

## アミ類の寄生生物に関する最近の研究

大塚 攻<sup>1)</sup>・花村幸生<sup>2)</sup>・原田真介<sup>1)</sup>・下村通誉<sup>3)</sup>

<sup>1)</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

<sup>2)</sup> 国際農林水産業研究センター, 〒305-8686 つくば市大わし 1-1

<sup>3)</sup> 北九州市立自然史・歴史博物館, 〒805-0071 北九州市八幡東区東田 2-4-1

## Recent advances in studies of parasites on mysid crustaceans

SUSUMU OHTSUKA<sup>1)</sup>, YUKIO HANAMURA<sup>2)</sup>, SHINSUKE HARADA<sup>1)</sup> and MICHITAKA Shimomura<sup>3)</sup>

<sup>1)</sup> 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

<sup>2)</sup> Japan International Research Center for Agricultural Sciences, 1-1 Owashi, Tsukuba, Ibaraki 305-8686, Japan

<sup>3)</sup> Kitakyushu Museum of Natural History and Human History, 2-4-1 Higashida, Yahatahigashi-ku, Kitakyushu, Fukuoka 805-0071, Japan

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

**Abstract** Mysid crustaceans are subject to infestation by a variety of organisms, but little attention has been paid to the biological interaction between the hosts and their parasites. Recent studies have revealed higher diversity of parasitism in mysids than was thought previously. The present paper briefly reviews recent studies on interactions between mysids and their parasites.

Ciliates are common epibionts on mysids. Some peritrich ciliates have close relationships with intertidal species of *Archaeomysis* in the northwestern Pacific. The host-specificity, attachment site preference, and geographical cline of the ciliates are remarkable along the coasts of Japan. In Ishikari Bay, northern Japan, the prevalence of the ciliates is maintained at high levels throughout the year, indicating that the ciliates are capable of re-attaching on the fresh exoskeleton of mysids immediately after the molt of the hosts takes place. Eggs/embryos within the female marsupium are free from these epibionts.

Infection of some ellobiopsids adversely impacts on host crustaceans including mysids by inducing a reduction in development and reproduction, castration, and/or intersex. Some crustacean parasites found within the host marsupium such as nicothoid copepods and epicaridean isopods greatly influence host population dynamics, because of their relatively high incidence and devouring of host eggs/embryos. In the Seto Inland Sea, western Japan, these two parasites occur on *Siriella okadai* and seem to compete severely over the habitat (marsupium) and foods (eggs/embryos) of the host mysid.

**Key words:** mysid, parasite, host, ciliates, Ellobiopsidae, Nicothoidae, Epicaridea

## 緒 言

汽水～沿岸性アミ類は、マダイ、ヒラメなどの水産有用種を含む様々な魚類の幼・稚魚期の餌料として重要な役割を担っている（今林 1980, 木曾 1982, Kiso & Mahyam 2003）。また、霞ヶ浦などではアミそのものが重要な水産物として漁獲されている（村野 1963）。アミ類は水圏生態系の鍵種の一つと認識され、彼らの成長、食性、分布、行動、季節的消長などの生態に関する研究

が日本をはじめ世界の多くの水域で活発に行われてきた（例えば、村野 1963, 1964a, b, Mauchline 1980, Ohtsuka et al. 1995, Takahashi & Kawaguchi 1995, 高橋 2004）。しかし、アミ類の寄生虫に関する研究は散発的で極めて少なく、重要な研究とは位置づけられてこなかった。アミを宿主とする寄生現象は古くから認知されており、織毛虫類、エロビオプシス類、カイアシ類、等脚類など様々な生物の寄生が報告されている（Table 1）。

**Table 1.** Symbiotic organisms on mysids based on Hanser (1897) Tattersall & Tattersall (1951), Mauchline (1980), Fernandez-Leborans & Tato-Porto (2000a,b), Fernandez-Leborans (2001, 2003), and Shimomura et al. (2005), Hanamura (unpublished data).

Taxon	Genus/species	Mode of life
Heterokontophyta		Ectoparasite
Bacillariophyceae	<i>Licmophora (dalmatica, lyngdbyeii)</i> <i>Navicula</i> sp. (?spp.)	
Phaeophyceae	<i>Ectocarpus</i> sp. (?spp.)	
Protista		
Ellobiopsida	<i>Thalassomyces (albatrossi, bitowski, boschmai, fasciatus)</i> <i>Ellobiocystis mysidarum</i>	Ecto- and mesoparasite
Apicomplexa	<i>Schistodeutomeritus kammi</i>	Endoparasite
Ciliophora		Ectoparasite
Chonotrichia	<i>Chilodochona capbretonensis</i>	
Suctoria	<i>Dendrosoma</i> sp. <i>Ophryodendron mysidacii</i> <i>?Paracineta</i> sp. <i>Tokophyra</i> sp. (?spp.)	
Peritrichia	<i>Craspedomyoschiston duplicatum</i> <i>Epistylis</i> sp. <i>Vorticella striata</i> (?spp.) <i>Zoothamnium</i> sp. (?spp.)	
Hymenostomatida	Unidentified species	
Cnidaria	<i>Clythia johnstoni</i>	Ectoparasite
Platyhelminthes		Endoparasite
Trematoda	<i>Podocotyle atomon</i>	
Cestoda	<i>Cyathocephalus truncates</i> <i>Amphilina foliaceus</i> <i>Anisakis simplex</i>	
Nematoda		Endoparasite
Annelida		Ectoparasite
Hirudinea	<i>Mysidobdella borealis</i>	
Crustacea	<i>Neomysidion rahotsu</i>	
Copepoda	<i>Mysidion (abyssorum, commune)</i> <i>Aspidoecia normani</i> <i>Hansenulus trebax</i>	Ecto- and endoparasite
Isopoda	<i>Asconiscus simplex</i> <i>Arthropryxus beringanus</i> <i>Aspidophryxus (frontalis, pertatus)</i> <i>Dajus (afromysidis, mysidis, siriella)</i> <i>Notophryxus (clypeatus, lobatus, ovoides)</i> <i>Prodajus (bigelowiensis, bilobatus, curviabdominalis, gastrosacci, lobiancoi, ostendensis, ovatus)</i> <i>Streptodajus equilibrans</i>	Ecto- and endoparasite

これまでの論文の多くは寄生現象や寄生生物の記載にとどまり、宿主への影響や種間関係に踏み込んだ報告は極めてわずかである。

繊毛虫のある種類はアミ類の体表面に寄生し、しばしば濃密な群体を形成する (Evans et al. 1981, Hanamura & Nagasaki 1996, Fernandez-Leborans 2003). 彼らが宿主のアミ類に及ぼす影響についてはほとんど明らかにされていない。エロビオブシス類は宿主個体にしばしば去勢や脱皮抑制などの病理的影響を引き起こすことが報告されている (Shields 1994, Ohtsuka et al. 2003). また、北米コロンビア川河口に産するイサザアミの1種

*Neomysis mercedis* の個体群動態は、育房内に寄生するカイアシ類 *Hansenulus trebax* によって影響を受けていると指摘されている (Daly & Damkaer 1986, Heron & Damkaer 1986). このカイアシ類の寄生率は平均52%と極めて高く、宿主の卵、胚を食べ尽くすために宿主であるアミ類にとどまらず、高次栄養段階の魚類の個体群動態にも影響が及んでいる可能性が示唆されている (Daly & Damkaer 1986). 本稿ではアミ類の寄生生物のうち、特に繊毛虫類、エロビオブシス類、カイアシ類、等脚類に関する我々の未発表データも含めた最近の知見を中心に寄生生物ごとに紹介する。

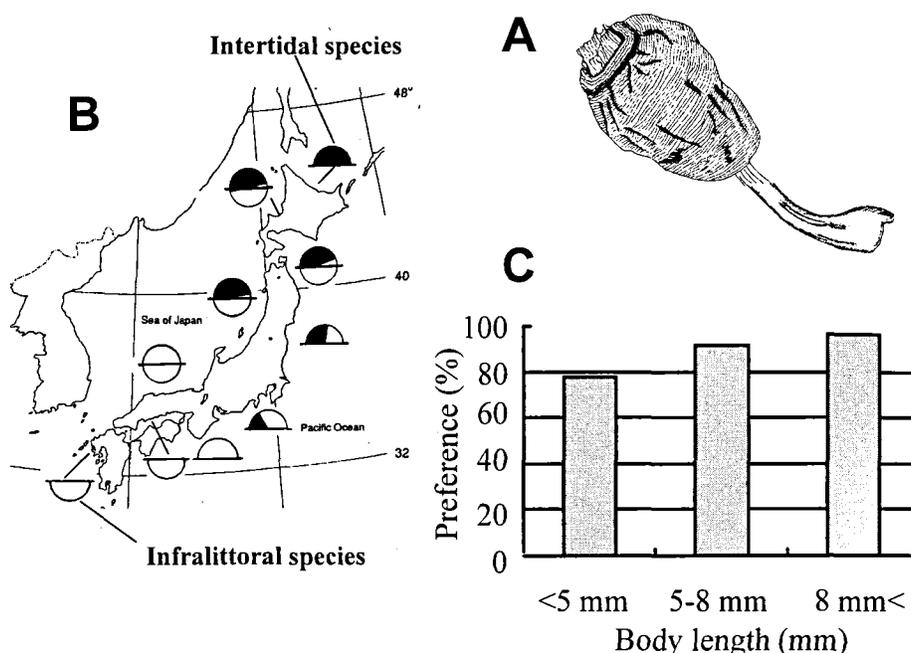


Fig. 1. A. Ectoparasitic peritrich ciliates on intertidal species of *Archaeomysis* in Japan. A. Whole cell (cell length ca. 0.04 mm); B. Infestation level of peritrich ciliates along the coast of Japan, #black and white areas indicating infestation and uninfestation, respectively; C. Overall preference of peritrich ciliates on different size categories of *Archaeomysis articulata* in Ishikari Bay (B: modified and extended from Hanamura (2004) by the addition of new data; original data mainly based on Hanamura & Nagasaki (1996)).

### 1. 繊毛虫類 (Ciliophora)

繊毛虫の後(隔)口垂綱 Apostomatida, 漏斗垂綱 Chonotrichia, 吸管虫亜綱 Suctorina, 縁毛亜綱 Peritrichia および異毛亜綱 Heterotrichia に属する種は甲殻類の寄生生物として大きなグループを構成しており, 最近の報告では漏斗, 吸管, 縁毛の3垂綱から500種近い寄生性繊毛虫がリストアップされている (Fernandez-Leborans & Tato-Porto 2000a, b, Fernandez-Leborans 2001). そうした中において, アミ類に寄生する繊毛虫の数は十脚類や等脚類などからの報告に比べてはるかに少なく, 同定が確実でないものを含めて, 上記3垂綱に属する10種程度が知られているだけである (Table 1). 繊毛虫の専門家が著しく少ないこともあって, 正確な同定はもとより, 見過ごされてきたことも多いものと推察される. このような背景を斟酌すれば, 今後研究の進展に伴ってまだまだ種数が増えることは間違いなさそうである.

Evans et al. (1981) はミシガン湖産 *Mysis relicta* と吸管虫 *Tokophrya* sp. の寄生について調査した. これがアミ類と寄生繊毛虫の相互関係の解明に踏み込んだ最初の報告と位置づけられる. 彼らの調査によれば, *M. relicta* に対する繊毛虫の寄生率は52~91%で, 寄生率に明瞭な季節性はなく, また宿主のサイズと寄生率の間に

も関連性は認められなかった. 繊毛虫の着生は付属肢に多いものの, 身体のどの部位でも付着する. 最近, Fernandez-Leborans (2003) はヨーロッパの北部に位置する三つの湖に生息する *M. relicta* と繊毛虫 (ボルティケラ属 *Vorticella*, デンドロソーマ属 *Dendrosoma*, トコフリア属 *Tokophrya*) の寄生関係を精査し, 背甲, 胸脚および第2触角が寄生を受けやすいことを明らかにすると同時に, 寄生率, 寄生数, 寄生部位および繊毛虫組成が湖ごとに異なることを指摘した. 地域毎に寄生状況に差が生じる要因として, *M. relicta* の地域個体群 (本種には遺伝的に異なるいくつかの地域群が存在するらしい) に特有な寄生関係が成立している可能性や繊毛虫の生理・生態特性が地理的に異なるなどの可能性を指摘したが, その実証は今後の研究に委ねられている.

北西太平洋では縁毛類 (Fig. 1A) が地域固有群であるアルケオミス属アミ類 *Archaeomysis* spp. を宿主として極めて繁栄を遂げていることが明らかになった (Hanamura & Nagasaki 1996). 寄生性繊毛虫にはエピスティリス科 Epistylididae とボルティケラ科 Vorticellidae と考えられる少なくとも2種の存在が確認できた (A. Warren 私信). このアルケオミス属と縁毛類の寄生関係は明瞭な地理的勾配をもち, 北方に向かって寄生率が高くなり, これとは逆に, 本州中部以西では全く寄

生がみられない。また、安定して寄生関係が成立するのはほぼ潮間帯性種 (*A. articulata*, コクボフクロアミ *A. kokuboi*, シキシマフクロアミ *A. vulgaris*) に限られ、地域に関係なく亜潮間帯性種 (ナミフクロアミ *A. japonica*) にはほとんど寄生しないことが明らかにされた (Fig. 1B)。アルケオミシス属アミ類の潮間帯・亜潮間帯性種は共に、昼間は堆積物中に潜むが、夜間は水中に飛び出して遊泳する (Takahashi & Kawaguchi 1997, Kaneko & Omori 2003, 花村 未発表)。一方、アルケオミシス属と同所的に生活するヒメスナホリムシ *Excirrolana chiltoni* やナミノリソコエビ *Eohaustorius japonicus* にはアミ類に寄生する繊毛虫がみられない。さらに、繊毛虫の寄生を受けたアルケオミシス属と同じ場所で採集されたイサザアミ類 *Neomysis* spp. には寄生が確認されなかった。このことから、海水が波打際を覆ったわずかな時間水中を泳ぎ回り、引き潮に合わせて堆積物中に戻る潮間帯性アルケオミシス類の特異な行動パターンが繊毛虫の生存に重要な意味をもっているものと考えられる。繊毛虫にとって利用しうる餌の種類やその量の多寡が寄生率の南北格差を生む要因となっているものと推察される。

石狩湾に生息する *A. articulata* に対する縁毛類の寄生を2年間にわたって追った結果、寄生率は年間を通じ49~100% (平均92%) と極めて高く、季節性のない周年現象であることが確認された (Hanamura 2000)。苫小牧でもほぼ同様な調査結果が得られている (Hanamura & Nakgasaki 1996)。これらの事実、繊毛虫の極めて高い環境耐性能力を実証するとともに、ほぼ100%近いアミが常に被寄生個体であるということから、繊毛虫が宿主の脱皮に伴って脱落した後、ごく短時間で再び新しい外皮に着生していることを示している。繊毛虫の寄生はすべてのサイズの個体で観察されたが、小型個体は中・大型個体に比べると個体あたりの寄生数が明らかに少ない (Fig. 1C)。また、雌に比べ雄も寄生した繊毛虫の数が少ない傾向が認められた。これは体長差に基づく付着基盤の大小に加え、脱皮間隔の長短がある程度関係しているものと思われる。ただし、育房内の卵および胚幼生には寄生が認められず、なんらかの付着防御機能が働いている可能性を示唆する。

繊毛虫が甲殻類に寄生すると、呼吸障害、視覚障害、遊泳能力低下やストレスなどを引き起こす場合がある (Green 1974, Couch 1983 ほか)。さらに、フランス南西部の砂浜海岸に生息するアミ類 *Schistomysis parkeri* と彼らに寄生する吸管虫 *Ophryodendron mysidacii* との間には餌 (粒子有機物) をめぐり競争の可能性が推察

されている (Fernandez-Leborans et al. 1996)。こうした悪影響が自然死亡率の上昇につながると、結果として宿主の個体群動態に大きな影響を及ぼす事態も生じる (例えば Nagasawa 1986)。アルケオミシス属に対する繊毛虫の影響を含めた相互の種間関係には不明な点が多い。少なくとも、繊毛虫の寄生によって石狩湾の *A. articulata* 個体群が深刻な影響を受けた明白な証拠は得られなかった (Hanamura 2000)。

アミに対する繊毛虫の付着部位に関して、例えば湖に住む *Mysis relicta* では体表面全体が付着基盤になる (Evans et al. 1981, Fernandez-Leborans, 2003)。これに対して、潮間帯に生息する *Archaeomysis* spp. では胸部および腹部付属肢を中心とした腹面に限られている。繊毛虫の種類は異なるが、潮間帯に生息するヒメスナホリムシでも寄生部位の腹面偏在が認められるので、絶えず流砂や波に洗われる波打ち際の物理環境と密接に関連する現象であることは間違いなさそうである。等脚類に外部寄生する繊毛虫の中には宿主ならびに着生部位特異性を示すものがあることが報告されている (Ólafsdóttir & Svavarsson 2002)。

繊毛虫の寄生はこれまで述べてきた湖沼および浅海性のアミ類にとどまらず、深海に生息する *Boreomysis arctica* の体表から漏斗類キロドコナ属 *Chilodochona* が発見されている (Fernandez-Leborans & Sorbe 1999)。これまで報告された限りでは、アミと繊毛虫の寄生関係はどちらかといえば冷水域でよく知られていた。熱帯域のアミから繊毛虫の寄生は全く報告されていなかったが、マレーシアのマングローブ汽水域から、縁毛類と思われる繊毛虫が寄生したアミ類が採集された (花村 未発表)。今後、繊毛虫とアミ類の種間関係を明らかにすると同時に、地理的分布にも注目すべきである。

## 2. エロビオプシス類 (Ellobiopsidae)

エロビオプシス類は分類上の位置が確定されていない寄生生物であるが、渦鞭毛藻類との近縁性が指摘されている (Whisler 1990)。カイアシ類、アミ類、クラゲノミ類、ヨコエビ類、オキアミ類などの浮遊性あるいは底生性甲殻類に外部あるいは外内部寄生することが知られている (Shields 1994)。アミ類からはタラソミクス属 *Thalassomyces* とエロビオキスティス属 *Ellobiocystis* の2属のエロビオプシス類が知られる (Shields 1994, Ohtsuka et al. 2003)。生活史については不明な点が多いが、渦鞭毛胞子が宿主に飲み込まれた後に組織内に移動して栄養を吸収しつつ、最終的には宿主外部に栄養部 (trophomere) が現れ、生殖部 (gonomere) を形成すると

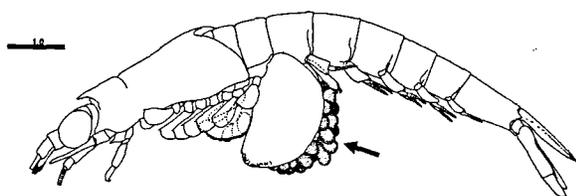


Fig. 2. Ellobiopsids (arrowed) infesting intersex individual of *Siriella japonica izuensis* collected from Hachijo Island, southern Japan (after Ohtsuka et al. (2003), citation permitted by the Plankton Society of Japan). Scale=1.0 mm.

考えられている (Shields 1994).

地中海, 北太平洋に広く分布する *Thalassomyces boschmai* については比較的知見が多い. 本種はアミ類 *Xenacanthomysis pseudomacropsis* (formerly *Acanthomysis* p.), *Pacificanthomysis nephrophthalma* (formerly *Acanthomysis* n.), *Haplostylus lobatus*, *Leptomysis gracilis*, *Meterythrobs robustus*, *Neomysis kadiakensis* の胸部, 腹部あるいは額角に寄生し, 時に宿主に対して寄生去勢をもたらす (Wing 1975, Shields 1994). アメリカ合衆国ワシントン州に産する *N. kadiakensis* に寄生する本種の寄生率は冬~春にかけては低く, 成体では 1~8%, 未成体では 1~21.5%であったが, 晩夏~秋ではそれぞれ 17%, 35%にまで達する (Wing 1975).

本邦においてアミ類に寄生するエロビオプシス類が最近初めて報告された. 八丈島産 *Siriella japonica izuensis* からエロビオキスティス属(?)に寄生された 2 個体のアミ類が確認され, そのうち 1 個体は通常の雌であったが, もう 1 個体は間性 (intersex) を示した (Ohtsuka et al. 2003). この間性個体は第 1 触角の雄性突起 (appendix masculina), 腹肢が発達することから基本的には雄であるものの, 育房様構造が胸部に形成されており, その内面にエロビオプシス類が寄生していた (Fig. 2). 寄生を受けていた通常の雌でも育房内面にエロビオプシス類の寄生が見られたことから, この間性の育房様構造はエロビオプシス類の寄生によって誘導された可能性がある. さらに, 間性個体の生殖巣は完全に退化し, 去勢されていた. なお, このエロビオプシス類の寄生率は 1.5%であった. この宿主と同時に採集された別な 3 種のアミ類には寄生は見られず, 宿主は *S. japonica izuensis* に限られていたので宿主特異性が高いかもしれない.

### 3. カイアシ類 (Copepoda)

シフォノストム目ニコテ科 (Siphonostomatoida; Nicothoidae) は様々な貝虫類, フクロエビ類, 十脚類に

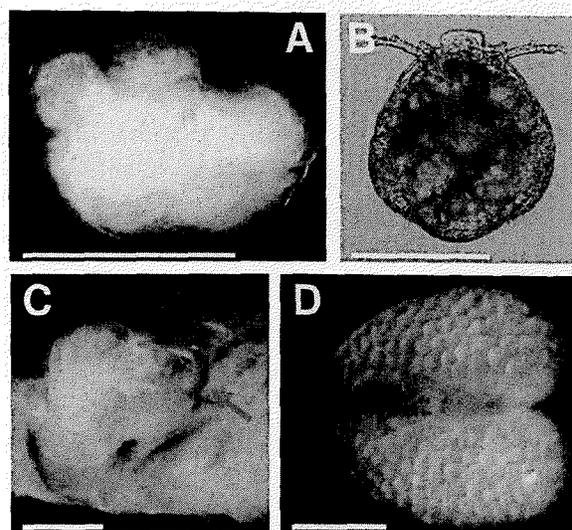


Fig. 3. Crustacean parasites within marsupium of *Siriella okadai* from Seto Inland Sea, western Japan. A. Nicothoid copepod *Neomysidion rahotsu*, mature female, habitus; B. *N. rahotsu*, male, habitus; C. Epicaridean isopod *Prodajus curviabdominalis*, female and male (arrowed), *in-situ*; D. *P. curviabdominalis*, female and male (arrowed), removed from marsupium. Scales=0.5 mm (A, C, D); 0.1 mm (B).

寄生する大きな分類群である. この仲間にはアミ類の眼柄や育房に寄生する種が知られている (Hansen 1897, Heron & Damkaer 1986, Ohtsuka et al. 2005), 本邦では研究はほとんどなされていない.

北米コロンビア川河口に生息する 2 種のアミ類 *Neomysis mercedis*, *Alienacanthomysis macropsis* の育房内に寄生する *Hansenulus trebax* の生活史, 寄生率の季節変化, 生態系への影響などが詳しく調査されている (Daly & Damkaer 1986, Heron & Damkaer 1986). これらの研究によれば, コペポディド幼体で孵化すること, 雄はコペポディド幼体から直接成体に変態する一方, 雌は蛹期 (pupal stage) と呼ばれるステージを少なくとも 2 期経てから成体に達すること, 各宿主への寄生率は平均 52%, 50%にも達すること, 前者の宿主では体長の増加とともに寄生率が増加する傾向があることを示した. また, 高頻度の寄生率から宿主のみならず宿主の捕食者である魚類群集にも影響が及んでいる可能性が示唆されている.

最近, 瀬戸内海産オカグヨアミ *Siriella okadai* の育房に寄生するニコテ科の新属新種 *Neomysidion rahotsu* が発見され, その成体雌雄, コペポディド幼体が詳細に記載された (Ohtsuka et al. 2005). 同所的に生息するコマセアミ *Anisomysis ijimai* などには寄生が見られないことから宿主特異性は高いと推定される. 雌は宿主の育

房内で必ず1個体寄生しており、成熟した雌の体長は0.6~1.9 mmで、宿主の前後・背腹軸と一致して育房内に納まっている (Fig. 3A)。矮雄は体長約0.1 mm、雌の体表かあるいは育房内壁に付着している (Fig. 3B)。矮雄は1雌当たり0~23個体が付着している。雌の体は成長に伴い著しく変形する。雌は球形の卵嚢を産出するが、この直径は約0.4 mmで宿主の卵径とほぼ一致する。これは貝虫類に寄生するニコテ科でBowman & Kornicker (1967)によって提唱された卵擬態(egg mimicry)に相当すると考えられる。アミ類、貝虫類は付属肢を使って育房内を活発にグルーミングするため、寄生虫の卵嚢が異物として認識されて排除されることを防ぐための進化的適応と推定されている (Bowman & Kornicker 1967, Ohtsuka et al. 2005)。カイアシ類の卵は、本科の複数の属で報告があるようにコペポディド幼体で孵化する。この幼体が宿主の腹部に付着後、脱皮して未成体に変態して宿主組織内に潜入する行動が観察された。潜入した未成体はやがて宿主の産卵が開始されると同時に育房内に出現した。どこから育房内へ出たかは不明であるが、このような特異的な行動はカイアシ類では初めて確認された。

後述するように、オカダヨアミにはニコテ科カイアシ類だけでなく、等脚類のアミヤドリムシ類 *Prodajus curviabdominalis* が育房内に寄生する。いずれも宿主の卵、胚を捕食する。この2種の寄生虫間では、宿主の育房という生息場所と卵・胚という餌資源を巡って競争があるものと推定される。一方、宿主の育房内からコペポディド幼体が発見されることもある。育房内にいる幼体が雄に変態するのか、組織内に潜入するのが必ず雌に変態するのか、性決定などのメカニズムはどのようになっているかなどの課題が残されている。

ニコテ科カイアシ類の雌が宿主の育房内に出現するのはアミヤドリムシ類が出現する時期 (8~11月)を除く12~7月であり、寄生率は最高18.2%に達した。北米産 *Neomysis mercedis* に寄生する *Hansenulus trebax* (平均寄生率57%: Daly & Damkaer 1986) に比較すると寄生率は著しく低い。

#### 4. 等脚類 (Isopoda)

多くのヤドリムシ亜目等脚類 *Epicaridea* が背甲、育房、腹部等に寄生することがこれまでに報告されている (Table 1)。我国からも育房内に寄生するプロダジュス属 *Prodajus* 2種が知られるが (Shiino 1943, Shimomura et al. 2005)、著者らの調査により、本属も含むアミヤドリムシ科 *Dajidae* の多くの未記載種が様々な分類群の

アミ類から発見されている (下村・大塚 未発表)。

最近、瀬戸内海産オカダヨアミ *Siriella okadai* に寄生するアミヤドリムシの1種 *Prodajus curviabdominalis* が発見され、その成体雌雄 (Fig. 3C, D)、エピカリディア幼生、クリプトニクスス幼生が詳細に記載され、予想される生活史や宿主上での特異的な行動についても報告された (Shimomura et al. 2005)。以下はこの研究の結果および我々の未発表のデータに基づいている。本種のエピカリディア幼生は成体雌の育房内から得られた。エピカリディア幼生は自由幼生で雌の育房から出たあと、エビヤドリムシ類で一般的に中間宿主として知られる浮遊性カイアシ類を探索するものと推定される。マイクロニクスス幼生は未発見であるが、通常カイアシ類上で生活を行い、やがてクリプトニクスス幼生に変態する (推野 1964 参照)。クリプトニクスス幼生は終宿主であるアミの腹部に口吸盤で付着し、寄生部位である育房が発達している場合はすぐに育房内に潜入するが、育房が未発達である場合には完成するまで背甲下に潜入してとどまる。変態した雌は付属肢の形態などが異なる五つのステージに区別され、少なくとも1回は脱皮すると考えられる。オカダヨアミの育房内では雌は必ず1個体しか存在せず、雌のみ入っているか、あるいは矮雄が1雌当たり1, 2個体、雌の腹部周辺に付着している。*P. curviabdominalis* においてもこの性比を維持するために寄生性等脚類でよく知られる性転換のメカニズムがあるかもしれない (Abe & Horiuchi 2000 参照)。育房内で雌は宿主の卵、胚を捕食して成長する。矮雄も口、肛門ともに機能的であると思われ、雌同様に摂食するかもしれない。成熟した雌は宿主の前後・背腹軸とすべて逆向きに、また宿主の育房の内部スペースにぴったりと納まっている。これは自らの再生産を最大にするためだけでなく、カイアシ類同様に宿主のグルーミングによる脱落防止の機能があるものと推定される。

*Prodajus curviabdominalis* の雌の季節的出現は非常に限定的で8~11月にほぼ限られている。2003年6月~2005年5月までの2年間の調査で、オカダヨアミの雌の育房への寄生率は最高19.0%に達した。このアミヤドリムシの成熟雌が寄生するとアミの卵、胚はすべて食べ尽くされ、宿主の再生産は完全に抑制されるものと考えられる。この寄生率は、アメリカ合衆国ニュージャージー州産 *Americamysis bogelowi* に寄生する *Prodajus bigelowiensis* の9~12% (8, 9月の最高寄生率) に比較すると高い (Schultz & Allen 1982)。なお、*P. bigelowiensis* は4~10月に宿主の育房内に出現することが報告されており、両種とも北半球産で季節的消長パターン

など類似点が多い。

瀬戸内海産オカダヨアミの雌の育房内には別の寄生虫であるニコテ科カイアシ類 *N. rahotsu* が存在することは前述した。カイアシ類とアミヤドリムシ類の2種の寄生虫が共通してオカダヨアミの育房というスペースと卵、胚という食物を利用している。*P. curviabdominalis*の雌の出現はほぼ8~11月に限られ、一方、カイアシ類はこれ以外の時季に出現し、一見すると季節的すみわけが起こっているような印象を与える。この2種の寄生虫が同一宿主個体に見つかることは極めてまれで、カイアシ類の雌が寄生していた129例中、たった2例であった。この場合、*P. curviabdominalis*は未成熟雌であったため、成熟するとカイアシ類はアミヤドリムシ類に捕食されてしまうのではないかと推測される。*P. curviabdominalis*がオカダヨアミを終宿主として利用する12月から翌年7月までの約8カ月間、おそらく中間宿主である浮遊性カイアシ類にマイクロスキュス幼生は寄生しているものと推測される。一方、ニコテ科カイアシ類はこのような中間宿主はもたない。このカイアシ類は卵からコペポディド期で孵化するが、体長約0.1 mmと小型で、体内に油球などは観察されないで、宿主にたどり着くまで長期間浮遊しているとは考えられない。実験室内では早ければ孵化後数時間以内(水温15°C)で宿主に付着することが観察されている。*P. curviabdominalis*の雌が宿主の育房内を占有している8~11月に、カイアシ類はどのような挙動を示すのかは現時点で不明である。今後、室内飼育などによりこのことを確認する必要がある。

結果的に瀬戸内海産オカダヨアミは年間を通してコンスタントに育房内に寄生虫が存在し、再生産が抑制されることになる。

#### 今後の課題

アミ類の寄生生物に関する研究は人々の関心が薄い分野であった。しかし、最近の研究はアミ類を取り巻く寄生現象は従来考えられていた以上に多様かつ普遍的現象であることが明らかになってきた。何よりもまず、この多様性の広がりや深さを明らかにするための研究を推し進めることが重要であろう。

アミ類と他の生物との間に寄生関係が成立する過程も殆ど全くわかっていない。アミ類を宿主とする寄生虫に限ったことではないが、宿主特異性もしくはその可能性を示唆する事例が数多く知られる。これが事実であれば、それぞれの寄生虫は一体どのようなメカニズムで宿主を特定するのだろうか? そうした機能が確立してき

た歴史的背景の解明も生物進化と生物群集の成り立ちを考える上で興味深い課題である。

寄生生物が宿主個体に及ぼす影響についても不明な点が多い。特に外部寄生生物の影響については、宿主と寄生生物双方の利益-不利益の正確な評価が必要である。この延長には、それぞれの個体群動態にとどまらず周辺の生物群を巻き込んだダイナミックな生物群集の動きへと連動している事実を忘れることはできない。さらに、アミ類を巡る寄生甲殻類2種の競合など、宿主も含めた三つ巴の生物関係が浮かび上がってきた。類似した現象は繊毛虫など他の寄生生物でも見られる可能性がある。自然現象の注意深い観察とともに、実験的手法を取り入れた検証がこれらの解明に不可欠である。

#### 謝辞

アミ類の学名、文献について貴重なご意見をいただいた村野正昭、福岡弘紀両博士には記して感謝申し上げます。なお、本研究の一部は学術振興会科学研究費補助金(Nos. 14560151, 16370039)によって実施された。

#### 引用文献

- Abe, K. & J. Horiuchi 2000. Reproductive strategy of an isopod *Onisocryptus ovalis*, parasitizing a bioluminescent mydocope ostracod *Vargula hilgendorfi*. *Hydrobiologia* 419: 191-197.
- Bowman, T. E. & L. S. Kornicker 1967. Two new crustaceans: the parasitic copepod *Sphaeronellopsis monothrix* (Choniostomatidae) and its mydocopid ostracod host *Parasterope pollex* (Cylindroleberidae) from the southern New England coast. *Proc. U.S. Nat. Mus.* 123: 1-27.
- Couch, J. A. 1983. Disease caused by Protozoa, pp. 79-111. In *The Biology of Crustacea. Vol. 6. Pathobiology* (ed. Provenzano, A. J. Jr.), Academic Press, New York.
- 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. Crust. Biol.* 6: 840-857.
- Evans, M. S., D. W. Sell & A. M. Beeton 1981. *Tokophyra quadripartita* and *Tokophyra* sp. (Suctorina) association with crustacean zooplankton in the Grate Lakes region. *Trans. Am. 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* Levén, 1869 (Mysidacea) from three lakes in northern Europe. *Crustaceana* 76: 1037-1054.
- Fernandez-Leborans, G. & J. C. Sorbe 1999. A new chonotrichid, protozoan, epibiont of a bathyal mysid from the Capbreton canyon (SE Bay of Biscay). *Cytobios* 100: 73-83.

- 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.
- Green, J. 1974. Parasites and epibionts of Cladocera. *Trans. Zool. Soc. London* 32: 417-515.
- Hanamura, Y. 2000. Seasonality and infestation pattern of epibiosis in the beach mysid *Archaeomysis articulata*. *Hydrobiologia* 427: 121-127.
- 花村幸生 2004. “波打ち際でアミ類とツリガネムシ類との関係をさぐる”. フィールドの寄生虫学 (長澤和也編著), 108-122. 東海大学出版会.
- Hanamura, Y. & K. Nagasaki 1996. Occurrence of the sandy beach mysids *Archaeomysis* spp. (Mysidacea) infested by epibiontic peritrich ciliates (Protozoa). *Crust. Res.* 25: 25-33
- Hansen, H. J. 1897. *The Choniostomatidae, a family of Copepoda, parasites on Crustacea Malacostraca*. Host and Son, Copenhagen, 206 pp.
- Heron, G. A. & D. M. Damkaer 1986. A new nicothoid copepod parasitic on mysids from northwestern North America. *J. Crust. Biol.* 6: 652-665.
- 今林博道 1980. 生物群集内における稚魚期および若魚期のヒラメの摂餌生態-I. 個体群の種間関係. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 46: 427-435.
- Kaneko, K. & M. Omori 2003. Diel and tidal migrations and predator-prey relationships of macrobenthic animals in intertidal sandy beaches, northern Japan. *Benthos Res.* 58: 43-49.
- 木曾克裕 1982. 平戸島志々岐湾におけるマダイ当歳魚個体群の摂餌生態-II. 食物を中心にみた生息場所の利用について. *Bull. Seikai Reg. Fish. Res. Lab.* 57: 31-46.
- Kiso, K. & Mohammad-Isa Mahyam 2003. Distribution and feeding habits of juvenile and young john's snapper *Lutjanus johnii* in the Matang mangrove estuary, west coast of Peninsular Malaysia. *Fish. Sci.* 69: 563-568.
- Mauchline, J. 1980. The biology of mysids and euphausiids. *Adv. Mar. Biol.* 18: 1-219.
- 村野正昭 1963. イサザアミ, *Neomysis intermedia* Czerniawsky の漁業生物学的研究 II. 食性について. *水産増殖* 11: 159-165.
- 村野正昭 1964a. イサザアミ, *Neomysis intermedia* Czerniawsky の漁業生物学的研究 III. 生活史, 特に生殖について. *水産増殖* 12: 19-30.
- 村野正昭 1964b. イサザアミ, *Neomysis intermedia* Czerniawsky の漁業生物学的研究 IV. 生活史, 特に成長について. *水産増殖* 12: 109-117.
- Nagasawa, S. 1986. The peritrich ciliate *Zoothamnium* attached to the copepod *Centropages abdominalis* in Tokyo Bay waters. *Bull. Mar. Sci.* 38: 553-558.
- Ohtsuka, S., G. A. Boxshall & S. Harada 2005. A new genus and species of nicothoid copepods (Crustacea: Copepoda: Siphonostomatoida) parasitic on the mysid *Siriella okadai* Ii from off Japan. *Syst. Parasitol.* 62: 65-81.
- Ohtsuka, S., T. Horiguchi, Y. Hanamura, K. Nagasawa & T. Suzaki 2003. Intersex in the mysids *Siriella japonica izuensis* Ii: the possibility it is caused by infestation with parasites. *Plankton Biol. Ecol.* 50: 65-70.
- Ohtsuka, S., H. Inagaki, T. Onbé, K. Gushima & Y. H. Yoon 1995. Direct observations of groups of mysids in shallow coastal waters of western Japan and southern Korea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 123: 33-44.
- Ólafsdóttir, S. H. & J. Svavarsson 2002. Ciliate (Protozoa) epibionts of deep-water asellote isopods (Crustacea): pattern and diversity. *J. Crust. Biol.* 22: 607-618.
- Schultz, G. A. & D. M. Allen 1982. *Prodajus bigelowiensis*, new species (Isopoda: Epicaridea: Dajidae) parasite of *Mysidopsis bigelovi* (Mysidacea) from coastal New Jersey, with observations on infestation. *J. Crust. Biol.* 2: 296-302.
- Shields, J. D. 1994. The parasitic dinoflagellates of marine crustaceans. *Ann. Rev. Fish. Dis.* 4: 241-271.
- Shiino, S. 1943. On *Prodajus bilobatus*, a new species of the family Dajidae (Epicaridea, Isopoda). *J. Shigenkagaku Kenkyusyo* 1: 115-118.
- 椎野季雄 1964. 動物系統分類学 7 (上). 節足動物 (I) 総説・甲殻類. 中山書店, 312pp
- Shimomura, M., S. Ohtsuka & K. Naito 2005. *Prodajus curvi-abdominalis* n. sp. (Isopoda: Epicaridea: Dajidae), an ectoparasite of mysids, with notes on morphological changes, behaviour and life cycle. *Syst. Parasitol.* 60: 39-57.
- 高橋一生 2004. 淡水・沿岸域におけるアミ類の摂餌生態 (総説). 日本プランクトン学会報 51: 46-72.
- Takahashi, K. & K. Kawaguchi 1995. Inter- and intraspecific zonation in three species of sand-burrowing mysids, *Archaeomysis kokuboi*, *A. grebnitzkii* and *Iiella ohshimai*, in Otsuchi Bay, northeastern Japan. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 116: 75-84.
- Takahashi, K. & K. Kawaguchi 1997. Diel and tidal migrations of the sand-burrowing mysids, *Archaeomysis kokuboi*, *A. grebnitzkii* and *Iiella ohshimai*, in Otsuchi Bay, northeastern Japan. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 118: 95-107.
- Tattersall, W. M. & O. S. Tattersall 1951. *The British Mysidacea*. The Ray Society, London, 460 pp.
- Whisler, H. C. 1990. Ellobiopsida, pp. 715-719. In *Handbook of Protista* (eds, Margulis, L., J. O., Corliss, M. Melkonian, & D. J. Chapman). Jones and Bartlett Pub., Boston.
- Wing, B. L. 1975. New records of Ellobiopsidae (Protista (incertae sedis)) from the North Pacific with a description of *Thalassomyces albatrossi* n. sp., a parasite of the mysid *Stilomysis major*. *Fish. Bull.* 73: 169-185.

2005年10月16日受付, 2006年1月20日受理