

クラゲの平衡石と生活史推定

京都大学瀬戸臨海実験所 河村 真理子 (Kawamura, Mariko)

はじめに

クラゲというと、水族館では定番の人気者である。アンケートの結果などを見ると、無脊椎動物中1, 2を争うものと思われる。著者もその美しさから、この動物に興味を持った一人である。その一方で刺毒を持ち、海水浴場では嫌われ者である。のみならず、日本では頻繁に大量出現し、漁業や発電施設に多大な被害を与え、周囲の生態系への影響が懸念されてきた^{1, 2)}。しかしながら、基本的に海流に流されるままの彼らの一生が野外ではどのようなものであるか、解明されている事例はごくわずかである。

その主たる要因の一つとして、刺胞動物に属するクラゲが全く性質の異なる2つのステージを持つことがあげられる(図1)。海に浮かんでいるクラゲは肉眼で観察できるものが多いが、これらの多くはポリプと呼ばれるごく小さなステージを持つ。ポリプは海底のどこかに付着して生活しており、野外でかろうじて視認できるサイズであるが、実験室に持ち帰って詳細な形態を確認しても、特徴が少なくその時点で種同定ができることは稀である。近年ではDNA解析技術の発展によってそのような問題は解決されつつあるが、ポリプの付着基質の嗜好性からか、野外で探してもそもそも見つからないことの方が多い。

著者は、よく知られたクラゲではあるが、野外からポリプが見つからない種の生活史推定の方法として、クラゲが持つ平衡石を用いたアプローチを行ってきた。本稿では、近年の平衡石研究を踏まえつつ、著者が行ってきたクラゲの生活史推定について紹介する。なお、一部調査中の内容を含むため、予報的表現が多くなってしまふことをご了承いただきたい。

クラゲの平衡石とは

平衡石は、クラゲの傘縁にある平衡胞の中に存在し、脊椎動物の耳石と同様に重力方向の感知に必要な組織である。大型になるクラゲは大抵平衡胞をもっており、特に箱虫綱や鉢虫綱の



図1 箱虫綱アンドンクラゲの生活環。平衡石を含む平衡胞は、ポリプがクラゲに変態するとき形成される。

クラゲがもつ比較的大きな平衡胞には、硫酸カルシウム1/2水和物を主成分とする透明な平衡石が含まれる³⁾。箱虫綱では傘縁に4つの平衡胞を持ち、各平衡胞に1つずつ大豆形をした平衡石が入っている(図2A)。一方、鉢虫綱では傘縁に8つ以上の平衡胞を持ち、各平衡胞に多数の六角柱形の平衡石が塊状に整列している(図2B)。

1995年に箱虫綱のアンドンクラゲの平衡石中に同心円状の輪紋が確認されて以降、平衡石の齢形質としての有用性が議論されてきた^{4, 5)}。クラゲの生活史推定を行う上で平衡石が齢形質として有用と考えられる理由は、(1)クラゲ体における唯一の硬い組織で、急激に肥大したり退縮したりするクラゲ体⁶⁾、つまり外肺葉と内胚葉に囲まれた部分がほぼ水で構成されるいわば水風船のような組織と比較して安定した成長が見込めること、(2)内部に平衡石の成長に伴って形成される成長輪が確認でき^{4, 7)}、成長輪の形成頻度がわかれば齢推定に用いることができること、(3)ポリプがクラゲに変態する際に平衡石も同時に形成される(図1)、つまりクラゲの発生以降の全ての履歴情

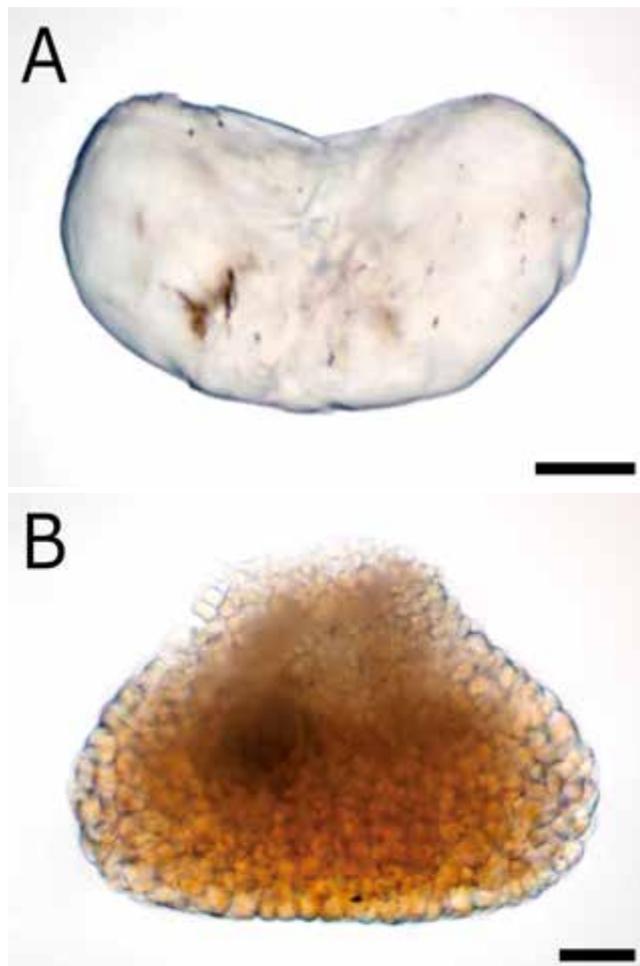


図2 1つの平衡胞に含まれる、箱虫綱アンドンクラゲの平衡石(A)と鉢虫綱エチゼンクラゲの平衡石(B)。生物顕微鏡下で撮影した写真を深度合成したもの。スケールは0.1 mm。

報が記録されている可能性があること、の3つである。

箱虫綱ハブクラゲの生活史推定

ハブクラゲ *Chironex yamaguchii* は、日本では主に沖縄県に生息し、夏を中心に出現する。同県において海で発生した刺咬被害のうち、本種による被害件数は例年最多であり、アナフィラキシーショックを引き起こす場合もあるので大変危険である^{8,9)}。本種のクラゲが野外でいつ発生するかは、どういった環境で変態が起こるかを理解することにつながり、ひいては出現予測のための基礎的知見となる。しかし、野外からポリプが見つかっていないため、それらがクラゲにいつ変態するかを示すデータはなかった。そこで、2000年の6月から8月にかけて沖縄で採取された傘高3~98 mmの69個体について、平衡石の分析を始めた¹⁰⁾。

平衡石は脆く変質しやすいが、高濃度エタノール中で安定であるので、採集したクラゲをできるだけすぐに固定した。固定した平衡胞から平衡石を取り出してエポキシ樹脂中に包埋し、石の中心部分が表出するまで1つ1つ研磨した。最終研磨には0.3 μmのアルミナ粒子を用い、観察面を平滑にして生物顕微鏡で検鏡すると、同心円状の成長輪が観察できた(図3)。その結果、計数された成長輪は15~82本であり、季節的な直線的増加がみられた。また、クラゲ1個体が持つ4つの平衡石は、4つともほぼ同数の成長輪(変動係数3.3%)を有した。成長輪の形成頻度は直接的には明らかにされていないが、1日1本形成されると仮定して逆算すると、クラゲの多くは5月末から6月中旬過ぎの期間に発生したと推定された。これは野外で急激な水温上昇がみられた時期であり、稚クラゲがみられる時期とも概ね一致した。発信機を使った調査では、本種や同属のオーストラリアウンバチクラゲ *Chironex fleckeri* が野外で日周期的な行動をとることが知られており^{11,12)}、このような昼夜間の行動の差異が平衡石の成長輪形成に影響すると推測する。また、成長輪数を横軸としたクラゲの傘高と平衡石長径の散布図からは、成熟個体の傘高はばらつきが大きく、特にクラゲの出現期の終わりに近い時期に採取された個体は、成長輪数が多いにもかかわらず体が小さかった。対照的に、平衡石では成長輪数の増加に伴い石の成長は続くことと示唆された。平衡石がクラゲの状態に関わらず安定して成長することは、齢形質としては不可欠な性質である。最近、クラゲの平衡石はカルセインや硫黄の安定同位体でマーキングできることがわかり(実際、平衡石中の輪紋が成長輪であることは、マーキングによって確かめられた)^{7,13)}、成長輪形成の頻度や条件を検証することが可能にな

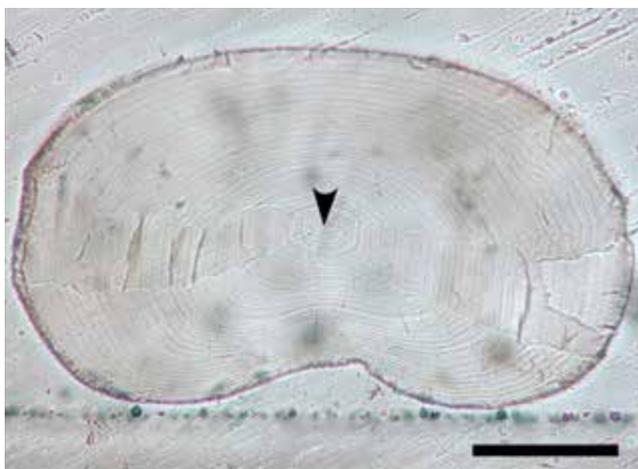


図3 傘高31 mmのハブクラゲの平衡石を研磨して観察できた成長輪。矢印は中心を示す。スケールは0.1 mm。

った。

鉢虫綱エチゼンクラゲの生活史推定

エチゼンクラゲ *Nemopilema nomurai* の日本における大量出現は、最近では2006、2007、および2009年に起こった¹⁴⁾。エチゼンクラゲは主に日本海に出現し、例年夏から冬にかけて、対馬海峡から若狭湾沖に移動し、そして津軽海峡を経て本州太平洋岸を南下するという、対馬暖流の影響を色濃く受ける回遊ルートが一般的である。傘径1 m以上に成長した多くの個体が各地の定置網や底曳網に入網すると、漁具破損や船体転覆の恐れがある¹⁵⁾。そういった漁業被害を回避するため、漁業情報サービスセンター提供の「大型クラゲ出現情報」では現在の出現状況や被害状況を参照できるようになっている¹⁴⁾。しかし、本種のクラゲがいつどこで発生するかは、よくわかっていない。本種はかつて大量出現した1958年の調査から一貫して日本沿岸では発生していないと考えられており^{2,16)}、現在も各地の研究機関が継続的に調査を行っているが、ポリプはもちろん稚クラゲも日本周辺から見つかっていない。近年、稚クラゲが初夏を中心に東シナ海以北の中国や韓国の沿岸で採取され¹⁷⁾、クラゲの発生地がその周辺海域に絞り込まれてきた。だが、実際に日本海に来遊するのはどこ由来の群れなのであろうか(図4)。

先に述べた通り、本種の平衡胞は多数の平衡石を含む(図2B)。生活史推定のための分析方法として、まず考案されたのは平衡石の数と大きさを調べることであった。鉢虫綱のクラゲでは平衡石がクラゲの加齢とともに増加し、またそれぞれの平衡石が成長することが知られる¹⁸⁾。確かに夏と秋に採取した個体の平衡石を比較すると、秋の方が平衡石の数が多く最大径も大きい傾向にあった。しかし、本種の平衡石は数千~1万個近くもあり、平衡胞1個分を計測するのに大変時間がかかる(図5)。そのため、平衡石の数と大きさの要素を含む平衡胞全体の重量を測ることにした。大きい平衡胞でも200 μg程度と軽いので精密に測定する必要があるが、この方法はそれほど時間がかからない。現在、東シナ海、対馬海峡、および日本海における様々な季節に採集されたクラゲの平衡石についてデータを蓄積しており、飼育で得られた日齢と平衡胞重量との関係を考慮すると、日本周辺海域では発生後数か月以上経過したとみられる個体しか採取されておらず、西に行くほどより若い個体が出現すると推定されている。

本種のクラゲの発生場所に迫るため、魚類の耳石で用いられる手法が適用できると考えている。1つは、推定日齢から計算する逆方向粒子追跡である。これは魚類の産卵場所の推定に用

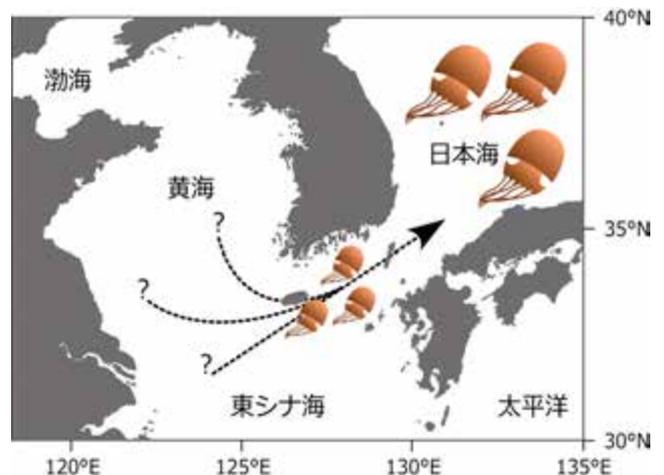


図4 各地の調査機関および漁業者の観測結果から推定されるエチゼンクラゲの回遊ルート。群れは数か月かけて成長しながら東方に移動する。

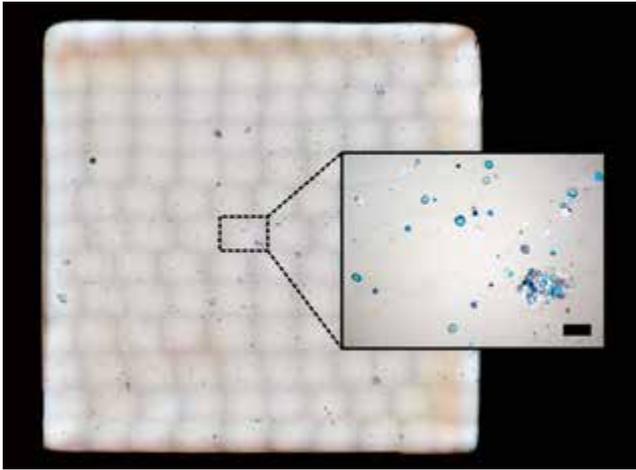


図5 平面展開したエチゼンクラゲの平衡胞1個分の平衡石。位相差顕微鏡下で135枚撮影した写真を合成し、ImageJで全ての石の直径を計測する。四角の枠内はその一部を拡大したもの。スケールは0.1 mm。

いられ、水産研究・教育機構などで開発されている海流を予測するための数値モデルを基に、コンピュータ内シミュレーションによって、例えば特定の場所で採取された稚仔魚が、数日前にどの場所にいたかを計算するものである¹⁹⁾。この手法は、海流にあまり逆らわないクラゲには極めて有効であると考えられる。もう1つは、平衡石中の微量元素分析である。海と川を回遊する魚類の耳石で確認されたように²⁰⁾、クラゲの平衡石でも塩分などの環境といくつかの微量元素との対応が最近分かってきた²¹⁾。本種の平衡石は微小なので微量元素を測定できる機械は限られるが、このような分析によってクラゲの発生環境、ひいてはポリプの生息場所の環境についても推定できる可能性がある。

さいごに

クラゲの生活史を知るために平衡石を齢形質として用いる上で、その推定精度をはじめ検証しなければならないことはたくさんある。その検証は、実際の野外観察や飼育実験を組み合わせる必要がある、時間がかかる。しかし、クラゲの発生時期や発生場所の推定結果を周囲の環境情報とともに蓄積していくことは、短期的な出現予測につながると考えている。特に水温の季節的推移はポリプからクラゲへの変態を誘引する大きな要因とみられており²²⁾、桜の開花予想のようにデータに基づいたクラゲの発生予報も可能になるかもしれない。

引用文献

- 1) 安田徹 (1988) 水産研究叢書37 ミズクラゲの研究。日本水産資源保護協会, 139 pp.
- 2) Kawahara M., Uye S., Ohtsu K. and Iizumi H. (2006) Unusual population explosion of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa: Rhizostomeae) in East Asian waters. *Marine Ecology Progress Series* 307: 161-173.
- 3) Sötje I., Neues F., Epple M., Ludwig W., Rack A., Gordon M., Boese R. and Tiemann H. (2011) Comparison of the statolith structures of *Chironex fleckeri* (Cnidaria, Cubozoa) and *Periphylla periphylla* (Cnidaria, Scyphozoa): a phylogenetic approach. *Marine Biology* 158: 1149-1161.
- 4) Ueno S., Imai C. and Mitsutani A. (1995) Fine growth rings found in statolith of a cubomedusa *Carybdea rastoni*. *Journal of Plankton Research* 17: 1381-1384.
- 5) Green B., Mapstone B., Carlos G. and Begg G. (eds.) (2009) *Tropical fish otoliths: Information for assessment, management*

and ecology. Springer, 313 pp.

- 6) Hamner W. and Jenssen R. (1974) Growth, degrowth, and irreversible cell differentiation in *Aurelia aurita*. *American Zoologist* 14: 833-849.
- 7) Sötje I., Dishon T., Hoffmann F. and Holst S. (2017) New methods of morphometric analyses on scyphozoan jellyfish statoliths including the first direct evidence for statolith growth using calcein as a fluorescent marker. *Microscopy and Microanalysis* 23: 553-568.
- 8) 沖縄県衛生環境研究所 (2019) 平成28~30年度ハブクラゲ等危害防止対策事業報告書。沖縄県衛生環境研究所, 30 pp.
- 9) Hifumi T., Fukuchi Y., Otani N., Kondo Y., Kitamoto T., Kobayashi K., Nakaya N. and Tomioka J. (2019) Clinical characteristics of jellyfish stings in Japan. *Acute Medicine & Surgery* 7: e469.
- 10) Kawamura M., Ueno S., Iwanaga S., Oshiro N. and Kubota S. (2003) The relationship between fine rings in the statolith and growth of the cubomedusa *Chiropsalmus quadrigatus* (Cnidaria: Cubozoa) from Okinawa Island, Japan. *Plankton Biology and Ecology* 50: 37-42. (*Chiropsalmus quadrigatus* in this paper = *Chironex yamaguchii*)
- 11) 岩永節子, 金本昭彦 (2004) ハブクラゲ等海洋有毒生物の分布に関する調査研究。In 亜熱帯地域の有害・有毒生物に関する調査研究報告, 亜熱帯総合研究所, 57-83 pp.
- 12) Seymour J., Carrette T. and Sutherland P. (2004) Do box jellyfish sleep at night? *Medical Journal of Australia* 181: 707.
- 13) Toyokawa M., Shirai K., Takahata N., Ishida A. and Sano Y. (2018) Growth and formation of statoliths in *Aurelia coerulea* examined by using ³⁴S- and Sr-labels. *Journal of Plankton Research* 40: 619-626.
- 14) 大型クラゲ出現情報。漁業情報サービスセンター。http://www.jafic.or.jp/kurage/(2020年8月13日アクセス)
- 15) 水産総合研究センター (2004) 平成15年度行政対応特別研究緊急調査 エチゼンクラゲの大量発生に関する緊急実態調査報告書。水産総合研究センター, 54 pp.
- 16) 下村敏正 (1959) 1958年秋、対馬暖流水におけるエチゼンクラゲの大発生について。日本海区水産研究所研究報告 7: 85-107.
- 17) Sun S., Zhang F., Li C., Wang S., Wang M., Tao Z., Wang Y., Zhang G. and Sun X. (2015) Breeding places, population dynamics, and distribution of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa: Rhizostomeae) in the Yellow Sea and the East China Sea. *Hydrobiologia* 754: 59-74.
- 18) Heins A., Sötje I., and Holst S. (2018) Assessment of investigation techniques for scyphozoan statoliths, with focus on early development of the jellyfish *Sanderia malayensis*. *Marine Ecology Progress Series* 591: 37-56.
- 19) 杉松宏一, 大村智宏, 大美博昭, 辻村浩隆, 堀正和, 中山哲殿 (2016) 海洋数値モデルを用いた大阪湾におけるマコガレイ稚魚の生態系ネットワークの評価。土木学会論文集 B2 (海岸工学) 72: I_1375-I_1380.
- 20) Aoyama J. (2009) Life history and evolution of migration in catadromous eels (genus *Anguilla*). *Aqua Bio-Science Monographs* 2: 1-42.
- 21) Mooney C. and Kingsford M. (2016) The influence of salinity on box jellyfish (*Chironex fleckeri*, Cubozoa) statolith elemental chemistry. *Marine Biology* 163: 103.
- 22) Kawahara M., Ohtsu K. and Uye S. (2013) Bloom or non-bloom in the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa: Rhizostomeae): roles of dormant podocysts. *Journal of Plankton Research* 35: 213-217.