

ミズクラゲの形態変化とこれに関連した 2・3の知見について*

安田 徹**

前報（安田，1980，1981）で、ミズクラゲの発生する場所について述べたが、形態的特徴についての詳しい記載をしなかった。そこで、順序が多少前後するけれども、本種のエフィラから若いクラゲ（young medusa）に至るまでの形態的特徴や変態に要する日数、環境要因および生存率等についてふれておきたい。

ところで、このクラゲの浮遊生活に入った後の形態変化に関する記録は、アドリア海（CLAUS, 1877），デンマーク沿岸（KRAMP, 1942），メキシコ湾（SPANGENBERG, 1965），イギリスのプリマス（RUSSELL, 1970）の他、我国では、岡田（1949）が三崎沿岸の試料についてごく簡単な記載をしているのと、UCHIDA and NAGAO（1963）が厚岸湾の近縁種キタミズクラゲについて詳細な観察をおこなった以外に報告がない。筆者は、プラヌラから直接変態したエフィラをなるべく自然に近い条件下で飼育して得た知見を一部のフィールド採集結果ともあわせてここに述べることにする。

実験方法

1974年および1975年の5～6月の間に、浦底湾で採集した成熟状態にある水母から得たプラヌラが、直接1個のエフィラに変態したもの（詳細については本会報25号参照）を、図1左に示した装置でなるべく自然状態に近づけるために流水式で飼育した。まず、自然海水を3ℓビーカーに注流したものを、径8mmのガラス管を用いて5ℓビーカーに導入し、容器の中央部からは送気した空気圧を利用して排水した。この場合の海水交換量は1時間に1,200ccに保たれた。

海水交換の際にエフィラが底部の砂礫に引きつけられて弱るのを防ぐため、別の径5mmのガラス管で弱い通気をおこなった（BROWNE, 1897；柿沼, 1961；小久保, 1962；ABE and HISADA, 1969）。遊離して間もないエフィラ約500個体を上記の5ℓビーカーに入れ、シオミズツボワムシを1日1回飽食するまで与えた（図1, 右）。毎日14時00～15時00の間に水温と塩素量（比重から換算）とを測定した。1974年には形態変化と変態に要する日数を、1975年には発育段階別の生残率をそれぞれ主な目的として飼育し、観察をおこなった。

* 本文は、1979年10月に産業技術出版（東京）から限定出版された“ミズクラゲの生態と生活史” pp.1-227に記述したものの一部を訂正・加筆したものである。

** 福井県水産試験場

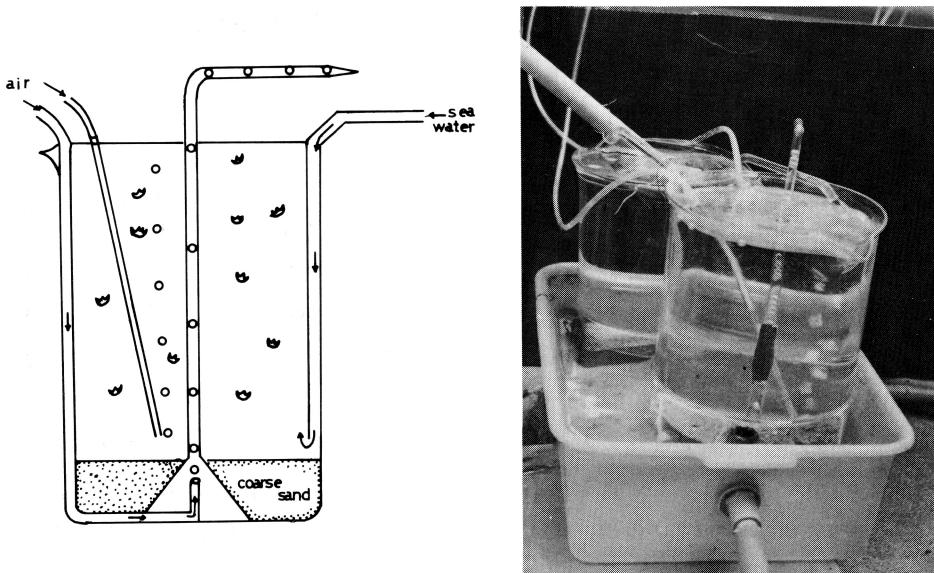


図1 エフィラの飼育装置

観察結果と考察

エフィラから若い水母に至る形態変化を図2に、それに要する日数と温度・塩素量との関係を表1と2に、生残率を表2にそれぞれ示した。

遊離直後のエフィラは径1.5~3.6mm、花弁状を呈する8枚の縁弁(marginal lappets)は半透明淡褐色で、先端のくぼみの底には淡黒褐色の感覚器(rhopalia)がある。各間軸にある胃糸(gastal filaments)は1~2本、体の中央部には突出した口柄(manubrium)があり、その先端は十文字形の口となって開いている(図2, A)。

遊離後14日をすぎると、径1.5~5.2mmとなり、8枚の縁弁の間、すなわち副軸にある放射囊(adrarial out pockets)が肥厚・発達して環状筋帯(radial muscle band)を越え、その先端に薄模状の中間感覚縁弁(interrhopalar lappets)が出現する。胃糸は3~4本に増加し、口柄は肥厚して長くなる(図2, B)。

遊離後24日を経過すると径6.2~7.5mmとなり、中間感覚縁弁は巾と高さを増して感覚縁弁(rhopalar lappets)の約1/2の高さになる。感覚放射管(rhopalar canals)は中央部から、中間感覚放射管(interrhopalar canals)は先端からそれぞれ左右に分枝し、分枝は互に癒合して環状管(ring canal)の基礎となる水管が形成される。この時期には触手(tentacles)の原基が出現する。胃糸は5~8本に増加し、口縁には8個の小さな壁が出現する(図2, C)。

30日をすぎると、径7.2~9.6mmとなり、環状管の基礎となる水管からは新しい管が感覚放射管にむかって成長し、放射管と癒合して環状管が形成される。その外縁には4~5個の触手原基が出現する。胃糸は7~9本に増加し、口柄はさらに長くなる(図2, D)。

38日を経過すると径9.5~12.0mmとなり、各感覚器の間に0.1~1mmの触手が9~10本出現する。

感覚縁弁は前期よりもやや低くなるがまだ明瞭で、触手の出現部位から約1mmほど突出している。放射管の分出が著しく、正・間軸放射管の分枝ならびに環状管から求心的に不完全な分枝管のがびだす。生殖巣下腔（subgenital pits）はこの時期に形成されている。10～12本に増加した胃糸は、同一の円弧上にならんでいる。各口腕（oral arm）の外縁には約14～20個の口腕触手が形成される。環状筋帯は不明瞭になる（図2，E）。

56日を経ると径12～22mmに達する。この時期になると感覚縁弁は低くなり、全体がほぼ円形になって、のびた触手は完全に感覚縁弁の高さを越える。触手の数も17～28本に増加する。未分化の放射管の間に連絡・癒合がおこり、胃糸は数を増して生殖巣下腔の内側に半円状にならぶ。口腕触手は長くなり各口腕の外縁に20本以上が交互に重なり合うようになる。この段階ではほぼ完全な若い水母（young medusa）が完成する。なお、この時期に感覚器の基部に小さな突起*が出現するのも特徴である（図2，F）。

上記の事実をまとめると、エフィラは、中間感覚縁弁の形成から中間感覚縁弁の拡大、感覚および中間感覚放射管の分枝による環状管原基の形成、触手および生殖巣下腔の形成、環状管から求心的に伸びた分枝管と放射管分枝との癒合、感覚縁弁の縮少、感覚器基部に小突起の出現、胃糸の半円状配列の発育過程を経て完全な水母型に至るということになる。

成長に伴う上記の形態変化を従来の報告と比較すると、放射管・環状管や触手の形成および全般的な発育状態については、CLAUS(1877), KRAMP(1942), 岡田(1949)およびRUSSELL(1970)の記載と胃糸増加の状況および口柄・口腕の形態変化については、岡田(1970), SPANGENBERG(1965)およびRUSSELL(1970)の記載とほぼ一致する。ただ、SPANGENBERG(1965)は、傘径15～25mmで生殖巣下腔の形成が開始されると述べているが、前述の観察では傘径9.5～12mmの段階で生殖巣下腔はすでに形成されていた。またCLAUS(1877)は、傘径0～12mmの個体で生殖腺を確認しているが、今回の観察では遊離後56日以上を経過した12～22mmの個体においても生殖腺を認めることができなかった。

UCHIDA and NAGAO(1963)も近縁種キタミズクラゲ *Auleia limbata* の遊離後65日を経た傘径15mm以上の個体においても生殖腺を確認できなかった。

各発育段階における大きさについてSPANGENBERG(1965)によれば、人工海水を使用して21～24℃の水温範囲で飼育した結果、変異が大きくサイズの範囲は広いと述べている。著者の観察（表1）では、KRAMP(1942)がデンマーク沿岸で、岡田(1949)が三崎沿岸から採集した代表的試料について記したものとほとんど一致している。

上記の観察ならびにミズクラゲについて従来報告されている形態変化を基にして、若い水母に至るまでの期間を次の5期に区分できる。すなわち、エフィラⅠ期（図2，A），エフィラⅡ期（図2，B），メテフィラⅠ期（図2，C），メテフィラⅡ期（図2，D）とにそれぞれ区分し、図2，Eに示した段階にあるものは、我国における従来の飼育実験においてほとんどの場合に若い水母と

* SPANGENBERG(1965)は13～32mm, RUSSELL(1970)は15mmの若い水母にこの特殊な器官が出現したことを報告しているが、その機能は明らかにされていない。

して取りあつかわれていたようである(柿沼, 1962; 小久保, 1962; ABE and HISADA, 1961; 関・電・技・研, 1969)。

しかし、この発育段階ではまだ感覚縁弁が比較的大きく、放射管および環状管の分枝管は癒合することなくなお不完全な状態にあるから、これをメテフィラⅢ期とみなし、図2, Fに示した段階で初めて成熟した水母とほとんど区別できない状態に達するので、厳密な意味ではこの段階を所謂、若い水母と呼ぶことを提唱したい。自然海域から採集したミズクラゲのエフィラから若い水母に至る間の区分もこの基準によると最も容易であることが確かめられた(安田, 1980, 1949)。

KRAMP, (1942), 岡田(1949)およびRUSSELL(1970)はここに記したエフィラⅠ期とⅡ期の間に、副軸の放射囊が肥大して主・間軸のそれと連絡をはじめた1段階をもうけているが、この状態には変異が多く、特に自然海域から採集されたホルマリン固定の標本については判定がきわめて困難である。

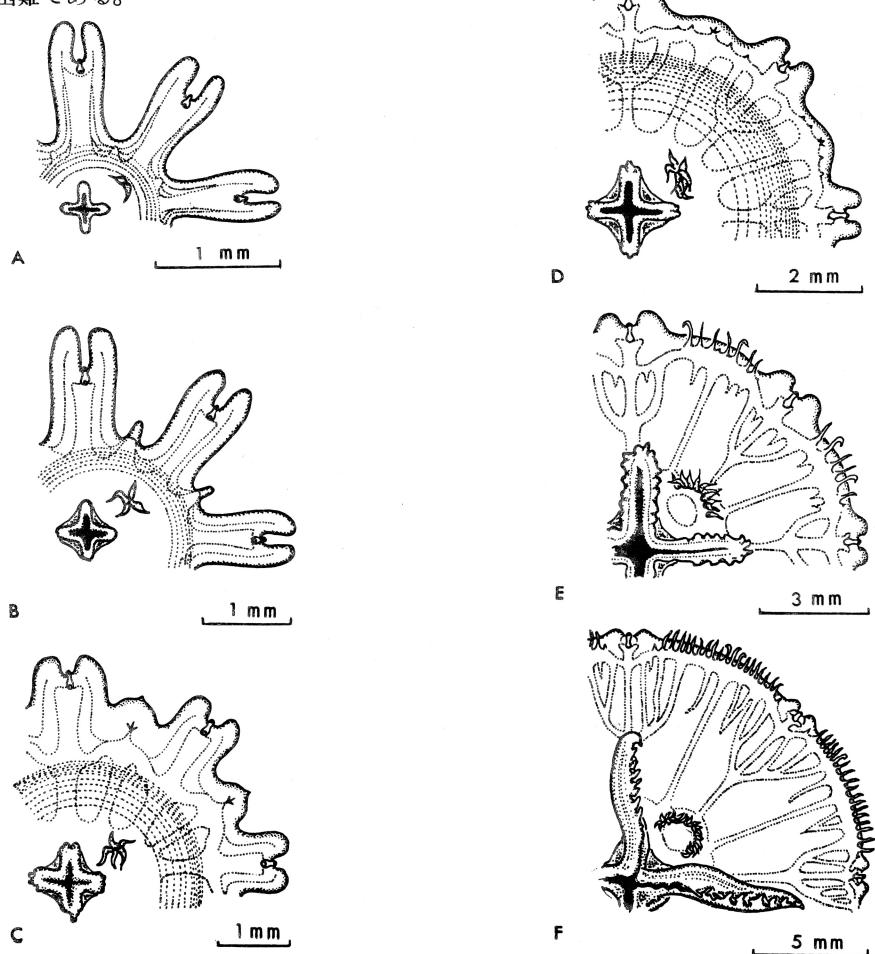


図2 ミズクラゲのエフィラから若い水母にいたるまでの形態変化

A : エフィラⅠ期, B : エフィラⅡ期, C : メテフィラⅠ期, D : メテフィラⅡ期,
E : メテフィラⅢ期, F : 若い水母,

次に、各発育段階の継続日数およびそれと環境要因との関係を詳細に記録した報告はないが、今回得た観察結果によると（表1と2），各段階の継続日数は温度条件によって若干異なっている。実験例は少ないが、2回の観察結果を通じて継続期間はエフィラⅠ期からメティラⅠ期まで漸次短かくなり、メテフィラⅡ・Ⅲ期で再び長くなった後小型の水母に変態している。1974年5月14日～7月19日の飼育（表1）では、水温16～26°C、塩素量17.90～18.50‰のもとで、遊離後38日でメテフィラⅢ期^{*}に、56日で若い水母になったが1975年6月20日～7月17日の飼育（表2）では、水温21～27°C、塩素量17.50～18.70‰のもとで33日で小型の水母に変態した。柿沼（1961）、小久保（1962）およびABE and HISADA（1969）は、エフィラが約1カ月後に小型の若い水母になったと報告しており、SPANGENBERG（1965）は人工海水を使用し、21～24°Cの温度のもとでエフィラを飼育したが、メテフィラⅢ期に到達するまでに20～30日、若い水母までに28～61日を要している。関・電・技・研（1969）がやはり人工海水を使用して飼育した記録を検討してみると、メテフィラⅢ期までに1ヶ月、小型の水母までに2ヶ月を要している。上記の諸資料を総合するともちろん環境条件によって異なるが、前報（安田、1978）において推察したように、ミズクラゲのエフィラは遊離後1～2ヶ月で若い水母またはそれにきわめて近い状態に発育するとみてよい。ただし、この変態に要する時期は水温によってかなり変わってくる筈であるから、エフィラの飼育密度および餌料生物の密度などもあわせて検討したうえで、今後も観察と実験をすすめていく必要がある。

いっぽう、エフィラから若い水母に至る間における生残率について調べた例を表2に示したが、62.4%の生残率となり、次いでメテフィラⅠ期で33.8%，メテフィラⅡ、Ⅲ期（この両期については計測し得なかった）を経て若い水母となりこの時には6%となっている。

ABE and HISADA（1969）は海水500cc当たりにエフィラを10個体の割合で飼育し、毎日1,000～2,000個体のブラインショーリングを与えたところ、その20%までが小型の水母に育ち上ったと報告している。

表1 エフィラから若い水母に至る変態期間（日数）と水温および塩素量との関係
(飼育は1974年5月中旬から行なわれた)

発育段階の区分	エフィラⅠ期	エフィラⅡ期	メテフィラⅠ期	メテフィラⅡ期	メテフィラⅢ期	若い水母
変態に要する日数	14	10	6	8	18	—
水温(°C) 範 平 均	16.3～18.4 17.7 (±0.7)	19.6～21.5 20.2 (±0.6)	20.0～20.9 20.6 (±0.3)	20.8～23.6 22.6 (±0.7)	22.0～26.0 24.3 (±1.3)	23.0～ —
塩素量(‰) 範 平 均	18.0～18.5 18.2 (±0.2)	17.9～18.4 18.3 (±0.1)	18.1～18.3 18.2 (±0.1)	18.1～18.5 18.3 (±0.1)	18.1～18.5 18.3 (±0.1)	18.0～ —
傘の直径(mm)	1.5～3.6	3.5～5.2	6.2～7.5	7.2～9.6	9.5～12.0	12.0～22.0

* 厳密な資料ではないが、1974年4月25日～5月28日の間に水温15～20°Cのもとで、エフィラが34日でメテフィラⅢ期に変態した。

表2 エフィラから若い水母に至る変態期間(日数)と生残率%および水温・塩素量との関係(飼育は1975年6月中旬から行なわれた)

発育段階の区分	エフィラⅠ期	エフィラⅡ期	メテフィラⅠ期	メテフィラⅡ～Ⅲ期	若い水母
変態に要する日数	9	5	4	15	—
水温[℃] 範囲 平均	21.0～27.3 23.5(1.7)	22.1～22.5 22.3(0.2)	22.5～23.9 23.2(0.5)	22.8～22.8 23.7(0.8)	24.0～ —
塩素量(‰) 範囲 平均	17.8～18.2 18.0(0.1)	17.6～18.4 17.9(0.3)	17.6～17.9 17.7(0.1)	17.6～18.7 17.9(0.3)	18.5～ —
5ℓ中の飼育 個体数 生残率%	500 100	312 62.4	169 33.8	— —	30 6.0

次に、別の目的で1973年5月21日に敦賀湾の6定点(図3)において、4個の中型プランクトンネット(口径51cm, 網目0.33mm, 長さ145cm)を0～20mの間に取りつけ、風力によって15分間層別に曳網・採集した試料の中から、調査期間中で最も多數のエフィラから傘径2cm以下の若い水母に至るまでの試料8,909個体を得た(表3)。各段階別の個体数およびエフィラⅠ期の個体数を100とした場合における各段階の比較値を表3にまとめてみた。これによると、エフィラⅡ期の個体数はⅠ期の45～75%(平均63.2%), メテフィラⅠ期の個体数は、エフィラⅠ期の20.9～70%(平均43.4%), メテフィラⅡ期は7～32.9%(平均12.3%), メテフィラⅢ期は2.3～28.7%(平均12.3%)、小型の水母では2～11%(平均5.8%)となっている。これらの平均値は上述の飼育実験における生残率にきわめて近い値を示している。敦賀湾における観察に際して計算したような数値は、採集がミズクラゲの発生期間中のどこでおこなわれたかによって大きな変化を示すであろう。5月21日におこなわれた観察を発生期間のどこに位置づけるかという疑問は別にして、この数値は興味深い。いずれにせよ、前報(安田, 1981)でも推察し

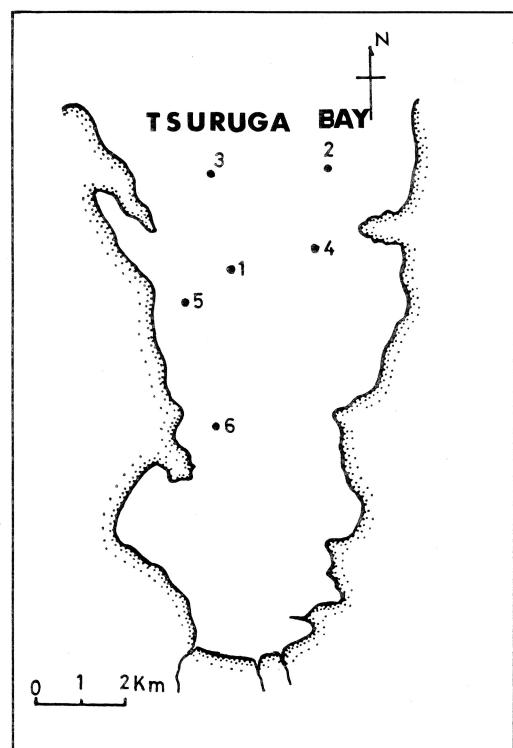


図3 中型プランクトンネットによる層別採集地点

たように、エフィラⅠ期からⅡ期の間に主な減耗期があって、その後も減耗を続け若い水母の生残率は10%以下(約6%)にとどまるものと推測される。

表3 1973年5月21日敦賀湾で採集されたエフィラから若い水母に至る間の
発育段階別個体数とその減耗状況

	1 9:29～9:44	2 10:00～10:15	3 11:12～11:27	4 10:38～10:53	5 11:47～12:02	6 14:15～14:30
エフィラⅠ期	1,188 (100)	245 (100)	167 (100)	1,826 (100)	388 (100)	258 (100)
エフィラⅡ期	759 (63.9)	195 (79.6)	76 (45.5)	829 (45.4)	262 (67.5)	200 (77.5)
メテフィラⅠ期	577 (48.6)	173 (70.1)	45 (26.9)	382 (50.9)	199 (51.3)	137 (53.1)
メテフィラⅡ期	126 (10.6)	45 (18.4)	17 (10.1)	134 (7.3)	88 (22.6)	85 (32.9)
メテフィラⅢ期	29 (2.4)	23 (9.3)	4 (2.3)	90 (4.9)	103 (26.5)	74 (28.7)
若い水母	24 (1.0)	13 (5.3)	7 (4.1)	81 (4.4)	31 (7.9)	29 (11.2)
合 計	2,703	694	316	3,342	1,071	783

() 内の数値は、エフィラⅠ期の数に対する百分率%を示す。

ま と め

自然海水を導入した流水式5ℓビーカーでミズクラゲのエフィラを飼育し、形態変化と変態に要する期間および生残率を調べ、下記の知見を得ることができた。

- 1) エフィラから若い水母に至る間の形態変化を従来の報告と比較・検討して、エフィラⅠ期(傘径1.5～3.6mm)、エフィラⅡ期(3.5～5.2mm)、メテフィラⅠ期(6.5～7.5mm)、メテフィラⅡ期(7.2～9.6mm)、メテフィラⅢ期(9.5～12.0mm)および若い水母(12.0～22.0mm)の6期に区分することを提唱した。
- 2) エフィラは水温16～27℃のもとでは1～2カ月で小型の若い水母に変態した。
- 3) エフィラを水温21～27℃のもとで飼育したところ、エフィラⅠ期からⅡ期に移る間に主な減耗期があり、Ⅱ期の生残率は約60%であった。その後も漸次減耗して若い水母の生残率は6%にとどまった。

沿岸海域から採集した発育段階別の個体数と比較して得た値と照合して、この値はほぼ妥当なものと考えられた。

終わりに臨み、有益な助言を下さった京都大学の時岡 隆名誉教授と独協大学の杉浦靖夫教授、および公表の機会を与えられた小林貞七元館長と坪田義正館長にも深く感謝の意を表わす。

文 献

- 1) ABE, Y. and M. HISADA : Bull. Mar. Biol. Statton, Asamushi, Tôhoku Univ., 13 (3・4), 205 - 209 (1969).

- 2) BROWNE, E. T. : *Jour. Mar. Biol. Assoc. U.K.* **5**, 176 - 180 (1897).
- 3) CLAUS, C. : *Denkschr, Akad. Wiss. Wien*, **38**, 1 - 64, pls. I - XI (1877).
- 4) 柿沼好子：青森県生物学会誌，**4** (1 + 2) , 10 - 17 (1961).
- 5) 関・電・技・研：くらげ防除に関する調査研究，第**4**報，1 - 50 (タイプ印) , (1969).
- 6) 小久保清治：海洋生物学 . pp 252 - 261, 恒星社, 厚生閣, 東京 (1962).
- 7) KRAMP, P. L. : *Medd. Grenland, Bd.* **81**(1), 1 - 168 (1942).
- 8) 岡田 要：採と飼，**12**(1), 354 - 363 (1949).
- 9) RUSSELL, F. S. : The medusa of the British Isles. vol. II. Pelagic scyphozoa with supplement to the first volume on hydromedusae . pp 1 - 283 , Cambridge Univ. press, London (1970).
- 10) SPANGENBERG, D. B. : *Jour. Exp. Zool.* **159**, 303 - 318 (1965).
- 11) UCHIDA, T. and Z. NAGAO : *Annot. Zool. Jap.* **36**(2), 83 - 91 (1963).
- 12) 安田 徹：本同好会会報，**25**, 13 - 24 (1978).
- 13) 安田 徹：ミズクラゲの生態と生活史 . pp. 1 - 227 , 産業技術出版, 東京 (1979).
- 14) 安田 徹：本同好会会報，**27**, 41 - 45 (1980).
- 15) 安田 徹：本研究報告，**28**, 9 - 14 (1981).