

特集 プランクトンにおける寄生・共生—その多様性と重要性

プランクトン学と寄生虫学の複合領域的研究の重要性

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

Importance of parasito-planktology for precise understanding the marine ecosystem

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

*Corresponding author: E-mail: ohtsuka@hiroshima-u.ac.jp

はじめに

動植物プランクトンにはさまざまな内外寄生生物が存在することは古くから知られており、ヨーロッパでは1900年代初頭にすでに形態、分類、生活史に関する体系だった研究がいくつかなされていた。一方、本邦ではこれらを体系的に扱った研究はこれまで皆無であり、その理由はいくつか考えられる。一つは鉢クラゲ類などの巨大プランクトンを除くとプランクトンは一般に小型であり、それらを宿主とするさらに小型の寄生生物を扱う研究の困難さが挙げられる。また、外部寄生生物の場合、通常のプランクトンネット採集では容易に宿主から脱落してしまうことがあるので見落とされてきた可能性もある。しかし、我が国で研究が進まなかった最大の理由は、寄生生物は海洋生態系においてその機能はあくまでもマイナーであるという偏見のせいではないかと推測するのである。我が国のプランクトン学においては、生物の種間関係と言え「捕食-被食」の食関係が中心であった。このような現状を打破すべく、さらにプランクトンおよび寄生生物の研究者の新たな共同研究の展開などを期待して、私たちは動物プランクトンを宿主とする寄生生物の総説を2000年に発表した(大塚ほか2000)。この中で動物プランクトンを宿主とする寄生生物相を網羅し、その生態などの既知のデータを紹介した。

また、生活史において浮遊生活期と寄生生活期の両方をもつ海洋動物も数多く知られている。分布の拡大、つまり分散という意味から浮遊幼生を放出する寄生生物は

数多く知られる。また、反対に幼い時期に寄生生活を送るが、成体になったら生殖のために浮遊生活を送るものも知られる。最近、寄生生物の幼生や幼体が多量にプランクトン中に見いだされる現象なども発見された(伊東2001)。このような形での寄生生物とプランクトンの関連についてはカイアシ類を例に2004年に詳しく論じた(大塚ほか2004b)。

これら二つの総説の発表前後にはプランクトンの寄生生物の生態系における重要性が再認識されるような重要な研究成果が発表されている。オキアミ類やカイアシ類の大量斃死を起こす捕食寄生的な渦鞭毛藻類(Ianora et al. 1987, Kimmerer & McKinnon 1990)や隔口類繊毛虫(Gómez-Gutiérrez et al. 2003)、カイアシ類体表上に高頻度で寄生してヤムシ類やクラゲ類などの無脊椎動物に捕食されることで生活史を完結する隔口類繊毛虫(Grimes & Bradbury 1992, Ohtsuka et al. 2004)、アミ類の育房内の卵を貪り食べて個体群動態に大きな影響を及ぼすカイアシ類(Daly & Damkaer 1986, Ohtsuka et al. 2005a)などの存在が次々と明らかになったからである。もはや、寄生生物を抜きにして海洋生態系の理解はできないといっても過言でない状況になってきた。さらに、寄生生物はさまざまな宿主の性淘汰や進化にも関与していることが実証されており、プランクトンも例外ではないだろう。

本特集では、動植物プランクトンの寄生(共生)生物の生理・生態やプランクトン学と寄生虫学の境界領域的

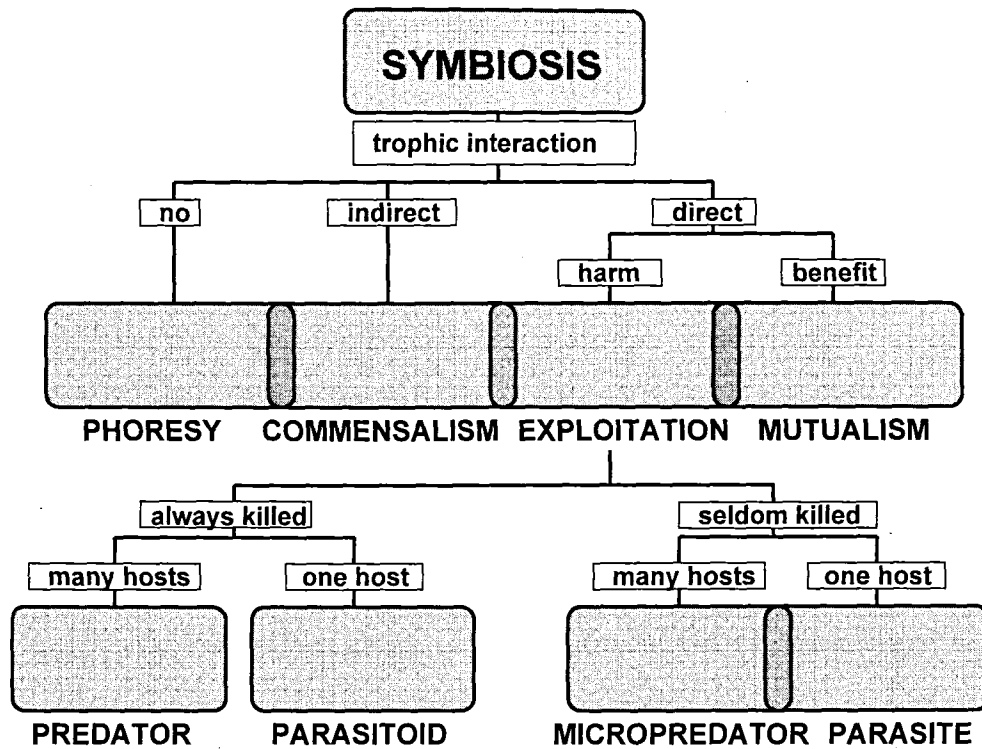


Fig. 1. Tentative definitions of symbiotic relationships (modified from Bush et al. 2001).

研究を第一線で研究されている方々にレビュー的な原稿の執筆を依頼し、6編を掲載することができた。これらの論文により、プランクトンにおける寄生・共生の研究の重要性が明らかになると確信する。

本稿では、「寄生」の用語解説や寄生生活への適応、寄生生物が宿主に及ぼす影響を及ぼすか、また、宿主の進化に及ぼす影響を及ぼしているか、昨今社会問題にまで発展している外来種と寄生生物との関連についてプランクトン学の立場から言及して序としたい。

「寄生」の概念

「寄生 (parasitism)」は、異種の生物と一緒に生活している現象である「共生 (symbiosis)」の中で、寄生生物が宿主から利益を受ける「片利共生 (commensalism)」の一形態と説明されている (岩波生物学辞典第4版 1996)。一般的に、「寄生」は大型の宿主に小型の寄生生物が体内外に付着し、栄養や生活場所などを宿主に依存している場合を指すことが多い。一方、「共生」は2種の生物間が共に生活することで相互に利することがある場合 (相利共生: mutualism) あるいは片方にとっては利するが他方にはほとんどあるいは全く利害関係がない場合 (片利共生) などを含む。しかしながら、「寄生」と上記の意味で使用される狭義の「片利共生」の間にはさまざまな段階が存在し、厳密に両者を区別することは困難で

ある。英語では、「symbiosis」とほぼ同じ意味で「association」が使用されることがある。宿主が寄生生物に捕食されて殺されてしまう場合もあり、この場合は捕食寄生者 (parasitoid) と呼んで区別する。捕食寄生者と捕食者 (predator) との違いは主として生物間の大きさにある。

Bush et al. (2001) はこうした共生の中のさまざまな概念を Fig. 1 のように整理した。概念的には非常にクリヤーであるが、各カテゴリーのオーバーラップは両者の中間的存在があることを意味する。この図では、1種の生物と1あるいは複数種の生物の種間関係のなかで、栄養的に前者が後者に依存しているかどうか、また、直接的に栄養を依存している場合に後者が必ず死亡するかどうか、さらに後者は1種か複数種かで分類されている。しかし、実際には「parasite」は条件しだいでは1あるいは複数種の宿主を死亡させる場合も多くあるので、自然の状態はこの図ほど単純化できない。一つの目安という程度であり、それぞれの定義は依然として曖昧である。

本特集で扱われているプランクトンと寄生 (共生) 生物の具体的な種間関係は各論文で詳しく紹介されるであろうが、ヤコウチュウと緑色鞭毛藻類の関連が相利共生、カイアシ類と吸管虫類繊毛虫の関連が片利共生、アミ類とアミヤドリムシの関連が寄生、有鐘繊毛虫と寄生性渦鞭毛藻類の関連が捕食寄生に相当するだろう。しか

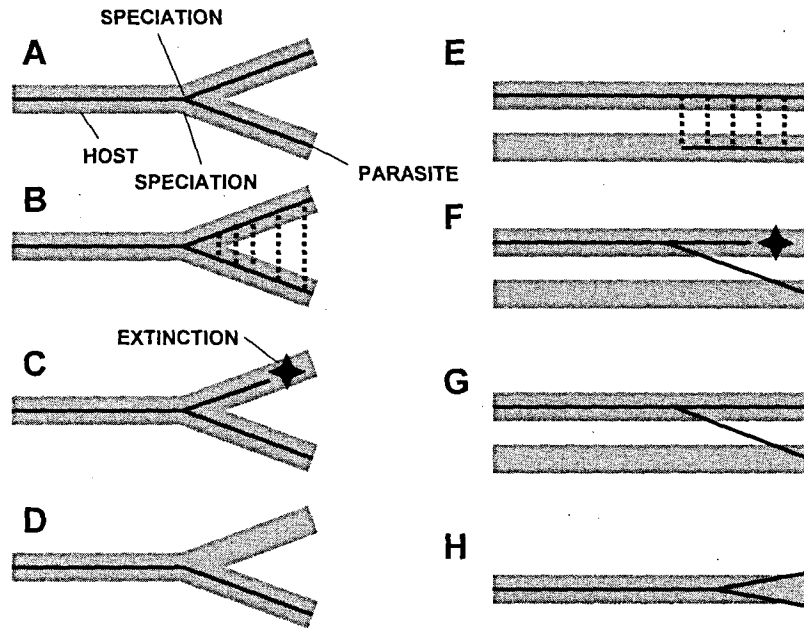


Fig. 2. Coevolutionary and switching processes between hosts and parasites. A. Cospeciation; B. Failure to speciate; C. Extinction; D. Missing the boat; E. Host switching (incomplete); F. Host switching with extinction; G. Host switching with speciation; H. Duplication (modified from Johnson et al. 2003).

し、カイアシ類に片利共生していると考えられる繊毛虫類も体表に傷を付けたり (Turner et al. 1979), 体表を被う密度などによっては宿主の遊泳や摂餌行動に支障を来すほかに被食も受けやすくなることが報告されており (Weissman et al. 1993), 寄生と片利共生の間には連続的な段階がある。複雑なケースとしてはここで紹介するカイアシ類と隔口類繊毛虫の関係である。この繊毛虫の休眠期 (phoront) は単にカイアシ類の体表を附着基盤として利用しているだけの便乗 (phoresy) であるが、いったん、摂食期 (trophont) に変態すると宿主の組織をすべて食い尽くす捕食寄生者と化する。

寄生生物は宿主と共進化 (coevolution) しており、その進化にはさまざまなプロセスとパターンが存在する (Fig. 2)。寄生生物の種分化 (speciation) は、宿主の種分化に伴って起こる場合 (共種分化: cospeciation) とそうでない場合 (宿主交替: switching) がある。いずれの場合にも寄生生物は新しい宿主を植民 (colonization) するが、場合によっては新しいあるいは古い宿主から絶滅する (extinction) 場合もある。また、宿主が種分化しても寄生生物は種分化しない場合 (missing the boat) やその逆のケースもある (duplication)。本来の宿主に加えて系統的に近いあるいは異なる宿主にさらに寄生する現象、宿主交替もさまざまな寄生生物の進化の中で示唆されている。寄生生物は特定の宿主をもつことが多く、これを宿主特異性 (host specificity) と呼ぶ。宿主特異性

は、寄生生物のさまざまな宿主への共適応 (coadaptation) によって成立したもので、必ずしも宿主と寄生生物の共種分化の結果ではない。同じ分類群に属する寄生生物でも、ある種は極めて広い宿主特異性を示し、別な種は極めて厳格に宿主を選択する場合も知られる。宿主特異性の高い寄生生物は形態的、生理代謝的に極端に特化している場合がある。

宿主特異性に加えて、寄生部位も寄生生物ごとに特異的である。どの部位に寄生するかによって区別されており、細胞内、外に寄生する場合に、それぞれ細胞内寄生 (intracellular parasite)、細胞外寄生 (extracellular parasite) と呼ぶ。多細胞の宿主の体内外に寄生する寄生生物をそれぞれ内部寄生生物 (endoparasite)、外部寄生生物 (ectoparasite)、そして両者の性質をもつ場合、外内部寄生生物 (mesoparasite) と呼ぶ (長澤 2001)。カイアシ類を例にとると、体表に寄生する周毛類などは外部寄生生物、体腔や消化管内に寄生する渦鞭毛藻類は内部寄生生物、体外に栄養体 (trophomere) や生殖体 (gonomere) が突出しているが固着、栄養吸収のための器官 (root) は体内部に深く侵入するエロビオプシス類は外内部寄生生物と言える。後述するが、寄生部位は寄生生物の形態、生理代謝に大きな影響を及ぼし、その寄生生物の適応方法は細胞内外、体表内外ではおのずと大きく異なる。

寄生生物は成長に伴って宿主を変える場合があり、そ

それぞれの宿主ごとの機能が異なる。寄生生物の成体が寄生する宿主を終宿主 (definitive host/final host) と呼び、より若い成長段階が寄生する宿主を中間宿主 (intermediate host) と呼ぶ。中間宿主を必要としない寄生生物の生活史を direct life cycle と呼び、中間宿主を必要とする場合は indirect life cycle と呼ぶ。また、それぞれ、食物連鎖を利用して宿主を移動する場合 (passive transmission) としない場合 (active transmission) がある。換言すれば、前者が経口感染、後者は経皮感染などが相当する。寄生生物の生活史はこれらの組み合わせによって四つに分類される (Moore 2002)。寄生生物によっては中間宿主を複数持つ場合もあり、それぞれ第1, 第2 中間宿主 (first, second intermediate host) などと呼び、それぞれの宿主で成長を続けていく。また、寄生生物の成長を伴わないで終宿主と中間宿主の間に存在し、終宿主への感染を高めている宿主を延長中間 (待機) 宿主 (paratenic host) あるいは運搬宿主 (transport host) と呼ぶ (Bush et al. 2001, 長澤 2001)。吸血性動物などを介して宿主を交替する寄生生物も存在するが、その媒介動物をベクター (vector) と呼ぶ。陸上ではマラリア-蚊-ヒトの関係において蚊がベクターであるが、水圏ではヒル類などがウイルス類のベクターとして知られる (Mulcahy et al. 1990)。カイアシ類が宿主の場合、中間宿主を持たないものとして渦鞭毛藻類, エロビオプシス類などの原生生物が該当し、魚類や哺乳類を終宿主とする吸虫類, 条虫類, 線虫類などはカイアシ類を中間宿主として利用することがある。しかし、プランクトンを終宿主あるいは中間宿主とする寄生生物の生活史はいまだ解明されていないものがほとんどである。

寄生 (共生) 生活への適応

真核生物の中で寄生生活に適応したグループは一部に過ぎない。原生生物界には多くの寄生性種が含まれ、アピコンプレックス類などは全種が寄生性である。しかし、渦鞭毛藻類や繊毛虫類のように自由生活性種と寄生 (共生) 性種の両方を含む群もある。動物界では前口動物のみが寄生性種を含む (町田 2000)。これらは二つに大別され、すべての種が寄生性である門と一部だけが寄生性である門がある。前者は中生動物, 類線形動物, 鉤頭動物, 舌形動物, 後者は刺胞動物, 有櫛動物, 扁形動物, 線形動物, 紐形動物, 環形動物, 軟体動物, 節足動物が該当する。いずれにおいても寄生性種は自由生活型の祖先から派生したことはさまざまな証拠が示されている。

寄生生物は宿主に依存した生活をするためにさまざまな形態的, 生理・生態的な適応を示す。細胞外あるいは

外部・外内部寄生生物の場合には宿主から離脱しないための固着器官を発達させている場合がある。吸盤, 鉤爪, 鋏状構造で宿主体表に固着したり, 体の一部を宿主の細胞や組織に埋め込むことで宿主からの離脱を防ぐ。また, いったん宿主への固着が成立すると生殖巣などを著しく発達させて, 体内のほとんどが生殖に関連する部分で占められるように変形することもある。細胞内あるいは内部寄生生物の場合は感覚, 運動器官を極端に退化させていることが多い。極端な場合は, 多細胞性の祖先が寄生生活への適応の結果に単細胞化した例であろう。従来, 単細胞であるがゆえに原生生物として扱われてきた粘液胞子虫 (Myxozoa) は分子系統学的解析から後生動物, 特に刺胞動物との類縁性が指摘されている (Bush et al. 2001)。

内部寄生生物の場合, 宿主の体温, 浸透圧, 消化酵素, 貧酸素状態, 免疫反応から逃れるための適応を遂げる必要がある (町田 2000)。医学的に重要な寄生生物ではその生理代謝機能が非常に詳しく研究されているが, 宿主の免疫からの攻撃をかわすための巧妙な分子的戦略や寄生部位に応じた代謝機能の変換機能などが明らかになりつつある (Bush et al. 2001, 堀井 2001, 北 2001)。しかし, プランクトンの寄生生物の場合には, 分子レベルまで踏み込んだ研究は皆無である。

宿主個体群に大きな影響を及ぼす寄生生物

一般に, 寄生生物は宿主から栄養を摂取するので肥満度の減少, 不妊などの悪影響を宿主個体にもたらす場合があるものの, 死に至らしめることはまれであると考えられていた。しかし, 捕食寄生者と呼ばれる生物は文字どおり宿主を捕食して死に至らしめる。海洋では, 内部寄生性の渦鞭毛藻類や隔口繊毛虫類などのアルベオラータがさまざまな動植物プランクトンの捕食寄生者として報告されている。

渦鞭毛藻類は珪藻類, 渦鞭毛藻類, 有鐘繊毛虫類, ワムシ類, カイアシ類 (卵, ノープリウス幼生, コペポディド期) に捕食寄生する現象が報告されている (Cachon & Cachon 1987, Ianora et al. 1987, 1990, Drebes 1988, Drebes & Schnepf 1988, Elbrächter 1988, Kimmerer & McKinnon 1990)。特に *Atelodinium*, *Syndinium* などの属は高頻度でカイアシ類の体腔内に寄生し, 寄生率の最高値はそれぞれ 28.5% (オーストラリア産 *Paracalanus indicus* の成体雌: Kimmerer & McKinnon 1990), 9% (瀬戸内海産 *Paracalanus parvus* s.l. の性的二形が異常な雌: 大塚・他 未発表) ~30% (地中海産 *Paracalanus parvus* のコペポデッド幼体: Ianora et al.

1990)にも達する。ただし、寄生率は季節的に著しく変動することも報告されている。*Atelodinium*の捕食寄生による*P. indicus*の成体雌の死亡率は最高 $41\%d^{-1}$ (平均 $7\%d^{-1}$)に達し、死亡原因の3分の1を占めると試算されている(Kimmerer & McKinnon 1990)。チェサピーク湾では有鐘繊毛虫類*Eutintinus pectinis*が渦鞭毛藻類*Duboscquella cachoni*に捕食寄生され、その死亡率は $7\sim 24\%d^{-1}$ に達し、動物プランクトンから受ける捕食圧に匹敵すると試算されている(Coats & Heisler 1989)。このように捕食寄生性渦鞭毛藻類は宿主個体群の死亡率に大きくかかわっていることが明らかになっている。日本においても次々と捕食寄生性渦鞭毛藻類が発見されつつあり(Horiguchi & Ohtsuka 2001, Horiguchi et al. 2004, 堀口ほか 未発表)、今後、それらの生活史、宿主個体群への影響を解明する必要がある。

瀬戸内海でも*P. parvus* s.l.の体腔内に寄生する*Syndinium* sp.が発見され、宿主の成体雌の性的二形に異常を引き起こすことも推測されている(大塚ほか 未発表)。一方、同宿主の消化管内には内部寄生性渦鞭毛藻類*Blastodinium* sp.も発見されたが、瀬戸内海では寄生率は極めて低い。また、瀬戸内海産*P. parvus* s.l.の卵巣内に寄生する鞭毛藻類*Orchitosoma* sp.が発見されており、本種は寄生率は比較的高く、瀬戸内海産*P. parvus* s.l.の性的二形が異常な成体雌では17%にも達した(大塚ほか 未発表)。本種も*Syndinium* sp.と同様に宿主の性的二形に異常を引き起こす可能性がある。

隔口繊毛虫類は全種が寄生であり、その主な宿主はさまざまな甲殻類である。この繊毛虫の特徴は細胞機能に応じて形態を変える特徴がある。すなわち、休眠期、摂食期、分裂期(tomont)、感染期(tomite)の四つである。浮遊性のカイアシ類、オキアミ類に捕食寄生する数種も知られている(Grimes & Bradbury 1992, Gómez-Gutiérrez et al. 2003, Ohtsuka et al. 2004)。

本邦では瀬戸内海産カイアシ類に寄生する*Vampyrophrya pelagica*の宿主特異性、寄生率の季節性などの生態が詳しく調査され、生態系における重要性が指摘されている(Ohtsuka et al. 2004)。休眠期から摂食期への転換は二つのルートで速やかに起こる。カイアシ類がなんらかの外傷を受けた場合かヤムシ類やクラゲ類などの捕食性無脊椎動物にカイアシ類ごと摂取された場合である。いずれにしても宿主の体液が水中に漏れ出すことが休眠期がハッチするためのトリガーになっていると考えられている。後者の場合、摂食期は捕食者の消化管内部でただちにハッチして、捕食者がカイアシ類を消化・吸収する前にカイアシ類の組織を摂取してしまう。した

がって、実際にはカイアシ類が捕食者の栄養にほとんどなっていないと思われる。この繊毛虫はカイアシ類を捕食する肉食性プランクトンの生産には極めて大きな影響を及ぼすと推測される。このようなプロセスはこれまで海洋生態系の中で考慮されたことはなかった。しかし、仔稚魚に休眠期の付着したカイアシ類が捕食された場合、休眠期はおそらく消化されてしまってハッチしないこともわかっている。カイアシ類が捕食者にかじられたり、波浪などの物理的要因で外傷を受けた場合にも、カイアシ類はこの繊毛虫に確実に捕食されてしまうと考えられる。このルートがカイアシ類の死亡率にどの程度寄与するかは見積もりが難しい。本繊毛虫の分布はコスモポリタンのであり、浅海にはカイアシ類に寄生するさまざまな隔口繊毛虫数種が報告されている(Grimes & Bradbury 1992)。さらには深海においても隔口繊毛虫類の休眠期と考えられるシストがカイアシ類の体表上から報告されている(Sewell 1951, Ohtsuka et al. 2003, 2005b, d)。隔口繊毛虫類の海洋生態系における機能解析は地球規模で行われるべきことを示唆する。

アメリカ合衆国オレゴン州沖において、内部寄生性隔口繊毛虫*Collinia* sp.がオキアミ類*Euphausia pacifica*の大量斃死を引き起こした(Gómez-Gutiérrez et al. 2003)。この繊毛虫はオキアミ類の内部組織を食い尽くし、感染後40時間内に宿主を死に至らしめるという。繊毛虫によって殺されたオキアミ類の死体が水深220~550 mにおいて約1.5 kmにもわたって累々と海底上に沈んでおり、死体の密度は最高 300 個体 m^{-2} にも達していた。さらにベーリング海では同属種*Collinia bewringensis*がオキアミ類に高頻度で寄生しており、寄生率は68~98%にも達することが報告されている(Capriulo et al. 1991)。

本邦での海洋生態系における生産見積もりはこのような捕食寄生者がファクターとして全く考慮されておらず、今後、再評価を根本的に行う必要がある。

生物の進化の鍵を握る寄生生物

陸上あるいは陸水生物では寄生生物による宿主の進化、性淘汰などが詳しく研究されている。このことを一般向けにわかりやすく解説したカール・ジンマー(C. Zimmer)著「パラサイト・レックス(2001)」の一読をお勧めしたい。この本の邦訳サブタイトルは「生命進化のカギは寄生生物が握っていた」である。例えば、鳥類の雄にとって寄生生物への抵抗性を示す形態、例えば雄のニワトリの鶏冠、ツバメの尾などは雌が雄をパートナーとして選択する際に重要であることが示されてい

る。また、両性生殖と単為生殖の両方をするある巻貝類は寄生生物の感染が高い場合には両性生殖をして遺伝的多様性(免疫力)を高めて寄生生物の感染に対抗することが知られている。寄生生物と宿主の種間関係も分子的に解明が進んできた。宿主の免疫攻撃から逃れるための分子擬態・細胞内寄生や遺伝子多型など驚くべきメカニズムが解明されつつある(Bush et al. 2001, 堀井 2001 など参照)。

また、寄生によって宿主の形態や行動が大きく変化する例が知られている。特に吸虫類, 条虫類, 鉤頭虫類が食物連鎖を通じて終宿主へたどり着く場合には, 中間宿主や運搬宿主の形態, 行動を変化させて終宿主へ辿りつく確率をあげていることが実証されている(ジンマー 2001, Moore 2002)。寄生生物は宿主の神経系や分泌系に作用してこのような変化を起こすことが一部の寄生生物では詳しくわかってきた(ジンマー 2001, Moore 2002 参照)。海洋生物で最も有名な例としては, 根頭類フクロムシによるカニ類などの宿主の形態・行動変化である。

残念ながら海洋生物, 特にプランクトンの寄生関係については記載的段階ですら十分ではない。しかし, 海洋はすべての生物の祖先が誕生した場所であり, そこに生息する生物の種間関係の経過時間も最も長いわけであるから, 陸上生物よりも複雑かつ巧妙な宿主-寄生生物の種間関係が発見される可能性があるだろう。

“Enemy release hypothesis”: 外来種はなぜ増えるか?

外来種(alien species)が世界規模で問題になり, 我が国でもブラックバスやタイワンザルなどの外来種が社会問題となって久しいが, 遅ればせながら2005年6月1日に「特定外来種被害防止法」が施行されたのは記憶が新しい。しかし, プランクトンを含む海洋生物に関してはおもに船舶による導入(introduction)が主因であるために, その規制ははなはだ困難であった。麻痺性貝毒の世界各地での蔓延化や導入されたカイアシ類による生態系の変化や在来種の駆逐など, 船舶バラスト水によるプランクトンの導入が世界各地で問題になっているため, 国際海事局(IMO)が中心となって世界的に法的整備が整いつつある(大塚ほか 2004a)。

外来種が定着(establishment)後に爆発的に増殖するプロセスを説明するためのいくつかの仮説があるが, その一つとして「Enemy release hypothesis」という仮説がある。導入先では捕食者や寄生生物がいないか少ないために, 導入された生物は爆発的に増殖できるというの

だ。この仮説はさまざまな陸上の導入された動植物で実証されている(Mitchell & Power 2003, Torchin et al. 2003)が, 残念ながらプランクトンに関してはまだ実証はされていない。しかし, プランクトンにもさまざまな寄生生物が存在し, この仮説が適応できる可能性があるため, 今後, 研究が必要である。外来性プランクトンの導入と寄生虫学との接点が意外なところにもあるわけだ。日本でもバラスト水によってインド・西太平洋の熱帯・亜熱帯域から導入されたものの定着に失敗したと考えられるカイアシ類が清水港から報告されている(Ohtsuka et al. 2005c)。このような導入されたカイアシ類の個体群と導入元の個体群において寄生生物の寄生率, 平均寄生個体数などを詳細に比較する必要がある。

今後の課題

以上見てきたように寄生虫学というのは総合的学問であり, 生物学的諸現象にかかわりのあるものであることは認識しただけだと思う。まずは, プランクトン群集内の寄生あるいは共生関係を徹底的に記載し, 寄生(共生)生物の宿主個体や個体群への影響を評価することが先決である。海洋生態系の食物網の構造とメカニズムの理解においては捕食寄生性の寄生生物の生態解明はとりわけ重要であり, それらの生活史も含めた生態の全貌が速やかに明らかにされるべきである。また, 吸虫類, 条虫類, 鉤頭虫類, 線虫類などは動物プランクトンを中間(延長)宿主に利用しているものが多く, 魚類あるいは鳥類, 哺乳類寄生虫学にかかわる研究者との共同研究が必然的である。寄生生物は基礎および応用学問分野のいずれの研究者にも魅力的かつ重要な研究対象であることは間違いなく, 今後の研究の発展が切望される。少なくとも, 本特集がその一助を担えれば幸いである。

謝 辞

この序文を執筆するに際して長澤和也教授, 嶋津 武教授から貴重なコメントをいただいたので記してお礼を述べる。

引用文献

- Bush, A. O., J. C. Fernandez, G. W. Esch & J. R. Seed 2001. *Parasitism. The Diversity and Ecology of Animal Parasites*. Cambridge University Press, Cambridge, 566 pp.
- Cachon, J. & M. Cacho 1987. Parasitic dinoflagellates, pp. 573-610. In *The Biology of Dinoflagellates* (ed. Taylor, F. J. R.). Blackwell, Oxford.
- Capriulo, G. M., M. J. Pedone & E. B. Small. 1991. High apistome ciliate endoparasite infection rates found in the Bering Sea euphausiids. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 72: 203-204.

- Coats, D. W. & J. J. Heisler 1989. Spatial and temporal occurrence of the parasitic dinoflagellate *Duboscuela cacheroni* and its tintinnine host *Eutintinnus pectinis* in Chesapeake Bay. *Mar. Biol.* **101**: 401-409.
- Daly, K. J. & 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 estuary. *J. Crustacean Biol.* **64**: 840-857.
- Drebes, G. 1988. *Syllodinium listii* gen. et spec. nov., a marine ectoparasitic dinoflagellate on eggs of copepods and rotifers. *Helgoländer Meeresunters.* **42**: 583-591.
- Drebes, G. & E. Schnepf 1988. *Paulsenella* Chatton (Dinophyta), ectoparasites of marine diatoms: development and taxonomy. *Helgoländer Meeresunters.* **42**: 563-581.
- Elbrächter, M. 1988. Life cycle of *Schizochytriodinium calani* nov. gen. nov. spec., a dinoflagellate parasitizing copepod eggs. *Helgoländer Meeresunters.* **42**: 593-599.
- Grimes, B. H. & P. C. Bradbury 1992. The biology of *Vampyrophrya pelagica* (Chatton & Lwoff, 1930), a histophagous apostome ciliate associated with marine calanoid copepods. *J. Protozool.* **39**: 65-79.
- Gómez-Gutiérrez, J., W. T. Peterson, A. de Robertis & R. D. Brodeur 2003. Mass mortality of krill caused by parasitic ciliates. *Science* **301**: 339.
- Horiguchi, T., A. Harada, S. Ohtsuka, H. Y. Soh & Y. H. Yoon 2004. First record of an ectoparasitic dinoflagellate, *Oodinium inlandicum* (Dinophyta) infecting a chaetognath, *Sagitta crassa* from the Korean coasts. *Algae* **19**: 201-205.
- Horiguchi, T. & S. Ohtsuka 2001. *Oodinium inlandicum* sp. nov. (Blastodinales, Dinophyta), a new ectoparasitic dinoflagellate infesting a chaetognath *Sagitta crassa*. *Plankton Biol. Ecol.* **48**: 85-95.
- 堀井俊宏 2001. マラリア原虫の寄生戦略. 遺伝 **55**: 42-47.
- Ianord, A., M. G. Mazzocchi & B. Scotto di Carlo 1987. Impact of Parasitism and intersexuality on Mediterranean populations of *paracalanus pavus* (Copepoda: Calanoida). *Dis. Aquat. Org.* **3**: 29-36.
- Ianora, A., B. Scotto di Carlo, M. G. Mazzocchi & P. Mascellaro 1990. Histomorphological changes in the reproductive condition of parasitized marine planktonic copepods. *J. Plankton Res.* **12**: 249-258.
- 伊東 宏 2001. 東京湾および多摩川干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.
- 岩波生物学辞典(第4版) 1996. 岩波書店, 東京, 2027 pp.
- Johnson, K. P., R. J. Adams, R. D. M. Page & D. H. Clayton 2003. When do parasites fail to speciate in response to host speciation? *Syst. Biol.* **52**: 37-47.
- Kimmerer, W. J. & A. D. McKinnon 1990. High mortality in a copepod population caused by a parasitic dinoflagellate. *Mar. Biol.* **107**: 449-452.
- 北 潔 2001. 寄生線虫における低酸素適応. 遺伝 **55**: 53-58.
- 町田昌昭 2000. 寄生生活への道. バイオディバーティ・シリーズ 5, 無脊椎動物の多様性と系統 (白山養久編), pp. 146-147. 裳華房, 東京.
- Mitchell, C. E. & A. G. Power 2003. Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature* **421**: 625-627.
- Moore, J. 2002. *Parasites and the behavior of animals*. Oxford University Press, New York, 315 pp.
- Mulcahy, D., D. Klaybor & W. N. Batts 1990. Isolation of infectious hematopoietic necrosis virus from a leech (*Piscicola salmositica*) and a copepod (*Salmincola* sp.), ectoparasites of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka*. *Dis. Aquat. Org.* **8**: 29-34.
- 長澤和也 2001. 魚介類に寄生する生物. 成山堂書店, 東京, 186 pp.
- Ohtsuka, S., G. A. Boxshall & A. Fosshagen 2003. A new species of *Neoscolecithrix* (Crustacea; Copepoda; Calanoida) from off Okinawa, southwestern Japan, with comments on the generic position in the superfamily Clausocalanoidea. *Bull. Natn. Sci. Mus. (Tokyo)* **29**: 53-63.
- Ohtsuka, S., G. A. Boxshall & S. Harada 2005a. A new genus and species of nicothoid copepod (Crustacea: Copepoda: Siphonostomatoida) parasitic on the mysid *Siriella okadae* from off Japan. *Syst. Parasitol.* **62**: 65-81.
- Ohtsuka, S., G. A. Boxshall & M. Shimomura 2005b. Three new species of deep-sea hyperbenthic actinoid copepods (Crustacea) collected from Nansei Islands, southwestern Japan. *Natn. Sci. Mus. Monograph* **29**: 225-247.
- Ohtsuka, S., M. Hora, T. Suzuki, M. Arikawa, G. Omura & K. Yamada 2004. Morphology and host-specificity of the apostome ciliate *Vampyrophrya pelagica* infecting pelagic copepods in the Seto Inland Sea, Japan. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **282**: 129-142.
- 大塚 攻・堀口健雄・R. M. Lopes K-H. Choi・岩崎敬二 2004a. バラスト水によるプランクトンの導入 (総説). 日本プランクトン学会報 **51**: 101-118
- Ohtsuka, S. H. Itoh & T. Mizushima 2005c. A new species of the calanoid copepod genus *Centropages* (Crustacea) collected from Shimizu Port, middle Japan: Introduced or not? *Plankton Biol. Ecol.* **52**: 92-99.
- 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生物 (総説). 日本プランクトン学会報 **47**: 1-16
- 大塚 攻・長澤和也・J.-s. Ho・M.J. Grygier 2004b. 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. 日本プランクトン学会報 **51**: 13-24.
- Ohtsuka, S., S. Nishida & R. J. Machida 2005d. Systematics and zoogeography of the deep-sea hyperbenthic family Arietellidae (Copepoda: Calanoida) collected from the Sulu Sea. *J. Nat. Hist.* **39**: 2483-2514.
- Sewell, R. B. S. 1951. The epibionts and parasites of the planktonic Copepoda of the Arabian Sea. *Sci. Rep. John Murray Exped.* **9**: 255-394.
- 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.
- Torchin, M. E., K. D. Lafferty, A. P. Dobson, V. J. McKenzie & A. M. Kuris 2003. Introduced species and their missing parasites. *Nature* **421**: 628-630.
- Weissman, P., D. J. Lonsdale & J. Yen. 1993. The effect of peritich ciliates on the production of *Acartia hudsonica* in Long Island Sound. *Limnol. Oceanogr.* **38**: 613-622.
- ジンマー, カール (Zimmer, C.) 2001 (長野 敬 訳 2001). パラサイト・レックス. 光文社, 東京.

2005年10月16日受付, 2006年1月20日受理