

弘前大学大学院教育学研究科 修士論文

ワカサギ杯頭条虫（扁形動物門条虫綱杯頭条虫科）の分布と生活史

弘前大学大学院教育学研究科教科教育専攻理科教育専修生物学分野

12GP209 菊池智子

2014年2月21日

目 次

1. はじめに	1
2. 材料と方法	2
3. 結果	
3.1. ワカサギ杯頭条虫の分類学的位置と形態	4
3.2. 全国の湖沼におけるワカサギ杯頭条虫の分布と寄生率および寄生数	5
3.3. ワカサギ杯頭条虫の生活史	6
4. 考察	
4.1. ワカサギ杯頭条虫の生活史	8
4.2. ワカサギ杯頭条虫の分布を決める要因	9
5. 謝辞	12
6. 引用文献	13
7. 表および図	16
8. 別添表および別添図	36

摘 要

ワカサギの消化管に寄生するワカサギ杯頭条虫 *Proteocephalus tetrastomus* (扁形動物門条虫綱杯頭条虫科)の分布と生活史を明らかにするために、全国の湖沼から採集されたワカサギ標本で条虫の有無を調べるとともに、青森県小川原湖で、条虫の出現状況や発育ステージを、一年間、継続的に観察した。

ワカサギ杯頭条虫は、調査した 33 湖沼のうち 16 湖沼から確認された。条虫が確認された湖沼は北海道や東北地方に多く、関東地方の平野部や関西以西の湖沼では確認されなかった。条虫の分布は、湖沼の栄養状態とは関連がなかったが、結氷する湖沼での出現頻度が結氷しない湖沼に比べて有意に高かった。条虫の寄生数とワカサギの肥満度との間には、どの湖沼でも有意な負の関係は見られなかった。

小川原湖での観察によると、ワカサギの体内に見られるワカサギ杯頭条虫は、春には体節が未分化の若虫がほとんどを占めたが、水温の上昇に伴って発育段階が進み、夏から秋には成熟個体の頻度が高まるとともに寄生率や寄生数がいったん大きく低下した。晩秋にはふたたび若虫が多数を占めるようになり、寄生率や寄生数も上昇した。こうした季節変化から、ワカサギ杯頭条虫の生活史は一年で、夏から秋に世代交代が起こると推測された。

ワカサギ杯頭条虫の分布する湖沼は、プランクトン相が大きく異なる貧栄養湖から富栄養湖までを幅広く含み、また、これまでの実験から複数のカイアシ類に寄生することが確認されている。このため、国内の湖沼でのワカサギ杯頭条虫の分布の違いは、中間宿主の違いによるものではないと推測される。ワカサギ杯頭条虫の生活史は、水温に強く依存していた点から、水温環境の違いが分布にも関係している可能性がある。

1. はじめに

寄生虫の分布や生活史には、寄生虫と宿主双方の生理生態的特性や、食物連鎖をはじめとする生物間の相互作用が強く関係している (長澤, 2003, 2004) . 寄生虫が生息を続けるためには、中間宿主や終宿主の存在が必要なだけでなく、宿主内で寄生虫の発生や成長が正常に進むことや、食物連鎖を介して宿主を移動する寄生虫の場合は、中間宿主が終宿主に捕食される必要がある。こうした点から、寄生虫の分布を理解するためには、寄生虫の生活史や宿主の生態を知ることが不可欠である。

ワカサギ *Hypomesus nipponensis* McAllister, 1963 は、キュウリウオ科 Osmeridae ワカサギ属 *Hypomesus* に属する淡水魚で、国内では利根川と島根県以北の北海道と本州、国外ではアリューシャン列島からサハリン、朝鮮半島の東北部沿岸域の川や湖沼に生息する (宮地ほか, 1963) . ワカサギは陸封化が容易なため古くから人為的な移植が進められ、現在では、鹿児島県池田湖以北に分布する多くの湖やため池、人工湖に定着している (宮地ほか, 1963) .

生物一般の例にもれず、ワカサギからもたくさんの寄生虫が知られている。これまでに記録されているワカサギに寄生する後生動物は、内部寄生虫として扁形動物門吸虫綱 Trematoda 二生亜綱 Digenea が 2 種、条虫綱 Cestoda が 4 種、線形動物門 Nematoda が 6 種以上、鉤頭動物門 Acanthocephala が複数種、外部寄生生物として単生綱 Monogenea が 1 種、節足動物門甲殻亜綱 Crustacea 顎脚綱 Maxillopoda カイアシ亜綱 Copepoda エルガシルス科 Ergasilidae が 4 種の計 17 種以上におよぶ (表 1) . しかし、これらの寄生虫の記録は一部の限られた湖沼や河川での研究によるもので、記録されているいずれの寄生虫も、分布の範囲はわかっておらず、寄生率や寄生数、宿主への影響など生態学的な側面についても不明である。

ワカサギをはじめとするキュウリウオ科の魚類に特異的に寄生する条虫類の一種に、変頭目 Proteocephalidea 杯頭条虫科 Proteocephalidae 杯頭条虫属 (新称) *Proteocephalus* のワカサギ杯頭条虫 *Proteocephalus tetrastomus* (Rudolphi, 1810) がある。本種はこれまで、国内では網走湖、諏訪湖、芦ノ湖のワカサギ、塘路湖のアメマス *Salvelinus leucomaenis leucomaenis* (Pallas, 1814) から (Shimazu, 1993) 記録されているほか、北米ではセントローレンス川の河口に生息するレインボースメルト *Osmerus mordax mordax* (Mitchell, 1814) から (Scholz et al, 2004) , ヨーロッパではヨーロッパスメルト *Osmerus eperlanus* (Linnaeus, 1758) から (Scholz, 1998) の記録もある。本種は、津軽十二湖湖沼群における連続した 9 湖沼からなる越口池湖群でも確認されているが、上流の湖沼に生息するワカサギには全く見つからず、下流部の湖沼のワカサギにだけ高い頻度で寄生する (大高, 2004; 佐々木ら, 2014) . 同一水系にもかかわらず、こうした分布の違いが生じるのは、条虫が生活史を完結する条件が上流の湖沼では揃っていないことによると考えられる。しかし本種の生態については、オランダのヨーロッパスメルトで寄生率の季節変化と中

間宿主内での幼虫の発育条件が知られているのみで (Willmase 1967, 1969), 別種の宿主であるワカサギでの状況は全く調べられていない。

寄生虫の分布を把握し, その生活史を解明することは, 寄生虫と宿主の生態学的関係の理解につながる。ワカサギは水産対象魚であり, レジャーフィッシングも各地で行われているため, たくさんの湖沼から, 比較的容易に標本を確保することができると期待される。そこで, 本研究では, ワカサギ杯頭条虫の分布と生活史を明らかにすることを目的とし, 全国各地のワカサギ個体群で寄生状況を調査するとともに, 青森県小川原湖のワカサギを用いて寄生率や寄生数, 発育ステージを継続的に観察した。

加えて, ワカサギ杯頭条虫の調査に付随して, 各地のワカサギからたくさんの他の寄生虫が確認されたため, それらについても記録を行った。

2. 材料と方法

2.1. ワカサギ杯頭条虫の分布の把握

ワカサギ杯頭条虫の分布を明らかにするために, 北海道網走湖から島根県宍道湖までの国内の 33 湖沼から採集されたワカサギ個体群の観察を行った (図 1)。ワカサギの標本は, 一部の湖沼では筆者や筆者が所属する弘前大学教育学部生物学研究室のメンバーが氷上での釣りによって採集した。ワカサギを対象とする漁業やレジャーフィッシングが行われている多くの湖沼では, 漁業協同組合や管理団体からの提供あるいは購入によって入手し, 関連する研究が行われている場合は研究者に依頼して入手した (表 2)。

継続調査を行った小川原湖を除くと, どの湖沼でも 1 回の採集 (漁) で得られたサンプルに由来する 20~214 個体のワカサギについて, 個体ごとに観察を行った。寄生虫の観察に先立って, 定規を用いてワカサギの平均体長を測定し, 電子天秤 (ACCULAB EC-211G) で体重 (湿重量) を計測したのち, 生殖腺の観察によって性を判別した。平均体長と体重からワカサギの肥満度 (体重 $g \times$ 平均体長 $cm^{-3} \times 1000$) を個体ごとに算出した。

寄生虫の観察は, 寄生虫どうしの種間関係を考慮して, ワカサギ杯頭条虫だけでなく, すべての寄生虫を対象にして行った。実体顕微鏡下で, ワカサギの口や鰓などの体表に寄生する寄生虫を調べたのち, 解剖用ハサミを用いて腹腔を開き, 体腔内の寄生虫の有無を確認し, さらに, 消化管を開いて部位ごとに寄生虫の観察を行った。出現した寄生虫は分類群ごとにすべて計数し, 一部は 5%ホルマリンで固定して保存した。寄生虫の同定のために, 分類群ごとに一部の個体を, ヘマトキシリンやパラカーミンで染色し,

アルコールシリーズで脱水後、カナダバルサムで封入してプレパラート標本を作製した。ワカサギ杯頭条虫の同定には、Shimazu (1990), Sholz and Hanzelová (1998) を、その他の寄生虫の同定には (岡田, 1965) を用いた。湖ごとに寄生の状況を知るために、それぞれの寄生虫の寄生率と寄生数を算出した。寄生率と寄生数は、Bush et al. (1997) にしたがって、以下のように定義した。和訳は浦和 (1989) を引用した。

寄生率 (prevalence, %) = (被寄生魚尾数/総検査魚尾数) × 100

平均寄生数 (mean intensity) = 総寄生数/被寄生魚尾数

相対寄生数 (mean abundance) = 総寄生数/総検査魚尾数

Bush et al. (1997) は、二つの寄生数を使い分けている。つまり、被寄生魚だけの寄生数を intensity、寄生を受けていない魚を含めたときの寄生数を abundance と定義している。本研究では、ことわりがなく寄生数を示す場合、abundance を用いた。

2.2. ワカサギ杯頭条虫の生活史の把握

ワカサギ杯頭条虫の生活史を明らかにするために、青森県三沢市/東北町/六ヶ所村に位置する小川原湖で、条虫の寄生率や寄生数、および、体長や発育ステージの季節変化を追跡した。用いたワカサギ標本は、2012年11月から12月までは店頭での購入によって確保した。また、2013年2月から12月までは、小川原湖漁業協同組合と青森県水産総合研究センター内水面研究所によって採集された個体の一部を譲り受けたものである。月ごとに10~114個体のワカサギ標本を用いて、前述の方法にしたがって、ワカサギ杯頭条虫の寄生率と寄生数を算出したのち、解剖によって消化管からワカサギ杯頭条虫を切れないように注意深く取り出した。完全な条虫をランダムに5~100個体以上選び、個体ごとに、実体顕微鏡の描画装置を用いて条虫の正中線に沿って前端から末端までを曲線として写し取り、これをデジタルキルビメーターで測定することによって、体長を算出した。体長を測定した個体は、それぞれ、体節構造や生殖器官の発達の程度の違いに応じて、以下のA~Dの4段階の発育ステージのいずれかに振りわけた (図2)。ステージDは中間宿主への感染が可能なステージである。六鉤幼虫の確認にあたっては、体節から取り出した卵を顕微鏡で観察し、鉤を確認することによって行った。

発育ステージ A : 体節が確認されない未成熟の個体

発育ステージ B : 体節が発達しており、どの体節も生殖腺が未発達の個体

発育ステージ C : 精巣や卵巣などの生殖器官が形成されている体節を持つが六鉤幼

虫が確認されない個体

発育ステージ D：体節に子宮および六鉤幼虫が確認された個体

小川原湖以外でワカサギ杯頭条虫が確認された湖沼においても、同様の方法で、湖沼ごとにワカサギ杯頭条虫の体長と発育ステージの構成を調べた。

2.3. 湖沼環境の把握

調査を行った湖沼について、国立天文台（2001）、日本陸水学会（2006）に基づいて湖沼の栄養状態と冬季の結氷の有無を把握した。継続調査を行った小川原では、水温の季節変化を知るために、国土交通省水文水質データベース（<http://www1.river.go.jp>）を用いて、小川原湖の北部沖合の定点「小川原湖表層」（北緯 40 度 49 分 06 秒 統計 141 度 19 分 55 秒）の観察データから、2013 年 2 月から 2013 年 12 月までの正午の水温を 1 週間おきに引用した。正午の値が欠測の場合は、最も近い時間帯の値を用いた。

2.4. 統計解析

ワカサギ杯頭条虫の寄生数とワカサギの肥満度との関係を明らかにするために、ワカサギ個体群（湖沼）ごとに、スピアマンの順位相関係数による検定を行った。また、ワカサギ杯頭条虫の分布と、湖沼の結氷の有無および湖沼の栄養状態との関係の有意性を、それぞれ χ^2 乗検定とクラスカル・ワーリス検定により判定した。これらの検定には、柳井（2011）を用いた。

3. 結果

3.1. ワカサギ杯頭条虫の分類学的位置と形態

扁形動物門 Platyhelminthes

条虫綱 Cestoda

条虫綱真正条虫亜綱 Eucestoda

変頭目 Proteocephalidea

杯頭条虫科 Proteocephalidae

杯頭条虫属 *Proteocephalus* Weinland, 1858

ワカサギ杯頭条虫 *Proteocephalus tetrastomus* (Rudolphi, 1810) (図 3)

形態と寄生部位:

今回の調査で採集された個体の形態は以下のとおりであった。背腹に扁平なバンド状をなし、固定時の成熟個体の最大体長は、網走湖産の 27mm であった。体幅は中腹で大きく 1.3 mm に達する。頭節は 4 つの吸盤をもち、体節と明確に区別される。頂吸盤は未発達である。卵巣は 2 分葉で、生殖輸管は片節のどちらか一方に開口する。片節連体が著しく大きく、頭節前部に近い部分の片節は台形をなす。陰茎囊は短く、約片節の幅の 1/8~1/4 の長さで、卵黄囊と交差する。膣括約筋を持たない。膣は陰茎囊の開口部の背面に開く。

ワカサギへの寄生部位は腸管が最も多く、特に幽門に近い前方部に集中する傾向が顕著であった。寄生数が多い野尻湖や芦ノ湖では、一部の個体が膀胱や幽門垂の内部にも入り込んでいた。

3.2. 全国の湖沼におけるワカサギ杯頭条虫の分布と寄生率および寄生数

ワカサギ杯頭条虫の分布:

調査を行った国内の 33 湖沼のうち、ワカサギ杯頭条虫が確認されたのは、網走湖、濤沸湖、塘路湖、阿寒湖、越口の池、王池、二ツ目の池、八景の池、小川原湖、野尻湖、木崎湖、諏訪湖、精進湖、山中湖、西湖、芦ノ湖の 16 湖沼であった (表 3, 4)。確認された湖沼は、北海道の 4 湖沼、青森県の 5 湖沼、長野県の 3 湖沼、山梨県の 3 湖沼、神奈川県 1 湖沼からなり、北海道や東北に多い傾向がみられた。一方で、霞ヶ浦や琵琶湖、湖山池のような関東地方の平野部や関西以西の湖沼では、確認されなかった。しかし、北海道でも、洞爺湖など 2 湖沼では分布が確認されず、青森県でも同様に十和田湖など 6 湖沼では確認されていないことから、ワカサギ杯頭条虫の分布が常に北方の湖沼にみられるということではなかった。

調査した 33 湖沼には、5 つの海と連結する汽水湖 (網走湖、濤沸湖、鷹架沼、小川原湖、湖山池) が含まれている。ワカサギ杯頭条虫は、このうちの 3 湖沼 (網走湖、濤沸湖、小川原湖) で確認され、残りの 2 湖沼 (鷹架沼、湖山池) ではみられなかった。ワカサギ杯頭条虫の分布は汽水、淡水の別とは関連がなかった (χ^2 検定 $\chi^2=0.48$, $P=0.48$)。

調査した 33 湖沼中の 23 湖沼は冬季に結氷し、10 湖沼は通年結氷しない (表 2)。ワカサギ杯頭条虫の分布が確認された 16 湖沼のうち、結氷する湖沼は 15 湖沼で、しない

湖沼はわずか1湖沼（芦ノ湖）であった。逆に、ワカサギ杯頭条虫が分布しない16湖沼のうち、結氷する湖沼は7湖沼、結氷しない湖沼は9湖沼であった（表2）。 χ^2 二乗検定によると、ワカサギ杯頭条虫の分布は結氷する湖沼に有意に偏っていた（ $\chi^2=9.90$, $P=0.0016$ ）。

また、調査湖沼には4つの貧栄養湖、13の中栄養湖、16の富栄養湖が含まれている（表2）。このうち、ワカサギ杯頭条虫が確認されたのは、貧栄養湖が2湖沼、中栄養湖が8湖沼、富栄養湖が6湖沼である。クラスカル・ウォリス検定によると、ワカサギ杯頭条虫の分布と湖沼の栄養状態との間には関連性が認められなかった（ $\chi^2=0.913$, $P=0.63$ ）

ワカサギ杯頭条虫の寄生率と寄生数：

分布が確認された16湖沼におけるワカサギ杯頭条虫の寄生率は2～100%の範囲であった（表4）。しかし、塘路湖の2%、濤沸湖の4%、阿寒湖の20%を除くと、いずれの湖沼でも70%以上と高く、そのうちの7湖沼（小川原湖、越口の池、二ツ目の池、野尻湖、木崎湖、西湖、芦ノ湖）では、観察したすべてのワカサギで寄生が確認された。

ワカサギ杯頭条虫の寄生数は、寄生率が高い湖沼で高い傾向が見られた。平均寄生数の最小値は塘路湖の0.03個体で、この湖沼は寄生率も寄生が見られた湖沼中で最も低かった。次に低い濤沸湖（1.3個体）は寄生率も2番目に低い湖であった。一方、平均寄生数が100個体を上回る湖沼は、越口の池、野尻湖、木崎湖、芦ノ湖の4湖沼で、いずれも寄生率は100%であった。平均寄生数の最大は野尻湖での429個体であった。ワカサギ1個体あたりの寄生数は、同一湖沼内でも個体により大きく異なっていたが、300個体を超える強い寄生を受けている個体が確認されたのは4湖沼で（網走湖、小川原湖、野尻湖、芦ノ湖）、このうち野尻湖（最大1120個体）と芦ノ湖（最大1204個体）の2湖沼では、1000個体を超える極めて強い寄生を受けたワカサギが、それぞれ、2個体ずつ記録された。

ワカサギ杯頭条虫が確認された16湖沼のうち、網走湖を除く15湖沼でワカサギの体長と寄生数の関係を湖沼ごとに調べたところ、9湖沼では両者の間に有意な関係は認められなかった（表5）。一方、4湖沼（阿寒湖、小川原湖、二ツ目の池、木崎湖）では、ワカサギの体長と寄生数の間に有意な正の相関が認められ、2湖沼（野尻湖、諏訪湖）では、逆に有意な負の相関がみられた。

ワカサギ杯頭条虫の寄生数とワカサギの肥満度の関係を湖沼ごとに調べたところ、寄生がみられた湖沼のうち、14湖沼では有意な関係は認められなかった（表6）。例外的に野尻湖では有意な正の相関が検出された。つまり、寄生数が多い個体ほど肥満度が高いという結果になった。野尻湖は、調べた湖沼の中で平均寄生数が最も高い湖であった。

3.3. ワカサギ杯頭条虫の生活史

ワカサギ杯頭条虫の生活史は未研究だが、知られている同属の他種では生活史が互いによく似ていることから、同属の他種と同様、ワカサギから水中に放出された六鉤幼虫がカイアシ類に寄生し、カイアシ類の体内で前擬充尾虫を経て擬充尾虫（合わせて metacestoda; Scholz, 1999）になり、カイアシ類がワカサギに捕食されることによって、終宿主であるワカサギに寄生して成体になると考えられる（図 6）。ワカサギ杯頭条虫の成熟や卵の放出がいつ起こるのかを明らかにするために、青森県上北地方の小川原湖で、2013 年 2 月から 12 月まで、寄生率や平均寄生数、発育ステージの構成を継続的に観察した。

調査期間中の表水温（図 7）は、調査を開始した 2 月から 5 月下旬までは 16°C 以下であったが、5 月下旬から水温の上昇がみられ、6 月中旬には 20°C を上回った。表水温はその後も上昇し、8 月中旬（15 日）には 27°C に達した。8 月後半からは水温が下降し、10 月初旬に 20°C を切り、さらに 12 月には 8°C を下回った。

小川原湖におけるワカサギ杯頭条虫の寄生率は季節によって大きく異なり、特に夏に大きく低下した（図 7）。2 月から 5 月までは 90% 以上の高い寄生率を保っていたが、6 月には 72%、7 月には 38% と次第に低下し、9 月中旬には 5% を下回った。その後は再び上昇し、11 月には 90% 以上まで回復した。

平均寄生数は、春から秋まで減少を続け、冬にやや回復した（表 7, 図 7）。2 月の平均寄生数は期間中で最も高い 249 個体であったが、4 月には 162 個体、5 月には 52 個体まで減少し、9 月にはいったん 1 個体になった。その後、10 月からは増加に転じ、12 月には 25 個体にまで回復した。

3.3.1. 小川原湖ワカサギ杯頭条虫の体長と発育ステージの季節変化

小川原湖におけるワカサギに寄生するワカサギ杯頭条虫の発育ステージの構成には、寄生数や寄生率と連動した大きな季節変化がみられた（図 7, 8, 9, 表 7）。調査を開始した 2013 年 2 月の条虫個体群は、体長の小さいステージ A の個体が 97% を占めていた。しかし、その後、夏に向かってステージ B とステージ C の割合が次第に増加し、6 月にはステージ A はほとんど消失した。この間、条虫の体長は増加し、一方、寄生率や寄生数は減少した。6 月には初めて繁殖可能なステージ D の個体が出現し、寄生率が最低になった 9 月には、数は少ないものの、8 割がステージ D の個体で占められていた。翌 10 月になると一転して、ステージ A の割合が 9 割を占め、寄生率も 8 割まで急増した。この時のステージ A の個体の体長は 1mm 未満で、調査期間中最も小さかった。その後も 12 月までは、寄生数が高く、小型の個体が 8 割以上を占めるという 10 月と似た傾向

が続いた。この間、ステージ D の個体も 1 割以下と低い割合ながら継続的に観察された。中間宿主へ感染可能な六鉤幼虫をもったステージ D が初めて確認された 6 月中旬の小川原湖の表水温は約 20°C であった。

3.3.2. 日本の他の湖沼におけるワカサギ杯頭条虫の体長と発育ステージの構成

小川原湖での調査結果から、条虫の発育ステージの構成は季節によって大きく変化することがわかった（図 10、表 8）しかし、晩秋から早春までの水温の低い時期は、ステージ構成が比較的安定していた。この時期に相当するとみなされる 10 月から 3 月までの期間に採集された 5 湖沼（野尻湖、諏訪湖、西湖、精進湖、山中湖）における条虫の体長と発育ステージを小川原湖の結果と比較すると、野尻湖では小型のステージ A が 7 割を占める点で、同時期の小川原湖の構成とよく似ていた。一方、その他の 4 湖沼では、いずれもステージ A がほとんど見られず、ステージ C が最も多くを占めた点や、大型の個体が多いという点で、冬季の小川原湖と大きく異なっていた。夏季の 9 月に採集された塘路湖の条虫は、観察されたすべての個体がステージ D で占められていた点で、9 月の小川原湖の状況と類似していた。塘路湖での状況は、寄生率が 2%、平均寄生数が 0.03 個体と低い点でも、同時期の小川原湖とよく似ていた。

十二湖越口の池湖群の連続した 4 湖沼で、2012 年 5 月の同時期に採集されたワカサギ杯頭条虫のステージ構成には、流程に沿った違いがみられた。つまり、上流に位置する湖沼ほどステージ A の割合が高く、また小型の個体が多くを占め、逆に下流側に位置する湖沼ほどステージ C やステージ D の割合が高く、また、大型の個体が多かった。

2013 年の、同じく 5 月に採集された網走湖の条虫個体群は、ステージ B, C, D から構成されている点で、同じ時期の八景の池と似ていたが、ステージ D の個体が体長 15mm 以上と、最大でも約 10mm の八景の池に比べて大型の個体が多かった。

4. 考察

4.1. ワカサギ杯頭条虫の生活史

本研究で行った小川原湖での継続調査から、ワカサギの体内に見られるワカサギ杯頭条虫は、冬から春、そして夏にかけて徐々に成熟が進み、夏の終わりから秋にかけて、カイアシ類への感染が可能な六鉤幼虫を持った個体が現れるという、はっきりとした季節変化が観察された。これにより、日本のワカサギでのワカサギ杯頭条虫の生活史は 1 年で、世代交代は夏から秋に起こることが確認された。オランダでヨーロッパワカサギに寄生するワカサギ杯頭条虫を調べた Willemse (1969) も、本研究と同様に、夏に世代交

代が起こる一年の生活史を観察していることから、本種の生活史は、終宿主の種類や地域に関わりがなく共通していると推測される。

Scholz (1998) によると、杯頭条虫科杯頭条虫属に属する寄生虫は、ヨーロッパの魚類では 11 種が記録されており、さらに調査が必要な種も加えると推定で 24 種が分布しているという。このうち、生活史が調べられている種類は一部だが、それらはすべて 1 年の生活史を持っている。本種と同様、夏から秋にかけて繁殖する種としては、*P. fillicollis* (Willemsse, 1969) などが知られる、一方、冬から春にかけて成熟する種類も存在する (*P. percae*; Wootten, 1974)。

杯頭条虫属の条虫における生活史の季節性には、水温が大きく影響していると考えられる。関係する水温には、中間宿主に寄生している幼虫段階の水温と、終宿主に移行してから繁殖するまでの水温の 2 つが挙げられる。

中間宿主と考えられるカイアシ類を用いた寄生実験では、水温の違いによる成長速度が調べられた。その結果、これまでに *P. tumidocollis* では *Cyclops vernalis* 内においては 20°C で 18~35 日間をかけ、終宿主へ寄生可能な proceroid まで成長し (Wootten, 1974), *P. percae* では *C. vernalis* 内において 14°C で 21 日後 (Wootten, 1974), *P. parallacticus* では最適水温は *C. bicuspidatus* で 16°C (Freeman, 1964a), *P. exiguus* では *Eucyclops gracilis* 内で 18~20°C である (Anikieva, 1982c) ことが確認された。佐々木ら (2014) は、網走湖のワカサギ杯頭条虫卵を、温度条件を変えて十二湖のカイアシ類に寄生させる実験を行っている。その結果、4°C の温度条件下では、カイアシ類の体腔に条虫の幼虫は確認されなかった。一方、10°C, 15°C, 20°C の温度条件では、いずれも 3 日以内に 95% 以上のカイアシ類で六鉤幼虫が確認された。感染が確認された。10°C と 15°C で飼育を続けた場合、カイアシ類の体内の六鉤幼虫はそれ以上発生が進まなかったが、20°C では、13 日後にプロセルコイドまで発生が進んだ条虫幼虫が確認された。この結果から、中間宿主内での条虫の定着には、少なくとも 20°C 程度の温度が必要だと推測される。小川原湖では、ワカサギ杯頭条虫は夏から秋の期間に、ワカサギの腸管から姿を消すことから、この時期に中間宿主であるカイアシ類へ移行していることが推測される。つまり、夏から秋の水温の高い期間に世代交代が起こっていると考えられる。

また、全国の湖沼におけるワカサギ杯頭条虫の成熟ステージには、それぞれの時期によって違いがあった (表 8)。この点については、各湖沼によって水温が上昇する時期が異なるためと考えられる。

4.2. ワカサギ杯頭条虫の分布を決める要因

ワカサギ杯頭条虫は、これまで、日本の他に、フィンランド、ドイツ、オランダ、ポーランド、ロシア、スイスにおけるヨーロッパワカサギから (Scholz, 1998)、カナダで

はキュウリウオ (Scholz et al., 2004) から記録されている。日本では、網走湖、諏訪湖、芦ノ湖のワカサギから、塘路湖ではアメマスから本種が記録されている (Shimazu, 1990, 1993)。今回の研究によって、新たに、濤沸湖、塘路湖、阿寒湖、越口池、王池、二ツ目の池、八景の池、小川原湖、野尻湖、木崎湖、精進湖、山中湖、西湖の13湖沼からの分布が確認された。一方、生息するワカサギの体内からワカサギ杯頭条虫が確認されなかった湖沼は、霞ヶ浦や湖山池など14湖沼であった。

今回の研究から、ワカサギ杯頭条虫の分布には、地理的な偏りはなく、湖沼の水質、たとえば、栄養状態や淡水や汽水の別とも関連は見られなかった。

寄生虫の分布や生活史には、寄生虫と宿主の生物地理学的な歴史や生理生態的特性、食物連鎖をはじめとする生物間の相互作用などが関係している。これまでの知見から、今回研究を行ったワカサギ杯頭条虫の分布を規定する要因としては、以下の3点が考えられる。

- 1) 初期ワカサギ個体群の性質
- 2) 中間宿主の組成
- 3) 水温

以下にそれぞれについて、要因としての可能性を議論する。

4. 2. 1. 初期ワカサギ個体群の性質

ワカサギの自然分布域は、北海道のオホーツク海沿岸と日本海沿岸、本州の日本海沿岸および東北太平洋沿岸で、本来は海と連結された海跡湖が主要な生息域である。こうした分布特性と回遊範囲が限定されている生態的特性から、ワカサギ個体群は、湖沼ごとに遺伝的に異なっている (池田, 2014)。現在内陸の湖沼に生息しているワカサギはすべて国内移入による。ワカサギが移植される時、移植元のワカサギに寄生が無かった場合は、当然、移植先のワカサギも条虫が見られないと予想される。移植先で条虫個体群が確立するまでの不安定な間に、何らかの理由で消失してしまうことも考えられ、そのような場合も子孫のワカサギには寄生虫が見られなくなると考えられる。しかし、少なくとも、漁業が行われている湖沼では、ワカサギの資源確保のため、慣習的に異なった湖沼からの移植が頻繁に行われている (池田, 私信)。この点は、日本各地のワカサギが本来の遺伝的組成を有しながらも、多くの湖沼では移植の影響によると思われる他の個体群の遺伝子が検出されていることから裏付けられている (池田ほか, 2006)。ワカサギ杯頭条虫の分布しない湖沼の一部は、移入初期のワカサギ個体群で条虫がいなかったためである可能性がある。しかし、少なくとも、漁業を行っている湖沼では、ワカサギを繰り返し移入している点から、ワカサギとともに、条虫が湖沼に入り込む機会

は多いと予想される。それにも関わらず、条虫の分布に違いが生じていることから、条虫の有無は、移植先の湖沼の環境の違いに関連していると考えられる。

4. 2. 2. 湖沼内における中間宿主の組成

杯頭条虫属は中間宿主としてカラヌス目およびキクロプス目のカイアシ類を中間宿主として利用する。Scholz (1999)によると、自然条件下あるいは寄生実験によって、利用可能な中間宿主が判明している杯頭条虫属の種類は 10 種で、2 種を除くといずれの種類も複数種のカイアシ類への寄生が確認されている。よく調べられている

Protecephalus longicollis (Zeder, 1800) では、カラヌス目とキクロプス目にまたがる 14 種のカイアシ類への寄生が知られている (Scholz, 1999)。

佐々木ら (2014) は、網走湖のワカサギ杯頭条虫による十二湖のカイアシ類への感染実験を行い、キクロプス目のオナガケンミジンコがワカサギ杯頭条虫の中間宿主になり得ることを示した。オナガケンミジンコは、ワカサギ杯頭条虫の分布の有無にかかわらず、越口の池湖群に広く見られるカイアシ類である (石田・大高, 2006; 佐々木ら, 2014)。また、網走湖ではカラヌス目の一種である *Sinocalanus* sp.にも寄生することが確認されている (佐々木, 未発表)。これらの点から、ワカサギ杯頭条虫は、同属の他種と同様に、中間宿主への種特異性は高くないことが示唆される。

湖沼の動物プランクトン群集の組成は、一般に、湖水の栄養状態によって大きく異なる。今回の研究によってワカサギ杯頭条虫が見つかった湖沼は、貧栄養湖から富栄養湖までの幅広い栄養状態にまたがっていることも、ワカサギ杯頭条虫のカイアシ類が複数のカイアシ類を利用している可能性を強く示唆する。したがって、国内の湖沼におけるワカサギ杯頭条虫の分布の有無が、カイアシ類の分布の違いに起因している可能性は低い。

4. 2. 3. 水温

中間宿主内でのワカサギ杯頭条虫の幼虫の発達には水温の影響が大きく、一般に、高温ほど幼虫の発生は促進される (Freeman 1964; Willemse 1968; Scholz 1991)。しかし、種ごとに最適温度が存在し、高すぎる温度でも発生は抑制される (Scholz 1999)。たとえば、*P. cernuae* (Gmelin, 1790)や *P. longicollis*, *P. macrocephalus* (Creplin, 1825), *P. osculatus* Goeze, 1782, *P. torulosus* (Batsch, 1786)の最適温度は約 20°Cである (Scholz 1991, 1993, 1999)。佐々木ら (2014)によって行われた、網走湖のワカサギ杯頭条虫卵を使った十二湖のカイアシ類への感染実験では、カイアシ類に取り込まれた六鉤幼虫は 15°C までの低温では発生が進まず、20°Cの条件下でやっとプロセルコイドが確認されたことから、中間宿主内での条虫の発育には 20°C程度の温度が必要だと推測される。十二湖でワカサギ杯頭条虫が分布する下流側の 4 湖沼では最高水温の年平均値が 22°Cを超えたが、分布しない湖沼ではそれほど温度が上昇

しない。したがって、上流側の4湖沼にワカサギ杯頭条虫が分布しないのは、夏期の低い水温が関係している可能性がある。一方で、杯頭条虫属では、成体の成熟や卵の成熟に低温が必要だという報告もある(Willemse, 1969; Wootten, 1974)。ワカサギが分布する十二湖・越口の池湖群は、通年約10°Cの湧水によって涵養されるため、冬季には、夏とは逆に下流側の湖沼ほど低温になり、ワカサギ杯頭条虫が見られる下流側の湖沼は全面結氷する(大高・高橋, 1999; 大高ら, 2010; 本研究)。したがって、ワカサギ杯頭条虫の分布の違いに水温が関係しているとしても、時期により高温あるいは低温が必要となる可能性があり、どの時期の温度がどのステージの条虫にどのような影響を与えているのかは不明である。

今後の課題となるが、ワカサギ杯頭条虫の分布する湖沼としない湖沼がある理由を知るためには、中間宿主のカイアシ類と終宿主のワカサギを同時に扱った、より短い間隔での野外調査や、温度を制御した感染実験などによって、生活史を完結させるための条件を具体的に明らかにすることが必要である。

5. 謝辞

寄生虫の観察に用いたワカサギ標本を確保するにあたって、以下の個人/団体からの提供、あるいは入手の案内を受けた(かっこ内は産地湖沼名): 小川原湖漁業協同組合の鶴ヶ崎昭彦さん(小川原湖), 独立行政法人水産総合研究センター(旧さけ・ます資源管理センター)の浦和茂彦さん(塘路湖), 霞ヶ浦漁業協同組合(霞ヶ浦), 北海道龍谷学園双葉中・高等学校の佐々木智和さん(網走湖), 山梨県水産技術センターの高橋一孝さん(精進湖, 西湖, 山中湖), 十和田警察署の千葉修子さん(鷹架沼), 網走漁業協同組合の千葉俊史(濤沸湖), 鳥取大学地域学部の鶴崎展巨さん(湖山池), 琵琶湖博物館の中井克樹さんと, 滋賀県守山市の戸田直弘さん(琵琶湖), 高滝湖観光組合の根本誠一さん(高滝湖), 野尻湖漁業協同組合(野尻湖), 独立行政法人水産総合研究センター(旧さけ・ます資源管理センター)の隼野寛史さん(網走湖), 信州大学繊維学部の平林公男さん(山梨県富士五湖), 青森県産業技術センター内水面研究所の前田穰さん(小川原湖個体群の一部), 信州大学理学部の山本雅道さん(木崎湖), 諏訪湖漁業協同組合の丸茂宏紀さん(諏訪湖), 芦ノ湖漁業協同組合の結城陽介さん(芦ノ湖), 十和田湖さざ波山荘の吉田伸一さん(十和田湖), 青森市の山田谷紘未さん(小川原湖), 国立環境研究所の野原精一さん(赤城大沼)。特に, 小川原湖漁業協同組合の鶴ヶ崎昭彦さんには, 小川原湖のワカサギを1年間にわかって定期的に確保していただくとともに, ワカサギの生態や小川原湖の環境についてたくさんの情報を提供していただいた。筆者によるワカサギの採集時には, 弘前市の木村直哉さんや, 十和田警察署の千葉修子さん

をはじめ、弘前大学教育学部自然教育研究室に所属する多くの友人学生の協力を得て行った。

漁業協同組合によるワカサギ標本の提供は、筆者が2013年1月に長野県長野市で開催された「第17回ワカサギに学ぶ会」に参加した際に直接依頼し、それに対応していただいたものである。この集会では、多くの漁業関係者から日本各地のワカサギの生態に関する情報の提供を受けた。

また、北海道龍谷学園双葉中・高等学校の佐々木智和さんや、チェコ科学アカデミー寄生虫研究所のTomas Scholzさんには、ワカサギ杯頭条虫の寄生生態についての情報を提供していただくとともに、研究方法の助言を受けた。そして、大高明史先生にはワカサギ標本の収集にあたって、各地の湖沼関係者への連絡を取り次いでくださった他、修士論文を作成する上で様々なアドバイスをいただいた。

研究を進めるにあたって、協力をいただいた上記の個人/団体に深く感謝いたします。

6. 引用文献

- Anikieva LV (1982c) {The development of *Proteocephalus exiguous* in intermediate hosts} In: Ekologiya paraziticheskih organizmov v biogeotsenozakh severa. Petrozavodsk, USSR: Karelskii Filial Akademi Nauk SSSR, Institut Biologii: 114-128. (In Russian)
- Abe N (2012). Molecular and morphological identification of helminthes found in Japanese smelt, *Hypomesus transpacificus nipponensis*, with notes on new host records of *Eustrongylides ignotus* and *Raphidascaris gigi*. *Acta Parasitologica* 56(2):227-231
- Bush AO, Lafferty KD, Lotz JM, Shostak AW (1997) Parasitology meets ecology on its own teams: Margolis et al. revisited. *Journal of Parasitology* 83 (4): 575-583
- Freeman RS (1964a) On the biology of *proteocephalus parallacticus* MacLulich (Cestoda) in Algonquin park, Canada. *Can. J. Zool.* 42: 387-408
- 保科 利一, 早栗 操 (1952) ワカサギに寄生する寄生虫類の一種 *Philometra opsalichthydis* Yamaguti, 1935 について. *魚類学雑誌*, 2 (2): 76-80
- 井出 潔 (1935) 肝臓ヂストマの第二中間宿主としてのわかさぎ (*Hypomesus olidus* (PALLAS)) を追加する. *細菌学雑誌*, 470: 253-256
- 池田実, 片山知史, 木村和彦, 白川仁, 中野俊樹 (2006) ワカサギ個体群の遺伝的分化—中国産ワカサギの起源の検討も含めて—. *日本水産学会東北支部会報* 56: 53.
- 石田昭夫・大高明史 (2006) 津軽十二湖湖沼群のカイアシ類相. *陸水生物学報* 21: 21-30
- 石川 統, 黒岩 常祥, 塩見 正衛, 松本 忠夫, 守 隆夫, 八杉 貞夫, 山本 正幸 (2010) *生物学辞典*. 東京化学同人, 東京

- 国立天文台（編）理科年表 平成 13 年．丸善．
- 宮地 傳三郎, 川那部 浩哉, 水野 茂彦 (1963) 原色日本淡水魚図鑑．保育社, 大阪
- 長澤 和也 (2001) 魚介類に寄生する生物．成山堂書店, 東京
- 長澤 和也 (2003) さかなの寄生虫を調べる．成山堂書店, 東京
- 長澤 和也 (2004) フィールドの寄生虫学 水族寄生虫学の最前線．東海大学出版会, 秦野
- Nagasawa K, Awakura T, Urawa S (1989) A checklist and bibliography of parasites of freshwater fishes of Hokkaido. Scientific Reports of the Hokkaido Fish Hatchery 44: 1-49
- 日本陸水学会（編）（2006）陸水の事典．講談社．
- 大高 明史 (2004) 14 章 白神山地の湖沼で寄生虫を調べる．(長澤 和也) フィールドの寄生虫学 水族寄生虫学の最前線 198-211. 東海大学出版会, 秦野
- 大高明史, 高橋智宏 (1999) 津軽十二湖湖沼群・越口の池水系の水温環境と河川底生物の流程分布．弘前大学深浦臨海実習所報告 16: 21-47
- Ohtaka A, Mori N, Saito S (1996) Zooplankton composition in the Tsugaru-Jūniko Lakes, northern Japan, with reference to predation impact. Japanese Journal of Limnology 57: 15-26.
- Ohtaka A, Saito T, Kakizaki T, Ogasawara S, Ohtomo C, Nagasawa K (2002) Seasonal and regional occurrence of *Acanthocephalus* sp. (Acanthocephala: Echinorhynchidae) in fishes and isopods (*Asellus hilgendorfi*) in a lake system in northern Japan. The Japanese society of limnology, 3: 143-150
- Ohtomo C (2003) An analysis of Japanese smelt populations using parasites as biological tags. Master's thesis: Graduate School of Environmental Earth Science, Hokkaido University, 29pp
- 佐々木智和, 菊池智子, 大高明史 (2014) 津軽十二湖湖沼群・越口の池湖群におけるワカサギ杯頭条虫（扁形動物門条虫綱杯頭条虫科）の分布．青森自然誌研究 19（印刷中）
- 岡田 要 (1965) 新日本動物圖鑑 [上]．北隆館, 東京
- Shimazu T (1990) Some species of the genus *Proteocephalus* (Cestoidea: Proteocephalidae) from Japanese freshwater fishes, with a description of a new species. Japanese Journal of Parasitology 39: 612-624
- Shimazu T (1993) Redescription of *Paraproteocephalus parasiluri* (Yamaguti, 1934) n. comb. (Cestoidea: Proteocephalidae), with Notes on Four Species of the Genus *Proteocephalus*, from Japanese Freshwater Fishes. Journal of Nagano prefectural College 48: 1-9
- 嶋津 武 (1997) 日本のミミズ類と淡水魚類の条虫類：総説．長野県短期大学紀要 52 :

- Scholz T (1999) Life cycles of species of *Proteocephalus*, parasites of fishes in the Palearctic Region: a review. *Journal of Helminthology* 73: 1-19
- Scholz T, Hanzelová V (1998) Tapeworms of the genus *Proteocephalus* Weinland, 1858 (Cestoda: Proteocephalidae), parasites of fishes in Europe. *Studie AV ČR, Academia*, Prague, Czech Republic, Česká
- Scholz T, Marcogliese DJ, Bourque J-F, Škeříková A, Dodson JJ (2004) Occurrence of *Proteocephalus tetrastomus* (Rudolphi, 1810) (Cestoda: Proteocephalidae) in larval rainbow smelt (*Osmerus mordax*) in North America: Identification of a potential pathogen confirmed. *Journal of Parasitology* 90 (2): 425-427
- 白石 芳一 (1961) ワカサギの水産生物学的ならびに資源学的研究. 淡水区水産研究所研究報告, 10 (3): 1-263
- 戸田 龍太郎, 君島 祥, 花里 孝幸 (2012) 諏訪湖で確認された魚類寄生性ケンミジンコ. 日本陸水学会甲信越支部会報, p72
- 戸田 龍太郎, 君島 祥, 花里 孝幸 (2013) 諏訪湖において確認された魚類寄生性ケンミジンコの生態. 日本陸水学会甲信越支部会報, p81
- 浦和 茂彦 (1989) サケ科魚類研究のための生物指標としての寄生虫. さけ・ますふ研報 (43): 53-74
- 浦和 茂彦 (2004) 12 章 エルガシルスの魅力—自由生活から寄生生活への道. (長澤和也 編著) フィールドの寄生虫学, 171-183. 東海大学出版会, 神奈川
- 柳井久江 (2011) 4Steps エクセル統計第3版. オーエムエス出版.
- Willemsse JJ (1967) The host-parasite relation between fresh-water fishes and tapeworms of the genus *Proteocephalus*. *Archives Néerlandaises de Zoologie* 17: 289-291
- Willemsse JJ (1969) The genus *Proteocephalus* in the Netherlands. *Journal of Helminthology* 43: 207-222
- Wootten R (1974) Studies on the life history and development of *Proteocephalus percae* (Müller) (Cestoda: Proteocephalidae). *Journal of Helminthology* 48: 269-281

表および図

表1. ヲカサギ (*Hypomesus nipponensis*) から記録されている寄生虫類

分類群	学名	和名	寄生部位	ヲカサギの位置	引用文献
二生吸虫類	<i>Lecithaster</i> sp.				Ohtomo (2003)
二生吸虫類	<i>Pronoprymna</i> sp.				Ohtomo (2003)
単生類	<i>Gyrodactylus</i> sp. 2				Nagasawa et al.(1989)
条虫類	<i>Brachyphallus</i> sp.				Ohtomo (2003)
条虫類	<i>Diphyllobothrium hottai</i>				Nagasawa et al.(1989)
条虫類	<i>Diphyllobothrium</i> sp.				Ohtomo (2003)
条虫類	<i>Proteocephalus tetraostomus</i>	ヲカサギ杯頭条虫	腸	終宿主	Shimazu (1990, 1993), Scholz (1998), Ohtomo (2003)
線虫類	<i>Cystidicolidae</i> gen. spp.				Nagasawa et al.(1989)
線虫類	<i>Eustrongylides ignotus</i>		体壁		Abe (2012)
線虫類	<i>Hysterothylacium advincam</i>		体腔	中間宿主	Nagasawa et al.(1989), 長澤 (2003)
線虫類	<i>Nematoda</i> spp.				Ohtomo (2003)
線虫類	<i>Phlometra opsalichthydis</i>		腸		Yamaguti (1935)
線虫類	<i>Raphidascaris gigi</i>		腸		Abe (2012)
線虫類	<i>Salvelinema salmonicola</i>				Nagasawa et al.(1989)
鉤頭虫類	<i>Acanthocephalus</i> spp.		腸		Ohtaka et al. (2002), Ohtomo (2003)
カイアシ類	<i>E. auritus</i>	ダルマニセエラジラミ	鯉		浦和 (2004), 戸田ほか (2012)
カイアシ類	<i>E. briani</i>	エルガシルス・ブリアニ	鯉		浦和 (2004)
カイアシ類	<i>Ergasilus hypomesi</i>	ヲカサギニセエラジラミ	鯉		Ohtomo (2003), 戸田ほか (2012), Nagasawa et al.(1989)
カイアシ類	<i>E. wilsoni</i>	エルガシルス・ウイルソニ	鯉		Ohtomo (2003), 浦和 (2004)

このほか、釧ヶ浦のヲカサギを使った実験により肝吸虫 *Clonorchis sinensis* が第二中間宿主になることが示唆されている (井出, 1935)

表2. 調査湖沼の環境とワカサギの標本情報

都道府県名	湖沼名	経緯度		栄養状態 ¹⁾	結氷	年月日	N	採集者/責任者
		N	E					
北海道	網走湖 ²⁾	43° 58'	144° 08'	富栄養	+	Oct. 2001-Mar.2002	174	大友智和
北海道	湧沸湖	43° 94'	144° 39'	富栄養	+	21 Apr. 2013	101	千葉俊史
北海道	塘路湖	43° 09'	144° 33'	富栄養	+	22 Sep. 2001	99	浦和茂彦
北海道	阿寒湖	43° 27'	144° 06'	富栄養	+	21 Sep. 2001	108	不明
北海道	洞爺湖	42° 36'	140° 51'	貧栄養	-	21 Jun. 2001	54	大友智和
北海道	尊菜沼	42° 00'	140° 41'	富栄養	+	26 Jan. 2013	20	菊池智子ほか
青森県	鷹架沼	40° 56'	141° 19'	富栄養	+	25 Feb. 2012	31	千葉修子
青森県	小川原湖	40° 47'	141° 19'	中栄養	+	20 May 2013	105	鶴ヶ崎昭彦
青森県	牛瀧沼	40° 75'	140° 39'	富栄養	+	11 Feb. 2013	31	菊池智子ほか
青森県	廻堰大溜池	40° 57'	140° 22'	富栄養	+	1 Dec. 2013	41	大瀬将司
青森県	鶴頭場の池 ³⁾	40° 33'	139° 59'	中栄養	+	Feb. 1997	118	小笠原伸治ほか
青森県	落口の池 ³⁾	40° 33'	139° 58'	中栄養	-	Feb. 1997	16	小笠原伸治ほか
青森県	中ノ池 ³⁾	40° 34'	139° 58'	中栄養	-	Feb. 1997	76	小笠原伸治ほか
青森県	越口の池	40° 33'	139° 58'	中栄養	+	13 May. 2012	102	菊池智子ほか
青森県	王池	40° 33'	139° 58'	中栄養	+	12 May. 2012	128	菊池智子ほか
青森県	二ツ目の池	40° 33'	139° 57'	中栄養	+	12 May. 2012	39	菊池智子ほか
青森県	八景の池	40° 33'	139° 57'	中栄養	+	12 May. 2012	38	菊池智子ほか
青森県/秋田県	十和田湖	40° 28'	140° 53'	貧栄養	-	16 Jun. 1999	105	吉田伸一
秋田県	八郎瀧	40° 00'	140° 00'	富栄養	-	16 Jul. 2011	74	大高明史
群馬県	赤城大沼	36° 55'	139° 17'	中栄養	+	19 Sep. 2013	104	野原精一
長野県	野尻湖	36° 49'	138° 13'	貧栄養	+	25 Mar. 2013	124	野尻湖漁協
長野県	木崎湖	36° 33'	137° 50'	中栄養	+	12 May 2013	70	山本雅道
長野県	諏訪湖	36° 03'	138° 05'	富栄養	+	19 Dec. 2013	106	丸茂宏紀
長野県	松原湖	36° 05'	138° 05'	富栄養	+	26 Nov.2013	15	内藤允磨
茨城県	霞ヶ浦	36° 02'	140° 24'	富栄養	-	2 Aug. 2013	100	霞ヶ浦漁協
山梨県	河口湖	35° 31'	138° 45'	富栄養	+	26 Jan. 2013	71	高橋一孝
山梨県	精進湖	35° 29'	138° 37'	富栄養	+	20 Jan. 2013	102	高橋一孝
山梨県	山中湖	35° 25'	138° 52'	中栄養	+	26 Jan. 2013	113	高橋一孝
山梨県	西湖	35° 50'	138° 68'	貧栄養	+	20 Mar.2013	75	高橋一孝
千葉県	高滝湖	35° 21'	140° 09'	富栄養	-	22 Mar. 2013	77	根本誠一
神奈川県	芦ノ湖	35° 13'	139° 00'	中栄養	-	1 Apr. 2013	214	結城陽介
滋賀県	琵琶湖	35° 15'	136° 05'	中栄養	-	May. 2001	33	中井克樹
鳥取県	湖山池	35° 30'	134° 09'	富栄養	-	2 Mar. 2002	111	鶴崎展巨, 七條

1) 国立天文台 (2001), 日本陸水学会 (2006) による。ただし, ダム湖 (高滝湖) は解説文などからの独自の判断による。

2) Ohtomo (2003) の Tables 2-3 による。

3) 大友 (2001) による。

表3. 調査湖沼の環境とワカサギの寄生虫の出現状況

湖沼ごとに確認された寄生虫を+で示した.

県名	湖沼名	栄養状態 ¹⁾	N	ワカサギ杯頭条虫	その他の寄生虫の有無				
					条虫類	エルガシルス類	線虫	二生類	鉤頭虫
北海道	網走湖 ²⁾	富栄養	174	+	-	+	+	+	+
北海道	濤沸湖	富栄養	101	+	+	+	+	+	-
北海道	塘路湖	富栄養	99	+	-	+	-	-	-
北海道	阿寒湖	富栄養	108	+	-	-	-	-	-
北海道	洞爺湖	貧栄養	54	-	-	-	+	-	-
北海道	尊菜沼	富栄養	20	-	-	+	-	-	-
青森県	鷹架沼	富栄養	31	-	-	+	-	+	-
青森県	小川原湖	中栄養	105	+	-	+	+	-	-
青森県	牛瀉沼	富栄養	31	-	-	+	-	-	-
青森県	廻堰大溜池	富栄養	41	-	-	+	-	-	-
青森県	鶏頭場の池 ³⁾	中栄養	118	-	-	-	-	-	-
青森県	落口の池 ³⁾	中栄養	16	-	-	-	+	-	-
青森県	中ノ池 ³⁾	中栄養	76	-	-	-	+	-	-
青森県	越口の池	中栄養	102	+	-	-	-	-	-
青森県	王池	中栄養	128	+	-	-	-	-	-
青森県	二ツ目の池	中栄養	39	+	-	-	-	-	-
青森県	八景の池	中栄養	38	+	-	-	-	-	-
青森県/秋田県	十和田湖	貧栄養	105	+	-	-	-	-	-
秋田県	八郎瀉	富栄養	74	-	-	-	-	-	-
群馬県	赤城大沼	中栄養	104	-	-	-	-	-	-
長野県	野尻湖	貧栄養	124	+	-	-	-	-	-
長野県	木崎湖	中栄養	70	+	-	-	-	-	-
長野県	諏訪湖	富栄養	106	+	-	-	-	-	-
長野県	松原湖	富栄養	15	-	-	-	-	-	-
茨城県	霞ヶ浦	富栄養	100	-	-	-	-	-	-
山梨県	河口湖	富栄養	71	-	-	-	-	-	-
山梨県	精進湖	富栄養	102	+	-	-	-	-	-
山梨県	山中湖	中栄養	113	+	-	-	-	-	-
山梨県	西湖	貧栄養	75	+	-	-	-	-	-
千葉県	高滝湖	富栄養	77	-	-	-	+	-	-
神奈川県	芦ノ湖	中栄養	214	+	-	-	-	-	-
滋賀県	琵琶湖	中栄養	33	-	-	-	+	-	+
鳥取県	湖山池	富栄養	111	-	-	+	+	+	+

1) 国立天文台 (2001), 日本陸水学会 (2006) による. ただし, ダム湖 (高滝湖) は解説文などからの独自の判断による.

2) Ohtomo (2003) の Tables 2-3 による.

3) 大友 (2001) による.

表4. 日本の湖沼におけるワカサギに寄生するワカサギ杯頭条虫の寄生率と寄生数

都道府県名	湖沼名	結氷	年月日	N	寄生率 (%)	平均寄生数	レンジ
北海道	網走湖 ¹⁾	+	Oct. 2001-Mar.2002	153	6-94	1.0-33.0	0-348
北海道	湧沸湖	+	21 Apr. 2013	101	4.0	1.25	0-2
北海道	塘路湖	+	22 Sep. 2001	99	2.0	0.03	0-2
北海道	阿寒湖	+	21 Sep. 2001	108	20.4	4	0-12
北海道	洞爺湖	-	21 Jun. 2001	36	0	0	-
北海道	尊菜沼	+	26 Jan. 2013	20	0	0	-
青森県	牛瀧沼	+	25 Feb. 2012	31	0	0	-
青森県	鷹架沼	+	20 May 2013	31	0	0	-
青森県	小川原湖	+	26 Feb. 2013-18 Dec. 2013	374	4.4-100	0.04-249	0-381
青森県	廻堰大溜池	+	1 Dec. 2013	41	0	0	-
青森県	鶏頭場の池 ²⁾	+	Feb. 1997	117	0	0	-
青森県	落口の池 ²⁾	-	Feb. 1997	22	0	0	-
青森県	中ノ池 ²⁾	-	Feb. 1997	97	0	0	-
青森県	越口の池	+	13 May. 2012	102	100	104.6	12-290
青森県	王池	+	12 May. 2012	128	96.1	9.8	0-39
青森県	ニツ目の池	+	12 May. 2012	39	100	10.6	1-29
青森県	八景の池	+	12 May. 2012	38	71.1	2.5	0-10
青森県/秋田県	十和田湖	-	16 Jun. 1999	105	0	0	-
秋田県	八郎瀧	-	16 Jul. 2011	74	0	0	-
群馬県	赤城大沼	+	19 Sep. 2013	104	0	0	-
長野県	野尻湖	+	25 Mar. 2013	124	100	429.1	45-1120
長野県	木崎湖	+	12 May 2013	70	100	112.4	38-293
長野県	諏訪湖	+	19 Dec. 2013	106	96.2	8.5	0-45
長野県	松原湖	+	26 Nov.2013	15	0	0	-
茨城県	霞ヶ浦	-	2 Aug. 2013	100	0	0	-
山梨県	河口湖	+	26 Jan. 2013	71	0	0	-
山梨県	精進湖	+	20 Jan. 2013	102	99.0	5.3	0-24
山梨県	山中湖	+	26 Jan. 2013	113	88.5	5.9	0-61
山梨県	西湖	+	20 Mar.2013	75	100	14.8	1-45
千葉県	高滝湖	-	22 Mar. 2013	77	0	0	-
神奈川県	芦ノ湖	-	1 Apr. 2013	214	100	358	29-1204
滋賀県	琵琶湖	-	May. 2001	33	0	0	-
鳥取県	湖山池	-	2 Mar. 2002	111	0	0	-

1) Oh tomo (2003)の Tables 2a-2bによる .

3) 大友 (2001) による .

表5. 日本の湖沼におけるワカサギの体長とワカサギ杯頭条虫の寄生数の関係

Nはワカサギの検査個体数. ワカサギ杯頭条虫の寄生率とワカサギの肥満度は, 湖沼ごとに平均値を示した.
P値 (有意確率) はスピアマンの順位相関係数の検定による.

有意水準: NS (有意性なし), $P \geq 0.05$; *, $0.05 > P \geq 0.01$; **, $0.01 > P \geq 0.001$; ***, $0.001 > P$

都道府県名	湖沼名	日付	N	ワカサギ杯 頭条虫 平均寄生数	ワカサギ 平均体長 (mm)	rs	P	有意水準
北海道	瀧沸湖	21 Apr. 2013	101	0.05	91.1	0.409	0.302	NS
北海道	塘路湖	22 Sep. 2001	99	0.03	78.2	0.457	0.451	NS
北海道	阿寒湖	21 Sep. 2001	108	0.81	66.6	0.465	0.002	**
青森県	小川原湖	20 May 2013	105	52.04	67.0	0.217	0.028	*
青森県	越口の池	13 May. 2012	102	7.71	75.4	0.060	0.558	NS
青森県	王池	12 May. 2012	128	9.58	56.1	0.044	0.557	NS
青森県	二ツ目の池	12 May. 2012	39	10.89	62.6	0.488	0.003	**
青森県	八景の池	12 May. 2012	38	1.74	45.1	0.136	0.538	NS
長野県	野尻湖	25 Mar. 2013	124	429.0	60.3	-0.274	0.020	*
長野県	木崎湖	12 May 2013	70	112.41	61.6	0.343	0.005	**
長野県	諏訪湖	19 Dec. 2013	106	8.50	74.2	-0.204	0.029	*
山梨県	精進湖	20 Jan. 2013	102	5.28	52.7	0.166	0.118	NS
山梨県	山中湖	26 Jan. 2013	113	5.89	69.0	0.173	0.081	NS
山梨県	西湖	20 Mar. 2013	75	14.83	86.8	0.045	0.724	NS
神奈川県	芦ノ湖	1 Apr. 2013	214	357.0	82.7	-0.033	0.802	NS

表6. 日本の湖沼におけるワカサギ杯頭条虫の寄生数とワカサギの肥満度との関係

Nはワカサギの検査個体数。ワカサギ杯頭条虫の寄生率とワカサギの肥満度は、湖沼ごとに平均値を示した。
 P値(有意確率)はスピアマンの順位相関係数の検定による。
 有意水準: : NS(有意性なし), $P \geq 0.05$; *, $0.05 > P \geq 0.01$; **, $0.01 > P \geq 0.001$; ***, $0.001 > P$

都道府県名	湖沼名	日付	N	ワカサギ杯 頭条虫 平均寄生数	ワカサギ 平均肥満度	rs	P	有意水準
北海道	湧沸湖	21 Apr. 2013	101	0.1	8.00	-0.045	0.656	NS
北海道	塘路湖	22 Sep. 2001	99	0.0	9.35	0.109	0.282	NS
北海道	阿寒湖	21 Sep. 2001	108	0.8	9.16	-0.066	0.493	NS
青森県	小川原湖	20 May 2013	105	52.0	7.13	-0.020	0.840	NS
青森県	越口の池	13 May. 2012	102	7.7	7.71	-0.092	0.359	NS
青森県	王池	12 May. 2012	128	9.6	7.11	0.070	0.434	NS
青森県	二ツ目の池	12 May. 2012	39	10.9	7.60	0.119	0.471	NS
青森県	八景の池	12 May. 2012	38	1.7	6.96	-0.287	0.081	NS
長野県	野尻湖	25 Mar. 2013	124	429.0	8.32	0.277	0.021	*
長野県	木崎湖	12 May 2013	70	112.4	8.46	0.030	0.804	NS
長野県	諏訪湖	19 Dec. 2013	106	8.5	9.00	-0.163	0.086	NS
山梨県	精進湖	20 Jan. 2013	102	5.3	9.04	0.136	0.174	NS
山梨県	山中湖	26 Jan. 2013	113	5.9	6.38	-0.029	0.770	NS
山梨県	西湖	20 Mar. 2013	75	14.8	9.67	0.125	0.283	NS
神奈川県	芦ノ湖	1 Apr. 2013	214	357.0	7.04	-0.175	0.216	NS

表7. 小川原湖におけるワカサギ杯頭条虫の発育ステージの割合.
 宿主はすべてワカサギ. 発育ステージは本研究の区分によった.

採集日	N	寄生率	平均寄生数	標準誤差	発育ステージの割合 (%)			
					A	B	C	D
2013.2.26	113	100	249	14.2	97.3	2.7	0	0
2013.4.23	112	96.6	162	9.4	83.0	14.3	2.7	0
2013.5.20	104	92.4	52	5.7	43.3	46.2	10.6	0
2013.6.17	102	72	6	1.4	1.0	56.9	29.4	12.7
2013.7.18	110	37.5	2	0.7	62.7	23.6	9.1	4.5
2013.9.20	5	4.4	0.04	0.1	0	0	20.0	80.0
2013.10.25	60	82.9	5	0.6	91.7	0	0	8.3
2013.11.27	79	97.6	16	2.2	82.3	10.1	5.1	2.5
2013.12.19	88	87.5	25	2.6	93.2	0	2.3	4.5

表8. 日本の湖沼におけるワカサギ杯頭条虫の発育ステージの割合
 宿主はすべてワカサギ. Nはワカサギ杯頭条虫の個体数を示す.
 発育ステージは本研究の区分によった.
 小川原湖の結果は別に示す.

湖沼名	採集日	N	発育ステージの割合 (%)			
			A	B	C	D
網走湖	2002.2.12	1	0	0	100	0
濤沸湖	2013.4.21	2	0	0	100	0
塘路湖	2001.9.22	4	0	0	0	100
阿寒湖	2001.9.21	46	34.8	45.7	17.4	4.3
越口の池	2012.5.13	107	75.7	24.3	0	0
王池	2012.5.12	109	21.1	42.2	32.1	4.6
二ツ目の池	2012.5.12	104	39.4	32.7	27.9	0
八景の池	2012.5.12	31	0.0	22.6	35.5	41.9
野尻湖	2013.3.25	104	73.1	26.0	1.0	0
木崎湖	2013.5.12	103	1.0	29.1	51.5	18.4
諏訪湖	2013.12.19	100	0	49.0	41.0	10.0
西湖	2013.3.20	102	0	0	92.2	7.8
精進湖	2013.1.20	101	1.0	6.9	75.2	15.8
山中湖	2013.1.26	99	0	22.2	77.8	0
芦ノ湖	2013.4.1	103	41.7	28.2	21.4	8.7

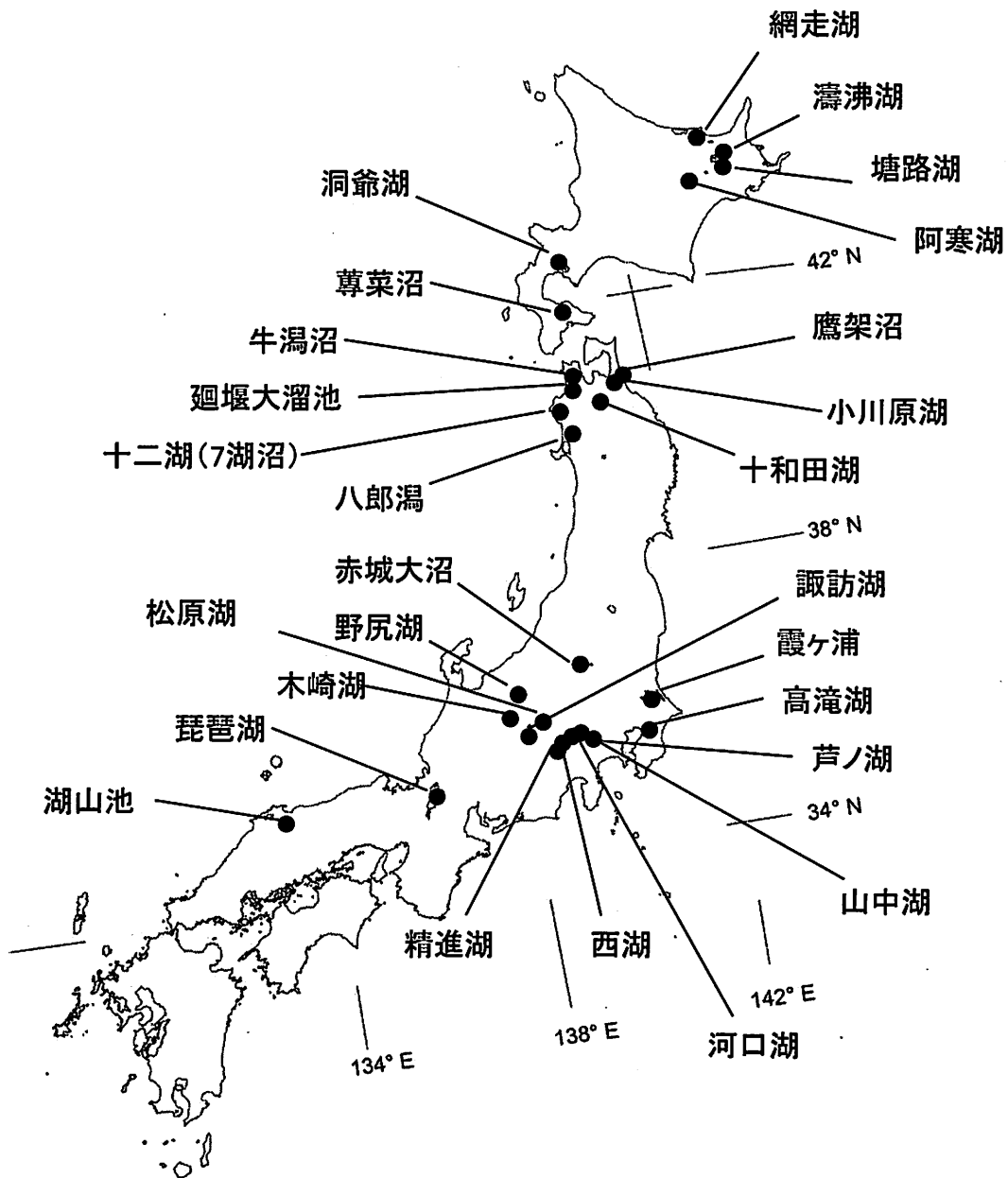
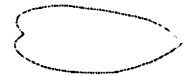
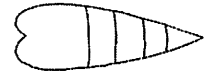


図1. 全国におけるワカサギの寄生虫の調査湖沼

A ……体節が確認されない未成熟の
個体



B ……体節が発達しており, どの体
節も生殖器官が未発達の個体



C ……精巣や卵巣などの生殖器官
が形成されている体節をもつが
六鉤幼虫が確認されない個体



D ……体節に子宮および中間宿
主へ感染可能な六鉤幼虫が確
認された個体

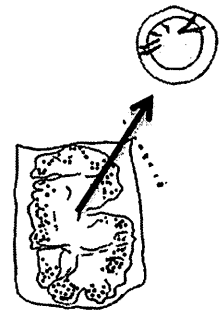


図2. ワカサギ杯頭条虫の発育ステージ

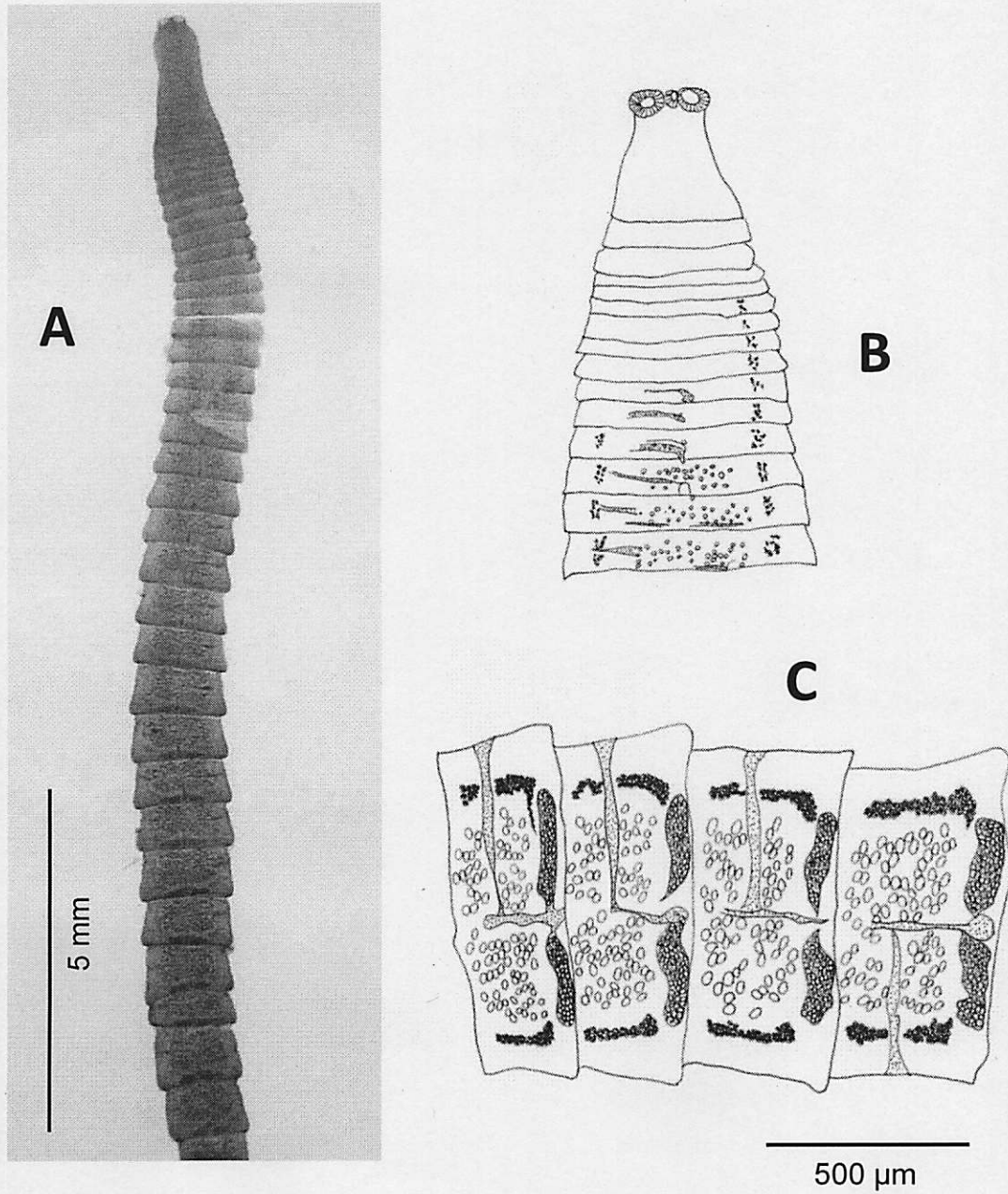


図3. ワカサギ杯頭条虫 *Proteocephalus tetrastomus* の形態.

A, 前体部; B, 頭部; C, 生殖器官. Aは2013年西湖標本, B, C, は十二湖の標本に基づく.

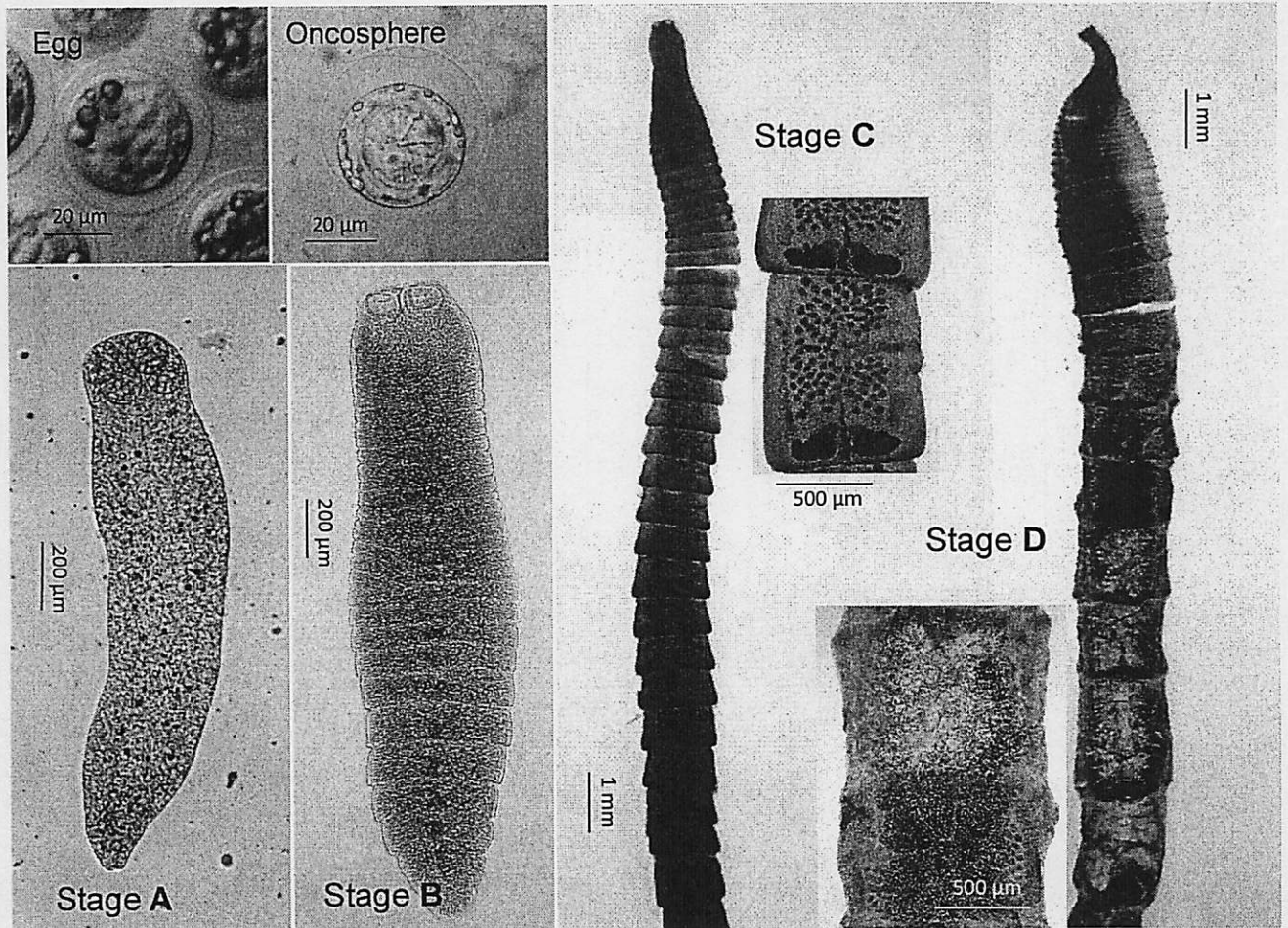


図4. ワカサギの体内に見られるワカサギ杯頭条虫の发育ステージ

六鉤幼虫は阿寒湖, 卵とStage A, Stage Dは小川原湖, Stage Bは越口の池, Stage Cは西湖産標本.

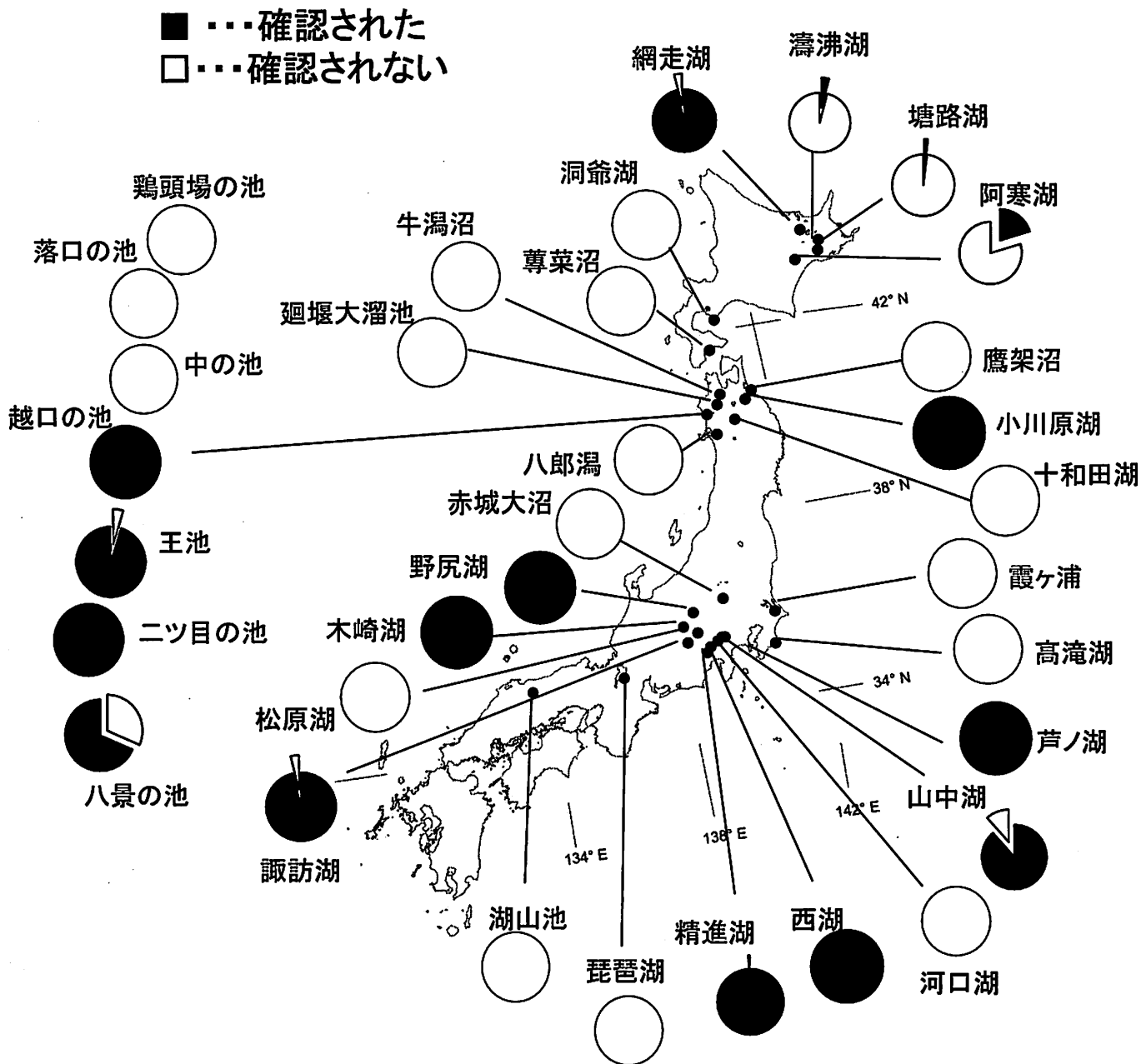


図5. 国内の33湖沼におけるワカサギ杯頭条虫の寄生率
 円グラフは寄生率を示す.

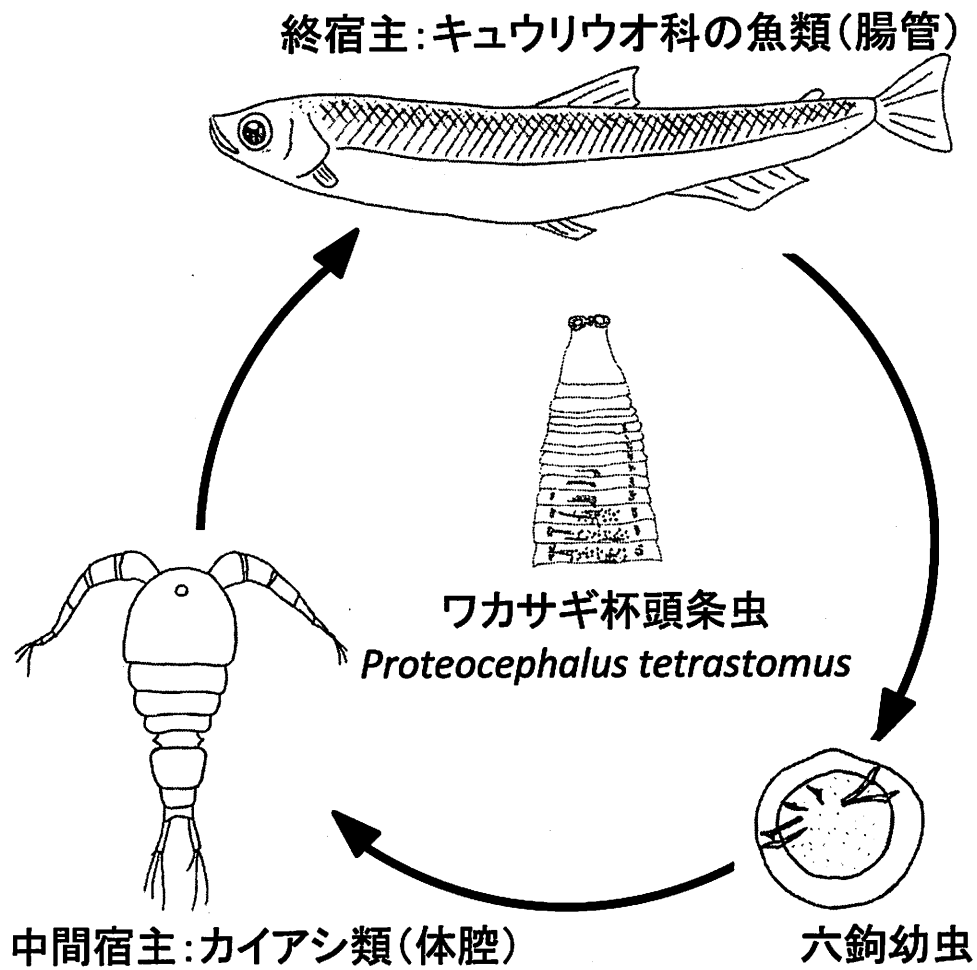


図6. 杯頭条虫科の生活史の模式図.
中間宿主はカイアシ類と考えられている (Scholz, 1999).

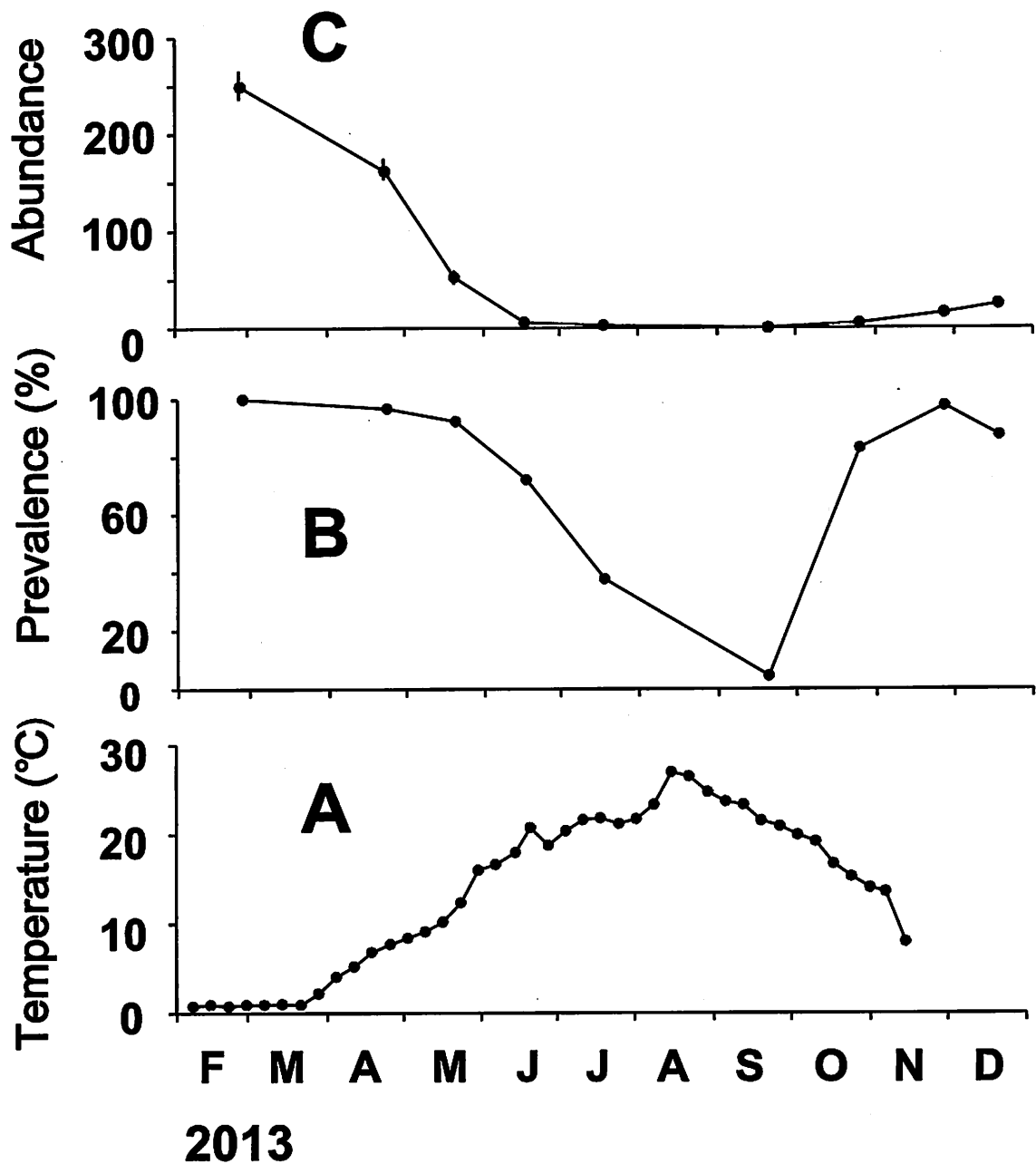


図7. 小川原湖における表水温(A), ワカサギ杯頭条虫の寄生率(B)と寄生数(C)の季節変化.

寄生数の縦棒は標準偏差を示す. 水温は国土交通省水文水質データベース(2013)を用いた.

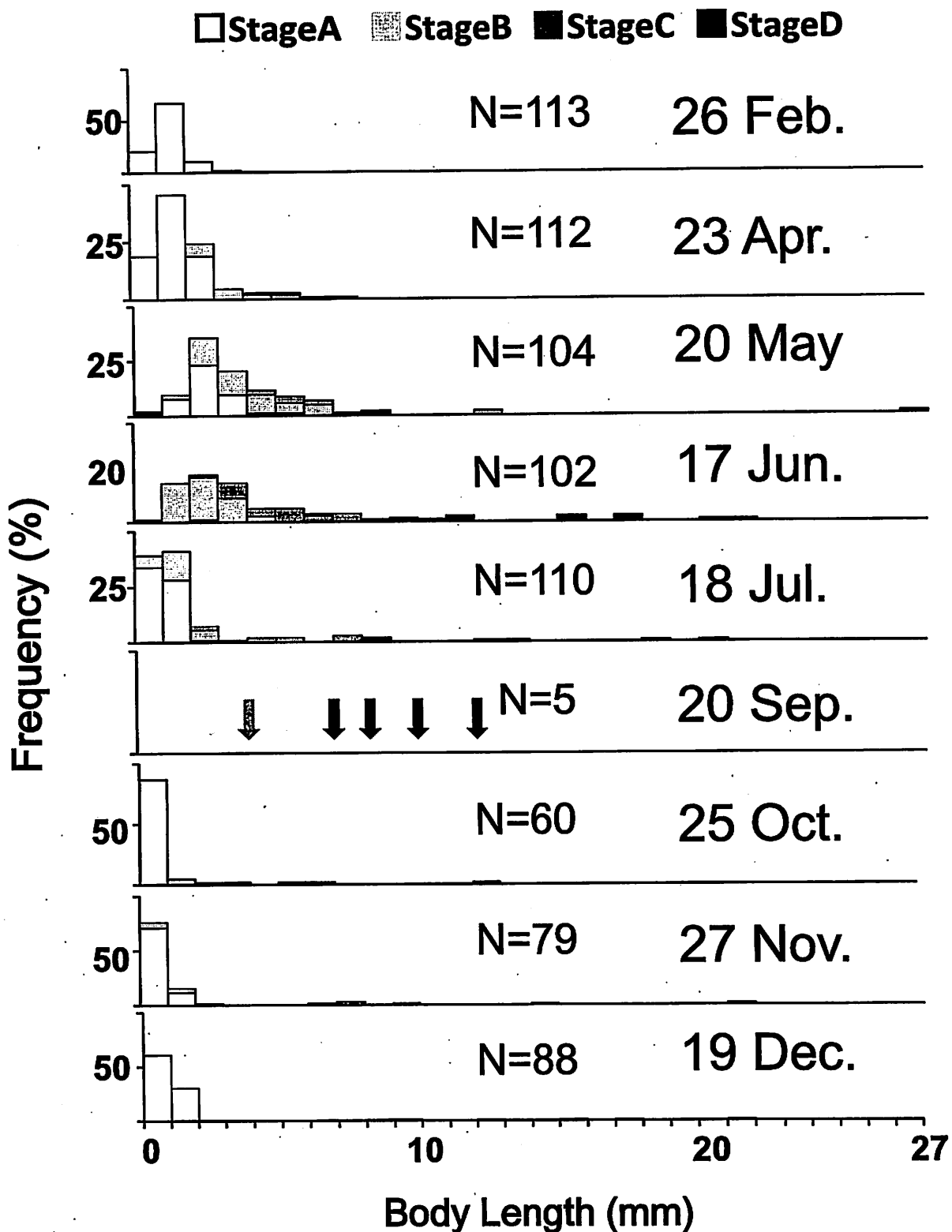


図8. 小川原湖のワカサギ杯頭条虫の体長と成熟ステージの季節変化. 2013年の結果を示す

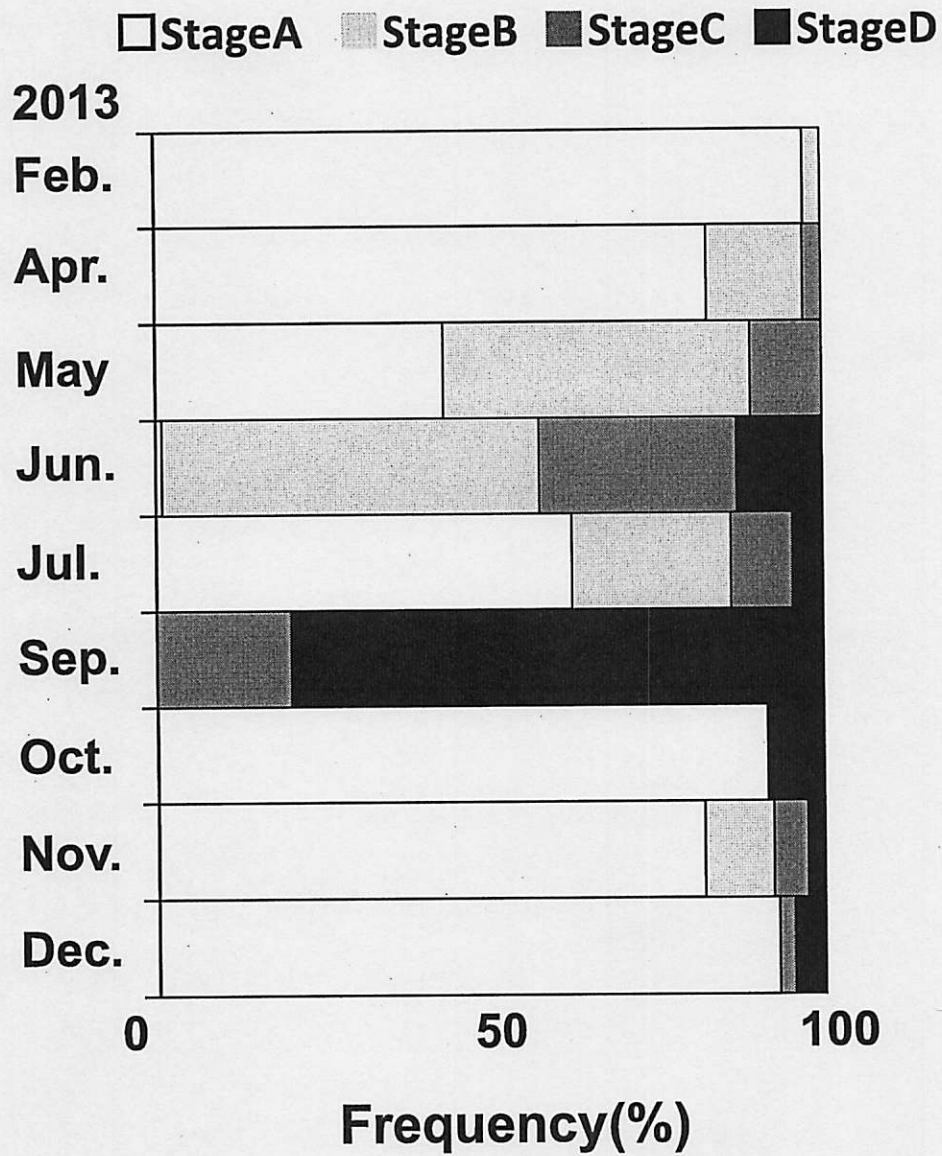


図9. 小川原湖におけるワカサギ杯頭条虫の発育ステージの構成の季節変化.
2013年2月～12月の結果を示す. 宿主はワカサギ.

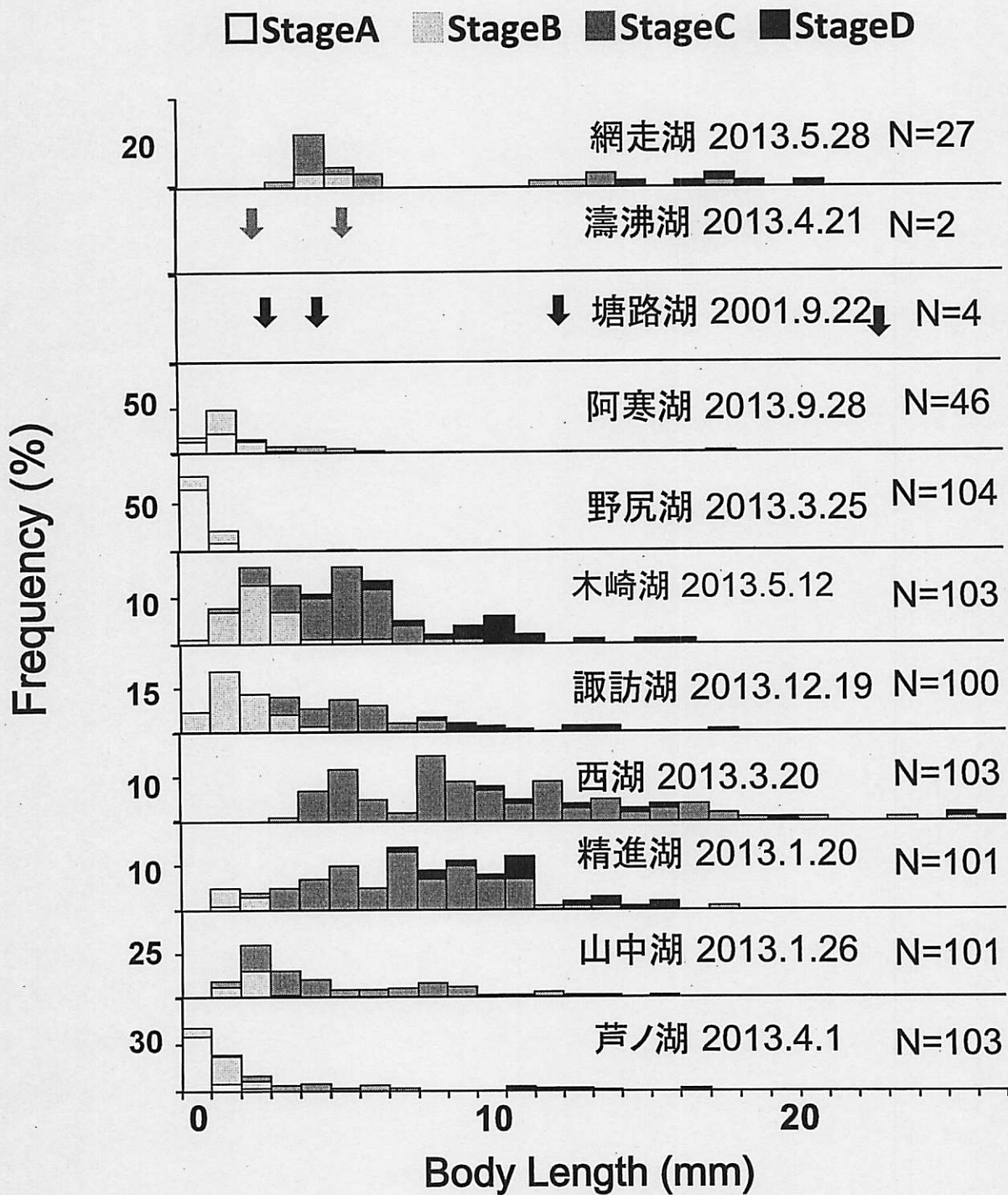


図10. 各地の湖沼におけるワカサギ杯頭条虫の体長と発育ステージの構成. 湖沼は北から並べた

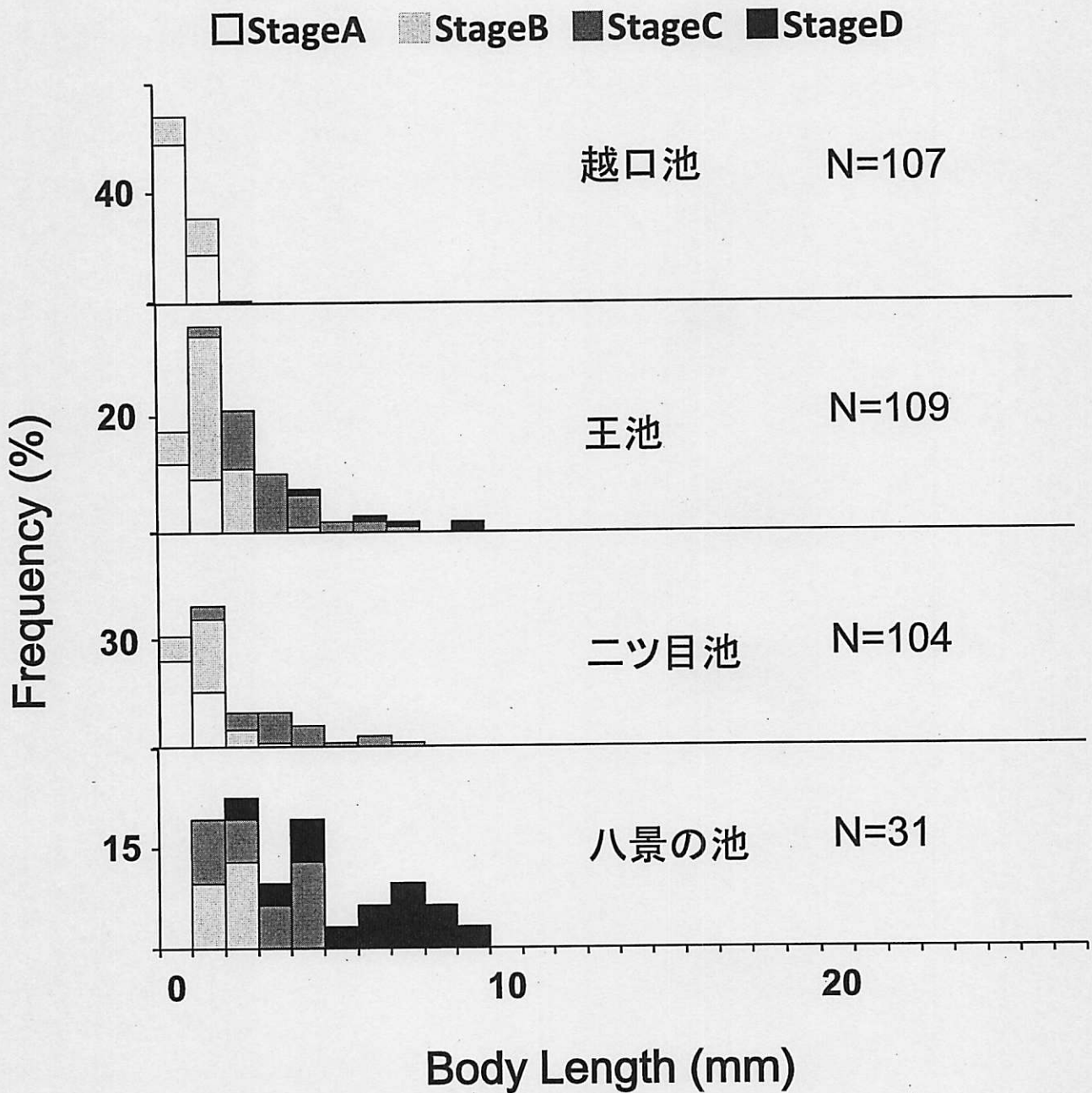


図11. 十二湖越口池湖群におけるワカサギ杯頭条虫の体長と発育ステージの構成. 2012年5月12・13日に採集した標本に基づく)

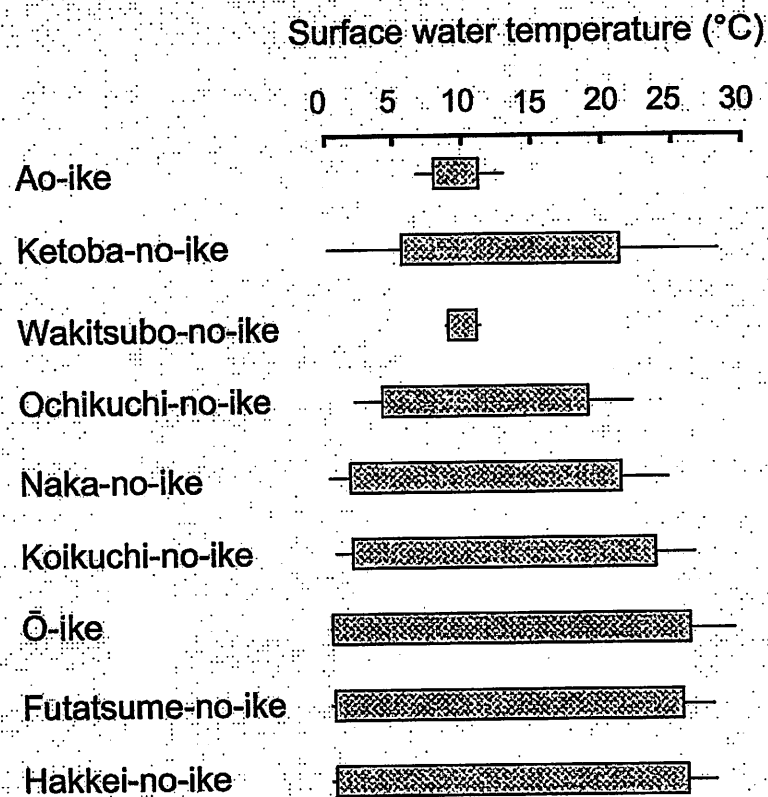
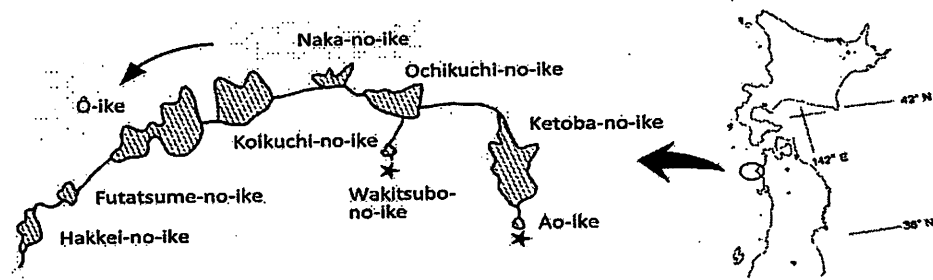


図12. 十二湖・越口の池湖群の表層水温の流程変化

箱の左右は、それぞれ、1993年から1996年までの最高水温と最低水温の平均値を、棒の左右は期間中に観測された最低水温と最高水温を示す(佐々木ら, 2014から描く)

別添表および別添図

別添表1. 日本の湖沼におけるワカサギに寄生する二生吸虫類の出現状況

都道府県名	湖沼名	N	寄生率 (%)	平均寄生数	レンジ
北海道	網走湖 ¹⁾	174	58	4.7	0-27
北海道	瀧沸湖 ²⁾	101	82.2	14.3	0-73
北海道	塘路湖	99	0	0	-
北海道	阿寒湖	108	0	0	-
北海道	洞爺湖	36	0	0	-
北海道	尊菜沼	20	0	0	-
青森県	鷹架沼	31	16.13	212.8	0-370
青森県	小川原湖	105	0	0	-
青森県	牛瀧沼	31	0	0	-
青森県	廻堰大溜池	41	0	0	-
青森県	越口の池	102	0	0	-
青森県	王池	128	0	0	-
青森県	二ツ目の池	39	0	0	-
青森県	八景の池	38	0	0	-
森県/秋田	十和田湖	105	0	0	-
秋田県	八郎瀧	74	0	0	-
群馬県	赤城大沼	104	0	0	-
長野県	野尻湖	124	0	0	-
長野県	木崎湖	70	0	0	-
長野県	諏訪湖	106	0	0	-
長野県	松原湖	15	0	0	-
茨城県	霞ヶ浦	100	0	0	-
山梨県	河口湖	71	0	0	-
山梨県	精進湖	102	0	0	-
山梨県	山中湖	113	0	0	-
山梨県	西湖	75	0	0	-
千葉県	高滝湖	77	0	0	-
神奈川県	芦ノ湖	214	0	0	-
滋賀県	琵琶湖	33	0	0	-
鳥取県	湖山池	111	49.5	13.24	0-263

1) Ohtomo (2003) Table.3による

2) sp.1~sp.3すべて確認された. その他の湖はsp.1のみが確認された.

別添表2. 日本の湖沼におけるワカサギに寄生する擬葉目条虫類の出現状況

都道府県名	湖沼名	N	寄生率 (%)	平均寄生数	レンジ
北海道	網走湖 ²⁾	153	0	0	-
北海道	瀧沸湖	101	0.99	0.01	-
北海道	塘路湖	99	0	0	-
北海道	阿寒湖	108	0	0	-
北海道	洞爺湖	36	0	0	-
北海道	尊菜沼	20	0	0	-
青森県	牛瀧沼	31	0	0	-
青森県	鷹架沼	31	0	0	-
青森県	小川原湖	105	0	0	-
青森県	廻堰大溜池	41	0	0	-
青森県	越口の池	102	0	0	-
青森県	王池	128	0	0	-
青森県	二ツ目の池	39	0	0	-
青森県	八景の池	38	0	0	-
青森県/秋田県	十和田湖	105	0	0	-
秋田県	八郎瀧	74	0	0	-
群馬県	赤城大沼	104	0	0	-
長野県	野尻湖	124	0	0	-
長野県	木崎湖	70	0	0	-
長野県	諏訪湖	106	0	0	-
長野県	松原湖	15	0	0	-
茨城県	霞ヶ浦	100	0	0	-
山梨県	河口湖	71	0	0	-
山梨県	精進湖	102	0	0	-
山梨県	山中湖	113	0	0	-
山梨県	西湖	75	0	0	-
千葉県	高滝湖	77	0	0	-
神奈川県	芦ノ湖	214	0	0	-
滋賀県	琵琶湖	33	0	0	-
鳥取県	湖山池	111	0	0	-

1) 国立天文台 (2001), 日本陸水学会 (2006) による。ただし, ダム湖 (高滝湖) は解説文などからの独自の判断による。

2) Ohtomo (2003) の Tables 2a-2b による。

別添表3. 日本の湖沼におけるワカサギに寄生するエルガシルス類の出現状況

都道府県名	湖沼名	N	寄生率 (%)	平均寄生数	レンジ
北海道	網走湖 ¹⁾	174	60	1.3	0-18
北海道	濤沸湖	101	60.4	21.6	0-124
北海道	塘路湖	99	98	11.2	0-33
北海道	阿寒湖	108	0	0	0
北海道	洞爺湖	36	0	0	0
北海道	蓴菜沼	20	5	6	0-6
青森県	鷹架沼	31	93.55	7.45	0-30
青森県	小川原湖	105	89	5.1	0-28
青森県	牛瀉沼	31	80.6	4.1	0-13
青森県	廻堰大溜池	41	87.8	6.5	0-18
青森県	越口の池	102	0	0	0
青森県	王池	128	0	0	0
青森県	二ツ目の池	39	0	0	0
青森県	八景の池	38	0	0	0
青森県/秋田県	十和田湖	105	0	0	0
秋田県	八郎瀉	74	0	0	0
群馬県	赤城大沼	104	0	0	0
長野県	野尻湖	124	0	0	0
長野県	木崎湖	70	0	0	0
長野県	諏訪湖	106	0	0	0
長野県	松原湖	15	0	0	0
茨城県	霞ヶ浦	100	0	0	0
山梨県	河口湖	71	0	0	0
山梨県	精進湖	102	0	0	0
山梨県	山中湖	113	0	0	0
山梨県	西湖	75	0	0	0
千葉県	高滝湖	77	0	0	0
神奈川県	芦ノ湖	214	0	0	0
滋賀県	琵琶湖	33	0	0	0
鳥取県	湖山池	111	16.2	1.67	0-4

1)Ohtomo (2003) Table.3による

別添表4. 日本の湖沼におけるワカサギに寄生する線虫類の出現状況

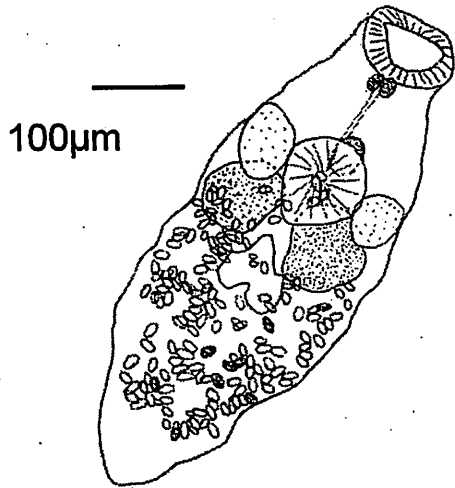
都道府県名	湖沼名	N	寄生率 (%)	平均寄生数	レンジ
北海道	網走湖 ¹⁾	153	2	0.02	0-1
北海道	瀧沸湖	101	3	1	0-1
北海道	塘路湖	99	0	0	-
北海道	阿寒湖	108	0	0	-
北海道	洞爺湖	36	5.56	2	0-3
北海道	蓴菜沼	20	0	0	-
青森県	鷹架沼	31	0	0	-
青森県	小川原湖	105	0.95	1	0-1
青森県	牛瀧沼	31	0	0	-
青森県	廻堰大溜池	41	0	0	0
青森県	越口の池	102	0	0	-
青森県	王池	128	0	0	-
青森県	二ツ目の池	39	0	0	-
青森県	八景の池	38	0	0	-
青森県/秋田県	十和田湖	105	0	0	-
秋田県	八郎瀧	74	0	0	-
群馬県	赤城大沼	104	0	0	-
長野県	野尻湖	124	0	0	-
長野県	木崎湖	70	0	0	-
長野県	諏訪湖	106	0	0	-
長野県	松原湖	15	0	0	-
茨城県	霞ヶ浦	100	0	0	-
山梨県	河口湖	71	0	0	-
山梨県	精進湖	102	0	0	-
山梨県	山中湖	113	0	0	-
山梨県	西湖	75	0	0	-
千葉県	高滝湖	77	0	0	-
神奈川県	芦ノ湖	214	0	0	-
滋賀県	琵琶湖	33	100	32.39	1-79
鳥取県	湖山池	111	2.7	1.33	0-2

1)Outomo (2003) Table.2a,2bによる

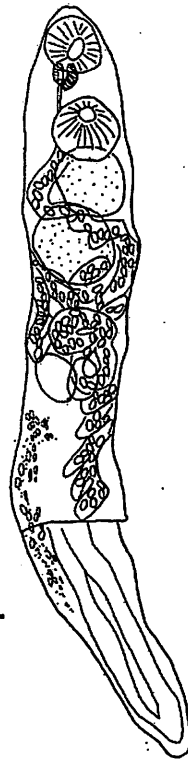
別添表5. 日本の湖沼におけるワカサギに寄生する鉤頭虫類の出現状況

都道府県名	湖沼名	N	寄生率 (%)	平均寄生数	レンジ
北海道	網走湖 ¹⁾	174	0	0	-
北海道	湧沸湖	101	0	0	-
北海道	塘路湖	99	0	0	-
北海道	阿寒湖	108	0	0	-
北海道	洞爺湖	36	0	0	-
北海道	蓴菜沼	20	0	0	-
青森県	鷹架沼	31	0	0	-
青森県	小川原湖	105	0	0	-
青森県	牛瀉沼	31	0	0	-
青森県	廻堰大溜池	41	0	0	-
青森県	越口の池	102	0	0	-
青森県	王池	128	0	0	-
青森県	二ツ目の池	39	0	0	-
青森県	八景の池	38	0	0	-
青森県/秋田県	十和田湖	105	0	0	-
秋田県	八郎瀉	74	0	0	-
群馬県	赤城大沼	104	0	0	-
長野県	野尻湖	124	0	0	-
長野県	木崎湖	70	0	0	-
長野県	諏訪湖	106	0	0	-
長野県	松原湖	15	0	0	-
茨城県	霞ヶ浦	100	0	0	-
山梨県	河口湖	71	0	0	-
山梨県	精進湖	102	0	0	-
山梨県	山中湖	113	0	0	-
山梨県	西湖	75	0	0	-
千葉県	高滝湖	77	0	0	-
神奈川県	芦ノ湖	214	0	0	-
滋賀県	琵琶湖	33	45.45	5.13	0-13
鳥取県	湖山池	111	2.7	1	0-1

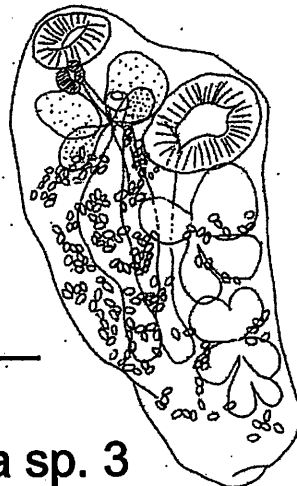
1)Ohtomo (2003) Table.3による



Digenea sp. 1



Digenea sp. 2



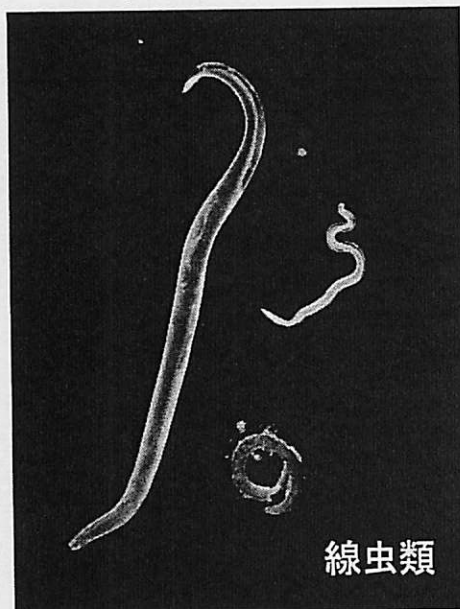
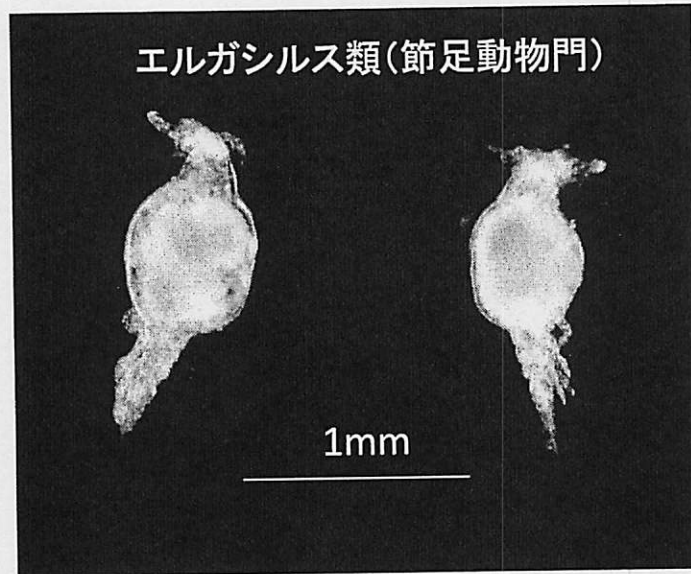
Digenea sp. 3

別添図1. ワカサギから確認された二生吸虫類1-3
スケールはすべて100µm



Pseudophyllidea sp.

別添図2. ワカサギから確認された葉目条虫類の1種
スケールは500 μ m



別添図3. ワカサギから確認されたエルガシルス類, 線虫類および鉤頭虫類の写真.