

## 熊本県におけるアユ冷水病の発生について

浅川 牧夫\*・清田 季義\*\*・松尾 竜生\*\*・南部 豊揮\*\*

### Outbreaks of Bacterial Coldwater Disease in Ayu in Kumamoto Prefecture

Makio ASAKAWA \*, Sueyosi KIYOTA \*\*, Ryusei MATSUO \*\*,  
and Toyoki NANBU \*\*

(Received September 1, 2000)

*Flavobacterium psychrophilum* is known as the causative agent of bacterial coldwater disease in salmonids and some other freshwater fishes. The bacterium has been isolated from coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*), rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*), European eel (*Anguilla anguilla*), carp (*Cyprinus carpio*), tench (*Tinca tinca*), and crucian carp (*Carassius carassius*) in USA and Europe. In Japan, it was first isolated from cultured ayu (*Plecoglossus altivelis*) in Tokushima Prefecture in 1987. At present coldwater disease is one of the most serious bacterial infection of wild and cultured ayu.

Since the middle of the 1990s, bacterial coldwater disease has been found in cultured ayu in Kumamoto Prefecture, Japan. In the present study, affected ayu which were captured from 6 ayu farms and 5 rivers in 1999 in Kumamoto Prefecture showed ulceration and erosion of the body surface. When the fishes were examined in the farms and the rivers, coldwater disease was predominantly found from late May to early July. The water temperature of the farms during the epizootics ranged 16°C to 21°C (average 18°C). Bacteria isolated from affected ayu formed typical yellowish colonies on the modified *Cytophaga* agar within 4 ~ 7 days at 15 ~ 18°C. Based on the examination using an antiserum against *F. psychrophilum* and PCR method, the isolates were identified as *F. psychrophilum*. From the results of epidemiological study, it was revealed that the epizootic is spreading over in both ayu farms and rivers in Kumamoto Prefecture.

**Key words :** ayu (*Plecoglossus altivelis*), coldwater disease, *Flavobacterium psychrophilum*, bacterial infection, Kumamoto Prefecture.

アユの疾病として *Vibrio anguillarum* によるビブリオ病<sup>1)</sup>, *Flavobacterium psychrophilum* による冷水病<sup>2-4)</sup>, *Pseudomonas plecoglossicida* による細菌性出血性腹水病<sup>5-7)</sup> のような細菌性感染症が報告されている。この中で冷水病は、日本において1980年代の半ばに初めて養殖場のアユやギンザケ (coho salmon) に発生が見られた<sup>8)</sup>。最近では養殖場ばかりでなく全国の河川や湖沼にまでその被害が拡大し、また天然アユや他の淡水魚にも感染が広がってきており<sup>3)</sup>、主要な内水面漁業の一つであるアユ生産に甚大な被害をもたらし、社会問題となっている。

アユ冷水病はグラム陰性長桿菌である *F. psychrophilum* に起因し、鰓や内臓の貧血を伴う体側、尾柄部や下顎などの出血あるいは潰瘍 (いわゆる穴あき) を主症状とする日和見的感染症であり<sup>2-4)</sup>、初期感染部位は皮膚と考えられている。Izumi および Wakabayashi は、*F. psychrophilum* が

\* 熊本大学教育学部 食物学研究室, 860-8555 熊本市黒髪 2-40-1

\*\* 熊本県水産研究センター 内水面研究所, 861-4235 熊本県下益城郡城南町千町

3種類の血清型に分類できることを報告している<sup>9,10)</sup>。すなわち、ギンザケ由来株のO-1型、アユ由来株のO-2型およびニジマス由来株のO-3型に分類できることを示した。

熊本県では現在600～700t程度のアユの漁獲量があり、養殖アユの生産はもちろんのこと球磨川や緑川などの主要河川において天然アユの漁獲が盛んに行われている。しかし、数年前より熊本県下の養殖場や主要河川において冷水病が認められるようになってきた。そこで、本研究では河川への拡大が懸念される冷水病の今後の予防および防除対策の資料とするために、熊本県下における養殖場および河川での冷水病発症の実態について調査・研究を行った。

## 実験方法

### 1. 供試アユ

放流用稚アユの冷水病菌の保菌状況を検査する目的で、熊本県栽培漁業協会により生産された放流用および中間育成稚アユ、他県産の河口遡上稚アユ、また緑川遡上稚アユを実験に用いた。河川に生息する成魚については、球磨川、緑川、菊池川などより採捕したアユを用いた。

### 2. 発生状況の調査

熊本県内水面研究所への届け出あるいは現地調査などにより、冷水病の発生状況を把握した。罹患アユの症状については、鰓や臓器の貧血、鰓蓋下部の発赤、体表の潰瘍や穴あきなどの諸症状の詳細な観察により、冷水病かどうかの判断を行った。主要な冷水病罹患アユについてはそれぞれの患部を写真にとり記録した。

### 3. 冷水病起因菌の分離および保菌状況の判定

症状の判定や保菌状況の有無を調査する目的で、熊本県下の養殖場および河川から捕られたアユの鰓または腎臓などから、常法に従い細菌を分離した。分離には10%馬血清含有改変サイトファーガ寒天培地を用いて15～18℃で4～7日間培養した。分離した菌株の中で、冷水病菌の特徴を示す黄色コロニーを形成するグラム陰性長桿菌について、抗アユ冷水病抗血清を用いたスライドグラス上での凝集反応試験（表中では「培養法」と記す）およびPCR法<sup>2)</sup>を用い、各々の方法で陽性の場合を「+」、陰性の場合を「-」として、冷水病菌の保菌状況などの有無を判定した。なお、PCR法については分離菌あるいは腎臓組織を用いて行った。

## 結果および考察

### 1. 日本における冷水病の現状

冷水病は日本では養殖場のギンザケやニジマスに昭和60年（1985）頃から見られた疾病であるが、アユでは、昭和62年（1987）に徳島県の養殖場で病原菌が検出された後、全国的に発生域が拡大した。平成6年（1994）頃からは、全国の養殖場や中間育成施設ばかりでなく、河川や湖沼でもその発生が見られるようになってきた。平成10年（1998）には30都道府県の養殖場で発生が確認されている。また、20県以上の河川の天然アユなどで発生が確認され、河川での冷水病菌の汚染が拡大していることを示している。現在、冷水病に関してはアユ漁業や遊漁への影響も

含め、社会問題となってきた。

一般に、魚の細菌性感染症の多くは養殖場のような閉鎖的環境下で水質などの悪化が原因で発症し、疾病が急速に拡大して養殖魚が大量に罹患する場合が普通である。他方、自然の水域に生息する海産魚や淡水魚の多くは、重厚な細菌性感染症に罹ることは稀である。冷水病は天然の清冽な河川においても発症し、アユばかりでなくオイカワ、ウグイ、ドンコ、アブラハヤ、ドジョウ、シマドジョウ、フナ、ワカサギ、ヨシノボリなど9種類の淡水魚からも冷水病菌が検出されている<sup>11)</sup>。本疾病はこのように他の細菌性感染症と著しく異なる特徴を持っている。

発生時期は3月から11月位で、その内71%が5～6月に発生している。また、発生時の水温は12～21℃であり、18℃前後の温度での発生例が多い<sup>11)</sup>。本菌の魚体（腎臓、鰓、体表患部など）からの分離には改変サイトファーガ培地を使用し、培養は18℃前後で4～5日程度を要する。冷水病は25℃以上ではほとんど発症しない<sup>12)</sup>。

このような状況のもとで、平成6年（1994）に各県の水産試験場などから成る全国湖沼河川養殖研究会「アユ冷水病研究部会」が組織され、大学などと連携して疫学調査などが実施されてきた。また、平成9年（1997）からは全国的な発生状況の把握およびワクチン開発試験なども始められた。さらに、平成10年（1998）には、水産庁の指導のもと国立の研究所・大学・関係各県による「アユ冷水病対策研究会」が発足し、平成11（1999）年からは行政対応特別研究として水産庁・中央水産研究所および養殖研究所が中心となって、耐病性種苗やワクチンの開発に取り組んできている<sup>11)</sup>。

しかし、現在のところ発生地域での疫学的な調査に主眼が置かれており、各研究機関でのアユ冷水病予防についての積極的な方策は見出されておらず、ワクチン開発もほとんど進展していない状況である。

## 2. 熊本県の現状

アユは万葉の時代から献上品として珍重されており、その時代の天皇によってアユ築漁や木皮を用いた毒流しの禁止、あるいは漁期の設定などが行われていたという。また、古来より日本の各地で種々のアユ料理や加工品が作られてきた<sup>13)</sup>。

熊本県下では、寛永10年（1633）に緑川水系の鵜ノ瀬堰（慶長12年（1607）加藤清正により築造）下流に設置されたアユ築場は、藩主細川忠利のために作られたといわれ、現在当地では観光としてのアユ祭りが盛大に行われている。また、熊本県下の主要な河川では現在も築漁が見られ、菊池川のオロガキ漁や杖立川の火振り網漁は独特のアユ漁として有名である<sup>14)</sup>。

図1に示すように、最近の熊本県における養殖アユおよび天然アユの漁獲量は、平成元年（1989）以来、養殖アユの生産は150t程度とほとんど変わらな

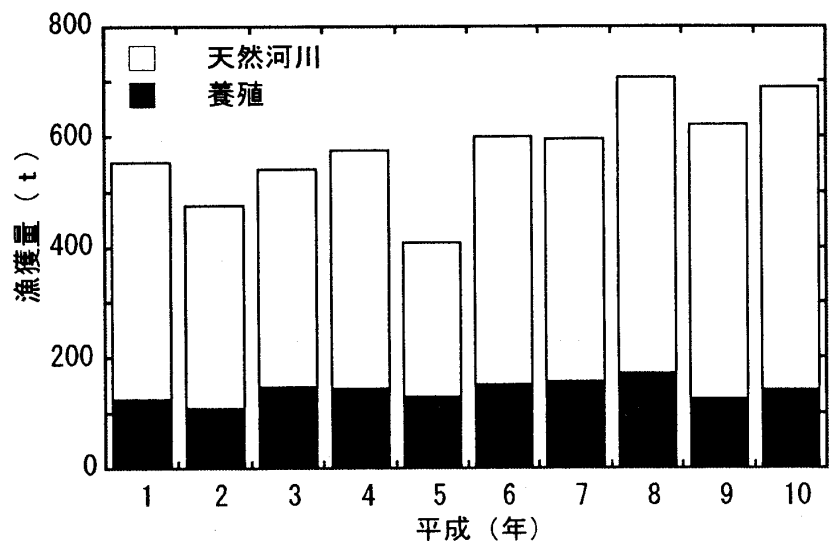


図1 熊本県における養殖および天然アユの漁獲量

いが、天然アユは400t程度から約550tと近年増加傾向にある。その中で天然アユの占める割合は全体の77～80%と高い。平成8年(1996)および平成9年(1997)の県内産アユの総漁獲量は全九州の生産量の32～35%を占めており、アユは熊本県の内水面水産漁業の重要な資源の一つとなっている<sup>15,16)</sup>。

熊本県においては3～4年ぐらい前から養殖場や主要河川で冷水病の被害が認められるようになってきており、3～7月および9～11月の時期に多発する傾向がある。特に球磨川水系は日本でも有数の天然アユの生産地であるが、冷水病による被害はアユ漁業者ばかりでなく、遊漁者にとっても計り知れない問題となってきている。

### 1) 養殖漁業

業者の届け出や聞き取り調査では、1993年頃から冷水病が散見されるようになり、最近の数年間は県下のほとんどの養殖場で冷水病が発生し、かなりの被害が確認されている(表1)。表2に県内養殖場における冷水病の発生状況を示す。熊本県産の人工稚アユは養殖場への導入時の保菌

表1 熊本県下の養殖場における冷水病の年次発生状況

養殖場	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999
1						●	●	●
2				●		●		●
3				●		●		●
4		●				●		●
5						●		●
6				●		●	●	●

発生状況：聞き取りおよび症状により判定

表2 県内養殖場における冷水病発生状況

養殖場	種苗の由来	種苗導入時期	導入時の保菌検査	発生時期	発病時の水温(℃)	発病の有無	死亡率(%)
1	人工産	H11.1.30	未実施	6月上旬～7月上旬	16	+ 症状	33
2	人工産	H10.12.20	未実施	7月上旬	19	+ 凝集反応 PCR法	50~60
3	人工産	H10.12.17～ H11.2.23	細菌分離 - PCR -	6月上旬～7月上旬	20	+ 症状	21
4	人工産	H10.12	細菌分離 - PCR -	8月～10月	20~21	+ 症状	20
5	人工産	H10.12.20	未実施	6月下旬～10月	17.5	+ 症状	10~12.5
6	人工産	H10.12.21～ H11.2.12	細菌分離 - PCR -	3月～10月	18	+ 症状	5

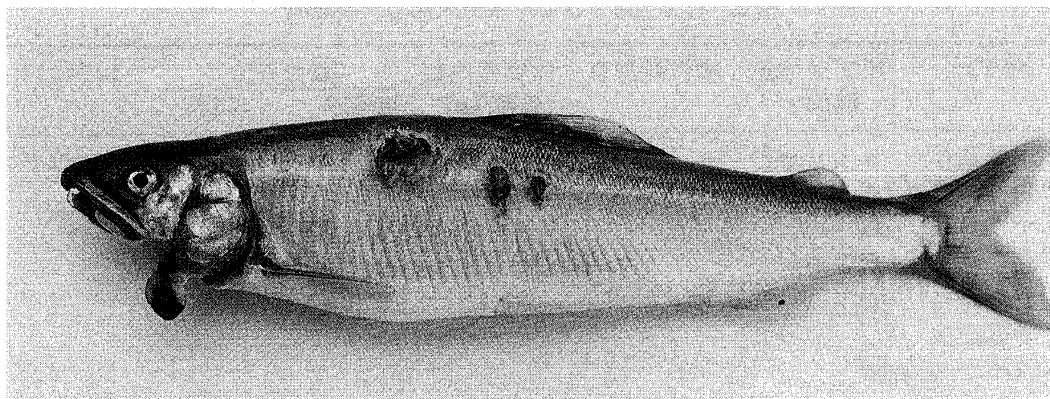


図2 冷水病に罹患した養殖アユ

検査において、冷水病菌は分離できずまた PCR 法による検査も陰性であった。しかし、一つの養殖場を除いて他の養殖場では6月～7月に冷水病が集中的に発生した。発病時の水温は平均18～19℃であった。ほとんどの養殖場が用水として地下水を用いていることから、冷水病発生の原因の一つは、潜在的に養殖池が本菌によって汚染されている可能性があげられ、池への導入後、次第に感染したものと推察された。

図2に昨年7月に捕られた冷水病に罹患した養殖アユの発症例を示す。これは典型的な発症例で、罹患したアユの腎臓および体表患部から、改変サイトファーガ寒天培地で黄色のコロニーを形成するグラム陰性の長桿菌が分離された。これらの分離菌は抗アユ冷水病抗血清および PCR 法でいずれも陽性を示し、冷水病菌であることが同定された。主な症状は背ビレから脂ビレにかけての体側部に潰瘍（穴あき）がみられ、多いアユでは2～3個認められた。軽度の場合でも皮下の筋肉が露出して出血が見られた。また、エラから下顎にかけて出血が見られ、重度の罹患アユでは下顎の組織が崩壊して、摂餌が困難と思われるアユも相当数認められた。

## 2) 河川漁業

熊本県においては球磨川、緑川、菊池川、杖立川などで天然アユ漁が行われているが、県下の河川で行われている天然アユ漁の68～72%が球磨川水系に依存している。平成11年度(1999)の球磨川への放流は、県内産海産稚アユ11.75t、県外産海産稚アユ1.07tおよび人工稚アユ7.24tの合計20.69t(446万尾)であった。熊本県下の主要な河川においても数年前から冷水病の発生が見られるようになってきている。

表3に平成11年(1999)における河川放流前の稚アユの保菌状況を示す。放流用稚アユの鰓および腎臓からの冷水病菌の分離および PCR 法によって保菌の有無を判定した。その結果、熊本県栽培漁業協会で生産された稚アユ、他県の河口遡上稚アユおよび緑川遡上稚アユからは、いずれの方法においても冷水病菌は検出されなかった。

しかし、同年6月1日のアユ漁解禁日以降に、球磨川水系の河川で潰瘍や穴あきなどの症状を示すアユが大量に確認されるようになり、新聞やテレビなどで取り上げられるようになった。表4に同年6月～11月にかけて県下の主要河川で採捕された成魚の保菌および発症状況についての調査結果を示す。放流後に河川から採捕されたアユの鰓または腎臓からは冷水病菌が分離され、調査した河川に生息するアユの一部は、保菌状態かあるいは既に発病している状態であった。同一の河川でも調査時期によっては冷水病の症状を示すアユは検出されなかった。また、天然アユの場合、8月に表皮に傷の痕跡を持つアユが見られたことから、冷水病による潰瘍症状が夏場の

表3 放流前稚アユの冷水病菌保菌状況調査

稚アユ	稚アユ放流 河川	検体採取日	検査個体数 (体長, cm)	検査方法		保菌の有無
				培養法	PCR法	
熊本県栽培 漁業協会生 産中間育成 導入アユ	A, C, D, E, F, G, H	H. 11. 1. 20	5 (4~5)	鰓 - 腎臓 -	腎臓 -	-
熊本県栽培 漁業協会生 産放流アユ	同上	H11. 5	2	未実施	腎臓 -	-
他県河口産 アユ	A, D, E, F	H. 11. 1. 18	5 (5. 1~6. 4)	鰓 - 腎臓 -	未実施	-
緑川遡上ア ユ	C	H. 11. 3. 19	60 (6. 7~9. 6)	鰓 - 腎臓 -	腎臓 -	-

- : 陰性を示す

水温の上昇とともに完治した際にできたものと推察された。

ほとんどの河川で冷水病が発生したことにに関して、放流後にアユの成長に伴って当該河川で自然感染により発症したことが強く示唆された。また、球磨川水系におけるこの年の大量斃死は、同年5月下旬から6月上旬にかけて、年平均に比べて約2倍の降水量がありまた日照時間が短く、その結果水域の水温が例年よりも低かったことも一因と考えられる。

これまで述べてきたように、養殖場および河川での冷水病の発生には種々の要因が考えられる。生産された稚アユの保菌状況の検査では、実際の導入数あるいは放流数に比べて検体数がごく少量であり、保菌稚アユの存在を見落とす可能性もあり、従って導入あるいは放流後の本症の発生もあり得る。また、養殖場や河川が冷水病菌によって既に汚染されている可能性<sup>17)</sup>も指摘されており、この場合は、防除対策は極めて困難である。なお、河川においては、ダムからの低水温水の放流、大量の降雨やその後の河川の濁りおよび日照量の減少などによる水温の低下が発症の原因の一つになることも考えられる。また、全国的にはアユ以外の淡水魚からも冷水病菌が検出されており、これらの淡水魚が保菌魚として感染に関与しているかどうかの調査が今後必要であろう。

今回の調査やこれまでの聞き取りなどから、県下の養殖場および主要河川において冷水病の発生が確認され、その拡大が懸念されるようになってきた。また、アユ専漁者や遊漁者からの情報によると、熊本県下の河川においてもアユの他にウグイおよびオイカワなど他種魚への感染症の広がりが疑われている。アユは本県の内水面漁業において最も重要な位置を占めており、早急な防除対策が望まれる。

### 3. 感染機構の推定

養殖場あるいは河川における冷水病の自然感染において、どのような機構によって発症に至るかは明らかにされていない。小田切らは冷水病発症歴のない非保菌稚アユを用いて、感染機序に関する実験を行っている<sup>17)</sup>。その結果、アユ放流前の河川水で飼育した場合でも67~100%の供試魚が斃死することから、冷水病菌が河川に常在している可能性を示唆した。我々は予備的な実

表4 河川生息アユの保菌状況検査

採取河川	検体採取日	検体数 (体長, cm)	症状の有無	検査方法		検査結果
				培養法	PCR法	
A	H. 11. 11. 1	6 (13. 2~20. 3)	+	腎臓 + (6/6) 鰓 + (6/6) 患部 + (5/6)	未実施	発病
B	H. 11. 11. 17	4 (14. 0~21. 3)	+(2/4)	腎臓 + 患部 +	分離菌 +	発病
C	H. 11. 7. 5	1 (18)	-	鰓 + 腎臓 -	分離菌 +	保菌
同上	H. 11. 9. 9	7 (18. 6~22. 4)	-	鰓 - 腎臓 -	未実施	正常
同上	H. 11. 11. 12	14 (14. 5~22. 3)	+(8/14)	鰓 + 腎臓 +	分離菌 +	発病
D	H. 11. 11. 30	5 (15. 0~19. 5)	-	腎臓 -	分離菌 -	正常
E	H. 11. 7. 15	12 (15. 3~19. 7)	-	鰓 - 腎臓 + (1/12)	分離菌 +	保菌
同上	H. 11. 6. 4	30 (15. 1~23. 0)	+	鰓 - 腎臓 -	腎臓 + (2/30)	発病
同上	H. 11. 9. 9	7 (18~22)	-	腎臓 + (1/7)	未実施	保菌
同上	H. 11. 11. 12	23 (14. 8~22. 0)	+(7/23)	腎臓 + 患部 +	分離菌 +	発病
F	H. 11. 11. 30	22 (11. 4~18. 8)	+(9/22)	腎臓 + 患部 +	分離菌 +	発病

症状： 鰓や臓器の貧血，鰓蓋下部の発赤，体表の潰瘍や穴あき等より判定

験として本年7月球磨川（人吉市）より人頭大のコケのついた石を集め，アユが餌としているコケより改変サイトファーガ寒天培地を用いて冷水病菌の分離を試みた．その結果，18℃の培養で旺盛に発育する黄褐色のコロニーを分離したが，抗アユ冷水病抗血清とは凝集しなかった．感染防除の見地から天然の河川でどのような状態で冷水病菌が常在しているかを明らかにすることは重要なことであり，今後更に調査を行う予定である．

浅川らは，本来は生体防御的な役割を担っている魚類体表の粘液糖タンパク質が，多くの種類の魚病の感染に関与しているのではないかと考え，ウナギ，ドジョウ，ニジマス，アカエイなどの体表粘質物から糖タンパク質を分離・精製してそれらの糖鎖構造をこれまでに明らかにしてきた<sup>18-22)</sup>．

上述したように，アユの冷水病はその症状から主な感染部位は皮膚と考えられる．我々は第1段階として冷水病菌がアユ体表の粘液糖タンパク質に接着してその後の感染が進行するのではないかと考え，アユ粘質物から糖タンパク質の分離・精製し，その性質について研究を行った<sup>23)</sup>．その結果，アユ体表から得られた粘液糖タンパク質の分子量は490,000と算出された．本糖タンパク質の主要な構成糖は，N-アセチルノイラミン酸（NANA）およびN-アセチルガラクトサ

ミン (GalNAc) であり、全糖タンパク質の 46.3% を占めていることが明らかになった。また、本糖タンパク質の糖鎖は温和なアルカリ・還元処理によって遊離するとから、タンパク質部分のスレオニンおよびセリン残基と O-配糖体結合をしていること、および機器分析等の結果から、糖鎖の 90% 以上は NANA ( $\alpha 2 \rightarrow 6$ ) GalNAc の二糖から成っており、ウナギ粘液糖タンパク質の主要糖鎖と同じ構造であることが明らかになった<sup>18)</sup>。

一般に、ウイルスや細菌が動物に感染する場合、動物細胞の表層に存在する糖タンパク質や糖脂質の糖鎖の特定の化学構造、例えば糖鎖の非還元末端に位置する NANA などをレセプターとして認識して接着することが明らかにされている<sup>24)</sup>。魚類の細菌感染症においても粘液糖タンパク質の NANA を含むシアル酸含有糖鎖を介した魚病菌の体表への接着の可能性が示唆された。冷水病菌とアユ粘液糖タンパク質との相互作用は、初期感染と深く関わっているものと考え、詳細な研究を現在行っている。

## 引用文献

- 1) M. Tanaka, H. Hanada, and M. Yoshikawa: Vibriosis of ayu in Shizuoka Prefecture from 1984-1990, Serotype and drug sensitivity. *Fish Pathol.* **28**, 77-82 (1993).
- 2) T. Toyama, K. Kita-Tsukamoto, and H. Wakabayashi: Identification of *Cytophaga psychrophila* by PCR targeted 16S ribosomal RNA. *Fish Pathol.*, **29**, 271-275 (1994).
- 3) Y. Iida and A. Mizokami: Outbreaks of coldwater disease in wild ayu and pale chub. *Fish Pathol.*, **31**, 157-164 (1996).
- 4) K.-B. Lee and G.-J. Heo: First isolation and identification of *Cytophaga psychrophila* from cultured ayu in Korea. *Fish Pathol.*, **33**, 37-38 (1998).
- 5) 中津川俊雄・飯田悦左: アユ病魚から分離された *Pseudomonas* sp. 魚病研究. **31**, 221-227 (1996).
- 6) 若林久嗣・沢田健蔵・二宮浩司・西森栄太: シュードモナス属細菌によるアユの細菌性出血性腹水病. 魚病研究, **31**, 239-240 (1996).
- 7) S. -C. Park, I. Shimamura, M. Hagihira, and T. Nakai, A brown pigment-producing strain of *Pseudomonas plecoglossicida* isolated from ayu with hemorrhagic ascites. *Fish Pathol.*, **35**, 91-92 (2000).
- 8) H. Wakabayashi, M. Horinouchi, T. Bunya, and G. Hoshiai: Outbreaks of cold-water disease in coho salmon in Japan. *Fish Pathol.*, **26**, 211-212 (1991).
- 9) H. Wakabayashi, T. Toyama, and T. Iida: A study on serotyping of *Cytophaga psychrophila* isolated from fishes in Japan. *Fish Pathol.*, **29**, 101-104 (1994).
- 10) S. Izumi and H. Wakabayashi: Further study on serotyping of *Flavobacterium psychrophilum*. *Fish Pathol.*, **34**, 89-90 (1999).
- 11) アユ冷水病対策研究会・水産庁: アユ冷水病の現状と対策. アクワネット, **2(9)**, 54-60 (2000).
- 12) M. N. Uddin and H. Wakabayashi: Effects of temperature on growth and protease production of *Cytophaga psychrophila*. *Fish Pathol.*, **32**, 225-226 (1997).
- 13) 税田正幸: 日本の魚アユ, 国魚の生態と利用. 食の科学, **No.268(6)**, 31-35 (2000).
- 14) 熊本日日新聞編: 熊本県大百科事典, p.36, p.127, p.334 (1982).
- 15) 熊本県林務水産部: 熊本県の水産. 平成 7 年 7 月.
- 16) 熊本県林務水産部: 熊本県の水産. 平成 11 年 8 月.
- 17) 小田切祐輔・内田和男・杉山元彦・西村定一・福田穎穂: アユ冷水病の感染機序に関する研究. 平成 12 年度日本魚病学会春季大会要旨集, p.25.
- 18) M. Asakawa: Structure of disaccharide from eel skin mucous glycoprotein and its linkage to protein moiety. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, **49**, 1601-1606 (1983).
- 19) M. Kimura, Y. Hama, T. Sumi, M. Asakawa, B. N. Narasinga Rao, A. P. Horne, S.-C. Li, Y.-T. Li, and H. Nakagawa: Characterization of a deaminated neuraminic acid-containing glycoprotein from the skin mucus of



- the loach, *Misgrunus anguillicaudatus*. *J. Biol. Chem.*, **269**, 32138-32143 (1994).
- 20) T. Sumi, Y. Hama, D. Maruyama, M. Asakawa, and H. Nakagawa: Purification and characterization of glycoprotein from the skin mucus of the rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Biosci. Biotech. Biochem.*, **61**, 675-683 (1997).
  - 21) T. Sumi, Y. Hama, D. Maruyama, M. Asakawa, and H. Nakagawa: Isolation and properties of a sialoglycoprotein from the skin mucus of the stingray, *Dasyatis akajei*. *Fish Sci.*, **63**, 453-458 (1997).
  - 22) T. Sumi, Y. Hama, D. Maruyama, M. Asakawa, and H. Nakagawa: Structural characterization of the carbohydrate chains from the skin mucus sialoglycoprotein of the stingray, *Dasyatis akajei*. *Fish. Sci.*, **63**, 779-783 (1997).
  - 23) 浅川牧夫・墨 利久・濱 洋一郎・清田季義・中川浩毅：アユ体表粘液糖タンパク質の分離・精製および性質。平成 12 年度日本魚病学会秋季大会講演要旨集, p.16.
  - 24) E. H. Beachey: Adherence: Adhesin-receptor interactions mediating the attachment of bacteria to mucosal surfaces. *J. Infect. Dis.*, **143**, 325-345 (1981).