

## 海洋動物プランクトンの寄生生物 (総説)

大塚 攻<sup>1)</sup>・長澤和也<sup>2)</sup>・梶島光次郎<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup>広島大学 生物生産学部 附属水産実験所 〒725-0024 広島県竹原市港町5-8-1

<sup>2)</sup>遠洋水産研究所 〒424-8633 静岡県清水市折戸5-7-1

### Review of parasites of marine zooplankton

SUSUMU OHTSUKA<sup>1)</sup>, KAZUYA NAGASAWA<sup>2)</sup> & KOHJIROU GEJIMA<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup>*Fisheries Laboratory, Hiroshima University, 5-8-1 Minato-machi, Takehara, Hiroshima 725-0024, Japan*  
*E-mail: ohtsuka@ipc.hiroshima-u.ac.jp*

<sup>2)</sup>*National Research Institute of Far Seas Fisheries, 5-7-1 Orido, Shimizu, Shizuoka 424-8633, Japan*

**Abstract** Symbiotic relationships of marine zooplankton, ranging from protozoans to ichthyoplankton, are briefly reviewed. Marine symbionts range from loose associates through parasites s.s. to parasitoids. Symbionts include protozoans, diatoms, fungi, and a wide variety of metazoans such as trematodes, cestodes, nematodes, acanthocephalans, polychaetes, and crustaceans. Host zooplankton infected by parasites s.s. can be classified into three categories: intermediate host, final host and paratenic (transport) host. Parasitism often causes morphological, physiological and behavioral changes of host organisms. Recent studies have revealed that some ecto- and endo-parasitic dinoflagellates, ciliates and fungi, which have never been studied in detail in Japan, greatly influence the population dynamics of host zooplankton such as tintinnids, cladocerans, and copepods. However, most of symbiotic relationships are poorly understood, because of difficulties in culturing the hosts and of complexities of the parasites' life cycles. Recently found parasites on zooplankton, such as tantulocaridans, typhloscolecid polychaetes and pycnogonids are also introduced.

**Key words:** zooplankton, parasite, host, dinoflagellates, copepods

### 緒 言

海洋動物プランクトンに寄生する生物の存在は古くから知られていた。宿主としては原生動物から脊索動物まで多岐にわたり、寄生生物としては菌類、藻類、原生動物から甲殻類と様々である(Ho & Perkins 1985, Théodoridès 1989, Nagasawa 1991)。動物プランクトンが寄生生物に宿主として利用される形態も多様で、終宿主、中間宿主(延長中間(=待機)宿主を含む)、運搬宿主として利用されるもの、偏利共生から捕食寄生を受けるもの、また、寄生を受ける場所が体あるいは細胞の外部か内部か、内部寄生虫の場合には消化管内か体腔内か、

などの違いもある。こうした寄生生物により、宿主の形態、行動が変化したり(Ho & Perkins 1985, Ianora et al. 1987)、宿主の個体群に高い死亡率がもたらされたりする場合があることも知られるようになった(例えば Kimmerer & McKinnon 1990)。

海洋動物プランクトンの寄生生物の研究は出現記録や分類学的研究が中心であり、寄生生物の生活史、宿主に対する影響に踏み込んだものは非常に少ない。この理由としては宿主の飼育が困難なこと、宿主、寄生生物の生活史が複雑なことなどがあげられる(Ho & Perkins 1985)。ただし、カイアシ類、オキアミ類の寄生虫に関しては水産学上の重要性もあり、また、カイアシ類の飼

育はある程度可能なために比較的研究が進んでいる (Sewell 1951, Marshall & Orr 1955, Anderson 1975, Ho & Perkins 1985, Avdeev & Vagin 1987, Ianora et al. 1987, Kimmerer & MacKinnon 1990, Capriulo et al. 1991, Weissman et al. 1993, Uye & Murase 1997). 1989年にThéodoridèsが動物プランクトンの寄生生物に関して総説を発表したが、宿主と寄生生物の種間関係を中心に論じたもので、宿主やその個体群に与える影響、寄生生物の生活史などについては当時、知見が少なかった。しかし、寄生性渦鞭毛虫類や菌類は捕食寄生者として有鐘織毛虫類やカイアシ類の個体群に深刻な影響を与えていることが徐々にわかってきた (Redfield & Vincent 1979, Ianora et al. 1987, 1990, Burns 1989, Coats & Heisler 1989, Kimmerer & McKinnon 1990, Weissman et al. 1993). 本稿では、過去の総説やモノグラフ (Sewell 1951, Marshall & Orr 1955, Shimazu 1971, 1972, 1978, 1982, 嶋津 1975a, b, c, 影井 1979a, b, Ho & Perkins 1985, Cachon & Cachon 1987, Théodoridès 1989, Nagasawa 1991, Shields 1994) をもとに、著者らの新知見も加え、海洋動物プランクトンの寄生生物を紹介する。なお、本稿ではプランクトン学の立場から、宿主となる動物プランクトンの各分類群ごとに寄生生物を扱った。寄生生物は真核生物のみを対象とし、渦鞭毛虫(藻)類は原生動物として、珪藻類は植物として扱った。

### 原生動物

原生動物自身も他の原生動物に寄生される。特に渦鞭毛虫類は、放散虫類Radiolaria, アカンサリア類Acantharia, 有孔虫類Foraminiferida, 渦鞭毛虫類Dinoflagellida, 織毛虫類Ciliophoraに幅広く寄生する (Fig. 1A~C)。寄生性渦鞭毛虫類の種類; 生活史, 宿主特異性はDrebes (1984), Cachon & Cachon (1987), Shields (1994) によってまとめられているが、生活史の全貌, 有性生殖の有無などに関しては十分に解明されていないのが現状である。Table 1には寄生性渦鞭毛虫類とそれらの宿主を示す。宿主特異性に関しては、*Myxodinium pipiens*のようにプラシノ藻類*Halosphaera*属のみを宿主とするものから、*Amoebophrya ceratii* (Fig. 1C参照) のように、殻の有無, 自家あるいは他家栄養性にかかわらず、渦鞭毛虫類ならなんでも寄生するようなものまで様々である (Drebes 1984)。また、*Amoebophrya*属のある種は他の寄生性渦鞭毛虫類(尾虫類に寄生する*Oodinium*属や*Amoebophrya*属の他種)に二重寄生(hyperparasitism)する (Drebes 1984)。宿主に対する影響も様々

である。放散虫類*Collozoum*属に寄生する*Syndinium*属は異形胞子を放出する際に宿主を破壊する。(Théodoridès 1989)。一方、有孔虫*Hastigerina pelagica*の嚢胞(bubble capsule)表面に付着する*Dissodinium elegans*は独立に生活できる能力もあるが、付着した時には相互に栄養の交換をすることが示唆されている相利共生的な関係もある (Allredge & Jones 1973)。

有鐘織毛虫類に内部寄生する渦鞭毛虫*Dubosquella cachoni* (Fig. 1A参照)の宿主に対する影響については詳しい野外調査結果がある。チェサピーク湾では夏期に有鐘織毛虫*Eutintinnus pectinis*が $10^3$  cells l<sup>-1</sup>以上の高い個体群密度に達した時、この渦鞭毛虫に寄生された有鐘織毛虫の割合が20~50%にも至り、1日当たり7~24%の個体群密度の減耗をもたらす。この減耗速度はこの湾における主な粒子食性カイアシ類*Acartia tonsa*による捕食による減耗にも匹敵する (Coats & Heisler 1989)。

渦鞭毛虫類に幅広く寄生する渦鞭毛虫*Amoebophrya ceratii*は貝毒を引き起こす*Gonyaulax catenella*に対して宿主選択性を示し、北東太平洋では30~40%の個体が寄生を受けていたという (Taylor 1968)。寄生性渦鞭毛虫が有毒渦鞭毛虫類などの増殖を抑える可能性が指摘されている (Drebes 1984)。

### 刺胞動物

渦鞭毛虫*Protoodinium chattoni*がヒドロ虫コツブクラゲ*Podocoryne minima*に、*Cachonella paradoxa* (Fig. 1B), *Stylodinium gastrophilum*が様々な管クラゲ類に外部寄生する (Théodoridès 1989)。また、マクムシ類*Trypanophis*属は管クラゲに寄生する (Théodoridès 1989)。

外洋、沿岸域では数多くのクラゲノミがクラゲやその他の動物プランクトン(有櫛動物, 翼足類, タリア類, 放散虫類)に寄生することが知られている (Laval 1980)。クラゲノミが未成熟な段階では宿主の組織を直接摂食したり、クラゲが捕獲した餌を横取りすることが観察されているが、成体になると宿主そのものを捕食してしまう場合が多い (Laval 1980)。ヨコエビ*Metopa* spp.がヒドロクラゲ類に外部寄生してクラゲの分泌物などを摂食していることも観察されている (Vader 1972)。

中層性鉢虫*Periphylla periphylla*にウミグモ*Pallenopsis scoparia*が外部寄生し、その成体は触手を、幼体は卵巣、放射管内容物を摂食する (Child & Harbison 1986)。

このほか、ポエキロストム目カイアシ類*Paramacrochiron*

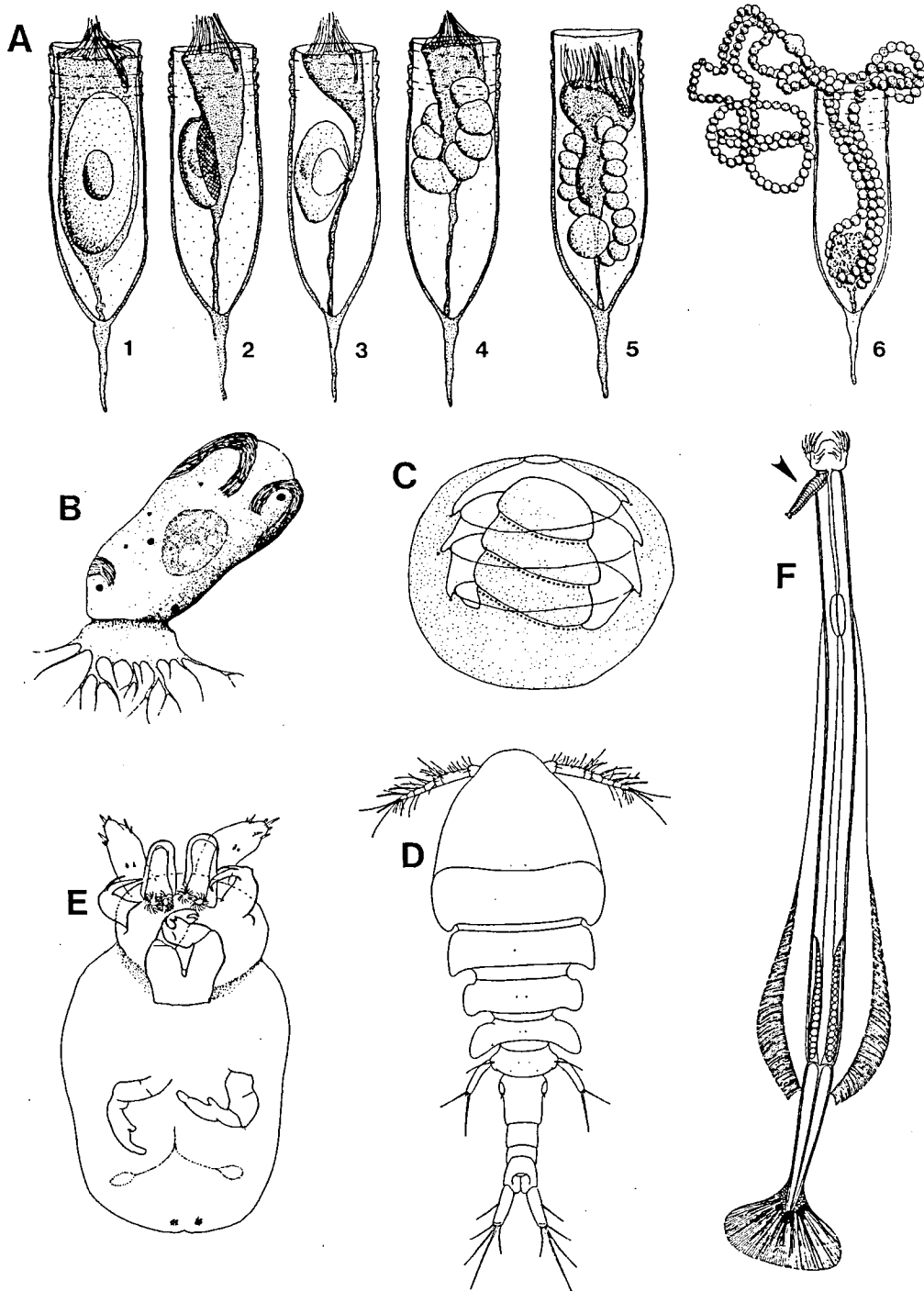


Fig. 1. Parasites of zooplankton. A1-6. Sporogenetic process of endoparasitic dinoflagellate *Duboscquella aspida* infesting a tintinnid. (1-3) escape from host, (4,5) chain of sporocysts is formed, one of which is larger than others due to the presence of food vacuole, (6) sporocysts moving with flagella leave host lorica and give rise to dinospores (from Cachon & Cachon 1987); B. Trophont of ectoparasitic dinoflagellate *Cachonella paradoxa* infesting swimming bell of siphonopores; C. Trophont of endoparasitic dinoflagellate *Amoebophrya* with inner cavity (mastigocoel) and anterior aperture (from Cachon & Cachon 1987); D. Ectoparasitic copepod *Paramacrochiron japonicum* from scyphozoan medusa *Thysanostoma thysanura* (from Humes 1970); E. Endoparasitic copepod *Nannallecto fusii* from pteropod *Pneumodermopsis paucidens* (from Stock 1973); F. Ectoparasitic polychaete *Typhloscolex* sp. (arrowed) from chaetognath *Eukrohnia hamata* (from Oresland & Pleijel 1991). Citations are permitted from: Blackwell Scientific Publications (A-C); Dr. Arthur G. Humes (D); Zoological Museum of University of Amsterdam (E); Springer-Verlag (F).

**Table 1.** Dinoflagellates infesting zooplankton (based on Drebes 1984, 1988; Cachon & Cachon 1987; Théodoridés 1989, Shields 1994).

Parasite	Host	Characters
Blastodinida		Extra-cellular, gradual modifications of morphology between free-living and parasitic dinoflagellates
Blastodinidae		
<i>Blastodinium</i>	Copepods	
Protoodinidae		
<i>Protoodinium</i>	Cnidarians	
Apodinidae		
<i>Apodinium</i>	Appendicularians	
Haplozoonidae		
<i>Haplozoon</i>	Polychaetes	
Oodinidae		
<i>Oodinium</i>	Appendicularians, chaetognaths, fish eggs	
<i>Amyloodinium</i>	Fish eggs & juveniles	
<i>Crepidoodinium</i>	Fish eggs	
<i>Piscinoodinium</i>	Fish eggs	
Chytriodinidae		
<i>Chytriodinium</i>	Copepod & euphausiid eggs	
<i>Dissodinium</i>	Copepod eggs	
<i>Schizochytriodinium</i>	Copepod eggs	
<i>Syitodinium</i>	Copepod eggs	
Diplomorphidae		
<i>Cachonella</i>	Siphonophorans	
Duboscquodinida		Intra- and extra-cellular, cells colorless and not armed with a theca or cell wall
Amoebophryidae		
<i>Amoebophrya</i>	Dinoflagellates, radiolarians, acantharians, apostome ciliates, siphonophores, chaetognaths	
Duboscuellidae		
<i>Duboscquella</i>	Tintinnids, dinoflagellates	
<i>Duboscquodinium</i>	Tintinnids, radiolarians, acantharians	
<i>Keppenodinium</i>	Radiolarians, acantharians	
Spaeriparidae		
<i>Spaeripara</i>	Appendicularians	
<i>Atlanticellodinium</i>	Phaeodarians	
Syndinida		Intra-cellular, cells colorless, armed with a thin polysaccharidic cell coat with sub-pellicular flat vesicles but no plates
Syndinidae		
<i>Actinodinium</i>	Copepods	
<i>Atelodinium</i>	Copepods	
<i>Syndinium</i>	Radiolarians, appendicularians, copepods	
<i>Solenodinium</i>	Radiolarians	
<i>Ichthyodinium</i>	Fish eggs	
<i>Cochlosyndinium</i>	Copepods	
<i>Merodinium</i>	Radiolarians	
<i>Tryanodinium</i>	Crustacean eggs	

属(Fig. 1D)などが鉢クラゲ類に外部寄生することが知られる(Humes 1970). コエビ*Latreutes anoplonyx*などが鉢クラゲ類, 特に根口クラゲ類(ビゼンクラゲ*Rhopilema esculenta*など)に付着するが, 共生なのか捕食のためなのかに関しては詳しくわかっていない(Bruce 1972).

後鰓類の*Phylliroe*属の幼体はスズフリクラゲ*Zanclaea*属に特異的に寄生し, 傘内面に付着して放射管や口柄を捕食する(Lalli & Gilmer 1989). *Cephalopyge*属はナガヨウラククラゲ*Nanomia*属に特異的に寄生し, 触手, 個虫あるいはコロニー全体を捕食する(Lalli & Gilmer 1989).

### 有櫛動物

クシクラゲ類のコスモポリタン種である*Pleurobrachia pileus*には, 吸虫類, 線虫類の幼虫や甲殻類やドリムシ類のエピカリディア幼生が内部寄生している(Boyle 1966, Yip 1984). なお, Yip (1984)のFig. 4に掲載されているのはマイクロニクス幼生(miktoniscusと誤った名称で記述されている)ではなく, エピカリディア幼生である. 吸虫類では*Hemiurus communis*, *Lecithocladium excisum*, *Opechona bacillaris*, *Tergestia agnostomi*, *Pseudocreadium* sp., *Tergestia agnostomi*, Didymozoidaeのメタセルカリアが水管系, 特に咽頭部に, 線虫類*Contraecum*属の幼虫は中膠内に内部寄生する. 吸虫類は餌動物を介して感染したのに対して, 線虫類に関してはその卵か孵化した幼虫を直接飲み込んだために感染したと推定されている.

*Opechona bacillaris*は*Pleurobrachia pileus*を中間宿主として利用し, 終宿主はサバ類*Scomber scombrus*などであるが, クシクラゲへの寄生率はアイルランド西部では夏に40%を超えることもある(Yip 1984). 大型のクシクラゲにより多く寄生が見られ, 長さが1mm以下の個体には寄生が見られなかった.

### ワムシ類

ワッデン海において, *Synchaeta* sp.の卵に外部寄生する渦鞭毛虫*Syltodium listii*が約90分で細胞を吸収してしまうことが報告されている(Drebes 1988).

### 環形動物(多毛類)

渦鞭毛虫類*Haplozoon*属が底生性, 浮遊性多毛類の消

化管内に寄生し, *Oodinium*属数種がウキゴカイ科Alciopidaeに寄生する(Théodoridès 1989). また, ウキゴカイ科の体腔内, 消化管内には*Gonospora*, *Lecudina*, *Polyrhabdina*属などのグレガリナ類が見つまっている(Théodoridès 1989).

### 軟体動物

アサガオガイ属*Janthina*はペンネラ科Pennellidaeの*Cardiodectes*属の中間宿主になっており, 成体, 幼体が外套腔から発見されるほか, カリムス期は鰓に付着する. このカイアシ類の寄生率は西インド諸島では非常に高い(Lalli & Gilmer 1989). また, Tetrephyllidea目条虫の幼虫, 吸虫*Lecithocladium* sp.のメタセルカリアが内部寄生しており, 殻にはエボシガイ類*Lepas*属やヒドロ虫*Laomedea geniculata*のポリプのコロニーが発見されるが, 種特異性はない(Lalli & Gilmer 1989).

異足類クチキレウキガイ科Atlantidae, ゴウクラゲ科Carinariidae, ハダカゾウクラゲ科Pterotracheidaeには鞭毛虫類, 絨毛虫類, グレガリナ類, 吸虫類, カイアシ類などが内・外部寄生している(Lalli & Gilmer 1989, Théodoridès 1989).

有殻翼足類*Clio*, *Diacria*, *Cuvierina*, *Cavolina*などの属の一部の殻に*Campaniclavula*属, *Kinetocodium*属のヒドロポリプが種特異的に付着することが知られているが, その原因については不明である(Lalli & Gilmer 1989). ヒドロポリプは捕食者から貝を守る働きがある一方, これらの貝の摂餌用網にかかった食物を奪い, 遊泳行動の妨げになる(Lalli & Gilmer 1989). また, これらの属はペンネラ科カイアシ類*Cardiodectes medusaeus*の中間宿主になっており, 寄生率は高く, 25~79%にも及ぶ. このカイアシ類はコペポディッド期で貝の外套腔に侵入し, カリムス期を経て, 交尾後に最終宿主(ハダカイワシ類)を求めて外套腔から出る(Perkins 1983, Lalli & Gilmer 1989).

このほか, 無殻翼足類*Pneumoderma pygmaeum*の「翼」の部分に寄生する*Micrallecto uncinata*, *Notobranchaea macdonaldi*に内部寄生する*Pteroxena papillifera*, *Nannallecto fusii*(寄生部位は記述されていない)(Fig. 1E)などのカイアシ類が報告されている(Stock 1971, 1973, Stock & van der Spoel 1976).

### 甲殻類

#### 枝角類

黒海で *Penilia avirostris* が菌類 *Hypochoytrium peniliae* によって大量へい死したことが報告されている (Artemchuk & Zelezinskaya 1969). また, 子囊菌類 *Monospora*, *Dispora* 属が同枝角類の病因となっている (Théodoridès 1989). 淡水性枝角類の寄生生物相, 生態, 宿主に対する影響は Green (1974) によってまとめられているが, ある種の菌類やワムシ類などの付着生物によって卵や血液の生産が阻害され死に至ることもある.

#### カイアシ類

Sewell (1951), Marshall & Orr (1955), Ho & Perkins (1985), Théodoridès (1989) によってカイアシ類の寄生生物相がまとめられている. 外部寄生生物には絨毛虫類, 珪藻類, 菌類, ヤドリムシ類, 内部寄生生物には渦鞭毛虫類, グレガリナ類や吸虫類, 条虫類, 線虫類などの幼虫が知られる. 外部寄生性絨毛虫の周口類, 吸管虫類, 隔口類や内部寄生性渦鞭毛虫は宿主に様々な影響を与えていることが推定されている.

ワッデン海に生息する渦鞭毛虫 *Dissodinium pseudolunula* と *Syltodinium listii* はカイアシ類 *Acartia* sp., *Pseudocalanus elongatus*, *Temora longicornis* さ

らにワムシ *Synchaeta* sp. などの卵に外部寄生し, 約90分ほどで内容物を吸収してしまう. それらの生活史は休眠孢子形成過程の部分を除いてほぼ解明されている (Drebes 1984, 1988). *Dissodinium pseudolunula* は様々なカイアシ類の卵に寄生するが, *Centropages hamatus* のように卵の表面に多数の棘があるものは寄生を受けない (Drebes 1984). グリーンランド沖からは *Calanus glacialis* や *C. hyperboreus* の卵に寄生する *Schizochytriodinium calani* の複雑な生活史 (Fig. 2) が報告されている (Elbrähter 1988). まず, 渦鞭毛孢子 (dinospore) がカイアシ類の卵に付着して, 細胞質を伸長させた吸引小器官によって卵内容物を吸収して成長し, 一次シスト (primary cyst = trophont) を形成する. 一次シスト内で3~4つの二次シスト (secondary cyst) が形成され, これが順次水中に放出される. 二次シストはシスト内で2分裂を繰り返して (palintomy), 多数の渦鞭毛孢子を形成し, これが水中に放出される. *Dissodinium* 属もカイアシ類の卵内に寄生するが, 生活史は *Schizochytriodinium* と異なり, 一次シストは成長すると宿主から離脱し, 核分裂をした後に細胞質分裂を起こして, 一次シスト内で二次シストが形成され, すべての二次シストが形成されてから水中へ放出される

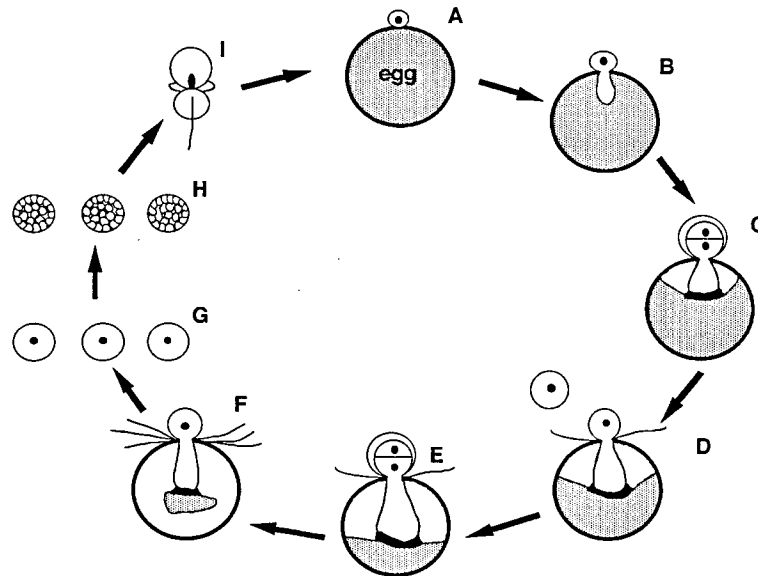


Fig. 2. Life cycle of dinoflagellate *Schizochytriodinium calani* infesting copepod eggs. (A) Dinospore infesting copepod egg with peduncle-like organelle, and then gradually losing its shape and becoming spherical (primary cyst = trophont), (B) peduncle-organelle increasing in size and forming proboscis-like elongation at the end, (C) cytoplasm division starting within primary cyst, (D) wall of primary cyst ruptured, secondary cyst liberated from primary cyst floating free in the water, (E-F) 3 or 4 secondary cysts released from primary cyst after rupture of cell wall, (G-H) inside each secondary cyst up to 256 dinospores formed by palintomy, (I) *Gymnodinium*- or *Gyrodinium*-like dinospore released from secondary cyst (redrawn from Elbrähter 1988).

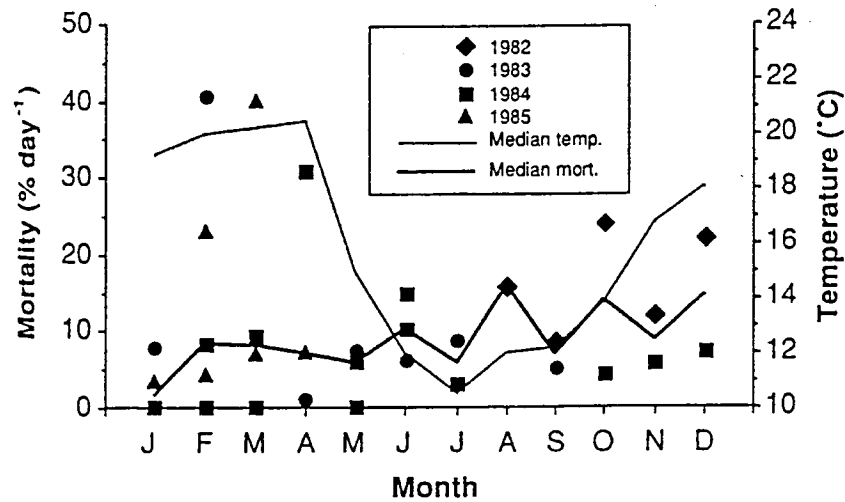


Fig. 3. Seasonal pattern of endoparasitic dinoflagellate *Atelodinium*-induced mortality of adult females of *Paracalanus indicus* from Port Phillip Bay, Australia (from Kimmerer & McKinnon 1990, with permission of Springer-Verlag).

(Elbrähler 1988).

渦鞭毛虫類 *Blastodinium* 属は *Calanus* 属などの消化管に内部寄生するが、北海では寄生率が66%にも及ぶことがある (Marshall & Orr 1955)。また、南極産 *Paraeuchaeta antarctica* の消化管にもこの属が寄生するが、摂食を行わない成体雄には寄生が見られなかったため、渦鞭毛胞子が食物とともに消化管内に取り込まれた可能性が指摘されている (Oresland 1991)。

最近、渦鞭毛虫類による内部寄生がカイアシ類の個体群に深刻な影響を与えることが報告された。渦鞭毛虫 *Atelodinium* sp. はオーストラリアのポートフィリップ湾に産する *Paracalanus indicus* の成体雌に特異的に内部寄生するが(口器や消化管が退化して摂食を行わない成体雄にはまったく寄生しない)、成体雌に対する寄生率は0~28.5% (平均6.2%)、個体群内での成体雌の死亡率は平均で7% d<sup>-1</sup>、最大で41% d<sup>-1</sup>にも達する (Fig. 3)。この平均死亡率においては死因の約1/3に相当すると推定された (Kimmerer & McKinnon 1990)。地中海においても、同様の結果が報告されている。Ianora et al. (1987, 1990) は、渦鞭毛虫 *Syndinium* sp. は *Paracalanus parvus* の体腔内に寄生して内臓を破壊して宿主を死に至らしめ、その寄生率はコペポディッド幼体では最高30%、成体雌では8%であったが、*P. indicus* 同様に成体雄にはまったく寄生していないことを報告している。この鞭毛虫の寄生率が高まるのは個体群密度が高い時期と一致していた。さらに彼らは、この渦鞭毛虫の寄生により間性が誘発される(第5胸肢が両性の形態的特徴を備える)ことも推定した。

エロビオプシス科 *Ellobiopsidae* (Fig. 4C) は分類学的所属のはっきりしない原生動物である。外部寄生とされていたが、厳密には内部寄生である (Théodoridès 1989) (Fig. 4Cの矢印のように栄養を宿主より吸収する管が上顎基節内部に伸長している)。エロビオプシス類は様々な外洋性カイアシ類をはじめ、アミ類、クラゲノミ類、オキアミ類、十脚類にも寄生するが、カイアシ類には *Ellobiopsis* 属3種が寄生する (Shields 1994)。Fig. 4Cは北太平洋から採集されたカラヌス科 *Calanidae* のコペポディッド期幼体の上顎に寄生した *Ellobiopsis chattoni* であるが、付着した部位の上顎内肢が完全に欠損している。これは寄生が少なくとも前の成長段階で起こり、脱皮の際にも離脱しなかったためと推定される。

*Eurytemora affinis* の幼生~成体の体表に付着する繊毛虫(種名不明)は、ノープリウス幼生の遊泳運動を著しく妨げるため、この時期の生残率にのみ深刻な影響を及ぼし、野外で観察されるカイアシ類の個体群の衰退原因の1つになっていることが示唆された (Heerkloss et al. 1990)。周口類 *Zoothamnium* 属は *Acartia*, *Centropages*, *Eurytemora*, *Pleuromamma* 属などのカイアシ類の体表に付着する。東京湾に産する *Centropages abdominalis* の体表への *Zoothamnium* sp. の寄生率は季節性が明瞭で、3月に最高約40%に達した後、急激に減少するが、この原因としては繊毛虫の付着によってカイアシ類が捕食されやすくなったこと、自然死亡率が高くなったことが推定されている (Nagasawa 1986b)。同様に、周口類 *Rhabdostyla* sp. が *Acartia hudsonica* の体表に外部寄生するが、それによってノープリウス幼生の



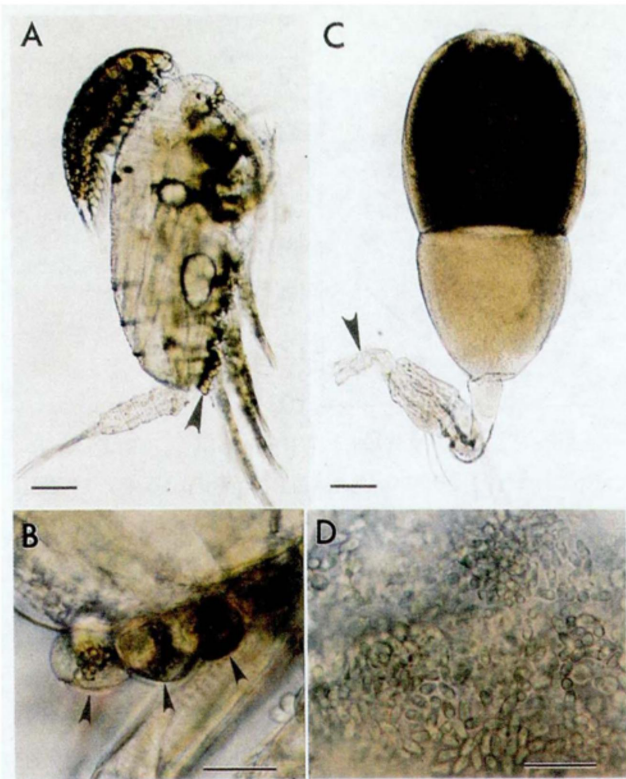


Fig. 4. Parasites of copepods. A. Microniscid larva of epicaridean isopod on *Paracalanus parvus* s.l. from the Seto Inland Sea, aggregation of apostome ciliates near bases of legs indicated by arrow; B. Apostome ciliates (arrowed), magnification of A; C. *Ellobiopsis chattoni* on madibular palp of *Calanidae* sp. copepodid stage from North Pacific, "root" indicated by arrow; D. Endoparasitic dinoflagellate *Syndinium* (?), viewed from dorsal side of prosome of *Paracalanus parvus* s.l. from the Seto Inland Sea. Scales = 100  $\mu$ m (A,C); 20  $\mu$ m (B,D).

生残率が悪化したり、産卵速度が低下する(Weissman et al. 1993). また、この繊毛虫の寄生によりカイアシ類の沈降速度が有意に遅くなって(非寄生個体の平均沈降速度 0.80 mm s<sup>-1</sup>; 寄生個体 0.49 mm s<sup>-1</sup>)捕食されやすくなるため、カイアシ類個体群の衰退あるいは再生産に影響していることが示唆された(Weissman et al. 1993). 汽水性カイアシ類 *Acartia tonsa* の体表に外部寄生する *Epistylis* sp. によってクチクラが損傷を受け、この損傷部位から栄養の供給を受けたと考えられるバクテリアのコロニーが観察されている(Turner et al. 1979). 淡水域に生息する *Boeckella triarticulata* は体表に周口類 *Epistylis daphniae* が付着しても、食物となる鞭毛虫類が豊富な場合には成体の生残や生殖にはなんら影響を受けませんが、不足した場合には短命になること(この原因としては餌の競争や遊泳に負荷がかかるため)が室内

実験で明らかになった(Xu & Burns 1991).

隔口類 *Vampyrophrya pelagica* は浮遊性カイアシ類の体表上でシストを形成するが、カイアシ類がヤムシ類などの無脊椎動物に捕食されたり、カイアシ類の体が破壊されたりするとシストからでて、カイアシ類の組織を摂食し始める(Grimes 1980)(Figs 4A,B,6D参照).

等脚類ヤドリムシ亜目 *Epicaridea* の中でエビヤドリムシ科 *Bopyridae* は生活史が解明されている. 3つの幼生期のうち初期のエビカリディア幼生とマイクロニクス幼生(Fig. 4A)がカラヌス目カイアシ類の体表に外部寄生し、最後のクリプトニクス幼生はカイアシ類を離れて終宿主としてエビ類、異尾類、カニ類に寄生する(布村 1995, Owen & Rothlisberg 1995). オーストラリアのカーペンタリア湾では14種のカイアシ類にクリプトニクス幼生の寄生が見られたが、特に *Canthocalanus pauper*, *Paraeuchaeta concinna* が宿主として重要であった(Owen & Rothlisberg 1995). *Acartia tonsa* は *Probopyrus pandalicola* のマイクロニクス幼生の寄生を受けると酸素消費速度が減少する(Anderson 1975). また、瀬戸内海に生息する *Calanus sinicus* の成体雌はマイクロニクス幼生に寄生されると産卵速度が顕著に低下し、寄生を受けていない雌が 1.3–26.8 eggs female<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup> であったのに対して 0–0.7 eggs female<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup> になった(Uye & Murase 1997). しかし、成体雌への寄生率はせいぜい 0.6% に過ぎないので、個体群への影響は少ないと考えられている.

最近、発見された外部寄生虫として甲殻類ヒメヤドリエビ亜綱 *Tantulocarida* がある. このヒメヤドリエビは、カイアシ類では近底層性カラヌス目、ミソフリア目に寄生するが、クマ類、ウミホタル類にも寄生する種がいる(Huys et al. 1992, 1994, 大塚 1997). この寄生により、宿主の脱皮抑制が起こる可能性が指摘されている(Huys et al. 1994).

淡水性カイアシ類であるが、菌類の寄生が個体群に大きな影響を及ぼしている例が報告されている. Redfield & Vincent (1979) は、カリフォルニアの湖において、*Lagenidium* 属と考えられる菌類はカイアシ類 *Diaptomus novamexicanus* の卵塊に特異的に寄生して卵細胞を吸収して死に至らしめるため、カイアシ類の再加入が最大 48.4% 減少すると推定し、捕食による死亡より影響が大きいと結論した. また、ニュージーランドの湖においては菌類 *Aphanomyces* sp. がカイアシ類 *Boeckella* 属 3 種の卵塊に寄生し、個体群の出生率を最大 48.8% も減少させることも報告された(Burns 1989). このように淡水域では菌類の寄生が個体群に相当影響を



与えることが明らかになっている。海洋でも、菌類 *Metschnikowia* sp. が *Neocalanus plumchrus* に寄生していることが報告されており、感染を受けると組織が破壊され、5~10日で死に至るという報告があり (Seki & Fulton 1969), *Clausocalanus pergens* の成体雌もボウフラキン科 Coelomomycetaceae によって体内組織が破壊され、不妊になることが報告されている (Ianora et al. 1990)。海産菌類の寄生による個体群への影響は今後、特に研究が必要な分野と考えられる。

羽状目珪藻類が様々な浅海性カイアシ類の体表に種特異的に付着している現象が知られている。カイアシ類にはほとんど利点がない偏利共生の例と考えられ、カイアシ類の移動によって栄養塩の供給が安定化する、沈降を免れて光合成に都合のよい浅海に留まることができる、カイアシ類の排泄物を利用する、などが珪藻類にとって有利な点と考えられている (Hiromi et al. 1985, 大塚ほか 未発表)。また、カイアシ類の交尾行動によって珪藻が他個体へ感染していくことが確かめられている (Russel & Norris 1971, 大塚ほか 未発表)。

#### カイムシ類

ウミホタル *Vargula hilgendorffii* の外部寄生生物としては、Blastodinidae に属する鞭毛虫類が付属肢、眼、交尾器などに付着する (Vannier & Abe 1993)。

背甲内には等脚類のウミホタルガクレ *Oniscocryptus ovalis* のクリプトニクス幼生あるいは雄が外部寄生する (Vannier & Abe 1993)。ウミホタルガクレは雄よりも雌のウミホタルにより高頻度で寄生し、寄生を受けたウミホタルは不妊になる可能性が指摘されている (Vannier & Abe 1993)。水深500~4500mから採集された *Vargula* 属、*Metavargula* 属には別種 *O. sagittus* が寄生し、浅・深海から採集されたミオドコーパ目カイムシ類には Nicothoidae に属する外部寄生性カイアシ類が発見されている (Bowman & Kornicker 1967, 1968, Kornicker & Bowman 1970, Vannier & Abe 1993, Yoo & Lim 1996)。

#### アミ類

アミ類の寄生生物相は Mauchline (1980) によってまとめられている。原生動物のエロビオプシス類 *Thalassomyces* spp. がロフォガスター亜目、アミ亜目に属する様々な種の背甲、保育囊、腹部に寄生する (Mauchline 1980, Shields 1994)。アミ亜目には吸管虫、

ツリガネムシ類、隔口類などの絨毛虫が外部寄生し、グレガリナ類が内部寄生する (Mauchline 1980, Avdeev & Avdeeva 1989)。

最近、Hanamura & Nagasaki (1996) によって周口類の外部寄生に関して興味深い結果が得られた。日本周辺海域に生息する *Archaeomysis* 属4種には Vortucellidae, Epistylidae に属する周口類が主に腹肢に外部寄生するが、北方種ほど、さらに砕波帯に生息している種ほど寄生率が高い傾向であった (*A. kokuboi* 75.6%; *Archaeomysis* sp. 74.7%; *A. vulgaris* 22.3%; *A. japonica* 1.2%)。砕波帯に生息している前3種は日中、遊泳行動と砂に潜る行動を繰り返す行動が見られ、この行動が周口類の寄生に関与していると彼らは推測した。このような行動をしない同じ場所で採集された *Neomysis* 属には周口類の寄生が全く見られないことからこのことが裏付けられる。

吸虫類、条虫類、線虫類の中間宿主になっているものもアミ亜目で数種知られる。スコットランド産 *Mesopodopsis slabberi* の腹部に線虫 *Anisakis simplex* の幼虫が内部寄生していたことが報告されている (Makings 1981)。

シフォノストム目カイアシ類で Nicothoidae に属する *Mysidon* 属と *Aspidoecia* 属がアミ亜目の *Erythroops* 属と *Parerythroops* 属の保育囊、眼、背甲、腹部に外部寄生する (Théodoridès 1989)。同科に属する *Hansenulus trebax* は北米コロビア川汽水域に生息する *Neomysis mercedis*, *Alienacanthomysis macropsis* の保育囊内に寄生するが、寄生率は両種とも平均約50%にも達する (Daly & Damkaer 1986)。*N. mercedis* の成熟雌の体長と寄生率には正の相関があり、カイアシ類はアミ類が脱皮をしても保育囊内に留まることができると考えられる (Daly & Damkaer 1986)。このカイアシ類は保育囊内の卵や幼体を捕食するため、アミ類の個体群密度に深刻な影響を及ぼし、さらにはアミ類を捕食する魚類の食性にも影響を及ぼしていることが示唆された (Daly & Damkaer 1986, Heron & Damkaer 1986)。

等脚目ヤドリムシ亜目では Asconiscidae やアミヤドリムシ科 Dajiidae が *Boreomysis*, *Siriella*, *Gastrosaccus*, *Pseudomma*, *Mysis* 属などの成体雌の保育囊あるいは背甲に外部寄生することが知られている。特に背甲に寄生するヤドリムシ類は採集時に容易に宿主より離脱してしまうので、寄生率が過小評価される可能性が指摘されている (Mauchline 1980)。瀬戸内海、南西諸島でも *Siriella* 属の成体雌の育房内にアミヤドリムシ類が確認されている (大塚 未発表)。その他、ヒルの1種

*Mysidobdella borealis*が北大西洋産の*Neomysis*属および*Mysis*属に外部寄生するが、宿主特異性は高く、コウソウ(殻に包まれた卵囊)はアミの体表には産みつけられないことが室内実験から明らかになった(Burreson & Allen 1978).

カイアシ類やオキアミ類同様にアミ類も体表に付着珪藻類が見られる場合がある(Mauchline 1980).

#### クラゲノミ類

クラゲノミ類自身は刺胞動物やその他の動物プランクトンに寄生するが、一方、その消化管には様々なグレガリナ類が内部寄生することが知られている(Avdeev & Avdeeva 1989). エロビオプシス *Thalassomyces marsupii*が*Parathemisto guadichaudii*の保育嚢に寄生することも報告されている(Kane 1964). 胞子が宿主に摂食されて感染すると考えられている(Kane 1964, Shields 1994).

#### オキアミ類

オキアミの寄生生物相はShimazu (1971,1972,1975a,b,c), 影井 (1979a,b), Mauchline (1980)によってまとめられている. グレガリナ *Cephaloidophora pacifica*はナンキョクオキアミ *Euphausia superba*の肝臓に寄生するが、コスモナフトフ海(Kosmonavtov Sea)における寄生率は100%に達し、高密度に寄生を受けたオキアミの肝臓組織(1肝臓当り745個体まで検出された)は破壊され変色することが報告されている(Avdeev & Vagin 1987). 最近、血体腔に高密度で内部寄生する隔口類繊毛虫 *Collinia beringensis*が発見され、ベーリング海に産する *Thysanoessa inermis*に対する寄生率は68~98%にも及び、このオキアミの生産に影響を与えることが示唆されている(Capriulo & Small 1986, Capriulo et al. 1991). また、隔口類の休眠胞子が *Euphausia*, *Thysanoessa*, *Meganyctiphanes*, *Nematoscelis*, *Nyctiphanes* 属の外部に付着しており、大型個体ほど寄生率が高いことも報告されている(Lindley 1978). さらに、オキアミ類の卵に寄生する渦鞭毛虫類 *Chytriodinium* 属も知られる(Cachon & Cachon 1987). エロビオプシス *Thalassomyces fageii*は *Euphausia* 属を中心に20種以上から報告があるが、本種が寄生すると宿主の脱皮が抑制されたり、去勢されたりする(Mauchline 1980, Shields 1994).

吸虫類のメタセルカリア、条虫類のプレロセルコイド、

鉤頭虫類の幼虫も中間宿主としてオキアミ類を利用している(Shimazu 1971,1972,1975a,b,1982, 影井 1979a,b, Mauchline 1980). Komaki (1970)は、駿河湾産 *Euphausia similis*が吸虫 *Pseudopecoelus japonicus* のメタセルカリアに高い割合で内部寄生され、卵巣の発達に阻害される可能性を示唆した.

線虫類 *Anisakis* 属の幼虫がオキアミ類を中間宿主として内部寄生している. この線虫類は刺身を食べたヒトにも腹痛を起こすことが知られているが、Fig.5にその感染経路を示す. 終宿主は海棲哺乳類である(Nagasawa 1993, Kjøie et al. 1995). Fig. 5では、*Anisakis simplex*は卵の中で1回脱皮した第2期幼虫として孵化し、中間宿主に取り込まれた後、その体内で脱皮して第3期幼虫になると示している. しかし、Kjøie et al (1995)はこの考えとは異なる観察結果を示し、孵化幼虫は第2期幼虫でなく、すでに感染能力を有する第3期幼虫とした. 彼らの観察が正しければ、第3期幼虫を宿す甲殻類は中間宿主でなく延長(=待機)中間宿主と呼ぶべきである. 影井(1979a)は、北半球の高緯度地域ではオキアミ類を含む浮遊性甲殻類で *Anisakis* 属の幼虫による感染が高いのに対して、南半球では極めて稀で、特にナンキョクオキアミは9万個体も検査したにもかかわらず、*Anisakis* の寄生はまったく見られなかったことを報告している. そのほか、エビヤドリムシ類の幼生、微胞子虫類がそれぞれ外部、内部に寄生する(Mauchline 1980, Théodoridès 1989).

羽状目珪藻 *Licmorpha abbreviata*がニュージーランド沖に産する *Nyctiphanes australis*の体表に最高50~70%の高頻度で付着していたが、この珪藻が元来、底生性であるので、このオキアミが他のオキアミ類同様に近底層に集群を形成することが示唆された(McClatchie et al. 1990).

#### 十脚類

カスミエビ属 *Sergestes* の消化管内には様々なグレガリナ類、カスミエビ属やスベスベチヒロエビ属 *Gennadas* の体腔にはコクシンジウム類などの原生動物アピコンプレックス類が寄生する(Théodoridès 1989). エロビオプシス類の *Thalassomyces* 属も浮遊性コエビに寄生する(Ho & Perkins 1985, Shields 1994). ソコシラエビ属 *Leptocheila* の血体腔から条虫 *Echinobothrium* sp. の幼虫も発見されている(Shimazu 1982).

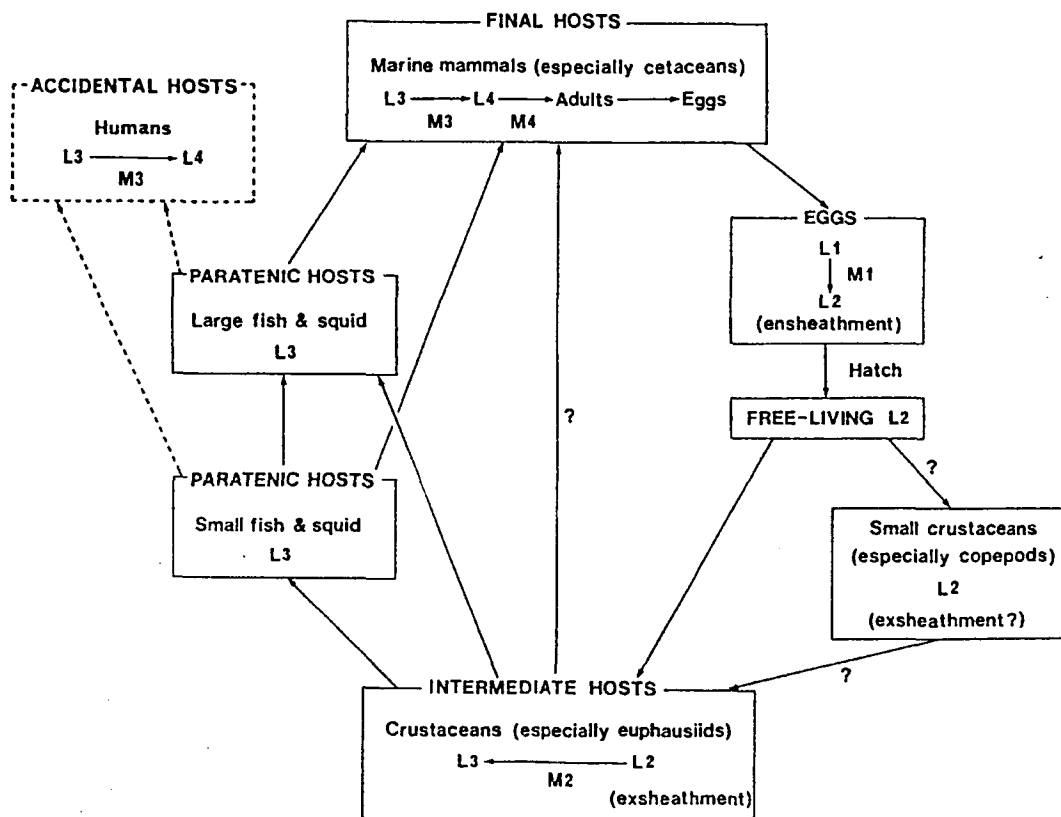


Fig. 5. Life cycle of the nematode *Anisakis simplex*. L1-4: first- to fourth-stage larvae; M1-4; first to fourth molts (from Nagasawa 1993, with permission from Tokai University Press). A new suggestion on the life cycle of *A. simplex* was given by Kjøie et al. (1995), who reported that a larva emerging from the egg is the third stage. If it is true, crustaceans are not intermediate hosts but paratenic hosts.

### 毛顎動物

ヤムシ類の寄生虫に関してはPierrot-Bults (1990), Nagasawa(1991)によって詳しくまとめられている。原生動物、扁形動物、線形動物の寄生がよく知られる。渦鞭毛虫 *Oodinium jordanii* が *Sagitta elegans* の鰭や体に外部寄生し、組織を破壊する (McLean & Nielsen 1989)。この寄生性渦鞭毛虫は本邦からは記録されていないが、最近、瀬戸内海産 *Sagitta crassa* に外部寄生する本属と考えられるものが発見された (Fig. 6A,C; 大塚ほか 未発表)。グレガリナ類 *Lankesteria* 属が表層性種の消化管内に寄生し、寄生率も種によっては50%を超えることもある (Nagasawa 1991)。繊毛虫 *Metaphyrya sagittae* は多くのヤムシ類の体腔内から発見されており、1個体のヤムシに通常100細胞のオーダーで寄生するという。寄生を受けたヤムシは形態が異常になり、生殖巣も発達しない。寄生率は通常1%以下である (Nagasawa 1991)。

吸虫類 *Accacladium*, *Accacladocoelium*, *Aphanurus*

(Fig. 6A), *Derogenes*, *Ectenurus*, *Guschanskiana*, *Hemiurus*, *Lecithocladium*, *Monilicaecum*, *Tergestia*, *Tetrichetus*, *Tetrochetus*, *Torticaecum*などの属がヤムシ類を中間宿主として利用しており、これらのメタセルカリアがヤムシの体腔内に通常1個体寄生する (Shimazu 1978,1982,1991, Nagasawa 1991, Pierrot-Bults, 1990)。日本の内湾に普通に見られる *Sagitta crassa* には *Tergestia* sp. のメタセルカリアが寄生するが、体長2.5mm以上のヤムシに限られ、本種の寄生率は東京湾では0.8~4.7%であった (Nagasawa 1991)。メタセルカリアの寄生により卵巣の発達が抑制される一方、体の成長が増して巨大化する現象も報告されている (Nagasawa 1991)。大型種や大型個体ほど寄生を受けやすい傾向があるが、これはヤムシ類の主要な餌動物であり、中間宿主であるカイアシ類をより多く捕食するからと推定されている (Nagasawa 1991)。さら吸虫類の寄生によりヤムシの体色が目立つようになり、鉛直分布もより浅くなり、終宿主である魚類の捕食を受けやすく

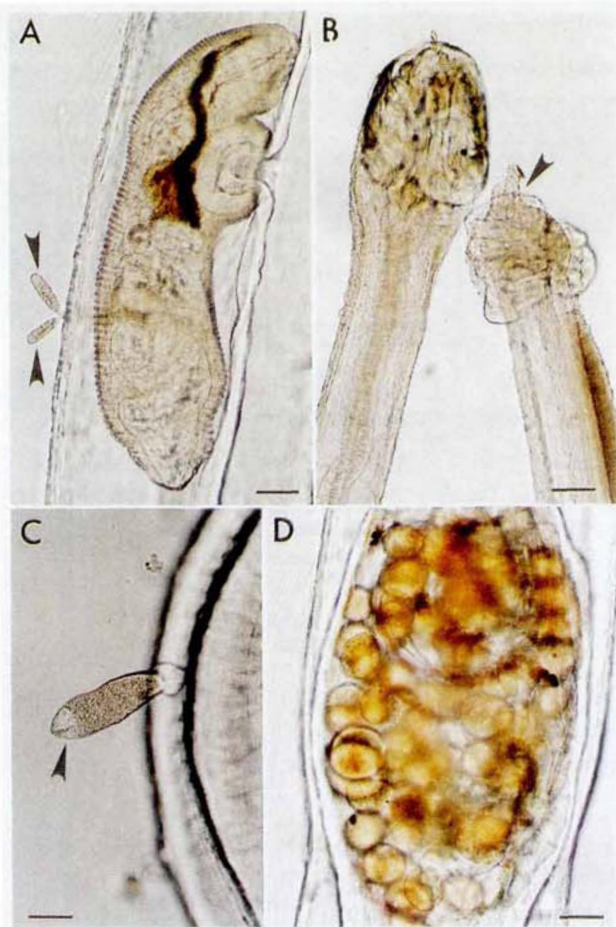


Fig. 6. Parasites of chaetognaths and copepods. A. Metacercaria of *Aphanurus* sp. (Bunocotylidae) grasping gut wall of *Sagitta crassa* from the Seto Inland Sea by ventral sucker, two trophonts of ectoparasitic dinoflagellate *Oodinium* (?) indicated by arrows; B. *Sagitta crassa* from the Seto Inland Sea, normal (left) and headless (right, arrowed); C. Trophont of ectoparasitic dinoflagellate *Oodinium* (?) (arrowed) on *Sagitta crassa*; D. Copepod ingested by *Sagitta crassa*, in which many unidentified protozoans (probably ciliates such as *Vampyrophrya pelagica*) were found. Scales = 50  $\mu$ m (A,C,D); 100  $\mu$ m (B).

なるという (Nagasawa 1991). 条虫類四葉目 Tetraphyllidea の幼虫もヤムシ類の体腔内にまれに見られるが (Shimazu 1978, 1982), 寄生は偶発的なものと考えられる (Nagasawa 1991).

線虫類の幼虫もしばしばヤムシの体腔内に見られる。黒海では、回虫目 *Contracaecum* sp. の幼虫が *Sagitta* sp. の 33% に寄生しており、中間宿主として重要であることが指摘されている (Ass 1961 in Nagasawa 1991, Pierrot-Bults, 1990). 線虫の寄生を受けたヤムシは発

育が遅延し、卵巣が未発達になる (Nagasawa 1991).

最近、ヤムシ類の新しい外部寄生虫が報告された。南極海において Typhloscolecidae の多毛類が *Eukrohnia hamata* の頭部の後に付着して体液を吸うため (Fig. 1F), この寄生が原因でヤムシは頭部を損失する、いわゆる無頭 (headless) になる (Fig. 6B) ことが推定された (Oresland & Pleijel 1991). 南極海では 0.5~1.6% のヤムシ類が多毛類に寄生されていたか、あるいは頭部を失っていた。駿河湾産 *Sagitta nagae*, *S. pacifica*, 三陸沖における *S. enflata*, *S. crassa*, 東京湾や瀬戸内海に産する *S. crassa* でも頭部に損傷があったり、頭部を失った個体が見られたが (Nagasawa 1986a, 大塚ほか 未発表), 多毛類の捕食ないしは寄生による可能性がある。東京湾では、頭部を失った *S. crassa* は極めて稀であるが (平均 0.2%), 損傷が見られた個体は比較的高い比率 (~13%) に達することがある (Nagasawa 1986a). 頭部の損傷は餌の捕獲を困難にするので、個体群の再生産に大きな影響を与える可能性もあることが指摘されている。

#### 脊索動物 尾虫類

外部あるいは内部寄生する渦鞭毛虫類が知られている (Cachon & Cachon 1973, 1987). *Oodinium fritillariae* は *Fritillaria* 属に外部寄生し、外部組織などを食作用によって取り込む。また、*Apodinium* 属では外部寄生する部位が種特異的で、*A. rhizophorum* は *Oikopleura* 属の尾部、*A. chattoni* は *Fritillaria* 属の尾部、*A. mycetoides* は *Fritillaria* の内鰓孔、*A. zygorhizum* は尾虫類の口部に寄生する (Cachon & Cachon 1973). *Sphaeripara catenata* および *Syndinium oikopleurae* はそれぞれ *Fritillaria* 属、*Oikopleura* 属の生殖巣に寄生し、尾虫類の生殖巣が発達する前に寄生を受けると去勢が起こる (Théodoridès 1989).

尾虫類を専食する浮遊性カイアシ類カンダシア科 *Candaciidae* の消化管内にはグレガリナ類がしばしば発見されるが、カイアシ類などを捕食する他の肉食性カイアシ類からの出現は非常に稀である (Ohtsuka & Onbé 1989, Ohtsuka 1991). したがって、尾虫類が中間宿主になっている可能性がある。

#### タリア類

渦鞭毛虫 *Oodinium amylaceum* はサルバ類の鰓に外部寄生し、グレガリナ類 *Thalicolia* 属は消化管に内部寄



生する(Theodoridès 1989).

ポエキロストム目カイアシ類*Sapphirina angusta*の成体雌, コペポデイド幼体がサルパ*Thalia democratica*の出水孔から侵入して内部組織を摂食するが, 成体雌なら数時間で全組織を喰い尽くすことが報告されている(Heron 1973). これは次に述べるクラゲノミ類同様に, 捕食寄生の例と考えられる.

クラゲノミ類のオオタルマワシ*Phronima sedentaria* (タルマワシ科Phronimidae)がサルパ類の被嚢内に侵入して組織を捕食し, 「タル」状になった被嚢の中で幼体を保育する行動はよく知られているが, この他にも, ヘラウミノミ科Vibiliidae, クラゲノミ科Hyperiididae, マルオウミノミ科Phrosinidae, カミソリウミノミ科Lycaeidaeに属する種がタリア類に寄生する(Laval 1980). クラゲノミ類が成体に達すると通常, 宿主が完全に捕食されてしまうので, 捕食寄生とみなした方が妥当である(Laval 1980).

## 魚 類

イワシ類, キュウリエソ類の卵, 仔魚の卵黄に内部寄生する渦鞭毛虫*Ichthyodinium chabelardi*が知られる(Lom 1981). 本種の大西洋産イワシ類*Saridna pilchardus*の卵への寄生率は30~80%に及ぶ場合があり, 寄生を受けた卵は仔魚の段階で死に至る.

渦鞭毛虫*Amyloodinium ocellatum*は様々な稚魚の鰓に外部寄生するが, 合衆国ではその寄生によってハタ科の*Morone saxatilis*の養殖が大被害を被ったことがある(Lawler 1980).

## 幼生プランクトン

卵菌類クサリフクロカビ類に属する*Lagenidium*, *Haliphthoros*, *Halocrusticuda*などの属や鞭毛虫類*Paramoeba perniciosus*は商業的価値のある十脚類の卵, 幼生に寄生し, 養殖業に多大な損害を与えることがある(Couch 1983, Johnson 1983, 畑井1996). 異毛類繊毛虫*Licnophora luididae*はヒトデ*Luidia sarsi*のビピンナリア幼生に外部寄生する(Hamon 1954).

## 今後の課題

海産動物プランクトンの寄生生物に関する今後の研究課題として, 分類学的研究, 生態・生活史研究, 宿主への影響評価などがあげられる. 本文で記したように, こ

れまでに多くの寄生生物が記載されてきたが, その寄生生物の分類学的研究はまだ極めて不十分である. 多くの寄生生物は偶発的に発見されたもので, 海産動物プランクトンを系統的に調べ, 寄生生物相を明らかにした研究はごく少ない. 寄生生物学にとって海産動物プランクトンは未知の宿主群と言える. プランクトン研究者は, 寄生生物を発見したときには専門家に寄生生物の同定を依頼し, その分類学的位置を明確にして形態を記載することが必要である. また, 寄生生物学者が分類学的研究を進めるにしても, 動物プランクトン中の寄生生物の出現頻度はかなり低い場合があるため, 材料を困難なく入手するにはプランクトン研究者の絶え間ない関心と協力が不可欠である.

動物プランクトンの寄生生物の研究では, 生態や生活史を解明することも重要である. 寄生生物は, 宿主を巧みに利用して, または, 宿主の生活にうまく適応して生活している. このため, 生態や生活史に関する研究は単に寄生生物だけでなく宿主の生態を調べ, 寄生生物と宿主の共進化を解き明かすことにつながる. 動物プランクトンの標本を調べる際には, 寄生生物にも注意を払い, その個体数や寄生部位などを記録しておくことが大切である. また, 動物プランクトンは各種寄生生物(例えば線虫, 糸虫, 吸虫など)の中間宿主である. 動物プランクトンの寄生生物を調べることは, 海産魚類や哺乳類, 鳥類などの大型生物を終宿主とする寄生生物の生態と生活史を明らかにすることになる. 特に, これら大型生物の寄生生物の生活史はほとんど未解明であり, 中間宿主としての動物プランクトンに焦点を当てることによって, 海産寄生生物に関する知識の増大と一層の理解が進むと考えられている. 加えて, 近年は動物プランクトンの飼育技術が向上している.

動物プランクトンの個体群動態に及ぼす寄生生物の影響を評価することも重要な研究課題である. 海洋で動物プランクトンが被食により減耗することはよく知られているが, 他の自然死亡要因について深く議論されることはあまりなかった. しかし本文でも記したように, 近年, 動物プランクトンの個体数変動に及ぼす寄生生物の影響が注目されている. 飼育した動物プランクトンに感染実験を行うことにより, あるいは海洋で採集した動物プランクトンを検鏡する際に寄生生物の出現頻度を宿主の発育段階別や成熟度別に調べることにより, 寄生生物の宿主への影響を評価することができる. この分野はこれまでほとんど注目されていなかっただけに, これから挑戦すべき新たな分野と言える.

わが国の生物系あるいは水産系大学, 水産研究所, 水

産試験場などには多くの海洋動物プランクトン研究者がいるが、寄生物に関心を寄せている研究者は極めて少ない。わが国のこれまでの研究を振り返ると、オキアミ類とヤムシ類の寄生物に関する業績があるものの、他の動物群ではほとんど手がつけられていない状態である。これまで記したように、動物プランクトンの寄生物研究は未開拓で魅力に富んだ分野である。動物プランクトンの標本を観察したときに見つかる寄生物の分類学的位置に興味を持つことから研究は始まる。この小論が、今後わが国において動物プランクトンの寄生物を研究する際に役立てば幸いである。

### 謝 辞

嶋津 武教授(長野県短期大学)には、ヤムシ類に寄生する吸虫類の同定をしていただき、記して感謝する。寺崎誠教授(東京大学)、大谷修司博士(島根大学)、堀口健雄博士(北海道大学)、小阪敏和博士(広島大学)、志賀直信博士(北海道大学)、2名の校閲者の方々には文献等のご教示、貴重なご意見をいただき、お礼申し上げます。本研究の一部は文部省科学研究費補助金(課題番号 10660180)によって行われた。

### 引 用 文 献

- Allredge, A.L. & B.M. Jones 1973. *Hastogerina pelagica*: foraminiferal habitat for planktonic dinoflagellates. *Mar. Biol.* 22: 131-135.
- Anderson, G. 1975. Larval metabolism of the epicaridian isopod parasite *Probopyrus pandalicola* and metabolic effects of *P. pandalicola* on its copepod intermediate host *Acartia tonsa*. *Comp. Biochem. Physiol.* 50A: 747-751.
- Artemchuk, N. Ya & L.M. Zelezinskaya 1969. Marine fungus *Hypochoytrium peniliae* n.sp. infecting the zooplankton water flea *Penilia avirostris* Dana. *Mikol. Fitopatol.* 3: 356-358. (In Russian.)
- Avdeev, V.V. & N.V. Avdeeva 1989. On gregarine fauna from planctonic [sic] crustaceans from Antarctic, pp. 40-44. In *Parasites of Animal and Plants*. (In Russian with English abstract.)
- Avdeev, V.V. & A.V. Vagin 1987. On the pathogenic effect of *Cephaloidophora pacifica* Avdeev on *Euphausia superba* Dana. *Parazitologiya* 21: 741-743. (In Russian with English abstract.)
- Bowman, T.E. & L.S. Kornicker 1967. Two new crustaceans: the parasitic copepod *Sphaeronellopsis monothrix* (Choniostomatidae) and its mydocopid ostracod host *Parasterope pollex* (Cylindroleberidae) from the southern New England coast. *Proc. U.S. Natn. Mus.* 123: 1-28
- Bowman, T.E. & L.S. Kornicker 1968. *Sphaeronellopsis hebe* (Copepoda, Choniostomatidae), a parasite of the ostracod, *Pseudophilomedes ferulanus*. *Crustaceana* 15: 113-116.
- Boyle, M.S. 1966. Trematode and nematode parasites of *Pleurobrachia pileus* O.F. Muller in New Zealand waters. *Trans. Roy. Soc. N.Z., Zool.* 8: 51-62.
- Bruce, A.J. 1972. An association between a pontoniid shrimp and a rhizostomatous scyphozoan. *Crustaceana* 23: 300-302.
- Burns, C.W. 1989. Parasitic regulation in a population of *Boeckella hamata* Brehm (Copepoda: Calanoida). *Fresh. Biol.* 21: 421-426.
- Burreson, E.M. & D.M. Allen 1978. Morphology and biology of *Mysidobdella borealis* (Johansson) comb. nov. (Hirudinea, Piscicolidae) from mysids in the western North Atlantic. *J. Parasitol.* 64: 1082-1091.
- Cachon, J. & M. Cachon 1973. Les Apodinidae Chatton. Révision systématique. Rapports hôte-parasite et métabolisme. *Protistologica* 9: 17-33.
- Cachon, J. & M. Cachon 1987. Parasitic dinoflagellates, p.571-610. In: *The Biology of Dinoflagellates* (ed. Taylor, F.J.R.). Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Capriulo, G.M. & E.B. Small 1986. Discovery of an apistome ciliate (*Collinia beringensis* n.sp.) endoparasitic in the Bering Sea euphausiid *Thysanoessa inermis*. *Dis. Aquat. Org.* 1: 141-146.
- Capriulo, G.M., M.J. Pedone & E.B. Small 1991. High apistome ciliate endoparasite infection rates found in the Bering Sea euphausiid *Thysanoessa inermis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 72: 203-204.
- Child, C.A. & G.R. Harbison 1986. A parasitic association between a pycnogonid and a scyphomedusa in midwater. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 66: 113-117
- Coats, D.W. & J.J. Heisler 1989. Spatial and temporal occurrence of the parasitic dinoflagellate *Duboscquella cachoni* and its tintinnine host *Eutintinnus pectinis* in Chesapeake Bay. *Mar. Biol.* 101: 401-409.
- Couch, J.A. 1983. Diseases caused by Protozoa, p.79-111. In: *The Biology of Crustacea*, Vol. 6, *Pathobiology* (ed. Provenzano, A.J.Jr). Academic Press, New York.
- Daly, K.L. & D.M. Damkaer 1986. Population dynamics and distribution of *Neomysis mercedis* and *Alienacanthomysis macropsis* (Crustacea: Mysidacea) in relation to the parasitic copepod *Hansenulus trebas* in the Columbia River estuary. *J. Crustacean Biol.* 6: 840-857.
- Drebes, G. 1984. Life cycle and host specificity of marine parasitic dinoflagellates. *Helgoländer Meeresunters.* 37: 603-622.
- Drebes, G. 1988. *Syltodinium listii* gen. et spec. nov., a marine ectoparasitic dinoflagellate on eggs of copepods and rotifers. *Helgoländer Meeresunters.* 42: 583-591.
- Elbrähter, M. 1988. Life cycle of *Schizochytriodinium calani* nov. gen. nov. spec., a dinoflagellate parasitizing copepod eggs. *Helgoländer Meeresunters.* 42: 593-599.
- Green, J. 1974. Parasites and epibionts of Cladocera. *Trans. Zool. Soc. Lond.* 32: 417-515.



- Grimes, H. 1980. The fine structure of the food vacuole of the histophagous ciliate *Vampyrophrya pelagica*, an apostome parasite of marine copepods. *J. Protozool.* 27: 21A-22A.
- Hamon, M. 1954. Un nouveau Cilié Hétérotrophe ectoparasite des larves pélagiques de *Luidia*. *Arch. Zool. Exper. Gen.* 91, N & R, 3: 145-156.
- Hanamura, Y. & K. Nagasaki 1996. Occurrence of the sandy beach mysids *Archaeomysis* spp. (Mysidacea) infested by epibiontic peritrich ciliates (Protozoa). *Crustacean Res.* 25: 25-33.
- 畑井喜司雄 1996. 真菌病. 魚病学概論 (室賀清邦・江草周三編), pp. 70-82. 恒星社厚生閣, 東京.
- Heerkloss, R., U. Brenning, R. Ihlenfeld & R. Franke 1990. Influence of temperature and epizotic ciliates on the growth of *Eurytemora affinis* (Poppe) (Calanoida, Copepoda) under laboratory conditions. *Wiss. Z. Universität Rostock, N-Reihe* 39: 12-15.
- Heron, A.C. 1973. A specialized predator-prey relationship between the copepod *Sapphirina angusta* and the pelagic tunicate *Thalia democratica*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 53: 429-435.
- Heron, G.A. & D.M. Damkaer 1986. A new nicothoid copepod parasitic on mysids from northwestern North America. *J. Crustacean Biol.* 6: 652-665.
- Hiroimi, J., S. Kadota & H. Takano 1985. Diatom infestation of marine copepods (review). *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.* 117: 37-46.
- Ho, J.-s. & P.S. Perkins. 1985. Symbionts of marine Copepoda: an overview. *Bull. Mar. Sci.* 37: 586-598.
- Humes, A.G. 1970. *Paramacochiron japonicum* n.sp., a cyclopoid copepod associated with a medusa in Japan. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* 18: 223-232.
- Huys, R., S. Ohtsuka & G.A. Boxshall 1994. A new tantulocaridan (Crustacea: Maxillopoda) parasitic on calanoid, harpacticoid and cyclopoid copepods. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* 36: 197-209.
- Huys, R., S. Ohtsuka, G.A. Boxshall & T. Itô 1992. *Itoitantulus misophricola* gen. et sp. nov.: first record of Tantulocarida (Crustacea: Maxillopoda) in the North Pacific region. *Zool. Sci.* 9: 875-886.
- Ianora, A., M.G. Mazzocchi & B. Scotto di Carlo 1987. Impact of parasitism and intersexuality on Mediterranean populations of *Paracalanus parvus* (Copepoda: Calanoida). *Dis. Aquat. Org.* 3: 29-36.
- Ianora, A., B. Scotto di Carlo & M.G. Mazzocchi 1990. Histomorphological changes in the reproductive condition of parasitized marine planktonic copepods. *J. Plankton Res.* 12: 249-258.
- Johnson, P.T. 1983. Diseases caused by viruses, rickettsiae, bacteria, and fungi, pp. 1-78. In: *The Biology of Crustacea*, Vol. 6, *Pathobiology* (ed. Provenzano, A.J.Jr). Academic Press, New York.
- 影井 昇 1979a. オキアミと寄生虫(I). 鯨研通信 328: 53-62.
- 影井 昇 1979b. オキアミと寄生虫(II). 鯨研通信 329: 63-72.
- Kane, J.E. 1964. *Thalassomyces marsupii*, a new species of ellobiopsid parasite on the hyperiid amphipod *Parathemisto guadichaudii* (Guér.). *N. Z. J. Sci.* 7: 289-303.
- Kimmerer, W.J. & A.D. McKinnon. 1990. High mortality in a copepod population caused by a parasitic dinoflagellate. *Mar. Biol.* 107: 449-452.
- Kjøie, M., B. Berland & M.D.B. Burt 1995. Development to third-stage larvae occurs in the eggs of *Anisakis simplex* and *Pseudoterranova decipiens* (Nematoda, Ascaridoidea, Anisakidae). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52 (Suppl. 1): 134-139.
- Komaki, Y. 1970. On the parasitic organisms in a krill, *Euphausia similis*, from Suruga Bay. *J. Oceanogr. Soc. Japan* 26: 283-295.
- Kornicker, L.S. & T.E. Bowman 1970. *Sphaeronellosis dikrothrix*, a new choniostomatid copepod from the ostracod *Metavargula ampla*. *Crustaceana* 17: 281-284.
- Lalli, C.M. & R.W. Gilmer 1989. *Pelagic snails*. Stanford University Press, Stanford, pp. 259.
- Laval, P. 1980. Hyperiid amphipods as crustacean parasitoids associated with gelatinous zooplankton. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 18: 11-56.
- Lawler, A.R. 1980. Studies on *Amyloodinium ocellatum* (Dinoflagellata) in Mississippi Sound: natural and experimental hosts. *Gulf. Res. Rep.* 6: 403-413.
- Lindley, J.A. 1978. Continuous plankton records: the occurrence of apostome ciliates (Protozoa) on Euphausiacea in the North Atlantic Ocean and North Sea. *Mar. Biol.* 46: 131-136.
- Lom, J. 1981. Fish invading dinoflagellates: a synopsis of existing and newly proposed genera. *Folia Parasitologica* 28: 3-11.
- Makings, P. 1981. *Mesopodopsis slabberi* (Mysidacea) at Millport, W. Scotland, with the parasitic nematode *Anisakis simplex*. *Crustaceana* 41: 310-312.
- Marshall, S.M. & A.P. Orr 1955. *The Biology of a Marine Copepod*. Oliver & Boyd, Edinburgh, 188pp.
- Mauchline, J. 1980. The biology of mysids and euphausiids. *Adv. Mar. Biol.* 18: 1-680.
- McClatchie, S., R. Kawachi & D.E. Dalley 1990. Epizotic diatoms on the euphausiid *Nyctiphanes australis*: consequences for gut-pigment analyses of whole krill. *Mar. Biol.* 104: 227-232.
- McLean, N. & C. Nielsen 1989. *Oodinium jordani* n.sp., a dinoflagellate (Dinoflagellata: Oodiniidae) ectoparasitic on *Sagitta elegans* (Chaetognatha). *Dis. Aquat. Org.* 7: 61-66.
- Nagasawa, K. 1993. Review of human pathogenic parasites in the Japanese common squid (*Todarodes pacificus*), p. 293-312. In: *Recent Advances in Fisheries Biology* (eds. Okutani, T., R.K. O'Dor & T. Kubodera). Tokai University Press, Tokyo.
- Nagasawa, S. 1986a. Will head-damaged chaetognaths become headless? *J. Plankton Res.* 8: 1217-1220.
- Nagasawa, S. 1986b. The peritrich ciliate *Zoothamnium* attached to the copepod *Centropages abdominalis* in Tokyo Bay waters. *Bull. Mar. Sci.* 38: 553-558.
- Nagasawa, S. 1991. Parasitism and diseases in chaetognaths, pp. 76-85. In *The Biology of Chaetognaths* (eds. Kapp, Q.B & A.C. Pierrot-Bults). Oxford University Press, New York.
- 布村 昇 1995. 等脚類. 日本海岸動物図鑑[II] (西村三郎 編),

- pp. 205-233. 保育社, 東京.
- Ohtsuka, S. 1991. Structure and function of the mouthparts of calanoid copepods of the Seto Inland Sea and its environs, with special reference to their in-situ feeding habits. Ph.D. Thesis, Univ. Tokyo, Tokyo.
- 大塚 攻 1997. ヒメヤドリエビTantulocarida (Crustacea: Maxillopoda)の形態, 生活環, 系統分類について. タクサ 2: 3-12.
- Ohtsuka, S. & T. Onbé 1989. Evidence of selective feeding on larvaceans by the pelagic copepod *Candacia bipinnata* (Calanoida: Candaciidae). *J. Plankton Res.* 11: 869-872.
- Oresland, V. 1991. Feeding of the carnivorous copepod *Euchaeta antarctica* in Antarctic waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 78: 41-47.
- Oresland, V. & F. Pleijel. 1991. An ectoparasitic typhloscolecoid polychaete on the chaetognath *Eukrohnia hamata* from the Antarctic Peninsula. *Mar. Biol.* 108: 429-432.
- Owen, L. & P.C. Rothlisberg 1995. Epidemiology of cryptonisci (Bopyridae: Isopoda) in the Gulf of Carpentaria, Australia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 122: 159-164.
- Perkins, P.S. 1983. The life history of *Cardiodectes medusaeus* (Wilson), a copepod parasite of lanternfishes (Myctophidae). *J. Crustacean Biol.* 3: 70-87.
- Pierrot-Bults, A.C. 1990. Diseases of Chaetognatha, pp. 425-437. In *Diseases of Marine Animals, Vol. III, Introduction, Cephalopoda, Annelida, Crustacea, Chaetognatha, Echinodermata, Urochordata* (ed. Kinne, O.). Biologische Anstalt Helgoland, Hamburg.
- Redfield, G.W., & W.F. Vincent. 1979. Stages of infection and ecological effects of a fungal epidemic on the eggs of a limnetic copepod. *Fresh. Biol.* 9: 503-510.
- Russell, D.J. & R.E. Norris 1971. Ecology and taxonomy of an epizooic diatom. *Pac. Sci.* 25: 357-367.
- Seki, H. & J. Fulton 1969. Infection of marine copepods by *Metschnikowia* sp. *Mycopathol. Mycol. Appliq.* 38: 61-70.
- Sewell, S.R.B. 1951. The epibionts and parasites of the planktonic Copepoda of the Arabian Sea. *John Murray Exped.* 9: 255-394.
- Shields, J.D. 1994. The parasitic dinoflagellates of marine crustaceans. *Ann. Rev. Fish Dis.* 4: 241-271.
- Shimazu, T. 1971. Description of the progenetic metacercaria of *Pseudopecoelus japonicus* (Allocreadiidae: Trematoda) from *Euphausia similis* (Euphausiacea: Crustacea) of Suruga Bay. *Jap. J. Parasitol.* 20: 83-86.
- Shimazu, T. 1972. On the parasitic organisms in a krill, *Euphausia similis*, from Suruga Bay. IV. Metacercariae of the digenetic trematodes. *Jap. J. Parasitol.* 21: 287-295.
- 嶋津 武. 1975a. 北部北太平洋産オキアミ類寄生の条虫および鉤頭虫の幼生について. 日本水産学会誌 41: 813-821.
- 嶋津 武. 1975b. 駿河湾産オキアミ *Euphausia similis* に見られた寄生物について. V. 条虫幼生. 寄生虫学雑誌 24: 122-128.
- 嶋津 武. 1975c. 駿河湾産オキアミ *Euphausia similis* に見られた寄生物について. VI. 線虫幼生. 寄生虫学雑誌 24: 362-364.
- Shimazu, T. 1978. Some helminth parasites of the Chaetognatha from Suruga Bay, Central Japan. *Bull. Natn. Sci. Mus., Ser. A (Zool.)* 4: 105-116.
- Shimazu, T. 1982. Some helminth parasites of marine planktonic invertebrates. *J. Nagano Pref. Coll.* 37: 11-29.
- Shimazu, T. 1991. Notes on three helminth parasites of *Sagitta bedoti* (Chaetognatha) from West Bengal, India. *J. Nagano Pref. Coll.* 46: 1-8.
- Stock, J.H. 1971. *Micrallecto uncinata* n.gen., n.sp., a parasitic copepod from a remarkable host, the pteropod *Pneumoderma*. *Bull. Zool. Mus. Univ. Amsterdam* 2: 77-81.
- Stock, J.H. 1973. *Nannallecto fusii* n.gen., n.sp., a copepod parasitic on the pteropod *Pneumodermopsis*. *Bull. Zool. Mus. Univ. Amsterdam* 3: 21-24.
- Stock, J.H. & S. van der Spoel. 1976. *Pteroxena papillifera* n.gen., n.sp., an endoparasitic organism (Copepoda?) from the gymnosomatous pteropod, *Notobranchaea*. *Bull. Zool. Mus. Univ. Amsterdam* 5: 177-180.
- Taylor, F.J.R. 1968. Parasitism of the toxin-producing dinoflagellate *Gonyaulax catenella* by the endoparasitic dinoflagellate *Amoebophrya ceratii*. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 25: 2241-2245.
- Théodoridès, J. 1989. Parasitology of marine zooplankton. *Adv. Mar. Biol.* 25: 117-177.
- Turner, J.T., M.T. Postek & S.B. Collard 1979. Infestation of the estuarine copepod *Acartia tonsa* with the ciliate *Epistylis*. *Trans. Amer. Micros. Soc.* 98: 136-138.
- Uye, S.-I. & A. Murase 1997. Infertility of the planktonic copepod *Calanus sinicus* caused by parasitism by a larval epicaridian isopod. *Plankton Biol. Ecol.* 44: 97-99.
- Vader, W. 1972. Association between gammarid and caprellid amphipods and medusae. *Sarsia* 50: 51-56.
- Vannier, J. & K. Abe 1993. Functional morphology and behavior of *Vargula hilgendorffii* (Ostracoda: Myodocopida) from Japan, and discussion of its crustacean ectoparasites: preliminary results from video recordings. *J. Crustacean Biol.* 13: 51-76.
- Weissman, P., D.J. Lonsdale & J. Yen 1993. The effect of peritrich ciliates on the production of *Acartia hudsonica* in Long Island Sound. *Limnol. Oceanogr.* 38: 613-622.
- Xu, Z. & C.W. Burns. 1991. Effects of the epizooic ciliate, *Epistylis daphniae*, on growth, reproduction and mortality of *Boeckella triarticulata* (Thomson) (Copepoda: Calanoida). *Hydrobiologia* 209: 183-189.
- Yip, S. Y. 1984. Parasites of *Pleurobrachia pileus* Müller, 1776 (Ctenophora), from Galway Bay, western Ireland. *J. Plankton Res.* 6: 107-121.
- Yoo, K.-I. & D.-H. Lim 1996. *Sphaeronella squamosa* n.sp. (Copepoda, Nicotoidae), a new parasite of the ostracod, *Codonocera* sp. *Crustaceana* 69: 236-240.