

解説

瀬戸内海のウオノエ科魚類寄生虫

山内健生*・大塚 攻・仲達宣人

広島大学大学院生物圏科学研究科附属瀬戸内圏フィールド科学教育研究センター

Cymothoid fauna of Seto Inland Sea, Japan (Crustacea: Isopoda)

Takeo YAMAUCHI*, Susumu OHTSUKA and Nobuto NAKADACHI

Setouchi Field Science Center, Graduate School of Biosphere Science, Hiroshima University, 1-4-4 Kagamiyama, Higashi-Hiroshima, 739-8528 Japan

*E-mail: tyamau@hiroshima-u.ac.jp

Abstract Four cymothoid isopods including *Anilocra clupei* Williams and Williams, 1986, *Elthusa sacciger* (Richardson, 1909), *Rhexanella verrucosa* (Schioedte and Meinert, 1883), *Mothocya sajori* Bruce, 1986, and two unidentified species belonging to *Mothocya*, that are parasitic on fish, have so far been recorded from the Seto Inland Sea, western Japan (until 2003).

Key words: Cymothoidae, Isopoda, Seto Inland Sea, Japan

緒言

甲殻綱等脚目に属するウオノエ科は、魚類の体表、口腔、鰓腔、および腹腔内で寄生生活を行う大型の寄生虫で、世界で約 330 種 (Trilles, 1991)、日本からも約 45 種が報告されている (齋藤ら, 2000)。ウオノエ科の寄生は、魚類に、貧血、栄養障害、および発育阻害などを引き起こすため、本科による漁業対象魚種の被害が世界各地で報告されている (例えば Papapanagiotou and Trilles, 2001; Papapanagiotou et al., 1999; Sarusic, 1999; Sievers et al., 1996)。一方で、ウオノエ科は寄生生活に適応した特殊な形態と生活サイクル (性転換など) を備えているため、進化生物学などの分野では研究対象として注目されている (例えば Tsai et al., 1999; 2001)。

しかし、日本においては、これまでウオノエ科を専門とする分類学者がほとんど現れなかったため、現在でも種の同定が困難な状況にあり、応用的な研究も数えるほどしか行われていない。また、和文による一般向けの解説もほとんどみられない。こうした状況に鑑み、本稿では、2003 年末までに公表された瀬戸内海産ウオノエ科の記録を整理し、各種の異

名リストを設け、分布、宿主、そして瀬戸内海で行なわれた研究内容などについて概説した。本稿が日本におけるウオノエ科研究の一助となれば幸いである。なお、本稿で用いた魚類の和名および学名は主として中坊 (2000) に従った。

研究史

筆者らの知る限り、瀬戸内海から最初に報告されたウオノエ科は、1909 年に発表されたホラアナゴノエ *Elthusa sacciger* (Richardson, 1909) である。報告されたのは 1 個体の雌 (ホロタイプ) で、アメリカ合衆国の水産局調査船アルバトロス号による太平洋北東部の海洋生物調査 (1906 年) の際、豊後水道で採集されたものである (Richardson, 1909)。

さらに、翌 1910 年、相模湾の深海動物相調査などで著名なドフライン (Franz Doflein) の採集品に基づく研究成果「東亜博物誌 (Beiträge zur Naturgeschichte Ostasiens, 1906-1914)」の 2 巻に岡山産のダツ科の 1 種 *Belone* sp. から 1904 年に採集されたウオノエ科が *Irona melanosticta* Schioedte and Meinert, 1884 として報告されている (Thielemann,

1910). ただし、この個体は後に *Mothocya* sp. と同定された (Bruce, 1986).

その後、瀬戸内海のウオノエ研究は 1930 年に広島文理科大学生物学科動物学教室へ着任した平岩馨邦によって大きく進展することとなる。平岩は、寄生性等脚目ヤドリムシ類の性決定に関する独創的な研究を行ったことで知られているが (Hiraiwa, 1933; 1934; 1936; Hiraiwa and Sato, 1939), ウオノエ科にも関心を持っており、瀬戸内海産のタイノエ *Rhexanella verrucosa* (Schioedte and Meinert, 1883) とサヨリヤドリムシ *Mothocya sajori* Bruce, 1986 を用いて性決定や生活史に関する研究を行った (平岩, 1934; 1937). さらに、平岩の下で卒業研究を行った井上幹造と眞田正夫が組織学的な手法を用いて、それぞれサヨリヤドリムシとタイノエの性転換に関する詳細な報告を行った (平岩・井上, 1940; Inouye, 1941; Sanada, 1941). この後、瀬戸内海におけるウオノエ研究は長い空白時代へ入ったため、「増補改訂瀬戸内海の生物相 II」(稲葉, 1988) にも、タイノエとサヨリヤドリムシ以外のウオノエ科は掲載されていない。

戦後に行われたウオノエ科の研究は少ないが、広島大学理学部附属臨海実験所(向島)で得られたサッパヤドリムシ *Anilocra clupei* Williams and Williams, 1986 はパラタイプに指定されている。さらに、株式会社水土舎の齋藤暢宏と広島県水産試験場の米司隆がクロダイ *Acanthopagrus schlegeli* (Bleeker, 1854) の稚魚より *Mothocya* 属の未成熟個体を記録し、寄生率などについて記述している (齋藤・米司, 2000).

このように、これまで瀬戸内海においてウオノエ相が本格的に調べられたことはなく、広島文理科大学の研究者による一連の報告と齋藤・米司 (2000) 以外は、偶発的な採集個体の記録である。

各種の解説

Anilocra clupei Williams and Williams, 1986

サッパヤドリムシ

Anilocra clupei Williams and Williams, 1986: 651-652,

figs. 24-45.

分布: 松島湾および瀬戸内海 (Williams and Williams, 1986).

タイプ産地: 松島湾 (ホロタイプはスミソニアン自然史博物館が収蔵).

宿主と寄生部位: サッパ *Sardinella zunasi* (Bleeker, 1854) の頭部付近の体表.

1973 年、瀬戸内海の広島大学理学部附属臨海実験所(向島)で尾叉長 92-94 mm (平均 93.3 mm) のサッパから採集された 4 個体の雌がパラタイプに指定されている (謝辞に当時同実験所職員であった星野孝治博士の名がある). 当時、同実験所の付近では、サッパヤドリムシの寄生を受けたサッパが普通に見られたとのことである (鳥越私信). なお、琉球産のサッパからはサッパヤドリムシが得られていないことから、本種は日本の温帯-亜熱帯域にのみ分布すると推定されている (Williams and Williams, 1986). また、本種は原記載以降記録が無く、現在も雄は未発見のみである。

Elthusa sacciger (Richardson, 1909)

ホラアナゴノエ

Livoneca sacciger Richardson, 1909: 87, fig. 12;

Gurjanova, 1936: 90-91, fig. 45; 椎野, 1951: 86, fig. 2A; 椎野, 1965: 544, no.727; 齋藤ら, 2000: 66-67.

Livoneca saccigera; Nierstrasz, 1931: 144 (lapsus).

Lironeca sacciger; Kussakin, 1979: 300, fig. 168.

Elthusa sacciger; Bruce, 1990: 254, 268-270, figs. 13-15.

分布: 北海道南部沖 (Richardson, 1909; 椎野, 1951), 豊後水道 (Richardson, 1909), およびオーストラリア (Bruce, 1990).

タイプ産地: 豊後水道 (Station 4957: lat. 32° 36' N., long. 132° 23' E., 水深 786m) (ホロタイプはスミソニアン自然史博物館が収蔵).

宿主と寄生部位：ホラアナゴ *Synaphobranchus affinis* Günther, 1877 およびホラアナゴ属の1種 *Synaphobranchus* sp.の口腔内

アルバトロス号の採集品に基づいて記載された種である (Richardson, 1909). 本種は新日本動物図鑑にも掲載されており (椎野, 1965), 比較的名前が知られているが, 実際の採集記録は非常に少ない. 日本近海においては椎野 (1951) 以降再発見されておらず, 瀬戸内海においても上記の1雌 (Richardson, 1909) 以降記録が無い. オーストラリアのニューサウスウェールズ沖では, 水深 823m および 995m の地点から採集されている (Bruce, 1990).

Rhexanella verrucosa (Schioedte and Meinert, 1883) タイノエ

(Fig. 1)

Rhexana verrucosa Schioedte and Meinert, 1883: 291-296, tab XI (Cym. XVIII), figs. 5-10; Thielemann, 1910: 34-35, figs. 3-7; 平岩, 1934: 380, fig. 1; 平岩, 1937: 111; Sanada, 1941: 209.

Rhexanella verrucosa; Stebbing, 1911: 179; Nierstrasz, 1915: 87; Nierstrasz, 1931: 131; 椎野, 1951: 83, fig. 1A&B; 椎野, 1965: 543; Trilles, 1972: 1255-1256, pl. II, 17-18; 武田, 1982: 238; Nunomura, 1981: 52; Nunomura, 1985: 133; 稲葉, 1988: 137; 畑井, 1989: 41; Trilles, 1991 [1994]: 134-135; 山口・馬場, 1993: 193-194, fig. 21; 布村, 1995: 222; 布村, 1997: 1115; 齋藤ら, 2000: 69.

分布：佐渡沖 (Nunomura, 1981), 富山湾 (Nunomura, 1985), 千葉県銚子沖 (椎野, 1951), 東京 (Trilles, 1972), 相模湾 (Thielemann, 1910), 和歌山県白浜沖 (椎野, 1951), 瀬戸内海 (平岩, 1934; 稲葉, 1988; Sanada, 1941), 熊本県天草富岡沖 (平岩, 1934), およびインドネシアのスンバ (Nierstrasz, 1931).

タイプ産地：日本 (レクトタイプはライデン自然史博物館が収蔵).

宿主と寄生部位：マダイ *Pagrus major* (Temminck and Schlegel, 1844) の口腔内.

本種は, 江戸時代から文献に登場しており, 日本人にとっては古くからよく知られた存在であったようである. 「随観写真」(後藤, 1771 頃) には「鯛之福玉 (たひのふくだま)」という名称でタイノエが登場し, 「長州の俗之れを鯛の咽虱と謂ひて甚だ賞味すること鯛の如し」という記述がみられる (梶島, 1997). また, 「水族写真」(奥倉, 1857) にも「随観写真」と非常によく似た「鯛之福玉」の図が登場する. さらに, 「紫藤園蝦図」(畔田, 1827) に「タヒノムシ」という名称でやはりタイノエと思われる図が掲載されている (長澤, 1999).

その後, シーボルト (Phillip Franz von Siebold) が長崎滞在中 (1823-1829 年) に収集した標本に基づいて Schioedte and Meinert (1883) がタイノエを新種として記載した. シーボルトの収集したタイプシリーズは, ライデン自然史博物館に収蔵されており, Nierstrasz (1915; 1931) などが, これらについて記述し, 山口・馬場 (1993) はレクトタイプの指定を行った.

瀬戸内海では, 広島文理科大学の平岩馨邦が本種の生活史を研究し (平岩, 1934; 1937), 平岩の指導の

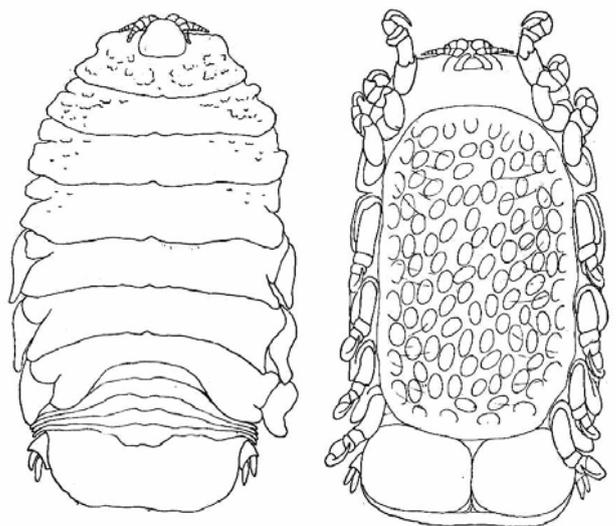


Fig. 1. タイノエ *Rhexanella verrucosa* (Schioedte and Meinert, 1883), 雌 (左: 背面; 右: 腹面), 平岩 (1934) を改写.

下, 眞田正夫が「寄生等脚類の性に関する研究, 特にタイノエを材料として」というテーマで卒業研究を行った (Sanada, 1941).

Sanada (1941) に記されているタイノエの生活史は以下の通りである. 卵は, 育房内で 4-5 ヶ月間発育し, その後, 性的に未分化なマンカ幼生が育房の外へ泳ぎ出る. 幼生は, しばらく遊泳生活を送った後, 若い宿主の口腔内に寄生する. 口腔内に寄生したタイノエは雌雄両性の特徴を備えている. その後, 成長に伴い, 生殖巣の発育に雌雄で差が生じる. 雄では, 卵巣が退化すると共に精巣が発達し, その内部で雄性生殖細胞が特に発達する. ただし, 全生活を通して雌雄両性の特徴を備える. その反対に, 雌では, 卵巣が発達する一方で精巣とペニスが退化し, ある程度成長した雌では精巣が完全に消失する. 同じ宿主の口腔内に寄生した個体がどのような経路で機能的に雄または雌に分化するのかは未だ明らかにされていない. なお, 平岩 (1937; 1943) は, いったん機能的に性分化した個体が再び性転換することはありえず, タイノエの生活史において性転換は起こらないであろうと推測している.

タイノエは著名なマダイの寄生虫であるが, 本種の寄生生態に関する研究は少ない. タイノエは, 雌が宿主上蓋に付着し (畑井, 1989; 平岩, 1943; Sanada, 1941), 雄はやや後部の側方に位置し, 雌雄とも魚と同じ方向を向いて付着する. 一般に, 口腔内寄生を行うウオノエ科 (*Ceratothoa* 属や *Cymothoa* 属など) では, 雌が舌の上に付着するため, タイノエの付着位置は特殊なものであるといえる.

タイノエが宿主に与える影響について学術的な報告はないが, タイノエは口器で宿主を傷つけ, 流出する血液を吸引していると考えられている (畑井, 1989). タイノエはマダイの 1 歳から寄生し, 宿主の成長と共に大きくなるが (平岩, 1937), 宿主が小さい時は, タイノエの寄生によりマダイの口腔が変形し, 摂食が困難となり衰弱することがある (畑井, 1989; 小川, 1989). さらに 2 歳以後になると, マダイはタイノエの影響を強く受けて発育を阻害される

(平岩, 1937).

タイノエ 1 種のみで構成される *Rhexanella* 属を *Ceratothoa* 属のシノニムとみなす考えもあるが (Bruce and Bowman, 1989), 未だ正式にこのような分類学的措置は取られていない.

Mothocya sajori Bruce, 1986 サヨリヤドリムシ

(Fig. 2)

Irona melanosticta Schioedte and Meinert, 1884: 388 (part); Thielemann, 1910: 45; 平岩, 1934: 382, fig. 2; Gurjanova, 1936: 94, fig. 50; Inouye, 1941: 219, figs. 1-14, pl. 1; 椎野, 1951: 87, fig. 1E-F; 椎野, 1965: 545, no. 731; 服部・関, 1956: 422; Kussakin, 1979: 308, figs. 174-175.

Irona melanosticta; Nunomura, 1981: 55 (lapsus).

Mothocya sajori Bruce, 1986: 1143, fig. 30; 布村, 1995: 221, fig. 21-201J; 布村, 1997: 1115; 齋藤ら, 2000: 67-68.

分布: 浅虫茂浦沖 (椎野, 1951), 松島湾 (Bruce, 1986), 佐渡沖 (Nunomura, 1981), 関東地方太平洋沿岸 (Bruce, 1986; 服部・関, 1956), 瀬戸内海 (平岩, 1934; Inouye, 1941), 博多湾 (Bruce, 1986), および韓国の麗水 (Inouye, 1941).

タイプ産地: 東京 (ホロタイプはビショップ博物館が収蔵).

宿主と寄生部位: サヨリ *Hyporhamphus sajori* (Temminck and Schlegel, 1846) の鰓腔内.

日本におけるウオノエ科の認知度は一般に低い, 「サヨリヤドリムシ」という和名は図鑑類にも掲載され (例えば, 布村, 1995; 1997; 椎野, 1965), 比較的良好に知られている. この和名は, 1934 年当時, 広島文理科大学動物学教室助教授であった平岩馨邦がサヨリから得られたウオノエ個体に命名したものである (平岩, 1934). 平岩はサヨリヤドリムシの性決定に関心を持ち, 平岩の指導の下, 井上幹造が「寄生等脚類の性に関する研究, 特にサヨリヤドリムシを材料として」というテーマで卒業研究を行った

(平岩・井上, 1940; Inouye, 1941). Inouye (1941) によると, 母親の育房内で成長したマンカ幼生は, 6-7月に海中へ泳ぎ出て短い自由遊泳生活を行った後, サヨリの体表で寄生生活を開始する. はじめは全個体が宿主の体表に寄生し, 若い雄の特徴を示す. 体表への寄生後しばらくすると, ペニスの形成と精巢の発達により, 幼生は雄の特徴をおびる. しかし同時に卵巣では卵原細胞が生産される. 8月を過ぎると宿主の鰓腔内へ侵入する個体がみられはじめ, 鰓腔内へ侵入した個体はそこに定着し雌へと性転換する. つまり, ペニスが消失し, 精巢も萎縮し始め, 逆に卵巣は急速に発達し始める. 一方, 体表に付着したままの個体は, 精巢のみが発達し, 雄として成熟する. しかし, いずれの個体も別の性の生殖腺が残存物として残る. 翌年4月に雌の腹側に育房が形成され, その中に卵が産まれる. 交尾と受精について詳細は知られていないが, この時期にも雄は宿主の体表にみられるので, 雄が鰓腔内に侵入し, 交尾と受精が行われると考えられる.

サヨリヤドリムシは鰓腔内において, 鰓蓋に背を向け, 頭部を宿主の前方に向けて(通常鰓の中に入れて)付着している(服部・関, 1956; 平岩, 1934). サヨリヤドリムシは, 通常は宿主の左右いずれかの鰓腔内に1個体が寄生しているが, 両側の鰓腔内に1個体ずつ寄生していた例も知られている(服部・関, 1956; 平岩, 1934). 本種の寄生によって, サヨリの卵巣は発育が抑制され, また, 寄生部位の鰓弁は発育が著しく阻害される(服部・関, 1956).

サヨリヤドリムシはきわめて普通にみられる種ではあるが, その分類にはいくらかの混乱がみられる. 従来, わが国ではサヨリヤドリムシに *Irona melanosticta* (= *Mothocya melanosticta*) という学名が用いられてきたが, 真の *M. melanosticta* はトビウオ類の寄生虫で, サヨリには寄生しないことが明らかとなった(Bruce, 1986). そして, *M. melanosticta* とされていたサヨリヤドリムシは2種類, *Mothocya parvostis* Bruce, 1986 および *M. sajori* に分割され, それぞれが新種として記載された. Bruce (1986) は,

これまでサヨリヤドリムシとして記録された個体が *M. parvostis* と *M. sajori* のどちらに該当するかを示しているので, 1986年以前の記録については Bruce (1986) によって *M. sajori* と同定されたもののみを本稿の異名リストに含めた. Bruce (1986) は *M. parvostis* と *M. sajori* が別種である根拠として, 成熟雌の体の湾曲の度合い, 腹部の第7胸節への湾入深度, そして体長をあげている. なかでも, 成体の体長は, *M. parvostis* の抱卵雌が 11.0-15.0 mm であるのに対して *M. sajori* の抱卵雌は 20.5-27.5 mm と, 両種で明確に異なるとされている. しかし, 中間の体長を示す個体も得られており(例えば, Inouye, 1941), こうした中間の体長を示す個体には, 体の湾曲の度合い, および腹部の第7胸節への湾入深度にも中間的な特徴を示す個体が多くみられる. こうしたことから, 筆者らは日本産 *Mothocya* 属の分類には, 再検討の余地があると考えている.

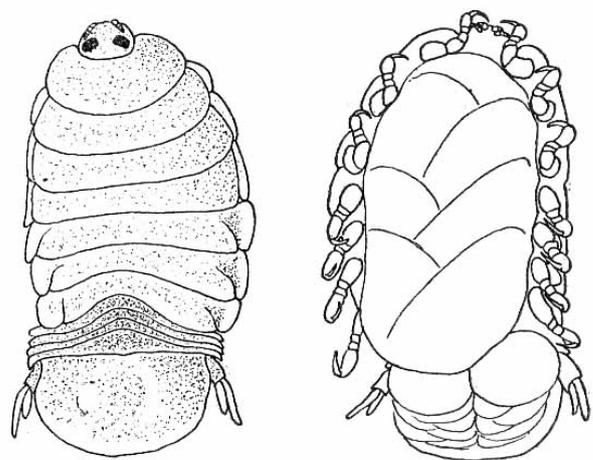


Fig. 2. サヨリヤドリムシ *Mothocya sajori* Bruce, 1986. 雌 (左:背面; 右:腹面), 平岩 (1934) を改写.

Mothocya sp. サヨリヤドリムシ属の1種
Irona melanosticta, Thielemann, 1910: 45, figs. 28-29.
Mothocya sp., Bruce, 1986: 1134; 齋藤ら, 2000: 68.

分布: 岡山 (Thielemann, 1910).

宿主と寄生部位: ダツ科の1種 *Belone* sp.の鰓腔内.

本個体は、岡山産のダツ科の1種 *Belone* sp. から得られた成熟雌である (Thielemann, 1910). 当初, 本個体はサヨリヤドリムシとして扱われてきたが (平岩, 1934; Inouye, 1941), 後に *Mothocya* sp. と同定された (Bruce, 1986). なお, 本個体の収集者は, 相模湾の深海動物相調査などで著名なドフラインである (Thielemann, 1910).

Mothocya sp. サヨリヤドリムシ属の1種

Mothocya sp., 齋藤・米司, 2000: 4, figs. 1-3.

分布: 広島湾 (齋藤・米司, 2000).

宿主と寄生部位: クロダイ *Acanthopagrus schlegeli* (Bleeker, 1854) 稚魚の鰓腔内.

広島湾のクロダイ稚魚 (尾叉長 12.1-37.0 mm) に寄生していたもので, 未成熟個体であったため, 種名の決定はなされていない (齋藤・米司, 2000). なお, 寄生率は 0.9-37.5 % であり, 1匹の稚魚に2個体以上の *Mothocya* sp. が寄生する事例は見られなかった. 尾叉長 100 mm 以上のクロダイ幼魚には寄生がみられないことから, 本寄生虫は成長にともなってクロダイ稚魚を離脱するのではないかと考察されている.

考察と今後の課題

本稿の作成にあたり, 瀬戸内海からウオノエ科の4種, サッパヤドリムシ, ホラアナゴノエ, タイノエ, サヨリヤドリムシ, および *Mothocya* 属の2未同定例が報告されていたことが明らかとなった. なお, 上記4種の他に, 齋藤・早瀬 (2000) は, 広島湾で漁獲されるマイワシ *Sardinops melanostictus* (Temminck and Schlegel, 1846) には比較的普通にイワシノコバン *Nerocila phaiopleura* Bleeker, 1857 の寄生がみられると記述しているが, 正式な採集データを伴っていない. また, 瀬戸内海産のスズキ *Lateolabrax japonicus* (Cuvier, 1828) とクボダイ *Semicossyphus reticulatus* (Valenciennes, 1839) からイワシノコバンとは異なる *Nerocila* sp. が得られて

いることから (山内, 未発表), 真のイワシノコバンが瀬戸内海に分布するか否かは慎重に検討する必要があるだろう. いずれにしても, 日本のウオノエ相, および瀬戸内海の魚類相を考慮すると, 瀬戸内海におけるウオノエ相の解明度は非常に低く, 調査が進めば, 瀬戸内海からさらなる未記録種が得られるものと思われる.

また, タイノエやサヨリヤドリムシは瀬戸内海で普通にみられることから, 発生消長, 寄生戦略, 宿主へ与える影響などについて, 地の利を生かした詳細な調査が可能であろう. 今後, こうした方面の研究にも期待したい.

謝辞

貴重な資料を提供いただいた, 江草真治 (広島市安佐動物公園), 藤井 誠 (広島大学生物生産学部), 岩見潤治 (財団法人広島県環境保健協会), 片井伸明 (兵庫県), 岸本浩和 (東海大学海洋研究所), 森久拓也 (松江市), 中西 毅 (財団法人広島県環境保健協会), 布村 昇 (富山市科学文化センター), 奥田昇 (愛媛大学沿岸環境科学研究センター), 齋藤暢宏 (株式会社水土舎), 下村通誉 (北九州市立自然史・歴史博物館), Jean-Paul Trilles (Université Montpellier), 山口勝秀 (島根県立宍道湖自然館), 山崎吉美 (岡山市), 山内杏子 (東広島市) の諸氏 (以上アルファベット順, 敬称略), および, 資料収集に際して非常にお世話になった小西英人氏 (nifty 釣りフォーラム) に深謝する. また, 故・平岩馨邦博士に関する情報をいただいた内田照章博士 (九州大学名誉教授), 広島大学理学部附属臨海実験所付近におけるサッパヤドリムシの情報を御教示いただいた鳥越兼治博士 (広島大学大学院教育学研究科), および図の転載を許可いただいた株式会社養賢堂に厚くお礼申し上げる. なお, 本研究の一部は科学研究費補助金 (No. 14560151) からの助成を受けた. ここに記して深謝したい.

引用文献

- Bruce, N. L. 1986. Revision of the isopod crustacean genus *Mothocya* Costa, in Hope, 1851 (Cymothoidae: Flabellifera), parasitic on marine fishes. *Journal of Natural History*, 20: 1089-1192.
- Bruce, N. L. 1990. The genera *Catoessa*, *Eltusa*, *Enispa*, *Ichthyoxenus*, *Idusa*, *Livoneca*, and *Norileca* n. gen. (Isopoda, Cymothoidae), crustacean parasites of marine fishes, with descriptions of eastern Australian species. *Records of the Australian Museum*, 42: 247-300.
- Bruce, N. L. and Bowman, T. E. 1989. Species of the parasitic isopod genera *Ceratothoa* and *Glossobius* (Crustacea: Cymothoidae) from the mouths of flying fishes and halfbeaks (Beloniformes). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 489: 1-28.
- *後藤梨春. 1771 頃. 随観写真.
- Gurjanova, E. F. 1936. Crustacées. Isopodes des mers Orientales. *Faune de L'URSS.*, 7(3): 1-278. (in Russian)
- 畑井喜司雄. 1989. タイノエ症. p. 41. in 畑井喜司雄・小川和夫・広瀬一美 (編). 魚病図鑑. 緑書房.
- 服部 仁・関 政夫. 1956. サヨリ *Hyporhamphus sajori* (T. & S.) に寄生する *Irona melanosticta* とその影響. *動物学雑誌*, 65: 422-425.
- Hiraiwa, Y. K. 1933. Studies on a bopyrid, *Epipenaeon japonica* Thielemann. 1. Morphological studies in both sexes. *Journal of Science of the Hiroshima University, Series B, Div. 1*, 2(4): 49-70, 1 pl.
- 平岩馨邦. 1934. タイノエとサヨリヤドリムシ. *植物及動物*, 2(2): 44-48.
- Hiraiwa, Y. K. 1934. Studies on a bopyrid, *Epipenaeon japonica* Thielemann. 2. Reproductive and excretory organs. *Journal of Science of the Hiroshima University, Series B, Div. 1*, 3(5): 45-63.
- Hiraiwa, Y. K. 1936. Studies on a bopyrid, *Epipenaeon japonica* Thielemann. 3. Development and life-cycle, with special reference to the sex differentiation in the bopyrid. *Journal of Science of the Hiroshima University, Series B, Div. 1*, 4(8): 101-141, 7, pls.
- 平岩馨邦. 1937. タイノエの性に就て (予報). *動物学雑誌*, 49(3-4): 111.
- 平岩馨邦. 1943. 高等甲殻類に於ける雌雄性. *実験形態学年報*, 2: 53-68.
- 平岩馨邦・井上幹造. 1940. サヨリヤドリムシの生活史に就て. *動物学雑誌*, 52: 58-59
- Hiraiwa, Y. and Sato, M. 1939. On the effect of parasitic Isopoda on a prawn, *Penaeopsis akayebi* Rathbun, with a consideration of the effect of parasitization on higher Crustacea in general. *Journal of Science of the Hiroshima University, Series B, Div. 1*, 7(6): 105-124.
- 稲葉明彦. 1988. 増補改訂 瀬戸内海の生物相 II. 475 pp. 広島大学理学部付属向島臨海実験所.
- Inouye, M. 1941. On sexuality in Cymothoidae, Isopoda II *Irona melanosticta* Schoedte & Meinert parasitic in the branchial cavity of the halfbeak, *Hyporhamphus sajori* (Temminck & Schlegel). *Journal of Science of the Hiroshima University, Series B, Div. 1*, 9: 219-238, 1 pl.
- 梶島孝雄. 1997. 資料日本動物誌. 652 + 27 pp. 八坂書房.
- *畔田伴存. 1827. 紫藤園蝦図.
- Kussakin, O. G. 1979. Marine and brackish isopods (Isopoda) of cold and temperate waters of the northern hemisphere. Volume 1. Suborder Flabellifera. (In Russian.) *Opred. Faune SSSR Akad. Nauk*, 122: 1-470.
- 長澤和也. 1999. 寄生性甲殻類. pp. 163-168. in 大鶴正満・亀谷 了・林 滋生 (監修). 日本における寄生虫学の研究, 6. 目黒寄生虫館.
- 中坊徹次 (編). 2000. 日本産魚類検索 全種の同定 第二版. 1818 pp. 東海大学出版会.

- Nierstrasz, H. F. 1915. Die Isopoden-Sammlung im Naturhistorischen Reichsmuseum zu Leiden. - 1. Cymothoidae. Zoologische Mededeelingen, 1: 71-108.
- Nierstrasz, H. F. 1931. Die Isopoden der Siboga-Expedition. III. Isopoda Genuina II. Flabellifera. Siboga Expeditie Monographie, 32c: 123-232.
- Numomura, N. 1981. Isopod crustaceans from Sado Island in the Sea of Japan. Annual Report of the Sado Marine Biological Station, Niigata University, 11: 43-62.
- Numomura, N. 1985. Marine isopod crustaceans in the coast of Toyama Bay. Memoirs of the Natural Science Museum, Tokyo, 18: 121-139.
- 布村 昇. 1995. 等脚目. pp. 205-223. in 西村三郎 (編), 原色検索日本海岸動物図鑑 (II). 保育社.
- 布村 昇. 1997. 等脚目 (ワラジムシ目). pp. 1112-1130. in 千原光雄・村野正昭 (編), 日本産海洋プランクトン検索図説. 東海大学出版会.
- 小川和夫. 1989. ヒモたちの奇っ怪紳士録: 不思議な寄生甲殻類たち. アニマ, 189: 62-66.
- *奥倉辰行. 1857. 水族写真.
- Papapanagiotou, E. P. and Trilles, J. P. 2001. Cymothoid parasite *Ceratothoa parallela* inflicts great losses on cultured gilthead sea bream *Sparus aurata* in Greece. Diseases of Aquatic Organisms, 45: 237-239.
- Papapanagiotou, E. P., Trilles, J. P. and Photis, G. 1999. First record of *Emetha audouini*, a cymothoid isopod parasite from cultured sea bass *Dicentrarchus labrax*, in Greece. Diseases of Aquatic Organisms, 38: 235-237.
- Richardson, H. 1909. Isopods collected in the northwest Pacific by the U.S. bureau of fisheries steamer "Albatross" in 1906. Proceedings of the United States National Museum, 37(1701): 75-129.
- 齋藤暢宏・早瀬善正. 2000. 三保海岸に打ち上げられたイワシノコバンのエガトイド幼体. 伊豆海洋公園通信, 11(10), 2-6.
- 齋藤暢宏・伊谷 行・布村 昇. 2000. 日本産等脚目甲殻類目録 (予報). 富山市科学文化センター研究報告, 23, 11-107.
- 齋藤暢宏・米司 隆. 2000. クロダイ稚魚に寄生する *Mothocya* 属 (等脚目: ウオノエ科) について. うみうし通信, 29: 4-6.
- Sanada, M. 1941. On sexuality in Cymothoidae, Isopoda. I *Rhexana verrucosa* Schoedte & Meinert parasitic in the buccal cavity of the porgy, *Pogrosomus major* (Temminck & Schlegel). Journal of Science of the Hiroshima University, Series B, Div. 1, 9: 209-217.
- Sarusic, G. 1999. Preliminary report of infestation by isopod *Ceratothoa oestroides* (Risso, 1826), in marine cultured fish. Bulletin of the European Association of Fish Pathologists, 19: 110-112.
- Schioedte, J. C. and Meinert, F. W. 1883. Symbolae ad Monographiam Cymothoarum Crustaceorum Isopodum Familiae 3. Saophridae. 4. Ceratothoinae. Naturhistorisk Tidsskrift (3) 13: 281-378.
- Schioedte, J. C. and Meinert, F. W. 1884. Symbolae ad Monographiam Cymothoarum Isopodum Familiae 4. Cymothoidae. Trib. II. Cymothoinae. Trib. III. Livonecinae. Naturhistorisk Tidsskrift (3) 14: 221-454.
- 椎野季雄. 1951. 日本産魚類に寄生する等脚類に就いて. 日本水産学会誌, 16: 81-89.
- 椎野季雄. 1965. 等脚目. pp.539-555. in 岡田 要・内田清之助・内田 亨 (監修), 新日本動物図鑑 (中). 北隆館.
- Sievers, G., Lobos, C., Inostroza, R. and Ernst, S. 1996. The effect of the isopod parasite *Ceratothoa gaudichaudii* on the body weight of farmed *Salmo salar* in southern Chile. Aquaculture, 143: 1-6.
- Stebbing, T. R. R. 1911. Indian Isopods. Records of the Indian Museum, 6(4): 179-191.
- 武田正倫. 1982. 原色甲殻類検索図鑑. vi + 284 pp.

北隆館.

Thielemann, M. 1910. Beiträge zur Kenntnis der Isopodenfauna Ostasiens. Abhandlungen. Akademie der Wissenschaften Mathematischen-Physikalische Klasse in München, 2(3): 1-109.

Trilles, J.-P. 1972. Les Cymothoidae (Isopoda, Flabellifera) du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. Étude critique accompagnée de précisions en particulier sur la répartition géographique et l'écologie des différentes espèces représentées. I. Les Ceratothoinae Schioedte et Meinert, 1883. Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris 3^e série, 91, Zoologie, 70: 1231-1267.

Trilles, J.-P. 1991 [1994]. Les Cymothoidae (Crustacea, Isopoda) du monde (prodrome pour une faune). Studia Marina, 21/22: 1-288.

Tsai, M.-L., Li, J.-J. and Dai, C.-F. 1999. Why selection

favors protandrous sex change for the parasitic isopod, *Ichthyoxenus fushanensis* (Isopoda: Cymothoidae). Evolutionary Ecology, 13: 327-338

Tsai, M.-L., Li, J.-J. and Dai, C.-F. 2001. How host size may constrain the evolution of parasite body size and clutch size. The parasitic isopod *Ichthyoxenus fushanensis* and its host fish, *Varicorhinus bacbatulus*, as an example. Oikos, 92: 13-19.

Williams, E. H. and Bunkley-Williams, L. 1986. The first *Anilocra* and *Pleopodias* isopods (Crustacea: Cymothoidae) parasitic on Japanese fishes, with three new species. Proceedings of the Biological Society of Washington, 99: 647-657.

山口隆男・馬場敬次. 1993. Class Malacostraca, Subclass Eumalacostraca Order Isopoda. pp. 191-195. in 山口隆男 (編). シーボルトと日本の博物学 甲殻類. 日本甲殻類学会.

(* 印は間接引用を示す)