

海産動物の繁殖現象における周期性と同期性について

—— ヒザラガイ *Acanthopleura japonica* についての知見からの考察 ——

吉 岡 英 二

Reproductive Periodicity and Synchronism in Marine Animals

—— Considerations of the Chiton *Acanthopleura japonica* ——

Synopsis The chiton *Acanthopleura japonica* spawns gametes under four periodicities; i.e., annual, semilunar, daily and tidal. The semilunar periodicity was entrained by a specific phase relationship between the semidiurnal exposure-immersion cycle and the daily light-dark cycle. The daily and tidal periodicities were entrained by the daily light-dark and semidiurnal exposure-immersion cycles, respectively. The timing mechanism guarantees that chiton gametes are released at the time of high water, when they are immersed, and that release is concentrated within a short period, independent of the height of the shore inhabited by the chitons. The most important problem for the timing mechanism of the gamete release is how to synchronize it between chitons. Synchronized spawning within a short period is most effective for the population as a whole to attain successful fertilization of released gametes. Periodical reproductive events performed by various marine animals can be categorized into two groups based upon the ecological significance of synchronism between individuals. Synchronism between individuals is meaningful for the gamete release of the chitons, for the emergence of *Crunio* and for the swarming of *Palolo*. It is, however, meaningless for the egg release of *Nodilittorina* and the zoea release of *Sesarma*.

Key words : *Acanthopleura japonica*, Marine animals, Reproduction, Synchronism, Periodicity

1. はじめに

後生動物は一般に、個体の繁殖（＝生殖）のために異形配偶子（卵と精子）を作り、それが受（授）精することによって新しい世代とともに新しい個体の発生が始まる。このように配偶子を経て新たな個体を生じる生殖様式は有性生殖と呼ばれる。植物や原生生物の多くが、有性生殖の他に多様な無性的な生殖様式を用いているのに対して、動物の生殖様式はほとんどの種類で有性生殖に限られている。そのような有性生殖だけを繁殖の手段とする生物の場合、個体数が増える時と場所が、新しい世代を作る時と場所に一致している。すなわち、卵と精子が受（授）精すること以外に個体数を増やす手段がなく、それが種の永続性を保つために個々の個体が為し得る唯一の手段である。

軟体動物門に属する7網のうち単為生殖の可能性を示唆する例は、腹足綱前鰓亜綱の3属で知られている。また、自家受精による生殖を行なう可能性を示唆する例が、雄性先熟の雌雄同体現象を示す前鰓亜綱の1属で知られている (Fretter, 1984)。これらは軟体動物門全般ではきわめて例外的な現象で、腹足綱以外の6網には無性的に生殖を行なうものは知られていない。ヒザラガイ *Acanthpleura japonica* (Lischke) の属する多板綱の生殖も、知られている限りすべて有性的に行なわれている。

動物の精子は液体の中でのみ運動し得るので、受(授)精の前提条件として、受精可能な精子と卵とが同じ時刻に同じ液体の媒質中におかれることが必要である。この条件を満たすことを媒精という。媒精する場所は、体内である場合(体内受精)と体外である場合(体外受精)とがある。棘皮動物門・脊椎動物門硬骨魚綱・環形動物門多毛綱・腔腸動物門などに属する海産動物の多くは、体外受精をおこなう。軟体動物門では、単板綱・無板綱・掘足綱・斧足綱のすべて、腹足綱原始腹足目の大部分は体外受精である。また、ヒザラガイの属する多板綱も、知られる限りすべて体外受精である。

ヒザラガイをはじめとする体外受精の海産無脊椎動物にとって、配偶子(卵と精子)を作りそれを同時に海水中に放出することが繁殖を成功させるための最も基本的な手続きである。これは、有性生殖の生物について考えられるもっとも単純な作業であろう。この総説では、ヒザラガイの繁殖について得られた知見とそれらの特徴をまとめ、他の海産動物との違いと一般性について論じる。

この総説で扱う私の業績のほとんどは、京都大学瀬戸臨海実験所所長 原田英司教授のご指導に負うところが大きい。また、この総説を完成させるにあたって、研究者としての身分の保証にお力を注いでいただいた大阪市立大学理学部 佃弘子教授 沼田英治博士、完成に至るまで終始激励をいただいた大阪市立大学理学部、山岸哲教授、その他お世話になった多くの方々に感謝の意を表する。

2. ヒザラガイの配偶子放出とその時刻

ヒザラガイは、北海道南部から種子島までの日本列島沿岸と朝鮮半島沿岸に分布し (Taki, 1937)、日本沿岸では最も普通にみられる軟体動物門多板綱の一種である。この総説における知見は、京都大学理学部付属瀬戸臨海実験所(和歌山県白浜町)周辺の岩礁で得られたものであるが、そこではほとんどの個体が潮間帯の中央付近(中央潮位面 $MTL \pm 0.5m$) に生息する(吉岡, 1983)。そのため、大半の個体は潮の干満によって一日ほぼ2回の水没と干出にさらされることになる。

ヒザラガイの繁殖について、まずその配偶子放出がどのように行われているかを述べよう。配偶子放出の観察は、その生物が元来生息する現場で行うことが望まれる。しかし、ヒザラガイの場合は生息場所が潮間帯の岩礁で、配偶子の放出が水没時に行われるため、その現場は波打ち際の直下となる。そこでの観察はきわめて困難なので、次善の策として室内に静かに置いた海水中で配偶子放出を観察した(吉岡, 1988b)。その結果から以下のようなことがわかった。配偶子放出に際しては、その1分ほど前から肉帯部の後ろを少し持ち上げた姿勢をとり、やがてせりあがった肉帯の

下の間隙から配偶子を放出する（図1）。雌雄ともに間欠的な配偶子放出が5－15分ほど続き、放出が終わるともとの姿勢にもどる。配偶子放出の前後に個々の個体の大きな移動や集合などはみられない。また、配偶子放出がおこなわれた場合とおこなわれなかった場合とで、個体間の位置関係などに特に違ったようすはみられない。以上が、配偶子放出に際して観察された行動である。このように、配偶子放出の行動そのものはあまり興味深いものではない。ヒザラガイの繁殖について興味深い点は、それがどのように行われるかという行動的な側面ではなく、いつ行われるかという時刻設定に関する点であろう。以下に、配偶子放出の時期および時刻について、私の調査・研究によって得られた知見を中心に述べる。



図1

放卵中の雌のヒザラガイ（上）と雄のヒザラガイ（下）。放卵された卵は、上の写真の下中央付近に緑色に写っている。



この写真は水中写真家楚山勇氏によって撮影され、この総説のために提供された。私自身は、ヒザラガイの繁殖現象を10年を越えて研究しているが、未だに野外での放卵・放精のシーンを目撃することがなく、この写真を見たときの感慨と驚嘆は言葉では表わし難い。楚山氏はこの総説でも引用した論文を参考にして、困難な波打ち際での撮影を早朝・深夜に敢行して撮影に成功された。繁殖に際してヒザラガイが水中で何をしているかということをこれほど歴然と示すものはない。撮影に賭ける情熱と画面の雄弁さは、野外での調査を業としている生態学者をしてなお寒からしむるものである。

まず、ヒザラガイの配偶子放出が、一年のうちどの季節に行われているかという点について述べよう。繁殖の季節については、一年間の生殖腺の体積の変化を通じて知ることができる（図2）。1980年10月からの調査では、生殖腺の体積は10月から4月までは小さいまま変化がない。その後、5月－6月にかけて大きくなり、7月－10月にかけて縮小・増加を繰り返しながら全体として10月－4月の大きさまで縮小する。この結果から、ヒザラガイの配偶子放出は7－10月の、生殖腺が小さくなる時期に起こっているものと思われる。また、さらに詳細にみると生殖腺が小さくなるのは満月と新月の前後であることがわかった（Yoshioka, 1988）。これらのことから、ヒザラガイの配偶子放出は7－10月の満・新月の頃に起こっていると考えられる。

以上のように繁殖期は明らかになったが、さらに厳密な配偶子放出の時刻はいつだろうか。配偶子放出の時刻を調べるため、Yoshioka（1988）ではヒザラガイの多く生息する海岸の海水からおよそ30分毎にプランクトンを採集し、放出された卵の消長から放卵時刻を調べた（図3、4、5）。連続して採集したプランクトンの中から、卵割前のヒザラガイの卵が多く採集された時刻が、ヒザラガイの放卵時刻と考えられる。採集を試みた289回のなかで、未卵割の卵が採集されたのは74回で、すべて満月・新月の前後の、主として明け方（一部夕方）の最満潮時刻の直前であった。その時刻は、再満潮時刻を追いかけるように日々ずれており、このことから、ヒザラガイの放卵が満月

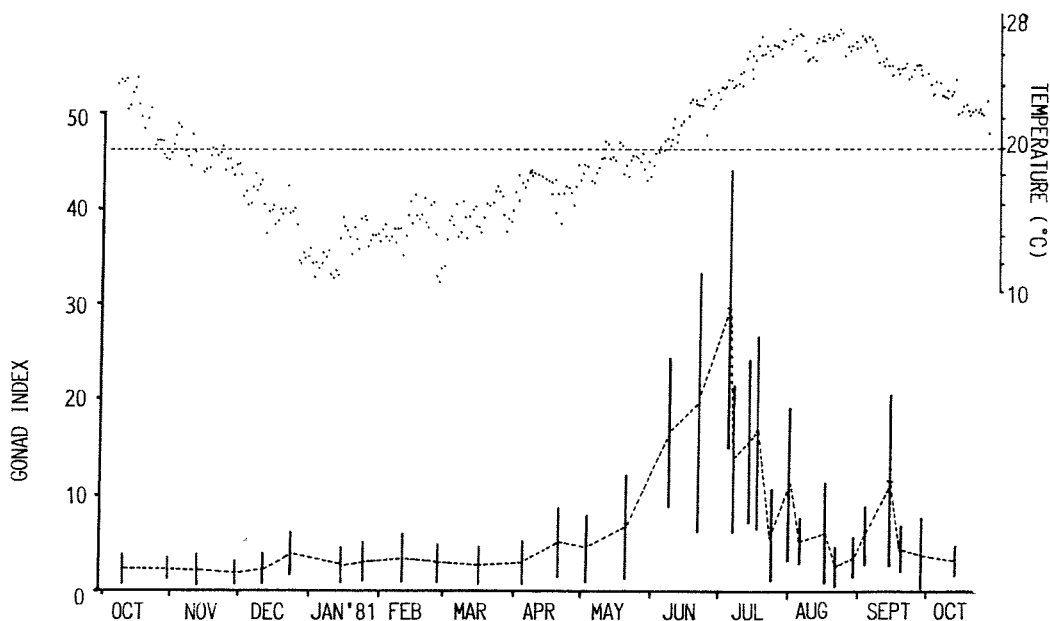


図2 1980年10月－1981年10月の、ヒザラガイの gonad index（生殖腺の体積／生体重 $\mu\text{l/g}$ ）の変化。（Yoshioka, 1987より改変）各時期30個体の平均（破線で結んだ点）と標準偏差（実線）。7月から10月まで、ほぼ毎月2回、生殖腺の体積の減少がみられる。体積が大きく減少する時期が、配偶子放出の時期と考えられるので、ヒザラガイの配偶子放出は半月周期的におこっているものと推定される。

と新月の前後数日の、主として明け方の最高潮時刻直前のきわめて限られた時間に行われていることがわかった。また、継続して順次発生が進んだ卵が採集されることから、放卵と同時に放精も行われていることが間接的ながら明らかとなった。

潮汐と月齢の関係について若干の補足説明を加える。

潮の干満とその潮位差（大潮・小潮）の変化は、地球に対する月と太陽の位置関係に支配され、それらの位置関係は月の満ち欠けとして目の当たりにすることができる。満月・新月の頃は、干満差の大きい時期（大潮）にあたる。図3, 4, 5でもわかるとおり、白浜近辺での最満潮は、満・新月の頃には午前・午後の6時前後に訪れる。（当然ながら、その頃の最干潮は午前・午後の0時頃に訪れる。）最満潮および最干潮の時刻は、24時間を周期とする日周期と比較すると、毎日平均して48分ほど遅れる。潮汐周期の日周期からの遅れが、潮汐周期のおよそ $\frac{1}{2}$ 位相に達し、最満潮が午前・午後の0時頃に訪る頃（およそ7-8日後）が、上弦あるいは下弦の半月の頃であり、そのころには干満差は小さく（小潮に）なる。

また、大潮の頃からみた潮汐周期と日周期のずれが、潮汐周期のおよそ1位相に達するころ（およそ15日後）に、次の大潮が訪れる。このように、日周期と潮汐周期の位相関係のずれはおよそ15日の周期で繰り返す。これは、日周期と潮汐周期の2つの波の‘うなり’をとらえることができる。

なお、以上のような潮汐周期と日周期の位相関係は、配偶子放出の半月周期性にも関与しているため、以下の節でも留意して読み進んで頂きたい。

以上から、ヒザラガイの配偶子放出は、夏に行われることによる年周期、満・新月に行われるということによる半月周期（およそ15日の周期）、朝夕見られる最高潮時刻のうち主として明け方の側に行われるということによる日周期、日々の最高潮時刻直前に行われることによる潮汐周期という、4つの周期のもと、雌雄ともに同期的に行われていることが明らかになった。また、日周期や潮汐周期などの野外の周期的条件から切り離された実験室内でも、野外とほぼ同じ時刻に配偶子放出がみられること、室内の放精も放卵とほぼ同時刻に行われていることなどがわかった（吉岡, 1988b）。これらのことから、ヒザラガイの配偶子放出の時刻が雌雄とも内在的な計時機構によって支配されていることが示唆される。

3. 配偶子放出の季節性について

以上のような配偶子放出の周期性は、野外のどのような条件に支配されているのだろうか。まず、配偶子の放出の季節性（＝年周期性）についての検討しよう。

配偶子が放出されるのは一年でも海水温の高い時期である。また、配偶子形成は飼育条件下で温度を上げることによって開始させることができる（吉岡, 1987）。これらことから、繁殖の季節性は年周期的な温度変化に対応した現象であることが示唆される。しかし、配偶子形成の開始時期の海水温と終了時期の海水温一致しておらず、温度だけで配偶子形成の開始と終了の両方を単純に説明することはできない。また、配偶子形成の開始については個体によって概ね一致して始まるが、終

海産動物の繁殖現象における周期性と同期性について

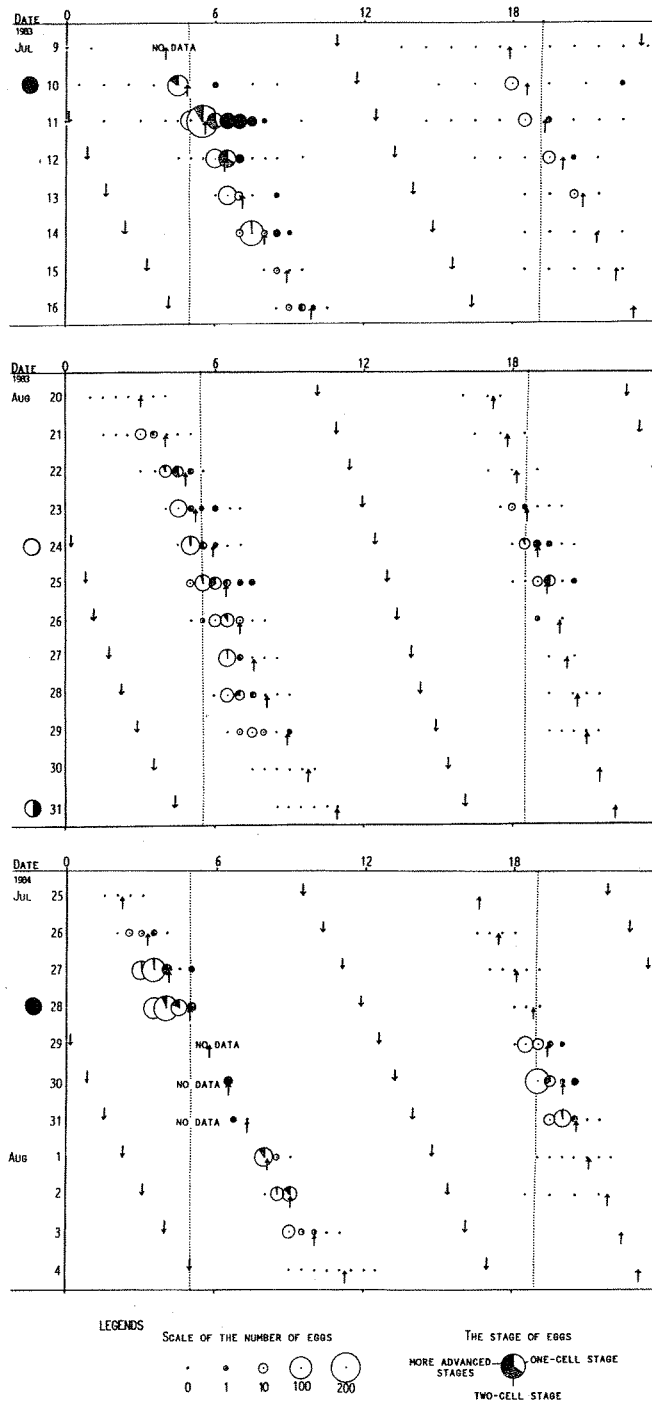


図3, 4, 5 ヒザラガイの生息する岩礁付近で採取された100ℓの海水中に現れたヒザラガイの卵数。(Yoshioka, 1988 より改変) 上向きの矢印, 下向きの矢印は, 最高潮時刻, 最低潮時刻をそれぞれ示す。最低潮時刻前後では, ヒザラガイが水没していないので, 海水は採集していない。満月 ○, 新月 ●のいずれの前後も, 主として明け方の最高潮時刻の直前に放卵放精していることがわかる。

了時期は個体毎にばらつきが大きいように見受けられる (Yoshioka, 1987a)。

それでは、そのような季節性の適応的背景についてはどのように考えられるだろうか。これまでも繁殖の季節性について、放出され受精した卵の胚発生、幼生の成長等の至適温度、餌の出現時期などからその一般性について議論されてきた (Orton, 1920; Kinne, 1970; Giese and Pearse, 1974)。その中でも幼生の餌については、多板綱の幼生が一般に受精してから定着するまでプランクトンとして生活する間一切餌を取らない卵黄食性 (lecithotrophic) であることが知られており (Pearse, 1979)、ヒザラガイについても餌のない海水中で定着まで正常に発生することを確認している (吉岡, 1988b)。これらのことから、少なくとも幼生にとっての餌は考察の対象とはならない。

繁殖の季節性についての議論は、以上のことなどを含め問題点は残るが、上記の文献などをはじめこれまでも多くの議論がなされてきたこと (cf. Giese and Kanatani, 1987; Ghiselin, 1987)、それが海洋生物だけに限られた現象ではないことなどを鑑みて、ここでは他に論を預け、以降ではとくに海洋および沿岸の環境に特有と考えられる半月周期や潮汐周期などの周期性について検討しようと思う。

4. 配偶子放出の半月周期性を支配する条件

半月周期や潮汐周期などの短い周期の時刻設定は、野外のどのような条件によって決められているのだろうか。それらの生理学的なメカニズムを解析するために、図6のような水槽を作った (吉岡, 1985)。この水槽は、水没・干出と明暗の条件を自由に与えることができる。また、流れ出る海水をプランクトンネットで濾し取り、放出された卵が確認できるように常時ビデオカメラで監視している (図7)。

まず、配偶子の放出が満・新月の前後に行われるという半月周期性 (15日周期性) を支配する環境要因について検討する。一般に生物現象がある周期性を示す場合、当然それと同じ周期性を持つ環境要因 (たとえば日周性の場合は明暗の変化、年周性の場合は温度や日長の変化など) がその生物の周期性を支配しているだろうと考えられる。そこで、もし野外で半月周期的な変化をする何らかの環境要因があれば、第一に検討しなければならない。半月周期という私たち陸上動物にはあまりなじみのない周期性は、潮間帯の生物にとってはどのようにとらえられるものなのだろうか。もっとも明白な半月周期を持つ環境要因は、大潮・小潮の周期であろう。もしも彼らの生息場所が潮間帯の最上部 (あるいは最下部) 付近であれば、およそ15日周期で水没 (あるいは干出) する日が訪れるだろう。しかし、ヒザラガイの生息場所は潮間帯のちょうどまんなかあたりで、大潮・小潮にかかわらず一日に概ね2回の水没と干出を繰り返す環境にあり、半月周期性は示さない。また、その他にも明白な半月周性をもつ環境要因はヒザラガイの生息環境ではみられない。そこで注目したのは、先にも触れた日周期 (明暗周期) と潮汐周期の位相関係である。

白浜近辺での最満潮は満・新月の頃には午前・午後の6時前後に訪れる。また、その時刻は1日

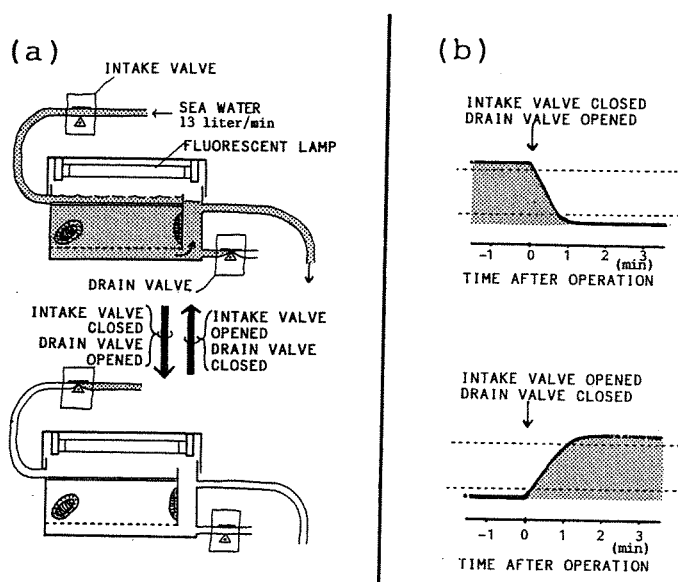


図6 潮汐周期と明暗周期を与える飼育装置。電磁弁を用いて給排水を制御し、速やかに水没と干出の条件を与えることができる。明暗周期は水槽の上の蛍光灯によって与えることができる。

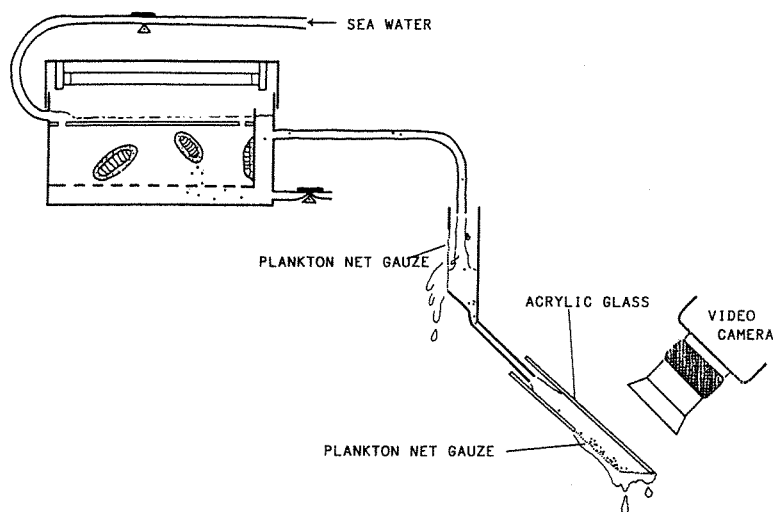


図7 水槽内で産卵された卵を確認する装置。ビデオカメラで5分毎にプランクトンネット上の卵を記録し、何時に産卵したかを知ることができる。実際には、再度プランクトンネット上の卵を実体顕微鏡で確認し、産卵数、受精卵の有無などを調べる。

平均で48分ほど遅れ、およそ7-8日後の下弦・上弦の半月の頃には午前・午後の0時頃に訪れる。さらに7-8日後には、再び午前・午後の6時前後になる。このように、日周期と潮汐周期の位相関係のずれはおよそ15日の周期で繰り返す。ヒザラガイはこの15日周期の位相のずれを読み取って、15日毎に産卵しているのではないだろうか。前述の水槽を使って、野外と異なった位相関係を与え、それらのもとでの産卵時刻を調べることにより、この仮説を検証した (Yoshioka, 1989)。

図8, 9にその結果を示す。産卵時刻がどのようにずれたかは、実験開始からほぼ1カ月経過した6月17日の新月(N)から7月2日の満月(F)までの結果をみるとわかりやすい。野外と同じ位相関係を再現したTANK-(1)では、野外と同様に満月の日からそれ以降数日の明け方の最満潮時刻に受精卵が得られた。明暗周期をずらせたTANK-(2)、潮汐周期を逆転させたTANK-(3)では、野外の満・新月の頃と同様の位相関係が、上・下弦の半月の頃に与えられる。そしてそれらのTANKでは、野外では卵の得られない下弦の半月の頃に卵が得られている。また、それらが産卵した時刻をみると、それぞれの実験条件下のlight onの前後(実験条件下での明け方)に行われていることがわかる。このように、実験条件下での産卵日と産卵時刻は潮汐周期と明暗周期の位相関係に応じてずれることが明らかになった。また、潮汐周期を逆転させ明暗周期をずらせたTANK-(4)でも(裏の裏は表となり)野外の満・新月の頃に産卵しており、それらの一般性は失っていない。

7月2日以降のconstant conditionのもとでは、潮汐周期に応じた産卵の周期性は徐々に失われていくが、TANK-(1)とTANK-(4)では次の新月の頃、TANK-(2)とTANK-(3)では、満月と新月の間の頃に産卵している。このことは、産卵の半月周期性がconstant conditionのもとでも

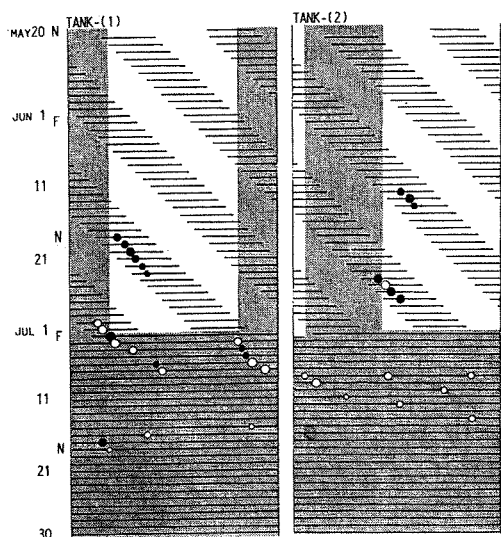


図8 潮汐周期と日周期を与えて配偶子放出の半月周期性を支配する条件を調べた実験 (Yoshioka, 1989)。各水槽に29個体のヒザラガイを入れて81日間飼育した。周期的な条件は7月1日まで与え、7月2日から水没—全暗にした。横線：水没，：暗期，N：新月，F：満月，●：受精卵が確認された時刻，○：未受精卵が確認された時刻
TANK-(1)：野外の潮汐と明期(4:30—7:30)を再現した実験。
TANK-(2)：野外の潮汐のもとで明期をshiftした(10:30—翌1:30)実験。

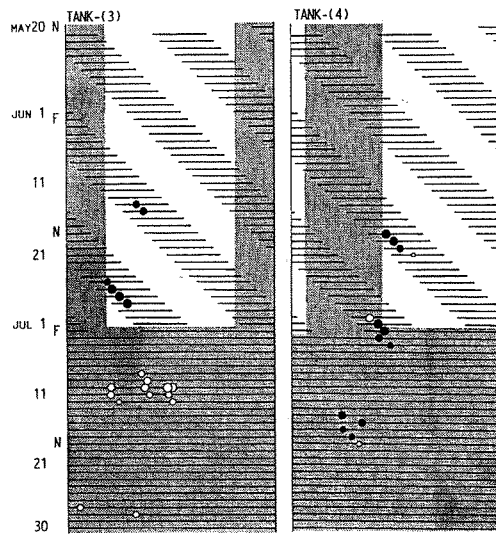


図9 潮汐周期と日周期を与えて配偶子放出の半月周期性を支配する条件を調べた実験 (Yoshioka, 1989)。各水槽に29個体のヒザラガイを入れて81日間飼育した。周期的な条件は7月1日まで与え、7月2日から水没—全暗にした。横線：水没，：暗期，N：新月，F：満月，●：受精卵が確認された時刻，○：未受精卵が確認された時刻
TANK-(3)：潮汐を野外と逆転させた実験。
TANK-(4)：潮汐を野外と逆転させ、明期をshiftした実験。

維持されていることを示しているように思われ、15日を一周期とする内在的な時計の存在を示唆する。はたして産卵の半月周期性が内在的な計時機構の支配下にあるのかどうかは興味のあるところだが、それが15日という長い周期であることと、産卵という一年に数回しかみられない現象であることから、さらに慎重で長期的な計画のもとでの実験が必要であろう。

以上の実験結果で特に興味深いことは、実際に実験条件下で与えた周期が24hの明暗周期と12.42hの水没・干出の周期であるのに、配偶子放出はそれらに応じた日周期・潮汐周期とともに、およそ15dの半月周期の位相をもずらせることができる点である。ヒザラガイは野外の二つの周期とその関係から三つの周期を読み取り、配偶子放出の時刻設定に利用しているのである。

5. 配偶子放出の日周性と潮汐周期性を支配する条件

次に、配偶子の放出が主として明け方の最満潮時刻に行われるという日周性と潮汐周期性について検討する。

日周性については、図10に示した実験によって調べた。まず、EXP-1とEXP-2で、野外とほぼ同じ潮汐周期（6.21h水没：6.21h干出）を与えながら恒明と恒暗の光条件のもとでの産卵時刻を調べた。それらでは、いずれも野外で産卵がみられる明け方の最満潮時刻に産卵がみられた。このことから、単純に光条件によって産卵の誘導や抑制などが働いているという可能性は否定される。しかし、12h明：12h暗の光条件を野外の昼夜と同じように与えたEXP-3と、昼夜逆転して与えたEXP-4で、いずれもlight onの時刻の近辺の最満潮時刻に相当する時刻に産卵している。このことは、産卵するために必要な日周期の条件が与えられれば、夕方の最満潮時刻にも産卵する可能性（＝衝動）を持っていることを示している。

また、潮汐周期を与えず、明暗の周期だけを与えたEXP-5とEXP-6でも、潮汐周期性は失われているもののlight onの時刻の近辺で産卵している。これらのことから、野外で主として明け方に産卵することは、明暗の周期によって導かれていることを示す。

次に、潮汐周期性について調べた結果を図11に示した。EXP-8は野外とほぼ同じ位相で、EXP-9は野外の位相から3.10h（およそ $\frac{1}{2}$ 位相）shiftして、EXP-10は野外と逆転した位相で、6.21h水没：

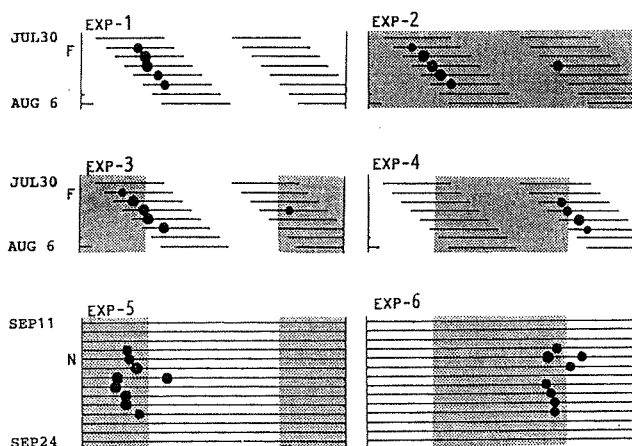


図10 明暗周期に対する反応を調べる実験 (Yoshioka, 1989)。各水槽に、27-29個体のヒザラガイを入れ、その産卵時刻を調べた。

横線：水没，暗期：N：新月，F：満月，

●：受精卵が確認された時刻

○：未受精卵が確認された時刻

6.21h干出の潮汐周期を与えた。これらでは、いずれも水没開始後およそ 1.5h-2.5h に産卵がみられた。このことから、産卵時刻の設定は水没・干出の時刻に支配されていることが明らかになった。

以上の実験結果をもとに、ヒザラガイの配偶子放出の周期性を支配する要因を図解した(図12)。先にも述べたように、配偶子放出の時刻設定は、野外の二つの周期(日周期と潮汐周期)とその関係から三つの周期(+半月周期)を読み取り、配偶子放出の時刻設定をおこなっている。また、日周条件によって、一日二回の最満潮時刻のいずれにも配偶子放出がおこなう衝動を持つこともわかった。

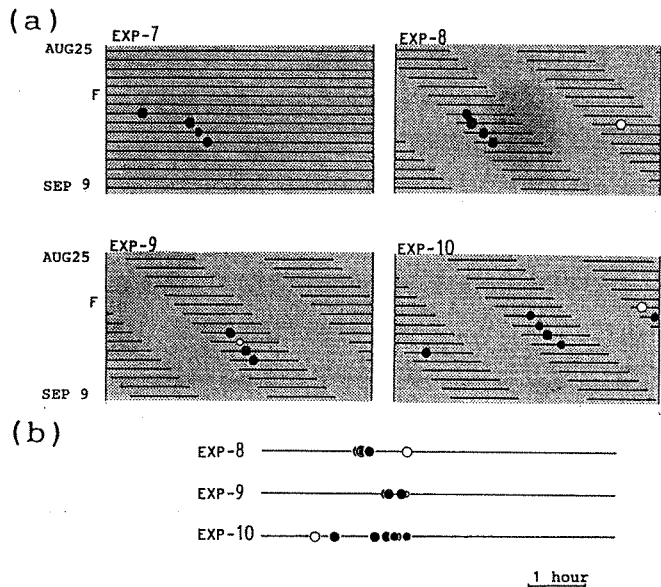


図11 水没・干出の周期に対する反応を調べた実験。各水槽に、28-29個体のヒザラガイを入れ、その産卵時刻を調べた。実験はすべて恒暗条件でおこなった (Yoshioka, 1989)。

(a) 横線：水没，F：満月，
●：受精卵が確認された時刻，○：未受精卵が確認された時刻

(b) 水没時間の中で、どの時刻に産卵がみられたかを重ねてプロットした。それぞれの実験の間で有為な差はみられない。(P>0.05, t test)

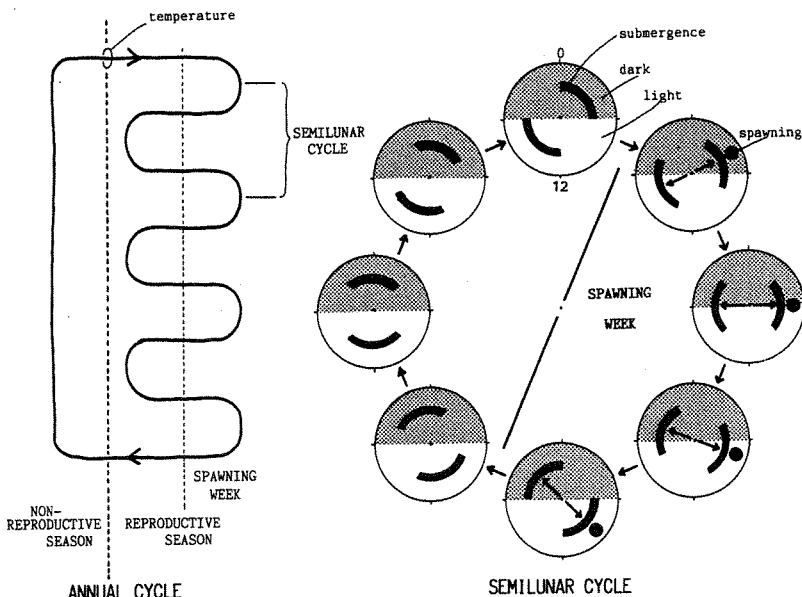


図12 ヒザラガイの繁殖周期を支配する野外の周期と時刻設定についての概念図。

6. 上下に隔たった個体間の同期

ヒザラガイは、概ね $MTL \pm 0.4m$ の範囲に生息し、水位はそれらの間をサインカーブに近似できる曲線に沿って変化する。そのため、生息範囲の上部に位置する個体と下部に位置する個体間で水没・干出の時刻に隔たりがある（図13）。大潮の前後では、生息範囲の下端部の個体は上端部の個体より2時間ほど早く水没し2時間ほど遅くまで水没している。小潮の場合には、その隔たりはさらに大きい。配偶子放出の時刻設定が、水没または干出の時刻のいずれかだけ依存しているとすれば、上部の個体と下部の個体で配偶子放出の時刻にずれが生ずることが考えられる。しかし、野外で採集された卵の消長から予測される実際には配偶子放出の時刻は、0.5h-1h の範囲に収まっている。ヒザラガイは、どのようにして上下に隔たった個体間で配偶子放出の時刻を揃えているのだろうか。

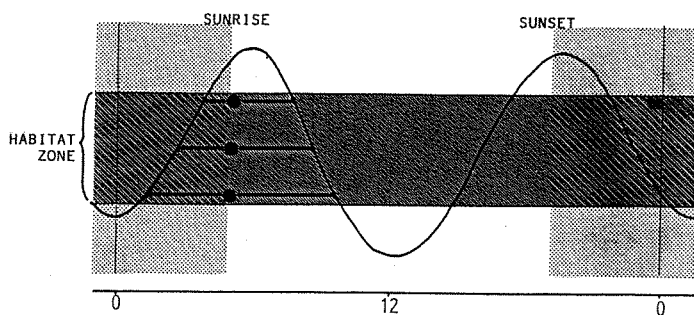


図13 上下に隔たった位置に生息するヒザラガイが受け取る大潮時の水没・干出の時刻のずれについての概念図。

●：それぞれの位置での配偶子放出の時刻

以上のような問題設定に答えるためおこなった実験の結果を、図14に示した。生息範囲の上部と下部から採集した個体を、それぞれ 12.42h の周期で 4.21h水没：8.21h干出（EXP-13, 14）、6.21h水没：6.21h干出（EXP-15, 16）、8.21h水没：4.21h干出（EXP-17, 18）の条件を与えた。EXP-13, 14 は生息範囲の上部の、EXP-15, 16 は中央付近の、EXP-17, 18 は下部の潮汐条件をそれぞれ再現したことになる。それらの結果、上部に生息する個体と下部に生息する個体の間でそれぞれの条件下での放卵時刻に有為な差はなく、潮汐条件に対する時刻設定のメカニズムには生息位置による違いがないことがわかる。そして、その産卵時刻は、水没した時刻から何時間後、あるいは直前の干出した時刻から何時間後といった単純な反応ではなく、水没時刻と干出時刻の双方の間の一定の割合の位置に設定されていることがわかる。

以上のような時刻設定のメカニズムによって、上部にいる個体は、水没時間の短い環境に居ることにより水没時刻から産卵時刻までの時間が短くなる。逆に、下部にいる個体は、水没時刻から産卵時刻までの時間が長くなる。その結果、上部にいる個体と下部にいる個体が、異なった水没・干出の条件下に居るにもかかわらず、ほぼ同じ時刻に産卵することができるものと考えられる。

(a)

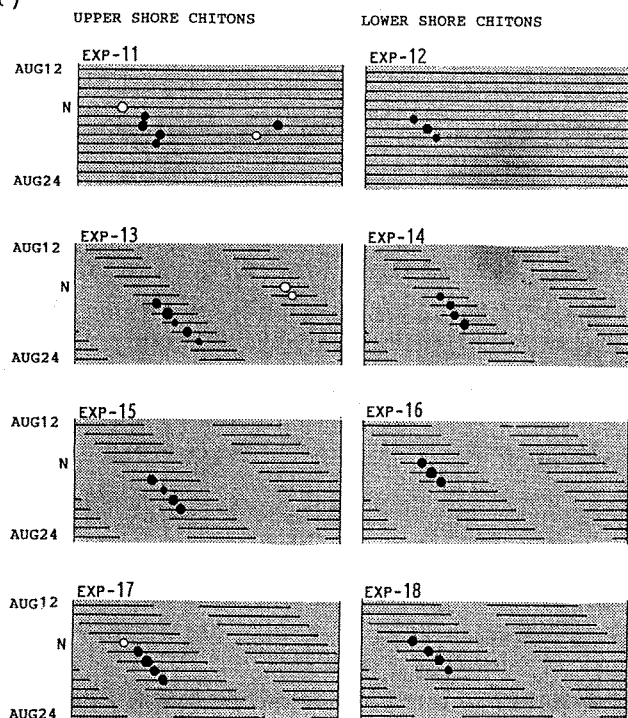


図14

生息範囲の上部 ($> \text{MTL} + 0.4\text{m}$) から採集したヒザラガイと下部 ($< \text{MTL} - 0.4\text{m}$) から採集したヒザラガイに対して、それぞれ 12.42h の周期で 4.21h 水没 : 8.21h 干出 (EXP-13, 14), 6.21h 水没 : 6.21h 干出 (EXP-15, 16), 8.21h 水没 : 4.21h 干出 (EXP-17, 18) の条件を与えた。各水槽に、25-26 個体のヒザラガイを入れ、その産卵時刻を調べた。実験はすべて恒暗条件でおこなった (Yoshioka, 1989)。

(a) 横線：水没，N：新月，

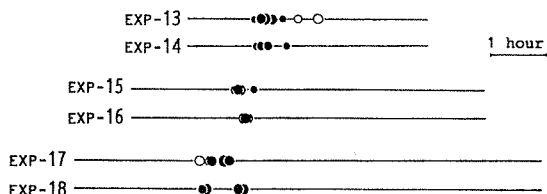
●：受精卵が確認された時刻

○：未受精卵が確認された時刻

(b) 水没時間の中で、どの時刻に産卵がみられたかを重ねてプロットした。EXP-13, 14; EXP-15, 16; EXP-17, 18のそれぞれの実験の間で有為な差はみられない。

($P > 0.05$, t test)

(b)



7. 周期性と同期性

以上に述べたヒザラガイの配偶子放出の時刻設定は、その場の周期的環境に応じた‘周期性’を持つとともに、上下に隔たって生息し異なった水没時間にさらされた個体間でも‘同期性’を持つという点から特徴づけられるだろう。以下では、周期性と同期性の概念を整理し、おもな文献のなかでこれまでどのように扱われてきたかについて述べる。

繁殖に関わる現象の‘周期性’ (periodicity, rhythmicity) や‘同期性’ (synchronism) については、これまで海産、陸産の多くの生物について報告されている (Palmer, 1974, 1976; Bünning, 1973; Aschoff, 1981; Sasaki and Chiba, 1978)。しかし、これら二つの用語は、その意味が明らかに異なるにもかかわらず、これまで十分に区別して語られてはいなかった。‘周期性’とは、ある現象が一定の間隔のもとにくりかえし起こる性質をもつ場合に使われる。それに対して‘同期性’とは、二つ以上の現象が同時に起こる性質をもつ場合に使われる。さらに‘同期性’は、生物の示す現象と環境の変化との間の同期性 (以下、‘対環境同期性’と表す) の場合と、複数の生物

個体相互の同期性（以下，‘個体間同期性’と表す）の場合とに区別することができる。論理的に考えれば，周期性と同期性とはそれぞれ別の性質であり，ある現象がそれらとともに持ち合わせなければならない必然性はない。にもかかわらず，それら二つの性質，あるいは言葉が十分に区別されずに語られる場合が多かった。

Bünning (1973), Aschoff (1981) は，それらを明確に区別しておらず，彼らの主たる興味は内在的計時機構とその研究法についてである。Palmer (1974) は，海洋生物の示す周期的現象について最初にまとめられた教科書である。その4つの章が海洋生物の示す潮汐周期などの例示に当てられており，その他の章でも若干例の繁殖周期について触れられている。しかし，著者の主たる興味はそれらの周期的現象を支配する内在的計時機構と環境要因との関係に対して向いており，‘周期性’と‘同期性’といった問題について区別して論じてはいない。DeCoursey (1983) は，甲殻類における生物時計について議論しており，それらが環境に応じて同期する‘対環境同期性’の適応的な意義を述べているが，生物どうしの‘個体間同期性’については触れられていない。

興味ある記述がみられるのは，Naylor (1976) の海産動物の行動や繁殖のリズムについての総説である。彼は，繁殖リズムの適応価について考察し，同期性について以下のように述べている。

“Responses of the endogenous rhythms to environmental variables can be regarded as synchronization; repeated exposure to such variables which generates a rhythm that persists in subsequent constant conditions can be regarded as entrainment …”

（環境の変化に応じた内在リズムの反応を，‘synchronization’ とみなすことができる。また，そのような環境の変化のもとに繰り返しさらされることによってあるリズムが生じ，その後一定の状態の下でもそれが維持されることを，‘entrainment’ とみなすことができる…）

この記述は，周期的な‘対環境同期性’述べられたものだと考えられる。実際には，生物現象の周期性は，周期的な環境の変数に対する‘対環境同期性’によって現れる場合が多い。上の記述は，そのような場合の周期性に関する問題と同期性に関する問題が厳密には区別されず述べられた一例である。

Naylor (1976) はその一方で，“mutual synchronization of rhythmicity” と呼ばれる現象について，動物個体間の直接的な関係によって起こるとの説明を加えている。それらの記述から，彼は‘対環境同期性’と‘個体間同期性’の違いについては承知していると考えられる。ただし，以下のような不用意な記述も見られる。

“breeding rhythmicity no doubt enhances the possibilities of fertilization and cross-breeding.”（繁殖のリズムをもつことによって，受精と遺伝子交換の可能性を高くすることは疑いない。）

実際には個々の個体の持つ繁殖のリズムで受精の可能性が高くなるのではなく，（周期性がなく

ても) ‘個体間同期性’があれば、高い授精可能性がもたらされるのである。これらのことから Naylor (1976) も、‘周期性’、‘対環境同期性’、‘個体間同期性’の区別を十分にしていないと考えられる。

8. ヒザラガイにおける周期性和同期性の適応適意義

以上のように‘同期性’と‘周期性’についての概念を整理した上で、ヒザラガイの配偶子放出の同期性と周期性についての適応的意義を検討してみよう。

最初に述べたように、ヒザラガイをはじめとする体外受精の海産無脊椎動物にとって、配偶子(卵と精子)を作りそれを同時に海水中に放出することが繁殖を成功させるための最も基本的な手続きである。まず、上部に生息する個体と下部に生息する個体との間の配偶子放出の同期性(=‘個体間同期性’)の適応的意義は以上の点から自明であり、議論する必要はないだろう。そして、その手続きを効率的におこなうためには、配偶子放出がヒザラガイの水没している満潮時刻前後に行われなければならないことも自明である。すなわち、周期的な環境変化に応じて配偶子放出を行わなければならない故に、時刻設定も周期性を持つことになる。潮汐周期性(=潮汐周期との‘対環境同期性’)の適応的意義はそのような点にあると考えられる。

それでは、半月周性の適応的意義はどのようなものが考えられるだろう。その背景には、大潮の潮位差による沿岸の潮流や、それらと卵捕食者の生活との関係なども考えられる。しかし私は、同期性の適応的意義の延長線上として、「配偶子放出を同期させやすいのは(半月周期の)どの時期か?」という観点に立って、この問題を論じたい。

さきに述べたように、大潮の前後では、生息範囲の下端部の個体は上端部の個体より2時間ほど早く水没し始め2時間ほど遅くまで水没している。この時間は、配偶子放出の時刻設定にとっては決して短い時間とは言えない。それは、配偶子放出の時刻設定を水没の開始時刻や終了時刻からの一定時間後とはせず、水没時間(生息する高さの反映)に応じて調整をしていることから明かであろう。しかし、小潮の場合には、その時刻の隔たりはさらに大きくなる。また、小潮の場合には干満の変動が少ないため、明白な水没と干出の中間的な状態(=海岸が波で洗われている awash の状態)の時間も長くなり、上下の個体間のみならず、同じ高さに生息する個体間の同期的な時刻設定も難しくなる。これらのことから、大潮の時期が最も迅速に潮位が変化し、上下間の水没・干出の時刻が近く、awash の状態が短いため、上下に隔たった個体間(あるいは同じ高さの個体間)の配偶子放出を同期的に設定するのに最も好ましい時期であると考えられる。私は、半月周性の適応的意義は以上に述べたような点にあると考えている。

最後に、明け方と夕方の最満潮時刻のうち、量、日数ともに明け方に明け方に卓越して配偶子放出がみられることによる日周性の適応的意義を考察しよう。私は、ヒザラガイが明け方により多くの配偶子を放出することには、余り適応的な背景はないのではないかと感じている。もしも、ヒザラガイが明け方に配偶子放出をおこなうことに大きな適応的意義があるならば、近縁な種類でも明

け方に配偶子放出をおこなうだろうと予測される。しかし、沖縄島沿岸に生息するヒザラガイと近縁な3種の配偶子放出の時刻を調べると、明け方だけに配偶子放出をおこなうものと夕方だけに配偶子放出をおこなうものがあることがわかった (Yoshioka, in prep.)。

それでは、もし明け方に配偶子放出をおこなうことに大きな適応的な意義がないとすれば、どうして実際には明け方に卓越して配偶子放出をおこなうのだろうか。この点について、私は以下のように考えている。配偶子放出を行う時刻は、全ての個体が水没する最満潮時刻の前後であれば本来明け方でも夕方でも構わないのである。しかし、もしもどちらもが同じ程度に適応的だとしても、その両方に放出することは、それぞれ際の精子濃度が半減し高い受精率が得られない。一定の個体群において、同じ日に放出できる配偶子の個数が一定であるとすれば、それらを一気に同一時刻に放出することによって最も高い受精率と最も多くの受精卵が得られる。つまり、明け方に配偶子放出をおこなうことに適応的なのではなく、明け方‘だけ’に配偶子放出を行うことが適応的なのである。

9. その他の海洋生物について

以上のようなヒザラガイについての知見を、そのほかの動物についての知見と比較検討し一般性を論じるために、以下でこれまで知られる海洋生物の繁殖現象の主なものを見てみたい。

海洋生物の繁殖現象についてこれまで知られるものを参照すると、綿密に調べられたもののうちのほとんどは半月周期性や潮汐周期性をもつことがわかる。しかし、たとえば「放卵放精は大潮の間に起こった、」という表現があったとしても、数日にも及ぶ大潮の間じゅうずっと放卵放精が行われたとは解釈できない。個体ごとの放卵放精はふつう比較的短時間におこるものなので、個体間の同期性を調べるためには、半月周期や潮汐周期を知るための調査や採集の間隔よりもずっと短い間隔で調べなければならない。繁殖の同期性を議論する場合には、その厳密な時刻と期間を知ることが必須のこととなる。(ここでいう期間とは、個体群全体としてどのような季節や時期に放卵放精しているかということではなく、個々の個体がどれだけ放卵放精を継続するかということについてである。) 海洋生物について、繁殖の半月周期性が広く知られているにもかかわらず、野外の個体間で同時に起こる放卵放精の厳密な時刻が知られている例はきわめて乏しい。以下に、そういった繁殖の時刻について扱った文献を検討する。

まず、ヒザラガイの属する軟体動物門の繁殖にかかわる現象で比較的よくわかっているいくつかの例について縦覧する。

Sastry (1979)は、二枚貝の繁殖について扱った総説である。しかし、そのなかでは繁殖の年周期性(=季節性)については扱われているが、半月周期性や潮汐周期性といった比較的短期の‘周期性’に対する議論はまったく見られない。‘Synchronization and Coordination of Spawning’と題した節でも、個体間で放卵放精の‘季節’が一致することや、生殖腺の成長の同期性について扱われているものの、放卵放精の厳密な時や期間については論じられていない。カキの一種である

Crassostrea virginica が、たびたび実験室内で放卵放精をおこなうことが観察されているが (Galtsoff, 1964), 野外での観察例はほとんどなく、放卵放精の時刻は明かではない。また、Loosanoff and Nomejko (1951) は、*C. virginica* の幼生の出現には、周期性がみられないことを報告している。一方、Korringa (1957) は、*Ostrea edulis* の幼生は、繁殖期のほぼ全期間にわたって採集されるが、その消長には月周期性の傾向があることを報告している。Berry (1986b) は、*Unbonium vestiarium* の放卵直後の卵は、日中しか採集されないことを報告している。とくに放卵放精の見られる日では、沿岸で採集されたプランクトン中にみられる最大卵数は、日中の最高潮時刻の35分前から4.72時間後に採集において見られた (Berry, 1986a, b)。彼の調査における採集間隔はまちまちなので、その厳密な時刻を議論することはできないが、潮汐周期に応じた周期性の傾向は明白であると思われる。Ohgaki (1981) は、アラレタマキビ *Nodilittorina exigua* の未卵割の卵が、最高潮時刻の前後2時間に沿岸のプランクトン中に採集されることを報告している。Struhsaker (1966) は、*Littorina pintado* と *L. picta* の放卵が、実験室内でもその地域の最高潮時刻に見られることを報告している。しかし、その放卵がどの程度続くかについては述べられていない。Abe (1940) は、*Siphonaria japonica* の交尾が、満月の1週間前の日没または日の出の低潮時の間におこることを観察した。

以上、軟体動物の繁殖について知られているなかでも、比較的良好に調べられている知見である。以下に、ヒザラガイの生息する環境と同じ沿岸域で見られる繁殖にかかわる知見で、比較的詳しく調べられたいくつかの例について述べる。

これまでに報告された沿岸域における繁殖にかかわる現象について、もっとも詳細に調べられた例は、Neumann (1966, 1968, 1976, 1978, 1980) によるウミユスリカの一種 *Clunio marinus* についての研究であろう。Neumann は、その一連の研究で、*C. marinus* の羽化が、大潮の最干潮時刻の前4時間の間に集中しておこることを明らかにした。また、その半月周期が日周期と潮汐周期の間の位相関係によって entrain されていることを、実験的に明らかにした。また、Saigusa (1981, 1982) は、*Sesarma* のゾエア放出が、満月から新月にかけての数日の最高潮時刻の前後5～6時間の間に集中してみられることを報告している。

環形動物多毛綱では、同期的な生殖群泳 (swarming) が数多くの種で知られている (Evans, 1971; 岡田・越田, 1983)。とくに有名な太平洋パロロ、*Palola viridis* (= *Eunice viridis*)、の場合、生殖群泳が10月から11月の一夜の、わずか2時間ほどの間に集中して行われることが知られている (Clark, 1961)。また、わが国でも、ゴカイ類のイトメ (その生殖型個体は「日本パロロ」とよばれる) が、新月と満月の前後1～4日間の日没後に一斉に生殖群泳することが知られている (奥田, 1939)。

魚類では、トウゴロウイワシ科の *Leuresthes tenuis* の産卵が、新月と満月の5～6日前の夜の最高潮時刻の後に一斉に砂浜に押し寄せて行われる例 (Korringa, 1957) や、クサフグ、*Fugu*

niphobles (= *Takifugu niphobles*), が新月と満月の前後5～6日の最高潮時刻の前に、やはり一斉に砂浜に押し寄せて行われる例 (Nozaki et. al., 1976) などが知られている。棘皮動物では、ニッポンウミシダ, *Comanthus japonica*, の配偶子放出が年に一度、ほぼ決まった月齢の日の午後2時30分～4時に一斉に行われることが知られている (Dan and Dan, 1941; Kubota, 1980)。

以上に挙げた知見以外にも、実験室内で動物にいろいろな刺激 (温度条件, 光条件などの急激な変化; 長期間の干出後の水没; 化学物質など) を加え、人為的に誘導された配偶子放出などの例は枚挙に暇がない。しかし、それらは動物本来の繁殖周期などを反映したものではないので、ここでは扱わないこととする。

以上で見たように、野外での厳密な繁殖時刻が知られている例はきわめて少ない。軟体動物に限ってみると、ヒザラガイについての知見と比較できるほどの厳密な時刻について知られた例は見られない。また、広く海洋生物一般に対して目を広げても、時刻設定の同期性を論じることができるほど綿密な生理学的知見がみられないのは残念である。しかし、それぞれの動物の繁殖時刻がどのような適応的背景を持っているのかについての一般性について触れることができる。

ニッポンウミシダの配偶子放出、ウミユスリカの羽化、パロロの生殖群泳、クサフグの産卵、これら一見あまり似ていないように思われる繁殖の現象は、すべてその底流に、多くの個体が同時に参加すること (‘個体間同期性’) による適応価の上昇がある。それに対して、アカテガニのゾエア放出、アラレタマキビの卵放出などには、そのような‘個体間同期性’による適応価の上昇は考えられない。もちろんヒザラガイは前者に属する。そして、このような‘個体間同期性’の適応的意義を持つか否かは、繁殖の時刻設定について議論する上での大きなバックボーンになるであろう。

10. まとめ

はじめに述べたように、多板類に属するすべての種の繁殖の様式は有性的に行なわれ媒精は体外受精による。体外受精する生物にとって、受精を成功させるために必要な条件は、精子と卵とが同じ時刻に同じ媒質中に放出されることである。これらは、ヒザラガイの繁殖を特徴づける要素のひとつでもある。その条件を満たすべく、ヒザラガイの集団としての配偶子の放出の時刻は、数十分の範囲で予測できるほど集中し一定している。

また、繁殖のあり方は、多板類に共通の様式からだけではなく、その生物の生息場所の特性からも特徴づけられている。ヒザラガイは、幼生として海水中に放出された後のごく短い期間以外、潮間帯でその生活のすべてをおくる (吉岡, 1983)。潮間帯は、海面の周期的な上下移動によって、水没と干出をくりかえす独特の環境条件のもとにある。そして、それぞれの個体は、集団の配偶子放出の時刻を認識するために、その生息場所の環境の周期的な変化をうまく利用している。以上のように、ヒザラガイの繁殖は、その系統に共通な様式に応じて、また、彼らの生息する潮間帯の環境の特性に応じて特徴づけられる。繁殖 (= 生殖) は、その種族の維持に関連して、個体群あるい

は個体の再生産を行なうことであり、その種にとって時間的な連続性を保つ意味からも、また個々の個体にとって新しい個体を作る意味からも、もっとも重要な活動である。

私がおこなった一連の研究の動機は、海洋の一種類の動物がどのようにして繁殖を行なっているかを知らうとすることであった。その動機を満たすため、体外受精を行なう潮間帯の動物ーヒザラガイーを選んだ。そして、彼らが受精を成功させるために、配偶子を海水中に放出する時刻をどのようにして決めるかという疑問を解いた。それらの結果、ヒザラガイは潮間帯の周期的な状態の変化を利用して、潮汐周期に対してきわめて一定した配偶子の放出の時刻を認識していることがわかった。これは、受精の様式をはじめとした生活史の特質、潮間帯という生息場所の特質のもとで彼らが獲得したメカニズムである。

11. 摘要

1. ヒザラガイの配偶子放出は、夏期に繁殖することからみられる年周期、大潮の時期に配偶子を放出することからみられる半月周期、朝夕の最高潮時刻に配偶子を放出することからみられる12.46時間の潮汐に応じた周期、朝に卓越して配偶子が放出されることからみられる日周期、という4つの周期性のもとにおこなわれている。
2. 半月周期を支配する要因を解析するため、24時間の明暗の周期と12.46時間の水没／干出の周期を人工的に再現した水槽内で人工的な日周期と潮汐周期を再現し、それぞれの水槽で配偶子放出がみられる日時を72日間に互って連続して5分毎に調べた。それによって、配偶子放出の半月周期性は、明暗の周期と水没／干出の周期との位相関係によって支配されていると推測された。
3. 明け方に卓越して見られる配偶子放出は、明暗の周期を野外と逆転させることによって、夕方に卓越してみられるように変えることができた。また、潮汐周期に応じた配偶子放出の周期は、水没／干出の周期の位相をずらせることによって、ずらせることができた。これらのことから、野外での配偶子放出は、明暗の周期的な刺激と、水没／干出の周期的な刺激の両方に支配されていると推測される。
4. ヒザラガイの生息範囲は、潮間帯の上部から下部に互っており、それぞれの高さによって水没時間が異なっている。実験条件下では、上部から採集した個体も、下部から採集した個体も、実験条件下の水没時間の長短に関わらずそれぞれ同じ時刻に配偶子放出を行う。また、その時刻は、水没の開始時刻と終了時刻のどちらをずらせることによってでもずらすことができる。このことから、水没の開始と終了の両方の刺激が配偶子放出を支配しており、これによって、潮間帯の上部と下部に隔たった個体間でも、同じ時刻に配偶子放出をすることができるよう保証されていると考えられる。
5. 生物現象の周期性は、野外の条件の周期性に対する適応として説明することができる。ヒザラガイの配偶子放出の潮汐に対する周期性は、それが水没しているときに行われなければならないということから、潮汐周期に対する適応として説明することができる。しかし、ヒザラガイの配

偶子放出は、水没しているときのなかでも極めて限られた時間に集中して、同期的に起こっている。この同期性は、効率的に受（授）精するための適応と考えることができる。

6. 繁殖における周期現象の中でも、見かけの上からは配偶子放出に類似しているアカテガニなどのゾエア放出や、交尾によってすでに精子が受け渡しされているタマキビ類の受精卵の放出などは、周期的であっても同期的であることの適応的な意義はない。配偶子放出とは現象的に異なっているように見受けられるウミユスリカの羽化リズムは、潮汐周期に対応するとともに、交尾をするためには同期的でなければならないということから、配偶子放出の周期性と同期性に等値すべきものである。このことは、ヒザラガイに於て、潮間帯の上部と下部とに隔たった個体間でそれらが受けている潮汐環境の条件などが異なっているにも関わらず同じ時刻に配偶子放出をすることを保証する生理的なメカニズムの、適応的な背景と考えられる。

引用文献

- Abe, N. 1940. The homing, spawning and other habits of a limpet, *Siphonaria japonica* DONOVAN. Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ., Ser. 4, Vol. 15, pp. 59-96.
- Aschoff, J., ed. 1981. Handbook of behavioral neurobiology. IV. Biological rhythms. Plenum Press, New York.
- Berry, A. J. 1986a. Semi-lunar and lunar spawning periodicity in some tropical littorinid gastropods. J. Moll. Stud. Vol. 52, pp. 144-149.
- Berry, A. J. 1986b. Daily, tidal, and two-weekly spawning periodicity and brief pelagic dispersal in the tropical intertidal gastropod *Umbonium vestiarium* (L.). J. Exp. Mar. Biol. Ecol., Vol. 95, pp. 211-223.
- Bünning, E. 1973. The physiological clock, 3rd ed. Springer, New York.
- Clark, R. B. 1965. Endocrinology and the reproductive biology of polychaetes. Oceanogr. Mar. Ann. Rev., Vol. 3, pp. 211-255.
- Dan, K. & J. C. Dan, 1941. Spawning habit of the crinoid, *Comanthus japonicus*. Jap. J. Zool. Vol. 9, pp. 555-564.
- DeCoursey, P. J. 1983. Biological timing. In "The biology of Crustacea" Vol. 7. pp. 107-162. Academic Press, New York.
- Evans, S. M. 1971. Behavior in polychaetes. Quart. Rev. Biol. Vol. 46, pp. 379-405.
- Fretter, V. 1984. Prosobranchs. In "The Mollusca" Vol. 7. Reproduction (A. S. Tompa, N. H. Verdonk and J. A. M. Van den Biggelaar eds.) pp. 1-45. Academic Press, Orlando, Florida.
- Galtsoff, P. S. 1964. The American Oyster *Crassostrea virginica* GMELIN. U. S. Fish Wildl. Serv. Fish Bull. Vol. 64, pp. 1-480.
- Ghiselin, M. T., 1987. Evolutionary aspects of marine invertebrate reproduction. In "Reproduction of Marine Invertebrates." Vol. 9 (A. C. Giese, J. S. Pearse and V. B. Pearse eds.) pp. 609-665. Blackwell Scientific Publications, Palo Alto, California and The Boxwood Press, Pacific Grove, California.
- Giese, A. C. and J. S. Pearse, 1974. Introduction: General principles. In "Reproduction of Marine Invertebrates" Vol. 1, (A. C. Giese and J. S. Pearse, eds.) pp. 1-49. Academic Press, New York.
- Giese, A. C. and H. Kanatani, 1987. Maturation and spawning. In "Reproduction Marine Invertebrates" Vol. 9, (A. C. Giese, J. S. Pearse and V. B. Pearse eds.) pp. 251-329. Blackwell Scientific Publications, Palo Alto, California and The Boxwood Press, Pacific Grove, California.
- Grant, A. & P. A. Tyler, 1983. The analysis of data in studies of invertebrate reproduction: I. Introduction and statistical analysis of gonad indices and maturity indices. Int. J. Invertebr. Reprod. Vol. 6, pp. 259-269.

- Kinne, O. 1970. Temperature, animals, invertebrates. In "Marine Ecology, A Comprehensive Treatise on Life in Oceans and Coastal Waters" (O. Kinne, ed.), Vol. 1, Part 1, pp. 407-514. Wiley (Interscience), New York.
- 岡田克弘・越田豊. 1983. 環形動物. 「無脊椎動物の発生 (上)」 (団勝磨ほか編), 259-305. 培風館. 東京.
- Kubota, H. 1980. Synchronization of spawning in the crinoid, *Comanthus japonica*. In Advances in invertebrates reproduction. edited by W. H. Clark, Jr. and T. S. Adams, Elsevier, North Holland, Vol.3, pp. 69-74.
- Korringa, P. 1957. Lunar periodicity. In, Treatise on marine ecology and paleoecology, Vol. I, Ecology, edited by J. W. Hedgpeth, Mem. Geol. Soc. Am. Vol. 67, pp. 917-934.
- Loosanoff, V. L. & H. C. Davis, 1952. Repeated semiannual spawning of northern oysters. Science Vol. 115, pp. 675-676.
- Loosanoff, V. L. & C. A. Nomejko, 1951. Spawning and setting of the American oyster, *O. virginica*, in relation to lunar phases. Ecology, Vol. 32, pp. 113-134.
- Naylor, E. 1976. Rhythmic behaviour and reproduction in marine animals. In Adaptation to the environment : essays on the physiology of marine animals, edited by R. C. Newell, Butterworths, London, pp. 393-429.
- Neumann, D. 1966. Die lunare und tägliche Schlüpfperiodik der Mücke *Clunio*. Zeitschrift für vergleichende Physiologie Vol. 53, pp. 1-61.
- Neumann, D. 1968. Die Steuerung einer semilunaren Schlüpfperiodik mit Hilfe eines künstlichen Gezeitenzyklus. Zeitschrift für vergleichende Physiologie Vol. 60, pp. 63-78.
- Neumann, D. 1976. Mechanismen für die zeitliche Anpassung von Verhaltens- und Entwicklungsleistungen an den Gezeitenzyklus. In Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1976, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, pp. 9-28.
- Neumann, D. 1978. Entrainment of a semilunar rhythm by simulated tidal cycle of mechanical disturbance. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. Vol. 35, pp. 73-85.
- Neumann, D. 1980. Synchronization of reproduction in marine insects by tides. In, Advances in invertebrate reproduction, edited by W. H. Clark, Jr., & T. S. Adams, Elsevier, North Holland, pp. 21-35.
- Nozaki, M., T. Tsutsumi, H. Kobayashi, Y. Takei, T. Ichikawa, K. Tsuneki, K. Miyagawa, H. Uemura & Y. Tatsumi, 1976. Spawning habit of the puffer, *Fugu niphobles* (JORDAN et SYNDER) I. Zool. Mag. Vol. 85, pp. 156-168.
- Ohgaki, S. 1981. Spawning activity in *Nodilittorina exigua* and *Peasiella roepstorffiana* (Littorinidae, Gastropoda). Publ. Seto Mar. Biol. Lab., Vol. 26, pp. 437-446.
- 奥田四郎. 1939. 月の盈虧に伴う動物の生殖現象に就いて. 植物及動物, Vol. 7, pp. 911-918, 1087-1096.
- Orton, 1920. Sea temperature, breeding and distribution of marine animals. J. Mar. Biol. Assoc. U.K. Vol. 12, pp. 339-366.
- Palmer, J. D. 1974. Biological clocks in marine organisms. Wiley (Interscience), New York, 173pp.
- Palmer, J. D. 1976. An introduction to biological rhythms. Academic press, New York.
- Pearse, J. S. 1965. Reproductive periodicities in several contrasting populations of *Odontaster vilidus* KOEHLER, a common antarctic asteroid. Antarct. Res. Ser. V, pp. 39-85.
- Pearse, J. S. 1979. Polyplacophora, In "Reproduction of Marine Invertebrates" (ed. A. C. Giese and J. S. Pearse) Vol. 5, pp. 27-85. Academic press, New York.
- Saigusa, M. 1981. Adaptive significance of a semilunar rhythm in the terrestrial crab *Sesarma*. Biol. Bull. (Woods Hole, Mass.) Vol. 160, pp. 311-321.
- Saigusa, M. 1982. Larval release rhythm coinciding with solar day and tidal cycles in the terrestrial crab *Sesarma*-harmony with the semilunar timing and its adaptive significance. Biol. Bull. (Woods Hole, Mass.) Vol. 162, pp. 371-386.
- Sasaki, T. & Y. Chiba, eds. 1978. Chronobiology (Jikan-seibutsugaku). (in Japanese) Asakura-shoten, Tokyo. 338pp.
- Sastry, A. N. 1979. Pelecypoda (excluding Ostreidae). In, Reproduction of marine invertebrates. edited by A.

海産動物の繁殖現象における周期性と同期性について

- C. Giese and J. S. Pearse, Academic Press, New York, Vol. 5, pp. 113-292.
- Segal, E. 1970. Light. Animals. Invertebrates. In, Marine Ecology, edited by O. Kinne, Wiley (Interscience), New York, Vol. 1, Part 1, pp. 159-211.
- Struhsaker, J. W. 1966. Breeding, spawnin spawning periodicity and early development in the Hawaiian Littorina: *L. pinto* (WOOD), *L. picta* PHILIPPI, and *L. scabra* (LINNÉ). Proc. Malacol. Soc. London Vol. 37:137-166.
- Taki, Iw. 1937. Report of the biological survey of Mutsu Bay. 31. Studies of chitons of Mutsu Bay with general discussion on chitons of Japan. Sci. Rep., Tohoku Imp. Univ., Ser. 4, 12:323-423, Pls., 14-34.
- Thorson, G. 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates. Medd. Komm. Danmarks Fiskeri-og Havunders., Serie: Plankton 4:1-523.
- 吉岡英二. 1983. ヒザラガイの垂直分布とサイズ組成. 南紀生物, 25:126-129.
- 吉岡英二. 1985. 潮汐周期を与えることができる飼育装置の一例. 日本ベントス研究会誌, (28) 63-66.
- Yoshioka, E. 1987a. Annual reproductive cycle of the chiton *Acanthopleura japonica*. Mar. Biol. 96:371-374.
- 吉岡英二. 1987b. ヒザラガイの配偶子形成の開始を支配する要因. 貝類学雑誌, 46:173-177.
- 吉岡英二. 1988a. ヒザラガイの生息位置の安定性, 南紀生物, 30:54-56.
- 吉岡英二. 1988b. 室内で観察されたヒザラガイの配偶子放出. 貝類学雑誌, 47:51-56.
- Yoshioka, E. 1988c. Spawning periodicities coinciding with semidiurnal tidal rhythms in the chiton *Acanthopleura japonica*. Mar. Biol. 98:381-385.
- Yoshioka, E. 1989a. Phase shift of semilunar spawning periodicity of the chiton *Acanthopleura japonica* under artificial light and tide conditions. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 129:133-140.
- Yoshioka, E. 1989b. Experimental analysis of the diurnal and tidal spawning rhythm in the chiton *Acanthopleura japonica* by manipulating conidions of light and tide. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 133:81-91.
- Young, R. T. 1945. Stimulation of spawning in the mussel (*Mytilus californianus*). Ecology Vol. 26, pp. 58-69.