

箱クラゲ類の視覚生態

Anders Garm*¹
コペンハーゲン大学比較動物学部
Ronald Petie
ルンド大学細胞・器官動物学部

Visual ecology of box jellyfish

A. Garm*¹ and R. Petie

*1 E-mail: algarm@bio.ku.dk

●箱クラゲの視覚と眼

立方クラゲ類（箱クラゲ類：訳注 1）は、世界の熱帯・亜熱帯域（訳注 2）で見られるクラゲ類の小さなグループである（図 1）。近年ではおよそ 20 種が記載されており、成体クラゲの傘の直径は、小さいものでは 1cm にも満たない（イルカンジクラゲ *Carukia barnesi*）が、大きなものでは 30cm を超える（オーストラリアウンバチクラゲ *Chironex fleckeri*）。箱クラゲは、強力な毒性をもつことで良く知られており、オーストラリア産の *C. fleckeri* では、毎年平均 1 名程度の死者が発生している。箱クラゲはすべて捕食動物で、*C. fleckeri* は強力な神経毒をもちいて、魚や大型のエビなどといった獲物を

たちどころに死亡させたり麻痺させたりする。また、箱クラゲは他のクラゲ類にくらべるとはるかに俊敏な泳ぎ手で、最大種では毎秒数 cm 進む。

海中で箱クラゲを観察していると、さらに心惹かれるような姿を目にする。素早くまっすぐに泳いだかと思うと、また素早く 180 度ターンするといった手の込んだ行動技術をもつのである。その動きは、外形を考えなければ、まるで小さな魚群のようである。このような高度な行動は、クラゲがロバリウム (rhopalium) という高度な感覚器をもっているからこそ可能である。既知の箱クラゲはすべて、箱型の体の各辺に 1 つずつ、合計 4 つのロバリウムをもつ。ロバリウムは、外傘のへこみ (感覚凹 rhopalial niche)

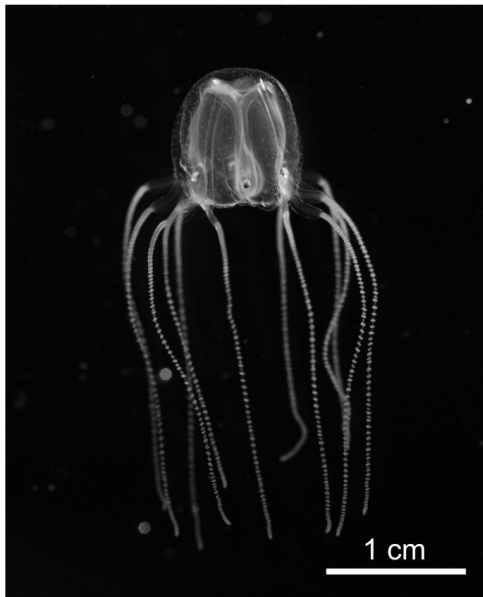


図1 カリブ海産箱クラゲの *Tripedalia cystophora*
本種はマングローブの支持根の間に棲み、正の走光性をもつ橈脚類を捕食する。

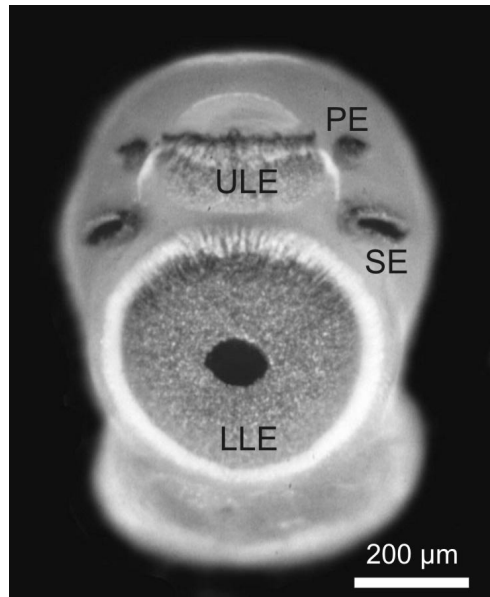


図2 箱クラゲのロバリウム
これまでに知られている箱クラゲはすべて4つのロバリウムをもっている。ロバリウムには、上部レンズ眼 (ULE) と下部レンズ眼 (LLE) が1個ずつ、ピット眼 (PE) とスリット眼 (SE) が1対ずつの合計6つの眼が備わっている。レンズ眼は、脊椎動物の眼と構造が似ている。

に弾力性のある柄でぶら下がっている。ロパリウムには、単細胞性と思われる機械的・化学的受容器のほかに6つの眼がある。この眼は、上部レンズ眼 (upper lens eye)、下部レンズ眼 (lower lens eye)、ピット眼 (pit eye)、スリット眼 (slit eye) の形態的に異なる4つのタイプに区別できる (図2)。上部および下部レンズ眼の2タイプは、頭足類や脊椎動物のカメラ眼と構造的に似ており、薄い角膜、細胞性のレンズ、ガラス体腔、視細胞が神経線維の外側に配列する半球型の網膜 (everted retina: 訳注3) をもつ。下部レンズ眼は、調節可能な虹彩すらもつ。

私達コペンハーゲン大学の比較動物学グループとルンド大学の視覚グループは、箱クラゲの視覚生態学と神経動物学について共同研究をおこなっており、カリブ海産の *Tripedalia cystophora* (図1) をモデル種として、たくさんの特異的な事実を発見してきた。*T. cystophora* はカリブ海のマングローブ沼に生息するが、さんご礁湖ではけっして見られない。本種は、マングローブの縁に沿って、支持根の間で見られ (Stewart 1996)。そこで、支持根間に形成される輪郭のくっきりとした光軸に集まる正の走光性をもつ橈脚類はほぼ1種だけを餌にしている。このように、採餌を効果的にする光軸への誘集は、優れた視覚による *T. cystophora* の行動の一つである (Buskey 2003)。私達は、この行動の裏付けを神経動物学的に研究し、光軸に出入りする時の光環境の変化が遊泳のペースメーカーに直接作用して摂餌時間を延長させることを明らかにした (Garm and Bielecki 2008)。さらにまた、箱クラゲが視覚に導かれて障害物を回避したり、遊泳したりすることを示した (Garm et al. 2007; Garm et al. 2009)。

私達は視覚系を調べていて、眼の視覚域が顕著に特殊化しているのを発見した。ロパリウムの末端に、クラゲの向きにかかわらずロパリウムの方向をいつも一定に保っている弾力のある柄とともに重い結晶が見られるのである。つまり、眼は鉛直軸に対し

ていつも同じ方向、すなわち上部レンズ眼とピット眼はおおむね真上を、下部レンズ眼とスリット眼は斜め下を見ているということである。さらにまた、レンズ眼がほぼ狂いのない像を結ぶレンズを備えていることも明らかになった (Nilsson et al. 2005)。しかし、驚くことに網膜は焦点距離の半分の位置にあり、クラゲはかなりぼやけた像を見ていることになる。このことと受容野が奇妙な非対称形であることとを考え合わせると、そのレンズの主な機能は良好な像を得ることではなく、むしろ動きのような視覚世界の特定の側面を捉えやすくするフィルターとして働いていると思われる。*T. cystophora* のスリット眼もまた特殊化している。その横断面は非対称で、私達の光学モデルリングによると、垂直面のみだけに空間分解能をもつ (Garm et al. 2008)。このように、その眼は箱クラゲに特有のもので、私達はその機能的意義をまだ十分には理解していない。

箱クラゲの視覚についての私達の知見の多くは、*T. cystophora* から得たものであるが、他種のデータと結果を比較し、一般的な特徴と個々の種に特有な特徴とを仕分けようとしている。特に興味深い種はヒメアンドンクラゲ *Carybdea sivickisi* (図3) で、これは開放水域に生息し、夜光性とされている (Lewis and Long 2005)。また、この種は小型で毒性も弱く、実験室で飼育するのに望ましい。生理学的な実験をおこなうためには、生体クラゲの安定的な供給が必要で、したがって飼育できることが肝要である。こうした理由から、2009年8月、*C. sivickisi* の生態研究と材料収集のために、私達は阿嘉島臨海研究所 (AMSL) を訪れた。

●阿嘉島での成果

私達は、過去に *C. sivickisi* のクラゲが夜間に阿嘉島の港で観察・採集されているとの情報を AMSL の研究員から知らされていた。来所初日の夕暮れ時に、港にライトを設置してクラゲを誘引してみたところ、

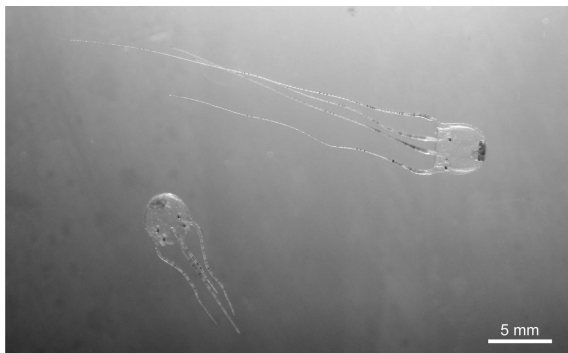


図3 阿嘉島の *Carybdea sivickisi*
水槽内を泳ぐ亜成体2個体である。遊泳中の箱クラゲは、触手をいっぱい伸ばす。

1.5 時間の内におよそ 70 個体の成体および亜成体クラゲが見られた。そのおよそ 30 個体を採集して実験室に持ち帰り、エアレーションでゆるやかに水を攪拌させた 2 個の小型水槽で 1 週間維持した。2 個体は、抱卵したメスであった。箱クラゲは、かなり複雑な繁殖様式をもつことが知られている (Lewis and Long 2005; Werner 1973)。成体オスは、精細胞を胃腔内の丸い精包に集め、成熟したメスと接触すると 1 個または複数個の精包を胃腔から吐き出し、触手を使ってそれをメスに渡す。メスは、精包を取り込むと体内で卵を受精させる。 *T. cystophora* では、プラナラ幼生は完全に発達するまで胃水管腔内で保育された後、海中に放出される。一方、 *C. sivickisi*

では、受精後間もなくメスの卵塊 (egg-strand) 中に胚が集められて底質上に産み出され、数日後卵塊からプラナラ幼生が泳ぎ出る。

AMSL の水槽では *C. sivickisi* の配偶行動も観察され、今回はメス 1 個体にオス 3 個体が同時に配偶行動をおこなった (図 4)。私達は、阿嘉島滞在期間中に 1000–2000 個体ずつの幼生が入っている卵塊を合計 6 つ採集し、それらを生きたまま採集管に入れてデンマークとスウェーデンに持ち帰り、プラナラ幼生を着生させるためにペトリ皿に収容した。いくつかの幼生はすぐに着生したが、その他は数日の間漂流したままだった。2 週間後、多くの幼生が小さな初期ポリプに変態していた (図 5)。サイズが小さかったため、通常のアルテミアは摂餌できず、代わりに橈脚類のノープリウス幼生 (自然下での獲物であろう) とワムシを給餌した。

AMSL 滞在中の私達のもう一つの重要な目的は、 *C. sivickisi* の生態学的な情報を得ることであった。この種は、昼光性なのか夜光性なのか、それとも四六時中活動しているのだろうか？ 同じ場所で生涯を全うするのか、それともポリプとクラゲは離れて暮らしているのだろうか？ 私達は昼と夜にプランクトンネットでサンプリングしてみた。結果は、実

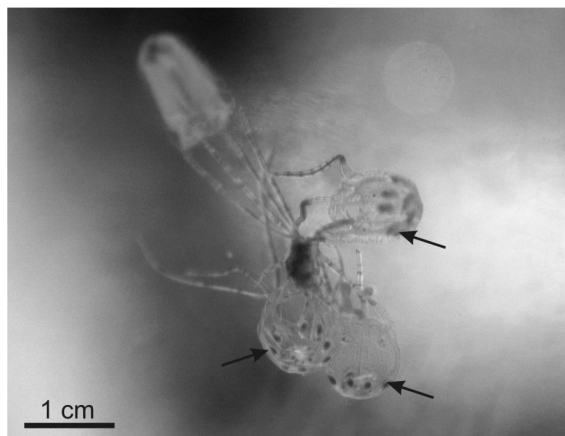


図4 *C. sivickisi* の配偶行動
3 個体のオスが 1 個体のメスに同時に配偶行動を起こしているのが水槽内で観察された。上向きの個体がメスである。矢印は、成熟したオスの生殖巣である。

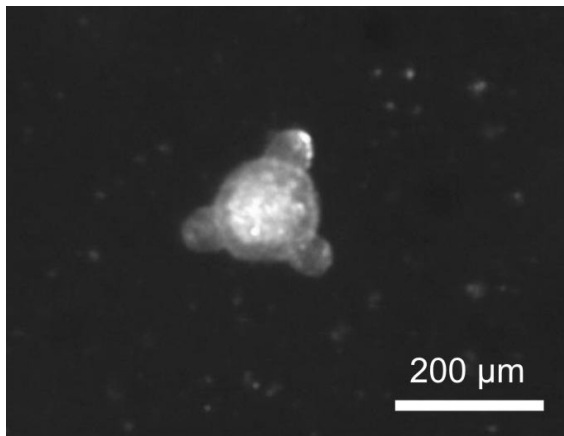


図5 *C. sivickisi* の初期ポリプ
すべての箱クラゲにおいて、着生・変態したプラナラ幼生は小さな初期ポリプになる。そして、摂餌して新たなポリプを無性生殖で増やす。適当な物理条件下 (夏季の水温の場合が多い) ならば、ポリプは幼クラゲに変態する。

に明快で興味深いものだった。日中には1個体もクラゲを採捕できなかったのに、暗くなった最初の数時間でプランクトンネットでおよそ30個体のクラゲが採集されたのである。これらのサンプルは、変態直後のクラゲ（直径1mm以下）から成熟したもので、全サイズにわたっていた。*C. sivickisi* が夜光性であることは、水槽内での観察からも支持され、暗くなるとそれらは大変活動的だった。朝には不活発になり、着底して傘の先端部にある4つの吸盤で張りついているようだった。また、小型個体は、水槽の壁に張りつく傾向があった。この休息姿勢中、クラゲはペしゃんこに潰れ、触手は傘の中に引き込まれていた。興味深いことに、採集されたクラゲは日出後も数時間は不活発にならなかったが、これは飼育下だからこそその結果かもしれない。

プランクトンネットの試料中に変態直後のクラゲが存在していたことは、また重要な発見で、同一海域で生活環のすべてが生じていることを示している。このことを確かめるために、港内でスノーケリングをおこない、*C. sivickisi* のポリプを探し出そうといくつかの地点で底質サンプルを採取してみたが、十分に成長したポリプでも体長1mmに満たず見逃しやすいため成功しなかった。再びAMSLを訪れ、ポリプの発見と生息地の確認に力を注ぎたい。また、自然下で、クラゲが日中どこに付着しているのかも調べてみたい。

今回のAMSL訪問は大成功であった。クラゲを探し出せし、生体を持ち帰って研究室での飼育を始めることができた。さらに、その視覚システムの特徴を解明する上で極めて重要な*C. sivickisi*の生態についても大きな知見を得ることができた。

●引用文献

Buskey EJ (2003) Behavioral adaptations of the cubozoan medusa *Tripedalia cystophora* for feeding on copepod (*Dioithona oculata*) swarms. *Marine Biology* 142: 225-232

- Garm A, Anderson F, Nilsson DE (2008) Unique structure and optics of the lesser eyes of the box jellyfish *Tripedalia cystophora*. *Vision Research* 48: 1061-1073
- Garm A, Bielecki J (2008) The swim pacemakers of box jellyfish is modified by the visual input. *Journal of Comparative Physiology A* 194: 641-651
- Garm A, O'Connor M, Parkefeld L, Nilsson DE (2007) Visually guided obstacle avoidance in the box jellyfish *Tripedalia cystophora* and *Chiropsella bronzie*. *Journal of Experimental Biology* 210: 3616-3623
- Garm A, Oskarsson M, Nilsson DE (2009) Box jellyfish use terrestrial visual cues for navigation. *Nature* (in preparation)
- Lewis C, Long TAF (2005) Courtship and reproduction in *Carybdea sivickisi* (Cnidaria: Cubozoa). *Marine Biology* 147: 477-483
- Nilsson DE, Coates MM, Gislén L, Skogh C, Garm A (2005) Advanced optics in a jellyfish eye. *Nature* 435: 201-205
- Stewart SE (1996) Field behavior of *Tripedalia cystophora* (class Cubozoa). *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* 27: 175-188
- Werner B (1973) Spermatozeugmen und paarungsverhalten bei *Tripedalia cystophora* (Cubomedusae). *Marine Biology* 18: 212-217

訳注1: 日本では、Cubomedusae は1980年台まで鉢水母綱（または鉢クラゲ綱: Scyphostoma または Scyphomedusae、ときに Scyphozoa）の1目とされ、立方水母目または立方クラゲ目と翻訳されていた。しかし、1990年台に入り、腔腸動物門 (Coelenterata) からの有櫛動物門 (Ctenophora) の独立と狭義の腔腸動物に対する刺胞動物 (Cnidaria) という名が定着するころ、Cubozoa という名の綱として認知され始め（実際には Werner により 1973 年にこの綱が提唱された）、訳語は、立方クラゲ綱と箱虫綱の両方が用いられている。現在、Cubomedusae は、ときにアンドンクラゲ目とされるものの、多くの場合は立方クラゲ目と呼ばれるようになってきている。そこで、本稿ではそれを用いるとともに、英名である box jellyfish に対しては、直訳語でありこれまで日本では分類学的名称としては用いられていない“箱クラゲ”を当てた。

訳注2: 日本では温帯域でもアンドンクラゲ *Carybdea rastoni* やヒクラゲ *Tamoya haplonema* が生息する。

訳注3: ただし、脊椎動物の網膜 (inverse retina) では、視細胞が神経線維の内側に配列する。

翻訳 岩尾研二 (阿嘉島臨海研究所)
上野俊士郎 (水産大学校)