特集：海の野生動物医学 —海棲哺乳類における獣医学の役割—

第5回日本野生動物医学会大会 シンポジウム 1999年7月3日 大阪府立大学学術交流会館

海棲哺乳類の寄生虫研究

倉持 利明

国立科学博物館動物研究部 〒169-0073 東京都新宿区百人町3-23-1

Parasitological Studies on Marine Mammals

Toshiaki KURAMOCHI

Department of Zoology, National Science Museum, 3-23-1, Hyakunin-cho, Shinjuku-ku, Tokyo 169-0073, Japan

ABSTRACT. Significance of parasitology on marine mammal studies was summarized based on several aspects, i.e. faunal studies on parasites, utility of parasites as biological indicators and the pathobiology of parasitic diseases. Faunal studies on parasites are of an essential of marine mammal parasitology. Comparing the data with those from the different waters, not only distribution and host range of parasites will be understood, but also a useful biological indicator may possibly be found out. Many works have been accumulated from the world seas to date, however faunal studies have not yet been completed, especially in the waters around Japan. Extensive standing surveys will be needed to list parasites of marine mammals of Japan. Parasites have been used as biological indicators to mainly analyze stock structure, in several aquatic organisms including marine mammals. The life cycles of parasites are restricted by the biological characteristics of the hosts, which are often exhibited by parasites. However, the information on the life cycles of marine parasites is quite limited. The role of parasites as pathogens in the natural mortality and stranding of marine mammals is an unavoidable discussion. Many pathological changes derived from the parasite infestations have been reported and several parasites were pointed to be fatal pathogens. Digeneans of the genus *Nasitrema*, reside in the cranial sinus of small cetaceans, are of the examples that are thought to cause of death and stranding.

Key Words : marine mammals, parasite fauna, biological indicator, pathogen, stranding

Jpn. J. Zoo Wildl. Med. 5(1) : 27-36, 2000

はじめに

寄生虫の生活史はその種固有の宿主により様々な程度に制限されており、また特に中間宿主や待機宿主を有する寄生虫では宿主動物の生息環境、生態系に強く依存している。したがって寄生虫相やある寄生虫の寄生状態に地理的変異が認められた場合、これが宿主動物の系群構造や移動、食性、系統などを論ずる上で有効な手がかりが得られることがある。そのためには寄生虫の寄生率や寄生数、それらの季節変動、年変動、寄生虫の発育ステージ、さらに宿主動物の性や年齢との関係など宿主-寄生体関係を網羅した詳

細な寄生虫相研究が必要となるが、これは海棲哺乳動物などの野生動物を対象に寄生虫研究を行う際に欠かせないアプローチである。また野生動物の自然死亡における寄生虫の役割を考えることは避けられない。そのためには詳細な病理学的検索が要求され、時には捕獲、混獲など人為的な原因で死亡した個体との比較も必要となる。

海棲哺乳類研究における寄生虫学は、上に述べた理由から古くから重要視されてきた。旧ソビエト連邦をはじめとした各国の研究者による膨大な研究成果が蓄積され、比較的早い時期に集大成された[1,2]。しかしその後の研究で、多くの新種や新たな宿主の報告が相次いでおり、常にこれ

らの情報を収集し、整理する必要がある。また海棲哺乳類のストランディングにおける寄生虫の役割については古くから論議されており、国立科学博物館で行っているストランディング調査においても寄生虫調査は重要な位置を占めている。本稿では海棲哺乳類研究における寄生虫学的重要性について、寄生虫相の研究、生物指標としての寄生虫研究、そして病原生物としての寄生虫という3つの柱に基づきこれまでの研究を紹介し、概説することにする。

寄生虫相の研究

海棲哺乳類の寄生虫研究において基盤を成すものは、対象動物の対象海域における寄生虫相を把握することにあると考えている。すでに述べたとおり、詳細な寄生虫相の研究、すなわち各地域における宿主動物ごとの寄生虫相を宿主の生物学的情報を含めて記載、報告して行くことは寄生虫の分布、宿主範囲等を知る上で、また次に述べる生物指標との関連からきわめて重要である。最近では膨大な労力によるストランディング調査と、宿主側の多様な生物学的データに基づく優れた報告が散見されるようになった[3-5]。イギリスのイングランドとウェールズの海岸にストランディングした鯨類13種311頭から23種の寄生虫が報告され[3]、スペイン大西洋岸の8種80頭から14種が[4]、さらにカリブ海の16種47頭から16種が報告された[5]。これらには多くの初記録や新宿主記録が含まれている。また、博物館の所蔵標本の調査結果がその地域の寄生虫相を明確に示す場合もある[6]。日本近海からは18科35属66種(節足動物を除く)の寄生虫が報告されているが[7,8]、これまでに何らかの寄生虫研究が成された宿主動物の種は、日本近海に分布または回遊経路の一部として来遊する海棲哺乳類のうちの約60%にすぎず、寄生虫相研究はいまだ不十分である。現在、ストランディング調査等を通して、日本近海産海棲哺乳類の寄生虫リストの完成を目指している。また一方、わが国が行っているミンククジラ *Balaenoptera acutorostrata* 捕獲調査により、北太平洋産ミンククジラの寄生虫相が明らかになった[9]。

表1にDaileyとBrownellによる海棲哺乳類の寄生虫リスト[10]以降の寄生虫相研究を列記し(日本近海のものを除く)、可能な限り新種や新宿主記録を網羅した。また鰐脚類の胃内線虫と寄生性節足動物については、小西による優れた総説[11]があるので合わせて参照されたい。

生物指標としての寄生虫研究

寄生虫を指標に用いた系群構造解析などの研究が、鯨類を含む水棲動物において数多く行われてきた[66-70]。鯨類ではハンドウイルカ *Tursiops truncatus* の沿岸と沖合の系統群が、北米の太平洋側では *Phyllobothrium* および *Monorygma* (条虫綱)、大西洋側では *Braunina* (二生綱) の寄生状態により区別されることが知られており[71,72]、イシイルカ *Phocoenoides dalli* ではベーリング海、北部北太平洋、オホーツク海の系統群で *Phyllobothrium* の寄生状態が異なる[73,74]。一方、ファロー諸島周辺に來遊するヒレナガゴンドウ *Globicephala melas* には、群単位で季節的な棲み分けが見られることが寄生虫を用いて示された[75]。筆者と共同研究者らは、イシイルカにおける *Nasitrema dalli* (二生綱) の寄生が日本沿岸の系統群、すなわちイシイルカ型のイシイルカからなる日本海-オホーツク海系統群とリクゼンイルカ型からなる太平洋沿岸の系統群のみに限られ、北太平洋沖合、およびベーリング海の系統群では全く寄生がないことを見いだした(未発表)。このように寄生虫は、海棲哺乳類の系群識別や群構造解析の指標として有効であることが示されてきた。また先に述べたように、中間宿主を必要とする寄生虫は、その生活史が生態系に強く依存している。つまり寄生虫は生態系を形成する食物連鎖を介して終宿主に運ばれてくることになる。そこで特定の寄生虫が終宿主に至る伝達経路をたどることにより、寄生虫を指標とした生態系研究、大まかに言えば終宿主の摂餌量推定などが可能と考え研究を開始した。ただしこの場合、寄生虫の生活史が解明されていることが必須であるが、海洋性寄生虫の生活史研究はその困難さからきわめて不十分である。海棲哺乳類寄生のものでその生活史が詳細に研究されているのは鯨類の胃内線虫として知られる *Anisakis simplex* [76,77]、オットセイ *Callorhinus ursinus* をはじめとした鰐脚類の鉤虫 *Uncinaria lucasi* (線虫綱)[78]にとどまる。筆者も共同研究者らとともに前述の *N. dalli* の中間宿主解明に向けて研究を行っている。

病原生物としての寄生虫

寄生虫によりもたらされた病理学的変化に関する報告は数多くあるが、その中で寄生虫が宿主動物の死亡やストラ

海棲哺乳類の寄生虫研究

表1 寄生虫相が報告された海棲哺乳類とその調査地(学名は省略)

宿 主	調査地
■クジラ目	
ヒゲクジラ亜目	
ホッキョククジラ	バロー(アラスカ) [12,13]
シロナガスクジラ	セントローレンス(カナダ) [14], 世界各地からの報告に基づくリスト [15]
ナガスクジラ	イングランド・ウェールズ(イギリス) [3], スペイン大西洋岸 [17]
イワクジラ	南極海 [18]
ミンククジラ	イングランド・ウェールズ(イギリス) [3], フランス [6], 南極海 [18]
ザトウクジラ	カリブ海 [5]
コククジラ	オレゴン [19]
ハクジラ亜目	
マッコウクジラ	イングランド・ウェールズ(イギリス) [3], 地中海 [20], カリブ海 [5]
コマッコウ	スペイン大西洋岸 [17], フランス [6], カリブ海 [5]
オガワコマッコウ	ミシシッピー [21], カリブ海 [5]
シロイルカ	セントローレンス(カナダ) [22], マッケンジー川(カナダ) [23]
アカボウクジラ	地中海 [24], フランス [6], カリブ海 [5]
コブハクジラ	イングランド・ウェールズ(イギリス) [3], カリブ海 [5]
ヨーロッパオウギハクジラ	イングランド, ウェールズ(イギリス) [3]
ヒガシアメリカオウギハクジラ	カリブ海 [5]
ヒモハクジラ	南アフリカ [24]
シャチ	イングランド・ウェールズ(イギリス) [3]
ヒレナガゴンドウ	イングランド・ウェールズ(イギリス) [3], フランス [6], スペイン大西洋岸 [17], ファロー島 [25]
オキゴンドウ	カリブ海 [5]
ユメゴンドウ	フロリダ [26], カリブ海 [5]
カズハゴンドウ	モレトン島(オーストラリア) [27], カリブ海 [5]
コビトイルカ	リオデジャネイロ(ブラジル) [28]
シワハイルカ	メキシコ湾 [29], カリブ海 [5]
カマイルカ	カリフォルニア [30]
ハナジロカマイルカ	イングランド・ウェールズ(イギリス) [3], フランス [6]
タイセイヨウカマイルカ	イングランド・ウェールズ(イギリス) [3], フランス [6], メーン [31]
ハナゴンドウ	スペイン大西洋岸 [17], フランス [6], 地中海 [24,32], カリブ海 [5], オレゴン [19]
ハンドウイルカ	イングランド・ウェールズ(イギリス) [3], スペイン大西洋岸 [17], リオデジャネイロ(ブラジル) [28], ニュージーランド [33]
タイセイヨウマダライルカ	カリブ海 [5]
スジイルカ	スペイン大西洋岸 [17], イングランド・ウェールズ(イギリス) [3], フランス [6], オレゴン [19], カリフォルニア [30]
マイルカ	スペイン大西洋岸 [17], イングランド, ウェールズ(イギリス) [3], フランス [6], オリゴン [19], カリフォルニア [30]
サラワクイルカ	フランス [6], カリブ海 [5], ビクトリア(オーストラリア) [34]
セミイルカ	カリフォルニア [30]
ハラジロイルカ	チリ [35,36,37,38]
イシイルカ	カリフォルニア [30,39], 北西北太平洋 [40]
ネズミイルカ	スペイン大西洋岸 [17], イングランド・ウェールズ(イギリス) [3], フランス [6], バルト海 [41], オレゴン [19], ニューファンドランド(カナダ) [42]
コハリイルカ	チリ [43,38]
■海牛目	
アメリカマナティー	プエルトリコ [44], ドミニカ [45], フロリダ [46]
ジュゴン	パプアニューギニア [47], スラウェジ [48], フィリピン [49]

表 1(つづき)

宿 主	調査地
■食肉目	
鰭脚亜目	
トド	アラスカ湾・ベーリング海 [50], オレゴン [51], カリフォルニア [52]
カリフォルニアアシカ	オレゴン [51], カリフォルニア [52]
フェルナンデスオットセイ	ファンフェルナンデス諸島(チリ) [53]
アナンキョクオットセイ	ジョージ島(大西洋) [54]
ゼニガタアザラシ	ニューファンドランド・ラブラドル [55], ホルマン(カナダ) [56], カナダ大西洋岸 [57], アイスランド [26]
ゴマフアザラシ	ベーリング海 [58]
ワモンアザラシ	ニューファンドランド・ラブラドル [55], ホルマン(カナダ) [56], ケベック [59], カナダ大西洋岸 [57]
タテゴトアザラシ	ホルマン(カナダ) [15], セントローレンス湾 [60], カナダ大西洋岸 [57]
クラカケアザラシ	ベーリング海 [61]
ハイイロアザラシ	ニューファンドランド・ラブラドル [55], ホルマン(カナダ) [56], セントローレンス湾 [60]
アゴヒゲアザラシ	ニューファンドランド・ラブラドル [55], ホルマン(カナダ) [56]
ズキンアザラシ	ニューファンドランド・ラブラドル [55], カナダ大西洋岸 [57]
キタゾウアザラシ	オレゴン [51]
ミナミゾウアザラシ	南シェトランド諸島(南極海) [62,63]
カニクイアザラシ	南シェトランド諸島(南極海) [62,63,64]
ヒョウアザラシ	南シェトランド諸島(南極海) [62,63,64]
ウェッデルアザラシ	南シェトランド諸島(南極海) [62,63,64]
裂脚亜目	
ラッコ	プリンスウィリアム海峡(アラスカ) [65]

ンディングに大きく関与したとされるものを表2に示した。

海棲哺乳類における原虫類(原生生物)の研究はこれからの分野であるが、ハンドウイルカから *Toxoplasma gondii* が検出された症例 [79] を含め、胞子虫類による死亡例が報告されている [80,81]。ハンドウイルカの鼻孔粘液からしばしば検出される胞子虫が、肺炎の重篤化に関与した例が示されている [82]。また最近、むしろ公衆衛生の立場からの重要性が高いが、カナダの鰭脚類から *Giardia* sp. のシストが見いだされた [83,84]。

ハクジラ類の頭蓋骨の腹面、翼状骨周辺から耳胞骨を納める耳胞骨腔周辺の腔所は頭蓋洞と呼ばれ、二生類や線虫類の寄生部位として重要である。その一つである *Nasitrema* 属(二生類)は病原としての報告が多く、南日本で見られた4例の集団ストランディングでは本属虫体による聴神経障害が報告されている [85-87]。これらの著者らは、神経障害は二生類による直接破壊であり [87], 神経障

害によるエコーロケーションの失墜がストランディングの要因になると考えている。また飼育下のハンドウイルカでは、*Nasitrema* 属の寄生による平衡感覚障害が報告されている [88]。一方、イルカ類の単独ストランディングでは本属二生類が脳内から見いだされており、脳炎、膿瘍などの病変が報告されている [30,89,90,91]。これらのいずれにおいても、ストランディング個体ではない健常な個体、つまり人為的な原因で死亡した個体との比較対照が必要となるが、マイルカ *Delphinus delphis* における虫体の脳内侵入と脳病変の発現については、東太平洋のマグロ巻き網で混獲された個体の調査結果がある [92]。すなわち、混獲個体18頭における *Nasitrema* sp. の寄生率は89%であったが脳内病変は見つからず [92]、一方近隣の海岸でのストランディング個体30頭では寄生率はほぼ同様の97%であったが、病変検出率は89%であった [89]。この比較から本属虫体の脳内侵入と単独ストランディングの関係はおそらく明瞭であろう。

海棲哺乳類の寄生虫研究

表 2 海棲哺乳類に見られる各種寄生虫症と病変

寄生虫	病 変	宿主 [文献] (学名は省略)
原生生物		
<i>Eimeria phocae</i>	急性出血性壊死性腸炎	ゼニガタアザラシ [80]
<i>Sarcocystis neurona</i> 様の原虫	髄膜脳炎	ゼニガタアザラシ [81]
<i>Toxoplasma gondii</i>	間質性肺炎, 副腎壊死, 心筋壊死, リンパ壊死	ハンドウイルカ [79]
<i>Holotricha</i> sp.	化膿性出血性肺炎	ハンドウイルカ [82]
扁形動物		
<i>Nasitrema gondo</i> , <i>Nasirema</i> sp.	寄生虫性第 8 脳神経障害	コビレゴンドウ [85], オキゴンドウ [85], カズハゴンドウ [86], ハナゴンドウ [87]
<i>Nasitrema</i> sp.	脳内侵入, 脳炎, 膿瘍形成	カマイルカ・マイルカ・セミイルカ [30,89,90], イシイルカ [30,89], スジイルカ [91]
<i>Hunterotrema caballeroi</i> ?	虫卵による脳壊死	アマゾンカワイルカ [82]
線形動物		
<i>Uncinaria lucasi</i> , <i>Uncinaria</i> spp.	腸管粘膜出血による貧血, 粘膜破壊による呼吸障害	キタオットセイ [92,93], カリフォルニアアシカ [93]
<i>Otostrongylus circumlitus</i>	肺炎	トド [51]
<i>Otostrongylus</i> sp.	血管炎が DIC を誘発	キタゾウアザラシ [95]
<i>Pseudalius inflexus</i>	肺炎	ゼニガタアザラシ [90]
	壊死性血栓性血管炎, 増殖性動脈炎, 肺動脈瘤	ネズミイルカ [3]
<i>Halocercus invaginatus</i>	肺炎	ネズミイルカ [19]
<i>Pharurus pallasii</i>	動脈瘤破裂	シロイルカ [97]
<i>Stenurus ovatus</i>	気管支肺炎	サラワクイルカ [34]
<i>Parafilaroides decorus</i> , <i>Parafilaroides</i> sp.	肺炎	トド・キタゾウアザラシ [51], カリフォルニアアシカ [90]
<i>Anisakis simplex</i>	穿孔性胃潰瘍, 出血	マイルカ [89], ネズミイルカ [6,98]
<i>Contraecum osculatum</i> , <i>Pseudoterranova decipiens</i>	粘膜剝離, 出血	ゼニガタアザラシ [99]
<i>Contraecum</i> sp.	穿孔性胃潰瘍, 腹膜炎	ゼニガタアザラシ, キタゾウアザラシ [90]
<i>Dipetalonema</i> sp.	心臓糸状虫症	ゼニガタアザラシ [90]
<i>Crassicauda boopis</i>	鬱血性腎不全	ナガスクジラ [100]
<i>Crassicauda grampicola</i>	化膿性翼状骨洞炎	ハナゴンドウ [19]
<i>Crassicauda</i> sp.	鼓室骨損傷, 脳病変	カマイルカ [89,101]
	翼状骨の浸食	マダライルカ [102]
鉤頭動物		
<i>Bolbosoma capitatum</i>	出血性腸炎, 漿膜炎, 貧血	オキゴンドウ [104]
<i>Corynosoma strumosum</i>	上皮剝離, カタル性炎	ゼニガタアザラシ [99]
<i>Polymorphus kenti</i>	穿孔性壊死性潰瘍	ラッコ [105]

線虫類では繁殖地におけるオットセイの初期減耗に *Uncinaria lucasi* が大きく関わっている [92,93]。新生仔に経乳感染した幼虫は消化管内で 14 日で成虫になるが, 同時にそのころ消化管からの排虫が始まる [94]。成虫の病原性は高く, 多数寄生を受けた新生仔は死亡するが, 生後 1 週間

が宿主および寄生虫の生き残りにおいて重要である [94]。肺虫の各種は鯨類, 鰭脚類において肺炎を中心とした疾患に関わっている。キタゾウアザラシ *Mirounga angustirostris* では *Otostrongylus circumlitus* に由来する血管炎が播種性血管内凝固 (DIC) を引き起こした症例があり [95],

シロイルカ *Delphinapterus lucas* では *Halocercus monoceris* が幼獣の死亡に関与するとされる[22]。また同じシロイルカで *Pharurus pallasii* が脳脊髄液から見いだされた症例がある[96]。胃内線虫による穿孔性胃潰瘍から腹膜炎に至った症例がイルカ類、鰭脚類に見られ[6,89,90,98]、筆者と共同研究者らも最近、ハナゴンドウ *Grampus griseus* における同様の症例に遭遇した(未発表)。 *Crassicauda* 属の線虫は前述の *Nasitrema* 同様、ハクジラ類の頭蓋洞に寄生し骨損傷を引き起こす[19,89,101,102]。また *C. grampicola* はタイセイヨウカマイルカ *Lagenorhynchus acutus* の乳腺に寄生し、寄生性乳房炎による乳腺組織の破壊、その結果起こる乳汁の生産低下が個体群の生産低下につながると言われている[103]。

鉤頭虫類(鉤頭動物)の腸壁咬着による病変は、壊死性、カタル性炎が中心で[99,104]、加えて肉芽腫形成がミンククジラできわめて普通に見られることが報告されている[106]。

おわりに

以上述べたように、海棲哺乳類研究における寄生虫学は、寄生虫そのものの研究に留まることなく、宿主動物の生物学的情報や宿主個体群の消長に関わる情報をも含んでいる。また一方、寄生虫の生活史研究は大きく遅れてしまった分野である。これらの寄生虫学的方法や問題点は、海棲哺乳類だけでなく野生動物全般に共通することと思う。野生動物をテーマに研究をする読者にとって、多少なりとも参考になれば幸いである。

要 約

海棲哺乳類研究における寄生虫学の意義について、寄生虫相研究、生物指標としての寄生虫研究、病原生物としての寄生虫という3つの柱に基づきこれまでの研究を概説した。寄生虫相研究は海棲哺乳類の寄生虫研究における基盤であり、寄生虫を生物指標として利用する上でも重要である。世界各地から膨大な研究が蓄積されているが、特に日本近海に生息する海棲哺乳類の寄生虫相研究は未だ不十分で、今後ストランディング調査等を通して解明して行かななくてはならない。寄生虫を生物指標として用いることが、水棲動物の系群構造解析などに有効なことがあり、海棲哺乳類においても系群識別や群の棲み分けなどいくつかの研究

例がある。寄生虫の生活史は宿主動物により制限されており、そのため宿主動物の生物学的特徴が寄生虫により表現されることがあるからである。しかし一方、海洋性寄生虫においてはその生活史研究がおおいに遅れているのが現状である。海棲哺乳類のストランディングや自然死亡と寄生虫症との関係は重要である。ハクジラ類の頭蓋洞に寄生する二生類などをはじめとした、いくつかの寄生虫の関与が指摘されている。

キーワード: 海棲哺乳類, 寄生虫相, 生物指標, 病原生物, ストランディング

引用文献

1. Delyamure SL. 1955. Helminthofauna of marine mammals (ecology and phylogeny). (Skrjabin KI ed.) Academy of Science USSR. (Translated by the Israel Program for Scientific Translations). pp. 1-552. National Technical Information Service, U.S. Department of Commerce, Springfield.
2. Klumov SK. 1963. Food and helminth fauna of whalebone whales (Mystacoceti) in the main whaling regions of the world. *Trudy Inst Okeanol* 71: 94-194 (in Russian).
3. Gibson DI, Harris EA, Bray RA, Jepson PD, Kuiken T, Baker T, Simpson VR. 1998. A survey of the helminth parasites of cetaceans stranded on the coast of England and Wales during the period 1990-1994. *J Zool* 244: 563-574.
4. Abollo E, Lpez A, Gestal C, Benavente P, Pascual S. 1998. Macroparasites on cetaceans stranded on the northwestern Spanish Atlantic coast. *Dis Aquat Org* 32: 227-231.
5. Mignucci-Giannoni AA, Hoberg EP, Siegel-Causey D, Williams EH Jr. 1998. Metazoan parasites and other symbionts of cetaceans in the Caribbean. *J Parasitol* 84: 939-946.
6. Raga JA, Petter AJ, Duguy R. 1987. Catalogue of parasite of Cetacea in the Oceanographic Museum at La Rochelle. *Bull Mus natn Hist nat Paris 4^{esr}* 9: 159-168 (in French).
7. 倉持利明. 1999. II 9. 海産哺乳類の寄生蠕虫相. 日本における寄生虫学の研究 6(大島正満, 亀谷 了, 林 滋生監修), pp.121-128. 目黒寄生虫館, 東京.
8. 長谷川英男. 1988. 沖縄産ジュゴン *Dugong dugon* にみられた *Parajuradinia halicoris* (Owen, 1833) (線虫綱: 蛔虫科). 沖縄生物学会誌 26: 23-25.
9. Araki J, Kuramochi T, Machida M, Nagasawa K, Uchida A. 1997. A note on the parasite fauna of the western North Pacific minke whale (*Balaenoptera acutorostrata*). *Rep Int Whal Commn* 47: 565-567.
10. Dailey MD, Brownell RL Jr. 1972. A checklist of marine mammal parasites. In *Mammals of the Sea. Biology and Medicine* (Ridgway SH ed.), pp. 528-589. Charles C. Thomas, Springfield.
11. 小西健志. 1999. 5章 鰭脚類の寄生虫. トドの回遊生態と保全(大泰司

海棲哺乳類の寄生虫研究

- 紀之,和田一雄編著), pp. 123-162. 東海大学出版会, 東京.
12. Heckmann RA, Jensen LA, Warnock RG, Coleman B. 1987. Parasites of the bowhead whale, *Balaena mysticetus*. *Great Basin Naturalist* 47: 355-372.
 13. Shults LM. 1979. *Ogmogaster antarcticus* Johnston, 1931 (Trematoda: Notocotylidae) from the bowhead whale, *Balaena mysticetus* L., at Barrow, Alaska. *Can J Zool* 57:1347-1348.
 14. Measures LN. 1992. *Bolbosoma turbinella* (Acanthocephala) in a blue whale, *Balaenoptera musculus*, stranded in the St. Lawrence estuary, Quebec. *J Helminthol Soc Wash* 59: 206-211.
 15. Measures, LN. 1993. Annotated list of metazoan parasites reported from the blue whale, *Balaenoptera musculus*. *J Helminthol Soc Wash* 60: 62-66.
 16. Malatesta T, Frati R, Cerioni S, Agrimi U, Guardo G. 1998. *Ogmogaster antarcticus* Johnston, 1931 (Digenea: Notocotylidae) in *Balaenoptera physalus* (L.): first record in the Mediterranean Sea. *Syst Parasitol* 40: 63-66.
 17. Raga JA, Aguilar A, Fernandez JP, Abril E. 1986. The parasite fauna of *Balaenoptera physalus* (L., 1758) (Cetacea: Balaenopteridae) from the Atlantic Coasts of Spain. II. The presence of *Anisakis simplex* (Rudolphi, 1809, det. Krabbe, 1878) (Nematoda: Ascaridoidea). *Rev Ibér Parasitol* 46: 403-408 (in Spanish).
 18. Dailey MD, Vogelbein WK. 1991. Parasite fauna of three species of Antarctic whales with reference to their use as potential stock indicators. *Fish Bull* 89: 355-365.
 19. Dailey MD, Stroud R. 1978. Parasites and associated pathology observed in cetaceans stranded along the Oregon Coast. *J Wildl Dis* 14: 503-511.
 20. Raga JA, Carbonell E, Raduán MA. 1982. Incidence of parasites in various cetaceans from the Spanish Mediterranean Coast. *Mem Mus Mar* 2: 1-11 (in Spanish).
 21. Gunter G, Overstreet R. 1974. Cetacean notes. I. Sei and rorqual whales on the Mississippi coast, a correction. II. A dwarf sperm whale in Mississippi Sound and its helminth parasites. *Gulf Res Rep* 4: 179-481.
 22. Measures LN, Bêland P, Martineau D, Guise S de. 1995. Helminths of an endangered population of Belugas, *Delphinapterus leucas*, in the St. Lawrence estuary, Canada. *Can J Zool* 73: 1402-1409.
 23. Wazura KW, Strong JT, Glenn CL, Bush AO. 1986. Helminths of the beluga whale (*Delphinaptera leucas*) from the Mackenzie River Delta, Northwest Territories. *J Wildl Dis* 22:440-442.
 24. Paggi L, Nascetti G, Webb SC, Mattiucci S, Cianchi R, Bulini L. 1998. A new species of *Anisakis* Dujardin, 1845 (Nematoda, Anisakidae) from beaked whales (Ziphiidae): all-ozyme and morphological evidence. *Syst Parasitol* 40: 161-174.
 25. Balbuena JA, Raga JA. 1993. Intestinal helminth communities of the long-finned pilot whale (*Globicephala melas*) off the Faroe Islands. *Parasitology* 106: 372-333.
 26. Conti JA, Frohlich RK. 1984. Gastrointestinal parasitism in pygmy killer whales. *Proc Helminthol Soc Wash* 51: 364-365.
 27. Cannon LRG. 1977. Some aspects of the biology of *Peponocephala electra* (Cetacea: Delphinidae). II. Parasites. *Aust J Marine Fresh Res* 28: 717-722.
 28. Santos CP, Rohde K, Ramos R, Beneditto AP di, Capistrano L. 1996. Helminths of cetaceans on the Southeastern Coast of Brazil. *J Helminthol Soc Wash* 63: 149-152.
 29. Forrester DJ, Robertson WD. 1975. Helminths of rough-toothed dolphins, *Steno bredanensis* Lesson 1828, from Florida waters. *J Parasitol* 61: 922.
 30. Dailey MD, Walker WA. 1978. Parasitism as a factor (?) in single stranding of southern California cetaceans. *J Parasitol* 64: 593-596.
 31. Beverley-Burton M. 1978. Helminths of the alimentary tract from a stranded herd of the Atlantic white-sided dolphin, *Lagenorhynchus acutus*. *J Fish Res Board Can* 35: 1356-1359.
 32. Troncone A, Zizzo N, Colella G, Perillo A, Manfredi MT. 1994. Parasitoses of dolphins. Prevalence of parasitic infections in stranded dolphins. *Obiettivi Documenti Veterinari* 15: 34-44 (in Italian).
 33. Bowie JY. 1984. Parasites from an Atlantic bottle-nose dolphin (*Tursiops truncatus*), and a revised checklist of parasites of this host. *New Zeal J Zool* 11: 395-398.
 34. McColl KA, Obendorf DL. 1982. Helminth parasites and associated pathology in stranded Fraser's dolphins, *Lagenodelphis hosei* (Fraser, 1956). *Aquat Mammals* 9: 30-34.
 35. Oporto J, Torres P. 1989. First record of Pseudoterranova (Nematoda: Anisakidae) from the Chilean dolphin, *Cephalorhynchus eutropia* (Cetacea: Delphinidae). *Boletín Chileno de Parasitol* 44:92-93.
 36. Figueroa L, Puga S. 1990. *Corynosoma cetaceum* Johnston and Best, 1942 (Acanthocephala) in the Chilean dolphin *Cephalorhynchus eutropia* Gray, 1846 (Cetacea: Delphinidae). *Boletín Chileno de Parasitología* 45: 93-95.
 37. Brieve LM, Oporto JA. 1991. Prevalence and intensity of infection by trematodes of the *Nasitrema* genus in the Chilean dolphin *Cephalorhynchus eutropia* (Cetacea: Delphinidae). *Arch Med Vet* 23: 97-100 (in Spanish).
 38. Torres P, Oporto JA, Brieve LM, Escare L. 1992. Gastrointestinal helminths of the cetaceans *Phocoena spinipinnis* (Burmeister, 1865) and *Cephalorhynchus eutropia* (Gray, 1846) from the southern Coast of Chile. *J Wildl Dis* 28: 313-315.
 39. Dailey MD. 1971. Distribution of helminths in the Dall's porpoise (*Phocoenoides dalli* True). *J Parasitol* 57: 1348.
 40. Conlogue GJ, Ogden JA, Foreyt WJ. 1985. Parasites of the Dall's porpoise (*Phocoenoides dalli* True). *J Wildl Dis* 21: 160-166.
 41. Rokicki J, Berland B, Wrblewski J. 1997. Helminths of the harbour porpoise, *Phocoena phocoena* (L.), in the southern Baltic. *Acta Parasitol* 42: 36-39.
 42. Bratley J, Stenson GB. 1995. Helminth parasites of the alimen-

- tary tract of the harbour porpoise, *Phocoena phocoena* (L.) from Newfoundland and Labrador. *J Helminthol Soc Wash* 62: 209-216.
43. Torres P, Cortes P, Oporto JA, Brieva L, Silva R. The occurrence of *Stenurus australis* Tantalean and Saemiento, 1991 (Nematoda: Metastrongyloidea) in the porpoise *Phocoena spinipinnis* (Burmeister, 1865) on the southern coast of Chile. *Mem Inst Osaldo Cruz* 89: 141-143.
 44. Mignucci-Giannoni AA, Beck CA, Montoya-Ospina RA, Williams EH Jr. 1999. Parasites and commensals of the West Indian manatee from Puerto Rico. *J Helminthol Soc Wash* 66:67-69.
 45. Mignucci-Giannoni AA, Williams EH Jr, Toyos-González GM, Pérez-Padilla J, Rodríguez-López MA, Vega-Guerra MB, Ventura-González M. 1999. Helminths from a stranded manatee in the Dominican Republic. *Vet Parasitol* 81: 69-71.
 46. Beck C, Forrester DJ. 1988. Helminths of the Florida manatee, *Trichechus manatus latirostris*, with a discussion and summary of the parasites of sirenian. *J Parasitol* 74: 628-637.
 47. Blair D, Hudson BET. 1992. Population structure of *Lankatrematoides gardneri* (Digenea: Opisthotrematidae) in the pancreas of the dugong (*Dugong dugon*) (Mammalia: Sirenia). *J Parasitol* 78: 1077-1079.
 48. Budiarto IT, Palmieri JR, Imes GD Jr, Allen JF, Lepes MM. 1979. Two species of trematodes causing nasal lesions in dugongs. *J Parasitol* 65:568.
 49. Jueco NL. 1977. The nematode *Paradujardinia halicoris* in the sea cow in the Philippines. *Kalikasan* 6: 257-262.
 50. Shults LM. 1986. Helminth parasites of the Steller sea lion, *Eumetopias jubatus*, in Alaska. *Proc Helminthol Soc Wash* 53: 194-197.
 51. Stroud RK, Dailey MD. 1978. Parasites and associated pathology observed in pinnipeds along the Oregon Coast. *J Wildl Dis* 14: 292-298.
 52. Dailey MD, Hills BL. 1970. A survey of metazoan parasites infecting the California (*Zalophus californianus*) and Steller (*Eumetopias jubatus*) sea lion. *Bull Soc Calif Acad Sci* 69: 126-132.
 53. Sepulveda MS, Alcaíno H. 1993. Helminthological fauna of the Juan Fernandez fur seal, *Arctocephalus philippii* (Peters, 1866). *Parasitologia al Día* 17: 19-24.
 54. Bester MN. 1989. Endoparasites of the subantarctic fur seal *Arctocephalus tropicalis* from Gough Island. *South African J Zool* 24: 363-365.
 55. Bratney J, Stenson GB. 1993. Host specificity and abundance of parasitic nematodes (Ascaridoidae) from the stomachs of five phocid species from Newfoundland and Labrador. *Can J Zool* 71: 2156-2166.
 56. Gosselin JF, Measures LN, Huot J. 1998. Lungworm (Nematoda: Metastrongyloidea) infections in Canadian phocids. *Can J Fish Aquat Sci* 55: 825-834.
 57. Measures LN, Gosselin JF, Bergeron E. 1997. Heartworm, *Acanthocheilonema spirocauda* (Leidy, 1858), infections in Canadian phocid seals. *Can J Fish Aquat Sci* 54: 842-846.
 58. Shults LM. 1982. Helminths of the spotted seal, *Phoca largha*, from the Bering Sea. *J Wildl Dis* 18: 59-62.
 59. Measures LN, Gosselin JF. 1994. Helminth parasites of ringed seal, *Phoca hispida*, from northern Quebec, Canada. *J Helminthol Soc Wash* 61: 240-244.
 60. Marcogliese DJ, Boily F, Hammill MO. 1996. Distribution and abundance of stomach nematodes (Anisakidae) among grey seals (*Halichoerus grypus*) and harp seals (*Phoca groenlandica*) in the Gulf of St. Lawrence. *Can J Fish Aquat Sci* 53: 2829-2836.
 61. Shults LM, Frost KJ. 1988. Helminth parasites of ribbon seals, *Phoca fasciata*, in the Bering Sea and their intermediate hosts. *Proc Helminthol Soc Wash* 55: 68-73.
 62. Zdzitowiecki K. 1984. Redescription of *Corynosoma hamanni* (Linstow, 1892) and description of *C. pseudohamanni* sp. n. (Acanthocephala) from the environs of the South Shetlands (Antarctic). *Acta Parasitol Polonica* 29: 379-393.
 63. Zdzitowiecki K. 1984 b. Some antarctic acanthocephalans of the genus *Corynosoma* parasitizing Pinnipedia, with descriptions of three new species. *Acta Parasitol Polonica* 29: 359-377.
 64. Wojciechowska A, Zdzitowiecki K. 1995. Cestodes of Antarctic seals. *Acta Parasitol Polonica* 40: 123-131.
 65. Margolis L, Groff JM, Johnson SC, McDonald TE, Kent ML, Blaylock RB. 1997. Helminth parasites of sea otters (*Enhydra lutris*) from Prince William Sound, Alaska: comparisons with other populations of sea otters and comments on the origin of their parasites. *J Helminthol Soc Wash* 64: 161-168.
 66. MacKenzie K. 1987. Parasites as indicators of host populations. *Int J Parasitol* 17: 345-352.
 67. 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. サケ・マス孵化研報 43: 53-74.
 68. Pascal S, Hochberg FG. 1996. Marine parasites as biological tags of cephalopod hosts. *Parasitol Today* 12: 324-327.
 69. Nagasawa K, Mori J, Okamura H. 1998. Parasites as biological tags of stocks of neon flying squid (*Ommastrephes bartramii*) in the North Pacific Ocean. In *Contributed Papers to International Symposium on Large Pelagic Squids* (Okutani T ed.), pp. 49-64. Japan Marine Fishery Resources Research Center, Tokyo.
 70. Balbuena JA, Aznar FJ, Fernández M, Raga JA. 1995. Parasite as indicators of social structure and stock identity of marine mammals. In *Whales, Seals, Fish and Men* (Blix AS, Walle L, Ulltang Ø eds.), pp. 133-140. Elsevier, Amsterdam.
 71. Mead JG, Potter CW. 1990. Natural history of bottlenose dolphins along the central Atlantic coast of the United States. In *The Bottlenose Dolphin* (Leatherwood S, Reeves R ed.), pp. 165-195. Academic Press, San Diego.
 72. Walker WA. 1981. Geographical variation in morphology and biology of bottlenose dolphins (*Tursiops*) in the eastern North Pacific. National Marine Fisheries Service, Southwest Fisheries Center, Administrative Report No. LJ-81-03 C, 19 pp.
 73. Walker WA. 1987. Geographic variation of the parasites *Cras-*

海棲哺乳類の寄生虫研究

- sicauda* (Nematoda) and *Phyllobothrium* (Cestoda) in *Phocoenoides dalli* in the northern North Pacific and Bering Sea. Document submitted to the meeting on marine mammals, 17 pp. International North Pacific Fisheries Commission, Tokyo.
74. Walker WA. 1990. Geographic variation of the parasites *Crassicauda* (Nematoda) and *Phyllobothrium* (Cestoda) in *Phocoenoides dalli* in the northern North Pacific, Bering and Okhotsk Sea. Document SC/42/SM 16 submitted to the 42nd IWC Scientific Committee, 21 pp.
75. Balbuena JA, Raga JA. 1994. Intestinal helminths as indicators of segregation and social structure of pods of long-finned pilot whales (*Globicephala melas*) off the Faeroe Islands. *Can J Zool* 72: 443-448.
76. Nagasawa K. 1990. The life cycle of *Anisakis simplex*: a review. In: *Intestinal Anisakiasis in Japan. Infected Fish, Sero-Immunological Diagnosis, and Prevention*. (Ishikura H, Kikuchi K eds.), pp. 31-40. Springer-Verlag, Tokyo.
77. Kjøie M, Berland B, Burt MDB. 1995. Development to third-stage larvae occurs in the eggs of *Anisakis simplex* and *Pseudoterranova decipiens* (Nematoda, Ascaridoidea, Anisakidae). *Can J Fish Aquat. Sci* 52: 134-139.
78. Olsen OW, Lyons ET. 1965. Life cycle of *Uncinaria lucasi* Stiles, 1901 (Nematoda: Ancylostomatidae) of fur seals, *Callorhinus ursinus* Linn., on the Pribilof Islands, Alaska. *J Parasitol* 51: 689-700.
79. Inskeep W II, Gardiner CH, Harris RK, Dubey JP, Goldston RT. 1990. Toxoplasmosis in Atlantic bottle-nosed dolphin (*Tursiops truncatus*). *J Wildl Dis* 26: 377-382.
80. Hsu CK, Melby EC, Altman NH, Burek JD. 1974. Coccidiosis in harbor seals. *J Amer Vet Med Assoc* 164: 700.
81. Lapointe J-M, Duignan PJ, Marsh AE, Gulland FM, Barr BC, Naydan DK, King DP, Farman CA, Huntingdon KAB, Lowenstine LJ. 1998. Meningoencephalitis due to a *Sarcocystis neurona*-like protozoan in Pacific harbor seals (*Phoca vitulina richardsi*). *J Parasitol* 84: 1184-1189.
82. Woodard JC, Zam SG, Caldwell DK, Caldwell MC. 1969. Some parasitic diseases of dolphins. *Path Vet* 6: 257-272.
83. Olson ME, Roach PD, Stabler M, Chan W. 1997. Giardiasis in ringed seals from the western Arctic. *J Wildl Dis* 33: 646-648.
84. Measures LN, Olson M. 1999. Giardiasis in pinnipeds from eastern Canada. *J Wildl Dis* 35: 779-782.
85. Morimitsu T, Nagai T, Ide M, Kawano H, Naichuu A, Koono M, Ishii A. 1987. Mass stranding of odontoceti caused by parasitogenic eight cranial neuropathy. *J Wildl Dis* 23: 586-590.
86. Morimitsu T, Nagai T, Ide M, Ishii A, Koono M. 1986. Parasitogenic octavus neuropathy as a cause of mass stranding of Odontoceti. *J Parasitol* 72: 469-472.
87. Morimitsu T, Kawano H, Torihara K, Kato E, Koono M. 1992. Histopathology of eighth cranial nerve of mass stranded dolphins at Goto Islands, Japan. *J Wildl Dis* 28: 656-658.
88. Dailey MD, Ridgway SH. 1976. A trematode from the round window of an Atlantic bottlenosed dolphin's ear. *J Wildl Dis* 12: 45-47.
89. Cowan DR, Walker WA, Brownell RL Jr. 1986. Pathology of small cetaceans stranded along southern California beaches. In *Research on Dolphins* (Bryden MM, Harrison R ed.), pp. 323-367. Oxford Univ. Press, Oxford.
90. Schroeder RJ, Delli Quadri CA, McIntyre RW, Walker WA. 1973. Marine mammal disease surveillance program in Los Angeles country. *J Amer Vet Med Assoc* 163: 580-581.
91. O'Shea TJ, Homer BL, Greiner EC, Layton AW. 1991. *Nasitrema* sp. -associated encephalitis in a striped dolphin (*Stenella coeruleoalba*) stranded in the Gulf of Mexico. *J Wildl Dis* 27: 706-709.
92. Kato K. 1997. Survey of death causes in northern fur seal pups on Bering Island—on the bases of pathological changes. *Jpn J Vet Res* 45: 119.
93. Lyons ET, DeLong RL, Melin SR, Tolliver SC. 1997. Uncinariasis in northern fur seal and California sea lion pups from California. *J Wildl Dis* 33: 848-852.
94. Mizuno A. Ecological study on the hookworm, *Uncinaria lucasi*, of northern fur seal, *Callorhinus ursinus*, in Bering Island, Russia. *Jpn J Vet Res* 45: 109-110.
95. Gulland FMD, Beckmen K, Burek K, Lowenstine L, Werner L, Sparker T, Dailey M, Harris E. 1997. Nematode (*Otostrongylus circumlitus*) infestation of northern elephant seals (*Mirounga angustirostris*) stranded along the central Californian coast. *Marine Mammal Sci* 13: 446-459.
96. Kenyon AJ, Kenyon BJ. 1977. Prevalence of *Pharurus pallasii* in the beluga whale (*Delphinapterus leucas*) of Churchill river basin, Manitoba. *J Wildl Dis* 13: 338-340.
97. Martineau D, Lagac A, Bland P, Desjardins C. 1986. Rupture of a dissecting aneurysm of the pulmonary trunk in a beluga whale (*Delphinapterus leucas*). *J Wildl Dis* 22: 289-294.
98. Herreras MV, Kaarstad SE, Balbuena JA, Kinze CC, Raga JA. 1997. Helminth parasites of the digestive tract of the harbour porpoise *Phocoena phocoena* in Danish waters: a comparative geographical analysis. *Dis Aqua Org* 28: 163-167.
99. Ito M, Sato T, Shirai W, Kikuchi S. 1998. Parasites and related pathological lesions in the gastrointestinal tract of a seal (*Phoca vitulina* Linnaeus). *J Vet Med Sci* 60: 1025-1028.
100. Lumbertsen RH. 1986. Disease of the common fin whale (*Balaenoptera physalus*): crassicaudiosis of the urinary system. *J Mammal* 67: 353-366.
101. Martin WE, Haun CK, Barrows HS, Cravioto H. 1970. Nematode damage to brain of striped dolphin, *Lagenorhynchus obliquidens*. *Trans Am Microsc Soc* 89: 200-205.
102. Perrin WF, Powere JE. 1980. Role of nematode in natural mortality of spotted dolphins. *J Wildl Manage* 44: 960-963.
103. Geraci JR, Dailey MD, St. Aubin DJ. 1978. Parasitic mastitis in the Atlantic white-sided dolphin, *Lagenorhynchus acutus*, as a probable factor in herd productivity. *J Fish Res Board Can* 35:

倉持 利明

- 1350-1355.
104. 菊池 滋, 中島將行. 1993. オキゴンドウ *Pseudorca crassidens* の小腸に寄生していた鉤頭虫 *Bolbosoma capitatum* の形態と宿主の腸病変. 寄生虫誌 42: 398-408.
105. Hennessy SL, Morejohn GV. 1977. Acanthocephalan parasites of the sea otter, *Euhydra lutris*, off coastal California. *California Fish Game* 63: 268-272.
106. Uchida A, Kawakami Y, Yuzu S, Kishikawa S, Kuramochi T, Araki J, Machida M, Nagasawa K. 1998. Prevalence of parasites and histopathology of parasitization in minke whales (*Balaenoptera acutorostrata*) from the western North Pacific Ocean and the southern Sea of Okhotsk. *Rep Int Whal Commn* 48: 475-479.