



氏名 田中 祐志  
ローマ字表記 Yuji Tanaka

連絡先：東京都港区港南 4-5-7

東京海洋大学 品川キャンパス 2号館 4階（平成26年3月末日までは8号館4階）

## 研究課題名

### 甲殻類浮遊幼生と刺胞動物との共生関係に関する研究

## 研究目的

イセエビ・ウチワエビ類の浮遊幼生は、「フィロゾーマ」と呼ばれ、その外部形態は著しく扁平で脆弱に見える。この扁平で脆弱そうな形態を有するにも拘わらず、フィロゾーマは、刺胞毒を持ち一般に甲殻類には捕食者として位置付けられるクラゲ類等に、その毒に冒されることなく共生できることが経験的には知られている。さらに代表者らは、とくにウチワエビ類の浮遊幼生が刺胞動物に対して「強い」生物であることを、近年の観察により認識してきた（図1, 図2）。この観察の過程で、クラゲ類等の刺胞動物の毒は、多くの節足動物にとっては致命的なものであるにもかかわらず、ウチワエビ類の幼生には、効かないのか、あるいは刺胞が届かないのか、または届いても入らないのか、といった疑問が浮かび上がってきた。刺胞動物は甲殻類浮遊幼生にとってもっぱら捕食者であっても良いように見えるけれども、幼生が刺胞毒に対する何らかの防御機構を備えた場合には、その関係が逆転し、共生あるいは寄生の対象となり得る。進化の過程でそのような機構をいつどのように備えたのか、そのような機構を持つことが生態学的にどのような意義があるのか、といった疑問も連鎖的に生起する。代表者らは、本研究の機会を得て、これらの疑問を解き明かすべく基礎的研究を進めた。本研究の目的は、このように生物学的に興味深い現象を科学的に追究することを通じて、水産業の対象として重要（美味で高価）だが種苗生産が困難であったイセエビ・ウチワエビ類の増養殖の実用化に貢献することにある。



図 1. クラゲに騎乗するオオバウチワエビフィロゾーマ幼生 (孵化直後).



図 2. クラゲに騎乗するオオバウチワエビフィロゾーマ幼生 (孵化後 5 回脱皮したもの).

## 研究概要

1. クラゲの刺胞毒に対するイセエビ・ウチワエビ類の防御機構の解明
  - (a) フィロゾーマ幼生は、どの種類のクラゲの刺胞毒に耐えられるか？
  - (b) クラゲ類に共生するために特化していると考えられるフィロゾーマの行動
  - (c) フィロゾーマ幼生の対刺胞防御機構の評価
  
2. イセエビ・ウチワエビ類の粗放的飼育手法の改良
  - (a) フィロゾーマの餌料としてのクラゲ類とアルテミアの比較
  - (b) フィロゾーマ幼生の粗放的飼育方法の開発と改良
  
3. 研究の副産物 (serendipitous finding)

## 研 究 状 況

### 1. クラゲの刺胞毒に対するイセエビ・ウチワエビ類の防御機構の解明

1 (a) オオバウチワエビのフィロゾーマ幼生がさまざまな種のクラゲに取り付いて摂餌し (図3) クラゲの刺胞毒に冒されず成長できることを確かめた (Wakabayashi *et al.*, 2012a). その結果, 幼生は実験に用いた 11 種のクラゲのいずれにも冒されなかった. 今後, さらに多くの種について実験を重ね, クラゲの刺胞毒に対するフィロゾーマの耐性を調べるとともに, フィロゾーマの成長にとってどのクラゲが餌として最も適しているのかも確かめていく.



図 3. いろいろなクラゲに騎乗するフィロゾーマ(Wakabayashi *et al.*, 2012a). a: *Aurelia aurita* ミズクラゲ, b: *Chrysaora pacifica* アカクラゲ, c: *Nemopilema nomurai* エチゼンクラゲ, d: *Sanderia malayensis* アマクサクラゲ, e: *Mastigias papua* タコクラゲ, f: *Nemopsis dofleini* ドフラインクラゲ, g: *Aequorea coerulescens* オワンクラゲ, h: *Spirocodon saltator* カミクラゲ, i: *Physalia physalis* カツオノエボシ, j: *Velella velella* カツオノカンムリ, k: *Carybdea rastoni* アンドンクラゲ. Scale bars: 10 mm.

1 (b) 形態と行動の徹底的な観察により、クラゲを摂餌するオオバウチワエビ幼生の第3顎脚が、(1)先端に剛毛を備え体全体に届く長さを有し体表の広い範囲を絶えず清掃していること、(2)餌の捕捉や取り込みには用いられず専ら清掃に用いられることを明らかにした(古川, 2013; 古川ほか, 2013, Kamio *et al.*, in preparation). さらに、クラゲに取り付いて生活することがフィロゾーマにとってどのような意義があるのかを、生態学的に考究しているところである (e.g. Wakabayashi and Tanaka, 2014).

### 1 (c) オオバウチワエビの対刺胞防御機構の評価

フィロゾーマ幼生は、進化の過程でクラゲの刺胞毒から身を守る対刺胞防御機構を獲得してきたと考えられる。その戦略として(1)行動による防御、(2)物理的な障壁による防御、(3)生理的な防御、の三つが考えられる。このうち(1)に関しては、Wakabayashi *et al.* (2012a)によりフィロゾーマはクラゲに取り付いたときにまずは危険な刺胞を持つ触手から食べ始め、安全な状況を整えてから本格的な捕食へと移ることが明らかになった。(2)については、小型甲殻類プランクトンのサイズで完全にクラゲの毒針の貫通と毒の体内への侵入を防ぐのは難しいと予想されるが、研究報告は無く、実験による検証が必要である。本研究では(3)の生理的な対刺胞毒防御に有無について検証を行った。

本種のフィロゾーマ幼生の対毒性を検証する比較対象としてヤマトヌマエビを用いた。エチゼンクラゲの触手から得た毒、および対照としてリン酸緩衝液を加えた生理的食塩水(PBS)をコントロールとして用いた。この毒とPBSをそれぞれ体重1g当たり3 $\mu$ Lの割合でフィロゾーマとヤマトヌマエビの尾部の筋肉へ注入し、その後死亡するか否かを20時間にわたり観察し、死亡までの時間を測定した。その結果、ヤマトヌマエビは100%、フィロゾーマは90%と高い確率で死亡し、PBSとの符号検定により有意差が確認された(図4)。

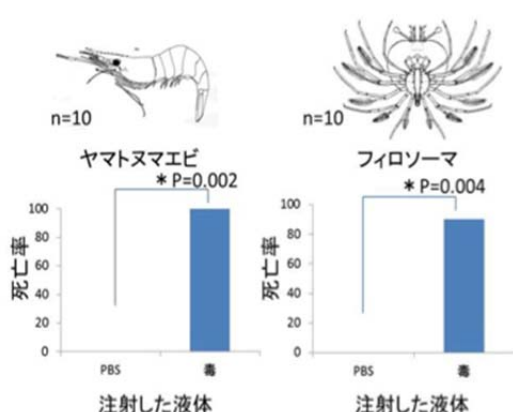


図4. 毒注入後20時間における死亡率。

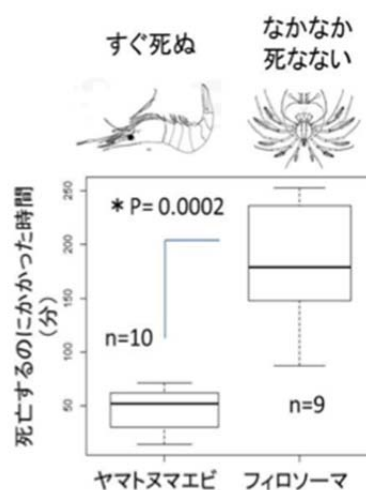


図5. 死亡に至るまでの時間の違い。

この結果、フィロゾーマも毒に対する感受性があることが明らかとなったが、さらに、毒にどれだけ耐えられるのか、すなわち死ぬまでにどれだけ時間がかかるのかを比較したところ、ヤマトヌマエビは 1 時間以内で半数が死んでしまうのに対し、フィロゾーマは 3 時間程度生き延びることが明らかとなった (図 5;  $p < 0.001$ , マンホイットニーの  $U$  検定). 以上の結果から、フィロゾーマ幼生はほかの甲殻類に比べてクラゲの毒に対する耐性が高いと予想される. この耐性の高さは、行動による防御との組み合わせられて、クラゲの刺胞から受けるダメージを軽減するのに役立っていると考えられる.

## 2. イセエビ・ウチワエビ類の粗放的飼育手法の改良

2 (a) イセエビ類の浮游幼生がクラゲ類を摂食するという知見に立脚してクラゲ類とアルテミアの体成分を調べ、クラゲ類が、タンパク質だけでなく EPA, DHA といった高度不飽和脂肪酸を多く含有しており、餌料としてアルテミアよりも有用であることを明らかにした (佐藤ほか, 2012; 佐藤, 2013, Wakabayashi *et al.*, 2014).

2 (b) ミズクラゲだけを餌とした粗放的飼育により、オオバウチワエビを孵化後 6 週間以内に着底幼生にまで成長させ得ることを明らかにした (図 6; Wakabayashi *et al.*, 2012b, 若林・田中, 2013). さらに、脱皮を重ねつつ成長するフィロゾーマ幼生がどの成長段階でどれほどの量のクラゲを摂食消費するのかを定量的に明らかにした (Wakabayashi *et al.*, 2013a).

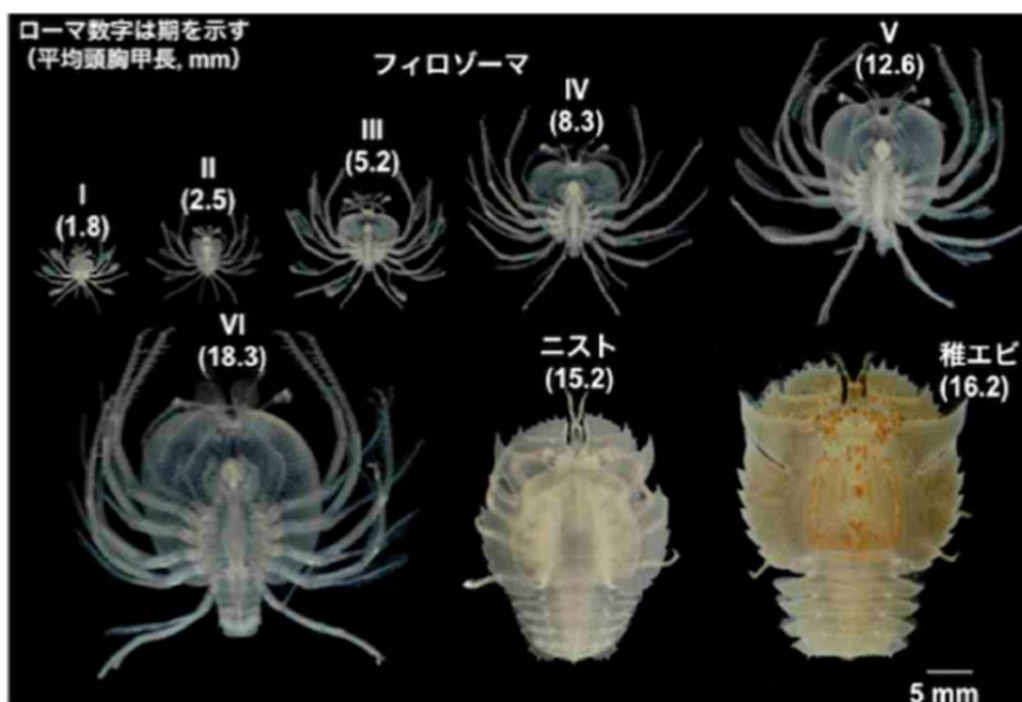


図 6. オオバウチワエビ幼生の発達. ローマ数字は脱皮齢 (I は, 孵化後, 初めての脱皮まで). 括弧内の数値は頭胸甲長 (mm).

### 3. 研究の副産物（予期せぬ発見）

本研究の過程で、オオバウチワエビの卵塊に、卵に擬態して寄生するカイアシ類を発見した。分類学および形態学的に詳細に調べた結果、このカイアシ類が、*Choniomyzon* 属の未記載種であることが判明し、これを *Choniomyzon inflatus* と命名した (Wakabayashi *et al.*, 2013b). さらに、オオバウチワエビ卵塊に寄生する本種の成体雌の卵囊からノープリウス幼生として孵出し、コペポダイト幼生期を経て再び卵塊に寄生するまでの生活史の詳細を、徐々に明らかにしつつある(大竹, 2014 ; Otake *et al.*, 2014). この研究を発展させることによって、甲殻類幼生と刺胞動物との共生あるいは寄生の実態解明が進み、この現象の生態学的意義 (cf. Leung, T. and S. Perkins, 2014: “*Choniomyzon inflatus*.” Parasite of the Day: <http://dailyparasite.blogspot.jp/2014/01/choniomyzon-inflatus.html>) について、海洋生物の進化の本質に迫る成果を挙げ得ると期待される。

## 今後の展開

クラゲ類の刺胞毒は、節足動物に対して一般には有効であるが、イセエビ・ウチワエビ類、とくにウチワエビ類は、この毒に対する防御機構を持つことが確かめられた。今後さらに、様々な種類のクラゲ類について、イセエビ・ウチワエビ類の餌生物としての有効性を精査し、増養殖への適用可能性を探索し、増養殖に応用するための研究を進める。それと並行して、自然の海においてウチワエビ類の幼生が刺胞生物と共生（あるいは寄生）することがどのような意義を持つのか、すなわち、クラゲ類の「ウチワエビ類幼生の餌としての価値」および「ウチワエビ類幼生の移動に要するエネルギーを節約する乗り物としての価値」について、詳しく検討していく。

## 研究業績

古川 大 (2013) オオバウチワエビ幼生第3顎脚の機能に関する研究. 東京海洋大学海洋科学技術研究科平成24年度修士学位論文.

古川 大・若林香織・秋葉龍郎・永井宏史・田中祐志・神尾道也 (2013) オオバウチワエビ幼生の第3顎脚を用いた清掃行動. 平成25年度日本水産学会春季大会 (2013年3月), 東京.

大竹周作 (2014) オオバウチワエビ卵に擬態する寄生性カイアシ類 *Choniomyzon inflatus* の分類学および生態学的研究. 東京海洋大学海洋科学技術研究科平成25年度修士学位論文.

Otake, S., K. Wakabayashi, Y. Tanaka and K. Nagasawa (2013) Life history of a parasitic copepod

- Choniomyzon inflatus* mimicking an external egg of the smooth fan lobster *Ibacus novemdentatus*. Aquaculture Conference: To the Next 40 Years of Sustainable Global Aquaculture, November 3-7, 2013, Las Palmas, Gran Canaria, Spain.
- 佐藤 博 (2013) ミズクラゲ, アカクラゲ, カミクラゲおよびアルテミアの体成分比較. 東京海洋大学海洋科学技術研究科平成 24 年度修士学位論文.
- 佐藤 博・吉江由美子・小櫛満里子・田中祐志 (2012) ミズクラゲ, アカクラゲおよびアルテミアの体成分比較. 平成 24 年度日本水産学会春季大会 (2012 年 3 月), 東京.
- Wakabayashi, K., K. Matsumura and Y. Tanaka (2013) Consumption rates of jellyfish by phyllosoma larvae of the smooth fan lobster *Ibacus novemdentatus*. Aquaculture Conference: To the Next 40 Years of Sustainable Global Aquaculture, November 3-7, 2013, Las Palmas, Gran Canaria, Spain.
- Wakabayashi, K., S. Nagai and Y. Tanaka (2014a) Use of jellyfish as the sole food for rearing phyllosomas of the scyllarid lobster *Ibacus ciliatus*. 10th International Conference and Workshop on Lobster Biology and Management - Lobsters in a Changing Climate. May 18–23, 2014, Cancún, México.
- Wakabayashi, K., S. Otake, Y. Tanaka and K. Nagasawa (2013) *Choniomyzon inflatus* n. sp.(Crustacea: Copepoda: Nicothoidae) associated with *Ibacus novemdentatus* (Crustacea: Decapoda: Scyllaridae) from Japanese waters. *Systematic Parasitology*, **84**, 157-165.
- Wakabayashi, K., H. Sato, Y. Yoshie, M. Ogushi and Y. Tanaka (2014b) Differences in the biochemical compositions of two dietary jellyfish species and their effects on the growth and survival of *Ibacus novemdentatus* phyllosomas. *Aquaculture Nutrition* (submitted and has been judged as “acceptable after revision”).
- Wakabayashi, K., R. Sato, A. Hirai, H. Ishii, T. Akiba and Y. Tanaka (2012a) Predation by the phyllosoma larva of *Ibacus novemdentatus* on various kinds of venomous jellyfish. *Biological Bulletin*, **222**, 1-5.
- Wakabayashi, K., R. Sato, H. Ishii, T. Akiba, Y. Nogata and Y. Tanaka (2012b) Culture of phyllosomas of *Ibacus novemdentatus* (Decapoda: Scyllaridae) in a closed recirculating system using jellyfish as food. *Aquaculture*, **330-333**, 162–166.
- 若林香織・田中祐志 (2013) ジェリーフィッシュライダー: クラゲに乗って浮遊するイセエビ類のフィロゾーマ幼生. タクサ: 日本動物分類学会誌, **33**, 5-12.
- Wakabayashi, K. and Y. Tanaka (2014) The association behavior of phyllosomas with jellyfish. 10th International Conference and Workshop on Lobster Biology and Management - Lobsters in a Changing Climate. May 18–23, 2014, Cancún, México.