

第II章 寄生体の分類学的研究

1967年の水産学会春季大会において保科らが、アユに寄生する微胞子虫を Glugea sp. と報告して以来、アユの微胞子虫症は“アユのグルゲア症”として知られるようになった。Glugea sp. は、PUTZ et al. (1970) が淡水魚及び広塩性魚類のグルゲア症について総説した際に、ノゼマ科微胞子虫31種の中に含まれ、さらに、ごく最近のSPRAGUE (1977) の総説の中にも、PUTZ et al. よりの引用として記載された。アユの微胞子虫の分類に関する研究報告は、その後しばらくなかったが、栗倉 (1974) は、サケ科魚類の微胞子虫 G. takedai に関する研究の中で、アユ寄生 Glugea sp. は胞子の大きさの点や走査型電子顕微鏡像から G. anomala の異名である可能性が高いと述べた。一方、著者と江草は、1972年より主としてびわ湖産アユの微胞子虫について、その胞子の形態、宿主内での発育、宿主等の諸観察に基づき、1977年に本種を新種と認め Glugea plecoglossi n. sp. とすることを提案した。以来本邦ではこの種名が一般に用いられている。なお、前記、栗倉のアユ微胞子虫は、G. anomala の異名である可能性が強いとの見解に対し、中島ら (1979) は G. plecoglossi の走査型電子顕微鏡観察を行い、栗倉の観察した微胞子虫はその走査電顕像が、G. plecoglossi のそれとは異なっており、別の種類である可能性があるとして報告している。

付言すると、従来、Glugea 属の分類の基準は、Nosema 科微胞子虫の分類の重要な基準であるスポロントから生産されるスポロブラストの数によっていた。すなわち “Each spront develops into two spores. Host cells become enormously hypertrophied, forming the so-called Glugea-cysts.” (KUDO, 1924)。この分類基準は “Protozoology” (KUDO, 1966) においてもほとんど変わっていない。それに対し、SPRAGUE (1977) は、その微胞子虫の分類に関する総説で新しい分類体系を示した中で、Glugea 属の分類基準として次のように規定した。

“Disporoblastic sporonts arise by

plasmotomy of a plasmodium in a sprogony vacuole. Parasite and host cell enter into a symbiotic relationship and produce a cell hypertrophy tumor or xenoma. Parasites primarily of fish.”

アユの微胞子虫は、いずれの基準によっても Glugea 属に分類される。種の分類に関しては論議の多いところであるが、胞子の形態、宿主内での発育、生活史、宿主の特性に基づいてなされることが必要である。

第1節 胞子の形態

胞子は、感染能を有して種保存の役割をはたす完成体であり、殆んど一定した形態を持つことから、その形態は分類上重要である。しかし、従来の種々の魚類微胞子虫の研究報告をみると SUMMERFELT, 1964; PUTZ et al., 1965; SUPRAGUE et al., 1968; VORONIN, 1974, のように測定条件が記載されているものもあるが、胞子の測定方法は必ずしも一定していない。固定標本について測定がなされた場合が多いように思われるが、種記載においても、生鮮・固定いずれの標本について測定したか記されていないものもある。また、胞子の完成の程度によって大きさが変化する可能性もあるが、そのような点も殆んど考慮されていないように思われる。

WALTERS (1958) は、鱗翅目の一種 (Hyalophora cecropia) に感染する微胞子虫 Nosema sp. の胞子の大きさは寄生部位、宿主の年齢さらに胞子の保存方法によって異なり、したがって、胞子の大きさは種同定には使用出来ないとまで論じている。また、THOMPSON (1960) は Choristoneura fumiferana に寄生する Perezia fumiferanae の胞子の大きさは、胞子の保存方法、宿主の種類、同一宿主でもその成長や産地の違いなどによって異なるが、その差異は小さい。したがって、胞子の大きさは分類基準の一つとして十分使用しうることを、そして、胞子の大きさの測定は、宿主のあらゆる部位から採

集された胞子を蒸留水中におき、生鮮状態で行うことを提案している。

SUMMERFERT *et al.* (1970)も *golden shiner* (*Notemigonus crysoleucas*) 寄生 *Plistophora ovariae* の胞子の形態は、固定、染色により大きく影響をうけることを述べ、測定は生鮮標本と固定標本の両方について行うべきこと。また、固定標本は染色を行わない方が変化が少なく測定に適していることを報告している。そして、胞子の大きさは地域的差異はあるが、宿主の年齢による差はないと述べ、どちらにしても、その差異は種の違いに比して小さいと述べている。また、最近、中島ら (1976) は走査型電子顕微鏡による胞子の測定が有利であると報告している。

以上、胞子の測定にはいろいろ論議があるところであるが、著者は、TOMPSONと同じく、蒸留水中における生鮮胞子の形態を基準とし、あわせて組織切片標本における胞子の測定をも行なうこととした。なお、後述するように、本種は蒸留水中で長く感染能を維持しうるものであり、蒸留水は最適の観察基質といえる。

また、胞子の重要な構成要素である極系の長さについても、幾つかの条件下で測定を行い、種の特徴としての意義を検討した。

材料と方法

生鮮胞子の観察は以下のようにして行なった。びわ湖産稚アユの飼育中に自然に発症したアユより“グルゲアシスト”を摘出し、蒸留水中で破壊して濃厚な胞子懸濁液を得た。それを2度東洋口紙No.2でろ過し、その一滴をスライドガラスにのせカバーガラスをかけ、顕微鏡下で、極胞の明らかな胞子200個についてマイクロメーターで、胞子の長さ、巾、極胞の大きさについて測定した。その際、ブラウン運動阻止のためCMC (carboxy-methyl cellulose natrium) を0.2-0.3%添加した。なお、VÁVRA (1964) は、パラフィン油を使用しているが、CMC添加で充分にブラウン運動を阻止しうる。

組織切片標本における固定胞子の測定は、次のように行なった。ヘリー氏液とブアン氏液で“グルゲアシスト”を含む組織切片を固定し、常法にて4 μ のパラフィン切片を作製、ヘマトキシリン・エオシン染色、または、ハイデンハイン氏鉄へ

マトキシリン染色を施し、顕微鏡下で、極胞のあきらかな50個の胞子について、マイクロメーターで胞子の長さ、巾、極胞の大きさについて測定した。

極系の長さの測定は、胞子懸濁液10 μ lと30%過酸化水素水10 μ lをスライドガラス上で合わせて極糸を弾出させ、カバーガラスで覆い、顕微鏡下でマイクロメーターを用いておこなった。なお、測定は胞子懸濁液作製直後と、数日間冷蔵庫で保存した材料についておこなった。材料(A)は1975年1月30日から5日間に3回、また、材料(B)は2月3日から2日間に2回測定をおこなった。

結 果

胞子の大きさの測定結果を表2-1に示した。生鮮標本の場合、胞子はなめらかで光沢のある表面をした楕円形で、一端に明るい部分(極胞)が認められた(図3)。その大きさは、平均で長さ5.8 μ (5.1-6.2 μ)、巾2.1 μ (2.0-2.5 μ)、その比(長さ/巾)は2.8であった。極胞長は2.5 μ (1.3-3.2 μ)であった。胞子の中には極胞が認められないものや、極胞の形が不規則で不明瞭なものがあったが、それは成熟胞子ではない疑いがあり、上記の数字ならびに表2-1に掲げた数値はそれを除外したものである。これらを不規則形胞子と呼ぶことにするが、不規則形胞子の大きさは5.3-8.1 \times 2.0-2.7 μ であり、中にはかなり長大な胞子が存在した。しかし、SPRAGUE *et al.* (1968) が *G. weissenbergi* の記載中に述べている多極胞子は、本種では認められなかった。

ヘリー氏液固定、ヘマトキシリン・エオシン染色の標本の場合、胞子の形は西洋梨型に近く、両端に大小2個の極胞が認められ、中ほどに帯状のヘマトキシリンに濃染されたスポロプロズムと考えられる部分が認められた。極胞内に極糸様物体が観察される胞子もあった(図4)。大きさは、平均で長さ4.2 μ (4.0-5.0 μ)、巾1.8 μ (1.3-2.0 μ)、その比は2.3であった。大きい方の極胞の径は1.9 μ であった。ブアン氏液固定、ハイデンハイン氏鉄ヘマトキシリン染色の標本の場合、その形はやはり西洋梨型で、大きさは平均で長さ4.0 μ (3.8-4.8 μ)、巾1.8 μ (1.5-2.0 μ)、その比は2.4、大きい方の極胞は2.0 μ であり、ヘリー氏液固定の場合とほぼ同じであった。

表 2 - 1 *Glugea plecoglossi* 胞子の大きさの測定結果

胞子の状況		測定胞子数	範 囲	平均値	標準偏差
A	長さ	200	5.1-6.2	5.83	0.52
	巾	200	2.0-2.5	2.11	0.10
	長さ/巾	200	2.3-3.4	2.77	0.17
	大きい極胞の長さ	200	1.3-3.2	2.52	0.33
B	長さ	50	4.0-5.0	4.28	0.23
	巾	50	1.3-2.0	1.89	0.15
	長さ/巾	50	2.0-3.2	2.28	0.24
	大きい極胞の長さ	50	1.2-2.5	1.85	0.30
C	長さ	50	3.8-4.8	4.08	0.20
	巾	50	1.5-2.0	1.87	0.14
	長さ/巾	50	1.9-2.8	2.35	0.70
	大きい極胞の長さ	50	1.0-2.3	1.97	0.21

A : 蒸留水に懸濁させた生鮮胞子 (魚体各所より得た胞子)

B : ヘリー氏液固定, ヘマトキシリン・エオシン染色 (卵巣より得た胞子)

C : プアン氏液固定, ハイデンハイネン氏鉄ヘマトキシリン染色 (虹彩より得た胞子)

極糸の長さの測定は2材料 (A および B) について行った。その結果を、20 μ 毎の度数分布にして表 2-2 に示した。材料 (A) では、胞子懸濁液作製翌日 (第 2 日目) の胞子は、極糸の最大長 168 μ であり、100 μ を越える極糸をもつ胞子が 66.6% を占め、材料 (B) では、第 1 日目の最大長が 178 μ であり、100 μ を越える極糸を持つ胞子が 58.2% を占めた。いずれの材料とも胞子懸濁液作製後、日数を経るに従い、放出された極糸長が短くなる傾向を示した。例えば、材料 (A) では、4 日目の最大長が 138 μ であり、100 μ を越える極糸弾出胞子が 35.4% となった。材料 (B) では、2 日目の最大長は 178 μ であったが、100 μ を越える極糸弾出胞子は 52.5% に減じた。

考 察

アユ寄生, *G. plecoglossi* の胞子の測定値

として報告されたものとして、保科ら (私言) の 4.6-8.8 X 2.0-2.4 μ (測定方法不明)、粟倉 (1974) の 5.9-6.9 X 2.0-2.4 (10%ホルマリン固定胞子について測定)、中島ら (1976) の 3.6-4.5 X 1.6-2.2 μ (10%ホルマリン固定, 2%過マンガン酸カリウム後固定, アセトン脱水) がある。

保科らの測定値が、生鮮標本であるとするれば、筆者の不規則形胞子を含めた値とよく一致する。ところで、微孢子虫類の新鮮胞子の光学的顕微鏡像は極胞を有しているのが一般的である。また、大島 (1939) は、蚕寄生の *No sema bombycis* の感染能について検討し、極糸弾出法による極糸弾出が可能な胞子を用いた場合には実験感染は可能であったが、同じ方法によっても極糸弾出をしなくなった胞子は感染能を失っており、極糸は感染に重要な働きをしていると報告している。本種の場合、過酸化水素水を作用させ、

表 2 - 2 15%過酸化水素水中で弾出した *G. plecoglossi* の極糸の長さの度数分布表

検査日 ^{注1}	検査数	極糸長の度数分布 (%)										100 μ 以上の極糸の割合 (%)	最大長 (μ)
		20 ^{注2}	40	60	80	100	120	140	160	180			
A	2日	150	10.0	4.7	4.6	5.4	8.7	28.7	21.3	15.3	13	66.6	168
	3日	150	6.6	16.6	9.3	10.7	13.4	23.4	16.7	3.3		43.4	153
	5日	110	10.0	8.1	15.4	22.9	8.1	19.1	16.3			35.4	138
B	1日	250	11.3	5.6	5.2	8.4	11.3	21.8	22.4	12.0	2.0	58.2	178
	2日	180	9.4	5.0	7.2	8.9	16.7	17.7	18.3	13.8	2.7	52.5	178

注 1. 胞子採集日を第 1 日とし、検査日までの日数

注 2. 極糸長が 0-20 μ のものを 20 に、20-40 μ のものを 40 に、以下同様

極糸を弾出させた孢子200個について孢子の大きさを測定してみたところ、 $4.9-5.5 \times 2.0-2.2 \mu$ となり、極胞のあきらかな孢子の測定値と近似した。その範囲を越える長大な孢子で極糸の弾出が認められたものはなかった。これらのことから、孢子の大きさは成熟し、感染能を備えたものについて記載されるべきであると考え、成熟孢子と未熟孢子を区別することの出来ない現在では、生鮮孢子の測定を行なう場合には少なくとも極胞の明瞭な孢子を選ぶことが必要であると考え。

栗倉の測定値は、固定された標本であるが、筆者の生鮮標本の値よりもかなり大きい。同じ種類の孢子であったとすれば、その差のよってきたところが問題となるが、中島ら(1979)は、前にも述べたように走査型電子顕微鏡によって、栗倉の観察した *Glugea* sp. と *G. plecoglossi* を比較検討した結果、*Glugea* sp. は別種の可能性が大きいとしている。

中島らの走査型電子顕微鏡による測定値は、筆者のブアン氏液固定の組織標本による測定値とよく一致する。

以上から、微孢子虫の孢子の大きさの記載は、水中に懸濁させた生鮮孢子と組織標本孢子(SUMMERFELTが述べているごとく、固定のみで、染色しない標本が測定用として良好であるか否かはここでは検討していない)について極胞の明瞭なものについてなされた測定値を採用することが望ましいと考える。

極糸に関しては、その存在が分類の鍵と考えられたことから、弾出方法について古くから研究がなされた(KUDO, 1918; OSHIMA, 1927, 1939)。また、その構造と機能に関して、電子顕微鏡を含めて研究が多くおこなわれている(OSHIMA, 1927, 1936, 1937; LOM, 1963, 1972; SPRAGUE *et al.*, 1968; ERICKSON *et al.*, 1968; ISHIHARA, 1968; VELNICK *et al.*, 1969; 橋本ら, 1976b; 三木ら, 1977)。いっぽう、極糸長については、微孢子虫の過去のほとんど大部分の報告では、最大長と思われる数値の記載がなされるに止まっており、分類の鍵として重視されていない。しかし、極糸が孢子の重要な構造物であり、また、感染のための重要な機能を有している以上、極糸の長さも、分類の鍵に採用されてよいと考える。

そのためには、測定法が確立される必要があるが、その検討のために、今回、放出極糸の最大長と長さの度数分布について調べてみた。その測定で孢子懸濁液保存期間が増すにつれて極糸長が減少する傾向が認められた。その原因については検討していないが、種の記載には採集直後の値を使用することで充分目的を達しうると考える。

第2節 キセノマの発育

WEISSENBERG(1921, 1949, 1968)は stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) の稚魚に *G. anomala* の人為感染を施し、その宿主体内における寄生体の発育過程を詳細に追跡した結果、感染直後の寄生体は宿主の消化管の間充織中の白血球または遊走細胞に侵入し(あるいはとり込まれ)、その宿主細胞と親密な複合体 = "xenoma" (キセノマ)(WEISSENBERG 1949)を形成し、かつ、その中で増殖し、宿主細胞を肥大化させるところの真性細胞内寄生虫であると報告した。その後、SPRAGUE & VERNICK(1968)は *G. weissenbergi* のキセノマ("glugea cyst")の電子顕微鏡による研究を行い、寄生初期には宿主細胞の核内に寄生し、後に細胞質内に移行することを報告している。

したがって、キセノマの形成はグルゲア属の一つの大きな特性として、分類の基準にもなっている。そこで、本種についても感染後の寄生体の発育について人為感染を用いて詳細に追跡した。

材料と方法

びわ湖で採捕された後期仔魚期のアユ(平均体重0.25g)に *G. plecoglossi* を人為感染させ、感染させた日より数えて3日から25日まで、毎日数尾をブアン氏液で固定し、その内臓について常法に従って4 μ のパラフィン切片を作製し、ヘマトキシリン・エオシン染色を施した。人為感染は、孢子懸濁液中において孢子を十分量摂取させた動物プランクトン(ミジンコ類、ケンミジンコ類、輪虫類などを含む)、または孢子懸濁液をしみこませた配合飼料(クランブル)を2日間にわたって投与する経口法による。供試魚は、90 ℓ の丸いポリエチレン製の水槽に18~20 $^{\circ}$ Cの地下水を流

して飼育した。組織標本の観察は、感染後23日目の標本から順次遡って行った。この方法はキセノマの移動、発育の経過を観察する上に便宜と考えられた。また、9、13、17、23日目の標本については顕微鏡下でキセノマの存在部位とその大きさを測定した。

結 果

人為感染させた魚の5日目までの内臓の組織標本上に寄生体と判断されるものを見出すことは出来なかった。しかし、感染6日目の魚の腸の粘膜固有層に1個の寄生体のシゾンと1個の宿主細胞核をもつ大きさ $4 \times 8 \mu$ の細胞、即ちキセノマが観察された(図5)。このキセノマのシゾンは径 8μ でその周囲には空胞はなく、宿主細胞の細胞質が直接存在し、WEISSENBERG がいう“vacuole”は認められなかった。感染6-9日目の魚の腸及び幽門垂の粘膜固有層や粘膜下組織内には、数個のシゾンと数個の宿主細胞核を含み、やゝ肥大し、その大きさが 10μ を越えるキセノマがしばしば見出された。この時期のキセノマはほとんどが消化器管組織内に位置していた。即ち、9日目の標本では観察されたキセノマの98.1%が消化器管組織内に存在していた。残り1.9%は腹腔内に認められた。10-13日目の魚では、さらにキセノマ内のシゾンは多核の柱状シゾンをも含めてその数を増し、キセノマの大きさはさらに増大し、13日目の測定では $8-25 \times 10-45 \mu$ となっていた。この間に、キセノマは消化管の粘膜下組織から環走筋肉層、縦走筋肉層を通過して腸壁外に移動する過程が観察された(図6、7)。キセノマは、消化管組織内から腹腔内に移動した後、運動性を失い、消化管組織を通過した位置付近に定着するようになると思われる。13日目の観察では、腹腔内へ移動し、定着したとみられるキセノマが約20%を占めた。これら腹腔内に認められるキセノマにおいては、寄生体の増員生殖はいっそう盛んに行われており、キセノマはますます肥大すると同時に、その周囲に宿主由来の結合組織膜が形成されはじめ、いわゆるシスト化がはじまる(図7)。14-17日目にかけては、10-13日目にあらわれた過程がさらに進行し、キセノマは17日目で $10-70 \times 30-75 \mu$ の大きさになると共に、60%以上が腹腔内に認められるようになる。23日

目にはほとんど(97%)のキセノマが腹腔内に移動、定着しており、その大きさは肉眼可視大の $40-130 \times 100-205 \mu$ に達する。そしてこの18-23日目の間に、成長したキセノマ内でスポロゴニーの開始と、それにともなうスポロゴニー胞の形成がみとめられるようになる。23日目にはキセノマ内に未熟な胞子も観察された。一方、わずかであるが、17日目以後に消化管組織内にとどまっているキセノマの中には、宿主由来の厚い結合組織にとりかこまれているものが観察された。

以上が、本種の感染後の宿主体内での発達過程で、これを模式的に示すと図8となる。また、キセノマの測定値や寄生部位をまとめて表2-3に示した。

考 察

WEISSENBERG(1968)は、G. anomalaが真性細胞内寄生虫であることを明らかにし、その寄生された細胞(キセノマ)の発達過程をその大きさと5段階にわけて、それぞれの特徴を記載した。第1段階は $7-18 \mu$ で、将来、胞子の貯蔵庫になるであろう空胞内に1個または数個のシゾンと無糸分裂によって増えたいくつかの宿主細胞核を含む。第2段階は $19-70 \mu$ で、シゾンの増殖、柱状シゾンの出現、およびキセノマの周囲での宿主反応による被包化が始まる。第3段階は $71-190 \mu$ の大きさで、柱状シゾンの増殖と変形体とスポロゴニー胞の出現と胞子形成、そして第2段階からひきつづいている宿主反応によるキセノマの外側の被包化の進行とそれにともなう運動性の喪失がおこる。第4段階は大きさ $191-220 \mu$ で形成された胞子がキセノマの中心部を広く占めて貯蔵され、かつ周縁部ではまだ胞子形成が進行している。最終の第5段階は大きさ $500-3000 \mu$ で、いわゆるシスト化している。

アユに寄生する本種の発育過程は、このWEISSENBERGのキセノマの記載とよく一致する。すなわち、キセノマの大きさによる区分に従えば、感染9日目までが第1段階、17日目までが第2段階、23日目までが第3段階、それ以後が第4、5段階に対応し、また、その各段階の特徴もよく一致する。

ただ、顕微鏡下で最も早く認められるキセノマに(G. anomalaで7日目、本種で6日目)、

表2-3 キセノマの発育と消化管組織内外に位置する割合

感染後 注1 の日数	測定した キセノマの数	キセノマの大きさ (μ)		キセノマの部位(%)	
		範 囲	平均	消化管組織内	消化管組織外
9日	54	5- 17X 7- 22	8.5X 14.0	98.1	1.9
13日	202	8- 25X 10- 45	15.3X 26.0	80.7	19.3
17日	90	10- 70X 30- 75	31.1X 54.3	37.3	62.2
23日	34	40-130X100-205	80.7X136.3	2.9	97.1

注1. 感染日を第1日目として表わされた日数

WEISSENBERGは空胞を認め、それを将来の胞子貯蔵庫としているが、本種では同様の空胞はまったく認められなかった事が異なる。なお、WEISSENBERGは第2段階から第3段階にかけて、被包化がはじまり運動性を喪失すると述べているが、その具体的な過程を示していない。本種ではその経過を明らかにした。この時期におけるキセノマの移動は、消化管組織内からの寄生体の脱出が寄生体の正常な発育に必要であることを意味し、脱出したキセノマは宿主反応をうけながらも成長する。一方、脱出しえなかったキセノマは大部分が宿主反応により消滅させられる。これは、消化管組織内に長期間残留するキセノマでも、スポロゴニーが始まると推察され、そのキセノマ内のスポロゴニーの開始に対応して、それらキセノマに対する宿主反応が起こった結果と考えられるが、くわしくはさらに検討する必要がある。

第3節 “グルゲアシスト”とその崩壊

KUDO(1924)は、胞子の充満しているいわゆるグルゲアシストはGlugea属の一つの特性とした。これに対しWEISSENBERG(1949)はG. anomalaは細胞内寄生中であり、その寄生によって作られる寄生体・宿主細胞の親密な複合体は“シスト”ではないとし、キセノマと名づけた。そしてキセノマの中央の胞子貯蔵庫が胞子で満たされた以後に、胞子の貯蔵袋の意味で古い表現である“シスト”を使用し、それをキセノマ発育の最後の段階とした。

いずれにしても、1~3mmの肉眼的にはっきりと観察出来るキセノマは、すでに中央部の大半は貯蔵胞子で占められているので、著者は、前節の第2節でのべた第4段階以降のキセノマに相当すると思われるものを“グルゲアシスト”としてあ

つかうこととし、自然感染魚におけるその一般的な像と終末の像を知るために以下の観察を行った。

材料と方法

グルゲア症に自然感染したアユから、“グルゲアシスト”を含む組織片を切り出し、ブアン氏液、ヘリー氏液あるいは酢酸カルシウムホルマリン液で固定し、常法に従って4μのパラフィン切片を作製した後、ヘマトキシリン・エオシン染色およびPAS染色を施し、顕微鏡下で観察した。

結 果

図9は、幽門垂間に存在する“グルゲアシスト”のブアン氏液固定、PAS染色による像であるが、“シスト”の最も一般的な形状を示している。すなわち、まず中央部に成熟した、または未成熟の胞子塊があり、その周縁部にスポロゴニーが進行しているスポロゴニー胞、シズント、宿主細胞核および細胞質よりなる層(胞子形成層)がある。此の層内に本種の生活史のすべての段階が観察される。その外側には、PAS染色陽性、エオシン好性の5-10μの無構造な膜があり、さらにその外側に、宿主に由来する結合組織の層がある。そして、より初期の“シスト”の場合は、胞子の貯蔵部分が小さく、周縁部の胞子形成層が厚く、逆に末期の“シスト”の場合は、“シスト”内はほとんどが胞子で占められ、胞子形成層は薄くなる。図9に示した“シスト”は、大きさが1500×1800μで胞子貯蔵部分が1400×1700μ、胞子形成層が70-140μ、PAS染色陽性膜が10μと、胞子貯蔵庫の古める割合が高く、末期の部類に入る“シスト”である。

さて、“シスト”も、酢酸カルシウムホルマリン液による固定の場合には図10のようにPAS

染色陽性の膜は、図9のものと異なって、繊維状の重層構造のほぐれた状態を示す。このことはヘリー氏液による固定でも認められ、この膜が繊維状組織であることを推測させる。

図11は、軀幹筋肉組織内に出来た“シスト”のブアン氏液固定、PAS染色の像である。“シスト”の成長による物理的圧力が、まわりの筋肉組織を圧迫している筈であるが、それに対する宿主反応は弱い。“シスト”形成部位によっては(図12)、寄生体に接する組織に宿主反応をまったく認めないものもある。

以上とは別に、光処理による成熟抑制を行って長期間飼育したアユなどによく認められるのであるが、外観的に黄白色を呈し、ピンセットでつまんでも非常に弾力があって、つぶすことの困難な“シスト”がある。幽門垂間に出来たこの種の“シスト”のブアン氏液固定、PAS染色の組織標本像が図13である。すなわち、PAS染色陽性膜ならびに周縁部の孢子形成層が認められず、内部は濃縮されぎっしりとつまった孢子の塊という像を呈し、その周囲を組織球やその他の遊走細胞を含む厚い結合組織層がとりまいている。これは、孢子形成を終了し、“孢子塊”となった“シスト”の終末像と考えられる。

図14は、多くの“シスト”が集合して大きな“シスト”塊を形成している部分のブアン氏液固定、ヘマトキシリン・エオシン染色の像である。初期の“シスト”から、孢子形成層の薄くなった“シスト”、すでに孢子形成層のない“シスト”といろいろな段階の“シスト”が認められるのに加えて、崩壊しつつある“シスト”とすでに崩壊し孢子が周囲の結合組織内に散布している像が認められる(図15)。このような、“シスト”の崩壊と孢子の拡散が、本種の自然にたどる一つの段階とすれば、拡散した孢子がその後どのようになるか興味ある問題である。

考 察

“グルゲアシスト”は、一般には、孢子貯蔵部分、孢子形成層、PAS染色陽性膜および最外部の結合組織層の4つの構成部分から成るといわれる。しかし、本種では、前三者は必須であるが、最外部の層が欠如する“シスト”も存在する。この最外部の層は、ピンセットを用いて容易にPA

S染色陽性膜から分離することが出来る。この二つの構成部分の由来はなお不明であり、電子顕微鏡による観察を含めてさらに検討する必要がある。

“シスト”の崩壊過程は、先に観察したことから、次の経過をたどると考えられる。(1)、孢子の十分な生産と孢子塊の濃縮、(2)、孢子形成の終了・孢子形成層の消失、(3)、PAS染色陽性膜の消失およびそれに併なう宿主側の反応としての結合組織ならびに組織球その他遊走細胞の出現による肉芽腫の形成、(4)、孢子塊の崩壊となる。この過程の中の肉芽腫形成は、孢子形成の終了とPAS染色陽性膜の消失に伴ない宿主が、そのような状態となった“シスト”を異物と認識して起こす反応であると推察される。

この終末の“シスト”に関して、最近、DYKOVA' & LOM(1978)は、*G. anomala* の“シスト”と宿主反応について観察し、キセノマが“シスト”段階に達すると、リンパ球の侵潤にはじまり、繊維芽細胞や組織球の増殖、新しく形成される毛細管の発達など炎症性増殖から肉芽組織へと発達し、その段階で寄生体を取りまく膜構造は“シスト”の周縁部の細胞質層と共に消失し、“シスト”は崩壊し、孢子が拡散されると報告している。

したがって、本種の“シスト”の崩壊過程は、“グルゲアシスト”の一般的なものと考えられる。

拡散した孢子のゆくえに関連して興味深い事実は、後述(第三章)するような本種孢子の直接皮下接種または腹腔内接種により人為感染が成立すること、また、病死魚は存在しないグルゲア症発生池の排水を連続遠沈によって濃縮したところ、排水中から孢子が検出されたことである。これらの事実は、生体内に拡散した孢子が、同一個体に新たな感染を起こしうるかもしれないこと、また、何らかの経過によって水中に出現する疑いがあることを示唆する。

第4節 生活史—孢子形成—

微孢子虫の生活史—増員生殖と孢子形成—の究明は、その重要な分類の鍵、すなわちスポロントから形成されるスポロプラストの数を知らずには不可欠であり、種々の微孢子虫において研究されている。

保科ら(私信)は、本種と考えられるアユ寄生微孢子虫について観察し、1個のスポロントから2個のスポロプラストが形成されることから、それを *Glugea* 属に分類した。しかし、その形成過程は未だに印刷公表されておらず詳細は不明である。

筆者も本種を分類同定する上で、スポロントから形成される胞子の数を明らかにすべく、また、増員生殖ならびに胞子形成の全体像—生活史—を明らかにするため以下の観察を行った。

材料と方法

“シスト”の組織切片標本と塗抹標本について、増員生殖像や胞子形成像の諸段階を顕微鏡下で観察し、写真撮影ないしスケッチをすると共に各要素について大きさをマイクロメーターで測定した。

1) 組織切片標本：自然発症魚より種々の段階の“グルゲアシスト”を含む組織片を切りとり、ブアン氏液あるいはヘリー氏液で固定し、常法に従って4 μ のパラフィン切片を作製し、ヘマトキシリン・エオシン染色をほどこし標本を作製した。

2) 塗抹標本：自然発症魚ならびに人為感染による発症魚より初期の“シスト”を摘出し、スライドグラス上で破壊してスライドグラス上に塗抹し、100%メチルアルコールで固定後、ギムザ染色を施し標本を作成した。

結 果

本種の増員生殖ならびに胞子形成のすべての段階が、感染後30日以上経た肉眼可視大の“シスト”の周縁部の胞子形成層に存在しており、それらは組織切片標本、塗抹標本のいずれにおいても観察することが出来た。しかし、生活史の各段階の観察には塗抹標本のほうが適していた。それらの観察から明らかにし得た増員生殖と胞子形成の過程を顕微鏡写真(図16-20)と模式図(図21)によって述べると次のとおりである。

初期のキセノマ内の一核のシゾント(図21a)は2核のシゾント(b)となり分裂して2個の1核のシゾントを作る。また、多核(4から16核)の柱状シゾント(b')となり、これが分裂して多くの1核のシゾントとなる(図17)。この増員生殖(シゾゴニー)により多数の1核のシゾントが

形成される。この1核のシゾントはやがて多核(8~32核)を持つ球状・卵形あるいは楕円形のシゾント(プラスモディウム)となる(d, d')。それが変形し(図18)、スポロゴニー胞が形成されてくる(e)。このスポロゴニー胞は、液状物質よりなる透明体として観察されるが、その外側に膜を認めることは光学顕微鏡的には出来ない(図19)。スポロゴニー胞内でプラスモディウムは変形し、変形したプラスモディウムは数個ずつの核を含むプラスモディウムに断裂し(f)、それがさらに分裂して、最終的に円形の1核体となる(g)。この1核体がスポロントである。スポロントは核が2分裂して両端に移行して長楕円形となり(h)、やがて、中央でくびれて2分裂し(図20)、2個のスポロプラストとなる(i)。スポロプラストはやゝ細長くなり(j)、いろいろな染色段階を経て最終的に胞子となる(e)。この間の変化についてはほとんどわからないが、スポロプラストが細長くなるさいに染色性が落ちること(図18, j)や、PAS染色陽性の極を有する時期があること(図20, k)が特徴的である。

塗抹標本について測定したシゾントの大きさは、16核の柱状シゾントで長さ23~24 μ 、巾2.5~5 μ 、16核の球状シゾントで径11~12 μ 、また、スポロントは平均3 \times 4 μ で核は2 μ 、スポロントの分裂直後のスポロプラストは平均3 \times 3 μ 、核は1 μ であった。

考 察

本種では1個のスポロントから2個のスポロプラストが形成される。その生活史全体は、*G. anomala*(KUDO 1924)や*G. weissenbergi*(SPRAGUE & VERNICK 1968)のものとは一致しており、また、*G. weissenbergi*とはスポロプラストの大きさも同等であり(但し、核の大きさはやゝ小さい)、スポロプラストから胞子形成への過程での胞子の先端にPAS染色陽性の部位(極糸の基部と考えられている)が現われる点でも同じである。ただ、柱状シゾントを、本種では増員生殖の重要な過程と位置づけたのに対し、*G. weissenbergi*はスポロント形成の過程と位置づけた点や、*G. weissenbergi*で観察されているスポロゴニー胞の模構造が本種で認められない点で異なった。

第5節 宿 主

一般に、微孢子虫の宿主は、種特異的とされているが、近縁の種々の魚種を宿主とする宿主範囲の広い種類もある。例えば、G. stephaniは種々のカレイ、ヒラメ類に寄生することが知られている (FANTHAM, PORTER & RICHARDSON, 1941; STUNKARD & LUX, 1965; WELLINGS, ASHLEY & MCARN, 1965; JENSEN & WELLINGS, 1972)。しかし、分類上の位置の隔たる動物にまで寄生する種類は殆んどないようで、例えば、OLSON (1976) は G. stephani をサケ (Oncorhynchus keta) に人為感染させることを試みたが感染しなかったことを報告している。また、栗倉 (1966) はニジマスの G. takedai 寄生症が風土病として存在する北海道千歳川水を導入した池で種々の魚を飼育したところ、サケ科魚のヤマベ、サケ、ヒメマス、マスノスケ、カラフトマス、ニジマス、アメマス、オシヨロコマのすべてに寄生を認めたと、コイ、フナ、ウグイ、アユ、ワカサギ、ドジョウ、イトヨの7種には寄生が認められなかったことを報告している。G. hertwigi は smelt (Osmerus eperlanus, O. mordax) を自然宿主とするものであるが、SCHRADER (1921) によれば、G. hertwigi に感染している smelt と同じ水域に棲息するマス類には感染がみられなかったという。それに対し、WEISSENBERG (1968) は G. hertwigi の stickleback (Gasterosteus aculeatus) への人為感染に成功したことを報告しており、人為感染によれば分類学的位置のかなり隔たる魚種に感染するものもあることが示唆されている。それはともかく、宿主範囲は、分類の一つの鍵となるものである。また、種の分布域を知り、とくに養魚場や自然水域における感染源を知るなど応用的観点からも重要である。そこで、本種についてもその宿主範囲を人為感染によって検討した。

材料と方法

供試魚は下記の7種である。

ニジマス	<u>Salmo gairdneri</u>
ラッド	<u>Scardinius erythrophthalmus</u>

ブルーギル	<u>Lepomis macrochirus</u>
ヨーロッパウナギ	<u>Anguilla anguilla</u>
アユ	<u>Plecoglossus altivelis</u>
コイ	<u>Cyprinus carpio</u>
ハリヨ	<u>Gasterosteus aculeatus microcephalus</u>

供試魚魚体重は剖見時に測定したので結果の項で供試尾数と共に示す。

感染はつぎのようにして試みた。即ち、1日目に、ニジマス、ラッド、ブルーギル、アユには、孢子懸濁液をしみこませたクランブルを与え、ヨーロッパウナギには孢子懸濁液中で2週間飼育したイトミミズを投与した。さらに、2および3日目に、いずれの魚種にも、孢子懸濁液中に孢子による濁りが消失するまで入れられていた動物プランクトン (ミジンコ類、ケンミジンコ類、輪虫など) を与えた。さらに、ヨーロッパウナギについては、5日目に、魚体を孢子浮遊液中に2時間浸漬した。45日目に、さらに、ラッドとブルーギルについてのみ、孢子懸濁液をしみこませたクランブルを投与した。コイおよびハリヨには、1日目に孢子懸濁液中においた動物プランクトンを、2日目に孢子懸濁液をしみこませたクランブルを投与した。なお、各魚種とも孢子を与えない区を設置し対照とした。

各供試魚は地下水を流した30cm×60cm×35cmのガラス水槽に収養し、飼育した。供試魚は30日間以上飼育したのち、数度にわたって任意に取り上げ解剖し、“シスト”形成の有無を詳細に検査した。後述するように“シスト”の形成は水温に大きく支配されるが、本実験における水温は、ニジマス、ラッド、ブルーギル、ヨーロッパウナギおよびアユでは、19.4~22.0℃であった。この温度では、アユの場合、感染30日後には肉眼的に容易に認めうる大きさの“シスト”が形成されるのが常である。飼育水温は表2-4に示した。コイおよびハリヨの飼育水温は、初期には20℃程度、終期には15℃附近となり、やゝ低かったが、飼育開始後40日間は18℃以上あり、後に述べる (第IV章第1節) ように“シスト”形成が十分起こる水温であった。

表 2-4 G. plecoglossi に対する 7 魚種の感受性に関する感染実験の成績

魚 種	供試 魚数	32日	77日	感 染 率 (%) ^{注2}	
				感 染 後 の 日 数	感 染 率 (%) ^{注2}
ニジマス					
(<u>Salmo gairdneri</u>)	15	53.3 (15尾; 2.07g) ^{注3}			
ヨーロッパウナギ					
(<u>Anguilla anguilla</u>)	28	0 (11尾; 0.85g)			0 (17尾; 2.90g)
注1 I ラット					
(<u>Scardinius erythrophthalmus</u>)	45	0 (30尾; 2.07g)			0 (15尾; 2.79g)
ブルギル					
(<u>Lepomis macrochirus</u>)	47	0 (30尾; 1.57g)			0 (17尾; 2.37g)
アユ					
(<u>Plecoglossus altivelis</u>)	20	85.0 (20尾; 1.22g)			
コイ					
II (<u>Cyprinus carpio</u>)	30				0 (30尾; 4.01g)
ハリヨ					
(<u>Gasterosteus aculeatus</u> <u>microcephalus</u>)	30				0 (30尾; 0.44g)

注 1. I: 1974年6月24日-10月2日 (水温19.4-22.0°C)

II: 1974年10月8日-12月23日 (水温20.1-15.1°C)

注 2. “グルゲアシスト”を形成していた魚の百分率, 感染魚(シスト形成魚)尾数/検査魚尾数×100

注 3. 検査魚数

注 4. 平均体重

結 果

実験の結果をまとめて表2-4に示す。供試した7魚種のうち、アユおよびニジマスを除く5魚種では“シスト”の形成は全く認められなかった。ニジマスでは、32日後、供試魚15尾中8尾で幽門垂の付近の脂肪組織に、アユにみられるのと同様の“シスト”が形成されているのが観察された。胞子を摂取させなかった対照ニジマス群には“シスト”の形成は全く認められなかった。自然水域に放流されたニジマスにおいても、養鱒場のニジマスにおいても、本種の感染、発症の例は全く知られていないが、ニジマスが本種に感受性を持つことは注目すべきことである。また、ハリヨ *Gasterosteus aculeatus microcephalus* が感受性を示さなかったことは、後述(第二章第6部)するように、本種の分類を検討する上で重要な意味を持つ。

考 察

実験結果はニジマスが本種に感染し、発症しうることを示している。しかし、現在までのところ養魚場においても、自然水域においてもニジマスの発症例は知られていない。恐らく、それらの環境においてニジマスが本種の胞子に遭遇する機会が殆んどないこと、さらにより重要な要因としてはその飼育あるいは棲息水温が低く、よしんば感染の機会があっても発症するに至ることがないことによる。しかし、見方を変えれば、ニジマスは本種の胞子と遭遇するような環境下、たとえば、アユの養魚場で、高温飼育するようになれば、本種のニジマスへの拡大は充分考えられるところである。

本種が、ハリヨに感染しないことは、*G. anomala* および *G. hertwigi* との区別の上で重要に思われる。この点については次節で論ずる。

寄生体の宿主に対する寄生特異性には、生活環境や食物関係から生じる生態的な側面と、寄生体と宿主との間における生理的な側面とによって生じるといわれているが(BAER, 1973), 人為感染による宿主範囲は生態的な制約を受けないものであり、生理的な面からの宿主寄生体関係成立の可否を明らかにするものであり、分類学的位置の決定や、自然界や養魚場における寄生魚種拡大の

範囲を知る上に有効な方法となりうる。

第6節 既存種との比較 —新種の提案—

第1節から第5節まで述べて来たことから、筆者の研究対象とするアユの *Glugea* 属微胞子虫(以下、本種と称する)は、アユ(*Plecoglossus altivelis*)に寄生し、実験的にはニジマス(*Salmo gairdneri*)にも寄生能をもつ細胞内寄生虫で、宿主細胞に寄生してキセノマを形成し、それは最終的に“グルゲアシスト”となる。その胞子は、生鮮標本で楕円形、固定標本で西洋梨型をし、その大きさは10 μ 以下で、長さが巾の4倍を超えない。極糸の長さは100 μ を超える。胞子形成は、電子顕微鏡の研究(補、電子顕微鏡による観察を参照)で認められる膜構造を有するスポロゴニー胞内で、プラスモディウムの断裂によって生じたスポロントから、各々1個の核を有する(補、参照)2個のスポロプラストが形成される。以上のことから、この種を微胞子虫類の Genus *Glugea* Thélohanに分類することは、KUDO(1924, 1966)の分類基準に従っても、また、SPRAGUE(1977)の分類基準に従っても異論のないところである。

Glugea 属の既存種として、KUDO(1924)は13種(魚類寄生種10種)、PUTZ *et al.*(1970)は淡水魚および広塩性魚類に寄生する種として1種の *Glugea* sp. を含めて8種、SPRAGUE(1977)は3種の *Glugea* sp. を含めて26種を記載している。これらを参考にし、また、新しい種をも含めて、魚類に寄生する *Glugea* 属の既存種をまとめると表2-5に示すように、*Glugea* sp. を2種含めて28種となる。以下、本種を類似種と比較する。

G. depressa Thélohan, 1885ならびに *G. dogieli* Gasimagomedov & Issi, 1970の胞子測定が、固定標本について行われたとすると、本種の固定胞子と大きさの点で似ている。しかし、前者の宿主は、太西洋ならびに地中海に棲息するペラ科の海産魚 rainbow wrasse (*Coris julis*)であり、後者のそれは北中央ヨーロッパに棲息する pike perch (*Lucioperca lucioperca*) というパーチ科の淡水魚であることから、別種としうる。

表 2-5 グルゲア (Glugea) 属 28 種の特徴 (1)

種名	報告者	宿主	寄生部位	“シスト”の大きさ	胞子の大きさ	と形	極糸長	文献
<u>G. anolama</u>	Moniez, 1887				3-3.5x1.5 μ			Sprague (1977)
	Thelohan, 1895	<u>Gasterosteus aculeatus</u>	皮下, 卵巣, 角膜,	4-4.5x3 μ	卵型		30-35 μ	Kudo (1924)
		<u>G. pungitius</u>					(Iodin)	(1924)
		<u>Gobius minutus</u>						
	Stempell, 1904	<u>G. aculeatus</u>	皮下, 消化管, 卵巣,	6x2 μ	卵型		150 μ	Stempell (1904)
		<u>G. minutus</u>	腹膜, 皮膚,					
	Weissenberg, 1913	<u>G. aculeatus</u>	皮膚, 肝臓, 精巣, 卵巣, 3-4mm	3.5x2.3 μ				Kudo (1924)
		(Fresh and Marine)	腸管壁, 角膜固有層,					
	Jirovec, 1930	<u>Acerina cerua</u>	腸管壁,	0.1-0.5mm	4-4.5x2-2.5 μ		80-100 μ	Jirovec (1930)
	Thelohan, 1895	<u>Syngnathus acus</u>	鰾の筋肉, 結合組織		5x3-3.5 μ	卵型		Kudo (1924)
		<u>Nerophis aequoreus</u>						
	<u>G. branchialis</u> (Nemecezb, 1911)	<u>Gadus aeglefinus</u>	鰾, 鰓葉	0.2-0.5mm	6.3x3.5 μ (Fresh)			Sprague (1977)
				(1mm)	卵型			
	<u>G. bycowskyi</u>	Gasimagomedov and Issi, 1970	<u>Alosa kessleri volgensis</u>	腸管壁, 精巣	3.6x1.8 μ	西洋梨型		Sprague (1977)
					(Glycerine-gelatin)			
	<u>G. canlleryi</u>	Van den Berghe, 1940	<u>Ammodytes lanceolatus</u>	肝臓				Sprague (1977)
	<u>G. cordis</u>	Thelohan, 1895	<u>Clupea pilchardus</u>	心筋,	3-3.5x2 μ	卵型		Kudo (1924)
	<u>G. cotti</u>	(Chatton and Courrier, 1923)	<u>Cottus bubalis</u>	精巣,	700 μ	8-10 μ	卵型	Sprague (1977)
	<u>G. depressa</u>	Thelohan, 1895	<u>Coris julis</u>	肝臓	4.5-5x1.5-2 μ	長卵型		Kudo(1924)
	<u>G. destruens</u>	Thelohan, 1892	<u>Calliozonus lyra</u>	筋繊維,	3-3.5x2-2.5 μ			Kudo(1924)

表2-5 グルゲア (Glugea) 属28種の特徴 (2)

種名	報告者	宿主	寄生部位	“シスト”の大きさ	胞子の大きさと形	極糸長	文献
<u>G. dogieli</u>	Gasimagomedov and Issi, 1970	<u>Lucioperca lucioperca</u>	腸管壁,	200-250 μ	3.6-4.8x2.4-2.7 μ 長卵型		Sprague (1977)
<u>G. fennica</u>	(Lom and weiser, 1969)	<u>Silurus glanis</u>	皮下組織,	25mm	6.8-8.1x2.5-3 μ (Fresh) 長卵型		Sprague (1977)
<u>G. gasterostei</u>	Voronin, 1974	<u>G. aculeatus</u>	腸管膜,	3-4mm	4.9-6.0x2.1-2.8 μ (5.5x2.6) (Fresh) 3.8-4.4x1.7-2.1 μ (4.1x1.9) (ブアン固定)		Voronin (1974)
<u>G. hertwigi</u>	Weissenberg, 1911, 1913	<u>Osmerus eperlanus</u>	皮下結合組織, 性殖腺, 2mm 体腔, 肝臓, 腸管壁, 胃, 角膜固有層,	2mm	4.6-5.4x2.3 μ 長西洋梨型	100 μ	Kudo (1924)
	Schrader, 1921	<u>Osmerus mordax</u>	粘膜, 性殖腺, 皮膚, 3mm 腹膜, 肝臓, 腸管筋肉,	3mm	4-4.5x2-2.5 μ		Schrader (1921)
<u>G. intestinalis</u>	Chen, 1956	<u>Mylopharyngodon piceus</u>	小腸の粘膜組織,		6.2x3.6 μ 卵型		Putz et al. (1955)
<u>G. luciopercae</u>	Dogiel and Bychowsky, 1939	<u>L. lucioperca</u>	腸,		3mm以下 西洋梨型		Sprague (1977)
<u>G. machari</u>	(Jirovec, 1934)	<u>Dentex vulgaris</u>	肝臓の外皮,	300-400x 250-280 μ	3-4.5x0.8-1.5 μ 棒型又は卵型 (Feulgen preparation)		Sprague (1977)
<u>G. pseudotumefaciens</u>	Pflugfelder, 1952	<u>Brachydanio rerio</u>	卵巣, 肝臓, 胃臓, 眼, 脾臓, 中枢神経系,		棒型		Sprague (1977)
<u>G. punctifera</u>	Thelohan, 1895	<u>Gadus pollachius</u>	眼筋の組合組織		4-5x3 μ 卵型		Kudo (1924)
<u>G. shulmani</u>	Gasimagomedov and Issi, 1970	<u>Neogobius caspius</u> <u>N. melanostomus affinis</u>	腸管壁,	18-80 μ	2.2-2.4x1.2-1.6 μ 卵型又は西洋梨型 (Glycerinogelatin) 2.4x1.2 μ (固定)		Sprague (1977)

表 2-5 グルゲア (*Glugea*) 属 28 種の特徴 (3)

種名	報告者	宿主	寄生部位	“シスト”の大きさ	胞子の大きさと形	極糸長	文献
<i>G. shipei</i>	Drew, 1910	<i>O. eperlanus</i>	骨格筋, 胃筋, 腸筋,		西洋梨型		Kando (1924)
<i>G. stephani</i>	Jonstone, 1901	<i>Pleuronectes flesus</i>	腸管壁,	0.5mm	5 μ 卵型		Kando (1924)
	Linton, 1901	<i>Pleuronectes platessa</i>	腸管壁,	0.6mm	3x1.5 μ 長卵型		Kando (1924)
	Woodcock, 1904	<i>Pseudopleuronectes americanus</i>	腸管壁, 肝臓, 腸間膜,	1mm	長卵型		Kando (1924)
<i>G. takedai</i>	Awakura, 1974	<i>Oncorhynchys mason</i> <i>Oncorhynchys keta</i> <i>Oncorhynchys nerka</i> var <i>adonis</i> <i>Oncorhynchys tshawytscha</i> <i>Oncorhynchys gorbuschae</i> <i>Salmo gairdneri</i> <i>Salvelinus leucomaenis</i> <i>Salvelinus malma</i>	腸幹筋, 心筋,	No	3.0-3.9 x 1.7-2.3 μ 卵型	30-35 μ	Awakura (1974)
<i>G. tisaе</i>	(Lom and Weiser, 1969)	<i>Siluris glanis</i>	腸の粘膜下組織			4-5 x 2.2-2.6 μ (Fresh)	Sprague (1977)
<i>G. weissenbergi</i>	Sprague and Vernick, 1968	<i>Apeltes quadracus</i>	腹膜, 卵巣, 皮下,	1-2mm 4-6mm		6-7 x 2.5-3.6 μ 10-11 x 3.5 μ (Fresh)	Sprague (1977)
<i>G. sp.</i>	Bogdanova, 1961	<i>Abramis ballerus</i>	腸管壁,				Sprague (1977)
<i>G. sp.</i>	Pfeiffer, 1895	<i>Leuciscus phoxinus</i>					Sprague (1977)
<i>G. plecoglossi</i>	Takahashi and n. sp., Egusa, 1977	<i>Plecoglossus altivelis</i>	皮下, 虹彩, 鰓葉, 肝臓, 脾臓, 卵巣, 精巣, 鰓, 心臓, 腸幹筋, 脂肪組織, 腹膜, 口腔,	0.2-3mm	5.1-6.2 x 2.0-2.5 μ (Fresh) 楕円形 3.8-4.8 x 1.5-2.0 μ (15% H ₂ O) (フアン固定) 西洋梨型	100-150 μ 最大長 178 μ	Takahashi and Egusa (1977)

Glugea 属の代表種である G. anomala (Moniez 1887) Gurley, 1893 は最もよく研究された種であるが, STEMPPELL (1904) は Gobius minutus から得られたその胞子の大きさを $6 \times 2 \mu$ と報告している。この大きさは巾が少しせまいが, 本種の生鮮胞子の大きさに近い。栗倉 (1974) は, アユ微胞子虫の10%ホルマリン固定胞子の大きさを $5.9-6.9 \times 2.0-2.4 \mu$ と報告し, G. anomala の大きさを, すべての記載を含めて $3-6 \times 1.5-2 \mu$ とし, その微胞子虫を G. anomala の異名であると考えた。しかし, STEMPPELL の測定値について, SPRAGUE (1968) は, G. weissenbergi の新種記載の中で "Spores of G. sp. in Gobius minutus, incorrectly assigned by Stempell (52) to G. anomala, similar to those of G. weissenbergi in length being $6 \times 2 \mu$, but much narrower." と述べている。

STEMPELL 以外の測定値には, MONIEZ, $3-3.5 \times 1.5 \mu$, THELOHAN, $4-4.5 \times 3$, WEISSENBERG, $3.5 \times 2.3 \mu$ があるが, 本種の固定胞子の測定値とは異なる。胞子の大きさの相違に加えて, 本種に対し, G. anomala の宿主である Gasterosteus aculeatus の亜種 Gasterosteus aculeatus microcephalus が感受性をもたないことも, 本種が G. anomala とは別種であることを物語っている。

G. gasterostei Voronin, 1974 は, 胞子の大きさが, 生鮮標本で $5.5 (4.9-6.0) \times 2.6 (2.1-2.8) \mu$, プアン氏液固定で $4.1 (3.8-4.4) \times 1.9 (1.7-2.1) \mu$ であり, 本種の測定値とは一致する。しかし, 宿主は Gasterosteus aculeatus で, 寄生部位は腸間膜と記され, 本種とは, 前述の G. anomala と同様, 宿主の点で異なり別種としうる。

G. hertwigi Weissenberg, 1911 は, 宿主が Osmerus 属の魚類であることを除くと, 胞子の大きさ, 寄生部位等において本種に最もよく似ている種である。本種の宿主のアユは, 以前は Osmerus 属とともに Osmeridae 科に分類されており, 現在は独立した科 Plecoglossidae に分類されている。この点に関し宮地ら (1976) は, "従来はアユ科アユ属アユと1科1属になっ

ていたが, 基本的形態が変化していないので, NORMAN にならってアユ亜科に下げた。いづれにせよ, キュウリウオ科 Osmeridae の特化群であって第3紀後半以後に成立したものと考えられる"と述べているように, Osmerus 属と同じ Osmeridae 科に属させている。即ち, アユと Osmerus 属は近い種ということである。本種の Osmerus 類に対する寄生能を調べていないので, 宿主が相違するということだけで本種を G. hertwigi と別種にすることは危険である。しかし, G. hertwigi は WEISSENBERG (1968) の人為感染実験によって, Gasterosteus aculeatus に感染することが明らかにされているのに対し, 本種はすでに述べたように G. aculeatus microcephalus に感染しない。このことは, 本種を G. hertwigi と区別する有力な根拠となる。

G. weissenbergi Sprague & Vernic, 1968 のプアン氏液固定による胞子の大きさは, 本種の固定胞子の大きさとほとんど一致するが, 生鮮胞子の大きさは $6 \times 2.5-3.6 \mu$ とされ, 本種のそれに比してかなり大きい。また, その宿主も 4-spined stickleback (Apeltes quadracus) であることから, G. anomala, G. gasterostei と同様に本種とは区別される。

G. takedai Awakura, 1974 は, わが国でニジマス等サケ科魚類に寄生する微胞子虫として知られているが, この胞子は, 生鮮胞子で $2.8-4.9 \times 1.7-2.3 \mu$ (平均 $3.42 \times 2.01 \mu$) であり, かなり小さく, また, キセノマを形成せず, さらにアユに感染しないこと (栗倉, 1974), また, 緒論で述べたように Nosema 属に分類されるべき胞子形成様式を持っている (三木ら, 1977) ことから本種とは明らかに区別される。

以上から, アユを宿主とする本微胞子虫を新種と判断し, アユの種小名を採って, Glugea plecoglossi n. sp. と命名することを提案した (高橋・江草, 1977)。