Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku

Odjel za biologiju

Preddiplomski studij biologije

Marina Ugrin

Kubomeduze (Cnidaria, Cubozoa)

Završni rad

Osijek, 2018.

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA **Završni rad**

Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku
Odjel za biologiju
Preddiplomski sveučilišni studij Biologija
Znanstveno područje: Prirodne znanosti
Znanstveno polje: Biologija

Kubomeduze (žarnjaci)

Marina Ugrin

Rad je izrađen na: Zavod za ekologiju voda

Mentor: Dr.sc. Dubravka Čerba, docent

Kratak sažetak završnog rada:

Iako je Cubozoa najmanji razred žarnjaka, koji sadrži oko 50 opisanih vrsta kubomeduza, dobro je poznat po nekoliko značajnih karakteristika. Od posjedovanja složenih očiju i povezanih vizualnih sposobnosti, izvanrednog rituala udvaranja i spolnog ponašanja, do iznimne toksičnosti. Postoji mnogo razloga zašto kubomeduze privlače pozornost znanstvenih zajednica i javnosti. Razred Cubozoa uključuje nekoliko vrsta kubomeduza koje su štetne za ljude. Otrov ovih meduza pohranjuje se i ispušta od strane nematocista koje sadrže raznovrsne bioaktivne proteine.

Jezik izvornika: hrvatski

Ključne riječi: Složene oči, toksičnost, otrov, nematocista

Rad je pohranjen: na mrežnim stranicama Odjela za biologiju te u Nacionalnom repozitoriju završnih i diplomskih radova Nacionalne i sveučilišne knjižnice u Zagrebu.

BASIC DOCUMENTATION CARD **Bachelor thesis**

Josip Juraj Strossmayer University of Osijek

Department of Biology
Undergraduate university study programme in Biology
Scientific Area: Natural sciences
Scientific Field: Biology

Cubozoa (Cnidaria)

Marina Ugrin

Thesis performed at: Department of water ecology

Supervisor: Dubravka Čerba, PhD, docent

Short abstract:

Although Cubozoa is the smallest class of Cnidaria, comprising some 50 described box jellyfish species, it is well known for several remarkable attributes. From the possession of complex eyes and associated visual capabilities, extraordinary courtship and mating behaviour, to extreme toxicity. There are many reasons why cubozoans catch the attention of the scientists and the public. Class Cubozoa includes several species of box jellyfish that are harmful to humans. The venom of box jellyfish are stored and discharged by nematocysts and contain a variety of bioactive proteins.

Original in: Croatian
Key words: Complex eyes, toxicity, venom, nematocysts

Thesis deposited: on the Department of Biology website and the Croatian Digital Theses Repository of the National and University Library in Zagreb.

SADRŽAJ:

1. UVOD 1
   1.1. Povijest istraživanja 2
2. KUBOMEDUZE (CUBOZOA) 3
   2.1. Biološka sistematika i morfologija 3
   2.2. Evolucija 5
   2.3. Životni ciklus, reprodukcija i prilagodbe 6
      2.3.1. Spolno ponašanje 9
      2.3.2. Starost i rast 12
   2.4. Kretanje i ponašanje 13
      2.4.1. Razvijenost očiju i vida 14
      2.4.2. Orijentacija 16
      2.4.3. Fototaksija 17
      2.4.4. Biogeografija 18
   2.5. Prehrana i predatorski učinci 20
   2.6. Toksični proteini 22
      2.6.1. Nematociste 23
      2.6.2. Utjecaj toksina na čovjeka 25
      2.6.3. Biokemijska analiza biološki aktivnih toksina 27
   2.7. Utjecaj klimatskih promjena na život kubomeduza 31
3. ZAKLJUČAK 33
4. LITERATURA 34

1. UVOD

Kubomeduze su slabo poznate u usporedbi sa drugim žarnjacima, poput razreda režnjaka (Scyphozoa). To je djelomično posljedica ograničenog znanja o taksonomiji, rijetkosti nekih vrsta kao i ekstremne vremenske i prostorne varijacije u njihovoj brojnosti. Iako se kubomeduze jako razlikuju po veličini, svi su izvrsni plivači i imaju snažno orijentacijsko ponašanje. To, u kombinaciji s odmaranjem na dnu za dulje vrijeme dana, sugerira da njihova rasprostranjenost može biti ograničena (Kingsford i Mooney 2014). Najotrovnije vrste poput "Irukanji" kubomeduza se nalaze u Australiji, gdje mogu uzrokovati značajne socio-ekonomske gubitke. Statoliti pružaju jedinstvene mogućnosti za dobivanje točne procjene rasta i testiranje ekoloških hipoteza. Nekoliko je vrsta proučavano, a do nedavno je samo životni ciklus vrste *Tripedalia cystophora* potpuno opisan (Kingsford i Mooney 2014). Kod istraživanja ključno je praćenje samog rasta kubomeduza. Nadalje, znanje o njihovoj ekologiji važno je za razumijevanje dinamike populacije i predviđanje rizika za plivače i plijen. Rizik postoji jer njihov blagi inicijalni ubod često rezultira oslabljujućom bolesti, što uključuje veliku bol, znojenje, mučninu, povraćanje i hipertenziju. U nekim slučajevima također može doći do akutnog zatajenja srca i stvaranje plućnog edema. Nova tehnologija nudi zanimljive načine za proučavanje ovih organizama što će u kombinaciji s eksperimentiranjem, pružiti bolje razumijevanje fizičkih i bioloških faktora koji utječu na distribuciju i brojnost kubomeduza unutar i između populacija, sada i pod utjecajem klimatskih promjena (Kingsford i Mooney 2014).

1.1. Povijest istraživanja

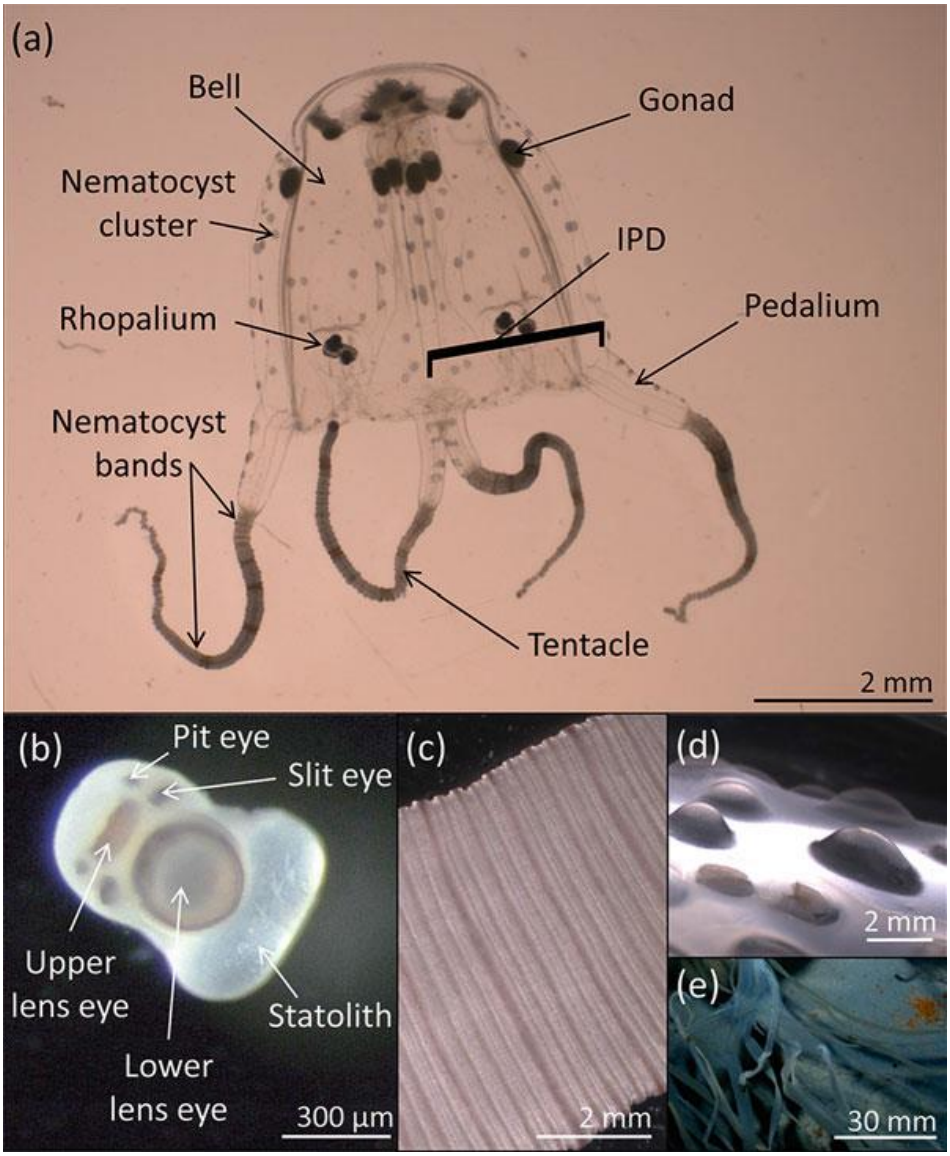
Istraživanja na kubomeduzama su sve češća jer nekoliko vrsta ove skupine predstavlja ozbiljnu prijetnju ljudskom zdravlju. Brojni smrtni slučajevi u tropskim i suptropskim obalnim područjima pripisuju se upravo kubomeduzama ili kako ih još nazivaju "morskim osama" (Bentlage i sur. 2009). Postoji velik interes za kubomeduze zbog svojih jedinstvenih karakteristika kao što su složene oči (Coates i Theobald 2003), snažan otrov (Chung i sur. 2001), te izraženo plivajuće i orijentacijsko ponašanje (Gordon i Seymour 2009; Garm i sur. 2012) koje im omogućuju statoliti. Međutim, osnovna biologija i temeljni demografski parametri potrebni za proučavanje populacija slabo su opisani za većinu poznatih 40-50 zabilježenih vrsta kubomeduza. Od 2002. godine objavljeno je 5-12 radova godišnje o kubomeduzama. Glavna zapreka napretku na dobivanju ekoloških podataka bila je rijetkost mnogih vrsta i kratkotrajna dostupnost zbog velikih varijacija u brojnosti meduza i vremenski i prostorno (Kingsford i sur. 2012). Na Velikom koraljnom grebenu (Great Barrier Reef), kubomeduze su smatrane jednim od najvećih prijetnji turizmu. Detaljni opisi o životnoj povijesti nisu dostupni za većinu vrsta. U usporedbi sa režnjacima (Arai 1997; Kingsford i sur. 2000), kod kubomeduza su manje dostupne kritične informacije o vremenskoj i prostornoj varijaciji u brojnosti, stopi reprodukcije, dobi, rastu, jačanju, smrtnosti i utjecaju na dinamiku populacije. Kritično za razumijevanje vremenske i prostorne varijacije u brojnosti je određivanje strukture populacija. Reprodukcija, dob i rast su ključne komponente ekologije i morfologije populacije te životnog ciklusa. Abiotički čimbenici djeluju na mnoštvo morskih populacija i kubomeduza, posebno onih koji su u blizini obale te će oni vjerojatno biti pogođeni riječnim otjecanjem (Grimes i Kingsford 1996), temperaturom i promjenjivim strujama. Ovo je dobro poznato za režnjake, a nedavni podaci sugeriraju da je to također vjerojatno i za kubomeduze. Raspravljaju se potencijalni utjecaji na plijen te izražava zabrinutosti oko vjerojatnih odgovora populacija kubomeduza na zagrijavanje planeta.

2. KUBOMEDUZE (CUBOZA)

2.1. Biološka sistematika i morfologija

Kubomeduze su razred unutar koljena Cnidaria (žarnjaci). Koljeno Cnidaria broji oko 10000 vrsta od kojih najveći broj živi u moru, a samo nekoliko vrsta u slatkim vodama. Žarnjaci su radijalno simetrični beskralježnjaci, a nalazimo ih u obliku polipa ili meduze na raznim staništima (Rifkin, 1993; Habdija i sur. 2011). Koljeno je podijeljeno na četiri razreda, od kojih koralje (Anthozoa) nalazimo samo u obliku polipa, dok režnjake (Scyphozoa), kubomeduze (Cubozoa) i obrubnjake (Hydrozoa) nalazimo u obliku polipa i meduza (Habdija i sur. 2011). Karakteristika koja žarnjake razlikuje od ostalih životinja je postojanje žarnih stanica odnosno knidocita između njihovih epitelno-mišićnih stanica, a upravo zbog činjenice da knidocite nalazimo isključivo kod žarnjaka cijelo koljeno dobilo je po njima ime Cnidaria (Habdija i sur. 2011). Žarne stanice imaju više uloga, a najvažnije su hvatanje plijena, obrana, pokretanje te prijanjanje za površinu supstrata ili druge životinje (Brusca i Brusca, 2003). Knidocite su rasprostranjene po čitavoj epidermi, a u najvećem broju nalaze se na lovkama, oko usta, gdje se često pojavljuju u nakupinama u bradavičastim strukturama koje nazivamo „baterije žarnica“, te na određenim dijelovima gastrodeme (Brusca i Brusca, 2003; Habdijani sur. 2011). Unutar knidocita nalazi se knida ili žarnica, membranozna čahura ispunjena tekućinom u kojoj se nalazi žarna nit koja nastaje invaginacijom stijenke čahure te predstavlja jednu od najkompleksnijih unutarstaničnih struktura (Brusca i Brusca, 2003; Habdija i sur. 2011). Knide nastaju unutar knidoblasta u epidermi ili gastrodermi žarnjaka, a kada se knida u potpunosti formira knidoblast se naziva knidocit (Brusca i Brusca, 2003). Tijekom formiranja žarnice knidoblast proizvodi veliku unutrašnju vakuolu u kojoj se odvija intracelularna reorganizacija, pri čemu sama knida nastaje sekrecijom iz Golgijevog aparata knidoblasta (Östman, 2000; Brusca i Brusca, 2003). Nekoliko obilježja izdvajaju kubomeduze od svih svih ostalih meduza (Slika 1.) (Kingsford i Mooney 2014). Imaju izrazito kuboidno zvono, po čemu su i dobile naziv. Sve kubomeduze posjeduju četiri ropalija (jedan na svakoj strana zvona; od kojih svaki ima do šest očiju) povezan preko živčanog prstena i pedalija iz svakog kuta zvona iz kojeg vise kontraktilni tentakuli. Svi su grupirani u dva reda: red Carybdeida koji se sastoji od porodica 1. Alatinidae s rodovima *Alatina* i *Manokia*; 2. Carybdeidae s rodovima *Carybdea* i *Tripedalia*; i 3. Tamoyidae s rodovima *Carukia*, *Gerongia*, *Malo* i *Tamoya*. Vrste iz reda Carybdeida obično imaju samo jedan tentakul po pedaliju. Nadalje, imaju nematociste prisutne i na njihovim tentakulima i na njihovom zvonu. Nasuprot

tome, vrste iz reda Chirodropida imaju više tentakula po pedaliju (neke vrste imaju do 15 tentakula po pedaliju); svaki se tentakul može protegnuti do 3 m (npr. *Chironex fleckeri*; Kinsey 1986), i nematociste se obično nalaze samo na njihovim tentakulima. Zbog želatinozne prirode i rijetkosti kubomeduza, taksonomija ovog razreda se redovito ažurira (Gershwin 2005a; Bentlage i sur. 2010). Prema Svjetskom Registru Morskih Vrsta (WoRMS, Appeltans i sur. 2012), trenutno postoji 41 prihvaćena vrsta Cubozoa, 31 iz reda Carybdeida i 10 iz reda Chirodropida.



Slika 1. Morfologija kubomeduza; (a) bruto morfologija vrste iz reda Carybdeida *Copula sivickisi* meduza, (b) *Chironex fleckeri* ropalij (konzerviran u etanolu), (c) nematocistično obavijanje na tentakulu vrste *Morbakka sp*., (d) nematocistične bradavice na eksumbreli zvona vrste *Morbakka sp*., i (e) više tentakakula po pedaliju kod vrste iz reda Chirodropida *Chironex fleckeri* (izvor: Kingsford i Mooney 2014).

Najveća raznolikost vrsta nalazi se u području visoke bioraznolikosti Indo-Zapadnog Pacifika (12 prihvaćenih vrsta) te Koraljno more (10 prihvaćenih vrsta). Nekoliko vrsta su dokumentirane iz Filipinskog mora (6), Kariba (6), Meksičkog zaljeva (4) te istočne (4) i zapadne (4) granice Atlantskog oceana. Kubomeduze nisu samo ograničene na kontinentalne obale; one su također pronađene u vodama otoka, od kojih su neki izolirani za gotovo 4.000 km od oceanskih voda, uključujući: Havaji (4 vrste), Samoa (1), Društveni otoci (1), Novi Zeland (1) i Sveta Helena (1). Čini se da je raspodjela većine vrsta djelomično lokalizirana – specifična raspodjela vrsta. Na primjer, vrsta *Carybdea arborifera* se može naći samo na Havajima i vrsta *Chirodropusu palmatus* se nalazi samo u Svetoj Heleni. Nekoliko vrsta je, međutim,široko rasprostranjeno. I *Carybdea rastonii* i *Copula sivickisi* nalaze se širom Tihog oceana, što ukazuje na dugu geološku povijest, kao i na dobre sposobnosti rasprostiranja (Bentlage i sur. 2010).

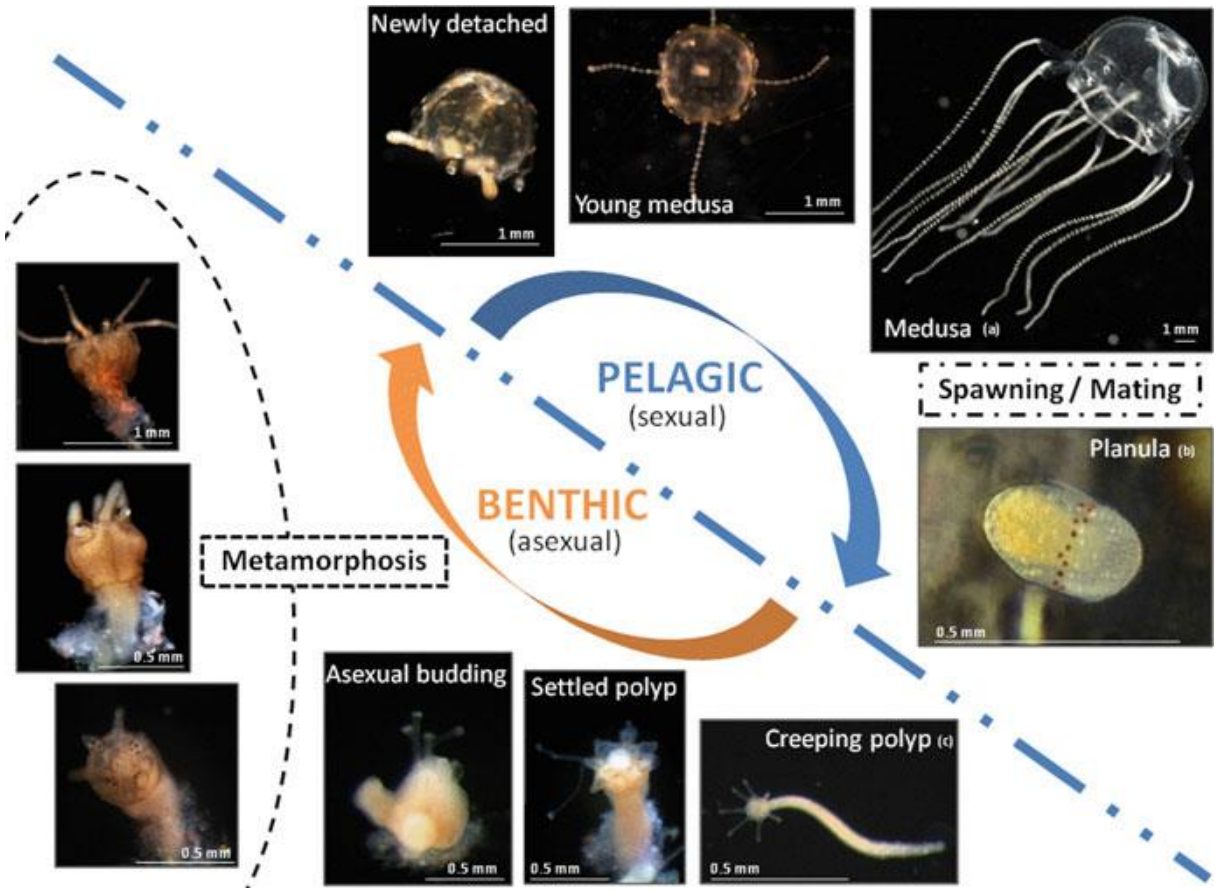
2.2. Evolucija

Fosilni ostaci kubomeduza (Anthracomedusa) poznati su još iz američkog geološkog razdoblja karbona. Najstariji nesporni fosil kubomeduza je *Anthracomedusa turnbulli* iz srednje Pennsylvanije (prije oko 300 milijuna godina), u blizini Essexa, Illinois (Johnson i Richardson, 1968). Ovi očuvani fosilni primjerci sadrže sve strukture Cubozoa: kuboidno tijelo, mnogi tentakuli koji proizlaze iz pedalija na svakom od četiri donja kuta zvona. Značajno obilježje *Anthracomedusa* je da je to potpuno formirani Chirodropida, to jest, da je danas pronađena živa, vjerojatno je ne bi bilo iznenađujuće vidjeti jer nema ništa posebno "primitivno" u vezi te skupine. Nažalost, fosili kubomeduza su rijetki, što dovodi do neizvjesnosti u datiranju diferencijacije pojedinih skupina (Cartwright i Collins 2007). Međutim, fosili koji eventualno predstavljaju kubomeduze otkriveni su iz gornje jure (*Quadrumedusina quadrata* Haeckel, 1869), gornjeg karbona (*Anthracomedusa turnbulli* Johnson i Richardson 1968) i srednjeg kambrija (Cartwright i sur. 2007). S obzirom na njihovo neretičko stanište, kubomeduze su se vjerojatno rasporstranile kao rezultat kretanja ploča u skladu s morskim fluktuacijama, a razlog za takve okolnosti se smatra cijepanje superkontinenta Pangea. Najstarije vrste reda Carybdeida su *Bipedalia cerinensis* i *Paracarybdea lititthrica* u blizini Aina, istočne Francuske (Gaillard i sur. 2006). Kubomeduze su često bile predstavljene kao sestrinska skupina bilo Hydrozoa (Werner 1973b; Bouillon 1981; Nielsen 2001) ili Scyphozoa (Salvini – Plawen 1978). Međutim, autori nekih ranijih analiza zaključili su da stauromeduze i kubomeduze imaju relativno bliske odnose (Haeckel, 1879). Stauromeduze su jedini živući pripadnici razreda

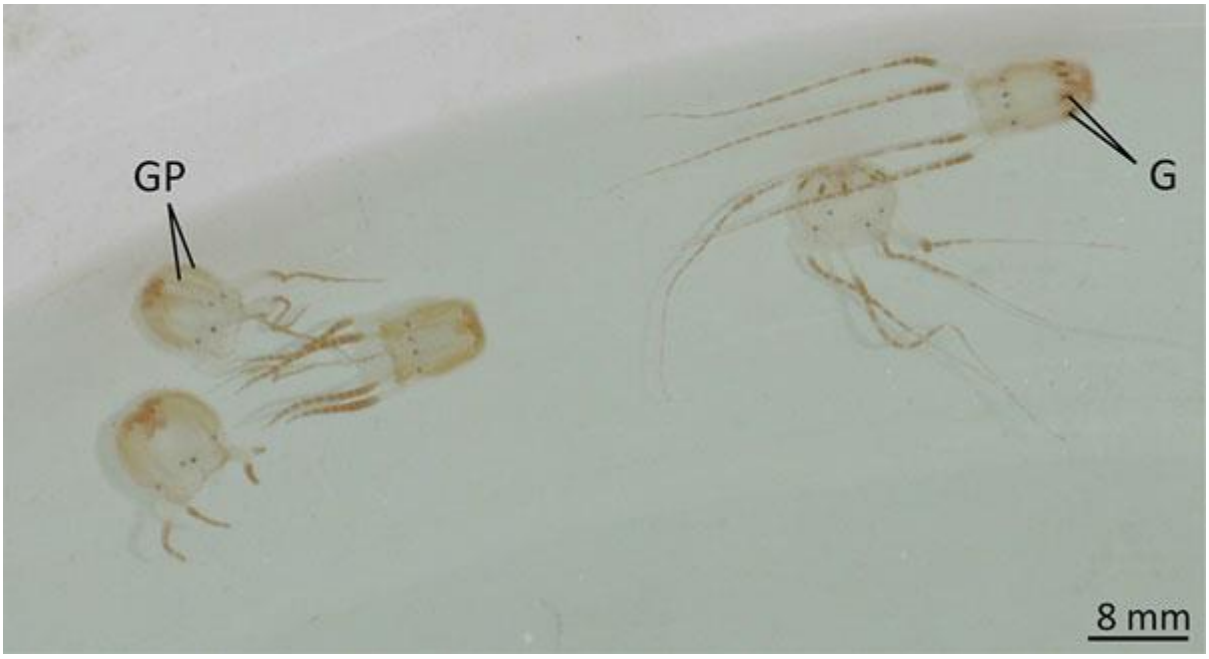
Staurozoa i pripadaju potkoljenu Medusozoa unutar koljena Cnidaria. Morfološki rezultati su vrlo dosljedni s onima na temelju molekularnih podataka. I kod kubomeduza i stauromeduza metamorfoza i razvoj osobina odraslih organizama su uglavnom ograničeni na oralni kraj polipa. Primarna je razlika u tome što će stauromeduze ostati sesilne i zadržati aboralan dio polipa, dok se kubomeduze oslobađaju od supstrata, često s aboralnim dijelom polipa još uvijek pričvršćenim na vrh zvona prije nego što se u potpunosti reapsorbira. Medusoidna faza predaka Staurozoa, Cubozoa i Scyphozoa posjedovali su strukture (ropalije) koje su bile ontogenetski transformirane u osjetilne organe. Ove su strukture očito sekundarno pojednostavljene u stauromeduza, možda zbog njihovog sesilnog načina života. U liniji koja vodi ka kubomeduzama, osjetilni organi su postali mnogo složeniji, uključujući oči sa složenim lećama, vjerojatno povezane s evolucijom detaljnih ponašanja po kojima su neke od ovih vrsta poznate (Marques i Collins, 2004).

2.3. Životni ciklus, reprodukcija i prilagodbe

Kubomeduzen imaju polimorfni način života koji je tipičan za mnoge pelagičke žarnjake. Međutim, postoje razlike, osobito u razvoju medze od polipa. Polipi kubomeduza ne prolaze proces strobilacije, već se metamorfoziraju kompletno u pojedinačnu meduzu (Slika 2.) (Kingsford i Mooney 2014). Odrasle meduze su gonorhisti, i u nekim slučajevima spolni dimorfizam je očigledno zasnovan na obliku gonada (npr. *Carybdea sivickisi*; Lewis i Long 2005, *Tripedalia cystophora*, Conant; Werner 1973) (Slika 3.) (Kingsford i Mooney 2014). Kompletan životni ciklus objašnjen je tek za jednu vrstu.



Slika 2. Tipizirani životni ciklus kubomeduza koji prikazuje spolne pelagičke i aseksualne bentoske faze, primjer - *Tripedalia cystophora* (a) *T. cystophora* meduza, (b) *Copula sivickisi* planula i (c) *Carybdea sp.* puzajući polip (izvor: Kingsford i Mooney 2014).



Slika 3. Spolni dimorfizam zrele vrste *Copula sivickisi* - lijevo su tri spolno zrele ženke; desno su dva spolno zrela mužjaka. GP - želučani džepovi, G – gonade (izvor: Kingsford i Mooney 2014).

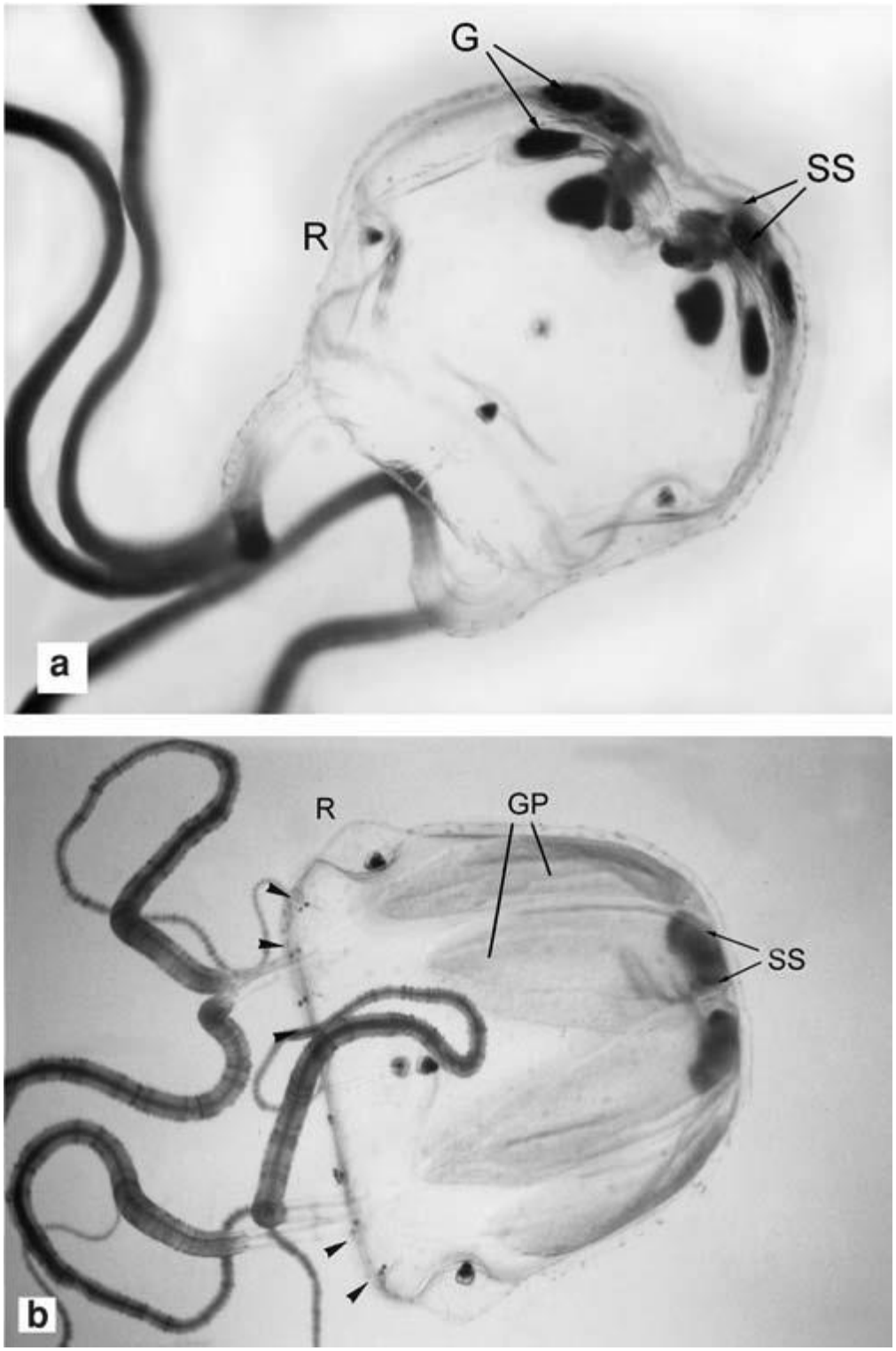
Kao i za ostale žarnjake, planula mora rezultirati od oplođenih embrija. Planula mnogih režnjaka stoji prije otpuštanja, kao što je pronađeno u režnjaka poput roda *Aurelia* (Arai 1997); to je također pronađeno kod kubomeduza poput vrste *T. cystophora* (Conant 1898, Werner 1973; Stewart 1996), *Carybdea rastonii* (Okada 1927) i *C. sivickisi*. Niti embrija su zabilježene kod *C. sivickisi* (Hartwick, 1991a; Lewis i Long 2005), a jaja se kod njih vjerojatno razvijaju u planule prije nego se niti embrija oslobode. Jednom kad se planula naselila, ona se transformira u primarni puzeći polip sa dva do tri tentakula koji ostaje pokretan sve dok se ne pronađe pogodan supstrat na kojem će se smjestiti i rasti u višetentakulski polip. Aseksualno pupanje važan je proces proširenja populacije. Pupajući polipi puzajućih polipa, mobilna je faza za stvaranje novih jedinki (npr. *Carybdea morandinii*, Straehler-Pohl i Jarms 2011) što je vjerojatno važano za odabir mikrohabitata na koje se polipi u kasnoj fazi mogu pričvrstiti. (Arai 1997). Proces pupanja detaljno je opažen kod vrste *Carybdea sp.* Ako uvjeti postanu nepovoljni, polipi se mogu sklopitii u kugle i postati oklopljeni u sloju sluzi koji očvrsne te stvara cistu. Cista je u slučaju vrsta *C. morandinii* (Straehler-Pohl i Jarms 2011) i *Carybdea sp.* (Straehler-Pohl 2001, 2009), sposobna raspršiti se prije ponovnog povezivanja i na taj način formirati polip u roku od tjedan dana. Slijed metamorfoze *C. morandinii* od polipa do slobodne meduze je toliko opsežan da novooslobođena meduza uzima bazni disk polipa s njom. Proces metamorfoze traje 3-7 dana i vjeruje se da ovisi o kombinaciji temperature i svjetlosti (različita temperatura vode i uvođenje kalij jodida je imalo mali učinak); potpuna metamorfoza pojavljuje se i kod *T. cystophora* i *Carybdea marsupialis* (Stangl i sur. 2002; Straehler-Pohl i Jarms, 2005). Kao što je već navedeno, uobičajeni životni ciklus vrsta reda Carybdeida obuhvaća bentosku polipnu fazu s aseksualnom reprodukcijom, te plivajuću meduza fazu sa spolnom reprodukcijom. U nekih je vrsta opažena unutarnja oplodnja za prijenos sperme od mužjaka do ženke (Lewis i sur. 2005). Zametci se razvijaju tijekom uzastopnih dana od oplodnje do stadija ličinke planule. Ličinka ostaje na morskom dnu oko dva dana nakon oplodnje i zatim se transformira u primarni polip. Polipi vrste *C. marsupialis* razvijaju tentakule tijekom 24 sata, sa žarnom stanicom (knidocistom). Kada polip ima 12 tentakula sposoban je za reprodukciju kroz proizvodnju sekundarnih polipa koji proizlaze iz regije struka. Ti polipi su oslobođeni od glavnih polipa i imaju sposobnost kretanja po morskom dnu. Pri povećanju temperature polipi se počinju metamorfozirati. Reprodukcija je proučavana kod vrste *C. sivickisi* koja je uhvaćena u divljini (Lewis i Long, Lewis i sur. 2008). Parovima meduza omogućeno je razmnožavanje u laboratoriju, a to se dogodilo ubrzo nakon što su mužjaci i ženke stavljeni u iste spremnike. Što se tiče *T. cystophora* (Werner, 1973; Stewart, 1996), ženke parenjem prihvaćaju spermatofore većeg broja mužjaka, ali produciraju samo jednu nit embrija. Ekološki, kombinacijom

bentoskih i pelagičnih oblika života raste složenost razumijevanja procesa koji utječu na veličinu populacije (Kingsford i sur. 2000). Ključna pitanja uključuju razumijevanje signala (neposrednih čimbenika) za metamorfozu meduza iz polipa i bioloških procesa koji utječu na preživljavanje (konačni čimbenici, Giese i Pearse 1974). Distribucija bentoskih oblika također je ključna i može imati veliku ulogu u određivanju distribucije i veličine brojnih populacijskih jedinica. Međutim, polipi su pronađeni samo dvaput u divljini - *Chironex* u Australiji i *C. marsupialis* u Puerto Ricu (Cutress i Studebaker, 1973).

2.3.1. Spolno ponašanje

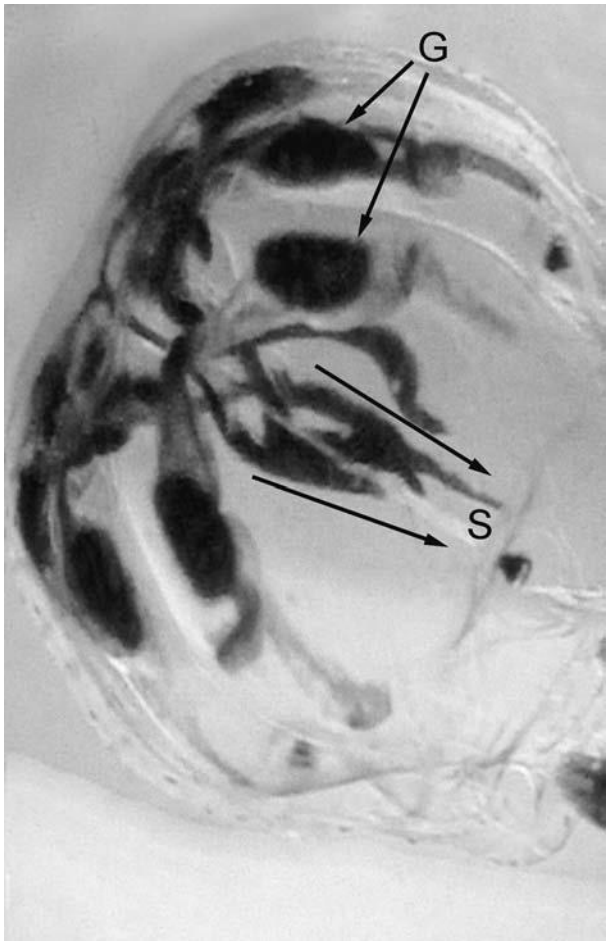
Kod vrste *Copula sivickisi*, parenje zrelih mužjaka i ženke započinje zapletenjem njihovih tentakula. Dok plivaju u paru, mužjak približava svoj oralni otvor ženkinom i producira spermatofor koji je tada ubrizgan u ženku. Naknadni period oplodnje traje otprilike 2-3 dana nakon čega se embrij oslobađa se u vodeni stupac (Lewis i Long 2005; Lewis i sur. 2008). Spolni dimorfizam kubomeduza i ponašanje udvaranja dokumentirao je Werner (1973) za vrstu *T. cystophora*, ali on nije promatrao oplodnju ili otpuštanja embrija. Međutim, za razliku od proizvodnje embrija, vjeruje se da *T. cystophora* oslobađa slobodno plivajuće planule (Conant 1898). Čini se da su vrste porodica Carybdeidae i Alatinidae ovoviviparne i da su jaja oplođena u unutrašnjosti tijela nakon što je ženka meduze prihvatila spermu otpuštenu u vodeni stupac za vrijeme mrijesne agregacije (Studebaker 1972; Arneson 1976). Nadalje, embriji su otpušteni u razdoblju od nekoliko minuta do nekoliko sati nakon oplodnje (Studebaker 1972; Arneson 1976). Za predstavnike Chirodropida, Yamaguchi i Hartwick (1980) su izvijestili o vanjskoj oplodnji meduza i *C. fleckeri* i *Chiropsella bronzie*. Mnoge ženke vrste *C. sivickisi* posjeduju " velarijske mrlje ", pigmentirana rubna područja koja se odvajaju od zrakastih velarnih kanala (četiri po kvadrantu). Ove mrlje, jedva vidljive bez pomoći mikroskopa su tamno-narančaste boje, a vjeruje se da su važne u spolnom prepoznavanju (Hartwick 1991a). Kada mlada meduza postigne otprilike 4 mm u promjeru zvona, jedinke počinju pokazivati spolni dimorfizam i regija koja graniči s interradijalnim kanalima pokazuje dokaz razvoja gonada. Na približnom promjeru zvona od 4 mm, mužjaci vrste *C. sivickisi* razvijaju dvije hemisferne pjege blijedo-narančastog pigmenta kod svakog interradija (osam ukupno). Mužjaci meduza postižu spolnu zrelost kada jednom dosegnu promjer zvona od 5 mm i kad se narančaste pjege na interradijama razviju u par spljoštenih polukružnih gonada - hemigonade - koje su stegnute na perradiju. Parovi gonada sadrže trokutastu, spermom ispunjenom strukturu, koja je crvene ili tamno-narančaste boje (Slika 4. a). Kod ženki meduza, parovi gonada (želučani džepovi) razvili su se

na svakom interradiju kao uska, blijeda listasta tkiva (Slika 4. b) (Lewis, C. i Tristan A. F. Long, 2005).

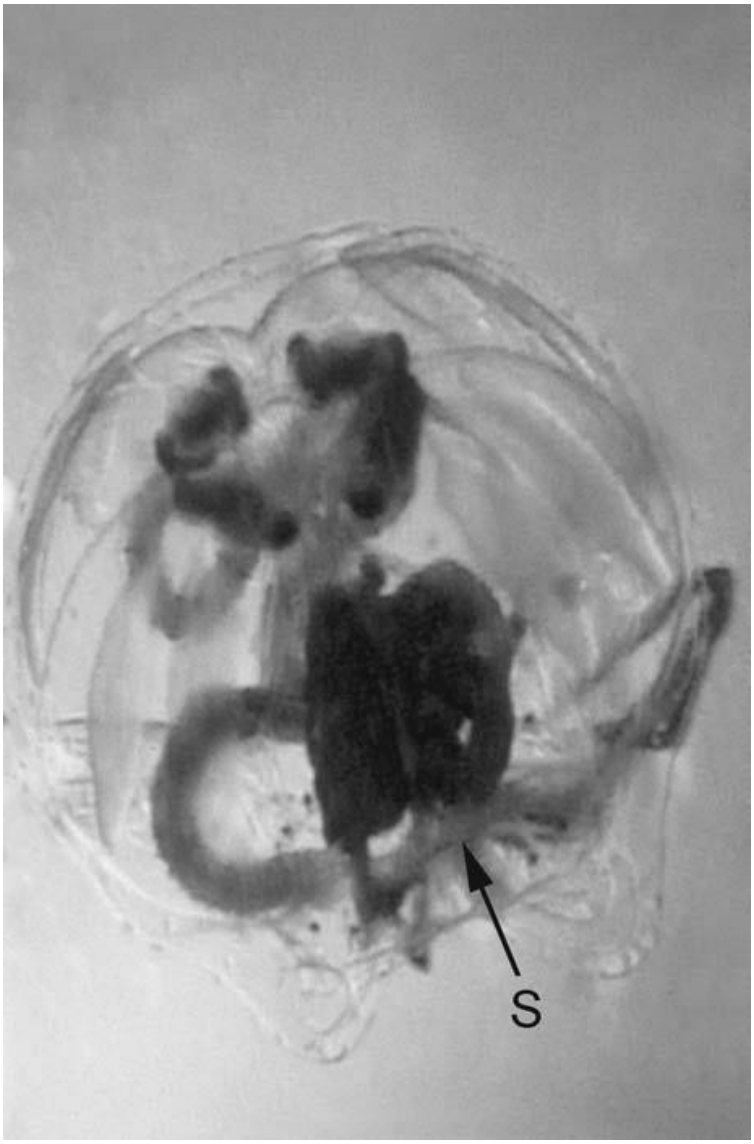


Slika 4. Bočni prikaz cijelog zvona zrelog odraslog (a) mužjaka i (b) ženke kubomeduze *Carybdea sivickisi*. Označene strukture su ropalij (R), subgastrične vrećice (SS), muške hemigonade (G), želučani džepovi (GP) koji obuhvaćaju gonade i jajnike (O) ženke. Strelice prikazuju „velarijske mrlje" na zvonu ženke. Obje meduze imaju promjer zvona 8,5 mm (izvor: Cheryl Lewis i Tristan A. F. Long, 2005).

Udvaranje započinje sa ženkom i mužjakom koji plivaju u paru s potpuno ispruženim tentakulima. Mužjak tada pričvršćuje jedan od njegovih tentakula na jedan ženkin, dobivanjem na taj način kontrole nad ženkom te njenim povlačenjem. Mužjak zatim sklapa svoje tentakule kako bi mogao približiti oralne otvore (manubrije) u izravan kontakt. Nakon kontakta, područje ispod svake hemigonade mužjaka potamni i nit crveno-pigmentirane sperme se otpušta iz perradijalnog nabora u subgastričnu vrećicu. Ovih osam niti spermija se spajaju u četiri niti u trbuhu da bi se konačno stopili u jednu debelu nit u manubriju (Slika 5). U manubriju mužjaka, spermatofor se formira na rubu zvona te je onda prebačen na jedan od tentakula ženke. Nakon prijenosa spermatofora, mužjak oslobađa ženku koja je ubacila spermatofor u svoj manubrij (Slika 6.) (Lewis C. i Tristan A. F. Long, 2005).



Slika 5. Bočni prikaz zrelog odraslog mužjaka *Carybdea sivickisi* koji otpušta svoj spermatofor tijekom spolnog udvaranja. Kod *C. sivickisi* svaka od osam hemigonada otpušta nit spermija koja se spaja u četiri niti u subgastričnoj vrećici. Označene strukture su muške gonade (G) i niti spermatofora (S) (izvor: Cheryl Lewis i Tristan A. F. Long, 2005).



Slika 6. Vršni prikaz zrelog odraslog mužjaka kubomeduze *Carybdea sivickisi* prilikom ubacivanja spermatofora (S) u manubrij ženke (izvor: Cheryl Lewis i Tristan A. F. Long, 2005).

2.3.2. Starost i rast

Jedna od izvanrednih značajki kubomeduza je statolit, ili kamenčić za ravnotežu. Svaki ropalij sadrži jedan veliki, čvrsti statolit ispod nakupine očiju. Statolit raste nagomilavanjem dnevno rastućih prstenova (Ueno i sur. 1995), slično otolima ribe ili poput godišnjih prirasta stabala; pomoću tih dnevno rastućih prstenova može se mjeriti starenje životinje (Gordon i sur. 2004; Kawamura i sur. 2003) te bi se analizom kemijskih dijelova statolitskih prstenova moglo jednog dana utvrditi gdje i kada je meduza provodila vrijeme. Oblik statolita specifičan je za pojedini

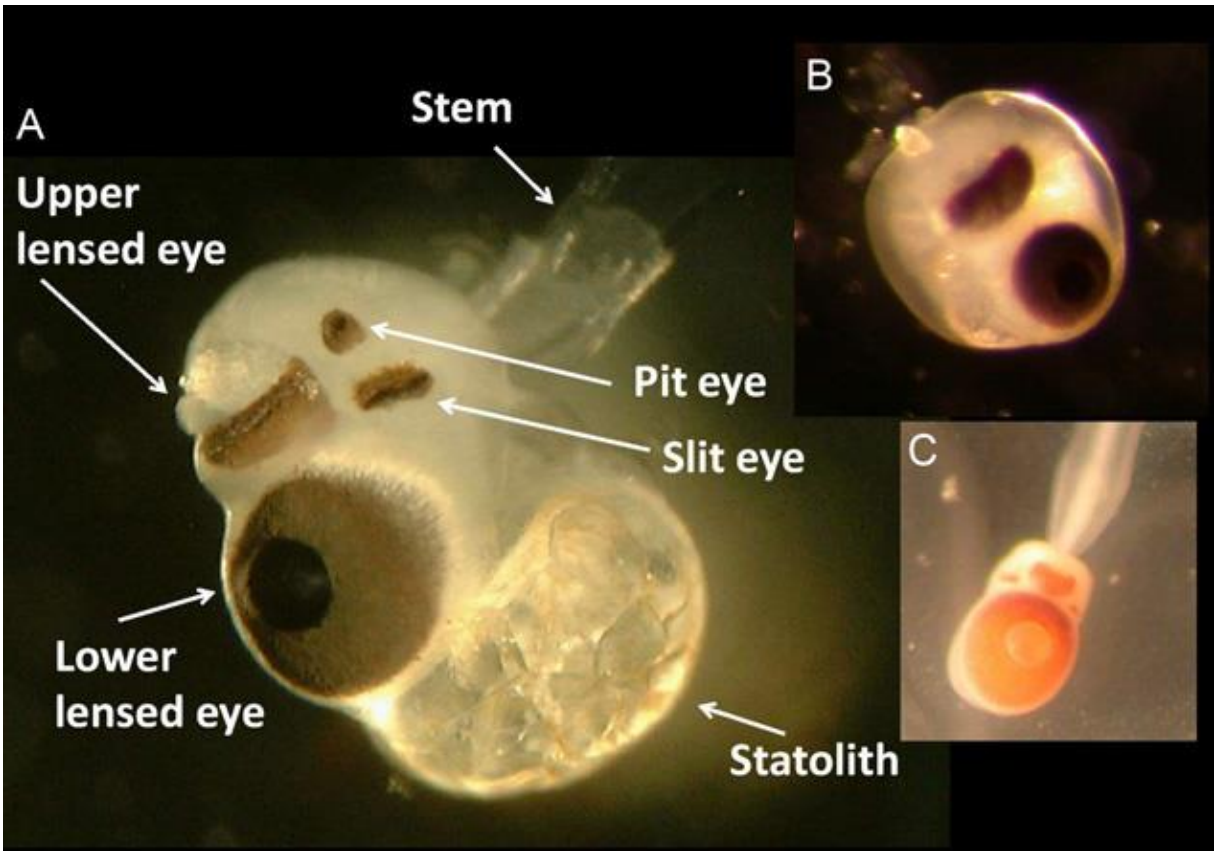
rod. Kako su statoliti jedini tvrđi dio u inače mekanom tijelu, mogu biti korisni za identifikaciju fragmentiranih primjeraka, konzerviranih u etanolu ili smrznutih primjeraka te čak i fosilnih materijala. Razumijevanje dobi i rasta ključno je za istraživanje populacija. Prednost koju kubomeduze imaju u odnosu na režnjake (Sötje is sur. 2011) za ekološke studije, su upravo njihovi statoliti s rastućim prstenovima. Za prstenove pronađene u statolitima *Carybdea rastonii* (Ueno i sur. 1995) je utvrđeno da su dnevno rastući. Ti su statoliti kasnije korišteni za procjenu rasta i dobi, temeljeno na pretpostavci da su dnevno rastući (npr. *Chiropsella bronzie*, Vice *Chiropsalmus sp*., Gordon i sur. 2004). Modalni napredak dobnih razreda korišten je za provjeru tehnike svakodnevnog starenja. Statolitske studije na određenim vrstama pokazuju prisutnost dnevno rastućih prstenova (Gordon i sur. 2004; Kawamura i sur. 2003; Ueno i sur. 1995). Ti prstenovi su korišteni kod utvrđivanja starosti meduza u vrijeme njihova hvatanja, ali još nisu korišteni za procjenu maksimalne starosti. Statociste su osjetljive na orijentaciju tako što su oči usmjerene uvijek u istom provcu bez obzira na orijentaciju tijela i time omogućuju kubozomeduzama da osjećaju jesu li okrenute napako, bočno ili prema gore. Informacije iz statolita i ograničeni podaci o veličini u odnosu na doba godine (Brown, 1973) ukazuju na to da je rast kubomeduza brz i da oni imaju potencijal za rast kao i ostale meduze.

2.4. Kretanje i ponašanje

Važno je shvatiti kretanje i ponašanje organizma ako se određuju međusobni odnosi između njega i okoliša. Malo je podataka o kretanju i ponašanju velikih kubomeduza u usporedbi sa režnjacima. Kubomeduze nastanjuju staništa različitih strukturalnih složenosti i to ima snažan utjecaj na njihovo ponašanje. Na primjer, vrste *Carybdea marsupialis*, *C. rastonii*, *Chiropsella bronzie* i *Chiropsoides buitendijki* koriste plitke pjeskovite slojeve (Matsumoto 1995, Gordon i sur 2004), dok se vrste *Chironex fleckeri*, *Gerongia rifkinae*, *Tripedalia binata* i *T. cistophora* mogu naći u estuarijima često s jakim strujama te u blizini mangrova (Moore 1988; Stewart 1996; Gershwin i Alderslade 2005). Nasuprot tome, vrste *Alatina spp.*, *Chirodectes maculatus* i *Copula sivickisi* mogu se naći u zajednici s koraljnim grebenima (Hartwick 1991a; Cornelius i sur. 2005; Gershwin 2005a; Kingsford i sur. 2012). Jedinke vrste *Alatina* vjerojatno imaju vertikalnu migraciju iz dubokih voda što sugerira njihovo periodično pojavljivanje u plićaku tijekom mrijesta. Kubomeduze posjeduju nekoliko karakteristika koji omogućuju orijentaciju u stupcu vode i pokret koji olakšava vertikalno kretanje i preživljavanje u strukturalno složenim staništima.

2.4.1. Razvijenost očiju i vida

Argumenti koji podržavaju formiranje slike obično se temelje na promatranju ponašanja. Neka istraživanja ispitivajući fizička svojstava očiju zaključuju da ona vjerojatno neće stvoriti slike. Jasno je da kubomeduze koriste svoju viziju za kretanje u svojoj okolini te pronalazak plijena i partnera; ono što je manje jasno je da li oči oblikuju slike na načine koje još ne razumijemo ili se ti organizmi jednostavno "snalaze" sa maglovitim i nejasnim slikama. Općenito, sve kubomeduze imaju 24 oka grupiranih u četiri skupine na svakom ropaliju (Slika 7.) (Gershwin i sur. 2013). Uz srednji dio ropalija su dva kompleksna oka, svaki s lećama, mrežnicom i rožnicom. Sa strane očiju s lećama su dva para jednostavnih pigmenskih čašica: jedan par razrezanih očiju između očiju s lećama i jedan par udubljenih očiju pokraj gornjih očiju s lećama. (Gershwin i sur. 2013). Vrste roda *Malo* imaju samo srednji očni kompleks i nedostaje im bočna očna pjega (Gershwin, 2005b), a u nekoliko vrsta roda *Alatina*, distalno oko s lećom je znatno povećano (Gershwin, 2005c). Četiri tipa očiju imaju različite stukturne osobine i različite funkcije. Dva središnja oka su oči poput kamere, svaka s kuglastim ili elipsoidnim, staničnim ribolikim lećama, mrežnicom i rožnicom. U oku kubomeduza ima oko 11,000 osjetnih stanica (Pearse i Pearse, 1978). Retina se sastoji od četiri sloja: osjetilni sloj, pigmentni sloj, nuklearni sloj i sloj živčanih vlakana (Pearse i Pearse, 1978). Leća je odvojena od mrežnice tankim staničnim prostorom. Pigmentni sloj koji prekriva vanjsku stranu mrežnice tvori šarenicu oko leće. Zjenica donjeg oka može reagirati na promjenu intenziteta svjetlosti promjenom otvora u manje od minute; međutim, zjenica gornjeg oka je nepokretna.



Slika 7. Oči kubomeduze. (A) Anatomija tipičnog oka kubomeduze (iz roda *Chiropsalmus*), (B) rod *Malo*: nedostatak bočnih jama i razdijeljenih očiju, (C) rod *Alatina*: uvelike povećane donje oči s lećama (izvor: Gershwin i sur. 2013).

Udubljene i razdijeljene oči nemaju leće i imaju različita strukturna svojstva (Garm i sur. 2008; Martin, 2004; Satterlie, 2002). Udubljene oči imaju samo jednu vrstu stanica - pigmentirane fotoreceptore te se smatra da funkcioniraju samo kao svjetlosna brojila bez ikakve prostorne razlučivosti. Razdijeljene oči su građene od četiri vrste stanica, uključujući skupinu staklastih stanica u obliku kanua koja tvori strukturu nalik leći preko mrežnice. Ove oči izgledaju kao da imaju potencijal prostornog razlučivanja i najvjerojatnije otkrivanje vertikalnih kretnji, ali to nije dobro proučeno. Udubljene oči i gornje oči s lećama usmjerene su izravno prema gore, dok su razdijeljene oči i glavne donje oči s lećama usmjerene prema dolje; teški kristalni statolit ih drži vertikalno orijentiranima, čak i kada je životinja okrenuta naopako. Na taj su način neke oči orijentirane za gledanje kroz površinu vode na kopno, a druge su oči usmjerene gledanju prema dolje u podvodne strukture i sjene. Oči s lećama ipak primaju mnogo više svjetla i pružaju bolju prostornu percepciju nego razdijeljene i udbljene oči (Garm i sur. 2008). Kako se gornje i donje oči s lećama [*the upper* (ULE) *and lower* (LLE) *lens eyes*] razlikuju u neuronskim

krugovima, to podržava čnjenicu da ove oči imaju različite funkcionalne uloge u vizualnoj detekciji (Gray i dr. 2009). Primjer toga vidljiv je kod vrste *Chiropsella bronzi*e gdje LLE detektira samo velike strukture na kratkom rasponu, ali ULE je uključen u otkrivanju solarnog/lunarnog položaja, vjerojatno otkrivajući smjer do ili od plaže ili održavanje smjera za vrijeme plivanja. Iako sve kubomeduze posjeduju ovakve tipove očiju, vrijeme koje je potrebno da oči reagiraju na podražaj razlikuje se od vrsta do vrsta (Garm i sur. 2007a). Garm i sur. (2007a) sugeriraju da su te razlike možda povezane s razlikama u staništu ili ponašanju. Na primjer, brže reagirajuće oči vidljive su kod vrste *T. cystophora* koja nastanjuje kompleks korijena mangrova u odnosu na sporije reagirajuće oči vrste *C. bronzie* koja nastanjuje relativno homogene pješćane plaže.

2.4.2. Orijentacija

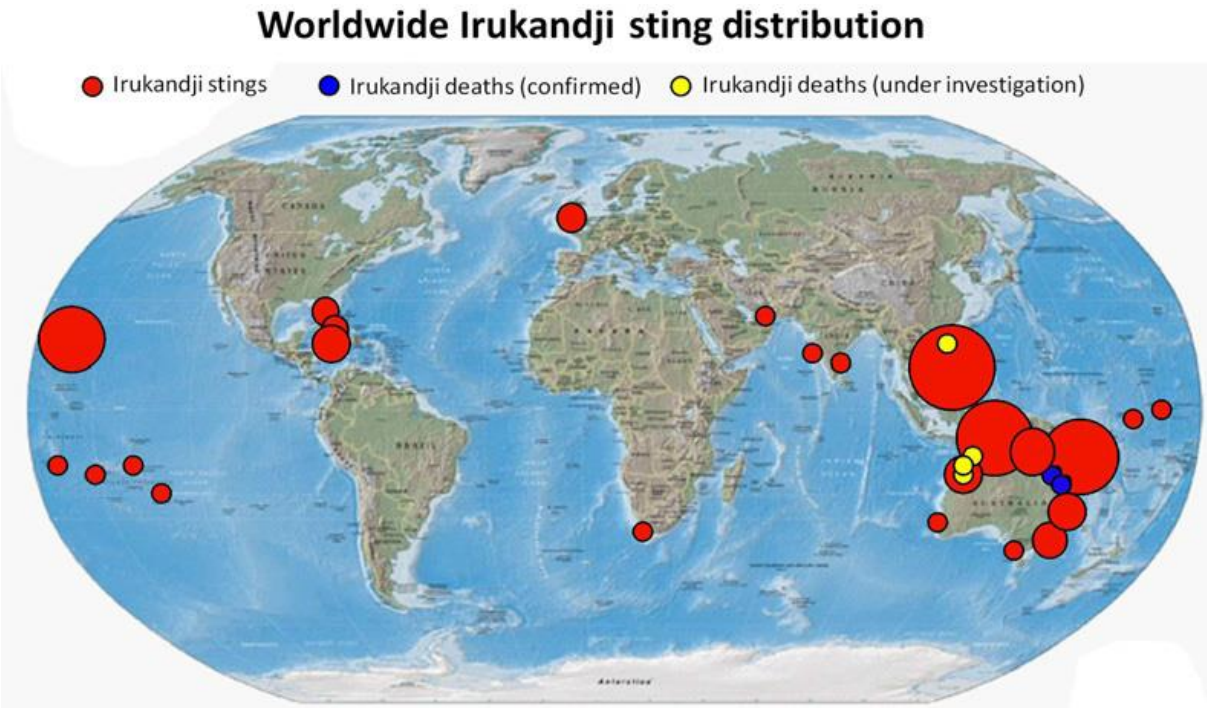
Ropaliji kubomeduza djeluju kao regulatori pokretanja. Samo pokretanje je rezultat mlaznog pogona popraćenog kontrakcijama zvona i protjerivanjem vode kroz velarij (subumbrelno tkivo koje sužava otvor zvona; Shorten i sur. 2005). Međuvrsne razlike u pokretanju variraju s veličinom tijela, tako da veći organizmi plivaju brže s nižom frekvencijom otkucaja, u odnsu na manje. Osim toga, manji organizmi imaju tendenciju da plivaju brže s obzirom na veličinu zvona (Shorten i sur. 2005). Meduze imaju sposobnost da se kreću neovisno o strujama, kao što je vidljivo kod vrste *Chironex fleckeri*. Na taj način se pokreću dok struje ne dosegnu kritičnu brzinu (Gordon i Seymour 2009). Kubomeduze su sposobne za snažna usmjeravajuća plivanja s brzim okretajima koji mogu biti do 180 ° prilikom dvije kontrakcije zvona (Garm i sur. 2007b). Satterlie i Nolen (2001) sugerirali su da se zakretajuće ponašanje vrste *C. Marsupialis* događalo zbog asimetričnih kontrakcija u velariju što je stvaralo 'mlaznički' efekt, povećavajući brzinu izbačene vode. Nedavna istraživanja na vrsti *T. Cistofora* otkrila su da je okretanje rezultat ne samo kontrakcije velarija, već također i kontrakcije zvona te da to predstavlja odgovor na promjenu svjetlosti, što sugerira da su te kontakcije mehanika za izbjegavanja prepreka (Petie i sur. 2011). Izbjegavanje prepreka je dokumentirano kod nekoliko vrsta kubomeduza, gdje je orijentacija posljedica snažnog fotosenzitivnog ponašanja.

2.4.3. Fototaksija

Više puta je potvrđena sklonost kubomeduza da budu privučene od strane svjetlosti. Na primjer, Barnes (1966) je izložio da je u punom dnevnom svjetlu, intenzitet svjetlosti na površini i ispod površine ima malo učinka, ali da su u polutami ove životinje izrazito fototaksične. Dnevno terensko promatranje vrste *Carybdea rastonii* pokazalo je da meduze reagiraju na prisutnost ronilaca plivajući dalje od njih. Također su izbjegavali morsku travu i druge tamne objekte (Matsumoto 1995). Tijekom eksperimenata sa spremnikom, Ueno i sur. (2000) koristili su različito obojene ograde i ustanovili da je *C. rastonii* neprestano udarala u ogradu sive boje. Predspostavlja se da siva boja podsjeća na morsku vodu, dok su crna ili bijela bile rijetko pogađane te vjerojatno imitiraju boje povezane s preprekama. Fotosenzitivnost kubomeduza je najbolje objašnjena kod vrste *Tripedalia cystophora*. U terenskim i laboratorijskim promatranjima utvrđeno je da je *T. cystophora* sposobna za brza, bočno-usmjerena plivanja prema okomitim osvjetljenjima među korijenjem mangrova i kada se jednom nađe unutar osvjetljenja, mijenja plivajuće ponašanje kako bi se povećala vrijeme provedeno među svjetlom gdje može tragati za gomilom Copepoda (Buskey 2003). Ekström i sur. (2008) utvrdili su da oči s lećama vrste *Carybdea marsupialis* koriste jedan opsin (protein osjetiljiv na svjetlo) i stoga su slijepi na boje. Coates i sur. (2006) također su pronašli jedan opsin kod očiju s lećama *T. cystophora* i da maksimum spektralne osjetljivosti pada prema plavo-zelenoj svjetlosti. Ovo podržava prijašnja istraživanja da je vrsta *T. cystophora* privučena plavim ili zelenim svjetlom, ali ne i crvenim. Takav razvoj jednog opsina može pomoći poboljšati kontrast u okolnom staništu *T. cystophora* koja ima pretežno zeleni svijet (ULE vidi zeleni prekrivač mangrova, LLE vidi alge i organsku materiju; Coates i sur. 2006). Za meduze *C. rastonii* zabilježeno je odmaranje na dnu tijekom dana i obitavanje na površini tijekom noći (Matsumoto 1995). Ovakvo ponašanje je također vidljivo kod vrste *C. sivickisi*, koja je neaktivna i pričvršćena za supstrat tijekom dana i aktivno se pari i traga za hranom noću (Garm i sur. 2012). S druge strane, svo kompleksno ponašanje *T. cystophora* odvija se danju i manje su aktivni na dnu tijekom noći (Garm i sur. 2012). Seymour i sur. (2004) sugeriraju da vrsta *Chironex fleckeri* 'spava' noću, odmarajući se nepokretno na pješčanom dnu, štedeći energiju. Međutim, daljnje praćenje utvrdilo je da noćno odmaranje ovisi o lokaciji meduza. Neke su jedinke vrste *C. fleckeri* u obalnim zonama s niskom strujom plime i oseke odmarale noću, no meduze u zoni estuarija s jačim plimnim strujama, više su se kretale noću nego danju (Gordon i Seymour, 2009).

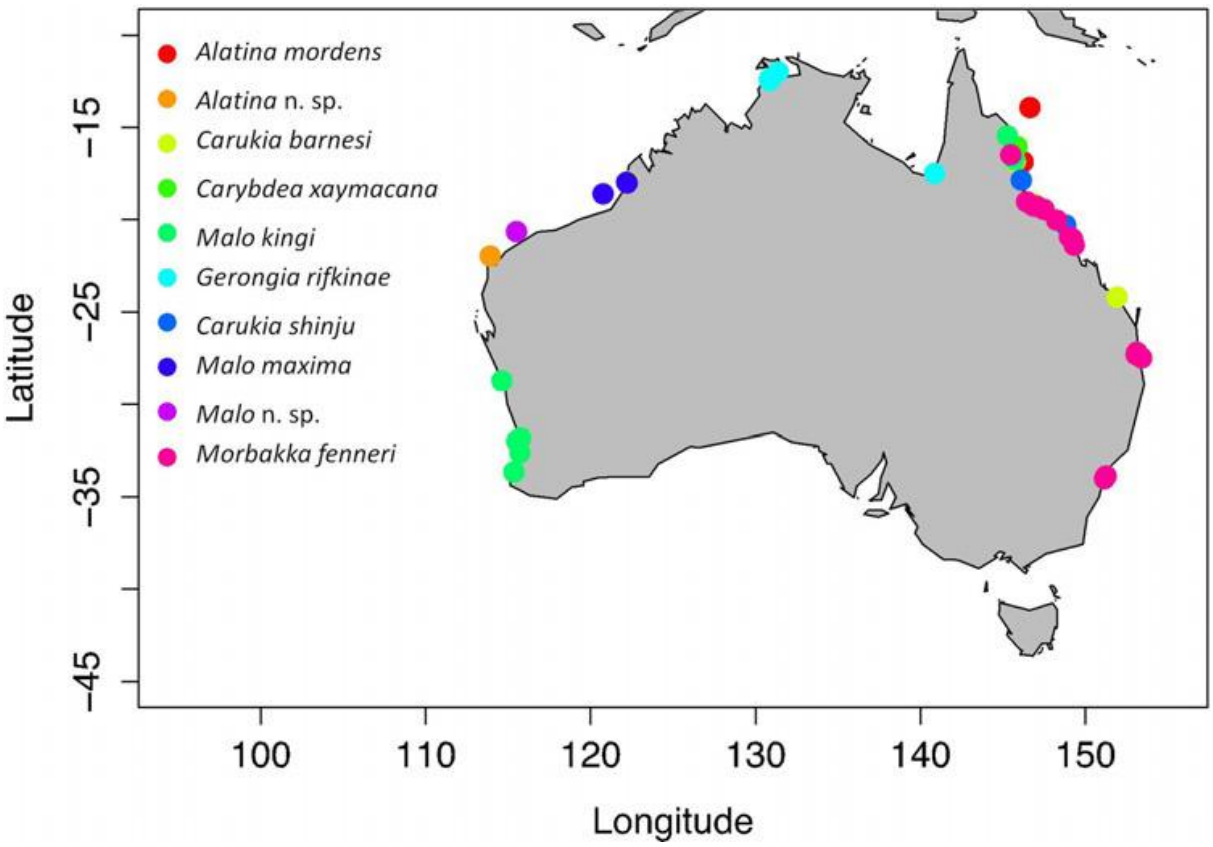
2.4.4. Biogeografija

Općenito, rasprostranjenost kubomeduza nije dobro dokumentirana na srednjim geografskim skalama (npr. pokrajine ili države) zbog nedostatka uzorkovanja, što otežava biogeografska ispitivanja na ovoj skali (Bentlage i sur. 2009). Međutim, na većim mjerilima (npr. oceanska područja) nekoliko je uzoraka omogućilo istraživanje. Otkrivene su brojne razlike između Indo-Pacifičkih i Atlantskih vrsta reda Chirodropida. Rod *Chiropsalmus* je isključivo Atlantski, dok je rod *Chiropsella* iz Indo-Pacifičke skupine. Uzorak unutar porodica Alatinidae i Tripedaliidae je nejasan zbog ograničenog uzorkovanja vrsta. Obje uzorkovane vrste iz porodice Tripedaliidae, *Copula sivickisi* i *Tripedalia cystophora*, mogu se naći u sva tri oceana. Za razliku od ostalih kubomeduza, vrsta *Alatina spp.* živi na ili u blizini ruba kontinentalnih sprudova (Arneson i Cutress 1976) i sakupljena je iz velikih dubina (Morandini 2003). Vrsta *A. moseri* može se susresti samo u plitkim vodama nekoliko dana nakon punog mjeseca, kada se jedinke sakupe na mrijest; isto vrijedi i za *A. Mordens*. Nadalje, smatra se da jedinke vrste *Alatina spp.* žive do 12 mjeseci (Arneson i Cutress 1976). Vrsta *Carukia barnesi* razmnožava se u velikim rojevima, dok se rodovi *Morbakka* i *Malo* pojavljuju osamljeniji. Međutim, povremeno su pronađene i grupe roda *Morbakka*, a veliki broj vrsta roda *Malo* je uhvaćen na obje stane istočne i zapadne obale Australije (Gershwin, 2005b, 2007; Kinsey, 1988). Slično tome, rod *Gerongia* obuhvaća mnoge vrste koje su uhvaćene u grupi, ali kasnija otkrića su bila rijetka (Gershwin i Alderslade, 2005; Williamson i sur. 1996). Vrsta *Alatina mordens* se vrlo rijetko pronalazi te kao i njen havajski srodnik *Alatina moseri*, čini se da se više pojavljuje 8., 9. ili 10. noć poslije punog mjeseca (Gershwin, 2005c). Iako su Irukandji kubomeduze često povezane s tropskom Australijom, brojne potvrđene prijave iz dalekih dosega svijeta potvrđuju da se sindrom Irukandji pojavljuje diljem svijetskih mora od najmanje 53° N do 38° S i to već desetljećima (Slika 8.) (Gershwin i sur. 2013). Veliki je broj Irukandji opektina na Velikom koraljnom grebenu (npr. Cairns i Whitsundays), Havajima (npr. Waikiki Beach), Tajlandu (npr. Phuket), Maleziji (npr. Langkawi) i Karibima (npr. Stingray City i Florida Keys), (Fenner i Harrison, 2000; Kinsey, 1988; Le May, 2013; Lippmann i sur. 2011).



Slika 8. Distribucija Irukandji opekotina širom svijeta. Veličina krugova kvalitativno označava relativni broj opekotina. Potvrđena su samo dva smrtna slučaja, a četiri su neriješena. Irukandji opekotine obično ne ostavljaju trag i ništa za testiranje nakon smrti pa se vjeruje da postoje i dodatni smrtni slučajevi (izvor: Gershwin i sur. 2013).

Verzije Irukandji sindroma su zabilježene na mnogim otocima po cijelom Pacifiku, uključujući Fidži (Flecker, 1957a, b) i Papua Nova Gvineja (Barnes, 1964), kao i Vanuatu, Tahiti, Samoa i Nova Kaledonija (Williamson i sur. 1996). Ovi otoci se podudaraju s distribucijskim uzorkom vrsta iz roda *Alatina (*Gershwin, 2005c) te je moguće da se mnoge od tih opekotina mogu pripisati vrstama u ovom rodu. U australskim vodama u kojima su Irukandji vrste najpoznatije vidljivo je da vrste često imaju lokalizirane distribucije. To daje naznake da postoji još mnogo više Irukandji meduza neotkrivenih diljem svijeta (Slika 9.) (Gershwin i sur. 2013).

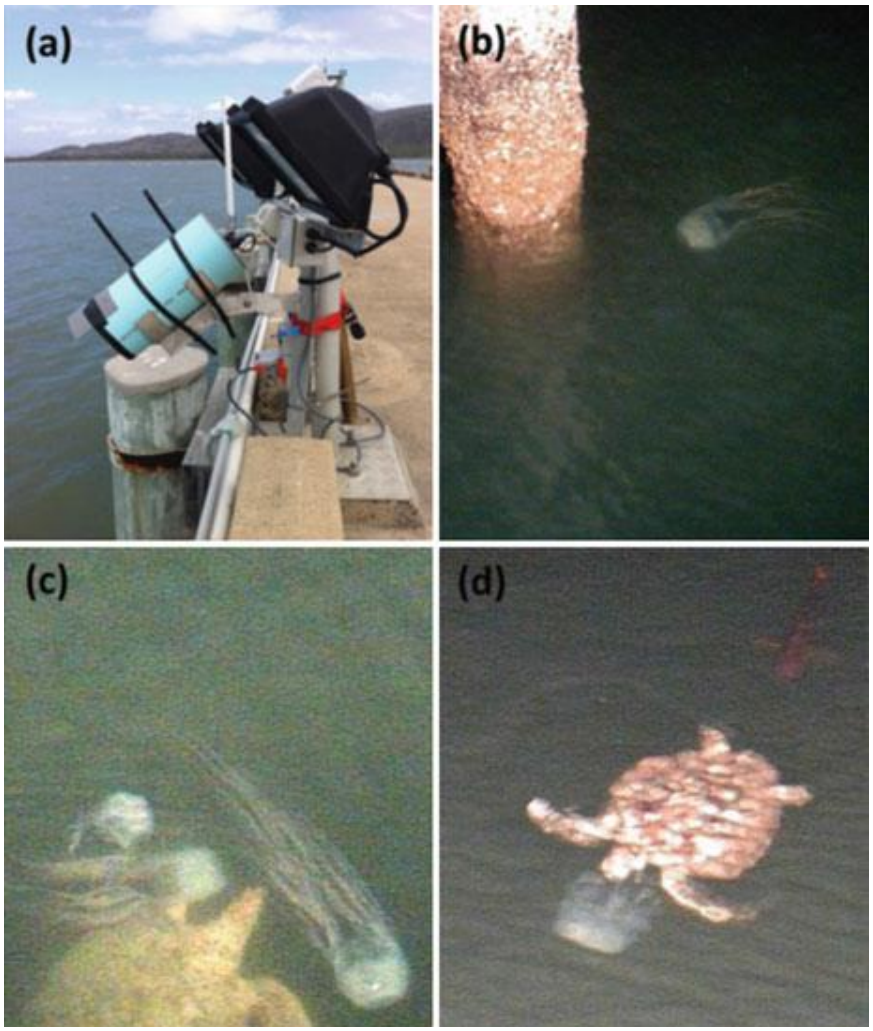


Slika 9. Distribucija Irukandji vrsta u Australiji: obojene točke su potvrđeni lokaliteti. Podaci su prikupljeni iz izvornih opisa tih vrsta i muzejskih uzoraka diljem Australije (izvor: Gershwin i sur. 2013).

2.5. Prehrana i predatorski učinci

Kubomeduze su grabežljivci, koji vrebaju nad mnoštvom beskralježnjaka i kralježnjaka. Smatra se da su se za pojedine vrste specifični toksini i mehanizmi ubrizgavanja razvili kako bi ciljali na određene vrste plijena (Carrette i sur. 2002; Underwood i Seymour 2007). Toksini iz nekih vrsta su toliko snažni da mogu biti smrtonosni za ljude (npr. *Chironex fleckeri* i *Chironex yamaguchii*). Nije iznenađujuće da će plijen kubomeduza ovisiti o veličini meduze, tako da se većina malih kubomeduza hrani pretežito planktonskim rakovima, dok se veće ili više zrelije hrane ribom. Ontogenetski pomak u preferiranju plijena dokumentiran je iz analize sadržaja crijeva od najmanje četiri vrste uključujući vrste reda Carybdeida *Carukia barnesi* (Underwood i Seymour 2007) i *Carybdea rastonii* (Lai 2010) te vrste reda Chirodropida *Chironex fleckeri* (Carrette i sur. 2002) i *Chiropsalmus quadrumanus (*Nogueira i Haddad 2008). Kod vrste *C. fleckeri* zabilježen je prijelaz od prevladavajućeg plijena škampa (*Acetes australis*) do riba (uključujući mladog *Caranx sp.*; *Leiognathus sp.*; *Ambassis sp.*, i *Mugil cephalus*; Hamner i sur. 1995). Kubomeduze hvataju plijen putem otrova nematocista na njihovim tentakulima

(Carrette i sur. 2002; Buskey 2003). S ispruženim tentakulima meduza kratko povećava brzinu plivanja vertikalno prema gore, izvodeći okret od 180 stupnjeva i zaustavlja pulsiranje zvona. Kada je plijen zarobljen u tentakulima, pedalij se savija prema unutra, a tentakuli s pričvršćenim plijenom se pomiču prema zvonu gdje manubrij locira i uklanja plijen s tentakula (Kinsey 1986, Hamner i sur. 1995, Matsumoto 1995). Iznimka za ovo je vrsta *C. barnesi*. Underwood i Seymour (2007) su primijetili da će zrela *C. barnesi* plivati kroz vodu s ispruženim tentakulima i povremeno ih skraćivati i izduljivati. Za ovakvo trzajno gibanje tentakula se smatra da privlači male ribe. Primarni plijen kubomeduza su planktonski rakovi. *T. cistofora* se gotovo isključivo hrani vrstom *Dioithona oculata* (Copepoda) (Buskey 2003). *Chiropsella bronzie* se hrani sa škampima vrste *Acetes australis* (Carrette i sur. 2002). Zabilježeno je da se vrsta *Carybdea marsupialis* hrani i škampima i ribama izlegnutim u Kaliforniji, SAD, (Martin 2004), ali najviše sa veslonošcima roda *Acartia* i također mnogočetinašima roda *Ceratonereis* te nekim ribama (*Jenkinsia sp*.) Mala vrtsa *C. sivickisi* najčešće se hrani veslonošcima, vrstama reda Cumacea, ličinkama nekih rakova (Garm i sur. 2012), kao i na amfipodnim rakovima i mnogočetinašima (Hartwick, 1991a). Analiza sadržaja crijeva svježe uhvaćene *C. rastonii* pokazala je da su rakovi roda Zoea i ličinke škampa ~ 50% plijena, a da su čest plijen bili i veslonošci, člankonošci i ličinke nekih riba (Lai 2010). Kubomeduze mogu imati utjecaj na brojnost planktona i identificirane su kao ključni organizmi sa izravnom predacijom na ličinke riba. Nadalje, brojnost malog planktona može se smanjiti što zauzvrat može utjecati na opstanak drugih planktona (Lynam i sur. 2005b). Predacija može biti "intenzivna" (tj. brza predacija koja iscrpljuje plijen na malim prostornim skalama) i "važna" za određivanje veličine populacije plijena (Möller 1984; Lynam i sur. 2005a). Rijetka su istraživanja o predatorima kubomeduza i oni su dokumentirani samo za vrstu *C. fleckeri* u Australiji. Nekoliko je vrsta riba, kao što su strijelka skakuša, deverika, mala španjolska skuša te papigače, zabilježene kao predatori *C. fleckeri* (Kinsey 1986). Ipak je važniji grabežljivac kubomeduza golema želva *Chelonia myda*, koja je opažena da se aktivno hrani *C. fleckeri* (Hamner i sur. 1995), a promatranja hranjenja također su zabilježena pomoću kamera s digitalnim praćenjem (Slika 10. c, d) (Kingsford i Mooney, 2014).



Slika 10. (a) Postavljanje kamere s digitalnim praćenjem s reflektorima okrenutim prema površini vode, (b) izbjegavanje prepreka pod stupom od strane *Chironex fleckeri* – slika uhvaćena kamerom za praćenje, (c - d) predacija na *C. fleckeri* od strane goleme želve *Chelonia myda* – slika uhvaćen kamerom za praćenje (izvor: Kingsford i Mooney, 2014).

2.6. Toksični proteini

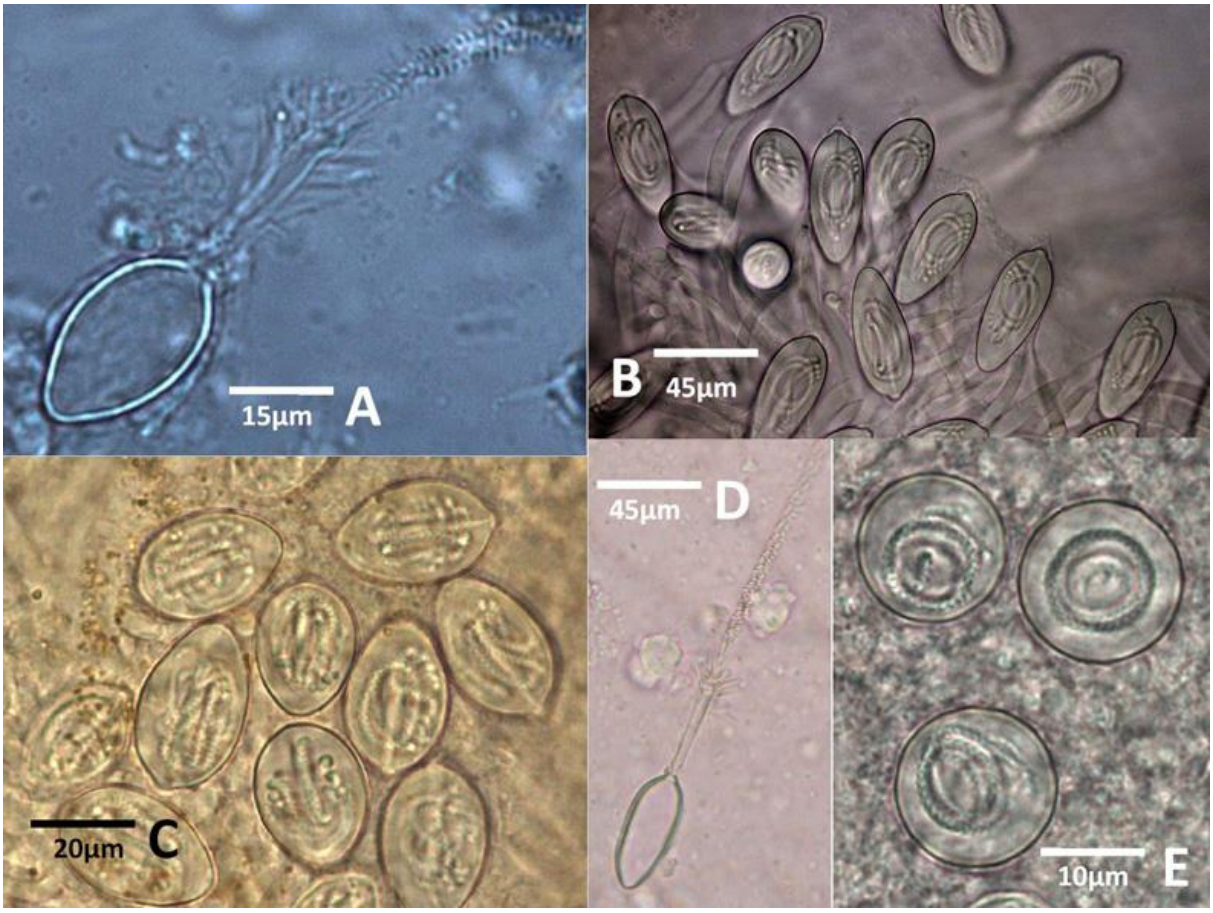
Toksini i otrovi pojavljuju se obilno u životinjskom svijetu olakšavajući ne samo hvatanje plijena i probavu, već također izbjegavanje predacije za neke sesilne morske organizme, kao način obrane. Kako su se žarnjaci uspjeli zadržati u visoko konkurentnom staništu stotine milijuna godina, nije iznenađujuće otkriti da oni imaju brojne mehanizme za lov i obranu. To uključuje knidocistu te varijacije sastavnih dijelova otrova. Nematociste su u najčešće ispunjene raznim toksinima koji se prilikom izbacivanja nematociste prenose na žrtvu ili na napadača (Lee i sur. 2016). Kod nekih vrsta žarnjaka toksini su slabiji, dok su kod nekih toliko jaki da mogu biti smrtonosni i za čovjeka, a do danas je definirano 156 različitih toksina koje nalazimo

u nematocistama (Jouiaei i sur. 2015; Lee i sur. 2016). Lovke meduza mogu sadržavati od nekoliko tisuća do nekoliko bilijuna nematocista koje se izbacuju u razdoblju od nekoliko sekundi i paraliziraju plijen (Lee i sur. 2016). Otrov meduze je mješavina toksina sa širokim spektrom bioloških aktivnosti koje dovode do hemolitičkih, kardiovaskularnih ili citotoksičnih efekata (Badré, 2014; Lee i sur. 2016). Do sada su opisani neurotoksini, citolitički toksini i enzimatski toksini kao na primjer proteaze i fosfolipaze (Badré 2014). Komponente meduzinog otrova obuhvaćaju široki spektar od neproteinskih komponenti do složenih proteina koji su evoluirali kroz prošlost. U najvećem broju kod žarnjaka kao toksine nalazimo enzime, koji formiraju pore na membranama stanica žrtve (engl. *pore forming toxins*), neurotoksine i neproteinske bioaktivne komponente. Evolucija venoma u kubomeduza je od značajnog interesa jer je poznato da su mnoge kubomeduze jako otrovne (Williamson i sur. 1996). Karakterizirani su neki dijelovi otrova nekoliko vrsta (Brinkman i Burnell 2009) te su razvijeni protuotrovi za smrtonosne kubomeduze *Chironex fleckeri*. Toksičnost varira od vrste do vrste te su neke potpuno bezopasne za ljude dok druge mogu uzrokovati smrt u roku od nekoliko minuta. Vrsta *C. fleckeri* se smatra najletalnijom poznatom kubomeduzom. Nije iznenađujuće da je njen bliski srodnik vrsta *Chironex yamaguchii* izazvala smrt kod ljudi u Japanu i na Filipinima. Nasuprot tome, rodovi *Chiropsalmus i Chiropsella* se smatraju mnogo manje opasnima (Bengtson i sur. 1991). Razlike u toksičnosti među vrstama iz reda Chirodropida mogu se objasniti razlikama u površini tentakula, a time i količini otrova koji mogu isporučiti (Nagai 2003). Osim toga, zabilježeno je da se toksini razlikuju kod različitih dijelova tijela (Brinkman i Burnell 2009).

2.6.1. Nematociste

Nematociste ili žarne stanice također su zajednički nazvane "knide". Nematociste se pojavljuju u različitim oblicima i veličinama, a omjeri različitih tipova mogu biti determinirajući za određene vrste. Glavne knide koji se pojavljaju kod kubomeduzaa su: mastigofori, izorhize i euritele. (Gershwin 2006b). Kod izorhiza cjevčice cijelom dužinom imaju jednaki promjer, dok je kod anizorhiza cjevčica lagano proširena prema bazi. Rabdoidi imaju cjevčicu sa istaknutim bodljama koji su uglavnom jednake veličine, a dijele se na mastigopore i amastigopore. Mastigopore imaju cjevčicun dužu od samog izvrnutog drška, a razlikujemo p-mastigopore koje imaju usjek u obliku slova V u bazi neizvrnutog drška i b-mastigopore koje taj usjek nemaju. Euritele imaju distalno proširen izvrnuti držak (Östman 2000). Nematociste su u suštini kapsula s namotanom strukturom nalik bodežu koja je smještena unutra i natopljena je otrovom te ima

dlačni okidač na jednom kraju (knidocil). Brzo pražnjenje se postiže ekspolozivnim odmotavanjem bodeža. Kada jenispražnjena, nematocista se jasno dijeli na tri funkcionalna dijela: loptasta kapsula, kruti držak koji djeluje kao prodoran dio i dugi fleksibilni tubul koji sadržava većinu otrova. Identifikacija se temelji na veličini i obliku kapusle te broju i pozicijama bodlji na dršku (Slika 11.) (Gershwin i sur. 2013). Irukandji vrste imaju nematociste različitih tipova i veličina koje su korisne za identifikaciju vrsta i dijagnozu opekotine (Gershwin, 2006a). Toksini su potrebni kubomeduzama jer osjetljivo tijelo mora brzo neutralizirati plijen ili riskirati zadobivanje ozdljeda. Meko želatinozno tijelo zahtijeva moćnu obranu, a vrlo pokretljiv plijen kao što je riba, mora biti brzo svladan kako bi si osigurali obrok (Gershwin i sur. 2013).



Slika 11. Nematociste Irukandji vrsta. (A) Vrsta *Carukia shinju*, ispražnjena. (B) Vrsta *Malo maxima*, neispražnjena. (C) Vrsta *C. shinju*, neispražnjena. (D) Vrsta *Malo kingi*, ispražnjena. (E) Nematociste zvona vrste *C.shinju* (izvor: Gershwin i sur. 2013).

2.6.2. Utjecaj toksina na čovjeka

Oba reda Carybdeida i Chirodropida sadrže vrste kkubomeduza koje su ili relativno bezopasne za ljude ili potencijalno opasne po život te spektar simptoma koji se manifestiraju u otrovanih ljudi značajno varira. Kontakti s tentakulima vrsta reda Carybdeida, kao što je *Carybdea rastoni, C. alata* i *C. marsupialis*, obično rezultira u blagoj do umjerenoj kožnoj boli, upali, crvenilu i plikovima na koži te dugotrajna reakcija kožne preosjetljivosti (Nagai, 2003; Ozaki i sur. 1986; 1996; Sa´nchez-Rodrı´guez i sur. 2006). Nasuprot tome, opekotine australske vrste *Carukia barnesi* povezane su s usporenim sustavnim učincima Irukandji sindroma (Barnes 1964). Iako odmah može biti zadobivena oštra kožna bol, lokalni učinci *C. barnesi* opekotina su često relativno blagi. Uobičajeni teži simptomi uglavnom se razvijaju 5-120 minuta nakon opekotine i mogu uključivati bolove u donjem dijelu leđa i trbuha, grčeve u udovima, obilno znojenje, mučninu, povraćanje, hipertenziju, tahikardiju, plućni edem i anksioznost (Barnes, 1964; Tibballs, 2006; Burnett i sur. 1996b). Ostale vrste iz reda Carybdeida također su uključene u uzrokovanje Irukandji ili blaži nalik-Irukandji sindrom (Burnett i sur. 1996b; Gershwin, 2005a; Little i sur. 2006; de Pender i sur. 2006; Winter i sur. 2008) i povremeno su prijavljeni smrtni slučajevi. *C. fleckeri* se smatra najopasnijom kubomeduzom za ljude, i dok za veliku većinu ljudi otrovanost od strane *C. fleckeri* nije bila smrtonosna, ~70 žrtava je prijavljeno samo u Australiji (Fenner i Harrison, 2000; Ramasamy i sur. 2004). Djeca su osobito ranjiva. Neki takvi smrtni slučajevi u Australiji uključuju 7-godišnju djevojčicu u blizini Bamage (Sjeverni Queensland, siječanj, 2006; ABC News, 2006) i 6-godišnjeg dječaka na Tiwi otocima (Sjeverni teritorij, studeni, 2007; ABC News, 2007). Nasuprot tome, druge vrste reda Chirodropida poput *Chiropsella bronzie* (formalno poznata kao *Chiropsalmus sp*., Gershwin 2006), *Chiropsalmus quadrumanus* i *C. quadrigatus* općenito se smatraju manje štetnima za ljude. Dok kontakt s njihovim tentakulima stvara izravnu kožnu bol, upalu, stvaranje lezija i moguće ožiljke, simptomi su obično blagi u usporedbi s onima uzrokovanih od strane *C. fleckeri* (Burnett i sur. 1996b; Tibballs, 2006). Još nisu pripisani smrtni slučajevi od strane *C. bronzi*e (Tibballs, 2006), međutim zabilježene su povremene smrti uzrokovane opekotinama vrsta *C. quadrumanus* i *C. quadrigatus* (Bengtson i sur. 1991; Nagai, 2003). Naizgled malene opekotine određenih vrsta kubomeduza mogu rezultirati skupom iscrpljujućih simptoma u ljudskih žrtvi, što zauzvrat rezultira visokim medicinskim troškovima, zatvorenim plažama, negativnim publicitetom i financijskim utjecajima u turizmu (Slika 12.) (Gershwin i sur. 2013). Ove meduze grupirane su pod zajedničkim imenom Irukandji. Irukandji sindrom obično se manifestira kao teška bol u trbušnom i donjem dijelu leđa, nemilosrdna mučnina i povraćanje,

grčevi cijelog tijela, poteškoće disanja, obilno znojenje, anksioznost te glavobolje (Williamson i sur. 1996). Morfološke razlike između redova Chirodropida i Carybdeida sugeriraju da veće vrste reda Chirodropida s mnogobrojnim tentakulima mogu potencijalno ubrizgati veće doze otrova, odnosno više od onih koju ubrizgavaju manje vrste reda Carybdeida sa četiri tentakula. Međutim, neki od manjih Irukandji vrsta reda Carybdeida koji uzrokuju istoimeni sindrom, kao što su *C. barnesi*, više su opasni za ljude od većih vrsta reda Chirodropida kao što su *C. bronzie*. Dakle, s obzirom na raznolik raspon i jačinu simptoma izazvanih različitim vrstama kubomeduza, vjerojatno je da se njihovi venomi razlikuju u različitom obujmu sastava bjelančevina, biološkoj aktivnosti i njenoj potentnosti. Premda je još potrebno riješiti jesu li tentakuli ili zvono ili oboje oni koji nose toksični dio koji proizvodi Irukandji sindrom, postoje argumenti za obje strane. Nematociste tentakula su promjenjive i determinirajuće među vrstama. Štoviše, tip nematocista koji nosi smrtonosni dio kod roda *Chironex*, zvan mastigofor, ograničen je na tentakule (Endean i Rifkin, 1975; Gershwin, 2006a). Ipak, u neobičnim prilikama uočavanja traga opekotina, često je to blobularni, a ne linearni oblik, što dovodi do hipoteze da je zvono odgovorno za opekotinu. Primjerice, opekotina u obliku zvona bila je vidljiva u slučaju iz Sjevernog teritorija gdje su pronađene nematociste zvona (Williamson i sur. 1996). Većina uboda vrste *Alatina moseri* na Havajima ne uzrokuju Irukandji sindrom, ali neki ipak da. Slično tome, samo oko 5% uboda vrste *Alatina mordens* u Australiji producira bolest. Češće je da je načinjena opekotina samo bolna i lokalizirana. Zbog mogućnosti zadobivanja opekotina opasnosnih po život, iako u rijetkim slučajevima, ovu vrstu treba tretirati s velikom pažnjom (Gershwin i sur. 2013).

Slika 12. Vrh: (A) Blaga opekotina prsa, što rezultira potpunim Irukandji sindromom, (B) Plaža zatvorena zbog Irukandji meduza. (C) Blaga opekotina u obliku zvona na *m. biceps brachii* što rezultira Irukandji sindrom. (D) Petogodišnja djevojčica, čija je Irukandji opekotina zahtijevala 3 dana intenzivne njege (izvor: Gershwin i sur. 2013).

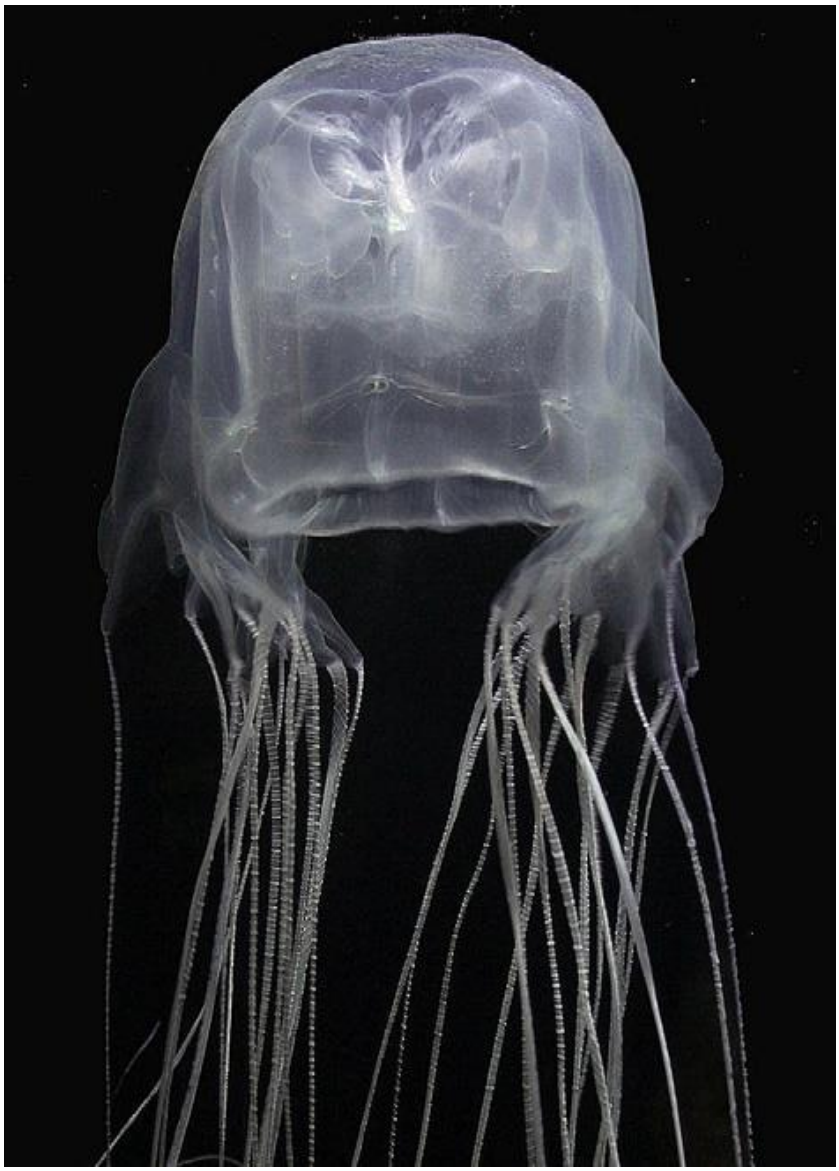
2.6.3. Biokemijska analiza biološki aktivnih toksina

Mnoga istraživanja su usmjerena na karakterizaciju otrovnih proteina iz velike i vrlo otrovne kubomeduze, *Chironex fleckeri* (Slika 13.) (Brinkman 2009), a u manjoj mjeri iz vrsta kao što su *Chiropsalmus quadrigatus* i *Carybdea marsupialis*. Nakon četiri desetljeća istraživanja, vrsta *C. fleckeri* je postala najopsežnija proučavana kubomeduza. Istraživanja na tentakulima i nematocističkim ekstraktima utvrdila su nekoliko bioloških aktivnosti povezanih s otrovnim proteinima *C. fleckeri* uključujući smrtonosne, dermonekrotičke, miotoksične, kardiotoksične, hemodinamičke i hemolitičke učinke. Posljednjih nekoliko godina, nekoliko in vitro i in vivo studija potvrdili su da venomi dobivenih iz izoliranih nematocista različitih kubomeduza dijele slične bioaktivne karakteristike. U komparativnom proučavanju dviju vrsta reda Chirodropida (*C. fleckeri* i *C. bronzie*) i jedne vrste reda Carybdeida (*Carybdea xaymacana*), kardiociti

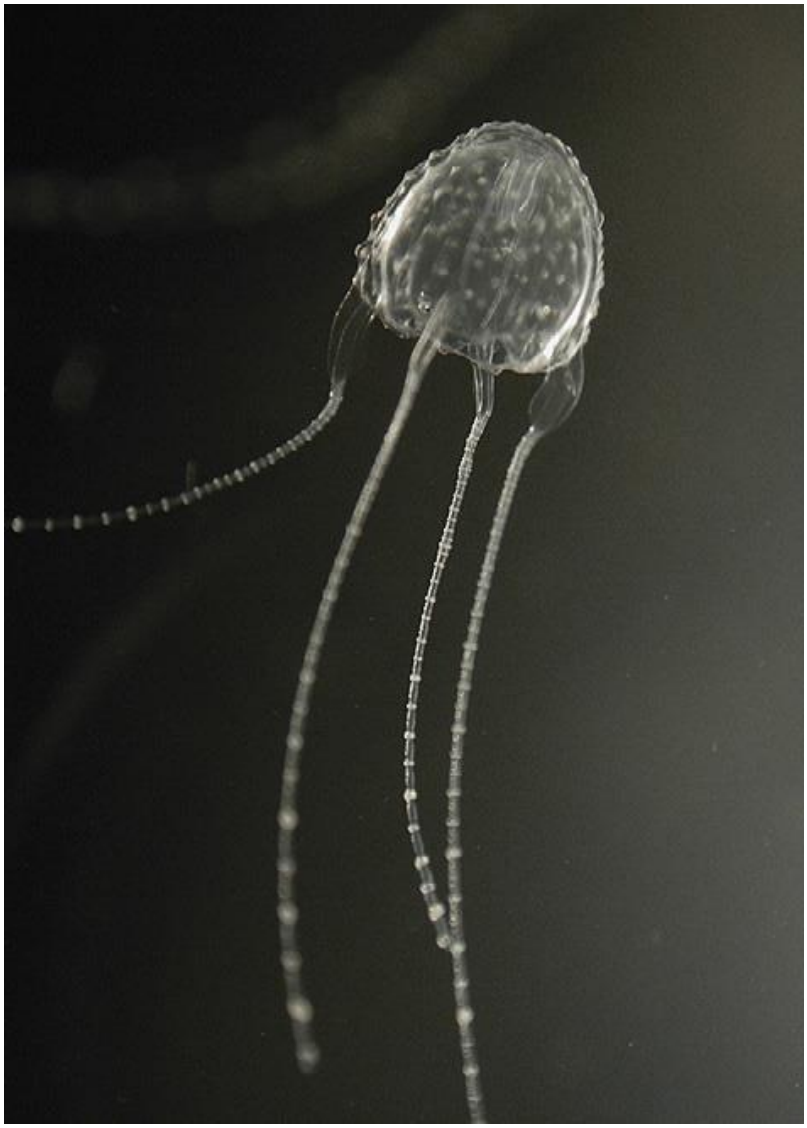
kultiviranog štakora bili su izloženi venomu svake vrste (Bailey i sur. 2005). Sva tri venoma izazvala su prestanak spontane srčane kontrakcije, brzo unutarstanično povećanje koncentracije kalcijeva iona i prividnu staničnu smrt. U drugom proučavanju, injektiran je iz nematocista izolirani otrov *C. fleckeri* (30 mg/kg) intravenozno u anestezirane štakore što je produciralo prolazni hipertenzijski odgovor praćen hipotenzijom i kardiovaskularnim kolapsom u roku od nekoliko minuta (Ramasamy i sur. 2004). Slični smrtonosni kardiovaskularni učinci bili su promatrani kod anesteziranih kunića i/ili štakora injektiranih s izoliranim otrovom manje opasnih vrsta uključujući *C. quadrigatus* i *C. bronzie,* međutim, jačina venoma je varirala. Također, smrtonosni kardiovaskularni efekti bili su promatrani kod anesteziranih štakora kojima je intravenozno ubrizgan iz nematocista izoliran otrov vrste *Carukia barnesi* (Slika 14.) (Brinkman 2009), ali djelovanje otrova vrsta reda Carybdeida se razlikovao od onih prethodno testiranih sa otrovom vrsta reda Chirodropida. U ovom slučaju, otrov *C. barnesi* prouzročio je znakovitu hipertenziju, posredovanu prvenstveno endogenim otpuštanjem kateholamina (hormon koji otpušta nadbubrežna žlijezda kao odgovor na stres). Slični kardiovaskularni učinci uočeni su u anesteziranih štakora injektiranih s otrovom vrste *Alatina nr mordens,* međutim, otrov je bio 3-5 puta manje moćan od otrova *C. barnesi* (Winter i sur. 2008). Potreban je intravenozni način unosa otrova kako bi kubomeduze izvršile smrtonosan učinak kod sisavaca. Miševi i štakori injektirani s otrovom *C. fleckeri* potkožno, u kožu ili trbušnu šupljinu preživjeli su doze koje bi inače bile kobne za intravenozno injektirane životinje u roku od sekunde (Endean i sur. 1969; Baxter i sur. 1968). Slični su nalazi zabilježeni za štakore i kuniće injektiranih s otrovom *C. quadrigatus.* Osim toga, intravenozna injekcija pročišćenog toksina nematociste (CrTXA) vrste *C. rastoni* bila je smrtonosnija kod miševa nego putem injekcije u trbušnu šupljinu. Otrovi kubomeduza su također hemolitički (Chung i sur. 2001; Bailey i sur. 2005) i citotoksični na druge vrste stanica, uključujući bubrežne stanice, hepatocite i linije tumorskih stanica (Burnett i sur. 1996a; Bloom i sur. 2001; Sun i sur. 2002). Neurotoksični i miotoksični učinci suzabilježeni kod pilića gdje je jedna regija malog mozga bila izložena otrovima vrsta *C. fleckeri* i *C. bronzie* te je protein od 120 kDa koji je izoliran iz otrova nematocista vrste *C. marsupialis* bio neurotoksičan za rakove (Sa'nchez-Rodrı'guez i sur. 2006). Svi otrovi kubomeduza uzrokuju lokalnu kožnu bol kod otrovanih ljudi, u rasponu jačine od relativno blage do nepodnošljive. Najbolje istraženi enzimi su fosfolipaza A2 i metaloproteaza. Fosfolipaza A2 nađena je kod pripadnika sva četiri razreda žarnjaka, ima hemolitičku aktivnost i hidrolizira sn-2 acyl vezu glicerofosfolipida. Metaloproteaze su važna komponenta otrova terestričkih životinja kao što su zmije i krpelji, a sastavni su dio otrova nekoliko meduza. Metaloproteaze induciraju krvarenje i nekrozu tako što razlažu ekstracelularnin matriks i

sprječavaju formiranje krvnih ugrušaka. Toksini koji formiraju pore na membranama stanica žrtve prisutni su kod svih žarnjakai i djeluju tako da penetracija membrane stanice žrtve rezultira difuzijom malih molekula pri čemu dolazi do osmotske neravnoteže i lize stanice. U žarnjaka su ovi toksini podijeljeni u dvije skupine: α-PTFs (engl. α-pore forming toxins) ili aktinoporini i β-PTFs. U ovu skupinu toksina ubrajamo i toksine specifične za određene vrste meduza, kao na primjer toksin CqTX-A kod meduze *C. quadrigatus* ili toksine CfTX-1/2 i CfTX-A/B/Bt kod meduze 9 *Chironex fleckeri*. Takvi toksini su strukturalno proteini i sadrže i α i β domene, a prilikom stvaranja pora dolazi do oligomerizacije nekoliko hidrofobnih α-uzvojnica u N-terminalnoj regiji toksina što dovodi do smrti stanice žrtve. Toksin CfTX na ljudskim eritrocitima stvara pore promjera do 25 nm. Neurotoksini su peptidi niske molekulske mase, a najviše su zastupljeni kod vlasulja, nešto manje kod meduza. Oni produžuju akcijski potencijal membrana osjetnih neurona i mišićnih stanica i tako remete mehanizam natrija i kalija, pa stanice postaju hiperaktivne i otpuštaju ogromne količine neurotransmitera na sinapsu i dolazi do paralize (Jouiaei i sur. 2015).

.



Slika 13. Velika vrsta reda Chirodropida, *Chironex fleckeri* s mnogobrojim tentakulima. Zreli primjerci mogu narasti sa visinom zvona ~20-30 cm i težiti više od 6 kg. Na jednom pedaliju smještenom na svakoj strani pričvršćuje se do 15 tentakula lociranih na donjim rubovima zvona. Potpuno ispruženi, svaki tentakul može imati više 3 m u duljinu. Nematociste su raspoređene radijalno u odvojenim trakama duž duljine svakog tentakula (izvor: Brinkman 2009).



Slika 14. Mala vrsta reda Carybdeida, *Carukia barnesi* s četiri tentakula (Irukandji). Kuglice nematocista raspoređene su na površini zvona. Nematociste su također lokalizirane u odvojenim trakama duž svakog tentakula. Visina zvona ove vrste iznosi ~12 mm, a svaki se tentakul može produljiti do ~35 cm (izvor: Brinkman 2009).

2.7. Utjecaj klimatskih promjena na život kubomeduza

Klimatske promjene utječu na morske organizme (Brierley i Kingsford 2009) i s obzirom da neki organizmi imaju brzu reakciju, poput planktonskih organizama, kao i režnjaka (Lynam i sur. 2005a), kubomeduze bi lako mogle biti pogođene takvim promjenama. Mijenjaju se abiotički (temperatura, slanost, pH i nadmorska visina) i biotički čimbenici, uključujući brojnost plijena, predatora i kompetitora. Dolazi do promjena u morskim ekosustavima, ali smjer promjena je teško odrediti. Obilje kubomeduza se može povećati i tako utjecati na druge

vrste u pelagičkom skupu. Kubomeduze su najbrojnije u tropskim vodama, a nekoliko vrsta je pronađeno izvan tropa, sjeverno i južno, te može doći do njihovog širenja kako raste temperatura mora (Orellana i Collins 2011). Promjena ključnih abiotičkih čimbenika kroz klimatske promjene može imati utjecaj na dinamiku populacije kubomeduza. Toplije vode mogle bi produžiti sezonu u kojoj su meduze najbrojnije. Nadalje, povećana isparavanja zbog toplijih voda mogla bi dovesti do povećanja lokalnih kiša koja bi promijenila slanost i utjecala na reprodukciju (Grimes i Kingsford 1996). Poznato je za vrste *Chironex fleckeri* i *Chiropsella bronzie* da salinitet može biti neposredan i krajnji čimbenik koji utječe na njihovu populaciju. Trajanje, intenzitet i učestalost oborina je također od važnosti. U slučaju povećanja oborina: veće su stope metamorfoze i smrtnost u različitim stadijima života kako niski salinitet nadilazi tolerancije pojedinačnih organizama. Smanjenje pH će imati najveći utjecaj na organizme čije su kosti od kalcijevog karbonata uključujući kokolitofore i pelagičke mekušce (Brierley i Kingsford 2009). Kubomeduze nemaju kostur od kalcijeva karbonata, ali one imaju statolite od kalcijevog sulfata koji su osnova njihove ravnoteže (Garm i sur. 2007b) i orijentacije. Štoviše, smanjeni pH može utjecati na ne - kalcificirane skupine uzrokujući acidozu tkiva. Klein (2012) je utvrdio da iako zagrijavanje mora umjereno povećava stopu pupanja, snižavanje pH od 7,9 do 7,6 imalo je pretežno negativan učinak na stope pupanja i izazvalo smanjenje širine statolita novo-metamorfoziranih meduza za 24%. Gubitak orijentacije može ugroziti preživljavanje i sposobnost hranjenja. Prosječna predviđanja klimatskih promjena (npr. povećanje temperature) imaju ograničene vrijednosti jer su u nekima regijama promjene dvostruko veće od globalnog prosjeka (Brierley i Kingsford 2009), dok su u drugim područjima promjene ispod prosjeka. Međutim, klima se mijenja i to će promijeniti ekologiju kubomeduza diljem svijeta. Vrlo je važno istražiti osnovne podatake o distribuciji i brojnosti populacija različitih vrsta. Ključno pitanje u vezi eksperimenata o utjecaju kemijskih i fizičkih okolišnih čimbenika je stupanj međugeneracijske prilagodbe u postupno mijenjajućim uvjetima (Kingsford i Mooney 2014).

3. ZAKLJUČAK

Kubomeduze su vrlo otrovne morske životinje koje pripadaju koljenu Cnidaria (žarnjaci). Rijetki su podatci fosilnih kubomeduza, a poznate su iz razdoblja karbona (*Anthracomedusa*). Izrazito su opasne vrste morska osa (*Chironex fleckeri*) i četvrtasta meduza (*Chiroplasmus quadrigatus*) koje su odgovorne za nekoliko smrtnih slučajeva u Indo–pacifičkim vodama. Uobičajeni životni ciklus kubomeduza obuhvaća bentoski polipni oblik s aseksualnom reprodukcijom, te plivajući oblik meduze sa spolnom reprodukcijom. Kod nekih vrsta kubomeduza je opažena unutarnja oplodnja prilikom prijenosa spermija od mužjaka do ženke. Kubomeduze nastanjuju različito složena staništa i to ima snažan utjecaj na njihovo ponašanje. Ovi organizmi posjeduju mnogobrojne karakteristike koje im pokažu prilikom orijentacije i pokretanja u stupcu vode. Njihova će prehrana ovisiti o njihovoj veličini pa se iz tog razloga male kubomeduze hrane pretežito planktonskim rakovima, dok se veće hrane ribom. One također mogu biti i plijen drugim životinjama kao što je golema želva *Chelonia myda* za koju je zabilježeno hranjenje vrstom *C. fleckeri*. Promjena važnih abiotičkih čimbenika kroz klimatske promjene mogla bi imati utjecaja na dinamiku populacije kubomeduza. Također, otpad koji dolazi s obale privlači meduze u plitke vode i uzrokuje smanjenje broja morskih kornjača koje se njima hrane.

4. LITERATURA

Appeltans, W., Bouchet, P., Boxshall, G.A., De Broyer, C., de Voogd, N.J., Gordon, D.P., Hoeksema, B.W., Horton, T., Kennedy, M., Mees, J., Poore, G.C.B., Read, G., Stöhr, S., Walter, T.C., Costello, M.J. (2012) World register of marine species. http://www.marinespecies.org . Pristupljeno 19. 05. 2018.

Arai, M.N. (1997) A functional biology of Scyphozoa. Chapman & Hall, London.

Arneson, A.C., Cutress, C.E., (1976) Life history of Carybdea alata Reynaud (Cubomedusae). U: Mackie, G.O. (Ed.), Coelenterate Ecology and Behavior. Plenum Press, New York, pp. 227-236.

Bailey, P.M., Bakker, A.J., Seymour, J.E., Wilce, J.A. (2005) A functional comparison of the venom of three Australian jellyfish - *Chironex fleckeri*, *Chiropsalmus sp.,* and *Carybdea xaymacana* on cytosolic Ca^{2+} , haemolysis and Artemia sp. lethality. Toxicon 45:233–242.

Badré, S. (2014) Bioactive toxins from stinging jellyfish. Toxicon. pp. 1-12.

Barnes, J.H. (1964) Cause and effect in Irukandji stingings. Med. J. Aust. 1, 897–904.

Barnes, J.H. (1966) Studies on three venomous cubomedusae. U: Rees, W.J. (Ed.), The Cnidaria and their Evolution. Academic Press, London, pp. 307-332.

Bentlage, B., Cartwright, P., Yanagihara, A.A., Lewis, C., Richards, G.S., Collins, A.G. (2010) Evolution of box jellyfish (Cnidaria: Cubozoa), a group of highly toxic inverte-brates. Proc. R. Soc. B 277, 493–501.

Brierley, A.S., Kingsford, M.J. (2009) Impacts of climate change on marine organisms and ecosystems. Curr Biol 19:R602–R614.

Brinkman, D. L. & Burnell, J. N. (2009) Biochemical and molecular characterisation of cubozoan protein toxins. Toxicon 54, 1162–1173.

Brown, T.W. (1973) *Chironex fleckeri* – distribution and movements around Magnetic Island, North Queensland, 13th August 1973 edn. James Cook University Press, Townsville.

Brusca, R.C., Brusca, G.J. (2003) Invertebrates. 2. izdanje. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, pp. 936.

Burnett, J.W., Currie, B., Fenner, P., Rifkin, J., Williamson, J. (1996) Cubozoans ('Box jellyfish'). U: Williamson, J., Fenner, P., Burnett, J.W., Rifkin, J. (Eds.), Venomous and Poisonous Marine Animals. University of New South Wales Press, Sydney, pp. 236-283.

Buskey, E.J. (2003) Behavioral adaptations of the cubozoan medusa Tripedalia cystophora for feeding on copepod (*Dioithona oculata*) swarms. Mar. Biol. 142, 225–232.

Carrette, T., Alderslade, P., Seymour, J. (2002) Nematocyst ratio and prey in two Australian cubomedusans, *Chironex fleckeri* and *Chiropsalmus sp*. Toxicon 40, 1547–1551.

Cartwright, P. & Collins, A. G. (2007) Fossils and phylogenies: integrating multiple lines of evidence to investigate the origin of early major metazoan lineages. *Integr. Comp. Biol*. 47, 744–751.

Chung, J.J., Ratnapala, L.A., Cooke, I.M., Yanagihara, A.A. (2001) Partial purification and characterization of a haemolysin (CAH1) from Hawaiian box jellyfish (*Carybdea alata*) venom. Toxicon 39, 981–990.

Coates, M.M. (2003) Visual ecology and functional morphology of Cubozoa (Cnidaria). Integr. Comp. Biol. 43, 542-548.

Coates, M.M., Garm, A., Theobald, J.C., Thompson, S.H., Nilsson, D.-E. (2006) The spec-ral sensitivity of the lens eyes of a box jellyfish, *Tripedalia cystophora* (Conant). J. Exp. Biol. 209, 3758–3765.

Conant, F.S. (1898) The Cubomedusae. A Dissertation Presented for the Degree of Doctor of Philosophy, in the Johns Hopkins University, 1897. Johns Hopkins Press, Baltimore.

Cornelius P.F.S. Fenner PJ, Hore R (2005) *Chiropsalmus maculatus* sp. nov., a cubomedusa from the Great Barrier Reef. Mem Qld Mus 51:399–405.

Cutress, C.E., Studebaker, J.P. (1973) Development of the Cubomedusae, *Carybdea marsupialis*. Proc. Assoc. Isl. Mar. Labs. Carib. 9, 25.

Endean, T.R., Rifkin, J. (1975) Isolation of different types of nematocyst from the cubomedusan *Chironex fleckeri*. Toxicon 13, 375-376.

Ekström, P., Garm, A., Palsson, J., Vihtelic, T.S., Nilsson, D.E. (2008) Immunohistochemical evidence for multiple photosystems in box jellyfi sh. Cell Tissue Res 333:115–124.

Fenner, P.J., Harrison, S.L. (2000) Irukandji and *Chironex fleckeri* jellyfish envenomation in tropical Australia. Wilderness Environ. Med. 11, 223–240.

Flecker, H. (1957a) Further notes on Irukandji stings. Med. J. Aust. 5, 9.

Flecker, H. (1957b) Injuries produced by marine organisms in tropical Australia. Med. J. Aust.

Gaillard, C., Goy, J., Bernier, P., Bourseau, J.P., Gall, J.C., Barale, G., Buffetaut, E., Wenz, S. (2006) New jellyfish taxa from the Upper Jurassic lithographic limestones of Cerin (France): taphonomy and ecology. Palaeontology (Oxford) 49, 1287–1302.

Garm, A., Coates, M.M., Gad, R., Seymour, J., Nilsson, D.-E. (2007a) The lens eyes of the box jellyfish Tripedalia cystophora and Chiropsalmus sp. are slow and color-blind. J. Comp. Physiol. A 193, 547–557.

Garm, A., O'Connor, M., Parkefelt, L., Nilsson, D.-E. (2007b) Visually guided obstacle avoidance in the box jellyfish Tripedalia cystophora and Chiropsella bronzie. J. Exp. Biol. 210, 3616-3623.

Garm, A., Andersson, F., Nilsson, D.E.2 (2008) Unique structure and optics of the lesser eyes of the box jellyfish Tripedalia cystophora. Vision Res. 48, 1061–1073.

Garm, A.L., Bielecki, J., Petie, R., Nilsson, D.-E. (2012) Opposite patterns of diurnal activity in the box jellyfish *Tripedalia cystophora* and *Copula sivickisi*. Biol. Bull. 222, 35-45.

Gershwin, L. (2005a) Two new species of jellyfishes (Cnidaria: Cubozoa: Carybdeida) from tropical Western Australia, presumed to cause Irukandji syndrome. Zootaxa 1084, 1–30.

Gershwin, L. (2005b) *Carybdea alata auct.* and *Manokia stiasnyi*, reclassification to a new family with description of a new genus and two new species. Mem. Queensl. Mus. 51, 501–523

Gershwin, L. (2005c) Taxonomy and Phylogeny of Australian Cubozoa (Ph.D. thesis). James Cook University, Townsville, Queensland.

Gershwin, L. (2006a) Nematocysts of the Cubozoa. Zootaxa 1232, 1–57.

Gershwin, L., Richardson, A., Winkel, K., Fenner, P., Lippmann, J., Hore, R., Avilasoria, H., Brewer, D., Kloser, R., Steven, A., Condie, S. (2013) Chapter One-Biology and Ecology of Irukandji Jellyfish (Cnidaria: Cubozoa). Advances in Marine Biology. Volume 66, 2013, Pages 1-85.

Gordon, M., Hatcher, C., Seymour, J. (2004) Growth and age determination of the tropical Australian cubozoan *Chiropsalmus sp*. Hydrobiologia 530/531, 339–345.

Gordon, M., Seymour, J. (2009) Quantifying movement of the tropical Australian cubozoan *Chironex fleckeri* using acoustic telemetry. Hydrobiologia 616:87–97.

Grimes, C.B., Kingsford, M.J. (1996) How do estuarine and riverine plumes of different sizes infl uence fish larvae: do they enhance recruitment? Mar Freshw Res 47:191–208.

Habdija I., Primc Habdija B., Radanović I., Špoljar M., Matoničkin Kepčija R., Vujčić Karlo S., Miliša M., Ostojić A., Sertić Perić M. (2011) Protista – Protozoa; Metazoa – Invertebrata. 1. izdanje. Zagreb: Alfa d.d.

Haeckel, E.H. (1879) Das System der Medusen: Erster Theil einer Monographie der Medusen. G. Fischer, Jena.

Hamner, W.M., Jones, M.S., Hamner, P.P. (1995) Swimming, feeding, circulation and vision in the Australian box jellyfish, Chironex fleckeri (Cnidaria, Cubozoa). Mar. Freshw. Res. 46, 985–990.

Hartwick, R.F. (1991a) Observations on the anatomy, behaviour, reproduction and life cycle of the cubozoan *Carybdea sivickisi*. Hydrobiologia 216/217, 171–179.

Johnson, R.G., Richardson Jr., E.S. (1968) The Essex fauna and medusae. Fieldiana (Geology) 12, 109–115.

Jouiaei, M., Yanagihara, A.A., Madio, B., Nevalainen, T.J., Alewood, P.F., Fry, B.G. (2015) Ancient Venom Systems: A Review on Cnidaria Toxins. *Toxins* 2015. *7*. pp. 2251-2271.

Kawamura, M., Ueno, S., Iwanaga, S., Oshiro, N., 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 Biol. Ecol. 50, 37–42.

Kingsford, M.J., Seymour, J.E., O'Callaghan, M.D. (2012) Abundance patterns of cubozoans on and near the Great Barrier Reef. Hydrobiologia 690, 257–268.

Kingsford, M.J., Pitt, K.A., Gillanders, B.M. (2000) Management of jellyfish fisheries, with special reference to the Order Rhizostomeae. Oceanogr Mar Biol Annu Rev 38:85–156.

Kingsford, M..J., Mooney, C.J. (2014) Chapter 12: The Ecology of Box Jellyfishes (Cubozoa). ARC Centre of Excellence for Coral Reef Studies and the School of Marine and ropical Biology, James Cook University, Townsville, QLD 4811, Australia.

Kinsey, B.E. (1986) Barnes on Box Jellyfish. Sir George Fisher Centre for Tropical Marine Studies, James Cook University, Townsville.

Kinsey, B.E. (1988) More Barnes on Box Jellyfish. Sir George Fisher Centre for Tropical Marine Studies, James Cook University, Townsville.

Lai, C. (2010) Ecological study of the box jellyfi sh, *Carybdea rastonii* (Cnidaria: Cubozoa), in the coastal waters of eastern Taiwan. National Sun Yat-sen University, Taiwan.

Lee, H., Kwon, Y.C., Kim, E. (2016) Jellyfish Venom and Toxins: A Review. Marine and Freshwater Toxins. pp. 341-358.

Lewis, C., Long, T.A.F. (2005) Courtship and reproduction in *Carybdea sivickisi* (Cnidaria: Cubozoa). Mar. Biol. 147, 477–483.

Lewis, C., Kubota, S., Migotto, A.E., Collins, A.G. (2008) Sexually dimorphic cubomedusa *Carybdea sivickisi* (Cnidaria: Cubozoa) in Seto, Wakayama, Japan. Pub. Seto Mar. Biol. Lab. 40, 1–8.

Lynam, C.P., Hay, S.J., Brierley, A.S. (2005a) Jellyfish abundance and climatic variation: contrasting responses in oceanographically distinct regions of the North Sea, and possible implications for fisheries. J Mar Biol Assoc UK 85:435–450.

Lynam, C.P., Heath, M.R., Hay, S.J., Brierley, A.S. (2005b) Evidence for impacts by jellyfish on North Sea herring recruitment. Mar Ecol Prog Ser 298:157–167.

Martin, V.J. (2004) Photoreceptors of cubozoan jellyfish. Hydrobiologia 530/531, 135–144.

Marques, A.C., Collins, A.G. (2005) Cladistic analysis of Medusozoa and Cnidarian evolution. Invertebrate Biology 123(1): 23–42.

Matsumoto, G.I. (1995) Observations on the anatomy and behaviour of the cubozoan *Carybdea rastonii* Haacke. Mar. Freshw. Behav. Phy. 26, 139–148.

Nagai, H. (2003) Recent progress in jellyfish toxin study. J. Health Sci. 49, 337–340.

Nogueira, M., Jr., Haddad, M.A. (2008) The diet of cubomedusae (Cnidaria, Cubozoa) in SouthernBrazil. Braz J Oceanogr 56:157–164.

Okada, Y.K. (1927) Note sur l'ontogénie de *Carybdea rastonii* Haacke. Bulletin Biologique de la France Tome 61, 241–249.

Orellana, E.R., Collins, A.G. (2011) First report of the box jellyfish *Tripedalia cystophora* (Cubozoa: Tripedaliidae) in the continental USA, from Lake Wyman, Boca Raton, Florida. Mar Biodivers Rec 4:13.

Östman, C. (2000) A guideline to nematocyst nomenclature and classification, and some notes on the systematic value of nematocysts. Scientia Marina. 64. pp. 31-46.

Pearse, J.S., Pearse, V.B. (1978) Vision in cubomedusan jellyfishes. Science 199, 458.

Petie, R., Garm, A., Nilsson, D.E. (2011) Visual control of steering in the box jellyfi sh *Tripedalia cystophora* . J Exp Biol 214:2809–2815.

Ramasamy, S., Isbister, G.K., Seymour, J.E., Hodgson, W.C. (2004) The in vivo cardiovascular effects of box jellyfish *Chironex fleckeri* venom in rats: efficacy of pre-treatment with antivenom, verapamil and magnesium sulphate. Toxicon 43, 685–690.

Rifkin, J. (1993) The amazing nematocyst. SPUMS Journal Vol 23 No 2. pp. 107-111.

Salvini-Plawen L.V. (1978) On the origin and evolution of the lower metazoa. Z. Zool. Syst. Evol. Forsch. 16: 40-88.

Sa´nchez-Rodrı´guez, J., Torrens, E., Segura-Puertas, L. (2006) Partial purification and characterisation of a novel neurotoxin and three cytolysins from the box jellyfish (*Carybdea marsupialis*) nematocyst venom. Archives of Toxicology 80, 163–168.

Satterlie, R.A. (2002) Neuronal control of swimming in jellyfish: a comparative story. Can. J. Zool. 80, 1654-1669.

Satterlie, R., Nolen T. (2001) Why do cubomedusae have only four swim pacemakers? J. Exp. Biol. 204(Pt 8):1413–9.

Seymour, J.E., Carrette, T.J., Sutherland, P.A. (2004) Do box jellyfish sleep at night? Med J Aust 181:707–707.

Shorten, M., Davenport, J., Seymour, J.E., Cross, M.C., Carrette, T.J., Woodward, G., Cross, T.E. (2005) Kinematic analysis of swimming in Australian box jellyfish, *Chiropsalmus* sp. and *Chironex fleckeri* (Cubozoa, Cnidaria: Chirodropidae). J Zool 267:371–380.

Sötje, I., Neues, F., Epple, M., Ludwig, W., Rack, A., Gordon, M., Boese, R., Tiemann, H. (2011) Comparison of the statolith structures of *Chironex fleckeri* (Cnidaria, Cubozoa) and *Periphylla periphylla* (Cnidaria, Scyphozoa): a phylogenetic approach. Mar Biol 158:1149–1161.

Stangl, K., Salvini-Plawen, L.V., Holstein, T.W. (2002) Staging and induction of medusa metamorphosis in *Carybdea marsupialis* (Cnidaria, Cubozoa). Vie Milieu 52, 131–140.

Stewart, S.E. (1996) Field behavior of *Tripedalia cystophora* (Class Cubozoa). Mar. Freshw. Behav. Phy. 27, 175–188.

Straehler-Pohl, I., Jarms, G. (2005) Life cycle of *Carybdea marsupialis* Linnaeus, 1758 (Cubozoa, Carybdeidae) reveals metamorphosis to be a modified strobilation. Mar. Biol. (Berlin) 147, 1271–1277.

Straehler-Pohl, I., Jarms, G. (2011) Morphology and life cycle of *Carybdea morandinii*, sp. nov. (Cnidaria), a cubozoan with zooxanthellae and peculiar polyp anatomy. Zootaxa 2755, 36–56.

Studebaker, J.P. (1972) Development of the cubomedusa, *Carybdea marsupialis* (MSc thesis). University of Puerto Rico, Mayaguez.

Tibballs, J. (2006) Australian venomous jellyfish, envenomation syndromes, toxins and therapy. Toxicon 48, 830–859.

Ueno, S., Imai, C., Mitsutani, A. (1995) Fine growth rings found in statolith of a cubomedusa *Carybdea rastoni*. J. Plankton Res. 17, 1381–1384.

Ueno, S., Mitsumori, S.-I., Noda, M., Ikeda, I. (2000) Effect of comparative lightness of obstacles on swimming behavior of *Carybdea rastoni* (Cnidaria; Cubozoa). J. Nat. Fish. Univ. 48, 255-258 (in Japanese, with English abstract).

Underwood, A.H., Seymour, J.E. (2007) Venom ontogeny, diet and morphology in *Carukia barnesi*, a species of Australian box jellyfish that causes Irukandji syndrome. Toxicon 49, 1073-1082.

Werner, B. (1973) New investigations on systematics and evolution of the class Scyphozoa and the phylum Cnidaria. Pub. Seto Mar. Biol. Lab. 20, 35–61.

Williamson, J.A., Fenner, P.J., Burnett, J.W., Rifkin, J. (1996) Venomous and Poisonous Marine Animals: A Medical and Biological Handbook. NSW University Sydney, Australia, pp. 1-504.

Winter, K.L., Isbister, G.K., Schneider, J.J., Konstantakopoulos, N., Seymour, J.E., Hodgson, W.C. (2008) An examination of the cardiovascular effects of an 'Irukandji' jellyfish, *Alatina nr mordens*. Toxicol. Lett. 179, 118–123.

Yamaguchi, M., Hartwick, R. (1980) Early life history of the sea wasp, *Chironex fleckeri* (Class Cubozoa). In: Tardent, P., Tardent, R. (Eds.), Developmental and Cellular Biology of Coelenterates. Elsevier/North Holland Biomedical Press, Amsterdam, pp. 11–16.