関西自然保護機構会誌 23（1）：13－21, 2001

原 著

宇治川で発見された腹口類（吸虫綱二生亜綱）：その生活史と分布，並びに淡水魚への被害について[1)]

科学技術振興事業団・科学技術特別研究員　浦部美佐子[2)]
東京大学大学院農学生命科学研究科　小川和夫
京都府立海洋センター　中津川俊雄・今西裕一
大阪教育大学自然研究講座　近藤高貴・奥西智美
加地祐子・田中寛子

Newly recorded gasterostome trematode (Digenea: Bucephalidae) in the Uji River: the life history, distribution and damage to fishes. Misako Urabe (*Japan Science and Technology Corporation, Domestic Research Fellow*), Kazuo Ogawa (*Graduate School of Agricultural and Life Sciences, the University of Tokyo*), Toshio Nakatsugawa, Yuichi Imanishi (*Kyoto Institute of Oceanic and Fishery Science*), Takaki Kondo, Tomomi Okunishi, Yuko Kaji & Hiroko Tanaka (*Division of Natural Science, Osaka Kyoiku University*)

Abstract From December 1999 to January 2000, an epidemic disease broke out among cyprinid fishes in the Uji River, central Japan. This disease was caused by the heavy infection with gasterostome metacercariae, which have not been recorded from freshwater fishes of Japan. The first intermediate host is a freshwater mussel *Limnoperna fortunei*, which invaded the Uji River around 1994. Therefore, the gasterostome trematode was also considered to have been introduced in the Uji River with the mussel. The second intermediate hosts were mainly *Zacco platypus* and *Squalidus chankaensis* subsp. in this river, and the infected fishes showed hemorrhages on the eyes, injury on fins and body surface and weakened swimming ability. *Carassius cuvieri*, *Gnathopogon elongatus*, *Pseudorasbora parva* and *Tanakia limbata* were also infected with the gasterostome experimentally, and the parasite intensities varied among fish species. The major definitive host is *Silurus biwaensis*. The possibility of loss in fisheries and in conservation caused by the spread of this new parasite, and of invasion of other new parasites are discussed.

はじめに

1999年末から2000年初頭にかけて，京都府宇治市の天ケ瀬ダムより下流側の宇治川・淀川本流で，大量の病魚が発見された。宇治川漁業協同組合並びに京都府水産課からの委託調査により，小川・安崎正芳（東京大）・中津川は，この魚病が，これまで日本の淡水域からは知られていないブケファルス科 Family Bucephalidae に属する吸虫メタセルカリアの重篤感染によるものであることを発見した。

ブケファルス科吸虫は，形態的な特徴からしばしば腹口類 Gasterostome と呼ばれる。本著でもこの名称を使用し，腹口類についての既知の一般的な生物学的情報をまとめるとともに，宇治川での生活環，季節消長，分布について，これまで得られた知見を報告する。また，本種の分布が広がった場合に生じると予測される水産上および生態系

1）関西自然保護機構業績　第277号，2）〒501-6021 岐阜県羽島郡川島町笠田町官有地無番地　土木研究所自然共生研究センター

保全上の問題について論じ，最後に，今後も海外からの宿主生物の移入が繰り返された場合，新たな寄生虫が持ち込まれる可能性について述べる。

本事例の調査においては，京都府水産課および宇治川漁業協同組合の方々に全面的なご協力をいただいた。中国科学院水生生物研究所の王桂堂博士には，中国産腹口類の文献について多大な御教示を賜った。京都大学の足羽寛氏には，中国産魚類の分類群と種名について御教示を賜った。また，国土交通省淀川工事事務所からは宇治川の水温データを御提供いただいた。以上の各氏に心より御礼申し上げる。

発見の経緯

宇治川漁業協同組合等からの情報によると，病魚が見られるようになったのは1999年12月頃から2000年1月頃にかけてである。被害はオイカワ *Zacco platypus*，コウライモロコ *Squalidus chankaensis* subsp. 等のコイ科魚類に発生し，病魚には眼球の出血，鰭や体表の損傷が見られ，衰弱して正常に泳げなくなる。詳細な病理については別紙記載の予定である（小川・安崎・中津川，準備中）。なお，同水域では1998年5月に主要な魚類の寄生虫調査が行われたが，その時には腹口類は発見されていない（嶋津武［長野県短大］・浦部・中村志濃［奈良女子大］，未発表資料）。また，1999年11月に，宇治川で開催されたハエ（オイカワ）釣り大会では，魚に特に異常は見られなかったという。このことから，1999年12月の大量発生以前には，腹口類はたとえ生息していても，その密度はごく低かったものと思われる。

腹口類について

宇治川で得られた腹口類に関する分類学的知見は別紙上で述べる予定であり（小川，準備中），ここでは腹口類一般についての概略を述べる。腹口類（＝ブケファルス科）は，扁形動物門吸虫綱二生亜綱に属し，その特徴についてはバイコフスキー（編）（佐野訳・1979），Yamaguti（1971），Schell（1985），Smith（1994），Hoffman（1999）等に詳しい。腹口類という名称は，成虫の形態において，口が体前端ではなく中央付近に開口するという，他科の吸虫類に見られない特徴を持っていることに由来する。吸虫綱はすべて寄生性であり，二生亜綱は生活環に複数の宿主を必要とするが，腹口類も同様であり，生活環には3種の宿主を必要とする。卵から孵化したミラシジウム幼生は，第一中間宿主となる二枚貝（イガイ目・ウグイスガイ目・カキ目・ハマグリ目・イシガイ目など）に侵入し，その中でスポロシストおよびセルカリアの発育段階を経て無性的に増殖する。スポロシストの形状はこの科特有のもので，分岐を伴う紐状，または数珠状である。セルカリアは体部の後端の短小な付着器から2本の長い尾がでている特有の形態であり，尾が一本か，分岐している場合でも明瞭な尾幹部をもつことの多い他科の吸虫のセルカリアとは容易に見分けがつく。セルカリアは第一中間宿主から泳出して第二中間宿主となる魚類に経皮感染し，その筋肉中や神経組織などへ侵入して，被嚢したメタセルカリアに発育する。吸虫のメタセルカリアは宿主から栄養を収奪しないため，一般的に宿主に与える影響は軽微である。しかし，腹口類は，一度に多数のセルカリアが宿主に侵入すると，しばしば急性の致死的な症状を引き起こすことが知られている（Matthews, 1973; Baturo, 1978）。終宿主は魚食魚類であり，第二中間宿主を捕食することによって感染する。寄生部位は消化管である。人体への寄生例は報告されていない。

腹口類は海域と淡水域の両方に分布する。日本

では，アコヤガイ *Pinctada martensii* などの海産貝類からセルカリアが，海産魚類からメタセルカリアおよび成虫が，それぞれ報告されている（例えばOzaki & Ishibashi, 1934；尾崎，1960）が，淡水魚からの報告はない（嶋津，1999）。

海産の種は，重要な水産物であるヨーロッパザルガイ *Cardium edule*，アコヤガイ，カキ類 *Ostrea edulis*, *Crassostrea virginica*，ムラサキイガイ *Mytilus edulis* 等に寄生し，死亡率を上昇させたり，商品価値を低下させる等の被害をもたらす（Ozaki & Ishibashi, 1934; Lauckner, 1983）。また，第二中間宿主である魚類にも，時に大量感染により傷病や食味の悪化などの被害が生じることとことが知られている（Matthews, 1973）。淡水域において魚貝に被害を生じた例としては，ドイツのマイン川で，1984年に腹口類の一種 *Bucephalus polymorphus* が大量発生し，ローチ *Rutilus rutilus* やブリーム *Abramis brama* などの在来コイ科魚類個体群に大きな損失を生じたという報告がある（Hoffmann *et al*, 1990）。第一中間宿主のゼブラガイ *Dreissena polymorpha* および終宿主のパイクパーチ *Lucioperca lucioperca* は，共に19世紀に同河川に移入した種である（Hoffmann *et al*, 1990）。

宇治川における腹口類の生活史

第一中間宿主について

2000年6月14日，京都府宇治市塔の島において，最も生息個体数の多い2種の二枚貝（カワヒバリガイ *Limnoperna fortunei* およびマシジミ類 *Corbicula* spp.）の検査を行った。その結果，636個中15個のカワヒバリガイから腹口類のスポロシストが見つかり，そのうち1個のスポロシスト内にはセルカリアが形成されていた。マシジミ類は291個体が検査され，すべて陰性であった。この結果から，宇治川での第一中間宿主はカワヒバリガイであると考えられた。

カワヒバリガイは1990年代に日本で初めて記録された移入種であり，その生態と侵入•分布拡大の過程は中井（1995）に総括されている。自然分布域は中国南部からタイにかけての地域であり，古くに朝鮮半島・台湾に移入したと考えられている。近年は香港，アルゼンチン等でも生息が確認されている。日本で最初に採集されたのは揖斐川で（1990年6月），琵琶湖では1992年2月に初めて採集された。その後琵琶湖水系では，分布域は急速に下流域へ広がり，宇治川・淀川へは1994年ごろに定着した。以上のことから，カワヒバリガイは1980年代末から複数回に亘って日本に侵入したものと考えられる。カワヒバリガイの移入経路は明らかにされていないが，シジミ生貝などの水産物に混入してきた可能性が指摘されている。

宇治川での本種の生活環はIwasaki & Uryu（1998）に詳しい。それによると，生殖腺の発達度から見た本種の繁殖期は6月から9月である。新規加入群の定着は7月から9月に見られ，翌年夏には平均殻長が18～20 mmに達する。性成熟のサイズは殻長10～15 mmである。殻長26 mmを越える大型個体は大部分9月までに死亡するが，中には殻長36 mmに達するものもあり，寿命は2年と推定されている。

第一中間宿主内での発育

2000年7月から8月にかけて，琵琶湖内から淀川本流に至る水域でカワヒバリガイの感染状況を調べた（図1）。琵琶湖内および瀬田川からは，感染貝は発見されなかった。天ケ瀬ダムから下流では，すべての調査地点から感染貝が発見され，侵淫地域は宇治川から淀川本流の全域に及ぶことが明らかになった。

図2に，枚方市磯島または八幡市御幸橋における，検査した貝の殻長と腹口類感染率の関係を示した。なお検査した貝は大型個体（調査回により，殻長12- 15 mm 以上）のみで，小型個体は除外した。いずれの月にも大型の貝で感染率の高い傾向が見られ，殻長20 mm を越える個体に限ると22～37％の感染率であった。最小感染個体は殻長13.8 mm であった。

表1に，2000年6月から2001年4月までの，カワヒバリガイ内での腹口吸虫の発育段階を示した。9月まではほとんど全個体がスポロシストの段階であり，月を追って肥大が進むのが観察された。10月下旬からスポロシスト内にセルカリアが観察されるようになり，11月には全個体がセルカリアを保有していた（図3）。11月に得られた22個の感染貝のうち，大多数（18個）の宿主のセルカリアはわずかに動く程度であったが，一部の宿主（4個）はよく動くセルカリアを保有しており，スポロシストがほとんど崩壊してセルカリアが貝内に充満しているものも見られた（2個）。12月以降，ほとんどのセルカリアは運動性を示すようになったが，同時に，再び若小なスポロシストを保有する貝が出現するようになった。晩冬から春にかけてセルカリアの出現率は低下し，4月には全感染貝の10％未満となった。このことから，2000年秋～冬期におけるセルカリア游出の最盛期は11月～1月であったと推測された。

スポロシスト期における感染部位は一定しないが，宿主貝がメスの場合には，卵巣に多く感染が見られた。繁殖期（6～9月）においても，肉眼的

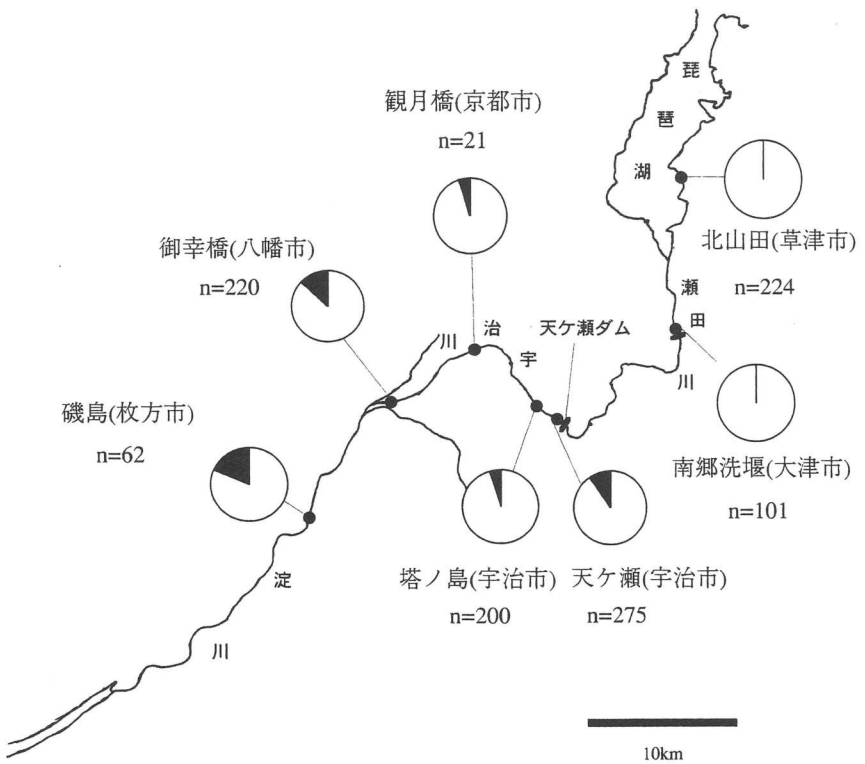


図1．琵琶湖および宇治川・淀川におけるカワヒバリガイ（殻長2 cm 以上）の感染率（2000年7-8月）.

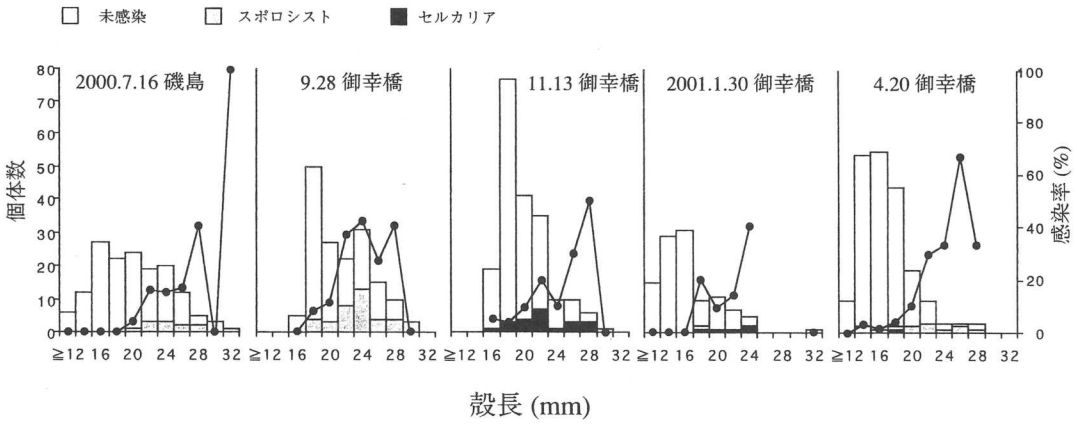


図2．検査したカワヒバリガイの殻長ヒストグラムと感染率（磯島および御幸橋のデータ）．

表1．腹口類に感染したカワヒバリガイにおけるセルカリア出現率の季節変化．水温の測定地点は御幸橋（八幡市）で，測定時間帯は10時53分～14時35分である（水温データは淀川工事事務所提供）．

採集年月日	採集地点	セルカリア保有貝数／感染貝数	セルカリア出現率(%)	前後3日以内の日中水温（御幸橋）
2000年 6月14日	塔ノ島	1／15	6.7	22.0
7月16日	磯　島	0／12	0.0	28.6
8月 8日	塔ノ島	0／10	0.0	29.6
8月 9日	御幸橋	0／29	0.0	29.6
9月28日	御幸橋	0／37	0.0	24.3
10月25日	塔ノ島	10／11	81.8	19.6
11月13日	御幸橋	22／22	100.0	16.3
12月12日	塔ノ島	9／12	75.0	9.6
2001年 1月30日	御幸橋	5／ 6	83.3	5.6
2月20日	塔ノ島	2／ 6	33.3	7.3
4月20日	御幸橋	1／12	8.3	16.3
4月23日	塔ノ島	0／ 3	0.0	15.7

に卵巣の委縮や変色などは観察されず，寄生去勢が生じているかどうかは明らかではなかった。10月以降のセルカリア形成期になると，スポロシストは肥大し，感染部位は軟体部全体に及んだ。この時期における宿主当たりセルカリア保有数は，多いもので4,560～14,360虫体であった（n＝3）。

第二中間宿主について

野外で発見された病魚のうち，最も被害が大きいと見られるのはオイカワとコウライモロコの2種である。感染部位は筋肉・眼球など全身に及ぶが，尾鰭基部および体側筋が最も著しい（図4）。感染濃度は個体によって著しく異なるが，重篤な個体では，コウライモロコで約5,000虫体，オイ

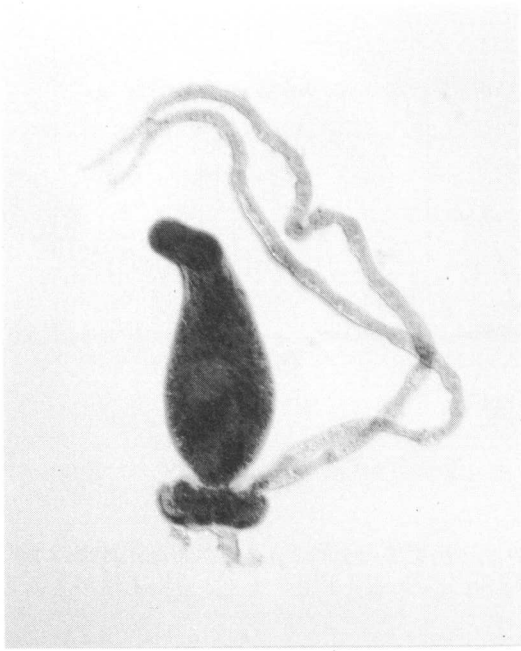


図3．2000年11月，カワヒバリガイから採取された成熟セルカリア（鉄ヘマトキシリン染色標本）（体部の長さ 0.25 mm）．

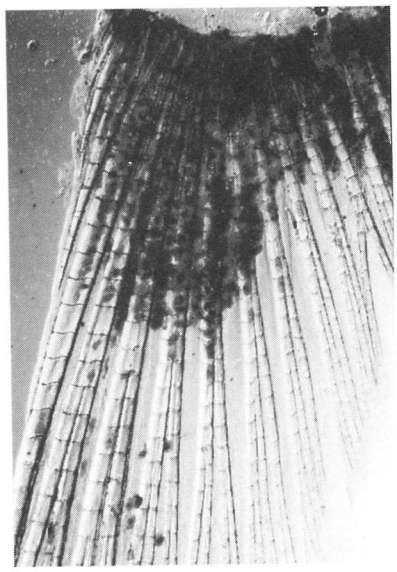


図4．腹口類メタセルカリアに重篤に感染したコウライモロコの尾鰭．

表2．宇治川（宇治市内）で採集された魚の腹口類メタセルカリア感染率．検査部位は尾鰭，腹鰭，胸鰭である．

魚種　採集年月日	n	感染率(%)	備考
オイカワ			
Zacco platypus			
2000年 8月 8日	6	50	2000年12月
11月26日	20	0	19日に琵琶
2001年 2月20日	19	100	湖産個体を
アユ			放流
Plecoglossus altivelis			
2000年 9月 3日	5	0	

カワで約10,000虫体が寄生していた。コイ *Cyprinus carpio*，フナ類 *Carassius* spp. にも軽度の症状が見られた。表2に，宇治川で得られたオイカワとアユ *Plecoglossus altivelis* の感染率を示す。オイカワは，11月には腹口類メタセルカリアの感染は見られなかったが，翌年2月にはすべての個体に感染が見られた。アユは全く感染していなかった。

2000年12月に，3つの水槽（60×30×36 cm）に各種コイ科魚類とセルカリアを同居させ，感染実験を試みた。水槽1にはタモロコ13個体とモツゴ11個体，水槽2にはカマツカ1個体，水槽3にはゲンゴロウブナ3個体とアブラボテ1個体を入れ，各々に殻を割った感染カワヒバリガイを2個ずつ投入した。セルカリア暴露後8日目に，すべての実験魚で尾鰭内のメタセルカリアを計数した（表3）。その結果，モツゴに最も濃厚に感染がみられた。モツゴやタモロコに見られたメタセルカリアは被嚢していた。ゲンゴロウブナの感染数はかなり多いが，尾の脱落したセルカリアの状態からほとんど発育しないまま鰭表面に留まっている虫体が見られ，宿主としてはタモロコやモツゴほど好適でないと推測された。アブラボ

表3． 2000年12月の感染実験の結果．水槽に感染カワヒバリガイ（殻を割ったもの）を2個ずつ投入し，魚類と同居させて8日目に尾鰭内のメタセルカリアを計数した．

魚種	n	平均標準体長(mm)	平均感染数（尾鰭）	範囲	備考
タモロコ *Gnathopogon elongatus*	12	68	15	7-49	13個体で実験を開始し，2日目までに2個体死亡（うち1個体はデータに含めない）
モツゴ *Pseudorasbora parva*	11	65	50	29-68	
カマツカ *Pseudogobio esocinus*	1	131	0	0	
ゲンゴロウブナ *Carassius cuvieri*	3	69	25	22-29	1個体は2日目までに死亡
アブラボテ *Tanakia limbata*	1	27	1	1	

テの尾鰭にはわずか1虫体が感染したに過ぎず，カマツカには全く感染が見られなかった。

終宿主について

2000年2-8月に，宇治川（宇治市内）で得られた魚食魚類などの消化管寄生虫の検査を行った。その結果を表4に示す。4尾のビワコオオナマズから，いずれも多数（数百～数千個体）の腹口類成熟成虫が発見された（図5）。寄生部位は直腸であった。また，ナマズとオオクチバスの直腸から，少数の未成熟成虫が発見されたが，これらは脱嚢したメタセルカリアの状態からほとんど発育しておらず，中間宿主が捕食された直後のものと推定された。後者二種の体内で腹口類が成熟に至るかどうかについては，今後調査数を増やして検討する必要がある。ニゴイ，ギギおよびブルーギルからは，腹口類成虫は発見されなかった。

表4． 宇治川で採集された魚食魚類等における腹口類成虫の検査結果．検査部位は消化管である．

魚種	採集年月日	n	平均標準体長(cm)	腹口類
ニゴイ *Hemibarbus labeo*	2000年2月29日	3	37-41	−
	2000年5月21日	1	59	−
ビワコオオナマズ *Silurus biwaensis*	2000年5月 8日	2	62-86	成熟成虫多数
	2000年5月21日	2	70-76	成熟成虫多数
ナマズ *Silurus asotus*	2000年5月21日	1	40	未成熟虫4個体
ギギ *Pseudobagrus fulvidraco*	2000年5月21日	3	22-34	−
オオクチバス *Micropterus salmoides*	2000年5月21日	3	34-39	1尾(39cm)から未成熟虫50個体
	2000年8月 8日	4	8-11	−
ブルーギル *Lepomis macrochirus*	2000年5月21日	1	14	−

今後の対策

腹口類の侵淫地域は，現在のところ天ケ瀬ダムから下流の宇治川・淀川本流に限定されている。天ケ瀬ダムでは魚類の遡上が阻まれているため，自然にはこれ以上の分布拡大は起こらないと推測される。しかし，人為的に侵淫地域から病魚・病貝が持ち出され，他水域に放流されるようなことがあれば，今後，分布が広がる可能性がある。な



図5． 宇治川で捕獲されたビワコオオナマズの腸内から採取された腹口類の成熟成虫（鉄ヘマトキシリン染色標本）（長さ 1.6 mm）.

かでも琵琶湖には，既にカワヒバリガイが高い密度で分布しているだけでなく，終宿主として好適なビワコオオナマズが生息しており，腹口類の生活環に必要な宿主がすべて揃っているため，一旦侵入が起これば容易に定着・蔓延するものと推測される。この寄生虫が侵入した場合，コイ科魚類の個体群に悪影響を与える恐れがあるほか，重篤感染魚の傷んだ外見や，魚病に関する風評などによって，侵淫地域の魚の商品価値が低下し，経済上の問題を生じる可能性がある。

琵琶湖以外の水系でも，侵淫地域から寄生虫が分散する可能性はあるが，寄生虫の生活環が成立するかどうかは，カワヒバリガイの存在のほかに，ナマズ，ハス，オオクチバスなど，ビワコオオナマズ以外の捕食性魚種が終宿主になりうるかどうかが鍵になると考えられる。これらの魚種については，今後さらに検査個体数を増やす必要がある。

本研究の対象となった腹口類は，移入種であるカワヒバリガイを第一中間宿主とする。日本の淡水域にはカワヒバリガイに近縁な在来種はおらず，腹口類もまた，カワヒバリガイとともに原産地から宇治川へ持ち込まれた移入種である可能性が大きいと思われる。

中国での研究によると，カワヒバリガイを第一中間宿主とする腹口類は，*Parabucephalopsis prosthorchis*, *Dollfustrema foochowensis* などが知られている（唐・唐，1976）。これらはそれぞれ異なる生活史を持ち，第二中間宿主としてはキンブナ *Carassius auratus*（コイ科），*Protosalanx hyalocranius*（シラウオ科），*Baleophthalmus chinensis*, *Rhinogobius giurinus*（以上ハゼ科），終宿主としては *Elopichthys bambusa*，*Erythroculter ilishaeformis*，*Hemiculter leucisculus*（以上コイ科），*Clarias fuscus*（ヒレナマズ科）などが知られている。従って，今後も水産物などに混じって原産地からカワヒバリガイの移入が継続した場合，寄生虫も再び一緒に移入する可能性があること，その場合，本種とは異なる生活環を持つ種が新たに侵入し，別種の被害が生じる可能性があることも警戒する必要がある。

本事例の腹口類メタセルカリアは寄生部位に内出血などの症状を起こすが，魚病として認識されるまでの被害となったのは，宿主一個体当たりの感染濃度が非常に高いことが主な理由であると考えられ，感染濃度をある程度低く抑えることができれば，魚への悪影響は小さくできると予測される。実際に，2000 - 2001 年の冬には，100 %の

オイカワにメタセルカリアが見られたが，宿主一個体当たりの虫体数は1999 - 2000年冬に比べておよそ一割程度にとどまり，魚には眼球出血等の症状はあるものの，顕著な衰弱は見られなかった。この密度変化の理由は不明であるが，今後はモニタリングの継続により，どのような条件下で大発生が生じるかを明らかにする必要があろう。

引用文献

Baturo, B. 1978. Larval bucephalosis in artificially heated lakes of the Konin region, Poland. Acta Parasitologica, 25 : 307－321.

バイコフスキー, B. E.（編）（佐野徳夫訳，1979）魚類寄生虫（扁形動物篇）. 178－507. 厚生閣版，東京.

Hoffmann, G. L. 1999. Parasites of North American freshwater fishes. 2nd edition. 17＋539 pp. Cornell University Press, New York.

Hoffmann, R. W., Körting, W., Fischer-Scherl, T. & Schäfer, W. 1990. An outbreak of bucephalosis in fish of the Main river. Angew. Parasitol., 31 : 95－99.

Iwasaki, K. & Uryu, Y. 1998. Life cycle of a freshwater mytilid mussel, *Limnoperna fortunei* in Uji River, Kyoto. Venus, 57 : 105－113.

Lauckner, G. 1983. Diseases of Mollusca: Bivalia. In: Diseases of marine animals, vol. II.（ed. Kinne, O.）477 － 962. Biologische Anstalt Helgoland, Humburg, Germany.

Matthews, R. A. 1973. The life-cycle of *Bucephalus haimeanus* Lacaze-Duthiers, 1854 from *Cardium edule* L. Parasitology, 67 : 341－350.

中井克樹. 1995. 日本に侵入したカワヒバリガイ，発見の経緯とその素性. 関西自然保護機構会報，17 : 49－56.

尾崎弘行. 1960. 腹口類吸虫の Cercaria の二新種に就て. 広島大学医学部解剖学第一講座業績集，10 : 77－81.

Ozaki, Y. & Ishibashi, C. 1934. Notes on the cercaria of the pearl oyster. Proceeding of the imperial academy of Japan, 10 : 439－441.

Schell, S. C. 1985. Handbook of trematodes of North America, north of Mexico. 263pp. University Perss of Idaho.

嶋津武. 1999. 日本産淡水動物の渦虫と吸虫.「日本における寄生虫学の研究 6 」（大鶴正満・亀谷了・林滋生監修），65－86. 目黒寄生虫館，東京

Smith, J. D. 1994. Introduction to Animal Parasitology. 3rd edition. 549pp. Cambridge University Press, New York.

唐崇惕・唐仲璋. 1976. 福建腹口吸虫種類及生活史的研究（Studies on nine species of gasterostomes from Fujian, with observations on the life cycles of two species）. 動物学報（Acta Zoologica Sinica），22 : 263－274. 4 plts.

Yamaguti, S. 1971. Synopsis of Digenetic Trematodes of Vertebrates. 1074pp. Keigaku Publishing Co., Tokyo.