

総説

進化過程から見たカイアシ類の生態学的ニッチ

米田壮汰*§・徳弘航季*

The ecological niches of copepods from an evolutionary perspective

Sota Komeda*§ and Koki Tokuhira*

要約: カイアシ類は昆虫類に匹敵するほどのバイオマスを有する主要な分類群であり、水産生物の餌料や環境指標として利用される一方で、寄生・共生性種による病害が水産業に甚大な経済被害をもたらしている。カイアシ類には多様な生態学的ニッチの分類群が混在しており、各々が異なる生態系サービスをもたらしている。しかしカイアシ類の進化過程は複雑であり、生態学的ニッチの分類群網羅的な理解は難しい。そこで本総説では、カイアシ類の食性、寄生・共生への特化および分布の三側面に注目し、進化に伴う生態学的ニッチの切り替えパターンを整理した。食性の進化には方向性が認められ、粒子食性から肉食性またはデトリタス食性への切り替えが複数の系統で独立に生じているが、その逆方向の進化は報告されておらず、進化的制約が存在することが示唆される。自由生活性から寄生・共生性への進化は少なくとも14回起こっている一方で、逆方向の進化はCyclopoida目の一部分類群のみに限定されている。分布については、陸水域と海水域、漂泳区・近底層・底生区といった空間的区分に加え、高濁度環境、視覚的環境、貧栄養環境などへの多様な適応が確認された。これらの食性・宿主・分布に関するニッチは機能形態、生活史、生理的特徴と密接に対応している。

キーワード: カイアシ類培養, 機能形態, 魚類寄生虫, 進化的傾向, 生息地ニッチ

Abstract: Copepods are one of the most dominant animal taxa on Earth, with a biomass comparable to that of insects. They play key ecological and economic roles as fish food and environmental indicators, while parasitic species cause significant economic losses to fisheries. Therefore, it is essential to develop a taxon-specific understanding of both positive and negative ecosystem services provided by copepods. However, repeated niche shifts throughout their evolutionary history have made this task challenging. This review synthesizes the evolutionary patterns of copepod niches in three key aspects: feeding strategy, specialization toward parasitism or symbiosis, and distribution. The evolution of feeding modes shows a clear directionality: transitions from suspension-feeding to carnivory or detritivory have occurred independently in multiple lineages, whereas reversions have not been reported, implying evolutionary constraints. Transitions from a free-living lifestyle to parasitic or symbiotic one have occurred at least 14 times, with exceptive reversals only in the order Cyclopoida. Copepods show adaptive radiation according to habitat niches in response to various environmental conditions, including turbidity, light intensity, and oligotrophy in addition to basic separation among pelagic, benthic, and hyperbenthic realms. Ecological niches related to feeding, host association, and distribution are closely correlated with copepod functional morphology, life history, and physiology.

Key words: copepod cultivation, evolutionary trend, fish parasites, functional morphology, habitat niche

まえがき

カイアシ類は水圏のほぼ全域に出現し、昆虫類と同等以上のバイオマスを有する、地球上で最も

優占的な動物の一つである。Drago *et al.* (2022) は海洋漂泳区の深度0-500mに出現する浮遊性カイアシ類の総バイオマスを0.143PgCと推定しており、これは陸上の節足動物の総バイオマス0.150

(2025年10月28日受付, 2026年1月16日受理)

* 公益財団法人海洋生物環境研究所 中央研究所柏崎支所 (〒945-0017 新潟県柏崎市荒浜四丁目7番17号)

§ E-mail: komeda@kaiseiken.or.jp

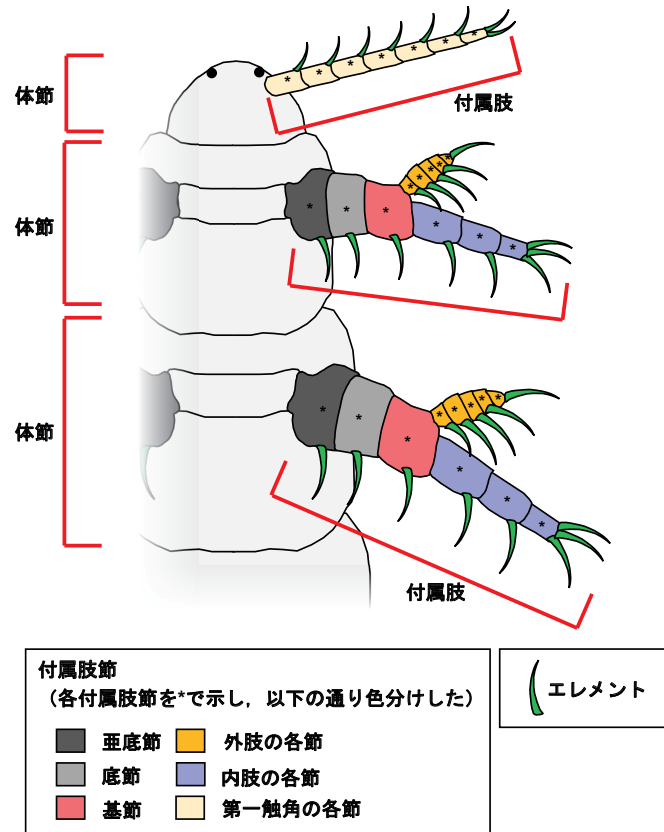
PgC (Rosenberg *et al.*, 2023) に匹敵する。カイアシ類は食物網の基盤を支える鍵分類群であり、海洋の物質循環機構の一つである生物ポンプに対しても無視できない影響を及ぼしている (Mauchline, 1998; Sasaki *et al.*, 1988)。ただし、その食性により食物網や生物ポンプでの機能は大きく異なる (大塚・西田, 1997)。さらに、カイアシ類は魚類などの主要な餌生物であることから水産方面でも注目される一方で、一部の種は仔稚魚や稚ナマコを捕食して水産有用種の初期減耗を引き起こすことがある (Bailey and Yen, 1983; 小林・山口, 2011)。また、寄生性カイアシ類は魚類などの病害生物として水産業に深刻な経済的損失をもたらす、その影響は年間4億8千万ドルに達すると推定されている (Costello, 2009)。このように、カイアシ類には生態系および経済活動に対して相反する影響を及ぼす多様な分類群が含まれている。

現在までに世界中で、海産と陸水性、自由生活性と寄生・共生性を合わせて14,000種以上のカイアシ類が報告されており、これらすべての生態に関する網羅的解明は困難である。そのため、系統解析に基づく進化過程の推定により、カイアシ類全体の生態学的ニッチを俯瞰する試みが進められてきた。しかし、異なる系統が独立して類似した形質を獲得する平行進化が頻繁に起こるため、その理解は容易ではない。その一例として Bernot *et al.* (2021) は、カイアシ類において自由生活性から寄生・共生性への切り替えが少なくとも14回生じたことを推定している。本総説ではカイアシ類における生態学的ニッチの切り替えを食性・分布の観点から整理し、さまざまな系統に共通して確認される進化パターンを抽出する。これにより、カイアシ類の生態系における機能的役割、水産生物の餌料としての利用可能性、および水産生物への食害・病害リスクに関して、理解の促進が期待される。

進化的傾向

カイアシ類の進化過程を考える上では、共通祖先の形質を把握し、派生形質を区別することが重要である。Huys and Boxshall (1991) は、カイアシ類の祖先形質と派生形質の判定基準を提示し、共通祖先の形質を推定するとともに、系統解析の基礎的手法を確立した。彼らはカイアシ類の進化について、「体節の融合」、「付属肢の減少」、「付属肢節の融合」、「エレメント (付属肢から生じる相同器官で、柔軟なものは刺毛、強固なものは棘と呼称される) の減少」といった傾向があると仮定した (体節, 付属肢, 付属肢節, エレメントについては、第1図を参照のこと)。この仮定は「相同器官の数は進化の過程で増加することは稀であり、むしろ減少する傾向にある」という経験則に基づく。このような進化における不可逆性はドロの法則 (Dollo's law) と呼ばれ、古くから指摘されてきた (Dollo, 1893)。例えば昆虫類では歩脚が3対以下、四肢動物では肢が2対以下であり、奇形個体を除き増加しない。節足動物には機能分化していない同形の付属肢を多数形成する分類群があるが (Koenemann *et al.*, 2006)、カイアシ類のような付属肢の機能分化が進んだ分類群では、付属肢数の上限に進化的制約が生じると考えられる。しかし、Huys and Boxshall (1991) 自身も示している通り例外があり、進化過程においてカイアシ類のエレメントが増加する場合もある。

カイアシ類の祖先は沿岸域の近底層(海底直上)で自由生活を行う粒子食者であると考えられており (Huys and Boxshall, 1991)、その後生息域や食性を広げ、また寄生・共生生活を行うものをも派生させた。この過程で、カイアシ類は機能形態を変化させ、新たな生態学的ニッチに適応してきた。しかし、この過程で付属肢やエレメントの構成を単純化させた分類群は、複雑な構成を必要とする生態学的ニッチに戻るものが困難となる。



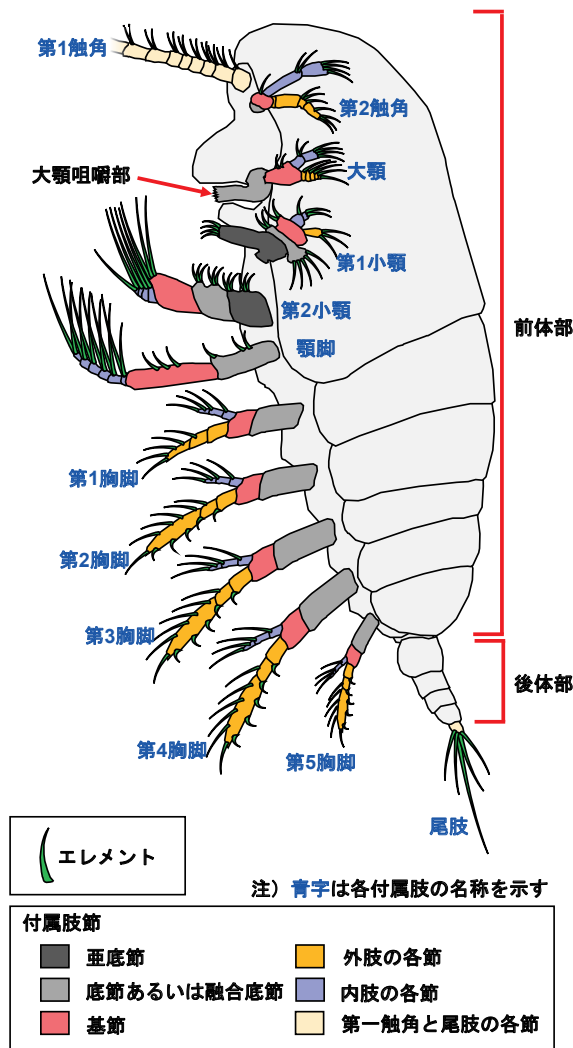
第1図 体節，付属肢，付属肢節，エレメントの概説（カイアシ類は付属肢の構造が複雑であるため，架空の節足動物の模式図を示す）

自由生活性カイアシ類の食性と形態的特徴

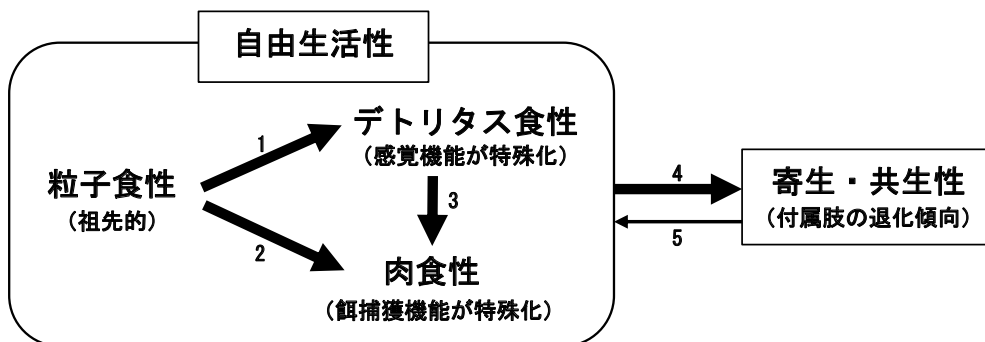
食性の進化的傾向 自由生活性カイアシ類の食性は、一般に粒子食性、肉食性、デトリタス食性の3群に大別される（大塚・西田, 1997）。粒子食性はかつて濾過食を行うと考えられてきたが、10 μm未満の餌粒子を個別に感知した後、第2小顎と顎脚（カイアシ類の基本形態と付属肢等の名称を第2図に示す）の動作を切り替え、周囲の水ごと口元に移動させる懸濁物食を行っていることが明らかとなった（Price *et al.*, 1983; Tiselius *et al.*, 2013）。粒子食者は、懸濁物食に加えて、カイアシ類幼生を含む動物プランクトンの肉食や糞粒などのデトリタス食をも併用しており、多様な摂食法の組み合わせによって、様々な餌資源を併用している。その一方で、肉食者は大型で運動性の高い餌（他の動物プランクトンや仔稚魚など）に、デトリタス食者は大型かつ不動の餌（遺骸・糞粒・脱皮殻など）に特化している。カイアシ類における粒子食性は祖先的な食性であり、多くの肉

食性およびデトリタス食性の分類群を派生させている（第3図の矢印1と矢印2）。例えば、Calanoida目では各上科内で独立して、粒子食性から肉食性への切り替えが起こっている（平林, 2015）。一方で、肉食者やデトリタス食者から粒子食者へ戻る例は報告されておらず、進化的制約が示唆される。これは、肉食者やデトリタス食者では第2小顎や顎脚のエレメントが著しく減少・変形しており、粒子捕獲に必要な構造の再獲得が難しいためと考えられる。

粒子食性から他食性への切り替えに加え、デトリタス食性から肉食性への切り替えが示唆されている（第3図の矢印3）。一般にはデトリタス食性として知られるCalanoida目Bradfordian科群（Markhaseva *et al.*, 2014; Laakmann *et al.*, 2019）のうち、*Cornucalanus*属は第2小顎や顎脚に後述するような肉食性の特徴を備えており、運動性のある餌の捕獲への特化と考えられている（Arashkevich, 1969）。



第2図 カイアシ類の基本形態の概説（正確に描画すると付属肢が重なり見えない部位が生じるため、付属肢を縮小し一部のエレメントを省略した架空のカイアシ類の模式図を示す）

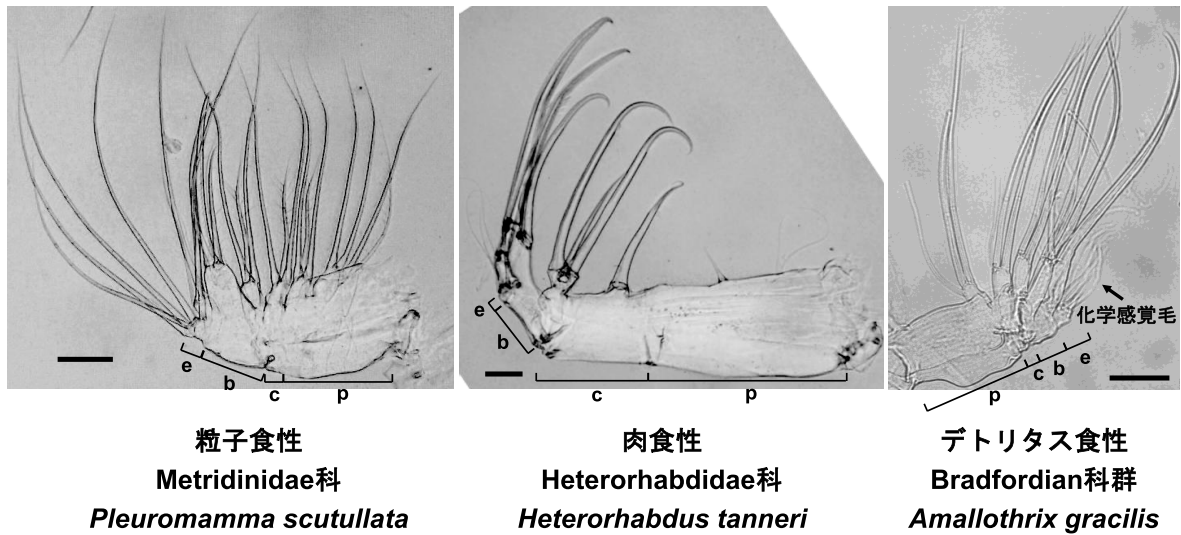


第3図 カイアシ類の食性・生活様式の進化に見られる方向性

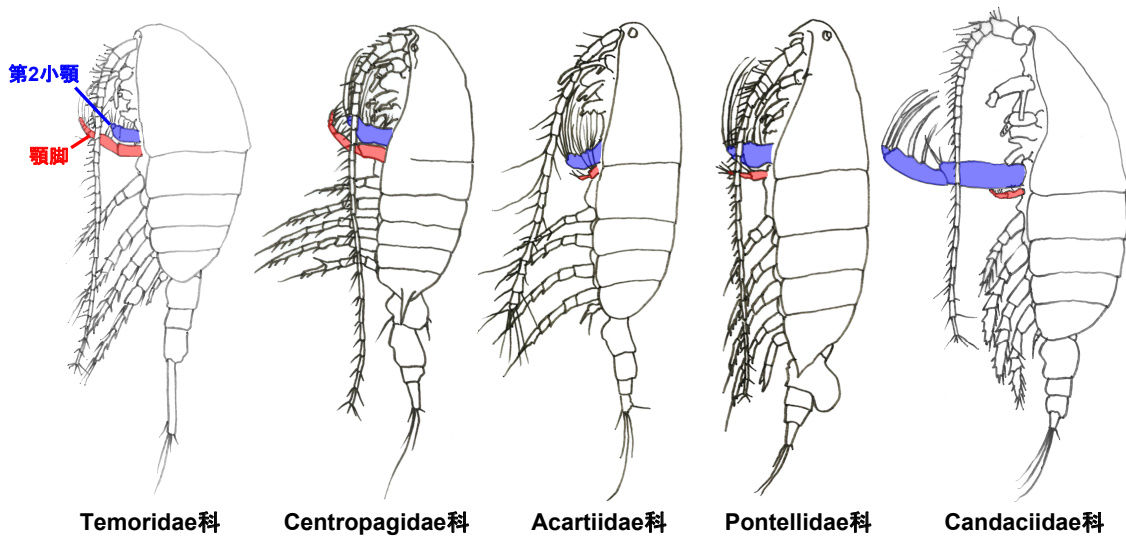
肉食への特化と形態変化 粒子食性から肉食性への切り替えは、餌捕獲に關与する第2小顎および顎脚の特殊化を伴う（第4図）。典型的な変化としては、基節の伸長、エレメントの減少、残存エレメントのクチクラ肥厚が挙げられる（Arashkevich, 1969; 平林, 2015）。また、エレメント表面の装飾が変化し、粒子食者にみられる小刺毛（エレメントの表面に生じる毛状構造）が消失するとともに、鋸歯や吸盤などの餌の保持力を向上させる構造が生じる場合がある（Matsuura and Nishida, 2000）。肉食者では大顎の咀嚼部（大顎咀嚼部の位置を第2図に示す）にも大型の餌への適応がみられ、背

側歯（dorsal teeth）が縮小し他の歯が鋭利となる（Ohtsuka *et al.*, 1997）。さらに、Heterorhabdidae科の一部の属では腹側歯（ventral tooth）に開孔し、そこに分泌腺が達することから、毒牙として機能していると考えられている（Nishida and Ohtsuka, 1996; Kaji *et al.*, 2019）。

Calanoida目Centropagoidea上科の一部では第2小顎の肥大と顎脚の縮小が起こり、粒子食や肉食の様式が異なる。本上科に属する主要な科の形態を第5図に示す。Temoridae科では第2小顎と顎脚が他上科の粒子食者と似ており、祖先的な形質を留めている。Centropagidae科では、顎脚は祖先的



第4図 Calanoida目カイアシ類の第2小顎の食性間比較
(スケールバーは100 μm) (p: 亜底節, c: 底節, b: 基節, e: 内肢)



第5図 Calanoida目Centropagoidea上科の科間での形態比較 (図はSars (1903, 1924) を改変)

形質を留めているものの、第2小顎が大型化している。Acartiidae科、Pontellidae科およびCandaciidae科では顎脚が縮小し、科間で第2小顎の形態が異なる。平林（2015）はこれら顎脚が縮小した科について、第2小顎のみを著しく発達させることでの肉食への適応を指摘している。Temoridae科、Centropagidae科およびAcartiidae科は典型的な粒子食者であるが、Pontellidae科はより肉食に特化しており、多様な動物プランクトンや仔稚魚を捕食するほか、サンゴ類の卵を摂食することもある（Lillelund and Lasker, 1971; Ohtsuka and Onbé, 1991; Hakim *et al.*, 2025）。Candaciidae科では消化管内から尾虫類が確認されており、ゼラチン質動物プランクトンを第2小顎で捕獲すると考えられている（Ohtsuka and Onbé, 1989）。

デトリタス食への特化と形態変化 デトリタス食への適応は、主として感覚機能の特殊化を伴う。この傾向はCalanoida目Bradfordian科群で顕著であり、第2小顎内肢のエレメントが、全て特殊な化学感覚毛へと変形している（第4図右）（第2小顎内肢の位置については第2図を参照のこと）（Bradford, 1973）。粒子食者ではこれらエレメントが細く、内部には数本の繊毛があるが（Paffenhöfer and Loyd, 2000）、Bradfordian科群ではこのエレメントが太くなり、内部の繊毛が数百本まで増加している（Nishida and Ohtsuka, 1997）。また先端部に特異な形状の開口部を持つ毛筆状刺毛や、浸透性を持つ薄いクチクラで覆われた虫状刺毛など、エレメントの形状も多様化している。第2小顎内肢のエレメントは、粒子食者では餌の捕獲と感知の両方に機能するとされている（Tiselius *et al.*, 2013）。一方でBradfordian科群のこれらエレメントは短く柔軟であるため、餌捕獲には機能せず、感覚機能のみに特化していると考えられる。

Bradfordian科群の一部では、化学感覚毛に加えて光感受器も発達しており、発光性のビブリオ科細菌が消化管内に卓越している（Komeda *et al.*, 2025）。このことから、餌デトリタスに付着している細菌の発光を、光感受器で感知していると考えられている。消化管が特殊化する場合もあり、looped gutと呼ばれる伸長した消化管や、盲嚢状の構造などが知られる（Nishida *et al.*, 1991, 2002）。

Bradfordian科群のデトリタス食への特殊化の顕

著な例として、*Cephalophanes*属が詳細に研究されている。本属の光感受器は半パラボラ状構造を備え、光感受部へ光を反射させる（Nishida *et al.*, 2002）。消化管内にはクチクラの断片が含まれており、甲殻類プランクトンの遺骸や脱皮殻を利用していると考えられている。Hirano *et al.* (2024) は消化管前方の盲嚢状構造の内部からキチン質を含む溶解物を報告しており、さらに同属からキチン質分解細菌を単離している。これらの知見から、クチクラ消化への共生細菌の利用が示唆されている。

寄生・共生への生活様式の移行と形態変化

自由生活と寄生・共生の切り替え 寄生・共生性カイアシ類では体形の著しい変化が見られ、付属肢が縮小あるいは欠失する例が多い。しかし、幼生期や感染期、配偶者探索時などの一時的な浮遊時期を持つ場合や、宿主上の移動を行う場合は、移動能力を備えた付属肢を備えている（Ohtsuka *et al.*, 2009）。カイアシ類の系統解析では、自由生活性から寄生・共生性への少なくとも14回の切り替えが示唆されている（第3図の矢印4）（Bernot *et al.*, 2021）。寄生・共生性は自由生活に必要な付属肢やエレメントを喪失しているため、自由生活性に戻ることは困難と考えられるが、例外としてCyclopoida目の一部（Oncaeidae科、Sapphirinidae科、Corycaeidae科など）は寄生・共生性から自由生活性へ回帰したと考えられている（第3図の矢印5）（Khodami *et al.*, 2019; Bernot *et al.*, 2021）。これらの自由生活性に回帰した科では尾虫類ハウスに付着する例や、ヒドロクラゲ類の体内に侵入する例が知られており、大型のゼラチン質動物プランクトンに付着する、寄生者に近い特性を有している（Ohtsuka *et al.*, 1993; Gasca *et al.*, 2007; Bernot *et al.*, 2021）。

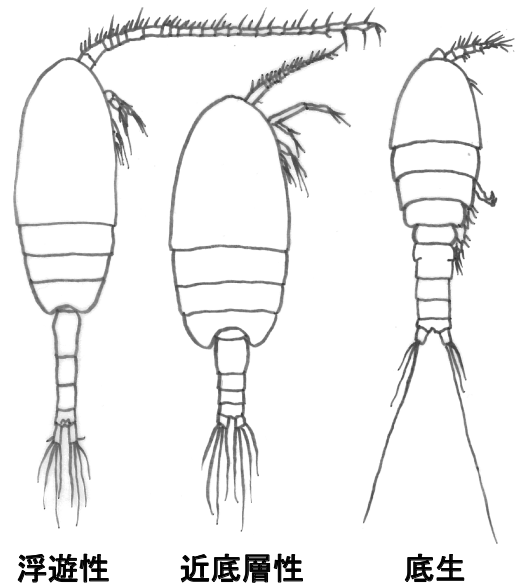
機能形態による寄生・共生への特化 寄生・共生性カイアシ類は、付属肢やエレメントを増やすことなく、外骨格クチクラの変形によって特殊な機能形態を実現している。Siphonostomatoida目Caligidae科は体の前半が吸盤状に変形しており、陰圧を利用して魚類に付着する上、付属肢の動作により吸着を解除することが可能である（Ohtsuka *et al.*, 2021）。さらに本科の*Caligus*属は頭部に1対の補助吸盤（lunule）を備え、魚類への吸着を容

易にしている。この補助吸盤は頭部前縁のクチクラの変形であることが知られている (Kaji *et al.*, 2012)。Siphonostomatoida目Pennellidae科では成体が終宿主への感染期であり、初期の雌成体は遊泳能力を持った付属肢を持つ。この雌成体は宿主に辿り着いた後、脱皮を一度も経ずに、腹部クチクラの折り畳み構造を引き延ばすことで成長する (Smith and Whitfield, 1988)。カイアシ類は成体になった後、脱皮成長を行うことができないため、代替手段として特殊なクチクラ構造を進化させたものと考えられる。Pennellidae科の分子系統解析では、祖先的な属では後期成体の体節構造が残っているが、より派生的な属では胸節の融合および固着器の発達が起こり、一部の属では卵嚢がコイル状構造になることも知られている (Yumura *et al.*, 2022)。これらの特殊化によって、宿主から虫体や卵嚢が脱落しにくくなり、遊泳力の高い魚類にも寄生できるようになったことが示唆されている。

生息地ニッチの変化と形態変化

底生区・漂泳区・近底層 カイアシ類は水圏のほぼ全環境に進出しており、陸域では湖沼や河川のみならず地下水、温泉水、植物の葉上の水溜まり、土壌からも報告されており、海洋では沿岸から外洋深海までの全水深に出現する (Boxshall and Halsey, 2004)。各水圏環境においても、漂泳区で浮遊生活を行う浮遊性、海底の表面や堆積物の間隙、藻類の表面で生活する底生に加え、底生区の直上のみ分布する近底層性が混在している。近底層性の各種はドレッジ、そりネットなどにより海底直上の数十cm以内を曳航した場合や、夜間に集魚灯を使用した場合には採集されるが、通常プランクトンネット採集ではほぼ確認されない。

祖先的形質を多く残しているPlatycycloidea目およびCalanoida目Pseudocyclopoidea上科が沿岸近底層に分布していることから、カイアシ類の起源は沿岸近底層と考えられている (Bradford-Grieve, 2002)。近底層性の分類群には、前体部が太く、後体部が短く、第1触角が短い傾向が見られる (第6図中央) (前体部、後体部および第1触角の位置を第2図に示す)。ただし、浮遊性の分類群と形態的に酷似する場合もある。近底層に特化した機能形態の一例として、Calanoida目Arietellidae科の一



第6図 浮遊性、近底層性、底生カイアシ類の形態比較 (図はSars (1903, 1911) を改変)

部に見られる、左第1触角の伸長と左体側の扁平化による左右非対称性が挙げられる。この分類群は、体の左側面を海底に向け、左第1触角を海底に沿わせながら移動することが知られている (Ohtsuka and Mitsuzumi, 1990)。

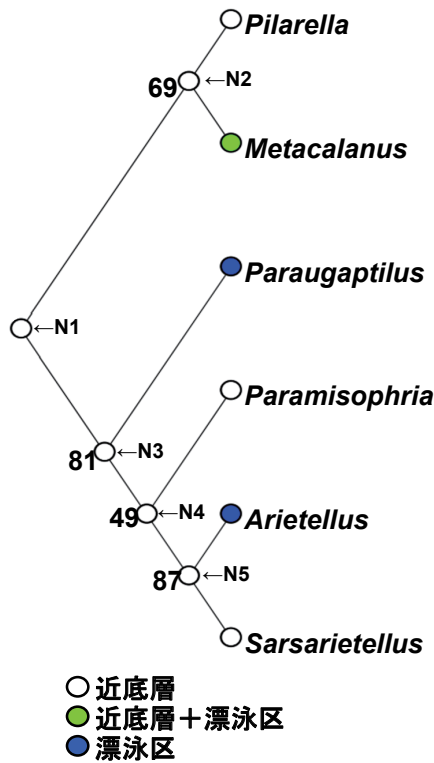
浮遊性の分類群では第1触角が伸長し、前体部が細くなる傾向にある (第6図左)。Pseudocyclopoidea上科以外のCalanoida目では、第1触角の化学感覚毛の数が雄成体で雌成体よりも多くなるのが知られており、三次元的な空間である漂泳区において配偶者探索を効率化するための適応と考えられている (Bradford-Grieve, 2002)。底生種では体全体が細長くなるか (第6図右)、海藻表面に付着しやすい縦扁形になるのが一般的である。

近底層から漂泳区や底生区への進出は体形の変化を伴うが、エレメントの減少を条件とはしていない。そのためか、粒子食性から肉食・デトリタス食性、自由生活性から寄生・共生性への進化に見られるような不可逆性は確認されない。更には、各科内でこれら生息地ニッチの切り替えが独立して起こっていることが知られている。Calanoida目のAetideidae科やBradfordian科群において近底層性と浮遊性の属が混在しており、複雑な生息地ニッチ転換が生じた可能性がある (Bradford-Grieve, 2002; Komeda and Ohtsuka, 2020)。またHarpacticoida目のAegisthidae科、Ectinosomatidae科、Miraciidae科、Tisbidae科では底生と浮遊性の属が

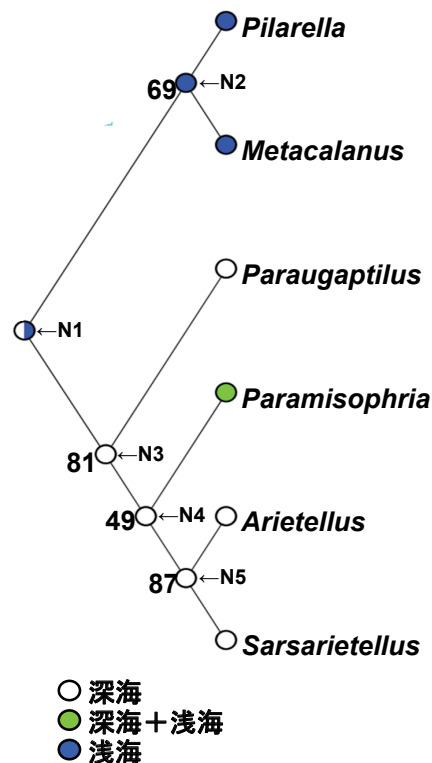
混在しており，各科内で独立して底生区から漂泳区への進出が起こったと考えられている (Khodami *et al.*, 2020; Komeda *et al.*, 2024)。

Calanoida目Arietellidae科では，科内での生息地ニッチの適応放散過程が詳細に調べられているので詳述する。Komeda *et al.* (2021) は分子系統解析に基づく議論を行っているが，厳密な祖先形質推定までは実施されていない。そこでKomeda *et al.* (2021) の分子系統樹を基に，新たにMesquite ver. 3.70 (Maddison and Maddison, 2015) による祖先形質推定を行った結果を第7図と第8図に示す。図中の系統樹中の円の色は，共通祖先の生息地ニッチの推定結果を表す。本科の共通祖先は近底層性であり，50%の確率で浅海性，50%の確率で深海性と計算された (第7図のN1)。なおSoh *et al.* (2013) の形態に基づく系統解析では，本科の共通祖先は深海性と推定されている。そのため，

本科の起源を深海近底層と仮定して議論を進める (第8図のN1)。共通祖先から派生した2系統のうち片方は浅海近底層に移動し (第7図および第8図のN2)，*Pilarella*属と*Metacalanus*属を派生させたと見られる。これら2属は主に浅海近底層に分布するが，*Metacalanus*属は漂泳区に出現する場合もある。共通祖先から派生したもう片方の系統は深海近底層に留まった後 (第7図および第8図のN3)，*Paraugaptilus*属を派生させて深海漂泳区に進出し，*Paramisophria*属を派生させて分布を浅海近底層まで広げ，さらには深海近底層に留まる*Sarsarietellus*属と深海漂泳区に進出する*Arietellus*属を派生させたと推定される。このように，単一の科の内部においても異なる生息地ニッチへの進出が複数回起こっており，カイアシ類の生息地ニッチ転換は極めて複雑な様相を呈している。

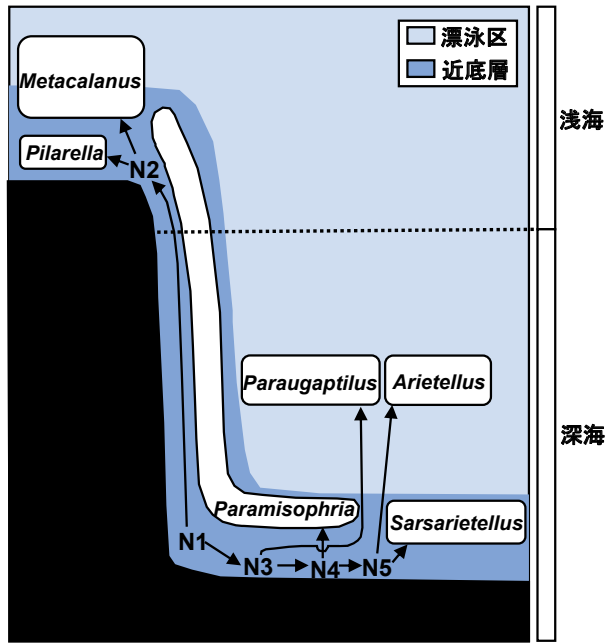


近底層・漂泳区間の移動



浅海・深海間の移動

第7図 Komeda *et al.* (2021) の分子系統解析に基づく，Calanoida目Arietellidae科の生息地ニッチの祖先形質推定 (系統樹上の数値はBootstrap値を示す)



第8図 第7図の解析に基づくCalanoida目Arietellidae科の生息地ニッチの適応放散過程（図中のN1-5は第6図中の分岐N1-5との対応関係を示す）

外洋表層・高濁度環境・貧栄養環境 光量が多い浅海や水深の浅い陸水は、植物プランクトンによる基礎生産が顕著であり、カイアシ類にとって好適な餌環境と見なすことができる。しかし視覚的捕食者による被食リスクが高いため、この環境を利用できる分類群は限られている。これらの視覚的環境に対する浮遊性カイアシ類の適応過程は分類群毎に異なっている。Lenz (2012) は昼間の外洋表層において、神経にミエリン鞘と呼ばれる脂質性の絶縁膜を持つ分類群が優占することを指摘している。ミエリン鞘を有する神経は伝導速度が速く、迅速な逃避反応が可能であることが報告されている (Lenz *et al.*, 2000)。神経にミエリン鞘を持たないCalanoida目Metridinidae科は、夜間に外洋表層の餌資源を利用し、昼間は深海に移動する日周鉛直移動を行うことで、視覚的捕食者を避けている (Hattori, 1989)。なお、Cyclopoida目のOithonidae科、Oncaeidae科、Corycaeidae科などは神経にミエリン鞘を持たないにも関わらず、昼間の外洋表層に出現する。これら分類群は体サイズを小型化することで視覚的捕食者を避けていると考えられている (Lenz, 2012)。

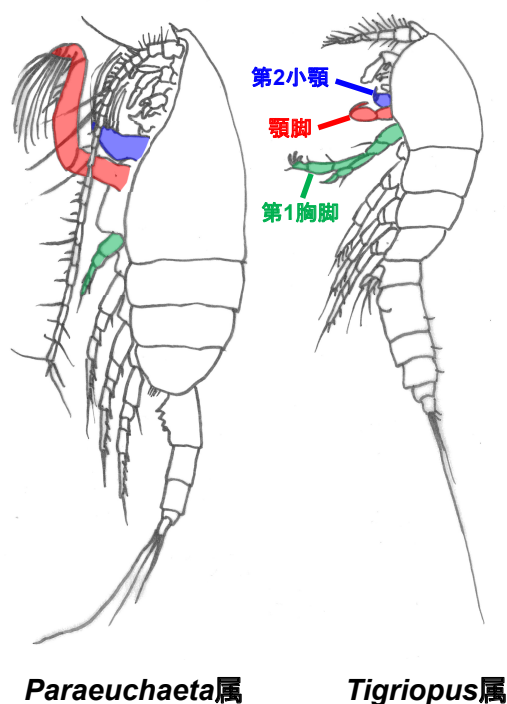
沿岸域や水深の浅い陸水は外洋表層に比べて濁度が高いため、視覚的捕食者に見つかりにくい環境である。一方、環境変動が激しいことからそれ

に対する適応が必要である。Calanoida目Centropagoidea上科は、休眠卵の形成や塩分変化耐性に適応した摂餌生態により、これらの環境に適応している (Bradford-Grieve, 2002)。伴 (1998) の総説中では、休眠卵の形成が確認されているカイアシ類25属のうち、24属は本上科に属している。

貧栄養環境である外洋域への進出では、生活史、生理学的特性、食性などに変化が生じる。高緯度の外洋域では植物プランクトンの生産量が多い時期 (ブルーム期) が限定される。そのため、ブルーム期に合わせた年周期の生活史を持つ場合がある。特に顕著なのはCalanoida目のCalanidae科とEucalanidae科であり、春季ブルーム期に浅海の餌資源を使用し、餌が少ない時期には深海で休眠する「季節的鉛直移動」を行う (Lenz and Roncalli, 2019)。深海に特化した分類群ではRNA/DNA比やクエン酸合成酵素活性が低く、代謝が低いことが示唆されている (Thuesen *et al.*, 1998; Ikeda *et al.*, 2007)。加えて、深海では肉食性やデトリタス食性とされる個体の割合が高いことが知られている (Arashkevich, 1969; Yamaguchi *et al.*, 2002)。これは植物プランクトン生産がなく、粒子食の機会がないためと考えられる。

負の生態系サービスと機能形態

水産生物への食害 Calanoida目Euchaetidae科は仔稚魚を積極的に襲うことが知られている。Bailey and Yen (1983) はワシントン州のDabob bayに生息するシログネダラ*Merluccius productus*への本科の食害の規模を試算し、仔稚魚がほぼ枯渇する可能性を示している。他の海域においても、本科によるタイセイヨウダラ*Gadus morhua*などへの食害が懸念されている (Browman *et al.*, 2011)。本科は第2小顎と顎脚が発達しており、肉食性カイアシ類の典型的な形態的特徴を有している (第9図左) (Arashkevich, 1969)。仔稚魚以外の水産有用種への食害としては、Harpacticoida目Harpacticidae科の底生カイアシ類*Tigriopus japonicus*による、養殖場での稚ナマコへの食害が報告されている (小林・山口, 2011)。また、仔稚魚の餌料として本種の使用が試みられた際に、仔稚魚の体表や消化管壁を傷害することが報告されている (安楽, 1979; Uye, 2005)。*Tigriopus*属の第2小顎と顎脚は典型的な肉食性カイアシ類と比



第9図 水産有用種を食害するカイアシ類の形態的特徴 (図はSars (1903, 1911) を改変)

べると小型であるが、第1胸脚(他カイアシ類では、本付属肢は主に遊泳に用いられる場合が多い)が把握器に変形している(第9図右)。

水産生物への寄生 Siphonostomatoida目Caligidae科は、体の前半部が変形した吸盤によって宿主魚類に吸着し、体表を傷害し、水産業に年間4億8千万ドルの経済被害をもたらしている(Costello, 2009)。この吸盤の長さと同幅の比は全種で似通っており、ほぼ同じ機能形態の吸盤で、あらゆる魚類への付着を可能としている(Ohtsuka *et al.*, 2021)。一方でSiphonostomatoida目Pennellidae科は、属間で固着器と卵囊の形態が異なっている。Yumura *et al.* (2022) は派生的な属で固着器の形状が複雑化し、卵囊がコイル状になることを示した。祖先的形質を持つ属はカワハギなどを宿主とするが、派生的形質を持つ属はマグロ類やタラ類などのより遊泳能力の高い魚類にも寄生する。

正の生態系サービスと機能形態

水産生物の餌料としての重要性 カイアシ類は水産有用種が野外で利用している主要な餌生物であり、ワムシ類などの代替餌料と比べてDHAやEPA

を含む高度不飽和脂肪酸を多く含有している(Samat *et al.*, 2020)。カイアシ類餌料は水産生物の正常な発育に寄与し、生残率や成長速度を向上させることが知られている(Støttrup, 2002)。そのため、水産生物の種苗生産や養殖に有用な餌料として、培養が試みられてきた。

底生カイアシ類の培養 1970年代に、魚類の初期餌料としての使用を目的としたカイアシ類培養法の研究が盛んに行われた。その過程で唯一、大規模培養に成功したのがHarpacticoida目Harpacticidae科に属する底生カイアシ類*Tigriopus japonicus*である(福所, 1980)。本種は、水温、塩分、日照の変化が著しい潮だまり(潮間帯に形成される海水の溜まり場)に生息し、幅広い水温・塩分帯での生存が可能である(Lee and Hu, 1981; Han *et al.*, 2018)。なおLee *et al.* (2020)によると、本種は植物プランクトンの遺骸を利用できるが、浮遊性カイアシ類*Paracyclops nana* (Cyclopoida目Cyclopettidae科)は利用することができない。底生カイアシ類では、底面に沈んだ餌残渣の消費により、培養時の水質悪化が起こりにくい可能性がある。*Tigriopus japonicus*は培養が容易であるため、水産生物の餌料として検討されてきたが、匍匐性が強いために仔稚魚が摂餌しにくく(Kim *et al.*, 2019)、仔稚魚や稚ナマコを食害するため(上記の「水産生物の食害」と第9図右を参照のこと)、実用化が進んでいない。

浮遊性カイアシ類の培養 底生カイアシ類には先述の問題点があるため、より効果的な餌料として、浮遊性カイアシ類の培養が試みられてきた。しかし安定した高密度培養が困難であり、今後の技術改善が必要とされている。浮遊性カイアシ類の大量培養が試みられた事例について、高山(2023)が総説中にまとめているが、ここで挙げられている39種中27種はCalanoida目Centropagoidea上科に属している。他の候補としてはCalanoida目Paracalanidae科、Cyclopoida目Oithonidae科、Harpacticoida目Tachididae科などが挙げられる。Calanoida目Centropagoidea上科は休眠卵を形成する種が多く(伴, 1998)、卵の状態での輸送に適している。進化生物学的な視点からは、富栄養環境に適応した分類群とされており(Bradford-Grieve, 2002)、植物プランクトンが高密度に給餌される培養環境にも適している可能性がある。た

だし本上科のAcartiidae科では培養環境下での共食い行動が問題となっており、ノープリウス幼生の30-90%が損失されるとの推定もある (Drillet *et al.*, 2011)。加えて本上科のPontellidae科では仔稚魚を捕食することが知られており (Lillelund and Lasker, 1971), Candaciidae科やTortanidae科では口器が肉食に特化した結果, 植物プランクトンなどの小型の餌を捕獲できないとされている (平林, 2015)。第5図に示したように, 本上科には粒子食性の典型的な口器形態を示す科 (第5図のTemoridae科) は少なく, 他の科では第2小顎の拡大や顎脚の縮小が起こり, 肉食の傾向が強くなる (上記の「肉食への特化と形態変化」を参照のこと)。本上科の培養候補を選定するにあたり, 共食い行動, 植物プランクトン餌料への適性, 仔稚

魚への食害について, 口器形態から情報が得られる可能性がある。

結 論

本総説において紹介したカイアシ類の生態学的ニッチ転換の一覧を第1表に示す。小型の餌から大型の餌 (第3図の矢印1および矢印2), 自由生活性から寄生・共生性 (第3図の矢印4) への切り替えはエレメントの減少を伴うため, 不可逆的な進化である。ただし, 寄生・共生性から自由生活性に戻る例外も報告されている (第3図の矢印5)。系統樹にエレメントの減少や餌捕獲器, 感覚器, 固着器などの形態的特殊化を対応させることで, 各種の食性ニッチや宿主特異性を概観することが

第1表 カイアシ類における生態学的ニッチ転換の例

項目	生態学的ニッチの転換	適応の例
食性	粒子食性 →肉食性	咀嚼部の鋭利化・特殊化 第2小顎と顎脚の特殊化 (Arashkevich, 1969; Nishida and Ohtsuka, 1996)
	粒子食性 →デトリタス食性	感覚器の発達 消化管の特殊化 (Nishida and Ohtsuka, 1997; Nishida <i>et al.</i> , 2002)
	デトリタス食性 →肉食性	第2小顎と顎脚の特殊化 (Arashkevich, 1969)
生活様式	自由生活性 →寄生・共生性	付属肢の退化傾向 固着器の特殊化 クチクラの変形 (Ohtsuka <i>et al.</i> , 2021; Yumura <i>et al.</i> , 2022)
	寄生・共生性 →大型の餌に付着する自由生活性	ゼラチン質動物プランクトンへの付着 (Gasca <i>et al.</i> , 2007; Bernot <i>et al.</i> , 2021)
分布	底生区↔近底層↔漂泳区	第1触角の伸長あるいは短縮 前体部の概形の変化 (Bradford-Grieve, 2002)
	外洋深海 →外洋表層 (視覚的環境)	ミエリン鞘の獲得 日周鉛直移動 体サイズ小型化 (Lenz, 2012)
	外洋 →沿岸・陸水 (高濁度環境)	休眠卵形成 塩分変化耐性 (Bradford-Grieve, 2002)
	沿岸 →外洋表層・深海 (貧栄養環境)	季節的鉛直移動 代謝活性低下 肉食・デトリタス食への特化 (Arashkevich, 1969; Ikeda <i>et al.</i> , 2007; Lenz and Roncalli, 2019)

可能となる。一方で、生息地ニッチの切り替えはエレメントの減少を必要としないため、可逆的である。しかし、漂泳区、底生区、近底層への特化の度合いは、前体部、後体部、第1触角の概形から推定できる場合もある（第6図）。視覚的環境への適応については体サイズの小型化や神経の有髄化との関係が推察されている。貧栄養環境への適応は大型の餌への特化や代謝の変化を伴う。

形態や系統関係から推定される生態学的ニッチの検討から、分類群ごとに水産生物の餌料としての培養への適性を推定できる可能性がある。また、こうした検討は生態系における役割や宿主特異性を検証する際にも活用できる。カイアシ類の進化史において、各分類群内で平行的に食性や分布の切り替えが起こっているため、その全体像を完全に把握するのは難しい。しかし本総説で整理したように、上記の検討から進化パターンが推定できるとともに、餌料生物としての利用可能性や水産有用種への食害、病害リスクの理解・対策に有用な知見が得られる可能性がある。

謝 辞

本総説に引用した文献の収集および写真に使用した試料の入手にあたり、広島大学の大家攻名誉教授ならびに北海道大学の山口篤准教授からご協力を賜りました。本稿の執筆に際しまして、公益財団法人海洋生物環境研究所の吉川貴志博士からご助言を頂きました。本稿のご査読とお取り纏めにつきまして、公益財団法人海洋生物環境研究所の顧問である石丸隆博士（東京海洋大学名誉教授）ならびに古谷研博士（東京大学名誉教授）からご尽力を賜るとともに、役職員の皆様方に多くの励ましや有益なご意見を頂きました。この場を持って、心よりの感謝の意を申し上げさせていただきます。

引用文献

- 安楽正照 (1979). 餌料用動物プランクトンの大量培養. 日本水産資源保護協会, 東京, 142 p.
- Arashkevich, Y.G. (1969) The food and feeding of copepods in the northwestern Pacific. *Oceanology*, **9**, 695–709.
- Bailey, K.M. and Yen, J. (1983). Predation by a carnivorous marine copepod, *Euchaeta elongata* Esterly, on eggs and larvae of the Pacific hake, *Merluccius productus*. *J. Plankton Res.*, **5**, 71–82.
- 伴修平 (1998). 橈脚類の休眠. *海の研究*, **7**, 21–34.
- Bernot, J.P., Boxshall, G.A., and Crandall, K.A. (2021). A synthesis tree of the Copepoda: integrating phylogenetic and taxonomic data reveals multiple origins of parasitism. *PeerJ*, **9**, e12034.
- Bradford J. (1973). Revision of family and some generic definitions in the Phaennidae and Scolecithricidae (Copepoda: Calanoida). *N. Z. J. Mar. Freshwater Res.*, **7**, 133–152.
- Bradford-Grieve J.M. (2002). Colonization of the pelagic realm by calanoid copepods. *Hydrobiologia*, **485**, 223–244.
- Boxshall, G.A. and Halsey, S.A. (2004). An introduction to copepod diversity. The Ray Society, London, 966 p.
- Browman, H. I., Yen, J., Fields, D. M., St-Pierre, J.F. and Skiftesvik, A.B. (2011). Fine scale observations of the predatory behaviour of the carnivorous copepod *Paraeuchaeta norvegica* and the escape responses of their ichthyoplankton prey, Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Mar. Biol.*, **158**, 2653–2660.
- Camus, T. and Zeng, C. (2009). The effects of stocking density on egg production and hatching success, cannibalism rate, sex ratio and population growth of the tropical calanoid copepod *Acartia sinjiensis*. *Aquaculture*, **287**, 145–151.
- Costello, M.J. (2009). The global economic cost of sea lice to the salmonid farming industry. *J. Fish Dis.*, **32**, 115–118.
- Dollo, L. (1893). The laws of evolution. *Bull. Soc. Bel. Geol. Paleontol*, **7**, 164–166.
- Drago, L., Panaïotis, T., Irisson, J-O., Babin, M., Biard, T., Carlotti, F., Coppola, L., Guidi, L., Hauss, H., Karp-Boss, L., Lombard, F., McDonnell, A.M.P., Picheral, M., Rogge, A., Waite, A.M., Stemann, L. and Kiko, R. (2022). Global distribution of zooplankton biomass estimated by in situ imaging and machine learning. *Front. Mar. Sci.*, **9**, 894372.
- Drillet, G., Frouël, S., Sichlau, M.H., Jepsen, P.M.,

- Højgaard, J.K., Joarder, A.K., and Hansen, B.W. (2011). Status and recommendations on marine copepod cultivation for use as live feed. *Aquaculture*, **315**, 155–166.
- 福所邦彦. (1980). 油脂酵母によるティグリオプスのシオミズツボウムシとの混合生産. *日本水産学会誌*, **46**, 625–629.
- Gasca, R., Suárez-Morales, E., and Haddock, S.H. (2007). Symbiotic associations between crustaceans and gelatinous zooplankton in deep and surface waters off California. *Mar. Biol.*, **151**, 233–242.
- Hakim, A.A., Jamodiong, E.A., Manzano, G.G., Tabalanza, T.D., Komeda, S., Uyeno, D., Nakamura, T., Anraku, M., Kumekawa, M., Kurihara, H. and Reimer, J.D. (2025). Spawning and early-life history of the soft coral *Sarcophyton* cf. *elegans* (Octocorallia) in Okinawa Island, Japan, with notes on spawn predation by copepods. *Mar. Biodivers.*, **55**, 1–10.
- Han, J., Lee, M.C., Park, J.C., Kim, S. and Lee, J.S. (2018). Effects of temperature shifts on life parameters and expression of fatty acid synthesis and heat shock protein genes in temperate and Antarctic copepods *Tigriopus japonicus* and *Tigriopus kingsejongensis*. *Polar Biol.*, **41**, 2459–2466.
- Hattori, H. (1989). Bimodal vertical distribution and diel migration of the copepods *Metridia pacifica*, *M. okhotensis* and *Pleuromamma scutullata* in the western North Pacific Ocean. *Mar. Biol.*, **103**, 39–50.
- 平林丈嗣 (2015). 肉食性カラス目カイアシ類の摂餌様式の多様性と分子進化. 広島大学博士論文, 118 p.
- Hirano, K., Nakai, T., Nagai, T., Takada, K., Fujii, S., Sambongi, Y., Kondo, Y., Komeda, S., Nakaguchi, K., Yamaguchi, S., Maekawa, Y., Nakamura, T., Oba, Y. and Ohtsuka, S. (2024). Isolation and characterization of bacteria from the gut of a mesopelagic copepod *Cephalophanes refluens* (Copepoda: Calanoida). *J. Plankton Res.*, **46**, 48–58.
- Huys, R. and Boxshall, G.A. (1991). Copepod Evolution. The Ray Society, London, 498 p.
- Ikeda, T., Sano, F., Yamaguchi, A. and Matsuishi, T. (2007). RNA: DNA ratios of calanoid copepods from the epipelagic through abyssopelagic zones of the North Pacific Ocean. *Aqua. Biol.*, **1**, 99–108.
- Kaji, T., Song, C., Murata, K., Nonaka, S., Ogawa, K., Kondo, Y., Ohtsuka, S. and Palmer, A.R. (2019). Evolutionary transformation of mouthparts from particle-feeding to piercing carnivory in Viper copepods: Review and 3D analyses of a key innovation using advanced imaging techniques. *Front. Zool.*, **16**, 35.
- Kaji, T., Venmathi Maran, B.A., Kondoh, Y., Ohtsuka, S., Boxshall, G.A. and Tsukagoshi, A. (2012). The lunule of caligid copepods: an evolutionarily novel structure. *Evol. Dev.*, **14**, 465–475.
- Khodami, S., Mercado-Salas, N.F. and Martinez Arbizu, P. (2020). Genus level molecular phylogeny of Aegisthidae Giesbrecht, 1893 (Copepoda: Harpacticoida) reveals morphological adaptations to deep-sea and plagic habitats. *BMC evolutionary biology*, **20**, 36.
- Khodami, S., Mercado-Salas, N.F., Tang, D., and Arbizu, P.M. (2019). Molecular evidence for the retention of the Thaumatosyllidae in the order Cyclopoida (Copepoda) and establishment of four suborders and two families within the Cyclopoida. *Mol. Phylogenet. Evol.*, **138**, 43–52.
- Kim, H. J., Yamade, T., Iwasaki, K., Marcial, H. S. and Hagiwara, A. (2019). Phototactic behavior of the marine harpacticoid copepod *Tigriopus japonicus* related to developmental stages under various light conditions. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **518**, 151183.
- 小林俊将・山口仁 (2011). マナマコ種苗生産におけるシオダマリミジンコの影響. *岩手水技ゼン研報*, **7**, 19–24.
- Koenemann, S., Schram, F.R. and Iliffe, T.M. (2006). Trunk segmentation patterns in Remipedia. *Crustaceana*, **79**, 607–631.
- Komeda, S., Adachi, K. and Ohtsuka, S. (2021). A new species of *Pilarella* (Copepoda, Calanoida, Arietellidae) from the hyperbenthic layer of

- Japan, with a molecular phylogenetic analysis of some representative genera of the Arietellidae. *ZooKeys*, **1038**, 179–194.
- Komeda, S. and Ohtsuka, S. (2020). New genus and species of calanoid copepods (Crustacea) belonging to the group of Bradfordian families collected from the hyperbenthic layers off Japan. *ZooKeys*, **951**, 21–35.
- Komeda, S., Ohtsuka, S. and Huys, R. (2024). A new genus and species of oceanic planktonic Tisbidae (Crustacea, Copepoda, Harpacticoida) with enlarged modified eyes. *ZooKeys*, **1191**, 307–338.
- Komeda, S., Nakamura, Y., Tuji, A., Tokuhira, K., and Ohtsuka, S. (2025). Dietary niche partitioning within detritivorous copepods (Calanoida; Scolecitrichidae) based on the ultrastructure of photosensory organs and enteric bacterial flora. *J. Plankton Res.*, **47**, fbaf001.
- Laakmann, S., Markhaseva, E.L. and Renz, J. (2019). Do molecular phylogenies unravel the relationships among the evolutionary young “Bradfordian” families (Copepoda; Calanoida)? *Mol. Phylogenet. Evo.*, **130**, 330–345.
- Lee, M. C., Choi, H., Park, J. C., Yoon, D. S., Lee, Y., Hagiwara, A., Park, H. G., Shin, K.-H. and Lee, J. S. (2020). A comparative study of food selectivity of the benthic copepod *Tigriopus japonicus* and the pelagic copepod *Paracyclopsina nana*: a genome-wide identification of fatty acid conversion genes and nitrogen isotope investigation. *Aquaculture*, **521**, 734930.
- Lee, C.S. and Hu, F. (1981). Salinity tolerance and salinity effects on brood size of *Tigriopus japonicus* Mori. *Aquaculture*, **22**, 377–381.
- Lenz, P.H. (2012). The biogeography and ecology of myelin in marine copepods. *J. Plankton Res.*, **34**, 575–589.
- Lenz, P.H., Hartline, D.K. and Davis, A.D. (2000). The need for speed. I. Fast reactions and myelinated axons in copepods. *J. Comp. Physiol. A*, **186**, 337–345.
- Lenz, P.H. and Roncalli, V. (2019). Diapause within the context of life-history strategies in calanid copepods (Calanoida: Crustacea). *Biol. Bull.*, **237**, 170–179.
- Lillelund, K. and Lasker, R. (1971). Laboratory studies of predation by marine copepods on fish larvae. *Fish. Bull.*, **69**, 655–667.
- Maddison W. P. and Maddison D.R. (2015). Mesquite: a modular system for evolutionary analysis version 3.04. <http://mesquiteproject.org>.
- Markhaseva, E.L., Laakmann, S. and Renz, J. (2014). An interim synopsis of the Bradfordian families with a description of *Thoxanocalanus spinatus* (Copepoda: Calanoida), a new diaixid genus and species from the deep Atlantic Ocean. *Mar. Biodiv.*, **44**, 63–88.
- Matsuura, H. and Nishida, S. (2000). Fine structure of the “button setae” in the deep-sea pelagic copepods of the genus *Euaugaptilus* (Calanoida: Augaptilidae). *Mar. Biol.*, **137**, 339–345.
- Mauchline, J. (1998). The biology of calanoid copepods. *Adv. Mar. Biol.*, **33**, Academic Press. San Diego. 710p.
- Nishida, S., Oh, B. C. and Nemoto, T. (1991). Midgut structure and food habits of the mesopelagic copepods *Lophothrix frontalis* and *Scottocalanus securifrons*. *Bull. Plankton Soc. Japan, Spec. vol.*, 527–534.
- Nishida, S. and Ohtsuka, S. (1996). Specialized feeding mechanism in the pelagic copepod genus *Heterorhabdus* (Calanoida: Heterorhabdidae), with special reference to the mandibular tooth and labral glands. *Mar. Biol.*, **126**, 619–632.
- Nishida, S. and Ohtsuka, S. (1997). Ultrastructure of the mouthpart sensory setae in mesopelagic copepods of the family Scolecitrichidae. *Plankton Biol. Ecol.*, **44**, 81–90.
- Nishida, S., Ohtsuka, S. and Parker, A.R. (2002). Functional morphology and food habits of deep-sea copepods of the genus *Cephalophanes* (Calanoida: Phaennidae): perception of bioluminescence as a strategy for food detection. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **227**, 157–171.
- Ohtsuka, S., Kubo, N., Okada, M. and Gushima, K. (1993). Attachment and feeding of pelagic copepods on larvacean houses. *J. Oceanogr.*, **49**, 115–120.
- Ohtsuka, S. and Mitsuzumi, C. (1990). A new asymmetrical near-bottom calanoid copepod, *Paramisophris platysoma*, with observations of

- its integumental organs, behavior and in-situ feeding habit. *Bull. Plankton Soc. Japan*, **36**, 87–101.
- 大塚攻・西田周平 (1997). 海産浮遊性カイアシ類 (甲殻類) の食性再考. *海の研究*, **6**, 299–320.
- Ohtsuka, S., Nishida, Y., Hirano, K., Fuji, T., Kaji, T., Kondo, Y., Komeda, S., Tasumi, S., Koike, K. and Boxshall, G.A. (2021). The cephalothoracic sucker of sea lice (Crustacea: Copepoda: Caligidae): The functional importance of cuticular membrane ultrastructure. *Arthropod Struct. Dev.*, **62**, 101046.
- Ohtsuka, S. and Onbé, T. (1989). Evidence of selective feeding on larvaceans by the pelagic copepod *Candacia bipinnata* (Calanoida: Candaciidae). *J. Plankton Res.*, **11**, 869–872
- Ohtsuka, S. and Onbé, T. (1991). Relationship between mouthpart structures and in situ feeding habits of species of the family Pontellidae (Copepoda: Calanoida). *Mar. Biol.*, **111**, 213–225.
- Ohtsuka, S., Soh, H.Y. and Nishida, S. (1997). Evolutionary switching from suspension feeding to carnivory in the calanoid family Heterorhabdidae (Copepoda). *J. Crustacean Biol.*, **17**, 577–595.
- Ohtsuka, S., Takami, I., Venmathi Maran, B.A., Ogawa, K., Shimono, T., Fujita, Y., Asakawa, M. and Boxshall, G.A. (2009). Developmental stages and growth of *Pseudocaligus fugu* Yamaguti, (Copepoda: Siphonostomatoida: Caligidae) host-specific to puffer. *J. Nat. Hist.*, **43**, 1779–1804.
- Paffenhöfer, G.A. and Loyd, P.A. (2000). Ultrastructure of cephalic appendage setae of marine planktonic copepods. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **203**, 171–180.
- Price, H.J., Paffenhöfer, G.-A. and Stricjler, J.R. (1983). Modes of cell capture in calanoid copepods. *Limnol. Oceanogr.*, **28**, 116–123.
- Rosenberg, Y., and Bar-On, Y.M., Fromm, A., Ostikar, M., Shoshany, A., Giz, O. and Milo, R. (2023). The global biomass and number of terrestrial arthropods. *Sci. Adv.*, **9**, eabq4049.
- Samat, N.A., Yusoff, F.M., Rasdi, N.W. and Karim, M. (2020). Enhancement of live food nutritional status with essential nutrients for improving aquatic animal health: a review. *Animals*, **10**, 2457.
- Sars, G.O. (1903). An account of the Crustacea of Norway: Copepoda. Calanoida (Vol. 4). Bergan Museum, Bergan, 171 p.
- Sars, G.O. (1911). An account of the Crustacea of Norway: Copepoda. Harpacticoida (Vol.5). Bergan Museum, Bergan, 733 p.
- Sars, G.O. (1924). Copépodes particulièrement bathypélagiques provenant des campagnes scientifiques de Prince ALBERT Ier de Monaco. *Résult. Camp. Scient. Prince Albert I*, **69**, pls. 1–127.
- Sasaki, H., Hattori, H. and Nishizawa, S. (1988). Downward flux of particulate organic matter and vertical distribution of calanoid copepods in the Oyashio Water in summer. *Deep-Sea Res.*, **35**, 505–515.
- Smith, J.A. and Whitfield, P.J. (1988). Ultrastructural studies on the early cuticular metamorphosis of adult female *Lernaecera branchialis* (L.) (Copepoda, Pennellidae). *Hydrobiologia*, **167**, 607–616.
- Soh, H.Y., Moon, S.Y., Ohtsuka, S., Pae, S.J. and Jeong, H.G. (2013). Reconstruction of arietellid copepod phylogenetic relationship, with description of a new species of *Sarsarietellus* (Copepoda, Calanoida, Arietellidae) from Korean waters. *Zool. Sci.*, **30**, 998–1004.
- Støttrup, J.G. (2002). The elusive copepods: their production and suitability in marine aquaculture. *Aquacult. Res.*, **31**, 703–711.
- 高山佳樹 (2023). 海産浮遊性カイアシ類の大量培養. *プランクトン工学研究*, **(3)**, 1-19.
- Tiselius, P., Saiz, E. and Kiørboe, T. (2013) Sensory capabilities and food capture of two small copepods, *Paracalanus parvus* and *Pseudocalanus* sp. *Limnol. Oceanogr.*, **58**, 1657–1666.
- Thuesen, E.V., Miller, C.B. and Childress, J.J. (1998). Ecophysiological interpretation of oxygen consumption rates and enzymatic activities of deep-sea copepods. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **168**, 95–107.
- Uye, S. (2005). A brief review of mass culture

- copepods used for fish food in Japanese mariculture and a proposed plan to use high biomass natural populations of brackish - water copepods. In "Copepods in Aquaculture" (eds. Lee, C.S., O' bryen P.L. and Marcus, N.H.), Blackwell Publishing, Iowa, 75-90.
- Yamaguchi, A., Watanabe, Y., Ishida, H., Harimoto, T., Furusawa, K., Suzuki, S., Ishizaka, J., Ikeda, T. and Mac Takahashi, M. (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.
- Yen, J. (1983) Effects of prey concentration, prey size, predator life stage, predator starvation, and season on predation rates of the carnivorous copepod *Euchaeta elongata*. *Mar. Biol.*, **75**, 69-77.
- Yumura, N., Adachi, K., Nitta, M., Kondo, Y., Komeda, S., Wakabayashi, K., Fukuchi, J., Boxshall, G.A. and Ohtsuka, S. (2022). Exploring evolutionary trends within the Pennellidae (Copepoda: Siphonostomatoida) using molecular data. *Syst. Parasitol.*, **99**, 477-489.