

動物プランクトンの進化

大塚 攻

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竹原ステーション, 〒725-0024 竹原市港町5-8-1

Evolution of zooplankters with special reference to pelagic copepods

SUSUMU OHTSUKA

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

Abstract The functional morphology, phylogeny, and zoogeography of the recent pelagic copepods have revealed some distinct patterns and processes of their evolution. Benthic ancestors of copepods may have originated in the Paleocene on the basis of the occurrence of diversified maxillopodans in the Cambrian. Calanoid copepods appear to have independently invaded the pelagic realm several times. The most primitive

arietelloideans may have first colonized this realm in the Devonian. Calanoids consist of two phylogenetically different groups, the more advanced group of which might have successfully resided in open waters by enhancement of sensory and genital systems. Copepods could have evolved with radical functional changes, not altering structures as much, which made switching from suspension feeding to carnivory possible in an arietelloidean family. Cladistic analyses postulate that arietelloideans have repeatedly exploited the pelagic and benthic realms in harmony with environmental changes. The present day distribution of a marine cavernicolous species of the most primitive superfamily Pseudocyclopoidea strongly alludes to the existence of the westward Tethys-Equator Currents and passive dispersal of the ancestor from the Caribbean-Mediterranean to the Central Pacific. A phylogenetic and zoogeographical study of a neritic genus *Tortanus* hypothesizes its origin, colonization and dispersal routes during the Miocene to the Pleistocene.

Key words: copepod, calanoid, Arietelloidea, evolution, phylogeny, zoogeography

1. はじめに

生物進化のパターンとプロセスは、化石種と現世種との比較、現世種の形態、分子に基づく系統解析、現在の分布パターンと過去の地史的イベントとの関連などを総合的に判断して推定される。動物プランクトンとして最も重要なカイアシ類に関しては、体が脆弱なために化石は極めて希で、現時点で最古の化石は白亜紀前期地層から発見された魚類寄生性種である (Cressey & Patterson 1973)。寄生性種は自由生活性祖先から派生し、その自由生活者の祖先は元々、沿岸底生性であって、外洋性や浮遊性のものは進化的には新参者と考えられている (Huys & Boxshall 1991)。また、現在も底生生活を続ける原始的な Platycopioidea, Calanoida, Misophrioida の分布パターンが古生代末期~新生代第三紀にかけて存在したテーチス海との関連を示唆することから、それらの起源は古生代後期~中生代まで遡ることができると考えられてきた (Madhupratap & Haridas 1992, Jaume & Boxshall 1996, Ohtsuka et al. 2000b)。しかし、カイアシ類の所属する顎脚類 (Maxillopoda) はすでに古生代前期のカンブリア紀に多様な発展をしていたことが明らかになったことから、さらに古い時代まで起源が遡れる可能性が指摘されている (Müller 1983, Walossek & Muller 1998, 大塚 2000)。

最近では、機能形態学、分岐分類学、分子系統・進化学の発展に伴い、カイアシ類の進化についても様々な事実が浮かび上がってきた (e.g., Nishida & Ohtsuka 1996, Ohtsuka et al. 1997, Braga et al. 1999, Nishida et al. 2002)。今回は、動物プランクトンで最も重要であるカラヌス目 (Calanoida) を中心として、カイアシ類の系統、進化のパターンとプロセスをレビューする。

2. カラヌス目内の異質性

カラヌス目の10上科の系統関係については Andronov (1974) (Park (1986) がこれを改訂) の古典的なものがあるが、最近、この系統樹の妥当性が新たな角度から再確認されている (Fig. 1)。カラヌス目内では進化段階のかなり異質な2大分類

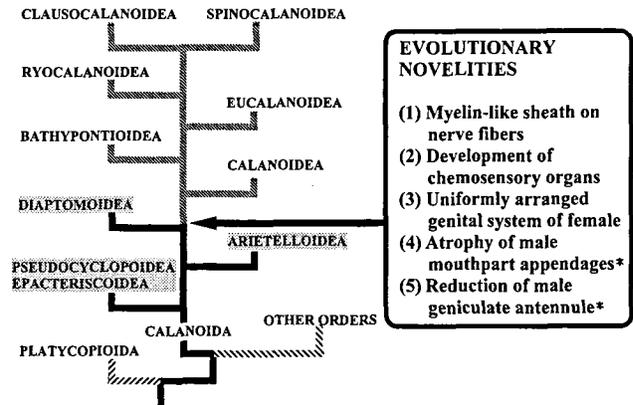


Fig. 1. Phylogeny of calanoid superfamilies. The Calanoida consists of two groups: Pseudocyclopoidea-Epacteriscoidea-Arietelloidea-Diaptomoidea (indicated by solid line) and Calanoidea-Bathypontioidea-Eucalanoidea-Ryocalanoidea-Clausocalanoidea-Spinocalanoidea (by finely hatched line). The more advanced group has obtained five evolutionary novelties. Fourth and fifth evolutionary novelties (*) seem to have independently occurred in each superfamily. Geniculation of male antennule is enhanced or regained in some taxa (after Park 1986; Ohtsuka & Huys 2001; Bradford-Grieve 2002).

群から構成されており、現世種の生態を扱う場合にもこのことを十分に認識しておかねばならない。2大分類群とは、最初に分岐した Pseudocyclopoidea, Epacteriscoidea, Arietelloidea および Diaptomoidea の分類群とそれ以降に派生したもので、両者の間には形態、生理生態、生息域に大きな相違がある (Fig. 1)。この境より後に派生したグループは、1) 神経が有髄化しており、外界の刺激に対して素早く反応できる、2) 化学感覚器官が発達する、3) 雌の生殖器官の構造が一様化する、4) 雄の口器が退化傾向を示す (上科内で独立して何度も起こっていると推定される)、5) 雄の第1触角の把握器が消失傾向にある (極端な場合には一度消失して再構築したと考えられる例もある) などの特徴が発現する。これらの特徴、すなわち、感覚および神経の発達、被食回避戦略をして、後者は外洋域へと盛んに植民

して行ったと考えられる。陸水～沿岸域と比較して外洋域では一般的に、餌生物は相対的に少ないものの捕食者が少ない、物理的攪乱が少なく、透明度は高い、などの特徴が挙げられる。このような環境に適応して後者は様々な戦略をとったと考えられる。例えば、雄の第1触角基部には雌の性フェロモンを感知する感覚毛があるが、より派生的な後者ではこれらの感覚毛が極端に増加しており、化学的刺激に対して敏感であることを示唆する。これと関連しているが、雄の口器が退化して摂食をしないことも、餌由来物質を感知しなくてよいこと、口器が退化して自らの付属肢で起こした水流に近づいてくる化学物質をスキャンしやすくなることから、性フェロモンの感知能力アップに関連があると推定されている (Ohtsuka & Huys 2001)。神経の有髓化と雄の第1触角の把握器消失 (視覚的捕食に発見されやすい交尾の時間短縮化) は、主に被食回避に機能していると考えられる (Ohtsuka & Huys 2001)。生殖器官の一様化と外洋植民の関連については説明が難しい。雌は必ず受精嚢を持っていることから、交尾回数を減らす方向に進化したものと思われる。Eucalanoidea, Calanoidea などは、現在、外洋の高緯度地方などで周期的に起こる植物プランクトンのブルームにシンクロナイズした生殖時期を持つ生活史が確立している。これらの雌の生殖器官は一度の交尾で一生涯受精卵を産出できるだけの精子を貯えるのに適したシステムになっていると考えられている (Barthélémy et al. 1998)。これらのシステムを確立した時代においても、餌生物の顕著な季節性があったと推定されている (Bradford-Grieve 2002)。一方、原始的で主に陸水～沿岸域に生息する Diaptomoidea は基本的に雌は受精嚢を欠いている。したがって複数回の交尾が必要になり、性比も 1:1 に近いのである (Barthélémy et al. 1998)。

しかし、外洋への植民は、原始的なグループ、特に Arietelloidea が先行していたと考えられており、すでに古生代デボン

～ペルム紀に起こり、より派生的な Calanoidea, Clausocalanoidea などは古生代ペルム紀～中生代三畳紀くらいに遅れて進出したのではないかと推定されている (Bradford-Grieve 2002)。詳細は後述するが、一度、外洋に植民しても、時代を追って沿岸域などを再植民したと考えられるグループがあり、現在、同所的に生息しているカイアシ類も実に様々な進化、生息域のシフトを伴いながら今日に至っているわけである。

3. 進化はどのように起こるか—摂餌を例に

主な生息域が深海である原始的な Arietelloidea に属する Heterorhabdidae は粒子食性属と肉食性属及びその中間的な性質を示す属が含まれるユニークな分類群である。肉食性の属はいずれも大顎の歯 (餌の消化前の一次処理用付属肢) が毒ヘビの毒牙 (fang) のような注射針様構造をしており (Fig. 2B)、餌動物に毒/麻酔を打ち込んで餌を捕食するという、これまで甲殻類では全く知られていなかった驚異的なメカニズムを持っている (Nishida & Ohtsuka 1996; Ohtsuka et al. 1997)。その毒/麻酔物質は、上唇の裏側にある一対の大きな分泌腺開口部から供給される。一方、粒子食者や中間段階を示す属の大顎と上唇にはこのような特殊化は見られない (Fig. 2A) が、このような構造のプロトタイプはすでに存在しているのである。大顎の歯のほかには第2小顎 (餌の摂取用付属肢) の構造が属間で顕著に異なり、粒子食者などでは全体にコンパクトな作りであり、全内葉と内肢に一樣に懸濁物摂食に適した細かい刺毛が生じるが、肉食者では付属肢基部が伸長して相対的に長くなる一方、内肢と基部内葉は退化し、先端部に近い内葉が発達して、その刺毛が顕著にキチン化して強固になっている。つまり、肉食者では餌を箸のように摘み上げて把握するのに適した構造に変化している。しかし、遊泳などに機能する胸脚などの付属肢には属間の差はほとんどないのである。摂餌のプロセスにお

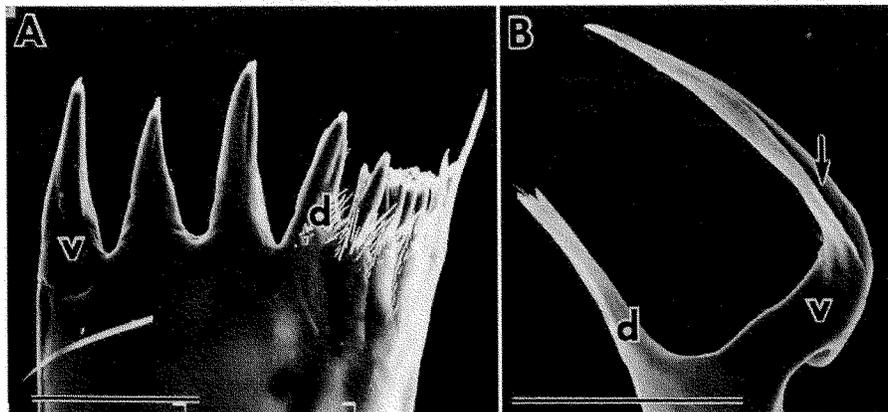


Fig. 2. Mandibular cutting edges of two heterorhabdid genera. A. Particle-feeding genus *Disseta*; B. Carnivorous genus *Paraheterorhabdus*. Note slit-like opening (arrowed) of ventralmost tooth (v) of *Paraheterorhabdus* to inject venom or anesthetic into prey animals. v, d: homologous elements. Scales=0.1 mm.

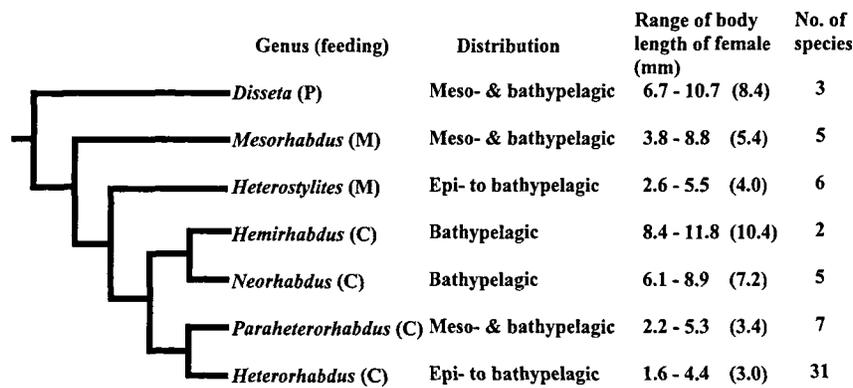


Fig. 3. Cladogram of heterorhabdid genera with data on feeding habits, main vertical distribution, female body length (number in parentheses indicating average of median body lengths of adult females), and species number in each genus (after Ohtsuka et al. 1997; Park 2000). Feeding habits: P: particle feeder; M: mix feeder; C: carnivore.

いて、この科は独自の形態進化を遂げたのである。大顎の歯や第2小顎の刺毛（これらをエレメントを称す）において、どの部位が発達し、退化したかは、それらの相同性を追跡することが可能で、科内において一連の段階的なステップが確認できる (Fig. 2).

本科の系統解析を行った結果、粒子食者から中間段階を派生しつつ、最終的に肉食者が分岐したと推定された (Fig. 3). この食性転換はいったい、どのようにして生じたのであろうか？ プリンシプルとして、形態を抜本的に変化させることなく機能転換を成し遂げたと推測される。つまり、以下の3つの基本的なプロセスだけで食性転換を果たしている。1) 付属肢の刺毛、棘、クチクラ、歯などのエレメントの硬化、特殊化、退化、2) 口器付属肢の伸長、退化、3) 上唇の分泌腺の転用、である。このような系統的制約を受けつつ、抜本的な形態変化を伴わず、機能転換をはかる進化は様々な動物群でも確認されている。よく知られる例としては、元来、食肉類に属し、その祖先は肉食であったパンダが植物食への食性転換を図った時に、餌を把握できるように手の甲の骨の構造を変化させてヒトの親指“様”構造を作り出したことが挙げられる (Gauld 1980).

さらに、この科の鉛直分布、種数、体長などの情報をまとめると、1つの進化のシナリオが見えてくる (Fig. 3). 肉食者の中で最も精巧な口器構造を持つ *Heterorhabdus* 属は、鉛直的には表層～深層に広く分布している。他属は主に中層～深層に分布が限定されている。また、本属は科内で最多の種数を持ち、体長は比較的小型で、その最小種は表層が主な生息域で生物量も大きい (Roe 1972). この属が最も進化的には成功しているグループと言えよう。本科の祖先は元々、深海粒子食者であったが、肉食への食性を転換させた後に、魚類などの捕食を回避するために体を小型化させて、餌の豊富な表層に再植民したと推定される (詳細は 4. を参照). 予備的な分子系統学的解析では、この科内の食性転換 (属の派生) は数百万年の単位で起こった

可能性がある (町田ら 未発表). 最近の分子進化・発生学の進歩は目覚ましく、全く相同性がないと思われていた形態上の類似性が、実はそのベースに共通した遺伝的メカニズムが存在したことが判明した例は数多い。 *Heterorhabdus* 属の毒牙は構造的にヘビやイモガイのものと構造やメカニズムが極めて類似しているが、今後、この構造を作り出す遺伝子などの相同性を比較する必要がある。

深海は、肉食者のみならず、デトリタス食者も多様性に富んでいる。深海性デトリタス食者は、第2小顎、顎脚に特殊な化学感覚毛を備えたり、頭部にクチクラレンズ、反射板のような精巧な眼を発達させたりしている (Nishida & Ohtsuka 1997; Nishida et al. 2002; Ohtsuka et al. 2002). *Heterorhabdidae* の食性転換に伴う形態変化と同様に、既存の構造を改変して機能転換を図っている。例えば、深海性 *Cephalophanes* 属は巨大な反射板のような眼を持つが、機能形態学的にはカイアシ類が一般的に持つノープリウス眼の変形なのである。このカイアシ類は、他のデトリタス食者がほとんど利用しない甲殻類クチクラを主食としており、このデトリタスに付着する発光細菌をメルクマールにして探索するようである (Nishida et al. 2002).

4. 分布が語るダイナミックな歴史

海洋の酸素濃度、濁度、捕食者、餌生物、寄生物などの物理化学的・生物学的環境変化に従って、カイアシ類の生息域がダイナミックに拡大、縮小、シフトしたと考えられる。例えば、現在では主として深海に生息する *Arietelloidea* は、デボン紀あたりに、沿岸域にて底生性から浮遊性へと転じ、ペルム紀に外洋、深海へと生息域を拡大したと考えられている (Bradford-Grieve 2002). この根拠として、化石が豊富に残り、カイアシ類と同様に顎脚類に属する貝虫類 (*Ostracoda*) の中で浮遊性と考えられる種がデボン紀に初めて出現していたことである。やが

て、この上科には底生性グループが再派生し、近底層沿いに外洋から沿岸へとさらに逆ルートを進化もしたと推定されている (Fig. 4). この再派生して外洋近底生性に転じたグループから、二次的に、深海浮遊性に転じたり、沿岸浮遊性へと転じたグループもいるのである (Ohtsuka et al. 1994, Soh 1998). このようなダイナミズムは形態学的に推定できても、いつ生息域をシフトしたのか、その原因は何であったか、を推測することは古環境と当時の生物群集の再現なくしては困難である。

海底洞窟には「生きた化石」と呼ばれる、Arietelloidea より

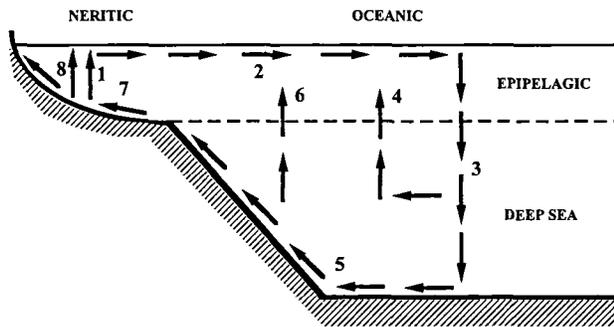


Fig. 4. Habitat exploitation by arietelloideans (after Ohtsuka et al. 1994; Soh 1998). 1. Initial colonization by ancestors of pelagic realm; 2. Colonization by ancestors of open surface waters; 3. Colonization by primitive arietelloideans (Augaptilidae-Meteridinidae-Heterorhabdidae-Lucicutiidae-Discoidea) of deep-sea pelagic zones; 4. Recolonization by primitive arietelloideans (Augaptilidae-Meteridinidae-Heterorhabdidae-Lucicutiidae) of epipelagic zone; 5. Colonization by more advanced arietelloideans (Hyperbionychidae-Arietellidae-Nullosetigeridae) of deep-sea hyperbenthic zone; 6. Recolonization by more advanced arietelloideans (Arietellidae-Nullosetigeridae) of pelagic realm; 7. Colonization by more advanced arietelloideans (Arietellidae) of shallow-water hyperbenthic zone; 8. Recolonization by more advanced arietelloideans (Arietellidae) of shallow surface waters.

古い系統群 Pseudocyclopoidea が存在する。本上科は Arietelloidea のような生息域のダイナミックなシフトは起こさず、沿岸近底層及び海底洞窟（近底層に沿って植民）に固執して生息し続けている。これらの現在の分布からも興味深い事実が判明した。パラオの海底洞窟で発見された *Ridgewayia* 属の 1 種は、テーチス海と三大洋を横断して西進する大循環系の存在を浮き彫りにした。つまり、本種はインド・西太平洋に生息する種群 (species group) より地中海・カリブ海に生息する種群と類縁性があったからである。西進する海流による分散の結果と解釈されている (Ohtsuka et al. 2000b).

インド・西太平洋と北西大西洋の汽水～沿岸域に生息する *Tortanus* 属 (Diaptomoidae) の 5 亜属については詳しい系統関係、分散ルートと時期が推定されている (Ohtsuka & Reid 1998). Fig. 5 に、この亜属の系統関係、分布、生息環境、既知種数を示した。西村 (1981) の「進化・分布の段階法則」から推定すると、本属は中新世以降に発展したグループで、元来、インド・マレーの熱帯海域を発祥地とし、北極域、カリブ海周辺まで分布を拡大したものと推定される。最古に分岐した *Boreotortanus* 亜属と最後に分岐した *Acutanus* 亜属が北西大西洋で隣接するが、太平洋からの侵入した時期とルートが全く異なるのである。後者の祖先が約 800~350 万年前にパナマ地峡が開いていた時期に東進する海流（テーチス海はすでに閉じて海流は西進から東進へと逆転している）によって分散し、カリブ海周辺で分化したと推定されるのに対して、前者はずっと時代が新しく、更新世の間氷期あるいは後氷期に北太平洋から北大西洋への一方通行の海流によって分散後、種分化を起こさないで二つの個体群に隔離されたと推定される。*Acutanus* 亜属の祖先は太平洋を横断したことを想定しなければならないが、汽水性の十脚類アキアミ類でもこのような分散ルートが想定されている。おそらく、中央太平洋に存在する大洋島などの「踏み石」が分布拡大には関与しているかもしれない。インド・西太平洋で最も広範な分布を持ち、種数も最多である *Atortus* 亜属はい

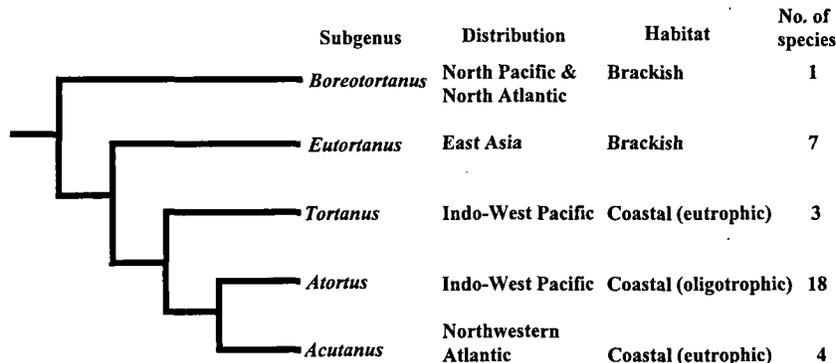


Fig. 5. Cladogram of five subgenera of *Tortanus* with data on horizontal distribution, habitat preference, and species number in each subgenus (after Ohtsuka & Reid 1997; Itoh et al. 2001).

くつかの進化的新規性を発達させた。透明度の高い貧栄養海域に適応したことで視覚的捕食者を回避するために集群を形成したり (Ohtsuka et al. 2000a), 精子競争の結果である交尾プラグを開発した (Barthélémy et al. 2003). 東アジアに固有の *Eutortanus* 亜属は中新世～更新世にかけて存在した古東シナ海を起源とすることは、本亜属の汽水への適応や現在の分布パターンから容易に推察される。本亜属の分布は、古東シナ海の地形推定、古東シナ海と古日本海の (対馬海峡付近での) 接続問題、縄文海進、有明海に生息する生物の大陸遺存性、などの多くの地史的問題にヒントを与えてくれる (Itoh et al. 2001). 本亜属に属し、ロシア～中国沿岸に生息する1種が本邦では、有明海からのみ報告され、大陸遺存種と説明されている (Ohtsuka et al. 1995). 従来、両個体群は縄文海進 (6,000～10,000年前) で分断されたと説明されてきたが、両者の mtDNA の COI 領域の塩基配列を比較してみると約1.5%の遺伝的相違があり、縄文海進よりさらに以前から隔離していたと推定された (Soh et al. in preparation).

陸水性カイアシ類は海洋起源であると推定されている (Huys & Boxshall 1991). カラヌス目の陸水への最初の植民は中生代ジュラ紀～白亜紀ごろに起こったと推定されている (Boxshall & Jaume 2000). カラヌス目のほかに、キクロプス目 (Cyclopoida), ハルバクテクス目 (Harpacticoida), ゲリエラ目 (Gelyelloida), ポエキロストム目 (Poecilostomatoida), サイフォノストム目 (Siphonostomatoida) が陸水に生息している。系統の全く異なるこれらのグループは、現在の分布パターンと種数などを考慮して、パンゲア分裂以前～第四紀にかけて、少なくとも22回は独立して陸水へ進出したと考えられている (Boxshall & Jaume 2000). さらに、陸水から再度、海洋に回帰したと推定される分類群も存在している。海洋内だけでなく、陸水と海洋との間でも生息域のシフトは繰り返し繰り返して起こっており、ダイナミックな進化のうねりになっている。哺乳類や魚類ではこのような現象は古くから知られていたが、無脊椎動物でもこのようなことが次第に判明してきた。

5. おわりに

系統分類学、動物地理学的研究の結果、カイアシ類の進化の様々な仮説が提唱されつつあるが、分子進化・系統学的な検証はまだ始まったばかりである。現世においてカイアシ類は水圏生態系での最も重要な構成員であるが、その進化の歴史を紐解くことは地球の生物群集構造の変遷を解き明かすことにほかない。

謝 辞

本研究は、カイアシ類を専門とし、独自の発想や技術を持った多くの方々との共同研究の成果であることを強調したい。特

に、西田周平、町田龍二博士 (東京大学)、上田拓史博士 (愛媛大学)、徐 浩榮博士 (麗水国立大学)、G. A. Boxshall, R. Huys 博士 (大英自然史博物館)、J. W. Reid 博士には記してお礼を述べる。本研究の一部は、日本学術振興会科学研究補助金の援助を受けた (No. 14560151).

引用文献

- Andronov, V. N. 1974. Phylogenetic relations of large taxa within the suborder Calanoida (Crustacea, Copepoda). *Zool. Zh.* 53: 1002-1012. (In Russian with English summary)
- Barthélémy, R.-M., C. Cuoc, D. Defaye, M. Brunet & J. Mazza 1998. Female genital structures in several families of Centropagoidea (Copepoda: Calanoida). *Phil. Trans. R. Soc.* 353: 721-736.
- Barthélémy, R.-M., S. Ohtsuka & H. Y. Soh 2003. Mating plug in the planktonic copepod *Tortanus (Atortus) rubidus*. *Plankton Biol. Ecol.* 50: 25-26.
- Boxshall, G. A. & D. Jaume 2000. Making waves: the repeated colonization of fresh water by copepod crustaceans. *Adv. Ecol. Res.* 31: 61-79.
- Bradford-Grieve, J. M. 2002. Colonization of the pelagic realm by calanoid copepods. *Hydrobiologia* 485: 223-244.
- Braga, E., R. Zardoya, A. Meyer & J. Yen 1999. Mitochondrial and nuclear rDNA based copepod phylogeny with emphasis on the Euchaetidae (Calanoida). *Mar. Biol.* 133: 79-90.
- Cressey, R. F. & C. Patterson 1973. Fossil parasitic copepods from a Lower Cretaceous fish. *Science* 180: 1283-1285.
- Gauld, S. J. 1980. *The Panda's Thumb*. Penguin Books, London, 285 pp.
- Huys, R. & G. A. Boxshall 1991. *Copepod Evolution*. The Ray Society, London, 468 pp.
- Itoh, H., S. Ohtsuka & T. Saito 2001. New species of *Tortanus* (Copepoda; Calanoida) from stomach contents of chum salmon juveniles collected from the Sea of Japan. *Plankton Biol. Ecol.* 48: 59-67.
- Jaume, D. & G. A. Boxshall 1996. The persistence of an ancient marine fauna in Mediterranean waters: new evidence from misophrioid copepods in anchialine caves. *J. Nat. Hist.* 30: 1583-1595.
- Madhupratap, M. & P. Haridas 1992. New species of *Pseudodiaptomus* (Copepoda: Calanoida) from the salt pans of the Gulf of Kutch, India and a comment on its speciation. *J. Plankton Res.* 14: 555-562.
- Müller, K. J. 1983. Crustacea with preserved soft parts from the Upper Cambrian of Sweden. *Lethaia* 16: 93-109.
- 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 mesopelagic copepods of the family Scolecitrichidae. *Plankton Biol. Ecol.* 44: 81-90.
- Nishida, S., S. Ohtsuka & A. R. Parker 2002. Functional morphology and food habits of deep-sea copepods of the

- genus *Cephalophanes* (Calanoida: Phaennidae): perception of bioluminescence as a strategy for food detection. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **227**: 157-171.
- 西村三郎 1981. 地球の海と生命—海洋生物地理学序説. 海鳴社, 東京, 284 pp.
- 大塚 攻 2000. カイアシ類の進化—パターンとプロセス. 海洋と生物 **125**: 463-470.
- Ohtsuka, S., M. El-Sherbiny & H. Ueda 2000a. Taxonomy, functional morphology, and behavioral ecology of the planktonic copepod *Tortanus* (*Atortus*). *Crustacean Res.* **29**: 1-11.
- Ohtsuka, S. & R. Huys 2001. Sexual dimorphism in calanoid copepods: morphology and function. *Hydrobiologia* **453/454**: 441-466.
- Ohtsuka, S., T. Kase & G. A. Boxshall 2000b. A new species of *Ridgewayia* (Copepoda: Calanoida) from a submarine cave in Palau, Western Pacific. *Species Diversity* **5**: 201-213.
- Ohtsuka, S., S. Nishida & K. Nakaguchi 2002. Three new species of the genus *Macandrewella* (Copepoda: Calanoida: Scolecitrichidae) from the Pacific Ocean, with notes on distribution and feeding habits. *J. Nat. Hist.* **36**: 531-564.
- Ohtsuka, S. & J. W. Reid 1998. Phylogeny and zoogeography of the planktonic copepod genus *Tortanus* (Calanoida: Tortanidae), with establishment of a new subgenus and descriptions of two new species. *J. Crustacean Biol.* **18**: 774-807.
- Ohtsuka, S., G. A. Boxshall & H. S. J. Roe 1994. Phylogenetic relationships between arietellid genera (Copepoda: Calanoida), with establishment of three new genera. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.)* **60**: 105-172.
- 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**: 577-595.
- Ohtsuka, S., H. Ueda & G.-S. Lian 1995. *Tortanus derjugini* Smirnov (Copepoda: Calanoida) from the Ariake Sea, western Japan, with notes on the zoogeography of brackish-water calanoid copepods in East Asia. *Bull. Plankton Soc. Japan* **42**: 147-162.
- Park, T. 1986. The phylogeny of calanoid copepods. *Sylogus* **58**: 191-196.
- Park, T. 2000. Taxonomy and distribution of the calanoid copepod family Heterorhabdidae. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.* **31**: 1-269.
- Roe, H. S. J. 1972. The vertical distribution and diurnal migrations of calanoid copepods collected on the SONDA cruise, 1965. IV. Systematic account of families Lucicutiidae to Candaciidae. The relative abundance of the numerically most important genera. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **52**: 1021-1044.
- Soh, H. Y. 1998. Phylogenetic studies of the calanoid copepod superfamily Arietelloidea, with notes on distribution and feeding habits. PhD thesis, Hiroshima University, 260 pp.
- Walossek, D. & K. J. Müller 1998. Early arthropod phylogeny in light of the Cambrian "Orsten" fossil, pp. 185-231. In *Arthropod Fossils and Phylogeny* (ed. Edgecombe, G. D.), Columbia University Press, New York.

2004年3月30日受付, 2004年6月23日受理