

粘液胞子虫類の種鑑別・分類体系が直面する課題

佐藤 宏

山口大学 共同獣医学部 寄生虫学教室

要約

ミクソゾア (Myxozoa) 研究は生物多様性理解の長い歴史をもつ。近年では、養殖産業の進展に伴って増加する魚病の主要な寄生虫性病原体として、また、ごく最近では特定の生鮮魚介類喫食者における食中毒集団発生の原因として、多面的な研究が急展開をみせている。この分類群には形態的多様性に富む 2,300 余種が約 60 属に区分されている。活発化する研究の進展と共に、形態分類体系と分子系統分類との乖離の解決と種鑑別基準の共有が大きな課題として浮上してきている。本稿ではこれらの課題に関わるいくつかの話題を提供し、獣医寄生虫学分野とも関わりを深めつつある粘液胞子虫 (Myxosporidia) について、その種鑑別と分類体系が直面する課題を紹介する。

Keywords: ミクソゾア、粘液胞子虫、形態分類、分子系統分類、種鑑別

1. はじめに

ミクソゾア (Myxozoa) に関する研究の歴史は長く、その最初の記録は 1825 年に溯ると Moran et al. [41] は記している。それ以降、多種多様な粘液胞子虫類が記載されてきた。*Kudoa* 属に名を残す世界的原虫学者「工藤六三郎リチャード」教授 (当時イリノイ大学) は、20 世紀初期までに世界から記載された 237 種を自身によるきれいな描画 656 図とともにモノグラフ 265 頁にまとめている [31, 38]。生物多様性理解の観点からの精力的な研究は今日まで続いているが、特に研究を推進している大きな要因が水産業の規模拡大あるいは淡水魚や海洋魚の養殖技術普及に伴って頻発する寄生虫病である。その実態解明と対策の一環として粘液胞子虫に関する研究に各国の研究者が取り組んでいる [41, 61, 63]。*Myxobolus cerebralis* による旋回病、*Tetracapsuloides bryosalmonae* による増殖性腎臓病 (PKD)、*Enteromyxum leei* や *Henneguya ictaluri* による痩せ病が世界的によく知られている [63]。また、1975 年の沖縄海洋博覧会において未来型食糧生産技術として目玉企画であった海洋牧場 (ブリの養殖) では、筋肉に白点 (シスト) をつくる *Kudoa amamiensis* の重度感染によって、市場価値をもたない養殖魚しか育たなかった [12, 13, 51]。食糧増産や地域経済の活性化を目的として世界各地で展開される各種淡水魚・海水魚の養殖は、皮肉なことに、新たな粘液胞子虫病の掘り起こし

(顕在化) に確実に貢献している [1, 12, 17, 26, 36, 59-61, 63]。すなわち、天然魚ではごく低レベルの感染状態にある粘液胞子虫が、養殖魚では重度な感染を引き起こし、致命的な原因となったり、市場価値を失う感染様態を呈す原因となっている。

魚病の原因として重要性を益々増した粘液胞子虫であるが、ごく最近まで、消費者である人への被害性はないと信じられてきた。2011 年 6 月 17 日付けで発せられた食安 0617 第 3 号「生食用生鮮食品による病因物質不明有症事例について」を機として、少なくともヒラメ寄生の *Kudoa septempunctata* が食中毒原因として公式に考慮されることになった [25, 28, 36, 42, 43]。天然環境では問題とならない低レベルの感染を引き起こす粘液胞子虫類が養殖施設では重度の感染を起こし、また、新鮮で活性度の高い寄生虫を食卓に届ける流通体制の整備があつてこそその新たな問題の勃発と考えることができる。すなわち、既存の病害を新たに認識したというより、まさに新たな社会環境や食生活流行が引き起こした新興寄生虫症として位置づけられるように思える。

粘液胞子虫の種同定は、魚病あるいは人での食中毒集団発生に際して、その病原体を特定し、対策を進める上で基本となる。もちろん、生物多様性を論ずる上でも同様である。2,300 種以上を抱えて約 60 属に分類される粘液胞子虫は、その分類体系について様々な課題に直面している。近年の大きな見直しとしては次の 2 つの発見があつた。すなわち、1) 近縁な 2 綱 (Class) として長

い間区別されてきた粘液胞子虫類 (Myxosporea) と放線胞子虫類 (Actinosporea) が実は同一寄生虫の生活期の違いに過ぎなかったことが Wolf & Markiw によって 1984 年に示されたこと [58]、そして 2) PKD の原因として *Tetracapsuloides bryosalmonae* が特定されるとともに、ミクソゾア門は軟胞子虫綱 (Malacosporea) と粘液胞子虫綱 (Myxosporea) に新たに区分されたことである [10]。形態分類に基づいた科あるいは属の区別、そして種レベルでの鑑別が現在でも議論され、解決策が模索されていることを以下に紹介していきたい。

2. 形態学的分類体系の概要

粘液胞子虫類は長く原生動物として扱われてきた。過去にもその見直しを提唱する報告はあったが、最終的に、'90 年代に超微形態学的所見と small subunit (SSU) ribosomal RNA 遺伝子 (rDNA) 解析から後生生物であることが示され [48, 49]、世界の研究者も広く認めるところとなった。後生生物としての分類、すなわち、刺胞動物なのか左右相称動物なのかという点を巡ってはその後も活発な議論が続いている [44, 47, 67]。

Wolf & Markiw [58] が養殖ニジマスの旋回病の原因となる *M. cerebralis* について研究し、粘液胞子虫として初めてその生活環を明らかにした。すなわち、魚宿主では粘液胞子に、貧毛類 (イトミミズ) では放線胞子虫に増殖発育して生活環が維持されていることが実証された。それまで、類似した胞子構造をもつ近縁な生物として、それぞれを粘液胞子虫綱と放線胞子虫綱に分けていたが、この研究によって同一生物の異なる生活期であることが示された。以後、2000 年までは粘液胞子虫綱のみとされたが、サケ科魚類の PKD の原因種として新種記載された *T. bryosalmonae* の発見を契機に、粘液胞子虫綱とは別に軟胞子虫綱が設けられ、現在までに 2 種が記載されて 1 科から構成される軟殻目 (Malacovalvulida) が設けられた [10]。一方の粘液胞子虫綱には双殻目 (Bivalvulida) と多殻目 (Multivalvulida) が大別されるが、現在のところ、前者が圧倒的多数の記載種を抱える [35]。食中毒原因となるクドア属 (*Kudoa*) は後者に分類される。双殻目は、2 つの殻片 (一般的に、殻片数と胞子内部にみられる極糸を収納する極嚢数は同数である) が縫合線と接着された構造をとり、多殻目は 3 つ以上の殻片ならびに極嚢をもつ。

粘液胞子虫 62 属のうち、2~3 種もしくは 1 種で構成

される属が過半数を占める [35, 46]。構成種数が多い属は *Myxobolus* (792 種)、*Myxidium* (217 種)、*Henneguya* (204 種)、*Ceratomyxa* (115 種)、*Telohanelus* (75 種)、*Kudoa* (63 種) などである。但し、これらの種数は研究者により数え方が違ってくる。Eiras et al. [16] は *Myxobolus* 属を 744 種として一覧表を用意し、その後、2011 年までに約 40 種の新種記載が行われた [46]。*Henneguya* 属は Eiras [15] は 146 種として一覧を報告しているが、それから 2011 年までに約 32 種の新種記載が行われている [46]。*Kudoa* 属については、Moran et al. [41] は *K. funduli* (Hahn, 1915) あるいは模式種 *K. clupeiidae* (Harh 1917) 以降に 44 種の記載があったとしていることから、それ以降 2011 年までの新種記載を拾うと総数 84 種となる [46]。現在、粘液胞子虫に関わる新種記載は精力的に行われていることから、この 2 年間でも更に増加していることは確実である。属レベルでも、*Gadimyxa* や *Soricimyxa* などが新たに提唱されている [30, 45]。

3. 種鑑別が直面する課題 —形態分類と分子系統分類の相克—

形態学的分類と分子系統分類の乖離がいくつかの属を中心に報告されている。粘液胞子虫期の胞子 (粘液胞子) は 5-15 μ m 程度の微小サイズで、胞子構造は単純である (図 1)。一般的に同数の殻片 (SV; shell valve) と極嚢 (PC; polar capsule) の存在が一目瞭然と区別され、また、胞子の全貌像にやや特徴があることを除けば、光学顕微鏡検査レベルでは種間の違いを明確に示すことは時に難しい [35]。生活環がほとんどの種で未解明であり、交叉感染による宿主域の実験的確認も行われて来なかったが、漠然と宿主特異性と組織特異性は高いと考えて種鑑別と新種記載が行われてきた。1987 年の生活史解明の鎬矢となる報告 [58]、2000 年前後から本格化した分子遺伝学的解析の種鑑別への応用は、明確で信頼性の高い種鑑別を可能にすると共に、新たな問題の存在を明らかにした。ここでは、いくつかの話題を取り上げ、今後の課題の所在を記しておきたい。

3-1. *Kudoa permulticapsula* の発見

Whipps et al. [56] は、13 SV/PC の粘液胞子 (*K. permulticapsula*) をオーストラリア沖で得たヨコシマサワラ (*Scomberomorus commerson*) から検出した。当時、*Kudoa* 属は SV/PV が 4 つの粘液胞子虫を分類

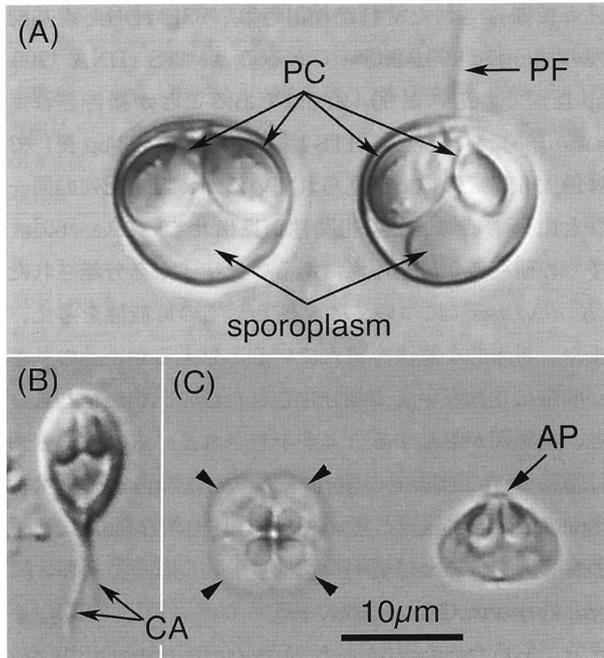


図1. 粘液胞子: (A) *Myxobolus* [双殻目]; (B) *Henneguya* [双殻目]; (C) *Kudoa* [多殻目].

AP, 頂上突起; CA, 尾状突起; PC, 極嚢; PF, 弾出した極糸; sporoplasm, 胞子原形質細胞. (A) で示す3つの極嚢内には極糸が螺旋状に収納される。(C) で示す矢頭は殻片を指す (*K. iwatai* なので、4つの殻片と極嚢をもつ). すべての写真は同一倍率.

し、SV/PC 数が5つであれば *Pentacapsula*、6つであれば *Hexacapsula*、7つであれば *Septemcapsula* といったように異なる属に分類していたことから、形態分類学に依拠して新属を提唱する余地は十分にあった。当時、SV/PC 数は最も重要な分類の基盤で揺るぎないと信じられたことは、2006年に至っても Lom & Deková [35] が依然として *Pentacapsula* をはじめとした前述の3属を存続させる余地を考慮していたことから明白であるし、*K. permulticapsula* の発見に関わった研究者たちも同様に認識していた [53]。Whipps et al. [56] は13 SV/PC の粘液胞子虫の SSU rDNA シークエンスを行って *Kudoa* 属のクレードに入ることを確認し、次いで、上述の5~7 SV/PC の3属も同様であることも確認した [57]。Lom & Deková [35] は、次のように記している。もし Whipps et al. [56] の考えを受け入れるならば、ミクソゾアの分類において、分子系統解析が胞子形態に依拠した従来の分類基準を打ち破った最初の事例になると。生鮮魚介類喫食と関係したクドア食中毒の集団発生事例で扱う粘液胞子虫が、ヒラメ寄生の6~7 SV/PC の *K. septempunctata* であり、マグロ寄生の6 SV/PC の *K. neothunni* も強く疑われるというように、今日、

当然の如く *Kudoa* 属に分類している状況を考えると隔世の感がある。Whipps et al. [57] は、*Kudoa* 属の定義を修正し、4つの SV/PC をもつ粘液胞子虫から、4つ以上の SV/PC をもつ粘液胞子虫とした。

3-2. SV/PC 数の変異

ヒラメから新種記載された *K. septempunctata* の SV/PC 数には変異がある。単一の多核原形質体(plasmodium) が作る、すなわち単一シュードシスト内で増殖した胞子であっても、7 SV/PC の胞子と6 SV/PC の胞子が74:26で混在していることは原記載でも記述されている [36]。その後、他の3つの材料を同様に調べても、67:33、40:60、34:66と変異が見られている [37]。それ以前にも、*K. chaetodoni* において、8 SV/PC 胞子が51.3%、9 SV/PC が47.6%とばらつくことが報告されている [8]。ここまで顕著な SV/PC 数のばらつきがみられるのは、この2種と下述の *K. yasunagai* に代表されるが、小さなばらつきは表1に示す種でも記録されている。このような形態分類学の最も重視する種鑑別基準にみられる変異は、可能性として異なる種あるいは系統の混在可能性を考えることになる(単一のシュードシスト内からの採材であれば、この可能性を考えることは矛盾を孕む)。混在する材料について rDNA 塩基配列解析を行っても単一のシークエンスしか得られないことから、同一種で見られる形態の変異性であることは明白である。

上述の形態的変異性を更に発展的に考える必要性が出てきた。オーストラリア沖で漁獲された *Sillago ciliata* の脳から得た5~6 SV/PV の *Kudoa* 胞子の SSU rDNA 塩基配列と、ヒラメ (*Paralichthys olivaceus*) の脳から得た7 SV/PC の *Kudoa yasunagai* の塩基配列が完全に一致したのだ [8]。この事実の解釈は悩ましいと

表1. 粘液胞子虫の殻片 (SV) 数と極嚢 (PC) 数にみられる変異

種名	優勢なSV/PC数*	SV/PC数の変異	参考文献
<i>K. chaetodoni</i>	8-9	7-9	8
<i>K. iwatai</i>	4	4-8	11, 14
<i>K. lethrini</i>	7	6-7	8
<i>K. monodactyli</i>	5	3-10	21
<i>K. permulticapsula</i>	13	13-15	57
<i>K. septempunctata</i>	6-7	6-7	36, 37
<i>K. thalassomi</i>	6-7	6-7	7
<i>K. yasunagai</i>	6-7 vs. 5-6	5-8	7, 8, 22

* *K. yasunagai* については本文「3-2」参照。

ころである。当初は、18S rDNA 塩基配列の解像度が低いために、形態学的に明らかに鑑別できる種間であっても、特定の種間の鑑別には使えない可能性が示唆された。すなわち、分子遺伝学的解析はあくまでも種鑑別の補助手段であり、形態学的観察をより詳細に行う動機づけにはなるとされた [5]。胞子形態について徹底的な観察と解析を加えた Burger & Adlard [6] は、*Sillago ciliata* の脳から得た種もヒラメの脳から記載された種も同一種 *K. yasunagai* であると最終的に結論した。

3-3. 宿主特異性と地理的分布

単純な構造をもつ粘液胞子について、その種鑑別を試みる際に大いに参考となるのが寄生していた宿主であり、その由来する海域である。形態分類学においては、かつて大きな根拠となって新種記載が行われてきた。Diamant et al. [11] は地中海産のさまざまな魚種を調べ、当時、日本近海でのみ分布が知られていた *K. iwatai* [14] の寄生を報告した。彼らが根拠としたのは、胞子形態の同一性、全身臓器でのシスト形成、SSU rDNA 塩基配列の高い同一性である (1,560-bp 長で3つの塩基置換。99.8%の同一性に相当)。台湾の養殖魚 (*Lutjanus erythropterus*) で問題を起こした *K. lutjanus* も、*K. iwatai* 同様に全身感染性を持ち、胞子形態も酷似している。前者については SSU rDNA の塩基配列が一部に限られることから (828-bp 長)、*K. iwatai* 種内での塩基配列上の変異との比較が十分に行えないが、日本産 *K. iwatai* とは3塩基、地中海産 *K. iwatai* とは3塩基の違いである [37]。極東分布あるいは地中海分布の *K. iwatai* と台湾近海に分布が知られる *K. lutjanus* を同一種として括り、地理的分布による個体群として考えるか、あるいは、地中海産 *K. iwatai* を別種とすることも可能性として残る。*K. lutjanus* について、更に分子遺伝学的データの確認が行われることが必要である。

オーストラリアのグレートバリアリーフで6科18種の海産魚から検出された *K. thalassomi* を調べると、SSU rDNA 塩基配列での同一性は最低99.7% (1,539-bp 長で0-10の塩基置換)、28S rDNA 塩基配列での同一性は最低98.5% (814-bp 長で0-10の塩基置換) であった [7]。同一海域での種内 rDNA 塩基配列変異の意外と高い頻度を報告するとともに、前項で論じた SV/PC 数といった形態学的変異も確認されている [7]。世界的分布を持ち、死後筋肉融解現象 (ジェリーミート) を引き起こすことで水産業上も重要性の高い *K. thyrssites* について、カナダ、合衆国、チリ、英国、南アフリカ、日本

近海で漁獲された材料が検討され、SSU rDNA 塩基配列の同一性が99.0-99.8%であること、28S rDNA (700-bp 長) でのそれが90.4-97.0%であることが報告されている [56]。ちなみに、ITS-1 領域 (393 - 493-bp 長) では最大65.6%の違いが見られているが、塩基配列の同一性と由来する海域との相関性が見出せていない [55]。多くの研究者が異なる海域あるいは宿主から分離された '*K. thyrssites*' について独立種としての可能性を考え、また、将来的な解決を望んでいると思えるが、その基準が明確にされないまま細分化された種の記載が行われると、種鑑別が混乱することが予想される。人為的な分類になるが、これまでの慣行に従い、*K. thyrssites* を上種 (species complex) と考えて [53]、過剰な種記載を行われていないことは賢明な選択と考えられる。なお、*K. cruciformum* (Matsumoto, 1954) は SV/PC の観察が不十分である点から [64]、*K. histolytica* (Pérard, 1928) は現在の種理解から [55]、*K. thyrssites* のシノニムとされている。

K. amamiensis, *K. neothunni*, *K. shiomitsui*, *K. yasunagai* についても、日本~オーストラリアに向けた西太平洋海域に広く分布していると推測されている [4, 5, 9, 13, 32, 65]。遠隔海域で異なる魚種から検出した粘液胞子虫について同一種かどうかを論じることができるようになったのは、分子遺伝学的データが日常的に使用される今日の研究状況があればこそといえる。

3-4. 胞子の計測値

胞子の形態観察では、胞子の全体的な形状 (頂面像や前面像、側面像)、胞子殻外側にみられる突起等の付属物の有無 (頂点突起や尾状突起を含む)、殻片数、極嚢数、好ヨード染色性液胞の有無といった質的な特徴と共に、胞子や極嚢の大きさ (Width, Thickness, Length といった用語で表記される [34])、極嚢内の極糸の巻数、尾状突起の長さなどの計測が行われる。胞子計測にあたっての標準計測点については Lom & Arthus [34] が参考にされている。

同一海域で収集された同一種においても部分的な胞子計測値のばらつきがみられる [7, 37]。表2に瀬戸内産海産魚から検出した *K. iwatai* について、Matsukane et al. [37] がまとめた胞子計測値を示す。胞子や極嚢の一部サイズにおいて、計測値の範囲が重ならないこともある。また、扱っている値が1 μ m あるいはそれ以下であり、極めて微妙な差が種鑑別において用いられる。

Kudoa quadricornis 胞子は、その4つの殻片それぞれ

表2. *Kudoa iwatai* 粘液胞子の計測値の変異*

宿主	<i>Lateolabrax japonicus</i>	<i>Lateolabrax japonicus</i>	<i>Lateolabrax japonicus</i>	<i>Acanthopagrus sclegelii</i>	<i>Acanthopagrus sclegelii</i>	<i>Pagrus major</i>	<i>Sparus aurata</i>
漁獲地	瀬戸内海 (防府沖)	瀬戸内海 (防府沖)	瀬戸内海 (防府沖)	瀬戸内海 (防府沖)	瀬戸内海 (防府沖)	日本	紅海 (イスラエル沖)
採集日	2008.5.23	2008.12.8	2008.12.10	2008.8.29	2008.12.1	—	—
参考文献	37	37	37	37	37	11	11
検体数	20	20	20	20	20	30	30
胞子 Width	9.2-10.6 (10.1)	9.3-11.1 (10.7)	10.0-11.6 (10.7)	8.8-9.9 (9.5)	9.6-10.8 (10.4)	9.0-11.0 (10.2)	9.5-10.8 (10.1)
胞子 Thickness	8.7-10.3 (9.3)	7.9-10.7 (9.7)	8.7-10.0 (9.5)	7.4-9.0 (8.1)	9.0-10.4 (9.7)	9.0-10.0 (9.7)	9.0-9.7 (9.2)
胞子 Length	7.3-8.9 (8.2)	8.0-8.6 (8.4)	7.8-8.7 (8.3)	6.6-8.1 (7.3)	8.3-9.2 (8.5)	7.2-8.4 (7.8)	8.3-9.4 (8.7)
極囊 Length	3.7-5.0 (4.3)	4.1-4.7 (4.5)	4.2-4.8 (4.5)	3.7-4.6 (4.2)	4.6-5.4 (5.1)	4.0-5.5 (4.7)	4.3-5.2 (4.8)
極囊 Width	1.5-2.1 (1.9)	2.1-2.7 (2.3)	2.1-2.7 (2.4)	2.1-2.9 (2.2)	2.1-2.4 (2.2)	1.8-2.4 (2.1)	2.2-2.8 (2.4)

*計測値の単位は μm で、それぞれの計測値は範囲 (平均) で示す。

の底縁端から突起が伸びる特徴的な形態をもつ [56]。Burger and Adlard [5] は、同様の形態をもつが胞子計測値が小さい種として *K. paraquadricornis* を新種記載している。この2種間では、SSU rDNA で 99.94% (1,683-bp 長)、large subunit (LSU) rDNA で 96.22% (715-bp 長) の塩基配列上の同一性を持ち、極めて高い近縁性をもっている。

ミクソゾアあるいは粘液胞子虫についても SSU rDNA あるいは LSU rDNA 塩基配列が種鑑別において併用されるようになったことで、種の異同について確実なデータに基づいて論じられるようになってきた。この項で論じた計測値のばらつき、前項までに論じて来た異なる SV/PC 数をもつ胞子や異なる宿主からの分離材料の異同が科学的に議論できるようになった意義は大きい。当初は SSU rDNA に比べて登録データが限られていた LSU rDNA も、今日、多くの種のデータが揃ってきたこと、また、より解像度の高い種間変異や種内変異が短い塩基配列 (700 ~ 800-bp 長) の中に集中的に検出されることなどが認識されている [7]。しかし、どれくらいの変異出現率を異種間の違いとして考えていいのか、あるいは、すべての種について同等に扱えるのかどうかを判断できるほどの知見が蓄積されておらず、現在のところは各研究者の見識に任されている。

3-5. 表象的特徴としての死後筋肉融解現象

胞子形態に基本的に依拠する形態分類あるいは種鑑別であるが、比較検討できる情報が限られるため、上述の地理的分布や宿主特異性、更に組織特異性なども鑑別情報として重要である。また、胞子が形成される多核原形質体の大きさや胞子形成における同調度など、生物種としての特徴に繋がる情報の比較も有用である。加えて、「ジェリーミート」と呼ばれる死後筋肉融解現象 (post-mortem myoliquefaction) を引き起こす種か

どうかも *Kudoa* 種の鑑別において重要視されてきた。死後筋肉融解現象は、*Kudoa* の胞子形成前の多核原形質体 (pre-sporogonic plasmodium) が宿主の死後に放出する蛋白分解酵素が原因となる [50]。*K. thyrssites* や *K. paniformis* のもつ蛋白分解酵素について分子レベルでの特徴づけが行われ、筋肉内の多核原形質体に前駆体型 Cathepsin L が豊富に局在することが明らかにされている [20]。筋肉融解を引き起こすのは、後述するように筋線維内に多核原形質体が局在するシュードシスト形成種である。シロガネマダラでは *K. paniformis* と *K. thyrssites* の両種が感染し得るが [24]、前種の感染率は高い一方で、*K. thyrssites* に比べて酵素活性は低く、*K. paniformis* による筋融解にはより多くの胞子数が必要である [52, 66]。すなわち、両種のもつ酵素活性あるいは筋融解能は異なることから、種の生物特性を表象する1つの指標として有用性をもつと考えることもできる。

世界全体では 18 科 37 種の魚類から記録されてきた *K. thyrssites* が死後筋肉融解現象の原因種としてよく知られるが [41]、他に *K. funduli*、*K. lateolabracis*、*K. megacapsula*、*K. mirabilis*、*K. musculoliquefaciens*、*K. neothunni*、*K. peruvianus*、*K. rosenbuschi*、*K. camarguensi* など同様の現象を引き起こす [46]。珍しいところでは、1997 年 5 月に兵庫県香住町の地引き網にかかったミズダコ (*Paroctopus dofleini*) に筋肉融解が見られ、未同定クドア種が検出されている [62]。*Kudoa* 各種に加えて、同じ多殻類の *Unicapsula seriola* も筋肉融解を引き起こすことが知られている [39]。

ここで論じたいのは、死後筋肉融解病巣から原記載された *K. rosenbuschi* と、同一海域で筋組織変性が見られなかった筋組織から種記載された *K. alliaris* の種としての異同である。胞子の形態学的観察では明確な違いを指摘できず、また、SSU rDNA では 1 カ所のみ塩基置換があるとされる [54]。*Kudoa neothunni* は、

インドネシア海域 (Bunda Sea) で漁獲され、築地市場に持ち込まれたキハダマグロ (*Thunnus albacares*; syn., *Neothunnus macropterus*) の筋肉融解の原因として新種記載された [2]。その後、メバチマグロ (*Thunnus obesus*) や三陸沖のクロマグロ (*Thunnus orientalis*) の筋肉融解巣からも確認されている。本種でも、キハダマグロで死後筋肉融解現象の見られた病巣からの分離株と食中毒原因としてメバチマグロ (クロマグロ) の筋肉組織から分離された株との SSU rDNA での塩基置換は 2 カ所に限られ、また、胞子の形態学的特徴も酷似している [32]。死後筋肉融解現象は、*Kudoa* の胞子形成前の多核原形質体が関わりとされることから、胞子形成が完成した粘液胞子虫については、種の鑑別点として使い難い。すなわち、種間で比較し種鑑別に用いるには、発育時期が限定され、現場での一般的な種鑑別の指標としては不都合である。上述「3-2」で *K. thyrsites* について論じたように、筋肉融解現象の有無に関わらず、胞子形態に明白な差異が確認されるまでは、SSU/LSU rDNA の塩基置換の頻度が極めて低い近縁種と考えて、上種として「*K. rosenbuschi* (Gelormini, 1943)」(シノニムとして *K. alliarum* Shulman et Kovaleva, in Kovaleva et al., 1979) と「*K. neothunni* (Arai et Matsumoto, 1953)」としておくことが、その後の種鑑別や記録の混乱を回避できるのではないかと考える。もう 1 つの可能な対応としては、塩基変異を基準として亜種レベル以下 (strain や genotype 等も含む) で区別することである。ごく一般的な実験室であっても、顕微鏡さえあれば種レベルまでの鑑別を行えることが望ましい。また、種鑑別によって副次的に示唆される生物種特性や社会的インパクトが乏しければ、塩基配列確認以前の未同定種扱いや同定放棄等の増加の方が懸念される。

3-6. 胞子形態特徴の多系統性

双殻目の主要な構成単位となる *Myxobolus* 属 (約 800 種) と *Henneguya* 属 (約 200 種) の形態学的な鑑別は容易であり明白である。胞子での尾状突起の有無が両属を分ける。尾状突起の有無を除けば、極めて類似した粘液胞子である。主として淡水魚の鰓組織に寄生し、宿主特異性と臓器・組織特異性も高いとされる [15, 16, 35]。SSU rDNA に基づく分子系統樹において、この 2 属の種は同一クレード内に混在して分離しない [18, 19]。また、その 1 つ 1 つの下位クレードにも両属が混在して、宿主特異性や臓器・組織特異性との関係性も見出し難い。このことから、形態分類体系において最重要

性をもつと考えられた尾状突起の有無は系統発生的に多元性をもつ (polyphyletic) と説明されている [18, 19, 27]。系統進化の過程で、尾状突起をもつ系統が複数回発生する機会があったと考えるわけである。ここで Liu et al. [33] は興味深い事例を発見している。彼らが行った *M. turpisrotundus* の胞子観察では、'*Myxobolus*' タイプと '*Henneguya*' タイプの胞子が混在し、後者が約 10% を占めた。このことは、重要視されてきた形態学的特徴の表出 (尾状突起の有無) は可塑性が高く、その表出制御は緩いことを意味しているかのようだ。系統進化の過程でも、このことが反映されたと考えると、分子系統樹での一見混乱したクレード構成の説明にはなる。人為的分類としての *Myxobolus* 属と *Henneguya* 属の区別は顕微鏡検査レベルでの有用性が高いが、系統進化を考慮した今後の分類の在り方も考えなくてはならないだろう。

4. 生活環解明の遅滞

養殖ニジマスの旋回病の原因となる *M. cerebralis* について研究した Wolf & Markiw [58] が、ミクソゾア的生活環を初めて明らかにしたことは前述した。魚類を宿主として種記載された粘液胞子虫には、環形動物 (おそらく、淡水魚では貧毛類、海水魚では多毛類) が交互宿主 (alternative host) となって放線胞子虫期が発育して生活環の維持が行われている [61, 63]。この研究は分類体系を大きく変え、また、経済的・社会的な影響をもつ養殖魚の感染症対策を考えるに当たっても、研究者や水産業従事者に大きなインパクトをもたらしたに違いない。しかしながら、その後の生活環解明に関わる研究は意外と進んでいない。10 年前に Koie et al. [29] は初めて海洋性粘液胞子虫の生活環を明らかにした。すなわち、双殻目 *Ellipsomyxa gobbii* は魚宿主 *Pomatoschistus microps* と多毛類 *Nereis diversicolor* で生活環が維持されていることを示した。その後、*Ceratomyxa auerbachii* と *Gadimyxa atlantica* でも交互宿主と放線胞子虫が確認された [63]。これらを含め、粘液胞子虫期と放線胞子虫期の両生活期が確認されたミクソゾアは、2011 年に至っても約 39 種に留まっている [63]。分子遺伝学的な解析が研究現場で容易に活用できることで、形態学的に大きく異なる粘液胞子と放線胞子が同一種のものか異種なのかを判別することは簡単になった。しかし、同一水域で検出した多数の粘液胞子虫と放線胞子虫を扱っても、意外と別種であることが多

いことは報告の上でも読み取れるし、私たちの調査研究でも実感しているところである。ミクソゾア全体で2,300種を超えることを考えると、生活環解明はまだまだ今後の課題となっている。なお、放線胞子虫の形態は18グループに大別されるが [63]、特定の粘液胞子虫の属（形態学的特徴に基づく）とこの放線胞子虫の形態グループとの相関性は低く、放線胞子虫の形態グループを基準とした粘液胞子虫の分類体系の見直しは難しそうである。

5. 形態分類と分子系統分類の並立

形態分類と分子系統分類との相互関係を明らかにしていく上で、既知種の rDNA 塩基配列の登録の充実が強く望まれる。DDBJ/EMBL/Genbank データベースは登録塩基配列数を着実に伸ばし、その努力は世界的に行われているかのようである。しかしながら、必要な形態学的確認が行われていなかったり、原記載とは異なる魚種からの採材であることに注意が払われないうちに、特定種名の下で塩基配列登録が進んでいる場合もある。Molnár [40] は *Myxobolus* 属 89 種の SSU rDNA 登録塩基配列 104 件を調べ、6 種 10 件の登録については不適格で、7 種 16 件については判断保留とした。原記載に即した正確な種鑑別を行った上での塩基配列登録が重要であることを強調している。*Myxobolus* 属胞子の形態はほとんど差異がない中で、宿主特異性と臓器・組織特異性が高いことが前提となって 800 種を超える 1 つの分類群である。胞子形態の類似のみで種を特定してはならない。Matsukane et al. [37] は太平洋産ビンナガマグロの筋肉に白色シストを作る *Kudoa thunni* を新種記載した。この種と DDBJ/EMBL/Genbank データベースに登録されている '*K. crumena*' の SSU rDNA (AF378347) および LSU rDNA (FJ417057) の塩基配列とは同種と考えてよい同一性を示す。ここで注意されるべきは、*Kudoa crumena* はカリブ海フロリダ沖の *Scomberomorus maculatus* から種記載され [23]、胞子の形態が *K. thunni* と明確に区別される種であるが、データベースに登録された塩基配列は西大西洋産キハダマグロあるいはオーストラリアタスマニア沖で漁獲されたミナミマグロから採材され、形態確認がどこまで行われたのか記録を辿ることができない。サワラ属 (*Scomberomorus*) とマグロ属 (*Thunnus*) は、同じサバ亜科 (Scombrinae) に分類されるが、なぜ、地理的にも離れた海域において、原記載から属レベルで異なる宿主から得た材料を *K. crumena* と特定し得たのか、そ

の根拠となる胞子形態の呈示が必要である。登録された塩基配列が種鑑別において信頼性があるのかどうかを確認して、塩基配列の同一性だけに頼る種同定にならないように注意する必要性がある。

形態記載のみに留まる既知種はまだ多いことから、形態分類と分子系統分類の両者を活用した種鑑別が今後も求められる。また、半面、この両者並存から得られたデータは、登録塩基配列の充実化に繋がり、ひいては分子系統分類の可能性を見極める絶好の基盤づくりになることが期待される。

6. おわりに

現在も精力的に進む生物多様性理解とともに、養殖魚の経済的損失を引き起こす魚病の原因として、また、生鮮魚食品喫食に起因する食中毒原因としての粘液胞子虫研究において、種鑑別点の精査や分類体系の再構築が今まさに求められている。分子系統分類の基盤となる遺伝子塩基配列として SSU rDNA、あるいは LSU rDNA の活用が一般的になり、信頼性における種鑑別が行える状況になってきている。一方で、rDNA 塩基配列に基づく分子系統分類には、形態分類体系との乖離が徐々に明らかになってきた。これまで専ら収集されてきた rDNA 塩基配列データは系統進化的な意義をもつのであろうか。この点について、Fiala & Bartošová [19] は、rDNA 塩基配列と蛋白をコードする遺伝子 (Elongation factor 2) 塩基配列が同様の系統樹関係を持つことを示し、SSU rDNA 塩基配列を系統進化マーカーとして用いることに妥当性があることを示している。

種鑑別あるいは分類について検討しておくことは、経済的・社会的意義を高めてきた粘液胞子虫についても、現場での信頼性のある種確認や疾病診断に繋がる。このことを念頭において、本稿ではいくつかのトピックスを拾いつつ、ミクソゾアに関わる現在の種鑑別や分類が直面する問題を紹介した。宿主特異性を考える時、環形動物で行われるべき粘液胞子の活性化が人の消化管腔内で起こり、消化管上皮への極糸弾出、続いて上皮層への胞子原形質細胞の侵入によって下痢等の食中毒症状が引き起こされるといった病理発生機序 [42, 43] は寄生虫学専門家にとっては意識変革が必要な事件であった。「幼虫移行症 (Larva migrans)」が新たな寄生虫症概念として '50 年代に P. C. Beaver [3] によって提唱された当時に匹敵する衝撃かもしれない。ヒラメ寄生の *Kudoa septempunctata* が食中毒原因となることを実証した国立

医薬品食品衛生研究所衛生微生物部を中心とした敏活な研究展開に敬意を表したい。

謝 辞

私たちの研究室において粘液胞子虫に関わる研究の契機と基盤をつくってくれた獣医学科卒業生の和田慎太郎君ならびに松金勇樹君に厚く感謝する。その後の研究室での研究を進展させた院生李迎春君、そして、食中毒事例の原因解明と関連して材料提供と激励をいただいた国立医薬品食品衛生研究所衛生微生物部小西良子部長（現：麻布大学生命・環境科学部）、鎌田洋一室長（現：岩手大学農学部）ならびに大西貴弘室長にも感謝したい。なお、研究の一部は厚生労働科学研究費（H23, H24, H25—食品—一般）の助成を受けた。

引用文献

1. Alvarez-Pellitero, P. and Sitjà-Bobadilla, A. 1983. Pathology of Myxosporea in marine fish culture. *Dis. Aquat. Org.* 17 : 229-238.
2. Arai, Y. and Matsumoto, K. 1953. On a new sporozoa, *Hexacapsula neothunni* gen. et sp. nov., from the muscle of yellowfin tuna, *Neothunnus macropterus*. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.* 18 : 293-299.
3. Beaver, P. C. 1959. Visceral and cutaneous larva migrans. *Publ. Health Rep.* 74 : 328-332.
4. Blaylock, R. B., Bullard, S. A. and Whipps, C. M. 2004. *Kudoa hypoepicardialis* n. sp. (Myxozoa: Kudoidae) and associated lesions from the heart of seven perciform fishes in the northern Gulf of Mexico. *J. Parasitol.* 90 : 584-593.
5. Burger, M. A. A. and Adlard, R. D. 2010. Four new species of *Kudoa* Meglitsch, 1947 (Myxosporea: Multivalvulida) from Australia with recommendations for species descriptions in the Kudoidae. *Parasitology* 137 : 793-814.
6. Burger, M. A. A. and Adlard, R. D. 2010. Phenotypic variation in a significant spore character in *Kudoa* (Myxosporea: Multivalvulida) species infection brain tissue. *Parasitology* 137 : 1759-1772.
7. Burger, M. A. A. and Adlard, R. D. 2011. Low host specificity in the Kudoidae (Myxosporea: Multivalvulida) including seventeen new host records for *Kudoa thalassomi*. *Folia Parasitol.* 58 : 1-16.
8. Burger, M. A., Cribb, T. H. and Adlard, R. D. 2007. Patterns of relatedness in the Kudoidae with descriptions of *Kudoa chaetodoni* n. sp. and *K. lethrini* n. sp. (Myxosporea: Multivalvulida). *Parasitology* 134 : 669-681.
9. Burger, M. A., Barnes, A. C. and Adlard, R. D. 2008. Wildlife as reservoirs for parasites infecting commercial species: host specificity and a redescription of *Kudoa amamiensis* from teleost fish in Australia. *J. Fish Dis.* 31 : 835-844.
10. 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.
11. Diamant, A., Ucko, M., Paperna, I., Colorni, A. and Lipshitz, A. 2005. *Kudoa iwatai* (Myxosporea: Multivalvulida) in wild and cultured fish in the Red Sea: redescription and molecular phylogeny. *J. Parasitol.* 91 : 1175-1189.
12. 江草周三, 中島健次. 1978. ブリのアマミクドア症. *魚病研究* 13 : 1-7.
13. Egusa, S. and Nakajima, K. 1980. *Kudoa amamiensis* n. sp. (Myxosporea: Multivalvulida) found in cultured yellowtails and wild damaselfishes from Amami-Ohsima and Okinawa, Japan. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.* 46 : 1193-1198.
14. 江草周三, 塩満捷夫. 1983. マダイとイシガキダイの体側筋寄生クドアおよびトラフグの囲心腔と心臓寄生クドアについて. *魚病研究* 18 : 163-171.
15. Eiras, J. C. 2002. Synopsis of the species of the genus *Henneguya* Thélohan, 1892 (Myxozoa: Myxosporea: Myxobolidae). *Syst. Parasitol.* 52 : 43-54.
16. Eiras, J. C., Molnár, K. and Lu, Y. S. 2005. Synopsis of the species of *Myxobolus* Bütschli, 1882 (Myxozoa: Myxosporea: Myxobolidae). *Syst. Parasitol.* 61 : 1-46.
17. Ferguson, J. A., Atkinson, S. D., Whipps, C. M. and Kent, M. L. 2008. Molecular and morphological analysis of *Myxobolus* spp. of salmonid fishes with the description of a new *Myxobolus* species. *J. Parasitol.* 94 : 1322-1334.

18. Fiala, I. 2006. The phylogeny of Myxosporea (Myxozoa) based on small subunit ribosomal RNA gene analysis. *Int. J. Parasitol.* 36 : 1521-1534.
19. Fiala, I. and Bartošová, P. 2010. History of myxozoan character evolution on the basis of rDNA and EF-2 data. *BMC Evol. Biol.* 10 : 228.
20. Funk, V. A., Olafson, R. W., Raap, M., Smith, D., Aitken, L., Haddow, J. D., Wang, D., Dawson-Coates, J. A., Burke, R. D. and Miller, K. M. 2008. Identification, characterization and deduced amino acid sequence of the dominant protease from *Kudoa paniformis* and *K. thyrsites*: a unique cytoplasmic cysteine protease. *Comp. Biochem. Physiol. B Biochem. Mol. Biol.* 149 : 477-489.
21. Grossel, G. W., Dykova, I., Handler, J. and Munday, B. L. 2003. *Pentacapsula neurophila* sp. n. (Multivalvulida) from the central nervous system of striped trumpeter, *Latris lineata* (Forster). *J. Fish Dis.* 26 : 315-320.
22. Hsieh, S. and Chen, C. 1984. *Septemcapsula yasunagai* gen. et sp. nov., representative of a new family of the class Myxosporea. *Acta Zootax Sinica* 9 : 225-227 (in Chinese with English summary).
23. Iversen, E. S. and Van Meter, N. N. 1967. A new myxosporidian (Sporozoa) infecting the Spanish mackerel. *Bull. Mar. Sci.* 17 : 268-273.
24. Kabata, Z. and Whitaker, D. J. 1981. Two species of *Kudoa* (Myxosporea: Multivalvulida) parasitic in the flesh of *Merluccius productus* (Ayres, 1855) (Pisces: Teleostei) in the Canadian Pacific. *Can. J. Zool.* 59 : 2085-2091.
25. Kawai, T., Sekizuka, T., Yahata, Y., Kuroda, M., Kumeda, Y., Iijima, Y., Kamata, Y., Sugita-Konishi, Y. and Ohnishi, T. 2012. Identification of *Kudoa septempunctata* as the causative agent of novel food poisoning outbreaks in Japan by consumption of *Paralichthys olivaceus* in raw fish. *Clin. Infect. Dis.* 54 : 1046-1052.
26. Kent, M. L., Margolis, L., Whitaker, D. J., Hoskins, G. E. and McDonald, T. E. 1994. Review of Myxosporea of importance in salmonid fisheries and aquaculture in British Columbia. *Folia Parasitol.* 41 : 27-37.
27. 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., Longshaw, M., Palenzeula, O., Siddall, M. E. and Xiao, C. 2001. Recent advances in our knowledge of the Myxozoa. *J. Eukaryot. Microbiol.* 48 : 395-413.
28. 小西良子. 2012. クドア食中毒総論. *IASR* 33 : 149-150.
29. Køie, M. C., Whipps, C. M. and Kent, M. L. 2004. *Ellipsomyxa gobii* (Myxozoa: Ceratomyxidae) in the common goby *Pomatoschistus microps* (Teleostei: Gobiidae) uses *Nereis* spp. (Annelida: Polychaeta) as invertebrate host. *Folia Parasitol.* 51 : 14-18.
30. Køie, M., Karisbakk, E. and Nylund, A. 2007. A new genus *Gadimyxa* with three new species (Myxozoa, Parvicapsulidae) parasitic in marine fish (Gadidae) and the two-host life cycle of *Gadimyxa atlantica* n. sp. *J. Parasitol.* 93 : 1459-1467.
31. Kudo, R. 1920. Studies on Myxosporidia: A synopsis of genera and species of Myxosporidia. Illinois Biological Monographs vol. 5 (Nos. 3-4), University of Illinois, Urbana, Illinois, U.S.A., pp. 265.
32. Li, Y.-C., Sato, H., Tanaka, S., Ohnishi, T., Kamata, Y. and Sugita-Konishi, Y. 2013. Characterization of the ribosomal RNA gene of *Kudoa neothunni* (Myxosporea: Multivalvulida) in tunas (*Thunnus* spp.) and *Kudoa scomberi* n. sp. in a chub mackerel (*Scomber japonicus*). *Parasitol. Res.* 112 : 1991-2003.
33. Liu, Y., Whipps, C. M., Gu, Z. M., Zeng, L. B. 2010. *Myxobolus turpisrotundus* (Myxosporea: Bivalvulida) spores with caudal appendages: investigating the validity of the genus *Henneguya* with morphological and molecular evidence. *Parasitol. Res.* 107 : 699-706.
34. Lom, J. and Arthur, J. R. 1989. A guideline for the preparation of species descriptions in Myxosporea. *J. Fish Dis.* 12 : 151-156.
35. Lom, J. and Dyková, I. 2006. Myxozoan genera: definition and notes on taxonomy, life-cycle, terminology and pathogenic species. *Folia Parasitol.* 53 : 1-36.
36. Matsukane, Y., Sato, H., Tanaka, S., Kamata, Y. and Sugita-Konishi, Y. 2010. *Kudoa septempunctata* n. sp. (Myxosporea: Multivalvulida) from an aquacultured

- olive flounder (*Paralichthys olivaceus*) imported from Korea. *Parasitol. Res.* 107 : 865-872.
37. Matsukane, Y., Sato, H., Tanaka, S., Kamata, Y. and Sugita-Konishi, Y. 2011. *Kudoa iwatai* and two novel *Kudoa* spp., *K. trachuri* n. sp. and *K. thunni* n. sp. (Myxosporea: Multivalvulida), from daily consumed marine fish in western Japan. *Parasitol. Res.* 108 : 913-926.
38. Meglitsch, P. A. 1947. Studies on Myxosporidia from the Beaufort Region: II. Observations on *Kudoa culupeidae* (Hahn), gen. nov. *J. Parasitol.* 33 : 271-277.
39. Miller, T. L. and Adlard, R. D. 2013. *Unicapsula* species (Myxosporea: Trilosporidae) of Australian marine fishes, including the description of *Unicapsula andersenae* n. sp. in five teleost families off Queensland, Australia. *Parasitol. Res.* 112 : 2945-2957.
40. Molnár, K. 2011. Remarks to the validity of Genbank sequences of *Myxobolus* spp. (Myxozoa, Myxosporidae) infecting Eurasian fishes. *Acta Parasitol.* 56 : 263-269.
41. 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.
42. 大西貴弘. 2012. 粘液胞子虫とその毒性、および検査法. *食品微生物誌* 29 : 61-64.
43. 大西貴弘. 2012. 食中毒原因物質としての“クドア”に関する最新の知見. *モダンメディア* 58 : 205-209.
44. 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.
45. Prunescu, C.-C., Prunescu, P., Pucek, Z. and Lom, J.: The first finding of myxosporean development from plasmodia to spores in terrestrial mammals: *Soricimyxum fegeti* gen. et sp. n. (Myxozoa) from *Sorex araneus* (Soricomorpha). *Folia Parasitol.* 54 : 159-164, 2007.
46. 佐藤 宏. 2011. 食中毒の新たな寄生虫性病原体として注目される粘液胞子虫の生物学. *山口獣医誌* 38 : 1-26.
47. Siddall, M. E. and Whiting, M. F. 1999. Long-branch abstractions. *Cladistics* 15 : 9-24.
48. Siddall, M. E., Martin, D. S., Bridge, D., Desser, S. S. and Cone, D. K. 1995. The demise of a phylum protists: phylogeny of the Myxozoa and other parasitic cnidaria. *J. Parasitol.* 81 : 961-967.
49. Smothers, J. F., von Dohlen, C. D., Smithe, L. H. Jr. and Spall, R. D. 1994. Molecular evidence that the myxozoan protists are metazoans. *Science* 265 : 1719-1721.
50. Stehr, C. and Whitaker, D. J. 1986. Host-parasite interaction of the myxosporeans *Kudoa paniformis* Kabata and Whitaker, 1981 and *Kudoa thyrssites* (Gilchrist, 1924) in the muscle of Pacific whiting, *Merluccius productus* (Ayres) : an ultrastructural study. *J. Fish Dis.* 9 : 505-517.
51. 杉山昭博, 横山 博, 小川和夫. 1999. 沖縄県内における奄美クドア症の疫学的調査. *魚病研究* 34 : 39-43.
52. Tsuyuki, H., Williscroft, S. N., Kabata, Z. and Whitaker, D. J. 1983. The relationship between acid and neutral protease activities and the incidence of soft cooked texture in the muscle tissue of Pacific hake (*Merluccius productus*) infected with *Kudoa paniformis* and/or *K. thyrssitis*, and held for varying times under different pre-freeze chilled storage conditions. *Fish. Mar. Serv. Tech. Rep.* 1130 : 1-39.
53. Whipps, C. M. 2004. Phylogeny and taxonomy of parasites of the Multivalvulida (Myxozoa: Myxosporea) based on comparative DNA sequence analysis. Ph.D. thesis, Oregon State University, 2004, 128pp.
54. Whipps, C. M. and Diggles, B. K. 2006. *Kudoa alliaris* in flesh of Argentinian hoki *Macruronus magellanicus* (Gadiformes; Merlucciidae). *Dis. Aquat. Organ.* 69 : 259-263.
55. Whipps, C. M. and Kent, M. L. 2006. Phylogeography of the cosmopolitan marine parasite *Kudoa thyrssites* (Myxozoa: Myxosporea). *J. Eukaryot. Microbiol.* 53 : 364-373.
56. Whipps, C. M., Adlard, R. D., Bryant, M. S. and Kent, M. L. 2003. Two unusual myxozoans, *Kudoa quadricornis* n. sp. (Multivalvulida) from the muscle of goldspotted trevally (*Carangoides fulvoguttatus*) and *Kudoa permulticapsula* n. sp. (Multivalvulida)

- from the muscle of Spanish mackerel (*Scomberomorus commerson*) from the Great Barrier Reef, Australia. *J. Parasitol.* 89 : 168-173.
57. Whipps, C. M., Gossel, G., Adlard, R. D., Yokoyama, H., Bryant, M. S., Munday, B. L. and Kent, M. L. 2004. Phylogeny of the Multivalvulidae (Myxozoa: Myxosporae) based upon comparative rDNA sequence analysis. *J. Parasitol.* 90 : 618-622.
58. Wolf, K. and Markiw. M. E. 1984. Biology contravenes taxonomy in the Myxozoa: new discoveries show alternation of invertebrate and vertebrate hosts. *Science* 225 : 1449-1452.
59. Yanagida, T., Nomura, Y., Kimura, T., Fukuda, Y., Yokoyama, H. and Ogawa, K. 2004. Molecular and morphological redescription of enteric myxozoans, *Enteromyxum leei* (formerly *Myxidium* sp. TP) and *Enteromyxum fugu* comb. n. (syn. *Myxidium fugu*) from cultured tiger puffer. *Fish Pathol.* 39 : 137-143.
60. 安永統男, 畑井喜司雄, 小川七朗, 安元 進. 1981. 養殖スズキおよび養殖イシダイの脳内に見出された粘液胞子虫. *魚病研究* 16 : 51-54.
61. 横山 博. 魚類に寄生する粘液胞子虫の生活環と起源. *原生動物誌* 37 : 1-9, 2004.
62. Yokoyama, H. and Masuda, K. 2001. *Kudoa* sp. (Myxozoa) causing a post-mortem myoliquefaction of North-Pacific giant octopus *Paroctopus dofleini* (Cephalopoda: Octopodidae). *Bull. Eur. Assoc. Fish Pathol.* 21 : 266-268.
63. Yokoyama, H., Grabner, D. and Shirakashi, S. 2012. Transmission Biology of the Myxozoa. In: *Health and Environment in Aquaculture*, Carvalho, E. (ed.), InTech. [DOI: 10.5772/29571], 42pp.
64. Yokoyama, H., Whipps, C. M., Kent, M. L., Mizuno, K. and Kawakami, H. 2004. *Kudoa thyrsites* from Japanese flounder and *Kudoa lateolabracis* n. sp. from Chinese sea bass: Causative myxozoans of post-mortem myoliquefaction. *Fish Pathol.* 39 : 79-85.
65. Zhang, J., Meng, F., Yokoyama, H., Miyahara, J., Takami, I. and Ogawa, K. 2010. Myxosporean and microsporidian infections in cultured Pacific bluefin tuna *Thunnus orientalis* in Japan. *Fish. Sci.* 76 : 981-990.
66. Zhou, L. S. and Li-Chan, E. C. Y. 2009. Effects of *Kudoa* spores, endogenous protease activity and frozen storage on cooked texture of minced Pacific hake (*Merluccius porductus*). *Food Chem.* 113 : 1076-1082.
67. Zrzavý, J. and Hypša, V. 2003. Myxozoa, *Polyodidium*, and the origin of the Bilateria: The phylogenetic position of "Endocnidozoa" in light of the rediscovery of *Buddenbrockia*. *Cladistics* 19 : 164-169.

連絡責任者：佐藤 宏、山口大学共同獣医学部寄生虫学教室、〒753-8515 山口市吉田1677-1、TEL : 083-933-5902、Fax : 083-933-5902、E-mail : sato7dp4@yamaguchi-u.ac.jp
Correspondence : Hiroshi Sato, Laboratory of Parasitology, Joint Faculty of Veterinary Medicine, 1677-1 Yoshida, Yamaguchi 753-8515, Japan.