

日本およびその周辺水域における浮遊性カイアシ類の 動物地理 (総説)

大塚 攻¹⁾・上田拓史²⁾

広島大学生物生産学部附属水産実験所¹⁾

〒725-0024 広島県竹原市港町5-8-1

愛媛大学理学部附属臨海実験所²⁾

〒791-4502 愛媛県温泉郡中島町小浜

Zoogeography of pelagic copepods in Japan and its adjacent waters

SUSUMU OHTSUKA¹⁾ AND HIROSHI UEDA²⁾

Fisheries Laboratory, Hiroshima University

5-8-1 Minato-machi, Takehara, Hiroshima 725-0024, Japan¹⁾

Nakajima Marine Biological Station, Ehime University

Nakajima-cho, Onsen-gun, Ehime 791-4502, Japan²⁾

Abstract: The zoogeography of marine and freshwater pelagic copepods occurring in Japan and its adjacent waters is reviewed. Recent human activities have drastically changed pelagic copepod communities. For example, the introduction of neritic and brackish-water copepods into new habitats via ship ballast water has been increasingly reported. And the introduction of foreign fishes into ponds and lakes has caused great changes in the species composition of copepods. Hence it is important to recognize the original distributions and origins of pelagic copepods.

Extensive studies on oceanic copepods have revealed that among both epipelagic and meso/bathypelagic oceanic copepods many show restricted, non-cosmopolitan distributions. In the Euchaetidae some are distributed locally in highly productive waters as numerically important species while others have a wide distribution in oligotrophic waters at low population densities. In the Pacific Ocean and the Sea of Japan, warm-water species and cold-water species exhibit different vertical distributions, which are seasonally variable owing to the direction and strength of currents. The present distributions of deep-sea copepods seem to have been established after the Miocene when oxygenated deep waters were restored.

Neritic and inlet species in Japanese waters can be classified into six categories: (1) East Asian initial endemic element; (2) Indo-West Pacific element; (3) arctic-temperate element; (4) Okhotsk-Bering Sea element; (5) circumtropical element; (6) bipolar element. Taxa belonging to the first three categories are predominant. Neritic and inlet species also exhibit a distinct horizontal zonation, which is mainly influenced by salinity, food concentration, and predator pressure. According to their distribution pattern, they can be empirically grouped into four habitat groups: oligohaline neritic, eutrophic neritic, mesotrophic neritic, and oligotrophic neritic species. Brackish-water copepods are also divided among the first four biogeographic categories, but mainly comprise East Asian initial endemic species. Most freshwater planktonic cyclopoids in Japan are still identified as cosmopolitan species or those with wide geographical ranges, despite current doubts about cos-

mopolitanism in freshwater zooplankton. The recent introductions of brackish-water, inlet, and neritic copepods from East Asia into new habitats via ship ballast water are summarized and their influences on their new habitats are discussed.

Key words: copepods (カイアシ類), zoogeography (動物地理), introduction (移入), Tethys Sea (テーチス海), East China Sea (東シナ海)

浮遊性カイアシ類の分布は、水温、塩分あるいはpHなどの物理化学的要因と餌料の質・量、捕食者の有無・種類などの生物学的要因によって大きく左右されている (Dussart & Defaye 1995). 現在の分布パターンが過去の地球の歴史、例えばプレートテクトニクスのような考え方から説明される場合もある (例えば、Jaume & Boxshall 1996). 海洋におけるカイアシ類の分布は水塊指標性という観点から我が国ではよく研究されており、本州太平洋沖合いにおける親潮潜流の存在 (Omori 1967)、瀬戸内海における黒潮の影響 (Kado 1957, Hirota 1961) がカイアシ類の分布調査により明らかになった。また、本邦各地の内湾で各種が顕著な帯状分布 (zonation) を示すことが明らかになった (Yamazaki 1956, 上田 1980, 1982, Ueda 1991). 最近、南西諸島の浅海近底層性カイアシ類を対象とした調査で、インド-西太平洋-温熱帯大西洋要素 (西村 1980, 1981 参照) の分布パターンをしめす属が発見され、テーチス海起源と推定された (Ohtsuka et al. 1998). 東アジア産汽水性カイアシ類の分布から、古日本海、古東シナ海の成立過程を推定する試みなども行われている (西村 1980, 1981, Hiromi & Ueda 1987, Ohtsuka et al. 1992, 1995, Ohtsuka & Reid 1998). 陸水性カイアシ類には本邦固有種が存在するが、その分布パターン、成立過程なども論じられている (Ueda & Ishida 1997, Ueda & Ohtsuka, in press).

一方、最近では人為的影響がプランクトンのみならず、ベントスなどにおいても生物地理を考える上で大きな問題点となっている (例えば、朝倉 1992). カイアシ類を例にとると、陸水性種、汽水性種、内湾性種のいずれもが人為輸送されていることは明確で、本来、日本を含む東アジアに生息するものが世界各地から報告されている (Jones 1966, Orsi et al. 1983, Ferrari & Orsi 1984, Fleminger & Kramer 1988, Hirakawa 1986, 1988, Orsi & Walter 1991, Cordell et al. 1992, Reid & Pinto-Coelho 1994). それらが元来生息しているものを駆逐し、優占種になってしまった例もある (Fleminger & Kramer 1988). 逆に外国から日本に人為輸送されて個体群を形成したカイアシ類の存在も正式には記録はないものの、十分想定される。また、外来魚を日本の湖沼に放流した結果、カイアシ類群集の組成が変化したと考えられる例も報告されている (Ueda & Ishida 1997). 「生物多様性」の認識が高まっている状況からも、今一度、日本とその周辺水域における浮遊性カイアシ類の本来の分布、起源などについて理解し、今後の帰化種や移出種の動向などにも目を光らせる必要があると感じた。また、カイアシ類の動物地理に関する新しい研究成果も蓄積してきたので、これらの知見を広く浸透させる意味からもこの総説を執筆した。幸い、海洋生物の生物地理に関しては、西村三郎博士の「日本海の成立-生物地理学からのアプローチ (改訂版)」(1980, 築地書館)、「地球の海と生命-海洋生物地理学序説」(1981, 海鳴社)の優れた著作があるおかげで、我々は本邦周辺の生物地理をよく理解できる。本邦周辺に出現するカイアシ類の分布や起源に関しても、これらの情報を基にして整理した。ここでは外洋性種、内湾・沿岸性種、汽水性種、陸水性種の4つのカテゴリーに分けて論じ、さらに人為輸送の例も紹介する。また、日本では研究がほとんど進んでいない海底洞窟性カイアシ類の動物地理についても欧米での研究例を紹介する。

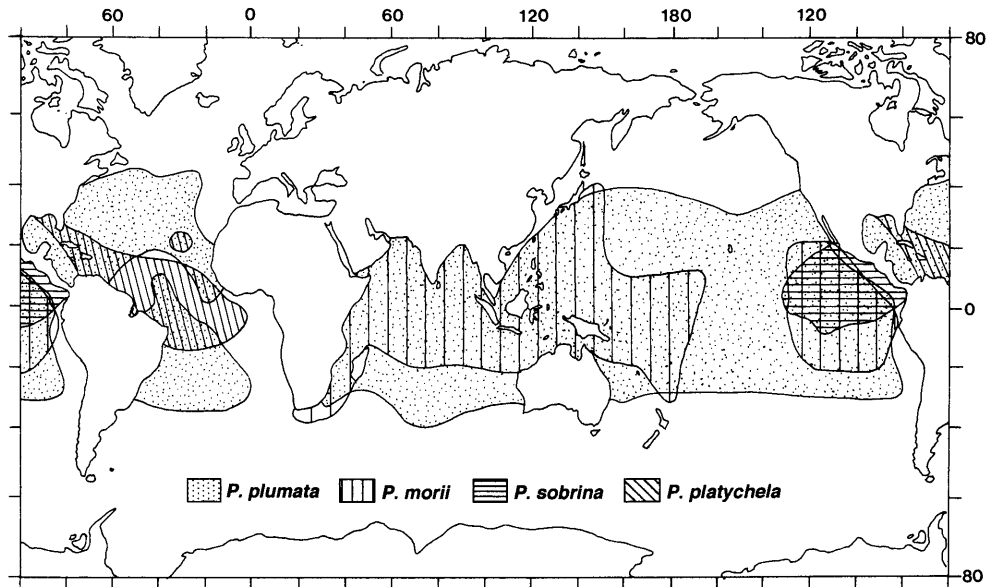


Fig. 1. Distribution of four sibling species of the oceanic calanoid copepod genus *Pontellina* (modified from Fleminger & Hulsemann 1974; Van der Spoel & Heyman 1983).

(1) 外洋性種

温帯から熱帯にかけて生息する外洋性カイアシ類は三大洋に広く分布する、いわゆるコスモポリタン種であるものが多いと以前には考えられていた。しかし、カラヌス目では、Fleminger (1973) の表層性 Eucalanidae ユウカラヌス科、Fleminger & Hulsemann (1974) の表層性 Pontellidae ポンテラ科、Park (1994) の深海性 Euchaetidae ユウケータ科、キクロプス目では Nishida (1985a) による Oithonidae オイトナ科などの、カイアシ類の分類・分布に関する研究から、表層性のみならず中層以深に生息するものでも究めて局所的に出現する種がいることがわかってきた。例えば、Fleminger & Hulsemann (1974) によって、それ以前には三大洋の表層暖水域に広く分布すると考えられていた *Pontellina plumata* が、実は 4 姉妹種からなり、それぞれ、三大洋の貧栄養域 (*P. plumata*)、インド-太平洋の富栄養域 (*P. morii*)、東太平洋の富栄養域 (*P. sobrina*)、中央大西洋の富栄養域 (*P. platychela*) に分布することが判明した (Fig. 1)。ちなみに日本周辺には前 2 種が分布する。また、Park (1994) は深海性ユウケータ科の詳細かつ広範な研究から興味深い傾向を見出した。つまり、インド-西太平洋、東太平洋、北太平洋、北大西洋、中央大西洋、南極海などの生産性の高い海では深海種も固有性 (endemism) が発達し、量的に豊富な種で占められるが、貧栄養な海域では広範囲に分布し、しかも量的には稀少な種が生息する、という傾向である。Table 1 にはユウケータ科 *Paraeuchaeta* 属 81 種の内、インド-太平洋に固有の 36 種、複数の大洋に出現する 23 種を量的評価とともにあげた (Park 1994)。前者ではさらに分布が局限しており、北太平洋、東太平洋、インド-西太平洋それぞれにも固有種が生息していること、後者では量的に少ない種が多いことがわかる。

北太平洋と日本海でも外洋性カイアシ類の分類、分布、生活史の研究が進んで、これまで 1 種とされていたものの中には実は複数種が混在し、しかも両者の生活史などの生態も異なっていたという研究結果も得られている。これらの事実は量的に重要で分類が難しい Calanidae カラヌス科の *Neocalanus* 属、*Calanus* 属で比較的最近判明したことである。例えば、これまで *Neocalanus plumchrus* とされていたもののなかには別種 *N. flemingeri* が含まれていた (Miller 1988)。これら 2 種は同

Table 1. Endemic (Indo-Pacific) and interoceanic species of the deep-sea calanoid copepod *Paraeuchaeta* (after Park 1994). cc: very common; c: common; r: rare; rr: extremely rare.

Endemic species in the Indo-Pacific region	Indo-Pacific region			Interoceanic species			
	Northern Pacific	East Pacific	Indo-West Pacific	Indo-West Pacific	Atlantic	Southern	
<i>P. brevirostris</i>	c			<i>P. aequatorialis</i>	r	r	
<i>P. paulovskii</i>	r			<i>P. calva</i>	r	r	
<i>P. abrikosovi</i>	rr			<i>P. confusa</i>	c	r	
<i>P. guttata</i>	rr			<i>P. vorax</i>	r	r	
<i>P. hastata</i>	rr			<i>P. alaminae</i>	rr	rr	
<i>P. implicata</i>	rr			<i>P. altibulla</i>	rr	rr	
<i>P. longisetosa</i>	rr			<i>P. sesquipedalis</i>	rr	rr	
<i>P. modesta</i>	rr			<i>P. vervoorti</i>	rr	rr	
<i>P. oculata</i>	rr			<i>P. abbreviata</i>	r		r
<i>P. orientalis</i>	rr			<i>P. abyssalis</i>	rr		rr
<i>P. plicata</i>	rr			<i>P. parabbreviata</i>		rr	rr
<i>P. prima</i>	rr			<i>P. barbata</i>	cc	cc	cc
<i>P. subtilirostris</i>	rr			<i>P. sarsi</i>	c	c	c
<i>P. birostrata</i>	cc	cc		<i>P. pseudotonsa</i>	r	c	r
<i>P. elongata</i>	cc	cc		<i>P. bisinuata</i>	r	r	r
<i>P. rubra</i>	cc	cc		<i>P. comosa</i>	r	r	r
<i>P. californica</i>		cc		<i>P. gracilicauda</i>	r	r	r
<i>P. grandiremis</i>		cc		<i>P. hansenii</i>	r	r	r
<i>P. appilliger</i>		c		<i>P. kurilensis</i>	r	r	r
<i>P. copleyae</i>		c		<i>P. megaloba</i>	r	r	r
<i>P. scopaeorhina</i>		r		<i>P. prudens</i>	r	r	r
<i>P. plaxiphora</i>		rr		<i>P. scotti</i>	r	r	r
<i>P. propinqua</i>		rr		<i>P. tumidula</i>	r	r	r
<i>P. triloba</i>		rr					
<i>P. malayensis</i>		c	c				
<i>P. tonsa</i>		c	c				
<i>P. tuberculata</i>		c	c				
<i>P. weberi</i>		c	c				
<i>P. paraprudens</i>		r	r				
<i>P. anfracta</i>		rr	rr				
<i>P. eminense</i>			c				
<i>P. investigatoris</i>			c				
<i>P. russelli</i>			c				
<i>P. simplex</i>			c				
<i>P. euryrhina</i>			rr				
<i>P. sibogae</i>			rr				

所的に出現するものの、生活史は異なり、前者では常にコペポディッド5期で休眠して1年で生涯を終えるのに対して、後者ではコペポディッド4期あるいは成体雌で休眠して1年ないしは2年で寿命を終える、よりフレキシブルな生活史を持つと推定された (Miller & Terazaki 1989)。また、本邦周辺海域に普通に見られる *Calanus* 属で以前には *Calanus helgolandicus* あるいは *C. finmarchicus* と呼ばれていた種が、それぞれ *C. sinicus*, *C. pacificus* (3亜種知られる) に分類され、前者は沿岸性で南シナ海北部、東シナ海、本州沿岸域に生息しているのに対して、後者は沿岸～外洋性で北太平洋の寒～温帯に生息していることが判明した (Brodsky 1965, 1972)。さらに最近になって、*C. sinicus* から *C. jashanovi* (= *C. orientalis* Jashanov) が分離され、後者は本州東方沖合い (30°~42°N, 130°E~155°W) に分布することがわかった (Jashanov 1975, Hulsemann 1994)。本邦周辺海域の外洋性カラヌス目カイアシ類の分類は故田中於菟彦博士と大森信博士によって集大成されたが、このような

研究結果を踏まえて、本邦に出現記録があり、特に大西洋から原記載された種については再度、分類学的検討が必要かもしれない。

カラヌス目に比較して、*Oncaea*属、*Corycaeus*属などが含まれているポエキロストム目カイアシ類の分類・分布に関する研究は遅れているが、Böttger-Schnackらの紅海、アラビア海、地中海における一連の仕事によって最近著しく進んだ (Böttger-Schnack 1988, 1989, 1990a, b, 1992, 1994, 1995, 1996, 1997, Böttger-Schnack & Boxshall 1987, 1990, Böttger-Schnack & Huys 1997)。これらの成果により、ポエキロストム目各種の鉛直分布や日周鉛直移動の有無、中深層におけるOncaeidaeオンケア科の種多様性 (アラビア海では69種も出現し、その3分の2が深層に限って出現する) と優占性 (全カイアシ類個体数の60~80%を占める) が明らかになった。本邦周辺海域におけるオンケア科の出現記録は大型種に限れており、体長0.5mm以下の小型種に関しては分類学的知見すらほとんどなく、今後の研究を待たねばならない (伊東 1997)。

日本周辺の太平洋、日本海の外洋域において冷水性種と暖水性種が鉛直的に棲み分けをしている現象が報告されている。太平洋に面する相模湾では*Neocalanus cristatus*が親潮潜流にのって水深500~1000mに通年出現し、特に4月に卓越するが、これらは死滅回遊個体群と考えられる (Omori 1967, Oh et al. 1991)。日本海では、暖水性種が対馬暖流の勢力が強い時期に表層 (水深100m以浅) に卓越するが、冷水性種である*Metridia pacifica*などは昼間は水深200~300m以深に分布の中心があり、夜間には上層へ鉛直移動するものの、季節によってそのパターンは異なり、対馬暖流の勢力が強くと表面水温が高い時期には表層まで達せず、せいぜい水深50~75mまでしか上昇しない (Hirakawa et al. 1990)。このように暖水性種と冷水性種の出現する水深、鉛直移動の程度は海流の厚み、流れの強弱によって左右される。

外洋性カイアシ類の起源は大変難しい問題であるが、西村 (1981) はプランクトンも含む外洋性生物群集の発祥の地を古太平洋であると想定している。また、時期については、現在、外洋で見られるような魚類の沿岸から外洋への植民は新生代の初期あるいは中期以来、継続して起こっており、その餌となるカイアシ類の外洋への最初の植民はそれ以前と推定している (西村 1981)。現在の外洋深海性群集に関してはその起源がある程度、特定されている。Stock (1986) は、大西洋外洋域の水深200~2000mは漸新世 (約3000万年前) において無酸素状態となり、テーチス海起源の深海性動物が一掃されたが、中新世 (約2300万年前) 以降、この層へ再度酸素が供給されたので (沿岸あるいは外洋表層から：括弧は著者による)、深海へ再植民したと推定している。

(2) 内湾・沿岸性種

汽水性種同様に内湾・沿岸性カイアシ類はその分布パターンからTable 2にあげたように、いくつかの要素に分けられる。しかし、汽水性種の分布パターン (Ohtsuka et al. 1995) よりも多様であり、汽水性種では見られないオホーツク-ベーリング要素 (オホーツク海、ベーリング海に分布)、環熱帯要素 (三大洋の熱帯に広く分布)、両極要素 (北太平洋、北大西洋、北極海と南極海周辺の両極に分布) が存在する。最も多くの種が含まれている要素は東亜初期固有要素 (東シナ海を中心に中国沿岸、朝鮮半島、本邦周辺だけに分布が限定されている) である。しかし、この同じ要素に属していても、その北限や南限は種によって異なっていることが多い。これはカイアシ類の水温、塩分耐性範囲が種によって異なることに加えて、耐久卵などの休眠期を持つか否かも影響していると考えられる。例えば、東亜初期固有要素に属する*Calanus sinicus*は北海道から南シナ海北部まで広く分布し、休眠期が知られていない。一方、同じ要素に属する*Pontella rostraticauda*は現時点では瀬戸内海のみから記録され、高水温に出現範囲が限定され (上ら 1990: 成体の出現水温

Table 2. Distribution patterns of inlet and neritic copepods predominantly occurring in Japan.

Type of distribution	Literature
Order	
Species	
<hr/>	
I. East Asian initial endemic element	
Calanoida	
<i>Acartia japonica</i>	Ueda (1986)
<i>Calanus sinicus</i>	Hulsemann (1994)
<i>Centropages tenuiremis</i>	Tanaka (1963), Chen & Zhang (1965)
<i>Labidocera japonica</i>	Fleminger (1986)
<i>Pontella rostraticauda</i>	Ohtsuka et al. (1987)
<i>Pontellopsis tenuicauda</i>	Tanaka (1964), Chen & Zhang (1965)
<i>Pontellopsis yamadae</i>	Chen & Zhang (1965)
Cyclopoida	
<i>Oithona davisae</i>	Nishida (1985a)
II. Okhotsk-Bering element	
Calanoida	
<i>Acartia omorii</i>	Bradford (1976)
<i>Acartia steueri</i>	Tanaka (1965)
<i>Acartia tumida</i>	Ueda (1997)
<i>Centropages abdominalis</i>	Tanaka (1962), Chen & Zhang (1965)
<i>Epilabidocera longipedata</i>	Sato (1913), Park (1966)
III. Arctic-temperate cold-water element	
Calanoida	
<i>Pseudocalanus minutus</i>	Frost (1989)
<i>Pseudocalanus newmani</i>	Frost (1989)
Poecilostomatoida	
<i>Corycaeus affinis</i>	Itoh (1997)
IV. Indo-West Pacific warm-water element	
Calanoida	
<i>Acartia erythraea</i>	Ueda (1997)
<i>Acartia pacifica</i>	Ueda (1997)
<i>Bestiolina similis</i>	Ueda (1997)
<i>Calanopia thompsoni</i>	Silas & Pillai (1973)
<i>Labidocera rotunda</i>	Fleminger (1986)
<i>Tortanus forcipatus</i>	Ohtsuka & Reid (1998)
<i>Tortanus gracilis</i>	Ohtsuka & Reid (1998)
Cyclopoida	
<i>Oithona aruensis</i>	Nishida (1985a)
<i>Oithona attenuata</i> (stocky form)	Nishida (1985a)
<i>Oithona brevicornis</i>	Nishida (1985a)
<i>Oithona dissimilis</i>	Nishida (1985a)
V. Indo-West Pacific & Temperate-Tropical Atlantic element or Circumtropical element	
Calanoida	
<i>Paracalanus crassirostris</i>	Ueda (1997)
<i>Tenora turbinata</i>	Bradford (1979)
Harpacticoida	
<i>Euterpina acutifrons</i>	Huys et al. (1996)
Cyclopoda	
<i>Oithona oculata</i>	Nishida (1985a)
VI. Bipolar element	
Cyclopoida	
<i>Oithona similis</i> ¹⁾	Nishida (1985a)

¹⁾ This species is distributed also in the eastern equatorial Pacific (Nishida 1985a).

21.0–28.7°C)、冷水期は耐久卵で過ごすと考えられる (Ohtsuka et al. 1987)。前者ではその近縁種 (*C. pacificus*, *C. jashanovi*) が北太平洋の温帯から寒帯にかけて分布し、*C. sinicus* が最も南に分布しており、元来冷水性と考えられるのに対して、後者の近縁種 (*P. alata*, *P. surrecta*) は東南アジアに分布しており、この種群では *P. rostraticauda* が最も北に分布しており、明らかに暖水性である。これらの種はそれぞれ祖先が全く異なった性質を持っていたが、種分化を起こした場所は同様に日本周辺海域、特に古東シナ海であったと考えられる。

東亜初期固有要素に次いで多いのはインド–西太平洋要素 (インド–西太平洋の温帯–熱帯にかけて広範囲に分布)、オホーツク–ベーリング要素、両北要素 (北太平洋、北大西洋に分布し、北極海での分布を欠く) である。インド–西太平洋要素は暖水性であるのに対して、オホーツク–ベーリング要素、両北要素は冷水性である。これは、その起源が関係しており、前者では、特に中生代に熱帯性動物群集を発達させていたテチス海が起源であり、後者では第四紀において冷水性動物群集の発祥地であった古日本海あるいは古オホーツク海、古ベーリング海が起源であるためである (西村 1981)。東亜初期固有要素とこれら3つの要素のカラヌス目の一部には耐久卵を産出する種が含まれている点に興味深い。オホーツク–ベーリング要素の種が夏眠するのに対して、東亜初期固有要素、インド–西太平洋要素の種は冬眠をする。これは、その発祥地に由来する性質と言えよう。ただし、*Acartia* 属、*Tortanus* 属における耐久卵の産出は絶対的なものでなく、夏眠するものは分布の南限に近い個体群が、冬眠するものはその北限に近い個体群が耐久卵を産出し、分布の中心にいる個体群では耐久卵を産出しないことが報告されている (Uye 1985, Ohtsuka & Reid 1998)。

各要素の特性、成立過程の推定は西村 (1980, 1981) に詳しいので省略するが、日本のカイアシ類相には予想以上にテチス海の名残が見られることが明らかになりつつある。著者らの本邦産浅海近底層性カイアシ類の一連の調査から (Barr & Ohtsuka 1989, Haridas et al. 1994, Ohtsuka 1984, 1985, 1992, Ohtsuka & Boxshall 1994, Ohtsuka & Mitsuzumi 1990, Ohtsuka et al. 1991, 1993, 1994, 1998)、プラティコピア目 *Platycopia* 属、カラヌス目 *Metacalanus* 属、*Paramisophira* 属、*Pseudocyclops* 属などはいずれもインド–西太平洋域に加えて (東太平洋の熱帯域に出現する場合もある)、東西大西洋の温帯–熱帯 (カリブ海周辺とヨーロッパ、北アフリカ沿岸の両方に出現する) にも分布している明瞭なインド–西太平洋–温熱帯大西洋要素あるいは環熱帯要素のパターンを示すのである。この要素の起源は明らかにテチス海が現在のヨーロッパを通じてインド–太平洋と大西洋を貫く海として存在していた時期まで遡ることができる (西村 1981)。実際、これらは多くの原始的形質を残した系統的には古いグループである (Huys & Boxshall 1991)。ただし、これらの属はテチス海の消滅以後 (第三紀前半) あるいは消滅以前にも種分化を起こしており、現在ではインド–太平洋と大西洋では別種が生息している。近底層性カイアシ類は浮遊性種よりも船のバラスト水などによる人為的攪乱を受けにくいと考えられるので、今後これらの研究が進めば、日本周辺海域のカイアシ類相の成立過程、つまりテチス海との関連性がいっそう鮮明になる可能性がある。

注意しなければならないのは、インド–西太平洋域と西大西洋の温熱帯域に出現するが、ヨーロッパ、北アフリカ沿岸には出現しないカイアシ類の存在である。これらの起源は上述のものよりも年代的にははるかに若い。この場合には、テチス海消滅以後まだ開いていたパナマ地峡を通して (約350万年前に閉じる)、インド–西太平洋域から一方的に西大西洋へ進出したことが推定されている (Van der Spoel & Heyman 1983, Ohtsuka & Reid 1998)。これに相当するものがカラヌス目の *Tortanus* 属である。この属は5つの亜属が知られているが、各亜属は特有の生息場所を持っている。Fig. 2に5亜属間の系統と生息場所を示した (Ohtsuka & Reid 1998)。最初の分化、つまり *Tor-*

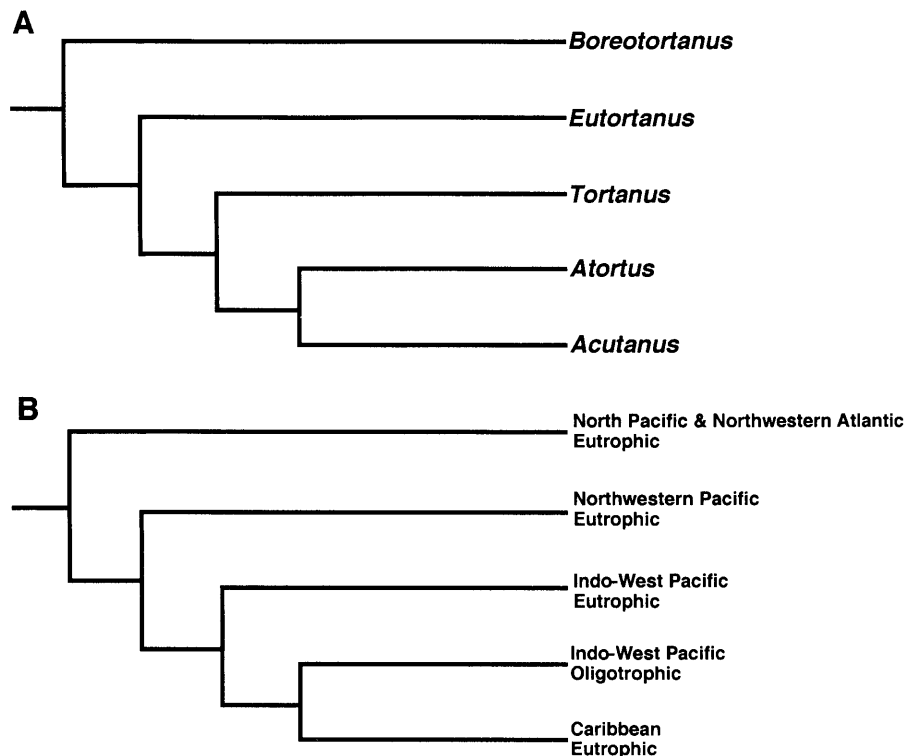


Fig. 2. Cladogram (A) and geocladogram (B) of five subgenera of the neritic/brackish calanoid copepod genus *Tortanus* (redrawn from Ohtsuka & Reid 1998).

*tanus discaudatus*の派生は古日本海で起こったと推定され、西大西洋への移動は第四紀の間氷期あるいは後期に北太平洋から一方的に起こったものと推定される (Ohtsuka et al. 1992). 次に派生した *Eutortanus* 亜属は、現在の分布パターンと低塩分を好む性質から明らかに古東シナ海に起源を持つ (Ohtsuka et al. 1992, 1995). 最後に派生した姉妹群はインド-西太平洋要素の *Atortus* 亜属とカリブ海要素の *Acutanus* 亜属である。東太平洋という広大な外洋域を挟んでこれら2つの亜属が姉妹群を形成した。このことはカリブ海要素の *Acutanus* 亜属の祖先がインド-西太平洋から上述のような移動をしたことに他ならない。このような分布パターンは *Tortanus* 属以外では、浮遊性十脚類 *Acetes* 属で知られる (Omori 1977, Van der Spoel & Hyeman 1983).

内湾・沿岸性カイアシ類の場合、これまで述べてきた地球的規模の地理的分布に加えて、湾の中での水平分布といった小規模な分布についても触れておかねばならない。内湾では、一般に、湾奥から湾外にかけての環境傾斜に対応したプランクトン相の帯状分布が見られるが、それを最も顕著に、かつ、恒常的に示するのが浮遊性カイアシ類である。このため、カイアシ類は内湾・沿岸域のよい水塊指標生物になる。内湾でのカイアシ類の帯状分布は、山路勇博士が日本各地の湾で行った一連のプランクトンの分布調査 (Yamazi 1950 など) で初めて詳しく研究され、カイアシ類優占種の湾内における相対的な分布位置が示された (Yamazi 1956). また、Hirota (1974) および Hirota & Hara (1975) はそれぞれ有明海と八代海で周年にわたるカイアシ類の帯状分布を研究した。しかし、それまで本邦内湾域の代表種とされていた *Paracalanus parvus*, *Acartia clausi*, *Oithona nana* の3種がいずれも複数の種を混同していたことが判明し、そのため種の分布パターンも再検討され

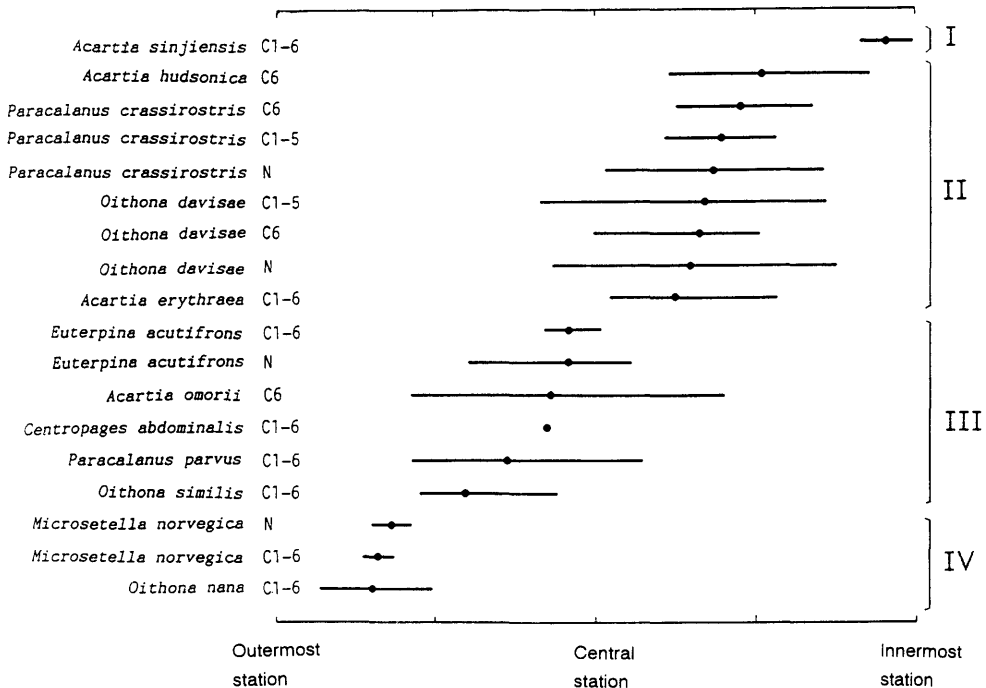


Fig. 3. Distribution ranges of abundant copepods in Maizuru Bay, Japan, based on monthly plankton survey from October 1977 to December 1978 (after Ueda 1991). The horizontal lines and circles represent seasonal ranges of the center of distribution in the bay during the period of high abundance and their mean points, respectively. The Roman numerals on the right side correspond to the number of the groups in Table 3.

ねばならなくなった。その分類学的混乱に一応の整理がついた後、Ueda (1991) は種の水塊指標性の再評価を行うために西日本の3つの湾でカイアシ類の分布調査を行い、内湾・沿岸性種を4つのタイプに類別できることを示した (Fig. 3, Table 3)。その結果は、各湾について毎月のデータを周年にわたって定量的に一般化し、かつ、3つの湾から共通した傾向を読み取ったものであり、本土温帯域内湾での一般的な帯状分布のパターンと考えることができる。しかし、北海道と琉球列島の内湾については、一部の優占種については本土温帯域の種と共通するものの、例えば北海道の厚岸湾では *Acartia longiremis*, *A. tumida*, *Pseudocalanus newmani* など (上田 未発表)、また、琉球列島の内湾やサンゴ礁域では *Oithona dissimilis*, *O. aruensis*, *Bestiolina similis* など (Nishida 1985b, 上田 未発表)、Table 3にはない寒帯性種、熱帯性種が優占的地位を占めており、それらの地域での帯状分布と種の分布パターンについては今後の研究が待ち望まれる。

外国での帯状分布に関する研究水域は、日本のような小さな湾の中ではなく、大きな河川の河口域であることが多い。河口域では通常極端な塩分傾斜があり、カイアシ類の分布は種の塩分耐性によって一義的に支配される (たとえば、Jeffries 1967)。しかし、内湾では河口域ほどの塩分傾斜はなく、カイアシ類の帯状分布は塩分以外の要因、特に生物的要因である餌密度と捕食圧が強く関係している。餌密度に関して、Paffenhöfer & Stearns (1988) は、北米大西洋沿岸に広く分布する *Paracalanus* sp. と内湾やその近傍に分布が限られる *Acartia tonsa* では餌 (植物プランクトン) 密度に対する機能的応答が異なることを示し、その違いが両者の分布に関係していると推察した。すなわち、低餌密度環境では前者は摂餌ろ水量を上げてより多くの餌を摂取しようとするのに対

Table 3. Ecological classification of neritic copepods in inlets of Honshu, and terms proposed for each category (after Ueda 1991).

Group	Abundant species	General distribution pattern in inlets	Possible factor permitting population growth	Ecological term
I	<i>Pseudodiaptomus marinus</i> <i>Acartia sinjiensis</i>	Restricted to less saline, innermost part	Low salinity; optimal salinity depends on species	oligohaline neritic
II	<i>Acartia hudsonica</i> <i>Oithona davisae</i> <i>Paracalanus crassirostris</i> <i>Acartia erythraea</i> <i>Oithona attenuata</i> stocky form <i>Oithona oculata</i>	More abundant in strongly enclosed inlets or inner half of inlets	High food concentration	eutrophic neritic
III	<i>Oithona brevicornis</i> <i>Oithona nana</i> ¹⁾ <i>Euterpina acutifrons</i> <i>Oithona simplex</i> <i>Acartia omorii</i> <i>Centropages abdominalis</i> <i>Paracalanus parvus</i> s.l. <i>Oithona similis</i>	More abundant in open inlet or outer half of inlets	Relatively high food concentration and low predation pressure	mesotrophic neritic
IV	<i>Microsetella norvegica</i> <i>Oithona nana</i> ¹⁾	More abundant at mouth parts of inlets	Low predation pressure	oligotrophic neritic

¹⁾ *Oithona nana* is classified as a mesotrophic or oligotrophic neritic species, which depends on inlets.

し、後者は逆に摂餌を止めてしまうことが沿岸に広く分布できない要因であるという (Fig. 4)。また、Paffenhöfer (1991) は、*Paracalanus* は機械的刺激より化学的刺激に対する感覚器が発達しており、それが低密度な餌の発見に有利になると考えた。一方、捕食圧については、湾奥部では一般に視覚的捕食者である魚類の捕食圧が高いため、カイアシ類の体長は小型化する傾向がある (Ueda 1991)。内湾性種 *A. tonsa* は機械的刺激に対する感覚器がより発達しており、捕食者をいち早く察知し逃避するのに適しているという (Paffenhöfer 1991)。高い捕食圧に抵抗するためには、高い繁殖率を持つことも重要である。以上のことから、Ueda (1991) は内湾性カイアシ類の分布要因を、塩分、餌密度、捕食圧であると考え、上に述べた4タイプの内湾性カイアシ類について oligohaline neritic (低塩分沿岸性)、eutrophic neritic (富栄養沿岸性)、mesotrophic neritic (中栄養沿岸性)、oligotrophic neritic (貧栄養沿岸性) という名称を提唱した (Table 3)。

(3) 汽水性種

東アジアに分布する汽水性カラヌス目の分布パターンが Ohtsuka et al. (1995) によってまとめられた。これによると、東亜初期固有要素、北極-北大西洋要素、インド-西太平洋要素の3つに大きく分類されるが、約80%もの種が東亜初期固有要素に属している。これは新生代第三紀から第四紀にかけて存在した大きな入江であった古東シナ海あるいは古日本海に起源を発するものである (西村 1980, 1981)。さらに、この要素は日本での出現に注目すると、1) 日本固有、2) アジア大陸のみ分布、3) アジア大陸及び日本に広く分布、4) アジア大陸と有明海、の4つの亜型に分類された。4) の亜型における有明海での飛び地的出現については、古東シナ海に面していた有明海が縄文海進 (6,000~10,000年前) によって、母集団である大陸の個体群から隔離された個体群と説明されている (Hiromi & Ueda 1987, Ohtsuka et al. 1992, 1995)。このような長期間、両個体群は隔離されている

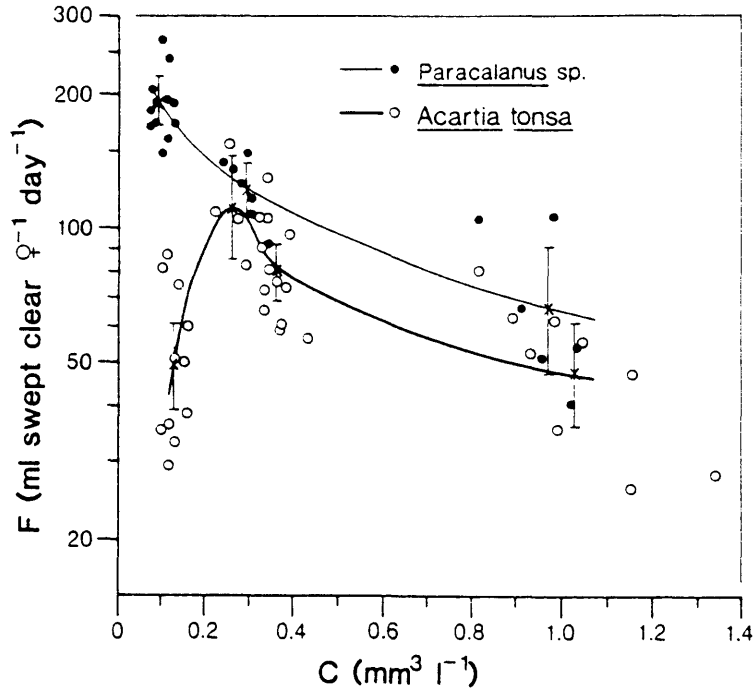


Fig. 4. Clearance rates (F) of adult females of *Paracalanus* sp. and *Acartia tonsa* feeding on a diatom *Thalassiosira weissflogii* (C : food concentration). Bars mean 95% confidence limits (after Paffenhofer & Stearns 1988, with permission of Inter-Research).

にも関わらず、外部形態の差はほとんど見られなかった (Ohtsuka et al. 1995)。

(4) 陸水性種

水野 (1984a, b, 1991) は日本の陸水性カイアシ類の地理的分布について、広域分布種、北方系種、南方系種の3つに分けてまとめている。最近、日本の優占的な浮遊性種の分類にいくつかの進展があり、ここではその紹介もかねて、疑問視されている陸水性カイアシ類の汎世界分布 cosmopolitanism と分類学との関わりについて触れる。陸水域の浮遊性カイアシ類はカラヌス目とキクロプス目 (陸水生物の分野では、それぞれヒゲナガケンミジンコ目、ケンミジンコ目とよばれることがある) に限られ、特にカラヌス目では海洋性種に比べると種数は少ない。陸水性カラヌス目はほとんどが湖沼など地表の止水域の浮遊種である。水野 (1991) によれば日本の陸水域から報告されているカラヌス目は Diaptomidae ディアプトムス科の9属11種 (水野のリストから汽水性種を除く) とされるが、日本の湖沼に優占動物プランクトンとして出現する種は *Acanthodiaptomus pacificus* (琉球列島を除く日本全域)、*Eodiaptomus japonicus* (南西諸島を除く日本全域)、*Sinodiaptomus valkanovi* (関東・北陸～九州北部)、*S. sarsi* (琉球列島) の4種にすぎない (括弧内の分布域は水野 (1984a) および Ueda & Ishida (1997) による)。また、瀬戸内海沿岸の浅い池では夏季 *Neurodiaptomus formosus* が優占することがある (水野 1991, 大塚・上田 未発表)。Sinodiaptomus 属については分類が混乱していたが、日本には *S. valkanovi* と *S. sarsi* の2種が分布することが最近明らかにされた (Ueda & Ishida 1997, Ueda & Ohtsuka in press)。一方、本邦から報告されている陸水性キクロプス目は Cyclopidae キクロプス科の14属39種2亜種 (水野 (1991) の表から汽水性種を除く) とされるが、

その多くは井戸、地下水、河川、水田、湿原、および湖沼の水草帯から報告された種であり、湖沼での浮遊生活を主な生活形態としている普通種はEucyclopinæユウキクロプス亜科の*Tropocyclops prasinus* (日本全域)、Cyclopinæキクロプス亜科の*Cyclops vicinus* (九州以北)、*C. strenuus* (近畿以北)、*Mesocyclops dissimilis*、*M. ruttneri*、*Thermocyclops crassus* (= *T. hyalinus*, 日本全域)、*T. taihokuensis* (関東・北陸以南)の4属7種のみである(括弧内の分布域は水野(1984b)、Ueda et al. (1996a, 1997) およびUeda & Ishida (1997) による)。 *Mesocyclops* 属については、かつては汎世界分布種とされていた *M. leuckarti* が唯一の日本産種であったが、日本を含めて東アジアの "*M. leuckarti*" は別種であることが指摘され (Kiefer 1981)、現在はDefaye & Kawabata (1993) が琵琶湖から新種記載した *M. dissimilis* と、Ueda et al. (1997) およびUeda & Ishida (1997) が九州・沖縄の池やダム湖から報告した *M. ruttneri*、およびHolynska (1997) が石垣島と西表島の水田や小川などから確認した *M. woutersi* の計3種が日本産 *Mesocyclops* であると考えられる。これら3種の国内での分布域については今後の研究を待たねばならない。

本邦の陸水性カラヌス目11種のうち、*Eodiaptomus japonicus*、*Heliodiaptomus nipponicus*、*Sinodiaptomus valkanovi* の3種、およびキクロプス目39種のうち、*Diacyclops disjunctus* と *D. languidoides* を除く地下水性種15種と *Mesocyclops dissimilis* が日本固有種である。陸水性種が海洋性種に比べて相対的に固有種の多いのは、地理的隔離の面から考えて当然といえる。ところが一方では、地下水種以外のキクロプス目のほとんどがコスモポリタン種であるか、あるいは日本からヨーロッパまでユーラシア全域におよぶ広域分布種であるという逆の現象がある。ちなみに、その中で分布がアジアに限定されるのは上記 *Mesocyclops* 3種と *Thermocyclops taihokuensis* だけである。なお、*S. valkanovi* と *M. ruttneri* は西欧や北米からも報告されているが、それらは東アジア (*S. valkanovi* は日本) から鑑賞植物や稲とともに運ばれたものであると考えられている (Reid & Pinto-Coelho 1994, Ueda & Ohtsuka, in press)。しかし、今日、陸水性キクロプス目の汎世界分布は分類が不完全なことによる誤りではないかと考えられている (Dussart & Fernando 1986)。コスモポリタン種に対してはミジンコ類 (Frey 1982) やワムシ類 (Dumont 1983) でも同様に疑問視されている。キクロプス目の種分類が不完全というのは、近縁種を識別する主要な分類形質とされてきた尾肢長や尾毛長などの各部位の長さにかかなりの個体変異があり、古い記載の分類形質では種が識別できなかったということである。このため、*Mesocyclops* 属や *Thermocyclops* 属では、模式標本の再記載と分類形質の洗い直しに力が注がれ、頭部付属肢の微小棘などの微細形質 micro-character の重要性が明らかになってきた (Van de Velde 1984, Reid 1993, Holynski 1994, Holynski & Fiers 1994 など)。日本の "*M. leuckarti*" もこうした綿密な研究の成果に基づいて *M. dissimilis*、*M. ruttneri*、および *M. woutersi* として整理されたが、他の種についても微細形質を含めて詳細な記載を行っていく必要がある。ただし、仮に日本の個体が西欧のと比べて異なる形質を持っていたとしても安易に新種にするのではなく、近縁種を含めてその形質の個体群内および個体群間での変異の大きさを調べ、分類形質としての評価を行わなくてはならない。現在、日本で問題になっているのは過去に *Eucyclops serrulatus* として同定されてきた種で、これには複数の種を含んでいることが指摘されている (Kawabata & Defaye 1994, Ueda et al. 1996a, b, Ishida 1997)。しかし、*Eucyclops* は80種(亜種を含む)以上からなる大きな属で (Dussart & Defaye 1985)、しかも、*E. serrulatus* とその近縁種 *E. speratus* には多くの亜種または変種が記載されており、問題の解決には分類形質の再評価とともに少なくとも種グループ全体の revision が強く望まれる。

Table 4. Immigrant copepods from East Asia to new habitats in the world.

Order Family Species	Newly introduced locality	Literature
Calanoida		
Acartiidae		
<i>Acartia omorii</i>	southern Chile	Hirakawa (1988)
Centropagidae		
<i>Centropages abdominalis</i>	southern Chile	Hirakawa (1986)
<i>Sinocalanus doerri</i>	California	Orsi et al. (1983)
Diaptomidae		
<i>Sinodiaptomus valkanovi</i>	Bulgaria	Ueda & Ohtsuka (in press)
Pseudodiaptomidae		
<i>Pseudodiaptomus forbesi</i>	California	Orsi & Walter (1991)
<i>P. inopinus</i>	Columbia River	Cordella et al. (1992)
<i>P. marinus</i>	Hawaii, California	Jones (1966), Fleminger & Kramer (1988), Orsi & Walter (1991)
<i>P. trihamatus</i>	Brazil	Reid & Pinto-Coelho (1994)
Tortanidae		
<i>Tortanus dextrilobatus</i>	California	Orsi & Ohtsuka (unpublished data)
Cyclopoida		
Oithonidae		
<i>Oithona davisae</i>	California, southern Chile	Ferrari & Orsi (1984), Hirakawa (1986)
<i>Limnoithona sinensis</i>	California	Ferrari & Orsi (1984)
Cyclopidae		
<i>Mesocyclops ogunnus</i>	Brazil	Reid & Pinto-Coelho (1994)
<i>M. ruttneri</i>	Austria, southern U.S.A.	Reid & Pinto-Coelho (1994)

(5) 人為輸送による東アジアからの移出種

Table 4に本来の生息地である東アジアから人為輸送された汽水～沿岸性及び淡水性カイアシ類を示す。これらの現象は船のバラスト水による輸送、有用魚介類（特に食用カキ）あるいは鑑賞用動植物の移出によって分布が人為的に拡大した結果と考えられている（Jones 1966, Orsi et al. 1983, Ferrari & Orsi 1984, Fleminger & Kramer 1988, Hirakawa 1986, 1988, Carlton 1987, Orsi & Walter 1991, Cordell et al. 1992, Ueda & Ohtsuka, in press）。太平洋においては、プランクトンとベントスの主要な移入、移出経路が明らかになっており、特に顕著な移出源としてはアジアの太平洋沿岸であり、移入場所としてはハワイ諸島、北アメリカ太平洋沿岸、オーストラリアである（Carlton 1987）。また、人為輸送ではないが、渡り鳥によるアクシデンタルな輸送も淡水性種では起こる可能性がある（勢村ら 1986）。東アジアからの帰化種が多いのは、これらが東亜初期固有要素に属することと関係が深い。つまり、この要素のカイアシ類は、沿岸性種の祖先が古東シナ海という広大な汽水域で汚濁、塩分、水温の変化に強い汽水性種として進化したと考えられる。また、近年の経済的理由により、東アジアと他地域との輸送船の往来が多くなったことも帰化種の定着には関与しているだろう（Cordell et al. 1992）。

帰化種の定着に伴って在来種の個体群が大きな影響を受けることが示唆されている。こうした現象は特に合衆国カリフォルニア州の汽水域で認められており、東アジアからの帰化種 *Pseudodiaptomus inopinus*, *P. marinus*, *P. forbesi*, *Sinocalanus doerri*によって在来種の *Eurytemora affinis* と *Pseudodiaptomus euryhalinus* が減少もしくは駆逐された可能性が指摘されている（Cordell et al. 1992, Fleminger & Kramer 1988）。

朝倉 (1992) は東京湾でのペントスの帰化種の定着の成功要因として3つを上げているが、これらの要因はプランクトンにも適用できると考えられる。1) 元来の環境が変化し、在来種の生息環境が悪化して競争種や天敵が減少したこと、2) 帰化種の汚濁、塩分、貧酸素などに対する耐性が強いこと、3) 帰化種が強い繁殖力 (多い産仔数, 多数回繁殖, 早い性成熟) を持つこと、を上げている。カイアシ類の場合、多くの汽水~沿岸性種は一般的にこうした要因に対する耐性が強いので2) の要因は当てはまる (たとえば, Madhupratap 1979, 1987, Wellershaus & Soltanpour-Gargari 1991)。特に, *Acartia* 属, *Sinocalanus* 属は耐久卵の産出が知られているので (Uye 1985), 不適当な環境に対する耐性は一層強いと考えられる。3) については、これらのカイアシ類は攪乱されやすい環境に生息している r-strategist であると考えられるので、一般的に繁殖能力、成長速度は高いと考えられる。例えば、東アジアに固有の汽水性カラヌス目 *Sinocalanus tenellus* の成体雌は水温約20°Cで約12日で卵から成体になるという急速な成長をし、成体になってから70日間生存して総計2500個以上の卵を産卵してカイアシ類の中でも最も多産であるという (Kimoto et al. 1986a, b)。1) に関しては実証することが難しいが、Cordell et al. (1992) は合衆国コロンビア川の汽水域で帰化種 *Pseudodiaptomus inopinus* が定着した原因に船のバラスト水による輸送が度重なること、人間の活動による河川水流量の減少、さらにここ数十年間の異常低水温が関与していることを示唆している。こうした以前とは異なった環境が在来種の減少、さらには帰化種の定着をもたらすことは十分考えられる。

(6) 海底洞窟性カイアシ類の動物地理

欧米中心に近年、海底洞窟、特に anchihaline (=anchialine) cave (Stock et al. (1986) の定義に従えば、洞窟内の海表面が直接海と接続せず、潮汐や陸水の影響を受けているもの) と呼ばれる洞窟に生息している甲殻類の研究が目覚ましく進展し、まさに生きた化石と言える原始的体制をとどめた Remipedia ムカデエビなどの発見が相次いでいる (Yager & Humphreys 1996)。また、浮遊性カイアシ類においても究めて特殊な群集が存在し、研究が精力的に進められている (Fosshagen & Iliffe 1985, 1989, 1991, Boxshall & Iliffe 1987, Huys 1988, Rocha & Iliffe 1991, Ohtsuka et al. 1993, Jaume & Boxshall 1996)。日本においてはこうした洞窟性群集の研究は大変遅れており、軟体動物のみで研究が進んでいる (Hayami & Kase 1993)。海底洞窟からは新科、新属の発見が相次ぎ、これまでのカイアシ類の系統論や動物地理学に一石を投じている。海底洞窟性動物はテーチス海遺存性のものが多く、また、深海性種と近縁関係にあるものも少なくない。例えば、ミソフリア目カイアシ類の *Expansophria* 属と *Speleophiopsis* 属は、地中海、カナリー諸島、カリブ海、フィリピンの海底洞窟のみから発見されているが、この分布パターンはかつてのテーチス海の沿岸線にみごとに沿っており、テーチス海遺存性と考えられる (Jaume & Boxshall 1996)。また、地中海は約550万年前 (鮮新世) に "Messinian Salinity Crisis" と呼ばれる乾燥期を経験して海洋生物が一掃されたとされているが、これらのカイアシ類が沿岸域の洞窟のみから発見されることや分散能力の低さから考えて、"Messinian Salinity Crisis" でも生残できるような環境が当時地中海に存在していた可能性が指摘されている (Jaume & Boxshall 1996)。

我が国にも、特に南西諸島には多くの海底洞窟があり、こうした洞窟性甲殻類の研究の進展が望まれる。先に触れた近底層とともに、このような特殊な群集の研究が日本でも進めば、東アジア周辺のカイアシ類の起源、成立過程がより鮮明に推定できよう (大塚ら印刷中)。

謝 辞

英文校閲を賜った Mark J. Grygier 博士には心から謝意を申し上げる。なお、本研究の一部は文部省科学研究助成金 (10660180) によって行われた。

引用文献

- 朝倉 彰 1992. 東京湾の帰化動物. 都市生態系における侵入の過程と定着成功の要因に関する考察. 千葉中央博自然誌研究報告 **2**: 1-14.
- Barr, D. J. & S. Ohtsuka 1989. *Pseudocyclops lepidotus*, a new species of demersal copepod (Calanoida: Pseudocyclopidae) from the northwestern Pacific. *Proc. Biol. Soc. Wash.* **102**: 331-338.
- Böttger-Schnack, R. 1988. Observation on the taxonomic composition and vertical distribution of cyclopoid copepods in the central Red Sea. *Hydrobiologia* **167/168**: 311-318.
- Böttger-Schnack, R. 1989. Biological observations on small cyclopoid copepods in the Red Sea. *J. Plankton Res.* **11**: 1089-1101.
- Böttger-Schnack, R. 1990a. Community structure and vertical distribution of cyclopoid copepods in the Red Sea. I. Central Red Sea, autumn 1980. *Mar. Biol.* **106**: 473-485.
- Böttger-Schnack, R. 1990b. Community structure and vertical distribution of cyclopoid copepods in the Red Sea. II. Aspects of seasonal and regional differences. *Mar. Biol.* **106**: 487-501.
- Böttger-Schnack, R. 1992. Community structure and vertical distribution of cyclopoid and poecilostomatoid copepods in the Red Sea. III. Re-evaluation for separating a new species of *Oncaea*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **80**: 301-304.
- Böttger-Schnack, R. 1994. The microcopepod fauna in the Eastern Mediterranean and Arabian Seas: a comparison with the Red Sea fauna. *Hydrobiologia* **292/293**: 271-282.
- Böttger-Schnack, R. 1995. Summer distribution of micro- and small meso-zooplankton in the Red Sea and Gulf of Aden, with special reference to non-calanoid copepods. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **118**: 81-102.
- Böttger-Schnack, R. 1996. Vertical structure of small metazoan plankton, especially non-calanoid copepods. I. Deep Arabian Sea. *J. Plankton Res.* **18**: 1073-1101.
- Böttger-Schnack, R. 1997. Vertical structure of small metazoan plankton, especially non-calanoid copepods. II. Deep eastern Mediterranean (Levantine Sea). *Oceanologica Acta* **20**: 399-419.
- Böttger-Schnack, R. & G.A. Boxshall 1987. Two new species of *Oncaea* (Copepoda: Poecilostomatoida) from the Red Sea and a redescription of *O. atlantica* Shmeleva. *J. Plankton Res.* **9**: 553-564.
- Böttger-Schnack, R. & G. A. Boxshall 1990. Two new *Oncaea* species (Copepoda: Poecilostomatoida) from the Red Sea. *J. Plankton Res.* **12**: 861-871.
- Böttger-Schnack, R. & R. Huys 1997. *Archioncaea arabica* gen. et sp. nov., a remarkable oncaeid (Copepoda: Poecilostomatoida) from the northern Arabian Sea. *Cah. Biol. Mar.* **38**: 79-89.
- Boxshall, G. A. & T. M. Iliffe 1987. Three new genera and five new species of misophrioid copepods (Crustacea) from anchialine caves on Indo-West Pacific and North Atlantic islands. *Zool. J. Linnean Soc.* **91**: 223-252.
- Bradford, J. M. 1976. Partial revision of the *Acartia* subgenus *Acartiura* (Copepoda: Calanoida: Acartiidae). *N.Z. J. Mar. Freshw. Res.* **10**: 159-202.
- Bradford, J. M. 1979. Zoogeography of some New Zealand neritic pelagic Crustacea and their close relatives. *Inf. Ser. Dep. Scient. Ind. Res. N.Z.* **137**: 539-612.
- Brodsky, K. A. 1965. Variability and systematics of the species of *Calanus* (Copepoda). 1. *Calanus pacificus* Brodsky and *Calanus sinicus* Brodsky sp. n. *Expl. Fauna Seas* **3**: 22-71. (in Russian)
- Brodsky, K. A. 1972. Phylogeny of the Fam. Calanidae on the basis of comparative morphological analysis of its characters. *Expl. Fauna Seas* **12**: 1-110. (in Russian)

- Carlton, J. T. 1987. Patterns of transoceanic marine biological invasions in the Pacific Ocean. *Bull. Mar. Sci.* **41**: 452–465.
- Chen, Q.-C. & S.-Z. Zhang 1965. The planktonic copepods of the Yellow Sea and the East China Sea. I. Calanoida. *Studia Mar. Sin.* **9**: 125–137.
- Cordell, J. R., C. A. Morgan & C. A. Simenstad 1992. Occurrence of the Asian calanoid copepod *Pseudodiaptomus inopinus* in the zooplankton of the Columbia River estuary. *J. Crustacean Biol.* **12**: 260–269.
- Defaye, D. & K. Kawabata 1993. *Mesocyclops dissimilis* n.sp. from Lake Biwa, Japan (Copepoda, Cyclopoida). *Hydrobiologia* **257**: 121–126.
- Dumont, H. J. 1983. The biogeography of rotifers. *Hydrobiologia* **104**: 19–30.
- Dussart, B. H. & D. Defaye 1985. Répertoire mondial des Copépodes Cyclopoïdes. Centre National de la Recherche Scientifique, Bordeaux, Paris. 236 pp.
- Dussart, B. H. & D. Defaye 1995. Copepoda. Introduction to the Copepoda. SPB Academic Publishing bv, Amsterdam, 277pp.
- Dussart, B. H. & C. H. Fernando 1986. The *Mesocyclops* species problem today. *Sylogaeus* **58**: 288–293.
- Ferrari, F. D. & J. Orsi 1984. *Oithona davisae*, new species, and *Limnoithona sinensis* (Bruckhardt, 1912) (Copepoda: Oithonidae) from Sacramento-San Joaquin estuary, California. *J. Crustacean Biol.* **4**: 106–126.
- Fleminger, A. 1973. Pattern, number, variability, and taxonomic significance of integumental organs (sensilla and glandular pores) in the genus *Eucalanus* (Copepoda, Calanoida). *Fish. Bull.* **71**: 965–1010.
- Fleminger, A. 1986. The Pleistocene equatorial barrier between the Indian and Pacific Oceans and a likely cause for Wallace's line. *Unesco Technical Papers in Marine Science* **49**: 84–97.
- Fleminger, A. & K. Hulsemann 1974. Systematics and distribution of the four sibling species comprising the genus *Pontellina* Dana (Copepoda, Calanoida). *Fish. Bull.* **72**: 63–120.
- Fleminger, A. & S. H. Kramer 1988. Recent introduction of an Asian estuarine copepod, *Pseudodiaptomus marinus* (Copepoda: Calanoida), into southern California embayments. *Mar. Biol.* **98**: 535–541.
- Fosshagen, A. & T. M. Iliffe 1985. Two new genera of Calanoida and a new order of Copepoda, Platycopioida, from marine caves on Bermuda. *Sarsia* **70**: 345–358.
- Fosshagen, A. & T. M. Iliffe 1989. *Boholina*, a new genus (Copepoda: Calanoida) with two new species from an anchialine cave in the Philippines. *Sarsia* **74**: 201–208.
- Fosshagen, A. & T. M. Iliffe 1991. A new genus of calanoid copepod from an anchialine cave in Belize. *Bull. Plankton Soc. Japan*, Spec. Vol.: 339–346.
- Frey, D. G. 1982. Questions concerning cosmopolitanism in Cladocera. *Archiv für Hydrobiologie* **93**: 484–502.
- Frost, B. W. 1989. A taxonomy of the marine calanoid copepod genus *Pseudocalanus*. *Can. J. Zool.* **67**: 525–551.
- Haridas, P., M. Madhupratap & S. Ohtsuka 1994. *Pseudocyclops lakshmi*, a new species (Pseudocyclopidae: Calanoida: Copepoda) from the Laccadives, India. *Proc. Biol. Soc. Wash.* **107**: 151–163.
- Hayami, I & T. Kase 1993. Submarine cave Bivalvia from the Ryukyu Islands: systematics and evolutionary significance. *Univ. Mus. Univ. Tokyo, Bull.* **35**: 1–133.
- Hirakawa, K. 1986. A new record of the planktonic copepod *Centropages abdominalis* (Copepoda, Calanoida) from Patagonian waters, southern Chile. *Crustaceana* **51**: 296–299.
- Hirakawa, K. 1988. New records of the North Pacific coastal planktonic copepods, *Acartia omorii* (Acartiidae) and *Oithona davisae* (Oithonidae) from southern Chile. *Bull. Mar. Sci.* **42**: 337–339.
- Hirakawa, K., T. Ikeda & N. Kajihara 1990. Vertical distribution of zooplankton in Toyama Bay, southern Japan Sea, with special reference to Copepoda. *Bull. Plankton Soc. Japan* **37**: 111–126.
- Hiromi, J. & H. Ueda 1987. Planktonic calanoid copepod *Sinocalanus sinensis* (Centropagidae) from estuaries of Ariake-kai, Japan with a preliminary note on the mode of introduction from China.

- Proc. Japan. Soc. Syst. Zool.* **35**: 19–26.
- Hirota, R. 1961. Zooplankton investigations in the Bing-nada region of the Seto-naikai (Inland Sea of Japan). *J. Sci. Hiroshima Univ., Ser. B, Div. 1*, **20**: 83–145.
- Hirota, R. 1974. Occurrence of zooplankton in Ariake-kai, western Kyushu. I. Regional occurrence of the important zooplankton in the warmer season. *Kumamoto J. Sci., Biol.* **12**: 1–15.
- Hirota, R. & M. Hara 1975. Zooplankton investigations in Yatsushiro-kai, western Kyushu. I. Regional and seasonal occurrences of the important zooplankton. *J. Oceanogr. Soc. Japan* **31**: 115–123.
- Holynski, M. 1994. A redescription of *Mesocyclops thermocyclopoides* Harada, 1931 (Copepoda, Cyclopidae). *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg., Biol.* **64**: 99–110.
- Holynska, M. 1997. Tracing the routes of speciation in *Mesocyclops woutersi*-superspecies (Copepoda: Cyclopoida). *Ann. Zoologici (Warszawa)* **47**: 321–336.
- Holynski, M. & F. Fiers 1994. *Mesocyclops thermocyclopoides* species-group: redescription and content. *Hydrobiologia* **292/293**: 41–51.
- Hulsemann, K. 1994. *Calanus sinicus* Brodsky and *C. jashanovi*, nom.nov. (Copepoda: Calanoida) of the North-west Pacific Ocean: a comparison, with notes on the integumental pore pattern in *Calanus* s.str. *Invertebr. Taxon.* **8**: 1461–1482.
- Huys, R. 1988. *Boxshallia bulbantennulata* gen. et spec. nov. (Copepoda: Misophrioida) from an anchihaline lava pool on Lanzarote, Canary Islands. *Stygologia* **4**: 138–154.
- Huys, R. & G. A. Boxshall 1991. Copepod evolution. Ray Society., London. 468 pp.
- Huys, R., J. M. Gee, C. G. Moore & R. Hamond 1996. Marine and brackish water harpacticoid copepods. pp. 1–352. In *Synopses of the British Fauna (New Series)* No. 51 (eds. Barnes, R. S. K. & J. H. Crothers). Field Studies Council, Shrewsbury.
- Ishida, T. 1997. *Eucyclops roseus*, a new Eurasian copepod, and the *E. serrulatus-speratus* problem in Japan. *Jap. J. Limnol.* **58**: 349–358.
- 伊東 宏 1997. Family Oncaeidae オンケア科. 日本産海洋プランクトン検索図説 (千原光雄・村野正昭編): pp. 978–988. 東海大学出版会, 東京.
- Jashnov, V. A. 1975. On the systematic status of Pacific *Calanus glacialis*, *C. sinicus* and *C. orientalis* sp.n. *Zool. Zhur.* **54**: 32–38. (in Russian)
- Jaume, D. & G.A. Boxshall 1996. The persistence of an ancient marine fauna in Mediterranean waters: new evidence from misophrioid copepods living in anchihaline caves. *J. Nat. Hist.* **30**: 1583–1595.
- Jeffries, H. P. 1967. Saturation of estuarine zooplankton by congenetic associates, pp. 500–508. In *Estuaries* (ed. G. Lauff). A.A.A.S. Publication No 83, Washington.
- Jones, E. C. 1966. A new record of *Pseudodiaptomus marinus* Sato (Copepoda, Calanoida) from brackish waters of Hawaii. *Crustaceana* **10**: 316–317.
- Kado, Y. 1957. The seasonal change of the chaetognath and pelagic copepod fauna of Hiroshima Bay in the Inland Sea of Japan, with special reference to the appearance of oceanic species. *J. Sci. Hiroshima Univ., Ser. B, Div. 1*, **17**: 121–129.
- Kawabata, K. & D. Defaye 1994. Description of planktonic copepods from Lake Kahoku-gata, Japan. *Jpn. J. Limnol.* **55**: 143–158.
- Kiefer, F. 1981. Beitrag zur Kenntnis von Morphologie, Taxonomie und geographischer Verbreitung von *Mesocyclops leuckarti* auctorum. *Arch. Hydrobiol., Suppl.* **62**: 148–190.
- Kimoto, K., S-I. Uye & T. Onbé 1986a. Growth characteristics of a brackish-water calanoid copepod *Sinocalanus tenellus* in relation to temperature and salinity. *Bull. Plankton Soc. Japan* **33**: 43–57.
- Kimoto, K., S-I. Uye & T. Onbé 1986b. Egg production of a brackish-water calanoid copepod *Sinocalanus tenellus* in relation to food abundance and temperature. *Bull. Plankton Soc. Japan* **33**: 133–145.
- Madhupratap, M. 1979. Distribution, community structure & species succession of copepods from Cochin Backwaters. *Indian J. Mar. Sci.* **8**: 1–8.
- Madhupratap, M. 1987. Status and strategy of zooplankton of tropical Indian estuaries: a review. *Bull. Plankton Soc. Japan* **34**: 65–81.

- Miller, C. B. 1988. *Neocalanus flemingeri*, a new species of Calanidae (Copepoda: Calanoida) from the subarctic Pacific Ocean, with a comparative redescription of *Neocalanus plumchrus* (Marukawa) 1921. *Prog. Oceanogr.* **20**: 223-273.
- Miller, C. B. & M. Terazaki 1989. The life cycle of *Neocalanus flemingeri* and *Neocalanus plumchrus* in the Sea of Japan. *Bull. Plankton Soc. Japan* **36**: 27-41.
- 水野寿彦 1984a. 日本の陸水産 Calanoida. 中国/日本・淡水産橈脚類 (沈嘉瑞・水野寿彦編著): pp. 475-499. たたら書房, 米子.
- 水野寿彦 1984b. 日本の陸水産 Cyclopoida. 中国/日本・淡水産橈脚類 (沈嘉瑞・水野寿彦編著): pp. 564-620. たたら書房, 米子.
- 水野寿彦 1991. Order Calanoida カラヌス目, Order Cyclopoida ケンミジンコ目. 日本淡水動物プランクトン検索図説 (水野寿彦・高橋永治編): pp. 2-50. 東海大学出版会, 東京.
- 西村三郎 1980. 日本海の成立-生物地理学からのアプローチ. 改訂版. 築地書館, 東京, 228 pp.
- 西村三郎 1981. 地球の海と生命-海洋生物地理学序説. 海鳴社, 東京, 284 pp.
- Nishida, S. 1985a. Taxonomy and distribution of the family Oithonidae (Copepoda, Cyclopoida) in the Pacific and Indian Oceans. *Bull. Ocean Res. Inst., Univ. Tokyo* **20**: 1-167.
- Nishida, S. 1985b. Pelagic copepods from Kabira Bay, Ishigaki Island, southwestern Japan, with the description of a new species of the genus *Pseudodiaptomus*. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* **30**: 125-144.
- Oh, B.-C., M. Terazaki & T. Nemoto 1991. Some aspects of the life history of the subarctic copepod *Neocalanus cristatus* (Calanoida) in Sagami Bay, central Japan. *Mar. Biol.* **111**: 207-212.
- Ohtsuka, S. 1984. Calanoid copepods collected from the near-bottom in Tanabe Bay on the Pacific coast of the middle Honshu, Japan. I. Arietellidae. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* **29**: 359-365.
- Ohtsuka, S. 1985. Calanoid copepods collected from the near-bottom in Tanabe Bay on the Pacific coast of the middle Honshu, Japan. II. Arietellidae (cont.). *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* **30**: 287-306.
- Ohtsuka, S. 1992. Calanoid copepods collected from the near-bottom in Tanabe Bay on the Pacific coast of the middle Honshu, Japan. IV. Pseudocyclopiidae. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* **35**: 295-301.
- Ohtsuka, S. & G. A. Boxshall 1994. *Platycopia orientalis*, new species (Copepoda: Platycopioida), from the North Pacific, with descriptions of copepodid stages. *J. Crustacean Biol.* **14**: 151-167.
- Ohtsuka, S. & C. Mitsuzumi 1990. A new asymmetrical near-bottom calanoid copepod, *Paramisophria platysoma*, with observations of its integumental organs, behavior and in-situ feeding habit. *Bull. Plankton Soc. Japan* **36**: 87-101.
- Ohtsuka, S. & J. W. Reid 1998. Phylogeny and zoogeography of the planktonic copepod genus *Tortanus* (Calanoida: Tortanidae), with establishment of a new subgenus and descriptions of two new species. *J. Crustacean Biol.* **18**: 774-807.
- Ohtsuka, S., G. A. Boxshall & H. S. J. Roe 1994. Phylogenetic relationships between arietellid genera (Copepoda: Calanoida), with establishment of three new genera. *Bull. Nat. Hist. Mus. (Zool.)* **60**: 105-172.
- Ohtsuka, S., A. Fleminger & T. Onbé 1987. A new species of *Pontella* (Copepoda: Calanoida) from the Inland Sea of Japan with notes on its feeding habits and related species. *J. Crustacean Biol.* **14**: 151-167.
- Ohtsuka, S., A. Fosshagen & A. Go 1991. The hyperbenthic calanoid copepod *Paramisophria* from Okinawa, South Japan. *Zool. Sci.* **8**: 793-804.
- Ohtsuka, S., A. Fosshagen & T. M. Iliffe 1993. Two new species of *Paramisophria* (Copepoda, Calanoida, Arietellidae) from anchialine caves on the Canary and Galapagos Islands. *Sarsia* **78**: 57-67.
- 大塚 攻・M. J. Grygier・鳥越兼治. 海底洞窟性甲殻類の系統, 動物地理, 生態について, タクサ **No. 6**. (印刷中).
- Ohtsuka, S., H. Ueda & G.-S. Lian 1995. *Tortanus derjugini* Smirnov (Copepoda: Calanoida) from the Ariake Sea, western Japan, with notes on the zoogeography of brackish-water calanoid

- copepods in East Asia. *Bull. Plankton Soc. Japan* **42**: 147–162.
- Ohtsuka, S., H.-Y. Soh & H. Ueda 1998. *Platycopia compacta* n.sp., the second species of Platycopioida (Crustacea: Copepoda) in the Indo-Pacific region, with remarks on development, feeding, swimming, and zoogeography. *Zool. Sci.* **15**: 415–424.
- Ohtsuka, S., Y.-H. Yoon & Y. Endo 1992. Taxonomic studies on brackish copepods in Korean waters. I. Redescription of *Tortanus dextrilobatus* Chen and Zhang, 1965 from Korean waters, with remarks on zoogeography of the subgenus *Eutortanus*. *J. Oceanol. Soc. Korea* **27**: 112–122.
- Omori, M. 1967. *Calanus cristatus* and submergence of the Oyashio water. *Deep-Sea Res.* **14**: 525–532.
- Omori, M. 1977. Distribution of warm water epipelagic shrimps of the genera *Lucifer* and *Acetes* (Macrura, Penaeidae, Sergestidae). *Proc. Symp. Warm Water Zoopl.* Suppl. Publ.: 1–12.
- Orsi, J. J., T. E. Bowman, D. C. Marelli & A. Hutchinson 1983. Recent introduction of the planktonic calanoid copepod *Sinocalanus doerri* (Centropagidae) from mainland China to the Sacramento-San Joaquin Estuary of California. *J. Plankton Res.* **5**: 357–375.
- Orsi, J. J. & C. T. Walter 1991. *Pseudodiaptomus forbesi* and *P. marinus* (Copepoda: Calanoida), the latest copepod immigrants to California's Sacramento-San Joaquin estuary. *Bull. Plankton Soc. Japan*, Spec. Vol.: 553–562.
- Paffenhöfer, G.-A. 1991. Some characteristics of abundant subtropical copepods in estuarine, shelf and oceanic waters. *Bull. Plankton Soc. Japan*, Spec. Vol.: 201–216.
- Paffenhöfer, G.-A. & D. F. Stearns 1988. Why is *Acartia tonsa* (Copepoda: Calanoida) restricted to nearshore environments? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **42**: 33–38.
- Park, T.-S. 1966. The biology of a calanoid copepod *Epilabidocera amphitrites* McMurrich. *Cellule* **66**: 127–251.
- Park, T. 1994. Geographic distribution of the bathypelagic genus *Paraeuchaeta* (Copepoda, Calanoida). *Hydrobiologia* **292/293**: 317–332.
- Reid, J. W. 1993. New records and redescriptions of American species of *Mesocyclops* and of *Dia-cyclops bernardi* (Petkovski, 1986) (Copepoda: Cyclopoida). *Bijdr. Dierk.* **63**: 173–191.
- Reid, J. W. & R. M. Pinto-Coelho 1994. An Afro-Asian continental copepod, *Mesocyclops ogunnus*, found in Brazil; with a new key to the species of *Mesocyclops* in South America and a review of intercontinental introductions of copepods. *Limnologica* **24**: 359–368.
- Rocha C. E. F. da & T. M. Iliffe 1991. Speleothionidae, a new family of Copepoda (Cyclopoida) from anchialine caves on the Bahama Islands. *Sarsia* **76**: 167–175.
- 佐藤忠勇 1913. 浮遊性撓脚類 (其一). 北海道水産試験場報 No. 1: 1–79.
- 勢村 均・後藤悦郎・山本孝二・川島隆寿 1986. 島根県瀧の内水域における淡水産撓脚類の1種 *Neodiaptomus schmackeri* の出現記録. 日本プランクトン学会報 **33**: 125–131.
- Silas, E. G. & P. P. Pillai 1973. The calanoid copepod family Pontellidae from the Indian Ocean. *J. Mar. Biol. Ass. India* **15**: 771–858.
- Stock, J.H. 1986. Deep sea origin of cave faunas: an unlikely supposition. *Stygologia* **2**: 105–111.
- Stock, J. H., T.M. Iliffe & D. Williams 1986. The concept "anchialine" reconsidered. *Stygologia* **2**: 90–92.
- Tanaka, O. 1963. The pelagic copepod of the Izu region, Middle Japan. Systematic account IX. Families Centropagidae, Pseudodiaptomidae, Temoridae, Metridiidae and Lucicutiidae. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* **11**: 7–55.
- Tanaka, O. 1964. The pelagic copepod of the Izu region, Middle Japan. Systematic account XII. Families Arietellidae, Pseudocyclopidae, Candaciidae and Pontellidae. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* **12**: 231–271.
- Tanaka, O. 1965. The pelagic copepod of the Izu region, Middle Japan. Systematic account XIII. Parapontellidae, Acartiidae and Tortanidae. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* **12**: 379–408.
- 上田拓史 1980. 志々伎湾の動物プランクトンに関する研究-I. 1975年4月から8月までの動物プランクトンの組成と撓脚類の分布. 西水研研報 No. 54: 171–194.
- 上田拓史 1982. 志々伎湾の動物プランクトンに関する研究-II. 1975年9月から1976年4月までの動物プランクトン群集、特に内湾性撓脚類の分布特製について. 西水研研

報 No. 58: 1-22.

- Ueda, H. 1986. Redescription of the closely related calanoid copepods *Acartia japonica* and *A. australis* with remarks on their zoogeography. *Bull. Plankton Soc. Japan* **33**: 11-20.
- Ueda, H. 1991. Horizontal distribution of planktonic copepods in inlet waters. *Bull. Plankton Soc. Japan*, Spec. Vol.: 143-160.
- 上田拓史 1997. Family Acartiidae アカルチア科. 日本産海洋プランクトン検索図説 (千原光雄・村野正昭編): pp. 669-680. 東海大学出版会, 東京.
- Ueda, H. & T. Ishida 1997. Species composition and description of limnoplanktonic copepods from Okinawa. *Plankton Biol. Ecol.* **44**: 41-54.
- Ueda, H., T. Ishida & J. Imai 1996a. Planktonic cyclopoid copepods from small ponds in Kyushu, Japan. I. Subfamily Eucyclopiniae with descriptions of micro-characters on appendages. *Hydrobiologia* **333**: 45-56.
- Ueda, H., T. Ishida & J. Imai 1997. Planktonic cyclopoid copepods from ponds in Kyushu, Japan. II. Subfamily Cyclopiniae. *Hydrobiologia* **356**: 61-71.
- Ueda, H & S. Ohtsuka. Redescription and taxonomic status of *Sinodiaptomus valkanovi*, a common limnoplanktonic calanoid copepod in Japan, with comparison to the closely related *S. sarsi*. *Hydrobiologia* **379** (in press).
- Ueda, H., S. Ohtsuka & T. Kuramoto 1996b. Cyclopoid copepods from a stream in the limestone cave Akiyoshido. *Jpn. J. Limnol.* **57**: 305-312.
- Uye, S. 1985. Resting egg production as a life history strategy of marine planktonic copepods. *Bull. Mar. Sci.* **37**: 440-449.
- 上 真一・大塚 攻・遠部 卓 1990. 潮汐フロント. 生物過程. 潮目の科学 (柳哲雄編): pp. 78-102. 恒星社厚生閣, 東京.
- Van de Velde, I. 1984. Revision of the African species of the genus *Mesocyclops* Sars, 1914 (Copepoda: Cyclopoida). *Hydrobiologia* **109**: 3-66.
- Van der Spoel, S. & R. P. Heyman 1983. A comparative atlas of zooplankton. Biological patterns in the oceans. Springer-Verlag, Berlin. 186 pp.
- Wellershaus, S. & A. Soltanpour-Gargari 1991. Planktonic copepods in the very low salinity region in estuaries. *Bull. Plankton Soc. Japan*, Spec. Vol.: 133-142.
- Yager, J. & W. F. Humphreys 1996. *Lasionectes exleyi*, sp. nov., the first remipede crustacean recorded from Australia and the Indian Ocean, with a key to the world species. *Invertebr. Taxon.* **10**: 171-187.
- Yamazi, I. 1950. Plankton investigation in inlet waters along the coast of Japan I. Introductory notes and the plankton of Akkeshi Bay, Hanasaki Inlet and Nemuro Harbour. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* **1**: 93-113.
- Yamazi, I. 1956. Plankton investigation in inlet waters along the coast of Japan XIX. Regional characteristics and classification of inlet waters based on the plankton communities. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* **5**: 157-196.