

室内実験で観察されたキタムラサキウニ *Strongylocentrotus nudus* と エゾバフンウニ *S. intermedius* の行動様式

伊藤祐子・林 育夫

日本海区水産研究所 〒951-8121 新潟市水道町1-5939-22

E-mail: yito@jsnf.affrc.go.jp

冷水域に出現するキタムラサキウニ *Strongylocentrotus nudus* とエゾバフンウニ *S. intermedius* の日周活動を、超高感度ICCDテレビカメラを用いて観察した。キタムラサキウニは約1~5 cm/minの速さで短時間の移動と停止を頻繁に繰返し、暗期よりも明期に活発に活動する傾向が見られた。一方、エゾバフンウニでは明瞭な活動の日周期性は認められず、消灯直後一時的にすばやく移動する以外は0.5~4 cm/minの緩慢な移動を示した。1日あたりの移動距離と移動に費やした時間は、それぞれキタムラサキウニでは8~9 mおよび4~5時間、エゾバフンウニでは2~3 mおよび2時間であり、キタムラサキウニはエゾバフンウニと比較して移動が活発であった。実験中に観察された、個体同士が接触した際に急に行動を変える現象を「個体干渉」と定義し、その出現の程度を調べた。キタムラサキウニはエゾバフンウニよりも強い個体干渉を示し、その生態的重要性を論議した。

はじめに

棘皮動物は種ごとに複雑な行動様式を持っており、それらに関連して Reese (1966) が行動全般について、また Yoshida (1966) は行動に大きな影響を与える光感受性について総述している。その中で彼らは棘皮動物の行動は多彩で研究例も少ないために一般化するには至らず、様々な行動様式を提示するに留めている。その後も行動の一般性について述べたものはなく、現在においても棘皮動物の日周行動などの基本的行動を体系づけるためには様々な実験的アプローチにより基礎的知見を集積する必要がある。

キタムラサキウニ *Strongylocentrotus nudus* (A. Agassiz) とエゾバフンウニ *S. intermedius* (A. Agassiz) は北日本沿岸の冷水域に同所的に多数出現し、匍匐性で比較的大型の植食動物として岩礁域の生物群集の中で重要な役割を果たしていることに加え、産業的にも重要な種類となっている。このため、キタムラサキウニについては吾妻 (1997) が加入、成長、成熟および摂食活動に関して、またエゾバフンウニについては Fuji (1967) が成長、摂餌および栄養代謝に関して詳細な研究を行っている。行動に関しては、キタムラサキウニでは橘高ら (1983) と Hayakawa and Kittaka (1984) が摂餌との関係における行動などを報告しているが、実験方法や目的が異なるために、その種の基本的行動に対する詳細な結論を得られていない。また、エゾバフンウニの行動については Fuji (1967) の報告に一部見られるだけにすぎない。動物の基本的性質の一つである行動の面から同所的で近縁な種を比較研究することは、各々の種の生態的役割を行動面から明らかにするための重要な情報を提供するばかりでなく、棘皮動物の行動を体系づけるための一助ともなる。そこで本報では、同じ *Strongylocentrotus* 属であり、かつ同所的に出現するこれら2種のウニを取り上げ、日周行動や活動性などの基本的行動、さらに進んで個体干渉を陸上での実験システムによって調べた結果を報告する。

材料と方法

東京大学海洋研究所大槌臨海研究センターの実験室内に、外部からの光の影響を避けるための暗室を作り、行

動実験用に考案した水槽と超高感度テレビカメラを設置した (Plate 1; figs. 1, 2, 4)。暗室内はタイマーにより人工光のみで明暗周期を調節できるようにし、6:00 から 18:00 までを明期、18:00 から翌6:00 までを暗期とした。

行動実験水槽は直径30 cm、深さ15 cmの円形で、4つの注水口から海水が注入されることで時計回りに水流が生じ、水槽中心部底面から排水されるようになっている (林ら 1996)。実験中は水質の維持のためにかけ流しとし、実験水槽にセンターの海水供給施設より得られる濾過海水を毎分1.5~2.0 l注入した (Plate 1; fig. 4)。排水管内には水温計と溶存酸素計のセンサーを、実験水槽の外側には水面の高さにあわせて光量子計のセンサーを設置し、実験期間中にはそれらの測定値を暗室外で随時読みとることができるようにするとともに、10分ごとにデータロガーに保存した (Plate 1; figs. 3, 4)。

行動の観察は、実験水槽の真上に固定した超高感度テレビカメラをタイムラプスビデオ (松下電器, AG-6730) に接続し (Plate 1; figs. 1, 2)、4日間連続して0.2秒間隔の間欠録画により行った。撮影用の光源として明期には蛍光灯と小型白熱灯を、暗期には蛍光灯を消灯して小型白熱灯のみを使用した (Plate 1; fig. 2)。この小型白熱灯は暗期における超高感度テレビカメラの微弱光源を確保するためのもので、行動実験水槽水面付近の光子量がセンサーの検出限界である $0.01 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{sec}$ 以下となるように必要最低限の明るさに調節した。

実験に使用するキタムラサキウニおよびエゾバフンウニは、1996年7月13日に大槌湾からSCUBA潜水により採集し、屋外の流水式水槽に収容した。実験を行う直前に殻径をできるだけ揃えるように留意して各々の種について5個体選び出し、実験水槽へ投入した。キタムラサキウニは採集した翌日の7月10日11時に実験水槽に投入し、2時間後から録画を開始し、7月14日11:00に録画を終了した。エゾバフンウニは7月14日11時に投入後直ちに録画を開始し、7月18日11:00に録画を終了した。実験終了後にウニの殻高と湿重量を測定した結果、キタムラサキウニは殻径 $47.5 \pm 2.4 \text{ mm}$ (平均 \pm 標準偏差)、エゾバフンウニは殻径 $53.6 \pm 3.5 \text{ mm}$ であった。採集後から実験終了までは、摂餌活動が日周行動に影響するのを避けるため無給餌とした。

録画したビデオを再生して個体ごとに移動軌跡、移動を開始した時刻および停止した時刻を記録用紙に記入し、軌跡から求めた移動距離と移動時間から移動速度を算出した。壁面をウニが移動している場合は垂直方向の移動を見ることができないので、水平方向の移動のみを軌跡として記録した。いずれの実験でも使用した実験水槽が15 cmと浅いため、垂直方向の移動は無視できる程度であった。それぞれの種において、明暗と日の間で活動の出現の違いの有無を調べるために、この2要因を固定要因とみなして二元配置分散分析を行った。この際、すべての分析結果で2要因間に交互作用は認められなかった ($P>0.05$)。実験水槽への投入直後から行動を記録したエゾバフンウニでは、時間経過による活動の変化を調べるために、実験を行った4日間を24時間ごとに区切り、24時間あたりの移動距離および移動時間を集計しKruskal-Wallis検定を行った。キタムラサキウニとエゾバフンウニ間の移動距離および移動時間の差はStudentの t 検定により検定した。キタムラサキウニの行動を録画した際に、超高感度テレビカメラの設定不良により11時の投入から翌日の明期開始時刻である6時まで19時間行動を撮影できなかった。

各個体の行動を詳細に観察すると、他個体の接近により激しく棘を動かし始め、さらに接近して接触すると静止個体が移動を開始したり、逆に移動している個体が停止もしくは移動方向を変更する様子が観察された。そこで、移動個体に接触された静止個体が1分以内に移動を開始する行動、および静止個体に接触した移動個体が移動方向を90°以上変更する行動を「個体干渉 individual interference」と定義し、キタムラサキウニとエゾバフンウニについて個体同士の接触回数と個体干渉の頻度を計数

したうえで、種間における相違を統計的に検討した (χ^2 検定)。

結果

キタムラサキウニとエゾバフンウニそれぞれの実験開始から終了までの水温の変動は約1.5°Cであった。1日の変動は約1°Cであり、最高水温は13時から16時に、最低水温は5時から7時に出現する傾向が見られた (Fig. 1, 下; Fig. 2, 下)。また、実験期間中の溶存酸素濃度は8.85~11.19 ppmで飽和濃度近くで安定し、光量子量は明期では12.4~17.4 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{sec}$ 、暗期では0.01 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{sec}$ 以下の設定した値で推移し、結果に影響を与えるような変化は認められなかった。

キタムラサキウニは、明・暗期ともに1~5 cm/minの速度で頻繁に移動と停止を繰り返すのが観察され、活動の出現頻度は明期に高い傾向が見られた (Fig. 1)。そこで活動量を移動時間と距離で代表し、11時にウニを実験水槽へ投入してから実験終了までを24時間ずつに区切り、その24時間ごとに明・暗期に分けて二元配置分散分析により違いを調べた。ただしキタムラサキウニの場合にはテレビカメラの設定不良のため投入直後の最初の24時間は除外した。その結果、明期のほうが活動が活発であることが確認された (距離: $F=46.63$, $df_1=1$, $df_2=24$, $P<0.01$ 、時間: $F=33.46$, $df_1=1$, $df_2=24$, $P<0.01$)。また実験に用いた個体の大部分が暗期から明期への切り替わり時から5~15分後に移動を開始したので、点灯と消灯がウニの行動に及ぼす影響を調べた。実験期間内で3回にわたって観察された、明期開始時刻の6:00から7:00までの1時間と暗期開始時刻の18:00から19:00までの1時間の活動量を比較したところ、移動距離と時間ともに暗期

Strongylocentrotus nudus

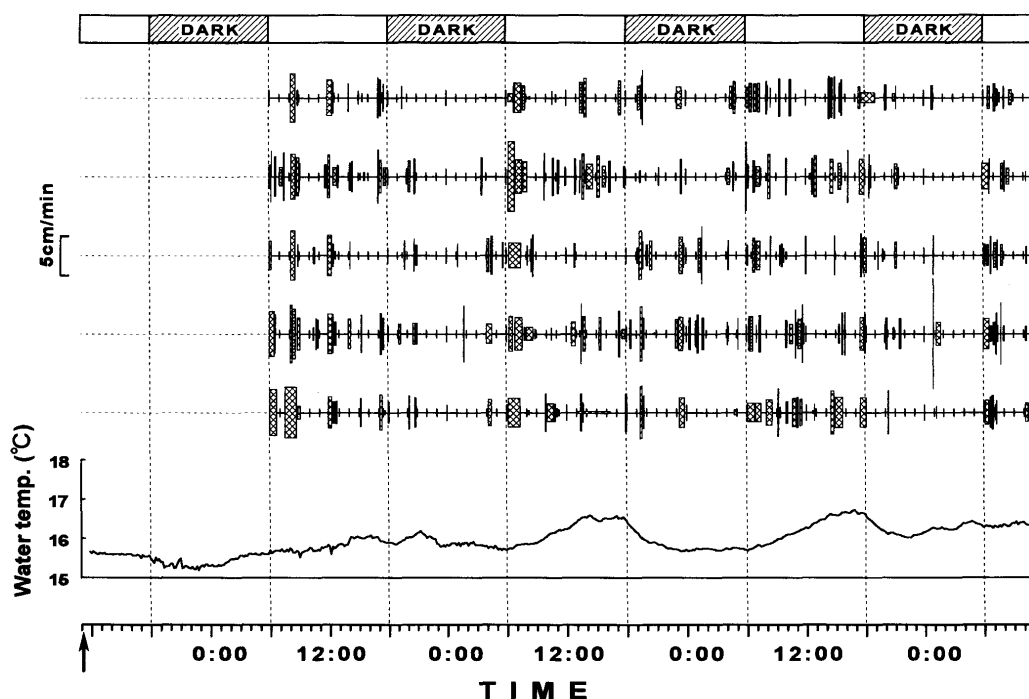


Fig. 1. Diel activities of *Strongylocentrotus nudus*. Five individuals were placed together in the experimental tank and recordings were continuously taken with a time-lapse video. See text for detailed explanation of the experimental system. Thickness of horizontal bars represents the average speed for each consecutive movement. Water temperature recorded every ten minutes during the experiment is shown in the lower section of the figure. The arrow indicates the time at which the sea urchins were placed in the tank.

から明期への切り替わり時の方が値が大きかった（距離： $F=34.98$, $df_1=1$, $df_2=24$, $P<0.01$. 時間： $F=37.87$, $df_1=1$, $df_2=24$, $P<0.01$). また、キタムラサキウニでは日による活動量の差は明期・暗期ともに認められなかった。

エゾバフンウニは、消灯直後の一時的な移動を除けば速度0.5~4 cm/minの緩慢な移動をわずかに行き、移動に費やす時間は明期の方が長い傾向が見られたものの、移動距離については明期・暗期間に差は認められなかった（距離： $F=0.30$, $df_1=1$, $df_2=32$, $P>0.05$. 時間： $F=4.30$, $df_1=1$, $df_2=32$, $P<0.05$) (Fig. 2). 消灯直後の一時的な移動は速度4~7 cm/minと顕著であったので、エゾバフンウニについてもキタムラサキウニの場合と同様に、暗期への切り替わり後1時間と明期への切り替わり後1時間の活動量の違いを統計的に比較検討した。エゾバフンウニではキタムラサキウニとは対照的に明期から暗期への切り替わり直後に一斉に移動を開始するのが見られ、暗

期への切り替わり後1時間の活動量の方が大きかった（距離： $F=38.65$, $df_1=1$, $df_2=32$, $P<0.01$. 時間： $F=10.90$, $df_1=1$, $df_2=32$, $P<0.01$). エゾバフンウニでもキタムラサキウニと同様日による活動量の差は明期・暗期ともに認められなかった、しかしながら統計的に有意差は認められなかったものの (Kruskal-Wallis test, $P>0.05$), 実験水槽へ投入してから31時間までは、それ以後と比較して活動の出現頻度が大きい傾向が見られた。

両種の24時間あたりの移動距離を比較すると、実験期間を通してキタムラサキウニは8~9mであり、エゾバフンウニの2~3mよりも大きな値を示した (t -test, $P<0.01$) (Table 1). また移動に費やした時間は、キタムラサキウニの4~5時間に対してエゾバフンウニは約2時間であり、キタムラサキウニがエゾバフンウニよりも多かった (t -test, $P<0.01$) (Table 2).

実験期間を通して観察された接触の回数と個体干渉の

Strongylocentrotus intermedius

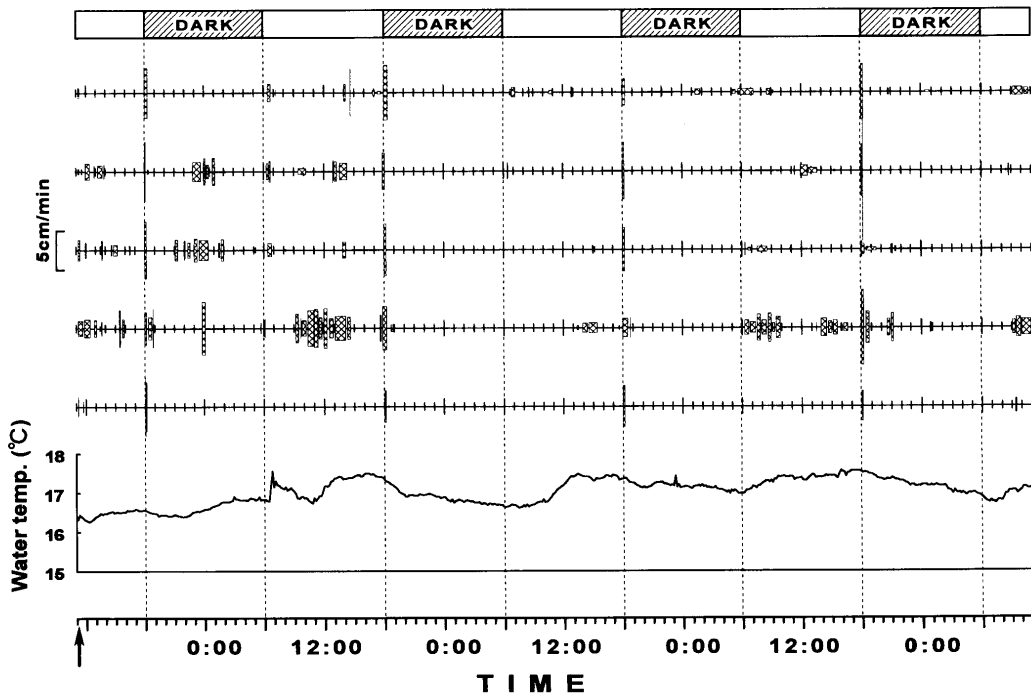


Fig. 2. Diel activities of *Strongylocentrotus intermedius*. The figure is drawn as in Fig. 1.

Table 1. Distance moved (cm/day) of *Strongylocentrotus nudus* and *S. intermedius* when five individuals of the same species were placed together in the experimental tank. The results were obtained by measuring the moving trails recorded with the time-lapse video.

Ind. No.	<i>Strongylocentrotus nudus</i>			<i>Strongylocentrotus intermedius</i>			
	2nd day	3rd day	4th day	1st day	2nd day	3rd day	4th day
1	584.6	923.4	649.6	179.2	283.8	241.8	222.8
2	1321.6	1067.4	889.8	549.6	250.8	80.0	193.2
3	722.4	761.8	552.4	656.6	147.2	146.0	75.2
4	989.8	1145.6	875.4	874.6	803.2	585.2	786.2
5	859.6	938.2	824.0	61.8	42.6	62.6	55.2
Mean	895.6	967.3	758.2	464.4	305.5	223.1	266.5
SD	282.1	147.3	149.6	337.6	293.8	214.3	299.4

Table 2. Time spent moving (h/day) by *Strongylocentrotus nudus* and *S. intermedius*. Time is expressed as decimal values as well as hour:minute:second in parentheses.

Ind. No.	<i>Strongylocentrotus nudus</i>			<i>Strongylocentrotus intermedius</i>			
	2nd day	3rd day	4th day	1st day	2nd day	3rd day	4th day
1	3.1681 (3:10:05)	4.0728 (4:04:22)	4.2231 (4:13:23)	0.8322 (0:49:56)	2.2894 (2:17:22)	3.8350 (3:50:06)	2.3733 (2:22:24)
2	4.9494 (4:56:58)	4.6725 (4:40:21)	3.8936 (3:53:37)	4.3658 (4:21:57)	1.4794 (1:28:46)	0.1808 (0:10:51)	2.2794 (2:16:46)
3	3.4075 (3:24:27)	3.2842 (3:17:03)	2.5111 (2:30:40)	4.5686 (4:34:07)	0.6189 (0:37:08)	1.7567 (1:45:24)	1.6428 (1:38:34)
4	4.7683 (4:46:06)	5.1661 (5:09:58)	3.9997 (3:59:59)	4.4956 (4:29:44)	3.7931 (3:47:35)	4.9522 (4:57:08)	4.9681 (4:58:05)
5	4.3567 (4:21:24)	7.8569 (7:51:25)	3.7942 (3:47:39)	0.1978 (0:11:52)	0.2339 (0:14:02)	0.1936 (0:11:37)	0.3112 (0:18:40)
Mean	4.1300 (4:07:48)	5.0105 (5:00:38)	3.6843 (3:41:04)	2.8920 (2:53:31)	1.6829 (1:40:59)	2.1837 (2:11:01)	2.3150 (2:18:54)
SD	0.8028 (0:48:10)	1.7393 (1:44:21)	0.6749 (0:40:30)	2.1827 (2:10:58)	1.4225 (1:25:21)	2.1532 (2:09:12)	1.6964 (1:41:47)

Table 3. Frequency of contact and subsequent individual interference for 24 hour periods from 11:00 to following 11:00. Interference behaviours during the first day were not counted because of the lack of the data for *S. nudus*. The definition of interference is given in the text.

	2nd day		3rd day		4th day	
	contact	interference	contact	interference	contact	interference
<i>S. nudus</i>	60	32	98	42	76	38
<i>S. intermedius</i>	17	7	22	7	21	5

頻度をそれぞれ総計し、個体同士が接触した際に個体干渉を起こす割合について種間の差を調べた。ただしキタムラサキウニの実験においてテレビカメラが設定不良であったため、2種とも実験水槽への投入直後から最初の24時間に計数された接触回数および個体干渉回数は除外した。その結果、キタムラサキウニはエゾバフンウニと比較して個体同士の接触回数が多く、かつ接触したときに個体干渉を起こす割合が高かった (χ^2 test, $df=1$, $P<0.05$) (Table 3)。

考察

北日本沿岸の冷水域に多数生息しているキタムラサキウニとエゾバフンウニは同所的に出現するが、大槌湾において実際に観察されるマイクロな生息環境には違いが見られる。キタムラサキウニは平面的な岩の表面に点在する一方、エゾバフンウニは岩盤のくぼみなどにたまった大型海藻の下に潜り込んでおり、1か所に数個体が存在することもある。本研究では両種間において実験的に行動様式に違いが認められ、このような生態の違いを反映しているものと考えられる。

キタムラサキウニに特徴的な行動は頻繁な移動と停止の繰返しであり、その活動は明期に高くなる傾向が見られた。本実験に使用した個体の殻径は約50mmであったが、殻径約35mmの個体でも同様な活動様式が観察されている(林ら, 印刷中)ことから、ある程度の大きさあるいは成長段階の範囲内では共通して見られる現象であると推察される。また、本実験では採集直後のキタムラサキウニを用いて実験を行ったが、人工的に採苗され長期間飼育された個体も同様な日周活動様式を示している(林ら, 印刷中)ことから、本実験で見られた活動様式は飼育によっても変化しない性質であると考えられる。

また、キタムラサキウニが明期への切り替わり直後ではなく、5~15分経過してから移動を開始するのが観察されたことから、移動開始のきっかけは点灯といった瞬間的な刺激ではなく、明期開始の認識によると考えられる。

エゾバフンウニはキタムラサキウニほど明瞭な日周性は示さなかった。Fuji (1967)は、エゾバフンウニでは6000 lx以上で摂餌活動を行う個体の割合が減少し、暗期に摂餌が活発になる一方、2000 lx以下で摂餌活動する個体の割合に昼夜の差が見られなくなると報告している。今回の実験期間中における明期の光量子量は12.4~17.4 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{sec}$ であった。照度を示すlxと光エネルギー量を示す μE を単純に比較することはできないが、蛍光灯を光源とした場合にlx値は $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{sec}$ 値を約83倍したものと近似できる(LI-COR Radiation Sensors Instruction Manual, 盟和商事(株), 私信)。この係数によると今回の実験期間中の照度は約1030~1440 lxと換算され、明期・暗期間で十分な差を示さず、日周性が発現しにくい状況にあったとも考えられる。したがって本研究の結果をそのままエゾバフンウニの一般的な明期の行動様式とすることはできないため、今回の実験よりもさらに明期を明るくした場合の行動の変化を調べる必要がある。エゾバフンウニではキタムラサキウニの場合とは逆に、明期から暗期への切り替わりのときに移動を開始するのが見られた。エゾバフンウニは暗期への切り替わり直後に一時的に速度の大きい移動を開始したことから、消灯の刺激による行動と推察される。暗期から明期への切り替わりはエゾバフンウニの移動に影響を与えなかったため、このような刺激に対するキタムラサキウニとの反応の違いが生態的にどのような意味があるかを今後調べる必要がある。

本実験では水温を制御できなかったため水温の日変動

が生じた。この1日の水温変動は、実験を行った1996年7月10日~7月18日には大槌湾での水温は安定していた(乙部ら1997)ので、取水時の温度は安定していたが、その後実験水槽に注入されるまでの間に気温の影響を受けて生じたものと判断された。しかしこの水温変動とウニの行動パターンとの関係は認められないので、本実験において水温変化の行動に対する影響はないものと判断された。

キタムラサキウニはエゾバフンウニよりも他個体と接触したときに個体干渉を起こす頻度が高かった。本研究において定義した個体干渉とは、相手を追い出すか、あるいは相手から逃げる行動であるので、観察された個体干渉は個体間の排他的行動と考えられる。したがって、キタムラサキウニはエゾバフンウニと比較してより強い排他的性質を持つと考えられ、この性質は天然海域においてキタムラサキウニは点在して生息するのに対して、エゾバフンウニは岩盤のくぼみなどに数個体が集まる傾向があることに反映されているものと考えられる。しかしエゾバフンウニが個体同士の接触を好むために積極的に集合するのか、あるいは好適な住場を求める間接的な結果として集合するのかは、今回の実験では明らかにできなかった。このように同種の他個体の存在により行動を変化させ、また、種によってその程度が異なることは、天然海域において動物の分布様式などの生息状況を理解するうえで無視できない生物・生態的特性で、今後の重要な研究課題である。

謝辞

東京大学海洋研究所大槌臨海研究センターを利用するにあたり便宜をはかって下さった同研究センター教授宮崎信之博士、同助手竹内一郎博士並びにセンター職員の方々に心より感謝する。特に実験システムの設置並びに

ウニ類の採集には同センター技官盛田孝一氏と東京大学海洋研究所助手仲岡雅裕博士に多大なご協力をいただいた。ここに厚くお礼を申し上げる。本稿をとりまとめるにあたりご助言下さった日本海区水産研究所中野広博士に感謝申し上げる。また、統計的解析手法をはじめとして多大な助言を下された本稿の査読者の方に心より感謝する。

引用文献

- 吾妻行雄. 1997. キタムラサキウニの個体群動態に関する生態学的研究. 北水試研報 51: 1-66.
- Fuji, A. 1967. Ecological studies on the growth and food consumption of Japanese common littoral sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius* (A. Agassiz). Mem. Fac. Fish., Hokkaido Univ. 15: 83-160.
- Hayakawa, Y. and Kittaka, J. 1984. Simulation of feeding behavior of sea urchin *Strongylocentrotus nudus*. Bull. Japan. Soc. Sci. Fish. 50: 233-240.
- 林 育夫・谷口和也・蔵多一哉. 1996. 海藻より抽出された摂食阻害物質が小型植食性巻貝エゾサンショウガイ *Homalopoma amussitatum* の摂餌活動に与える作用. 貝雑 (Venus) 55: 307-316.
- 林 育夫・伊藤祐子・谷口和也. 印刷中. 匍匐性動物, 特に巻貝類とウニ類の日周行動実験システムの開発. 日本研報 49.
- 橘高二郎・西村和也・山田和彦・早川康博. 1983. ウニの摂餌行動の解析. 付着生物研究 55: 5-9.
- 乙部弘隆・加賀明美・大槻真理子・盛田孝一・平野健一・佐渡欣也・黒沢正隆・岩間祐吉. 1997. 海象・気象観測結果. 大槌臨海研究センター報告 22: 75-92.
- Reese, E. S. 1966. The complex behaviour of echinoderms. In Physiology of Echinodermata, Booloottian, R. A. (ed.), pp. 157-218, Interscience, New York.
- Yoshida, M. 1966. Photosensitivity. In Physiology of Echinodermata, Booloottian, R. A. (ed.), pp. 435-464, Interscience, New York.

Behaviour of the sea urchins, *Strongylocentrotus nudus* and *S. intermedius*, observed under experimental conditions in the laboratory

Yuko Ito and Ikuo Hayashi

Japan Sea National Fisheries Research Institute, Suido-cho, Niigata 951-8121, Japan

Diel movements were observed for two sympatric northern species of sea urchins, *Strongylocentrotus nudus* and *S. intermedius*, under 12L-12D conditions using a very high sensitivity ICCD television camera. *S. nudus* repeatedly moved for short periods of time at a speed of 1-5 cm/min, and this activity tended to be more active in light rather than dark conditions. On the other hand, *S. intermedius* did not show any regular pattern of activity rhythm and did not frequently move. *S. intermedius* moved at a rather slow speed of 0.5-4 cm/min, except for a sudden and rather instantaneous movement just after the light was turned off. The distance moved and time spent moving per day were 8-9 m and 4-5 h for *S. nudus*, and 2-3 m and 2 h for *S. intermedius*, indicating that *S. nudus* is far more active than *S. intermedius*. Individual interference, defined as the sudden change in movement when two individuals come into contact with one another, was found to be more intense for *S. nudus* than *S. intermedius* and its ecological importance is discussed.

Key words: sea urchins, *Strongylocentrotus nudus*, *Strongylocentrotus intermedius*, ICCD television camera, diel activity, individual interference

Received: 4 November 1998

Accepted: 18 March 1999

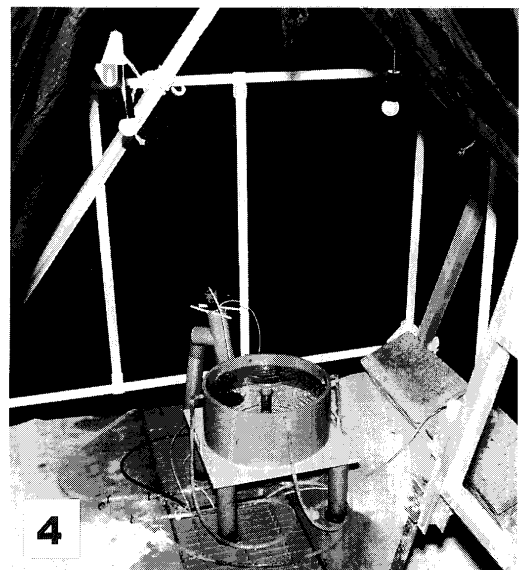
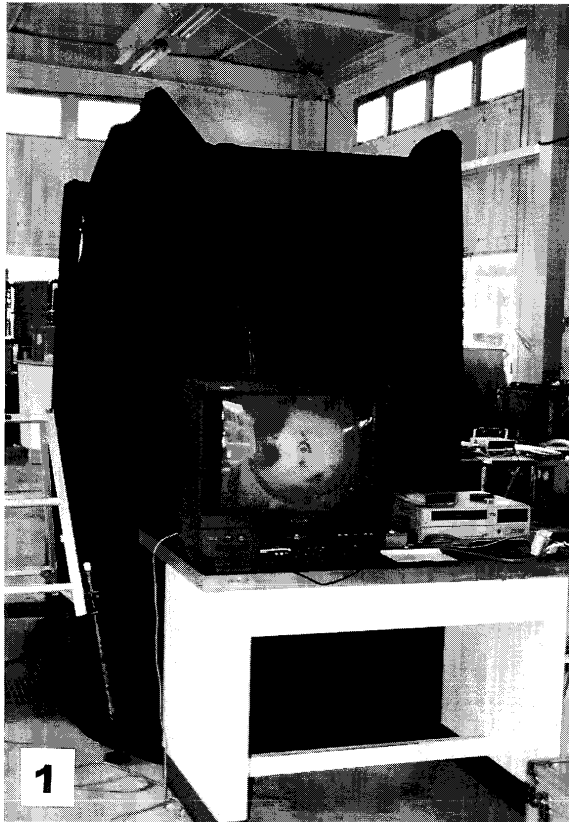


Plate 1. Photographs of the experimental system.

- fig. 1. TV monitor (left) and the time-lapse video (right) on the table, behind which the dark room is covered with a black cloth.
- fig. 2. Inside the dark room: very high sensitivity ICCD camera is installed directly above the experimental tank with two kinds of lighting device.
- fig. 3. Monitoring gear for the experimental conditions: data logger for light intensity (centre) also records the water temperature (left) and DO (right).
- fig. 4. *S. intermedius* in the experimental tank. Sensors of the thermometer and DO metre are inserted to the drain pipe seen just behind the tank.