

Tritoniopsis elegans (ユビノウハナガサウミウシ)の産卵と初期発生

小松 伸行

1. はじめに

一般にウミウシと総称されている軟体動物門腹足綱（巻貝）の仲間は、美しく多様な色彩と形態が魅力となっており、近年多くの図鑑や写真集、雑貨などが販売されるようになり、人気と知名度が高まってきた生物である。しかしながら、水族館などの展示水槽でその姿を見る機会は未だ少なく、学術的な実験動物として飼育されることも稀である。これは多くのウミウシが著しく偏食であり水槽内で成体を飼育するのに必要な餌の確保が困難であること、また、特にふ化から着底に至る発生初期の飼育が難しく繁殖による継代飼育が成功していないことが主な要因である。ウミウシの飼育・展示は野生個体の捕獲に頼らざるを得ないのが現状であり、持続的な展示や希少種保護を目的とした飼育と繁殖を可能とするための調査研究の進展が求められる。

今回、筆者が自宅に設置した水槽内で、ウミウシの1種 *Tritoniopsis elegans* が産卵を行い、幼生がふ化するまでの様子を観察することができた。予想していなかった事態であり、設備が不十分なことに加え、本種の産卵生態に関する情報不足のため、飼育観察結果は満足いくものではない。しかしながら、本種の初期発生について記載された既往文献等が見当たらないことから、今後のウミウシの調査研究にとって有益な知見になると考え、今回の観察で得た情報を報告する。

2. 材料と方法

飼育観察したウミウシの成体1個体は、2023年9月18日に千葉県館山市にある海水浴場の水深約2 mの岩礁上で採捕した。実際のところ、デジカメを片手に素潜りを楽しんでいた筆者の娘が、水中で見慣れない生物を発見し、周辺の様子を撮影した上で、種名を確認するために素手で捕獲して筆者の元に持ってきた個体である。採捕者の強い要望により観察用として自宅に持ち帰った成体は、帰宅途中に購入した8 L角型水槽に現場海水と人工海水を1/2ずつ混合した飼育水を入

れて飼育を開始し、その後は2日に1回、飼育水の半量を人工海水で換水した。水槽には小型の外掛けフィルターを設置して緩やかな水流を作った。水温は室温としたために変動はあったものの、飼育開始から産卵までは概ね27～28℃、産卵からふ化までは25～27℃であった。

浮遊幼生が確認された飼育水のほぼ全量を柄付小型プランクトンネット（網目幅37.4 μm）に通し、濃縮された浮遊幼生は、ピペットを使用して人工海水を0.8 Lずつ入れた円筒形の1 L透明ポリ容器3個に分注した。浮遊幼生を収容した各ポリ容器には中央底面からエアストーンによる微通気を施して海水を鉛直的に循環させ、1日1回、人工海水で2/3量の換水を行った。また、毎日の換水後には、珪藻濃縮液（有限会社生物工学研：Chaetoceros Brown Water）を2 ml/L、1 ml/L、0 ml/L（無給餌）ずつ、ポリ容器により投与量に差をつけて添加した。各ポリ容器内の水温は26～27℃であった。

自宅での観察および撮影は、デジタルカメラ（OLYMPUS社製TG-6）およびデジタル顕微鏡（SANWA SUPPLY社製LPE-06BK）で行った。不定期に採取して1%ホルマリン液に入れ冷蔵保存した幼生の観察には会社の光学顕微鏡を使用した。

3. 観察結果と考察

3.1 成体

採捕したウミウシの成体を図1に、採捕場所の岩礁上の状況を図2に示した。

この個体の最大体長は約70 mmであった。体色は白色、背面は平滑で白色の斑紋が入る。背側突起は先端が分岐して樹氷状になっており、口膜前縁と触角先端には細長い突起が多数みられることから、本種はBaba (1969) がユビノウハナガサウミウシの和名とともに形態を再記載した *T. elegans* と同定した。但し、本種を紹介する資料では、学名としては *T. elegans*、*Tritoniopsis. alba* および *Tritoniopsis cf. frydis*、

和名としてユビノウハナガサウミウシ、シロハナガサウミウシの分類に混乱が認められる。例えば、中野 (2004) は *T. elegans* をシロハナガサウミウシとし、学名 *T. alba* と和名ユビノウハナガサウミウシはシノニムと紹介したが、殿塚 (2003) は *T. alba* とする写真にシロハナガサウミウシの和名を使用している。その後、中野 (2019) では、Gosliner *et al.* (2008) が *T. alba* を再び独立種としたことを受けて *T. alba* シロハナガサウミウシと *T. elegans* ユビノウハナガサウミウシを区別している。しかしながら、Yonow (2017) によれば、Gosliner *et al.* (2008) が独立種とした *T. alba* および殿塚 (2003) の *T. alba* はいずれも和名のない *T. cf. frydis* であり、馬場 (1949) によりシロハナガサウミウシの和名で新種として紹介された *T. alba* は *T. elegans* と同種だったとしている。結果として、*T. elegans* にはユビノウハナガサウミウシよりも先にシロハナガサウミウシの和名が与えられており、*T. alba* は *T. elegans* のシノニムか *T. cf. frydis* の誤同定ということになる。但し、国内の最近の図鑑では、中野 (2019) の他に小野・加藤 (2020) も背面に微細な顆粒状突起が散らばる個体を *T. alba* シロハナガサウミウシ、背面が平滑な個体を *T. elegans* ユビノウハナガサウミウシと区別して扱っていることから、本稿はこれに従った。今後、遺伝子解析により分類が整理されることに期待する。

T. elegans は八放サンゴの仲間ウミトサカ目ウミトサカ科に属するユビノウトサカ *Cladiella digitulata* 上で発見される場合が多く、これを捕食していると考えられる。今回の観察個体も、ユビノウトサカがくり抜かれたように捕食され、露出した岩肌との境界部分が白く溶解したように見える場所で発見された (図 2)。 *T. elegans* は *Cladiella* (ノウトサカ属) 以外にもウミトサカ科の *Lobophyton* (ウネタケ属)、*Sinularia* (カタトサカ属) を宿主とすることが確認されているほか、ウミヅタ科の *Carijoa riisei* の捕食者となることが報告されている (Yonow, 2017; Wagner & Kahn, 2007)。これらの入手が可能な観賞魚販売店がないか Web 上で探したが見当たらず、今回の飼育期間中、餌料となりそうな生物を観察個体に与えることはできなかった。唯一入手できたキバナトサカ *Stereonephthya japonica* を水槽内に入れてみたものの、*T. elegans* が接触する様子は一度も観察されず、キバナトサカは餌料として利用されなかった。結果として、無給餌飼育となった観察個体は、飼育開始から 38 日後に残念ながら斃死が確

認された。ウミウシは一般に藻類、カイメン類、コケムシ類、ヒドロ虫類、ホヤ類、サンゴ類、他のウミウシなどの付着生物を餌にするが、種ごとに特定の生物を捕食対象にしている。多くのウミウシが退化・消失した貝殻の代わりに餌から取り込んだ有毒物質を体内に維持することで生体を防御していると考えられており、有毒物質への耐性が種ごとに限定されることがウミウシの著しく狭い餌料選択性の理由とされる (中野, 2004)。保有するウミウシの種類ごとに異なる餌生物が必要となるうえに、一部の藻類などを除きウミウシの餌生物自体が安定的な入手や人為的な生産ができないことが、ウミウシの長期飼育と展示が困難な理由となっている。ウミウシの摂餌生態の解明とともに、代替餌料の開発研究が課題である。



図 1 飼育観察した *T. elegans* の成体



図 2 *T. elegans* の採捕場所の状況
右下に *T. elegans* が付着している。

3.2 産卵・ふ化

成体の飼育期間中に本種の産卵が確認された。卵塊の写真を図3に示した。飼育開始から4日目の深夜、それまで活発に水槽内を動き回っていた成体が、水槽壁面で丸まるように収縮したまま数時間動かなかった。尾部後方には1 cmほどの白濁した這い跡のようなものが見られ、飼育環境が合わず不調になったものと心配した。しかし、翌朝に水槽を覗くと、成体はこれまで同様に動き回り、水槽壁面には4周ほどの渦まき状に産み付けられた卵塊が残されていた(図3, A)。卵塊全体の大きさは40~50 mmで、ほぼ無色透明の帯状の卵囊の中に、やや黄色がかかった白色の無数の卵が数十個ずつ固まって収まっていた。個別の卵はカプセルの中にあるように見え、産卵直後は球形に近いが(図3, C)、発生が進み複雑な形状になった卵も見られた。顕鏡観察ができていないため形態の詳細はわからないが、産卵5日後には殻をもった幼生らしき姿が卵囊内で確認された(図3, D)。なお、卵塊の外観はBaba (1969) に一致するが、卵囊内での発生状況については記載された知見は見当たらない。

ふ化は産卵9日後に確認された。就業時間中の筆者あてに娘から、白くて小さいものが水槽内を多数飛び回りフィルターに吸い込まれていそうだと連絡が入り、フィルターを停止するよう指示して急ぎ帰宅すると、卵塊の半分以上から卵が消え、浮遊幼生が水中を漂っていた。本種がふ化までに要する時間が不明であったことに加え、卵塊内で幼生が動く様子が見られなかったために、ふ化日を見誤った結果である。プランクトンネットで回収した浮遊幼生をポリ容器に収容すると、はじめのうちはエアレーションによる水流によって遊泳しているようであったが、ふ化の翌日には浮遊する個体数が急減し、ふ化後2~3日で浮遊する個体は見られなくなった。固定保存して後日顕鏡観察したふ化2日後の浮遊幼生を図4に示した。腹足綱のベリジャー幼生の初期によく見られる大きな2葉のベールム(例えば, Furuhashi *et al.*, 2006) は確認できず、ベールムはすでに退縮しつつある代わりに腹足が形成されているようであり、遊泳が得意な外部形態には見えなかった。また、2つの眼点が明瞭であった。

浮遊幼生期は数日から数週間続くと思いついていたため、個体数の減少は餌料や飼育環境の不適合による死亡と考え、ベリジャー幼生の殻を観察するつもりで浮遊幼生のいなくなっ

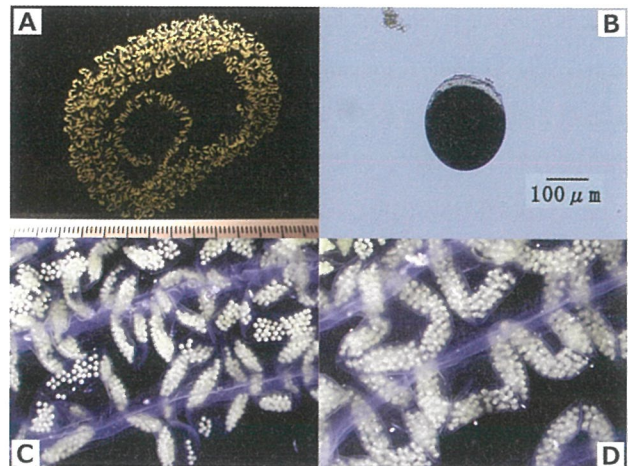


図3 水槽内に産み付けられた *T. elegans* の卵塊

A: 卵塊, B: 未発生卵の形状(産卵6日後),
 C: 発生卵(産卵1日後), D: 発生卵(産卵5日後)

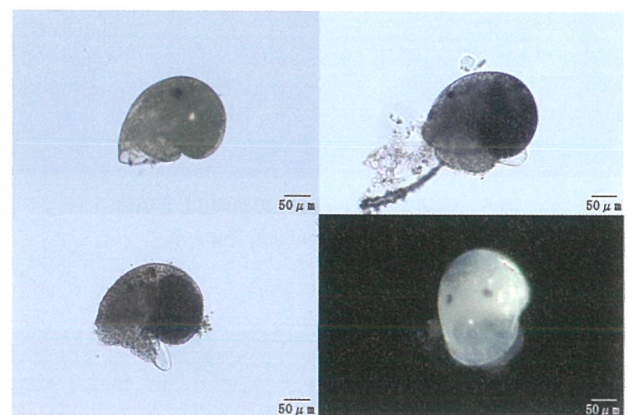


図4 *T. elegans* の浮遊幼生(固定試料)
 ふ化2日後。

たポリ容器底面から沈殿物を吸い出し、デジタル顕微鏡で画像を見ていたところ、線虫や繊毛虫とは明らかに形状も動き方も異なる正体不明の匍匐する生物を発見した(図5)。この匍匐個体は、白色半透明の体で、前端に2本の口触手のような白色の部位をもち、ゆっくりと滑るように容器の底面や壁面を移動しながら、伸び縮みしたり、前端部を持ち上げるような動きも見せた。一見すると陸生のナメクジ類のようであり、明らかに腹足綱の生物と思われたが、ふ化からの日数が短かったため、期待しつつもウミウシの幼体だとは信じられなかった。匍匐個体の顕鏡写真を図6に示した。固定により縮んでいて口触手は確認できないが、匍匐個体は浮遊幼生と同様の2つの眼点を持ち、Yiu & Qiu (2022) がミノウミウシの仲間の *Phestilla subodiosa* について写真とともに報告した触角や背

状突起が形成される前の着底初期の幼体に形態が酷似したことから、匍匐個体は *T. elegans* の幼体で、浮遊幼生の減少には着底も関与したと推察される。この幼体は、珪藻濃縮液の投与の有無に関わらず、浮遊幼生を分注した3個のポリ容器の全てで複数個体が出現し、ふ化8日後までは生存を確認できたが、ふ化9日後以降は発見できなくなった。



図5 匍匐する *T. elegans* の幼体らしき個体
ふ化6日後。矢印(白)が匍匐個体を示す。



図6 *T. elegans* の幼体(固定試料)
ふ化6日後。

ウミウシの発生様式には、微細藻類等を摂餌する比較的最長い浮遊期をもつプランクトン栄養型、卵塊内でベリジャー期の大半を過ごした後に卵黄を残した変態直前の浮遊幼生としてふ化し、短い浮遊期で着底幼体に至る卵黄栄養型、卵塊内で匍匐する幼体にまで変態してからふ化する直接発生型の3型があり、多くはプランクトン栄養型で、直接発生型は2割程

度、卵黄栄養型は1割に満たないとされる(平野, 2000; Rose, 1985)。今回観察した *T. elegans* は、水温 25～27°C の水温条件下で産卵から9日でふ化を開始し、2～3日の短い浮遊期間を経て、殻を脱落させた着底幼体に変態しており、浮遊幼生の形態や浮遊期の短さから、卵黄栄養型の初期発生を行うと考えられる。浮遊幼生に対する珪藻濃縮液の投与量に関わらず、無給餌のポリ容器内でも着底幼体が出現したことも、浮遊期に摂餌による栄養摂取を必要としない卵黄栄養型であることを示唆する。但し、卵黄栄養型の発生様式が確認されているウミウシの中には、発生様式の種内変動(Poecilogony)の報告例がある。ミノウミウシの仲間の *Berghia Verrucicornis* は、卵塊内でベリジャー幼生の発生が進んで産卵から9～14日で孵化し、1～3日の短い浮遊期を経て着底するという、本報告の *T. elegans* とほとんど同じ発生期間をもつが、低酸素条件下では直接発生型も同時に出現する(Carroll & Kempf, 1990)。また、ブドウガイ *Haminoea japonica* では同じ卵塊から同時に3型の発生様式が確認されている(倉持・倉持, 2010)。本報告では、多数の卵の発生様式を時系列で確認できていないため、直接発生型やプランクトン栄養型が存在した可能性は否定できない。

プランクトン栄養型のベリジャー幼生に *Chaetoceros* sp. 等の微細藻類を給餌することで数週間にわたり生残・成長することが確認されているが、着底幼体まで変態させることは難しい(Raja-Salleh *et al.*, 2019; 林・深町, 2014)。人気の高いイロウミウシの仲間をはじめとする7割以上のウミウシが長期間の浮遊期に捕食による栄養摂取を必要としており、このことが飼育下でのウミウシの繁殖を困難にしている。一方、卵黄栄養型や直接発生型のウミウシは、卵が得られれば着底幼体まで成長させることは比較的容易と考えられる。変態した着底幼体は成体が宿主としている餌生物があれば速やかに蠕集して1～2日で捕食を開始する(Carroll & Kempf, 1990)。また、宿主となる餌生物の存在が浮遊幼生から着底幼体への変態率を高めることが報告されている(Yiu & Qiu, 2022)。このことは、餌となる付着生物が確保されて成体が飼育できる環境にあれば、卵黄栄養型発生と考えられる *T. elegans* は水槽内での繁殖により継代飼育できる可能性を示している。

4. おわりに

本稿で報告した産卵は事前に予期しておらず、加えて、本種について浮遊幼生や着底幼体の形態、変態に要する日数などが不明であったため、飼育中の対応が全て後手になってしまった。卵から着底に至る各発生段階で生きた個体の顕鏡観察ができず、初期発生の詳細を記載することができなかったの

は残念である。どのタイミングで何をすべきか知った今であれば、必要な準備をして観察に臨むことができるはずである。良い研究成果を得るためには、目的と背景を明確にし、事前の情報収集を十分に行い、目的を果たすための適切な計画と準備が重要だという当たり前のことを痛感している。機会があれば、しっかりと準備をしたうえでウミウシの繁殖に改めて挑戦したい。

参考文献

- 馬場菊太郎. 1949. 相模湾産後鰓類図譜. 岩波書店, 224pp.
- Baba, K. 1969. Taxonomic Study on *Tritoniopsis elegans* (Audouin, 1826) from Seto, Japan. Publications of the Seto Marine Biological Laboratory, 16 (6) : 395-398.
- Carroll, D. J. and Kempf, S. C. 1990. Laboratory Culture of the Aeolid Nudibranch *Berghia verrucicornis* (Mollusca, Opisthobranchia): Some Aspects of Its Development and Life History. The Biological Bulletin, 179 (3) : 243-253.
- Gosliner, T. M., Behrens, D. W. and Valdés, A. 2008. Indo-Pacific Nudibranchs and Sea Slugs. A field guide to the World's most diverse fauna. Sea Challengers Natural History Books & California Academy of Sciences, 426pp.
- Furuhashi, T., Cobb, G., Brooker, L. and Willan, R. 2006. Larval development in *Dermatobrallchus* sp. (Nudibranchia: Arminina). Records of the Western Australian Museum, 69 (1) : 127-131.
- 倉持敦子・倉持卓司. 2010. 相模湾ブドウガイにおいて観察された孵化形態の多型. 神奈川自然誌資料, 31: 9-12.
- 林 牧子・深町昌司. 2014. 裸鰓目ウミウシ幼生の飼育の試み. うみうし通信, 84: 4-5.
- 平野義明. 2000. ウミウシ学. 東海大学出版会, 222pp.
- 中野理枝. 2004. 本州のウミウシー北海道から奄美大島まで. 株式会社ラトルズ, 304pp.
- 中野理枝. 2019. ネイチャーガイド日本のウミウシ (第二版). 文一総合出版, 543pp.
- 小野篤司・加藤昌一. 2020. 新版ウミウシ. 株式会社誠文堂新光社, 591pp.
- Raja-Salleh, T. S. A., Siang, H. Y., Yusuf, Y. and Norainy, M. H. 2019. Embryonic and larval development of the nudibranch *Phyllidiella nigra*. AACL Bioflux, 12 (6) : 2085-2092.
- Rose, R. A. 1985. The spawn and development of twenty-nine New South Wales opisthobranchs (Mollusca: Gastropoda). Proceedings of the Linnean Society of New South Wales, 108 (1) : 23-36.
- 殿塚孝昌. 2003. ウミウシガイドブック 3ーバリとインドネシアの海からー. 文一総合出版, 543pp.
- Wagner, D. and Kahng, S. E. 2007. New report of nudibranch predators of the invasive octocoral *Carrijoa riisei* in the Main Hawaiian Islands. Coral Reefs, 26 (2) : 411.
- Yiu S. K. F. and Qiu J.-W. 2022. Morphology, Feeding Rate and Larval Settlement Preference of the Corallivorous Nudibranch *Phestilla subodiosa* (Nudibranchia: Trinchlesiidae) from Hong Kong. Zoological Studies, 61 (59) : 1-12.
- Yonow, N. 2017. Results of the Rumphius Biohistorical Expedition to Ambon (1990). Part16. The Nudibranchia — Dendronotina, Arminina, Aeolidina, and Doridina (Mollusca: Gastropoda: Heterobranchia). Archiv für Molluskenkunde International Journal of Malacology, 146 (1) : 135-172.

