



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	北太平洋亜寒帯域のカラ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
Author(s)	山口, 篤
Citation	日本プランクトン学会報, 53(1), 29-36
Issue Date	2006-02-25
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/52374
Rights	© 2006 日本プランクトン学会
Type	journal article
File Information	yamaguchi_2006.pdf



- 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 *Protoperdinium* (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

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

山口 篤

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

Suctorian ciliate epibionts on calanoid copepods in the subarctic Pacific

ATSUSHI YAMAGUCHI

Graduate School of Fisheries Sciences, Hokkaido University, 3-1-1 Minato-cho, Hakodate, Hokkaido 041-8611, Japan

E-mail: a-yama@fish.hokudai.ac.jp

Abstract From zooplankton samples collected from subarctic Pacific and adjacent seas (Japan Sea and Okhotsk Sea), 10 calanoid copepod species including *Gaetanus armiger*, *G. simplex*, *G. variabilis*, *Heterorhabdus tanneri*, *Heterostylites major*, *Metridia pacifica*, *Paraeuchaeta birostrata*, *P. elongata*, *P. rubra* and *Scaphocalanus magnus* were found to host epibiont suctorian ciliates. Suctorian ciliates were observed on 5 developmental stages (C4M, C5F/M, C6F/M) among the copepodid stages. Seasonal observations on the prevalence of suctorians on *M. pacifica* in the Oyashio region western subarctic Pacific showed high incidence in summer to autumn when ambient temperatures were high. Within the subarctic Pacific, the prevalence of suctorians on *M. pacifica* was found to be higher at the high latitude stations. Suctorian ciliates on *M. pacifica* were classified into two types; type A characterized by short stalk and spherical cell (diameter: 50–100 μm), and type B, by enlarged stalk and petaloid-form tentacles (cell diameter: 300–500 μm). With

regard to the substrate of suctorians on *M. pacifica*, they were observed most frequently on the urosome (89%), followed by the metasome (60%), cephalosome (19%) and swimming legs (5%), while they were never observed on the antennules, feeding appendages or caudal rami.

Key words: parasite, host, Suctoria, calanoid copepods, *Metridia pacifica*

はじめに

甲殻類体表付着性の繊毛虫については周毛亜綱 (Peritrichia), 漏斗毛綱 (Chonotrichia) および吸管虫亜綱 (Suctoria) についてレビューがなされている (Fernandez-Leborans & Tato-Porto 2000a, b, Fernandez-Leborans 2001). カイアシ類体表に付着する周毛亜綱は未同定種を含む2目7科に属する11属49種が知られている (Fernandez-Leborans & Tato-Porto 2000a). 周毛亜綱の宿主はその多くがキクロプス目やハルパクチクス目カイアシ類で、カラヌス目カイアシ類ではわずかに *Acartia*, *Boeckella*, *Centropages*, *Diaptomus* および *Pleuromamma* 属について報告されているのみである (Fernandez-Leborans & Tato-Porto 2000a). また、カイアシ類体表に付着する繊毛虫のうち漏斗毛綱は2目3科に属する4属8種が知られているのみで、その宿主はすべてハルパクチクス目カイアシ類である (Fernandez-Leborans 2001).

海洋における動物プランクトンバイオマスに優占するカラヌス目カイアシ類の体表付着性繊毛虫はその多くが吸管虫亜綱に属しており、カイアシ類体表付着性の吸管虫亜綱は現在までに未同定種を含む2目10科に属する21属39種が知られている (Fernandez-Leborans & Tato-Porto 2000b). カラヌス目カイアシ類の体表からは2目4科に属する5属11種が報告されており、*Ephelota* 属は *Calanus finmarchicus*, *Candacia armata*, *Pleuromamma borealis* および *P. gracilis* の体表から、*Paracineta* 属は *Gaetanus antarcticus*, *G. curvicornis*, *Pleuromamma abdominalis*, *P. xiphias*, *Metridia lucens* および *M. longa* の体表から、*Pelagacineta* 属は *Calanus helgolandicus*, *Euchaeta* spp., *Metridia* spp. の体表より、*Pseudocorynophrya* 属は *Rhincalanus* spp. の体表より、*Brachyosoma* 属は *Scottocalanus dauglishi* の体表からそれぞれ報告されている (Fernandez-Leborans & Tato-Porto 2000b を参照).

繊毛虫吸管虫亜綱の細胞には繊毛はなく、多数の触手 (tentacle) を持っている。触手は針状で先端が小さく球状にふくれており、この触手を他の繊毛虫に突き刺して内容物を吸いとる捕食生活をしている (Kitching 1952, Lilly 1953). 体表付着性の繊毛虫の存在は宿主にとって

直接の悪影響はないと考えられており、繊毛虫にのみ利益のある片利共生 (commensalism) であると考えられている (Nicol 1984 を参照). もっとも、繊毛虫の付着があまりにも多くなれば、宿主であるカイアシ類の遊泳行動の妨げになる (Henerby & Ridgeway 1979). また繊毛虫の付着部位におけるカイアシ類体表の損傷は細菌の感染をもたらすことも報告されている (Turner et al. 1979).

上述のカラヌス目カイアシ類の体表付着性繊毛虫に関する知見は北大西洋、南大洋、地中海 (アドリア海) およびアラビア海におけるものであり、北太平洋のカラヌス目カイアシ類についてはほとんど知見がない。本研究では北太平洋東西亜寒帯域、日本海およびオホーツク海にわたる広範な海域において出現したカラヌス目カイアシ類の体表付着性繊毛虫 (吸管虫亜綱) について報告する。また、表層性カラヌス目カイアシ類 *Metridia pacifica* に付着した吸管虫については西部北太平洋亜寒帯の親潮域における季節変化、ベーリング海から北太平洋41°Nまでの地理分布、またその付着部位について観察を行った。

方 法

吸管虫の宿主カラヌス目カイアシ類

1996年9月から1997年10月にかけて北太平洋東西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 (Fig. 1), 水深2000 mまでを目合い0.1 mmの閉鎖型ネットを用いて5層に鉛直区分採集して得た試料 (5%中性ホルマリン固定) を用いて、どのようなカラヌス目カイアシ類に体表付着性繊毛虫 (吸管虫亜綱) が出現するのかを解析した (採集日時および採集層の詳細はKobari & Ikeda 2001を参照). これら試料中に出現したカラヌス目カイアシ類について吸管虫の有無をチェックし、種および発育段階ごとにその付着率 (prevalence: %) を求めた。

Metridia pacifica 吸管虫付着率の季節変化

表層性カラヌス目カイアシ類の *Metridia pacifica* にはしばしば高い吸管虫付着率が見られた。その付着率に季節変化があるのかを明らかにするために2002年5月

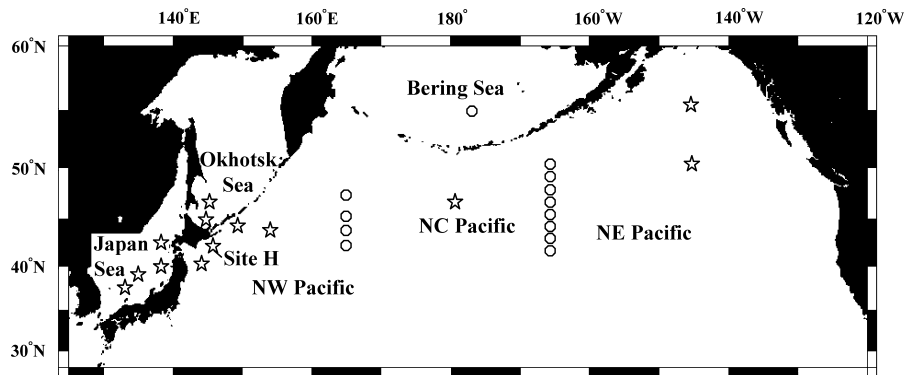


Fig. 1. Location of sampling stations in the subarctic Pacific and adjacent seas. Stars indicate stations where the vertical stratified samplings were done down to ≤ 2000 m for details of sampling data, see Table 1 of Kobari & Ikeda (2001). At Site H located in the NW Pacific, seasonal changes of epizoic suctorian ciliates on *Metridia pacifica* (Fig. 2) were observed during 2002–2004 (Fig. 3). Open circles indicate stations where the spatial changes in prevalence of epizoic suctorian ciliates on *M. pacifica* were studied during June–August 2004 (Table 2).

から 2004 年 12 月にかけて西部北太平洋親潮域に位置する Site H (41°30'N, 145°47'E, Fig. 1) にて目合い 0.1 mm の NORPAC ネットを水深 500 m より鉛直曳きして得た試料 (5%中性ホルマリン固定) を用いて, 試料中に出現した *M. pacifica* 雌成体についてその出現個体数を計数するとともに吸管虫の付着率の季節変化を観察した. 採集間隔は約 1~2 カ月である.

Metridia pacifica 吸管虫付着率の地理変化

2004 年 6 月から 8 月にかけて西部北太平洋亜寒帯域 (165°E に沿った 41°N~47°N), 東部北太平洋亜寒帯域 (165°W に沿った 41°N~50°N) およびベーリング海 (53~30°N, 177~00°W) にて夜間に目合い 0.33 mm または 0.10 mm の NORPAC ネットを水深 50 m より海表面まで鉛直曳きして得た試料 (5%中性ホルマリン固定) を用いて, 試料中に出現した *Metridia pacifica* 雌成体についてその出現個体数を計数するとともに吸管虫の付着率の地理変化を観察した.

Metridia pacifica への吸管虫付着部位の観察

上記地理分布の観察中で最も高い付着率の見られたベーリング海の試料中より, 吸管虫の付着の見られる *Metridia pacifica* 雌成体 56 個体について, その付着部位を観察した. 身体を 7 カ所 (頭部 [cephalosome], 胸部 [metasome], 尾部 [uropod], 第一触角 [antennule], 第一触角以外の口器付属肢 [feeding appendage except antennule], 遊泳肢 [swimming legs] および尾肢 [caudal rami]) に分けて, 各部位に吸管虫付着の有無を観察, 計数した. 吸管虫の形状には細胞が球状のものと細胞の先端が花卉状に開いたものの 2 タイ

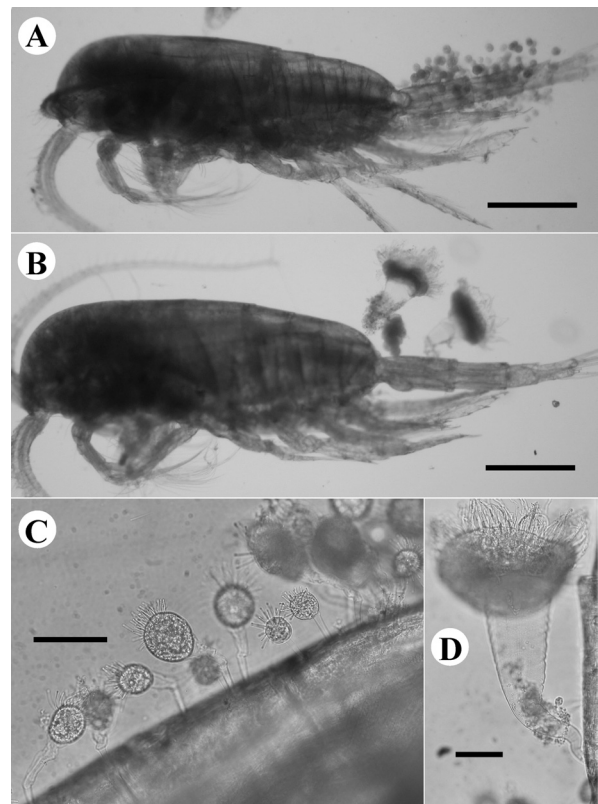


Fig. 2. Two forms of epizoic suctorian ciliates on *Metridia pacifica*. Type A: small forms being attached on the urosome (A). Type B: Large petaloid-forms being attached on the urosome (B). Small forms at enlarged magnification (C). Large petaloid-forms at enlarged magnification (D). Scale bars: 500 μ m (A, B); 100 μ m (C, D).

プが認められたので (Fig. 2), 計数は各タイプごとに行った.

Table 1. List of calanoid copepod species/stages on which epizoic suctorian ciliates were observed, its prevalence and geographical locations. -: no data.

Species	Stage	Prevalence (%)	Location
<i>Gaetanus armiger</i>	C6F	0–50	NW Pacific
<i>Gaetanus simplex</i>	C5F	0–7	Okhotsk Sea
	C5M	0–25	NW Pacific, Okhotsk Sea
	C6F	0–50	NE, NW Pacific, Okhotsk Sea
<i>Gaetanus variabilis</i>	C5F	0–6	NW Pacific
	C6F	0–10	NW Pacific
<i>Heterorhabdus tanneri</i>	C6F	0–50	NW Pacific, Okhotsk Sea
<i>Heterostylites major</i>	C6F	–	NW Pacific
	C6M	–	NE Pacific
<i>Metridia pacifica</i>	C6F	0–68	NE, NW Pacific, Okhotsk Sea
<i>Paraeuchaeta birostrata</i>	C5M	0–50	NW Pacific, Okhotsk Sea
	C6F	0–100	NC, NE, NW Pacific, Okhotsk Sea
<i>Paraeuchaeta elongata</i>	C4M	0–100	Okhotsk Sea
	C5F	0–25	NW Pacific, Okhotsk Sea
	C5M	0–6	Okhotsk Sea, Japan Sea
	C6F	0–100	NC, NE, NW Pacific, Okhotsk Sea, Japan Sea
	C6M	0–11	Okhotsk Sea
<i>Paraeuchaeta rubra</i>	C5F	0–25	NW Pacific
	C5M	0–33	NW Pacific
	C6F	0–100	NE, NW Pacific, Okhotsk Sea
<i>Scaphocalanus magnus</i>	C6F	0–100	NW Pacific

結 果

吸管虫の宿主カラヌス目カイアシ類

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）においてカラヌス目カイアシ類6属10種の5発育段階において繊毛虫吸管虫亜綱の体表付着が確認された (Table 1). 吸管虫の付着が見られた種の特徴として大型であること（全長がいずれも3 mm以上）、*Metridia pacifica*を除くすべての種が中・深層性種であること、また発育段階としては雌成体が最も多く、C4やC5という後期発育段階も多く、C3期以前の個体には付着が見られなかったことが特徴としてあげられる。また、観察を行った北太平洋亜寒帯域および縁辺海すべてにおいて吸管虫の出現が認められた。

北太平洋亜寒帯域において数的に優占するカラヌス目カイアシ類は*Microcalanus pygmaeus*で、次いで*Metridia pacifica*, *Paracalanus parvus*, *Pseudocalanus minutus*であり、バイオマスで優占するのは*Neocalanus cristatus*, *N. plumchrus*, *N. flemingeri*や*Eucalanus bungii*であるが (Yamaguchi et al. 2002), 吸管虫の体表付着が見られたのはこれら数的およびバイオマス優占種のうち、*M. pacifica*のみであった (Table 1). この*M. pacifica*に体表付着する吸管虫には2タイプ (*Paracineteta* 属?) が観察された。すなわち球形で細胞の大きさが50~100 μm で短い柄 (stalk) を持つもの (type A: Fig. 2A, C) と、先端に行くほど幅広な長い柄を持ち、細

胞は大型で (300~500 μm) 先端に触手が花弁状に生えているもの (type B: Fig. 2B, D) である。*M. pacifica*にはこの2タイプの吸管虫以外に、*Paracineteta pleuro-mammae*と考えられる吸管虫が41°N, 165°Eにおいて出現したが、その付着個体は1個体のみであった。西部北太平洋亜寒帯域におけるカラヌス目カイアシ類相において*M. pacifica*は個体数で2位、バイオマスで5位に位置する優占種であり (Yamaguchi et al. 2002), その体表付着性吸管虫の生態を明らかにすることは重要と考えられるので、以下詳細に観察を行った。

Metridia pacifica 吸管虫付着率の季節変化

西部北太平洋親潮域において*Metridia pacifica*の体表に見られた吸管虫は前述の2タイプのうちtype A (Fig. 2A, C)のみが出現した。採集に使用した0.1 mmの目合いより判断して、*M. pacifica* C1期以降の定量観察を行ったが、吸管虫の体表付着は雌成体のみ見られた。親潮域において*M. pacifica*雌成体は春 (3~4月) と夏~秋季 (8~10月) にそれぞれ出現のピークを持っていた (Fig. 3)。吸管虫の付着率は0~70%の間を変動し、平均付着率は9.4%であった。周年を通しての観察を行った2003年と2004年についてみると付着率はそれぞれ*M. pacifica*雌成体出現ピークの時期に高く、最も高い付着率が見られたのはいずれも夏~秋季であった。

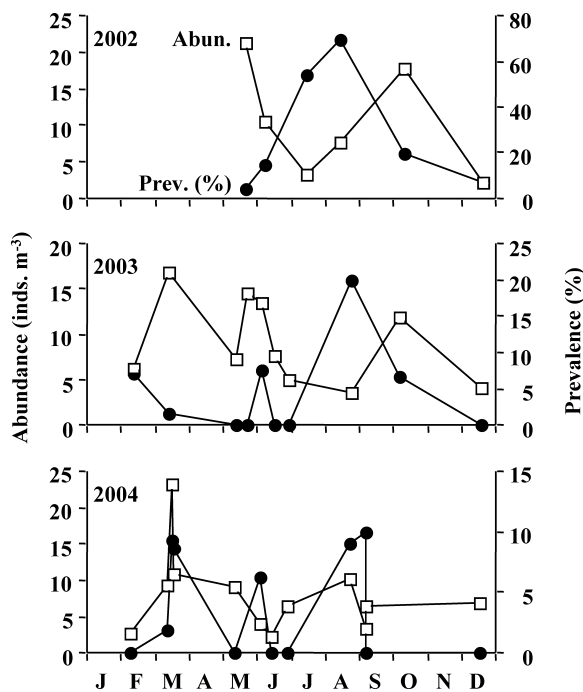


Fig. 3. Seasonal changes in abundance of *Metridia pacifica* adult females (open symbols), and prevalence of epizoid suctorian ciliates (closed symbols) at Site H in the western subarctic Pacific (cf. Fig. 1) during May 2002 to December 2004.

Table 2. Spatial changes in integrated mean temperature (0–50 m), density of *Metridia pacifica* adult females, and prevalence of epizoid suctorian ciliates on them.

Location/Position	Temperature (°C)	Density (inds. m ⁻³)	Prevalence (%)
Bering Sea (177°W)			
53°30'N	8.1	63.0	67.6
NW Pacific (165°E)			
47°00'N	6.4	4.5	30.8
44°00'N	7.3	4.0	17.4
42°30'N	7.4	36.4	3.2
41°00'N	14.2	7.7	3.1
NE Pacific (165°W)			
50°00'N	7.9	33.1	48.1
49°00'N	8.2	108.4	23.3
48°00'N	8.0	4.0	4.0
47°00'N	9.2	5.9	4.8
45°30'N	10.4	9.2	0.0
44°00'N	10.8	19.7	0.0
42°30'N	11.0	1.7	0.0
41°00'N	13.8	0.5	0.0

Metridia pacifica 吸管虫罹患率の地理変化

Metridia pacifica 吸管虫付着率に地理変化があるのかを検討するために西部北太平洋亜寒帯域、東部北太平洋亜寒帯域およびベーリング海にて観察を行った。採集を

行ったすべての定点で *M. pacifica* 雌成体が出現したが、その付着率は 0~68% と大きく変動し、特に東部北太平洋の 45~30°N 以南では全く出現しなかった (Table 2). 吸管虫付着率は西部北太平洋亜寒帯域と東部北太平洋亜寒帯域ともに高緯度の定点ほど高い傾向を示し、最も高い付着率が観察されたのは最も高緯度に位置するベーリング海であった。ベーリング海では、前述のように親潮域で出現した type A の細胞に加えて type B の細胞 (Fig. 2B, D) も出現した。この type B の細胞は東西北太平洋亜寒帯域の高緯度定点 (47°N, 165°E; 49°N, 165°W) においても観察された。総じて吸管虫付着率は水温が低く、*M. pacifica* 雌成体の出現個体数も多い高緯度海域において高い傾向があった (Table 2).

Metridia pacifica への吸管虫付着部位

最も吸管虫付着率の高かったベーリング海の試料について *Metridia pacifica* 雌成体への体表吸管虫付着部位を観察した。身体を 7 箇所に分けて観察したところ、最も高い付着率が見られたのは尾部で全個体の 89% において吸管虫の付着基質となっていた (Fig. 4). 次に高い付着率が見られたのは胸部 (60%) で以下、頭部 (19%), 遊泳肢 (5%) の順であった。また口器付属肢や尾肢には吸管虫の付着は見られなかった。付着細胞の大半は type A で占められていたが、type B の付着部位も尾部、胸部および遊泳肢であり、細胞のタイプによって付着部位は異ならなかった。また同一個体において type A と type B の細胞両方が付着している個体も複数出現した。

考 察

吸管虫の宿主カラヌス目カイアシ類

体表付着性繊毛虫の非生物環境に対する耐性は分類群間で大きく異なることが知られている (Fernandez-Leborans 2004). 周毛亜綱は広い水温および pH の範囲に出現し、耐性が広いが、吸管虫亜綱は水の富栄養状態 (汚濁級数や生物化学的酸素要求量) に大きく影響を受け、一般的に狭塩性である (Fernandez-Leborans 2004). 今回、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) においてカラヌス目カイアシ類 6 属 10 種の 5 発育段階において体表付着性繊毛虫吸管虫亜綱の出現が確認された (Table 1). このうち *Paraeuchaeta birostrata*, *P. elongata* および *P. rubra* についてはそれぞれ異なる吸管虫が体表付着しており、宿主特異性があることが示唆されている (Yamaguchi & Ikeda 2001). 深海性等脚類と体表付着性繊毛虫類の間にも宿

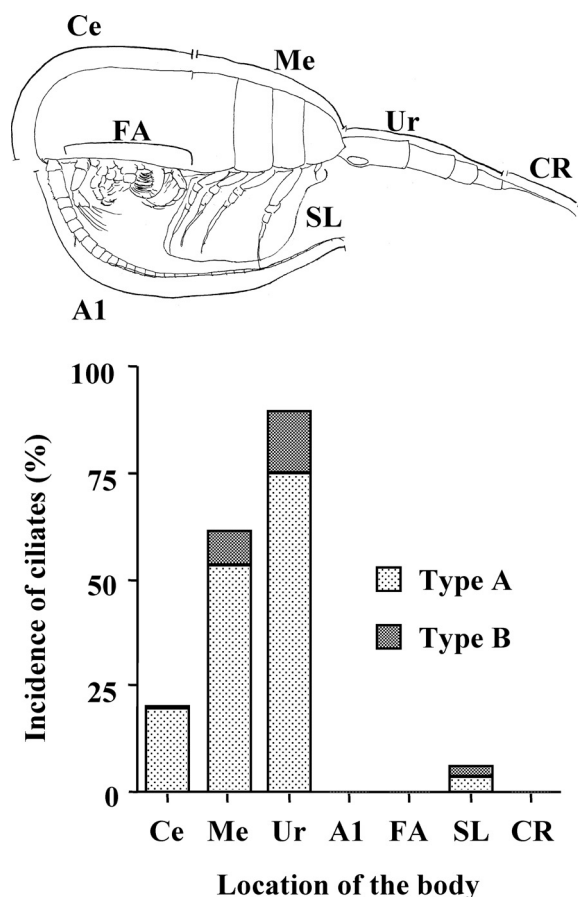


Fig. 4. Incidence of the two types ciliates (bottom) on various parts of the body of *Metridia pacifica* adult females (top). Ce: cephalosome, Me: metasome, Ur: urosome, A1: antennules, FA: feeding appendages except antennules, SL: swimming legs and CR: caudal rami.

主特異性が見られ、等脚類の生息環境（海底表在性か埋
在性か）や行動（摂餌行動、遊泳行動や穴の掘り方）の
違いが宿主特異性の要因であるとされている (Ólafsdót-
tir & Svavarsson 2002).

北太平洋亜寒帯域とその縁辺海において体表付着性繊
毛虫が見られたカラヌス目カイアシ類の特徴として、全
長 3 mm 以上の大型種で、中・深層性種が多く、雌成体
を中心とした後期発育段階に多く見られることが挙げら
れる (Table 1). 深海性等脚類においても、あまりにも小
型な種には体表付着性繊毛虫が見られず、これは繊毛虫
が付着する基質が小さすぎるためであると解釈されてい
る (Ólafsdóttir & Svavarsson 2002). 中・深層性種が
多かったことについては、野外での付着性繊毛虫のうち
吸管虫の出現は溶存酸素と相関があることが知られてお
り (Coppellotti & Matarazzo 2000), 中・深層性種は溶
存酸素極小層（北太平洋亜寒帯域では水深 800 m 付近

に発達する）に多く分布していることと関係があるかも
しれない. 体表付着性繊毛虫がみられたカイアシ類のう
ち、表層にも出現する *Metridia pacifica* や *Paraeucha-
eta elongata* は強固な日周鉛直移動を行う種であること
も特徴として挙げられる. 両種の生息水深は個体群の半
分が分布していた範囲 ($D_{25\%} \sim D_{75\%}$) で表すと 40~240
m (*M. pacifica*) と 60~500 m (*P. elongata*) である (Ya-
maguchi et al. 2002).

米国五大湖に生息するカラヌス目カイアシ類 *Limno-
calanus macrurus* の成体体表に付着する吸管虫 *Toko-
phrya quadripartita* は他の発育段階には見られず, *L.
macrurus* より優占する他の動物プランクトン種には見
られないことが知られている (Evans et al. 1979). ま
た、北大西洋メイン湾においてカラヌス目カイアシ類
Metridia lucens と *M. longa* の体表に付着する吸管虫亜
綱 *Paracineta* sp. の宿主はほとんどが成体に限られるた
め, Sherman & Schaner (1965) は脱皮の際に *Paraci-
neta* sp. が脱落してしまう, もしくは基質として成体を
好んでいるのではないかと考察している. 等脚類におい
ても宿主の脱皮間隔は体表付着性の繊毛虫類が宿主選択
をする際の重要な要因になっていると考えられている
(Ólafsdóttir & Svavarsson 2002). 今回, 多くのカイア
シ類において吸管虫付着が見られる発育段階が後期発育
段階に集中していたのは (Table 1), 後期発育段階にお
いて脱皮間隔 (= ステージ滞留時間) が長いこと
(Mauchline 1998 を参照) の反映であると解釈できる.

Metridia pacifica 吸管虫付着率の季節変化

Metridia 属の体表付着性吸管虫については, Sher-
man & Schaner (1965) が北大西洋メイン湾において
M. lucens と *M. longa* への吸管虫 *Paracineta* sp. の体表
付着には季節性があり, 秋から冬にかけて多いことを報
告している. 今回の西部北太平洋親潮域の *M. pacifica*
の吸管虫付着率は各世代が雌成体に達する時期 (Pad-
mavati et al. 2004) に多く, 表層が高水温になる夏~秋
季 (Kobari & Ikeda 2001 の Fig. 2 を参照) に高かった
(Fig. 3). Evans et al. (1979) も五大湖の *Limnocalanus
macrurus* について吸管虫の付着率は各世代が親に達す
る時期に最も高いことを報告している. また, Ohtsuka
et al. (2004) によれば瀬戸内海において寄生性繊毛虫
(隔口亜綱) のカイアシ類への付着は 3 月~6 月には見
られず, 明確な季節性が見られる. 隔口亜綱のフォロ
ント (phoront) からトミーテ (tomite) への変化は冬季の
水温条件下では夏の水温条件下に比べて極めて長い時間
を要することがその要因であると考えられている (Oh-

tsuka et al. 2004). このように、現場水温も繊毛虫付着率に影響する重要な要因であると考えられる。

Metridia pacifica 吸管虫付着率の地理変化

本研究によって *Metridia pacifica* の吸管虫付着率には明確な地理変化があり、高緯度の海域で高く、低緯度海域ではほとんど付着していないことが明らかになった (Table 2). 北大西洋メイン湾において *M. lucens* と *M. longa* の体表付着性の吸管虫 *Paracinet* sp. の付着率が地理的には東側の海域で多く、Sherman & Schaner (1965) は吸管虫の出現は水温が 4℃ より高くなると減ることから、吸管虫はメイン湾に東側から流入する冷たい Nova Scotia Water にその分布中心があるのではないかと述べている。北大西洋フェンディ湾におけるオキアミ類 *Meganyctiphanes norvegica* の体表付着性繊毛虫 (吸管虫亜綱) についても付着率に地理的な差異があり、沿岸よりの定点では高い (8~82%) のに対して、外洋の定点では低い (2%以下) ことが報告されている (Nicol 1984). この理由として、Nicol (1984) は沿岸よりの定点では大型の個体が多く、体表付着性繊毛虫が脱皮によって脱落することを仮定すれば、沿岸よりの定点のオキアミ類は大型で脱皮間隔が長かったため、体表に付着・維持されやすかったものと考察している。この二つの要因、すなわち吸管虫自身の分布中心が低水温に限られていること (Sherman & Schaner 1965), 低温による脱皮間隔の延長が吸管虫の付着率を高めること (Nicol 1984) の両方から今回の *M. pacifica* の地理分布 (高緯度海域で高い付着率, Table 2) を説明することが可能である。

なお、Sherman & Schaner (1965) が *Metridia lucens* と *M. longa* の体表付着性の吸管虫として報告した *Paracinet* sp. は細胞直径が 23~66 μm とやや小型であるものの、今回観察された吸管虫 type A (細胞直径 50~100 μm, Fig. 2A, C) と形態的にはよく似ている。しかし Sherman & Schaner (1965) は type B に属するような大型の花弁状細胞 (Fig. 2B, D) の存在については述べていない。吸管虫亜綱に属する種のレビューは Curds (1985a, b, c, 1986, 1987) による一連の研究において詳細に行われている。現在のところ本研究において観察された吸管虫亜綱繊毛虫の種同定作業は不十分であるので、今後上記文献をもとに種同定作業を進めていく必要がある。

Metridia pacifica への吸管虫付着部位

今回 *Metridia pacifica* への吸管虫付着基質部位としては尾部、胸部および頭部がこの順に重要で、逆に第一

触角、口器付属肢や尾肢は付着基質となっていないことが分かった (Fig. 4). *Ephelota* 属のように、長く非収縮性の柄を持っている吸管虫は水流が激しい体表部位に付着することにより、他の単細胞動物に対する捕食機会を増やすことができると考えられている (Ólafsdóttir & Svavarsson 2002). また、吸管虫が海底埋在性の等脚類には見いだされないことは、長く非収縮性の柄 (stalk) を持つ吸管虫は等脚類が穴を掘る際の摩擦に耐えられないためであると考えられている (Ólafsdóttir & Svavarsson 2002). 今回 *M. pacifica* において体表付着が多かった尾部、胸部および頭部はカイアシ類身体の背面に位置しており、遊泳時の水流は十分に受けやすい部位である。一方、付着の見られなかった第一触角、口器付属肢や尾肢は遊泳・摂餌時に活発に使用される部位 (すなわち摩擦を受けやすい部位) であるため、吸管虫の付着基質として適していないのであろう。

おわりに

Kitching (1952) や Lilly (1953) によって、吸管虫は触手によって繊毛虫などを捕らえる肉食性であることが明らかにされている。吸管虫がカイアシ類の体表に付着することの利点は分布域の拡散、餌供給量の増加および捕食からの回避などが挙げられる。宿主であるカイアシ類の受ける利益はほとんどないと思われるが、カラヌス目カイアシ類 *Chiridius armatus* は体表付着性吸管虫が付着していることにより摂餌率が増加することも報告されている (Olsen et al. 2000). これは吸管虫付着により水の抵抗が増して、遊泳に要するエネルギー量を余分に確保するため摂餌率を増加したものと解釈されている (Olsen et al. 2000). カイアシ類の受ける不利益としてはあまりにも多数の細胞が付着することにより遊泳能力が落ちて、鉛直移動が速やかに行えず、プランクトン捕食者に捕食されやすくなることが考えられる (Weissman et al. 1993).

生物の種間関係を考える際に、寄生や体表付着性の片利共生は極めてユニークな種間関係であるが、ことプランクトンの寄生生物に関する知見は、その出現記録や種記載に関するものに限られており、その生態学的な影響が考慮されることは少なかった (Ho & Perkins 1985, Théodoridès 1989). しかし近年、野外のプランクトン群集において寄生生物による死亡率が無視できないほどに大きいことが報告されつつあり (Gómez-Gutiérrez et al. 2003, Ohtsuka et al. 2004), 従来プランクトンの死亡要因として考えられてきた捕食と飢餓に加えて、そろそろ寄生という要因を考慮すべき時期にきているといえ

る。寄生生物によるプランクトン生物の死亡は、今後その影響評価が進めば、プランクトン生態系構造を見直す新たなパラダイムとなる可能性がある。また、海洋生態系における種多様性という観点からも、寄生や体表付着性の片利共生生物は興味深い研究対象であるといえる。

謝 辞

稿を終えるにあたり、試料採集にあたられた、おしよろ丸、北星丸、開洋丸、北光丸、北辰丸、淡青丸の乗組員各位と乗船研究員各位に深く感謝いたします。本稿に有益なコメントを賜りました北海道大学大学院水産科学研究院の池田 勉博士と志賀直信博士に心から感謝いたします。また、本稿を書くきっかけを頂きました広島大学大学院生物圏科学研究科の大塚 攻博士に感謝いたします。

引用文献

- Coppellotti, O. & P. Matarazzo 2000. Ciliate colonization of artificial substrates in the Lagoon of Venice. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **80**: 419–427.
- Curds, C. R. 1985a. A revision of the Suctorina (Ciliophora, Kinetofragminophora) 1. *Acineta* and its morphological relatives. *Bull. British Mus. Nat. Hist. (Zool.)* **48**: 75–129.
- Curds, C. R. 1985b. A revision of the Suctorina (Ciliophora, Kinetofragminophora) 2. An addendum to *Acineta*. *Bull. British Mus. Nat. Hist. (Zool.)* **49**: 163–165.
- Curds, C. R. 1985c. A revision of the Suctorina (Ciliophora, Kinetofragminophora) 3. *Tokophrya* and its morphological relatives. *Bull. British Mus. Nat. Hist. (Zool.)* **49**: 167–193.
- Curds, C. R. 1986. A revision of the Suctorina (Ciliophora, Kinetofragminophora) 4. *Podophrya* and its morphological relatives. *Bull. British Mus. Nat. Hist. (Zool.)* **50**: 59–91.
- Curds, C. R. 1987. A revision of the Suctorina (Ciliophora, Kinetofragminophora) 5. The *Paracineta* and *Corynophrya* problem. *Bull. British Mus. Nat. Hist. (Zool.)* **52**: 71–106.
- Evans, M. S., L. M. Sicko-Goad & M. Omair 1979. Seasonal occurrence of *Tokophrya quadripartita* (Suctorina) as epibionts on adult *Limnocalanus macrurus* (Copepoda: Calanoida) in southeastern Lake Michigan. *Trans. Am. Microsc. Soc.* **98**: 102–109.
- Fernandez-Leborans, G. 2001. A review of the species of protozoan epibionts on crustaceans. III. Chonotrich ciliates. *Crustaceana* **74**: 581–607.
- Fernandez-Lebotans, G. 2004. Protozoan epibionts on *Mysus relicta* Loven, 1862 (Crustacea, Mysidacea) from Lake Lusiai (Lithuania). *Acta Zoologica* **85**: 101–112.
- 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.
- Gómez-Gutiérrez, J., W. T. Peterson, A. De Robertis & R. D. Brodeur 2003. Mass mortality of krill caused by parasitoid ciliates. *Science* **301**: 339.
- Henerby, M. S. & B. T. Ridgeway 1979. Epizoic ciliated protozoa of planktonic copepods and cladocerans and their possible use as indicators of organic water pollution. *Trans. Am. Microsc. Soc.* **98**: 495–508.
- Ho, J.-S. & Perkins 1985. Symbionts of marine Copepoda: An overview. *Bull. Mar. Sci.* **37**: 586–598.
- Kitching, J. A. 1952. Observations on the mechanism of feeding in the suctorian *Podophrya*. *J. Exp. Biol.* **29**: 255–268.
- Kobari, T. & T. Ikeda 2001. Life cycle of *Neocalanus fleminigeri* (Crustacea: Copepoda) in the Oyashio region, western subarctic Pacific, with notes on its regional variations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **209**: 243–255.
- Lilly, D.M. 1953. The nutrition of carnivorous Protozoa. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* **56**: 910–926.
- Mauchline, J. 1998. The biology of calanoid copepods. *Adv. Mar. Biol.* **33**: 1–710.
- Nicol, S. 1984. *Ephelota* sp., a suctorian found on the euphausiid *Meganyctiphanes norvegica*. *Can. J. Zool.* **62**: 744–746.
- Ohtsuka, S., M. Hora, T. Suzuki, M. Aikawa, 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.
- Ólafsdóttir, S.H. & J. Svavarsson 2002. Ciliate (Protozoa) epibionts of deep-water asellote isopods (Crustacea): pattern and diversity. *J. Crustacean Biol.* **22**: 607–618.
- Olsen, E.M., T. Jorstad & S. Kaartvedt 2000. The feeding strategies of two large marine copepods. *J. Plankton Res.* **22**: 1513–1528.
- Padmavati, G., T. Ikeda & A. Yamaguchi 2004. Life cycle, population structure and vertical distribution of *Metridia* spp. (Copepoda: Calanoida) in the Oyashio region (NW Pacific Ocean). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **270**: 181–198.
- Sherman, K. & E. G. Schaner 1965. *Paracineta* sp., an epizoic suctorian found on Gulf of Maine Copepoda. *J. Protozool.* **12**: 618–625.
- Théodoridès, J. 1989. Parasitology of marine zooplankton. *Adv. Mar. Biol.* **25**: 117–177.
- Turner, J. T., M. T. Postek & S. B. Collard 1979. Infestation of the estuarine copepod *Acartia tonsa* with the ciliate *Epistylis*. *Trans. Am. Microsc. Soc.* **98**: 136–138.
- Weissman, P., D. J. Lonsdale & J. Yen 1993. The effect of peritrich ciliates on the production of *Acartia hudsonica* in Long Island Sound. *Limnol. Oceanogr.* **38**: 613–622.
- 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.

2005年11月24日受付, 2006年1月18日受理