

---

## Review

---

### 魚類に寄生する粘液胞子虫の生活環と起源

横山 博

東京大学大学院農学生命科学研究科水圏生物科学専攻  
〒113-8657 東京都文京区弥生1-1-1

#### Life Cycle and Evolutionary Origin of Myxozoan Parasites of Fishes

Hiroshi Yokoyama

*Department of Aquatic Bioscience,  
Graduate School of Agricultural and Life Sciences,  
The University of Tokyo,  
Yayoi 1-1-1, Bunkyo, Tokyo 113-8657, Japan.*

#### 序論

ミクソゾア門 (Phylum Myxozoa) に属する粘液胞子虫類は今まで1,300種以上が記載されており、まれに両生類や爬虫類に寄生するものもいるが、ほとんどが魚類を宿主とする寄生虫である (Kent et al., 2001; Yokoyama, 2003)。淡水魚、海産魚のいずれにも寄生し、それらの組織内や管腔内で発育して大きさ10  $\mu$  m程度の胞子を多数形成する。粘液胞子虫の胞子は、内部に極糸 (polar filament) がコイル状に巻かれた極囊細胞 (polar capsule)、通常二核の胞子原形質細胞 (sporoplasm)、それらを包含する二個から数個の胞子殻細胞 (spore valve) から構成される多細胞体であり、他の原虫類や真菌類の「胞子」とは形態学的にかなり異なる (図1)。胞子の形態や各種付属物の有無、極囊の数や配列などが粘液胞子虫の分類の基準として用いられる (Lom and Dyková, 1992)。

多くの粘液胞子虫は宿主魚に対して無害とされるが、罹患魚の醜悪な外観により食品価値が低下したり、養殖場で重篤に寄生すると魚が致命的影響を受けたりする場合もしばしばある (江草、1978、

1988)。古くから水産学者や魚類寄生虫研究者によって主に分類・形態学的な研究が行われてきたが、生活環や感染経路など生物学的には不明な点の多い寄生虫とされていた。



図1 マハゼの脳に寄生する粘液胞子虫 *Myxobolus acanthogobii* の胞子。大きい矢印は胞子原形質 (sporoplasm)、小さい矢印は極囊 (polar capsule)。Scale bar = 10  $\mu$ m

Tel: 03-5841-5285

Fax: 03-5841-5283

E-mail: ayokoh@mail.ecc.u-tokyo.ac.jp

この分野の研究が急速に進展したのは、Wolf and Markiw (1984)による二宿主性生活環の発見と、Smothers et al. (1994)による系統進化的起源の見直しが報告されて以来である。特に、前者の報告は従来の常識を覆すものとして世界中から注目された。Wolf and Markiw (1984)はニジマスの旋回病の原因となる粘液胞子虫*Myxobolus cerebralis*の胞子がイトミミズ類*Tubifex tubifex*に摂り込まれると放線胞子虫*Triactinomyxon gyrosalmo*に変態し、それがニジマスに感染して生活環が回ることを実験的に証明した。当時の分類学では、放線胞子虫は粘液胞子虫と別綱の生物群に属し主に環形動物の寄生虫とされていたため懐疑的な者も少なくなかったが、その後、世界中の研究者によって追認され合意を得るに至っている。本総説では、粘液胞子虫の分類学や生物学に関する最近の知見について紹介し、今後の研究の展望について述べる。

### 分類体系

ミクソゾア門は粘液胞子虫綱 (Class Myxosporae) と放線胞子虫綱 (Class Actinosporae) から構成されていたが、序論で述べたように放線胞子虫は粘液胞子虫の発育ステージの一部であることが証明されたため、放線胞子虫綱は削除すべきであるとされた (Kent et al., 1994)。それに伴い、放線胞子虫の学名は全て集合群 (collective group) として取り扱うことにし、従来使われていた属名をイタリック表記せず通称的に用い、命名者および命名年と並列して呼ぶことが提案された。例えば、*Triactinomyxon magnum* Granata, 1923は“*triactinomyxon* of Granata 1923” (同一年、同一命名者で複数種あれば、さらにA, B, Cなどの記号

を付して区別する) のように表記するという方法である。

しかし、放線胞子虫綱を削除してしまうことに異論もある (Lester et al., 1998, 1999)。「粘液胞子虫世代と放線胞子虫世代が交番する生活環が証明されたのは淡水性粘液胞子虫の二十数種のみであり、全ての粘液胞子虫に適用されると考えるのは早急すぎる。放線胞子虫には海産種も知られており、粘液胞子虫に成らず海産無脊椎動物だけで生活環を完結する種類が存在する可能性も否定できない。当面、今まで記載された放線胞子虫を残すだけでなく、今後新たに発見された放線胞子虫についても新種としての学名を与え、将来もし粘液胞子虫ステージが発見されたら、その時に学名変更をすればよいのではないか」というのが論拠である。それに対して、前者は「あくまで命名法上の便宜的な措置であって、ひとつの生物に2つの名前が付けられる混乱を防ぐためである」ことを強調するが (Kent and Lom, 1999)、まだ論争が決着したとは言えない。

また、最近発見されたコケムシ寄生性のミクソゾアは、極嚢を有するものの硬い胞子殻が形成されないなどの点で形態学的に粘液胞子虫にも放線胞子虫にも当てはまらない。さらにこの寄生虫の小サブユニット・リボソームRNA (SSU rRNA) 遺伝子を解析した結果、従来の粘液胞子虫群からかなり早く分岐した原始的なミクソゾアであることが示されたことから、軟胞子虫綱 (Class Malacosporae) という新しい綱が創設された (Canning et al., 2000)。当面、放線胞子虫綱の取り扱いに関して Kent et al. (1994; 2001)の提案を受け入れるとすれば、現在の分類体系においてミクソゾアは粘液胞子虫綱と軟胞子虫綱の二綱から成ることになる (表1)。

表1. 現在のミクソゾア門の分類体系 (Kent et al., 2001に準拠\*)

ミクソゾア門 Phylum Myxozoa
粘液胞子虫綱 Class Myxosporae
双殻目 Order Bivalvulida ( <i>Myxobolus</i> , <i>Hoferellus</i> , <i>Ceratomyxa</i> , etc.)
多殻目 Order Multivalvulida ( <i>Kudoa</i> , <i>Hexacapsula</i> , <i>Septemcapsula</i> , etc.)
軟胞子虫綱 Class Malacosporae
軟殻目 Order Malacovalvulida ( <i>Tetracapsuloides</i> , etc.)

\*放線胞子虫綱 (Class Actinosporae) を削除し、今まで使用されていた学名は集合群として通称的に使用する。

起源

従来、ミクソゾアは原生動物の一群とされていたが、その分類学的位置付けについては以前から議論があった。序論で述べたように、粘液胞子虫の胞子は一種の多細胞体であり各細胞が機能的にも特殊化していることから、原生動物を超越していると言われていた。この説は近年になって再び注目され、分子レベルで検証されることになった。Smothers et al. (1994)、Siddal et al. (1995)、Schlegel et al. (1996)は粘液胞子虫のSSU rRNA遺伝子を調べた結果、ミクソゾアは原生動物ではなく後生動物の一員であることを示し、現在ではこの見解が広く定着している。

しかし、その起源についてはいくつかの意見がある。極囊の形態が刺胞動物の刺胞に類似していることから、刺胞動物に起源を求める説が以前からあった。Siddal et al. (1995)は刺胞動物のSSU rRNA遺伝子を解析するとともに刺胞と極囊の発達や細胞間接着の様式を微細形態学的に比較して、ミクソゾアは刺胞動物に近縁であること、特にチョウザメの卵巣に寄生するクラゲの一種*Polypodium hydroforme*に起源があることを示唆した。一方、Schlegel et al. (1996)による詳細なSSU rRNA解析は、むしろ左右相称動物に類縁に近いことを示した。Anderson et al. (1998)はミクソゾアの家オボックス遺伝子を解析し、刺胞動物よりも三胚葉性の動物に起源があるとした。なお、家オボックス遺伝子は生物の前後軸を決定するなど形態形成の制御に深く関与する遺伝子群であるが、ミクソゾアにおける役割は不明である。また、コケムシの体腔内に寄生する軟胞子虫 *Buddenbrockia plumatellae*は蠕虫状に泳ぎ回る形態も観察され、その虫は縦走する4組の筋肉細胞と内層および外壁(上皮?)を構成する細胞群から成っていた(Canning et al., 2002; Okamura et al., 2002)。これらの形態学的特徴から、起源は原始的な線虫類などの左右相称動物であるという説が提案されている(Okamura et al., 2002)。

いずれにしても、ある種の後生動物が寄生生活に適応して極端に退化した結果であることは間違いのないようである。ミクソゾアの進化的な起源に関して現在まで集積されているデータは、ほとんどがSSU rRNA遺伝子の塩基配列のみであるため、今後さらに他の遺伝子も含めた分子レベルの解析が必要であろう。

生活環

魚類と環形動物(主に貧毛類、まれに多毛類)を交互に宿主とする粘液胞子虫類の生活環の概要は、

以下の通りである(El-Matbouli and Hoffmann, 1998)。粘液胞子(myxospore)が魚体外に出た後、環形動物に経口的に摂り込まれ、腸管腔内で極糸を弾出して胞子原形質(sporoplasm)が腸管上皮組織に侵入する(図2A)。感染したアメーバ状の栄養体(trophozoite)はシゾゴニーにより増員増殖を行った後(図2B)、減数分裂を経て配偶子形成しガメトゴニーによる有性生殖を行う(図2C)。その後、スポロゴニーに発育してパンスポロプラストを形成し、その内部で(典型的には)8個の放線胞子(actinospore)を産生する(図2D)。放線胞子虫は、極糸をらせん状に収めた極囊が3個、1個から数十個の単核または多核の胞子原形質細胞、胞子殻の後端が著しく伸張した柄(style)と3本の突起(process)などから構成される(図3A, B)。突起の長さは種類により様々で、長いものでは200μm以上に達するが、パンスポロシスト(約30μm径)の中では小さく折り畳んで寄生している。虫体が成熟するとパンスポロシストごと腸管腔内に脱落し、体外に排泄された放線胞子は水分を吸収して3本の突起を伸ばす。長い突起は水中で浮遊するために適応した形態と考えられる。水中で放線胞子が魚に接触すると、極糸を弾出して胞子原形質が魚体内に侵入する(図2E)。その後、栄養体が血管や神経系などを經由して移動し標的器官・組織に定着する。細胞分裂の伴わない核分裂により細胞の中に細胞(娘細胞)を有する多核体(plasmodia)を形成する(図2F)。その後、各細胞が分化してスポロゴニーに発育し(図2G)、スポロントの内部で1個、2個またはそれ以上の数のスポロプラストを形成して粘液胞

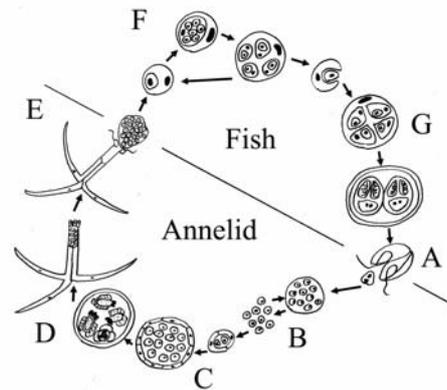


図2 魚類と貧毛類を交互に宿主とする粘液胞子虫の生活環。A: 粘液胞子が極糸を弾出して貧毛類の上皮組織内に侵入。B: シゾゴニー。C: ガメトゴニー。D: スポロゴニー。E: 放線胞子が極糸を弾出して魚体内に侵入。F: 多核体を形成して分裂・増殖。G: スポロゴニー。

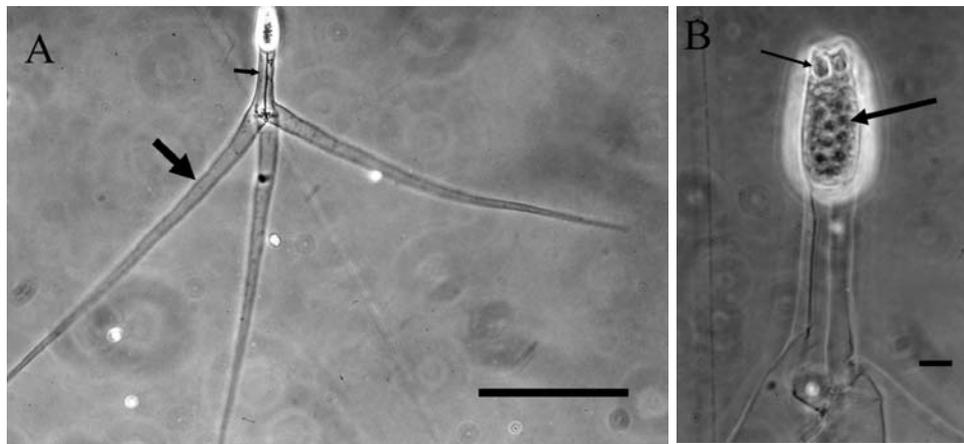


図3 貧毛類の腸管上皮に寄生するtriactinomyxon放線胞子虫。位相差顕微鏡像。A: 放線胞子全体の形態。大きい矢印は突起 (process)、小さい矢印は柄 (style)。Scale bar = 100µm。B: 頭部の拡大。大きい矢印は孢子原形質 (sporoplasm)、小さい矢印は極囊 (polar capsule)。Scale bar = 10µm。

子を産生する。宿主由来の結合組織に被包されて発育が行われる場合は、可視大の「シスト」または偽シスト (pseudocyst) として肉眼的にも認められる。胞子の成熟後、腔内寄生性の種類はそのまま管腔經由で外界に排出され、組織内寄生性のもは魚の死後、組織が融解して初めて外に出ると考えられていたが、マクロファージの貪食作用により魚が生きている間にも胞子が排出される場合もあることがわかっている (Yokoyama et al., 1996)。

なお、粘液胞子虫世代と放線胞子虫世代の生物学的、寄生虫学的意義は未だに明確でないため、中間宿主、終宿主という用語の使用を避け、現時点では魚類も環形動物も同等に交互宿主 (alternate host) と呼ぶことが慣例になっている。*M. cerebralis* の生活環では放線胞子虫世代にのみ有性生殖が見られることから、貧毛類が終宿主であるとの意見もあるが (El-Matbouli and Hoffmann, 1998)、他の種類では有性生殖や核相交替についての知見は乏しい。

#### 放線胞子虫の魚への感染機序

粘液胞子虫の生活環が解明されて以来、放線胞子虫の生物学的特性を調べることで魚への感染メカニズムが明らかになってきている。貧毛類を個別にウェルプレートに収容し水中に放出された放線胞子虫を観察する方法 (Yokoyama et al., 1991) により、放線胞子虫の放出は夜明けから早朝がピークであり、光の照射サイクルを変えると放出リズムも変わることが証明された (Yokoyama et al., 1993)。しかし、放線胞子虫は光に対して感受性がないと考えられるた

め、これは貧毛類が内在する生理的リズムであると推測される。貧毛類から放出された放線胞子が水中で魚と接触すると、魚の体表粘液の化学刺激により極糸が弾出され、原形質細胞が侵入する (Yokoyama et al., 1993)。しかし魚への侵入門戸については、体表、鰓、消化管など、粘液胞子虫の種類によって異なる結果が示されている。ニジマス放線胞子懸濁液に浸漬してから組織および電顕観察を行うという方法で、*M. cerebralis* の triactinomyxon 放線胞子の侵入門戸は体表、鰓、鰭、食道であることが証明されている (Markiw, 1989; El-Matbouli, et al., 1995)。Yokoyama and Urawa (1997) は、蛍光色素 (CFSE: 5 [6]-carboxyfluorescein diacetate, succinimidyl-ester) により予め標識した放線胞子を魚に感染させた後、蛍光顕微鏡下で虫体を追跡する方法を開発し、サケ科魚類の神経系寄生性 *Myxobolus arcticus* の triactinomyxon 放線胞子は体表、鰓、鰭から、キンギョの軟骨組織寄生性 *Myxobolus cultus* の raabeia 放線胞子は体表から、コイの結合組織寄生性 *Thelohanellus hovorkai* の aurantiactinomyxon 放線胞子は鰓から、それぞれ魚に侵入することを観察している。これらの結果は、粘液胞子虫の種類や放線胞子の型によって感染経路やメカニズムが異なることを示唆する。

*In vitro* で魚の粘液と放線胞子虫を接触させることで、極糸弾出の誘導因子が調べられている。*M. cultus* の放線胞子は、キンギョ体表粘液中に存在する分子量6,000MW以下の耐熱性低分子物質により極糸を弾出することが証明されているが、活性成分を特定するには至っていない (Yokoyama et al., 1995)。また、*M. cultus* の放線胞子は牛顎下腺由来のムチンの

刺激によっても極糸を弾出することが示された (Yokoyama et al., 1995)。一般的に粘液胞子虫は宿主特異性の強い寄生虫と考えられているが、この結果は *M. cultus* がキンギョ以外の宿主にも侵入しうることを示唆する。一方、*M. cerebralis* や *T. hovorkai* の放線胞子は、異常な宿主魚に対しては初めから侵入しないことが感染実験により示された (El-Matbouli et al., 1999; Yokoyama and Urawa, 1997)。宿主認識や宿主特異性のメカニズムは種類によって異なることが推察され、今後の課題として残されている。

### 病害性

病害性のメカニズムは粘液胞子虫の種類によりケース・バイ・ケースであるが、ここでは魚体内の発育過程に従い以下の三つに分類し、具体例を挙げて論じる。

栄養体の増殖：キンギョの腎腫大症は *Hoferellus carassii* の栄養体が腎臓尿細管の上皮細胞内に寄生して異常に増殖することが原因である (Yokoyama et al., 1990a; 横山, 2002)。寄生体の分裂増殖に伴い宿主の上皮細胞も同調して分裂する結果、腎臓が肥大して外観的にも腹部が膨れ上がる。寄生体の発育がスポロゴニーに進むと、尿細管腔内に移行して胞子形成し外界に排出される。飼育水温を上げると栄養体から胞子形成への発育が促進されることはわかっているが、栄養体の増殖メカニズムや宿主細胞の分裂制御因子は不明である。

海産魚の腸管粘液胞子虫症は、*Enteromyxum leei*, *Enteromyxum scopthalmi*, *Myxidium* sp. TP および *Leptotheca fugu* の栄養体が腸管上皮組織内で増殖することにより起こる (Diamant, 1997; Tin Tun et al., 2000, 2002; Palenzuela et al., 2002)。寄生を受けた上皮は剥離、崩壊し、浸透圧調整が阻害される結果、罹患魚は顕著な痩せ症状を呈する。地中海で報告された *E. leei* の場合と比較して、日本で報告されている *Myxidium* sp. TP と *L. fugu* は魚体内でほとんど胞子を形成しない。また、*Enteromyxum* spp. と *Myxidium* sp. TP は発育途中の栄養体が体外に排泄され、魚から魚へ経口的に直接伝播する (Diamant, 1997; Redondo et al., 2002; Yasuda et al., 2002)。本来の生活環は無脊椎動物を介して放線胞子虫ステージに変態するのかもしれないが、天然環境中でも感染魚の排泄物を飲み込んだり死魚を捕食したりすることはあり得るので、このような感染環が天然でも回っている可能性が高い。さらに興味深いことに、しばしば *L. fugu* 栄養体に微胞子虫の超寄生が観察されることがある (図4、Tin Tun et al., 2000)。この超寄生微胞子虫は粘液胞子虫に対して病害性があるのか、あるいは逆に、スポ

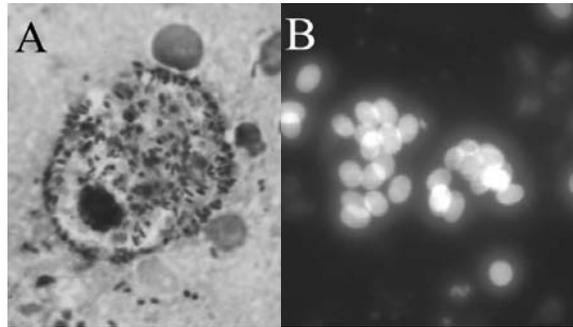


図4 トラフグの腸管上皮に寄生する粘液胞子虫 *Leptotheca fugu* の栄養体に超寄生する微胞子虫。A: Diff-Quik染色。B: Uvitex 2B染色。微胞子虫の胞子が明瞭に観察できる。

ロゴニーへの発育を阻害して栄養体の増殖を継続させることにより粘液胞子虫の増殖を助長しているのか、詳細は不明である。今まで粘液胞子虫に超寄生する微胞子虫は *Nosema* 属として数種類の記載がある (Dyková and Lom, 1999)。しかし *Nosema* 属はほとんど昆虫類を宿主とする微胞子虫であるため、分類学的位置については分子レベルで再検討する必要があると考えられる。

「シスト」の形成：ブリの側湾症は、*Myxobolus buri* の「シスト」集塊が第四脳室を物理的に刺激して神経障害を与えることにより起こる (Egusa, 1985)。*M. buri* は脳神経内の他の部位にも「シスト」を作るが、脊柱湾曲は専ら第四脳室内の「シスト」が原因とされている。*M. buri* はムツにも寄生するが、その場合は側湾でなく前湾症を引き起こす (Maeno and Sorimachi, 1992)。一方、ボラの脳内に寄生する *Myxobolus spinacurvatura* の場合は、側湾も前湾も現れる (Maeno and Sorimachi, 1992)。粘液胞子虫の脳神経寄生が変形症以外の病理変化として顕在化する例もある。スズキやヒラメの脳寄生 *Septemcapsula yasunagai* は、罹患魚が旋回したり飛び上がるなど異常遊泳の原因となる。ヤマメ・アマゴの眠り病は、*Myxobolus* sp. の末梢神経組織内寄生が原因とされ、罹患魚は眠ったように横臥する。その他にも脳神経寄生粘液胞子虫はいくつか報告されているが、寄生部位と宿主に与える病理との因果関係が明らかにされた例は少ない。

可食部である体側筋肉に寄生して水産的に問題となる粘液胞子虫は数多い。海産魚のクドア症には、アマミクドア (*Kudoa amamiensis*) のように筋肉内に白色粒状の「シスト」を多数形成する場合と、*Kudoa thyrsites* のように魚の死後、筋肉融解 (ジェリーミート) を呈する場合とがある (Moran et al., 1999)。いず

れも粘液胞子虫は発育初期の段階で筋肉繊維細胞内に寄生しているが、何が分岐点となって2つの病態に分かれるのか明確でない。なお、筋肉融解現象は寄生体の胞子形成前のステージが放出するタンパク分解酵素が原因と考えられているが、酵素の本体は特定されていない。

胞子の魚体外離脱：粘液胞子虫が魚体内で発育している間は全く病害性がないものの、体外に離脱する過程で魚に致命的影響を与える症例が報告されている。コイの筋肉ミクソボルス症は体側筋肉内に寄生した*Myxobolus artus*が原因であるが、寄生が重篤になると出血性貧血を呈して慢性的に死亡する(Yokoyama et al., 1996)。筋肉内で形成された「シスト」が崩壊すると、胞子は浸潤したマクロファージにより貪食され、腎臓、脾臓など内臓諸器官に運搬される。腎臓ではメラノマクロファージセンターが形成されて大量の胞子が集積され、肉眼的にも小白点として認められる。腸管、体表、鰓に運ばれた胞子は魚体外に排出されるが、鰓に運ばれた大量の胞子が鰓薄板に充満すると毛細血管が拡張、崩壊し、鰓上皮が剥離した結果、出血して貧血に至る。

コイの出血性テロハネルス症は、コイ全身の結合組織内で発育する*Thelohanellus hovorkai*の成熟胞子が皮下組織内に散逸する過程で起こる(Yokoyama et al., 1998)。筋肉ミクソボルス症に伴う出血性貧血の場合と異なり、胞子が鰓に大量に輸送されることはなく、寄生していた局所で出血、充血、炎症、水腫などの病理的变化が観察され、剖検的には体表全体が発赤し、出血斑を呈する。

タイリクスズキの心臓ヘネガヤ症は、心臓の動脈球組織内で発育する*Henneguya lateolabracis*が原因体である。この場合は寄生虫の発育過程で魚の循環機能に影響を及ぼしている可能性を否定できないが、粘液胞子虫の成熟後、大量の胞子が鰓弁に流入して鰓毛細管の閉塞や上皮の剥離をもたらす鰓の貧血や粘液分泌過多を来すことが死亡の直接原因と考えられる(Yokoyama et al., 2003)。

## 治療・対策

粘液胞子虫病の治療・対策に関する詳しい解説は他の書籍(Bartholomew and Wilson, 2002)や総説(Yokoyama, 2003)に譲ることとし、本論では概略のみ述べる。以前から、抗生物質Fumagillinの経口投与による化学療法成功例が数多く報告されてきた(Yokoyama et al., 1990b)が、胞子には効かないことや魚への副作用があることから現実的ではないとされている。しかし、前述のように栄養体の異常増殖が病害をもたらす症例に対しては検討する価値がある

かもしれない。また、Fumagillinは血管新生を抑制する効果があることが証明されヒトの抗癌剤としても脚光を浴びているが、粘液胞子虫に対する作用機序は未知である。他の魚類感染症で講じられるワクチンなどの免疫療法や、選抜育種など耐病性魚群の導入については、まだ基礎的知見が不足しており実現には程遠い。前述の超寄生微胞子虫を用いた生物学的制御法は興味深いアイデアであるが、まずは微胞子虫の分類学的、生物学的知識を蓄積する必要がある。現実に応用できそうな対策としては、養殖場の土壌改良により貧毛類相を制御してコイの出血性テロハネルス症を予防する試みが報告されている(Liyanage et al., 2003)。魚から魚へ伝播して感染が急速に拡大する海産魚の腸管粘液胞子虫症の場合は、汚染地域からの種苗を導入しない防疫対策や、生活環を遮断するための休耕など養殖法の管理によって被害を軽減できるかもしれない。

## 今後の展望

ミクソゾアの分類学や生物学に関してはここ数十年で新しい知見が続々と明らかになってきたが、未解明の点や新たに出てきた謎も多い。特に、最近見出されたコケムシ寄生性の軟胞子虫類については、まだ研究が始まったばかりである。例えば、*Tetracapsuloides bryosalmonae* (= PKX) はサケ科魚類に感染して増殖性腎臓病(PKD = proliferative kidney disease)の原因になることが証明されたが(Feist et al., 2001)、魚の体内では典型的な胞子が形成されない。*T. bryosalmonae*にとって魚類は異常な宿主であるため虫体の発育が止まってしまうのか、それとも魚体外に排出され再びコケムシ類に感染するのか、生活環の全体像は不明である。また、「起源」の項で述べたように、*B. plumatellae*は蠕虫状に細長く伸張してコケムシの体外に泳ぎ出す形態も見られる(Canning et al., 2002)。このようなステージの生物学的意義はわかっていない。軟胞子虫類は最も原始的なミクソゾアと考えられるため、これらの分類学や生物学の研究がミクソゾアの進化や起源を解き明かす鍵となるかもしれない(Zrzavy and Hyspa, 2003)。

生活環が解明されて放線胞子虫ステージが特定された粘液胞子虫についても、発育・増殖の制御因子やメカニズムに関する情報は極めて乏しい。「病害性」の項目で述べたように学術的には興味深い事例が数多くあるものの、我々はまだそれらを現象として傍観するだけで制御するには至っていないのが実情である。遺伝、代謝、生理、生化学的な研究を行うためには、粘液胞子虫を*in vitro*で維持・培養する技術の開発が不可欠であるが、現在までそのような試みは少ない

(Redondo et al., 2003)。今後、このような基礎的研究を積み上げることが、水産業、養殖業の現場で発生する魚病問題を解決することにもつながると信じている。(1978)。

## 引用文献

- Anderson, C. L., Canning, E. U. and Okamura, B. (1998) A triploblast origin for Myxozoa? *Nature*, 392, 346-347.
- Bartholomew, J. L. and Wilson, J. C. (2002) Whirling disease: reviews and current topics. *Am. Fish. Soc.*, Bethesda, 247 p.
- Canning, E. U., Curry, A., Feist, S. W., Longshaw, M. and Okamura, B. (2000) A new class and order of myxozoans to accommodate parasites of bryozoans with ultrastructural observations on *Tetracapsula bryosalmonae* (PKX organism). *J. Eukaryot. Microbiol.* 47, 456-468.
- Canning, E. U., Tops, S., Curry, A., Wood, T. S. and Okamura, B. (2002) Ecology, development and pathogenicity of *Buddenbrockia plumatellae* Schroder, 1910 (Myxozoa, Malacosporea) (syn. *Tetracapsula bryozoides*) and establishment of *Tetracapsuloides* n. gen. for *Tetracapsula bryosalmonae*. *J. Eukaryot. Microbiol.*, 49, 280-295.
- Diamant, A. (1997) Fish-to-fish transmission of a marine myxosporean. *Dis. Aquat. Org.*, 30, 99-105.
- Dyková, I. and Lom, J. (1999) *Nosema notabilis* (Microsporidia), its ultrastructure and effect on the myxosporean host *Ortholinea polymorpha*. *Dis. Aquat. Org.*, 35, 69-76.
- 江草周三 (1978) 「魚の感染症」, 恒星社厚生閣, 東京, 554p.
- Egusa, S. (1985) *Myxobolus buri* sp. n. (Myxosporidia: Bivalvulida) parasitic in the brain of *Seriola quinqueradiata* Temminck et Schlegel. *Fish Pathol.*, 19, 239-244.
- 江草周三 (1988) 原虫病. 改訂増補「魚病学」(江草周三編) 新水産学全集17-B, 恒星社厚生閣, 東京, pp. 219-274.
- El-Matbouli, M. and Hoffmann, R. W. (1998) Light and electron microscopic studies on the chronological development of *Myxobolus cerebralis* to the actinosporean stage in *Tubifex tubifex*. *Int. J. Parasitol.*, 28, 195-217.
- El-Matbouli, M., Hoffmann, R. W. and Mandok, C. (1995) Light and electron microscopic observations on the route of the triactinomyxon – sporoplasm of *Myxobolus cerebralis* from epidermis into rainbow trout cartilage. *J. Fish Biol.*, 46, 919-935.
- El-Matbouli, M., Hoffmann, R. W., Schoel, H., McDowell, T. S. and Hedrick, R. P. (1999) Whirling disease: host specificity and interaction between the actinosporean stage of *Myxobolus cerebralis* and rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. *Dis. Aquat. Org.*, 35, 1-12.
- Feist, S. W., Longshaw, M., Canning, E. U. and Okamura, B. (2001) Induction of proliferative kidney disease (PKD) in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* via the bryozoan *Fredericella sultana* infected with *Tetracapsula bryosalmonae*. *Dis. Aquat. Org.*, 45, 61-68.
- Kent, M. L. and Lom, J. (1999) Can a new species of Myxozoa be described solely on their actinosporean stage? *Parasitol. Today*, 15, 472-473.
- Kent, M. L., Margolis, L. and Corliss, J. O. (1994) The demise of a class of protists: taxonomic and nomenclatural revisions proposed for the protist phylum Myxozoa Grasse, 1970. *Can. J. Zool.*, 72, 932-937.
- Kent, M. L., Andree, K. B., Bartholomew, J. L., El-Matbouli, M., Desser, S. S., Devlin, R. H., Feist, S. W., Hedrick, R. P., Hoffmann, R. W., Khattra, J., Hallett, S. L., Lester, R. J. G., Longshaw, M., Palenzuela, O., Siddall, M. E. and Xiao, C. (2001) Recent advances in our knowledge of the Myxozoa. *J. Eukaryot. Microbiol.*, 48, 395-413.
- Lester, B., Hallett, S., El-Matbouli, M. and Canning, E. U. (1999) Can a new species of Myxozoa be described based solely on their actinosporean stage. *Reply. Parasitol. Today*, 15, 508.
- Lester, R. J. G., Hallett, S. L., El-Matbouli, M. and Canning, E. U. (1998) The case for naming actinosporeans using the Zoological Code. *Parasitol. Today*, 14, 476-477.
- Liyanage, Y. S., Yokoyama, H. and Wakabayashi, H. (2003) Evaluation of vector-control strategy of haemorrhagic thelohanellosis in carp, caused by *Thelohanellus hovorkai* (Myxozoa). *Dis. Aquat. Org.*, 55, 31-35.
- Lom, J. and Dyková, I. (1992) Protozoan parasites of fishes. Elsevier, New York, 315p.
- Maeno, Y. and Sorimachi, M. (1992) Skeletal abnormalities of fishes caused by parasitism of Myxosporidia. NOAA Technical Report NMFS, 111,

- 113-118.
- Markiw, M. E. (1989) Portals of entry for salmonid whirling disease in rainbow trout. *Dis. Aquat. Org.*, 6, 7-10.
- Moran, J. D. W., Whitaker, D. J. and Kent, M. L. (1999) A review of the myxosporean genus *Kudoa* Meglitsch, 1947, and its impact on the international aquaculture industry and commercial fisheries. *Aquaculture*, 172, 163-196.
- Okamura, B., Curry, A., Wood, T. S. and Canning, E. U. (2002) Ultrastructure of *Buddenbrockia* identifies it as a myxozoan and verifies the bilaterian origin of the Myxozoa. *Parasitology*, 124, 215-223.
- Palenzuela, O., Redondo, M. J. and Alvarez-Pellitero, P. (2002) Description of *Enteromyxum scopthalmi* gen nov., sp. nov. (Myxozoa), an intestinal parasite of turbot (*Scophthalmus maximus* L.) using morphological and ribosomal RNA sequence data. *Parasitology*, 124, 369-379.
- Redondo, M. J., Palenzuela, O., Riaza, A., Macias, A. and Alvarez-Pellitero, P. (2002) Experimental transmission of *Enteromyxum scopthalmi* (Myxozoa), an enteric parasite of turbot *Scophthalmus maximus*. *J. Parasitol.*, 88, 482-488.
- Redondo, M. J., Palenzuela, O. and Alvarez-Pellitero, P. (2003) *In vitro* studies on viability and proliferation of *Enteromyxum scopthalmi* (Myxozoa), an enteric parasite of cultured turbot *Scophthalmus maximus*. *Dis. Aquat. Org.*, 55, 133-144.
- Schlegel, M., Lom, J., Stechmann, A., Bernhard, D., Leipe, D., Dykova, I. and Sogin, M. L. (1996) Phylogenetic analysis of complete small subunit ribosomal RNA coding region of *Myxidium lieberkuehni*: evidence that the Myxozoa are metazoans and related to bilaterians. *Arch. Protistenkd.*, 147, 1-9.
- Siddall, M. E., Martin, D. S., Bridge, D., Desser, S. S. and Cone, D. K. (1995) The demise of a phylum of protists: phylogeny of the Myxozoa and other parasitic cnidaria. *J. Parasitol.*, 81, 961-967.
- Smothers, J. F., von Dohlen, C. D., Smith Jr., L. H. and Spall, R. D. (1994) Molecular evidence that the myxozoan protists are metazoans. *Science*, 265, 1719-1721.
- Tin Tun, Yokoyama, H., Ogawa, K. and Wakabayashi, H. (2000) Myxosporean and their hyperparasitic microsporeans in the intestine of emaciated tiger puffer. *Fish Pathol.*, 35, 145-156.
- Tin Tun, Ogawa, K. and Wakabayashi, H. (2002) Pathological changes induced by three myxosporeans in the intestine of cultured tiger puffer, *Takifugu rubripes*. *J. Fish Dis.*, 25, 65-72.
- Wolf, K. and Markiw, M. E. (1984) Biology contra-venes taxonomy in the Myxozoa: new discoveries show alternation of invertebrate and vertebrate hosts. *Science*, 225, 1449-1452.
- Yasuda, H., Ooyama, T., Iwata, K., Tin Tun, Yokoyama, H. and Ogawa, K. (2002) Fish-to-fish transmission of *Myxidium* spp. (Myxozoa) in cultured tiger puffer suffering from emaciation disease. *Fish Pathol.*, 37, 29-33.
- 横山 博 (2002) キンギョの腎腫大症. 観賞魚臨床, 2, 9-14.
- Yokoyama, H. (2003) A review: gaps in our knowledge on myxozoan parasites of fishes. *Fish Pathol.*, 38, 125-136.
- Yokoyama, H. and Urawa, S. (1997) Fluorescent labelling of actinospores for determining the portals of entry into fish. *Dis. Aquat. Org.*, 30, 165-169.
- Yokoyama, H., Ogawa, K. and Wakabayashi, H. (1990a) Light and electron microscopic studies on the development of *Hoferellus carassii* (Myxosporea), the causative organism of kidney enlargement disease of goldfish. *Fish Pathol.*, 25, 149-156.
- Yokoyama, H., Ogawa, K. and Wakabayashi, H. (1990b) Chemotherapy with fumagillin and toltrazuril against kidney enlargement disease of goldfish caused by the myxosporean *Hoferellus carassii*. *Fish Pathol.*, 25, 157-163.
- Yokoyama, H., Ogawa, K. and Wakabayashi, H. (1991) A new collection method of actinosporeans – a probable infective stage of myxosporeans to fishes – from tubificids and experimental infection of goldfish with the actinosporean, *Raabeia* sp. *Fish Pathol.*, 28, 135-139.
- Yokoyama, H., Ogawa, K. and Wakabayashi, H. (1993) Some biological characteristics of actinosporeans from the oligochaete *Branchiura sowerbyi*. *Dis. Aquat. Org.*, 17, 223-228.
- Yokoyama, H., Ogawa, K. and Wakabayashi, H. (1995) Chemoresponse of actinosporean spores of *Myxobolus cultus* to skin mucus of goldfish *Carassius auratus*. *Dis. Aquat. Org.*, 21, 7-11.
- Yokoyama, H., Danjo, T., Ogawa, K., Arima, T. and

- Wakabayashi, H. (1996) Hemorrhagic anemia of carp associated with spore discharge of *Myxobolus artus*. Fish Pathol., 31, 19-23.
- Yokoyama, H., Liyanage, Y. S. Sugai, A. and Wakabayashi, H. (1998) Hemorrhagic thelohanellosis of color carp caused by *Thelohanellus hovorkai* (Myxozoa: Myxosporea). Fish Pathol., 33, 85-89.
- Yokoyama, H., Kawakami, H., Yasuda, H. and Tanaka, S. (2003) *Henneguya lateolabracis* sp. n. (Myxozoa: Myxosporea), the causative agent of cardiac henneguyosis in Chinese sea bass *Lateolabrax* sp. Fish. Sci., 69, 1114-1118.
- Zrzavy, J. and Hypsa, V. (2003) Myxozoa, *Polypodium*, and the origin of the Bilateria: The phylogenetic position of "Endocnidozoa" in light of the rediscovery of *Buddenbrockia*. Cladistics, 19, 164-169.