プランクトンとして出現する寄生・共生性カイアシ類

誌名	日本プランクトン学会報
ISSN	03878961
著者名	伊東,宏
発行元	日本プランクトン学会
巻/号	53巻1号
掲載ページ	p. 53-63
発行年月	2006年2月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council Secretariat

プランクトンとして出現する寄生・共生性カイアシ類
—サフィレラ型カイアシ類を中心に—

伊東　宏

株式会社　水土舎　〒214-0038 川崎市多摩区生田 8-11-11

Parasitic and commensal copepods occurring as planktonic organisms with special reference to *Saphirella*-like copepods

HIROSHI ITOH

Suidosha Co., Ltd., 8-11-11 Ikuta, Tama-ku, Kawasaki 214-0038, Japan
Corresponding author: itoh@suidosha.co.jp

Abstract Many species of parasitic and commensal copepods have a planktonic phase in their life history. On the basis of the ecological features in the copepodid stages, the following four types of planktonic phase can be recognized:

Type 1: non-feeding type copepodids (especially, adults) occur as plankton. All species belonging to the orders Monstrilloida and Thaumatopsylloida.

Type 2: all copepodid stages occur as plankton. So-called "planktonic" members (*Macrosetella gracilis*, *Sapphirina salpae*, *Ergasilus genuinus*, *Pontoeciella abyssicola* etc.) of the orders Harpacticoida, Poecilostomatoida and Siphonostomatoida.

Type 3: copepodid I and adult (female) stages occur as plankton. Pennellid siphonostomatoids having intermediate hosts.

Type 4: only copepodid I stage occurs as plankton. Many species belonging to the orders Poecilostomatoida and Siphonostomatoida and parasitic members of the order Cyclopoida. *Saphirella*-like copepods are important members in this group.

The term "*Saphirella*-like copepod" indicates the first copepodid stage of the order Poecilostomatoida, which has developed maxillipeds and a cephalothorax formed by fusion of head and first pedigerous somite. All or some species belonging to seven genera of four families have copepodid I stages of this type. *Saphirella*-like copepods occur occasionally in inlet and estuary waters with high abundance (maximum density, 4,771 inds·m^{-3} in Tokyo Bay) and are numerically dominated by species of the genus *Hemicyclops*. The members of *Hemicyclops* have complex interspecific relationships with nektonic and benthic fauna through food-chain and "inhabitation-chain". Occurrence of parasitic and commensal copepods such as *Saphirella*-like copepods in planktonic fauna gives much important information for studies of species-diversity in coastal waters.

Key words: parasitic and commensal copepod, planktonic phase, life history, *Saphirella*, *Hemicyclops*

はじめに

プランクトンとして出現するカイアシ類には，カラヌス目 Calanoida のように生涯にわたって水柱内で浮遊生活を営むもののほかに，一生の大半を他の生物の体や巣孔を棲み場所とし生活史のある時期にだけプランクトンとして出現するものがある．これらの存在は20世紀初頭にはすでに知られていたが（Giesbrecht 1892, Sars 1921, Scott 1894 など），その研究はプランクトン学と寄生虫学の複合領域的分野であることから未解決の問題も多く残されており（大塚ほか 2004），現在でも分類や生活史の分野で発見が相次いでいる（Itoh & Nishida 1991, 伊東 2001, Ho et al. 2003, Ohtsuka et al. 2004a, b など）．

本稿では，本来，寄生または共生性でありながら，プランクトンとして出現するカイアシ類について代表的な分類群を概観するとともに，それらの中で特に内湾や汽水域で多数出現するサフィレラ型カイアシ類について詳しく紹介し，こうしたカイアシ類のプランクトンとしての出現が意味するものについて言及した．

1. プランクトンとして出現する寄生・共生性カイアシ類

カイアシ類にはこれまでに11目（9目とする見解もある）が知られているが，寄生・共生性の種を含むのは，ハルパクチクス目 Harpacticoida，キクロプス目 Cyclopoida，ポエキロストム目 Poecilostomatoida，シフォノストム目 Siphonostomatoida，モンストリラ目 Monstrilloida，タウマトプシルス目 Thaumatopsylloida の6目である（大塚 2005）．寄生・共生性カイアシ類がプランクトンとして出現するのは，生息環境の悪化などにより本来の棲み場所（宿主）を離れる場合 (Itoh & Nishida 1993) や雌を求めて雄が宿主の間を移動する場合 (Do et al. 1984) もあるが，生活史の一環として特定の発育段階に宿主から離れる期間が存在し，その発育段階のものが採集される場合がむしろ一般的といえる．それらの生活史パターンは変化に富み，ノープリウス期からコペポディドⅠ期の途中までプランクトンとして出現しその後成体までを宿主の体内で過ごすもの，宿主との関係がルーズなためノープリウス期から成体に至るまで常にプランクトンとして出現するもの，摂餌を行わない成体のみが生殖のためにプランクトンとして出現するものなど様々である．しかし，実際にプランクトン中におけるその存在が認識されるのは，形態的に識別が困難なノープリウス期よりもグループの形態的特徴が明らかとなるコペポディド期である場合が多い．そうしたことから，ここではプランクトンとして出現する寄生・共生性カイアシ類を，コペポディド期の生態に注目して整理し，それぞれに含まれる分類群を紹介する．

1-1. 摂餌を行わないコペポディド期（特に成体）がプランクトンとして出現するタイプ

モンストリラ目（例：*Monstrilla helgolandica* Claus, 1863：Fig. 1A, B）とタウマトプシルス目（例：*Thaumatopsyllus paradoxus* G. O. Sars, 1913：Fig. 1C, D）がこのタイプに属し，前者では成体，後者ではすべてのコペポディド期がプランクトンとして出現するが，口器を欠き摂餌を行わない．いずれの場合もノープリウス期に宿主に寄生するが，宿主と寄生部位は，前者では多毛類や腹足類 (Boxshall & Halsey 2004)，二枚貝類（大塚私信）の血管内など，また後者ではクモヒトデ類の胃 (Fosshagen 1970, Boxshall & Halsey 2004) である．タウマトプシルス目は Ho et al. (2003) により新しい目として設立されたが，発見当時はモンストリラ目に置かれていた (Sars 1921)．

1-2. すべてのコペポディド期がプランクトンとして出現するタイプ

宿主自体がプランクトンであるか，宿主との関係が常にルーズであることにより，すべてのコペポディド期がプランクトンとして出現する．古くより浮遊性種としてよく知られるハルパクチクス目，ポエキロストム目，シフォノストム目の少数種が該当する．

ハルパクチクス目の *Macrosetella gracilis* (Dana, 1847) (Fig. 1E, F) は藍藻の *Trichodesmium* spp. を餌料とし，特に若いステージではその群体を棲み場所としており (Tokioka & Bieri 1966, Roman 1978)，紅海では藍藻の少ない時期には中層に大型の成体が分布していることが知られる (Böttger-Schnack 1991)．

ポエキロストム目のサフィリナ属 *Sapphirina* はサルパ類の寄生生物として知られ，Furuhashi (1966) はツノダシモモイロサルパ *Pegea bicaudata* (Quoy et Gaimard) に付いていたと考えられる *S. salpae* Claus, 1859 (Fig. 1G) の発育段階について報告しており，Heron (1973) はホンヒメサルパ *Thalia democratica* (Forskål) の体内で *S. angusta* Dana, 1849 が組織を食べる行動を詳しく記載している．

また，同じポエキロストム目で，特に淡水の魚類に寄生するニセエラジラミ科 Ergasilidae は宿主との関係がルーズなためすべてのコペポディド期がプランクトンとして出現する．これらには，交尾後の雌が宿主とルーズな関係でいるものと寄生して離れなくなるものの2つのグループが知られる（大塚ほか 2004）．前者としては

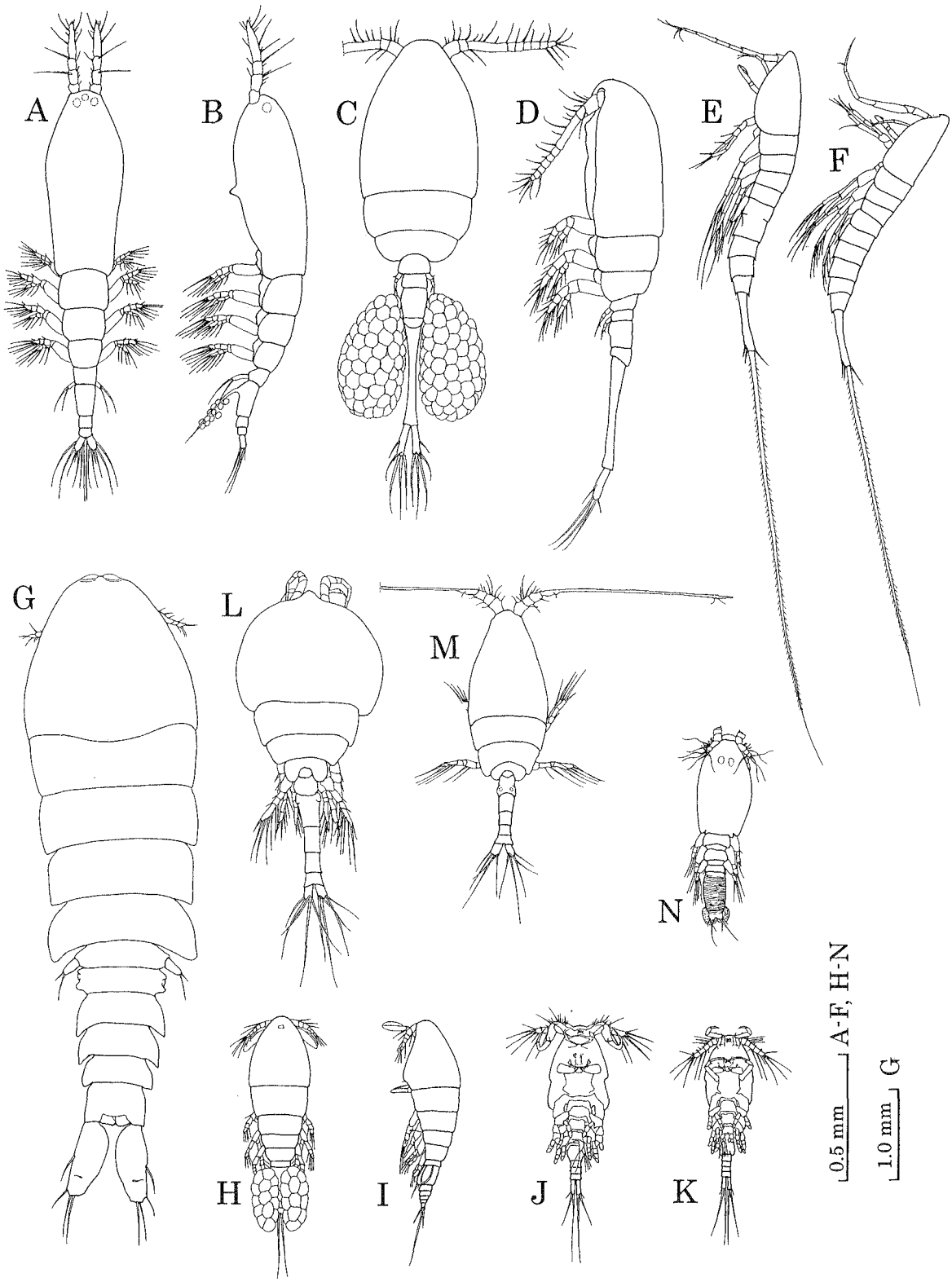

Fig. 1 Parasitic and commensal copepods occurring as plankton (modified from Sars G. O. 1921, Kokubo 1914, Urawa 1980b and Perkins 1983). A. *Monstrilla helgolandica*, female, dorsal; B. female, lateral; C. *Thaumatopsyllus paradoxus*, female, dorsal; D. female, lateral; E. *Macrosetella gracilis*, female, lateral; F. male, lateral; G. *Sapphirina salpae*, female, dorsal; H. *Ergasilus genuinus*, female, dorsal; I. male, lateral; J. *Neoergasilus japonicus*, female, ventral; K. male, ventral; L. *Pontoeciella abyssicola*, female, dorsal; M. male, dorsal; N. *Cardiodectes medusaeus*, preadult female, dorsal.

20世紀初頭，小久保清治(1889–1971)によってわが国の陸水域から記載されたリムノンケア属 *Limnoncaea* が該当し，当初，海産のオンケア科に置かれていたが（小久保 1914）後にニセエラジラミ科に移籍された（小久保 1932）．近年になりさらに詳細な再検討が行われ，既知種4種のうち，雌雄が知られている2種は *Ergasilus genuinus* (Kokubo, 1914) (Fig. 1H, I) および *Thersitina gasterostei* (Pagenstecher, 1861) と，別の属に属することが判明した (Ohtsuka et al. 2004a, b). 一方，後者の例としてはブルーギル *Lepomis macrochirus* Rafinesque などに寄生する *Neoergasilus japonicus* (Harada, 1930) (Fig. 1J, K) が挙げられ，成体の雌は雄と交尾後，魚類の鰭などに寄生し卵を生み続ける（浦和 2004）．このグループには，寄生した成体の雌が頭部を宿主の体に打ち込み，大幅に形態を変えるものも知られている（大塚ほか 2004）．交尾後に宿主に寄生してほとんど動かなくなるこのグループの特徴としては卵嚢が大きくなることが挙げられ，前者の雌が小型の卵嚢をもつのとは対照的である（大塚ほか 2004）．

シフォノストム目にもポントエキエラ属 *Pontoeciella*〔例：*Pontoeciella abyssicola* (T. Scott, 1893)：Fig. 1L, M〕やラタニア属 *Ratania* のように成体やコペポディド期がプランクトンとして出現するものが知られるが，特殊な食性への適応と考えられる管状の口器は本目の他属と同様に認められるものの，その宿主に関する情報はいまだに得られていない (Boxshall & Halsey 2004).

1–3. CI期と成体（雌）がプランクトンとして出現するタイプ

シフォノストム目のペンネラ科 Pennellidae〔例：*Cardiodectes medusaeus* (C. B. Wilson, 1908): Fig. 1N〕がこのタイプに属し，ノープリウスから脱皮したコペポディド期（＝CI期）が浮遊して中間宿主に到達，前額部の糸により宿主に固着するカリムス期を経た後，成体となる．成体は中間宿主上で交尾を行った後，終宿主を探すために雌 (Fig. 1H) のみが泳ぎだし (Schram 1979, Perkins 1983), プランクトンとして出現する．終宿主に到達した雌は頭部の一部を宿主の体内に打ち込み，大幅に形態を変える．中間宿主としては翼足類や魚類，終宿主としてはハダカイワシなどの魚類や海産哺乳類が挙げられ (Boxshall & Halsey 2004), 日本近海では1980年代前半にサンマヒジキムシ (*Pennella* sp.) が大発生し注目された（長澤 2003）．筆者は終宿主に到達する前の成体と考えられるカイアシ類を太平洋沿岸中層から採集されたプランクトン試料から多数見いだしたことがある．

1–4. CI期のみがプランクトンとして出現するタイプ

上記以外の寄生・共生性カイアシ類，すなわちポエキロストム目とシフォノストム目の大部分およびキクロプス目の一部の種では，ノープリウスから脱皮したCI期は宿主を探して到達しなければならない発育段階であり，少なくとも一時的にはプランクトンとして出現する可能性がある．成体が寄生生活に適応し体節や付属肢すら分からないような種であっても，CI期ではこれらが明瞭であり自由生活に適した形態をしている (Izawa 1969, 1986b, Ooishi 1980 など)．これらのうち，内湾や河口域などでプランクトンとして多く出現するのは，後に述べるように，ポエキロストム目のCI期で特にサフィレラ型カイアシ類と呼ばれるもの（例：*Hemicyclops gomsoensis* Ho & Kim, 1991: Fig. 2A, B）である．以下にこれについて詳しく述べる．

2. サフィレラ型カイアシ類について

2–1. サフィレラ型カイアシ類とは

"*Saphirella*-like" という表現は，Humes & Cressey (1960) が二枚貝の外套腔に生息するポエキロストム目の一種，*Leptinogaster major* (Williams, 1907) の生活史に関する論文の中で用いたのが最初と考えられる．その後，Humes (1986), Gooding (1963), Izawa (1986a, b, 1991) などによるポエキロストム目カイアシ類の発育段階の研究において，次に述べるような特徴をもつCI期について *Saphirella*-like CI あるいは *Saphirella*-like copepod（ここでいう"サフィレラ型カイアシ類"）という表現が使われてきた：①頭部と第一胸節が完全または不完全に融合し，頭胸部 (cephalothorax) を形成する (Fig. 2A), 前体部2節，後体部3節；②顎脚は4節からなり，第2節が最も長く2本の刺毛をもち，第3節は短く1本の長い刺毛をもち，末端節は長い爪状で先端部は分岐 (Fig. 2D). こうしたサフィレラ型のCI期の形態的特徴は，図示したヘミキクロプス属 *Hemicyclops* 以外にも，後に述べるように，ポエキロストム目の複数の科で認められる．

サフィレラ型カイアシ類としてCI期にプランクトン生活をする *H. gomsoensis* の生活史（伊東 2003）を Fig. 3 に示す．本種の場合，河口域などの水柱中でノープリウス期を過ごし，CI期に脱皮後，アナジャコやヤマトオサガニといった十脚目甲殻類の巣孔に侵入し成体までをその中で過ごす．巣孔に侵入する前のCI期は，ノープリウス期の浮遊生活からコペポディド期の共生生活への移行期にあたり，浮遊生活を行うことにより，適切な着

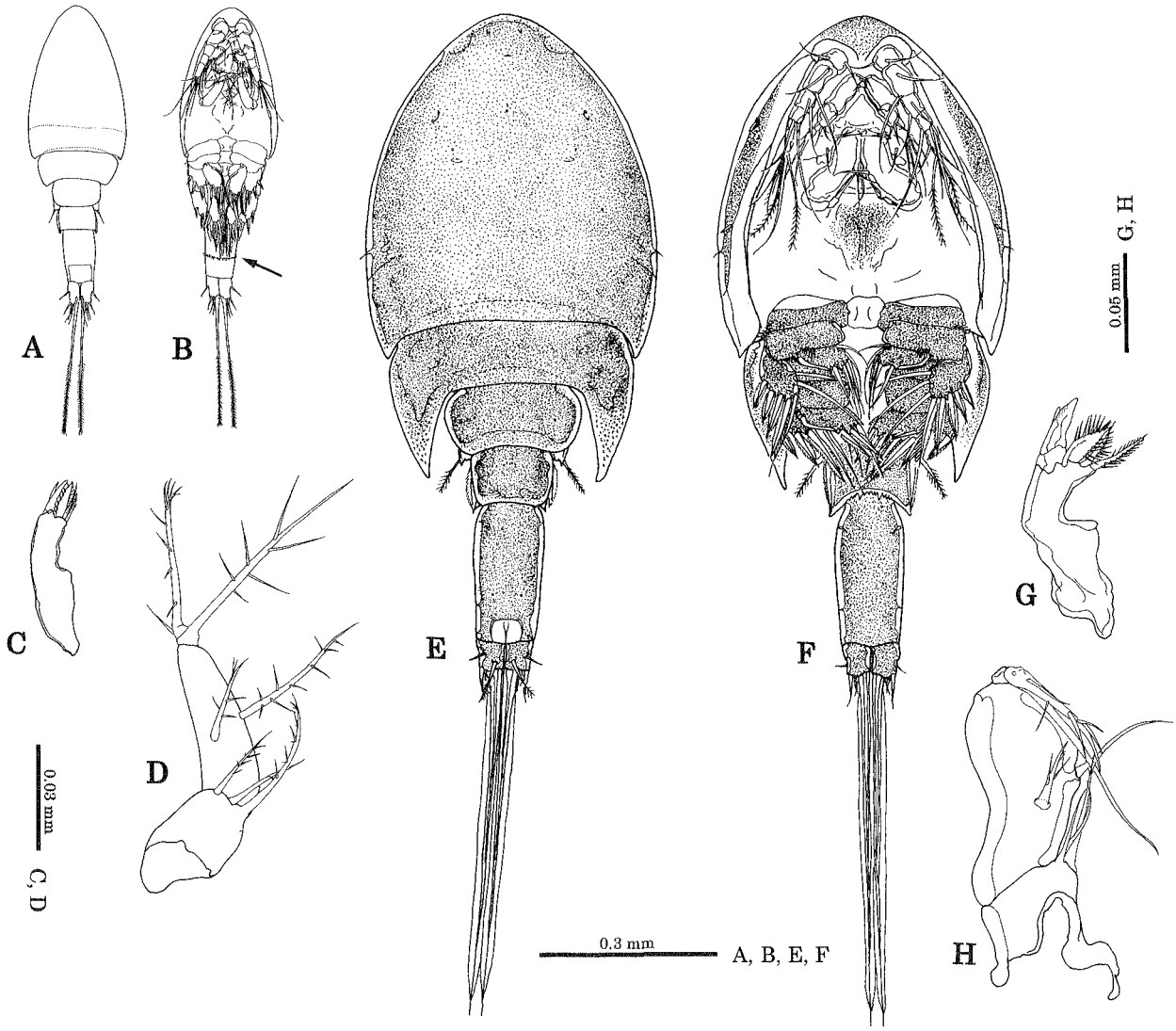

Fig. 2. A. *Saphirella*-like copepod (=CI of *Hemicyclops gomsoensis*), dorsal; B. ventral; C. mandible; D. maxilliped; E. giant "*Saphirella*", dorsal; F. ventral; G. mandible; H. maxilliped. Arrow indicates a transverse row of denticules on ventral surface of anal somite.

底場所を捜索していると考えられる．

なお，"*Saphirella*-like copepod" の "*Saphirella*" は，T. Scott がギニア湾より得られたカイアシ類，*Saphirella abyssicola* のために 1894 年に設立した属名である．本属として種小名が与えられている種は 6 種あるが (Gooding 1988)，少なくともその一部はここでいう "サフィレラ型カイアシ類" であることは Gurney (1944) が指摘するところである．しかし，本属の模式種とされた *S. abyssicola* やモルジブ諸島から報告された *S. tropica* Wolfenden, 1906 といった 1 mm を超える大型種については，本来の棲み場所に着底できずに巨大化したポエキロストム目の幼体の可能性が指摘されている (Gurney 1944, Gooding 1988)．このような "巨大サフィレラ" は日本近海でも採集されることがあり，1994 年 11 月に豊後水道から採集された標本（大塚 未発表）を *H. gomsoensis* の CI 期に並べて図示した (Fig. 2)．体節数 (Fig. 2E) や付属肢の棘，刺毛数 (Fig. 2F, H) のみならず，属などの特徴が現れる上顎の付属物 (Fig. 2G) にいたるまで *H. gomsoensis* の CI 期と全く同様であるが，第二胸節の後端は左右後方に翼状に延び，体長は 1.1 mm で *H. gomsoensis* の 2 倍以上に達し，外骨格はよほど力を入れない限り潰すことはできないほど強固で，表面に小さな窪みが無数にみられる．また，*H. gomsoensis* の CI 期には CII 期に脱皮する際分節する肛門節の腹面の分節位置に鋸歯状の突起列（Fig. 2B，矢印）がみられるが，豊後水道の標本にはそれがないといった特徴が

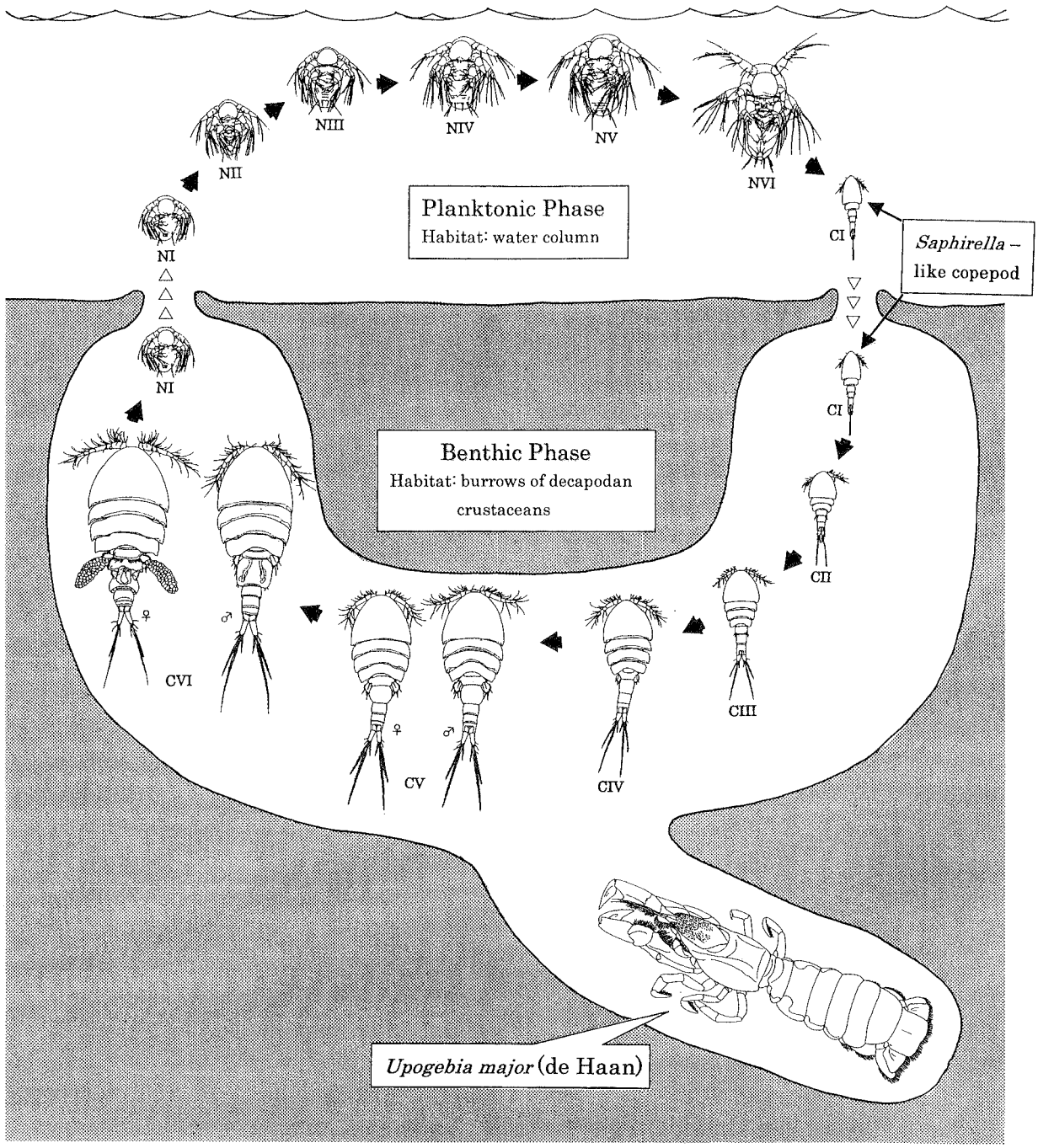

Fig. 3. Life history of *Hemicyclops gomsoensis* (modified from Itoh 2003). NI-VI. naupliar stages; CI-V. copepodid stages; CVI. adult stage.

あった (Fig. 2F). こうした"巨大サフィレラ"の正体は, Nicholls (1944), Gurney (1944), Gooding (1988) などにより議論されてきたが, T. Scott による発見以来一世紀以上を経た今も謎に包まれたままである.

2-2. ポエキロストム目の生活史戦略におけるサフィレラ型カイアシ類の意義

ポエキロストム目カイアシ類の中で, サフィレラ型のCI期を有するのはどのような種であろうか? Table 1に近年までに明らかにされたポエキロストム目カイアシ類の卵やノープリウス, CI期の形態に関する情報をまとめた.

サフィレラ型カイアシ類の特徴である頭胸部とよく発達した顎脚は, クラウジジウム科 Clausidiidae のヘミキクロプス属, コンキリウルス属 *Conchyliurus*, レプ

Table 1. *Comparison of selected characters in early developmental stages of poecilostomatoid copepods.*

nd: no data.

Family	Species	Host	Egg size (μm)	Trophic type in naupliar stages	Number of naupliar stages	*Saphirella*-like characters		Reference
						Formation of cephalothorax in CI stage	Developed maxilliped in CI stage	
Anthessiidae	*Neanthessius renicolis* Izawa	Gastropoda	170×130	Lecithotrophic	5	—	—	Izawa 1986b
	Panaietis ymagutii Izawa	Gastropoda	145×134	Lecithotrophic	5	—	—	Izawa 1986b
Chondracanthidae	*Acanthochondria yui* Shiino	Pisces	201×175	nd	nd	—	—	Izawa 1986b
	Praecidochondria setoensis Izawa	Pisces	145	Lecithotrophic	3	—	—	Izawa 1986b
	Pseudacanthocanthopsis apoginis Yamaguti & Yamasu	Pisces	120	Lecithotrophic	3	—	—	Izawa 1986b
Clausidiidae	*Conchyliurus quintus* Tanaka	Bivalvia	73	Feeding	6	+	+	Itoh 2003, Kim 1994
	Giardella callianassae Canu	Decapoda	80	nd	nd	+	+	Canu 1888
	Hemicyclops ctenidis Ho & Kim	Polychaeta	57	nd	nd	+	+	Itoh 2003, Kim & Ho 1992
	Hemicyclops gomsoensis Ho & Kim	Decapoda	58	Feeding	6	+	+	Itoh 2003
	Hemicyclops japonicus Itoh & Nishida	Stomatopoda?	33	Feeding	6	+	+	Itoh & Nishida 1995, 1997
	Hemicyclops saxatilis Ho & Kim	Decapoda	nd	Feeding	nd	+	+	Itoh 2003
	Hemicyclops spinulosus Itoh & Nishida	Polychaeta	79	Feeding	6	+	+	Itoh 2003
	Hemicyclops tanakai Itoh & Nishida	Decapoda	78	Feeding	nd	+	+	Itoh 2003
	Leptinogaster major (Williams)	Bivalvia	47–57	nd	nd	+	+	Humes 1986
Corycaeidae	*Corycaeus affinis* McMurrich	zooplankton	60–80	Feeding	6	—	nd	Koga 1984, Gibson & Grice 1978
Ergasilidae	*Neoergasilus japonicus* Harada	Pisces	80	Feeding	6	—	—	Urawa et al. 1980a, b
Gastrodelphyidae	*Gastrodelphys fernaldi* Dudley	Polychaeta	260×180	Lecithotrophic	2	nd	nd	Dudley 1964
	Sabellacheres gracilis Michael Sars	Polychaeta	180×120	Lecithotrophic	4?	nd	nd	Dudley 1964
	Sabellacheres illgi Dudley	Polychaeta	360×190	Lecithotrophic	4?	—	—	Dudley 1964
Lichomolgidae	*Doridicola sepiae* (Izawa)	Cephalopoda	50	Feeding	6?	nd	nd	Izawa 1986b
	Doridicola longicauda (Claus)	Cephalopoda	nd	nd	nd	—	+	Costanzo et al. 1994
	Lichomolgus canui G. O. Sars	Ascidiacea	50×45	Feeding	6	—	+	Costanzo 1969
	Nasomolgus firmus Humes & Ho	Polychaeta	78–80	Feeding	6?	nd	nd	Izawa 1986b
Myicolidae	*Ostrincola koe* Tanaka	Bivalvia	130	Lecithotrophic	5	—	—	Ko 1969, Ko et al. 1974
	Midicola pontica Sowinsky	Bivalvia	192–210	Lecithotrophic	6	—	—	Do et al. 1984
Mytilicolidae	*Mytilicola intestinalis* Steuer	Bivalvia	130–150	Lecithotrophic	3	—	—	Costanzo 1959
Nereicolidae	*Selioides bocqueti* Carton	Polychaeta	120×100	Lecithotrophic	2	nd	nd	Carton 1964
Oncaeidae	*Oncaea venusta* Philippi	zooplankton	40–60	Feeding	6	—	nd	Koga 1984
Philichthyidae	*Colobomatus pupa* Izawa	Pisces	120×80	Lecithotrophic	5	—	—	Izawa 1975
Philoblennidae	*Philoblenna arabici* Izawa	Gastropoda	130×120	Lecithotrophic	6?	+	+	Izawa 1986b
Rhynchomolgidae	*Critomolgus anthopleurus* Kim	Actiniaria	nd	nd	nd	+	+	Kim 2003
Sabelliphilidae	*Herrmannella rostrata* Canu	Bivalvia	nd	Feeding	6	—	—	Costanzo & Calafiore 1985
	Modiolicola insignis Aurivillius	Bivalvia	55	Feeding	6	—	+	Costanzo 1984
	Paranthessius anemoniae Claus	Actiniaria	48	Feeding	6	—	—	Briggs 1977, Costanzo et al. 1996
Sarcotacidae	*Sarcotaces pacificus* Komai	Pisces	140×110	Lecithotrophic	5	—	—	Izawa 1973
Taeniacanthidae	*Taeniacanthus lagocephali* Pearse	Pisces	68	Feeding	6?	+	+	Izawa 1986a
	Taeniastrotos pleuronichthydis (Yamaguti)	Pisces	80	Feeding	6?	+	—	Izawa 1986b
Tegobomolochidae	*Tegobomolochus nasicola* Izawa	Pisces	104×92	Feeding	6?	nd	nd	Izawa 1986b

ティノガスター属 *Leptinogaster*, ギアルデラ属 *Giardella*, フィロブレンナ科 Philoblennidae のフィロブレンナ属 *Philoblenna*, リンコモルグス科 Rhynchomolgidae のクリトモルグス属 *Critomolgus*, テニアカンサス科 Taeniacanthidae のテニアカンサス属 *Taeniacanthus* にみられる (Table 1). また, サフィレラ型カイアシ類からは外れるが, 2つの特徴のうちいずれか一方をもつものもある. リコモルグス科 Lichomolgidae やサベリフィルス科 Sabelliphilidae にはよく発達した顎脚を持つ種が知られ, テニアカンサス科の *Taeniastrotos pleuronichthydis* (Yamaguti, 1939) は頭胸部を形成する (顎脚は存在するものの, 形態が異なる).

サフィレラ型カイアシ類などの顎脚は, Fig. 2D に示すように長い刺毛が多数みられることから懸濁物食性に適応し, 長期間の浮遊生活を可能にしていると考えられるが (Itoh & Nishida 1995, 伊東 2001), 寄生・共生生活に入った CII 期には著しく形態が変化し, 痕跡的になる種もある (Humes 1986, Kim 1994 など). CI 期におけるこのような顎脚は, Table 1 に示したようにフィロブレンナ科を除けばいずれも小型卵 (< ca. 110 μm: Izawa 1987 参照) をもつ種に共通している. こうした小型卵をもつものは, ノープリウス期においても摂餌を行うことができ浮遊生活に適応しており, 6期のステージを経て CI 期となる. 一方, 大型卵 (> ca. 110 μm) をもつ種の多くは CI 期において顎脚が未発達であり, ノープリウス期では摂餌を行わずに栄養を卵黄に依存しいくつかのステージを省略する種があり (Table 1, Izawa 1987 参照), 小型卵のものに比べてノープリウス期の体長の増加率は小さく, 発育時間が短いことが知られている (Izawa 1987).

小型卵—摂餌を行うノープリウス期—発達した顎脚のサフィレラ型 CI 期をもつ種の生活史 (Fig. 3) は卵から孵化して宿主に到達するまでの間に危険を負いながらもプランクトン生活により広く分散することに適した生活史であり, 大型卵—卵黄により栄養をまかなうノープリウス期—顎脚が未発達の CI 期をもつ種の生活史は浮遊期間を減じて孵化した場所周辺の宿主へ到達することに適した生活史と考えられる. 両者は対極をなす生活史戦略であり, サフィレラ型カイアシ類はその一翼を担っていると考えられる (伊東 2003).

2-3. 東京湾・多摩川河口域で採集されるサフィレラ型カイアシ類

内湾や河口域にサフィレラ型カイアシ類がプランクトンとして多数採集されることは, プリマス沿岸で Gurney (1944) により, 北アメリカ西岸の河口域で Lee (1978) により報告されており, それらはヘミキクロプス属などポエキロストム目カイアシ類の CI 期と考えられてきた. 筆者らは 1986 年 8 月と 1987 年 2 月に東京湾 (Itoh & Nishida 1991), さらに 2000 年 8 月に多摩川河口域 (伊東 2001) でその正体の解明を含めた調査を実施した. プランクトンとして採集された寄生・共生性カイアシ類のうちサフィレラ型カイアシ類が占める割合は, 東京湾では 2 回の調査ともに 98%以上に, 多摩川河口域では 55%に達した (多摩川河口域ではニセエラジラミ科のコペポディド期が約 40%を占めた). サフィレラ型カイアシ類の個体数密度は, 東京湾の場合海底から 10m の間に均一に分布していたと仮定すると最高 4,771 個体・m^{-3}, 多摩川河口の場合でも川底から水面まで均一に分布していたと仮定すると最高 255 個体・m^{-3} に達した. また, それらには, 東京湾, 多摩川河口あわせて 11 種が識別され, 飼育実験や宿主からの採集などにより, 8 種がヘミキクロプス属 (*H. ctenidis* Ho & Kim, 1990, *H. gomsoensis*, *H. japonicus* Itoh & Nishida, 1993, *H. saxatilis* Ho & Kim, 1991, *H. spinulosus* Itoh & Nishida, 1998, *H. tanakai* Itoh & Nishida, 2002 および不明種 2 種), 2 種がコンキリウルス属 (*C. quintus* Tanaka, 1961, *C. mactrae* Avdeev, 1977?) であり, 個体数が卓越する種は東京湾が *H. japonicus*, 多摩川河口が *H. gomsoensis* であることが判明した (Itoh & Nishida 1991, 伊東 2001, 2003).

ヘミキクロプス属カイアシ類は, 極域を除く世界各地の沿岸域から現在までに 39 種が報告されており, このうちの 25 種については他の無脊椎動物の体表または巣孔から発見されている. 宿主となる動物は, 海綿動物門 1 種, 刺胞動物門 2 種, 環形動物門 5 種, 軟体動物門 2 種, 節足動物門 21 種が知られ, このうち環形動物では多毛類が 4 種, 節足動物ではアナジャコ下目が 14 種で, 干潟で巣孔を掘って生息するものが多い (Humes 1984, 伊東 2003). これらの生息域である干潟は, 一般に干出や塩分の激しい変化など厳しい環境変動にさらされており, 特に河口干潟などでは増水により宿主ともに局所的に個体群が流失してしまうこともある. こうした環境で生息するヘミキクロプス属にとって, サフィレラ型の CI 期のような浮遊に適した幼体をもつことは分散や加入を通じメタ個体群の維持に役立っていることが考えられる (伊東 2003).

3. プランクトン中にみられる寄生・共生性カイアシ類が意味するもの

プランクトン中にみられる寄生性・共生性カイアシ類

は，成体はいうまでもなく幼体であっても，その海域における寄生性・共生性カイアシ類の生物相の一部を示している場合が多い．上述のように筆者らは東京湾および多摩川河口域において11タイプのサフィレラ型カイアシ類を見いだしたが，それらはすべて個別の種であり，*Hemicyclops ctenidis* と *Conchyliurus quintus* 以外は我々が調査を開始した時点(Itoh & Nishida 1991)で日本からは知られておらず，3種の新種(Itoh & Nishida 1993, 1998, 2002)も含まれていた．寄生性・共生性カイアシ類のうち，高い頻度でプランクトン中に出現するのはサフィレラ型カイアシ類のように限られたグループであるが，プランクトン調査の結果として得られるこれらの出現情報は，発見しにくい寄生性・共生性カイアシ類を探す鍵になる．

また，プランクトン中の寄生性・共生性カイアシ類の出現は，調査海域と周辺におけるそれらの宿主やその生息環境の存在も示唆している．東京湾および多摩川河口にサフィレラ型カイアシ類として出現するヘミキクロプス属やコンキリウルス属の宿主はイトメ *Tylorrhynchus heterochaetus* (Quatrefages)，アサリ *Ruditapes philippinarum* (Adams & Reeve)，アナジャコ *Upogebia major* (de Haan)，ニホンスナモグリ *Nihonotrypaea japonica* (Ortmann) やヤマトオサガニ *Macrophthalmus japonicus* (de Haan) などであり（伊東 2001），それらの生息場所は東京湾内ではわずかに残された干潟である（風呂田 1997）．また，これらのカイアシ類は，宿主以外の生物すなわち，餌生物や捕食者とも関係をもって生活している．たとえばアナジャコやヤマトオサガニの巣孔で生活している *H. gomsoensis* の場合，餌生物としては巣孔に吸い込まれるなどして供給される付着珪藻，線虫，他の小型カイアシ類などが，また捕食者としては巣孔に侵入してくるエドハゼ *Chaenogobius macrognathus* (Bleeker) やマサゴハゼ *Pseudogobius masago* (Tomiyama) が挙げられる（伊東 2003）．このうち，捕食者のエドハゼはレッドデータブック（環境省野生生物課 2003）では絶滅危惧IB類（近い将来における絶滅の危険性が高い種）にランクされている．

浮遊性カイアシ類はプランクトンの中でも現存量が高く，生物生産の要素としての重要性から多くの研究がなされてきた．一方で，プランクトンとして出現する寄生・共生性カイアシ類は少数派であり，これらをまとめた図鑑もなく同定・計数する立場からすればむしろやっかいな存在でもあった．しかし，それらは食物連鎖だけでなく“棲み込み連鎖”（西平 1992, 1996）を通じて他の生物と複雑なつながりをもつグループであり，水域の生物多様性を明らかにする上で，極めて重要な情報を実は携えているのである．

謝　辞

本稿をまとめるにあたり，東京大学海洋研究所，西田周平博士には原稿をご校閲頂くとともに貴重なコメントを頂きました．また，広島大学瀬戸内フィールド科学教育センター竹原ステーションの大塚　攻博士には本稿を書く機会を与えて頂き，さらに貴重な標本や情報を提供して頂きました．あわせて，深く感謝の意を表します．

引用文献

Böttger-Schnack, R. 1991. Vertical distribution and population structure of *Macrosetella gracilis* (Copepoda: Harpacticoida) in the Red Sea in relation to the occurrence of *Oscillatoria* (*Trichodesmium*) spp. (Cyanobacteria). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **52**: 17–31.

Boxshall, G. A. & S. H. Halsey 2004. *An introduction to copepod diversity part II*. The Ray Society, London, 966pp.

Briggs, R. P. 1977. Larval stages of *Paranthessius anemoniae* Claus (Copepoda, Cyclopoida), an associate of the snake-locks anemone *Anemonia sulcata* (Pennant). *Crustaceana* **33**: 249–258.

Canu, E. 1888. Les copépods marins du Boulonnais. III. Les Hersiliidae, famille nouvelle de copépods commensaux. *Bull. Sci. Fr. Belge.* **19**: 402–432.

Carton, Y. 1964. Description de *Selioides bocqueti* n. sp., copépode cyclopoide parasite de *Scalisetosus assimilis* Mac Intosh, Aphroditidae commensal d'*Echinus esculentus* L. *Arch. Zool. Exp. Gén.* **104**: 83–103.

Costanzo, G. 1959. Sullo sviluppo di *Mytilicola intestinalis* Steuer (Crost. Cop.). *Arch. Zool. Ital.* **44**: 151–163.

Costanzo, G. 1969. Stadi naupliari e primo copepodite di *Lichomolgus canui* G. O. Sars (Copepoda, Cyclopoida) del lago di Faro (Messina), allevata sperimentalmente. *Boll. Zool.* **36**: 143–153.

Costanzo, G. 1984. Gli stadi di sviluppo di *Modiolicola insignis* Aurivillius, 1882 (Copepoda, Cyclopoida, Sabelliphilidae), del lago di Faro (Messina) da colture in laboratorio. *Cahiers Biol. Mar.* **25**: 393–405.

Costanzo, G. & N. Calafiore 1985. Larval development of *Herrmannella rostrata* Canu, 1891 (Copepoda, Poecilostomatoida, Sabelliphilidae) of the lake Faro (Messina) reared in the laboratory. *Mem. Biol. Mar. Oceanogr.* **15**: 141–154.

Costanzo, G., N. Calafiore & N. Crescenti 1994. Copepodids of *Doridicola longicauda* (Claus, 1860) (Copepoda: Poecilostomatoida: Lichomolgidae) associated with *Sepia officinalis* L. *J. Crustacean Biol.* **14**: 601–608.

Costanzo, G., N. Crescenti & N. Calafiore 1996. Copepodid stages of *Paranthessius anemoniae* Claus, 1889 (Copepoda, Poecilostomatoida, Sabelliphilidae), a copepod associated with *Aiptasia diaphana* (Rapp, 1829) of Lake Faro (Messina) reared in the laboratory. *Crustaceana* **69**: 387–399.

Do, T. T., T. Kajihara & J.-s. Ho 1984. The life history of *Pseudomyicola spinosus* (Raffaele & Monticelli, 1885) from the blue mussel, *Mytilus edulis galloprovincialis* in Tokyo

Bay, Japan, with notes on the production of atypical male. *Bull. Ocean Res. Inst. Univ. Tokyo* **17**: 1–65.

Dudley, P. L. 1964. Some gastrodelphyid copepods from the Pacific coast of North America. *Am. Mus. Novitates* **2194**: 1–51.

Fosshagen A. 1970. *Thespesiopsyllus paradoxus* (Sars) (Copepoda, Cyclopoida) from western Norway. *Sarsia* **42**: 33–40.

風呂田利夫 1997. "東京湾の生態系と環境の現状. 東京湾の生物誌". (沼田 眞・風呂田利夫 編), pp. 2–23. 築地書館. 東京.

Furuhashi, K. 1966. Droplets from the plankton net. XXIII. Record of *Sapphirina salpae* Giesbrecht from the north pacific, with notes on the its copepodite stages. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* **14**: 123–127.

Gibson, V. R. & G. D. Grice 1978. The developmental stages of a species of *Corycaeus* (Copepoda: Cyclopoida) from Saanich Inlet, British Columbia. *Can. J. Zool.* **56**: 66–74.

Giesbrecht, W. 1892. Systematik und Faunistik der pelagischen Copepoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. *Fauna Flora Golf. Neapel* **19**: 1–831, 54pls.

Gooding, R. U. 1963. *External morphology and classification of marine poecilostome copepods belonging to the families Clausidiidae, Clausiidae, Nereicolodae, Eunicicolodae, Synaptiphilidae, Catiniidae, Anomopsyllidae, and Echiurophilidae.* Ph.D. thesis, University of Washington, Seattle, Washington. 275pp.

Gooding, R. U. 1988. The Saphirella problem. *Hydrobiologia* 167/168: 363–366.

Gurney, R. 1944. Some notes on the copepod genus *Saphirella* Scott. *Ann. Mag. nat. Hist.* (11) **11**: 825–829.

Heron, A. C. 1973. A specialized predator-prey relationship between the copepod *Sapphirina angusta* and the pelagic tunicate *Thalia democratica. J. mar. boil. Ass. U.K.* **53**: 429–435.

Ho, J.-s., M. Dojiri, G. Hendler & G. Deets 2003. A new species of Copepoda (Thaumatopsyllidae) symbiotic with a brittle star from California, U.S.A., and designation of a new order Thaumatopsylloida. *J. crust. Biol.* **23**: 582–594.

Humes, A. G. 1984. *Hemicyclops columnaris* sp. n. (Copepoda, Poecilostomatoida, Clausidiidae) associated with a coral in Panama (Pacific side). *Zoologica Scripta* **13**: 33–39.

Humes, A. G. 1986. Copepodids and adults of *Leptinogaster major* (Williams, 1907), a poecilostomatoid copepod living in *Mya arenaria* L. and other marine bivalve mollusks. *Fish. Bull.* **84**: 227–245.

Humes, A. G. & R. F. Cressey 1960. Seasonal population changes and host relationships of *Myocheres major* (Williams), a cyclopoid copepod from pelecypods. *Crustaceana* **1**: 307–325.

伊東 宏 2001. 東京湾および多摩川感潮域のサフィレラ型カイアシ類—その正体と生態—. 月刊 海洋 号外 **26**: 181–188.

伊東 宏 2003. 東京湾および多摩川河口域における *Hemicyclops* 属カイアシ類 (Poecilostomatoida, Clausidiidae) の生態. 東京大学大学院農学生命科学研究科博士論文. 94pp.

Itoh, H. & S. Nishida 1991. Occurrence of *Saphirella*-like copepods in Tokyo Bay.—In: Proceedings of the Fourth International Conference on Copepoda. *Bull. Plankton Soc. Japan* Special Volume: 397–403.

Itoh, H. & S. Nishida 1993. A new species of *Hemicyclops* (Copepoda, Poecilostomatoida) from a dredged area in Tokyo Bay, Japan. *Hydrobiologia* **254**: 149–157.

Itoh, H. & S. Nishida 1995. Copepodid stages of *Hemicyclops japonicus* Itoh and Nishida (Poecilostomatoida: Clausidiidae) reared in the laboratory. *J. Crustacean Biol.* **15**: 134–155.

Itoh, H. & S. Nishida 1997. Naupliar stages of *Hemicyclops japonicus* (Copepoda: Poecilostiomatoida) reared in the laboratory. *J. Crustacean Biol.* **17**: 162–173.

Itoh, H. & S. Nishida 1998. A new species of *Hemicyclops* (Copepoda, Poecilostomatoida) from burrows of the ocypodid crab *Macrophthalmus japonicus* in an estuarine mud-flat in Tokyo Bay, Japan. *Hydrobiologia* 379: 85–92.

Itoh, H. & S. Nishida 2002. A new species of *Hemicyclops* (Copepoda, Poecilostomatoida) from burrows of the mud shrimp Upogebia major in an estuarine mud-flat in Tokyo Bay, Japan. *Hydrobiologia* **474**: 139–146.

Izawa, K. 1969. Life history of *Caligus spinosus* Yamaguchi, 1939 obtained from cultured Yellow tail, *Seriola quinqueradiata* T. & S. (Crustacea: Caligoida). *Rep. Fac. Fish. Pref. U. Mie* **6**: 127–157.

Izawa, K. 1973. On the development of parasitic Copepoda I. *Sarcotaces pacificus* Komai (Cyclopoida: Philichthyidae). *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* **21**: 77–86.

Izawa, K. 1975. On the development of parasitic Copepoda II. *Colobomatus pupa* Izawa (Cyclopoida: Philichthyidae). *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* **22**: 147–155.

Izawa, K. 1986a. On the development of parasitic Copepoda III. *Taeniacanthus lagocephali* Pearse (Cyclopoida: Taeniacanthidae). *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* **31**: 37–54.

Izawa, K. 1986b. On the development of parasitic Copepoda IV. Ten species of poecilostome cyclopoids, belonging to Taeniacanthidae, Tegobomolochidae, Lichomolgidae, Philoblennidae, Myicolidae, and Chondracanthidae. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* **31**: 81–162.

Izawa, K. 1987. Studies on the phylogenetic implications of ontogeneteic features in the poecilostome nauplii (Copepoda: Cyclopoida). *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* **32** (4/6): 151–217.

Izawa, K. 1991. Evolutionary reduction of body segments in the poecilostome Cyclopoida (Crustacea: Copepoda).—In: Proceedings of the Fourth International Conference on Copepoda. *Bull. Plankton Soc. Japan* Special Volume: 71–86.

環境省野生生物課(編) 2003. 改定・日本の絶滅のおそれのある野生生物4〔汽水・淡水魚〕. 財団法人自然環境研究センター. 東京, 230pp.

Kim, I.-H. 1994. Copepodid stages of *Conchyliurus quintus* Tanaka, 1961 (Poecilostomatoida, Clausidiidae) associated with bivalve mollusks. *Hydrobiologia* **292/293**: 161–169.

Kim, I.-H. 2003. Copepodid stages of *Critomolgus anthopleurus* (Copepoda, Poecilostomatoida, Rhynchomolgidae). *J. Crustacean Biol.* **23**: 558–567.

Kim, I.-H. & J.-s. Ho 1992. Copepodid stages of *Hemicyclops ctenidis* Ho & Kim, 1990 (Clausidiidae), a poecilostomatoid copepod associated with a polychaete. *J. Crustacean Biol.* **12**: 631–646.

高 良夫 1969. 共生橈脚類 *Ostrincola koe* の外部形態—I. コペポディット期. 長崎大学水産学部研究報告 **28**: 93–109.

高 良夫・吉越一馬・伊藤信夫 1974. 二枚貝類外套腔に棲息す

る *Ostrincola koe* の外部形態—II. ノープリアス期. 長崎大学水産学部研究報告 **38**: 87–93.
古賀文洋 1984. 橈脚類ノープリウスの形態，生態，分類ならびに分化に関する研究. 南西海区水産研究所研究報告 **16**: 95–229.
小久保清治 1914.「オンケア」科 (Fam. Oncaeidae) の修正と該科の一新属三新種に就いて. 動物学雑誌 **26**: 533–541, 1plt.
小久保清治 1932. 浮遊生物分類学. 恒星社厚生閣. 東京，394 pp., 34 plts.
Lee, W. Y. 1978. The cyclopoid copepods, *Hemicyclops adhaerens* and *Saphirella* sp., in the Damariscotta River Estuary, Maine, with a note to their possible relationship. *Estuaries* **1**: 200–202.
長澤和也 2003. さかなの寄生虫を調べる. ベルソーブックス 016. 成山堂書店. 東京，176 pp.
Nicholls, A. G. 1944. Littoral Copepoda from South Australia (II). Calanoida, Cyclopoida, Notodelphyoida, Monstrilloida and Caligoida. *Rec. S. Aust. Mus.* **8**: 1–62.
西平守孝 1992. "生物による生息場所の創出と多種共存". シリーズ地球共生系 1, 地球共生系とは何か (東 正彦・安部琢哉 編)，pp. 86–100. 平凡社. 東京.
西平守孝 1996. 足場の生態学. 平凡社. 東京，267 pp.
大塚 攻 2005. "浮遊性カイアシ類とは". カイアシ類学入門 (長澤和也編著)，pp. 3–18. 東海大学出版会. 神奈川.
大塚 攻・長澤和也・J.-s. Ho・M. J. Grygier 2004. 日本から記載されたリムノンケア属 *Limnoncaea* カイアシ類の正体—プランクトン学と寄生虫学の複合領域的研究の必要性. 日本プランクトン学会報 **51**: 13–24.
Ohtsuka, S., J.-s. Ho & K. Nagasawa 2004a. Ergasilid copepods (Poecilostomatoida) in plankton samples from Hokkaido, Japan, with reconsideration of the taxonomic status of *Limnoncaea* Kokubo, 1914. *J. Nat. Hist.* **38**: 471–498.
Ohtsuka, S., J.-s. Ho, K. Nagasawa, J. Morozinska-Gogal & W. Piasecki 2004b. The identity of *Limnoncaea diuncata* Kokubo, 1914 (Copepoda: Poecilostomatoida) from Hokkaido, Japan, with the relagation of *Diergasilus* Do, 1981 to a junior synonym of *Thersitina* Norman, 1905. *Syst. Parasitol.* **57**: 35–44.
Ooishi, S. 1980. The larval development of some copepods of the family Ascidicolidae, subfamily Haplostominae, symbionts of compound ascidians. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* **25**: 253–292.
Perkins, P. S. 1983. The life history of *Cardiodectes medusaeus* (Wilson), a copepod parasite of lanternfishes (Myctophidae), *J. Crustacean Biol.* **3**: 70–87.
Roman, M. R. 1978. Ingestion of the blue-green algae *Trichodesmium* by the harpacticoid copepod, *Macrosetella gracilis*. *Limnol. Oceanogr.* **23**: 1245–1255.
Sars, G. O. 1921. *An account of the Crustacea of Norway with short descriptions and figures of all the species. Vol. 8. Copepoda Monstrilloida & Notodelphyoida*. Bergen Museum, Bergen Norway. 32 pp., 16 pls.
Schram, T. A. 1979. The life history of the eye-maggot of the sprat, *Lernaeenicus sprattae* (Sowerby) (Copepoda, Lernaeoceridae). *Sarsia* **64**: 279–316.
Scott, T. 1894. Report on Entomostraca from the Gulf of Guinea, collected by John Rattray, B. Sc. *Trans. Linn. Soc. Lond.* (Zoololgy) **6**(1): 1–161.
Tokioka, T. & R. Bieri 1966. Juveniles of *Macrosetella gracilis* (Dana) from clumps of *Trichodesmium* in the vicinity of Seto. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* **14**: 177–184.
浦和茂彦 2004. "エルガシルス類の魅力—自由生活から寄生生活への道". フィールドの寄生虫学 水族寄生虫学の最前線 (長澤和也編著)，pp. 171–183. 東海大学出版会. 神奈川.
Urawa, S., K. Muroga, & S. Kasahara 1980a. *Naupliar development* of Neoergasilus japonicus (Copepoda: Ergasilidae). *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* **46**: 941–947.
Urawa, S., K. Muroga & S. Kasahara 1980b. Studies on *Neoergasilus japonicus* (Copepoda: Ergasilidae), a parasite of fresh-water fishes–II. Development in copepodid stage. *J. Fac. Appl. Biol. Sci. Hiroshima Univ.* **19**: 21–38.

2005 年 12 月 11 日受付，2006 年 1 月 18 日受理