

論文 Article

瀬戸内海産エビクラゲの餌生物と摂餌方法に関する研究

橋本周一郎¹・大塚 攻¹・近藤裕介¹・岩崎貞治¹・足立 文²・笠川宏子²・小谷野有加²

Feeding habits of *Netrostoma setouchianum* (Kishinouye, 1902) collected from the central part of the Seto Inland Sea, Japan

Shuichiro HASHIMOTO¹, Susumu OHTSUKA¹, Yusuke KONDO¹, Sadaharu IWASAKI¹, Aya ADACHI², Hiroko KASAGAWA² and Yuka KOYANO²

要旨：根口クラゲ類エビクラゲの摂餌生態を解明するために、瀬戸内海産個体を用いて吸口構造および消化管内容物の観察を行った。吸口は長径約 350 μm 、短径約 130 μm の楕円形に近い形であり、このサイズクラスの動物プランクトンが捕食されると推定される。採集した7個体内、4個体の口腕水管内から小型浮遊性カイアシ類 *Paracalanus parvus* s.l., *Oithona* sp. の2種が検出された。これらの体幅は吸口のサイズと一致する。

キーワード：吸口、食性、根口クラゲ類、エビクラゲ

Abstract: The feeding habits of the rhizostome *Netrostoma setouchianum* (Kishinouye, 1902) collected from the central part of the Seto Inland Sea, Japan was examined based on observations of the structure of secondary mouths and contents in the canals and stomach. The mouths were oval, approximately 365 μm along the major axis and 130 μm along the minor axis. Small-sized planktonic copepods such as *Paracalanus parvus* s.l. and *Oithona* sp. were found in the canals and had body widths that fell well within the size of the mouths.

Key words: feeding habit, *Netrostoma setouchianum*, rhizostome, secondary mouth

I. 緒言

エビクラゲ *Netrostoma setouchianum* (Kishinouye, 1902) は傘径が最大 25 cm 以上にも達する大型の根口クラゲ類で、口腕が 8 本あり、体色は薄紫色をしている。日本では関東、北陸以南にかけて分布しており (三宅・Lindsay, 2013)、海外ではパキスタン沖のアラビア海で出現が確認されている (Gul et al., 2015)。エビクラゲにはタコクラゲモエビ *Latreutes mucronatus* Stimpson, 1860 などが共生しており (大塚ほか, 2011; 近藤ほか, 2014)、その共生の様子が水族館で展示されることがある。しかしながら、本種の飼育法は確立されておらず通年での展示には至っていない。このエビクラゲが属する鉢虫綱根口クラゲ目は形や色彩が美しい種が多く、観賞用として非常に人気が高い。例えば、水族館でよく展示されるタコクラゲ *Mastigias papua* (Lesson, 1830) やサカサクラゲ

Cassiopea ornata (Haeckel, 1880) も根口クラゲ目に属している。また、食用種として利用されるビゼンクラゲ *Rhopilema esculentum* Kishinouye, 1891 やヒゼンクラゲ *Rhopilema hispidum* (Vanhöffen, 1888) も根口クラゲ類に属している。エビクラゲの飼育法を確立できれば、このような有用種の飼育に応用できる可能性がある。エビクラゲの飼育が困難な理由の一つとして成体、エフィラの餌生物が不明であることが挙げられる。Lee et al. (2008) は、同じ根口クラゲ類であるエチゼンクラゲ *Nemopilema nomurai* Kishinouye, 1922 はエフィラと成体の間で捕食できる餌生物のサイズに違いが無く、同じ食性を持つと推測した。自然環境下でエビクラゲの成体が何を捕食しているのかを調査することは根口クラゲ類の室内飼育を可能にする糸口になるかもしれない。

根口クラゲ類は口腕外側表面に開いた直径が 1 mm

1 広島大学大学院生物圏科学研究科附属瀬戸内圏フィールド科学教育研究センター竹原ステーション; Takehara Station, Setouchi Field Center, Graduate School of Biosphere Science, Hiroshima University

2 新江ノ島水族館; Enoshima Aquarium

に満たない吸口と呼ばれる小さな孔から小型のプランクトンを吸入して捕食することが知られている (安田ほか, 2003)。根口クラゲ類の食性についてはいくつかの先行研究があり, 日本近海産のビゼンクラゲやエチゼンクラゲの餌生物については珪藻類, 繊毛虫類, 小型カイアシ類, 貝類幼生などが報告されている (安田ほか, 2003; 峯水ほか, 2015)。また, 水族館で人気の高いカラージェリー *Catostylus mosaicus* (Quoy and Gaimard, 1824) はユメエビ類, カイアシ類, veliger 幼生を捕食することが判明している (Pitt et al., 2008)。しかし, 餌のサイズ選択に重要な役割がある吸口の大きさに関する詳細なデータは欠如しており, この情報は飼育上必要である。

本研究ではエビクラゲの食性を調べるため, 水管及び胃腔内に残存する餌生物を観察した。さらに, エビクラゲの吸口とその周辺の構造を実体顕微鏡, 光学顕微鏡および走査型電子顕微鏡で観察し, 餌サイズとの対応を検討した。

II. 材料と方法

2014年8月4日(小潮, 満潮時), 8月19日(小潮, 満潮時), 8月20日(長潮, 上げ潮時), 9月19日(小潮, 干潮時)にかけて竹原市沖の表層を浮遊していたエビクラゲ7個体を広島大学竹原ステーション所有の小型船舶カラヌス丸上よりタモ網(直径: 50 cm, 網目: 2 mm)で採集した。なお, 採集は日中に行った。採集後, 速やかに実験所に持ち帰り, 傘径と湿重量を計測した。計測後, 5%ホルマリン海水で固定し, 採集した順に個体番号を付けた (Nos. 1~7)。

No. 3の個体から口腕を1本切り出しメチレンブルーを用いて水管を染色し, デジタルカメラ (COOLPIX AW130, ニコン株式会社) 及び実体顕微鏡 (SZX7, オリパス株式会社) を用いて観察, 撮影した。傘径が異なる Nos. 2, 4の個体に関して, 実体顕微鏡と光学顕微鏡 (BX53F, オリパス株式会社) を用いて吸口及びその周辺の構造の観察を行った。また, 別の口腕を1本切り出し, 口腕上にある全ての吸口を上記実体顕微鏡に装着したデジタルカメラ (DP-21, オリパス株式会社) で撮影計測し, ソフト (cellSens Standard, オリパス株式会社) を用いてパソコン上で長径 (ma) 及び短径 (mi) の計測を行った (図1)。さらに, 吸口付近の微細構造を調べるために, 走査型電子顕微鏡 (SEM) 試料を作製した。まず, 吸口の周辺部を切り出し, 蒸留水に3時間浸けて脱塩処理を行った。次にエタノールシリーズ (60%, 70%, 80%, 90%) にそれぞれ15分間, 100%エタノールに30分

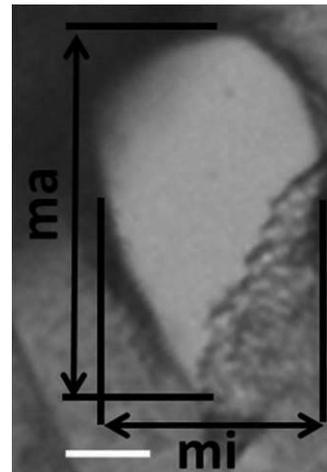


図1. エビクラゲの吸口の測定方法 (ma: 長径, mi: 短径). スケール = 50 μ m.

間 (2回) 浸けて脱水した。脱水後, イソアミル酢酸に30分間浸けて置換を行った。置換した試料は臨界点乾燥器 (JCPD-5, 日本電子株式会社) で乾燥させ, イオンスパッタリング装置 (JFC-1100, 日本電子株式会社) で金蒸着を行い, 走査型電子顕微鏡 (JSM-6510, 日本電子株式会社) を用いて観察した。

エビクラゲの食性を調べるために傘の胃腔及び口腕内の水管内にある餌生物を実体顕微鏡下で観察した (Nos. 1, 2, 5, 7)。餌生物の同定には千原・村野 (1997) を用いた。餌生物の内, 全体が消化されず残っていた個体は体長, 体幅, 体高 (付属肢は含めない) を計測した。

III. 結果と考察

個体番号 No. 3の口腕における水管構造を図2に示す。胃腔につながった水管 (mc) から枝分かれを繰り返す細い水管 (bc) が伸びているのが確認できた (図2a, b)。吸口周辺の構造を図3に示す。実体顕微鏡及び走査型電子顕微鏡で観察した結果, 吸口 (sm) に向かって伸びている溝 (gr) の外縁に棍棒状突起 (cr) が生えていた (図3a)。棍棒状突起の表面に刺胞が存在することが確認できた (図4a, b)。溝内面は繊毛 (ci) と刺胞 (ne) が存在することが分かった (図3c~f)。久保田ほか (2006) によるとエチゼンクラゲにも棍棒状突起があり, この突起には餌生物に毒を注入する貫通刺胞及び餌を絡めとる粘着刺胞が存在することが報告されている。今回の観察結果より, エビクラゲの棍棒状突起に貫通刺胞が確認されたため, エチゼンクラゲと同様に餌生物は棍棒状突起で刺胞毒を注入され, からめとられた後に溝へ送られ, そこで溝に存在している刺胞によって再度毒が注入されると考えられる。一般的にクラゲ類の摂餌方法としては, 刺胞でと

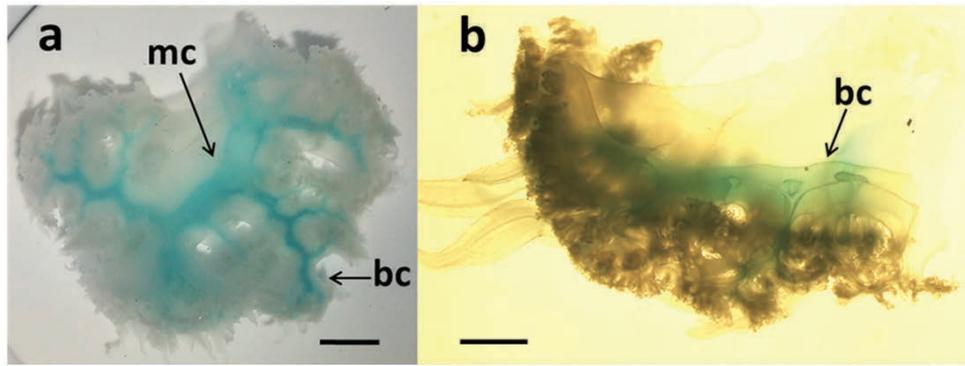


図 2. エビクラゲの口腕内に走る水管。

(a) 口腕側面から見た水管構造 (mc: 胃腔につながる水管, bc: mc から枝分かれした水管); (b) bc 部の拡大。スケール = 2 cm (a); 2 mm (b)。

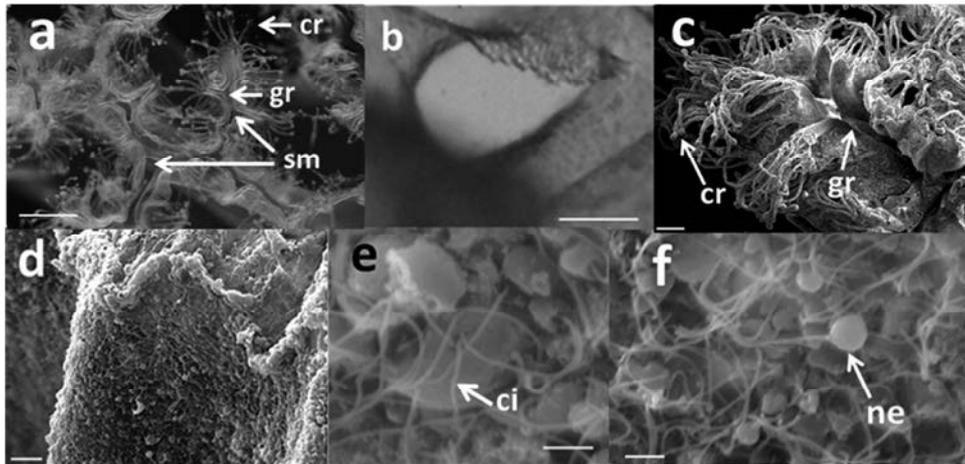


図 3. エビクラゲの吸口付近の構造。

(a) 吸口周辺の構造 (gr: 溝, cr: 棍棒状突起, sm: 吸口); (b) 吸口の拡大; (c) 吸口周辺の SEM 像; (d) 吸口周辺の溝部分の拡大した SEM 像; (e) 溝部分に存在する繊毛の SEM 像 (ci: 繊毛); (f) 溝部分に密集する刺胞の SEM 像 (ne: 刺胞)。スケール = 500 μm (a); 100 μm (b, c); 10 μm (d); 2 μm (e, f)。

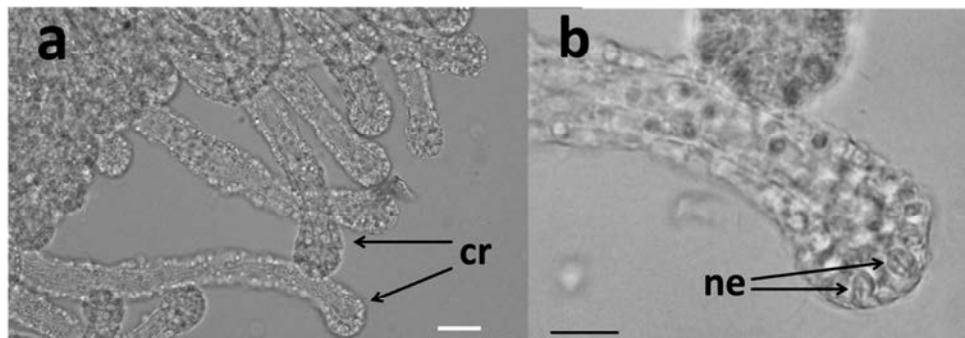


図 4. エビクラゲの口腕に存在する棍棒状突起。

(a) 棍棒状突起全体; (b) 棍棒状突起先端 (ne: 刺胞)。スケール = 20 μm (a); 10 μm (b)。

らえられた餌生物がクラゲの体表面にある繊毛の運動によって口に運ばれ、水管内においても繊毛の起こす水流及び拍動により胃腔まで輸送されることが知られている (Southward, 1955)。今回の調査では溝部分に繊毛が確認できたため、刺胞毒が注入され動きが鈍くなった餌生物はエビクラゲの繊毛の動きによって溝に沿って吸口まで運ばれ、そこから水管を経て胃腔に運

ばれると推察される。また, Costello and Colin (1995) は根口クラゲ類 *Stomolophus meleagris* Agassiz, 1860 が傘の拍動により水流を起こし, カイアシ類等の餌生物を口腕で捕食していると報告している。Nagata et al. (2016) は *Lychnorhiza lucerna* Haeckel, 1880 が拍動を行うことによって生じる水流及びその慣性によって餌生物を捕食しているが, 水流から逃れることが出

来る高い運動性を持つ動物プランクトンであっても偶発的に口腕に接触して捕食することがあると報告している。エビクラゲも同様の摂餌方法をしていると考えられる。

個体番号 No. 2 (傘径 17.5 cm), No. 4 (傘径 6.4 cm) の口腕 1 本当たりの吸口数と大きさを測定した結果, それぞれ 317 個, 144 個の吸口を確認することが出来た (表 1)。吸口は楕円形及び楕円に近似した形をしており (図 1, 3b), 大きさは No. 2 では長径 $372 \pm 183 \mu\text{m}$, 短径 $134 \pm 85 \mu\text{m}$ であり, No. 4 では長径 $348 \pm 128 \mu\text{m}$, 短径 $121 \pm 52 \mu\text{m}$ であった。傘径による吸口サイズに有意差は見られなかった (Mann-Whitney *U*-test, $p > 0.05$)。今回の結果からエビクラゲの吸口は平均で長径約 $365 \mu\text{m}$, 短径約 $130 \mu\text{m}$ の大きさであることが明らかになった。また, 傘径が大きい個体の方が 1 本の口腕あたりの吸口数が多く見られた。本研究ではエビクラゲの 8 本ある口腕の内, 1 本の吸口数を計測したため, 個体番号 No. 2, No. 4 ではそれぞれ約 2,500 個, 約 1,100 個の吸口が口腕上に存在すると推定され, 大きな個体の方がより多くの餌生物を同時に捕食できると考えられる。一方で, 傘径の増加による吸口の大きさには差が見られなかった。Lee et al. (2008) は, エチゼンクラゲの傘径と餌生物に関係性が見られないと報告しており, これと同様にエビクラゲも成長に伴う餌生物のサイズ変化がないことが示唆された。

採集したエビクラゲ 7 個体の内, 4 個体 (Nos. 1, 2, 5, 7) から形の残る餌生物が検出された (表 2)。餌生物は全て口腕内の水管から見出された (図 5a)。餌生物は小型浮遊性カイアシ類 *Paracalanus parvus* s.l., *Oithona* sp. の 2 種と同定された (図 5b, c)。根口クラゲ類 *S. melegris* は自然環境下においてカイアシ類な

表 1. エビクラゲ (個体番号 Nos. 2, 4) の吸口数および吸口の長径, 短径の長さ。

クラゲ No.	傘径 (cm)	吸口数	平均長径 (μm)	平均短径 (μm)
2	17.5	317	372	134
4	6.4	144	348	121

表 2. 採取したエビクラゲの個体番号 (No.), 傘径, 湿重量及び検出された餌生物の個体数。

採集日	クラゲ No.	傘径 (cm)	湿重量 (g)	<i>Paracalanus parvus</i> s.l.	<i>Oithona</i> sp.
8月4日	1	10.4	160	6	-
8月19日	2	17.5	530	5	-
	3	10.3	130	-	-
8月20日	4	6.4	125	-	-
	5	19.7	370	4	1
	6	11.3	310	-	-
9月19日	7	20.4	730	2	-

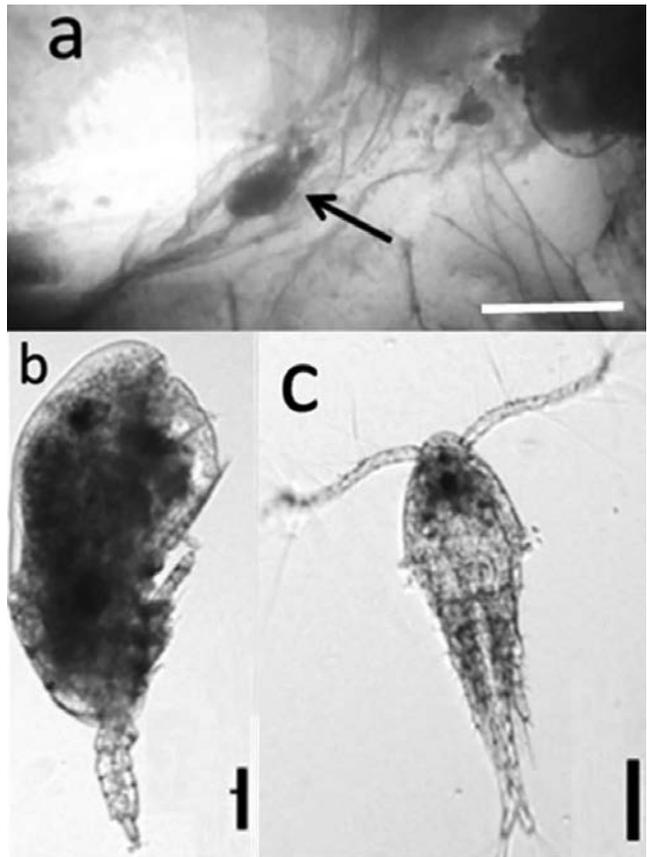


図 5. エビクラゲの餌生物。

(a) 水管内に輸送された *Paracalanus parvus* s.l. (矢印); (b) 水管内から検出された *Paracalanus parvus* s.l.; (c) 水管内から検出された *Oithona* sp. スケール= 1 mm (a); 100 μm (b, c).

どを餌生物としていることが判明している (Larson, 1991)。また, ビゼンクラゲ, エチゼンクラゲ, カラーゼリーなど多くの根口クラゲ類はカイアシ類を主な餌生物としており (安田ほか, 2003; Pitt et al., 2008; 峯水ほか, 2015), 今回の結果からエビクラゲも他の根口クラゲ類と類似した食性であることが示唆された。*Oithona* sp. は個体番号 No. 5 から 1 個体のみ検出され, *P. parvus* s.l. は Nos. 1, 2, 5, 7 の個体からそれぞれ 6, 5, 4, 2 個体検出された (表 2)。エビクラゲの口腕内の水管から検出した *P. parvus* s.l., *Oithona* sp. は瀬戸内海において, 8, 9 月にそれぞれ 1 m^3 あたり数十~数百個体の密度で生息する浮遊性カイアシ類である (Ohtsuka et al., 2004)。エビクラゲは瀬戸内海において, 8, 9 月にかけて出現することが分かっており (近藤ほか, 2014), これらの餌生物の出現と一致する。したがってエビクラゲは暖水期に多産する動物プランクトンであるカイアシ類を主食としていることが判明した。全体が消化されず残っていた 9 個体の *P. parvus* s.l. の体長, 体高, 体幅を調べたところ, それぞれ $665 \sim 921 \mu\text{m}$ (平均 $840 \mu\text{m}$), $201 \sim 330 \mu\text{m}$ ($240 \mu\text{m}$), $208 \sim 295 \mu\text{m}$ ($275 \mu\text{m}$) であった (表 3)。これ

表 3. 水管内から検出された *Paracalanus parvus* s.l. の体長, 体高, 体幅.

クラゲ No.	体長(μm)	体高(μm)	体幅(μm)
1	840	230	209
1	831	303	251
1	873	245	224
1	665	201	270
2	784	279	221
2	865	271	239
6	874	290	267
7	905	330	295
7	921	330	243
平均	840	275	247

は *P. parvus* s.l. の成体サイズに相当する(千原・村野, 1997)。今回, 水管から検出された *P. parvus* s.l. の体長は最大 921 μm だったため, 吸口から取り込むためには吸口に向かって垂直に入るよう方向調整が必要になってくるだろう。*Paracalanus parvus* s.l. の体高, 体幅はそれぞれ平均 240 μm, 275 μm, エビクラゲの吸口の長径, 短径はそれぞれ約 365 μm, 130 μm であるので飲み込む場合には吸口が押し広げられるものと考えられる。この方向調整は溝に存在する繊毛を使って行われていると考えられる。

今回の調査では胃腔内から餌生物を発見することが出来ず, 全く餌生物が確認できない個体も 3 個体 (Nos. 3, 4, 6) 確認された。Larson (1991) によると *S. melegris* ではカイアシ類を 2 時間以内, 二枚貝の veliger 幼生を 4 時間以内に完全に消化することが出来ると報告しており, エビクラゲもこれと同様に消化速度が速いため, 餌生物を検出できなかった可能性が考えられる。今後, エビクラゲの餌生物を特定するために, 胃体腔内の残存しているような物質についてメタゲノム解析などの手法を用いる必要がある。

【謝辞】

本研究の一部は日本学術振興会科学研究補助金(基盤研究 B25304031, 代表 大塚 攻; 基盤研究 B26304030, 代表 西川 淳)によって行われた。

【文献】

大塚攻・近藤裕介・岩崎貞治・林健一 (2011): 瀬戸内海産エビクラゲ *Netrostoma setouchiana* に共生するコエビ類, 広島大学総合博物館研究報告, 3, 1-6.
 久保田信・河村真理子・上野俊士郎 (2006): エチゼンクラゲ(刺胞動物門, 鉢虫綱, 根口クラゲ目)の和歌山県田辺湾への初出現. 南紀生物, 48, 57-59.
 近藤裕介・橋本周一郎・岡田昇馬・平林丈嗣・齊藤充志・岩崎貞治・浦田慎・足立文・小谷野有加・笠川宏子・大塚攻

(2014): 瀬戸内海産エビクラゲの出現時期と共生するタコクラゲモエビの種間関係について. 広島大学大学院生物圏科学研究科瀬戸内圏フィールド科学教育研究センター報告, 12, 10-20.

千原光雄・村野正昭編 (1997): 『日本産海洋プランクトン検索図説』東海大学出版会.

峯水亮・久保田信・平野弥生・Dhugal Lindsay (2015): 『日本クラゲ大図鑑』平凡社.

三宅裕志・Dhugal Lindsay (2013): 『110 種の不思議な生態. 最新クラゲ図鑑』誠文堂新光社.

安田徹・上野俊士郎・足立文 (2003): 『海の UFO クラゲ. 発生・生態・対策』恒星社厚生閣.

Costello, J. H., Colin, S. P. (1995): Flow and feeding by swimming scyphomedusae. *Marine Biology*, 124, 399-406.

Gul, S., Moazzan, M., Morandini, A. (2015): Crowned jellyfish (Cnidaria: Scyphozoa: Rhizostomeae: Cepheidae) from waters off the coast of Pakistan, northern Arabian Sea. *Check List*, 11, 1551.

Larson, R. J. (1991): Diet, prey selection and daily ration of *Stomolophus melegris*, a filter-feeding Scyphomedusa from the NE Gulf of Mexico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 32, 511-525.

Lee, H. E., Yonn, W. D., Lim, D. (2008): Description of feeding apparatus and mechanism in *Nemopilema nomurai* Kishinouye (Scyphozoa: Rhizostomeae). *Ocean Science Journal*, 43, 61-65.

Nagata, R. M., Morandini, A. C., Colin, S. P., Migotto, A. E., Costello, J. H. (2016): Transitions in morphologies, fluid regimes, and feeding mechanisms during development of the medusa *Lychnorhiza lucerna*. *Marine Ecology Progress Series*, 557, 145-159.

Ohtsuka, S., Hora, M., Suzaki, T., Arikawa, M., Omura, G., Yamada K. (2004): Morphology and host-specificity of the apostome ciliate *Vampyrophrya pelagica* infecting pelagic copepods in the Seto Inland Sea, Japan. *Marine Ecology Progress Series*, 282, 129-142.

Pitt, K. A., Clement, A. L., Connolly, R. M., Thibault-Botha, D. (2008): Predation by jellyfish on large and emergent zooplankton: Implications for benthic-pelagic coupling. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 76, 827-833.

Southward, A. J. (1955): Observations on the ciliary currents on the jelly fish *Aurelia aurita* L. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom*, 34, 201-216.

(2016年 8 月 31 日受付)

(2016年 12 月 6 日受理)