

公益財団法人 水産無脊椎動物研究所

うみうし通信

2022.6
No.
115



ミョウジンツバメガイ

奄美大島 2022.4 撮影/今本 淳

小さな貝形虫の多様な生きざま 田中 隼人

アデヤカイロウミウシの不思議 ソーン ギュン イー

保育性コモチクモヒトデの生殖と発生 富永 英之・幸塚 久典

2022年度研究助成課題が決定しました

小さな貝形虫の多様な生きざま — 共生性種に着目して —

Diverse lifestyles of tiny ostracods focusing on symbiotic species

葛西臨海水族園 田中 隼人 (Tanaka, Hayato)

貝形虫は二枚貝のような左右2枚の殻（背甲）に体が包まれた体制をとる甲殻類（図1）で、ほとんどの種が1 mm に満たないサイズの微小な生物である。あまり知名度が高い生物とはいえないが、ある程度一般に知られるものとしては、貝形虫綱の一群であるミオドコーパ亜綱に属する発光生物のウミホタルや深海生物のギガントキプリスがいる。また、もう一群のボドコーパ亜綱で淡水生のものはカイミジンコとも呼ばれ、ときに淡水魚の水槽などで大量発生し問題となることがある。

貝形虫類の種多様性は高く、現生種では約9300種が認められている (Tran Van *et al.*, 2021)。また、化石種はオルドビス紀初期（約4億8000万年前）から産出し、節足動物門で唯一古生代から連綿と続く化石記録をもつ。生息域は広範で、磯や干潟、水田や池などの比較的身近な場所から、水深9000 m を超える超深海底 (Brandão *et al.*, 2019) や熱水噴出孔 (Tanaka *et al.*, 2019) といった極限環境まで、水がある場所であればあらゆる環境に生息している。ちなみに、水族館の水槽でも底砂の表面などに見られることもある。

これら様々な場所で見られる貝形虫のなかで、最近筆者は他の動物の体表に共生する種に関心を持ち研究を行い、これまで2属4種を新分類群として記載している (Tanaka & Arai, 2017; Tanaka & Hayashi, 2019; Tanaka *et al.*, 2020, 2021)。本稿では、これらの共生性の貝形虫類について3つのトピックスを紹介する。

ウミユリ綱に共生する貝形虫の発見

共生性の貝形虫類は、棘皮動物、軟体動物、多毛類、甲殻類など様々な無脊椎動物の体表上から記録されている。2018年6月26日、袖山文彰氏によってウミシダ類のトゲバネウミシダ1

個体の体表上から貝形虫類が発見され、筆者のもとへと標本が届けられた。それまで棘皮動物に共生する貝形虫は、ウニ綱、ヒトデ綱、クモヒトデ綱から報告されていたが、トゲバネウミシダの属するウミユリ綱からは発見されていなかった。標本は、付属肢の形態的特徴から未記載種であることが分かり、*Obesostoma crinophilum* として記載された (Tanaka *et al.*, 2020)。

本種は10個体ほど得られたが、それらはトゲバネウミシダの羽枝の先端に1個体ずつ、口器をくっつけるようにして付着していた (図2)。本種の属するパラドクソストマ亜科 (Paradoxostomatinae) のほとんどは海草・海藻の表面を生活場とする葉上種である。針状になった大顎と吸盤を有する口器をもつことが特徴で、大顎を使って海草・海藻の表面を削り、付着珪藻や有機物、粘液などを吸い取って食べているといわれている (Whatley & Wall, 1975)。本亜科には共生性種も知られているが、それらは葉上種と同様の方法で宿主動物の粘液や浸み出した体液を摂食すると推測されている (Tanaka & Arai, 2017)。付着状況から判断すると、本種はトゲバネウミシダを栄養源とする共生性種であると考えられる。一方で、パラドクソストマ亜科の共生性種では、第二触角や歩脚の末端爪が鉤爪状に発達したり、背甲の腹側が平坦になったりと、他の動物にしがみつくに適した形態的特徴がみられる。ところが本種では、第二触角や歩脚の末端爪はややフック状にはなっているが、背甲形態も含めて同属他種の葉上種のものとは比べて著しく特殊化しているわけではなかった。また、共同研究者の幸塚久典氏によると、これまで3000個体以上のウミシダ類を顕微鏡で観察しているが、貝形虫が見られたのはこの一例のみだという。これらのことから、本種はトゲバネウミシダに絶対共生するものではなく、一時的に生息場所あるいは栄養源として利用する条件的共生をしていると考

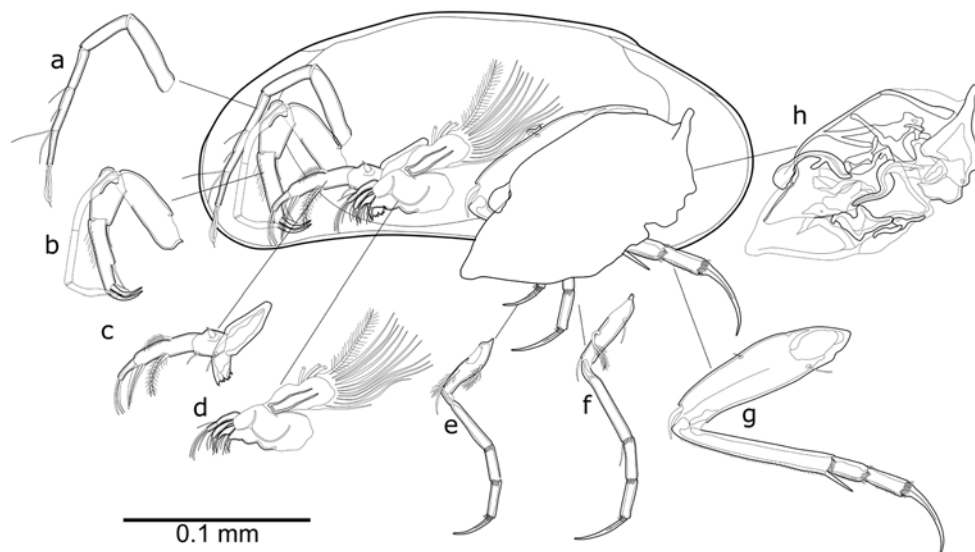


図1 貝形虫の体制図。 *Microloxoconcha toyoshioae*。左殻を取り除いてある。a：第一触角，b：第二触角，c：大顎，d：小顎，e-g：第5-7肢（歩脚），h：雄の交尾器。

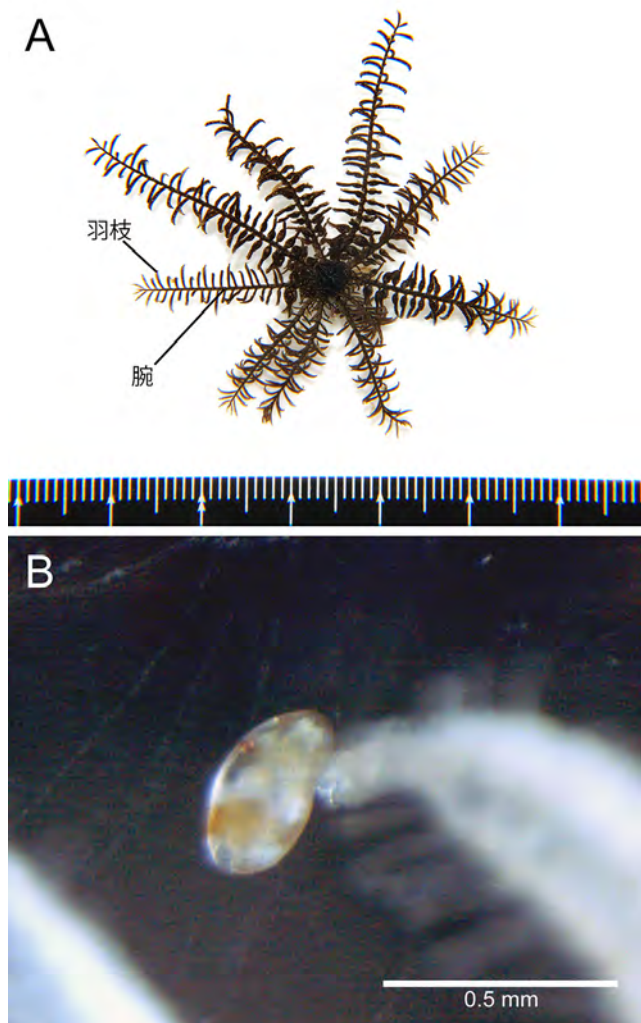


図2 ウミシダ共生の貝形虫。A: トゲバネウミシダ (撮影: 幸塚久典氏), B: トゲバネウミシダの羽枝先端部に付着する貝形虫 *Obesostoma crinophilum* (撮影: 袖山文彰氏)。

えられる。トゲバネウミシダの幼生はカジメやアラメなど大型褐藻類の仮根部に着生し、成体の多くもそこに生息することが知られている (幸塚, 2011)。すなわち、普段 *O. crinophilum* は大型褐藻類の仮根部に生息し、機会的にトゲバネウミシダの体表に付着しているのではないかと推測される。また、本種が発見された時期はトゲバネウミシダの生殖期間にあたることから、なんらかの化学的なシグナルが本種の付着を誘導しているのかもしれない。今後、トゲバネウミシダの生息する大型褐藻類の貝形虫相を様々な季節で調査することによって、*O. crinophilum* の自然史をより詳しく明らかにすることができると考えている。

宿主とともに深海にたどり着いた？

海岸に流れ着いたり、海底に沈んだりした木は、多くの海産無脊椎動物によって生息場や餌資源として利用される。なかには、軟体動物のフナクイムシのように流木や沈木などの木材に強く依存して生活しているものもある。

筆者は、ドイツの海洋調査船 Sonne 号での調査において、千島海溝の水深約5100 m の深海底から回収された沈木から多数の貝形虫を発見し、2種を新種として記載した (Tanaka *et al.*, 2021)。このうち *Redekea abyssalis* とした名づけた種は沈木や沈木に穿孔していた等脚類のキクイムシの一種の体表を洗ったところ見つかった。*Redekea* 属は他に2種が報告されているが、どちらも浅海の木材に穿孔するキクイムシ類の体表に共生することが知られている (図3)。採集された状況や同属他種の生態を考慮すると、*R. abyssalis* も共生性種である可能性が非常に高い。本種の背甲や付属肢の形態は浅海種の *R. californica* と極めてよく似ていたことから、浅海と深海をつなぐ分散経路あるいは進化の道筋があることが示唆される。この類似性は進化的飛び石仮説 (Distel *et al.*, 2000; 藤原・河戸, 2010) によって説明できるのではないかと考えている。推測しているストーリーは以下のとおりである。(1) 木材が海底に沈むとき、そこを生息場としているキクイムシ類もともに海底へと沈んでいく。(2) 周辺の海底に転々とする沈木を生息場として利用

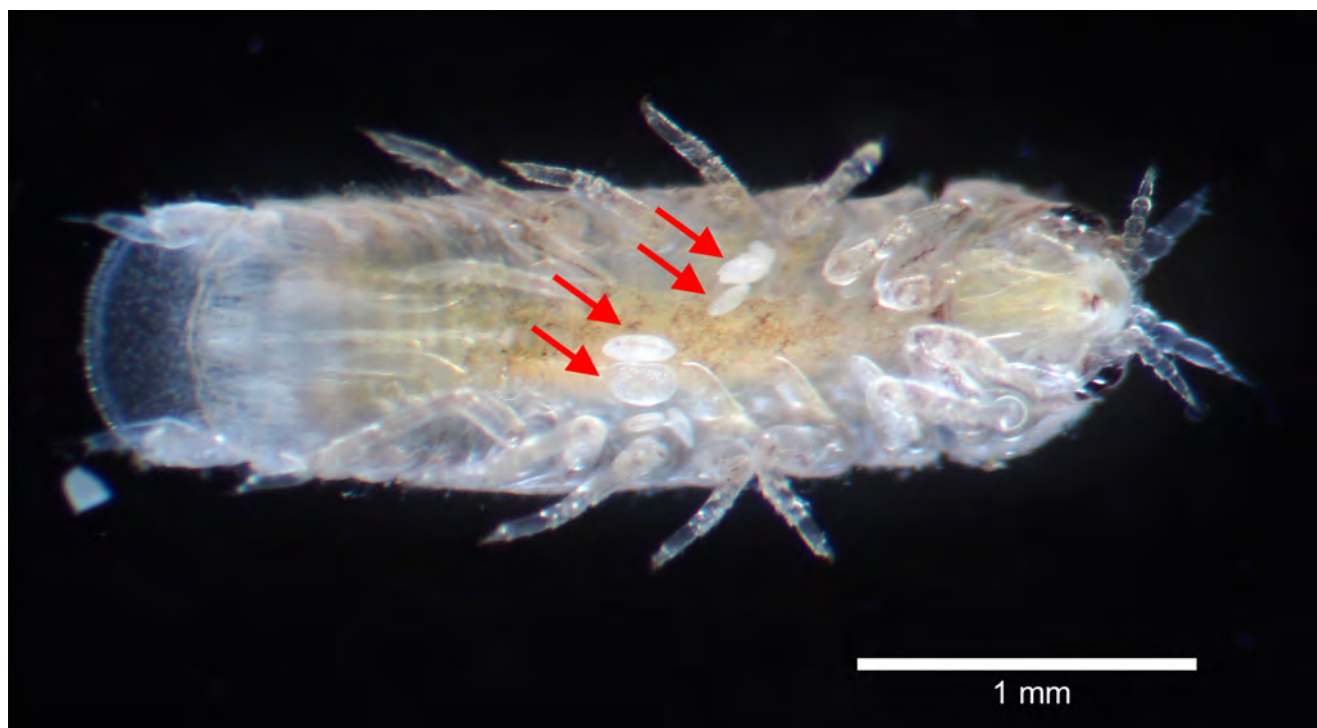


図3 キクイムシ共生の貝形虫 (撮影: 富岡森理氏)。矢印はキクイムシ類の腹部に付着する貝形虫 *Redekea californica* を指している。

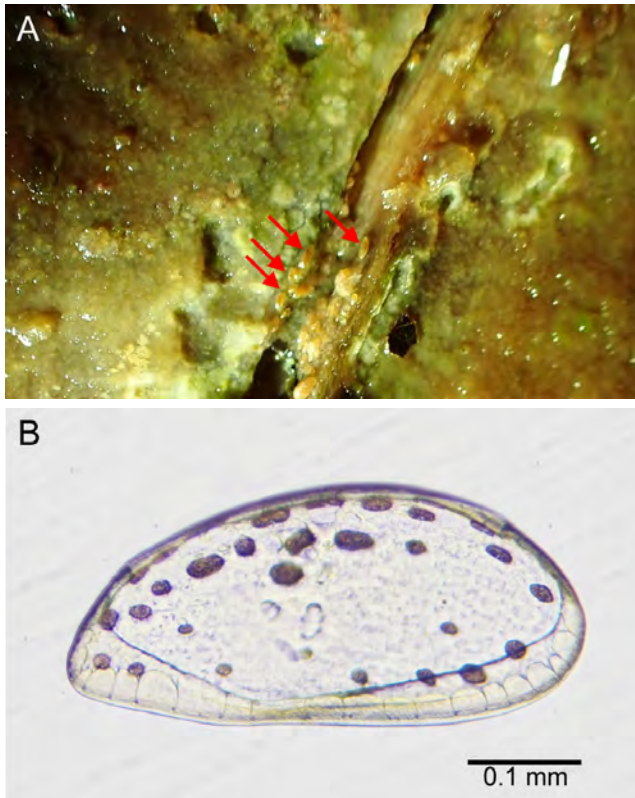


図4 ウミガメ共生の貝形虫。A：アカウミガメの甲羅の表面（撮影：上野大輔氏）。矢印は付着する貝形虫 *Chelonocytherois omutai* を指している。B：貝形虫 *C. omutai*，右殻内側視。

しながら、徐々に低温で高圧の深海環境に適応していった。(3) 結果的に、*Redekea abyssalis* の祖先種はキクイムシ類に共生していたがために、木材に依存して生きている宿主とともに水深5000 m を超える深海底にたどり着いた。

木材依存の宿主とともに共生性種が深海底に進出したことを示す報告はこれまでにない。*Redekea abyssalis* の事例は、海洋生物の極限環境への進出プロセスに対して一つのヒントを与えるものであると考えている。

アカウミガメは微小生物の乗り物

貝形虫類は無脊椎動物だけでなく、大型の脊椎動物の体表からも発見されている。特にウミガメ類の甲羅上には多数生息していることが知られており、微小な表在生物のなかでは代表的なものの一つであるといわれている (Corrêa *et al.*, 2014)。しかしながら、これまでの研究では網レベルでの同定にとどまり、どのような種が生息しているのか実態がまったく分かっていなかった。

2016年7月、田邊優航氏と角井敬知氏によって屋久島のアカウミガメ5個体の甲羅上の藻類から貝形虫類が多数発見され、筆者のもとへ標本が届いた。得られた貝形虫類は、背甲表面に多数の大きな楕円形感覚孔があることや軟体部の特徴から属レベルで未記載であることが分かり、Tanaka & Hayashi (2019) によって *Chelonocytherois omutai* として記載された (図4)。また、本種は木下千尋氏によって採取された岩手県船越湾の定置網に入ったアカウミガメ2個体の甲羅上の藻類からも得られた。屋久島でも岩手でも、得られた *C. omutai* は幼体から成体まで多数の個体が含まれていた。貝形虫類は浮遊幼生期を持たず、本種の属するシセレ上科 (Cytheroidea) は遊泳能力を持たない。これらのことから、本種は生活史を通してアカウミガメの背中に乗りながら、少なくとも屋久島と岩手県の間

を移動分散していることが示唆される。これまでウミガメの甲羅上の微小生物はほとんど無視されてきたが、分類学者が種レベルの解像度で調査を行えば、さらなる未知の種の発見や微小生物の自然史が明らかになると考えている。

おわりに

筆者らの研究によって、貝形虫類はこれまで知られているよりももっと多様な生態をもつことが明らかになってきた。これらの発見は、筆者一人では成し遂げられなかったものがほとんどである。様々な分類群を専門とする分類学者や生態学者の観察眼がなければ、トゲバナウミシダやアカウミガメの体表上から貝形虫を見つけることなどできなかっただろう。

多様な生物を研究している人がいるからこそ新たな発見があり、生物たちの知られざる生きざまを明らかにすることができるのだと実感している。

引用文献

- Brandão S. N., Hoppema M., Kamenov G., Karanovic I., Riehl T., Tanaka H., Vital H., Yoo H. and Brandt A. (2019) Review of Ostracoda (Crustacea) living below the Carbonate Compensation Depth and the deepest record of a calcified ostracod. *Prog. Oceanogr.* 178: 102144.
- Corrêa G. V. V., Ingels J., Valdes Y. V., Fonsêca-Genevois V. G., Farrapeira C. M. R. and Santos G. A. P. (2014) Diversity and composition of macro- and meiofaunal carapace epibionts of the hawksbill sea turtle (*Eretmochelys imbricata* Linnaeus, 1822) in Atlantic waters. *Mar. Biodivers.* 44: 391-401.
- Distel D. L., Baco A. R., Chuang E., Morrill W., Cavanaugh C. and Smith C. R. (2000) Do mussels take wooden steps to deep-sea vents? *Nature* 403: 725-726.
- 藤原義弘、河戸勝 (2010) 鯨骨生物群集と二つの「飛び石」仮説。高圧力の科学と技術, 20: 315-320.
- 幸塚久典 (2011) トゲバナウミシダ *Antedon serrata* (棘皮動物門：ウミユリ綱) の幼生はカジメとアラメの仮根部に着底する。タクサ日本動物分類学会誌, 31: 13-18.
- Tanaka H. and Arai M. (2017) A new commensal ostracod *Asterositus ohtsukai* n. g., n. sp. (Paradoxostomatidae) on the sea star *Sclerasterias euplecta* (Fisher) (Asteroidea) and its feeding habits. *Syst. Parasitology* 94: 263-274.
- Tanaka H. and Hayashi R. (2019) *Chelonocytherois omutai* gen. et sp. nov. (Crustacea: Ostracoda) from the back of loggerhead sea turtle. *Zootaxa*, 4624: 507-522.
- Tanaka H., Lelièvre Y. and Yasuhara M. (2019) *Xylocythere sarrazinae*, a new cytherurid ostracod (Crustacea) from a hydrothermal vent field on the Juan de Fuca Ridge, northeast Pacific Ocean, and its phylogenetic position within Cytheroidea. *Mar. Biodivers.* 46: 2571-2586.
- Tanaka H., Sodeyama F. and Kohtsuka H. (2020) A new species of ostracod (Crustacea) associated with a feather star: first report of Ostracoda from Crinoidea. *Zool. Sci.* 37: 496-503.
- Tanaka H., Yoo H., Pham H. T. M. and Karanovic I. (2021) Two new xylophile cytheroid ostracods (Crustacea) from Kuril-Kamchatka Trench, with remarks on the systematics and phylogeny of the family Keysercytheridae, Limnocytheridae, and Paradoxostomatidae. *Arthropod Syst. Phylogeny* 79: e62282.
- Tran Van P., Anselmetti Y., Bast J., Dumas Z., Galtier N., Jaron K. S., Martens K., Parker D. J., Robinson-Rechavi M., Schwander T., Simion P. and Schön I. (2021) First annotated draft genomes of nonmarine ostracods (Ostracoda, Crustacea) with different reproductive modes. *G3 (Bethesda)* 11: jkab043.
- Whatley R. C. and Wall D. R. (1975) The relationship between Ostracoda and algae in littoral and sublittoral marine environments. *Bull. Am. Paleontol.* 65: 173-203.

アデヤカイロウミウシの不思議

The wonder of *Goniobranchus nudibranchs*

琉球大学理工学研究科 ソーン ギュン イー (Soong Giun Yee)

はじめに

一般に「ウミウシ」と呼ばれる裸鰓類は、潮間帯から深海にかけて広く生息しており、種または地理的条件によって多様な色彩パターンを持つことで知られる(図1)。その印象的な体色から、レジャーダイバーやナチュラリスト、水中写真家の間で非常に人気のある動物である。ウミウシのカラフルな色や模様は、捕食者から逃れるために、時に隠蔽的擬態、時に警告色として機能すると考えられている。さらに、ウミウシの体からは餌資源(主にカイメンのような固着生物)由来とされる抗マラリア、抗真菌、抗炎症、抗微生物作用を示す様々な化合物が発見されており、ウミウシはこれら化合物を防御に用いていることが示唆されている(Cheney & Wilson, 2018)。また、一部のウミウシにおいて、抽出された化学防御化合物の種類と系統関係が強く結びついていることが明らかになっている(Wilson et al., 2013)。ウミウシの体長は1 cm ~ 30 cmと様々で、体形や解剖学的特性もグループによって多様化している。

世界中の熱帯や温帯といった様々な環境から、約2000種程度が記載されているものの(MolluscaBase, 2022)、未記載種が多数発見されており、種数は今後更に倍増することが予想されている。日本では、ウミウシは人気がある海洋生物であり、多くのガイドブックが出版されている一方で(例えば、中野, 2018; 小野+加藤, 2020)、ウミウシの分類を専門にする研究者は非常に限られている。日本におけるウミウシの多様性を理解する上でも、分類学的な研究が望まれている。そこで本稿では、筆者がこれまでに取り組んできたアデヤカイロウミウシ属(Genus *Goniobranchus*)の系統分類学的な研究の一部を紹介する。

アデヤカイロウミウシとは

ウミウシの主要なグループの一つである Doridina (ドーリス亜目)は、外套膜と体の背面に露出した鰓を持ち、鰓や歯舌と呼ばれる歯を防御機構の一環として引っ込めることができる。ドーリス亜目の中でアデヤカイロウミウシ属は、54種から構成されるグループであり、日本を含むインド太平洋域の熱帯域~温帯域で観察することができる(Johnson & Gosliner, 2012)。一般にアデヤカイロウミウシ類は、卵形の体形を持ち(図2)、外套膜の下に様々な外套腺(mantle glands)を備えている。一部のアデヤカイロウミウシ類は外套膜をゆらゆらと動かすユニークな行動をとるが、この行動については、科学的にまだ謎である。食性は肉食性で主に海綿動物を餌とすることで知られている。

アデヤカイロウミウシの系統分類

かつてウミウシの分類は外部・内部形態に基づいて行われてきたが、分子系統解析の適用により、異なる形態型が同一種である可能性が示され(例えば、Layton et al., 2018; Epstein et al., 2019)、更に隠蔽種の存在が確認されるケース(例えば、

Bonomo & Gosliner, 2020; Sørensen et al., 2020)が多数報告されるなど、分子系統解析に基づいた分類体系の再編がなされている。アデヤカイロウミウシ属の系統分類学的研究は、筆者が琉球大学の博士論文で対象としていた赤い網目状の体色を持つグループ(red-reticulate group)と外套膜が白く、その縁が様々な線で囲まれているグループ(white mantle with various marginal bands group)の2例のみである。ここでは筆者が博士課程で取り組んできた研究の成果の概要を説明する。

まず赤い網目状の体色を持つグループから紹介したい。日本で観察される、赤い網目状の体色を持つグループとして、チリメンウミウシとサラサウミウシが挙げられる。両種とも赤い網目状の体色を持つが、サラサウミウシは外套膜の縁が黄色い線で囲まれている。かつてチリメンウミウシとサラサウミウシが同種であるか別種であるかについて議論が交わされてきた。



図1 日本において撮影したウミウシ。



図2 アデヤカイロウミウシの一例。

Rudman (1999) は、解剖学的特性が似ていることから2種を同種として見なしていたが、他の研究者は別種として扱っていた。そこで筆者の研究では、チリメンウミウシ、サラサウミウシを対象に形態観察と分子系統解析を併用することで、分類学的再検討を行った。その結果、チリメンウミウシおよびサラサウミウシは別種かつ未記載種であることが明らかになったため (Soong et al., 2020)、現在これら2種の記載を進めているところである (図3)。

続いて、外套膜が白く、その縁が様々な線で囲まれているグループについて紹介する (図4)。代表的な種として、ボンボリイロウミウシ、ウチナミシラヒメウミウシ、シラヒメウミウシ、ミナミシラヒメウミウシ、フチドリウサギウミウシ、ハスイロウミウシが挙げられる。これら種の外套膜の縁は1つまたそれ以上の線で囲まれており、その色彩パターンは多岐に渡るが、これら種の種間関係について研究された例はなかった。そこで筆者は、日本を含むインド太平洋域にて採集された標本とカルフォルニア科学アカデミー (アメリカ) に所蔵されている標本を用いて、本グループの種間関係を明らかにすることを目的に研究を行った。その結果、ウチナミシラヒメウミウシ、シラヒメウミウシ、ミナミシラヒメウミウシ、フチドリウサギウミウシ、ハスイロウミウシは単系統してまとまった。その一方で、ボンボリイロウミウシは、系統的に全く異なる、フジナミイロウミウシやアカネコモンウミウシに近縁であった。従っ

て、ボンボリイロウミウシの色彩パターンは、収斂進化によって獲得したことが示唆された。また、分子系統解析の結果から、フチドリウサギウミウシの色彩変異として扱われてきた形態型は、実は遺伝的にフチドリウサギウミウシと異なることが明らかになった。そのため、この形態型を新種 *Goniobranchus fabulus* Soong & Gosliner, 2022として記載した。

おわりに

筆者は今年、琉球大学にて学位を取得したが、今後も日本でアデヤカイロウミウシ属の研究を継続する予定である。本稿では、2つのグループ (赤い網目状の体色を持つグループと外套膜が白く、その縁が様々な線で囲まれているグループ) を紹介したが、他の色彩パターンを持つグループも存在することから、今後はこれらグループも対象に研究を進めたいと考えている。これまでの研究で日本において多数の未記載種が発見されたことから、アデヤカイロウミウシ属の種多様性は今後更に高くなることが予想されており、これらの記載作業を地道に進めていくことで、日本のウミウシの多様性理解に貢献したいと思っている。

また筆者の系統分類学的な研究を踏まえて、不明な点が多いアデヤカイロウミウシ属の食性や行動についても追究して行くことで、「海の宝石」と呼ばれるウミウシたちの総合的な理解に貢献したい。

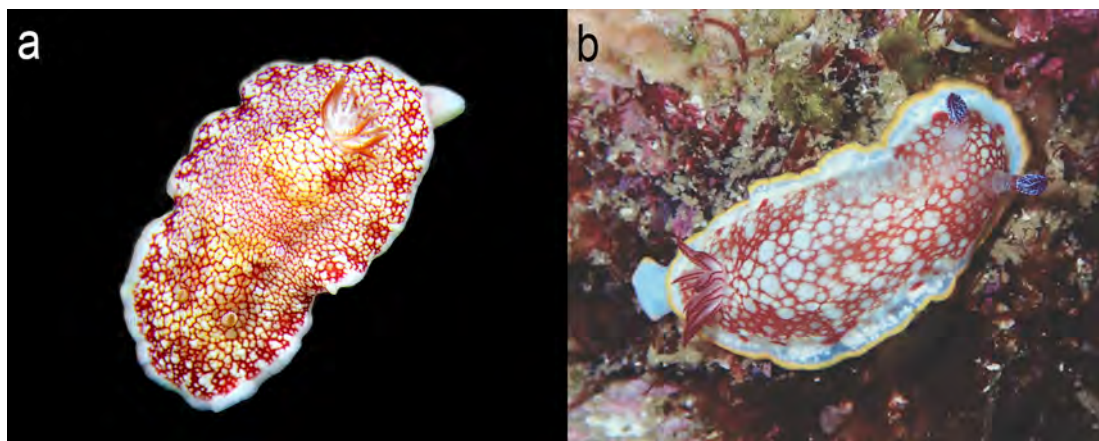


図3 赤い網目状の体色を持つグループ (red-reticulate group) : a チリメンウミウシ, b サラサウミウシ。

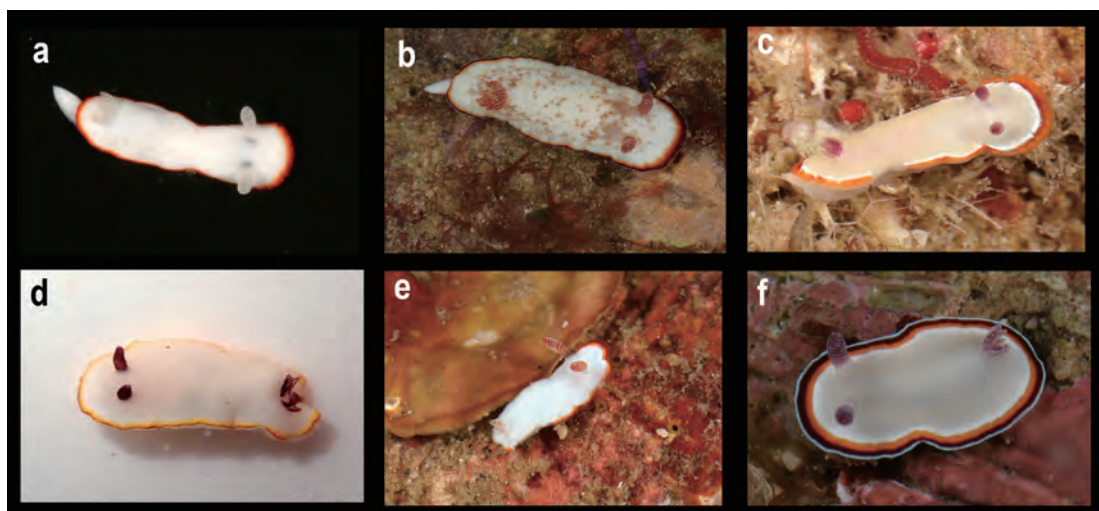


図4 外套膜が白く、その縁が様々な線で囲まれているグループ (white mantle with various marginal bands group). a: ボンボリイロウミウシ, b: フチドリウサギウミウシ, c: ウチナミシラヒメウミウシ, d: シラヒメウミウシ, e: ミナミシラヒメウミウシ, f: ハスイロウミウシ (Soong et al., 2022を一部改変)。

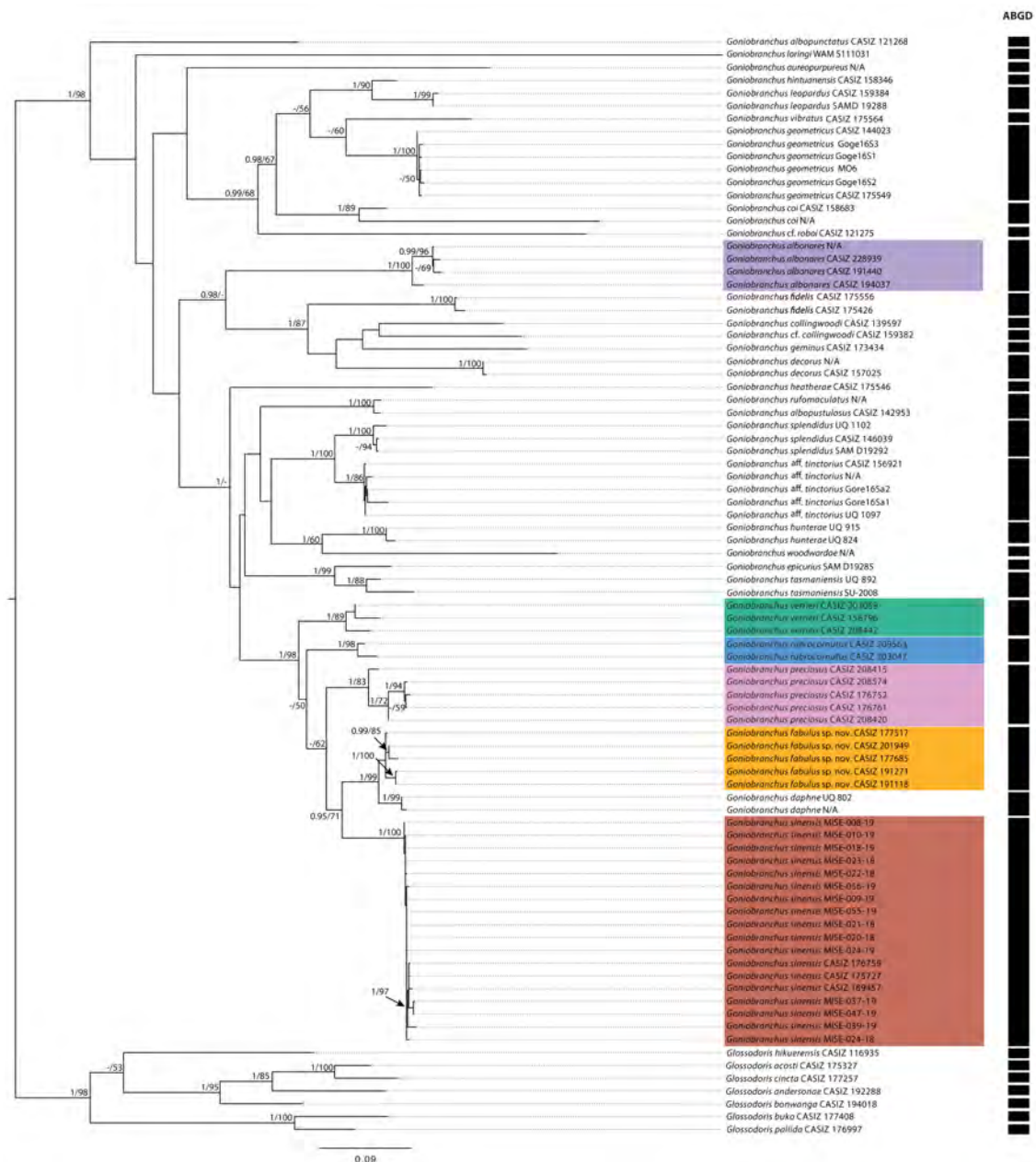


図5 外套膜が白く、その縁が様々な線で囲まれているグループの系統関係 (Soong et al., 2022から抜粋). 黒棒はABGD解析によるクレードグルーピングの結果を表している。

引用文献

- Bonomo, L. J. and Gosliner, T. M. (2020) Adding stars to the *Chromodoris* (Nudibranchia, Chromodorididae) galaxy with the description of four new species. *Zootaxa* 4819 (3): 401–435.
- Cheney, K. L. and Wilson, N. G. (2018) Nudibranchs. *Curr. Biol.* 28 (1): PR4–5.
- Epstein, H. E., Hallas, J. M., Johnson, R. F., Lopez, A. and Gosliner, T. M. (2019) Reading between the lines: revealing cryptic species diversity and colour patterns in *Hypselodoris* nudibranchs (Mollusca: Heterobranchia: Chromodorididae). *Zool. J. Linn. Soc.* 186 (1): 116–189.
- Johnson, R. F. and Gosliner, T. M. (2012) Traditional taxonomic groupings mask evolutionary history: a molecular phylogeny and new classification of the chromodorid nudibranchs. *PLoS ONE* 7 (4): 29–31.
- Layton, K. K. S., Gosliner, T. M. and Wilson, N. G. (2018) Flexible colour patterns obscure identification and mimicry in Indo-Pacific *Chromodoris* nudibranchs (Gastropoda: Chromodorididae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 128: 27–36.
- MolluscaBase eds. (2022) *Goniobranchus* Pease, 1866. World Register

of Marine Species.

- 中野 (2018) 日本のウミウシ. 文一総合出版, 東京, 543 pp.
- 小野・加藤 (2020) ウミウシ1260種, 東京, 591 pp.
- Rudman, W. B. (1999) *Chromodoris tinctoria* (Ruppell & Leuckart, 1828). Sea Slug Forum.
- Soong, G. Y., Wilson, N. G. and Reimer, J. D. (2020) A species complex within the red-reticulate *Goniobranchus* Pease, 1866 (Nudibranchia: Doridina: Chromodorididae). *Marine Biodiversity* 50: 25.
- Soong, G. Y., Bonomo, L. J., Reimer, J. D. and Gosliner, T. M. (2022) Battle of the bands: systematics and phylogeny of the white *Goniobranchus* nudibranchs with marginal bands (Nudibranchia, Chromodorididae). *ZooKeys*, 1083, 169–210.
- Sørensen, C. G., Rauch, C., Pola, M. and Malaquias, M. A. E. (2020) Integrative taxonomy reveals a cryptic species of the nudibranch genus *Polycera* (Polyceridae) in European waters. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 100 (5): 733–753.
- Wilson, N. G., Maschek, J. A. and Baker, B. J. (2013) A species flock driven by predation? Secondary metabolites support diversification of slugs in Antarctica. *PLoS ONE* 8 (11): e80277.

保育性コモチクモヒトデの生殖と発生

Reproduction and development of the brooding ophiuroid *Stegophiura vivipara*

元福井県立藤島高等学校 富永 英之 (Tominaga, Hideyuki)

東京大学大学院理学系研究科附属臨海実験所 幸塚 久典 (Kohtsuka, Hisanori)

保育習性を持つ棘皮動物

海産無脊椎動物、特に棘皮動物における親の保育習性は、厳しい生息環境の下で数少ない子を速やかに変態させ、確実に子孫を残すという観点で、適応進化した生殖戦略であると考えられる。棘皮動物での保育習性はウミユリ綱、ウニ綱、ヒトデ綱、クモヒトデ綱、ナマコ綱において見られ、子が保育される場所は、親の体表の棘の間やくぼみ（保育囊）、腕をすぼめて作る空間（保育室）、胃、生殖巣、体腔、体腔内に深く陥入した袋状構造（生殖囊：バルサ）など多様性に富んでいる（Hyman, 1955）。

保育習性を持つクモヒトデは卵胎生で雌雄同体種（雄性先熟雌雄同体種を含める）が多いが（Hendler, 1991）、雌雄異体種

の例もある（Hendler et al., 2001）。雌雄同体種では通常、精巣と卵巣が同時に成熟して生殖を行う。このタイプのよく知られた典型的な種は汎世界種である *Amphipholis squamata* やイソコモチクモヒトデ *A. japonica* であり、1年中連続して生殖行動が見られる（Fell, 1946; Oguro et al., 1982）。

コモチクモヒトデの生殖巣の発達

本種の成体（盤径約5 mm）は2012年1月から2019年2月にかけて、相模湾城ヶ島沖の砂礫質海底（水深約80 m）からドレッジにより採集された（観察個体数98）。盤口側の腕基部には1対計5対10個の生殖裂口が開き、この奥に盲管状のバルサが形成される（図1A）。本種は雌雄同体性で体腔内に精巣と卵巣が形成される（図1B）。生殖期は2月から6月にかけてであり、

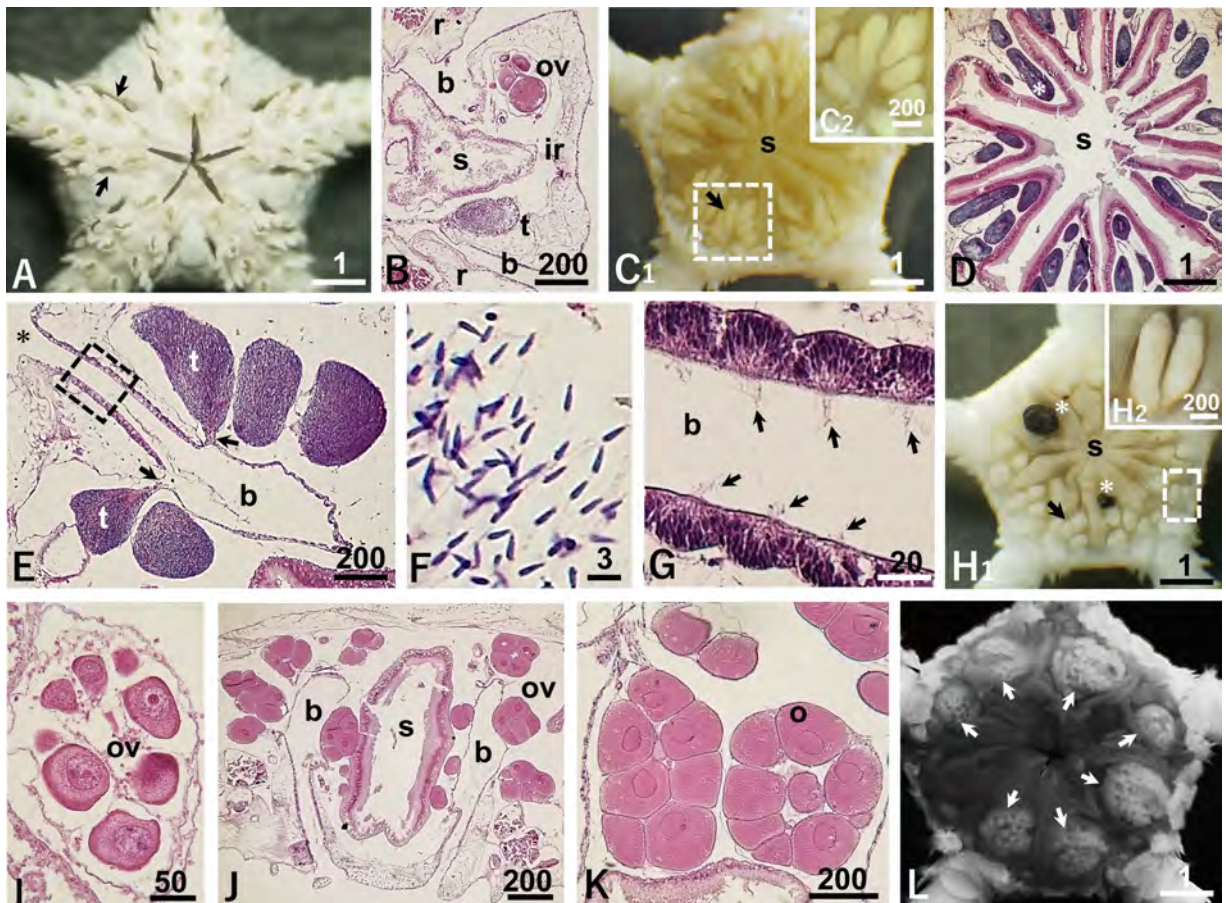


図1 コモチクモヒトデの生殖巣の発達。B, D-G, I, Kは水平断面、Jは縦断面の組織切片観察像（4 μ m, HE染色）。A. 口側腕基部に形成される生殖裂口（矢印）。ここから稚クモヒトデが体外に出る。この奥がバルサで受精後の胚や稚クモヒトデが保育される。B. 精巣（t）と卵巣（ov）。輻部（r）、間輻部（ir）。胃（s）。バルサ（b）。C. 反口側から見た生殖巣。盤を取り除いた個体。C1: 発達した精巣（矢印）。C2: C1枠部の拡大。10月採集個体。D. 胃周囲の発達した精巣（*）。11月採集個体。E. 生殖管（矢印）を経由してバルサ内に開口する発達した精巣（t）。生殖裂口（*）。2月採集個体。F. 放精直前の精子。頭部は円錐形。2月採集個体。G. E枠部の拡大。バルサ壁に形成される纖毛（矢印）。1月採集個体。H. 反口側から見た生殖巣。盤を取り除いた個体。バルサ内に取り込まれた砂利（*）。H1: 発達した卵巣（矢印）。H2: H1枠部の拡大。10月採集個体。I. 形成され始めた卵巣（ov）。6月採集個体。J. バルサ壁に沿って形成される卵巣（ov）。11月採集個体。K. 多数の卵母細胞（o）で構成される成熟した卵巣。2月採集個体。L. 反口側から見た保育されている稚クモヒトデ（矢印）。盤を取り除いた個体。3月採集個体。スケール：mm (A, C1, D, H1, L), μ m (B, C2, E-G, H2, I-K)。

生殖期が終了後再び新たな生殖細胞が形成され始める。採集した個体の解剖および組織切片観察結果より、11月までに精巣と卵巣のどちらかが発達し、ショウジョウバエの蛹状の精巣のみを持つ個体（図1C, D）と、ブドウの房状の卵巣のみを持つ個体（図1H, J）になる。成体反口側の盤を除去すると、バルサ内に複数の砂利が観察された（図1H）。この砂利は生殖裂口を経由してバルサ内に流入したと思われる。このことより、海底に蓄積したデトリタス等の流入も考えられ、バルサ内で保育される胚や稚クモヒトデの栄養源となることが考えられる。

成熟した精巣で作られた精子は生殖輸管を経由してバルサ内に放精され、生殖裂口から体外に放出される（図1E）。本種の精子の頭部の長径は3.4 μ mである。Chia et al., (1975) はクモヒトデ11種（*Amphipholis squamata* も含む）の精子はすべて球形の頭部を持つことを報告している。しかしながら、本種の精子頭部の形態は円錐状である（図1F）。

バルサの奥から稚クモヒトデの出口である生殖裂口の間のバルサ内壁には、所々に纖毛が形成されている（図1G）。これらの纖毛の運動により、体外からバルサ内への海水の流れが引き起こされ（Walker et al., 1989）、保育されている胚や稚クモヒトデに新鮮で酸素を多く含んだ海水が供給されると推測される。

卵巣形成では、6月頃から卵原細胞が体腔内で輪状に配列され（図1I）、約10個の卵原細胞で1個の卵巣が形成される。卵原細胞は11月から翌年2月にかけてさらに発達した卵母細胞（長径約200 μ m）になり、バルサ内壁に沿って並ぶ（図1J, K）。*Amphipholis squamata* では、複数の卵母細胞から最終的に1個の卵母細胞が成熟して受精するが、本種では複数の卵母細胞が同時に成熟する。

本種の親1個体の体腔内に形成される精巣は約70、卵巣は約20である。親1個体のバルサ内で保育される稚クモヒトデは最大18個体である（図1L）。図2に1個体の親のバルサ内に保育される稚クモヒトデを示す。1つのバルサ内では複数の稚ク

モヒトデが保育される場合がある。

本種は精巣と卵巣を持つ雌雄同体種であるが雄性先熟雌雄同体種ではない。前述したように生殖期前には成熟した精巣のみもしくは卵巣のみを持つ個体となるので、“一時的”な雌雄異体種であるといえる。Poulin et al., (1999) は *A. squamata* で分子生物学的解析により、自家受精と他家受精両方の可能性があることを報告している。しかしながら、本種は生殖巣の成熟を精巣、卵巣のどちらか一方に限定することで、結果として他家受精により生殖を行うと考えられる。

コモチクモヒトデの発生

クモヒトデ類の発生様式は、卵径が小さい貧黄卵で産卵数が多く、浮遊幼生であるオフィオブルテウス幼生や纖毛環を形成するピテラリア幼生を経る間接発生型と、卵径が大きい富黄卵で産卵数が少なく、胎生種に代表される直接発生型とに分けられる（山下ら, 1988）。前者は生息範囲を広げることが出来るが、変態までの時間が長い。しかし、後者では、簡略化された発生過程を経るため、変態までの時間は短い。

Hendler (1991) は保育習性を持つクモヒトデ69種をまとめている。また、分類学的データベース WoRMS では *Stegophiura* 属が16種リストに挙げられている（Stöhr et al., 2022）。それらのうち2種（*S. nodosa* および *S. vivipara*）の生殖・発生に関する報告があるが（Mortensen, 1920）、内容は断片的である。また、胎生クモヒトデ *Amphiura carchara* や *Ophioderma wahlbergii* で、若い稚クモヒトデの腕節形成数により、いくつかの発生段階に分けた報告がある（Hendler et al., 2001; Landschoff et al., 2015）。さらに最近になって、相模湾の深海域から胎生種コンジコモチクモヒトデ *Ophiodelos okayoshitakai* が新種記載された（Okanishi et al., 2021）。しかしながら、胎生クモヒトデ類で発生過程が明らかにされているのは *Amphipholis squamata* と *A. japonica* のみにすぎず、これらの種を除いた詳細な発生の報告はない。本研究は *Stegophiura* 属クモヒトデの最初の発生観察である。

保育性クモヒトデ類の発生過程で見られる一般的な特徴として、（1）浮遊性のオフィオブルテウス幼生を生じない、（2）幼生は遊泳する必要がないため、体表面に纖毛帯を生じない、（3）痕跡的な幼生骨片（オフィオブルテウス幼生の骨格に相同）が見られる、（4）子（胚や稚クモヒトデ）が“着生柄：embryonic attachment”により親のバルサ内壁に固定されることなどが挙げられる。

受精はバルサ内で起こり、受精卵は洋梨形の胚（図3A, B, D）に成長する。バルサ内で保育される複数の胚はそれぞれバルサ壁と癒合している（図3A）。また胚の受精膜がバルサ壁と盃状の突起を介して癒合していると思われる組織切片像が観察された（図3B, C）。また、胚内部には幼生骨片に似た組織も観察された（図3D）。洋梨形の胚はオフィオブルテウス幼生を省略して口管足を持つ若い稚クモヒトデとなる（図3E）。1つのバルサ内には複数の発生段階が異なる子が保育され、発生は同調していない。バルサ内の稚クモヒトデはさらに成長し（図3F）、6個の腕節から成る腕を持つ稚クモヒトデに成長した後（図3G）、バルサ内から外部への出口である生殖裂口を通して体外に出る。

コモチクモヒトデとの発生過程の比較のため、雌雄同体性で保育習性を持つ *A. squamata* を福井県越前海岸（2002年8月～2004年3月採集。観察個体数75）および神奈川県三浦市（2015年10月および2016年9月採集。観察個体数20）の岩礁域（水深0.5 m）から採集した。このクモヒトデでは、同一個体内で周年、精子と卵が形成される（図4A）。バルサ内に放出された

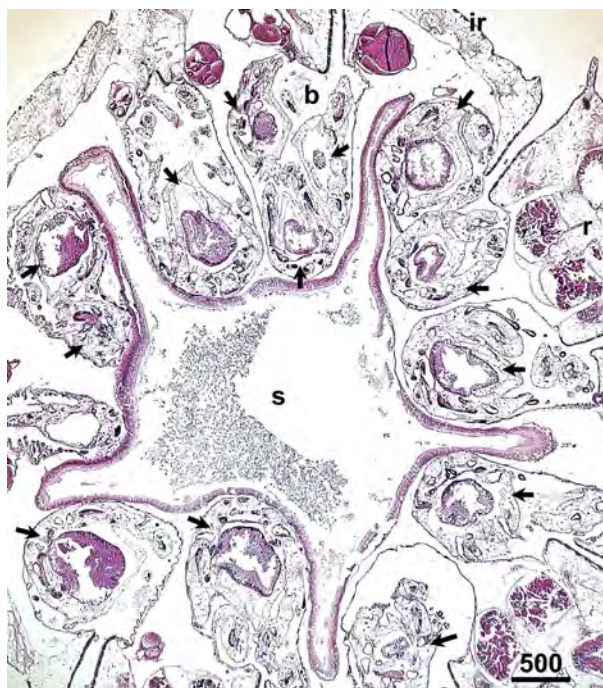


図2 コモチクモヒトデの親1個体中に保育される稚クモヒトデ。盤の水平断面の組織切片観察像（4 μ m, HE染色）。バルサ内に13個体の稚クモヒトデが保育されている（矢印）。親の胃（s）。輻部（r）、間輻部（ir）。バルサ（b）。スケール： μ m。

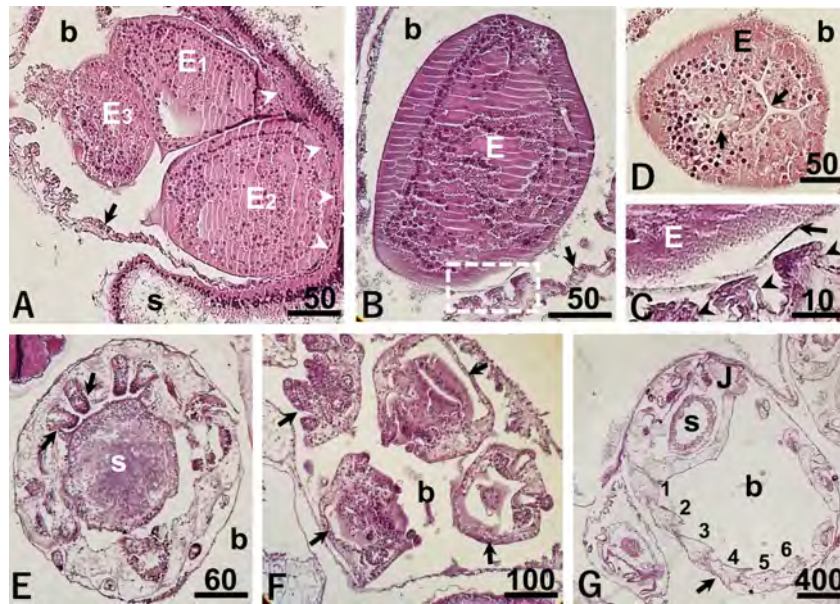


図3 コモチクモヒトデの発生。A, D, E, Gは水平断面, B, C, Fは縦断面の組織切片観察像(4 μ m, HE染色)。A. パルサ(b)内で保育される3つの胚(E1-E3)。矢印はパルサ壁。胚はパルサ壁と癒合している(矢じり)。親の胃(s)。B. パルサ内の洋梨形胚(E)。矢印はパルサ壁。C. B枠部の拡大。胚の受精膜(矢印)が3つの盃状のパルサ壁(矢じり)と癒合していた痕跡が見られる。D. 洋梨形胚(E)。幼生骨片様の組織(矢印)が見られる。E. 若い稚クモヒトデ。口管足(矢印)が形成されている。稚クモヒトデの胃(s)。F. 1つのパルサ内に保育されている4個体のやや若い稚クモヒトデ(矢印)。G. 成長した稚クモヒトデ。6個の腕節(矢印)から成る長い腕が形成されている。スケール： μ m (A-G)。

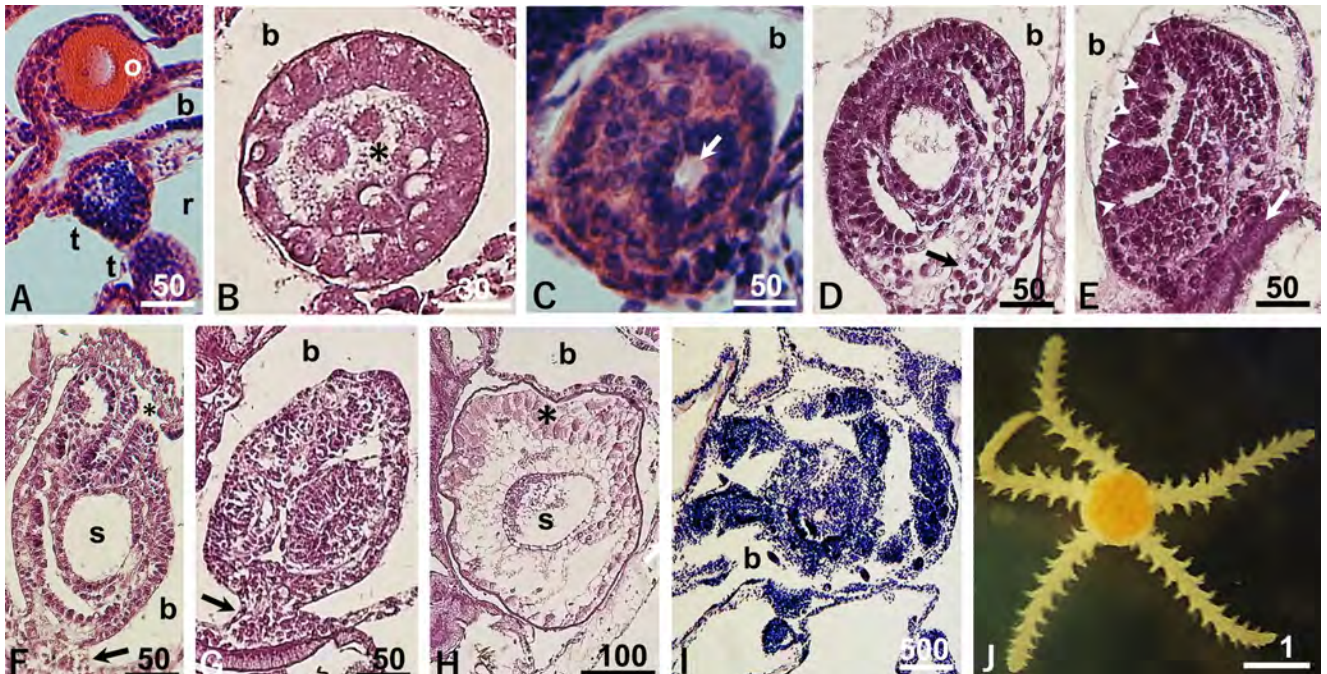


図4 *Amphipholis squamata*の発生。A, C, H, Iは水平断面, B, D-Gは縦断面の組織切片観察像(4 μ m, HE染色)。A. 成熟した精巣(t)と卵母細胞(o)。輻部(r)。パルサ(b)。B. 胞胚。胞胚腔(*)。C. 原腸胚。原口(矢印)が形成されている。D. 体腔嚢が形成されている胚。胚はパルサ壁と癒合している(矢印)。E. 水腔葉(矢じり)が形成されている胚。胚はパルサ壁と癒合している(矢印)。F. 口(*)が形成されている胚。胚はパルサ壁と癒合している(矢印)。G. やや若い稚クモヒトデ。パルサ壁と“着生柄”で繋がっている(矢印)。H. やや若い稚クモヒトデ。反口側の盤に骨板(*)が形成されている。I. 3個の腕節から成る腕を持つ若い稚クモヒトデ。J. 親のパルサから出た直後の稚クモヒトデ。スケール：mm (J), μ m (A-I)。

卵はそこで受精し、胞胚（図4B）、原腸胚（図4C）を経て体腔嚢が形成され（図4D）、さらに5葉の水腔葉を持つ胚となる（図4E）。その後、口が形成され（図4F）、若い稚クモヒトデになる（図4G）。胚はバルサ内で親のバルサ壁と癒合しており（図4D-F）、若い稚クモヒトデでは“着生柄”が観察された（図4G）。その後、反口側に盤を構成する骨板が形成され（図4H）、さらに複数の腕節から成る腕が形成される（図4I）。バルサ内から親体外に出た直後の稚クモヒトデの盤径は0.9 mmである（図4J）。

Amphipholis squamata の発生過程では、受精卵から胞胚、原腸胚を経た後、浮遊性のオフィオプルテウス幼生を生じることなく水腔葉を形成して変態し、その後稚クモヒトデになる。このように、オフィオプルテウス幼生期のみを省略して変態し稚クモヒトデになるので、間接発生型のやや省略されたタイプと言える。また、Fell (1941) は *A. squamata* よりもさらに省略された発生型を持つ例として未記載種“Kirkのクモヒトデ”を報告している。このクモヒトデは非保育性であり、胞胚、原腸胚は見られるが、オフィオプルテウス幼生や水腔葉を形成せずに変態する。また、オキノテヅルモヅル *Gorgonocephalus eucnemis* では胞胚、原腸胚の後、洋梨形、三胚葉形、傘形幼生を経て変態する（Patent, 1970）。コモチクモヒトデでは *A. squamata* や *A. japonica* で見られる5葉の水腔葉を持つ胚は観察されなかった。それゆえ、コモチクモヒトデの発生過程は“Kirkのクモヒトデ”やオキノテヅルモヅルに類似したタイプの可能性がある。

バルサ内での保育

胎生クモヒトデはバルサ内で子を保育する。卵には多量の卵黄が含まれ、あらかじめ発生に必要な栄養は蓄えられている。しかしながら、*Amphipholis squamata* では卵が小さく卵黄の蓄積量が少ないと考えられる。それゆえ、親のバルサ壁から分泌される栄養物質が子に供給されるという（Fell, 1946）。また、子が共生バクテリアを栄養分として取り込んだり、バルサ内を満たす海水中から栄養分を直接吸収することが示唆されている（Walker et al., 1989）。

Amphipholis squamata や *A. japonica* では胚が親のバルサ壁と“着生柄”で繋がっている（Fell, 1946; Oguro et al., 1982）。Murakami (1940) は *A. japonica* で見られるこの“着生柄”を“umbilicus: へそ”と記述している。このような胚とバルサ壁間での“着生柄”を介した結合の意義に関して2つの考え方が提唱されている。1つ目は胚や稚クモヒトデをバルサ内に固定し、それらのバルサ外への流失を防ぐという物理的な機能である。2つ目は親から“着生柄”を経由して胚や稚クモヒトデの成長に必要な栄養物質供給の役目を担うという生理的な機能である。*Amphipholis squamata* や *A. japonica* では、“着生柄”は子をバルサ内に固定するためのアンカーであると考えられている（Fell, 1946; Oguro et al., 1982）。コモチクモヒトデでの連続組織切片像では、親と子がバルサ壁で癒合しており、特異な歪状突起により局所的に結合していると思われる例も観察された。この歪状突起は *A. squamata* での“着生柄”に相当すると考えられる。親と子のバルサ壁での結合は成長した稚クモヒトデになるまで続き、その後“着生柄”による結合ははずれる。Landschoff et al., (2015) は *Ophioderma wahlbergii* の若い稚クモヒトデの反口側に石灰化した柄状の組織が見られることを報告しているが、これは“着生柄”の名残に相当すると考えられる。“着生柄”が親から子への栄養物質供給の経路として機能していることを実験的に示した報告は見られない。ゆえに現時点ではコモチクモヒトデや *A. squamata*, *A. japonica* での“着

生柄”はバルサ内での子の固定に用いられると思われる。今後の展望として、あらかじめ蛍光物質を含ませた餌を親に経口投与により摂取・吸収させ、その後、バルサ内の“着生柄”と子の内部に蛍光が見られるかどうかを観察するなど、蛍光標識法等の可視化技術を用いて検証することが望まれる。

謝辞

コモチクモヒトデの採集では、東京大学大学院理学系研究科附属臨海実験所のスタッフ一同にご協力頂きました。また本稿の執筆にあたり、海辺の自然史研究舎主宰中地シュウ氏にご指導頂きました。厚くお礼申し上げます。

引用文献

- Chia, F. S., D. Atwood and B. Crawford (1975) Comparative morphology of echinoderm sperm and possible phylogenetic implications. *Amer. Zool.* 15: 553-565.
- Fell, H. B. (1941) The direct development of a New Zealand ophiuroid. *Quart. J. micr. Sci.* 82: 377-441.
- Fell, H. B. (1946) The Embryology of the viviparous ophiuroid *Amphipholis squamata* Delle Chiaje. *Trans. Roy. Soc. New Zealand.* 75: 419-464.
- Hendler, G. (1991) Echinodermata: Ophiuroidea. In Giese AC., J. S. Pearse and V. B. Pearse (ed.) *Reproduction of marine invertebrates*. Boxwood Press, Pacific Grove, California. 355-511.
- Hendler, G. and L. U. Tran (2001) Reproductive biology of a deep-sea brittle star *Amphiura carchara* (Echinodermata: Ophiuroidea). *Mar. Biol.* 138: 113-123.
- Hyman, L. H. (1955) Ophiuroidea. In *The Invertebrates: Echinodermata*. vol. 4. McGraw-Hill, London. 589-689.
- Landschoff, L. and C. L. Griffiths (2015) Brooding behavior in the shallow-water brittle star *Ophioderma wahlbergii*. *Invert. Biol.* 134 (2): 168-179.
- Mortensen, T. H. (1920) On hermaphroditism in viviparous ophiuroids. *Acta zool. Stockholm.* 1: 1-19.
- Murakami, S. (1940) On the development of the calcareous plates of an ophiuran, *Amphipholis japonica* Matsumoto. *Jap. J. Zool.* 9: 19-33.
- Oguro, C., T. Shōsaku and M. Komatsu (1982) Development of the brittle star, *Amphipholis japonica* Matsumoto. In Lawrence, J. M. (ed.) *Echinoderms*, Balkema, Rotterdam. 491-496.
- Okanishi, M. and H. Kohtsuka (2021) Description of a new brooding species of *Ophiodelos* (Echinodermata: Ophiuroidea) from Japan. *Zool. Sci.* 38 (4): 1-7.
- Patent, D. H. (1970) The early embryology of the basket star *Gorgonocephalus caryi* (Echinodermata, Ophiuroidea). *Mar. Biol.* 6: 262-267.
- Poulin, E., J-P Féral., M. Florensa and L. Cornudella (1999) Selfing and outcrossing in the brood protecting ophiuroid *Amphipholis squamata*. In Camevali C and Bonasoro (ed.) *Echinoderm Research*, Balkema, Rotterdam. 147-150.
- Stöhr, S., T. O'Hara and B. Thuy (ed.) (2022) *Stegophiura Matsumoto*, 1915. In *World Ophiuroidea Database*. Accessed through: <http://www.marinespecies.org/ophiuroidea/aphia.php?p=taxdetails&id=123576> on 2022-02-18.
- Walker, C. W. and M. P. Lesser (1989) Nutrition and development of brooded embryos in the brittlestar *Amphipholis squamata*: do endosymbiotic bacteria play a role? *Mar. Biol.* 103: 519-530.
- 山下正兼・岩田文男 (1988) 15. 棘皮動物, C. クモヒトデ (蛇尾) 類. 無脊椎動物の発生 下. 団 勝磨他編, 培風館, 東京. 357-367.

2022年度研究助成課題が決定しました

2022年度の研究助成は、個別研究助成課題 50 課題・育成研究助成 20 課題の応募があり、理事会で審議の結果、次の通り決定しましたのでお知らせします（応募順、申請時の所属）。高い評価を得た課題が多かったため、育成研究助成は予定より 1 件多く採択されました。

個別研究助成（1年間）

氏 名	所 属	課 題	助成金額 (万円)
山守 瑠奈	京都大学瀬戸臨海実験所 助教	日本列弧におけるウニの巣穴の住み込み共生生物の多様性の解明	70
赤木 知裕 共同研究者：大高 明史、 高辻 渉	和歌山県工業技術センター地域資源活用部 主任研究員	排水処理に有用なウスベニイトミミズ（環形動物門貧毛綱ミズミミズ科）の生活史特性の解明	70
小木曾 正造 共同研究者：鈴木 信雄、 服部 淳彦、平山 順	金沢大学総合技術部 技術専門職員 金沢大学大学院自然科学研究科 博士後期課程 2 年（社会人）	特異的に浅海に生息するマシコヒゲムシ（環形動物シボグリヌム科）の光環境への適応に関する研究	70
白木 祥貴 共同研究者：角井 敬知、 下村 通誉	北海道大学理学院 修士課程 1 年	浅海性ウミナナフシ類の多様性の解明	70
高野 剛史	公益財団法人 目黒寄生虫館 研究員	寄生性腹足類における宿主上での棲み分けの検討	70
村山 慶季 共同研究者：半澤 直人	山形大学大学院理工学研究科 博士前期課程 1 年	ビゼンクラゲの再記載・有明海産種の新種記載のための調査研究	69.9
菅 孔太郎	岩手医科大学教養教育センター生物学科 ポスト・ドクター	マングローブに生息する朽木利用性多毛類の分類学的研究	70
福家 悠介	京都大学大学院理学研究科 博士課程 3 年	日本におけるミナミヌマエビの系統地理と近縁外来種の侵入状況	70
山本 心	広島大学統合生命科学研究所 博士課程前期 1 年	サンゴ礁生態系におけるシャコガイ類の役割	69.3
岸本 真琴	北海道大学水産科学院 博士後期課程 1 年	ミトコンドリア DNA の COI およびコントロール領域に基づく日本産ミズダコ集団構造	66.8

育成研究助成（2年間、金額は 1 年目交付額）

氏 名	所 属	課 題	助成金額 (万円)
古川 真央	琉球大学熱帯生物圏研究センター瀬底研究施設 研修生（博士課程入学見込み）	生殖から探るミドリイシ属サンゴの種分化機構の解明	94.7
剣持 瑛行	東海大学大学院 生物科学研究科 博士課程 2 年	海産枝角類の食性と海洋食物網における役割の解明：メタゲノム解析と安定同位体比分析による多角的アプローチ	100
吉村 太郎	東京大学大学院理学系研究科 修士課程 1 年	化学合成貝類におけるバイオミネラル化を通じた硫黄毒機構	87.4
北畠 京祐	東邦大学大学院理学研究科 博士後期課程 1 年	環境特性の違いが海洋底生生物の sedimentaryDNA の動態に及ぼす影響—干潟最大の巣穴形成 “アナジャコ <i>Upogebia major</i> ” の生息量の迅速定量法の開発を目指して—	100

編集後記

表紙のウミウシは頭楯目カノコキセワタ科のミョウジンツバメガイです。本種の体色は、通常は黒色のみですが、表紙のように白斑が散在するものや、体が灰色で黒色の縁がある橙色の斑点が散在するものなど、さまざまなようです。研究紹介のアデヤカイロウミウシ類とはグループが大きく異なり、触角や二次鰓はありません。主に砂底で見られ、無腸動物（うみうし通信 No.107 参照）を餌とします。

今年は、5月21日に親子向け観察会（わくわくウォッチング）を無事に開催することができました。3年ぶりの実施で、フィールドで生物を見る楽しさを久々に感じることができました。フィールドで研究をされている方たちも動きやすくなったのではないかと思います。今年度の助成課題もよい成果が得られることを願っております。