

## 日本沿岸の寄生性渦鞭毛藻類の分類学的研究の現状と課題

堀口健雄<sup>1),\*</sup>・原田 愛<sup>1)</sup>・大塚 攻<sup>2)</sup>

<sup>1)</sup> 北海道大学大学院理学研究科 〒060-0810 札幌市北区北10条西8丁目

<sup>2)</sup> 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

## Taxonomic studies on parasitic dinoflagellates in Japan

TAKEO HORIGUCHI,<sup>1),\*</sup> AI HARADA<sup>1)</sup> and SUSUMU OHTSUKA<sup>2)</sup>,

<sup>1)</sup> *Graduate School of Science, Hokkaido University, Sapporo, 060-0810, Japan*

<sup>2)</sup> *Takehara Marine Science Station, Setouchi Field Science Center, Graduate School of Biosphere Science, Hiro-*

shima University, 5-8-1 Minato-machi, Takehara, Hiroshima 725-0024, Japan

\*Corresponding author: E-mail: horig@sci.hokudai.ac.jp

**Abstract** Some dinoflagellates are known to parasitize marine organisms, such as protists (including other dinoflagellates), copepods, chaetognaths, appendicularians and crustacean decapods and they can potentially have serious negative impacts on these host organisms. In this paper, we reviewed the present status of taxonomic studies on parasitic dinoflagellates occurring in Japanese coastal waters. We also briefly reviewed our recent knowledge on the molecular phylogenetics of parasitic dinoflagellates. So far, members of the genera, *Blastodinium*, *Oodinium*, *Dissodinium*, *Syndinium*, *Amoebophrya* and *Duboscquella* have been reported from various parts of Japan and their morphology, as well as their phylogenetic affinities, were investigated. Since our knowledge on these dinoflagellates is still limited, biodiversity studies on these organisms are a research priority.

**Key words:** parasitic dinoflagellates, phylogeny, species diversity, taxonomy

### 渦鞭毛藻類とは

渦鞭毛藻類は単細胞の原生生物の一群で、葉緑体をもつ種も多いことから藻類の一群としても扱われる。植物学分野では、渦鞭毛植物門 (Division Dinophyta) と分類されるのが一般的である (千原 1999)。渦鞭毛藻は、細胞を一周する横溝とそれにほぼ直交する縦溝を有し、その中にそれぞれ横鞭毛、縦鞭毛と呼ばれる形態の異なる 2 本の鞭毛を有することを基本的な特徴とする (この基本形態から逸脱した形態をもつ種も多い)。また、渦鞭毛藻類の核は真核生物型のヒストンをもたないなど、他の真核生物のそれに比べて特殊で、渦鞭毛藻核と呼ばれている (千原 1999)。大部分の渦鞭毛藻類は生活環を通じてこのタイプの核をもつものに対し、ヤコウチュウや一部の寄生性渦鞭毛藻類のように生活環の一時期的みに渦鞭毛藻核をもつグループなどがあり、このタイプの核を常にもつか、あるいは一時期のみもつか、という特徴は、高次分類群の形質として用いられる。現生の渦鞭毛藻類のうち、およそ半数のものが葉緑体をもつことが知られる (Taylor 1987)。葉緑体は三重包膜に囲まれ、クロロフィル *a, c* に加え、ペリディニンと呼ぶ渦鞭毛藻類に特有のキサントフィルを主要な補助色素としてもつ (Taylor 1987)。また、葉緑体ゲノムはミニサークルと呼ばれる特殊な構成をしており、他の植物の葉緑体ゲノムとは非常に異なっている (Zhang et al. 1999)。渦鞭毛藻類の葉緑体は二次共生によって獲得されたもので、その起源は紅藻類であると考えられている (Ishida & Green 2002)。先に記したように、渦鞭毛藻類のおよそ半数は葉緑体をもたない従属栄養性であるが、多くのものは二次的に葉緑体を消失したものらしい (Saldarriaga et al. 2001)。渦鞭毛藻は系統的には、繊毛虫類、アピコンプレックス類と単系統群を形成し、これら 3 者か

らなる系統群をアルベオラータ生物群 (Alveolata) と称する (Adl et al. 2005)。

渦鞭毛藻は生態的にも多様で、自由生活性のものの中にもプランクトン性のものや、砂浜の砂粒の間に生息する底生性の種や、海藻や基物に着生して生活する不動性の種も知られる (Taylor 1987)。また、海産無脊椎動物の共生藻としてよく知られる「褐虫藻」の多くは渦鞭毛藻である。渦鞭毛藻類全体に見られる栄養摂取様式は多様であり、完全独立栄養種、従属栄養種のほか葉緑体を有する種の中にも捕食を行うものがある (混合栄養)。さらに、渦鞭毛藻類の中には他の動物や原生生物に寄生するものも知られており、それらが本稿の主題である。

### 寄生性渦鞭毛藻類の分類体系

ここでは、Fensome et al. (1993) の体系に従って寄生性渦鞭毛藻類の分類系を紹介する。寄生性の渦鞭毛藻類は大きく分けて二つのグループ、すなわちブラストディニウム綱 *Blastodiniophyceae* とシンディニウム綱 *Syndiniophyceae* に分類される (Table 1)。この二つの綱はすべて寄生種からなる分類群である。前者は、生活環の一部に上述の渦鞭毛藻核を有することから渦鞭毛藻亜門 *Dinokaryota* に分類されるが、後者は、形態的には渦鞭毛藻型の遊走細胞を形成するが渦鞭毛藻核をもたないために、独自の亜門であるシンディニウム亜門 *Syndinea* に分類される。ちなみに通常の自由生活性渦鞭毛藻類は生活環の全ステージを通じて渦鞭毛藻核を有しており (渦鞭毛藻亜門)、ブラストディニウム類のように生活環の一部のみで渦鞭毛藻核をもつものは、他にヤコウチュウの仲間があるのみである (渦鞭毛藻亜門・ヤコウチュウ綱 *Noctiluciphyceae*) (Fensome et al. 1993)。

ブラストディニウム綱はブラストディニウム目 1 目

**Table 1.** Classification of parasitic dinoflagellates (after Fensome et al. 1993).

Subdivision	Class	Order	Family	Diagnosis	Genera included			
Dinokaryota	Blastodiniophyceae	Blastodinales	Blastodiniaceae	Parasitic stage is unattached.	<i>Blastodinium</i>			
			Protoodiniaceae	Parasitic stage is attached and having typical dinoflagellate morphology even at parasitic-stage.	<i>Protoodinium</i>			
			Oodiniaceae	Parasitic stage is invasive and does not show typical dinoflagellate morphology. Sporogenesis is palintomy type.	<i>Oodinium</i> , <i>Amyloodinium</i> , <i>Bargoniella</i> , <i>Crepidoodinium</i> , <i>Piscinoodinium</i>			
			Apodiniaceae	Parasitic cell is attached by a stalk and does not have typical dinoflagellate morphology. Sporogenesis is palisporogenesis.	<i>Apodinium</i>			
			Cachonellaceae	Possessing two or more successive independent vegetative cyst stages. Sporogenesis is palintomy.	<i>Cachonella</i> , <i>Dissodinium</i>			
			Haplozoaceae	Parasitic stage possesses ribbon-like, multicellular form. Sporogenesis is palisporogenesis.	<i>Haplozoon</i>			
			Syndinea	Syndiniophyceae	Syndiniales	Syndiniaceae	Dinoflagellates with motile cells with a dinoflagellate type of flagellar arrangement and the nucleus possesses histones. Same as above	
							Same as above	
						Amoebophryaceae	Trophont consists of a multinucleate plasmodium of no fixed shape and with no cavity.	<i>Syndinium</i> , <i>Hematodinium</i> , <i>Ichthyodinium</i> , <i>Merodinium</i> , <i>Solenodinium</i> , <i>Trypanodinium</i>
						Sphaeriparaceae	Having highly organized multinuclear trophont. The trophont develops into beehive shaped cavity (mastigocoel), then into worm-like multflagellate swimming stage (vermiform).	<i>Amoebophrya</i>
		Duboscquellaceae	Multinucleate trophont is organized into an anterior, episome-like region and a posterior basal disc.	<i>Sphaeripara</i> , <i>Atlanticellodinium</i>				
			Intracellular parasites with syndinialean nuclear features. The trophont is uninucleate.	<i>Duboscquella</i> , <i>Dogelodinium</i> , <i>Duboscquodinium</i> , <i>Keppenodinium</i>				

を含み、この目下には、6科が設定されている (Table 1)。これらの科は、寄生性段階での形態が典型的な渦鞭毛藻の形態を示すか否か、寄生ステージが宿主に明瞭に

附着するか否か、あるいは無性生殖の様式が palisporogenesis タイプか palintomy タイプかなどによって分類される (Table 1)。ちなみに、無性生殖の二つのタイプ

は、前者が栄養を摂取しながら同時に胞子形成をおこなうのに対し、後者は栄養摂取が完了してから胞子形成を行うタイプの生殖様式である (Fensome et al. 1993). シンディニウム綱はシンディニウム目1目を含み、その下に四つの科を含む。これらの科は、栄養体 (trophont) の形態などによって分類されている (Table1).

#### 寄生性渦鞭毛藻類の分子系統学的研究

近年、渦鞭毛藻類の進化研究にも分子系統学的手法が取り入れられ、渦鞭毛藻全体の系統関係 (例えば Saunders et al. 1997, Daugbjerg et al. 2000, Saldarriaga et al. 2001, 2004) や個体群レベルの遺伝的多様性 (Guilou et al. 2002, Lilly et al. 2005) などが調べられている。自由生活性の渦鞭毛藻類と比較すると、寄生性の渦鞭毛藻類の分子系統学的手法を用いた研究は緒についたばかりと言える状況である。現在、GenBank に登録されている寄生性の渦鞭毛藻類は、*Haplozoon* (Saldarriaga et al. 2001), *Amyloodinium* (Litaker et al. 1999), *Syndinium* (Skovgaard et al. 2005), *Amoebophrya* (Gunderson et al. 1999, Janson et al. 2000), *Hematodinium* (Gruebl et al. 2002) の5属に過ぎない。したがって、それぞれの寄生性渦鞭毛藻類同士や自由生活性の渦鞭毛藻類との系統関係についても十分には理解されていないのが現状である。

生物そのものからではなく、環境中 (海水, 土壌など) のDNAを抽出して、そこに見いだされる遺伝子配列からその場所に生息する生物群を推定するという方法があるが、最近の環境DNA塩基配列の解析では海産のピコプランクトンと考えられるものの中に、アルベオラータ生物群に所属する一群の生物があるらしいことが明らかにされている。これらには二つの系統群が含まれそれぞれグループIとグループIIと名づけられている (López-García et al. 2001, Moon-Van der Staay et al. 2001)。これらの生物の形態はほとんどわかっていないが、寄生性の渦鞭毛藻である *Amoebophrya* (Moon-Van der Staay et al. 2001, Moreira & López-García 2002) と *Hematodinium* sp. (Saldarriaga et al. 2004) がグループIIに属するらしいことが明らかとなっている。Skovgaard et al. (2005) は *Syndinium* 属のタイプ種である *S. turbo* が *Hematodinium* と近縁で、やはりグループIIに属することを示している。また、放散虫 *Thalassicolla* の寄生性渦鞭毛藻類の可能性があるとこのことで塩基配列が公表されているものがある (Gast 2006) 実体については不明である。いずれにしる寄生性渦鞭毛藻類の系統関係に関するわれわれの理解はいまだに乏し

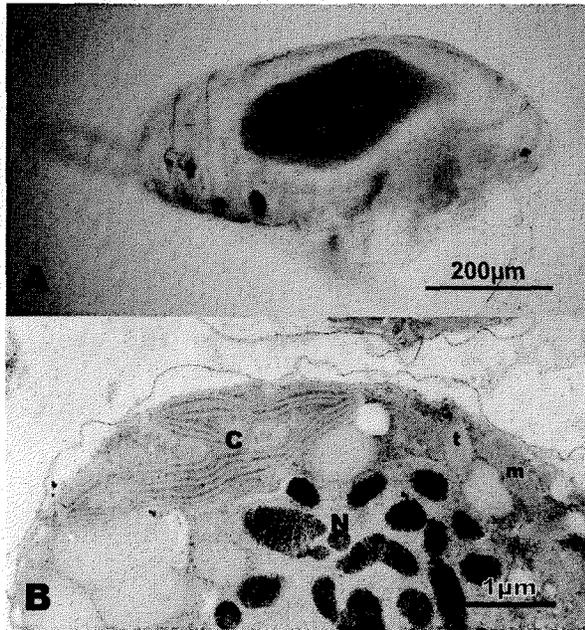
く、「寄生性」が渦鞭毛藻類のどの系統で何回獲得されたのかなどの解明は今後の課題である。また、従来、渦鞭毛藻類とされている寄生性生物についてもそれらが真に渦鞭毛藻類に属するか否かについて検討を要する場合もあろう。

#### 日本沿岸における寄生性渦鞭毛藻の分類学的研究

寄生性渦鞭毛藻類の多様性研究は主に欧米を中心に展開されてきた (例えば Chatton 1920, Cachon & Cachon 1987, Shields 1994, Coats 1999)。その結果、2000種以上が知られる渦鞭毛藻類のうち、およそ140種が寄生性の種であることが明らかになってきている (Shields 1994)。一方、我が国においては、寄生性渦鞭毛藻類の研究はほとんど行われておらず、著者らの知る限りでは Kofoid (1931) が陸奥湾から *Blastodinium spinurosum* と *Oodinium pouchetii* を報告したのが最初であり (図は示されていない)、その後、Horiguchi & Ohtsuka (2001) に至るまで寄生性渦鞭毛藻類の分類学的研究はほとんど行われていない。大塚 (本特集) にもあるように、寄生性の渦鞭毛藻類は海洋プランクトンに対するインパクトが大きく、その生態的な意義とともにまずは、どのような種がどのような宿主に寄生しているのかという多様性の実態も明らかにしていく必要がある。このような背景から著者らは主に我が国沿岸の動物プランクトンを宿主とする寄生性渦鞭毛藻類の分類学的研究を進めている。まだ研究は途中段階であるが、今までほとんどその実態が知られていなかった我が国沿岸にも多様な寄生性渦鞭毛藻類が生息していることが明らかになりつつあるので予報的に紹介することとした。

#### ブラストディニウム綱

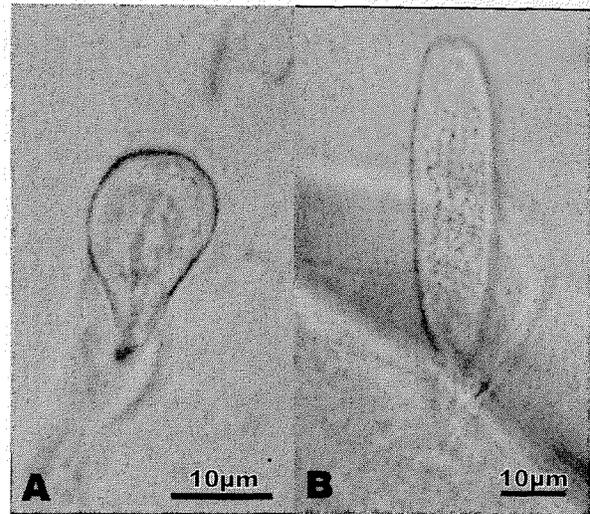
***Blastodinium* (ブラストディニウム科):** *Blastodinium* は海産のカイアシ類の消化管内に寄生する。比較的大きな紡錘形をしており、実体顕微鏡下で簡単に確認できる (Fig. 1A)。現在までに12種と1亜種が記載されている。寄生性ではあるが葉緑体を有することが報告されており (Chatton 1920, Sewell 1951)、このことは著者らの透過型電子顕微鏡による観察からも確認されている (Fig. 1B) (原田・大塚・堀口 未発表)。本属の生物が、宿主であるカイアシ類に与える影響については、最近の Skovgaard (2005) による研究がある。一般に、*Blastodinium* が感染してもすぐに宿主が死に至るというわけではないが、例えば、*B. mangini* に感染されたカイアシ類の一種 *Oncaea* sp. の生存率は健康な個体に比べて低下するという。また、*Oncaea* sp. の雌個体は、*Blas-*



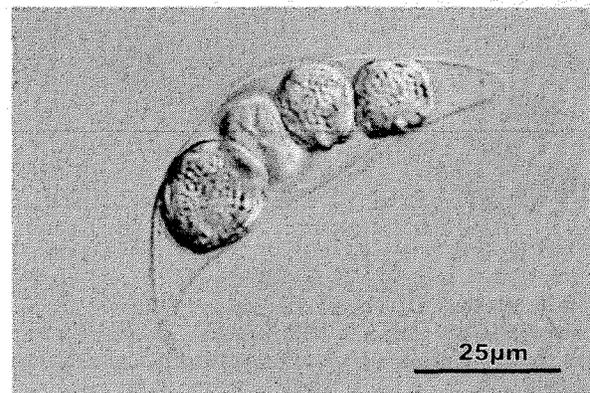
**Fig. 1.** *Blastodinium* sp. from the Seto Inland Sea, infecting a copepod, *Paracalanus parvus* s.l. A: Light micrograph. B: Transmission electron micrograph to show part of the cytoplasm of the parasite. Note that the nucleus (N) is typical of dinokaryons. The chloroplast (C), trichocyst (t) and mitochondrial (m) profiles can be seen.

*todinium* に感染されると不妊となり、卵を形成しなくなることが報告されている (Skovgaard 2005). 我が国では、Kofoid (1931) が陸奥湾から *B. spinulosum* (宿主: *Paracalanus parvus*) と仮に同定したものが報告されており、また、著者らは瀬戸内海から、*Paracalanus parvus* s.l. に寄生する本属の種の存在を確認している (Fig. 1A). 後者においては、寄生率は非常に低かった。

**Oodinium** (ウーディニウム科): 我が国沿岸では、2種の *Oodinium* が確認されている。 *Oodinium* は柄のついた風船型で、宿主細胞の体表面に柄を突き刺す形で寄生する。本体は、完全に宿主の外側に位置する。タイプ種の *Oodinium pouchetii* はオタマボヤ体表に寄生し、陸奥湾 (Kofoid 1931)、北海道日本海側、瀬戸内海など (原田・大塚・堀口 未発表) から見つかっている (Fig. 2A)。一方、瀬戸内海から最初に記載された *O. inlandicum* はマントヤムシ *Sagitta crassa* の体表に寄生する (Fig. 2B) (Horiguchi & Ohtsuka 2001)。本種は、韓国沿岸からも見つかっている (Horiguchi et al. 2004)。 *O. pouchetii*, *O. inlandicum* とともに細胞表面には有殻の渦鞭毛藻に特有の鎧板をもつことが知られている。このことは、これらの種が鎧板をもった自由生活性の渦鞭毛藻



**Fig. 2.** Two species of *Oodinium*. A: *Oodinium pouchetii* from the Seto Inland Sea, infecting an appendicularia. B: *Oodinium inlandicum* from the Seto Inland Sea, infecting a chaetognath, *Sagitta crassa*.



**Fig. 3.** *Dissodinium lunula* from the Seto Inland Sea. Secondary cyst, containing four motile cells.

から進化してきたことを示唆しており、同様の結論は、著者らの予備的な分子系統学的な研究によっても示されている (原田・大塚・堀口 未発表)。

**Dissodinium** (カッシュネラ科): *Dissodinium* は葉緑体をもつ渦鞭毛藻で、球形の一次シストおよび三日月形の二次シストを形成する (Fig. 3)。摂食を終了した遊走細胞がまず形成するのが一次シストで、一次シストの中に形成されるのが二次シストである。二次シスト中に遊走細胞 (典型的な渦鞭毛藻の形態を示す) が形成される (Fig. 3)。放出された遊走細胞は、カイアシ類の卵に寄生する (Elbrächter & Drebes 1978)。実際に宿主 (の卵) と接触しているのは、遊走細胞が卵に取り付いて卵の内容物を吸い取る間だけでそれ以後の一次シスト、二次シ

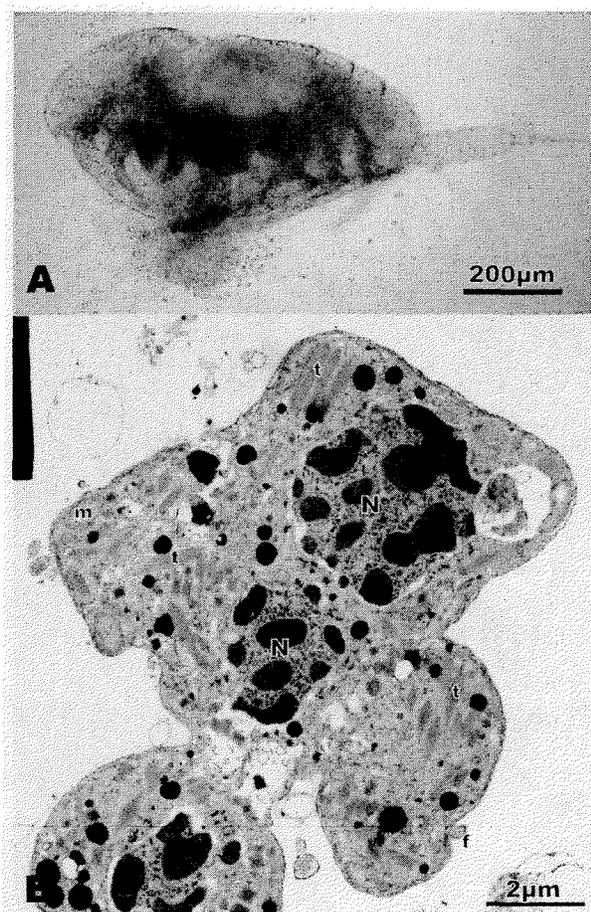


Fig. 4. *Syndinium* sp. from the Seto Inland Sea, infecting a copepod, *Paracalanus parvus* s.l. A: Light micrograph. The body of the copepod is filled with a large number of spores of *Syndinium* sp. and some of them can be seen outside the body. B: Transmission electron micrograph. Nuclei contain thick chromosomes. f: flagellum, m: mitochondrion, t: trichocyst.

ストの時期は自由生活を営んでいる。したがって、本属の種を寄生性の渦鞭毛藻類として扱うことには疑問がある。実際、著者らの研究室での分子系統学的解析によれば、自由生活性の葉緑体をもつ渦鞭毛藻のクレードに含まれることがわかっており、プラストディニウム綱、シンディニウム綱いずれにも属するものではない。

#### シンディニウム綱

***Syndinium* (シンディニウム科):** *Syndinium* はカイアシ類などの体腔中に寄生する。カイアシ体内で多細胞の変形体に発達し、最終的には宿主を殺してしまう。成熟すると数多くの胞子を形成する (Fig. 4A)。形成される胞子に多型が見られることから、かつてはこれらは別種に属するのではないかと考えられたこともあったが、最近 Skovgaard ら (2005) は三つの形態の異なる遊走細胞

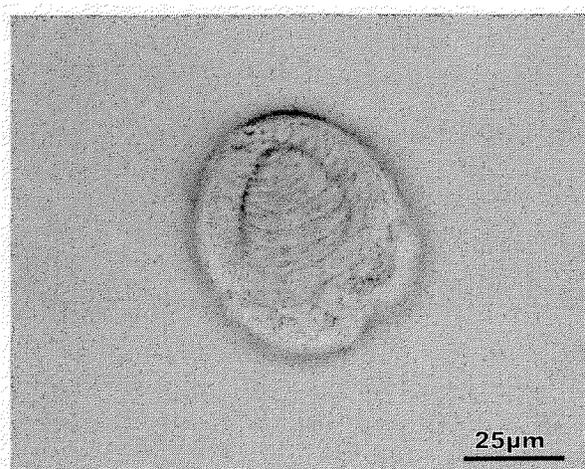


Fig. 5. *Amoebophrya* sp. from Otaru harbor, Hokkaido, infecting a heterotrophic dinoflagellate, *Protoperdinium*. The beehive-like structure is clearly visible.

胞の小サブユニットリボソーム RNA 遺伝子 (SSU rDNA) をそれぞれ配列決定し、これらが全く同一の配列を有することを明らかにした (Skovgaard et al. 2005)。著者らは瀬戸内海で、カイアシ類 *Paracalanus parvus* s.l. に寄生する本属の種を確認した (Fig. 4)。また、透過形電子顕微鏡の観察結果から、本種が甲殻類 (エビ, カニ) の寄生物である *Hematodinium* に類似した微細構造をもつことが明らかになった (Fig. 4B)。実際、Skovgaard et al. (2005) によれば、*Hematodinium* と *Syndinium* は近縁である。また、著者らの分子系統解析によれば、瀬戸内海からの寄生物は、*Syndinium* のタイプ種である *S. turbo* と高いブートストラップでクレードを組むことが明らかとなっている。ただし、*S. turbo* とは塩基の置換がかなりあるので、現時点では瀬戸内海産の種を *Syndinium* sp. と同定した (原田・大塚・堀口 未発表)。

***Amoebophrya* (アモーボフリア科):** *Amoebophrya* は海産の原生生物に寄生する渦鞭毛藻で、特に他の渦鞭毛藻類の細胞内に寄生することで興味深い。本属の生活環も特異で、宿主細胞中に侵入すると宿主の細胞質を消費しながら生長して細い開口部をもった mastigocoel と呼ばれるハチの巣状 (beehive-like) の栄養体に発達する (Fig. 5)。この時、*Amoebophrya* に寄生された渦鞭毛藻を見ると細胞内にコイル状の横縞が見えることから一般の光学顕微鏡でも寄生の有無を判断できる。また、蛍光顕微鏡下で青色光 (450~490 nm) を照射して観察すると寄生物が緑色の蛍光を発する場合もある (Park et

al. 2004). やがて vermiform と呼ばれる多鞭毛の遊泳体を形成し、その遊泳体は宿主の細胞を破壊して泳ぎ出てくる。 *Amoebophrya* が寄生する渦鞭毛藻類としては、 *Alexandrium*, *Ceratium*, *Gonyaulax*, *Prorocentrum*, *Karlodinium*, *Gymnodinium*, *Akashiwo*, *Diplopsalis*, *Oblea*, *Kryptoperidinium*, *Heterocapsa*, *Scrippsiella*, *Oxytoxum*, *Plectodinium*, *Dinophysis* など広い範囲の渦鞭毛藻類が知られており (Gunderson et al. 2002, Park et al. 2004), さらにこのほかの幅広い範囲の渦鞭毛藻類にも寄生する可能性がある。また、赤潮形成種に寄生することからいわゆる生物学的防除に使えるのではないかと考えられている (Taylor 1968)。我が国沿岸では、自由生活性の *Protoperdinium* (Fig. 5), *Dinophysis*, *Oodinium pouchetii* に本属の種が寄生しているのを北海道の日本海岸と太平洋岸から確認している。本属には、現在までに7種が知られる。自由生活性渦鞭毛藻類 *Akashiwo sanguinea*, *Gymnodinium instriatum*, *Karlodinium micrum* から分離した *Amoebophrya* の株はそれぞれ世代時間、遊走細胞の生存などに違いが見られ、また互いの宿主には感染できなかったことから宿主特異性があると考えられている (Coats & Park 2002)。一方、著者らが北海道厚岸産の *Dinophysis norvegica* から分離した *Amoebophrya* は、バルト海からの *D. norvegica* から分離した *Amoebophrya* との間で遺伝的差異が見られたことから、必ずしも宿主特異性は発達していない可能性もある (原田・大塚・堀口 未発表)。Gunderson et al. (2002) も異なる渦鞭毛藻宿主から取り出した *Amoebophrya* 間で遺伝的差異が見られるとしており、実際には現在認識されるよりも多くの「種」を含んでいる可能性があり、本属の種多様性や宿主特異性に関しては、より広い範囲での分子レベルでの研究が必要である。

***Duboscquella* (デュボスクエラ科):** *Duboscquella* は海産の有鍾織毛虫類に寄生する。有鍾織毛虫の細胞に付着し、食胞を介して栄養を吸収する。栄養体は徐々に大きくなり、やがて成熟すると細胞分裂を始め、不動性の胞子が鎖のようにつながった形態をとる (この時点では鞭毛をもたない)。この時の分裂の速度はかなり速い。やがて、鞭毛をもつ胞子を形成するが、種によってはこの遊走細胞が典型的な渦鞭毛藻タイプを示さないことから、本属が真に渦鞭毛藻か否かについては議論がある (Fensome et al. 1993)。実際、著者らの予備的な分子系統学的な研究では、本属の1種 (*Duboscquella aspida*) はアルベオラータ生物群に所属するものの、渦鞭毛藻類とは

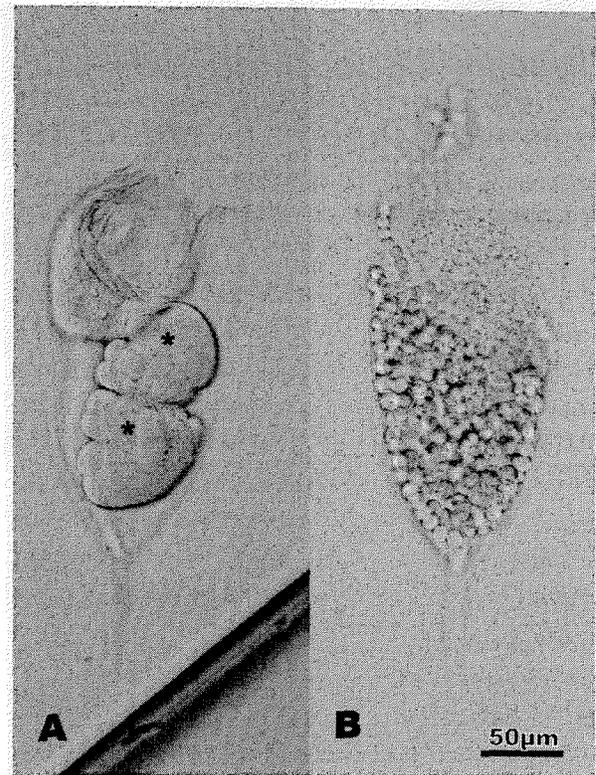


Fig. 6. *Duboscquella aspida* from Rumoi, Hokkaido, infecting a tintinnid, *Favella ehrenbergii*. A and B are portraying the same cell. A: Newly divided parasites (\*) are attaching ciliate cell within the lorica. B: Successive divisions resulted in production of large number of spores. The photograph was taken 77 minutes after taking the photograph A.

やや離れているという結果を得ている (原田・大塚・堀口 未発表)。我が国沿岸では、有鍾織毛虫 *Favella ehrenbergii* に寄生する *D. aspida* が北海道沿岸と瀬戸内海から確認されている (Fig. 6)。

#### 今後の課題

ここ数年の研究で、我が国沿岸にも寄生性の渦鞭毛藻類がかなり存在しているらしいことが明らかとなってきた。しかしながら、今までに全世界で知られている百数十種に対してはその数は決定的に少ない。今後も、生物多様性の観点からの研究を推進していく必要がある。分子系統学的研究は世界的に見ても少なく、さらに発展させていく必要がある。系統学的な観点からの研究とともに、宿主特異性などの検証にも分子データは威力を発揮するであろう。寄生性の渦鞭毛藻類の場合、培養が困難な種がほとんどであり、分子系統学的研究には単細胞PCRの手法が不可欠である。この手法の詳細については、Takano & Horiguchi (2004), Yamaguchi & Ho-

riguchi (2005)などを参照されたい。

寄生性渦鞭毛藻類の中では特に経済的に重要なものとして、食用のカニやエビに寄生する *Hematodinium* の仲間が知られている (Stentiford & Shields 2005)。 *Hematodinium* による寄生は、世界的には甲殻類の漁獲高に最も影響を与える病気の一つとして認識され、ズワイガニ *Chionoecetes opilio*, オオズワイガニ *C. bairdi*, アオガニ *Callinectes sapidus*, ノルウェイロブスター *Nephrops norvegicus*, ボタンエビ *Pandalus platyceros* などで大規模な寄生とそれによる死亡率の上昇が報告されている。 *Hematodinium* は、主に筋肉・血リンパ・肝臓などに寄生し、寄生を受けた宿主は食用にならなくなる。これらの症状は「Bitter Crab Disease」, 「Pink Crab Disease」と呼ばれている。幸い我が国からはこの生物による被害の報告はないようであるがバラスト水の問題とも関連して、また水産物の輸入の安全性の面からも警戒をしておく必要はあろう。

## 謝 辞

この研究は文部科学省科学研究費補助金 (No. 16370039: TH) および (No. 14560151: SO) を得て実施したものである。

## 引用文献

- Adl, S. M., A. G. B. Simpson, M. A. Farmer et al. 2005. The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of proteists. *J. Eukaryot. Microbiol.* 52: 399-451.
- Cachon, J. & M. Cachon 1987. Parasitic Dinoflagellates. 571-610. In Taylor F. J. R. (ed.). *The Biology of Dinoflagellates*. Blackwell, Oxford.
- Chatton, É 1920. Les Péridiniens parasites: morphologie, reproduction, éthologie. *Arch. Zool. Exp. Gén.* 59: 1-475.
- 千原光雄 編集 1999. 藻類の多様性と系統 バイオダイバーシティ・シリーズ 3, 裳華房, 東京, pp. 341.
- Coats, D. W. 1999. Parasitic life style of marine dinoflagellates. *J. Eukaryot. Microbiol.* 46: 402-409.
- Coats, D. W. & M. G. Park 2002. Parasitism of photosynthetic dinoflagellates by three strains of *Amoebophrya* (Dinophyta): parasite survival, infectivity, generation time, and host specificity. *J. Phycol.* 38: 520-528.
- Daugbjerg, N., G. Hansen, J. Larsen, & Ø. Moestrup 2000. Phylogeny of some of the major genera of dinoflagellates based on ultrastructure and partial LSU rDNA sequence data, including the erection of three new genera of unarmoured dinoflagellates. *Phycologia* 39: 302-317.
- Elbrächter, M. & G. Drebes 1978. Life cycles, phylogeny and taxonomy of *Dissodinium* and *Pyrocystis* (Dinophyta). *Helgol. wiss. Meeresunters.* 31: 347-366.
- Fensome, R. A., F. J. R. Taylor, G. Norris, W. A. S. Sarjeant, D. I. Wharton & G. L. Williams 1993. *A Classification of Living and Fossil Dinoflagellates*. Sheridan, Pennsylvania University, 355 pp.
- Gast, R. J. 2006. Molecular phylogeny of a potentially parasitic dinoflagellate isolated from the solitary radiolarian, *Thalassicolla nucleata*. *J. Eukaryot. Microbiol.* 53: 1-3.
- Gruebl, T., M. E. Frischer, M. Sheppard, M. Neumann, A. N. Maurer, & R. F. Lee 2002. Development of an 18S rRNA gene-targeted PCR-based diagnostic for the blue crab parasite *Hematodinium* sp. *Dis. Aquat. Org.* 49: 61-70.
- Guillou, L., E. Nézan, V. Cuffe, E. Erard-Le Denn, Marie-Anne Cambon-Bonavita, P. Gentien & G. Barbier 2002. Genetic diversity and molecular detection of three toxic dinoflagellate genera (*Alexandrium*, *Dinophysis*, and *Karenia*) from French coasts. *Protist* 153: 223-238.
- Gunderson, J. H., S. H. Goss & D. W. Coats 1999. The Phylogenetic Position of *Amoebophrya* sp. Infecting *Gymnodinium sanguineum*. *J. Eukaryot. Microbiol.* 49: 194-197.
- Gunderson, J. H., S. A. John, W. C. Boman, II & D. W. Coats 2002. Multiple strains of the parasitic dinoflagellate *Amoebophrya* exist in Chesapeake Bay. *J. Eukaryot. Microbiol.* 49: 469-474.
- 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. (Blastodiniiales, Dinophyta), a new ectoparasitic dinoflagellate infesting a chaetognath *Sagitta crassa*. *Plankton Biol. Ecol.* 48: 85-95.
- Ishida, K. & B. R. Green 2002. Second- and third-hand chloroplasts in dinoflagellates: Phylogeny of oxygen-evolving enhancer 1 (PsbO) protein reveals replacement of a nuclear-encoded plastid gene by that of a haptophyte tertiary endosymbiont. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99: 9294-9299.
- Janson, S., L. Gisselson, P. S. Salomon & E. Granéli 2000. Evidence for multiple species within the endoparasitic dinoflagellate *Amoebophrya ceratii* as based on 18S rRNA gene-sequence analysis. *Parasitol. Res.* 86: 929-933
- Kofoid, C. A. 1931. Report of the biological survey of Mutsu Bay. 18. Protozoan fauna of Mutsu Bay. Subclass Dinoflagellata; tribe Gymnodinioidae. *Tohoku Imp. Univ. Sci. Rep. Ser.* 4, 6: 1-43.
- Lilly, E. L., K. M. Halanych & D. M. Anderson 2005. Phylogeny, biogeography, and species boundaries within the *Alexandrium minutum* group. *Harmful Algae* 4: 1004-1020
- Litaker, R. W., P. A. Tester, A. Colorni, M. G. Levy & E. J. Noga 1999. The phylogenetic relationship of *Pfiesteria piscicida*, *Cryptoperidiniopsis* sp. *Amyloodinium ocellatum* and a *Pfiesteria*-like dinoflagellate to other dinoflagellates and Apicomplexans. *J. Phycol.* 35: 1379-1389.
- López-García, P., F. Rodríguez-Valera, C. Pedrós-Alió & D. Moreira 2001. Un expected diversity of small eukaryotes in deep-sea Antarctic plankton. *Nature* 409: 603-607.
- Moon-Van der Staay, S. Y., R. DeWachier & D. Vaultot 2001. Oceanic 18S rDNA sequences picoplankton reveal unsuspected eukaryotic diversity. *Nature* 409: 607-610.
- Moreira, D. & P. López-García 2002. The molecular ecology of microbial eukaryotes unveils a hidden world. *Trends Microbiol.* 10: 31-38.
- Park, M. G., W. Yhi & D. W. Coats 2004. Parasitism and phytoplankton, with special emphasis on dinoflagellate

- infection. *J. Eukaryot. Microbiol.* **51**: 145-155.
- Saldarriaga, J. F., F. J. R. Taylor, P. J. Keeling & T. Cavalier-Smith 2001. Dinoflagellate nuclear SSU rRNA phylogeny suggests multiple plastid losses and replacements. *J. Mol. Evol.* **53**: 204-213.
- Saldarriaga, J. F., F. J. R. M. Taylor & T. Cavalier-Smith 2004. Molecular data and the evolutionary history of dinoflagellates. *Eur. J. Protistol.* **40**: 85-111.
- Saunders, G. W., D. R. A. Hill, J. P. Sexton & R. A. Andersen 1997. Small-subunit ribosomal RNA sequences from selected dinoflagellates: testing classical evolutionary hypotheses with molecular systematic methods. *Pl. Syst. Evol.* **11** (Suppl): 237-259.
- Sewell, R. B. S. 1951. The epibionts and parasites of the planktonic copepoda of the Arabian Sea. Johan Murray Expedition. *Sci. Rep. Br. Mus. Nat. Hist.* **9**: 255-394.
- Shields, J. D. 1994. The parasitic dinoflagellates of marine crustaceans. *Ann. Rev. Fish Dis.* **4**: 241-271.
- Skovgaard, A. 2005. Infection with the dinoflagellate parasite *Blastodinium* spp. in two Mediterranean copepods. *Aquat. Microb. Ecol.* **38**: 93-101.
- Skovgaard, A., R. Massana, V. Balagué, & E. Saiz 2005. Phylogenetic position of the copepod-infesting parasite *Syndinium turbo* (Dinoflagellata, Syndinea). *Protist* **156**: 413-423.
- Stentiford, G. D. & J. D. Shields 2005. A review of the parasitic dinoflagellates *Hematodinium*-like infection in marine crustaceans. *Dis. Aquat. Org.* **66**: 47-70.
- Takano, Y. & T. Horiguchi 2004. Surface ultrastructure and molecular phylogenetics of four unarmored heterotrophic dinoflagellates, including the type species of the genus *Gymnodinium*. *Phycol. Res.* **52**: 107-116.
- Taylor, F. J. R. 1968. Parasitism of the toxin-producing dinoflagellate *Gonyaulax catenella* by the endoparasitic dinoflagellate *Amoebophrya ceratii*. *J. Fis. Res. Bd. Canada* **25**: 2241-2245.
- Taylor, F. J. R. (ed.). 1987. *The Biology of Dinoflagellates*. Blackwell Sci. Publ., Oxford, 785 pp.
- Yamaguchi, A. & T. Horiguchi 2005. Molecular phylogenetic study of the heterotrophic dinoflagellate genus *Protoproteridinium* (Dinophyceae) inferred from small subunit rRNA gene sequences. *Phycol. Res.* **53**: 30-42.
- Zhang, Z., B. R. Green & T. Cavalier-Smith 1999. Single gene circles in dinoflagellate chloroplast genomes. *Nature* **400**: 155-159.

2005年12月2日受付, 2006年1月13日受理