

原 著

カワバタモロコの成長，体形および婚姻色への条虫感染の影響

滋賀県立大学環境科学部環境生態学科 井 上 正 和

滋賀県立大学環境科学部環境生態学科 天 野 美千代

三重大学大学院生物資源学研究科 鈴 木 規 慈

滋賀県立大学環境科学部環境生態学科 浦 部 美佐子

Effects of infection with larval cestodes, *Neogryporhuynchus cheilancristrotus* on the growth, body shape and nuptial color of the cyprinid minnow, *Hemigrammocyptris rasborella*. Masakazu Inoue, Michiyo Amano (Department of Ecosystem Studies, Faculty of Environmental Science, The University of Shiga Prefecture), Noriyasu Suzuki (Graduate School of Bioresources, Mie University) and Misako Urabe (Department of Ecosystem Studies, Faculty of Environmental Science, The University of Shiga Prefecture).

Larvae of the cestode *Neogryporhuynchus cheilancristrotus* parasitize the liver of the cyprinid minnow *Hemigrammocyptris rasborella*. In heavily infected fish, the liver often swells, causing pathological enlargement of abdomen. This change can have a negative effect on the physiology of the fish, which may influence the population dynamics. To investigate their effects on the ecology of *H. rasborella*, we studied the relationships between the number of the cestodes and the growth, body shape and nuptial color of the host. The number of cestodes was high in male minnows and fish with large standard length. This was in part explained by increased growth caused by parasites. The number of cestodes was also high in fish with small body weights, but this could not be explained by the change of body weight during individual rearing in the laboratory. Those fish that developed swollen abdomens during the 11 weeks of rearing harbored more cestodes than those that did not develop this pathology. The reflectance (approximately 420nm) of the sides of fish having more cestodes was high, suggesting that heavily infected individuals have dulled nuptial color. The possibility that the change in nuptial color induced by parasite infection affects the reproduction of *H. rasboralla* is discussed.

Keywords: *Hemigrammocyptris rasborella*, *Neogryporhuynchus cheilancristrotus*, cestode parasite, nuptial color, pathology

要旨：条虫の一種 *Neogryporhuynchus cheilancristrotus* の merocercoid 幼生はカワバタモロコの肝すい臓に寄生し，重度に感染された魚では肝すい臓の肥大によって腹部の膨満がみられる。このような病理的变化は，最終的にカワバタモロコの個体群動態にも影響を与える可能性がある。そこで，条虫感染が本種の生態に与える影響の一部を明らかにすることを目的として，条虫の感染量と飼育下におけるカワバタモロコの成長量，体形変化および婚姻色との関連を調査した。飼育下では大部分の条虫が56日以内に宿主体内で死亡した。

平均感染量は雄の方が多かった。採集直後の個体では、標準体長の大きい個体で感染量が多く、この結果の一部は、感染量と室内飼育実験における体長の増加量に正の相関があることで説明された。また、採集直後は体重の軽い個体で感染量が多い傾向が見られたが、室内実験の結果、体重の増加量は条虫感染量との相関を示さなかった。また、採集直後は体高・体幅の計測値と条虫感染量に関連はなかったが、飼育実験では体高の増加量が大きく、体幅は減少傾向にある個体（腹部肥大を示す個体）で感染量が多かった。このことから、腹部の肥大は条虫感染後、時間が経ってから生じることがわかった。婚姻色との関連では、条虫の感染量が多い雄個体では、波長410～520nm付近の光の反射率が上昇する傾向にあり、波長420nmにおいて、反射率と条虫感染量の間に正の相関が見られた。このことから、感染量の多い個体の体色は、感染していない個体の体色（金色）に比べて銀色に近く、婚姻色の発現が鈍いことがわかった。この測定結果から、条虫の感染がカワバタモロコの繁殖行動に影響を与える可能性について論じた。

キーワード：カワバタモロコ, *Neogryporhynchus cheilancristrotus*, 条虫の寄生, 婚姻色, 病理

はじめに

カワバタモロコ *Hemigrammocypris rasborella* は、コイ科ダニオ亜科に属する日本固有の純淡水魚である。本種は、本州中部地方以西、四国の瀬戸内海側および九州北西部に分布する（中村, 1969；前畑, 2001）。琵琶湖周辺域では、かつては湖東および湖南地域の沿岸水草帯、およびこれに通じる水路で見られた。しかし、現在では、オオクチバス *Micropterus salmoides* やブルーギル *Lepomis*

macrochirus などの魚食性外来魚による捕食や（Yonekura et al., 2004）河川改修による生息域の減少などの理由により個体数を激減させている（木村, 2003）。このような背景から、カワバタモロコは、2007年版の環境省レッドリスト（URL: http://www.biodic.go.jp/rdb/rdb_top.html）において絶滅危惧 I B 類（EN）に指定されている。また、本種の生息が確認されている全府県において、絶滅危惧種およびそれに相当するカテゴリの種に指定されている（たとえば滋賀

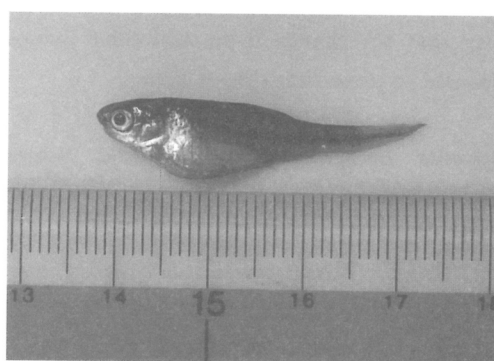
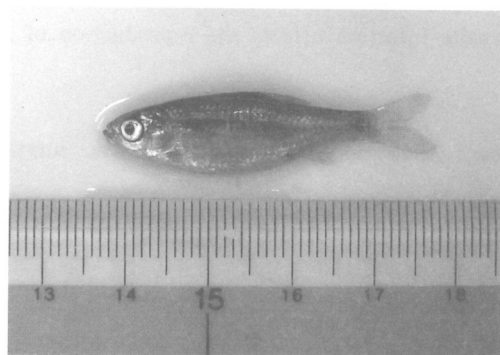


図1. カワバタモロコの正常個体（左）と、腹部の膨満した個体（右）。右の写真の個体には、*Neogryporhynchus cheilancristrotus* の merocercoid 幼生が、生きているものだけで38個体感染していた。

県, 2005)。

滋賀県内のあるため池では、腹部が異常に膨満したカワバタモロコがしばしば発見される(図1)。このような個体を解剖すると、条虫の一種である *Neogryporhynchus cheilancristrotus* の merocercoid 幼生(図2)が肝すい臓に多数寄生しているのが観察された。*N. cheilancristrotus* は円葉条虫目 Gryporhynchus 科の条虫で、全北区およびアフリカに分布しており(Bona, 1975; Chubb et al., 1987)、日本では滋賀県・長野県・岐阜県で確認されている(浦部, 2002; Scholz et al., 2004)。本種は複数の宿主を必要とする寄生虫で、第一中間宿主はカイアシ類である。第二中間宿主は淡水魚類で、主としてコイ科魚類であるが、他にドジョウ科, チョウザメ科, ニシン科, カワカマス科, スズキ科, タイワンドジョウ科, ボラ科, ナマズ科魚類から記録がある(Scholz et al., 2004)。感染部位は腸壁組織内である。日本においては、キンギョ *Carassius auratus*, コイ *Cyprinus carpio*, ホンモロコ *Gnathopogon caerulescens*, ウグイ *Tribolodon hakonensis* およびオイカワ *Zacco platypus* から報告がある(Scholz et al., 2004)。Scholz et al. (2004) はホンモロコの肝臓から得られた *N. cheilancristrotus* を報告しているが、ホンモロコにおいても主要な感染部位は腸壁外側であり、肝臓ではない(浦部, 未発表データ)。従って、カ

ワバタモロコで肝すい臓に寄生が見られるのは、この条虫としては異例の寄生部位である。終宿主はサギ類(アオサギ *Ardea cinerea*, ムラサキサギ *Ardea purpurea*, ゴイサギ *Nycticorax nycticorax*, サンカノゴイ *Botaurus stellaris*) である(Bona, 1975; 浦部, 2002; Scholz et al., 2004)。

寄生虫はしばしば宿主に病理的な変化を引き起こす。例えば、擬葉目 Schistocephalus 科の *Schistocephalus solidus* は、第二中間宿主のイトヨ *Gasterosteus aculeatus* に感染すると、宿主の体重を超えるほど大きな幼生に成長し、宿主に腹部の膨張などの外部形態変化を引き起こす(Arme & Owen, 1967; Barber & Sevensson, 2003)。*S. solidus* に感染したイトヨは非感染個体と比較して摂餌量が増加し、摂餌時間が長くなるとともに、捕食者回避行動が弱まり、終宿主に捕食される可能性が高くなる(Milinski, 1985)。*S. solidus* による中間宿主の病理的・行動的变化は、寄生虫による宿主操作、および寄生虫が宿主の代謝や行動に制限を加えることによる非特異的な間接作用の両面から議論されている(Milinski, 1990)。さらに、*S. solidus* は、宿主の身体状態のレベルを低下させ、生殖腺の発達を抑制する(Pennycuik, 1971 ;

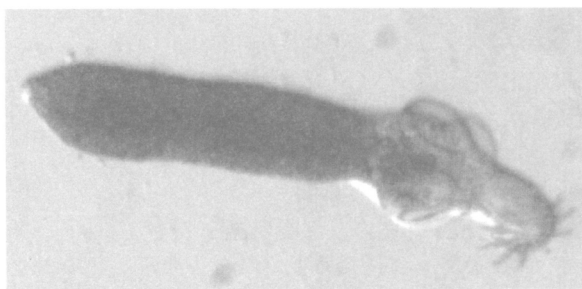


図2. *Neogryporhynchus cheilancristrotus* の生きているmerocercoid幼生(左)と死亡幼生(右)。体幅は約0.2mmである。

Meakins, 1974)。このことから、*S. solidus*はイトヨの繁殖に対しても負の影響を与えていると考えられる。

*N. cheilancristrotus*は、中間宿主のカワバタモロコの肝すい臓に明らかに病理的变化を引き起こしている。従って、その帰結として宿主の個体群動態に影響を与えている可能性が高い。しかし、*S. solidus*以外の条虫では、魚類中間宿主への影響に関する知見は極めて少ない。Körting (1984)は、ドイツにおいて、*N. cheilancristrotus*あるいは*Valipora campylancristrota* (Gryporhynchus科)と思われる条虫幼生がコイやテンチ*Tinca tinca*の腸壁に寄生し、局所的な出血や壊死、炎症を引き起こすことを報告しているが、これが本種の魚類への病害性を示唆する唯一の報告である。

本研究では、*N. cheilancristrotus*の感染がカワバタモロコの個体群動態に及ぼしうる影響の一端を明らかにするため、条虫感染量とカワバタモロコの成長量および呼吸量との関連を検討した。まず、飼育環境下において、カワバタモロコ体内における*N. cheilancristrotus*の生存期間の推定を行った。次に、飼育下における体形、成長量および呼吸量の変化を測定し、これらと*N. cheilancristrotus*の感染量との関連について検討した。また、条虫感染がカワバタモロコの再生産に与える影響の一つとして、条虫感染量と繁殖期における雄の婚姻色の関連について、繁殖期の雄の体色の反射スペクトルの測定によって検討した。これらの実験結果から、*N. cheilancristrotus*の感染がカワバタモロコに与える病理的影響を示すとともに、それらがカワバタモロコの個体群生態に及ぼしうる影響について考察した。

本研究に際し、滋賀県立大学環境科学部環境生態学科の伴修平教授、永淵修教授、丸尾雅啓准教授、並びに院生・学生諸氏、三重大学大学院生物資源学研究科の畠山絵美氏には日頃から様々なご

助言、ご協力を賜った。また、滋賀県立大学人間文化学部生活文化学科の道明美保子准教授には体色測定に関して丁寧なご指導を賜った。以上の諸氏に篤く謝意を表する。

材料と方法

調査地の概要

実験に供したカワバタモロコの採集は、滋賀県東近江市のため池（以下、A池）で行った。位置の詳細については、個体群保護の観点から公表しない。A池は、山間部に位置する谷池であり、周囲を森林に囲まれている。かつては農業用水として利用されていたが、現在では利用されておらず、池干し等の管理も行われていない。なお、A池で生息が確認されている魚類はカワバタモロコのみである（鈴木、未発表データ）。

飼育下での条虫の生残率

条虫は飼育下では新規に感染しないため、魚体を解剖したときに発見される生存条虫の割合は、時間とともに減少する。そこで、カワバタモロコ体内における*N. cheilancristrotus*幼生の生存期間を推定するため、野外で採集されたカワバタモロコを飼育し、それらの一部を不定期に解剖し、生存条虫の比率を調べた。解剖した個体は、体色の測定（下記参照）に用いたものと同一個体である。

実験には、2009年7月2日にA池で採集されたカワバタモロコ60個体を供与した。採集にはプラスチック製のモンドリ（トヨゼン製作所、外径寸法180×285mm；以下、セルビン）を用い、市販の釣り餌を配合したものを市販のお茶パックに一定量（約15g）入れて集魚材とした。採集した個体は実験室に持ち帰り、ガラス水槽（縦60cm×横45cm×高さ40cm）で飼育した。脱塩素した水道水に重金属除去剤（テトラアクアセイフ、ドイ

ツテトラ社製）と塩素除去剤（テトラコントラコロライン、ドイツテトラ社製）を適量加えたものを飼育水として使用し、エアポンプで通気を行った。1日1回、市販の飼育餌料（テトラミングロース ドイツテトラ社製）を適量給餌した。飼育室温は20℃とし、明暗条件は14L：10Dとした。

飼育開始から40日・41日・50日・56日・61日・62日・63日・78日・84日・88日および90日目に、それぞれ3～7個体ずつを解剖し、肝すい臓に寄生している生存条虫と死亡条虫を計数し、条虫の生残率を算出した。なお、1日当たりの解剖個体数が比較的少なかったため、条虫の生残率の算出には、3日間に以内に解剖された個体をまとめて扱い、40～41日目には8個体、50日目には4個体、56日目には7個体、61～63日目には13個体、78日目には3個体、84日目には5個体、88～90日目には8個体分のデータを用いた。

生存条虫は、魚体から取り出した際に伸縮運動を示した（図2）。また、死亡条虫は腫瘍状の外見を呈するが、生物顕微鏡で観察すると内部に顎嘴が確認された（図2）。

魚の成長および体形変化からの条虫感染量予測モデル

カワバタモロコの体形および成長量から条虫の感染量を予測できるかどうか明らかにするため、実験室内で11週間にわたって個別飼育を行い、その間の成長量を調べた。

実験には、2008年6月20日と8月29日にA池で採集したカワバタモロコを用いた。採集された個体の中から、腹部の膨満度合により条虫感染の可能性が高いと判断した21個体、感染の可能性が低いと判断した11個体、計32個体を選別し、実験に用いた。なお、実験中に1個体が死亡し、最終的にデータが得られたのは31個体分であった。

実験期間は、6月20日に採集された個体（17個

体）は2008年8月18日から11月3日までの77日間、8月29日に採集された個体（15個体）は9月1日から11月17日までの77日間とした。実験に試供した個体は、1個体ずつプラスチック水槽（縦14cm×横22cm×高さ12cm）で飼育し、個体を識別した。酸素の供給にはO₂ストーン小型水槽用（日本動物薬品株式会社製）を使用した。飼育期間中は、テトラミングロースを1日1回、体重の約4%給餌した。飼育室温は20℃とし、明暗条件は13L：11Dとした。

実験期間における成長量を算出するために、個別飼育の開始日に、2-フェノキシエタノールで魚を麻酔し、デジタルノギス（中村製作所、E-PITA15）を用いて標準体長（以下、体長と表記）、体高、体幅をそれぞれ0.1mmの単位まで測定するとともに、電子天秤で体重を0.1gの単位まで計測した。また、各個体への給餌量を決定するため、飼育期間中は週に1回体重測定を行った。

実験期間終了後、開始時と同様に外部形態の計測と体重の計量を行い、その後、解剖して生存条虫と死亡条虫の個体数を計数した。なお、各個体が採集された時点で生存していた条虫の多くが飼育期間終了までに魚体内で死亡してしまうことが判明したため（結果参照）、解析には生存条虫と死亡条虫の合計数を各個体の感染量として用いた。

実験開始日における体形および実験期間内における成長量と条虫の感染量との関係を明らかにするために、一般化線形モデル（generalized liner model；以下、GLM）を用いた解析を行った。目的変数として、生存および死亡条虫の合計個体数（感染量）を使用した。確率分布はポアソン分布とし、連結関数はlog関数とした。なお、カワバタモロコの雌雄間には条虫感染量の差異が見られたことから（結果参照）、以下の解析には宿主の性別を説明変数として加えた。

まず、実験開始日における条虫数の推定モデル

として、(1) 標準体長のみ(説明変数: 体長+性別)、(2) 標準体長の影響を除去した体重(同: 体重+体長+性別)、(3) 標準体長の影響を除去した体形(同: 体高+体幅+体長+性別)を説明変数として勘案した3つを構築し、それぞれの説明変数が条虫数を説明するかどうか検討した。各モデルの適合性の比較には赤池の情報量基準(AIC)を用いた。

次に、実験期間中における成長量(77日目の計測値-実験開始日の計測値)から条虫数を推定するモデルとして、(1) 実験開始時の標準体長の影響を除去した標準体長の増加分(説明変数: 体長増加分+0日目の体長+性別)、(2) 実験開始時の標準体長の影響を除去した体重の増加分(同: 体重増加分+0日目の体長+性別)、(3) 実験開始時の標準体長の影響を除去した体形の変化分(同: 体高増加分+体幅増加分+0日目の体長+性別)の3つを構築した。なお、体高増加分と体幅増加分にはそれぞれ欠失データがあり、(3)のモデルの分析に用いた個体数は29であった。解析には統計パッケージR(ver.2.5.1)を用いた。

なお、以下の実験も含め、解剖したカワバタモロコからの条虫虫体の一部は、頭節をピクリン酸アンモニウムグリセリンで封入して永久標本とした。これらの標本はTomas Scholz博士(The Institute of Parasitology, the Academy of Sciences of the Czech Republic)により同定され、その一部は国立科学博物館に所蔵されている(N SMT-P 1 5808)。

条虫感染と呼吸量の関係

実験には2009年12月10日にA池で採集した個体のうち24個体を供試した。供試魚の飼育にはガラス水槽(縦24cm×横60cm×高さ24.5cm)を用い、前節と同様の室温・飼育水・餌条件としたが、明暗条件はコントロールしなかった。

呼吸量の測定は2009年12月15日から12月28日の期間に行った。測定前日から供試魚を絶食状態にした。500mlの酸素瓶に、濾過した後、オートクレーブ滅菌し、曝気した脱塩素水を満たし、供試魚を一個体ずつ入れた。また、供試魚を入れない100mlの酸素瓶1本を対照区とした。これらの瓶を20℃の恒温器内で2時間静置した。2時間後、AT-400電位差滴定装置を用い、酸素瓶内の溶存酸素濃度をウィンクラー法で測定した。そして、個体を入れた瓶と対照の瓶との溶存酸素濃度の差を時間で除して、個体が呼吸で消費した酸素量($\text{mg O}_2/\text{h}$)を算出した。次に、呼吸商を乗じて、個体が放出した CO_2 量を求め、それを炭素量に換算し、呼吸量($\text{mg C}/\text{h}$)を算出した。荻野(1980)は、肉食性魚類の場合は呼吸基質として主にタンパク質と脂質を用いること示唆しており、タンパク質および脂質を基質とした際の呼吸商はそれぞれ0.95、0.71と算出されている。カワバタモロコは雑食性であることから(中村, 1969)、本研究では、両者の平均値である0.86をカワバタモロコの呼吸商として用いた。

呼吸量および体重と条虫の感染量との関係を明らかにするために、GLMによる解析を行った。条虫感染量(生存個体と死亡個体の合計)を目的変数とし、確率分布としてポアソン分布を仮定し、連結関数をlog関数とした。説明変数は、体重および呼吸量とした。

条虫感染と婚姻色の発現

2009年7月2日にA池から採集されたカワバタモロコ60個体(条虫の生残率を測定したものと同一試験魚)を用いて、婚姻色の測定を行った。

体色は、2009年7月4日、14日、21日および27日に各10個体、8月6日に20個体を測定した。供試魚には麻酔を施し、ペーパータオルで水気を除いた後、多光源分光測色計(MSC-IS-20、

スガ試験機械株式会社)を用いて体側中央部の体色を測定した。なお、測定時には防水のために測定孔にポリ塩化ビニリデン製ラップフィルムを敷き、フィルムを透過した光の反射率を測定した。測定は、計測位置を少しずつ変えながら1個体につき5回行い、平均の反射率が最大と最小の計測値は破棄し、残り3回を平均したものをその個体の計測値とした。

体色測定を終えた個体は、上記のように後日(8月11日～9月30日:採集後40～90日経過)解剖して雌雄を判別し、感染している条虫(生存個体と死亡個体の合計)を実体顕微鏡下で計数した。解剖の結果、雄と判定された22個体の体色の測定値を解析に用いた。

結果

飼育下での条虫の生残

図3に、カワバタモロコの採集日から解剖日までの日数と、得られた条虫の生残率の関係を示した。各解剖日に得られた条虫の総個体数および検査魚数はグラフ中に示した。

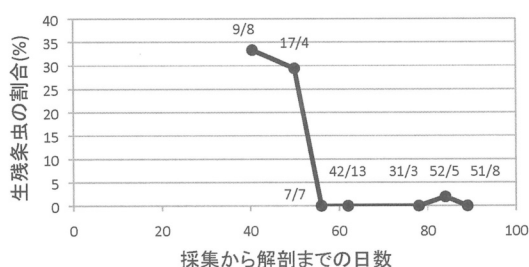


図3. カワバタモロコ採集日から解剖日までの経過日数と、採取された条虫の生残率の関係。解剖日の間隔が2日以内の場合はデータをまとめて示した。グラフ中の数値は、それぞれの点における採取された条虫の総数/検査魚数を示す。

飼育開始後40～41日目では、得られた条虫の1/3が生存していたが、56日目以降には生存条虫はほとんど見られなくなり、84日目に1個体の生存虫体が発見されたのみであった。

成長への影響

11週間の飼育期間終了後、生存していたカワバタモロコ31個体を解剖した結果、それらの内訳は雄14個体、雌17個体であった。雄の感染率は64%(9/14個体)であり、平均感染量(検査した宿主1個体当たりの感染量: Bush et al. 1997)は7.6であった。雌の感染率は35%(6/17個体)であり、平均感染量は1.8であった。雄の方が条虫の感染量が多い傾向が認められた(GLM, $p < 0.001$; 表1)。

図4に、飼育開始時と終了時における体長・体重・体高・体幅の頻度分布を雌雄別に示した。すべての計測値の平均は飼育中に増加していた。また、すべての計測値において雌の方が大きな値を示した。

実験開始時には、体長が大きい個体で条虫の感染量が多い傾向が認められた(GLM, $p < 0.001$; 表1(1))。また、体重が小さい個体で条虫の感染量が多い傾向が認められた(GLM, $p < 0.001$; 表1(2))。モデル(1)と(2)のAICの比較から、(2)の方が適合していることが示された。体高と体幅は条虫の感染量を説明せず、モデルの適合性に寄与していなかった(GLM, $p > 0.05$; 表1(3))。

11週間の成長量では、体長増加量が大きい個体が条虫感染量の多い傾向が認められた(GLM, $p = 0.031$; 表2(1))。また、体重の増加分では条虫の感染量は説明されず(GLM, $p > 0.05$; 表2(2))、モデル(1)が(2)より適合性の良いモデルとして選択された。体形の変化量においては、体高増加量が正の、体幅が負の相関を持っ

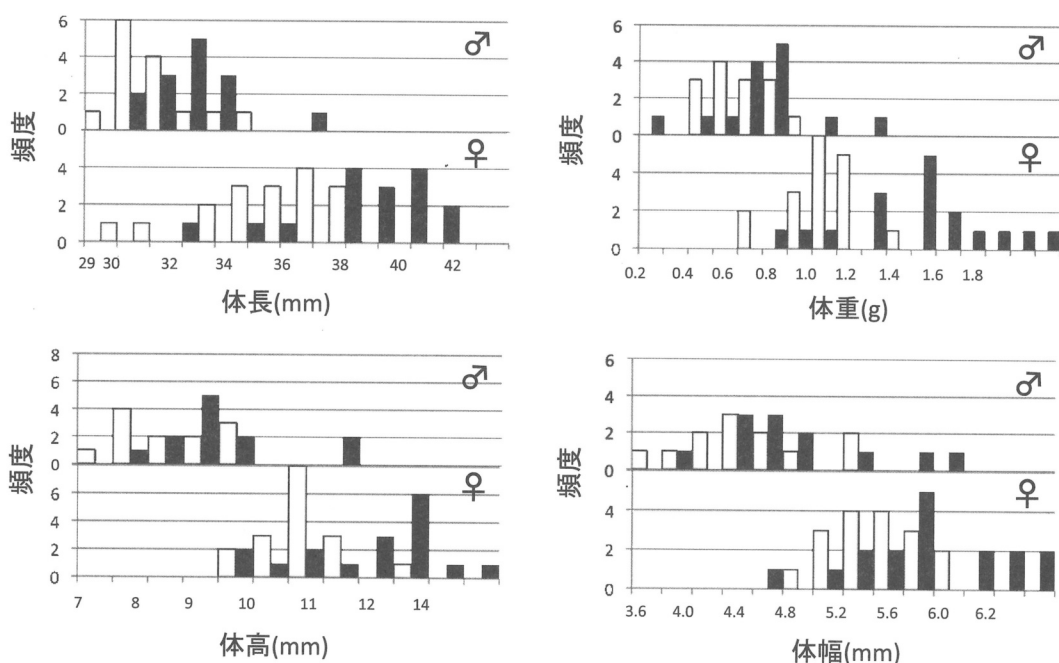


図4. 飼育実験開始時(白棒)と11週後(黒棒)におけるカワバタモロコの計測値の頻度分布. それぞれのグラフの上段は雄, 下段は雌の頻度分布を示す.

ており (GLM, 体高: $p < 0.001$, 体幅: $p = 0.022$; 表2(3)), AICの比較から, (3)は(1)よりも適合性の良いモデルであることが示された。

個体の呼吸量と条虫の感染状況

実験終了後に24個体の供試魚を解剖した結果, 全ての個体に条虫の感染が認められた。平均感染量は12.9であった。

呼吸量は, 体重の影響を除去すると, 感染量との間に正の相関が見られた (GLM, $p = 0.014$; 表3)。

条虫の感染量と婚姻色の関連

実験終了後に解剖した48個体のうち, 22個体が雄, 14個体が雌であり, 12個体は性別判定不能であった。雄22個体中17個体に条虫の感染が認められ, 感染率は77%であり, 平均感染量は4.3で

あった。また, 雄22個体中, 感染量の最小値は0(5個体), 最大値は14(1個体)であった。

雄22個体の反射スペクトルには, 570nm~770nmの間にピークがみられた。最大反射率波長と感染量の間には相関関係は認められなかった (スピアマンの順位相関行列, $\rho = -0.322$, $p > 0.05$)。

図5に, 体色測定した雄のうち, 感染量0の5個体と, 感染量13~14の3個体の反射スペクトルを示した。これらの8個体を比較したところ, 410~520nmおよび710~780nm付近の波長で, 非感染個体と感染個体の間に反射率の差があることが予測された。そこで, 全22個体のデータを用い, 波長420nmと750nmにおける反射率と感染量との関係を検討したところ, 420nmの反射率と感染量との間には正の相関があった (図6; スピアマンの順位相関行列, $\rho = 0.512$, $p = 0.015$)。一方, 750nmの反射率と感染量の間には相関関係は認

表 1. 条虫感染数を目的変数とし、実験開始日の体計測値および性別を説明変数とした一般化線形モデル解析の結果。確率分布はポアソン分布を仮定した。

(1) 標準体長 (説明変数 体長+性別)

変数	係数	標準誤差	z	
切片	-14.518	1.827	-7.95	p<0.001
体長	0.648	0.064	10.19	p<0.001
性別	-4.091	0.329	-12.45	p<0.001

AIC=239.9

(2) 体重 (説明変数 体重+体長+性別)

変数	係数	標準誤差	z	
切片	-27.676	3.867	-7.16	p<0.001
体重	-7.775	1.924	-4.04	p<0.001
体長	1.215	0.159	7.62	p<0.001
性別	-3.902	0.329	-12.45	p<0.001

AIC=223.6

(3) 体形 (説明変数 体高+体幅+体長+性別)

変数	係数	標準誤差	z	
切片	-13.837	2.243	-6.17	p<0.001
体高	-0.273	0.161	-1.70	n.s.
体幅	0.261	0.395	0.66	n.s.
体長	0.650	0.127	5.13	p<0.001
性別	-3.726	0.386	-9.66	p<0.001

AIC=240.4

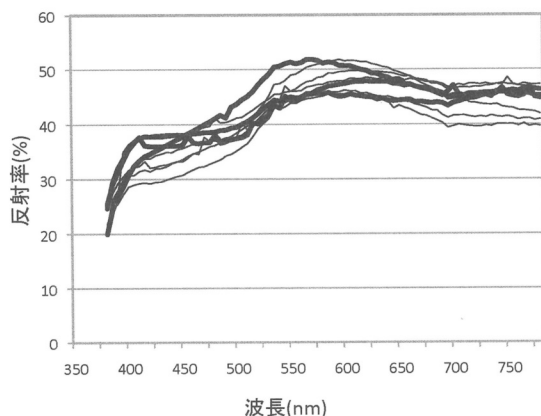


図 5. カワバタモロコ雄の体色の反射スペクトルの例。条虫感染量 0 の 5 個体の反射率 (細線) と、感染量 13~14 の 3 個体の反射率 (太線) を示す。

表 2. 条虫感染数を目的変数とし、体計測値の 11 週間の増加分、実験開始日の体サイズ、および性別を説明変数とした一般化線形モデル解析の結果。確率分布はポアソン分布を仮定した。

(1) 体長の増加分 (説明変数 体長増加分+0日目の体長+性別)

変数	係数	標準誤差	z	
切片	-12.980	1.922	-6.75	p<0.001
体長増加分	0.198	0.091	2.16	p=0.031
0日目の体長	0.597	0.066	9.00	p<0.001
性別	-4.256	0.328	-12.97	p<0.001

AIC=237.1

(2) 体重の増加分 (説明変数 体重増加分+0日目の体長+性別)

変数	係数	標準誤差	z	
切片	-12.111	2.247	-5.39	p<0.001
体重増加分	1.047	0.623	1.68	n.s.
0日目の体長	0.568	0.077	7.37	p<0.001
性別	-4.084	0.324	-12.60	p<0.001

AIC=239.0

(3) 体形の変化分 (説明変数 体高増加分+体幅増加分+0日目の体長+性別)

変数	係数	標準誤差	z	
切片	-7.274	2.382	-3.05	p<0.001
体高増加分	1.087	0.251	4.33	p<0.001
体幅増加分	-0.505	0.221	-2.29	p=0.022
0日目の体長	0.356	0.087	4.08	p<0.001
性別	-2.972	0.372	-7.99	p<0.001

AIC=210.0

表 3. 条虫感染数を目的変数とし、体重および呼吸量を説明変数とした一般化線形モデル解析の結果。確率分布はポアソン分布を仮定した。

変数	係数	標準誤差	z	
切片	3.303	0.197	16.80	p<0.001
体重	-1.376	0.216	-6.37	p<0.001
呼吸量	2.548	1.033	2.47	p=0.014

AIC=291.3

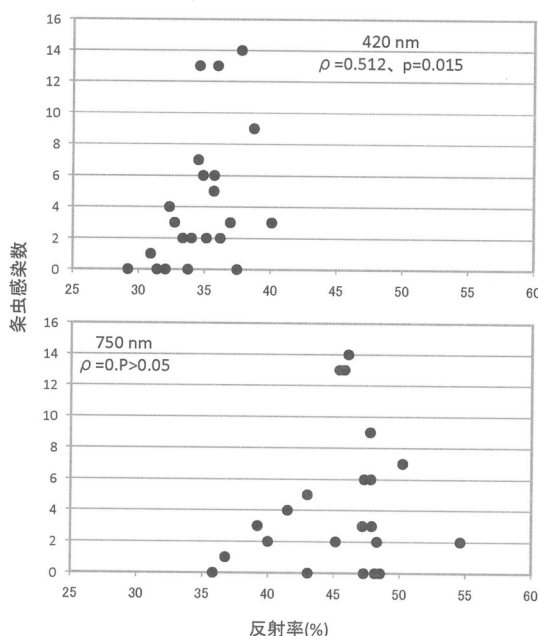


図6. カワバタモロコ雄の条虫感染量と420nmにおける反射率との関係（上）と、750nmにおける反射率との関係（下）。

められなかった（図6；スピアマンの順位相関行列， $\rho = 0.072$ ， $p > 0.05$ ）。

考察

解剖の結果，*N. cheilancristrotus*の幼生は，飼育下で56日以上経過すると大部分が死滅することが明らかになった。なお，図3より，解剖日があとのものほど平均感染量が増加する傾向にあることが伺える。この結果の一部は，検査者の習熟により，条虫の見落としが減少したことによる可能性があるが，生きている条虫を見落とす可能性は低く，見落としがあったとしても，大部分は死亡条虫だと考えられる。従って，50日目までの

生残条虫の割合は過大評価になっている可能性があるが，56日目以降に生残条虫がほとんど見られないことは確かであると思われる。

成長量の測定には，採集日から59～136日および3～80日の期間に実験を行ったため，飼育期間前および飼育期間中に大部分の条虫が死亡したと考えられる。しかし，本実験では生存条虫のみによる影響を分離することはできないため，解析には生存条虫と死亡条虫の合計個体数を用いた。呼吸量および婚姻色の測定は，魚を採集してからそれぞれ5～18日，2～25日の間に行っているため，測定時には，生きた条虫がある程度残存していたと考えられる。しかし，呼吸量の測定では採捕後32～41日，婚姻色の測定では40～90日目に解剖を行ったため，やはり実験後にかなりの条虫が死亡したと考えられた。従って，これらの解析にも生存条虫と死亡条虫の合計個体数を用いた。

カワバタモロコへの条虫の感染量には性差があり，雄の方で感染量が多いことが示された（表1）。この感染量は生存条虫と死亡条虫の総和であるため，条虫の生残率は関与していない。従って，この性差は条虫に対する宿主の抵抗力の差ではなく，条虫を取り込む量の差と考えられる。本研究に先駆けて，雌雄間における食性および捕食量の差異の検討も行ったが（井上ほか，未発表データ），未だ十分なデータが得られていないため，今後，これらについて更に調査する必要がある。

飼育実験開始時に，標準体長の大きな個体で感染量が多いことが示された。*N. cheilancristrotus*のように摂餌によって経口感染し，宿主体内で増殖しない寄生虫の場合，寄生虫が宿主の成長に影響を与えないと仮定しても，大型個体は摂餌量が多く，さらに加齢により寄生虫の蓄積が進むため，感染量が多くなるのが一般的である（中村ほか，2000）。しかし，本研究の飼育実験では，体長の増加量は条虫の感染量と正の相関を示したことが

ら、条虫の何らかの作用によって体長増加が促進されている可能性もある。

また、実験開始時においては、体重が少なく、肥満度の低い個体で感染量の多い傾向が示された。しかし、飼育実験において、11週間での体重の増加量は感染量の予測モデルに寄与しなかったことから、条虫の感染は、体重増加量には悪影響を及ぼさない可能性が示唆された。呼吸量と感染量の間には弱い正の関係が見られたことから、条虫の感染は基礎代謝量を上げていると考えられ、摂餌量が同じであれば、体成長へ分配される資源量は減少していると予測される。しかし、実際には実験期間中には成長阻害が見られなかったため、実験開始時に見られた体重の差は、別の理由に起因すると考えるべきである。たとえば、個体ごとに一定量を給餌されていない集団飼育環境下では、摂餌量に個体差が生じる可能性などを検討する必要があるであろう。飼育下において魚類の生態研究を行う場合、捕食者や競争相手がおらず、また資源制限をうけないため、野外研究と結果が異なる場合があることが指摘されている (Candolin, et al., 2001)。すなわち、本研究においても、個別飼育によって十分に給餌が行われたことなどにより、条虫感染による成長量への影響を抽出できなかった可能性がある。

一方で、11週目では、体高増加量が大きく、体幅が減少傾向にある個体で条虫の感染量が多かった (表2)。このことから、腹部が下方 (腹側) に肥大成長し、側扁傾向が強まる個体では条虫の感染量が多いことが示された。腹部が明らかに肥大した個体を解剖すると、条虫の感染した肝すい臓が肥大していることが観察された。イトヨに寄生する *S. solidus* の場合でも、感染個体の腹部の膨満が認められるが (Barber & Svensson, 2003; 長澤, 2001)、これは、*S. solidus* の虫体がイトヨの体重を超えるほど大きくなるためである

(Arme & Owen, 1967)。しかし、カワバタモロコの場合は、虫体の小さい *N. cheilancristrotus* それ自体の影響ではなく、感染によって病理的に肝すい臓の肥大が生じていると考えられる。実験期間中に新たな条虫の感染は起こらないので、実験期間中に生じた体形の変化は、採集時に既に感染していた条虫によって起こされたものである。このことから、肝すい臓の肥大は比較的時間をかけて生じることがわかる。

雄の体色測定の結果から、*N. cheilancristrotus* の感染量が多い個体では、420nm前後における反射率が高くなることが示された。一般に、反射スペクトルが可視光域の広範囲にわたって高い反射率を示すとき、色彩は銀色に見えるが、短波長側の反射率が低いと金色に見える (たとえば石川, 2005)。すなわち、420nm前後のにおける反射率が高い個体の体色はより銀色に近く、反射率の低い個体は金色に近い。カワバタモロコの雄は繁殖期に金色の婚姻色を呈することから (中村, 1969)、感染量の多い個体ほど婚姻色の発色が弱くなることが示唆された。

同じコイ科であるキンギョ *Carassius auratus auratus* の網膜には、赤 (609.2~619.0nm)、緑 (530.1~533.9nm)、青 (450.8nm~453.6nm)、近紫外光 (360~390nm) の波長に対してそれぞれ最も感受性の高い色素をもった4種の錐状体がある (Bowmaker, et al., 1991)。カワバタモロコがキンギョと同様の色覚を備えているとすると、本種は、本実験結果で得られた可視光領域の短波長側の反射率の違いを、色の違いとして認知できると考えられる。一般的に婚姻色は、雌の誘引や、雄を威嚇する他個体へのシグナルとして利用されるので (Tinbergen, 1975)、感染個体の体色の変化が繁殖行動などの社会行動に影響を与える可能性は高い。今後は、婚姻色の発色の程度と雄の繁殖成功の関連性を調査する必要がある。

今後の研究で改善すべき点として、室内飼育しているカワバタモロコは野外で採集直後の個体より婚姻色の発色が悪くなるため(天野, 未発表データ), 体色測定を行う際には, 採集直後に写真を撮影し, 体色を画像解析する方が適切かもしれない。また, 上記のようにコイ科魚類は近紫外光も知覚できる可能性があるため, 今後, 400nm以下の波長における反射率の測定法も検討する必要があるだろう。

また, 条虫の感染がカワバタモロコの繁殖行動や産卵数に与える影響については, 本研究では十分なデータが得られていないため未解析である。これらの繁殖成功に関係する事項は, 個体群動態に直接影響を与えるため, 今後検討すべき重要な課題である。

引用文献

- Arme, C. & R. W. Owen. 1967. Infection of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L., with the plerocercoid larvae of *Schistocephalus solidus* (Müller, 1776), with special reference to pathological effects. *Parasitology*, 57 : 503-511.
- Barber, I. & P. A. Svensson. 2003. Effects of experimental *Schistocephalus solidus* infections on growth, morphology and sexual development of female three-spined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. *Parasitology*, 126 : 359-367.
- Bona, F. V. 1975. Etude critique et taxonomique des Dilepididae Fuhrm., 1907 (Cestoda) parasite des Ciconiiformes. *Monitore Zoologico Italiano (N.S.) Monografia*, 1 : 750.
- Bowmaker, J. K., A. Thorpe & R. H. Douglas. 1991. Ultraviolet-sensitive cones in the goldfish. *Vision Research*, 31 : 349-352.
- Bush, A. O., K. D. Lafferty, J. M. Lotz & A. W. Shostak. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *Journal of Parasitology*, 83 : 575-583.
- Candolin, U. & H. R. Voigt. 2001. No effect of a parasite on reproduction in stickleback males: a laboratory artifact?. *Parasitology*, 122 : 457-464.
- Chubb, J. C., D. W. Pool & C. J. Veltkamp. 1987. A key to the species of cestodes (tapeworms) parasitic in British and Irish freshwater fishes. *Journal of Fish Biology*, 31 : 517-543.
- 石川 謙. 2005. コガネムシの発色機構. 鯉角通信, 10 : 73-77.
- 木村清朗. 2003. カワバタモロコ. 「改訂・日本の絶滅のおそれのある野生生物—レッドデータブック— 4 汽水・淡水魚類」(環境省自然環境局野生生物課編), pp. 193-194. (財) 自然環境研究センター. 東京.
- Körting, W. 1984. Larval cyclophyllidean cestodes in carp and tench. *Bulletin of the European Association of Fish Parasitologists*. 4 : 40-41.
- 前畑政善. 2001. カワバタモロコ. 「山溪カラー名鑑(日本の淡水魚)改訂版」(川那部浩哉・水野信彦・細谷和海編), pp. 256-257. 山と溪谷社, 東京.
- Meakins, M. 1974. A quantitative approach to the effects of the plerocercoid of *Schistocephalus solidus* Müller 1776 on the ovarian maturation of the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* L. *Zeitschrift für Para-*

- sitenkunde 44 : 73-79.
- Milinski, M. 1985. Risk of predation of parasitized sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.) under competition for food. Behaviour, 93 : 203-216.
- Milinski, M. 1990. Parasites and host decision-making. In : Parasitism and Host Behaviour (eds. Barnard, C. J. & J. M. Behnke), pp. 95-116. Taylor & Francis, London, New York, Philadelphia.
- 中村守純. 1969. カワバタモロコ. 日本のコイ科魚類, pp. 254-257. 資源科学研究所, 東京.
- 中村志濃・浦部美佐子・名越誠. 2000. 魚類寄生虫における感染率の季節変化および宿主個体群内における分布様式. 陸水生物学報, 15 : 12-19.
- 長澤和也. 2001. 賢い寄生物. 「ベルソープックス 魚介類に寄生する生物009」(日本水産学会監修), pp. 139-150. 成山堂, 東京.
- 荻野珍吉(編). 1980. 魚類の栄養と飼料. 335pp. 恒星社厚生閣, 東京.
- Pennycuik, L. 1971. Differences in the parasite infections in three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) of different sex, age and size. Parasitology, 63 : 407-418.
- Scholz, T., R. A. Bray, R. Kuchta & R. Repova. 2004. Larvae of gryporhynchid cestodes (Cyclophyllidea) from fish : A review. Folia Parasitologica, 51 : 131-152.
- 滋賀県. 2005. 滋賀県レッドデータブック2005年版 滋賀県で大切にすべき野生生物. 462pp. サンライズ出版, 彦根.
- Tinbergen, N. 1975. 本能の研究 (永野為武訳), 230pp. 三共出版, 東京.
- 浦部美佐子. 2002. 実験河川における魚類寄生虫相とその特色. 平成13年度自然共生研究センター研究報告書, pp. 206-218. 独立行政法人土木研究所, つくば.
- Yonekura, R., M. Kita & M. Yuma. 2004. Species diversity in native fish community in Japan : Comparison between non-invaded and invaded ponds by exotic fish. Ichthyological Research, 51 : 176-179.

