HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	動物プランクトンに共生する繊毛虫類の生活史と生態的機能
Author(s)	大塚, 攻; 山口, 篤; 花村, 幸生
Citation	日本プランクトン学会報, 58(1), 87-93
Issue Date	2011-02-26
Doc URL	http://hdl.handle.net/2115/57091
Rights	© [2011] 日本プランクトン学会
Type	article
File Information	53)yama-pura-58-87(ocr).pdf

Instructions for use

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

動物プランクトンに共生する繊毛虫類の生活史と生態的機能

大塚　攻[1)]*・山口　篤[2)]・花村幸生[3)]

[1)] 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
[2)] 北海道大学大学院水産科学研究院，〒041-8611 函館市港町 3-1-1
[3)] 水産総合研究センター中央水産研究所，〒236-8648 横浜市金沢区福浦 2-12-4

Life cycle and ecological roles of ciliates associated with marine zooplankters

SUSUMU OHTSUKA[1)], ATSUSHI YAMAGUCHI[2)], AND YUKIO HANAMURA[3)]

[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)] *Graduate School of Fisheries Sciences, Hokkaido University, 3-1-1 Minato-cho, Hakodate, Hokkaido 041-8611, Japan*
[3)] *National Research Institute of Fisheries Science, 2-12-4 Fukuura, Kanazawa-ku, Yokohama, Kanagawa 236-8648, Japan*
* *Corresponding author. E-mail: ohtsuka@hiroshima-u.ac.jp*

Abstract Recently more attention has been paid to symbioses in the marine ecosystem, because some symbionts greatly influence the population dynamics of their hosts. The present paper briefly reviews ciliates associated with two important zooplankters, viz., copepods and mysids. The histophagous apostome ciliate *Vampyrophrya pelagica* is broadly distributed in the shallow waters of the world oceans and parasitizes a wide variety of planktonic copepods, except for some oithonids and *Microsetella*. Hatching of phoronts is mainly triggered by predation by invertebrate carnivores on copepods with phoronts on the body surface and then the hatching trophonts consume copepod tissues in the guts of the predators earlier than do the predators, suggesting that prey copepods provide no nutritious value for the predators. The life cycle of *V. pelagica* is strongly affected by water temperature with a high prevalence of phoronts on copepods during warm seasons, since production of infective tomites is accelerated by high temperature. Four genera of suctorian ciliates are found on the body surface of 10 oceanic copepod species belonging to 6 genera from the 0–2,000 m water column in the northern North Pacific. Since these suctorians feed on phytoplankters, the host copepods can be enriched for copepod-predators. Peritrich ciliates such as the Epistylididae and Vorticellidae are attached to the bodies and appendages of shallow-water mysids. Infestation is highly host-specific to intertidal species of the subfamily Gastrosaccinae and geographically restricted to northern Japan.

Key words: apostome, ciliate, host, copepod, mysid, peritrich, suctorian

はじめに

動物プランクトン個体群の減耗要因として従来，捕食が重視されてきたが，近年では，渦鞭毛虫類，繊毛虫，ニコテ科カイアシ類，等脚類アミヤドリムシ類による寄生あるいは捕食寄生がその原因の一端としてクローズアップされている（Daly & Damkaer 1986, Coats & Heisler 1989, Kimmerer & McKinnon 1990, Gómez-Gutiérrez et al. 2003, 2006, Ohtsuka et al. 2004, 2005a, 2007, 大塚ほか 2006）．しかしながら，わが国においてこのような寄生生物の生態系における重要性が見過ごされてきた．その原因として，プランクトンの寄生生物に興味をもつ研究者が少なかったこと，生産生態学の観点から栄養段階を単純化する必要性があったため寄生生物の存在を無視せざるをえなかったこと，などが挙げられる．しかし，動物プランクトンには通常，なんらかの内外部寄生生物が存在し（Théodoridès 1989, 大塚ほか 2000, 2006, Ohtsuka et al. 2009），寄生率，寄生個体数が高い場合は宿主の個体群動態に影響があることが推定されている．たとえば，カイアシ類に内部寄生する *Syndinium* という渦鞭毛虫類はカイアシ類の減耗に大きく関与し，その見積りは　最大 40% d^{-1} にも及ぶとされる (Kimmerer & McKinnon 1990)．有鐘繊毛虫類は渦鞭毛虫類 *Duboscquella* によって捕食圧に匹敵する減耗を受ける (Coats & Heisler1989)．また，オキアミ類に内部寄生する捕食寄生性隔口類 *Collinia* は北東太平洋沿岸域でオキアミ類 *Euphausia pacifica, Thysanoessa gregaria, T. spinifera* の大量死を引き起こしている (Gómez-Gutiérrez et al. 2003, 2006).

本稿では，動物プランクトンとして重要なカイアシ類，アミ

類に共生する繊毛虫の生活史，生態，生態的機能について概説する．なお，「共生」に関する厳密な定義は困難である場合があるが (Bush et al. 2001)，ここでは相利共生，片利共生，寄生，捕食寄生，便乗なども含む広義の意味で「共生」という言葉を使用し，宿主と共生生物との種間関係が明確でない場合も「共生」という言葉を使用する．通常，宿主が共生生物より体サイズが大きく，宿主と共生生物間に食関係が成立していて宿主になんらかの悪影響がある場合を「寄生」，宿主を確実に死に至らしめる場合を「捕食寄生」と呼ぶこととする．

カイアシ類に寄生する隔口類

隔口類 (Apostomia) は主に甲殻類を宿主とし，全種が共生性という特異的な繊毛虫のグループである．宿主への影響はさまざまで，十脚類の脱皮殻に残存する体液を摂取して宿主本体にはなんら影響を及ぼさない種からオキアミ類の捕食寄生性種まで含まれる (Chatton & Lwoff 1935, Gómez-Gutiérrez et al. 2006)．また，その生活史は複雑であるが，基本的には形態と生理機能が異なる4種類の細胞，つまり，休止期 (phoront)，摂食期 (trophont)，分裂期 (tomont)，感染期 (tomite) からなる．カイアシ類を宿主とするものは *Vampyrophrya pelagica* をはじめ，いくつかの種が報告されている (Chatton & Lwoff 1935, Grimes & Bradbury 1992, Ohtsuka et al. 2004)．隔口類の休止期と考えられるシストが浅海～深海に生息するさまざまなカイアシ類にみられるが (Sewell 1951, Ohtsuka et al. 2003, 2004, 2005b, Ohtsuka & Boxshall 2004)，摂食期の細胞が観察されていないものが多いので実態は不明である．

Vampyrophrya pelagica は世界の沿岸域に広く分布し (Chatton & Lwoff 1935, Grimes & Bradbury 1992, Ohtsuka et al. 2004)，明瞭な宿主特異性を示す (Ohtsuka et al. 2004)．以下の記述は主として Ohtsuka et al. (2004) の研究に基づく．休止期（シスト）(Fig. 1A) の付着率はカラヌス目では全般に高く (Fig. 2)，キクロプス目 *Oithona* 属のある種，ハルパクチクス目 *Microsetella* 属などには寄生がみられない (Grimes & Bradbury 1992, Ohtsuka et al. 2004)．感染期はカイアシ類の体表を探索するような行動がみられるが，体表上あるいは体から水中に放出されるなんらかの物質を認識して，このような宿主特異性が示されると考えられる．休止期のハッチ，つまり摂食期 (Fig. 1B) の出現は通常，2つの刺激によって起こるとされる．1つは休止期を付着させたカイアシ類がヤムシ類 (Fig. 1D)，クラゲ類，クシクラゲ類などの捕食性無脊椎動物プランクトンに摂食されることであり，もう1つは物理的にカイアシ類が傷を受けることである．いずれの場合も，カイアシ類の体液が体外に漏れ出ることが必須条件である．実験室ではペプトン溶液でハッチを誘発できるが (Grimes & Bradbury 1992)，含有されるなんらかの化学物質がハッチのトリガーとなっている

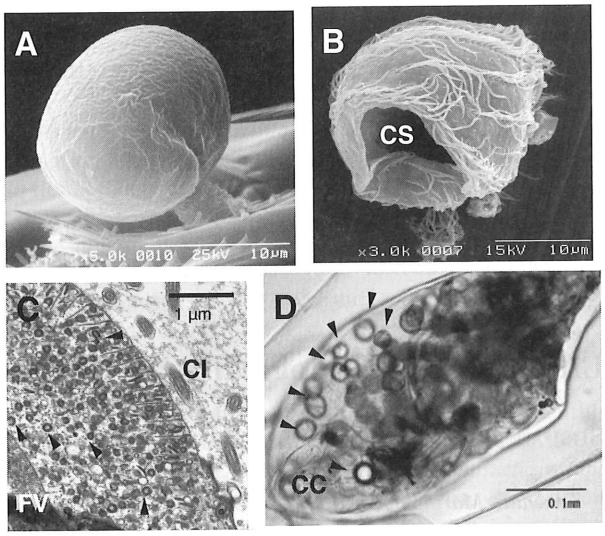

Fig. 1. Apostome ciliate *Vampyrophrya pelagica*. A. Stalked phoront on leg of host copepod; B. Trophont with cytostome (CS) opening; C. Ultrastructure of cytoplasm of trophont. Note electron-dense membrane (arrowed) which is considered as precursor of food vacuole membrane. FV: food vacuole; CI: cilia; D. trophonts (arrowed) in gut of *Sagitta crassa*. Note copepod carcasses (CC).

と考えられる．前者の場合，捕食者の消化酵素にも耐え，捕食者よりも早くカイアシ類の組織を食してしまう．このことはこの捕食者に深刻な影響を及ぼす．つまり，カイアシ類が捕食者の栄養にならないばかりか，捕獲のために使ったエネルギーさえも浪費したことになってしまうからである．一方，アユの仔魚に休止期が付着したカイアシ類を実験的に捕食させた場合には，ハッチが誘発できなかった．休止期が魚類の消化酵素には耐えることができないのかもしれない．カイアシ類を実験室内において柄付き針でつぶすと休止期が容易にハッチして摂食期に変態し，第二のトリガーを再現できる．今後，休止期のハッチを誘引する物質を同定することが課題として残されている．

休止期からハッチした摂食期は細胞の直径の1/3ほどの大きな細胞口をもち (Fig. 1B)，カイアシ類の組織を急速に食べ始める．本種の摂食期は繊毛列が10本存在するが，細胞口は特定の位置に生じる．休止期および初期の摂食期の細胞内部には約0.04 μm の厚い膜状構造が多数存在するが (Fig. 1C)，やがて摂食が終了する直前ではこれらの膜はすべて消失する．この膜状構造は時間経過とともに小胞状に変形し，最終的には食胞膜に組み込まれると考えられる．つまり，この膜状構造は食胞膜の前駆体であると考えられる．摂食期の細胞の直径は約3倍（約60 μm)，体積ではその3乗倍にまで短時間で膨張する．水温が25℃であれば，摂食期の滞留時間は約2時間である（大塚ほか未発表)．このような急速な細胞の膨張のために休止期の段階ですでに食胞膜の前駆体を前もって備えていると考えられる．

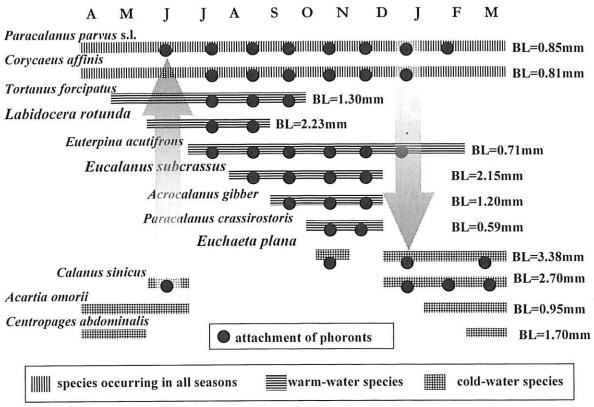

Fig. 2. Attachment of phoronts of apostome ciliate *Vampyrophrya pelagica* on planktonic copepods in Seto Inland Sea, western Japan. Host copepods are ecologically classified into 3 groups, species occurring in all seasons, warm-water species, and cold-water species. BL: body length.

摂食期は摂食し終えると殻だけになったカイアシ類の内部に静止して，休止期とは別なシストを形成する（分裂期）．シスト内部で細胞分裂が起こり，12〜20の感染期を産出する．シストの一定の場所に小孔ができて感染期がここから水中に泳ぎ出て，次の宿主を探索する．感染期から休止期へ至る細胞内外の変化については今後の課題である．

休止期の付着は瀬戸内海においては明瞭な季節性を示し，大型冷水性種における冷水期での出現を除き，ほぼ暖水期に限られている (Fig. 2)．この現象は生活史の回転速度と水温の関連から説明が可能である．10℃では分裂期の時間（約330時間）が著しく遅延し，25℃のとき（約18時間）の約18倍感染期の産出が遅延する．このことが休止期の寄生率の季節変化をもたらす主要な要因と推定される．一方，冷水期においても寿命の長い大型種（*Calanus sinicus*, *Euchaeta plana* など体長が3 mm前後ある種）には休止期の付着がみられるが，感染期が活発に生産される時期に寄生が起こって，これらのカイアシ類が長寿なため，そのまま冷水期にも休止期が付着していると解釈されている (Fig. 2)．これが翌年の暖水期における各種カイアシ類への高寄生率の“タネ”となっていると考えられる．

世界各地の浅海〜深海にカイアシ類を宿主とする隔口類が存在すること，暖水期には高寄生率であること（瀬戸内海における最優占種 *Paracalanus parvus* s. l. では寄生率100%），カイアシ類を餌とする浮遊性，底生性の捕食性無脊椎動物が多いことなどから浮遊界のみならず底生界においてもエネルギーの流れについて再考を促す重要な存在といえる．また，オキアミ類などの捕食寄生性隔口類の存在も今後，生態系における物質循環の観点からも注目していかねばならない．

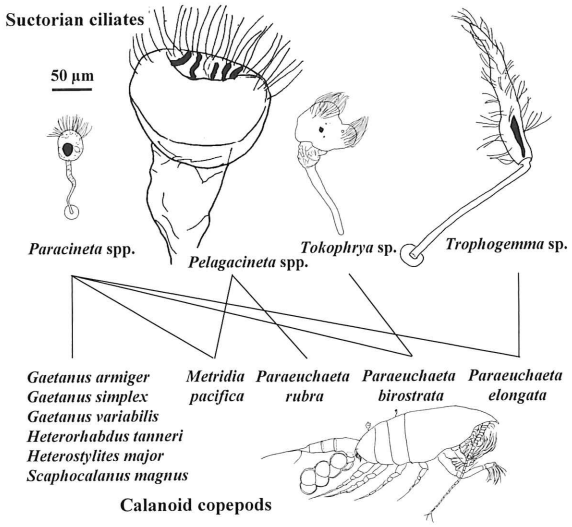

Fig. 3. Schematic illustration showing species-specific host prevalence between suctorian ciliates (upper) and calanoid copepods (lower) in the northern North Pacific Ocean. For suctorian ciliates, all four genera were illustrated (scale bar=50 μm), while only the adult female of *Paraeuchaeta birostrata* was shown for calanoid copepods as an example. Black spots in the ciliate cells indicate the positions of the macronucleus.

カイアシ類に外部寄生する吸管虫類

世界各地の主に外洋域で，カイアシ類に共生する吸管虫類 (Suctoria) が確認されている（Sewell 1951, 山口 2006）．カイアシ類の体表に付着する吸管虫類に関する知見は北大西洋，地中海およびアラビア海におけるものであり，北太平洋における吸管虫類に関する知見は乏しい．本研究では北太平洋亜寒帯域とその縁辺海（日本海およびオホーツク海）において水深2,000 mに及ぶ試料を採集し，カイアシ類の体表に付着する吸管虫類について観察を行った結果を紹介する．

吸管虫亜綱には，現在までに未同定を含む2目10科に属する21属39種が知られており，カラヌス目カイアシ類からは2目4科に属する7属13種が報告されている (Fernandez-Leborans & Tato-Porto 2000b)．北太平洋亜寒帯域とその縁辺海においてカラヌス目カイアシ類6属10種のコペポディドV期 (C5) と雌成体において吸管虫類の付着が確認された (Fig. 3)．付着している吸管虫類には4属が確認された．*Tokophrya* 属や *Trophogemma* 属の海産カラヌス目カイアシ類への付着は本研究ではじめて観察された．また，*Tokophrya* 属は *Paraeuchaeta birostrata* から，*Trophogemma* 属は *P. elongata* からしか見つからず，宿主特異性があると考えられる (Fig. 3)．

北太平洋亜寒帯域に出現するカラヌス目カイアシ類98種 (Yamaguchi et al. 2002) のうち吸管虫類の付着が確認されたのは，粒子食性カイアシ類は57種中3種 (5.3 %)，デトライタ

ス食性カイアシ類は17種中1種(5.9%)であるのに対し，肉食性カイアシ類では24種中5種(20.8%)と他の食性のカイアシ類に比べて多かった．また，付着吸管虫類の属数も粒子食性種では2属，デトライタス食性種では1属であったのに対して，肉食性種では3属と多かった(Fig. 3)．吸管虫類の付着はいずれも後体部を中心とした部位で高い付着率を示した（山口 2006）．一方，口器付属肢や遊泳肢への付着率はカイアシ類の種によって違いがあった．宿主カイアシ類の遊泳および摂餌時に使用頻度が高く，摩耗による剥離の可能性が高い部位への付着率は低くなっていると考えられる．

吸管虫類の宿主特異性を示す例として，北太平洋亜寒帯域のカラヌス目カイアシ類群集において個体数の多い *Pseudocalanus* 属，バイオマスに優占する *Neocalanus* 属や *Eucalanus* 属には吸管虫類の付着はみられなかった．食性としては肉食性カイアシ類に多く付着がみられ，発育段階としては雌成体に付着が多かった(Yamaguchi & Ikeda 2001)．雌成体や肉食性カイアシ類に吸管虫類の付着率が高い理由として，吸管虫類がその宿主として体サイズが大きく，脱皮間隔が長く，捕食される危険性が少ない種を選んでいることが考えられる．また，最終発育段階である雌成体への付着率が高く，C5期にも少数の付着はみられるものの，C1～C4期への付着がみられなかった．このことは，吸管虫類はカイアシ類の若い発育段階には付着しない（あるいはできない）ことを示している．吸管虫付着のみられるのが成体やC5といった滞留時間の長い発育段階のみであることは，吸管虫類の付着が宿主カイアシ類の脱皮の際に脱落してしまうことの反映かもしれない．

北太平洋亜寒帯域においてカラヌス目カイアシ類に体表付着している吸管虫類の平均出現細胞数は 1.7×10^5 cells m^{-2} であり，繊毛虫類のサイズから炭素含有量を推定し求めたバイオマスは816 μg C m^{-2} であった．この値は浮遊生活を送る繊毛虫類に比べて，細胞数は0.1～0.3%，バイオマスは0.3～0.4%にしかすぎなかった．吸管虫類は海洋における物質循環上は大きな役割は果たしていないと考えられるが，海域や季節によっては吸管虫類が高い付着率を示すため（山口 2006），宿主カイアシ類の生態に与える影響も大きいと考えられる．

たとえば，吸管虫類は微小藻類を捕食しているため，粒子食者が宿主である場合には餌の競合が生じるであろう．一方，吸管虫類が付着しているカイアシ類はその捕食者にとって栄養的に優れているという見方もできる．付着を受けたカイアシ類について蛍光光度計などで含有蛍光色素量を測定した場合には，大きな誤差（寄生を受けていない個体に比較して2.0～5.4倍高い）を生じるので注意しなければならない(Fig. 4)．Fig. 4は同じ定点における同じ種の同じ発育段階（*Metridia pacifica* 雌成体）における含有蛍光色素量を「吸管虫付着なし個体」と「吸管虫付着個体」で比較したもので，ホルマリン固定試料について体サイズの違いを「吸管虫付着なし個体」と「吸管虫付着個体」で検定したが有意な差はなく(*U*-test, $p=0.67$)，この含有蛍光色素量の差は吸管虫類に起因することが示唆された．蛍光顕微鏡観察によって，吸管虫類の細胞内には捕食した微小藻類由来の色素が含まれていることが確認され，吸管虫付着個体の高い色素量は吸管虫細胞に由来すると考えられる．本共生関係は便乗あるいは片利共生と考えられるが，餌の競合が生じる場合に加えて，付着細胞が多い場合には遊泳行動に負荷がかかったり，付着が雌成体の背面に多いことから生殖行動の妨げになるであろう．

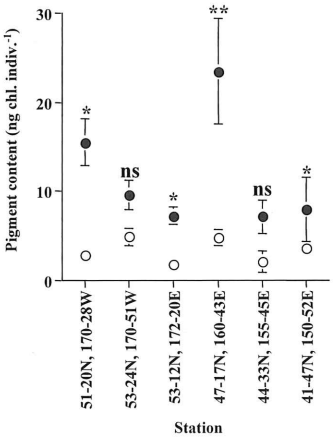

Fig. 4. Pigment content of *Metridia pacifica* adult females collected from 0–50 m at six stations in the northern North Pacific during the nights of 18 July to 25 Aug. 2007. Measurements were made separately between without ciliates (open circles) and with suctorian ciliates (solid circles). Significant differences within the stations were tested by *U*-test. * $p<0.05$, ** $p<0.01$, ns: not significant.

吸管虫類の生活史は一部の種で解明されているが，さまざまな環境ストレスに対応したステージをもつ(e.g. Fernandez-Leborans et al. 1996)．吸管虫類の無性生殖の様式は3つに分けられ，出芽や分裂が親細胞の表面で起こる外生，出芽が親細胞の細胞質陥入部（pouch, ポーチ）で起こる内生，出芽と娘細胞の細胞分裂がポーチ内で起こる外転が知られている．吸管虫亜綱内の分類は，この出芽と分裂の様式によっており，それぞれハリヤマスイクダムシ目（Exogenida 外生芽類），ボンボリスイクダムシ目（Endogenida 内生芽類），ハナエダスイクダムシ目（Evaginogenida 外転芽類）と呼ばれている．カラヌス目カイアシ類の体表付着種としては外生芽類と内生芽類が知られているが，外転芽類の報告はない．

アミ類に外部寄生する周毛類

甲殻類の体表に共生する繊毛虫類の分類学的研究は古くから行われてきた．しかし，アミ類に共生する繊毛虫類の研究は他

の甲殻類分類群と比較して少なく，また，対象域も冷水域に偏る傾向があった（e.g. Evans et al. 1981, Fernandez-Leborans & Tato-Porto 2000a, b, Fernandez-Leborans 2001, 2009）．近年の研究から，こうした共生関係は熱帯域に生息するアミ類でも普通にみられる現象であることが明らかになりつつあり（Fernandez-Leobrans et al. 2009, Hanamura et al. 2010, Hanamura unpubl.），現在では淡水域から海域，沿岸表層から深海に及ぶ水圏の至るところで成立している種間関係と認識されつつある．研究の立ち後れからこれまでに報告されたアミ類の外部共生性繊毛虫類はたかだか10種程度にすぎないが，それらの分類群は漏斗類（Chonotrichia），周毛類（Peritrichia），吸管虫類，隔口類など多岐にわたっている．

北太平洋の固有群である浅海性のフクロアミ類 *Archaeomysis* 属には周毛類の Epistylididae, Vorticellidae などに属する固着性繊毛虫類がほぼ腹部付属肢に限定して付着し，その付着率は北方に向かって高くなる顕著な地理的勾配が認められる（Hanamura & Nagasaki 1996, 大塚ほか 2006）．北海道では繊毛虫類の付着が周年にわたって観察され，宿主個体群の実に90%以上（平均）が付着を受けている（Fig. 5B）．これら周毛類の付着は本邦の北方域に生息する潮間帯の潜砂性アミ類では普通にみられる現象であるが，潜砂性であっても潮下帯に分布するアミ種との間では共生関係が成立していない．さらに，潮間帯で繊毛虫が着生したアミ類と同所的に生息する等脚類ヒメスナホリムシ（*Excirolana chiltoni*）にも共生が確認されていない．興味深いことに，ヒメスナホリムシにはアミ類とは全く別種の繊毛虫（吸管虫類）が外部寄生している（Fernandez-Leborans et al. 2002, 2003）．この事実は，共生性繊毛虫と甲殻類の種間関係が両種の微妙な生理・生態的特性のバランスの上に成り立っていることを示唆する．

前述したように，近年，マレーシアのマングローブ汽水域に生息する表在性軟甲類であるクルマエビ類（*Fenneropenaeus merguiensis*）幼生，アキアミ類（*Acetes* spp.）やアミ類 *Mesopodopsis tenuipes* に着生する複数の繊毛虫（*Acineta tuberosa*, *Lagenophrys eupagurus*, *Conidophrys pitelkae*, *Zoothamnium duplicatum*）が報告された（Fernandez-Leborans et al. 2009）．これら繊毛虫のうち，*Acineta* や *Zoothamnium* は多くの甲殻類を宿主として利用する一方，*Lagenophyrys* や *Conidophrys* がアミ類から見つかることは極めて希である．*Zoothamnium duplicatum* の宿主 *M. tenuipes* への付着は部位特異性が高く，ほとんどの観察例が第6腹節後端か尾肢基部の肛門に近い場所である（Fig. 5A）（Hanamura et al. 2010）．この着生率には明瞭な季節性は見いだせない（Fig. 5B）．ただし，マングローブ水域の塩分濃度が下がると繊毛虫の付着率が増える傾向が認められた（Hanamura et al. 2010）．また，*M. tenuipes* の近縁種としてマングローブ河川の外側にあたる沿岸海域に側所的分布を示す *Mesopodopsis orientalis* に *Zoothamnium* が着生した事例はこれまでのところ発見されていない（Hanamura unpubl.）．このような繊毛虫の宿主・環境特異性を利用して，今後，水質や個体群判別のためのマーカーとして利・活用することも可能であろう．

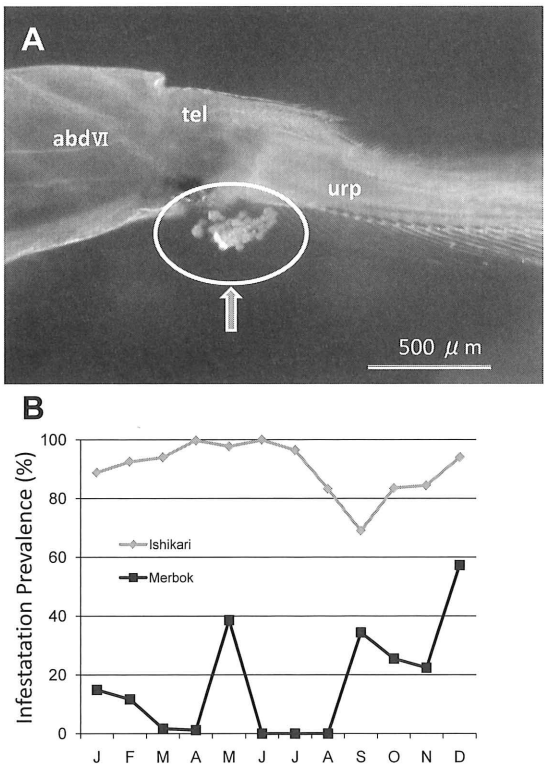

Fig. 5. A. Peritrich ciliate *Zoothamnium duplicatum* (encircled) infesting estuarine mysid *Mesopodopsis tenuipes*: abdVI, sixth abdominal somite; tel, telson; urp, uropod. (after Hanamura et al. 2010); B. Temporal variations in prevalence of peritirich ciliates on mysid crustaceans. Ishikari: peritirch-*Archaeomysis* association in Ishikari Bay, northern Japan, 1989–1991 (see Hanamura 2000); Merbok: *Zoothamnium-Mesopodopsis* association in Merbok mangrove estuary, Malaysia, 2005–2006 (after Hanamura et al. 2010).

限られた研究事例ではあるが，冷水域に比べ熱帯水域のアミ類では一般に繊毛虫の着生率が低く（Fig. 5B），さらに宿主あたりの着生量（個体数）も少ない傾向がみられる（e.g. Evans et al. 1980, Fernandez-Leborans 2003）．熱帯域では水温が高いことからアミ類宿主の脱皮頻度が高く，結果として繊毛虫の固着を妨げる要因の1つとなっていることが推察される（Hanamura et al. 2010）．ただし，寄生繊毛虫と甲殻類宿主との寄生が成立する要因について個別の環境因子との関係だけで説明しきれない事例も多く，また，宿主密度が寄生率に及ぼす影響についても相反するケースが多数知られるなど（e.g. Threlkeld et al. 1993, Utz & Coats 2005），寄生虫–宿主の個体群動態は予想以上に複雑な様相を呈している．

外部共生する繊毛虫類の生活史には不明な点が多い．周毛類は基本的に宿主の体表に固着して生活する摂食細胞(trophont)と宿主を離脱して遊泳し，分散機能を担う細胞(telotroch)とが存在する．種によっては上記のほかに自由生活をする栄養細胞(free swimming zooid)や休眠細胞(cyst)の存在が示唆され，環境の変化に対応し臨機応変にそれぞれの細胞型に移行しうるらしい(Gilbert & Schröder 2003)．また，大西洋の波打ち際に生息するアミ類 *Schistomysis parkeri* に着生する吸管虫 *Ophryodendron mysidacei* では繊毛をもった有柄細胞(tentacular form)，繊毛のない有柄蠕虫細胞(vermiform)，耐久期細胞(resistant form)など，生活環の中のさまざまな細胞型がアミ類宿主の体表で確認されている(Fernandez-Leborans et al. 1996).

アミ類宿主がこのような繊毛虫類の付着によってどのような影響を受けているのかはっきりしない．多数の繊毛虫類の付着が宿主にとってストレス因子となる，遊泳能力の低下を招く，捕食者の目をひきやすい，あるいは視覚を妨げるといった悪影響を及ぼすこともあろう．また，餌料をめぐって宿主との競合も示唆されているが，多くの繊毛虫類はアミ類宿主にとって大きな影響を及ぼしていないものと推察される．いずれにしても，この共生関係が成立する要因，過程，ならびにその影響などの詳細な評価は今後の研究に委ねられている．

今後の課題

カイアシ類，オキアミ類，その他の浮遊性甲殻類を宿主とする隔口類については浅海～深海において種多様性，生態的機能を精査する必要がある．特に捕食寄生性種の宿主個体群に与える影響を評価する必要がある．カイアシ類に共生する吸管虫類，アミ類に共生する周毛類は宿主特異性および海域特異性が高く，このメカニズムが解明されれば宿主の生態の理解や水塊指標性に応用できよう．

謝　辞

本研究の一部は日本学術振興会科学研究費補助金(Nos 20380110,20570101,22405030)によって行われた．隔口類の電子顕微鏡写真撮影では洲崎敏伸博士，洞　真理子さんにお世話になったので記してお礼を述べたい．

引用文献

Bush, A. O., J. C. Fernández, G. W. Esch & J. R. Seed (eds.) 2001. Parasitism. The diversity and ecology of animal parasites. Cambridge University Press, Cambridge, 566 pp.

Chatton, É. & A. Lwoff 1935. Les ciliés apostomes: morphologie, cytologie, éthologie, évolution, systématique. *Arch. Zool. Exp Gén.* **77**: 1–453.

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.

Daly, K. L. & D. M. Damkaer 1986. Population dynamics and distribution of *Neomysis mercedis* and *Alienacanthomysis marcopsis* (Crustacea: Mysidacea) in relation to the parasitic copepod *Hansenulus trebax* in the Columbia River estuary. *J. Crustacean Biol.* **6**: 840–857.

Evans, M. S., D. W. Sell & A. M. Beeton 1981. *Tokophrya quadripartita* and *Tokophrya* sp. (Suctoria) associations with crustacean zooplankton in the Great Lakes region. *Trans. American Microsc. Soc.* **100**: 384–391.

Fernandez-Leborans, G. 2001. A review of the species of protozoan epibionts on crustaceans. III. Chonotrich ciliates. *Crustaceana* **74**: 581–607.

Fernandez-Leborans, G. 2003. Comparative distribution of protozoan epibionts on *Mysis relicta* Lovén, 1869 (Mysidacea) from three lakes in northern Europe. *Crustaceana* **76**: 1037–1054.

Fernandez-Leborans, G. 2009. A review of recently described epibioses of ciliate Protozoa on Crustacea. *Crustaceana* **82**: 167–189.

Fernandez-Leborans, G., Y. Hanamura, R. Siow & P.-E. Chee 2009. Intersite epibiosis characterization on dominant mangrove crustacean species from Malaysia. *Contrib. Zool.* **78**: 9–23.

Fernadez-Leborans, G., Y. Hanamura & K. Nagasaki 2002. A new suctorian, *Flectacineta isopodesnsis* (Protozoa, Ciliofola) epibiont on marine isopods from Hokkaido (northern Japan). *Acta Protozool.* **41**: 79–84.

Fernadez-Leborans, G., Y. Hanamura & K. Nagasaki 2003. Presence of two new suctorian species (Protozoa, Ciliofola) epibiont on the marine isopod *Excirolana chiltoni* (Richardson, 1905) from Hokkaido, northern Japan. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **83**: 447–452.

Fernandez-Leborans, G. & M. L. Tato-Porto 2000a. A review of the species of protozoan epibionts on crustaceans. I. Peritrich ciliates. *Crustaceana* **73**: 643–683.

Fernandez-Leborans, G. & M. L. Tato-Porto 2000b. A review of the species of protozoan epibionts on crustaceans. II. Suctorian ciliates. *Crustaceana* **73**: 1205–1237.

Fernandez-Leborans, G., M. L. Tato-Porto & J. C. Sorbe 1996. The morphology and life cycle of *Ophryodendron mysidacii* sp. nov., a marine suctorian epibiont on a mysid crustacean. *J. Zool. Lond.* **238**: 97–112.

Gilbert, J. J. & T. Schröder 2003. The ciliate epibiont *Epystylis pygmaeum*: selection for zooplankton hosts, reproduction and effect on two rotifers. *Freshw. Biol.* **48**: 878–893.

Gómez-Gutiérrez, J., W. T. Peterson, A. De Roertis & R. D. Brodeur 2003. Mass mortality of krill caused by parasitoid ciliates. *Science* **301**: 339.

Gómez-Gutiérrez, J., W. T. Peterson & J. F. Morado 2006. Discovery of a ciliate parasitoid of euphausiids off Oregon, USA: *Collinia oregonensis* n. sp. (Apostomatida: Colliniidae). *Dis. Aquat. Org.* **71**: 33–49.

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.

Hanamura, Y. 2000. Seasonality and infestation pattern of

epibiosis in the beach mysid *Archaeomysis articulata*. *Hydrobiologia* **427**: 121–127.

Hanamura, Y., G. Fernandez-Leborans, R. Siow, A. Man & P.-E. Chee 2010. Prevalence and seasonality of *Zoothamnium duplicatum* (Protozoa, Ciliophora) epibiont on estuarine mysid (Crustacea, Mysida) in tropical mangrove brackish water. *Plankton Benthos Res.* **5**: 39–43.

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.

Kimmerer, W. & A. D. McKinnon 1990. High mortality in a copepod population caused by a parasitic dinoflagellate. *Mar. Biol.* **107**: 449–452.

Ohtsuka, S. & G. A. Boxshall 2004. A new species of the deep-sea copepod genus *Scutogerulus* (Calanoida: Arietellidae) from the hyperbenthic waters of Okinawa, Japan. *Syst. Biodiv.* **2**: 49–55.

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, Ser. A* **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 okadai* Ii from off Japan. *Syst. Parasitol.* **62**: 65–81.

大塚　攻・長澤和也・槐島光次郎 2000. 海洋動物プランクトンの寄生生物. 日本プランクトン学会報 **47**: 1–16.

大塚　攻・花村幸生・原田真介・下村通誉 2006. アミ類の寄生生物に関する最近の研究.　日本プランクトン学会報　**53**: 37–44.

Ohtsuka, S., S. Harada, M. Shimomura, G. A. Boxshall, R. Yoshizaki, D. Ueno, Y. Nitta, S. Iwasaki, H. Okawachi & T. Sakakihara 2007. Temporal partitioning: dynamics of alternating occupancy of a host microhabitat by two different crustacean parasites. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **348**: 261–272.

Ohtsuka, S., M. Hora, T. Suzaki, 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

Ohtsuka, S., K. Koike, D. Lindsay, J. Nishikawa, H. Miyake, M. Kawahara, Mulyadi, N. Mujiono, J. Hiromi & H. Komatsu 2009. Symbionts of marine medusae and ctenophores. *Plankton Benthos Res.* **4**: 1–13.

Ohtsuka, S., S. Nishida & R. J. Machida 2005b. Systematics and zoogeography of the deep-sea hyperbenthic family Arietellidae (Copepoda: Calanoida) collected from the Sulu Sea. *J. Nat. Hist.* **39**: 2483–2514.

Sewell, S. R. B. 1951. The epibionts and parasites of the planktonic Copepoda of the Arabian Sea. *John Murray Exped.* **9**: 255–394.

Théodoridès, J. 1989. Parasitology of marine zooplankton. *Adv. Mar. Biol.* **25**: 117–177.

Threlkeld, S. T., D. A. Chiavelli, & R. L. Willey 1993. The organization of zooplankton epibiont communities. *Trends Ecol. Evol.* **8**: 317–321.

Utz, L. R. P. & W. Coats 2005. Spatial and temporal patterns in the occurrence of peritrich ciliates as epibionts on calanoid copepods in the Chesapeake Bay, USA. *J. Eukaryot. Microbiol.* **52**: 236–244.

山口　篤 2006. 北太平洋亜寒帯域のカラヌス目カイアシ類に体表付着する繊毛虫吸管虫亜綱 について. 日本プランクトン学会報 **53**: 29–36.

Yamaguchi, A. & T. Ikeda 2001. Abundance and population structure of three mesopelagic *Paraeuchaeta* species (Copepoda: Calanoida) in the Oyashio region, western subarctic Pacific Ocean with notes on their carcasses and epizoic ciliates. *Plankton Biol. Ecol.* **48**: 104–113.

Yamaguchi, A., Y. Watanabe, H. Ishida, T. Harimoto, K. Furusawa, S. Suzuki, J. Ishizaka, T. Ikeda & M. M. Takahashi 2002. Community and trophic structures of pelagic copepods down to greater depths in the western subarctic Pacific (WEST-COSMIC). *Deep-Sea Res. I* **49**: 1007–1025.

2010年8月10日受付，2010年11月8日受理