

裸鰓類の初期生活史

技術研究部 伊藤 学

軟体動物腹足類に、主に神経の捻れ戻りという特徴でまとめられる分類群、後鰓類がある。その中に含まれる裸鰓類は完全に殻を消失したグループで、その形態は楕円形で低扁なものから細長く背面突起を列生するものまで多岐にわたり、大きくドーリス類、スギノハウミウシ類、タテジマウミウシ類、ミノウミウシ類の4グループに分類される。

裸鰓類の生態で最も興味深いことのひとつは、餌となる固着動物との関係である。裸鰓類は全て肉食で、主に海綿類、ヒドロ虫類、苔虫類などを摂食することが知られている。固着動物との関係の最も顕著な例は、裸鰓類の自己防御にみられる。裸鰓類は進化の過程で殻を捨て、その代わりに餌由来の防御システムを発達させた。例えば、海綿食のドーリス類は海綿由来の化学物質や骨片を体に取り入れ自己防御に使用し、ヒドロ虫食のミノウミウシ類は、本来ヒドロ虫の防御システムである刺胞を自己の背面突起の先端部に蓄え、他からの攻撃に備えている。

産卵－発生－孵化－着底－変態－成長－繁殖という一連の生活史を送る裸鰓類にとって、生活史の初期段階、つまり、産卵から変態までの

期間は、その後の生存と繁殖の成功のために大変重要な期間と考えられる。そこで、この期間の知見について文献研究を行ない、知見の整理を行なった。

雌雄同体の裸鰓類は、個体が互いに反対方向を向き、体右側面にある生殖口を向き合わせて交尾を行なう。その後、受け取った精子と自己の卵を体内で受精させ、卵塊として受精卵を産出する。卵塊はしばしば種特異的で、Hurst (1967) によって定義された Type A, B, D の3タイプのいずれかの卵塊を産む。Type A は渦を巻いたリボン状の卵塊でドーリス類が産出する。Type B は図1のような卵塊で、スギノハウミウシ類、タテジマウミウシ類、ミノウミウシ類が産出する。Type D はいくつかのミノウミウシ類が産出する袋状の卵塊である。いずれのタイプも、胚は一定期間の発生を経過した後、多くはヴェリジャー幼生として孵化する。

これまでの研究で、裸鰓類の発生様式は、孵化直後の幼生のタイプからプランクトン栄養型(Planktotrophy)、卵黄栄養型(Lecithotrophy)、直達発生型(Direct development)の3タイプに分けられることが知られている。

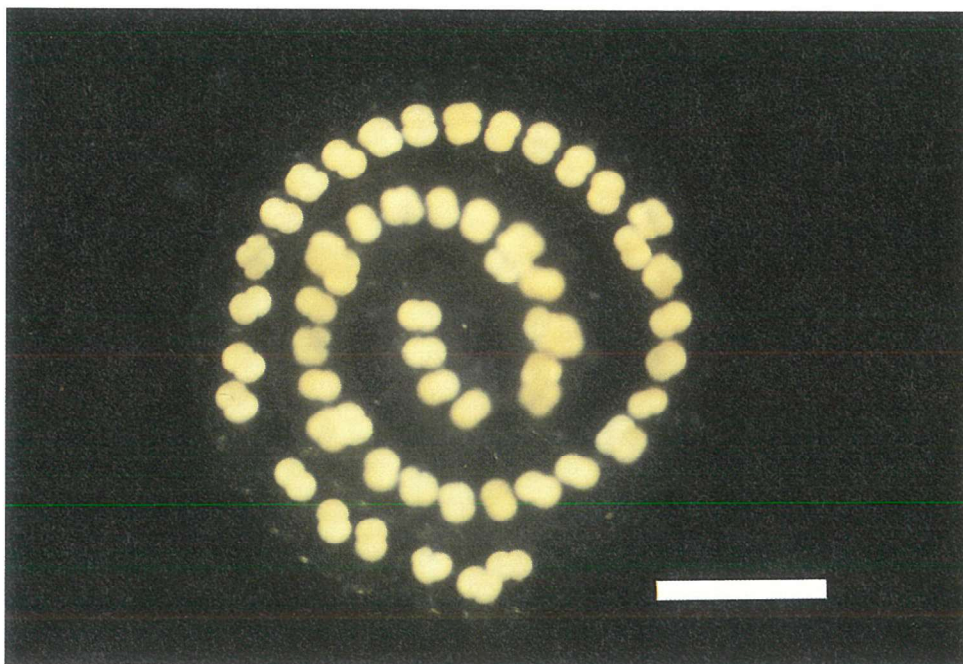


図1 ヨツズジミノウミウシの卵塊(2～4細胞期)
スケールバーは1mmを表す。(Ito & Hirano, 1996より引用)

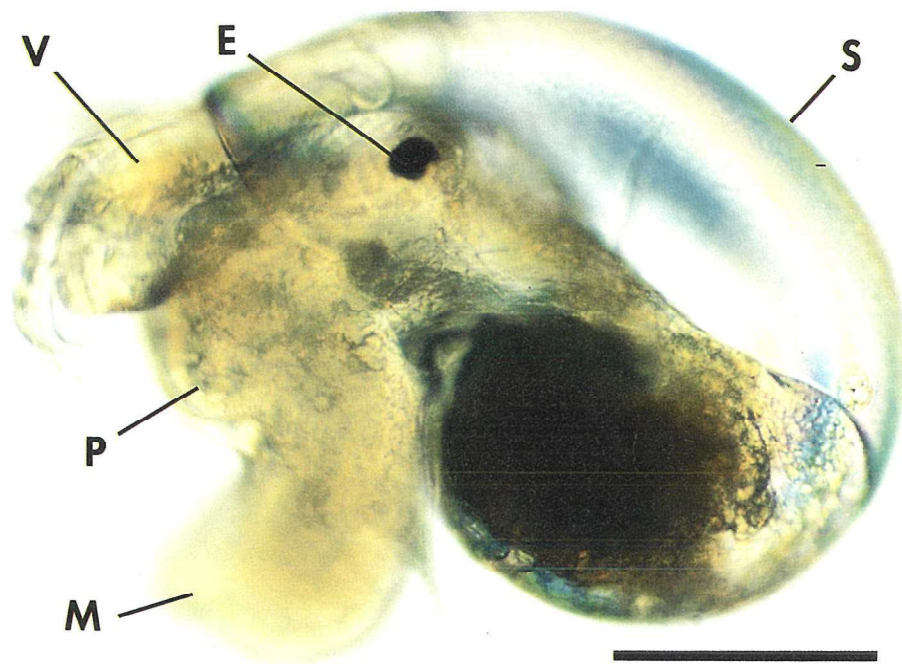


図2 サガミミノウミウシのヴェリジャー幼生(卵黄栄養型幼生)
スケールバーは100 μ mを表す

E: 眼点, M: 後足, P: 前足, S: 殻, V: ヴェーラム

典型的なプランクトン栄養型幼生は孵化後長い遊泳期間(数十日)を持ち、プランクトンを摂食して成長する。そのため孵化直後の幼生は、遊泳器官であるヴェーラム(velum)が非常に発達し、前足(propodium)の発達が見られないなどの特徴を持つ。一方、卵黄栄養型幼生(図2)は卵黄に富んだ内臓塊を持ち、大型の殻と著しく発達した前足、完成した眼点を持って孵化し、遊泳期間が1~2日と非常に短く、しかもその期間に殻は成長しないなどの特徴を持つ。直達発生型の場合、すでに孵化前に殻が消失するため、幼体(juvenile)として孵化する。

Todd & Doyle (1981)、Rose (1985)によれば、もっとも多くの種で見られる発生様式はプランクトン栄養型である。英国産30種のうち、20種はプランクトン栄養型であり、卵黄栄養型は7種、直達発生型は3種にすぎない。オーストラリア産の22種では、14種がプランクトン栄養型、2種が卵黄栄養型、直達発生型は6種である。また、発生様式と卵径と孵化までの発生時間との間に、大きな関係が存在することも示されている。プランクトン栄養型は卵径が小さく(60-150 μ m)、1産卵あたりの卵数はかなり多く(420-24200)、発生時間は短い(5-11日)。卵黄栄養型では、卵径は比較的大きく(100-250 μ m)、1産卵あたりの卵数は比較的少なく(200-1066)、発生時間は比較的長い(13-20日)。直達発生型

の場合、卵径はかなり大きく(151-400 μ m)、1産卵あたりの卵数は少なく(150-2664)、発生時間は長い(15-20日)。

プランクトン栄養型、卵黄栄養型幼生は共に一定の遊泳期間後、適切な場所に着底し、変態する。いろいろな裸鰓類の幼生が自己の餌の上、あるいはその近くで着底することが知られている。そのため、裸鰓類における変態刺激は主に成体の餌、またはそれに関連する化学的な物質と考えられている(Todd, 1983)。一方、全く変態の刺激となるものを必要としない種もいくつも存在する(Rao, 1962; Rose, 1983)。これらは、ごく短い時間しか遊泳しない卵黄栄養型の発生をする種である。孵化後長期浮遊するのプランクトン栄養型の幼生にとっては、変態後の成体の餌の発見は死活のプロセスであり、その意味では変態刺激の感知能力は発生型の進化と密接に関連していると考えられる。

ところで、いくつかの種では異なるサイズの卵を生み、発生時間や発生様式の切り替えが起こることが報告されている。ポエシロゴニー(poecilogony)と呼ばれるこの現象は、裸鰓類のみに限らず、後鰓類でもいくつかの例が知られている。ポエシロゴニーはそれら種の環境の変化に対する適応と考えられている。(Harris et al., 1975; Clark & Goetzfried, 1978; Carroll & Kcmpf, 1993)

一方、発生学的な違いは分類学的に重要な情報を与えることがある。卵塊の形状が近縁種間の判別形質として重要な手がかりとなる例 (Lemche, 1976; Morrow et al., 1992 で引用)、色彩変異と見なされてきた2タイプが発生学的な側面から互いに別種である可能性を強く示唆する例 (Rose 1985; Ito & Hirano, 1996) など、Hoagland & Robertson (1988) が指摘しているように、同一種内の発生の特徴の違いは、認識されていない隠れた種の存在を暗示している可能性が高い。問題とする種が多型種か否かについてはより多くの生物学的情報が必要であり、より詳細な形態の研究に立ち帰らねばならないと思われる。

以上が今回の文献研究で得られた知見であ

る。この結果、これまでの研究の知見はほとんど底生種についてのものであり、浮遊性種についての情報は極めて少ないことがあきらかになった。浮遊性の裸鰓類はアオミノウミウシやヒダミノウミウシ (図3) などが知られている。これらの種がどのような特徴を持った生活史を送っているのか興味を持たれる。この分野の今後の研究の発展が重要であると考えられる。

謝辞

写真撮影にご助力くださった東邦大学の多留聖典氏に感謝を申し上げます。



図3 エボシガイを捕食するヒダミノウミウシ

参考文献

- Carroll, D. J. & Kempf, S. C. 1990. Laboratory culture of the acolid nudibranch *Berghia verrucicornis* (Mollusca, Opisthobranchia) : Some aspects of its development and life history. *Biol. Bull.*, 179: 243-253.
- Clark, K. B. & Goetzfried, A. 1978. Zoogeographic influences on development patterns of North Atlantic Ascoglossa and Nudibranchia, with a discussion of factors affecting egg size and number. *J. Moll. Stud.*, 44: 283-294.
- Harris, L. G., Wright, L. W. & Rivest, B. R. 1975. Observations on the occurrence and biology of the aeolid nudibranch *Cuthona nana* in New England waters. *Valiger*, 17: 264-268.
- Hoagland, K. E. & Robertson, R. 1988. An assessment of poecilogony in marine invertebrates : phenomenon or fantasy ? *Biol. Bull.*, 174: 109-125.
- Hurst, A. 1967. The egg masses and veligers of thirty Northeast Pacific

- opisthobranchs. *Veliger*, 9: 255-288.
- Ito, M & Hirano, Y. J. 1996. The spawn and embryonic development of two colour morphs of the aeolid nudibranch *Facelinella quadrilineata* (Baba, 1930) [In Japanese with English title and abstract]. *Venus*, 55: 115-121.
- Lemche, H. 1976. New British species of *Doto* Oken, 1815 (Mollusca : Opisthobranchia). *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 56: 691-706.
- Morrow, C. C., Thorpe, J. P. and Picton, B. E. 1992. Genetic divergence and cryptic speciation in two morphs of the common subtidal nudibranch *Doto coronata* (Opisthobranchia: Dendronotacea: Dotoidae) from the northern Irish Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 84: 53-61.
- Rao, K. V. 1961. Development and life history of a nudibranchiate gastropod *Cuthona adyarensis* Rao. *J. Mar. Biol. Ass. India*, 3: 186-197.
- Rose, R. A. 1983. Lecithotrophic development of *Hyplodoris nodulosa* (Angas) (Opisthobranchia, Gastropoda). *J. Malac. Soc. Aust.*, 6: 63-70.
- Rose, R. A. 1985. The spawn and development of twenty-nine New South Wales opisthobranchs (Mollusca: Gastropoda). *Proc. Linn. Soc. N.S.W.*, 108: 23-36.
- Rose, R. A. 1985. The spawn and embryonic development of colour variants of *Dendrodoris nigra* Stimpson (Mollusca: Nudibranchia). *J. Malac. Soc. Aust.*, 7: 75-88.
- Todd, C. D. & Doyle, R. W. 1981. Reproductive strategies of benthic marine invertebrates: a settlement-timing hypothesis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 4: 75-83.
- Todd, C. D. 1983. Reproductive and trophic ecology of nudibranch molluscs. In: Russell-Hunter, D. W. (ed.) *The Mollusca Vol.6 Ecology*. Academic Press, pp. 225-259.