

ヒクラゲの発生とポリプの形態

北里大学大学院水産学研究所水圏生態学研究室 戸篠 祥 (Toshino, Sho)

1. はじめに

立方クラゲ綱 Cubozoa は世界で約50種が知られている (Bentlage & Lewis 2012)。そのうち、生活史の全てが分かっている種はミツデリッポウクラゲ *Tripedalia cystophora* のみである (Werner et al. 1971)。生活史の一部が知られている種は、アンドンクラゲ *Carybdea brevipedalia*、アンドンクラゲ属の1種 *Carybdea marsupialis*、フクロクジュクラゲ属の1種 *Alatina alata*、オーストラリアウンバチクラゲ *Chironex fleckeri*、ヒメアンドンクラゲ *Copula sivickisi*、アンドンクラゲ属の1種 *Carybdea morandinii* の6種である (Straehler-Pohl & Jarms 2011)。

ヒクラゲ *Morbakka virulenta* は立方クラゲ類の中でも最大種の1つで、傘高250mm、傘径200mm、触手を伸ばすと約3mに達する。本種は以前、*Tamoya haplonema* と同定されてきた。しかしながら、*Morbakka* 属は *Tamoya* 属特有の垂直な胃糸束を欠く (Collins et al. 2011)。さらに、最近の系統分析と分類学的調査から、日本産の *T. haplonema* は *M. virulenta* とみなすことが提唱された (Bentlage & Lewis 2012)。

ヒクラゲは紀伊半島沿岸や瀬戸内海から報告されている (Kishinouye 1910)。刺されると火のように痛むことから“火水母”と呼ばれ、危険なクラゲとして地元漁師やダイバーに知られている。多くの立方クラゲ類は熱帯域に分布するが、日本のヒクラゲはもっぱら秋から冬にかけて出現する。本種を含め、*Morbakka* 属の生活史はこれまで明らかにされていない。今回、ヒクラゲの発生とポリプの形態について明らかにした。

2. 材料と方法

成体ヒクラゲ (図1) は、2009年10月末に広島大学練習船豊潮丸に乗船し、航海中に停泊した岡山県宇野港 (図2) にて採集した。ヒクラゲは水中集魚灯を用いて集め、タモを用いて捕獲した。受精卵を得るため、オスとメスを複数個体一緒に水槽内で維持した。水槽内の水温は気温 (15°C~21°C) の範囲で変化した。クラゲの性別は、顕微鏡下にて生殖巣の状態を観察することで判別した (図3)。水槽内の飼育水は毎朝、全て新鮮な海水と交換した。換水時、飼育水をプランク



図1



図2

トンネットでろ過することで受精卵を得た。採卵は1日2回、朝と夜に行った。受精卵はろ過海水を満たしたシャーレ内に移し、航海中 (2009年10月30日まで) は約17°Cで維持し、下船後は採集海域の水温に合わせて21°Cで維持した。プラナラから発達したポリプは、組織培養用マイクロプレートに移し、21°Cで維持した。ポリプへ給餌は、細かく刻んだアルテミアを週に2~3回与えた。給餌後約3時間で、ろ過海水を用いて全ての飼育水を交換した。ポリプの刺胞相は、固定した細胞を押しつぶしてプレパラートにし、顕微鏡下で調べた。

3. 結果

ヒクラゲの生殖巣は雌雄共に、白色あるいは白みがかかった黄色であった。精巣内は活発な精子で満たされ、卵巣内は多数の未受精卵 (直径約0.1 mm) が観察できた (図3a, b)。

受精卵は夜より朝に多く得られた。卵は沈性で、直径約0.1 mmであった (図4a)。採卵時、ほとんどの卵は2細胞期であった (図4b)。2細胞期の卵は2時間以内に8細胞期あるいは16細胞期まで発達した (図4c)。16細胞期の卵は2時間以内に胞胚へ発達し (図4d)、胞胚は30時間以内に胚シストへ変態した。胞胚の発生は胚シストを形成したのち、21日間停止した。その後、胞胚は卵膜内にてプラナラへ変態した (図4e)。プラナラは直径約0.15 mmで、立方クラゲ類のプラナラ特有の眼点を欠いた (図4f)。

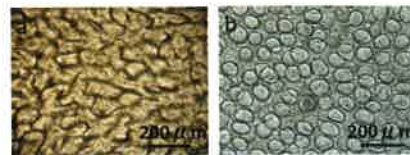


図3

プラナラ形成後5日目、プラナラは卵膜内にてポリプへ変態した。ポリプ基部には卵膜が付着したままであった。ポリプの形状はチューリップ状で、長い柄部を持ち楕円形の萼部に1本の触手を備えていた (図5a)。ポリプの口盤径は約0.06 mm、ポリプの長さは約0.90 mmであった。ポリプは触手先端に3個の刺胞 (spherical *p*-rhopaloid) を備えていた (図6a)。ポリプ形成後13日目、ポリプから2本目の触手が発達した (図5b)。ポリプ形成後3~4週間で4触手 (図5c)、約5週間で8触手 (図5d)、約3か月で16触手ポリプへ発達した (図5e)。十分に発達したポリプは、最大口盤径1.08 mm、最大長4.66 mm、17本まで触手を備えた。16触手ポリプは各触手先端に30個以上の刺胞を備えていた (図6b)。ポリプ内には trirhopaloid と small spherical *p*-rhopaloid の2タイプの刺胞がみられた (図6c, d)。small spherical *p*-rhopaloid は trirhopaloid より多くみられた。

無性生殖は8本以上の触手をもつポリプにおいて観察された。まず、ポリプの萼下部で芽形成が起こった (図7a)。芽形成開始後4日目、2本の触手と基部が形成された (図7b, c)。芽形成開始後9日目、新しいポリプ (遊泳ポリプ) が元のポリプから離れた (図7d)。遊泳ポリプは長さ0.7 mm で2本の触手を備えていた (図7e)。遊泳ポリプは、底近くや水面を泳ぎながらシャーレの壁面や縁近くに着定し、2~3日以内に定着ポリプへ発達した。

4. 考察

ヒクラゲは他の立方クラゲ類と同様、夜間ではなく明け方に産卵した。他の立方クラゲ類の胚は、受精後8日か9日以内に初期ポリプへ変態するが (Arneson & Cutress 1976, Hartwick 1991)、ヒクラゲの胚発生は胞胚で21日間停止した。この“胚シスト”は鉢クラゲ類のキタユウレイクラゲや立方クラゲ類のミツデリッポウクラゲのプラナロシストに相

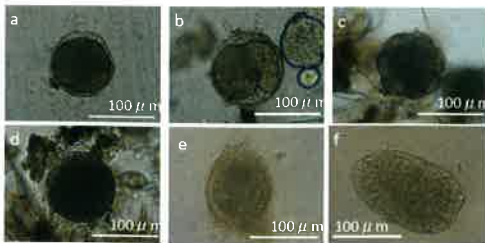


図4

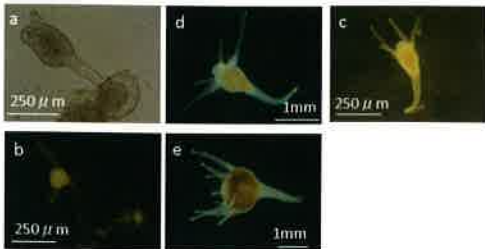


図5

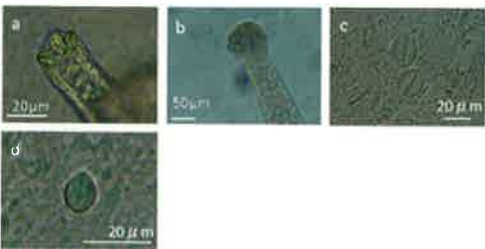


図6

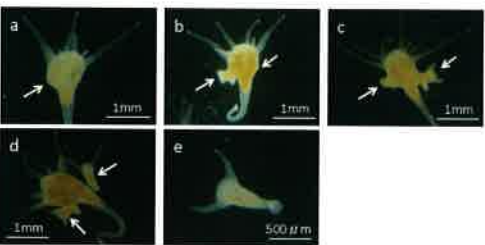


図7

当するようになると思われる (Brewer 1976, Werner 1975)。胚シストは冬の低水温や堆積物の多い環境に適応する役割を果たすと考えられる。

ヒクラゲのポリプは長い柄部を持ち、基部に卵膜の跡がみられた。このことは、初期ポリプは軟らかい堆積物に埋もれた胚シストの卵膜内で脱シストし、固い基質がない場所では卵膜を基質として使うことを示唆している。ポリプの長い柄部

表1

	全長(mm)	口盤径(mm)	触手数	口丘長(mm) 全長に占める比率	唇部長(mm) 全長に占める比率	柄部長(mm) 全長に占める比率	刺胞の型 刺胞数	無性芽の型 触手数	参考文献
ヒクラゲ	2.25-4.66 平均:3.50	0.49-1.08 平均:0.65	8-17 平均:13	0.27-0.62 平均:0.48 14%	1.05-1.89 平均:1.49 44%	0.60-2.71 平均:1.52 41%	trirhopaloids, small spherical p-rhopaloids 30以上	遊泳ポリプ 2	本研究
Morbakka virulenta									
アンドンクラゲ属の1種	0.83-1.80 平均:1.28	0.34-0.74 平均:0.51	9-18 平均:13	0.16-0.36 平均:0.26 21%	0.43-0.86 平均:0.61 48%	0.22-0.54 平均:0.39 31%	stenoteles 1	匍匐ポリプ 4-6	Straehler-Pohl and Jarms 2011
Carybdea morandini									
アンドンクラゲ属の1種	1.35-2.78 平均:2.08	0.40-0.91 平均:0.62	19-26 平均:24	0.20-0.44 平均:0.33 16%	0.72-1.50 平均:1.12 54%	0.37-0.81 平均:0.60 29%	stenoteles 1	匍匐ポリプ 4-6	Straehler-Pohl and Jarms 2005
Carybdea marsupialis									
フクロクジュクラゲ	1.43-1.63 平均:1.52	0.41-0.46 平均:0.43	11-19 平均:16	0.19-0.22 平均:0.21 14%	0.87-0.94 平均:0.91 60%	0.36-0.41 平均:0.40 26%	stenoteles 1	匍匐ポリプ 4-6	Straehler-Pohl and Jarms 2011
Alatina mordens									
ミツデリッポウクラゲ	0.52-1.02 平均:0.83	0.17-0.31 平均:0.26	7-13 平均:9	0.12-0.22 平均:0.18 22%	0.36-0.70 平均:0.58 70%	0.04-0.08 平均:0.07 8%	heterotranchous euryteles 20-40	匍匐ポリプ 2-3	Straehler-Pohl and Jarms 2011
Tripedalia cystophora									
オーストラリアンバククラゲ	-	0.75	40-45	-	-	-	-	匍匐ポリプ 4-8	Yamaguchi and Hartwick 1980
Chironex fleckeri									

は堆積物に埋もれるのを防ぐための役割を果たすのだろうか。

ヒクラゲのポリプは、他の立方ポリプと形状と大ききで区別できる (表1)。ミツデリッポウクラゲはバグ状、Carybdea marsupialis と Alatina alata はフラスコ状、Carybdea morandini はアンフォラ状であった。ヒクラゲのポリプはチューリップ状で、鉢ポリプのように大きいことが特徴である。

ヒクラゲは遊泳ポリプ、他の立方クラゲ類は匍匐ポリプを出芽する (表1)。匍匐ポリプは基質に定着するまで数日間、基質上を動き回る。ヒクラゲの遊泳ポリプは底近くあるいは水面を泳ぎ回るが、これは泥のような着定にくい軟らかい基質を避け、固い基質へ定着するためであるように思われる。

ヒクラゲのポリプは鉢ポリプと似ており、本種は立方クラゲ綱と鉢クラゲ綱の間を繋ぐ種であることが示唆される。さらに最近の系統分析は、立方クラゲ綱は鉢クラゲ綱の姉妹群であることを示している (Collins et al. 2006)。このように、ヒクラゲは立方クラゲ類と鉢クラゲ類の系統進化を考える上で鍵となる種とあると考えられる。

5. 謝辞

本研究を行うにあたり、広島大学生物生産学部附属練習船豊潮丸の船員の方々ならびに同乗研究者の方々に感謝申し上げる。本調査は黒潮生物研究財団研究助成と笹川科学研究助成、公益財団法人水産無脊椎動物研究所研究助成により援助を受けて行われた。

参考文献

Arneson AC & Cutress CE (1976) Life history of *Carybdea alata* Reynaud, 1830 (Cubomedusae). In: Coelenterate ecology and behavior (ed Mackie GO).

Plenum Press, New York, pp. 227-236.
 Bentlage B, Lewis C (2012) An illustrated key and synopsis of the carybdeid box jellyfishes (Cnidaria: Cubozoa: Carybdeida), with emphasis on the "Irukandji family" (Carukiidae). J Nat Hist 46: 2595-2620.
 Brewer RH (1976) Larval settling behavior in *Cyanea capillata* (Cnidaria: Scyphozoa). Biol Bull 150: 183-199.
 Collins AG, Schuchert P, Marques AC, Jankowski T, Medina M, Schierwater B (2006) Medusozoan phylogeny and character evolution clarified by new large and small subunit rDNA data and an assessment of the utility of phylogenetic mixture models. Syst Biol 55 (1): 97-115.
 Collins AG, Bentlage B, Gillan W, Lynn TH, Morandini AC, Marques AC (2011) Naming the Bonaire banded box jelly, *Tamoya ohboya*, n. sp. (Cnidaria: Cubozoa: Carybdeida: Tamoyidae). Zootaxa 2753: 53-68.
 Hartwick RF (1991) Observation on the anatomy, behavior, reproduction and life cycle of the cubozoan *Carybdea sivickisi*. Hydrobiologia 216/217: 171-179.
 Kishinouye K (1910) Some medusae of Japanese waters. College of Agriculture, Imperial University of Tokyo 27: 1-35.
 Straehler-Pohl I, Jarms G (2005) Life cycle of *Carybdea marsupialis* Linnaeus, 1758 (Cubozoa, Carybdeidae) reveals metamorphosis to be a modified strobilation. Mar Biol 147: 1271-1277.
 Straehler-Pohl I, Jarms G (2011) Morphology and life cycle of *Carybdea morandini*, sp. nov. (Cnidaria), a cubozoan with zooxanthellae and peculiar polyp anatomy. Zootaxa 2755: 36-56.
 Werner B, Cutress CE, Studebaker JP (1971) Life cycle of *Tripedalia cystophora* Conant (Cubomedusae). Nature 232: 582-583.
 Werner B (1975) Bau und Lebensgeschichte des Polypen von *Tripedalia cystophora* (Cubozoa, class. nov., Carybdeidae) und seine Bedeutung für die Evolution der Cnidaria. Helgoländer wiss Meeresunters 27: 461-504.
 Yamaguchi M, Hartwick R (1980) Early life history of the sea wasp, *Chironex fleckeri* (Class Cubozoa). In: Development and Cellular Biology of Coelenterates (eds Tardent P, Tardent R). Elsevier/North-Holland Biomedical Press, Amsterdam, pp. 11-16.