

カイアシ類の食性と進化

大塚 攻

広島大学生物生産学部附属水産実験所

〒725 広島県竹原市港町5-8-1

キーワード：カイアシ類，食性，進化，系統

1. はじめに

Huys & Boxshall (1991) によって、分岐分類学的にカイアシ類10目の系統関係が提唱され、Ho (1994) によって訂正された。かれらによれば、カイアシ類の祖先はもともと海洋底生性であり、プラティコピア目、カラヌス目、ミソフリア目が順次分岐した後、キクロプス目、ゲリエラ目の2つの目の共通祖先とハルパクテクス目、モルモニラ目、ポエキロストム目、サイフォノストム目とモンストリラ目の5つの目の共通祖先が2分岐し、後者ではこの順で分岐したとされる。最初に分岐した3目とハルパクテクス目は現在でも底生種が多いが、カラヌス目の大部分がいち早く底生生活を浮遊生活に切り替えた。浮遊生活圏へ最初に進出したことが、現在、この目の浮遊生活者として最も繁栄している原因と推定される。また、ポエキロストム目、サイフォノストム目、モンストリラ目は他の後生動物と寄生/共生関係を確立後、2次的に浮遊生活を始めたことが示唆されている。海産浮遊性種を含む目を中心に各目の摂餌生態の特性、食性と系統、進化の関連性などを論じた。

2. 各目の摂餌生態

(1) Platycoipoida プラティコピア目一食性の報告は皆無であるが、上顎咀嚼歯、第2下顎、顎脚の形態、さらには種によっては左右顎脚間に先端に棘状突起を備えた大型突出部を持つことから(餌動物の把握、保持に関係する構造と推定される)、粒子も摂

取するものの肉食の傾向が強いと推定される (Huys & Boxshall 1991 参照)。最も原始的な目が雑食性を示すことは系統を考える上で興味深い。

(2) Calanoida カラヌス目一摂餌生態が最も解明されている群であるが、摂餌生態も従来考えられた以上に複雑であることが明らかになってきた。粒子食者の摂餌行動が高速映画撮影装置で解明され、懸濁物摂食 (suspension feeding) を行うことが明らかになった他、外洋における肉食性種やデトリタス食性種の多様性がクローズアップされてきた。

主に深海に生息し、7つの属を含む *Heterorhabdidae* ヘテロラブドゥス科において粒子食から肉食への食性転換が進化の過程で起こり、それに伴う形態変化が明らかにされた (Nishida & Ohtsuka 1996, Ohtsuka et al. 1997)。これによれば、肉食性属は粒子食性属より派生し、1) 上顎咀嚼部の背中側の歯の退化、2) その最も腹側に位置する歯の注射針様変形、3) 第2下顎の基節、内肢基部の刺毛の相対的伸長、肥厚並びに亜底節、底節、内肢先端の刺毛の退化、4) 口唇裏側の1対の分泌腺の変形と上顎の注射針様咀嚼歯にその分泌物を充填するシステム(上顎の歯を介して、この分泌腺からの毒あるいは麻酔を餌動物に打ち込む機構)の確立、によって食性転換を成し遂げた。ここで重要なことは、肉食性属は粒子食性属の基本的エレメントを變形しただけであり、何も新たなエレメントを加えないで進化した、ということである。*Heterorhabdus* ヘテロラブドゥス属においては、この毒/麻酔を用いた捕獲方法に加え、体を小型化し(粒子食性属、他の肉食性属あるいはその中間的食性を示す属の平均体長がふつう、約4-10mmであるのに対して、本属は3mm前後、最も小型種は1.5mm程度)、餌の豊富な表層にも進出している。餌を効率よく摂取することと捕食者からの回避が外洋性カイアシ類の進化に大きく関与していることを暗示する。

外洋ではこの他に、これまで全く未知の摂餌生態を持つものが次々と発見されている。主に外洋表層に生息する *Candaciidae* カンダキア科は尾虫類などのゼラチン質動物プランクトンを専食していることも解明された (Ohtsuka & Kubo 1991)。また、外洋の深海あるいは近底層で繁栄している *Scolecitrichidae* スコレスリックス科、*Phaennidae* フェンナ科などは第2下顎の刺毛の一部を特殊な感覚毛に変形させており、これが尾虫類ハウス、動物プランクトンの脱皮殻、遺体などのデトリタスの検出、識別に関与すると考えられている。通常、虫状感覚毛と毛筆状感覚毛の2種類の感覚毛を持ち、前者はゼネラルな、後者はスペシフィックな、デトリタスから放出される物質

を検知するものと推定されている (Nishida & Ohtsuka 1997)。

この目は、貧栄養な海域では他の目に見られないような実に多様な摂餌戦略を生み出している。このことは、進化的にいち早く浮遊生活圏へ進出し、多様な摂餌方法を取りうるこの目の特性が、浮遊生活者として繁栄している原因と考えている。

(3) Misophrioida ミソフリア目—深海浮遊性の *Benthomisophria* ベントミソフリア属は小型カイアシ類を主食にする。その前体部が変形するほど食い溜めをすることが知られ、餌の乏しい環境での適応と考えられている (Boxshall & Roe 1980)。

(4) Harpacticoida ハルパクテクス目—浅海性の *Microsetella* ミクロセテラ属, *Euterpina* ユウテルピナ属は微小藻類を摂取するが、前者は尾虫類ハウスから間接的にこれを摂取することが知られている (Alldredge 1972, Ohtsuka & Kubo 1991, Steinberg et al. 1994)。外洋表層性の Miraciiidae ミラキア科は糸状藍藻類 *Trichodesmium* トリコデスムムを摂取することが知られている (Huys & Böttger-Schnack 1994)。本目は大部分が底生性であり、浮遊性種は2次的に派生したグループとされるが、浮遊性種のこうした大型浮遊物に付着して摂餌を行う性質は、浮遊性種も依然として海底や海藻などに代わる付着すべき基盤が必要であることを暗示する。

(5) Poecilostomatoida ポエキロストム目—本目の大部分は他の後生動物と共生/寄生関係にあるが、*Corycaeus* コリケウス属, *Oncaea* オンケア属, *Copilia* コピリア属, *Sapphirina* サッピリナ属が浮遊性として認識されている。最近の観察によって、これらが他の動物と緩やかな共生/寄生関係を持つことが明らかになってきた。コリケウス属は仔魚やカイアシ類に (西村 1960, Turner et al., 1984)、オンケア属は尾虫類に (Alldredge 1972, Ohtsuka et al. 1993, Steinberg et al. 1994)、サッピリナ属はサルパ類に付着し (Heron 1973)、その組織、分泌物あるいは付着物を摂取する。こうした摂餌方法は、これらが2次的な浮遊生活者であることが示唆する。

(6) Monstrilloida モンストリラ目—本目全種は雌雄とも口器が完全に退化しており、摂餌を行わない。

(7) Mormonilloida モルモニラ目—口器形態より、微小粒子を摂取するものと考えられている (Boxshall 1985)。成体雄は口器が退化し、摂餌を行わない (Huys et al. 1992)。

(8) Cyclopoida キクロプス目—Oithonidae オイトナ科はナノプランクトンサイズの植物が主要な餌料と考えられる (Uchima 1979 参照)。

3. カイアシ類の食性と進化

尾虫類ハウスには様々なカイアシ類が摂餌のために集まることは先に述べたが、系統的視点から見ると、これを利用するもともとのきっかけはそれぞれ異なることが予想される。つまり、ポエキロストム目のオンケア属は宿主として、ハルパクテクス目のミクロセテラ属は基盤として、カラヌス目のスコレスリックス科はもともと餌粒子として、利用していたのではないかと推測される。このように各目は進化の過程で独自の摂餌生態を獲得した一方、収斂現象によって、各目が独立的に類似した摂餌生態を持つことがある。例えば、摂餌あるいは交尾に関与すると推定されている、頭部先端にある1対のクチクラレンズは、カラヌス目、ハルパクテクス目、ポエキロストム目の3つで知られる。また、成体、特に雄で口器が退化して摂餌を行わないことは、プラティコピア目、ミソフリア目、ゲリエラ目以外の全てから知られている。

貧栄養な外洋域では、餌を効率よく摂取するための進化的プレッシャーが相当にかかっていることが容易に推定でき、内湾、沿岸域では全く見られない、あるいは稀な摂餌戦略が数多く見られる。すなわち、毒あるいは麻酔を使用しての餌動物捕獲、餌に対する高い選択性 (群集的にみた場合には food segregation と見ることでもできる)、デトリタス食の卓越、共生/寄生関係を通しての摂餌、などが顕著である。

これまでのカイアシ類の摂餌生態の研究は物質動態を主眼とした研究が主流であったが、今一度、系統、進化と言った視点からこれを再認識することの重要性を説いた。

文 献

- Alldredge, A. L. 1972. Abandoned larvacean houses: a unique food source in the pelagic environment. *Science* **177**: 885-887.
- Boxshall, G. A. 1985. The comparative anatomy of two copepods, a predatory calanoid and a particle-feeding mormonilloid. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* **B31**: 303-377.
- Boxshall, G. A. & H. S. J. Roe 1980. The life history and ecology of the aberrant bathypelagic genus *Benthomisophria* Sars, 1909 (Copepoda: Misophrioida). *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)* **38**: 9-41.
- Heron, A. C. 1973. A specialized predatory-prey relationship between the copepod *Sapphirina angusta* and the pelagic tunicate *Thalia democratica*. *J. mar. biol. Ass. UK.* **53**: 429-435.
- Ho, J.-S. 1994. Copepod phylogeny: a reconsideration of Huys & Boxshall's "parsimony versus homology". *Hydrobiologia* **292/293**: 31-39.
- Huys, R. & R. Böttger-Schnack 1994. Taxonomy, biology

- and phylogeny of Miraciidae (Copepoda: Harpacticoida). *Sarsia* **79**: 207-283.
- Huys, R. & G. A. Boxshall 1991. *Copepod Evolution*. The Ray Society, London, 468 pp.
- Huys, R., G. A. Boxshall & R. Böttger-Schnack 1992. On the discovery of the male of *Mormonilla* Giesbrecht, 1891 (Copepoda: Mormonilloidea). *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)* **58**: 157-170.
- Nishida, S. & S. Ohtsuka 1996. Specialized feeding mechanism in the pelagic copepod genus *Heterorhabdus* (Calanoida: Heterorhabdidae) with special reference to the mandibular tooth and labral glands. *Mar. Biol.* **126**: 619-632.
- Nishida, S. & S. Ohtsuka 1997. Ultrastructure of the mouthpart sensory setae in the mesopelagic copepods of the family Scolecitrichidae. *Plankton Biol. Ecol.* **44**: 81-90.
- 西村三郎 1960. Poecilostoma族橈脚類による海産浮遊性稚魚傷害の可能性について (予報). 日本海区水産研究所報告 **6**: 53-56.
- Ohtsuka, S. & N. Kubo 1991. Larvaceans and their houses as important food for some pelagic copepods. *Bull. Plankton Soc. Japan Spec. Vol.*: 535-551.
- Ohtsuka, S., M. Okada, N. Kubo & K. Gushima 1993. Attachment and feeding of pelagic copepods on larvacean houses. *J. oceanogr. Soc. Japan* **48**: 115-120.
- Ohtsuka, S., H.-Y. Soh & S. Nishida 1997. Evolutionary switching from suspension feeding to carnivory in the calanoid family Heterorhabdidae (Copepoda). *J. crustacean Biol.* **17** (in press).
- Steinberg, D. K., M. V. Silver, C. H. Pilskaln & J. B. Paduan 1994. Midwater zooplankton communities on pelagic detritus (giant larvacean houses) in Monterey Bay, California. *Limnol. Oceanogr.* **39**: 1606-1620.
- Turner, J. T., P. A. Tester & W. J. Conley 1994. Zooplankton feeding ecology: predation by the marine cyclopoid copepod *Corycaeus amazonicus* F. Dahl upon natural prey. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* **84**: 191-202.
- Uchima, M. 1979. Morphological observation of developmental stages in *Oithona brevicornis* (Copepoda, Cyclopoida). *Bull. Plankton Soc. Japan* **26**: 59-76.