

y 幼生——謎の甲殻類幼生

伊 藤 立 則

Y-larvae — enigmatic crustacean larvae.

Tatsunori Itô

最近欧米で発表された甲殻類の系統・進化に関する論文や著書の中に、y 幼生 (y-larvae, あるいは nauplius y, cypris y) という動物がしばしば登場している (例えば, Hessler 1982, Grygier 1983 b, 1984)。また、ごく最近出版された甲殻類の分類の教科書 (F. R. Schram 1986) では、5頁にわたって y 幼生を詳しく紹介している。この y 幼生という動物、あまり聞き慣れない名前だが、実は前世紀末に大西洋のプランクトン中から発見されたもので、大変古い歴史を持っている。しかも、何人かの欧米の研究者の努力にもかかわらず未だにその親が分からないという、謎の動物である。一方、日本はプランクトンの研究では世界でも屈指の先進国であるが、なぜかこれまで y 幼生について注目する人がいなかったらしく、筆者ら (Itô & Ohtsuka) が1984年に田辺湾からその1種を初めて報告するより前に、日本で y 幼生の記述をしていたという文献は見当たらない。ところが筆者の最近の研究結果では、y 幼生は沿岸プランクトンとしてごく普通にいるものであり、また室内で発育させる試みもかなり成功して、いろいろな事実が分かるようになってきた。この小文では、ここ数年の間に明らかになった最新の情報を交えながら、まだ日本では馴染みのないこの y 幼生を紹介してみたい。

y 幼生というこの一風変わった名前、実は昔のプランクトン学者として有名なハンセン氏 (H. J. Hansen) の命名によっている。彼は

1899年に、大西洋のプランクトン中に出現するいろいろな甲殻類幼生に関する論文を発表しているが、その中で同定できない幼生に、 α , β , γ , とか x , y , といった記号を付けて区別した。それらの大部分は、ある種の橈脚類の幼生であったり蔓脚類の幼生であることが後に分るが、y の記号を付けられた幼生 (原文では Larven vom Typus y, つまり y (イプシロン) 型幼生) の正体だけがはっきりしなかった。それが今回紹介する y 幼生である。

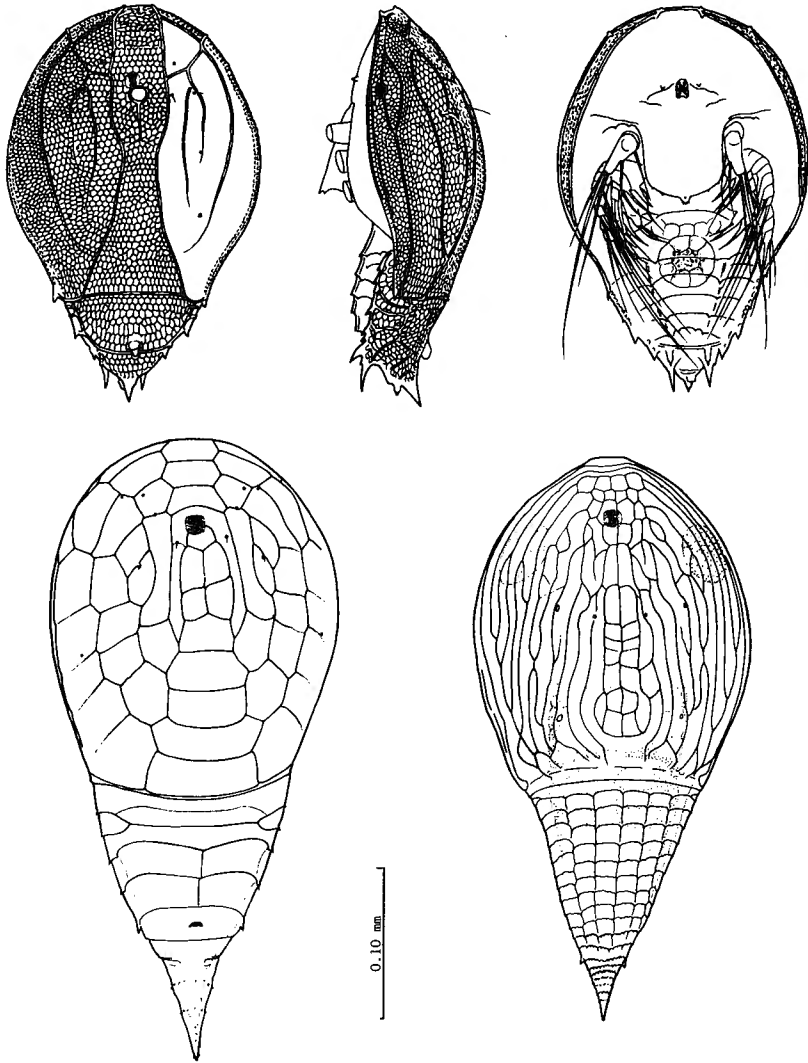
ハンセン氏が y 幼生としたものはいくつかのノープリウス期であり、西インド諸島、南大西洋、及びドイツのキール湾で得られた標本に基づいている。後でまた述べるが、これらの y 幼生は、一般的にはフジツボ、カメラノテなど蔓脚類のノープリウス幼生に似ているが、いくつかの点で当時知られていた蔓脚類の幼生とは明らかに違っていた。特に、その背面にある顕著な網目状の彫刻は、他に全く例のないものであった。そこでハンセン氏は、y 幼生はプロテオレパスの幼生ではないかと考えた。このプロテオレパスというのは、かのチャールズ・ダーウィン (Darwin 1854) が西インド諸島で発見した小さな甲殻類で、エボンガイ類の1種に寄生していた。学名を *Proteolepas bivincta* と言い、この1種だけで蔓脚類の中の無脚類 (Apoda) を構成するとされていた。プロテオレパスは発生が全く分らず、またダーウィン以後1度も発見されず、謎の動物であった。このプロテオレパス

と y 幼生を結付けるはっきりした根拠は何もなかったが、ハンセン氏の想像に従って、y 幼生はプロテオレパスの幼生として時々文献上に現われることになった。例えば、アドリア海でこのノープリウス幼生を発見したストイアー (Steuer 1905) は、それに *Proteolepas hansenii* という学名を与え、新種として発表している。しかし、y 幼生をプロテオレパスだとすることへの疑問は当然存在し、この属名を使わずに『ハンセン氏の y 幼生』 (Hansen's y larva) といった表現をする人もいた (例えば McMurrich 1917)。ところが最近、ダーウィンが報告したプロテオレパスは蔓脚類ではなく等脚類の誤りだったことが明らかになり (Bocquet-Védrine 1972)、無脚類もプロテオレパスという属名も消滅してしまった。また、等脚類はノープリウス幼生を決して出さないの、y 幼生が等脚類であるプロテオレパスの幼生であるという可能性は、完全に無くなってしまった。

ところで y 幼生の研究で画期的な出来事となったのは、ノープリウス期に続く発育期の発見である。それはデンマークのブレスチアーニ氏 (Bresciani 1965) がプランクトンの中から発見したわずか 1 個体の標本で、彼はそれをキプリス幼生 (cypris larva) として報告した (cypris を英語ではサイプリスと読むが、日本語の用語としてはキプリスが通用しているので、以後これに従う)。キプリス幼生とは、本来蔓脚類のノープリウス幼生に続く発育期を指し、2 枚の殻に包まれた体を持つものである。ブレスチアーニ氏が彼の標本をキプリス幼生だとしたのは、それが 2 枚に分れた殻を持つと見たためであるが、それは誤りで、実は 1 枚の殻 (正確には背甲) しか持っていない。それはともかく、彼が発見した 1 個体のキプリス幼生は体表に顕著な彫刻を備え、ノープリウス期である y 幼生の特徴的な彫刻との関連を伺わせるに十分なものであった。また、このキプリス幼生とハンセン氏の

y 幼生を結付ける根拠は、もう一つあった。それは、古くカナダで y 幼生の中に次の発育期の体が準備されている個体が発見されており (McMurrich 1917)、それと似ていた事である。ブレスチアーニ氏の想像が正しかったことは、筆者が 1984 年に室内で幼生の変態過程を追跡することに初めて成功し、完全に証明された (Itô 1984 b)。ブレスチアーニ氏が発見したのと同様のキプリス幼生は西インド諸島でも発見されており、プランクトン中から得られた 4 個体に基づいた詳しい記載が、ノルウェーのシュラム氏 (T. A. Schram 1970) によってなされている。シュラム氏は、いわゆる蔓脚類のキプリス期から区別するために、それを cypris y と呼んだ。筆者は彼の表現に従って、この動物のノープリウス期を『ノープリウス y』、それに続く発育期を『キプリス y』と呼んでいる (伊藤 1986)。名前はともかく、キプリス y の発育期によって y 幼生は再び甲殻類研究者の間で注目されるようになり、最初に述べたように、現在いろいろ議論されているのである。分類としては無脚類もプロテオレパスも消えてしまったので、それに代わるものとしてファクトテクタ (Factotecta) という名称が上目として Grygier (1985) によって提出され、また属としては筆者がハンセノカリス (*Hansenocaris*) を日本産の種に基づいて創設した (Itô 1985)。

ノープリウス y は、0.2 mm から 0.5 mm ぐらいの体長で、円盤状や洋梨状の形をしていることが多い。第 1 図に筆者が田辺湾から報告した 3 種のノープリウス y を示してあるが、これは田辺湾にいるノープリウス y のほんの一部にすぎない。しかし、いずれも背面に特徴的な彫刻を備えており、これによって他の甲殻類のノープリウス幼生とは簡単に区別がつく。彫刻を無視すれば蔓脚類のノープリウス幼生にかなり似ているが、蔓脚類の場合は前側突起と呼ばれる対を成した突起があるのにノープリウス y にはそれがないので、



第1図 田辺湾で発見された3種のノープリウスy. 上段は同じ個体の背面, 側面, 腹面を示す.
(Itô 1986 による)

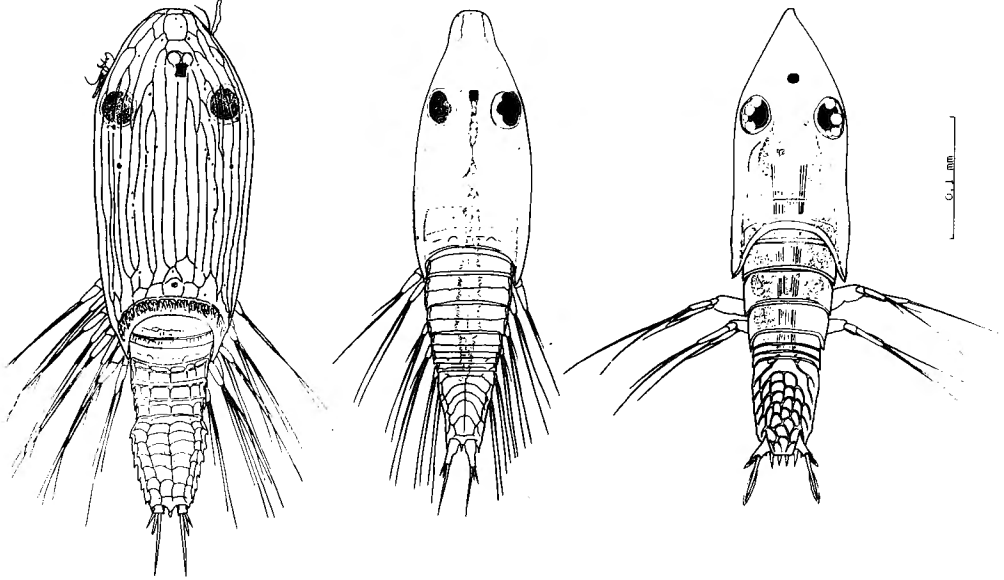
この点でも明らかに違う。付属肢は第1触角, 第2触角, 大顎, の3対のみで, 第2触角と大顎は基本的には同じ構造をしている(第1図を参照)。これまで筆者が観察した限りでは(例えば Itô 1984 a), y 幼生のノープリウス期は全て5期で, その間に第2触角と大顎は全く形を変えない, ただ第1触角だけは刺毛数の増加による形態の変化があるので, この点と体表の彫刻の状態を知ることによって, 各発育期を識別することが可能である。

ノープリウスyには, 餌をとる種類と, 餌をとらずに卵黄栄養だけで発育する種類があり, 後者では脱皮をしても体が大きくならない例が多い。また卵黄栄養で成長する種では脱皮間隔が極端に短いことがあり, 1日に3回も脱皮した例すらある。ただし, そのような場合でも第5期はやや長く, 次のキプリス期になるまで数日を要する。種類によって違うが, 第1ノープリウス期からキプリス期になるまでの日数は, 大体1週間から10日で

ある。

一方、キプリスyの体はノープリウスyより複雑な構造になっており、第2図に示したような形で代表される。これらは田辺湾で得

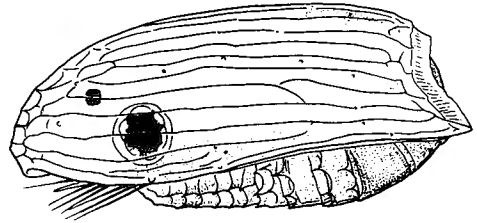
られたもので、いずれもすでに報告されている(Itô & Ohtsuka 1984, Itô 1984 a, 1985)。このほか、もう1種が現在印刷中の論文で発表される予定になっており (Itô, in press),



第2図 田辺湾で発見された3種のキプリスy 左より, *Hansenocaris pacifica* Itô, *H. rostrata* Itô, *H. acutifrons* Itô. (Itô & Ohtsuka 1984, Itô 1984 a, Itô 1985 による)

さらに野外で採集されて未報告のものや室内でノープリウスから変態させて得られたものも含めると、田辺湾に産するキプリスyは10種を越している。図に示した種類の体長は大体 0.35 mm から 0.37 mm の範囲だが、未報告の種類では、もっと大きなものや小さなものがある。行動は活発で、素早く泳ぐことができる。また、時々腹部を強く前方に折曲げる行動を示し、これを bending behavior と呼んでいる (Itô 1984 a)。その1例を第3図に示してあるが、腹部は背甲の中に隠れ、フジツボのキプリス幼生か貝虫類のように見える。

キプリスyの体は、彫刻を備えた1枚の大きな背甲。目立つ1対の複眼と1個の小さなノープリウス眼、爪を備えた第1触角、6対の2叉型遊泳肢、3個の短い体節と1個の大きな体節からなる腹部、そして末端の叉肢、



第3図 bending behavior を示すキプリスy.

などで基本的には特徴づけられる。ただし、現在印刷中の論文にある種類では腹部の体節が2節しかなく、また未発表のある種では複眼がなく、代わりに良く発達した1個のノープリウス眼を持つ。キプリスyの頭部には、第2触角と大顎、及び他の口器に相当する付属肢がなく、ただ数本の棘を備えた大きな突起 (oral cone と呼ぶ) が第1触角の後ろにあるだけである。これはノープリウス期の上唇が変形して出来たものであることが、脱皮

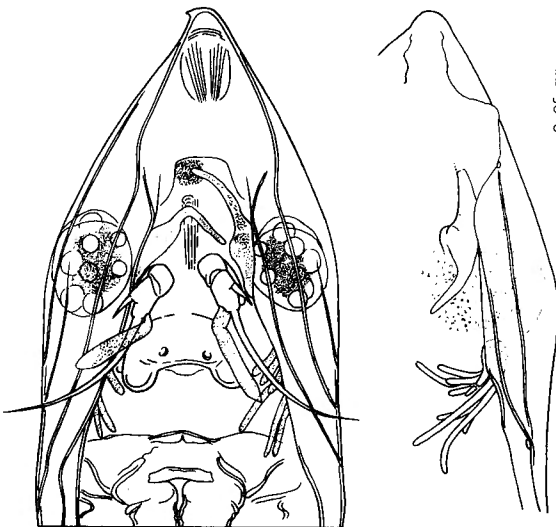
直前の個体の観察から確認されている（未発表）。さらにキプリスyの形態的特徴としては、複眼の後ろから出る細い糸の束のような構造物が目目に値する（第4図参照）。これを筆者は、postocular filamentary tuft (Itô 1985), または糸状突起束（伊藤 1986）と呼んでいる。最初、糸状突起束は種類によって有ったり無かったりするものかと思っていたが（Itô 1985), むしろキプリス期になってからの時間に関係していて、キプリス期への脱皮をした直後にはほとんどの種類で存在し、またノープリウス期の第2触角と大顎の痕跡に関係していることが現在では分っている（未発表）。雌雄についてはこれまで全く分らなかったが、未発表の1種で第1腹節に交尾器を持つ例を発見したので、雌雄を識別できる可能性が出てきた。

ところでキプリスyの複眼の内側には、前後に分岐した比較的柔かい突起が出ている（第4図）。これを筆者は、bifurcate paraocular process (Itô 1985), 又は複眼付属2又型突起（伊藤 1986）と呼んでいる。この2又型突起の存在は、筆者が1985年に初めて

発表するまで知られていなかったものだが、少なくとも筆者が調べたキプリスyでは例外なく存在した。しかも、複眼を持たない未報告のキプリスyでも、あるべき位置に立派な2又型突起を備えていた。実はy幼生の正体を考える上で、この複眼付属2又型突起は非常に重要な意味を持ち、囊胸類で『第2触角』だと言われてきたものと同じであることが指摘されている（詳細は、伊藤 1986を参照）。囊胸類というのは、主として棘皮動物や腔腸動物に寄生する甲殻類で、以前は蔓脚類の中の1群とされていたものであるが、キプリスyを最初に報告したブレシアニ氏（前出）がy幼生の正体として最も可能性の高いものとして考えていた動物群である。

現在、y幼生と囊胸類を結付ける考えに反対する人もいるが（例えば Grygier 1984), 筆者には、両者の共通性は非常に強いように思える。特に、最初両者を区別する大きな差だと考えていたいくつかの形質が次々と崩れていくのを見てみると、益々その感じが強くなる。例えば、囊胸類には複眼が無くてもキプリスyには複眼がある、というのが一つの大きな

違いであったが、たった2例だが囊胸類のキプリス期で複眼を持つものが発見されており（Grygier 1983; Halberg et al. 1985), また逆に、前に述べたように未報告のキプリスyでは複眼を持たないものが発見されている。つまり、複眼の有無は、両者を分ける決定的な差ではなくなってきた。また、キプリスyの複眼付属2又型突起は囊胸類の『第2触角』とされていたものと比べるとかなり小さく、それらが同じものだとしても一応大きさの点では違っていた。しかし、現在印刷中のキプリスyは、非常に良く発達した複眼付属2又型突起を持っている。同様の大きな2又型突起は別の未報告のキプリスyでも発見されており、この大き



第4図 *H. acutifrons* の頭部腹面。右は解剖したもので、複眼付属2又型突起と糸状突起束が見える。（Itô 1985 による）

さの違いも根本的な差にはならない。今もって重ならない決定的部分は、囊胸類が2枚に分れた背甲を持ちキプリスyが1枚の背甲を持つ、という点だけのように思える。この問題は、最終的にはキプリスyを成体まで育てるか囊胸類の中からy幼生を出す種類を発見するかしなければ結論は出ないが、筆者には今、両者は限り無く互いに近付きつつあるように思える。

数年前まではy幼生は極めて珍しい動物だと考えられていたが、少なくとも田辺湾では割と普通にいるものであった。現在、田辺湾は世界で最も多くのy幼生が発見されている場所であり、外国にいるこの類の研究者にとっては非常に魅力的な所であるに違いない。しかも、ノープリウスyの発育の速さを考えれば、y幼生が非常に遠くから流れて来るという可能性はあまり高くない。むしろ、そう遠くない所に親がいる、と考える方が妥当であろう。近い将来、y幼生を出す動物が田辺湾付近から発見され、y幼生の正体が完全に解明される日が来るかも知れない。

引用文献

- Bocquet-Védrin, J. 1972. Suppression de l'ordre des Apodes (Crustacés Cirripèdes) et rattachement de son unique représentant, *Proteolepas bivincta*, à la famille des Crinoniscidae (Crustacés Isopodes, Cryptonisciens). C. R. Acad. Sci. Paris, Sér. D, 275 : 2145-2148.
- Bresciani, J. 1965. Nauplius "y" Hansen. Its distribution and relationship with a new cypris larva. Vidensk. Medd. Fra Dansk Naturh. Foren., 128 : 245-258, pl. XL.
- Darwin, Ch. 1854. A monograph on the Subclass Cirripedia. Vol. II. Pp. i-viii, 1-684, pls I-XXX. Ray Society, London.
- Grygier, M. J. 1983 a. A novel, planktonic ascothoracid larva from St. Croix (Crustacea). J. Plank. Res., 5 : 197-202
- 1983 b. Ascothoracida and the unity

of Maxillopoda. Pp. 73-104. In : Crustacean Phylogeny. F. R. Schram ed. A. A. Balkema, Rotterdam.

- 1984. Comparative morphology and ontogeny of the Ascothoracida, a step toward a phylogeny of the Maxillopoda. Pp. i-xxi, 1-417. Ph. D. Thesis. University of California, San Diego.
- 1985. Comparative morphology and ontogeny of the Ascothoracida, a step toward a phylogeny of the Maxillopoda. Diss. Abst. Int., 45(8) : 2466 B-2467 B.
- Hallberg, E., R. Elofsson & M. J. Grygier. 1985. An ascothoracid compound eye (Crustacea). Sarsia, 70 : 167-171.
- Hansen, H. J. 1899. Die Cladoceren und Cirripeden der Plankton-Expedition. Ergebn. Plankton-Exp. Humboldt-Stiftung, 2(G. d) : 1-58, pls I-IV.
- Hessler, R. R. 1982. Evolution within the Crustacea. Part 1 : General ; Remipedia, Branchiopoda, and Malacostraca. Pp. 150-185. In : The Biology of Crustacea. Vol.1. E. E. Bliss ed. Academic Press, New York, etc.
- Itô, T. 1984 a. Another cypris y from the North Pacific, with reference to the bending behavior exhibited by a cypris y specimen of the formerly described type (Crustacea : Maxillopoda). Publ. Seto Mar. Biol. Lab., 29 : 367-374.
- 1984 b. Nauplius y and cypris y (problematic crustacean larvae) from Japan. Zool. Sci., 1 : 1000.
- 1985. Contributions to the knowledge of cypris y (Crustacea : Maxillopoda) with reference to a new genus and three new species from Japan. Spec. Publ. Mukaishima Mar. Biol. Stn, 1985 : 113-122.
- 1986. Three types of "nauplius y" (Maxillopoda : Facetotecta) from the North Pacific. Publ. Seto Mar. Biol. Lab., 31 : 63-73.
- in press. A new species of "cypris y" (Crustacea : Maxillopoda) from the North Pacific. Publ. Seto Mar. Biol. Lab., 31 : 333-339.
- 伊藤立則 1986. 橈脚類(甲殻類)の系統と起源. 昭和60年度科学研究費補助金(一般研究C)研究成果報告書. Pp. i-ii, 1-

31. 京大理学部.
- Itô, T., & S. Ohtsuka 1984. Cypris y from the North Pacific (Crustacea : Maxillopoda). Publ. Seto Mar. Biol. Lab., 29 : 179-186.
- McMurrich, J. P. 1917. Notes on some Crustacean forms occurring in the plankton of Passamaquody Bay. Proc. Roy. Soc. Canada, Ser. 3, 11 (IV) : 47-61.
- Schram, F. R. 1986. Crustacea. Pp. i-xiv, 1-606. Oxford University Press, New York and Oxford.
- Schram, T. A. 1970. Marine biological investigations in the Bahamas. 14. Cypris y, a later developmental stage of nauplius y Hansen. Sarsia, 44 : 9-24.
- Steuer, A. 1905. Über eine neue Cirripeden larve aus dem Golfe von Triest. Arb. Zool. Inst. Univ. Wien, 15 : 113-118.

