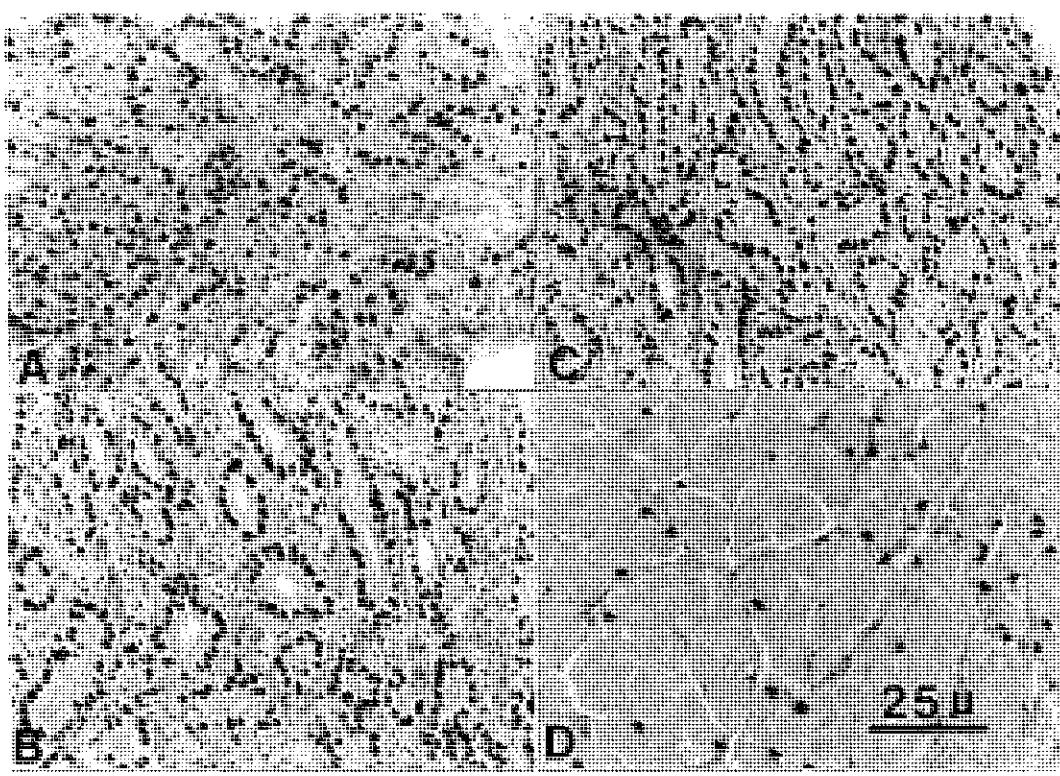


Fig. 23. Effects of steroid hormones on the maturation of the albumen gland *in vitro* in the slug, *Limax marginatus*. A. control. B. testosterone. C. testosterone plus estradiol. D. estradiol. Cultures were performed in the Bailay's medium for 10 days at 23°C.

性腺を摘出すると、約20日位で両性管の切口部が癒え、再生芽が形成されて、そこに雌雄の配選子が分化するようになる。再生芽が形成される時期にステロイドホルモンを注射すると、エストラジオールでは、一つのアンナスが全部卵細胞で占められるようになったり、また、テストステロンでは、精母細胞のみが形成されることが見いだされた (Fig. 32 a, b)。この結果はナメクジ類でのものであるが、マイマイ類でも同様であった。しかし、反応は、ナメクジ類の方がマイマイ類より高かった。

これらのことから、ナメクジやマイマイ類においては付属器官の成熟のみならず、配偶子形成もまたステロイドホルモンにより支配されることが明らかにされた。このことは、脊椎動物と同じ性ホルモンが無脊椎動物にも存在し、かつ同様に生殖に関係していることを動物界で初めて示したも

のである。また、脊椎動物との比較などから、脳ホルモンおよび触角ホルモンは、両性腺に作用して性ステロイドホルモンの産出を促進する、いわゆる、生殖腺刺激ホルモンとして機能していることも示唆された。その他の内分泌腺として、モノアラガイなどの有肺類で主として付属腺の成熟に関与するとされている背脳体（ドルサルボディ）が、アフリカマイマイで頭著に発達しているのが見いだされた (Fig. 40, 33a, b)。背脳体は脳神経節の上方に位置するものであるが、ミスジマイマイでは認めがたく、ナメクジ類では季節によりわずかな発達がみられるなど、種により存否および発達の状態が大きく異なっている。それゆえ、背脳体のホルモン作用を、その発達が頭著にみられるアフリカマイマイを用いて調べてみた。すなわち、未分化のタンパク腺を背脳体を含む培地で

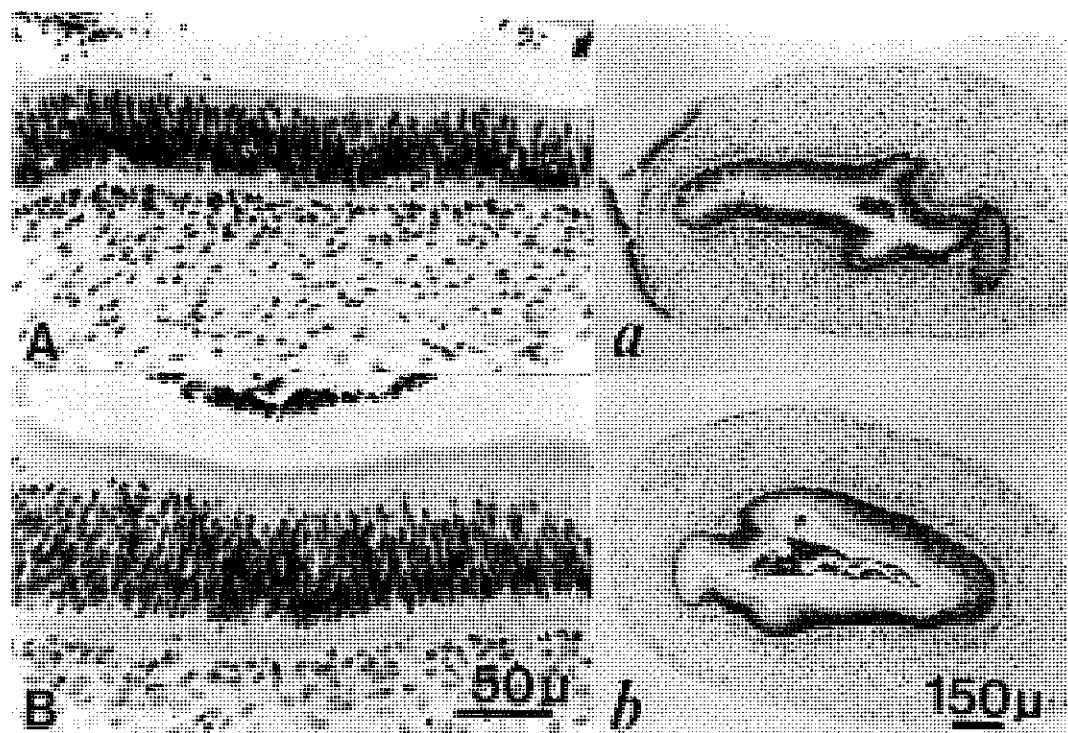


Fig. 24. Effects of estradiol on the vaginal epithelial cells in the snail, *Euhadra peliomphala*. A, a: control. B, b: estradiol.

培養すると、前述のミスジマイマイのタンパク腺がエストラジオール処理により成熟したように、成熟するのが認められた。

このように、一つの器官の成熟機構が、種により微妙に異なる場合があることが指摘された。これらの結果をもとに、生殖腺の成熟のホルモン機構の模式図を、Fig. 34 に示した。すなわち、雄性部の方では光などの作用により、脳の中央神経分泌細胞群が活性化すると、眼腺が刺激され、そこから生殖腺刺激ホルモンが分泌され、それを受けた両性腺では雄性ホルモンのテストステロンを産出する。このテストステロンは付属器官の頭瘤や両性輸管の雄性部の前立腺の発達を促進するとともに、さらには精子形成をも誘導する。また、この時産出されたテストステロンは、眼腺に負のフィードバックをする。一方、雌性部の方では、光などの作用により脳の中央神経分泌細胞群が活性化すると、この脳ホルモンが両性腺に作用して雌性ホルモンのエストラジオールの産出を促す。

このエストラジオールは、タンパク腺や両性輸管の雌性部の粘液腺の発達を促進する。また、種によっては、背脳体のホルモンが、タンパク腺などの付属器官の発達を支配している。この機構は基本的には脊椎動物の視床下部-脳下垂体-生殖腺系のそれと類似しており、比較内分泌学的に意義のあるところである。

V. 各種神経ペプチド類の存在と分布

近年、酵素抗体法の発達により、神経分泌細胞を含む神経細胞は、これまで知られていなかったさまざまなペプチドを産生していることが判明してきた。その多くは、脊椎動物の各種の内分泌腺から分泌されるホルモンと同じであったり、全く未知の物質であったり、いろいろであるが、各種の生理現象を解明する決め手ともなると考え、数種のペプチドの検出を試み、あわせてそれらの作用も調べてみた。そのうち、FMRF-アミド (Phe-Met-Arg-Phe-NH₂) は 4 個のアミノ酸よりなるテトラペプチドであり、オピエート物質の M-エン

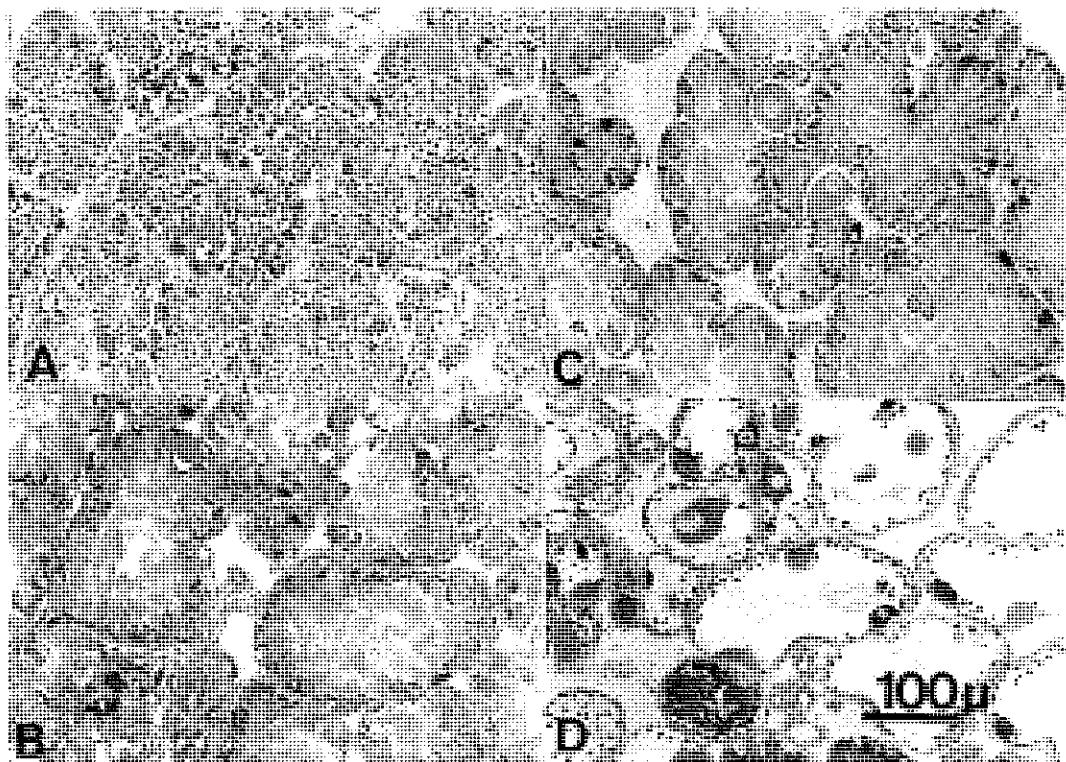


Fig. 25. Stages in maturation of the hermaphrodite gland in the slug, *Limax flavus*. A. undifferentiated stage. B. male phase. C. male-female phase (overlap stage). D. female phase, including atrophy stage.

ケファリンに近い相同性がみられるが、マイマイ類の神経系の多くの神経細胞で検出された (Fig. 35a)。軟体動物はいわば筋の塊のようなものであり、運動系のほとんどはその収縮によりなされているわけであるが、FMRF-アミドの作用は、これら筋の収縮にある。特に、心筋や口球牽引筋などでは、アミン類の単収縮的なものとは異なり、律動的な収縮が誘導された (Fig. 36)。その他、膵臓ポリペプチド、インスリン、パソプレッシンなども検出されたが (Fig. 35b, c) 作用などは今後の検討課題である。

VII. 行動の解発

マイマイやナメクジ類は、湿った日の夜間や雨天時などに盛んに行動する。このことを運動量測定装置を用いて調べるとともに、行動誘発の機構について検討した。その結果、これらの種においては夜行性のサーカディアンリズムがあること (Fig. 37)、このリズムは恒明下でも恒暗下でもま

た視触角を切除しても起こるもので、内因的なものであることなどが示された (Fig. 38)。このリズムは湿度が 60% 以上の環境下でないとみられないが、加水すれば任意にいつでも、長期にわたる行動が誘発された。加水により何が変化するのかを、順次吟味した。まず、体表の水に対する透過性を調べると、マイマイ類ではこれが非常に高く、降雨などによる直接加水がなくとも、單なる周囲の環境の湿度の上昇だけでも、血リンパ（体液）の濃度が大きく変動することが見いだされた (Fig. 40)。これとは反対に、乾燥条件下では体液の濃縮がみられた。体液濃度が約 250 mOsm 以上になると、マイマイは殻口部に粘液やカルシウムからなる膜を張り、休眠する。陸生の貝類における生理学上の大きな特徴は、このように血リンパの濃度が水分環境により大幅に変動することと、およびこれに対する耐性が備わっていることである。アフリカマイマイでは、血リンパ浸透圧

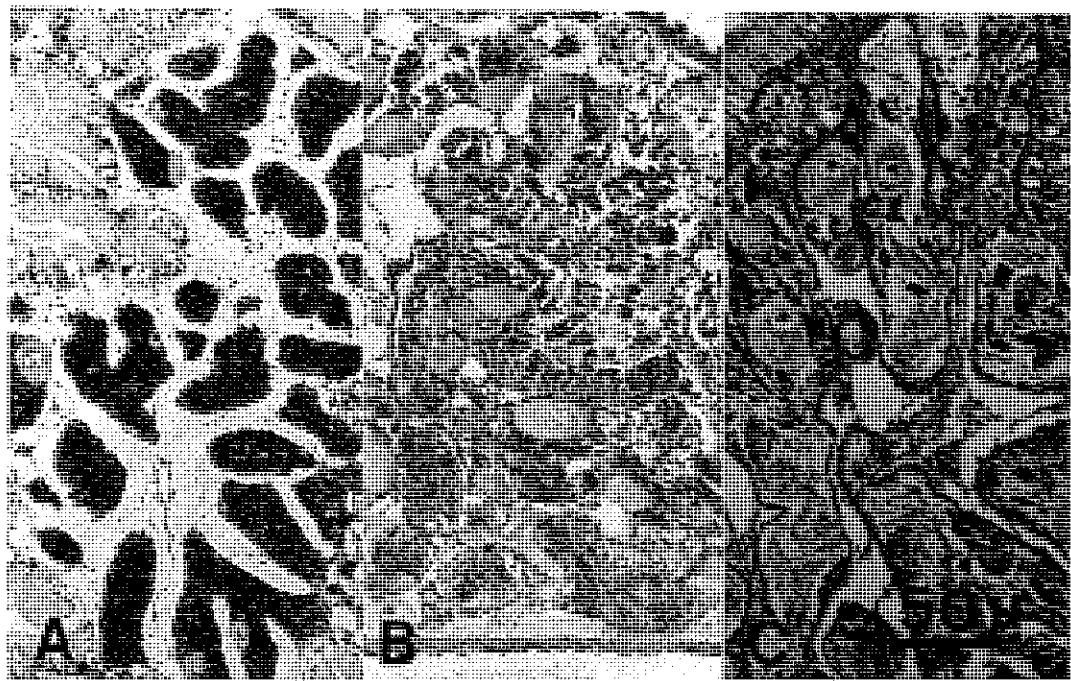


Fig. 26. Stages in maturation of the hermaphrodite gland in the snail, *Euhadra peliomphala*.
A. early stage. B. middle stage. C. late stage.

が 120~400 mOsm と當時大きく変動するのが認められた。この血リンパの変動と行動の誘発とは密接に関係し、雨などで血リンパが希釈されたマイマイ類では行動活性が高く、逆に晴天下で濃縮されたものでは、行動が見られなくなる。行動の誘発のような現象は、第一義的に神経系によって制御されるのが常である。加水されて活動的なものと、乾燥条件下に置かれたマイマイの脳神経節の神経細胞を見ると、前者のほうは著しい活性を示す反面 (Fig. 39a), 後者のほうは脱水状態のような不活性な像を呈するのが認められた (Fig. 39b)。このことをさらに、神経細胞などの核の容積から検討してみた (Table 6)。その結果、湿度が低下すると核の容積が減少し、上昇すると増加することが明瞭に示された。なお、この変化は、大型の神経細胞や神経分泌細胞で顕著に現れた。さらにこの問題を、アフリカマイマイの巨大神経を用いて、電気生理学的に検討してみた。すなわち、神経系を遊離し、神経細胞にガラス電極を刺入して、さまざまな濃度の塩類溶液を還流し、膜電位の発

火パターンがどのように変化するかを吟味した。その結果、最初の数分間の反応では、正常リンガーより 1/2 希釈リンガーへ、また、2 倍リンガーより正常リンガーへ漸次低張の液に変えると過分極がみられた (Fig. 41A)。これとは反対に、正常リンガーより 2 倍リンガーに、1/2 希釈リンガーより正常リンガーにと高張の液に変えると、脱分極がみられた (Fig. 41B)。このことは、グルコースを加えて双方を等張にした場合にもみられたので、これらの変化は還流液のイオン濃度に依存しているものとみられる。一方、長時間の低張および高張処理では、最初の状態が長く続くタイプもあるが、多くは元のレベルにもどるのが認められた。また、低張処理ではしばしば元のレベルよりも活性が高まるのがみられた (Fig. 42A)。また、これにグルコースを加えて浸透圧を上昇させても、反応は正常塩類溶液での場合と同様であった (Fig. 42B)。一方、高張処理ではレベルが低下するのが見いだされた (Fig. 42C)。この反応はまた、グルコース処理で浸透圧を上昇させた場合で

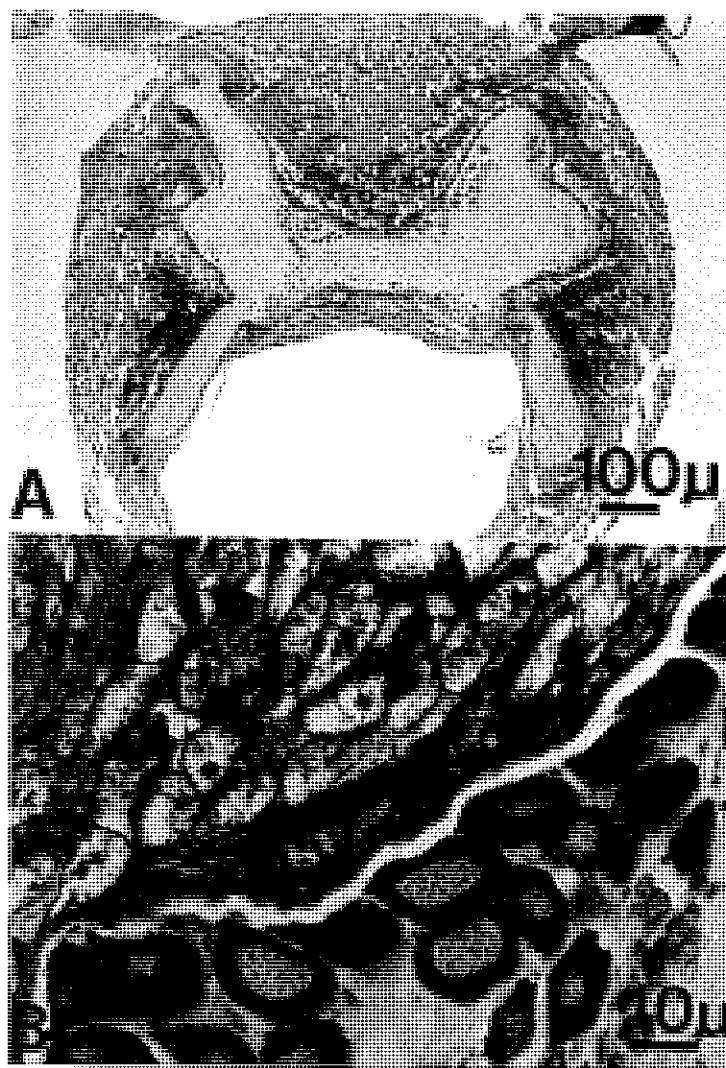


Fig. 27. The brain (A) and one half of the medial neurosecretory cells (right side) (B).

も認められたので、浸透圧に依存することが示された (Fig. 42D)。

これらのことから、マイマイ類における行動の解発は次のような機構で起こるものと考えられる (Fig. 43)。すなわち、行動には二つのタイプがある。一つは、60% 以上の湿度の時に誘発される内因的ないわゆるサーカディアンリズムであり、この行動リズムは、夕方より始まり明け方に終わる。なお、この場合の時計の中枢は間脳部の神経分泌細胞とみられる。他の一つは外因的な要因、すなわち、水分環境に支配される場合である。こ

れは、降雨などの加水により体液の浸透圧が低下すると、特定の神経細胞が活性化されて行動が誘起され、また、これとは反対に、乾燥した晴天下などで体液の浸透圧が上昇すると神経系が不活性化されて、活動が停止するというものである。

VII. 小笠原地方におけるアフリカマイマイの分布

小笠原諸島には、多くのアフリカマイマイが生息している。特に、夜間や雨あがりの時などは、おびただしい (Fig. 44)。それゆえ、農作物などに及ぼす被害には、はかり知れないものがある

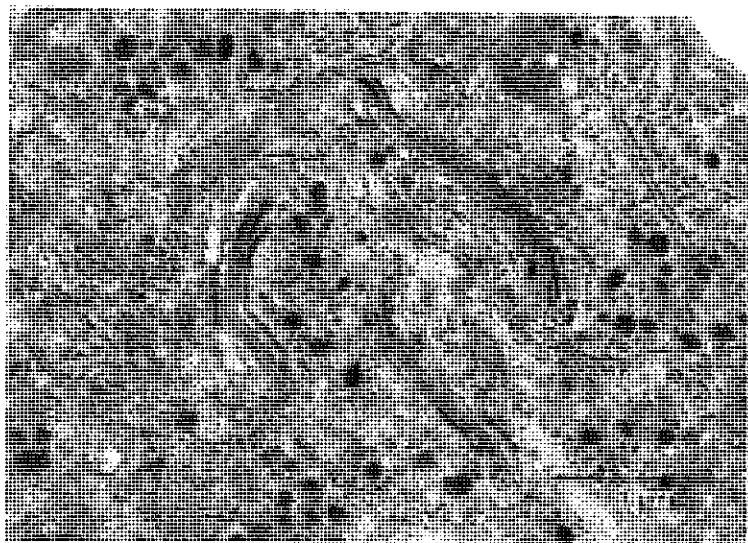


Fig. 28. Secretory substance synthesis in the Golgi apparatus of the medial neurosecretory cells in the snail, *Euhadra peliomphala*.

Table 5. Effects of hormones on gametogenesis *in vitro* in the snail, *Euhadra peliomphala*

A: Spermatogenesis

Germ Cells	a		b		
	Control	Optic gland hormone	Control	Testosterone	Tes. + AA 560
Spermatocyte	22.5±1.8	19.3±1.1	32.7±3.5	20.2±6.2	24.0±7.1
Spermatid	20.0±1.7	13.3±1.0	56.3±2.9	52.0±6.3	63.0±5.5
Spermatozoon	57.5±2.1	67.4±1.6**	11.0±3.5	27.8±4.9*	13.0±1.5

B: Oogenesis

Germ cells	a		b		
	Control	Brain hormone	Control	Estradiol	Est. + AE 10275
Early oocyte	39.7±1.7	28.3±3.9	32.7±3.5	20.0±0.6	45.0±0.6
Middle oocyte	51.0±1.2	55.4±3.1	58.0±2.9	65.0±1.7	46.3±2.7
Late oocyte	9.3±1.5	16.3±2.7**	9.3±3.5	15.0±1.2*	8.7±2.3

Cultures were maintained at 23°C for 10 days. The total number of each type of germ cell per acinus is expressed as a percentage. Concentration of hormones: 1:5 optic glands/ml medium, 1.5 brains/ml medium, steroid hormones 3 µg/ml medium, inhibitors 1 µg/ml medium. *p<0.05; **p<0.01; (%), Mean±S.D.; n=30).

(Fig. 45)。

小笠原諸島の中心的な島、父島および母島におけるアフリカマイマイの分布とその殻高を調べてみた。調査地域は、父島 5, 母島 6 ケ所とし、各々の地域内で環境の違いなどからさらに 10 地点を選んだ。調査方法は、各調査地点で生貝、死貝各々を 15 分間採集し、個体数と殻高を調べた。

また、15 分以内に採集数が 60 個体を超えた場合、その時点で採集を中止し、それまでに要した時間を記録した。個体密度の結果は、すべて各地点での 15 分間当たりに採集した個体数の平均をとり、地域の代表値としてレーダーチャートで表した。また、各調査地点の植生も調べ、それに基づいて個体密度と殻高を調べた。

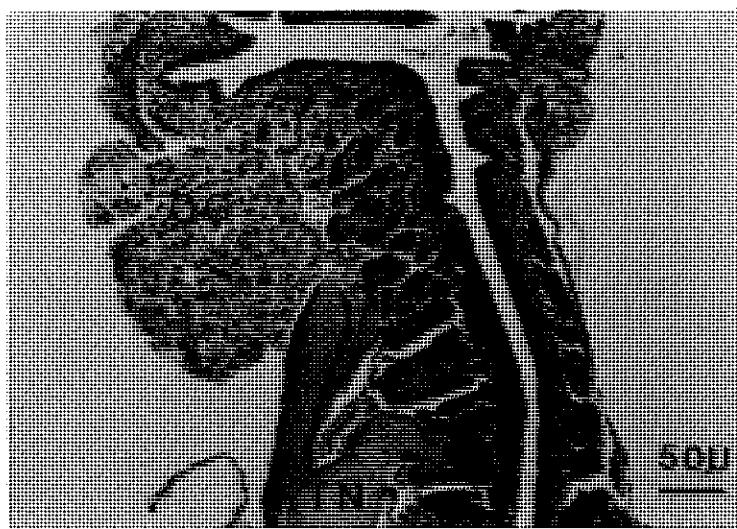


Fig. 29. The optic gland in the optic tentacle. OG: optic gland. TN: tentacular nerve.

1. 父島における個体密度と殻長のパターン

父島と母島の両島で採集した全個体による平均的パターンを、地域ごとに比較した (Fig. 46a)。C 地域は比較的標準に近く、やや死貝密度が高い。B 地域と D 地域は類似のパターンを示し、ともに生・死貝の密度が極端に低く、逆に生貝殻高が大きい。B 地域では、さらに死貝殻高も大きくなっている。E 地域もこのパターンに近い。また、A 地域では、生・死貝密度が非常に高く、生・死貝殻高が小さい。全体を通して考えると、人口密集地は A 地域型の高密度、小殻高のパターンを示し、逆に人口密度が低い所は、B, D, E 型の低密度、大殻高のパターンを示すことが推測される。なお、A 地域での死貝密度が非常に高くなっているのは、この地域は集落や畑が多く、駆除剤を用いるなど人為的な要素が入ったためであろうと思われる。

2. 母島における個体密度と殻高のパターン

母島での結果をみると (Fig. 46b), B, D, E 地域は人口密集地型のパターンをとり、特に、D 地域でその傾向が強かった。E 地域で、死貝密度があまり高くないのは、父島より駆除が進んでいないためとみられる。A 地域と C 地域は類似のパターンを示したが、A 地域の方が絶対数が大きい。このパターンは死貝密度のみが非常に低いも

ので、父島ではみられなかったものである。なお、F 地域では、マイマイの進入はほとんど認められなかった。

3. 植生による個体密度と殻高のパターン

植生によるマイマイの分布をみると (Fig. 47) ギンネム、モモタマナ、畑で、人口密集型のパターンがみられた。特に畑では、死貝密度が非常に高いことから、人為的要素が入っているものと思われる。モモタマナでは生貝密度が非常に高く、標準と比べて有意な差があった。また、ガジュマルでは、生貝殻高が標準と比べて有意に大きかった。草地、林においては生・死貝とも標準と比べて殻高が有意に小さかった。これらのことより、ガジュマルには大型の個体、逆に、草地、林には小型の個体が多く、モモタマナには数が多く集まる傾向があると推測できる。

VIII. 防除について

マイマイやナメクジ類の防除には、これまでさまざまな方法が考えられてきたが、基本的には、各々の種の習性や生理的状態などを十分に考慮したうえで行なえば、より高い効果が得られるものである。また、発生地などでは、公共体などによる基礎的研究を踏まえた、規模の大きく統一のとれた指導が必要と思う。これらの種では昆虫などの場合と同様、発育の季節的動態を把握するこ

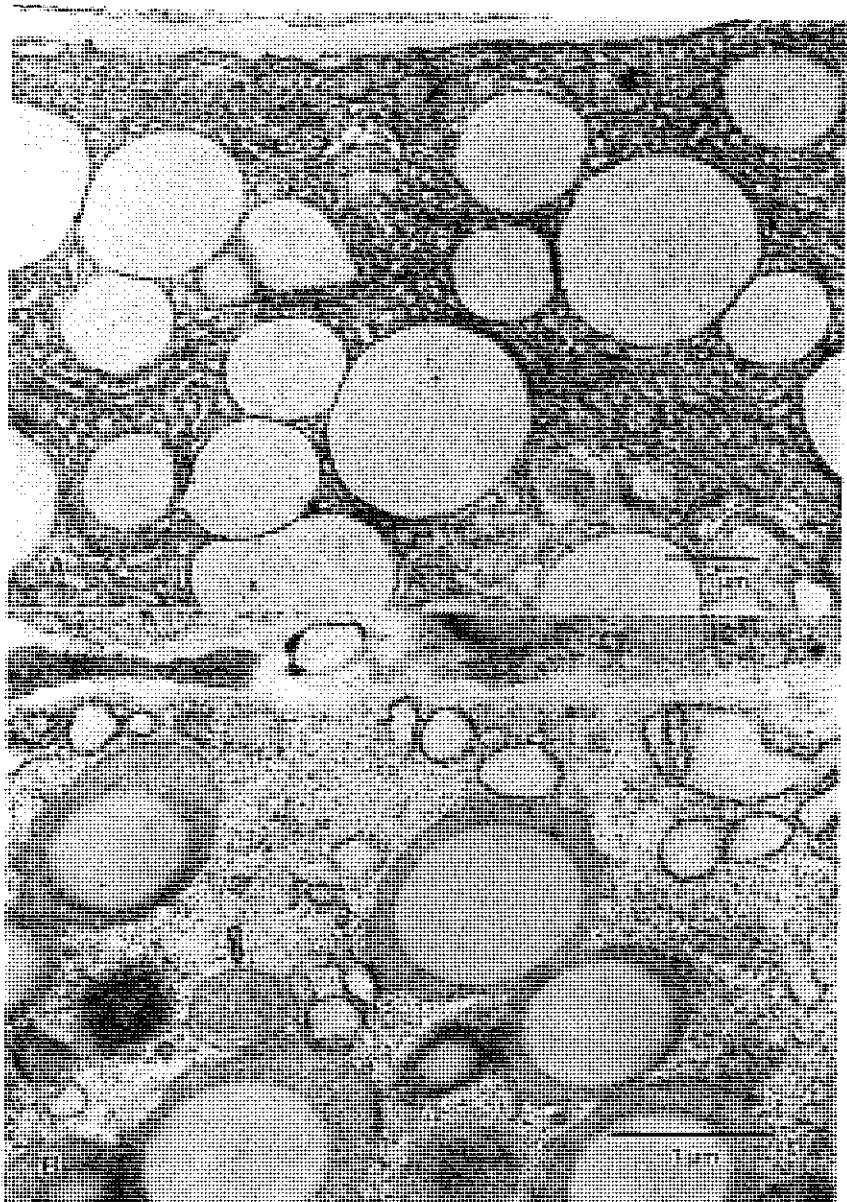


Fig. 30. Glanules of the optic gland cells in the slug, *Limax marginatus* (A) and snail, *Euhadra peliomphala* (B).

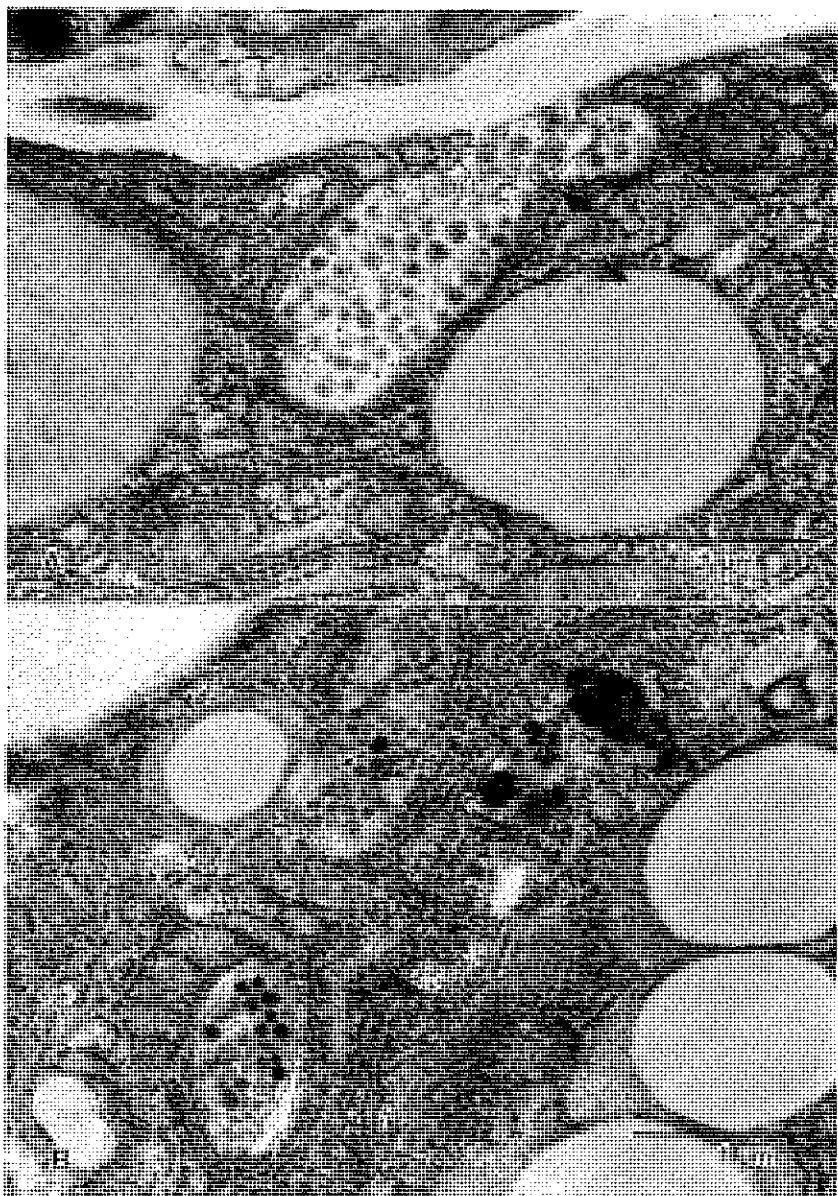


Fig. 31. Axons penetrated into the cytoplasm of the optic gland cells in the slug, *Limax marginatus* (A) and the snail, *Euhadra peliomphala* (B). They contained neurosecretory granules.

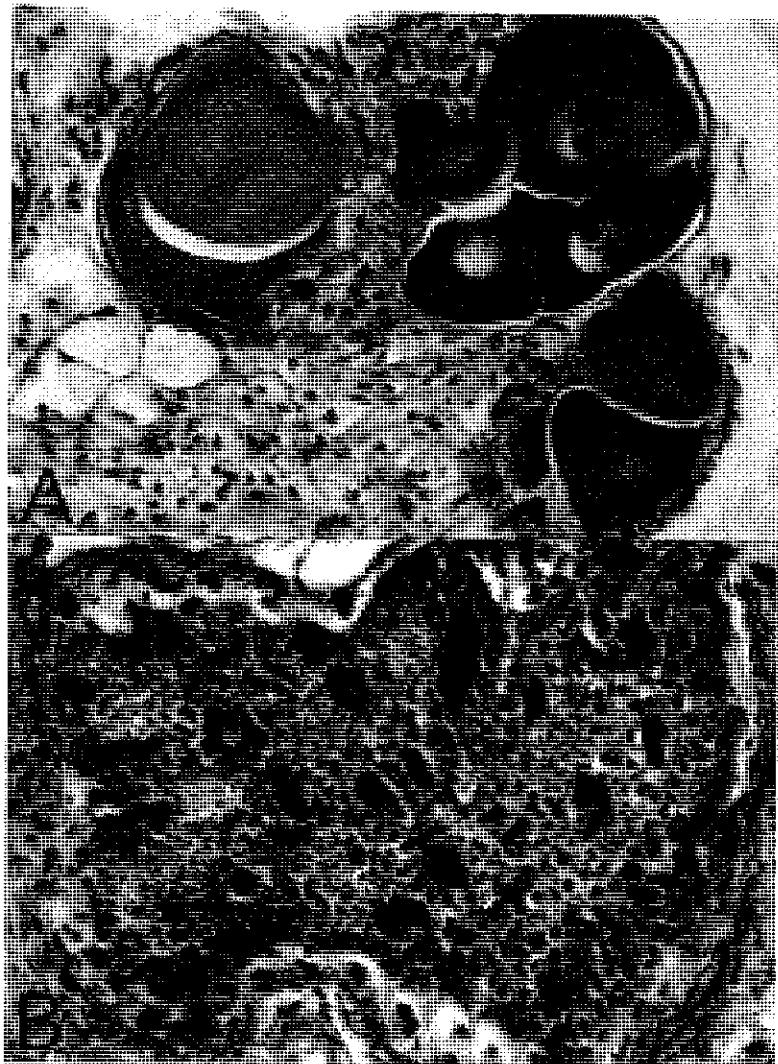


Fig. 32. Induction of female or male acinus by steroid hormones in the slug, *Limax marginatus*. A: estradiol. B: testosterone. Thirty days after castration, each steroid hormone ($50 \mu\text{g}$) was injected into the body cavity. After further 30 days, the hermaphrodite duct was examined histologically.

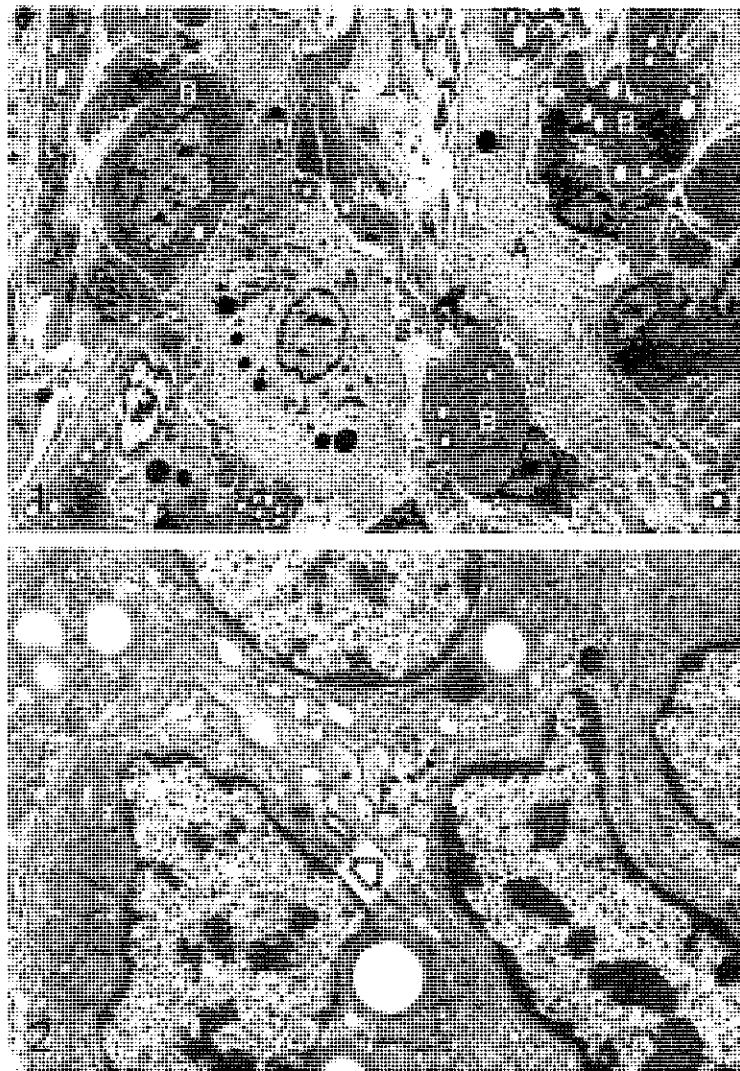


Fig. 33. General appearance (1) and the fine structure of the dorsal body cells (2) in the snail, *Achatina fulica*. A: type I cell. B: type II cell. Arrow indicates the innervation.

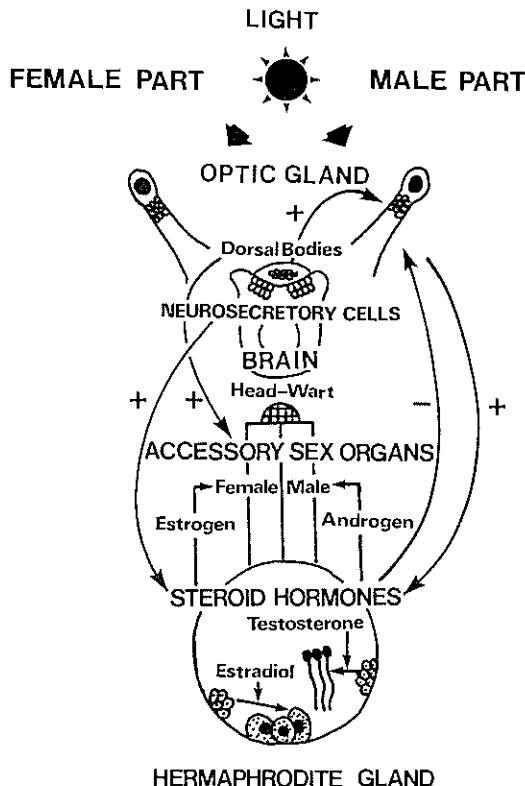


Fig. 34. Schematic drawing of the hormonal control of reproduction in terrestrial pulmonates.

とにより発生の予察ができるので、毎年動態調査が必要とされる。

1. 化学的防除

陸生有肺類の特性を生かした防除としては、農薬が挙げられる。従来、ナメクジに塩をかけると溶けるといわれ、古くから駆除用に用いられてきたが、これは脱水による死であり、溶けることはない。いわゆる“青菜に塩”の漬物の原理である。農薬の作用の1つとしては、この脱水死が挙げられる。第2には“神経毒”としての作用がある。前述のように、これは、行動を誘発する中枢である神経系に作用して、その作用を破壊せしめるものである。主要な神経系としては、腹足に分布している運動神経の中枢である足神経節、およびそれを上位で支配している脳神経節の中央神経細胞群などがある。

はじめに、薬剤に対する感受性・抵抗性の観点より調べた。マイマイやナメクジの生理状態は、発育段階により異なるので、薬剤に対する感受性もそれに応じて変化した。一般に、マイマイ類は殻を持つことなどから、ナメクジ類よりも薬剤抵抗性が高い。孵化後間もないものや繁殖期のものは、薬剤に対する感受性が高い。これに対し、性成熟前の若い個体、産卵後間もない個体および老熟個体では、抵抗性が強い。また、春先の休眠からさめたものや、夏眠中のものも抵抗性が強い。概して、秋期のほうが春期よりも抵抗性が少ない。その他、色素沈着の多い種、大型の種およびタンパク質を多く摂取させた個体では、抵抗性が強い。

次に、従来よく使用されているメタアルデヒド剤について検討した。本薬剤は、主としてふすまや米ぬかに混ぜて作る毒餌として導入されたもので、誘引性も毒性もあるが回復性も見られる。

すなわち、メタアルデヒドは刺激性があり、接触により粘液の分泌を促し、脱水で活動を停止させて死に至らしめる効果をもつ。誘引性は低濃度でも見られるが、それでは毒性がない。ナメクジ類の場合は接触効果も見られるが、マイマイ類の場合は摂食後に神経毒としての効果を現す。日光に当たると、急激に失活する。速効性はなく、中毒した個体は麻痺状態で数日間生存するが、その間に降雨や高湿が続くと、回復するケースが多く見いだされる。メタアルデヒド剤に誘引され、摂食中のアフリカマイマイを Fig. 48 に示した。マイマイはこの後、1時間半ほどで死に至った。

さらに、カーバメート系剤についても吟味した。カーバメート化合物は、殺虫剤や除草剤および殺菌剤として効果のあるものであるが、ナメクジやマイマイ類の駆除にも有効である。この薬剤の主なものには、次のものが挙げられる。

- NAC (1-naphthyl-N-methylcarbamate)
- イソラン (1-isopropyl-3-methyl-5-pyrazolyl-N,N-dimethylcarbamate)
- メキサカルペート (4-dimethylamine-3,5-xyly-methylcarbamate)
- メルカブトジメツール (3,5-dimethyl-4-

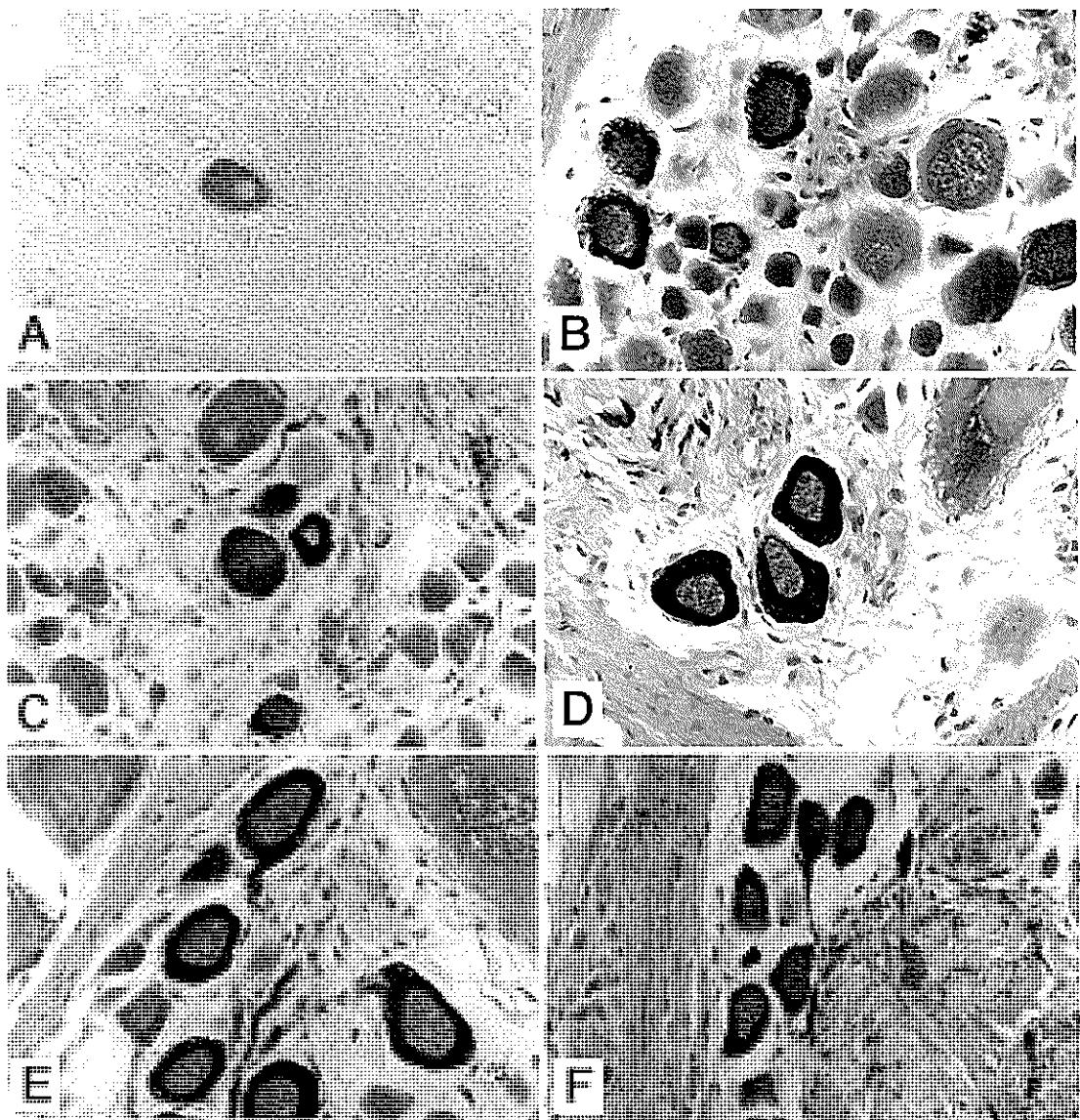


Fig. 35a. FMRF amide like cells of the central nervous system in the snail, *Achatina fulica*. A; cerebral ganglion, B; pleural ganglion, C; right parietal ganglion, D; left parietal ganglion, E; visceral ganglion, F; pedal ganglion.

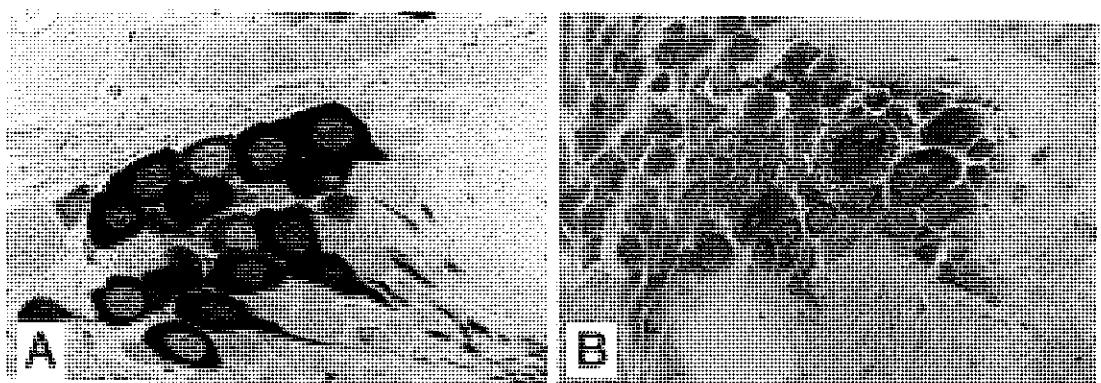


Fig. 35b. Vasopressin like cells of the cerebral ganglia in the snail, *Achatina fulica* (A) and the slug, *Limax marginatus* (B).

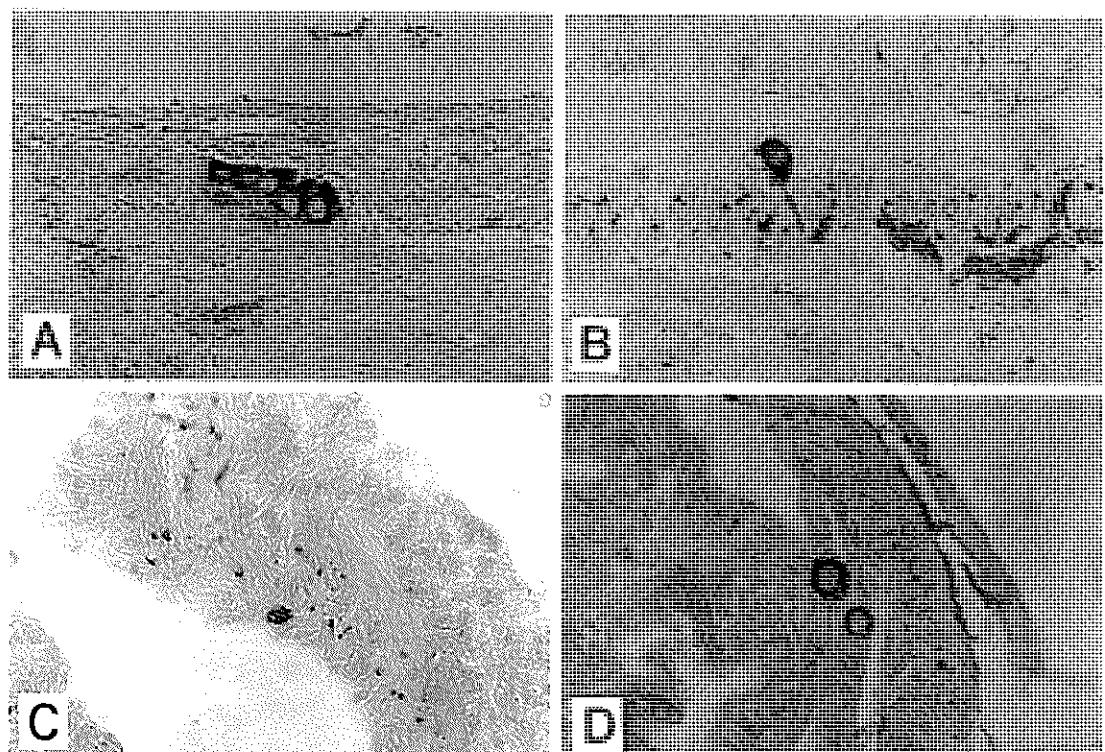


Fig. 35c. Pancreatic polypeptide like cells of the cerebral ganglion (A) and the intestine (B) in the slug, *Limax marginatus*. Pancreatic polypeptide like cells of the intestine (C) and the esophagus (D) in the snail, *Achatina fulica*.

FMRF-amide

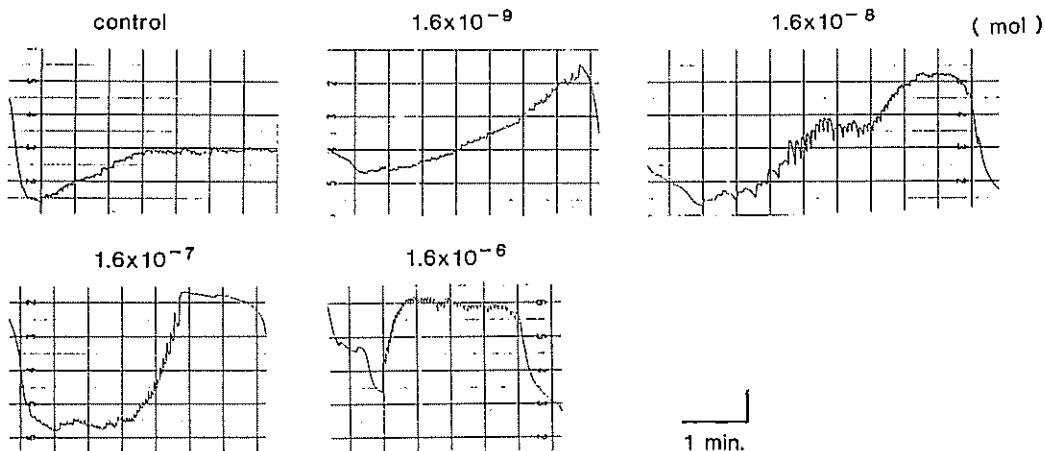


Fig. 36. Effects of FMRF-amide on the contraction of the pharyngeal retractor muscle in the snail, *Achatina fulica*.

methyl-thiophenyl-*N*-methylcarbamate)

e) カルボフラン (2,2-dimethyl-2,3-dihydrobenzofuranyl-7-*N*-methylcarbamate)

これらの薬剤は、また、メタアルデヒド剤と混合肥することにより、さらに効果を増すケースが多く見られた。

薬剤の実施は、温暖で高湿な日で、その後晴天が予想される日の夕方がもっとも効果的である。降雨の前などは避ける。また、毒餌は毎日取り換えるのがよい。その他、特にナメクジ類などには、一度這い回った跡に後日また戻る帰巢習性があるので、生息状況の把握や実施にも役立つ。種によって薬剤に対する感受性が異なるが、いずれにおいても毒餌よりスプレー散布のほうが効果がある。濃度はメタアルデヒドでは 0.04%, NAC では 1%, イソランでは 0.12%, メキサカルベートでは 0.05% ぐらいが適当である。なお、アフリカマイマイの卵には硫酸銅が効果的である。

2. 生物学的防除

生物学的防除としては、肉食性的マイマイなどを導入して駆除を図ろうとするものであるが、アフリカマイマイには、俗にハンタースネイル *Gonaxis kibwezieziensis* と称される 2cm ほどのマイマイが、効果があるといわれている。これは

グアム島のそばのアギグアン島でその効果が証明され、アフリカマイマイは 60% も減少したという。また、繁殖力もおう盛で、年間で 50 倍にも増えるといわれる。その他、オカヒタチオビガイ *Euglandina rosea* もあるが、効果が上がるほどではない。マイマイ以外のものとしては、扁形動物のコウガイビルの一種、*Geoplana septemlineata* はハワイでアフリカマイマイやナメクジ類の駆除に用いられているが、効果のはうは定かではない。これとは別に、小笠原地方には数十種に及ぶマイマイが天然記念物になっている。これらのマイマイを残してアフリカマイマイのみを駆除するのは、至難の技といえよう。

3. 物理的防除

手間はかかるが、確実で効果の上がる方法に、捕殺したりバリケードを築く物理的防除ある。最も簡単なものは、トラップを用いる法である。マイマイ類は夜間から明け方にかけて行動し、早朝に隠れ場所を探るので、被害区域周辺の障害物を取り除いてきれいにし、濡らしたダンボールや新聞紙、布きれなどを置いておくとそこに集まるので、毎朝チェックして捕獲すればよい。また、それらにキャベツなどの餌を入れておくと、なお効果的である。その他、障害物を設けるのも一法で

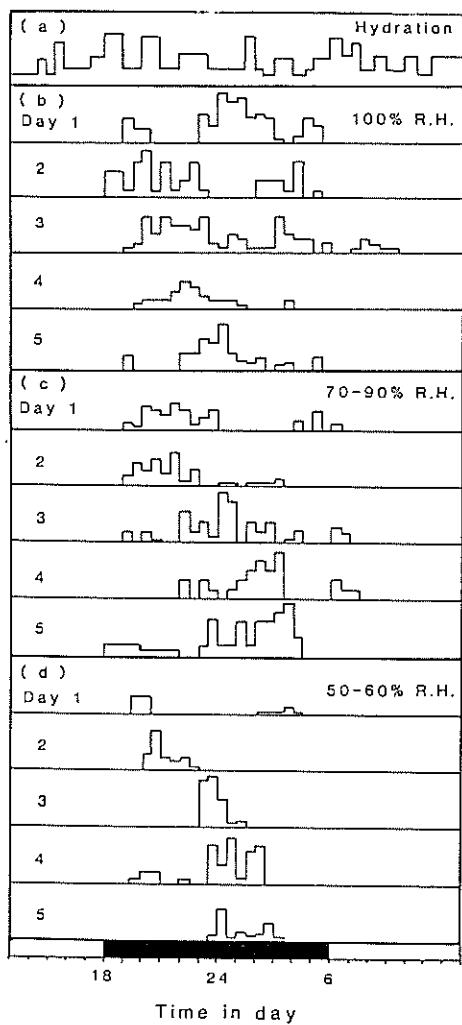


Fig. 37. Circadian behavior and its relation to relative humidity in the snail, *Achatina fulica*. Five grouped snails were placed in the incubator with the conditions of a LD 12: 12 cycle at 25°C in each relative humidity for 5 days.

ある。すなわち、保護するものの周囲に水路や金網の柵を築いたり、食塩や石灰、硫酸銅などをまいてバリアーとすることである。また、銅や亜鉛などの金属に忌避作用を示すケースが多いので、これらの板を木などの根もとにまいておくと、加害されずに済む。その他、ウスカワマイマイなどは酸性の場所に発生しやすいので、石灰などを散布することなども効果的である。

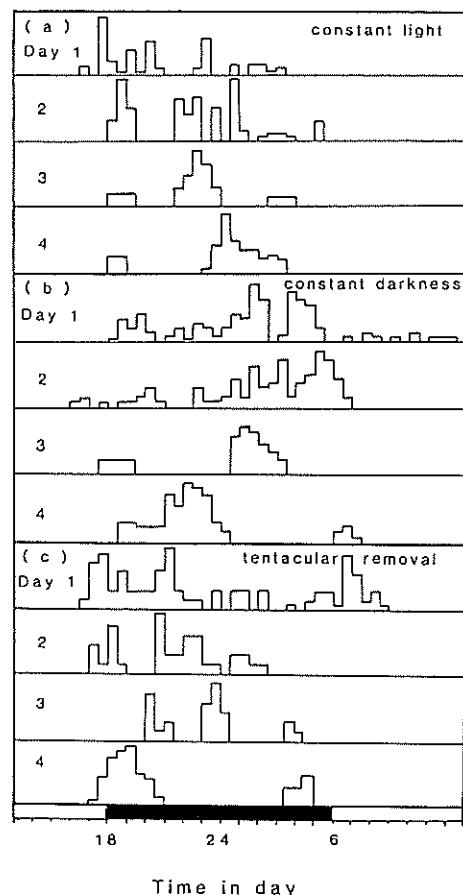


Fig. 38. Effects of the light conditions on circadian behavior in the snail, *Achatina fulica*.

なお、これまで述べた各々の項目の詳細は、原著論文を参考にされたい。

謝 謝

本研究のほとんどは、財團法人日産科学振興財団からの研究助成を受けて行なわれたものである。ここに、同財團選考委員および本研究を推薦していただいた日本応用動物昆虫学会に深謝いたします。アフリカマイマイの採集に当たっては、当初より他方面にわたってご協力いただいた、元小笠原支庁の亜熱帯農業センター害虫研の新井茂氏に感謝いたします。また、小笠原支庁産業課の岡田課長、小田切元係長、西田係長、害虫研の沼沢健一氏、小谷野伸二氏にもお礼を申し上げま

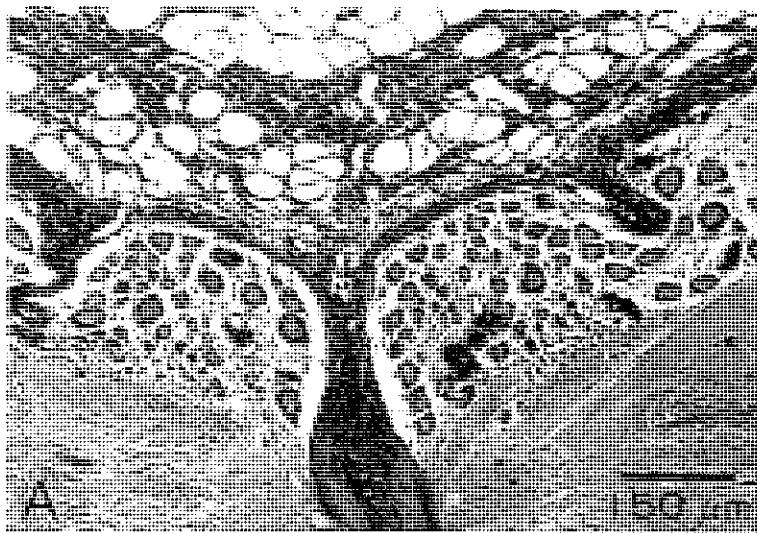


Fig. 39-a. Medial part of the cerebral ganglion under a desiccated condition, showing a inactive dehydrated state.

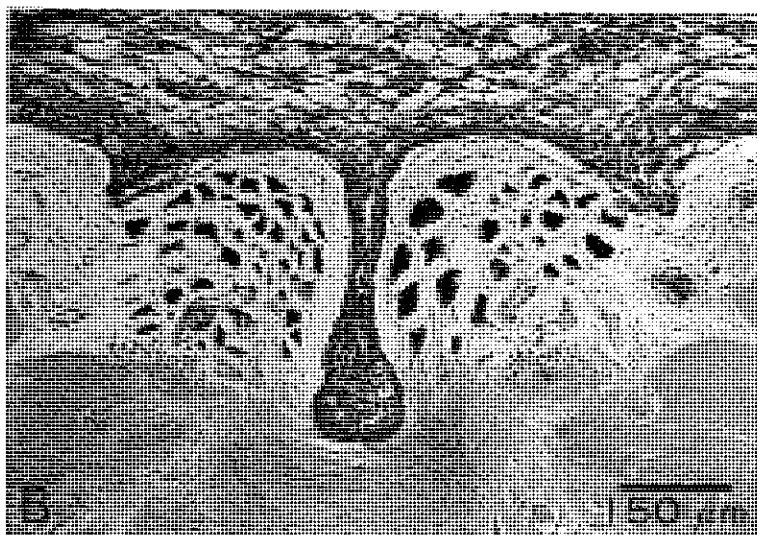


Fig. 39-b. Nerve cells and neurosecretory cells of the cerebral ganglia, responsible for hemolymph osmolality in the snail, *Achatina fulica*. Same part with A under a hydrated condition showing recovery from the inactive state.

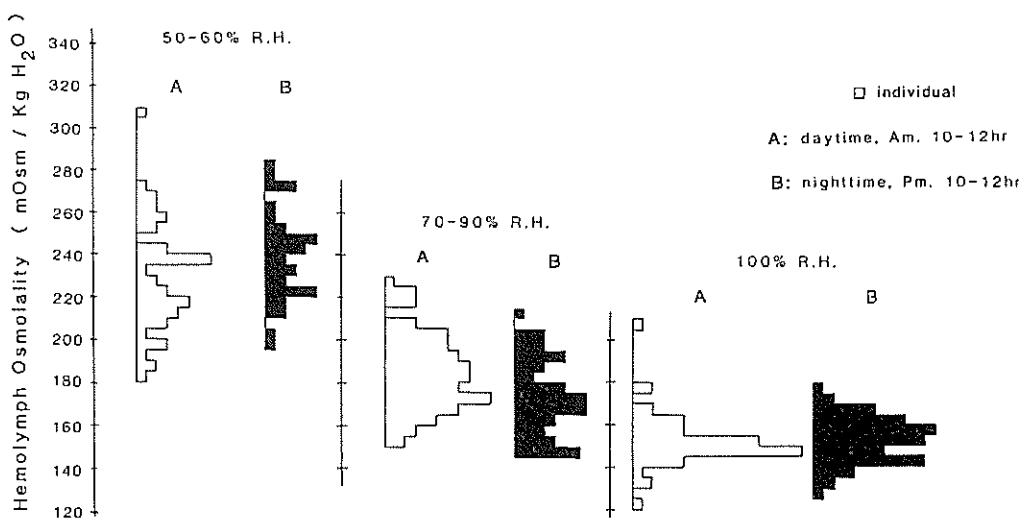


Fig. 40. Hemolymph osmolarity and its relation to relative humidity at the active and inactive periods during all day in the snail, *Achatina fulica*.

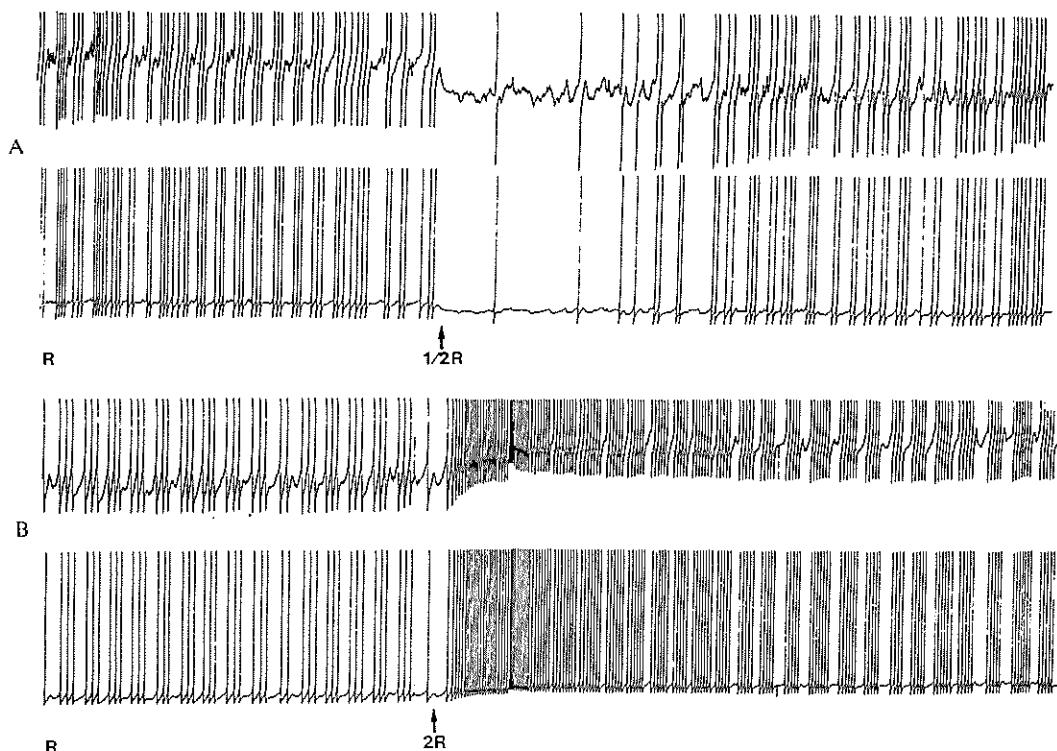


Fig. 41. Effects of ionic stresses on the membrane potential of the giant neuron, right-anterior pallial neuron, in the snail, *Achatina fulica*. A. hypotonic stress (1/2 Ringer: 1/2R). B. hypertonic stress (2 Ringer: 2R).

Table 6. Effects of desiccation and hydration on the activity of the medial part of the cerebral ganglion in the snail, *Achatina fulica*.

Conditions (Relative Humidity)	Nuclear volume (μ^3)		
	Neurosecretory cells	Ordinary nerve cells	Large nerve cells
A: 65% R.H.	180.44 \pm 22.79	88.23 \pm 15.54	148.62 \pm 20.49
B: 30% R.H.	63.22 \pm 11.64 ^{a)}	47.62 \pm 10.18	111.89 \pm 28.39
C: 100% R.H.	410.71 \pm 58.72 ^{b), c)}	144.35 \pm 16.00 ^{b)}	241.25 \pm 25.92 ^{b), c)*}

^{a)} Significantly different from A ($p < 0.002$). ^{b)} Significantly different from B ($p < 0.001$, * $p < 0.01$).

^{c)} Significantly different from A ($p < 0.01$, * $p < 0.05$).

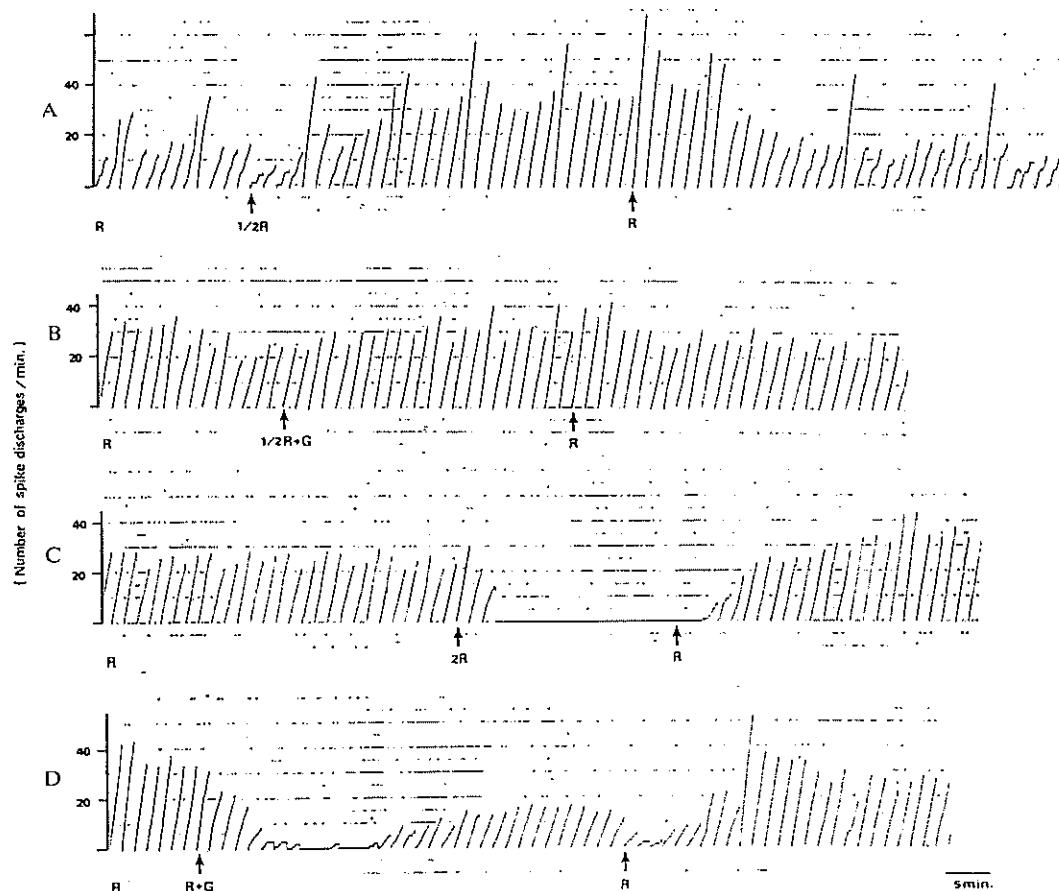


Fig. 42. Effects of osmotic stresses on the excitability of the giant neuron, tonically active neuron, in the snail, *Achatina fulica*. A hypotonic stress (1/2 Ringer: 1/2R). B. ionic stress, 1/2 Ringer isosmotic to normal Ringer by adding glucose (1/2R+G). C. hypertonic stress (2 Ringer: 2R). D. hyposmotic stress, normal Ringer isosmotic to 2 Ringer by adding glucose (R+G).

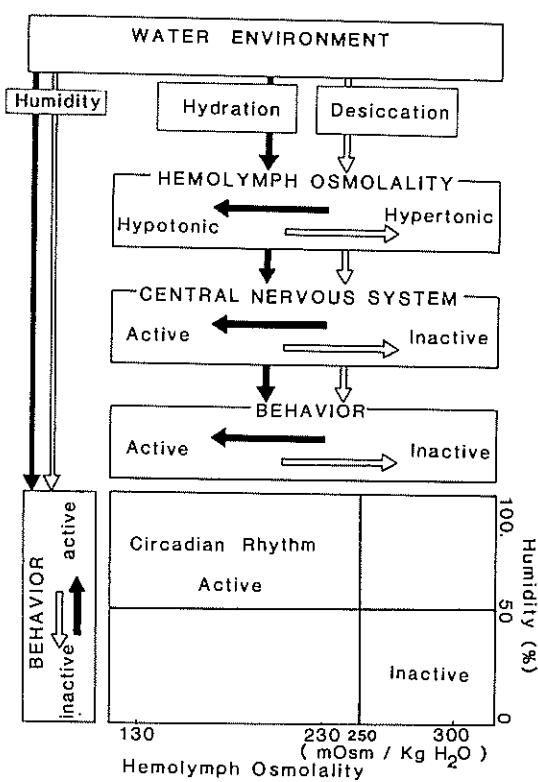


Fig. 43. Schematic drawing of the induction of locomotor behavior in the snail, *Achatina fulica*. The mechanisms seem to be applied to other terrestrial pulmonates.



Fig. 45. Feeding damages on the leaves of a gum tree by the snail, *Achatina fulica*.



Fig. 44. Habitat states of the snail, *Achatina fulica* in the Ogasawara Islands. A: trees after raining. B: a white popinac wood. C: a bush.

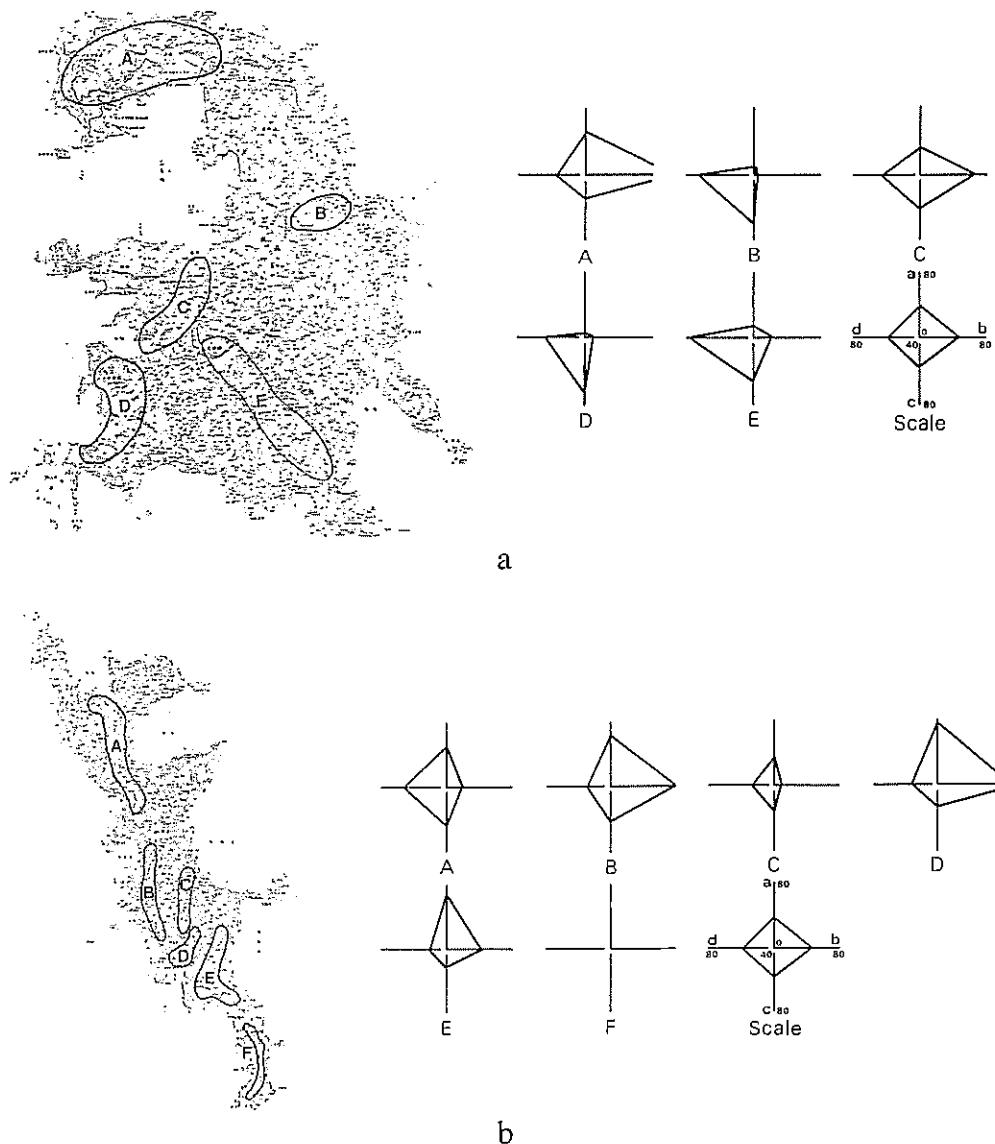


Fig. 46. Surveyed areas (A-E) and radar charts showing the population density and shell height of the snail, *Achatina fulica* in the Ogasawara Islands.

a. Chichijima. A: colony area, B: eastern mountain area, C: western seashore area including nearby farms, D: southwestern mountain area, E: southeastern mountain area.

b. Hahajima. A: northern mountain area, B: flatland area, C: area around Mt. Chibusa, D: colony area, E: farm area including nearby seashores, F: southern mountain area.

Scale on charts: (a) population density (number) of living snails, (b) population density (number) of dead snails, (c) mean shell height of living snails (mm); (d) mean shell height of dead snails (mm). Population density is the mean of the number of snails collected during 15 minutes in each station. The data in scale represent the total mean of both Chichijima and Hahajima.

(国土地理院の地図による。)

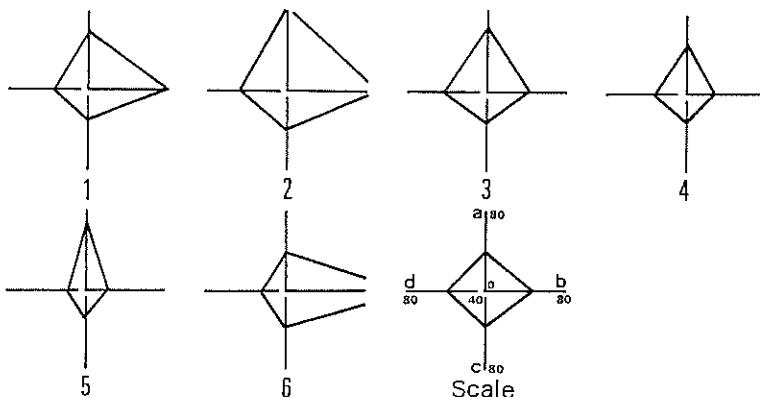


Fig. 47. Radar charts showing the population density and shell height of *Achatina fulica* in six types of vegetation areas in the Ogasawara Islands, Chichijima and Hahajima.

1. forests of *Terninalia cateppa*.
2. forests of *Ficus microcarpa*.
3. forests of *Leucaena glauca*.
4. grassland.
5. forests.
6. farms.

Scale in charts: same as in Fig. . The data in scale represent the total mean of both Chichijima and Hahajima.



Fig. 48. The snails, *Achatina fulica* feeding the bait containing metaldehyde.

す。その他、武田研究室でこれまで有肺類の研究を推進した林 弘之、鶴岡仁美、上遠野保裕、米久保功、手島昌文、野上恭子、金子義晴、野溝秀憲、山本まゆみ、塚本直子、小川剛史、阿部健之、田中真澄、尾崎輝久、武田 恵、村山克典、藤井謙、水野潤子、山川 潔、福富喜久、岡田淳子の諸君にも感謝の意を表します。

論文発表

- 1) 武田直邦: ナメクジにおける産卵のホルモン支配, 動物学雑誌, 85, 454. (1976).
- 2) 林 弘之、武田直邦、石田寿老: ノハラナメクジの生殖腺成熟, 動物学雑誌, 85, 454. (1976).
- 3) Takeda, N.: Stimulation of egg-laying by nerve extracts in slugs. *Nature*, 267, 513-514.

(1977).

- 4) 武田直邦: 軟体動物にもあったフェロモン, 科学朝日, 38, 69-73. (1978).
- 5) 武田直邦、鶴岡仁美、石田寿老: マイマイにおける頭瘤について, 動物学雑誌, 87, 413. (1978).
- 6) 武田直邦、上遠野保裕、石田寿老: マイマイにおける頭瘤の発達機構, 第3回日本比較内分泌学会講演要旨集, pp. 7. (1978).
- 7) Takeda, N.: Induction of egg-laying by steroid hormones in slugs. *Com. Biochem. Physiol.*, 62 A, 273-278. (1979).
- 8) Takeda, N. and Tsuruoka, H.: A sex pheromone secreting gland in the terrestrial snail, *Euhadra peliomphala*. *J. Exp. Zool.*, 207, 17-26. (1979).
- 9) 武田直邦、野上恭子: マイマイにおける頭瘤発達のホルモン支配, 動物学雑誌, 88, 570. (1979).
- 10) 高柳 博、武田直邦: マイマイにおける両性腺成熟のホルモン支配, 動物学雑誌, 88, 570. (1979).
- 11) 武田直邦: 無脊椎動物の行動と生理活性物質, 第5回日本比較内分泌学会講演要旨集, p. 28. (1979).
- 12) 武田直邦、手島昌文: ナメクジにおける両性腺成熟のホルモン支配, 第4回日本比較内分泌学会講演要旨集, pp. 13. (1979).
- 13) Takeda, N.: Hormonal control of head-wart development in the snail, *Euhadra peliomphala*. *J. Embryol. exp. Morph.*, 60, 57-69. (1980).
- 14) Takeda, N.: Hormonal control of reproduction in the snail, *Euhadra peliomphala*. In "Hormones, Adaptation and Evolution". (S. Ishii, T. Hirano and M. Wada eds.) pp. 313. Japan Sci. Soc. Press. Tokyo/Springer-Verlag. Berlin (1980).

- (15) 武田直邦, 小林英司: 動物のホルモン “新図解ホルモンのすべて”, pp. 336-351. 医学の世界社 (1980).
- (16) 武田直邦, 野溝秀憲: ナメクジにおける両性輸管分化のホルモン支配, 動物学雑誌, 89, 520. (1980).
- (17) 高柳 博, 武田直邦: マイマイの両性腺成熟におけるホルモンの分泌調節, 動物学雑誌, 89, 520. (1980).
- (18) 武田直邦, 塚本直子, 山本まゆみ: マイマイの両性腺附属器官の分化におよぼすステロイドホルモンの効果, 第5回日本比較内分泌学会講演要旨集, pp. 16. (1980).
- (19) 武田直邦: 軟体動物の内分泌機構, “ホルモンと適応” (小林英司, 和田勝編) pp. 149-172. 学会出版センター (1981).
- (20) 武田直邦: タニシで検出されたステロイドホルモンとその作用, 動物学雑誌, 90, 602. (1981).
- (21) 武田直邦, 阿部健之, 田中真澄: 有肺類における両性輸管分化のホルモン支配, 第6回日本比較内分泌学会講演要旨集, pp. 18. (1981).
- (22) Takeda, N.: Source of the tentacular hormone in terrestrial pulmonates. *Experientia*, 38, 1058-1060. (1982).
- (23) Takeda, N.: Notes on the fine structure of the head-wart in some terrestrial snails. *Veliger*, 24, 328-330, (with 3 plates). (1982).
- (24) 武田直邦: 軟体動物 “ホルモン生物学” (江上信雄, 石居進編) pp. 108-120. 丸善 (1982).
- (25) 武田直邦: カタツムリの性と性分化, 遺伝, 36 31-40. (1982).
- (26) 武田直邦, 小川剛司, 杉山完司: ナメクジにおける両性腺成熟のホルモン機構, 動物学雑誌, 91, 533. (1982).
- (27) 武田直邦, 杉山完司: マイマイにおける両性腺成熟の内分泌機構, 第7回日本比較内分泌学会講演要旨集, p. 13. (1982).
- (28) Takeda, N.: Endocrine control of reproduction in the snail, *Euhadra petiomphala*. In “Molluscan Neuro-Endocrinology” (J. Lever and H. H. Boer eds.) pp. 105-111. North-Holland Publishing Company, Amsterdam, New York (1983).
- (29) 武田直邦: 軟体動物の生殖行動 “行動とホルモン” (大西英爾, 川島誠一郎編) pp. 11-48. 学会出版センター (1983).
- (30) 武田直邦, 杉山完司, 高柳 博, 長谷川和範, 岡和之, 大竹伸一: 蝸牛類の防除に関する基礎的研究(1), 日産科学振興財団事業報告書, 9, 270-283. (1983).
- (31) 武田直邦, 尾崎輝久: マイマイにおける行動解発, 動物学雑誌, 93, 656 (1983).
- (32) 杉山完司, 武田直邦: 陸生有肺類における生殖腺の再生現象とステロイドホルモン, 動物学雑誌, 93, 573. (1983).
- (33) 高柳 博, 武田直邦: 陸生有肺類における FMRF アミドの作用, 動物学雑誌, 93, 573. (1983).
- (34) 武田直邦, 杉山完司, 高柳 博: 陸生有肺類における生殖腺の再生とステロイドホルモン, 第8回日本比較内分泌学会講演要旨集, p. 2. (1983).
- (35) 武田直邦, 長谷川和範: マイマイ類における行動解発, 第2回日本動物行動学会発表要旨集, pp. 9. (1983).
- (36) 武田直邦, 杉山完司: 陸生有肺類における生殖腺再生と性ステロイドホルモン, 貝類学雑誌, 43, 72-85. (1984).
- (37) 武田直邦, 長谷川和範: 陸生有肺類の行動解発に関する電気生理学的検討, 貝類学雑誌, 43, 353-362. (1984).
- (38) 高柳 博, 武田直邦: 陸生有肺類における神経ペプチドおよび神経伝達物質の心臓搏動作用, 貝類学雑誌, 43, 363-372. (1984).
- (39) 小林英司, 武田直邦, 大和田恭子: 下等動物の新しいペプチドホルモン, ホルモンと臨床, 33, 75-83. (1984).
- (40) 武田直邦, 高柳 博, 長谷川和範, 杉山完司, 岡和之, 大竹伸一: 蝸牛類の防除に関する基礎的研究(2): 日産科学振興財団事業報告書, 10, 220-235. (1984).
- (41) Takayanagi, H. and Takeda, N.: Effects of neuropeptides on the heart rate in mollusca. *Zool. Sci.*, 1, 962. (1984).
- (42) Hasegawa, K. and Takeda, N.: Electrophysiological study on the alteration of behavior in terrestrial pulmonates. *Zool. Sci.*, 1, 879. (1984).
- (43) Ohtake, S. I., Sugiyama, K. and Takeda, N.: The fine structure of the optic gland in terrestrial pulmonates. *Zool. Sci.*, 1, 963. (1984).
- (44) 高柳 博, 武田直邦: 軟体動物における神経ペプチドの心臓搏動作用, 第9回日本比較内分泌学会講演要旨集, pp. 2. (1984).
- (45) 武田直邦, 長谷川和範: アフリカマイマイにおける行動解発の神経機構, 第3回日本動物行動学会発表要旨集, pp. 14. (1984).
- (46) Takeda, N.: Hormonal control of reproduction in some terrestrial pulmonates. In “Current Trends in Comparative Endocrinology” (B. Lofts and W. N. Holmes eds.) pp. 303-304. Hong Kong University Press, Hong Kong (1985).
- (47) Takayanagi, H. and Takeda, N.: Hormonal control of gametogenesis in the terrestrial snail, *Euhadra petiomphala*. *Develop. Growth Differ.*, 27, 689-700. (1985).
- (48) 武田直邦: マイマイ類の生殖と行動, 植物防疫, 39, 264-270. (1985).
- (49) 武田直邦, 高柳 博, 長谷川和範, 大竹伸一, 岡和之: 蝸牛類の防除に関する基礎的研究(3): 日産科学振興財団事業報告書, 11, 206-220. (1985).
- (50) Takeda, N. and Takeda, M.: Maturation of the reproductive system in the giant African

- snail, *Achatina fulica*. *Zool. Sci.*, 2, 972. (1985). in press.
- 51) Takayanagi, H. and Takeda, N.: Localization of FMRF-amide, serotonin and Met-enkephalin in the nervous system of the mollusca. *Zool. Sci.*, 2, 874. (1985).
- 52) Hasegawa, K. and Takeda, N.: Responses of the giant neurons to osmotic stress in snails. *Zool. Sci.*, 2, 877. (1985).
- 53) Ohtake, S. I. and Takeda, N.: The fine structure of the dorsal bodies in the snail, *Achatina fulica*. *Zool. Sci.*, 2, 972. (1985).
- 54) 武田直邦, 村山克典, 高柳 博, 岩永敏彦, 矢内原昇: 無脊椎動物における臍臓ペプチドの系統発生の検索, 第 10 回日本比較内泌学会講演要旨集, pp. 21. (1985).
- 55) Takeda, N. and Ozaki, T.: Induction of locomotor behavior in the giant African snail, *Achatina fulica*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 83A, 77-82. (1986).
- 56) Takeda, N.: Hormonal control of reproduction in land snails. *Zool. Sci.*, (1986). In Press.
- 57) Hasegawa, K. and Takeda, N.: Responses of giant neurons to osmotic and ionic stresses in the giant African snail, *Achatina fulica*. *Comp. Biochem. Physiol.* 84A, 289-294. (1986).
- 58) Takeda, N., Ohtake, S. I. and Sugiyama, K.: Neurosecretory control of the optic gland in some terrestrial pulmonates. *Gen. Comp. Endocrinol.* (1986) In Press.
- 59) Takeda, N.: Neuronal bases on locomotor behavior in terrestrial pulmonates. Proceedings of the second International Symposium on Molluscan Neurobiology. (1986).
- 60) Takeda, N., Takayanagi, H., Hasegawa, H., Mizuno, J. and Fujii, K.: Neuropeptides and their actions on neurons in the central nervous system of the snail, *Achatina fulica*. Proceed-
- ings of the second International Symposium on Molluscan Neurobiology. (1986).
- 61) Takeda, N. and Ohtake, S. I.: Controls of the dorsal bodies and the optic glands by neurosecretion in terrestrial pulmonates. Proceedings of the fourth International Symposium on Invertebrate Reproduction. (1986).
- 62) Takeda, N. and Sugiyama, K.: Effects of sex steroid hormones in the regenerated gonad of terrestrial pulmonates. Proceedings of the fourth International Symposium on Invertebrate Reproduction. (1986).
- 63) 武田直邦: 軟体動物の内分泌器官, “内分泌器官アトラス” (小林英司, 松本明, 守隆雄編), 講談社 (1986).
- 64) 武田直邦: 軟体動物, “ホルモンハンドブック”, 南江堂. (1986).
- 65) 武田直邦: 神経と感覚器, 内分泌, “軟体動物学概説”, サイエンティフィスト社 (1986).
- 66) 武田直邦, 高柳 博, 藤井 謙, 福富喜久, 水野潤子, 山川 審, 岡田淳子, 長谷川和範・沼沢健一, 小谷野伸二, 西田憲史, 竹市定雄・村垣 茂, 出口和雄: 小笠原諸島におけるアフリカマイマイの研究, I. II. 貝類学雑誌 (印刷中) (1986).
- 67) 武田直邦, 武田 恵, 小谷野伸二: アフリカマイマイの生殖腺成熟, (投稿中).
- 68) Takeda, N. and Sugiyama, K.: Action of sex steroid hormones on gametogenesis in some terrestrial pulmonates. (submitted for publication).
- 69) Takeda, N.: Osmoreceptor center of the brain in the snail, *Achatina fulica*. (submitted for publication).
- 70) Takayanagi, H. and Takeda, N.: Actions of FMRF-amide on neurons in the central nervous system in the snail, *Achatina fulica*. (submitted for publication).