

単体性ホヤ・エボヤ, *Styela* *clava*にみられる持続性噴出運動の特性

誌名	水産増殖
ISSN	03714217
著者名	荒井,永平 刈田,啓史郎 星合,愿一 片山,知史 星野,善一郎
発行元	水産増殖談話会
巻/号	47巻1号
掲載ページ	p. 65-69
発行年月	1999年3月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



単体性ホヤ・エボヤ, *Styela clava* にみられる 持続性噴出運動の特性

荒井永平・刈田啓史郎・星合愿一・片山知史・星野善一郎

(1998年11月13日受理)

Characteristics of the Tonic Squirting in the Solitary Ascidian, *Styela clava*

Nagahira ARAI^{*1}, Keishiro KARITA^{*2}, Gen-ichi HOSHIAI^{*3},
Satoshi KATAYAMA^{*4}, and Zen-ichiro HOSHINO^{*5}

Abstract: Physiological characteristics of the solitary ascidian, *Styela clava*, were examined. Tonic squirtings were found by monitoring intrabranchial pressure changes and volume of continuously ejected sea water. Tonic squirting had lower intrabranchial pressure, longer duration, and longer interval than phasic one. Tonic squirting was not evoked by any somatosensory stimulation. These results suggest that tonic squirting has a different role and is controlled by a different nervous system from the phasic squirting.

Key words: *Styela clava*; Tonic squirting; Intrabranchial pressure; Ejected sea water

ホヤ類は海水域に生息する付着動物であり、入出水孔を通じて海水の交換を行っている。ホヤ類は、入水孔、出水孔が開いていれば、鰓嚢壁の鰓孔の縁に並んでいる繊毛がおこす水流によって、海水が入水孔を通じて鰓嚢内に入り、呼吸および摂食を行うことができる。しかし、ホヤ類は、この繊毛がおこす水流による海水の取り込みや排出だけでなく、入出水孔における噴出運動 (squirting) を行うことが知られている。ホヤ類の噴出運動の機能については、不適な食物の排出¹⁾、食物摂取²⁾、出水した海水の再入水防止³⁾、体内老廃物や疑糞の排出⁴⁾などの説がある。我々はこれまで、マボヤの噴出運動の特性を把握するために、簡便かつ長期間測定可能な、体内圧測定による噴出運動の測定方法を開発した⁵⁾。さらに同法を用いてマボヤの噴出運動には、エボヤ、*Styela clava*⁶⁾や *Phallusia*

mammillata^{7,8)}と同様に、大小2種類の噴出運動が存在すること、噴出の回数は昼に多く日周性のパターンをもつこと、さらにその増減は光にコントロールされていることを示した (片山ら、未発表)。しかし、大小それぞれの噴出運動の特性や機能については、マボヤのみならず他のホヤにおいても不明な点が多く残されている。

本研究は、噴出運動の特性を明らかにするために、日本沿岸に広く分布するエボヤについて、噴出の継続時間をもとに類別化し、それぞれについて、体内圧変化と排出水量を測定した。その結果、これまで記載されていなかった持続性の噴出運動の存在が見出されたので、その特徴を報告する。なお、われわれとは異なる方法を用いてエボヤの噴出運動を観察した Yamaguchi⁶⁾による報告の結果との比較検討もおこなった。

*1 東北大学農学部付属海洋生物資源教育研究センター (Education and Research Center of Marine Bio-resources, Faculty of Agriculture, Tohoku University, 15 Konorihama, Onagawa, Osika, Miyagi 986-2242, Japan).

*2 東北大学歯学部生理学教室 (Department of Physiology, Tohoku University School of Dentistry, 4-1 Seiryō-machi, Aoba, Sendai, Miyagi 980-8575, Japan).

*3 宮城県内水面水産試験場 (Freshwater Fisheries Research Station of Miyagi Prefecture, Hatasaka, Yoshida, Taiwa, Kurokawa, Miyagi 981-3625, Japan).

*4 東北大学農学部資源生態学教室 (Department of Applied Bio-sciences, Faculty of Agriculture, Tohoku University, 1-1 Tsutsumidori Amamiya, Aoba, Sendai, Miyagi 980-8575, Japan).

*5 岩手大学教育学部生物学教室 (Department of Biology, Faculty of Education, Iwate University, 3-18-33 Ueda, Morioka, Iwate 020-8550, Japan).

材料および方法

今回のエボヤについての実験は、基本的にマボヤでの体内圧測定法⁵⁾に準じておこなった。実験に用いたエボヤは、宮城県女川湾の養殖筏のロープに付着していた個体で、体重は10~20 gであった。それらを、東北大学農学部附属海洋生物資源教育研究センターにおいて、海水(水温20°C, 1998年7~9月)で流水飼育した。付着根を水中ボンンドで固定し、体を垂直に保持して数日間から数週間の馴致をおこなった後、実験に供した。体内圧を測定するために、出水孔に三方コネクター(直径3 mm)の一端を挿入し、血圧トランスジューサー(Statham transducer)に接続した。なお、三方コネクターと出水孔との固定は自己融着絶縁テープで固定した。センサーからの出力はキャリアーアンプ(東京測機研究所製 S-334型)で増幅しレコーダー(東亜電波工業製)によって記録した(チャート速度は60 mm/h, ただし必要に応じて変化させた)。なお、噴出運動(squirting)の時に糞塊や精子、卵などが排出できるようにするため三方コネクターの一方は開放とした。一回ごとの排出水量は、出水孔から排出された海水を取り、重量を測定することによって求めた(Fig. 1)。

結果

持続性噴出運動 エボヤの噴出運動にともなう体内圧の変化が記録された。噴出運動の時間間隔は一定ではなく、体内圧変化の大きさやその持続時間に、いくつか異なるものが観察された。Fig. 2は噴出運動によ

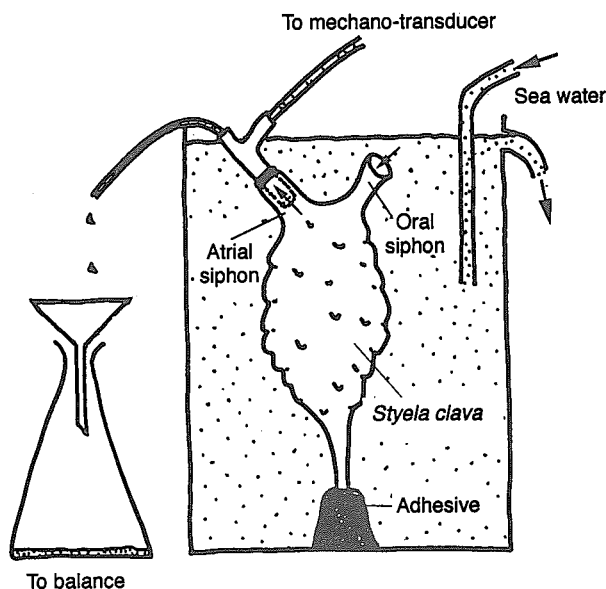


Fig. 1. Diagram of method for measuring intrabranchial pressure and collecting ejected sea water in *Styela clava*.

る体内圧変化反応の持続時間の長さの組成である。6個体中全ての個体で体内圧の持続時間による出現頻度分布が単峯型ではなく、2峯型であった。短時間のモードを構成する反応を一過性噴出運動(Phasic squirting), 長時間のモードを構成する反応を持続性噴出運動(Tonic squirting)とした。次に、体内圧変化の相対的大きさ(最大圧変化に対する相対値)の組成を調べてみたところ、一過性噴出運動では6例中5例が2峯型で、大小2群に分けられた。しかしながら、持続性噴出運動の組成は単峯型を示し、その大きさは一過性噴出運動での小群に相当するものであった。

速いチャート速度で記録すると、噴出運動の特徴

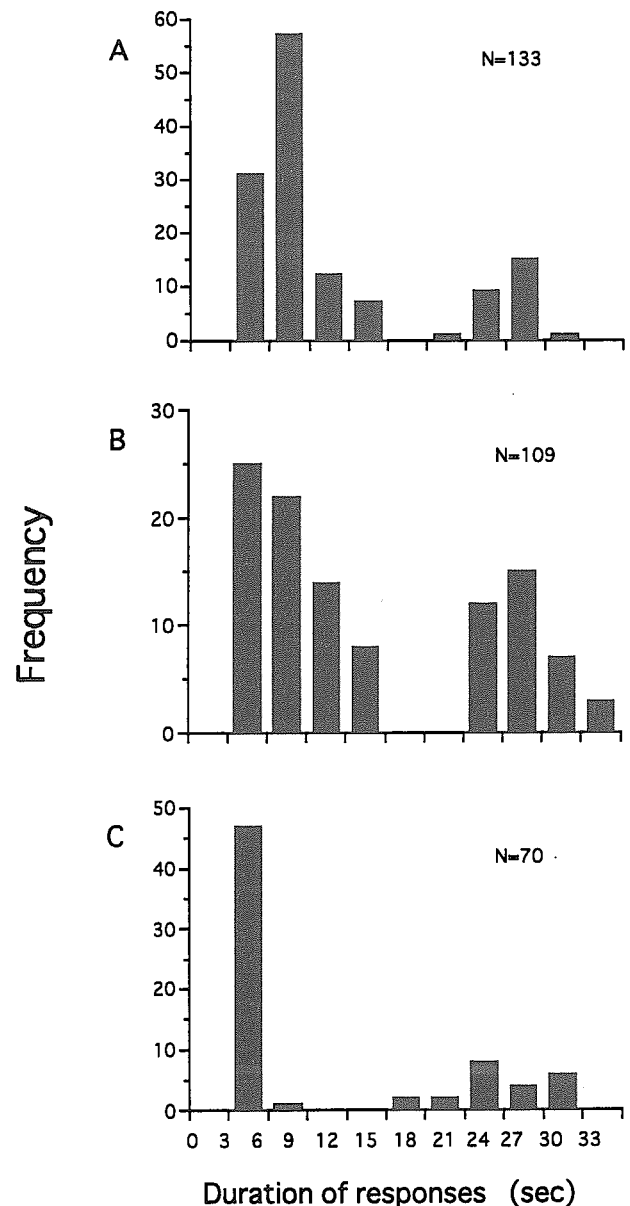


Fig. 2. Frequency distributions of durations of the intrabranchial pressure changes associated with squirting in three individuals.

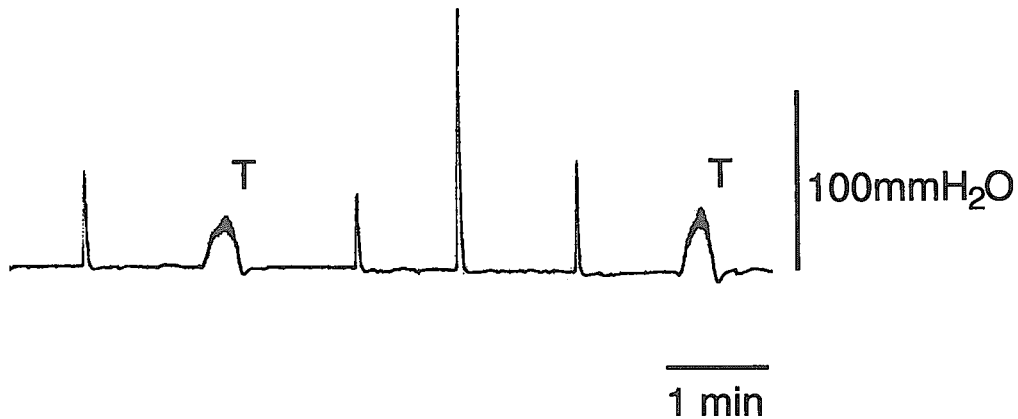


Fig. 3. Intrabranial pressure changes induced by spontaneously squirting in *Styela clava*. Tonic squirtings are labelled by T.

がよくわかる (Fig. 3)。持続性噴出運動 (T) における体内圧はゆっくりと増加し、頂上で一定時間振動した後ゆっくり減少した。また、一過性噴出運動の反応は、速い速度で増加し、頂上で圧を持続することなく、再び速い減少の経過をとった。したがって、持続性噴出運動反応はその形から、容易に一過性噴出運動と識別できた。噴出運動の持続時間は個体差はあるものの、その多くは、持続性噴出運動は長く 15~42秒で、一過性噴出運動は短く 2~14秒であった。また全噴出運動の発生頻度は30~55回/時であった。なお観察したエボヤ17個体の内で、明らかに持続性噴出運動が確認できたものは16例 (94.1%) で、持続性噴出運動が見られなかったものは1例 (5.9%) に過ぎなかった。

噴出運動の時間間隔 噴出運動はそれぞれ、固有の時間間隔をもって発生していた。Fig. 4に噴出運動の時間間隔組成を3個体のエボヤで表わした。持続性噴出運動の平均間隔は 3.69 ± 1.19 分 ($n=3$) であるのに対し、一過性噴出運動は 1.67 ± 0.89 分であり、持続性噴出運動の方が明らかに長い時間間隔で発生していることが示された ($t=11.8, p<0.01$)。また、持続性噴出運動は全て1.5分以上の間隔をもって発生しているのに対して、一過性噴出運動は1分以内に発生する場合も少なくなかった。平均間隔も短く、連続して発生することもあった。

噴出運動時の排出海水 噴出圧の測定条件下で、噴出運動にともなって出水孔から排出された海水は時間当たり30~60 mlであった。噴出運動1回ごとの排出海水量は 1.96 ± 2.19 mlで、かなりのばらつきがあった。記録紙上の噴出運動時の体内圧変化が形成する3角形様の反応 (Fig. 3) の面積 (area of response) を求め、排出海水量との関係を見ると、持続性噴出運動、一過性噴出運動ともに明らかな相関関係を示した (Fig. 5, 持続性 $r=0.63, p<0.01$, 一過性 $r=$

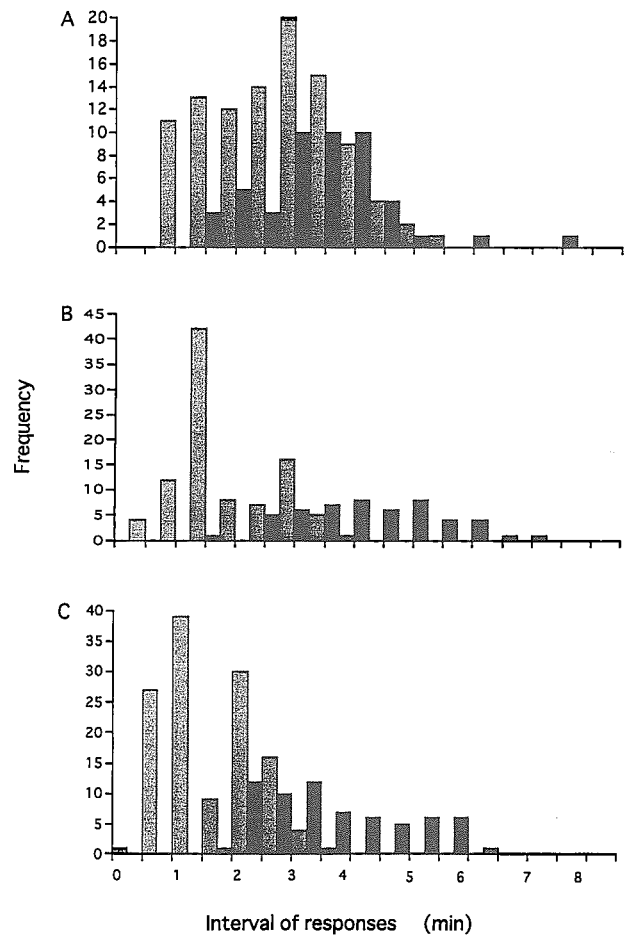


Fig. 4. Frequency distributions of intervals of the intrabranial pressure changes associated with the tonic (solid) and phasic (stippled) squirtings in three individuals.

0.81, $p<0.01$)。

外部の機械的刺激に誘発されない噴出運動 外部からエボヤの入水孔などの機械的刺激によっても噴出運動を誘発させることができた。ただし、誘発される反応は一過性噴出運動のみであり (10例中10例), 持続性噴出運動を誘発することはできなかった。

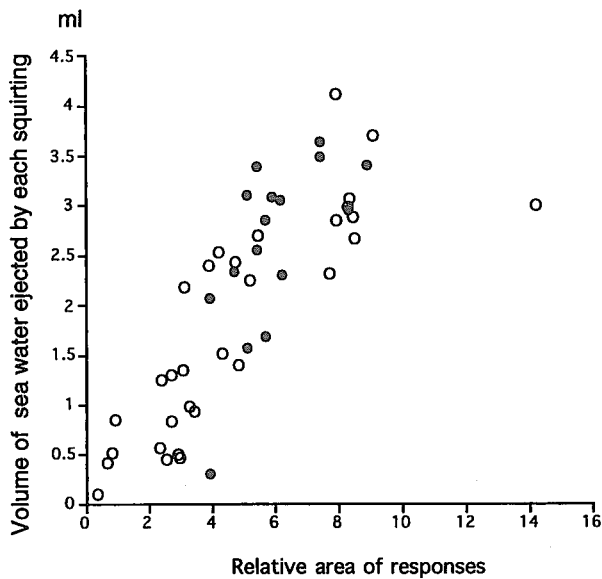


Fig. 5. Relationship in the tonic (solid circles) and phasic (open circles) squirts between the relative area of responses and volume of sea water ejected by each squirting. The relative area of response is calculated by the relative pressure multiplied by duration.

なお、同一のタンクにおいて、密着させた2個体の噴出運動を同時に記録したが、一個体が噴出運動を起した際に、その刺激で近接の別個体が噴出運動が誘発される同期現象を示す結果は得られなかった(2例中0例)。

考 察

持続性噴出運動とその特徴 これまでホヤの噴出運動に関しては、われわれのマボヤについての報告も含めて、大小2種類の噴出運動の存在を示すいくつかの報告がある^{2,5,6,7,9}。しかしながら、それぞれの役割についての解明はなされていなかった。今回我々はエボヤの体内圧のモニターによりこれまでに記載されている大小2種類の噴出運動以外に、新たに持続時間が非常に長い持続性噴出運動が存在することを明らかにした。Yamaguchi⁶はエボヤの噴出運動において大小2種類の噴出運動の存在を報告しているが、この持続性噴出運動の存在については報告していない。しかし、彼が用いたのは、体の動きだけを測定する方法であったため、この持続性噴出運動を識別することは、難しかったのではないかと考えられる。

噴出運動の間隔時間をみると、持続性噴出運動の場合は一過性噴出運動よりも、長い間隔で発生し、つぎの噴出までに一定の時間を要することが示された。持続性噴出運動が、外部刺激によっては誘発されないことを考え併せると、持続性噴出運動の発生に関与する神経機構は、一過性噴出運動のそれと異なる可能性

があると思われる。さらに一定の間隔を持って発生していることから、これまで言われてきた噴出運動の役割としての、繊毛運動で排出孔付近に誘導された糞の接触刺激によって Squirting (一過性噴出運動) が誘発されるという考えに加えて、繊毛運動で排出孔付近に誘導された糞が、周期的に行われる Squirting (持続性噴出運動) によって排出されるという可能性も考えられる。

なお、エボヤ以外のホヤ類についても、持続性噴出運動が存在する可能性は高いが、今のところ報告はない。今後明らかにしていく予定である。

噴出運動と海水交換量 今回われわれの測定したエボヤでの噴出運動による排出水量は30~60 ml/hの範囲であり、これまで報告されたホヤ類各種の水温10~20度における総交換水量(エボヤ, *Styela clava*, 198~1,440 ml/h¹⁰, *Asciidiella aspersa*, 624~1,607 ml/h¹⁰, シロボヤ, *Styela plicata*, 1,607~3,364 ml/h¹¹, 4,761~6,247 ml/h⁸, ユーレイボヤ, *Ciona intestinalis*, 1,084~1,495 ml/h¹¹, *Phallusia mammillata*, 825~5,100 ml/h¹², 3,876~4,291 ml/h¹¹, 1,015~8,332 ml/h¹³, 2,939~6,247 ml/h⁸, *Ascidia mentula*, 1,145~1,245 ml/h⁸, *Microcosmus sabatieri*, 2,205~2,845 ml/h⁸)と比べてみると、かなり少ないようにみえる。しかし、Jørgensen^{3,14}は繊毛運動による水交換量が3,000 ml/hであるのに対して噴出運動による量は30 ml/hだけであるとしている。また、Carlisle¹²も総交換水量825~5,100 ml/hの内、噴出運動による水交換量は2%以下(102 ml/h以下)であるとしている。したがって、エボヤの場合も総交換量(198~1,440 ml/h, Holmes¹⁰)に対して1~2%とすると、エボヤの噴出運動による水交換量は2~290 mlとなり、我々の測定値と大差がないことが分かる。

ところで、我々の体内圧測定法では、繊毛運動による水交換は噴出運動を伴わないために、圧の変化による反応を測定できない。すなわち、繊毛運動は水を静かに継続的に取り込み、そして排出する機能である。一方噴出運動は、体内もしくは入水出水孔付近の物質を速い速度で排出する機能である。この点で、持続性噴出運動は、噴出圧が低いにもかかわらず排出水量が多い(Fig. 5)ことから、一過性噴出運動と比較して、やや長い時間をかけ、海水などを強制的に排出する役割を持っているものと考えられる。

噴出運動の頻度 今回、エボヤの自発性噴出運動の頻度は30~55回/時であった。一方、Yamaguchi⁶は8~27回/時と報告しており、われわれの値のほぼ半分であり、かなりの差がみられた。今回、われわれは海水温度の高い(20°C近辺の7~9月, Yamaguchi⁶の観察時期は不明)時期に観測をしているが、この時期は、

エボヤの産卵時期に近いものと考えている。したがって、自発性噴出運動の頻度が Yamaguchi⁶⁾の値と異なるのは、生息地の違い (Yamaguchi⁶⁾は青森県浅虫での測定) や測定方法の違いもあるが、それ以外に季節的な変化、すなわち動物の生理条件もその原因の一つである可能性がある。

要 約

単体性ホヤ・エボヤの噴出運動を、体内圧の変化や噴出海水量を連続測定し、そこで観察した長い持続性の反応 (持続性噴出運動) について調べた。持続性噴出運動は、一過性の噴出運動と比べて、噴出圧が低いこと、反応時間が長いこと、発生の時間間隔が長いことなどの特徴を持っていた。さらに、一過性の噴出運動と異なり、外部からの体性感覚刺激によっては、誘発されることはなかった。これらの結果から、持続性噴出運動は、一過性の噴出運動と異なる役割や神経機構をもつものと考えられた。

謝 辞

本研究の飼育実験において、協力を頂いた東北大学農学部附属海洋生物資源教育センター文部技官 細田孝春、阿部勝夫の両氏に深く感謝する。

文 献

- 1) MacGinitie, G. E. (1939): The method of feeding of tunicates. *Biol. Bull.*, **77**, 443-447.
- 2) Hoyle, G. (1952): The response mechanism in ascidians. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **31**, 287-305.
- 3) Jørgensen, C. B. (1966): Biology of suspension feeding. Pergamon Press, Oxford, pp. 113-119.
- 4) Robbins, I. J. (1984): The regulation of ingestion rate, at high suspended particulate concentrations, by some phleobranchiate ascidians. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **82**, 1-10.
- 5) 荒井永平・刈田啓史郎・星合愿一・片山知史・星野善一郎 (1998): マボヤ (*Halocynthia roretzi*) の噴出運動 (squirting) の測定. 水産増殖, **46**(4), 517-521.
- 6) Yamaguchi, Z. (1931): Some notes on the physiology of *Styela clava* Herdman. *Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ.*, **6**, 597-607.
- 7) Hoyle, G. (1953): Spontaneous squirting of an ascidian, *Phallusia mammillata* Cuvier. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **31**(3), 541-562.
- 8) Fiala-Médioni, A. (1978): Filter-feeding ethology of benthic invertebrates (Ascidians). III. Recording of water current *in situ*-Rate and rhythm of pumping. *Marine Biol.*, **45**(2), 185-190.
- 9) Goodbody, I. and E. R. Trueman (1969): Observations on the hydraulics of *Ascidia*. *Nature*, **224**, 85-86.
- 10) Holmes, N. (1973): Water transport in the ascidians *Styela clava* Herdman and *Ascidella aspersa* (Muller). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **11**, 1-13.
- 11) Fiala-Médioni, A. (1978): Filter-feeding ethology of benthic invertebrates (Ascidians). IV. Pumping rate, filtration rate, filtration efficiency. *Marine Biol.*, **48**(3), 243-249.
- 12) Carlisle, D. B. (1966): The ciliary current of *Phallusia* (Ascidacea) and the squirting of sea squirts. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **46**, 125-127.
- 13) Fiala-Médioni, A. (1978): Filter-feeding ethology of benthic invertebrates (Ascidians). V. Influence of temperature on pumping, filtration and digestion rates and rhythms in *Phallusia mammillata*. *Marine Biol.*, **48**(3), 251-259.
- 14) Jørgensen, C. B. (1952): On the relation between water transport and food requirements in some marine filter feeding invertebrates. *Biol. Bull.*, **103**, 356-363.