

寄生虫に感染したヌタウナギの好中球顆粒

近藤昌和[†], 安本信哉

Neutrophil Granules of the Inshore Hagfish *Eptatretus burgeri* Infested with Parasites

Masakazu Kondo[†] and Shinya Yasumoto

Abstract : Four kinds of parasites, *Ceratomyxa* sp. (Myxozoa), *Myxiniocotyle japonica* (Monogenea; *Mj*), nematodes (Nematode; species unidentified) and *Acanthochondria eptatreti* (Copepoda; *Ae*), were observed in inshore hagfish *Eptatretus burgeri*. Here, we report the morphological and cytochemical characteristics of neutrophils from inshore hagfish infested with each parasite. In all infested fish, two types of stratified granules with two-layer structure [inner layer (L0) and outer layer (L1)] were observed in the neutrophils [type 1, G-1 (chromophobic L0 and basophilic L1); type 2, G-2 (basophilic L0 and chromophobic L1)]. The L0 of G-2 from all parasite-infested fish show positive reaction to acid phosphatase and toluidine blue. Except for *Ae*-infested fish, L0 of G-2 was also Sudan black B positive. Beta-glucuronidase was detected in the L0 of G-2 of nematodes-infested fish. The neutrophils from *Mj*-infested fish and nematodes-infested fish were naphthol AS-D chloroacetate esterase positive, but show different positive sites: *Mj*-infested fish, L0 of G-1; nematodes-infested fish, L0 of G-2.

Key words : granule, neutrophil, hagfish, *Eptatretus burgeri*, parasite

緒言

真骨魚類(顎口類硬骨魚綱)のマダイ *Pagrus major* では、好中球には2種類の通常型顆粒 (ordinary granule, oG; 1型, oG-1; 2型, oG-2) が存在する^{1,2)}。しかし、マダイが感染症に罹患した場合、それら顆粒の細胞化学的特徴が変化することがあり [この場合の顆粒を異常型顆粒 extraordinary granule (eoG) と呼ぶ]、また、感染症の種類によっては未感染魚の好中球には観察されない誘導型顆粒 (inducible granule, iG) が出現する (近藤・安本³⁻⁶⁾を参照)。ヌタウナギ *Eptatretus burgeri* (無顎類ヌタウナギ綱) の好中球にも2種類の通常型顆粒 (1型, oG-1; 2型, oG-2) が観察されるが⁷⁾、寄生体に感染した場合に、マダイの様に好中球顆粒の特徴が変化するかあるいは誘導型顆粒が出現するかは明らかではない。2018年から2019年に下関市西方の響灘 (親

海域は日本海) で採集されたヌタウナギに、4種類の寄生虫が観察された。本研究では各種寄生虫に感染したヌタウナギの好中球の特徴を調べ比較したのでここに報告する^{*1)}。

材料および方法

本研究に用いたヌタウナギに感染する寄生虫の種類と感染部位を確認するために、供試魚の胆嚢中の胆汁、体表面、鰓嚢の鰓組織、皮下血洞、咽頭などを目視あるいは光学顕微鏡を用いて調べた。ヌタウナギの胆嚢内の胆汁中に、*Ceratomyxa*属寄生虫 (*Ceratomyxa* sp.; ミクソゾア門粘液胞子虫綱双殻目) の胞子 (spore) が観察された (Fig. 1)。また、体表面には単生虫の *Myxiniocotyle japonica*⁸⁾ が、鰓嚢の鰓組織の血洞には線虫⁹⁾ (Fig. 2)、咽頭にはカイアシ類の *Acanthochondria eptatreti*^{9,10)} が認められた。なお、

水産大学校生物生産学科 (Department of Applied Aquabiology, National Fisheries University)

[†]別刷り請求先 (corresponding author): kondom@fish-u.ac.jp

*1 本研究の一部は、平成31年度日本魚病学会春季大会 [2019年 3月 2日; 324 近藤昌和, 安本信哉: 単生虫 *Myxiniocotyle japonica* が寄生したヌタウナギの好中球 (プログラムおよび講演要旨, 48)] および日本比較免疫学会第31回学術集会 [第30回日本生体防御学会学術総会と合同開催; 2019年 9月 4日; D07 近藤昌和, 安本信哉: 寄生虫に感染したヌタウナギの好中球顆粒 (講演抄録集, 61)] において報告した。

Ceratomyxa sp.の胞子の長径と短径 [それぞれJamesom¹¹⁾の breadth (幅) と suture line (縫い目線) および Lom & Arthur¹²⁾の thickness と length に相当] は, それぞれ約 22 μ m と約 9 μ m であった。また, 胞子の前縁 (anterior margin) は凸型を, 後縁は直線ないしわずかに凸型であった。鰓嚢の線虫の多くは卵内に認められた。

各寄生虫のみに感染したヌタウナギの血液を得るために, 適宜淡水浴を施した。すなわち, *M. japonica*のみに寄生されたヌタウナギの選別には, ヌタウナギを MS-222 (etyl 3-aminobenzoate methanesulfonate salt) を溶解した海水 (0.4 g/L; 15°C) に浸漬して麻酔後, 尾部皮下血洞から採血し水中で保存した。ついで淡水浴を施して *M. japonica*の寄生を確認したのち (淡水浴によって虫体が白濁するため肉眼で容易に確認できる), 解剖して他の寄生虫の有無を調べ, *M. japonica*のみが寄生している個体からの血液を用いて塗抹標本作製した。*Ceratomyxa* sp.の確認には, 注射針を備えた注射器で胆汁を採取し, 血球計算盤 (トーマ型) を用いて胆汁中の粘液胞子の有無を光学顕微鏡で観察した。また, 鰓嚢中の線虫の有無は, 肉眼による鰓嚢内の白濁した線虫集塊 (主に線虫を含む卵からなる) の確認と, 鰓嚢片の押しつぶし標本の光学顕微鏡観察によった。なお, *A. eptatreti*は肉眼で容易に認められる。*Myxinidocotyle*

*japonica*以外の寄生虫のみが感染しているヌタウナギを得るために, 淡水浴 (15°C, 10分間) で *M. japonica*を駆虫したのち, 2週間馴致飼育した (15°C)。馴致期間中は無給餌とした。麻酔・採血後, 各種寄生虫の有無を調べ, 単一種の寄生虫が感染しているヌタウナギの血液塗抹標本作製した。また, いずれの寄生虫も認められない個体を未感染魚とした。血液塗抹標本作製および各種細胞化学染色法は前報²⁶⁾と同様に行った。観察に供したヌタウナギの尾数は以下の通りである: 未感染魚, 3尾 (37 g, 40 g, 42 g); *Ceratomyxa* sp.感染魚, 2尾 (38 g, 55 g); *M. japonica*感染魚, 2尾 (48 g, 51 g); 線虫感染魚, 6尾 (21 g, 28 g, 30 g, 32 g, 40 g, 53 g); *A. eptatreti*感染魚, 3尾 (44 g, 108 g, 125 g)。なお, *Ceratomyxa* sp.感染魚の胆汁中の胞子濃度は 8.0 および 3.1×10^5 cells/ml であり, *A. eptatreti*感染魚における *A. eptatreti* (雌成虫) の寄生数は 1 個体 (2尾) または 2 個体 (1尾) であった。*M. japonica*感染魚および線虫感染魚には多数の寄生虫が認められた。

結果および考察

未感染魚の好中球の特徴は前報⁷⁾と同様であり, 好中球には May-Grünwald-Giemsa (MGG) 染色標本 (染色条件

51)⁷⁾では芯様構造である内層 (L0)

とその周囲の外層 (L1) からなる 2 種類の通常型顆粒 (1型, oG-1; 2型, oG-2) が観察された。oG-1 の L0 は難染色性, L1 は好塩基性 (赤紫色) であるのに対して, oG-2 では L0 が好塩基性 (赤紫色) を, L1 が難染色性を示した。また, oG-1 の L0 には α -ナフチルプチレートエステラーゼ (α -NBE) 活性が検出された。寄生虫感染魚においても MGG 染色標本では未感染魚と同様の 2 種類の顆粒が認められ (Figs. 3A, 4A, 5A & 6A), α -NBE 活性が未感染魚の oG-1 に類似した顆粒の L0 に検出されたが (Figs. 3C, 4C, 5D & 6C), いくつかの細胞化学的特徴は寄生虫の種類によって異なっていた (Table 1)。*Ceratomyxa* sp.感染魚では, 未感染魚の oG-1 に類似した顆粒 (oG-1Csp) には細胞化学



Fig. 1. Fresh mount of spores of *Ceratomyxa* sp. from gall-bladder of inshore hagfish. The spore (thickness \times length=approx. 22 \times 9 μ m) shows convex anterior margin and flatted or slightly convex posterior one. Arrows indicate polar capsules. Phase contrast. Bar=20 μ m.

的特徴に変化は認められなかった。しかし、oG-2に類似した顆粒のL0に酸性ホスファターゼ (AcP) が検出されるとともに (Fig. 3B), トルイジンブルー (TB) とズダン黒B (SBB) にL0が陽性反応を示した (Figs. 3C & 3D)。このことから, *Ceratomyxa* sp.感染魚におけるoG-2は異常型顆粒 (eoG-2^{Csp}) であると言える。*Myxinidocotyle japonica*感染魚では, 2種類の顆粒はともに異常型顆粒であり (eoG-1^{Mj}, eoG-2^{Mj}), eoG-1^{Mj}のL0にはナフトールAS-Dクロロアセテートエステラーゼ (CAE) が検出され (Fig. 4D), eoG-2^{Mj}のL0は*Ceratomyxa* sp.感染魚と同様にAcP, TBおよびSBB陽性であった (Figs. 4B, 4E & 4F)。線虫感染魚の2種類の顆粒は通常型のoG-1^{Ne}と異常型のeoG-2^{Ne}に同定され, 後者ではL0にAcPとβ-グルクロニダーゼが認められるとともに (Figs. 5B & 5C), CAEもL0に検出された (Figs. 5E & 5F)。また, eoG-2^{Ne}のL0はTBとSBB染色に陽性反応を示した (Figs. 5G & 5H)。*Acanthochondria eptatreti*感染魚においても通常型顆粒 (oG-1^{Ae}) と異常型顆粒 (eoG-2^{Ae}) が存在し, eoG-2^{Ae}のL0はAcPとTB陽性であった (Figs. 6B & 6D)。いずれの寄生虫感染魚においても誘導型顆粒の出現は認められなかった。

本研究の結果, 無顆粒のスタウナギにおいても寄生体に感染した場合に, 好中球顆粒の特徴が変化することが明らかとなった。4種類の寄生虫のいずれの感染によっても, AcPとTBが陽性となったが, 寄生虫の種類による違いも認められた。このことは, 寄生虫の種類ごとに異なる何らかの刺激が好中球の分化に様々な影響を与えることを示唆

している。特に, CAE活性の局在部位が*M. japonica*感染魚 (eoG-1^{Mj}のL0) と線虫感染魚 (eoG-2^{Ne}のL0) で異なることは興味深い。

スタウナギ類の寄生体に関する報告は, 同じ円口類のヤツメウナギ類よりも少ない (Sobecka et al¹³) を参照)。スタウナギ類に感染するウイルス², 細菌および真菌類は知られておらず, 報告された寄生体は全て寄生虫である。これまでスタウナギ類の寄生虫として, トリパノソーマ類の*Trypanosoma heptatreti*¹⁴⁻¹⁶, 粘液胞子虫類の*Ceratomyxa californica*と*C. galeata*¹¹, 単生虫としては3種類の*Myxinidocotyle*属単生虫 (*M. japonica*, *M. californica*, *M. eptatreti*) と*Lophocotyle novaezeelandica*が報告されている^{8,17}。また, 線虫類としては*Tetanonema strongylurus*^{18,19}, 複数種の*Anisakis*属線虫と*Hysterothylacium amoyense*が²⁰, ヒル類として*Bdellamaris eptatreti*が^{21,22}, カイアシ甲殻類として*Archidactylina myxinicola*²³と*Acanthochondria eptatreti*^{9,10}が知られている (Table 2)。これらの寄生虫のうち, 単生虫の*M. japonica*, 線虫類の*H. amoyense* と*Anisakis*属線虫 (*A. brevispiculata*, *A. pegreffii*, *A. physeteris*, *A. typica*, *Anisakis* sp., recombinant genotype of *A. pegreffii* and *A. simplex* sensu) およびカイアシ類の*A. eptatreti*がスタウナギ*E. burgeri*へ寄生することが報告されている (Table 2)。

本研究では, *M. japonica*または*A. eptatreti*に寄生されたスタウナギのほか, *Ceratomyxa*属粘液胞子虫 (*Ceratomyxa* sp.) あるいは鰓の血洞に寄生する線虫に感染されたスタウナギについても, 好中球の特徴を調べた。スタウナギの

Table 1. Comparison of neutrophil granules from inshore hagfish infested with parasites

Tests ^{*1,2}	Origin of neutrophils, type of granules and reaction ^{*3,4}									
	Non-infested fish		Fish infested with:							
	oG-1	oG-2	<i>Ceratomyxa</i> sp.		<i>M. japonica</i> ^{*5}		Nematodes		<i>A. eptatreti</i> ^{*6}	
		oG-1 ^{Csp}	eoG-2 ^{Csp}	eoG-1 ^{Mj}	eoG-2 ^{Mj}	oG-1 ^{Ne}	eoG-2 ^{Ne}	oG-1 ^{Ae}	eoG-2 ^{Ae}	
AcP	-	-	-	+(L0)	-	+(L0)	-	+(L0)	-	+(L0)
β-Glu	-	-	-	-	-	-	-	+(L0)	-	-
α-NBE	+(L0)	-	+(L0)	-	+(L0)	-	+(L0)	-	+(L0)	-
CAE	-	-	-	-	+(L0)	-	-	+(L0)	-	-
TB	-	-	-	+(L0)	-	+(L0)	-	+(L0)	-	+(L0)
SBB	-	-	-	+(L0)	-	+(L0)	-	+(L0)	-	-

^{*1}AcP, acid phosphatase; β-Glu, β-glucuronidase; α-NBE, α-naphtyl butyrate esterase; CAE, naphthol AS-D chloroacetate esterase; TB, toluidine blue in distilled; SBB, Sudan black B.

^{*2}All types of granules showed negative reaction to other tests [alkaline phosphatase, α-naphtyl acetate esterase, peroxidase, periodic acid Schiff reaction, alcian blue (pH1.0, pH2.5), oil red O, Sudan III].

^{*3}oG, ordinary granule; eoG, extraordinary granule; +, positive; -, negative (non-detection).

^{*4}Parentheses indicate positive site.

^{*5}*Myxinidocotyle japonica*.

^{*6}*Acanthochondria eptatreti*.

^{*2}最近, メタトランスクリプトーム解析によってスタウナギ (*E. burgeri*) からいずれも未知のinfluenza virus, hantavirusおよびalphavirusが検出されている³¹。

Ceratomyxa sp.は米国産ヌタウナギ類の*E. stouii*に寄生する2種類の*Ceratomyxa*属粘液胞子虫 (*C. californica*, *C. galeata*)¹¹⁾とは形状および大きさが異なっていた。*Ceratomyxa californica*はメバル属の*Sebastes paucispinis*からも報告されているが²⁴⁾, 既知の*Ceratomyxa*属粘液胞子虫の中で²⁵⁻²⁷⁾, *Ceratomyxa* sp.と形状ならびに大きさが一致する種は見当たらない。

ヌタウナギ類に寄生する線虫のうち, 本研究に用いたヌタウナギには*Anisakis*属線虫や*H. amoyense*は認められなかった。*Tetanonema strongylurus*は南アフリカの喜望峰の西方で採集された1,000尾以上の*E. cirrhatus*のうち³⁾, 1尾から得ら

れた25個体の標本に基づいて新種記載された¹⁸⁾。本線虫はAyersによって宿主の皮下血洞 (large subdermal blood sinus) から摘出され, これが最終的にSteinerへ送られて研究・発表されたが¹⁸⁾, 種名についてはSteiner (1937)¹⁸⁾よりも先にAyers (1933)¹⁹⁾に記されている。Ayers (1933)¹⁹⁾の報告には, *T. strongylurus*の幼生に関する記述があるが, 内容が不明瞭である。この内容をSteiner (1937)¹⁸⁾は脚注 (p682) に以下の様に要約している: *Tetanonema strongylurus*の幼生は宿主の卵に卵門が形成される前に卵内に入り, 宿主の胚の孵化前後には鰓組織でとぐろを巻いている。本研究においてヌタウナギの鰓に観察された線虫と*T.*

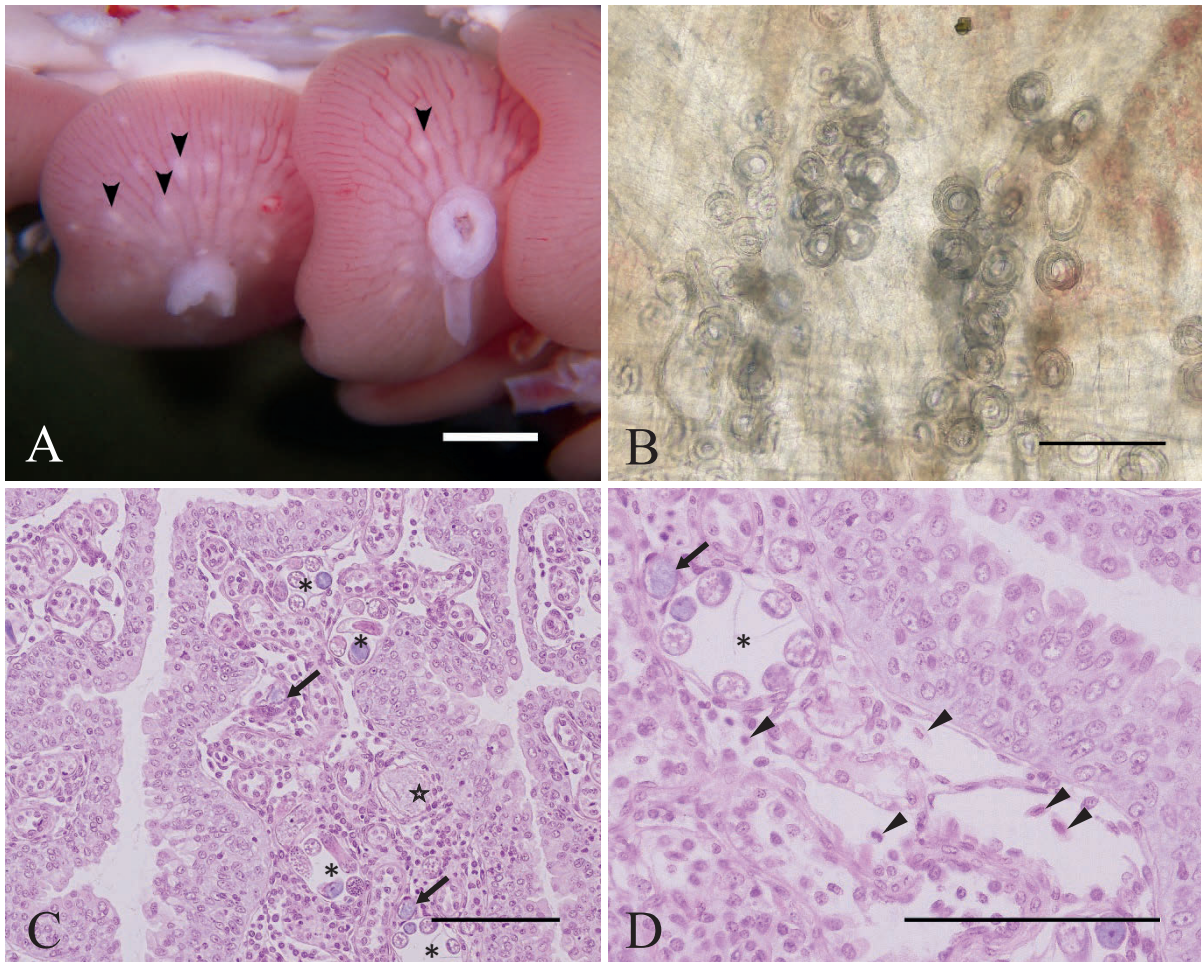


Fig. 2. Nematodes in the gill pouch of inshore hagfish. A, cluster of nematodes (arrowheads; The cluster mainly consists of intraovular nematodes); B, squashed preparation (Note many coiled intraovular nematodes); C & D, paraffin embedded section (The nematodes before and after hatching are observed in the hemal space of gill, asterisks, intraovular nematodes; star, undeveloped egg, arrows, hatched nematodes; arrowheads, blood cells. fixative, Davidson's solution; 4 μ m thickness; H & E stain). Bars: A, 1 mm; B, 200 μ m; C & D, 100 μ m.

³⁾ Steiner (1937)¹⁸⁾では, 宿主は*Bdellostoma heptatrema*となっているが, 本種は*Eptatretus cirrhatus*のシノニムとされている²⁸⁾。南アフリカ水系には4種類のヌタウナギ類が分布するが (*E. hexatrema*, *E. octatrema*, *E. profundus*, *Myxine capensis*)^{29,30)}, *E. cirrhatus*の存在は報告されていない。また, *E. cirrhatus*の分布域は南オーストラリア, 西オーストラリアおよびニュージーランドであることから (FishBase), *T. strongylurus*の宿主が*E. cirrhatus*であることは疑わしい。

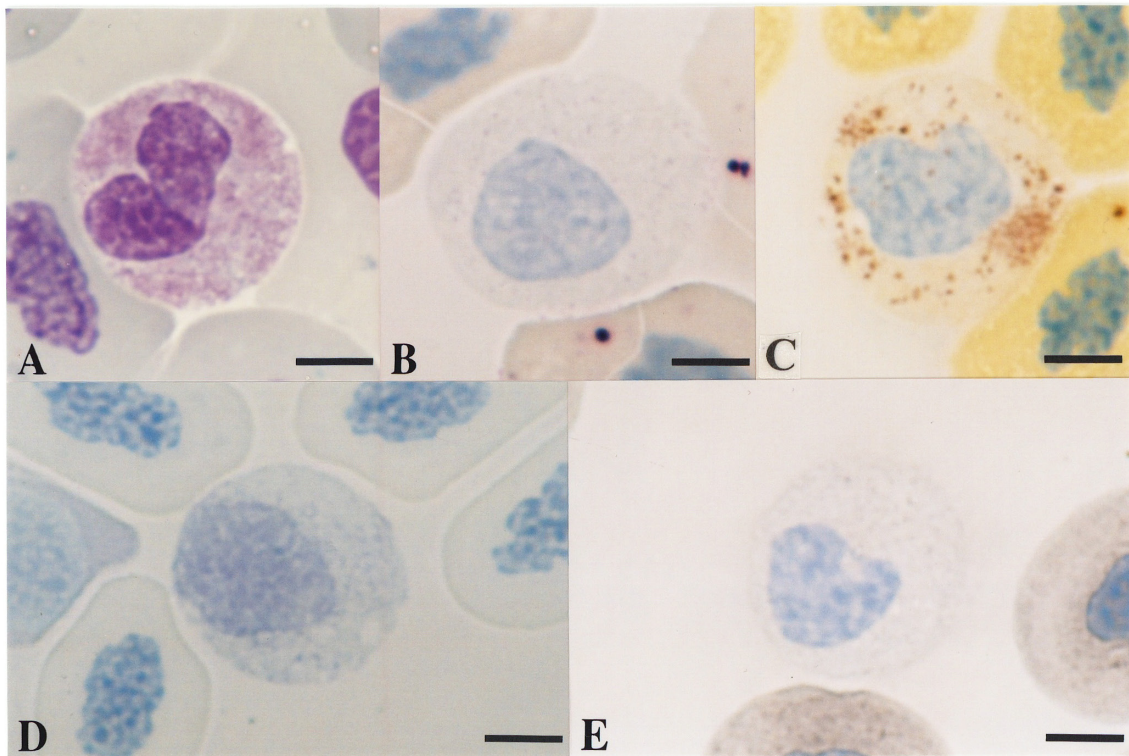


Fig. 3. Neutrophils from inshore hagfish infested with *Ceratomyxa* sp. A, May-Grünwald-Giemsa [PN=51 (See Kondo et al. 2019⁹). Note two types of granules, type 1 (G-1) and type 2 (G-2). The G-1 consist of chromophobic inner layer (L0) and basophilic outer layer (L1). The G-2 consist of basophilic L0 and chromophobic L1. The L1 of G-1 and L0 of G-2 show purple in this staining condition. Generally, L0 of G-1 is larger than L0 of G-2; B, acid phosphatase; C, α -naphthyl butyrate esterase D, toluidine blue in distilled water; E, Sudan black B. Positive site: B, D & E, L0 of G-2; C, L0 of G-1. Counter stain in B, C & E, hematoxylin (Mayer). Bars=5 μ m.

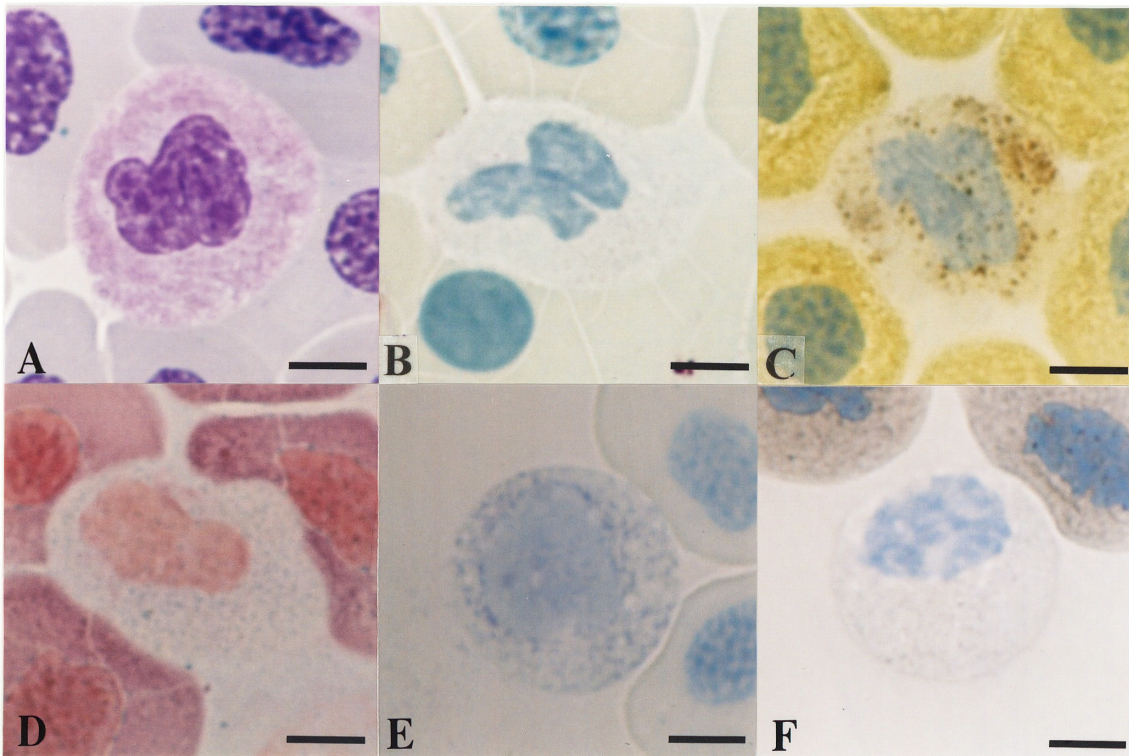


Fig. 4. Neutrophils from inshore hagfish infested with *Myxinidocotyle japonica*. A, May-Grünwald-Giemsa; B, acid phosphatase; C, α -naphthyl butyrate esterase; D, naphthol AS-D chloroacetate esterase; E, toluidine blue in distilled water; F, Sudan black B. Positive site: B & D-E, L0 of G-2; C, L0 of G-1. Counter stain: B, C & F, hematoxylin (Mayer); D, safranin O. Bars=5 μ m.

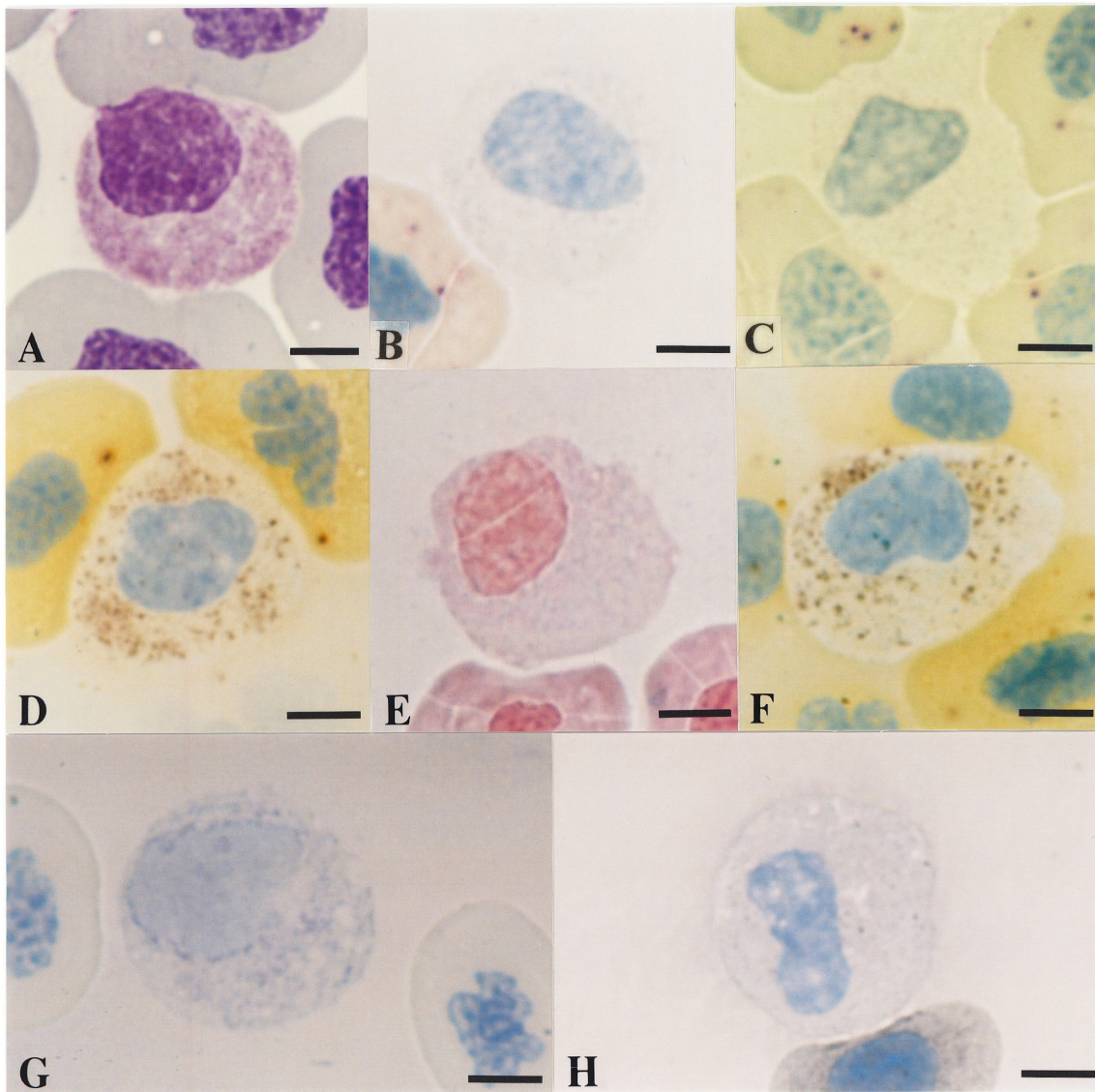


Fig. 5. Neutrophils from inshore hagfish infested with nematodes. A, May-Grünwald-Giemsa; B, acid phosphatase; C, β -glucuronidase; D, α -naphtyl butyrate esterase (α -NBE); E, naphthol AS-D chloroacetate esterase (CAE); F, α -NBE-CAE double stain; G, toluidine blue in distilled water; H, Sudan black B. Positive site: B, C, E, G & H, L0 of G-2; D, L0 of G-1. Counter stain: B-D, F & H, hematoxylin (Mayer); E, safranin O. Bars=5 μ m.

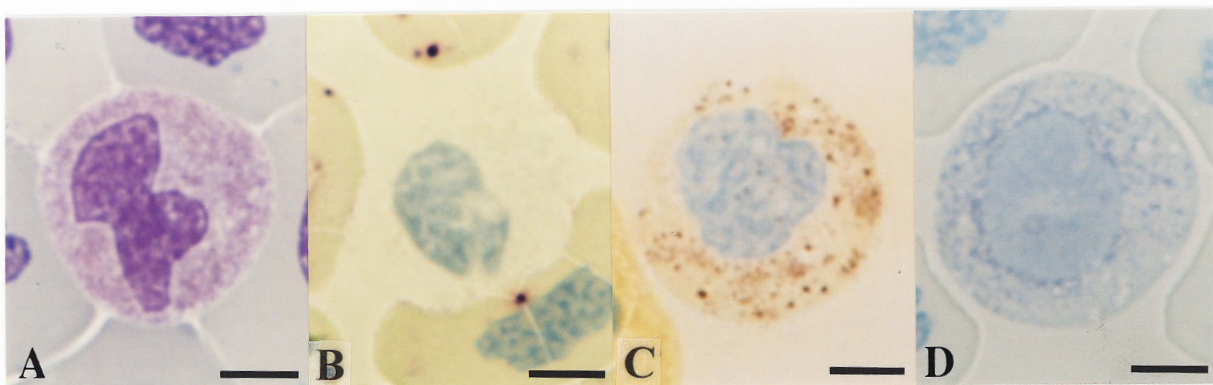


Fig. 6. Neutrophils from inshore hagfish infested with *Acantochondria eptatreti*. A, May-Grünwald-Giemsa; B, acid phosphatase; C, α -naphtyl butyrate esterase; D, toluidine blue in distilled water. Positive site: B & D, L0 of G-2; C, L0 of G-1. Counter stain in B & C, hematoxylin (Mayer). Bars=5 μ m.

Table 2. Parasites in hagfish

Classification	Species	Host* ¹	Site	Reference
Trypanosoma	<i>Trypanosoma heptatrete</i>	<i>E. cirrhatus</i>	Blood	14-16
Myxozoa	<i>Ceratomyxa californica</i>	<i>E. stoutii</i>	Gall-bladder	11
	<i>Ceratomyxa galeata</i>	<i>E. stoutii</i>		11
	<i>Ceratomyxa</i> sp.	<i>E. burgeri</i>		Present report
Monogenea	<i>Myxinidocotyle japonica</i>	<i>E. burgeri</i>	Skin	8
	<i>Myxinidocotyle californica</i>	<i>E. stoutii</i>		8
	<i>Myxinidocotyle eptatrete</i>	<i>E. hexatrema</i>		17
	<i>Lophocotyle novaezeelandica</i>	<i>E. cirrhatus</i>		8
Nematode	<i>Tetanonema strongylurus</i>	<i>E. cirrhatus</i> ? * ²	Large subdermal blood sinus	18, 19
	<i>Anisakis brevispiculata</i>	<i>E. burgeri</i>	Surface of muscle and wall of the digestive tract	20
	<i>Anisakis pegreffii</i>	<i>E. burgeri</i> , <i>E. yangi</i> , <i>E. sheni</i> , <i>E. taiwanae</i>		
	<i>Anisakis physeteris</i>	<i>E. burgeri</i>		
	<i>Anisakis simplex</i> sensu	<i>E. sheni</i>		
	<i>Anisakis typica</i>	<i>E. burgeri</i>		
	<i>Anisakis</i> sp.	<i>E. burgeri</i> , <i>E. yangi</i> , <i>E. sheni</i>		
	Recombinant genotype * ³	<i>E. burgeri</i>		
<i>Hysterothylacium amoyense</i>	<i>E. burgeri</i>			
	New species ?	<i>E. burgeri</i>	Hemal space of gill* ⁴	Present report
Hirudinea	<i>Bdellamaris eptatrete</i>	<i>E. cirrhatus</i> , <i>Myxine</i> sp.	Unknown	21, 22
Copepoda	<i>Archidactylina myxinicola</i>	<i>E. okinoseanus</i> , <i>M. garmani</i>	Gill pouch	23
	<i>Acanthochondria eptatrete</i>	<i>E. burgeri</i> , <i>E. sheni</i> , <i>E. yangi</i>	Pharynx	9, 10

*¹*E.*, *Eptatrete*; *M.*, *Myxine*.

*²A host infected with *T. strongylurus* was collected east of the Cape of Good Hope, however, *E. cirrhatus* does not distribute in the area^{29,30}.

*³Recombinant genotype of *A. pegreffii* and *A. simplex* sensu.

*⁴This nematode was already observed in the gill and skin in 2012 [personal communication from Dr K. Ogawa (Meguro Parasitological Museum)].

*strongylurus*の関係は不明であるが、実験に用いたヌタウナギのいずれにおいても皮下血洞に線虫は認められなかった。目黒寄生虫館館長の小川和夫博士からの私信によれば、ヌタウナギの鰓にはすでに2012年に線虫が存在することが確認されているものの親虫は未発見であり、線虫は鰓のみならず皮膚にも観察される。本研究では皮膚における線虫の寄生は未確認であるが、小川博士から提供された鰓の組織切片像から、2012年の線虫と本研究の線虫は同種であると考えられる。

謝 辞

ヌタウナギの鰓の線虫に関する情報とSteiner論文¹⁸⁾を提供していただいた公益財団法人目黒寄生虫館館長 小川和夫博士に感謝いたします。

文 献

1) Kondo M, Yasumoto S, Takahashi Y: Two types of granules in neutrophils from red sea-bream *Pagrus*

major. *J Nat Fish Univ*, **64**, 269-271 (2016)

- 2) Kondo M, Yasumoto S, Takahashi Y: Cytochemical characteristics of neutrophil granules from red seabream *Pagrus major*. *J Nat Fish Univ*, **65**, 141-145 (2017)
- 3) 近藤昌和, 安本信哉: 吸虫のメタセルカリアに寄生されたマダイの好中球顆粒. 水大校研報, **67**, 161-166 (2019) [Kondo M, Yasumoto S: Neutrophil granules of red seabream *Pagrus major* infected with metacercaria of Trematode. *J Nat Fish Univ*, **67**, 161-166 (2019) (in Japanese with English abstract)]
- 4) 近藤昌和, 安本信哉: コブツキナガクビムシに寄生されたマダイの好中球顆粒. 水大校研報, **67**, 167-169 (2019) [Kondo M, Yasumoto S: Neutrophil granules of red seabream *Pagrus major* infected with *Clavellotis dilatata*. *J Nat Fish Univ*, **67**, 167-169 (2019) (in Japanese with English abstract)]
- 5) 近藤昌和, 安本信哉: タイノエに寄生されたマダイの第3の好中球: 症例報告. 水大校研報, **67**, 223-229 (2019) [Kondo M, Yasumoto S: Third neutrophil type in red seabream *Pagrus major* infected with *Ceratothoa*

- verrucosa*: A case report. *J Nat Fish Univ*, **67**, 223-229 (2019) (in Japanese with English abstract)]
- 6) 近藤昌和, 安本信哉: ラメロジスカス症に罹患したマダライの好中球顆粒. 水大校研報, **67**, 269-272 (2019) [Kondo M, Yasumoto S: Neutrophil granules of red seabream *Pagrus major* infected with lameliodiscosis. *J Nat Fish Univ*, **67**, 269-272 (2019) (in Japanese with English abstract)]
- 7) 近藤昌和, 安本信哉: スタウナギ好中球の2種類の顆粒. 水大校研報, **68**, 93-95 (2020) [Kondo M, Yasumoto S: Two types of granules in neutrophils from inshore hagfish *Eptatretus burgeri*. *J Nat Fish Univ*, **68**, 93-95 (2020) (in Japanese with English abstract)]
- 8) Malmberg G, Fernholm B: *Myxinidocotyle* gen.n. and *Lophocotyle* Braun (Platyhelminthes, Monogenea, Acanthocotylidae) with descriptions of three new species from hagfishes (Chordata, Myxinidae). *Zoolog Scripta*, **18**, 187-204 (1989)
- 9) Cheng Y-R, Luo H-Y, Dai C-F, Shih H-H: A new species of chondracanthid copepod parasitic in the pharynx of hagfishes (Myxiniiformes: Myxinidae) from off Taiwan. *Syst Parasitol*, **88**, 281-287 (2014)
- 10) 近藤昌和, 安本信哉, 高橋幸則: 寄生性カイアシ類 *Acanthochondria eptatreti* (ポエキロstroma目ツブムシ科) の血球の形態学的特徴および響灘産スタウナギ *Eptatretus burgeri* における寄生状況. 水大校研報, **63**, 232-236 (2015) [Kondo M, Yasumoto S, Takahashi Y: Morphological characterization of hemocytes of parasitic copepod *Acanthochondria eptatreti* (Poecilostomatoida: Chondracanthidae) and infection of *Acanthochondria eptatreti* on hagfish *Eptatretus burgeri* from Hibiki-Nada. *J Nat Fish Univ*, **63**, 232-236 (2015) (in Japanese with English abstract)]
- 11) Jameson AP: Myxosporidia from Californian fishes. *J Parasitol*, **16**, 59-68 with one plate (plate VI) (1929)
- 12) Lom J, Arthur JR: A guideline for the preparation of species descriptions in Myxosporidia. *J Fish Dis*, **12**, 151-156 (1989)
- 13) Sobiecka E, Moskal J, Więcaszek B: Checklist of the pathogens of lamprey species of Poland. *Oceanol Hydrobiol St*, **38**, 129-137 (2009)
- 14) Laird M: *Trypanosoma heptatretæ* sp. n., a blood parasite of the hagfish. *Nature*, **161(4090)**, 440-441 (1948)
- 15) Anonym: Erratum (in Announcements of News and Views). *Nature*, **163(4138)**, 279 (1949)
- 16) Laird M: Studies on the trypanosomes of New Zealand fish. *Proc Zool Soc London*, **121**, 285-309 with five plates (Plate I-V) (1951)
- 17) Vaughan DB, Christison KW: A new species of *Myxinidocotyle* (Monogenea: Acanthocotylidae: Myxinidocotylinae) from captive sixgill hagfish, *Eptatretus hexatrema* (Chordata: Myxinidae), with amendment of the subfamily diagnosis. *Zootaxa*, **2650**, 47-56 (2010)
- 18) Steiner G: Intersexuality in two new parasitic nematodes, *Pseudomermis vanderlindei* n. sp. (Mermithidae) and *Tetanonema strongylurus* n. g., n. sp. (Filariidae). In: Papers on Helminthology published in Commemoration of the 30 Year Jubileum of the Scientific, Educational and Social Activities of the Honoured Worker of Science K. J. Skrjabin, M. Ac. Sci. and of Fifteenth Anniversary of the All-union institute of Helminthology (eds. Schulz RES, Gnyedina MP), The All-union Lenin Academy of Agricultural Sciences, Moscow, 681-688 (1937)
- 19) Ayers H: A nematode parasite in myxinioids. *Science*, **78**, 459 (1933)
- 20) Luo H-Y, Chen H-Y, Chen H-G, Shih H-H: Scavenging hagfish as a transport host of Anisakid nematodes. *Vet Parasitol*, **218**, 15-21 (2016)
- 21) Richardson LR: Studies on New Zealand Hirudines. Part III. *Bdellamaris eptatreti* n.g., n.sp. and notes on other Piscicolidae. *Trans Roy Soc New Zealand*, **81**, 283-294 (1953)
- 22) Richardson LR, Meyer MC: Deep-sea fish leeches (Rhynchobdellae: Piscicolidae). *Galathea Rep*, **12**, 113-126 (1973)
- 23) Izawa K: *Archidactylina myxinicola*, new genus, new species (Siphonostomatoida), in a new family of copepoda parasitic on hagfishes (Agnatha: Myxiniiformes) from Japan. *J Crustac Biol*, **16**, 406-417 (1996)
- 24) Moser M, Love MS, Jensen LA: Myxosporidia (Protozoa) in California rockfish, *Sebastes* spp. *J*

- Parasitol*, **62**, 690-692 with one plate (plate VI) (1976)
- 25) Eiras JC: Synopsis of the species of *Creatomyxa* Thélohan, 1892 (Myxozoa: Myxosporia: Ceratomyxidae). *Syst Parasitol*, **65**, 49-71 (2006)
- 26) Gunter N, Adlard R: The demise of *Leptotheca* Thélohan, 1895 (Myxozoa: Myxosporia: Ceratomyxidae) and assignment of its species to *Creatomyxa* Thélohan, 1892 (Myxosporia: Ceratomyxidae), *Ellipsomyxa* Koie, 2003 (Myxosporia: Ceratomyxidae), *Myxobolus* Bütschli, 1882 and *Sphaerospora* Thélohan, 1892 (Myxosporia: Sphaerosporidae). *Syst Parasitol*, **75**, 81-104 (2010)
- 27) Eiras JC, Cruz C, Saraiva A: Synopsis of the species of *Creatomyxa* Thélohan, 1892 (Cnidaria, Myxosporia: Ceratomyxidae) described between 2007 and 2017. *Syst Parasitol*, **95**, 427-446 (2018)
- 28) Mincarone MM, Fernholm, B: Reviews of the Australian hagfishes with description of two new species of *Eptatretus* (Myxinidae). *J Fish Biol*, **77**, 779-801 (2010)
- 29) Fernholm B: Order Myxiniformes. Family No. 1. Myxinidae. In: Smith MM, Heemstra PC (eds): *Smith's Sea Fishes* (6th edition). Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York London Paris Tokyo, 35-36 (1986)
- 30) Mincarone MM: Redescription of the hagfishes (Myxinidae: *Eptatretus*) from South Africa. *Mar Biol Res*, **13**, 797-810 (2017)
- 31) Shi M, Lin X-D, Chen X, Tian J-H, Chen L-J, Li K, Wang W, Eden J-S, Shen J-J, Liu L, Holmes EC, Zhang Y-Z: The evolutionary history of vertebrate RNA viruses. *Nature*, **556** (7700), 197-202 (2018)