

サケに寄生する粘液胞子虫 *Chloromyxum* 2種 の分類と生活史

浦和 茂彦*・広井 修*

Two Species of *Chloromyxum* (Myxozoa: Myxosporea) in Chum Salmon, *Oncorhynchus keta* (Walbaum): Taxonomy and Life Cycle

Shigehiko URAWA* and Osamu HIROI*

Chloromyxum wardi Kudo, 1920 and *C. salvelini* Fujita, 1923 from chum salmon in the Chitose River, Hokkaido, Japan, are described, and their life cycles are speculated. Morphological comparisons with other species of *Chloromyxum* reveal that *C. chitosense* Fujita, 1923 is synonymous with *C. wardi*. Chum salmon fry become infected with both species during their freshwater life, but spore formation does not occur for 2.5 to 4.5 years after seaward migration. Young trophozoites of the parasites are present in the gallbladder of maturing chum salmon that migrate into the coastal waters near their natal river. By the time of spawning spore formation has completed, and mature spores are expelled through the host's intestine into the environment. The observations suggest that spore formation of *C. wardi* and *C. salvelini* in chum salmon is synchronized with host's reproduction by hormones connected with the ripening of the fish host. Prevalences of spores of *C. wardi* and *C. salvelini* in spawning chum salmon are 59.6% and 23.7%, respectively, and decrease over the course of the spawning season. This may be associated with the duration of freshwater life in the fry stage.

原生動物の粘液胞子虫類 *Chloromyxum* は主に淡水魚類の胆嚢に寄生する。Shulman(1984)は37種を記載しているが、その中には *C. truttae* のようにマス類に寄生し病害を引き起こすものも存在する (Bauer et al. 1969)。しかし、*Chloromyxum* についての報告は大部分が形態に関するものであり、その生態はほとんど知られていない。日本産サケ科魚類からは5種が知られているが (Fujita 1923, 藤田 1936), 原記載以後の報告はまったくない。

著者らは千歳川産サケ *Oncorhynchus keta* の寄生虫相調査を行い、胆嚢より *Chloromyxum* に属する2種の胞子虫を得た。本報では、これら2種の胞子虫の形態を主に走査電子顕微鏡を用いて観察・記載し、既知種を含めて分類学的再検討を行うと共に、サケでの出現率の季節的变化を明らかにし、本虫と宿主の生活史の関係について考察する。

北海道さけ・ますふ化場研究業績第301号

* 水産庁北海道さけ・ますふ化場

(Hokkaido Salmon Hatchery, Fisheries Agency, 2-2 Nakanoshima, Toyohira-ku, Sapporo 062 JAPAN)

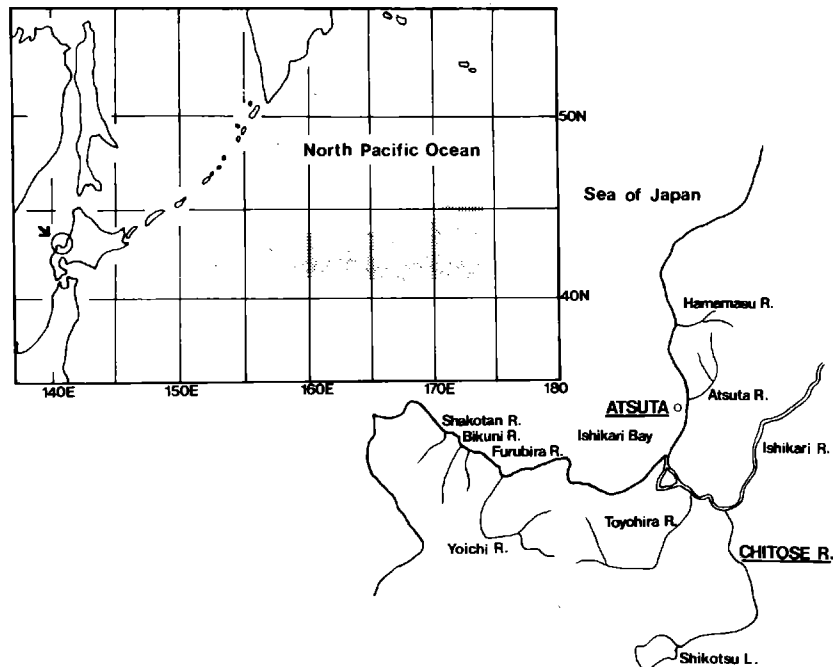


Fig. 1. Maps showing sampling area. Dotted part denotes the sampling areas in the North Pacific Ocean.

材料および方法

調査地点および材料魚 調査地点を Fig. 1 に示した。千歳川は北海道の中西部に位置しており、支笏湖を源流とする石狩川の支流で、石狩湾に注ぐ流程約 100 km の河川である。支笏湖より 20 km 下流にさけ・ます化場があり、湧水を用いて数カ月飼育されたサケ稚魚が毎年約 2,500 万尾程千歳川に放流されている。材料魚は 1982 年 4 月に千歳川と石狩湾沿岸で曳網により採捕されたサケ稚魚 95 尾、1981 年および 1982 年の 9 月から 11 月にかけて、千歳川に溯上したサケ親魚 337 尾、日本海石狩湾岸の厚田で定置網により漁獲されたサケ親魚 50 尾である。厚田で採捕されたサケは、その寄生虫相などから千歳川産と判断された。比較のため、1982 年 5 月に北太平洋 (41-45°N, 156-173°E) で刺網により漁獲されたサケ 40 尾も材料魚とした。

検査方法 サケより胆嚢を採集後、胆汁の一部を塗抹標本とし、光学顕鏡下で寄生虫の検査を行った。得られた孢子虫は生鮮状態でマイクロメーターを用いて孢子各部の測定を行うと共に、5% KOH を用いて極糸を弾出させ、その長さを測定した。孢子の一部は 1% グルタルアルデヒド (0.1 M リン酸緩衝液, pH 7.2) で 30 分間固定し、洗浄脱水後、臨界点乾燥装置で乾燥し、蒸着装置でコーティング後、走査電子顕微鏡 (明石 α -10) を用いて孢子表面の観察を行った。

結 果

種の記載

Chloromyxum wardi Kudo, 1920

宿主：サケ *Oncorhynchus keta* (Walbaum)

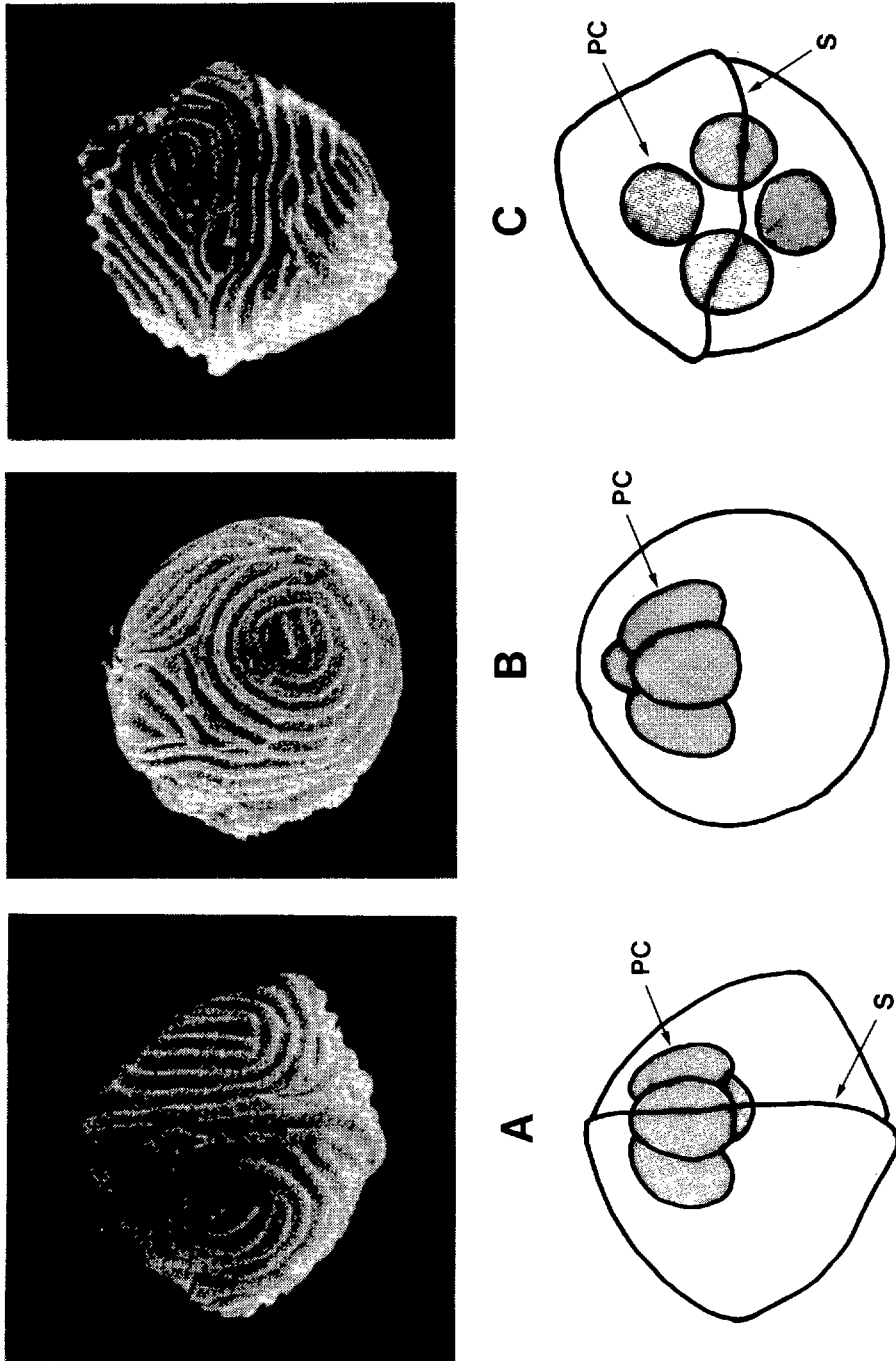


Fig. 2. Spore of *Chloromyxum wardi*. Side (A), frontal (B), and end (C) views. PC, polar capsule; S, suture.

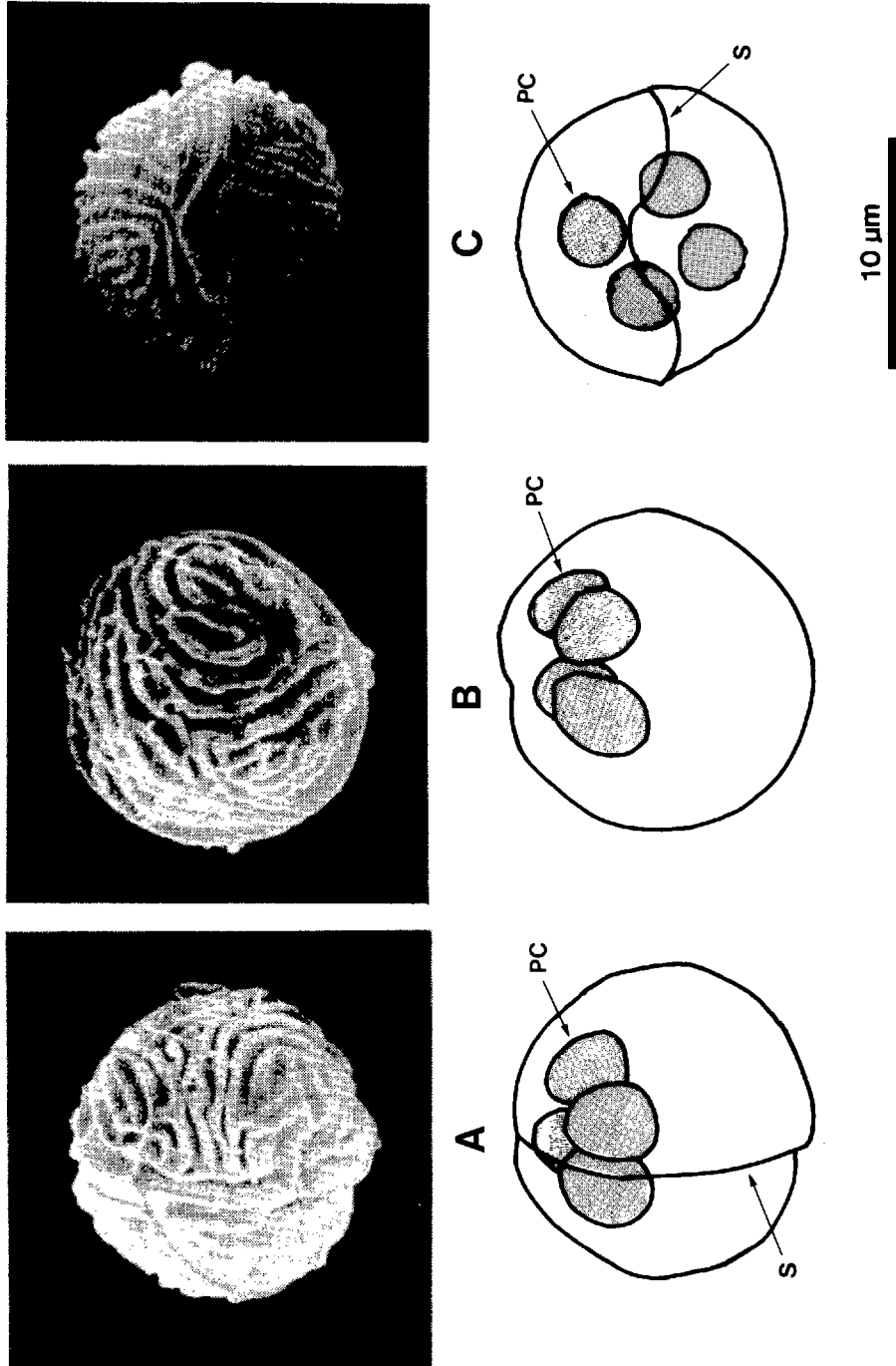


Fig. 3. Spore of *Chloromyxum salvelini*. Side (A), frontal (B), and end (C) views. PC, polar capsule; S, suture.

Table 1. Prevalence of *Chloromyxum* infection in the various stages of chum salmon.

Locality	Date of catch	Stage of fish	No. of fish examined	Prevalence (%)	
				<i>C. wardi</i>	<i>C. salvelini</i>
Chitose River	Apr. 1982	Fry	30	0	0
Inshore areas of Ishikari Bay	Apr. 1982	Fry	65	0	0
North Pacific	May 1982	Pre-mature	40	0	0
Sea of Japan (off Atsuta)	Oct. 1981 & 1982	Maturing	50	0*	0*
Chitose River	Sep.-Nov. 1981 & 1982	Pre-spawning	20	15.0	0
		Spawning	317	59.6	23.7

* The initial stages of trophozoites of *Chloromyxum* were found in 4 fish (8%).

寄生部位：胆嚢

栄養型：各種発育ステージのものがみられるが、胞子を形成した栄養型は、大きさ $22\sim 31\mu\text{m} \times 19\sim 29\mu\text{m}$ で、内部に5～10個の胞子を含む。

胞子：2殻より成る。胞子は側面像ひし形 (Fig. 2A), 正面像は円形に近く (Fig. 2B), 前面像ではほぼ円形かひし形を呈する (Fig. 2C)。長さは $8.1 (7.7\sim 8.8) \mu\text{m}$ (25個体の平均 (範囲), 以下略), 幅 $7.8 (6.9\sim 9.2) \mu\text{m}$, 厚さ $8.0 (7.3\sim 8.8) \mu\text{m}$ である。縫合線はおおむね直線状。殻表面には縫合隆起よりやや細い隆起線が複雑に走り、その紋様や数は胞子ごとに異なり規則性がない。胞子内部の前端に4個の極嚢が存在する。極嚢は側面像楕円形で、長さ $2.7 (2.3\sim 3.2) \mu\text{m}$, 幅 $2.3 (1.7\sim 3.1) \mu\text{m}$ である。弾出した極糸の長さは $35.7 (25.5\sim 51.0) \mu\text{m}$ 。

***Chloromyxum salvelini* Fujita, 1923**

宿主：サケ *Oncorhynchus keta* (Walbaum)

寄生部位：胆嚢

栄養型：発育の進んだ栄養型の大きさは $23\sim 28\mu\text{m} \times 20\sim 28\mu\text{m}$ で、内部に1～3個 (通常2個) の胞子を形成する。

胞子：2殻より成り、ほぼ球形を呈する (Fig. 3)。長さ $12.7 (11.0\sim 15.8) \mu\text{m}$, 幅 $12.7 (10.8\sim 15.0) \mu\text{m}$, 厚さ $12.7 (10.8\sim 15.8) \mu\text{m}$ 。縫合面は明確で殻表面より突出する。縫合線は前面部で大きく湾曲する。殻表面には隆起線が複雑に走り、一定の形式は認められないが、その数は *C. wardi* よりも多い。極嚢は4個で、長さ $4.2 (3.1\sim 5.4) \mu\text{m}$, 幅 $3.5 (2.8\sim 3.9) \mu\text{m}$ である。極糸長 $57.5 (37.6\sim 72.3) \mu\text{m}$ 。

出現率の変化 Table 1には *Chloromyxum* 2種の胞子の出現率をサケの発育別に示したが、河川で捕獲したサケ稚魚および降海した稚魚には *Chloromyxum* の寄生がまったく認められなかった。また、北太平洋で漁獲されたサケの胆嚢にも *Chloromyxum* はみられなかった。産卵のため沿岸に回遊して来たサケ親魚にも *Chloromyxum* の胞子は認められなかったが、50尾中4尾の胆嚢中には *Chloromyxum* の初期栄養型と思われるものが観察された。千歳川に溯上したサケ親魚のうち、産卵前の個体には *C. wardi* の胞子が認められたが、その出現率は15.0%であり、*C. salvelini* の胞子はみられなかった。しかし、産卵直後のサケ親魚では、*C. wardi* が59.6%、*C. salvelini* が23.7%の出現率となった。

Fig. 4には、1981年および1982年の9月から11月にかけての産卵サケ親魚における *Chloromyxum* 2種の

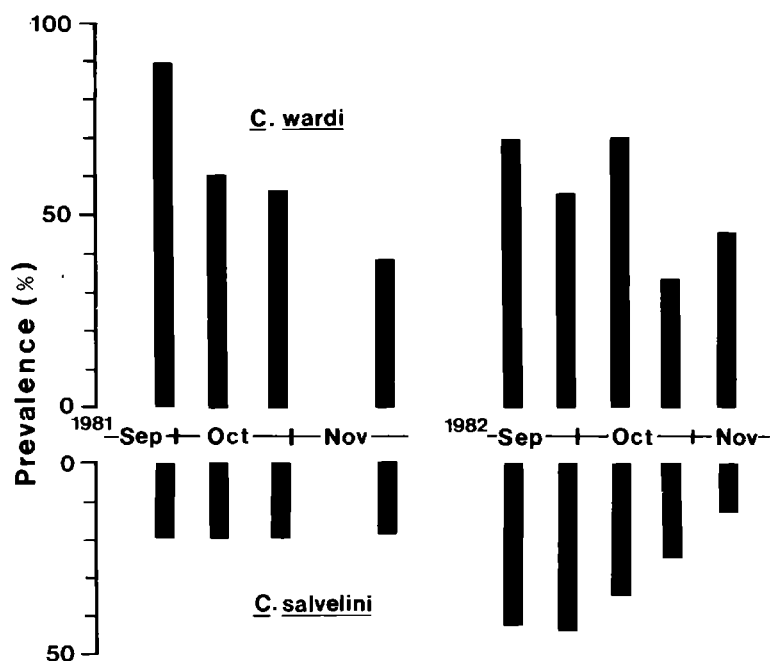


Fig. 4. Seasonal changes in the prevalence of *Chloromyxum wardi* and *C. salvelini* in the gallbladder of spawning chum salmon in the Chitose River.

胞子の出現率の変化を示した。両種は、産卵親魚にはいずれの時期にもみられたが、その出現率は時期が遅くなるに従って低下する傾向が認められた。

考 察

分類 太平洋産サケ属からは *Chloromyxum* 10種が知られている (Margolis 1982a)。これらと今回得られた2種の形態的特徴を Table 2 に比較した。千歳川産サケに寄生する *Chloromyxum* のうち、大型種は Fujita (1923) が支笏湖産アメマス *Salvelinus leucomaenis** の胆嚢に発見し報告した *C. salvelini* に同定された。*C. salvelini* は栄養型中に胞子が1~3個しか形成されないのが大きな特徴である。一方、小型種は Kudo (1920) がアラスカ産ベニザケ *Oncorhynchus nerka* の胆嚢より見いだし、新種として記載した *C. wardi* の形態的特徴とよく一致し、本種は *C. wardi* と同定された。*C. wardi* はアラスカ以外にソビエト連邦のカムチャッカにも分布し (Kononov 1971)、カラフトマス *O. gorbuscha* やマスノスケ *O. tshawytscha* にも寄生することが知られているが (Margolis 1982a)、サケからの報告はこれが最初である。ところで、千歳川産サケの胆嚢からは *C. chitosense* が記載されており (Fujita 1923)、その寄生率は40%と報告されている (藤田 1937)。本種の特徴は胞子の殻表面が平滑であることと報告されているが、今回の調査ではいずれの時期にもこの様な種は見られず、これに近い出現率を示す種として *C. wardi* が観察された。*C. chitosense* は殻の表面構造以外は *C. wardi* の形態と極めて類似している。胞子表面の隆起線は繊細であり、観察の条件によっては見逃す可能性が高い。本種が千歳川より消失したとも考え難いことから、*C. chitosense* は *C. wardi* のシノニムと判断される。Table 2 に記載した他の種についても互いに類似したものがある。たとえば、*C. quadriforme*、*C. oncorhynchi* および *C. orientale* の3種はいずれもオホーツク沿岸のサクラマスに発見され、形態的にも

脚注：Fujita (1923)は *S. kundscha* と報告している。

サケに寄生する粘液孢子虫 *Chloromyxum* 2種の分類と生活史

Table 2. Morphological comparison among the species of the genus *Chloromyxum* recorded from the Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.).

Species	<i>Chloromyxum wardi</i> Kudo, 1920		<i>C. salvelini</i> Fujita, 1923		<i>C. chitosense</i> Fujita, 1923	<i>C. tanakai</i> Fujita, 1936
Host	<i>O. nerka</i> <i>O. kisutch</i> * ¹ <i>O. tshawytscha</i> * ¹	<i>O. masou</i> * ¹	<i>O. keta</i>	<i>O. keta</i>	<i>O. keta</i>	<i>O. keta</i>
Location	GB** ⁴	GB	GB	GB	GB	GB
No. of spores in a trophozite	6~10	5~10	1~2	1~3	1~7	6~8
Spore Length(μm)		7.7~8.8 (8.1±0.4)* ⁵		11.0~15.8 (12.7±1.5)	8	9.3
Width(μm)	} 7.5~9** ⁶	6.9~9.2 (7.8±0.6)	} 10~13** ⁶	10.8~15.0 (12.7±1.3)	8	9.3
Thickness(μm)		7.3~8.8 (8.0±0.4)		10.8~15.8 (12.7±1.5)	9	8.5
Polar capsule						
Length(μm)	3	2.3~3.2 (2.7±0.4)	} 5** ⁶	3.1~5.4 (4.2±0.6)	} 4** ⁶	2.8
Width(μm)	2.5	1.7~3.1 (2.3±0.4)		2.8~3.9 (3.5±0.3)		1.5
Polar filament Length(μm)	?	25.5~51.0 (35.7± 5.8)	20	37.6~72.3 (57.5± 9.8)	15	?
Riges on valve	variable	variable	variable	variable	absent	almost parallel to suture
Caudal filamentous projection	absent	absent	absent	absent	absent	present
Reference	Kudo, 1920	Present authors	Fujita, 1923	Present authors	Fujita, 1923	Fujita, 1936

Species	<i>C. giganteum</i> Fujita, 1923	<i>C. quadriforme</i> Fujita, 1923	<i>C. oncorhynchi</i> Fujita, 1936	<i>C. orientale</i> Shulman & Shtein, 1962	<i>C. majori</i> Yasutake & Wood, 1957	<i>C. coregoni</i> Bauer, 1948
Host	<i>O. gorbuscha</i>	<i>O. masou</i> <i>O. keta</i> <i>O. gorbuscha</i>	<i>O. masou</i>	<i>O. masou</i> <i>O. keta</i> * ² <i>O. gorbuscha</i> * ²	<i>O. tshawytscha</i>	<i>O. nerka</i> * ³
Location	GB	GB	GB	GB	Glomeruli	GB
No. of spores in a trophozite	4~5	1~12	10	4~8	?	?
Spore length(μm)	14~16	10	10	10~12		
Width(μm)	13~14	10	9.5	9~10.5	} 7~8** ⁶	} 6~6.5** ⁶
Thickness(μm)	13~14	12	9.5	9~10.5		
Polar capsule						
Length(μm)	4	} 5** ⁶	} 5** ⁶	4.5	} 3.5~4** ⁶	} 2.7~2.8** ⁶
Width(μm)	3			3		
Polar filament Length(μm)	30	25	75	?	?	?
Riges on valve	variable	variable	variable	almost parallel to suture	oblique to suture	parallel to suture
Caudal filamentous projection	absent	absent	absent	absent	absent	absent
Reference	Fujita, 1923	Fujita, 1923	Fujita, 1936	Shulman, 1984	Yasutake & Wood, 1957	Shulman, 1984

*¹ Margolis (1982a) *² Vinnichenko et al. (1971) *³ Konovalov (1971) ** Gallbladder

*⁵ (mean±S. D.) **⁶ in diameter

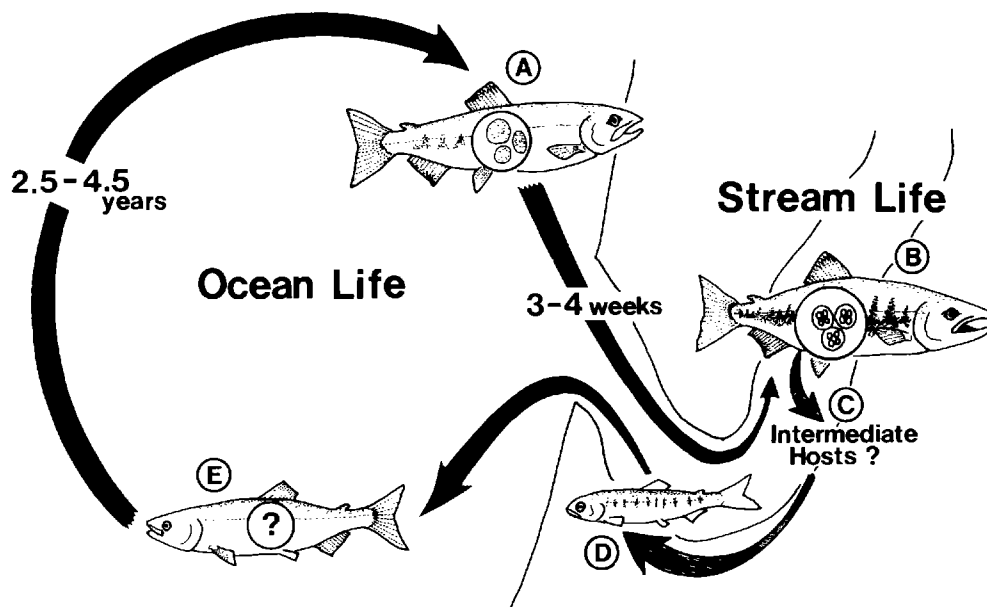


Fig. 5. Proposed life cycle of *Chloromyxum wardi* and *C. salvelini* in chum salmon.
 (A) Young trophozoites are present in the gallbladder of maturing chum salmon which migrate into inshore areas near the home river ; (B) Mature spores are formed by the time of spawning, and released through the host's intestine into the environment ; (C) Spores infect intermediate hosts? ; (D) Chum salmon fry become infected during the stream life in the spring ; (E) Condition of the parasite in young chum salmon has not been known.

非常に類似しており、同一種である可能性が高い。いずれにしても、これまでの記載は光学顕微鏡による観察に基づいており、胞子の微細な形態の記載は十分とは言えない。今後は電子顕微鏡などを用いて *Chloromyxum* 各種の胞子形態を観察し直し、分類学的に再検討を行う必要がある。

生活史 サケに寄生する *Chloromyxum* の生活史の模式図を Fig. 5 に示した。河川生活期および海洋生活初期のサケ稚魚の胆嚢には寄生がみられなかったが、*Chloromyxum* 2種は淡水種であることから、感染はサケ稚魚の河川生活期に起きると考えられる。沿岸に産卵回遊したサケ親魚には *Chloromyxum* の栄養型が僅かに認められ、サケの成熟が進むにつれて胆嚢中の *Chloromyxum* の栄養型も増殖し、サケが河川に溯上して産卵する頃には多数の胞子が胆嚢中に出現した。厚田沿岸で漁獲されたサケが河川に溯上して成熟産卵するまでの期間は約3～4週間であることから、*Chloromyxum* はこの間に胞子形成を行うことになる。胆嚢中の胞子は宿主の消化管を経て水中に排出され、翌春サケ稚魚に感染すると考えられる。感染過程については不明であるが、サケ科魚類の旋回病を引き起す粘液胞子虫 *Triactinomyxon gyrosalmo* (= *Myxosoma cerebralis*) で報告されているように (Markiw and Wolf 1983, Wolf and Markiw 1984), ある種の間宿主が存在し、そこで越冬した後、稚魚に感染するのではないかと考えられる。

サケは、河川への溯上時期から、前期群 (9月～10月初旬)、中期群 (10月初旬～11月中旬) および後期群 (11月中旬～12月) に分けられているが、*Chloromyxum* の出現率は前期群で高い傾向がみられた。千歳川に放流されたサケ稚魚は、前期群由来のものが河川生活期間が比較的長く、他は大部分が10日ほどで降海することが知られている (真山他 1982, 1983)。前期群で出現率が高いのは、サケ稚魚の河川生活期の長さを反映していると考えられる。調べたサケ親魚は4年魚を主体とし、3年魚と5年魚も含まれていたが、いずれの年級群でも産卵親魚に *Chloromyxum* の胞子が出現することから、*Chloromyxum* は宿主の海洋生活期間に

サケに寄生する粘液胞子虫 *Chloromyxum* 2種の分類と生活史

は影響されず、サケが産卵のため河川に溯上する時期に合わせて成熟胞子を形成することが明らかである。これは淡水種である *Chloromyxum* が大部分を海洋で生活するサケの生態に適応した結果と考えられる。胞子形成に関与する要因については不明であるが、サケ科魚類の筋肉に寄生する淡水産粘液胞子虫 *Henneguya salminicola* でも感染後1年以上してから母川に産卵回遊した親魚に成熟胞子が出現することが知られており、その原因として宿主より出されるホルモンが作用していると考えられている (Margolis 1982b)。また、淡水生活期のベニザケに寄生する線虫 *Philonema oncorhynchi* も宿主が母川に回遊し産卵する頃に成熟することが知られており、脳下垂体ホルモンが虫体の成熟を促進することが実験的に確かめられている (Bashirullah and Adams 1983)。今回調査したサケは同時に血清中成熟ホルモンの分析が行われ、数種類の性ホルモンがサケの性成熟と共に増加することが明らかになったが (Hiroi 1982, Ueda et al. 1984), *Chloromyxum* 胞子の形成過程はこれら性ホルモンの変化と良く一致した。従って、宿主の成熟に関係するホルモンが *Chloromyxum* の成熟にも関与している可能性が考えられる。今後は、感染機構と共に、胞子形成に関与する要因についても明らかにする必要がある。

稿を終えるにあたり、御校閲を頂いた北海道立函館水産試験場の長澤和也博士に謝意を表します。

要 約

千歳川産サケ親魚の胆嚢より粘液胞子虫類 *Chloromyxum* 2種を得、形態を記載し分類学的検討を行うと共に、生活史について考察した。大型種は *C. salvelini* Fujita, 1923 に、小型種は *C. wardi* Kudo, 1920 に同定され、いずれもサケからは初記録である。*C. chitosense* Fujita, 1923 は *C. wardi* のシノニムと判断された。淡水種の *C. wardi* と *C. salvelini* は、河川生活期のサケ稚魚に感染後、3～5年して母川付近の沿岸に産卵回遊したサケの胆嚢に初期栄養型として現われ、宿主が河川に溯上して産卵する頃に合わせて胞子を形成することが明らかになった。これは、淡水産である両種が宿主の生活史に適応した結果と思われ、宿主の成熟に関係するホルモンが虫体の胞子形成にも関与していると考えられた。産卵親魚での胞子の出現率は、*C. wardi* が59.6%、*C. salvelini* が23.7%であったが、前期群ほど高い傾向がみられ、その原因として稚魚期の河川生活期間の長さが影響していると考えられた。

文 献

- Bashirullah, A. K. M. and J. R. Adams (1983): *Philonema oncorhynchi*: effect of hormones on maturation in anadromous sockeye, *Oncorhynchus nerka*. Int. J. Parasit., 13, 261-265.
- Bauer, O. N., V. A. Musselius, and Yu. A. Strelkov (1969): Diseases of pond fishes. Izd. "Kolos", Moskva. (Israel program for scientific translations, Jerusalem. 1973) 220 pp.
- Fujita, T. (1923): Studies on Myxosporidia of Japan. J. Coll. Agric., Hokkaido Imp. Univ., 10, 191-248.
- 藤田経信 (1936): 淡水魚に寄生する膠胞子虫の新種に就いて. 動雑, 48, 595-601.
- 藤田経信 (1937): 魚病学 厚生閣 東京 304 pp.
- Hiroi, O. (1982): Hatchery approaches in artificial chum salmon enhancement. In C. J. Sindermann (ed.), Proceedings of the eleventh U. S. -Japan meeting on aquaculture, salmon enhancement, Tokyo, Japan, Oct. 19-20, 1982, NOAA Tech. Rep. NMFS, 27, 45-53.
- Konovalov, S. M. (1971): Differentiation of local populations of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum). Izd. "Nauka", Leningrad. (English translation by Leda V. Sagan. 1975. Univ. Wash. Publ. Fish., N. S., 6) 290 pp.
- Kudo, R. (1920): Studies on Myxosporidia. A synopsis of genera and species of Myxosporidia.

- Illinois Biol. Monogr., 5, 243-503.
- Margolis, L. (1982a): Parasitology of Pacific salmon—an overview. In E. Meerovitch (ed.), Aspects of parasitology. McGill University, Montreal, pp. 135-226.
- Margolis, L. (1982b): Pacific salmon and their parasites: a century of study. Bull. Can. Soc. Zool., 13(3), 7-11.
- Markiw, M. E. and K. Wolf (1983): *Myxosoma cerebralis* (Myxozoa: Myxosporea) etiologic agent of salmonid whirling disease requires tubificid worm (Annelida: Oligochaeta) in its life cycle. J. Protozool., 30, 561-564.
- 真山 紘・加藤 守・関 二郎・清水幾太郎(1982): 石狩川産サケの生態—I 1979年春放流稚魚の降海移動と沿岸帯での分布回遊. 北海道さけ・ますふ化場研報, 36, 1-17.
- 真山 紘・関 二郎・清水幾太郎(1983): 石狩川産サケの生態—II 1980年及び1981年春放流稚魚の降海移動と沿岸帯での分布回遊. 北海道さけ・ますふ化場研報, 37, 1-22.
- Shulman, S. S. (1984): A key for identification of parasites from freshwater fishes of the U. S. S. R. Vol. 1. Protozoan parasites. Izd. "Nauka", Leningrad, 428 pp. (in Russian.)
- Shulman, S. S. and G. A. Shtein (1962): Phylum Protozoa. In I. E. Bykovskaya-Pavlovskaya, A. V. Gusev, M. N. Dubinina, N. A. Izyumova, T. S. Smirnova, I. L. Sokolovskaya, G. A. Shtein, S. S. Shulman, V. M. Epshtein (eds.), Key to parasites of freshwater fish of the U. S. S. R. Akad. Nauk USSR, Moscow-Leningrad. (Israel program for scientific translations. 1964) pp. 5-235.
- Ueda, H., O. Hiroi, A. Hara, K. Yamauchi, and Y. Nagahama (1984): Changes in serum concentrations of steroid hormones, thyroxine, and vitellogenin during spawning migration of the chum salmon, *Oncorhynchus keta*. Gen. Comp. Endocrinol., 53, 203-211.
- Vinnichenko, L. N., V. E. Zaika, V. A. Timofeev, G. A. Shtein, and S. S. Shulman (1971): Parasitic Protozoa from the fishes of the Amur River basin. Parazitol. Sb., 25, 10-40. (In Russian.)
- Wolf, K. and M. E. Markiw (1984): Biology contravenes taxonomy in the Myxozoa: new discoveries show alternation of invertebrate and vertebrate hosts. Science, 225, 1449-1452.
- Yasutake, W. T. and E. M. Wood (1957): Some Myxosporidia found in Pacific Northwest salmonids. J. Parasitol., 43, 633-642.