



Title	寄生性カイアシ類Haemobaphes dicerausおよびClavella perfidaがスケトウダラの成長・成熟におよぼす影響
Author(s)	片倉, 靖次; 桜井, 泰憲; 吉田, 英雄 他
Citation	日本水産学会誌, 70(3), 324-332 https://doi.org/10.2331/suisan.70.324
Issue Date	2004
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/35246
Rights	本文データは学協会の許諾に基づきCiNiiから複製したものである
Type	journal article
File Information	sakurai-57.pdf



寄生性カイアシ類 *Haemobaphes diceraus* および *Clavella perfida* がスケトウダラの成長・成熟におよぼす影響

片倉靖次,^{1*} 桜井泰憲,¹ 吉田英雄²
西村 明,³ 小西健志,⁴ 西山恒夫⁵

(2003年9月25日受付, 2004年1月6日受理)

¹北海道大学大学院水産科学研究科, ²北海道立中央水産試験場, ³北海道区水産研究所,
⁴日本鯨類研究所, ⁵北海道東海大学工学部

Influence of the parasitic copepod *Haemobaphes diceraus* and *Clavella perfida*
on growth and maturity of walleye pollock *Theragra chalcogramma*

SEIJI KATAKURA,^{1*} YASUNORI SAKURAI,¹ HIDEO YOSHIDA,²
AKIRA NISHIMURA,³ KENJI KONISHI⁴ AND TSUNEO NISHIYAMA⁵

¹Graduate School of Fisheries Sciences, Hokkaido University, Hakodate, Hokkaido 041-8611, ²Hokkaido Central Fisheries Experimental Station, Yoichi, Hokkaido 046-8555, ³Hokkaido National Fisheries Research Institute, Fisheries Research Agency, Kushiro, Hokkaido 085-0802, ⁴The Institute of Cetacean Research, Chuo, Tokyo 104-0055, ⁵Department of Marine Science and Technology, Hokkaido Tokai University, Sapporo, Hokkaido 005-8601, Japan

The effects of infection with parasitic copepods *Haemobaphes diceraus* and *Clavella perfida* on the growth and maturity of walleye pollock *Theragra chalcogramma* off the coast of eastern Hokkaido, Japan were examined in the feeding season and spawning season. In the feeding season, the condition factor (KF) and hepatic somatic index (HSI) of walleye pollock decreased as the number of *H. diceraus* increased, but were not related to the number of *C. perfida*. In the spawning season, the KF, HSI, and gonadic somatic index (GSI) of both sexes of fish decreased as the number of *H. diceraus* increased. Reproductively spent fish were more often infected with *H. diceraus* than those of other maturity levels were. No atretic oocytes were detected in the gonads infected with *H. diceraus*. Histological observation of fish gonads suggests that *H. diceraus* infection may cause spawning to occur earlier or to be suspended. The lengths of fish at age did not differ between individuals infected with *H. diceraus* and uninfected ones. The infection rate of *H. diceraus* increased steadily with age, but no more than three *H. diceraus* per host were observed. We conclude that *H. diceraus* infection significantly influences the reproduction of walleye pollock through the nutritional condition.

キーワード: スケトウダラ, *Theragra chalcogramma*, 寄生性カイアシ類, *Haemobaphes diceraus*, *Clavella perfida*, 成長・成熟, ゴンボスケソ

北海道の道東海域で漁獲されるスケトウダラ *Theragra chalcogramma* には, 寄生性カイアシ類の *Haemobaphes diceraus* が鰓に寄生し, 鰓弁が白色化した異常に痩せた魚体がしばしば観察される。この個体は地元で「ゴンボスケソ」と称されている。¹⁾ *H. diceraus* (syn.: *Haemobaphes theragrae*) は, スケトウダラ¹⁻⁸⁾のほか, マダラ *Gadus macrocephalus*,^{4,7)} マガレイ *Pleu-*

*ronectes herzensteini*⁹⁾などの魚類の鰓に寄生する。*H. diceraus* は, 宿主の鰓弓から腹大動脈の血管内を貫通する細長い首 (neck) を持ち, その先端にある頭部と口部分 (mouth-part) が宿主の心室前端的動脈球に達し, 宿主を吸血して生活する。³⁾ そして *H. diceraus* の寄生により, スケトウダラでは成長と成熟に悪影響がおよぼされると考えられている。⁶⁾

* Tel : 81-138-40-5591. Fax : 81-138-40-8863. Email : katakura@fish.hokudai.ac.jp

一方、寄生性カイアシ類の *Clavella perfida* は、スケトウダラ^{4,8)}などの魚類の鰓に顎を附着させて寄生するが、全身が宿主の鰓内に収まり、*H. diceraus* のような吸血はしない。しかし、*C. perfida* が宿主に与える影響は不明であり、また上記2種の寄生性カイアシ類の寄生個体数が、宿主の成長や成熟に与える影響は明らかにされていない。

著者らは、トロール網により、1999年7月末に北海道厚岸沖の水深120 m地点の中層から、異常に痩せたスケトウダラ（ゴンボスケソ）3個体を採集した（Fig. 1）。これらの個体はすべて4歳魚であり、同地点の底層で採集した同年齢の通常の魚（ $n=33$ ）と比較して、明らかに体長（尾叉長）が小さく（中層：平均；34.3 cm，範囲；32.0～36.6 cm，底層：39.2 cm，33.9～43.1 cm），体高が低く（中層：4.2 cm，4.0～4.3 cm，底層：7.2 cm，5.7～8.2 cm），体重が軽かった（中層：211 g，173～233 g，底層：475 g，311～637 g）。3個体の「ゴンボスケソ」の鰓を精査したところ、吸血性カイアシ類

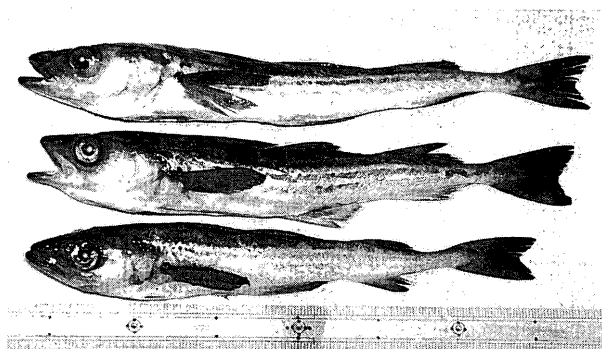


Fig. 1 Emaciated walleye pollock (Gonbo-sukeso) caught in a mid-water trawl off the sea floor off Akkeshi, eastern Hokkaido, Japan in the feeding season on 30 July 1999.

H. diceraus がそれぞれ2個体、*C. perfida* が8～44個体寄生していた（Fig. 2）。「ゴンボスケソ」の鰓に *H. diceraus* と *C. perfida* が寄生していたことから、両寄生性カイアシ類がスケトウダラの成長、成熟および資源におよぼす影響を検討することを目的とし、索餌期にトロール網で採集したスケトウダラ標本に加え、産卵期に刺網で採集した標本を用いて解析を行った。

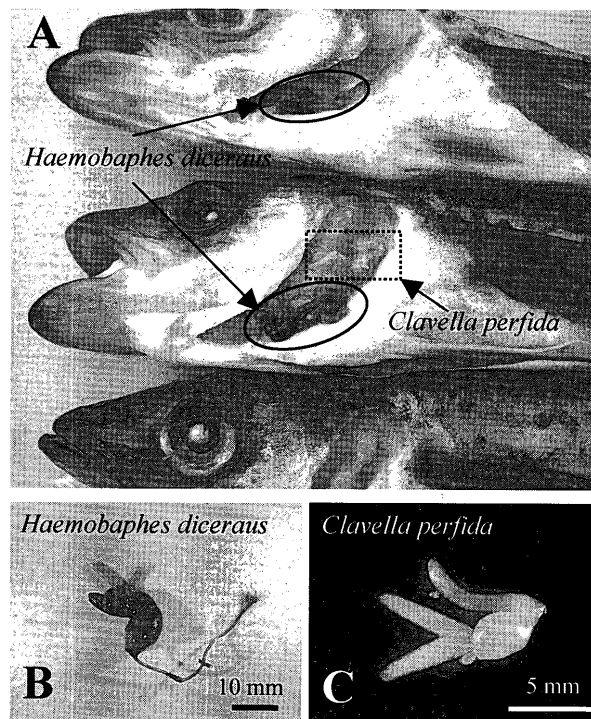


Fig. 2 Emaciated walleye pollock (Gonbo-sukeso) caught in a mid-water trawl off the sea floor off Akkeshi, eastern Hokkaido, Japan in the feeding season on 30 July 1999, infected with *Haemobaphes diceraus* and *Clavella perfida* in the gills (A), *H. diceraus* (B), and *C. perfida* (C).

Table 1 Sampling data of trawls and gill nets conducted off Akkeshi, Hiroo, Shiranuka, and Konbumori, eastern Hokkaido, Japan

Station number	White			Black			
	G-100	G-120	MTG-120	1	1	2	3
Coast off	Akkeshi	Akkeshi	Akkeshi	Hiroo	Hiroo	Shiranuka	Konbumori
Vessel	Dai 3 kaiyo-maru	Dai 3 kaiyo-maru	Dai 3 kaiyo-maru	—	Dai 35 saiwai-maru	Dai 11 fukuju-maru	Dai 25 kinjo-maru
Net	Trawl	Trawl	Trawl	gill net	gill net	gill net	gill net
Date of sampling	1999.07.30	1999.07.30	1999.07.30	1988.02.02	1989.02.07	1988.02.10	1989.03.03
Time net was set	7 : 30	9 : 01	12 : 08	Morning	Morning	Morning	Morning
Latitude (N)	42°49.32'	42°46.51'	42°46.32'	—	—	—	—
Longitude (W)	144°45.15'	144°46.17'	144°45.40'	—	—	—	—
Duration time	0 : 31	0 : 20	0 : 44	A few days	A few days	A few days	A few days
Estimated depth sampled	Bottom	Bottom	100–50	Bottom	Bottom	Bottom	Bottom
Bottom depth (m)	102	127	123	230–330	200–300	190–270	200–300
Number of walleye pollock examined	112	51	3	50	82	66	100

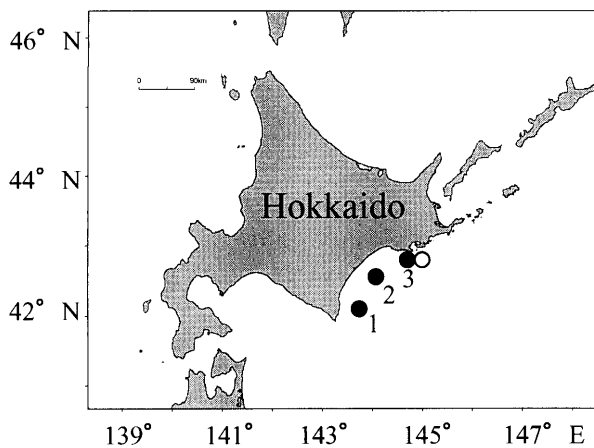


Fig. 3 Location of the trawl stations at Akkeshi in the feeding season (white circle) and gill net stations (black circle) at Hiroo (1), Shiranuka (2), and Konbumori (3), in the spawning season.

試料および方法

索餌期の標本 索餌期のスケトウダラ標本は、北海道区水産研究所用船の第3開洋丸 (473 t) のトロール網を用いて、1999年7月30日に北海道厚岸沖水深120 m地点の中層 (50~100 m), 100 m および 120 m 地点の底層 (着底) から計166個体を採集した (Table 1, Fig. 3)。標本は船上にて凍結保存して持ち帰り、陸上の実験室で解凍後、尾叉長 (体長), 体高, 体重, 肝臓重量, 生殖腺重量を測定して耳石を摘出した。鰓に寄生する寄生性カイアシ類は、計数・摘出後、99% エタノール液で固定し、種の同定に供した。寄生性カイアシ類の同定には Kabata⁴⁾ の検索表を用いた。この検索表では *H. diceraus* と *H. theragrae* は別種として扱っているが、本研究では Ho, Kim⁷⁾ の記載に従い、*H. theragrae* は *H. diceraus* のシノニムとした。耳石は、西村¹¹⁾ に従い分割・焼入れ法および薄切法により加工し、年齢査定に供した。

スケトウダラ鰓への *H. diceraus* と *C. perfida* の寄生による体重および肝臓重量への影響を比較するために、体長と体重、体長と肝臓重量の関係を求めた。体長、体重、肝臓重量は対数変換し、非寄生魚、*C. perfida* の寄生魚、*H. diceraus* の寄生魚および両寄生虫の寄生魚の4群にわけて、それぞれ回帰分析を行った。さらに、スケトウダラの肥満度 (KF), 肝臓重量指数 (HSI) および雌雄毎の生殖腺重量指数 (GSI) を目的変数に用い、説明変数をそれぞれのスケトウダラ個体における *H. diceraus* と *C. perfida* の数として重回帰分析 (Multiple regression analysis) および変数選択 (Stepwise regression analysis, $F=2$) を行った。肥満度、肝臓重量指数および生殖腺重量指数は以下の式で求めた。

$$KF = \frac{BW}{FL^3} \times 10^3 \quad (1)$$

$$HSI = \frac{LW}{BW} \times 10^2 \quad (2)$$

$$GSI = \frac{GW}{BW} \times 10^2 \quad (3)$$

ここで、*BW* は体重 (g), *FL* は尾叉長 (cm), *LW* は肝臓重量 (g), *GW* は生殖腺重量 (g) である。

産卵期の標本 産卵期のスケトウダラ標本は、1988年2月および1989年2月~3月の期間、北海道太平洋側の広尾沖、白糠沖および昆布森沖の海域で、底刺網漁船の第35幸丸、第11福寿丸および第25金城丸により、計298個体を採集した (Table 1, Fig. 3)。標本は生鮮状態のまま実験室にて、被鱗体長、体重、肝臓重量、生殖腺重量を測定し、成熟度の評価、*H. diceraus* の計数、耳石の摘出を行った。耳石は、分割・焼入れ法による年齢査定に供した。被鱗体長 (*BL*, mm) は山口、高橋¹²⁾ の式により、尾叉長 (*FL*, mm) に変換した。

$$FL = 1.0846 \times BL + 0.3526 \quad (4)$$

成熟度は、吉田¹⁾ の区分に従い雌雄とも4段階とした。すなわち、雄は、①未成熟：熟度10, ②完熟：熟度20, ③放精中：熟度30, ④放精後：熟度40, また雌は、①未成熟：熟度10, ②完熟：熟度20~22, ③放卵中：熟度31~40, ④放卵後：熟度50である。

肝臓および生殖腺の生鮮時の色は、目視観察により記載した。その後、1989年3月に採集された雌個体のうち、*H. diceraus* の寄生魚で成熟度が未成熟および放卵後の2個体と、非寄生個体で放卵後と評価された1個体の卵巣は、パラフィン包埋による組織切片標本を作成して、デラフィールド・ヘマトキシリンとエオシンの2重染色を施し、生物顕微鏡下で観察して比較した。卵巣組織像の観察は、尹¹³⁾ および吉田、尹¹⁴⁾ の記載に従った。

結 果

索餌期の標本 索餌期のスケトウダラは、体長9~44 cmの範囲にあった ($n=166$)。それらの鰓から、カイアシ類の *H. diceraus* と *C. perfida* が見出された。

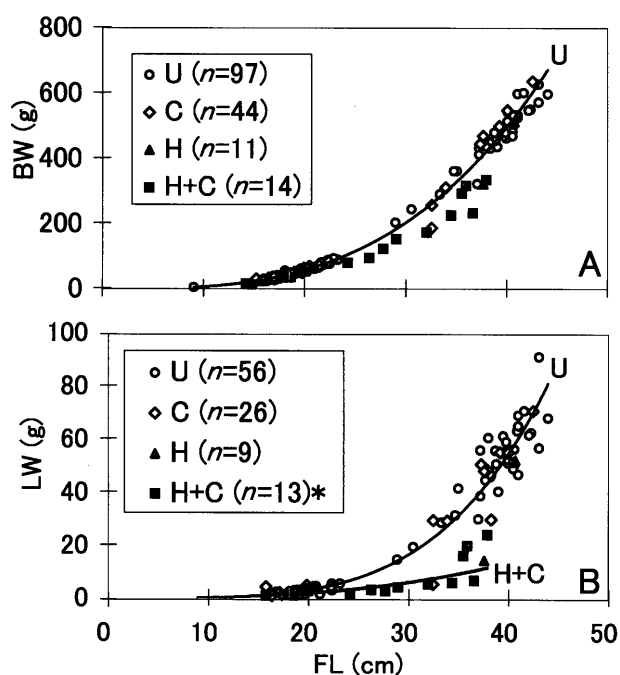
寄生率と体長の中央値 (カッコ内) は、非寄生魚が58.4% (21.4 cm, $n=97$), *C. perfida* の寄生魚が26.5% (19.2 cm, $n=44$), *H. diceraus* の寄生魚が6.6% (19.4 cm, $n=11$), 両寄生虫の寄生魚が8.4% (28.4 cm, $n=14$) であり、これらの個体間の体長には有意差が認められた (Kruskal-Wallis test, $p<0.05$) (Table 2)。

体長・体重関係では、非寄生魚に対して、*C. perfida* の寄生魚、*H. diceraus* の寄生魚および両寄生虫の寄生魚では、傾きに有意差が見られなかった ($p>0.05$)。また、すべての切片にも有意差が認められなかった (p

Table 2 Fork length, number, and percentage of uninfected walleye pollock (U), those infected with only *Clavella perfida* (C), those infected with only *Haemobaphes diceraus* (H), and those infected with both (H+C)

Pollock group	Fork length (cm)		Number	%
	Median	Range		
U	21.4	9.0–44.0	97	58.4
C	19.2	15.0–42.5	44	26.5
H	19.4	16.4–40.7	11	6.6
H+C	28.4	14.1–37.9	14	8.4

Samples were caught by bottom trawls at 100 m and 120 m depths, and a mid-water trawl off the sea floor in the feeding season on 30 July 1999 (Median fork lengths differed significantly among the four groups, Kruskal-Wallis test, $p < 0.05$).

**Fig. 4** Relationship between fork length (FL) and body weight (BW) (A), and fork length (FL) and liver weight (LW) (B) of uninfected walleye pollock (U), those infected with only *Clavella perfida* (C), those infected with only *Haemobaphes diceraus* (H), and those infected with both (H+C) caught by bottom trawls at 100 m and 120 m depths, and a mid-water trawl off the sea floor in the feeding season on 30 July 1999 (*: Logarithmic regressions of slope differed significantly from the slope of uninfected fish, $p < 0.05$).

> 0.05) (Fig. 4-A). 体長・肝臓重量の関係では、非寄生魚に対して、両寄生虫の寄生魚の傾きに有意差が見られたが ($p < 0.05$), すべての切片には有意差が認められなかった ($p > 0.05$) (Fig. 4-B). しかし、この解析では *H. diceraus* と *C. perfida* の寄生個体数は考慮して

Table 3 Summary of the regression coefficients of *Haemobaphes diceraus* (H) and *Clavella perfida* (C) by condition factor (KF) and hepatic somatic index (HSI) of walleye pollock caught by bottom trawls at 100 m and 120 m depths, and a mid-water trawl off the sea floor in the feeding season on 30 July 1999

	Parasite species		r
	H	C	
KF	-0.85*	-0.01 ^{NS}	0.58
HSI	-2.47*	-0.05 ^{NS}	0.46

*, $p < 0.01$; NS, Not significant, $p > 0.05$

いないため、肝臓重量の減少が両寄生虫の相乗効果によるものか、あるいはどちらか一方の寄生虫個体数に影響されて生じたのか不明である。また寄生魚では、*H. diceraus* と *C. perfida* の寄生虫個体数に相関関係が認められなかった (Spearman's correlation coefficient by rank test, $p = 0.70$, $n = 69$)。

そこで、それぞれの寄生虫個体数がスケトウダラに与える影響を検討するため、重回帰分析を行った。回帰係数の有意性の検定より、*C. perfida* の寄生数は宿主の肥満度および肝臓重量指数の増減に影響しないと判断された ($p > 0.05$) (Table 3)。変数選択により、以下の2つの有意な回帰関数が求められた。

$$KF = -0.89 \times H + 7.45 \quad (r = 0.57, p < 0.01, n = 166) \quad (5)$$

$$HSI = -2.67 \times H + 8.25 \quad (r = 0.46, p < 0.01, n = 104) \quad (6)$$

ここで、 H は *H. diceraus* の数である。本解析結果から、*H. diceraus* の寄生個体数の増加に伴って、スケトウダラの肥満度および肝臓重量指数が減少することが示された。しかし、生殖腺重量指数には、雌雄ともに有意な回帰関数は得られなかった (それぞれ、 $p > 0.05$)。

産卵期の標本 産卵期のスケトウダラ標本 ($n = 298$) は、体長 38~63 cm の範囲にあった。このうち、非寄生魚の割合は 79.5% で、体長の中央値が 44.8 cm ($n = 237$)、1 個体の *H. diceraus* 寄生魚は 17.8%, 46.8 cm ($n = 53$)、2 個体の *H. diceraus* 寄生魚は 2.7%, 50.3 cm ($n = 8$) であり、これらの個体間の体長には有意差が認められた (Kruskal-Wallis test, $p < 0.01$) (Table 4)。

重回帰分析により、以下の4つの有意な回帰関数が求められた。

$$KF = -0.51 \times H + 6.35 \quad (r = 0.36, p < 0.01, n = 298) \quad (7)$$

$$HSI = -1.14 \times H + 5.90 \quad (r = 0.35, p < 0.01, n = 123) \quad (8)$$

$$GSI(M) = -1.62 \times H + 4.80 \quad (r = 0.21, p < 0.05, n = 117) \quad (9)$$

Table 4 Fork length, number, and percentage of uninfected walleye pollock (U), those infected with one *Haemobaphes diceraus* (1H), and those infected with two *H. diceraus* (2H)

Pollock group	Fork length (cm)		Number	%
	Median	Range		
U	44.8	38.0–62.9	237	79.5
1H	46.8	40.7–53.3	53	17.8
2H	50.3	44.0–59.8	8	2.7

Samples were caught by gill nets in the spawning season in February 1988, February 1989, and March 1989 (Median fork lengths differed significantly among the three groups, Kruskal-Wallis test, $p < 0.05$).

$$GSI(F) = -1.92 \times H + 6.19$$

$$(r = 0.17, p < 0.05, n = 180) \quad (10)$$

ここで, $GSI(M)$ は雄の生殖腺重量指数, $GSI(F)$ は雌の生殖腺重量指数である。上記の結果から, *H. diceraus* の寄生個体数の増加に伴って, スケトウダラの肥満度, 肝臓重量指数および雌雄の生殖腺重量指数は減少することが示された。

雄の成熟段階は, 非寄生魚では, 放精中の個体がほとんどを占め (72.4%), 放精後の個体がこれに次いだ (12.2%)。同様に, *H. diceraus* の寄生魚でも, 放精中 (42.1%) と放精後 (31.6%) が多かったが, 放精後の個体の出現割合は非寄生魚よりも2.6倍も高かった (Fig. 5-A)。雌の成熟段階とその割合 (%) は, 非寄生魚では, 完熟 (59.4%), 放卵後 (14.5%), 放卵中 (13.8%) であり, *H. diceraus* の寄生魚では, 放卵後 (52.4%), 完熟 (38.1%), 放卵中 (4.8%) の順で多く, 非寄生魚では完熟の個体, *H. diceraus* の寄生魚では産卵後の個体がそれぞれ卓越した (Fig. 5-B)。

肝臓と生殖腺の目視観察では, *H. diceraus* の寄生魚と非寄生魚の肝臓の色は明らかに異なり, *H. diceraus* の寄生魚では黒ずんだ茶褐色 (Fig. 6-A~C), 非寄生魚では肌色に近い乳白色 (Fig. 6-D) であった。放卵後の雌の生殖腺は, *H. diceraus* の寄生魚 (Fig. 6-B) と非寄生魚 (Fig. 6-D) ではともに赤色を呈した。

H. diceraus 寄生魚の未成熟個体 (Fig. 7-A, D) および放卵後個体 (Fig. 7-B, E), 非寄生魚の放卵後個体 (Fig. 7-C, F) の卵巣組織を比較した。未成熟個体 (Fig. 7-A) は, 放卵後個体 (Fig. 7-B, C) よりも卵巣膜が薄く, 排卵後濾胞が存在しなかったことから, 未産卵であると判断された。全ての個体で最も多く出現した卵母細胞の発達段階は卵黄胞期であったが (Fig. 7-E), 周辺仁期の段階も多くみられた (Fig. 7-D)。しかし, 卵黄形成期以後の発達段階にあると判定される退行卵は, 非寄生魚の放卵後個体にのみ観察された (Fig. 7-F)。放卵後個体では, 退行卵の消失と排卵後濾胞の退

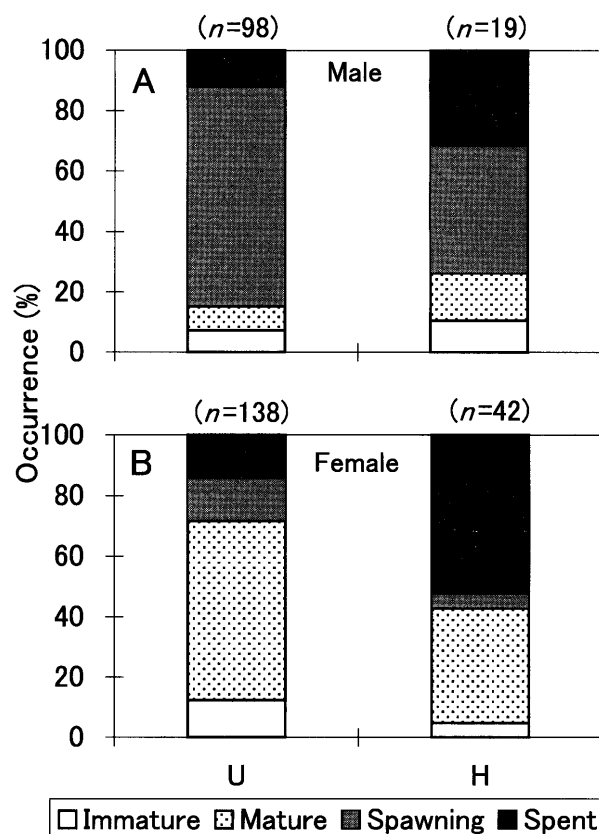


Fig. 5 Maturity levels of male (A) and female (B) walleye pollock for uninfected fish (U) and those infected with *Haemobaphes diceraus* (H) in the spawning season in February 1988, February 1989, and March 1989.

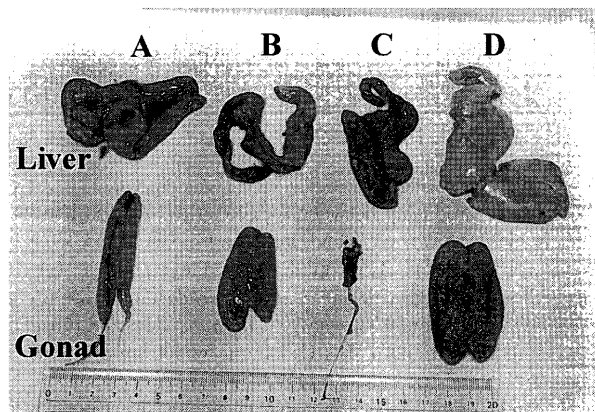


Fig. 6 Liver (upper row) and gonad (down row) of the walleye pollock infected with *Haemobaphes diceraus* from an immature female (A), spent female (B), immature male (C), and uninfected spent female (D) in the spawning season in March 1989.

縮の程度から,^{13,14)} 非寄生魚よりも *H. diceraus* 寄生魚の方が卵巣組織の回復が進行していると判断された。

非寄生魚と *H. diceraus* の寄生魚における年齢と体長

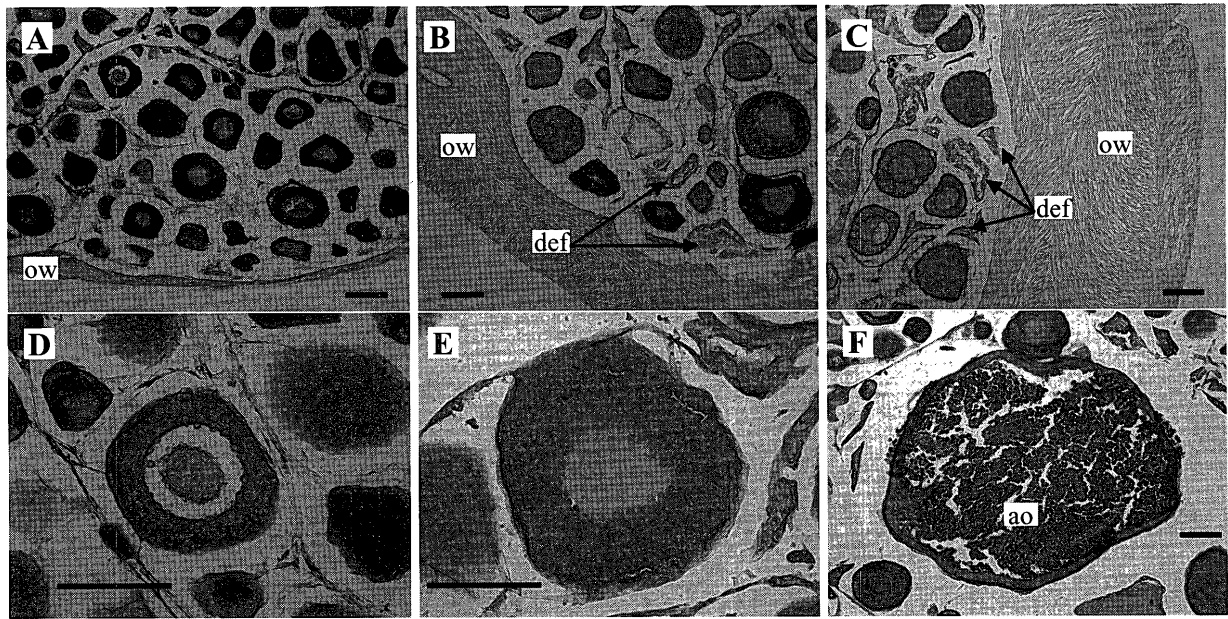


Fig. 7 Gonad section samples of an immature female walleye pollock infected with *Haemobaphes diceraus* (A), a spent female infected with *H. diceraus* (B), and an uninfected spent female (C), in the spawning season in March 1989. D, E, and F are enlarged images from gonads of A, B, and C, respectively (ow, Ovarian wall; def, Degenerated empty follicle; ao, Atretic oocyte; Scale bar, 0.1 mm).

の関係では、体長は、雄 ($n=110$) には非寄生魚と *H. diceraus* の寄生魚との間の傾きには有意差が見られなかった (ANCOVA, $p=0.73$)、両者の切片にも差が認められなかった (ANCOVA, $p=0.06$)。また、雌 ($n=157$) でも、傾き (ANCOVA, $p=0.91$)、切片 (ANCOVA, $p=0.77$) において有意差が認められなかった。すなわち、加齢とともに体長は増加するが、そこには *H. diceraus* の寄生の有無は影響しないと判断された (Fig. 8)。

スケトウダラの年齢毎に *H. diceraus* の寄生状況を検討したところ、*H. diceraus* の寄生率は 0%~50.0% の範囲で変化し、そのうち、1 個体の *H. diceraus* 寄生魚の出現割合は 0%~35.7%、2 個体の *H. diceraus* 寄生魚の出現割合は 0%~14.3% の範囲で変化した。これらはいずれも加齢に伴い増加した (Fig. 9)。また、平均年齢は、非寄生魚では 4.5 歳、1 個体の *H. diceraus* 寄生魚では 5.3 歳、2 個体の *H. diceraus* 寄生魚では 6.1 歳であり、*H. diceraus* の寄生個体数の増加に伴い高くなった。

考 察

索餌期と産卵期のスケトウダラへの影響の相違 索餌期のスケトウダラに対する *H. diceraus* の寄生数の増加は、肥満度および肝臓重量指数を減少させることが明らかとなった。しかし、*C. perfida* の寄生数の増加は、それらに影響を与えなかった。北大西洋産タラ科のホワイティング *Merlangius merlangus* では、吸血性カイアシ

類 *Lernaeocera branchialis* の寄生が体重増加に悪影響をおよぼすが、カイアシ類 *Clavella adunca* (syn.: *Clavella uncinata*) の寄生は体重の減少に影響しないことが報告されている。¹⁵⁾ スケトウダラとホワイティングでは、寄生虫の種は異なるものの、吸血性カイアシ類のみが宿主に悪影響をおよぼす点で共通している。これらのことから、*H. diceraus* の寄生数の増加は、索餌期のスケトウダラの栄養状態に大きな影響を与えると判断される。本研究では、*H. diceraus* の寄生数の成熟への影響は明確ではなかったが、その理由としては、供試魚に未成魚が多く含まれたことと、索餌期の成魚では生殖腺発達が進行していなかったことが考えられる。

一方、産卵期のスケトウダラでは、*H. diceraus* の寄生数の増加に伴って、雌雄ともに、肥満度、肝臓重量指数が減少し、生殖腺重量指数も低下することが明らかとなった。前出のホワイティングでは、吸血性カイアシ類 *L. branchialis* の寄生魚の肝臓脂質含量は 51.4% も減少し、宿主の栄養状態に悪影響をおよぼすことが報告されている。¹⁵⁾ 産卵期のスケトウダラ肝臓の色は、非寄生魚と *H. diceraus* の寄生魚では異なり、非寄生魚はやや黄色みを帯びた乳白色、*H. diceraus* の寄生魚は黒ずんだ茶褐色であった (Fig. 6)。魚類の肝臓は、含油量が多い場合は淡色を示し、少ない場合は濃色を示すことが知られている¹⁶⁾ ことから、*H. diceraus* の寄生は、ホワイティング同様にスケトウダラの肝臓脂質含量を減少させ、栄養状態を悪化させると考えられた。また、長澤

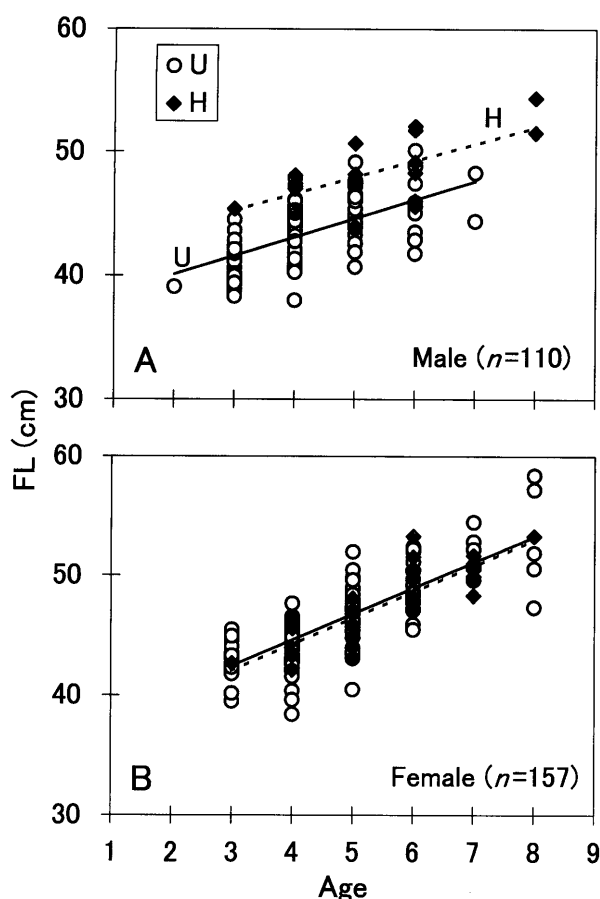


Fig. 8 Age at fork length (FL) of male (A) and female (B) walleye pollock infected with *Haemobaphes diceraus* fish (H) and uninfected fish (U) in the spawning season in February 1988, February 1989 and March 1989.

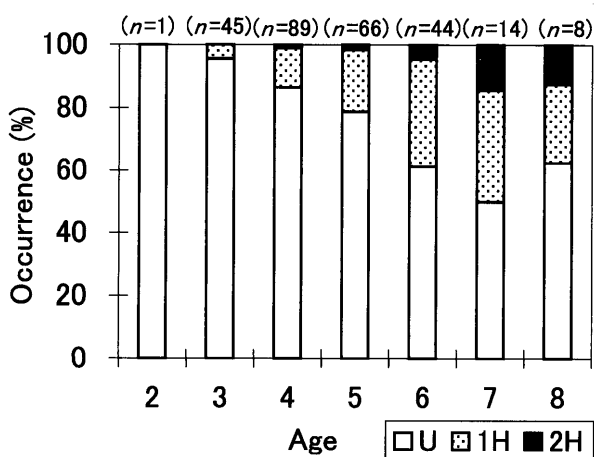


Fig. 9 Occurrence of uninfected walleye pollock (U), those infected with one *Haemobaphes diceraus* (1H) and those infected with two *H. diceraus* (2H) in the spawning season in February 1988, February 1989 and March 1989.

ら⁶⁾は *H. diceraus* の寄生がスケトウダラの成熟に悪影響をおよぼす可能性を指摘したが、本研究では *H. diceraus* の寄生数の増加に伴う生殖腺重量指数の低下が確認された。Hislop, Shanks¹⁷⁾は、北海産タラ科魚類ハドック *Merlanogrammus aeglefinus* の孕卵数は、*L. branchialis* の寄生魚では、非寄生魚よりも 21% 減少することを指摘した。これらのことから、スケトウダラにおいても、産卵期の *H. diceraus* の寄生数の増加は、孕卵数を減少させる可能性が強く示唆される。一方、成熟度の解析において、*H. diceraus* の寄生魚には雌雄ともにスペント（放卵・放精後の回復期に相当）の個体が多く出現したため、生殖腺重量指数が低下した可能性もある。組織切片標本観察より、卵巣は非寄生個体では、産卵後約 1 ヶ月を示す組織像であったのに対し、*H. diceraus* の寄生魚では、産卵後数ヶ月を経過した組織像を示した。このことは *H. diceraus* の寄生魚では、前年の産卵後もスペント状態が継続して産卵できなかったか、あるいは産卵が非寄生魚より早く終わった可能性を示した。以上のことから、*H. diceraus* の寄生はスケトウダラの再生産に悪影響をおよぼすことが示唆された。

体サイズと成長への影響 長澤⁶⁾は、*H. diceraus* の寄生はスケトウダラの肥満度を減少させることから、成長へ悪影響をおよぼす可能性があることを指摘している。今回採集されたゴンボスケソは体長が小さかったが、産卵期におけるスケトウダラの年齢と体長の関係には、雌雄ともに非寄生魚と *H. diceraus* の寄生魚の間に差が認められなかった。*H. diceraus* の寄生は、栄養状態と索餌期の未成魚の体成長には影響をおよぼすものの、成魚の体成長には影響が小さい可能性がある。1990 年代におけるスケトウダラ太平洋系群の雌の成熟年齢は 4 歳（成熟魚は 75%）～5 歳（成熟魚は 90%）と報告されている。¹⁸⁾ 本研究の産卵期のスケトウダラでは、年齢毎の *H. diceraus* 寄生率は加齢に伴って増加し、平均年齢は *H. diceraus* の寄生個体数の増加に伴って高くなったことから、初回産卵後の経産卵魚でかつ高齢魚ほど *H. diceraus* の寄生頻度が増加する可能性が示唆された。

***H. diceraus* の寄生数および生活史** 本研究では、索餌期の 15.1% のスケトウダラから *H. diceraus* の寄生が確認され、1 個体の *H. diceraus* の寄生魚が 10.2%, 2 個体の寄生魚が 4.8% であった。また、産卵期のスケトウダラ標本中、20.5% から *H. diceraus* の寄生が確認され、1 個体の寄生魚が 17.8%, 2 個体の寄生魚が 2.7% であった。Grabda³⁾は、ロシアのアジア側沿岸水域において、27% のスケトウダラから *H. diceraus* の寄生を確認し、その内訳として 1 個体の *H. diceraus* の寄生魚が 21%, 2 個体の寄生魚が 6% であったことを報告しており、本研究結果と同様に、*H. diceraus* の寄生個体数の増加とともに宿主の出現個体数は減少している。これらのこと

から、宿主1尾あたりの *H. diceraus* の寄生個体数の増加は、宿主の死亡に大きな影響をおよぼすことが示唆される。また、*H. diceraus* が3個体以上寄生したスケトウダラが見出されなかったことから、*H. diceraus* の寄生数の増加は本魚種の高齢魚の重要な死亡要因となり得ると推測される。ベーリング海アリューシャン海盆には、10~20歳の高齢の大型スケトウダラが多く出現する。¹⁹⁾ 1999年および2002年に同海域で、数尾の大型スケトウダラの鰓から、茶褐色に変色した1個体の *H. diceraus* のネック部の残存を見出した（片倉靖次・西村明、未発表）。この事実は、*H. diceraus* の寿命がスケトウダラより短命であること、また1個体のみ寄生した大型のスケトウダラは死亡せず、*H. diceraus* のみが鰓から離脱したことを推定させる。スケトウダラの近縁種、ホッキョクダラ *Boreogadus saida* では、冬季の産卵期に集群する際に、*H. diceraus* と同属の吸血性カイアシ類 *H. cyclopterina* の雌が未成熟のP期（penella, body straight）およびU期（body with two or more points of flexure）に宿主の鰓に寄生し、約6ヶ月で産卵可能な状態（egg sac stage）まで成長・成熟する。その寄生期間はおよそ8ヶ月におよぶことが知られている。²⁰⁾ スケトウダラ鰓への *H. diceraus* の寄生が *H. cyclopterina* と同様の生活史をたどるとすれば、前述したように大型高齢魚の鰓から寄生虫が離脱する可能性が支持される。Grabda³⁾ は、スケトウダラの鰓になぜ *H. diceraus* が3個体以上寄生していないかについて、2個体の *H. diceraus* が寄生したスケトウダラの心臓と鰓から心臓に達する動脈管を観察し、動脈管内部が *H. diceraus* のネック部により満たされて管が拡張・変形するため、3個体以上の鰓への寄生は困難であると指摘した。

H. diceraus のスケトウダラへの寄生率は、北海道周辺海域⁶⁾ およびベーリング海アリューシャン海盆海域⁸⁾ で経年変化が少ないことが報告されており、本研究では索餌期の標本と産卵期の標本の採集時期に、約10年の間隔があるが、経年的な影響は少ないと判断した。しかし、海洋環境や資源動態が大きく変動する場合、本研究で示された寄生状況や宿主におよぼす影響も変化する可能性を否定できない。

太平洋系スケトウダラは、北海道噴火湾およびその湾口部で孵化し、²¹⁾ 成長とともに分布範囲を拡大し、その後、道東海域に回遊する。²²⁾ 例年6~7月に噴火湾内の北海道南白尻沖に出現するスケトウダラ0歳魚の体長は、およそ6cm前後であるが、*H. diceraus* の寄生は確認されていない。本研究で観察された最小の *H. diceraus* の寄生魚は体長14cmの1歳魚であった。*H. diceraus* は、スケトウダラへの寄生率が海域により異なり、^{5,6)} その生活史において2つの宿主を必要とすると考えられている。¹⁰⁾ しかし、最終宿主となるスケトウダ

ラの回遊経路において、寄生のおこる場所、時期、寄生期間、寄生数などは明らかとされていない。

本研究では、「ゴンボスケソ」が *H. diceraus* の寄生によりもたらされる可能性が高いことが示唆されたが、その出現と寄生虫との因果関係を今後明らかにする必要がある。索餌期および産卵期のスケトウダラから *H. diceraus* の15~21%の寄生率が確認されたが、これが自然死亡につながるとしたら、*H. diceraus* の寄生はスケトウダラ個体群の大きな減耗要因になりうる。今後、スケトウダラの資源管理において、寄生虫による減耗の影響を評価する必要がある、そのためにも寄生に関するデータ収集と解析が必要である。

謝 辞

標本採集に協力いただいた第3開洋丸、第35幸丸、第11福寿丸および第25金城丸の乗組員に謝意を表す。統計解析には、北海道大学大学院水産科学研究科の池田尚聡氏、生殖腺組織標本の観察には北海道大学大学院水産科学研究科の永尾次郎博士、寄生虫サンプルの収集には北海道区水産研究所の濱津友紀氏、論文構成には北海道大学北方生物圏フィールド科学センター John R. Bower 助手にご協力およびご助言をいただいた。厚く御礼申し上げる。

文 献

- 1) 吉田英雄. スケトウダラ. 「北水試魚介類測定・海洋観測マニュアル」(丸山秀佳編) 北海道立中央水産試験場, 北海道. 1996; 底魚類 1-12.
- 2) Yamaguchi S. Parasitic copepods from fishes of Japan. Part 5. Caligoida, III. Vol. Jub. Prof. Sadao Yoshida, 1939; 2, 443-487.
- 3) Grabda J. Observations on the localization and pathogenicity of *Haemobaphes diceraus* Wilson, 1917 (Copepoda: Lernaecoceridae) in the gills of *Theragra chalcogramma* (Pallas). *Acta Ichthyol. Piscat.* 1975; 5: 13-23.
- 4) Kabata Z. Copepoda and Branchiura. Guide to the Parasites of fishes of Canada. Part II—Crustacea. In: Margolis L, Kabata Z (eds) *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 1988; 101: 3-127.
- 5) 吉田英雄, 佐野満広, 佐々木 潤. 若齢スケトウダラ生態調査. 昭和63年度事業報告書, 北海道立釧路水産試験場, 北海道. 1989; 90-91.
- 6) 長澤和也. 日本周辺におけるタラ科魚類の寄生虫 (総説・文献目録). 北水試研報 1993; 42: 69-89.
- 7) Ho JS, Kim IH. Copepods parasitic on fishes of western north Pacific. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* 1996; 37(3/6): 275-303.
- 8) Yanagimoto T, Nishimura A, Mito K, Takao Y, Williamson NJ. Interannual changes of biological properties of walleye pollock *Theragra chalcogramma* in the central Bering Sea. *Prog. Oceanogr.* 2002; 55: 195-208.
- 9) Nagasawa K, Maruyama S. Occurrence and effects of *Haemobaphes diceraus* (Copepoda: Pennellidae) on Brown sole *Limanda herzensteini* off the Okhotsk coast of Hokkaido. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1987; 53: 991-994.

- 10) Kabata Z. The genus *Haemobaphes* (Copepoda: Lernaecidae) in the waters of British Columbia. *Can. J. Zool.* 1967; **45**: 853-875.
- 11) 西村 明. 耳石によるスケトウダラの齡査定について (総説). 北水試研報 1993; **42**: 37-49.
- 12) 山口閔常, 高橋善弥. 東部ベーリング海産スケトウダラの成長と年齢. 遠洋水研報 1972; **7**: 49-69.
- 13) 尹 泰憲. 北海道噴火湾周辺海域におけるスケトウダラ雌魚の生殖周期. 北大水産彙報 1981; **32**: 22-38.
- 14) 吉田英雄, 尹 泰憲. 夏季ベーリング海沖合表層域に出現するスケトウダラの成熟度と経産卵魚の判別. 北大水産彙報 1981; **32**: 329-337.
- 15) van den Broek WLF. The effects of *Lernaecera branchialis* on the *Merlangius merlangus* population in the Medway Estuary. *J. Fish Biol.* 1978; **13**: 709-715.
- 16) 末広恭雄. 「改訂 魚類学」岩波書店, 東京. 1960; 349.
- 17) Hislop JRG, Shanks AM. Recent investigations on the reproductive biology of the haddock, *Melanogrammus aeglefinus*, of the northern North Sea and the effects on fecundity of infection with the copepod parasite *Lernaecera branchialis*. *J. Cons. Int. Explor. Mer.* 1981; **39**: 244-251.
- 18) 濱津友紀. スケトウダラ太平洋系群の再生産構造の変化. 底魚部会報, 漁業資源研究会議, 東北区水産研究所八戸支所. 2000; **3**: 3-10.
- 19) Nishimura A, Yanagimoto T, Mito K, Katakura S. Inter-annual variability in growth of walleye pollock, *Theragra chalcogramma* in the central Bering Sea. *Fish. Oceanogr.* 2001; **10**: 367-375.
- 20) Khan RA, Munehara H, Ryan K, Lawson JW. Influence of *Haemobaphes cyclopteryna* and *H. intermedius* (Copepoda) on Arctic cod (*Boreogadus saida*) and tidpool sculpins (*Oligocottus maculosus*), respectively. *Can. J. Zool.* 1997; **75**: 1280-1284.
- 21) 中谷敏邦, 前田辰昭. 噴火湾およびその周辺海域におけるスケトウダラ稚魚の分布と移動. 日水誌 1987; **53**: 1585-1591.
- 22) 本田 聡. 音響資源調査によるスケトウダラ (*Theragra chalcogramma*) 太平洋系群の若齢魚の年級群豊度推定. 博士論文, 北海道大学大学院水産科学研究科, 函館. 2003.