フジツボ幼生の付着機構†

加 戸 隆 介

(北里大学水産学部)

はじめに

海洋生物のなかで他物に付着して生活する生物群は付着生物と称され、きわめて多くの分類群に及んでいる。とくに動物界における付着生物の多様さと種類の多さは、海洋環境で生きる動物達にとって付着生活が陸上環境に比べていかに好都合であるかを物語っている。このことは、絶えず流動するスープの海に動物がいると考えれば容易に理解できよう。しかし、その反面、動き回ることを放棄したことによって生じるいくつかの問題が解決されなければならなかった。付着場所選択もその1つである。本稿では長い研究の歴史を持ちながら、いまだに未解明な点が多く残されているただ1つの付着性甲殻類であるフジツボについて、付着場所選択にかかわる幼生の付着特性について紹介する。

1. フジツボ幼生の行動

フジツボ幼生は多くの種類ではプランクトン食性で、水中の植物プランクトンを餌として成長し、1週間から1カ月の浮遊生活の後に付着期の幼生であるキプリス幼生に変態する。キプリス幼生は遊泳のための運動器官(胸肢)と、基質表面を匍匐し最終的に基質に接着するための器官(第1触角)を備え、水中でも基質表面でも移動可能である。プランクトン採集をすると、キプリス幼生は付着基質(岩礁、岸壁など)付近ばかりでなく、親個体群が生息する場所から離れた場所からも採集される。これは長い浮遊生活を考えれば当然のことかもしれないが、親個体群または同種個体群の近くに付着するためには時には長い距離を移動することが必要になる。大きな意味ではこのような規模の移動も付着機構の一部に含まれようが、この段階はおもに海水の流動や潮汐による輸送などの受動的な要因に支配され、幼生の能動的な

行動が関与する余地が少ないことから、本稿では扱わない。ただし、付着の量的変動の大部分がこうした受動的な要因に支配されていることは紛れもない事実であり⁽¹⁾、付着の量的問題を取り上げる場合には忘れてはならない問題である。

付着基質に接近できたキプリス幼生は遭遇した基質が付着に適していればすぐに、好適でなければ体内に蓄えた脂質を栄養源として遊泳と基質表面の匍匐を繰り返し、好適基質が見つかるまで付着を延長することができ⁽²⁾。他物に付着・移動するための器官としての第1触角は、ノープリウス幼生の時期に遊泳に使われていた第1触角がキプリス幼生への変態時に形態変化したもので⁽³⁾、先端に釣鐘様の形態をした部分(付着器官)があり、器官の表面の複数の開口部からタンパク質の粘性物質あるいは別のタンパク質性の接着物質が分泌される。前者の粘性物質は第1触角内部にある腺より分泌され、幼生による能動的剝離が可能であるため基質表面の移動のための一時的な付着に使用される。後者の接着物質はキプリスの体内にあるセメント腺から分泌され、最終的に付着位置が決定したときに永久的な接着のため使用される⁽⁴⁾(図1)。幼生は永久接着するまでに探索行動(匍匐、停止、調査)と呼ばれる行動を行い、付着場所が最終的な定着場所として適したものかどうかを調べる。付着器官表面には複数の化学受容器や機械受容器が分布することが調べられており、付着場所選択や決定に重要な役割を果たすことが推測されている⁽⁵⁾。

2. 基質の物理的性質と付着

幼生の付着に際しては、付着基質の物理的および化学的性質が大きな影響を及ぼすことが知られている。物理的性質についてみると、基質の表面起伏の状態が付着に大きな影響を与え、窪み、溝などの凹面に優先的に付着する⁽⁵⁾。付着数は流れによるずれ応力(shear stress)と逆相関関係にある^(6,7)。同一起伏性状を持った基質であっても、表面自由エネルギー(限界表面張力)が小さい

† Settlement Mechanism of Barnacle Larvae.
Ryusuke KADO (School of Fisheries Sciences,
Kitasato University, Sanriku, Kesen, Iwate
022-01)

図1 キブリス幼生の付着関連器官⁽⁴⁾。a. d., 付着器官の付着盤; a. g., 第1触角腺; c. d., セメント腺導管; c. e., 複眼; c. g., セメント腺; m. s., 筋肉嚢; o., 油細胞。ローマ数字は第1触角の節番号を示す。

基質ほど付着し難い^(3,9)。これらを総合すると、幼生はできるだけ限界表面張力の大きい(=濡れやすい)面、窪みなどの凹面、かつ流れによるずれの少ない場所を選択して付着するといえる。面との接触頻度の増加が必ずしも付着数の増加にはつながらない⁽⁷⁾ことも幼生が能動的に付着場所を選択していることを証明している。

3. 化学受容と付着

基質の化学物質に対する幼生の反応についてみると、キブリス幼生は同種の成体や幼稚体との接触により付着が誘引されることが50年代より知られていた。60年代になって、フジツボ自身の抽出液中から得られたアースロボディンと称されるタンパク質⁽¹⁰⁾がその本体であり、とくに同種から得られたものに付着誘引効果が高いことが確かめられた⁽¹¹⁻¹³⁾。ただし、その効果は接触によりはじめて発揮され、水中に溶存した状態では効果がない。このことから幼生が自分と同種あるいは類似の物質を認識していることが示唆されるようになった。これら化学物質は付着器官に分布する化学受容器により認識されるものと推察されるが、そのメカニズムについてはいまだに解明されていない。軟体動物のアカネアワビ、*Haliotis rufescens* では幼生の定着を誘引する物質(GABA)が明らかにされ⁽¹⁴⁾、その化学受容反応の分子レベルでの概要

が明らかにされつつある⁽¹⁵⁾。それによると2つの受容・細胞内情報伝達経路(形態形成経路(Morphogenetic pathway), 調節経路(Regulatory pathway))の存在が示されている(図2)。前者は、基質表面に存在する特定の定着誘引物質(GABA)との接触によって幼生上皮にある化学受容器が活性化されることに始まる反応経路で、その途上cAMPが合成され、これにより活性化されたA-キナーゼが未知のタンパク質をリン酸化し、これを介して細胞膜の塩素チャンネルが開き、塩素イオンの細胞外への排出により、膜の脱分極が起こる。この興奮が定着や変態を引き起こす神経へと伝達されるというものである。定着は過剰のカリウムイオン濃度溶液に曝されたときにも起こる。後者は水中に存在する溶存有機物(リジンなどのアミノ酸)によって別の化学受容器が活性化されることに始まる反応経路で、反応途上でジアシルグリセロール(DAG)が合成され、これにより活性化されたC-キナーゼによりリン酸化された特定のタンパク質が前述の形態形成経路に働きかけて、その感受性を100倍近く増大させる役割を果たしているとされる。Morse⁽¹⁶⁾は同様の受容メカニズムが付着生物にも一般に存在する可能性を示唆しているが、フジツボの場合にはこのメカニズムで説明できない反応も認められている。すなわち、二次メッセンジャーであるcAMPの誘導体であるdB-cAMPの添加はフジツボ幼生の付着を誘引する点では先の反応経路で説明されるが、過剰のカリウムイオンや塩素イオンの流入を阻害するピクロトキシンの存在下では逆に付着が阻害される点で大きく異なっている⁽¹⁷⁾。さらに、多くの神経伝達物質(GABA, L-DOPAなど)が付着を誘引しなかったことも含めてRittschofら⁽¹⁷⁾は、フジツボの場合には興奮性膜の脱分極に基づく付着メカニズムにはまだ検討の余地があるとしている。cAMPの産生促進は脊椎動物ではプロスタグランジン、多くのペプチドホルモンなどによってもみられることは、付着誘引タンパク質(アースロボディン)が存在することとあわせて、幼生の付着器官上皮の細胞膜にタンパク/ペプチド受容器が存在し、この受容器を介した情報伝達メカニズムが存在することを示唆している⁽¹⁷⁾。このメカニズムを直接支持する結果はその後報告されていないが、溶存状態で付着を引き起こすペプチドの存在⁽¹⁸⁾が明らかにされたことにより、付着器官のほかにもこれらのタンパクまたはペプチド受容器が存在する可能性があるといえよう。

図 2 アカネアワビの定着反応をつかさどる 2 つの化学受容・伝達経路⁽¹⁵⁾。左：形態形成経路。細胞膜受容体 (receptor 1) が定着誘引物質 (GABA) と結合すると、アデニル酸シクラーゼ (AC) が活性化され、この触媒作用により ATP から環状 AMP (cAMP) が合成される。この cAMP が二次メッセンジャーとなって cAMP 依存性タンパクキナーゼ (PKA) を活性化し、これによりリン酸化された未知のタンパク質が細胞膜の塩素チャンネルを開く仲立ちをする。塩素イオンは細胞外に流出し、その結果細胞膜の脱分極が起こり、この電気信号が付着や変態を仲立ちする細胞に伝達される。右：調節経路。細胞膜受容体 (receptor 2) が水中に溶存するリジンまたはアミノ基を 2 つ持つ酸と結合すると、G タンパク (G) とホスホリパーゼ (PL) の加水分解作用によりフォスファチジルイノシトール-4,5-二リン酸 (PIP₂) からジアシルグリセロール (DAG) とイノシトール-1,4-二リン酸が産生される。DAG は二次メッセンジャーとしてタンパクキナーゼ C (PKC) を活性化し、未知のタンパク質をリン酸化する。このリン酸化されたタンパク質がなんらかの方法で形態形成経路の感受性をおよそ 100 倍上昇させる。

生物的要因が付着に及ぼす影響としては、従来からスライムと称される生物皮膜は付着を助長するといわれてきた。しかし、これまでの研究をみる限り少なくともタテジマフジツボでは細菌皮膜の存在は付着に必然的なものではなく、付着している微生物の種類や密度によって付着が助長あるいは阻害される場合があることがわかってきた^(19,20)。こうした付着誘引/阻害効果も実は細胞からの体外分泌物という化学物質が大きく関与していると考えられる⁽²¹⁾。

以上述べてきた幼生の各種付着関連因子に対する反応は、恒久的なものではなく幼生の生理的年齢によって大きく変化し、若い幼生ほど付着しにくく、高齢の幼生ほど付着しやすくなっている⁽¹³⁾。この点は幼生の付着メカニズムを解明する上で重要な意味を含んでいるように思われるが、その理由についてはいまだに明らかではない。環境要因を選択して好適な付着場所を決定した幼生は、最後に基質表面の起伏の軸方向、光、水流などに順に定位したのち接着物質を分泌して永久固着を遂げることになる⁽⁵⁾。

おわりに

フジツボ幼生をはじめほとんどの付着生物は、多少の違いはあっても似たような定着場所選択能力を獲得することによって今日の繁栄を築き上げることができたといえよう。この定着場所選択のメカニズムについてはいまだ多く部分が隠されたままである。海産付着動物の幼生はせいぜい 1 mm 程度の大きさしかなく種々の刺激に対する反応を詳細に観察することは容易ではないが、こうした一見地味な研究の積重ねのなかに問題解決の糸口が覗いているように思われる。

- (1) J. Roughgarden, S. Gaines, and H. Possingham: *Science*, **241**, 1460—1466 (1988).
- (2) M. I. Lucas, G. Walker, D. I. Holland, and D. J. Crisp: *Mar. Biol.*, **55**, 221—229 (1979).
- (3) J. A. Nott and B. A. Foster: *Philos. Trans. R. Soc. (B)*, **256**, 115—134 (1969).
- (4) G. Walker: *J. Adhesion*, **12**, 51—58 (1981).
- (5) D. J. Crisp: in "Marine Biodeterioration: An Interdisciplinary Study," ed. by J. D. Costlow and R. C. Tipper, Naval Institute Press, Annapolis, Maryland, 1984, pp. 103—

- 126.
- (6) D. S. Wethey : *Bull. Mar. Sci.*, **39**, 393—400 (1986).
- (7) L. S. Mullineaux and C. A. Bitman : *Mar. Biol.*, **110**, 93—103 (1991).
- (8) A. B. Yule and G. Walker : in "Crustacean Issues 5. Barnacle Biology," ed. by A. J. Southward, A. A. Balkema, Rotterdam, 1987, pp. 389—402.
- (9) D. Roberts, D. Rittschof, E. Holm, and A. R. Schmidt : *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **150**, 203—211 (1991).
- (10) V. N. Larman, P. A. Gabbot, and J. East : *Comp. Biochem. Physiol.*, **72 B**, 329—338 (1982).
- (11) D. J. Crisp : *J. Exp. Biol.*, **38**, 429—446 (1961).
- (12) D. J. Crisp and P. S. Meadows : *Proc. R. Soc. Lond. (B)*, **156**, 500—520 (1962).
- (13) D. J. Crisp and P. S. Meadows : *Proc. R. Soc. Lond. (B)*, **158**, 364—387 (1963).
- (14) A. N. Morse and D. E. Morse : *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **75**, 191—215 (1984).
- (15) A. N. Morse : *Am. Sci.*, **79**, 154—167 (1991).
- (16) D. E. Morse : in "Marine Biodeterioration," ed. by M. Thompson, R. Sarojini, and R. Nagabhushanam, Oxford & IBW Publ. Co., Pvt., Ltd., Bombay, 1988, pp. 453—462.
- (17) D. Rittschof, J. Maki, R. Mitchell, and J. D. Costlow : *Neth. J. Sea Res.*, **20**, 269—275 (1986).
- (18) K. Tigtmeyer and D. Rittschof : *Peptides*, **9**, 1403—1406 (1989).
- (19) J. S. Maki, D. Rittschof, J. D. Costlow, and R. Mitchell : *Mar. Biol.*, **97**, 199—206 (1988).
- (20) J. S. Maki, D. Rittschof, M.-O. Samuelsson, U. Szewzyk, A. B. Yule, S. Kjelleberg, J. D. Costlow, and R. Mitchell : *Bull. Mar. Sci.*, **46**, 499—511 (1990).
- (21) J. S. Maki, D. Rittschof, and R. Mitchell : *Microb. Ecol.*, **23**, 97—106 (1992).