

Muzaffar and Jones 論文で扱われたウミスズメ科の病原体 (解説)

高野 結衣*・浅川 満彦*

A commentary on the review of parasites of the auks (Alcidae) by Muzaffar and Jones

Yui TAKANO* and Mitsuhiro ASAKAWA*
(Accepted 1 December 2015)

はじめに

ウミスズメ科鳥類には稀少種が多く、特に、北海道では官民挙げての緊急的な保護施策対象種が包含される。このような背景から、本紹介者が運営する野生動物医学センター WAMC にも、2004 年の創設以来、油汚染や混獲などに起因する衰弱/斃死個体がたびたび搬入されてきた。依頼数が増加するにつれ、施設運営の危機管理上、これら鳥類が保有すると考えられる病原体について、予め、把握する必要性が生じ、関連文献を渉猟した。奇しくも、WAMC 創設時と同年に優れた Muzaffar and Jones の総説 [1] が刊行されていたことを知った。収載された最古の報告は 1899 年にまで遡る程、膨大なもので、刊行後、10 年以上たった現在でも、追隨するものが見当たらず、その価値は失ってはいない。そこで、今回、その概要を紹介し、特に、生態学や鳥類学など非獣医系の学問に基盤を置くウミスズメ科を保全される専門家にご理解頂くための一助とした。

Muzaffar and Jones 論文収載病原体の概要紹介

Muzaffar and Jones [1] では、ウイルス、細菌、渦鞭毛藻、アピコンプレックスと微胞子虫、真菌、扁形動物、鉤頭虫、線虫、舌虫、ダニ、ハジラミ、ハエおよびノミの 13 項目を立て解説されていた。これら概要を意識的に紹介する。

ウイルス：ヒメダニ科とマダニ科のマダニ類はウミスズメ科からもしばしば記録され、一般的に、*Ixodes uriae* などのマダニ科は北方地域で、また *Ornithodoros* spp. のヒメダニ科はより温暖な南方地域で、それぞれウイルスの重要なベクターの役割を果たす。

I. uriae はロシアの海鳥コロニーから採集され、さらに北米西または東海岸でも見出されている。ヒメダニ科とマダニ科(ほとんどが *I. uriae*) から、5 科の RNA ウイルス(おもにアルボウイルス科)と 2 科の DNA ウイルスが検出されている。たとえば、Tyuleniy ウイルスを実験感染させたハシブトウミガラス *Uria lomvia* は、病変を伴った致死的中枢神経症状が認められたが、Paramushir/Great Island/Bauline ウイルスでは無症状であった。北極圏低緯度地域に生息するウミガラス成鳥のマダニ類の寄生率は 10% から 45% であるが、雛ではほぼ 100% である。また、雛では寄生数も莫大で、1 羽あたり 1000 個体以上のマダニ類が寄生することもあり、集団巢内で活発なウイルスの相互感染が生じていることが想像された。ウイルスはダニ類体内で海鳥コロニー内の岩陰や土壌(最深約 40 cm)に潜み、越冬をする。そして、ウイルスはダニ体内で 2 年以上生存する。ウイルス血症の鳥は重要な感染源となるが、ウイルスが海鳥類体内で越冬するという証拠は得られていない。

細菌：腸内細菌でもある *Escherichia coli* は、他病原体との混合感染により疾病を惹起することがあるので、その保有状況は注目される。ドイツにおけるウミガラス属 *Uria* spp. の調査では、*E. coli* が約 14% の個体で保菌されていた。*Pasteurella multocida* は慢性/急性の鳥コレラを引き起こしうる細菌で、しばしば致死的で、ウミガラスでも症例報告がある。ドイツでは *Salmonella paratyphi* B のヒトへの感染事例があり、網羅的な疫学調査が実施され、その結果、オオハシウミガラス *Alca torda*、ウミガラス *U. aalge* およびカモメ属 *Larus* spp. の糞からこの細菌が分離された。そのため、これら海

* 〒069-8501 北海道江別市文京台緑町 582 酪農学園大学獣医学群
School of Veterinary Medicine, Rakuno Gakuen University, Ebetsu, Hokkaido, 069-8501 Japan

鳥類が感染源と目されたが、ベルギーのウミガラスに関する同様な調査結果では否定的であった。*Salmonella* の多様な血清型がカモメ類から分離されており、この鳥類の採餌場が感染源であると見なされてきた。カモメ類の成鳥では、*Salmonella* 感染があっても、無症状であるため、この病原体の好適な伝播者となっていることも想像された。これと同様に、ウミスズメ科でも *Salmonella* 感染が生じている可能性はあるが、疫学的にカモメ類ほど重要なものではないであろう。ライム病の病原体 *Borrelia burgdorferi* (広義) は、*Ixodes ricinus-persulcatus* などのマダニ類によって伝播される。この病原体は世界中の *Ixodes* 属などのマダニ科と多種の鳥類・哺乳類とで生活史が営まれている。*Borrelia garinii* [*B. burgdorferi* (広義) に系統的に近いと考えられる細菌] のゲノムが、マダニ類 *Ixodes uriae* とその宿主のウミスズメ科 (ニシツノメドリ *Fratercula arctica* やオオハシウミガラスなど) やその他海鳥類から分離された。おそらく、このマダニ類はこれら海鳥繁殖地で *B. garinii* 維持に必須と考えられている。*B. garinii* は北米やヨーロッパで広く分布し、たとえば、フェロー諸島ではニシツノメドリがレゼルボアと見なされている。ミツユビカモメ *Rissa tridactyla* での調査結果によると、*I. uriae* は生後4日から10日目の雛に吸血を開始するので、この頃が *B. garinii* 分散の機会でもある。*B. garinii* 感染がこれら鳥類に病原性を示すのかどうかは不明である。少なくとも、ヒトへの感染可能性は否定されていない。

渦鞭毛藻類：麻痺性貝中毒 (Paralytic shellfish poisoning, 以下、PSP) は、今日、広汎に発生する疾病で、特に、温暖地域での海鳥大量死の原因となる。PSP の元凶は渦鞭毛藻類である。渦鞭毛藻類 (の毒素) は食物連鎖により濃縮されるので、高次動物ほど危険性が高い。この中毒によるウミスズメの大量死事例やこの藻類 (の毒素) 摂取による採餌行動の減少、繁殖への間接的悪影響、運動機能障害なども知られる。多様な渦鞭毛藻類が PSP に関わるとされるが、これまでのウミスズメ類の致死事例は *Protogonyaulax tamarensis* のみとされている。しかし、概して、有毒藻類のブルーム発生率とその影響は十分に検討されていないので、原因藻類の種名はさらに増える可能性も残されている。

アピコンプレックスと微胞子虫：*Plasmodium* spp. は鳥マラリア症を引き起こす血液原虫であるが、多くの野鳥が健康的な状態でこの原虫を保有し、ウミ

ガラスでもこの属原虫感染が知られる。しかし、この種を除くウミスズメ科では、*Plasmodium* 属含め血液原虫類の保有状況は未調査である。この他のアピコンプレックス類による原虫感染では、ニシツノメドリでは *Eimeria fraterculae* による腎コクシジウム症の症例が、また、ウミガラス (雛) では *Sarcocystis* 属寄生による致死例が報告されている。ツノメドリ *F. corniculata* (雛) で微胞子虫感染致死の一症例以外、ウミスズメ科の微胞子虫類についての詳細はいまだ不明のままである。

真菌：野生下のウミガラスで *Aspergillus* spp. を保有し、また、野外で捕獲したばかりのエトピリカ *F. cirrhata* でも *Aspergillus fumigatus* が不顕性感染していたことが知られる。しかし、いったん、飼育下におかれると多くのウミスズメ科は、ペンギン科と同様、アスペルギルス症を発症し易い。これまでにこの症例報告がある種としてはウミバト *Cephalophus columba*、ウトウ *Cerorhinca monocerata*、ウミガラスで、概して、雛は成鳥よりも感染・発症をし易い。

扁形動物：ウミスズメ科の寄生性動物相において、最も重要な構成要素が扁形動物であり、吸虫類 (二生亜綱) と条虫類 (真正条虫亜綱) が知られる (とりわけ、前者の報告がより多い)。しかし、蠕虫調査対象となるウミスズメ科の種数・個体数件に限られており、今後、調査が進めばより多くの扁形動物が見出される可能性の余地が残されている。

ウミスズメ科から報告されている吸虫はおもに腸管寄生種だが、胆嚢や腎臓を寄生部位にするものもあり、たとえば、*Gymnophallus deliciosus* はニシツノメドリの胆嚢に寄生する。この吸虫は二枚貝を第1あるいは第2中間宿主としているが、他の *Gymnophallus* spp. では多毛類含むほかの動物を中間宿主としており、*Cryptocotyle lingua* では腹足類や魚類をそれぞれ第1、第2中間宿主として利用する。概して、外洋性ウミスズメ科では、吸虫の寄生は比較的稀で、この寄生は、先ほどの述べたような中間宿主の採餌パターンや利用餌資源に起因すると考えられている。しかし、宿主-寄生体関係の系統的な関係を示唆する事例としては、前述の *Gymnophallus* 属のほか、ツメノドリ属と小型ウミスズメ科でのみ寄生する *Pseudogymnophallus* 属が目されている。また、*Renicola* spp. と *Pseudogymnophallus alcae* もウミスズメ類に特化している可能性があるという見解もある。

採餌行動の特殊化、第1・2中間宿主の地理的分布、幼虫セルカリアの移動性などは、ウミスズメ科と吸虫類との宿主-寄生体関係の成立に大きな制限因子として機能すると考えられている。まず、隔絶された海洋島では吸虫寄生はほぼ見当たらない。前述したような中間宿主となる動物は、一般に沿岸域に集中的に生息し、そこが吸虫類感染のセンターとなっているためである。また、中間宿主の個体数変動は、海鳥の採餌パターンにも影響を及ぼし、これが最終的に吸虫の寄生状況に反映する。カモメ類はウミスズメ類に比べ、より多様な餌資源を利用するため、多種多様な吸虫類の宿主となっているが、これら両鳥群共通に寄生する吸虫は、カモメ類のコロニー内で繁殖するウミスズメ類に認められる。この現象は、多くの病原体の保有者でもあるカモメ類から、ウミスズメ類へ二次的な伝播が生じ、感染リスク動物の「片棒」を担がされることを示唆している。

条虫の生活史は、吸虫と類似し、中間宿主を有している。たとえば、*Alcataenia armillaris* の幼虫 *crysticeroid* はオキアミ類 *Thysanoessa inermis* に寄生し、(ウミスズメ類が捕食する)魚類に摂り込まれ、感染準備が成立する。しかし、実際の条虫感染では、餌資源となる魚類の関連性に加え、同所的に存在するカモメ個体群も無視は出来ない。条虫寄生における直接的な病原性は未検討であるが、個体レベルの疾病として顕然化することはほぼ無く、また、これまでの侵淫状況の調査結果を鑑みれば個体群レベルでも無視できよう。

鉤頭虫：鉤頭虫がウミスズメ科に寄生することは希であることから、偶発的であると解されている。*Corynosoma* 属が南極で見出されるが、宿主採餌行動と海洋学的要因がその分布を制限する。*Corynosoma* 属の中間宿主は端脚類でありオキアミ類ではない。そうすると、オキアミ類を好適な餌資源としているウミスズメ科への感染機会を減じることになる。そもそも、鉤頭虫の多くは海産哺乳類を終宿主としているので、畢竟、ウミスズメ科での寄生は稀な現象なのである。

線虫：ウミスズメ科からはヌカカ類媒介性の *Eufilaria lari*, シラミ類媒介性の *Eulimdana* spp. などの記録も散見されるが、*Contraecaecum* spp., *Seuratia shipleyi*, *Stegophorus* spp. などの海産無脊椎動物や魚類を中間宿主(後述「紹介者によるコメント」参照)として利用する線虫種の方が圧倒的に多い。ウミスズメ科における線虫寄生はカモメ類や

他の海鳥と比して低いが、これも特殊化した利用餌資源に起因する。線虫は組織障害や潰瘍などを形成し、たとえば実験的感染させたクロワカモメ *Larus delawarensis* では、*Cosmocephalus obvelatus* の感染幼虫はまず前胃に侵入し、次いで食道に戻り第4期幼虫となる。したがって、親鳥による雛への吐き戻し給餌による感染が考えられる。カモメ類では *C. obvelatus* と *Tetrabothrius* 属条虫などとの混合感染で、相乗効果的な病害を与えることが知られるが、同様なことがウミスズメ類で生じているのかどうかは今後の課題である。

舌虫：舌虫は甲殻類に属す。海鳥寄生の代表的な種 *Reighardia sterna* は魚類を中間宿主とし、南極のカモメ類では繁殖時期にあわせこの感染が成立する。同じようなパターンが北半球分布種 *Reighardia lomviae* でも生じているかも知れない。これら舌虫による病原性としては、寄生部位から肺毛細血管の障害が想定されるので、潜在的な影響を与えているかも知れない。

ダニ：*Ixodes uriae* はウミスズメ科を含め50種以上の海鳥に寄生し、分布域は両半球の重極あるいは温暖域である。好適な宿主種ごとに、このマダニ種の遺伝子ハプロタイプが異なるとされるが、原則としては様々な海鳥を吸血源としている。北極圏での寿命は4年から8年と長い、クローゼー諸島のペンギン類ではたった2年と短い。このマダニ種の幼虫、若虫および成虫は宿主体表で生息し、吸血期間は連続で4日から10日間続く。また、「細菌」の項で述べたように *B. garinii* のベクターでもあり、特に、雛の低成長や致死的效果を引き起こし、その症状は閉眼、頭部の膨化、麻痺などが認められることがある。このマダニ個体群サイズには周期的変動があるが、そのピーク時にはウミスズメ類の繁殖に重大な悪影響を及ぼす危険性が示唆される。

ウモウダニ類は外部寄生生物中、最も多様性に富むグループである。体長は0.3 mmから0.7 mmと微小で、宿主によって捕食されることも無く、宿主皮膚に損傷を与えるような病害も無い。ただ単に羽毛表面、羽枝および羽軸内に生息するだけである。そして、終生、宿主と伴にひっそりとすごす。もし、偶然、宿主から離れた場合、これらダニ類は死滅する。このようにウモウダニ類には疾病論的にほとんど注目されず、むしろ、羽毛残骸、落屑皮膚、脂性分泌物などの汚物を餌資源にする。また、新興的な病原体となるおそれのある真菌胞子や珪藻類も摂取

するため、ウモウダニ類の存在は、むしろ宿主にとっては有益な存在かも知れない。しかし、多数のウモウダニ類が高密度に寄生した場合、一過性皮膚炎や羽を抜くなどの異常行動を惹起することがあるが、このような増加は飼育下に限られている。ウモウダニ類伝播には高密度な海鳥個体群が前提であり、このダニ類が見出されること自体、繁殖コロニーの健全性を間接的に示すことになる。

ウミスズメ科から「*Alloptes* 属」として報告されているコナダニ類の多くは、分類学的再検討が必要である。しかし、比較的信頼性の高い報告としてはオオハシウミガラスとニシツノメドリからの *Alloptes crassipes*、ニシツノメドリからの *Alloptes fraterculae* である。また、家禽疾病的に関連する重要知見としてはニシツノメドリ雛で見出されたワクモ *Dermanyssus gallinae* である。

ハジラミ：ハジラミ類もウミスズメ科の外部寄生虫相において、重要な構成要素となる。この昆虫は一生を宿主体表上で過ごすため、非常に高度な宿主特異性を示す。一宿主個体上で観察されるハジラミ個体数は膨大であるが、肉眼的な印象ほど深刻な病原性を示す証拠は得られていない。それでも、羽毛を餌資源にしているので、羽毛の機能にダメージを与え、全体的に宿主の活動性の低下を引き起こすことは間違い無い。そのため、たとえば、ヒメクロアシサシ *Anous minutus* は *Quadriceps* 属のハジラミ類を駆除するために、高気温であっても、頻繁に日光浴をするほどである。*Quadriceps* 属はウミスズメ科においても、一般的なハジラミ類であるので、ひょっとすると、このような行動をとるかも知れない。また、ハジラミ個体数は季節的変動があり、特に、育雛期における大量寄生は宿主にとっては負担が大きい。さらに、羽繕いが不可能な場所が多いので、雛自体がハジラミ繁殖の好適な場を提供している。

Austromenopon 属はチドリ目でフィラリア類 *Eulimdana* の中間宿主である。また、*Austromenopon* 属は吸血性なので、失血による健康状態の悪化は無視できない。*Quadriceps* と *Saemundsson* 両属は羽毛へのダメージを与え、同時に宿主活動性も低下させているという。羽繕いはハジラミ個体数・分布パターンに影響を及ぼし、これは進化的にウミスズメ科各種の嘴の形状に影響を与えているという仮説もある。

ハエ：ハエ幼虫がニシツノメドリ雛皮下に寄生し、

組織液または血液を餌資源にしていた事例があり、これが細菌などの二次感染も惹起する可能性も指摘された。このようなことをする幼虫としては、従来、クロバエ科が代表的であるが、残念ながら、この事例は分類が不明であった。シラミバエ科 *Icosta americana* がハシプトウミガラスから報告されているが、寄生による直接被害は不明であるとしても、病原体媒介の能力は無視できない。

ノミ：北大西洋産ニシツノメドリから6種のノミが記録されているが、次2種は明らかに偶発的なものである；*Ornithopsylla laetitiae* (好適宿主マックスミズナギドリ *Puffinus puffinus*)、*Spiropsyllus cuniculi* (好適宿主アナウサギ *Oryctolagus cuniculus*)。また、北太平洋地域産ノミ類 *Actenopsylla suavis* が土壌に巣穴を作るアメリカウミスズメ *Ptychoramphus aleuticus* とエトピリカに寄生するが、これも偶発的であるとしている。さらに、ラブラドル地方ニューファンドランド島ギャネット・アイランズ保護区のハシプトウミガラスとニシツノメドリには齧歯類 *Peromyscus maniculatus* 寄生性の *Orchopeas leucopus* の記録があるが、これも本来の宿主-寄生体関係ではない。よって、ノミ類はウミスズメ科本来の寄生虫とは見なせない。

紹介者によるコメント

冒頭述べたように、ウミスズメ科には稀少種が多く、緊急的な保護施策対象種が包含される。ところで、保護活動を行うためには、疾病、中でも感染症に関する情報は不可欠であろう。しかし、医学・獣医学以外の専門家にとって、疾病論の読み込みは必ずしも容易ではない。そこで、今回、Muzaffar and Jones [1] の本文内容の概要のみを意識的に紹介したので、要旨、考察、結論、謝辞、引用文献表および一覧表は割愛されている。もし、詳細をお知りになりたい場合は、原典に直接あたることを推奨したい；2015年10月現在、本論文はネット公開されている (http://www.marineornithology.org/PDF/32_2/32_2_121-146.pdf)。

なお、渦鞭毛藻は原虫類であるが、これに起因する疾病は「感染症」ではなく、中毒である。Muzaffar and Jones [1] の原題で infectious diseases などとなっていなかったのは、このためであろう。また、項「アピコンプレックス類と微胞子虫類」では、微胞子虫類を分類不明とされていたが、現在は、真菌に含まれる考えが主流なので、もし、改訂版が出版される場合は項「真菌」に移行した方が望ましいので

あろう。蠕虫に関しては、明らかに待機宿主であるものを中間宿主として記されていた部分が散見されたが、今回、意識するにあたり、誤解がないように配慮した。

引用文献

1. Muzaffar, S. B., Jones, I. L. 2004. Parasites and diseases of the auks (Alcidae) of the World and their ecology — a review. *Marine Ornithol*, 32: 121-146.

要約

ウミスズメ科鳥類には稀少種が多く、緊急的な保

護施策対象種が包含される。保護活動を行う基盤としては、病原体に関する情報が不可欠で、たとえば、2004年に刊行された Muzaffar and Jones の総説論文は有益であった。そこで、その論文で扱われた「ウイルス、細菌、渦鞭毛藻、アピコンプレックスと微孢子虫、真菌、扁形動物、鉤頭虫、線虫、舌虫、ダニ、昆虫」の項目で紹介された内容の概要を紹介した。

キーワード：ウミスズメ科, 病原体, 疾病, Muzaffar and Jones

Summary

An understanding of the infectious agents responsible for diseases of the auks (Alcidae) is an essential conservation tool. Hence, a review of parasites including viruses, bacteria, dinoflagellates, protozoans, fungi, platyhelminths, acanthocephalans, nematodes, pentastomids, acari and insects of the avian group published by Muzaffar and Jones in 2004 was interpreted in Japanese language.