

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

大塚 攻¹⁾・長澤和也²⁾・Ju-shey Ho³⁾・Mark J. Grygier⁴⁾

¹⁾ 広島大学大学院生物圏科学研究科附属瀬戸内フィールド科学教育研究センター竹原ステーション, 〒725-0024 竹原市港町 5-8-1

²⁾ Southeast Asian Fisheries Development Center, Aquaculture Department, Tigbauan 5021, Iloilo, Philippines

³⁾ Department of Biological Sciences, California State University, 1250 Bellflower Boulevard, Long Beach, California 90840-3702, USA

⁴⁾ 滋賀県立琵琶湖博物館, 〒525-0001 草津市下物町 1091

The true nature of the enigmatic copepod genus *Limnoncaea* from plankton in Japan and the importance of parasito-planktology

SUSUMU OHTSUKA, KAZUYA NAGASAWA, JU-SHEY HO AND MARK J. GRYGIER

¹⁾ Takehara Marine Science Station, Setouchi Field Science Center, Graduate School of Biosphere Science, Hiroshima University, 5-8-1 Minato-machi, Takehara, Hiroshima 725-0024, Japan

²⁾ Southeast Asian Fisheries Development Center, Aquaculture Department, Tigbauan 5021, Iloilo, Philippines

³⁾ Department of Biological Sciences, California State University, 1250 Bellflower Boulevard, Long Beach, California 90840-3702, USA

⁴⁾ Lake Biwa Museum, 1091 Simooro-cho, Kusatsu, Shiga 425-0001, Japan

Abstract The history of an enigmatic copepod genus *Limnoncaea* Kokubo, 1914 is reviewed. Copepods of this genus had been recorded from plankton in many fresh/brackish lakes and ponds of Japan. It is recently concluded that *Limnoncaea* is relegated to a junior synonym of *Ergasilus* Nordmann, 1832, the species of which are mainly parasitic on fish. Here we explain how lack of interchange between the fields of planktology and parasitology prevented an earlier appreciation of this fact. Recently, postmated adult females are suggested to exhibit a dual life mode: (1) some ergasilids are permanently attached to the host; in some cases, accompanied with highly transformed bodies and appendages to avoid detachment (generally known life cycle in ergasilids); (2) others are loosely associated to the host; like copepodids and adult males, without such transformation. In addition, the latter kind of female carries egg-sacs with a relatively small number of eggs per sac (up to 20), in contrast to larger number of eggs carried by females that are permanently attached to the host. The latter type is known from plankton in the world. Complex life cycles of symbiotic copepods have so far caused several taxonomic confusions not only in fresh/brackish waters but also in marine regimes (e.g., *Saphirella* problem). Hence planktologists should erase the boundary between planktology and parasitology to understand the natural history of their subject organisms precisely.

Key words: *Limnoncaea*, Oncaeidae, *Ergasilus*, Ergasilidae, parasite, host, *Saphirella*, life cycle, planktology, parasitology

緒 言

淡水～汽水域の浮遊性カイアシ類というキクロプス目キクロプス科 Cyclopidae, カラヌス目のディアプトムス科 Diaptomidae, シノカラヌス属 *Sinocalanus* などが代表的なものであるが, 日本のプランクトン学の草分け的存在である小久保清治 (1889–1971) により 1914 年に初めて記載された淡水・汽水性ポエキロストム目に属するリムノンケア属 *Limnoncaea* なる“浮遊性”カイアシ類が長年, 実体のよくわからない存在として放置されていた。小久保 (1914) は北海道の湖沼, 霞ヶ浦などから得たプランクトンサンプルの中から発見された 4 種のカイアシ類に対して, オンケア科 Oncaeidae の中の 1 新属としてこのリムノンケア属を設立したが, 1932 年に出版した自らの著書「浮遊生物分類学」において何のコメントもなく, これらを魚類の寄生性カイアシ類として有名なニセエラジラミ科 Ergasilidae に移籍させた (小久保 1932)。その後, 日本各地の淡水, 汽水湖のプランクトンから本属は頻りに報告されてきたものの (Table 1), 70 年間以上の長きにわたって, だれ一人として厳密な再記載, 分類学的再検討を行わなかった。最近, 我々はリムノンケア属に関する形態分類学的な研究を行い, この移籍が正しいことを明らかにした (Ohtsuka et al. 2004a, 2004b)。

また, 小久保 (1914) の原記載論文は英語の要約もなく, 日本語で執筆されていたために, 国外の研究者の目にはとまりにくかったと推測される。しかし, ドイツの R. Böttger-Schnack らは近年, 精力的にオンケア科の分類や系統に関するレビュー (Böttger-Schnack 1999, 2001) を行う過程で本属の存在に気づき, 本属はニセエラジラミ科のニセエラジラミ属 *Ergasilus* か, あるいは近縁属に属するであろうと, おそらく, その口器形態の図を見て推測した (Huys & Böttger-Schnack 1997)。彼等の卓見は, 我々の最近の研究でも証明された (Ohtsuka et al. 2004a, 2004b)。リムノンケア属はまさにニセエラジラミ類であったのである。日本のプランクトン学は世界的に見ても非常に高い水準にあると確信するが, 分類学に従事する研究者や寄生虫学をも視野に入れた多角的視野を持つ研究者の不足が招いた事態と考えられる。さらに, 最近では寄生虫学の重要性が様々な角度から再認識され, 雑誌で特集が組まれたり (海洋と生物 22 (5) 2000, 遺伝 55(2) 2001 など), 総説, 解説書が出版されている (大塚ほか 2000, 長澤 2001, 2003, Moore 2002 など)。

我々は, リムノンケア問題を解決するために, 北海道及び本州の湖沼から得たプランクトンサンプルに見い出された“リムノンケア”を精査した。その研究結果は Ohtsuka et al. (2004a, 2004b) に詳しいが, ここではその内容を紹介すると同時に, こうした問題の根底にあるプランクトン学と寄生生物学の境界領域について考察を行った。

分類学的検討

小久保 (1914) はリムノンケア属の 3 新種, *L. genuina* (雌雄が記載された; 産地: 札幌, 霞ヶ浦) (図 1), *L. diuncata* (雌雄; 春採湖), *L. divergens* (雄; 春採湖) 及び *Limnoncaea* sp. (雄; 不明) の合計 4 種を記載した。この中で *L. genuina* において奇妙な記載があり, 札幌産の成体雌は顎脚があるが, 霞ヶ浦産の成体雌にはこの付属肢がないと記している。この属はオンケア科に属するとし, さらに同時にオンケア科の定義を修正した。しかし, 前述のように, 小久保は 1932 年に何のコメントもなく, 本属をニセエラジラミ科に移籍した。ニセエラジラミ科の最も特長なことは成体雌は顎脚を完全に欠く点であるので (Kabata 1979, 1992), 小久保が 1914 年に観察した成体雌にある顎脚というのは別種の成体雌の顎脚であったと気づき, 1932 年に移籍したと推測される。ちなみに, 1932 年の *L. genuina* の記載には雌雄の顎脚の有無については全く触れられていない。

我々は春採湖を含む北海道各地の湖沼のプランクトンサンプルから“リムノンケア属”と考えられる標本を精査した。その結果, *L. genuina*, *L. diuncata* を含む 4 種を確認した。結論から言うならば, 小久保 (1932) の判断は正しく, リムノンケア属はニセエラジラミ科に属することが判明した (成体雌には顎脚が欠如)。しかし, 事態は単純でなく, 複数の属が含まれていた。つまり, *L. genuina* はニセエラジラミ属に, *L. diuncata* はテルシチナ属 *Thersitina* に属することが判明した (Ohtsuka et al. 2004a, 2004b)。両属は成体雌の第二触角先端の, 宿主を把握するための爪状エレメント数がそれぞれ, 一本あるいは二本かで容易に識別できる。小久保 (1914) は模式種を指定しなかったため, Ohtsuka et al. (2004a) は *L. genuina* を模式種に後指定し (国際動物命名規約第 4 版, 第 69 条), リムノンケア属は先取権 (同, 第 23 条) からニセエラジラミ属の新参シノニムとなった。したがって, それぞれの種名は *Ergasilus genuinus* (Kokubo, 1914), *Thersitina diuncata* (Kokubo, 1914) となる。小久保がこのような分類学的問題を引き起こした原

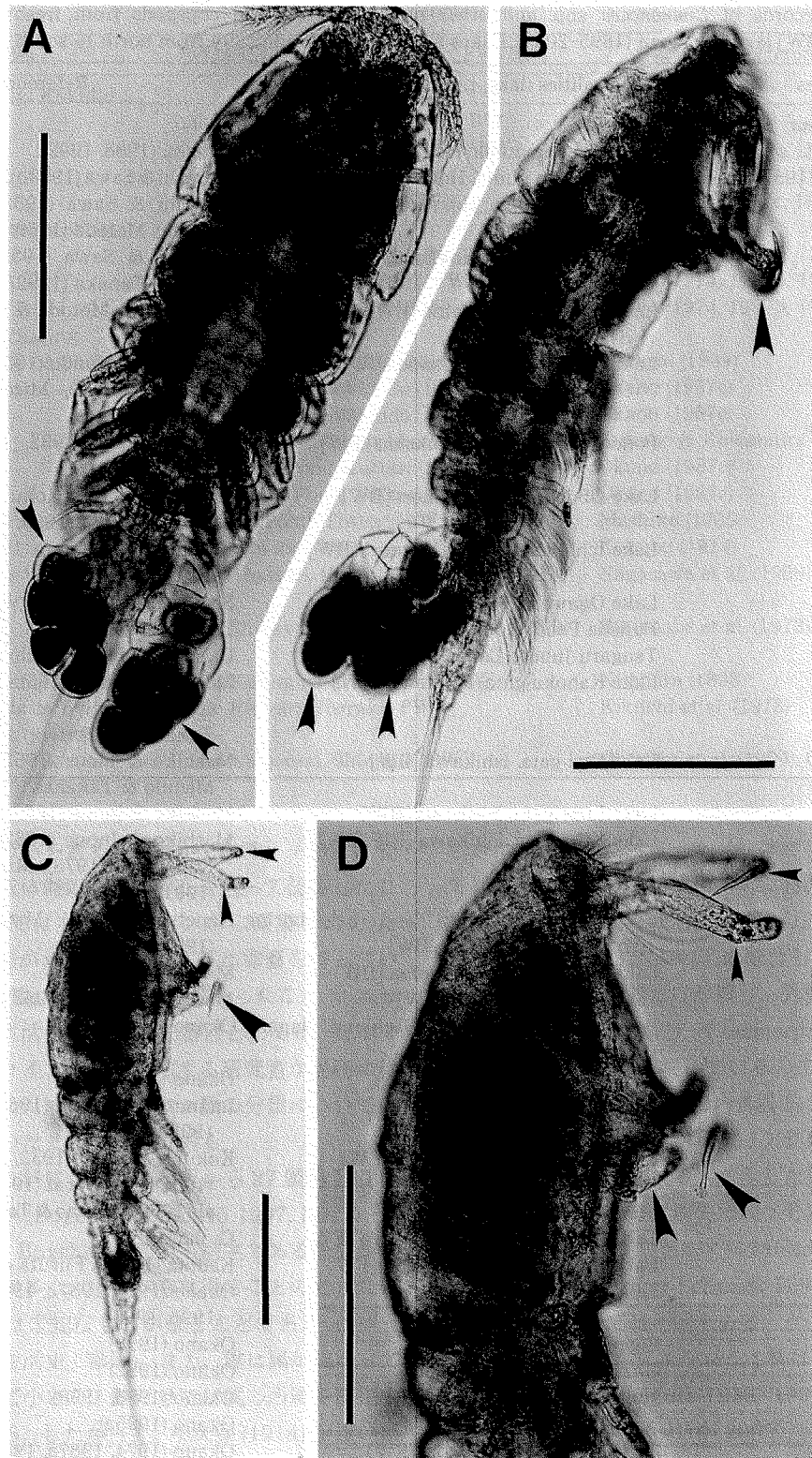


Fig. 1. A. *Ergasilus genuinus* (Kokubo, 1914) (= *Limnocaeca genuina*) from plankton in Oshima-onuma, Hokkaido, Japan (September 18, 1986), adult female, dorsal view—note the presence of paired egg-sacs (arrowed) with a small number of eggs; B. Same as in A, lateral view, antenna and egg-sac indicated by large and small arrowheads, respectively; C. *Ergasilus genuinus* from plankton in Oshima-onuma (September 18, 1986), adult male, lateral view, antenna and maxilliped indicated by small and large arrowheads, respectively; D. Same as in C, cephalosome, lateral view, antenna and maxilliped indicated by small and large arrowheads, respectively. Scales=0.2 mm.

Table 1. Past records of *Limnocalanus* spp. and other planktonic ergasilid copepods from freshwater [FW] and brackish-water [BW] lakes in Japan (1895–2002). Lakes are listed geographically from north to south.

Species	Localities (lake, prefecture, FW/BW)	References
<i>Limnocalanus genuina</i> Kokubo, 1914 (including <i>L. genuina</i> (?) of Okano, 1987d, 1987f)	Lake Koetoi-numa, Hokkaido [BW]	Tanaka (1988, 1992)
	Lake Kabuto-numa, Hokkaido [FW]	Igarashi & Sawa (1933b), Motoda (1950)
	Lake Penke-numa, Hokkaido [FW]	Igarashi & Sawa (1932, 1933a), Igarashi (1939), Motoda (1950)
	Lake Panke-numa, Hokkaido [FW/BW]	Igarashi & Sawa (1932, 1933a), Motoda (1950), Tanaka (1992)
	Lake Abashiri, Hokkaido [FW/BW]	Hada (1940), Motoda & Ishida (1948, 1949, 1950)
	Lake Yuto-numa, Hokkaido [BW]	Takayasu & Kondo (1934), Motoda (1950), Tanaka (1992), Mizuno & Takahashi (1991)
	Pond near Sapporo, Hokkaido [FW]	Kokubo (1914, 1932, 1955), Mizuno & Takahashi (1991)
	Lake Obuchi-numa, Aomori [BW]	Kokubo (1944), Kokubo & Kawamura (1949), Tanaka (1983, 1992)
	Lake Ichianagi-numa, Aomori [BW]	Kokubo & Kawamura (1949), Tanaka (1982, 1992)
	Lake Ogawara, Aomori [FW/BW]	Sasaki et al. (2002)
	Fujieda Pond, Aomori [FW]	Okano (1995b)
	Tsugaru-Juniko Lakes, Aomori [FW]	Okano (1995b)
	Lake Kahoku-gata, Ishikawa [BW]	Mashiko (1949, 1955), Mashiko & Inoue (1952), Kamijyo et al. (1973), Mizuno & Takahashi (1991)
	Lake Otsi-gata, Ishikawa [BW]	Mashiko & Inoue (1952), Mashiko (1955), Mizuno & Takahashi (1991)
	Lake Imae-gata, Ishikawa [BW]	Mashiko & Inoue (1952)
	Lake Kiba-gata, Ishikawa [FW/BW]	Mashiko & Inoue (1952), Mashiko (1955), Kanetsuna (1973), Mizuno & Takahashi (1991)
	Lake Shibayama-gata and neighboring rivers, Ishikawa [FW/BW]	Kanetsuna (1973), Mizuno & Takahashi (1991)
	Lake Hoshozu-gata, Toyama [BW]	Mashiko (1955)
	Lake Kita-gata, Fukui [BW]	Mashiko & Inoue (1952), Mashiko (1955)
	Pond in Higiri or Shiga Highland, Nagano [FW]	Okano (1987d)
	Lake Mihoro, Gifu [FW]	Okano (1987d)
	Lake Hi-numa, Ibaraki [BW]	Imamura & Hori (1964), Tanaka (1985, 1992)
	Lake Kasumiga-ura, Ibaraki [FW]	Kokubo (1914, 1932, 1955), Miyauchi (1935), Tange et al. (1957), Kasebayashi et al. (1959), Mizuno & Takahashi (1991)
	Lake Ogouchi-chosuichi, Tokyo [FW]	Otohata (1967)
	Lake Kawaguchi, Yamanashi [FW]	Kadota (1962), Furuta et al. (1974)
	Lake Biwa, Shiga [FW]	Okano (1974, 1987c, 1987f, 1991a, 1991b, 1996, 1998)
	Eigenji Dam, Shiga [FW]	Okano (1993)
	Ohzuchi Dam, Shiga [FW]	Okano (1992)
	Jyugo-no-ike Pond, Shiga [FW]	Okano (1996, 1998)
	Naga-ike Pond, Osaka [FW]	Okano (1995a)
	Tanega-ike Pond, Tottori [FW]	Okano (1974, 1987a, 1987c, 1991a)
Koyama-ike Pond, Tottori [BW]	Mashiko (1955), Okano (1974, 1987b, 1987c, 1991a), Mizuno & Takahashi (1991)	
Togo-ike Pond, Tottori [BW]	Okano (1987b), Mizuno & Takahashi (1991)	
Bunjo-no-ike Pond, Kagoshima [FW]	Suzuki & Nishida (1963)	
Unknown locality	Morishita (1996)	

Table 1. continued

Species	Localities (lake, prefecture, FW/BW)	References
<i>Limnoncaea diuncata</i> Kokubo, 1914	Lake Harutori, Hokkaido [FW/BW] Koyama-ike Pond, Tottori [FW/BW] Togo-ike Pond, Tottori [BW] Lake Shinji, Shimane [FW]	Kokubo (1914) Okano (1974, 1987c, 1991a) Okano (1974, 1987b, 1987c, 1991a) Okano (1974, 1987c, 1991a)
<i>Limnoncaea divergens</i> Kokubo, 1914	Lake Harutori, Hokkaido [FW/BW] Koyama-ike Pond, Tottori [FW/BW] Togo-ike Pond, Tottori [BW]	Kokubo (1914) Okano (1974, 1987b, 1987c, 1991a) Okano (1974, 1987b, 1987c, 1991a)
<i>Limnoncaea</i> sp. (including <i>Limnoncaea</i> sp. (?) of Okano, 1987e)	Lake Kabuto-numa, Hokkaido [FW] Lake Abashiri, Hokkaido [FW/BW] Lake Harutori, Hokkaido [FW/BW] Lake Takahoko-numa, Aomori [BW] Tanega-ike Pond, Tottori [FW] Koyama-ike Pond, Tottori [FW/BW] Togo-ike Pond, Tottori [BW] Unknown locality	Igarashi (1939) Okano (1987e) Okano (1987e) Kokubo & Kawamura (1949) Okano (1987c) Okano (1987c) Mashiko (1955) Kokubo (1914)
<i>Ergasilus hypomesi</i> Yamaguti <i>Ergasilus versicolor</i> Wilson, 1911	Lake Abashiri, Hokkaido [FW/BW] Lake Shibayama-gata, Ishikawa [BW/FW]	Nagasawa et al. (1989) Watanabe et al. (1973)
<i>Ergasilus</i> sp. (including <i>Ergasilus</i> sp.? of Kikuchi et al., 1978)	Lake Kasumiga-ura, Ibaraki [FW] Lake Kita-ura, Ibaraki [FW]	Kitahara (1895) Kikuchi et al. (1978)
Parasitic copepods (juveniles)	Lake Naka-umi, Shimane [BW]	Ohtsuka et al. (1999), Ohtsuka (1999)

因として、いくつかを考えることができる。一つは、先に述べたように成体雌の顎脚の存在を過って認識したこと、二番目としてはプランクトンから採集された *L. genuina* の成体雌がオンケア科のように卵嚢を持っていたため (Fig. 1A, B)、寄生性と思わなかったこと (「ニセエラジラミ類の生活史」参照)、三番目としては、日本で本格的に寄生性カイアシ類を分類する研究者が当時には現れていなかったために、カイアシ類の分類についての情報が不足していたこと、などである。

ニセエラジラミ科には現在、世界から 27 属約 160 種も知られているが (Boxshall & Montú 1997, Lin & Ho 1998, Montú & Boxshall 2002)、宿主である魚類から記載されたものが多く、宿主からは得ることのできない成体雌については未知なものがほとんどである (「ニセエラジラミ類の生活史」参照)。また、雄は属が異なっても形態差が極めて小さく、雄だけでは属の所属を決定するのが困難である。したがって、小久保 (1914) が雄の標本だけから記載した *L. divergens* の所属はその雌が発見されるまでは決定できない。日本各地から本種の報告があるにも関わらず (Table 1 参照)、雌の記載がされなかったことも奇妙な現象である。

また、小久保 (1914) が報告した *Limnoncaea* sp. は明

らかにある種のコペポディド幼体である。ニセエラジラミ科のコペポディド幼体は非常に特徴的な尾刺毛を持っており、一番内側の刺毛が根元より二分岐しており (これは発生的には 2 本の刺毛の融合したものである)、成体になるとこの内側だけが残り、外側は退化してしまうのである (Fig. 2 参照)。*Limnoncaea* sp. も一番内側の刺毛が根元から二分岐しているのでコペポディド幼体で、さらに第 1~3 胸肢の内外肢が 2 節からなるという記述から、おそらくコペポディド幼体 IV あるいは V 期に相当すると考えられる。こうした発生段階を通して、尾刺毛の融合、分離、消失は別な分類群である浮遊性ハルパクチクス目のミラキア科 Miraciidae でも知られている (Huys & Böttger-Schnack 1994)。しかし、その生態的意義については不明である。

現在、本邦産ニセエラジラミ科は 8 属 13 種が報告されているが (Yamaguti 1936, 1939, 1963, Do 1982, Nagasawa 1994, 武田ほか 2000)、2 種が新たに加わったことになる。我が国では、寄生性カイアシ類の分類は山口左伸、椎野季雄といった優れた先人の努力によって、世界的に見てもその動物相が解明されている地域である。しかし、ニセエラジラミ類は特に分類学上、多くの混乱が山積しているため、レビューが必要なグルー

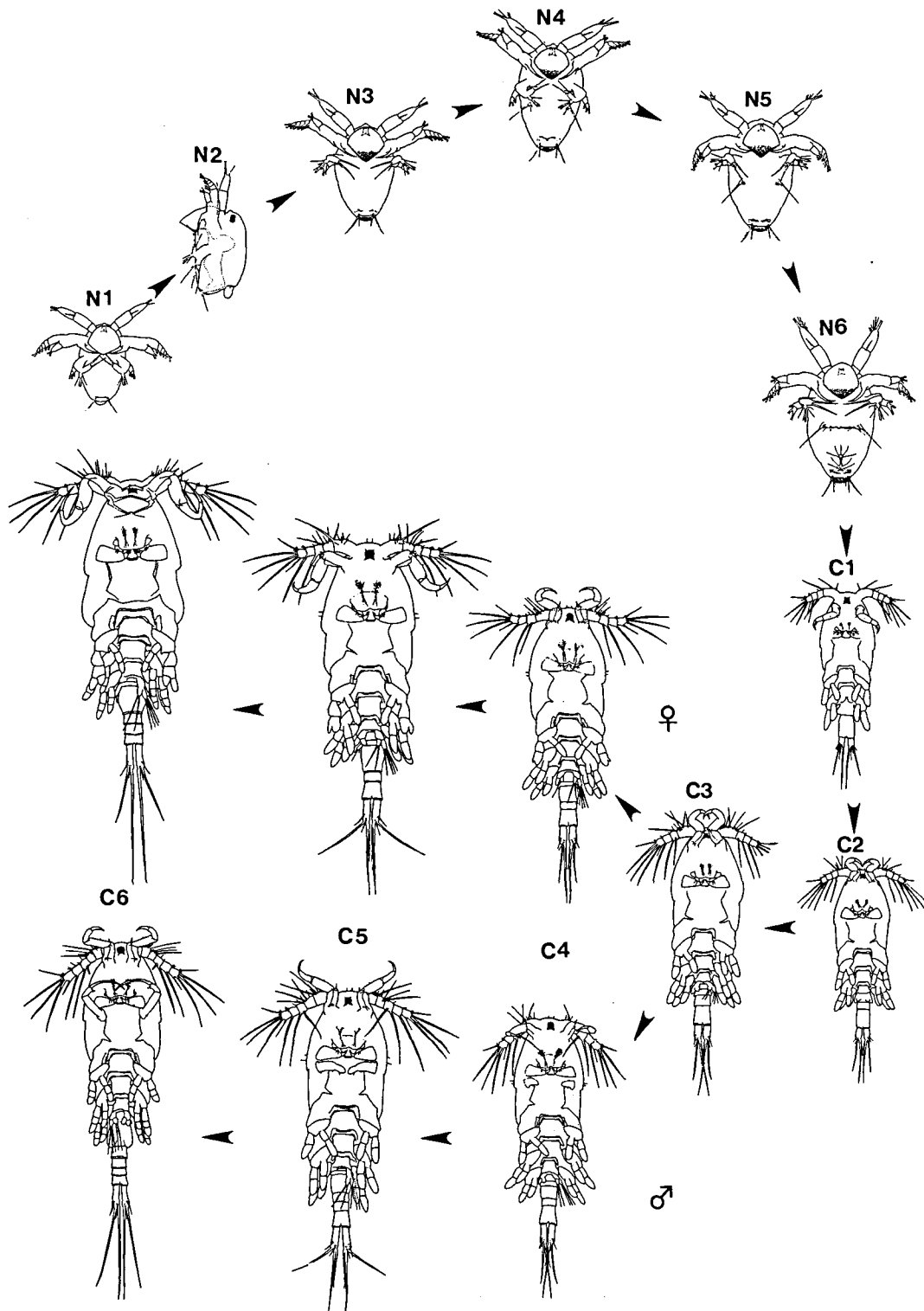


Fig. 2. Life cycle of an ergasilid copepod, *Neoergasilus japonicus* (Harada, 1930). Naupliar stages (N1-N6) are truly planktonic. Copepodid stages (C1-C5) and adult males (C6♂) are semi-planktonic, and, perhaps, are loosely associated with the host. After Urawa et al. (1980a, 1980b). With permission of the Japanese Society of Fisheries Science (N1-N6) and the authors (C1-C6).

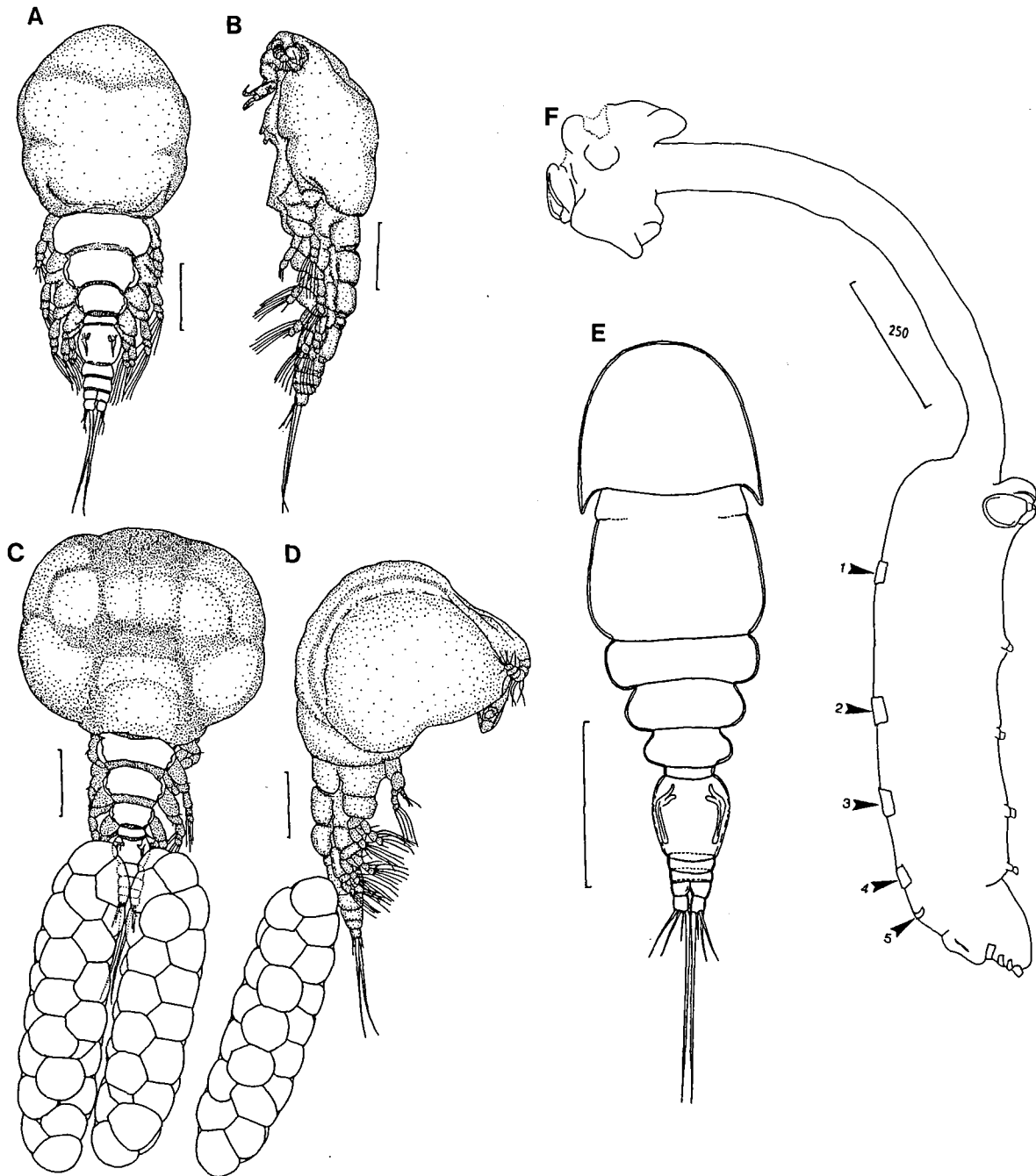


Fig. 3. Transformation of adult female ergasilids after settlement on host. A. Less mature adult female of *Thersitina kasaharai* (Do, 1981) (= *Diergasilus kasaharai*) from Taiwan, dorsal view, scale=0.1 mm; B. Same as in A, lateral view, scale=0.1 mm; C. Fully mature adult female of *T. kasaharai*, dorsal view—note the presence of paired egg-sacs, scale=0.1 mm; D. Same as in C, lateral view, scale=0.1 mm; E. Premetamorphic adult female of *Therodamas serrani* Krøyer, 1863 from plankton in a Brazilian estuary, dorsal view, scale=0.2 mm; F. Postmetamorphic adult female of *T. serrani* from host fish *Serranus* sp., lateral view—note the elongated cephalosome, arrows 1 to 5 indicating tergites of pedigers 1-5, scale=0.25 mm. Reproduced from Lin & Ho (1998) (A-D); Araujo & Boxshall (2001) (E); El-Rashidy & Boxshall (2001) (F). With permission of the Biological Society of Washington (A-D) and Kluwer Academic Publishers (E, F).

プと言える。

ニセエラジラミ類の生活史と生態

ニセエラジラミ科の発生段階・生活史は Wilson (1911), Gurney (1913), Yin (1956), Ben Hassine (1983), Urawa et al. (1980a, 1980b), Alston et al. (1996) などによって研究されている。これらの結果を総合すると、ノープリウス幼生は3~6期（基本的には6つのステージがあり、これより少ない報告はおそらくいくつかのステージの見逃しであると考えられる： Alston et al. 1996）、コペポディド幼体は5期、成体1期で、通常は自由生活性カイアシ類と同様の基本パターンである (Fig. 2)。寄生性カイアシ類の中では極めて特異的な生活史を持っており、ノープリウス幼生は自由生活、コペポディド幼体はルーズな宿主との接触を持つものの、基本的に自由生活を送り、成体の雌は雄と交尾後、雄は死に、雌のみが魚類などの鰓、鰓腔、鼻腔、鰭に寄生して死ぬまで産卵を続けると推定されている (Wilson 1911, Yin 1956, Boxshall & Montú 1997)。

しかし、ニセエラジラミ科の生活史はもっと複雑で、上記のような生活史以外に、別な生活史を持つものの存在が最近、推定されている (Montú & Boxshall 2002, Ohtsuka et al. 2004a)。つまり、成体雌でもコペポディド幼体のような宿主と着かず離れずの関係で、栄養を摂取する種の存在である。しかし、実際にはどのように、また、いつ宿主から栄養を摂取しているのか、摂餌行動を観察した報告はない。この新たに提唱された生活史は、卵嚢を持った雌が頻りにプランクトン中に出現することから推定されたものである。これらのタクサに共通する性質として、(1) 卵嚢が小型で、含まれる卵数がせいぜい1卵嚢当たり20個と少数であること（宿主に一旦寄生して離れないタクサでは1卵嚢当たり200個に及ぶ場合がある）、(2) 成体雌は交尾後、著しい形態変化を起ささないこと、があげられる (Ohtsuka et al. 2004a)。通常、エルガシルス類は宿主に取り付くと頭胸部などが卵巣の発達により著しく膨張したり (Fig. 3A-D)、宿主から離脱しないように、宿主に付着後、第二触角が変形したり、あるいは頭胸部が著しく変形してアンカーのようになる (Fig. 3E, F)。 *E. genuinus* (= *L. genuina*) などはまさに半プランクトン性、半寄生性タイプに相当する。このようなニセエラジラミ類はアメリカ合衆国 (Wilson 1911)、中国 (Kuang & Qian 1991)、ブラジル (Araujo & Boxshall 2001, Montú & Boxshall 2002) から報告され、属もニセエラジラミ属に留まらず、*Acu-*

sicola, *Gauchergasilus* などの属がこのタイプである。

非常に断片的かつ同定の信頼性の問題もあるが、これまで“リムノンケア”としてプランクトンから報告されたものの分布や生態について紹介する。特に情報が多いのは *E. genuinus* (= *L. genuina*) で、北海道~鹿児島淡水、汽水域から多くの出現記録がある (Table 1)。本種として報告されていても琵琶湖においては雌の卵嚢の保持が確認できなかった例もあり (岡野 1987c)、分類学的再検討は必要である。Mashiko (1955) によれば、日本海側の汽水域では *E. genuinus* は主に1~10 g/lの塩素濃度の範囲で出現するという。 *T. diuncata* (= *L. diuncata*)、 *L. divergens* は北海道、鳥取、島根の淡水あるいは汽水域から出現記録があるが (Table 1)、前者は東郷湖 (塩素濃度 1,700 mg/l (塩分=3.1‰))、湖山池 (塩素濃度 600 mg/l (塩分=1.1‰)) などの汽水域に出現する傾向があるという (岡野 1987c)。ニセエラジラミ類のプランクトン期は稀に非常に高密度になることも知られており (Boxshall & Montú 1997)、北海道の湖沼ではワカサギの餌になることも知られている (高安・近藤 1934)。ミイラ採りがミイラになったような現象である。本邦でも、湧洞沼 (北海道)、パンケ沼 (北海道)、尾駮沼 (青森)、市柳沼 (青森)、酒沼 (茨城)、霞ヶ浦 (茨城)、木場潟 (石川) などでは *E. genuinus* が動物プランクトンの優占種になるという (田中 1992)。網走湖では *E. genuinus* の出現は6~9月 (表層水温 16.8~23.7°C) に限られ、表層~水深6mの範囲で水中に一律に分布し、顕著な日周鉛直移動は示さないという (元田・石田 1948, 1949, 1950)。兜沼 (北海道) では“リムノンケア類”の密度は400~600個体/100lにも及ぶ (五十嵐 1939)。いずれもプランクトンとしての断片的な調査結果であり、本格的な生態学的研究が望まれる。

ニセエラジラミ科カイアシ類の成体雌は魚類の寄生虫として有名であるが、台湾で養殖されているボラやハタの一種、サバヒーなどの魚類がこのカイアシ類の寄生によって大量斃死したことが最近、報告された (Lin & Ho 1998)。1個体の宿主に500~1000個体ものニセエラジラミ類が鰓に取り付いて傷付けたために、鰓組織が壊死を起し死に至ったと推定されている。ヨーロッパでは、シフォノストム目のウオジラミ科 Caligidae が養殖サケに甚大な被害を出していることが知られており、その対策のためにも徹底的な研究がなされている (例えば、Boxshall & Defaye 1993)。国内外で有用魚類の養殖が近年、盛んなことから、このような被害が生じることも予想されるために、ニセエラジラミ類やその他の寄生性カイアシ類の分類と生態について今後も基礎的な研

究が必要であろう。これらの寄生性カイアシ類の大部分は少なくとも、ノープリウス幼生は浮遊性であることが多く(長澤 2001 参照), また, 中間宿主として浮遊性軟体動物などを利用するものもいるために(例えば, Perkins 1983), プランクトン学的視点からも研究は必要である。前述のように, 養殖魚介類に被害をだしたカイアシ類の浮遊期を恒常的にモニタリングし, 高密度になった場合になんらかの処置を行えば被害を最小限に抑えることが可能かもしれない。

総合論議

プランクトン学, 寄生虫学はいうまでもなく, それぞれ, プランクトンと寄生虫を扱う学問であるが, これらの学問体系はあくまで人為的枠組みであり, 実際の生物の生きざまはこの枠内には収まらないことは, リムノンケアの問題が端的に物語る。従来の考え方では, リムノンケア属 (=ニセエラジラミ属) は寄生虫学が扱う対象であるが, 学問分野の縦割りでは物事の本質が見失われることがあるということである。ニセエラジラミ科の成体雄はプランクトン中にしか見い出すことができない

し, さらに, 成体雌も含めて終生, プランクトンと寄生虫の中間のような生活を送るニセエラジラミ類の存在も明らかになりつつあるため, 寄生虫学者もプランクトンを研究する必要があるほか, プランクトン学者もこれらの存在を無視してはならない。つまり, プランクトンを研究するにも多角的視点が必要であり, 場合によっては寄生虫学と融合した形で研究が一層進展することもあると考えられる。プランクトン学者の小久保はリムノンケアに関しては分類学的に間違いを犯したものの, その存在を無視せずに果敢にチャレンジした点では高く評価されるだろう。

実はこうした寄生/共生性カイアシ類の複雑な生活史が原因で起こった分類学的混乱が海洋でも知られている。サフィレラ属 *Saphirella* (Fig. 4) 問題である (Gooding 1988)。Scott (1894) は, ギニア湾のプランクトンサンプルから得たカイアシ類 1 種に対して *Saphirella* 属を設立し, その後, 本属は世界中のプランクトンから報告された (Gooding 1988)。伊東宏らの精力的な一連の研究によって本邦でもその存在が知られるようになり, 東京湾からは実に 8 タイプ (種と考えてもよいと思う) のサフィレラ型カイアシ類が知られている (Itoh & Ni-

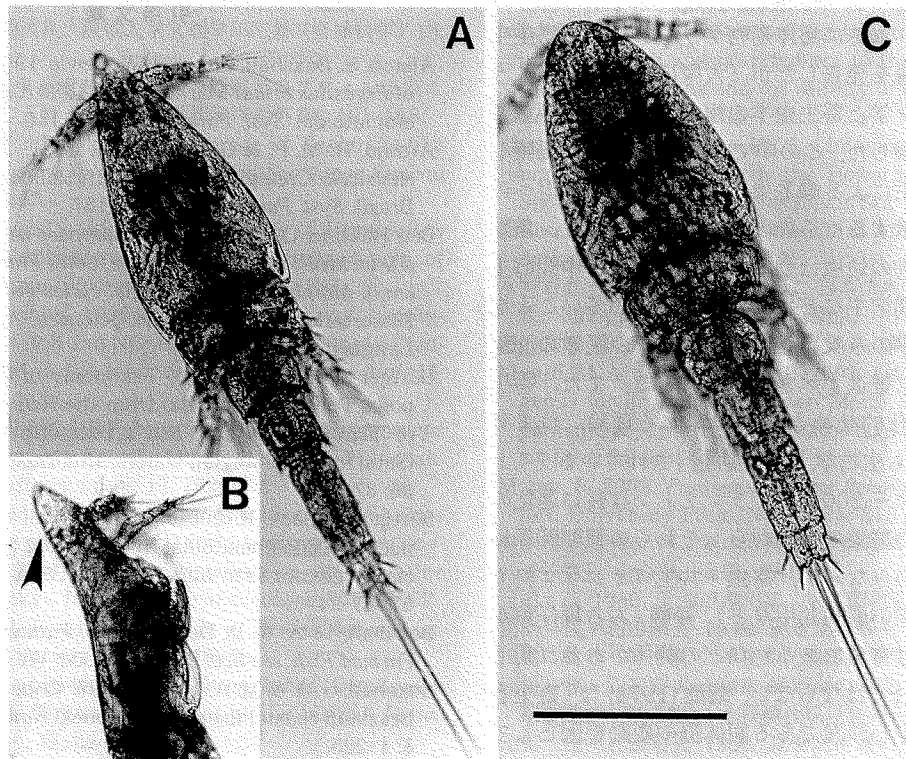


Fig. 4. *Saphirella*-type copepods collected from the Inland Sea of Japan (July–August, 2000). A. *Hemicyclops japonicus* Itoh & Nishida, 1993 (= *Saphirella* Type 1 sensu Itoh & Nishida (1991)), dorsal view; B. Same as in A, lateral view, note the acute anterior tip of the cephalosome; C. *Hemicyclops gomsoensis* Ho & Kim, 1991 (= *Saphirella* Type 2 sensu Itoh & Nishida (1991)), dorsal view. Scale=0.1 mm.

shida 1991, 1993, 1995, 1997, 1998, 伊東 2001). このサフィレラなるものは、実は十脚類や多毛類などの底生生物とルーズな共生関係にあるヘミキクロプス属 *Hemicyclops* やコンキリウルス属 *Conchylurus* と言ったクラウジア科 Clausidiidae に属するコペポディド幼体 I 期であることが Itoh & Nishida (1991) の室内飼育によって初めて確認された。ヘミキクロプス属の生活史は伊東 (2001) に詳しいので省略するが、ノープリウス幼生の 6 つのステージとコペポディド幼体 I 期がプランクトン中に出現し、コペポディド幼体 I 期で着底して底生生活に移行し、底生動物とルーズな共生関係を始める。この生活場所の移行前後で口器形態の変化を伴うことも判明している。サフィレラ型カイアシ類は東京湾の汽水域では 5~9 月にかけて大量にプランクトン中に出現し、その密度は 2000 個体/m³ を超える高密度に達する場合があり、この密度は優占する真の浮遊性カイアシ類 *Acartia sinjiensis* の密度を凌ぐ場合があるという (伊東 2001)。その出現が一時的にせよ、その高密度を考えると、プランクトン群集の中でこれらのカイアシ類がいかなるニッチを占めているのかについての研究が必要であろう。エネルギーフローの点では底生動物の浮遊幼生の機能と類似していると考えられる。

我々のはかつて、本誌に海洋動物プランクトンの寄生生物についての総説を発表したが (大塚ほか 2000)、こうしたプランクトン学と寄生虫学の複合領域的研究が重要であることを強調した。この中で、(捕食) 寄生性渦鞭毛藻類や菌類の寄生による繊毛虫、カイアシ類個体群への影響は捕食に匹敵するくらいのインパクトがあり、魚類やヒトの寄生生物の幼虫は動物プランクトンを中間宿主あるいは延長中間宿主などにしているものが多いことを紹介した。水産学のみならず、生物海洋学、医学の面からも研究をさらに推進すべき領域と言え。また、寄生生物と宿主の進化的せめぎあいに関する理論、つまり「赤の女王」理論も生物学上、大変注目されている (リドレー 1995, ジンマー 2000)。プランクトンは長い進化の歴史を持った生物群集であるから、それらの種間関係には、捕食、被食のみならず、寄生・共生 (オンケア科カイアシ類と尾虫類の偏利共生など)、擬態 (ある稚仔魚が擬態をすることは有名である) などの関係がある (菊池 1974) ことを忘れてはならない。菊池 (1974) は「寄生者は動物生態学の中心課題である個体群の変動要因としてはほとんど作用しない」と述べているが、最近の研究結果から陸圏のみならず水圏でもその認識は非常に変わりつつある。例えば、寄生生物が宿主の性の進化をうながすことや捕食-被食関係に大きく関与している実態 (例

えば、吸虫類の寄生を受けた魚が寄生を受けていない魚の 30 倍の高い割合で鳥類に捕食されている) が明らかにされている (詳しくはジンマー 2000 を参照のこと)。プランクトン学と寄生虫学の複合領域には重要な研究課題が山積しており、複眼的な視野から積極的な取り組みを期待したい。

謝 辞

この研究は北海道のプランクトンサンプルを快く供与いただいた伴 修平、蛭田真一両博士の協力なくしては、遂行できなかった。記して感謝申し上げる。また、リムノンケア属に関する文献に関して、岡野 巧氏からは多大な援助をいただいた。*Saphirella* の同定をしてくださった伊東宏氏に対しても深謝したい。図の引用を許可くださった浦和茂之博士、日本水産学会、Biological Society of Washington, Kluwer Academic Publishers にも感謝する。本研究の一部は文部科学省在外研究の援助 (SO)、日本学術振興会科学研究費補助金 (SO: No. 14560151) 及び Paramitas Foundation からの研究補助金 (JSH) を受けて行われた。

引用文献

- Alston, S., Boxshall, G. A. & J. W. Lewis 1996. The life-cycle of *Ergasilus briani* Markewitsch, 1933 (Copepoda: Poecilostomatoida). *Syst. Parasitol.* 35: 79-110.
- Araujo, H. M. P. & G. A. Boxshall 2001. A new species of *Acusicola* Cressey (Copepoda: Ergasilidae) from northern Brazil. *Syst. Parasitol.* 49: 149-157.
- Ben Hassine, O. K. 1983. *Les copépodes de poissons Mugilidae en Méditerranée occidentale (Côtes Françaises et Tunisiennes)*, Morphologie bio-écologie, cycles évolutifs. Doctorate Dissertation, Université de Sciences et Techniques du Languedoc, 425 pp.
- Böttger-Schnack, R. 1999. Taxonomy of Oncaeidae (Copepoda, Poecilostomatoida) from the Red Sea-I. 11 species of *Triconia* gen. nov. and a redescription of *T. similis* (Sars) from Norwegian waters. *Mitt. Hamb. Zool. Mus. Inst.* 96: 37-128.
- Böttger-Schnack, R. 2001. Taxonomy of Oncaeidae (Copepoda, Poecilostomatoida) from the Red Sea-II. Seven species of *Oncaea* s.str. *Bull. Nat. Hist. Mus., Lond. (Zool. Ser.)* 67: 25-84.
- Boxshall, G. A. & D. Defaye 1993. *Pathogens of Wild and Farmed Fish: sea lice*. Ellis Horwood, West Sussex, 378 pp.
- Boxshall, G. A. & M. A. Montú 1997. Copepods parasitic on Brazilian coastal fishes: a handbook. *Nauplius, Rio Grande* 5: 1-225.
- El-Rashidy, H. H. & G. A. Boxshall 2001. The mesoparasitic genera of the Ergasilidae (Copepoda): with descriptions of new species of *Paenodes* Wilson and *Therodamas* Krøyer. *Syst. Parasitol.* 50: 199-217.
- Do, T. T. 1982. *Paraergasilus longidigitus* Yin, 1954 (Cope-

- poda, Poecilostomatoida) parasitic on Japanese freshwater fishes, with a key to Japanese Ergasilidae. *Fish Pathol.* 17: 139-145.
- 古田能久・杉目宗尚・田中正明 1974. 夏季の河口湖における陸水生物相. 淡水区水産研究所研究報告 24: 1-9.
- Gooding, R. U. 1988. The *Saphirella* problem. *Hydrobiologia* 167/168: 363-366.
- Gurney, R. 1913. Some notes on the parasitic copepod *Theirsitina gasterostei*, Pagenstecher. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 12: 415-424, pls X-XIII.
- Hada, Y. 1940. Hydrographical observations and plankton studies of some brackish water lakes on the Okhotsk Sea coast of Hokkaido in winter. *Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc.* 16: 147-174.
- Huys, R. & R. Böttger-Schnack 1994. Taxonomy, biology and phylogeny of Miracidae (Copepoda: Harpacticoida). *Sarsia* 79: 207-283.
- Huys, R. & R. Böttger-Schnack 1997. On the diphyletic origin of the Oncaeidae Giesbrecht, 1892 (Copepoda: Poecilostomatoida) with a phylogenetic analysis of the Lubbockiidae fam. nov. *Zool. Anz.* 235: 243-261.
- 五十嵐彦仁 1939. 兜沼産『プランクトン』の季節的变化. 北海道水産試験場旬報 420: 27-28.
- 五十嵐彦仁・澤 賢蔵 1932. 湖沼調査. パンケ沼及ベンケ沼調査. 北海道水産試験場旬報 188: 1899-1902.
- 五十嵐彦仁・澤 賢蔵 1933a. ばんけ沼, べんけ沼調査. 水産調査報告 29: 49-59.
- 五十嵐彦仁・澤 賢蔵 1933b. 兜沼調査. 水産調査報告 29: 61-72.
- 今村泰二・堀 義彦 1964. 茨城沼の湖沼学的観測とプランクトンの季節的消長. 茨城大学文理学部紀要(自然科学) 15: 43-59.
- 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.
- Itoh, H. & S. Nishida 1991. Occurrence of *Saphirella*-like copepods in Tokyo Bay. *Bull. Plankton Soc. Japan* Special volume: 397-403.
- Itoh, H. & S. Nishida 1993. A new species of *Hemicyclops* (Copepoda, Poecilostomatoida) from a dredged area of 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: Poecilostomatoida) 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 ocy-podid crab *Macrophthalmus japonicus* in an estuarine mud-flat in Tokyo Bay, Japan. *Hydrobiologia* 379: 85-92.
- Kabata, Z. 1979. *Parasitic Copepoda of British fishes*. London: The Ray Society, No. 152, 468pp.
- Kabata, Z. 1992. *Copepods parasitic on fishes*. Oegstgeest: Universal Book Services, Synopses of the British fauna, New Series, No. 47, 264 pp.
- 門田定美 1962. 1958年夏期における河口湖のプランクトンについて. 日本大学農獣医学部学術研究報告 15: 54-61.
- 上條裕規・渡辺仁治・益子帰来也 1973. 一部干拓後の河北瀉の汚濁. 用水と排水 15: 51-57.
- 金綱善恭 1973. 北陸地方におけるプランクトンと塩分濃度との関係について. 陸水学雑誌 34: 24.
- 加瀬林成夫・須能正美・中野 勇・橋谷尚志 1959. 霞ヶ浦の水位低下が水産生物に及ぼす影響の基礎的研究. 第1報(概報). pp. 1-35. 茨城県, 水戸市.
- 菊池泰二 1974. 動物の種間関係. 共立出版株式会社, 東京. 120 pp+7 pp (索引).
- 菊地義昭・吉田亮子・山根爽一 1978. 茨城県北浦のカラヌス類(Calanoida)およびキクロプス類(Cyclopoida)について. 茨城大学教育学部研究紀要(自然科学) 27: 21-46.
- 北原多作 1895. 霞ヶ浦の動物に就て. 動物学雑誌 7(77): 87-90.
- 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て. 動物学雑誌 26(314): 533-541, 1 pl.
- 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.
- 小久保清治 1944. 本邦湖沼のプランクトン. pp. 375-454. 生物学の進歩, 第2編輯, 共立出版, 東京.
- 小久保清治 1955. 増訂プランクトン分類学. 恒星社厚生閣, 東京, 439 pp., 34 plts.
- 小久保清治・川村輝良 1949. 青森県上北湖沼群のプランクトンに就て. 陸水学雑誌 14: 53-65.
- Kuang, P. & J. Qian 1991. *Economic fauna of China*. Parasitic Crustacea of freshwater fishes. Science Press, Beijing, 203 pp.
- Lin, C.-L. and J.-s. Ho 1998. Two new species of ergasilid copepods parasitic in fishes cultured in brackish water in Taiwan. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 111: 15-27.
- 益子帰来也 1949. 河北瀉の研究. 予報1(北陸地方湖沼の陸水生物学研究1). 陸水学雑誌 14: 7-12.
- Mashiko, K. 1955. A study of the brackish-water plankton in Japan, with special reference to the relation between the plankton fauna and the salinity of the water. *Sci. Rep. Kanazawa Univ.* 4: 135-150.
- Mashiko, K. & A. Inoue 1952. Limnological studies of the brackish water lakes in the Hokuriku District, Japan. Special Publication of the Japan Sea Regional Fisheries Research Laboratory for the Third Anniversary of Foundation, Niigata, pp. 175-191.
- 水野寿彦・高橋永治(編) 1991. 日本淡水プランクトン検索図説. 532 pp. 東海大学出版会, 東京.
- 宮内武雄 1935. 霞ヶ浦のプランクトン. 陸水学雑誌 5: 26-32.
- Montú, M. A. & G. A. Boxshall 2002. *Gauchergasilus*, a new genus for *Ergasilus euripedesi* Monú, 1980, an abundant parasitic copepod from the Patos lagoon in southern Brazil. *Syst. Parasitol.* 51: 21-28.
- Moore, P. 2002. *Parasites and the Behavior of Animals*. Oxford University Press, New York, 315 pp.
- 森下雅子 1996. 河と湖の博物館. 2 動物プランクトン(森下郁子監修). 山海堂, 東京, 161 pp.
- 元田 茂 1950. 北海道湖沼誌. 水産孵化場試験報告 5: 1-96.
- 元田 茂・石田昭夫 1948. 網走湖の研究 特にプランクトン相に就て(第一報). 水産孵化場試験報告 3: 1-12.
- 元田 茂・石田昭夫 1949. 網走湖の研究 特にプランクトン相に就て(第二報). 水産孵化場試験報告 4: 1-9.
- 元田 茂・石田昭夫 1950. 夏季網走湖に於ける甲殻類プランクトンの昼夜垂直移動の観察. 水産孵化場試験報告 5: 105-112.
- Nagasawa, K. 1994. Parasitic Copepoda and Branchiura of freshwater fishes of Hokkaido. *Sci. Rep. Hokkaido Fish Hatchery* 48: 83-85.

- 長澤和也 2001. 魚介類に寄生する生物. 成山堂書店, 東京, 186 pp.
- 長澤和也 2003. さかなの寄生虫を調べる. 成山堂書店, 東京, 176 pp.
- Nagasawa, K., T. Awakura & S. Urawa 1989. A checklist and bibliography of parasites of freshwater fishes of Hokkaido. *Sci. Rep. Hokkaido Fish Hatchery* 44: 1-49.
- 大塚 攻 1999. 動物プランクトン. pp. 39-51. 中海本庄工区の生物と自然 (國井秀伸編). たたら書房, 米子市.
- 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.* 20: 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 relegation of *Diergasilus* Do, 1981 to a junior synonym of *Thersitina* Norman, 1905. *Syst. Parasitol.* 57: 35-44.
- 大塚 攻・星名照美・清家 泰・大谷修司・國井秀伸 1999. 中海本庄工区内外における動物プランクトン群集の季節変動. *Laguna* 6: 73-87.
- 大塚 攻・長澤和也・梶島光次郎 2000. 海洋動物プランクトンの寄生物 (総説). 日本プランクトン学会報, 47: 1-16.
- 岡野 巧 1974. びわ湖の動物プランクトン. pp. 137-153. 滋賀の生物 (日本生物教育会大津大会記念誌), 大津市.
- 岡野 巧 1987a. 多鯰ヶ池の動物プランクトン. pp. 17-22. 淡水のプランクトン (自費出版), 高槻市.
- 岡野 巧 1987b. 鳥取県内湖沼の陸水生物学的研究—特に分類上の考察—. pp. 23-31. 淡水のプランクトン (自費出版), 高槻市.
- 岡野 巧 1987c. 淡水産ケンミジンコの特殊な数例について—*Limnoncaea* 属に関する知見—. pp. 51-58. 淡水のプランクトン (自費出版), 高槻市.
- 岡野 巧 1987d. 高地の水域のプランクトン. pp. 59-98. 淡水のプランクトン (自費出版), 高槻市.
- 岡野 巧 1987e. 北海道内水域のプランクトン. pp. 99-120. 淡水のプランクトン (自費出版), 高槻市.
- 岡野 巧 1987f. 琵琶湖の動物プランクトン—水草地帯の微細生物を含む—. pp. 121-161. 淡水のプランクトン (自費出版), 高槻市.
- 岡野 巧 1991a. 琵琶湖の動物プランクトン. pp. 1335-1378. 滋賀県自然誌—総合学術調査研究報告. 滋賀県自然保護財団, 大津市.
- 岡野 巧 1991b. 琵琶湖南湖の数地点におけるプランクトンの分布と季節的消長. 滋賀県立琵琶湖文化館研究紀要 9: 21-35.
- 岡野 巧 1992. 野洲側ダムと青土ダムのプランクトン. 滋賀県立琵琶湖文化館研究紀要 10: 19-33.
- 岡野 巧 1993. 永源寺ダム湖のプランクトン. 滋賀県立琵琶湖文化館研究紀要 11: 23-32.
- 岡野 巧 1995a. 八尾市内の3溜池のプランクトン. pp. 49-52. 続・淡水のプランクトン (自費出版), 高槻市.
- 岡野 巧 1995b. 津軽十二湖地内の数湖沼プランクトン (付津軽金木の芦野講演藤枝溜池のプランクトン). pp. 109-154. 続・淡水のプランクトン (自費出版), 高槻市.
- 岡野 巧 1996. プランクトン (浮遊生物). pp. 283-305. 守山市誌 自然編 (守山市誌編さん委員会), 守山市.
- 岡野 巧 1998. プランクトン. pp. 245-266. 守山市誌 資料編. 自然編 (守山市誌編さん委員会), 守山市.
- 乙幡 恵 1967. 小河内貯水池におけるプランクトンの経年変移. 水道協会雑誌 396: 23-30.
- Perkins, P. S. 1983. The life history of *Cardiodectes medusaeus* (Wilson), a copepod parasite of lanternfishes (Mycetophidae). *J. Crustacean Biol.* 3: 70-87.
- リドレー, M. (Ridley, M.) (1995) 長谷川真理子訳, 「赤の女王」, 翔永社, 東京, 498 pp.+17 pp. (索引).
- 榊 昌文・天野勝三・田村直明・沢目 司 2002. 小川原湖資源対策調査事業 (対象魚種: シラウオ). 平成12年度事業報告書, 青森県内水面水産試験場. pp. 40-57.
- Scott, T. 1894. Report on Entomostraca from the Gulf of Guinea. *Trans. Linn. Soc., Lond. (Zool.)* 6(1): 1-161.
- 鈴木静夫・西田英郎 1963. 種子島湖沼の陸水生物相. 陸水学雑誌 24: 16-21.
- 高安三次・近藤賢蔵 1934. 湖沼調査 (湧洞沼, 温根沼, 能取湖). 水産調査報告 36: 1-83.
- 武田正倫・嶋津 武・浦和茂彦・荒木 潤・倉持利明・町田昌昭 2000. 皇居の内壕産エビ類および魚類から得られた寄生性甲殻類. 国立科学博物館専報 35: 75-78.
- 田中正明 1982. プランクトンから見た本邦湖沼の富栄養化の現状 (67). 再び本州の湖沼 20. 水 24(15): 64-69.
- 田中正明 1983. プランクトンから見た本邦湖沼の富栄養化の現状 (74). 再び本州の湖沼 27. 水 25(8): 65-69.
- 田中正明 1985. プランクトンから見た本邦湖沼の富栄養化の現状 (93). 再び本州の湖沼 46. 水 27(3): 61-65.
- 田中正明 1988. プランクトンから見た本邦湖沼の富栄養化の現状 (133). 再び北海道の湖沼 16. 水 30(7): 38-40.
- 田中正明 1992. 日本湖沼誌—プランクトンから見た富栄養化の現状—. 名古屋大学出会, 名古屋市. 530 pp.
- 丹下 浮・加瀬林成夫・小出悟郎・林 忠彦 1957. 昭和25年度霞ヶ浦湖沼観測報告. 茨城県水産振興場調査研究報告 2: 1-10.
- Urawa, S., K. Muroga & S. Kasahara 1980a. Naupliar development of *Neoergasilus japonicus* (Copepoda: Ergasilidae). *Nippon Suisan Gakkaishi* 46: 941-947.
- Urawa, S., K. Muroga & S. Kasahara 1980b. Studies on *Neoergasilus japonicus* (Copepoda: Ergasilidae), a parasite of freshwater fishes-II. Development in copepodid stage. *J. Fac. Appl. Biol. Sci., Hiroshima Univ.* 19: 21-38.
- 渡辺仁治・上條格規・益子帰来也 1973. 汚水生物学的見地からみた柴山瀧. 用水と排水 15: 37-41.
- Wilson, C. B. 1911. North American parasitic copepods belonging to the family Ergasilidae. *Proc. U.S. Natl. Mus.* 39: 263-400.
- Yamaguti, S. 1936. *Parasitic copepods from fishes of Japan. Part 1. Cyclopoida, I.* Published by the author.
- Yamaguti, S. 1939. *Parasitic copepods from fishes of Japan. Part 4. Cyclopoida, II. Volumen Jubilare Prof. Sadao Yoshida, Vol. II:* 392-415, pls I-XIII.
- Yamaguti, S. 1963. *Parasitic Copepoda and Branchiura of fishes.* New York: Interscience Publishers, 1104 pp.
- Yin, W. 1956. Studies on the Ergasilidae (parasitic Copepoda) from the fresh water fishes of China. *Acta Hydrobiologica Sinica* 2: 209-270, pls. I-XVIII.
- ジーンマー, C. (Zimmer, C.) 2000. 長野 敬訳 「パラサイト・レックス」, 光文社, 東京, 356 pp.