

相模湾産ブドウガイにおいて観察された孵化形態の多型

倉持 敦子・倉持 卓司

Atsuko Kuramochi and Takashi Kuramochi:
Poecilogonous Development in *Haminoea japonica* (Opisthobranchia:
Cephalaspidea) from Sagami Bay, Miura Peninsula, Central Japan

はじめに

ブドウガイ *Haminoea japonica* (Pilsbry, 1895) (図 1) は、北海道南部から九州の潮間帯～水深 50m に分布する頭楕目ブドウガイ科の 1 種である (堀, 2000)。日本周辺海域に生息する本種の発生や生活史は、Usuki (1966a; 1966b) により報告されているのみである。今回、筆者らは相模湾産ブドウガイより得られた卵を用いて、本種の発生を再検討した結果、これまで未報告の複数の孵化形態を確認した。

なお、日本近海に生息するブドウガイは、これまで歯舌の形状からブドウガイ属 *Haloa* に帰属させられていたが (Habe, 1952 など), Rudman (1971) は、ブドウガイ属とミガキブドウガイ属 *Haminoea* に明瞭な違いはみられ

ないとして、ミガキブドウガイ属に帰属させる分類体系を提唱した。本報告ではこれに従い、*Haminoea japonica* (Pilsbry, 1895) をブドウガイの学名として用いる。

方 法

卵試料は 2009 年 6 月 12 日と 7 月 6 日に神奈川県三浦市矢作海岸の潮間帯で採集した殻長 6 ～ 10mm のブドウガイの成体 5 個体より採取したものである。野外より採集した成体を容量 3 リットルの水槽に収容し、アオサ属 *Enteromorpha* sp. を与え、室温下 (26 ～ 27℃) で飼育し、自然交配させ 2 個の卵試料を得た。卵試料を直径 9cm のシャーレに移し、発生過程および孵化形態を実体顕微鏡下で観察した。発生の観察期間中、シャー

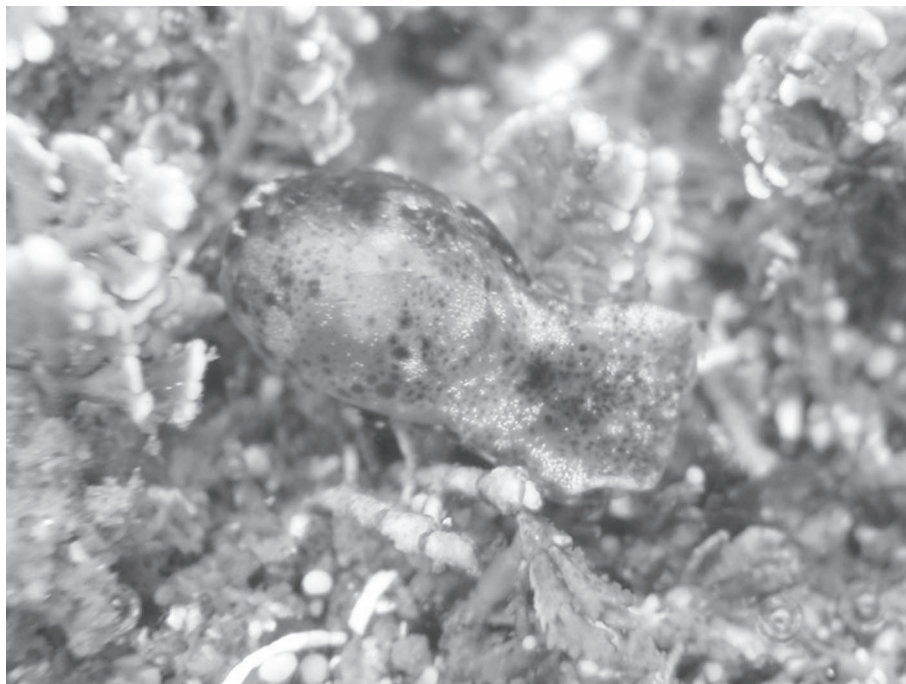


図 1. ブドウガイ *Haminoea japonica* (Pilsbry, 1895). 三浦市矢作海岸. 潮間帯.

レ内の水替えは行わなかった。また、シャーレ内での飼育時には濾過した天然海水を用いた。

結 果

卵嚢および卵の形態

ブドウガイの卵嚢(図 2a)は、長径 7 ~ 12mm の透明なゼリー状で、いびつな球状。長径 400 μ m ほどの卵カプセルに包まれた鮮黄色の卵が 70 ~ 100 個ほど一列にコイル状に並ぶ。

幼生の孵化形態

採卵した卵は、トロコフォア期を経て、いずれも産卵から 3 ~ 4 日目には眼点を備えたベリジャー幼生に成長した(図 2b)。5 日目には、ベラムを殻内に入れ、変態途中とみられる幼生が卵内に観察されるようになった。孵化は、産卵後 9 日目以降、観察された。

孵化時の形態は、ベラムを退化させ大きく発達した腹足をもつ幼体(図 2e)と、未発達で小さい腹足をもちベラムを使って活発に泳ぐ浮遊ベリジャー幼生(図 2c)、やや発達した腹足をもつがベラムを殻内に頻繁に出し入れする匍匐ベリジャー幼生(図 2d)の 3 型が同時に観察された。このことから本種の孵化形態が、同一種が複数の発生パターンを示すペシロゴニー(Poecilogony)であることが確認された(Levin *et al.*, 1991; Krug, 1998)。いずれの型も、殻長 230 ~ 350 μ m で、3 型に殻長の差は認められなかった。幼生および幼体は、はっきりとした黒色の眼点をもち、殻色は透明で体色は半透明の薄黄色をしていた。殻内は卵黄で満たされており、卵栄養型発生であることが観察された。本観察で得られた卵試料はいずれも、およそ 50% は匍匐ベリジャー幼生で孵化し、残りの 35% が幼体で孵化した。浮遊ベリジャー幼生として孵化したものが最も少なく、およそ 15% であった。これら 3 型の孵化直後の行動は大きく異なり、浮遊ベリジャー幼生はベラムを使って活発に泳ぎ回る行動が観察されたのに対して、幼体は、孵化後しばらく卵嚢上に留まり、その後シャーレの底に移動した。また、匍匐ベリジャー幼生は、数個体ずつ集まって水面に浮かんだりシャーレ内を匍匐し、ベラムを殻内に頻繁に出し入れする行動が観察された。孵化は産卵後 16 日目(最初の孵化が観察されてから 7 日目)まで継続して観察された。浮遊ベリジャー幼生は、孵化後 2 日目以降にベラムが退化しはじめ、着底後、幼体へ変態する様子が観察された。このとき殻内にはまだ卵黄が残っており、蓋も備えていた。蓋は孵化後およそ 10 ~ 11 日でみられなくなった。孵化後 7 日目には、殻に微細な彫刻が入り、殻形が孵化直後より丸みを帯び、頭部は平らになり、腹足が前後に長くなるという形態の変化を確認した。幼体は、殻長 400 μ m 前後に達すると殻内の卵黄がなくなり、卵嚢上に生えた珪藻類やアオサ藻類を摂餌の様子が観察された(図 2f)。幼体は珪藻やアオサ藻類を摂食しながら成長を続け、孵化後 19 日目には頭楯がほぼ形成され、殻を外套膜で覆った個体が見られるよ

うになった。33 日間の飼育期間中に、最も大きく育った個体の殻長は 1mm を超え、体色は半透明褐色の地色に緑色の斑紋が入り、白色やオレンジ色の細点が混じった、成体と変わらない外套膜をもつ個体が観察された。

考 察

ブドウガイの孵化日数について Usuki (1966a) は、水温 13 ~ 16 $^{\circ}$ C で 24 ~ 28 日、18 ~ 21 $^{\circ}$ C で 11 ~ 15 日、23 ~ 26 $^{\circ}$ C で 8 ~ 10 日と、孵化日数と水温には相関関係が認められることを報告している。本報告では 26 ~ 27 $^{\circ}$ C の条件下で飼育した結果、9 ~ 10 日後に孵化が確認され、水温 23 ~ 26 $^{\circ}$ C で 8 ~ 10 日で孵化したとする Usuki (1966a) の報告とほぼ一致する。また、Usuki (1966a) は、新潟県佐渡島産のブドウガイより得られた浮遊ベリジャー幼生が孵化後、3 ~ 7 日で変態することを報告している。本観察結果でも、浮遊ベリジャー幼生は、孵化後 2 日目以降に変態が観察され、変態しなかった浮遊ベリジャー幼生は、孵化後 20 日目以降に斃死した。本観察結果ではブドウガイの浮遊ベリジャー幼生および幼体のもつ蓋は、着底後もしばらく残存していた。同様の観察例として Usuki (1966b) も孵化後 3 ~ 7 日で変態するが、このとき蓋と平衡器が残存していることを記録している。本調査では 33 日間の飼育期間中に、最も大きく育った個体の殻長は 1mm を超え、体色は半透明褐色の地色に緑色の斑紋が入り、白色やオレンジ色の細点が混じった、成体とほぼ変わらない外套膜の形状を有する個体に変態した。Usuki (1966b) も、孵化後約 1 ヶ月で殻長 1mm に達し、殻長 2mm に達する頃には成体とほぼ同じ特徴を備えることを報告していることから、飼育下における成長速度は、相模湾産と佐渡島産で、ほぼ同様であると考えられる。

Usuki (1966a) は、佐渡島産のブドウガイが浮遊ベリジャー幼生で孵化したことを報告している。同様に Ito *et al.* (1996) も、北海道函館産のブドウガイは、浮遊ベリジャー幼生で孵化することを報告している。したがって、これまで日本周辺海域より記録されたブドウガイの孵化形態は、浮遊ベリジャー幼生のみであり、本報告で観察された匍匐ベリジャー幼生および幼体まで発達してからの孵化の記録は見られない。Gibson & Chia (1989) は、北米サンフランシスコ湾を模式産地として記載された *Haminoea callidegenita* Gibson & Chia, 1989 の孵化形態を報告し、親の大きさや卵サイズ、あるいは飼育条件の違いなどによって、卵塊ごとの幼体の孵化率は変化するが、浮遊ベリジャー幼生と、卵内で変態を完了した幼体の 2 型の孵化形態が同時に観察されるペシロゴニーが認められることを報告している。Gosliner & Behrens (2006) は、Gibson & Chia (1989) の報告した *H. callidegenita* は相模湾および八丈島に生息するブドウガイと同一種であるとし、現在、北米太平洋岸やヨーロッパで見られる *H. callidegenita* とされる種類は、マガキ *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) やア

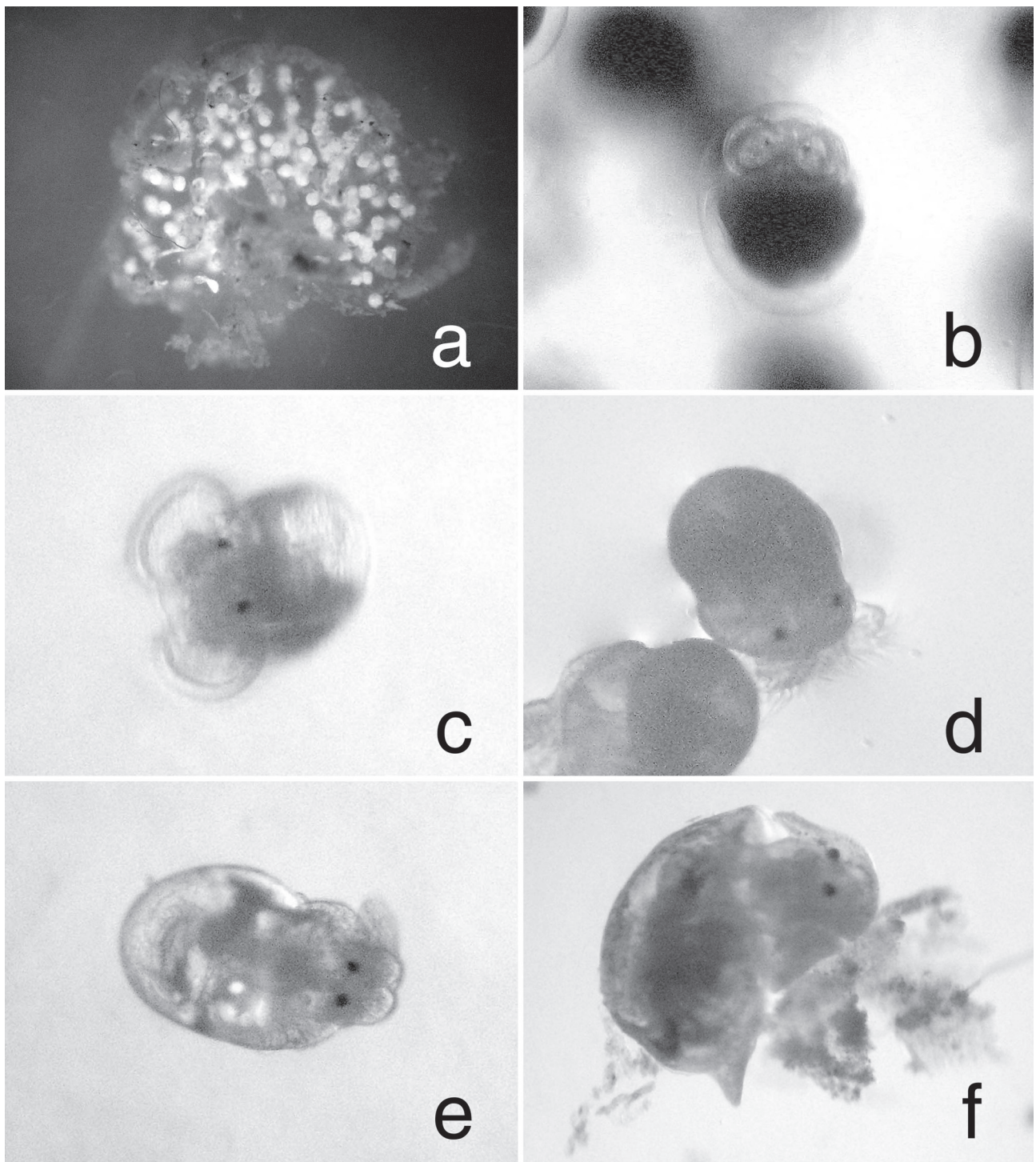


図 2. ブドウガイの発生. a: 卵嚢; b: 眼点を備えた卵内のベリジャー幼生 (殻長 $200\mu\text{m}$); c: 孵化直後の浮遊ベリジャー幼生 (殻長 $230\mu\text{m}$); d: 孵化直後の葡萄ベリジャー幼生 (殻長 $350\mu\text{m}$); e: 孵化直後の幼体 (殻長 $350\mu\text{m}$); f: 摂餌する幼体 (殻長 0.6mm) .

サリ *Ruditapes philippinarum* (A. Adams & Reeve, 1850) の養殖種苗の移植に伴って導入された個体群である可能性を示唆している。今回観察された、相模湾産のブドウガイの孵化形態は、Gibson & Chia (1989) により報告されたペシロゴニーとほぼ一致し、Gosliner & Behrens (2006) により報告された、*H. callidegenitai* をブドウガイのシノニムとする見解を孵化形態からも支

持する結果となった。

後鰓類の発生様式は、プランクトン栄養型、卵栄養型、直接発生型の 3 型が報告されている (平野, 2000 など)。本観察の結果から、ブドウガイは、卵栄養型発生であることが確認された。卵栄養型発生は、摂餌しながら長期間にわたる浮遊幼生期をもつプランクトン栄養型発生と比べ、着底・変態までの浮遊期間が短く、成体とほぼ同

一の環境に比較的短期間に加入することにより生存率を高める繁殖戦略とされている（平野，2000 など）。したがって，本種の浮遊ベリジャー幼生は潮流に乗ったとしても比較的近隣の海域へ分布拡散するにとどまり，広範囲にわたる幼生の拡散は行われていない可能性が高い。このような種類では，他の地域の個体群と遺伝的な交流が稀薄となり，地域ごとに特徴的な遺伝子型がプールされる可能性が高いと考えられる。したがって，新潟県佐渡島の個体を用いた Usuki (1966a) や，北海道函館の個体を用いた Ito *et al.* (1996) の報告したブドウガイの孵化形態が本観察と異なるのは，Gibson & Chia (1995) の示唆した，遺伝的に異なる個体群の観察結果を反映した結果と推測される。

引用文献

- Gibson, G. D. & F. Chia, 1989. Developmental variability (Pelagic and Benthic) in *Haminoea callidegenita* (Opisthobranchia: Cephalaspidea) is influenced by egg mass jelly. *Biological Bulletin*, 176: 103-110.
- Gibson, G. D. & F. Chia, 1995. Developmental variability in the poecilogonous opisthobranch *Haminaea callidegenita*: life-history traits and effects of environmental parameters. *Marine Ecology Progress Series*, 121: 139-155.
- Gosliner, T. M. & D. W. Behrens, 2006. Anatomy of an invasion: systematics and distribution of the introduced opisthobranch snail, *Haminoea japonica* Pilsbry, 1895 (Gastropoda: Opisthobranchia: Haminoeidae). *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 57(37): 1003-1010.
- Habe, T., 1952. Atyidae in Japan. *Illustrated catalogue of Japanese shells*, (20): 137-152, 21pls.
- 平野義明, 2000. ウミウシ学. 222pp. 東海大学出版会, 東京.
- 堀 成夫, 2000. ブドウガイ科. 奥谷喬司編著, 日本近海産貝類図鑑. pp.755-759. 東海大学出版会, 東京.
- Ito, K., S. Goshima, & S. Nakao, 1996. Growth and reproduction of the generalist opisthobranch, *Haloa japonica*: effect of algal seasonality on growth rate. *Marine Biology*, 126: 395-401.
- Krug, P., 1998. Poecilogony in an estuarine opisthobranch: planktotrophy, lecithotrophy and mixed clutches in a population of the ascoglossan *Alderia modesta*. *Marine Biology*, 132: 483-494.
- Levin, L. A., J. Zhu, and E. L. Creed, 1991. The genetic basis of life-history characters in a polychaete exhibiting planktotrophy and lecithotrophy. *Evolution*, 45: 380-397.
- Rudman, W., 1971. On the genus *Haminoea* Turton & Kingston. *Pacific Science*, 25(4): 545-559.
- Usuki, I., 1966a. The life cycle of *Haloa japonica* (Pilsbry) I. The larval development. *Science Reports of Niigata University, series D (Biology)*, 3: 87-105.
- Usuki, I., 1966b. The life cycle of *Haloa japonica* (Pilsbry) II. Spawning and growth. *Science Reports of Niigata University, series D (Biology)*, 3: 107-121.

倉持敦子・倉持卓司：神奈川県横須賀市芦名 2-6-3-504