トンボ目昆虫からの微胞子虫の国内初分離記録

中村 春花・栗本 尚樹・井村 祐二・畠山 吉則*

日本大学生物資源科学部生命農学科応用昆虫科学研究室

The First Isolation of Microsporidia from Dragonflies in Japan. Haruka NAKAMURA, Naoki KURIMOTO, Yuji IMURA and Yoshinori HATAKEYAMA* Laboratory of Applied Entomology, Department of Agricultural Bioscience, College of Bioresource Science, Nihon University; 1866 Kameino, Fujisawa, Kanagawa 252-0880, Japan. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 65: 29–34 (2021)

Abstract: Entomopathogenic microsporidia are pathogens of various arthropods and therefore cause disease in important host species ranging from agricultural pests to beneficial insects. Here, we investigated three genera of entomopathogenic microsporidia from dragonflies; these were isolated in Kanagawa, Japan, in 2014. In total, the infection rate was 0.85% (16 of the 1,886 surveyed dragonfly adults). Four strains of microsporidia selected from infected *Orthetrum albistylum speciosum* (Uhler) (Odonata: Libellulidae) adults were measured for spore size and analyzed at the molecular level. According to spore size, the four strains were roughly divided into two groups. Analysis of small-subunit ribosomal RNA sequences indicated that the microsporidia strains belonged to the *Trachipleistophora*, *Vavraia*, and *Paranosema* clusters. Microsporidia species that are closely related to the strains isolated in this study have previously been reported to infect insects other than dragonflies. Therefore, we suggest the possibility that the microsporidian strains we isolated in *O. albistylum speciosum* may also infect other insect species.

Key words: Microsporidia; dragonfly; infection rate

緒 言

微胞子虫とは、昆虫や魚類、哺乳類などに感染性を示す単細胞真核生物である (Tanada and Kaya, 1993)。以前は原生生物に分類されていたが、現在は菌界の一分類群と考えられている (Keeling, 2009)。昆虫感染性の微胞子虫の中には、農業害虫や衛生害虫に感染する種も存在する (Tanada, 1953; Rivero et al., 2007)。害虫に感染性を示す微胞子虫は微生物防除資材としての活用を期待されている。微胞子虫を防除資材として活用するためには、有用な性質をもつ微胞子虫株を探索、選抜する必要がある。近年、我々はチョウ目昆虫を対象とした微胞子虫株の探索や防除資材としての利用、検討を行ってきた (Hatakeyama et al., 2011; Shigano et al., 2015; Imura et al., 2019)。Shigano et al. (2015) による小笠原諸島におけるハスモンヨトウ *Spodoptera litura* (Fabricius) (チョウ目: ヤガ科) の微胞子虫感染動向調査では多様な微胞子虫相を確認しており、国内において異なる地域や昆虫を対象とした調査を行うことでより詳しい微胞子虫相のデータが得られると考えた。

本論文では、探索対象として、微胞子虫の分離報告が少なく、私たちの生活に身近なトンボ目昆虫に着目した。トンボ目昆虫からの微胞子虫分離例としては、スウェーデンにおいて捕獲されたヤゴからの事例がある (Larsson, 1986, 1988, 1990)。トンボ目昆虫は肉食性を示し、一生のうちに小型昆虫類を含む多種多様な生物を捕食する。微胞子虫の昆虫への感染経路には、微胞子虫胞子の付着した餌を食べることによる経口感染があるため、仮に肉食性昆虫に捕食された生物が微胞子虫感染個体であった場合、捕食者であるトンボ目昆虫にも二次感染を引き起こす可能性がある。そのため、肉食性昆虫であるトンボ目昆虫から微胞子虫の分離を試みれば、捕食者に感染した微胞子虫だけでなく、被食者由来の微胞子虫も検出される可能性があり、幅広い新規微胞子虫株の探索源となりうる。また、チョウ目昆虫とは異なり捕食性を示すため微胞子虫以外の類似微生物が検出される可能性もある。そこで、本研究ではトンボ目昆虫を対象に微胞子虫株を探索し、得られた分離株に対して形態学的、分子系統学的位置の推定を試みたので、結果を報告する。

* E-mail: hatakeyama.yoshinori@nihon-u.ac.jp

2020 年 6 月 10 日受領 (Received 10 June 2020)

2020 年 10 月 14 日登載決定 (Accepted 14 October 2020)

DOI: 10.1303/jjaez.2021.29

材料および方法

1. 供試昆虫

2014年6月4日から同年11月23日の期間に捕獲したトンボ目昆虫の成虫1,886頭を試料昆虫として用いた。捕獲は、静岡県富士宮市（日本大学生物資源科学部富士自然教育センター）、神奈川県愛甲郡清川村宮ヶ瀬、同県相模原市（県立相模原公園）、同県藤沢市2地点（日本大学生物資源科学部生物環境科学研究センター、石川丸山谷戸）、東京都町田市（個人住宅）の6か所で行った。

2. 磨砕および検鏡

検鏡時の残渣による観察不良を防ぐために翅を基部から切断したトンボ目昆虫を試料として1個体ずつ乳鉢に入れ、0.85% (w/v) 生理食塩水（富士フィルム和光純薬株式会社）を1~5ml加えて乳棒を使用して全身を磨砕した。生理食塩水の量は、試料昆虫の体長によって調整し、体長約30~40mmで1ml、約50~60mmで2~3ml、約70~100mmで5mlとした。磨砕後、1個体につき磨砕液

を50 μ l用いてプレパラートを作成し、生物顕微鏡（BX51、オリンパス株式会社）で微胞子虫孢子を探索した。その際、蚤微粒子病の検査での母蛾検査で一般的に用いられている指針である、大きさが2~6 μ m、形が卵円型や楕円形、白い光沢があり微動していることを微胞子虫様微粒子の判断基準とした。微胞子虫様微粒子を確認した場合、磨砕液中の夾雑物を濾過と遠心分離によって取り除き、生理食塩水で微粒子を懸濁した。微胞子虫の純粋培養は不可能であるため、1個体から得られた孢子液を1株として、4 $^{\circ}$ C下で保存した。

3. 胞子サイズ測定

分離株のうち、シオカラトンボから得られた4株を選択して株ごとに100微粒子の長径と短径を測定した。なお、微胞子虫は宿主細胞内でのみ増殖できる絶対寄生性真核生物である。そのため、他の糸状菌や細菌のようにクローンは不可能である。よって、得られた微胞子虫を過去の報文同様総合的に判断して単一系統の微胞子虫であると判断し、以下の本論文においては、分離源ごとに分離株とし

Table 1. Detection of particles in dragonflies collected in Japan

Species	Number of samples examined (Number positive for particles)						Detection rate (%)
	A ^a	B	C	D	E	F	Total
<i>Orthetrum albistylum speciosum</i>	1			803 (10)	212 (4)		1,016
<i>Sympetrum frequens</i>				136	86		222
<i>Crocothemis servilia mariannae</i>				190 (1)	1		191
<i>Orthetrum triangulare melania</i>				145	31		176
<i>Pantala flavescens</i>	1			77	19		97
<i>Anotogaster sieboldii</i>				20	37 (1)		57
<i>Anax parthenope julius</i>				23	2		25
<i>Sympetrum darwinianum</i>				10	9		19
<i>Pseudothemis zonata</i>	5			13			18
<i>Calopteryx atrata</i>			8		4	1	13
<i>Ischnura senegalensis</i>	12						12
<i>Lestes temporalis</i>				6			6
<i>Sympetrum risi risi</i>				4	1		5
<i>Copera annulata</i>	5						5
<i>Sympetrum eroticum eroticum</i>	5						5
<i>Ischnura asiatica</i>				5			5
<i>Deielia phaon</i>				4			4
<i>Sympetrum infuscatum</i>				2	1		3
<i>Mnais pruinosa</i>		1		1			2
<i>Sympetrum pedemontanum elatum</i>	1						1
<i>Lyrithemis pachygastera</i>				1			1
<i>Mnais costalis</i>			1				1
<i>Sarasaeschna pryori</i>				1			1
<i>Sympetrum baccha matutinum</i>				1			1
Total							1,886
							0.85

^aExamination areas are as follows, A: Fujinomiya, Shizuoka; B: Aiko-gun, Kanagawa; C: Sagami-hara, Kanagawa; D: Center for Natural Environment Sciences, College of Bioresource Science, Nihon University (Fujisawa, Kanagawa); E: Ishikawamaruyamayato (Fujisawa, Kanagawa); F: Machida, Tokyo.

て扱う。測定方法は、Imura et al. (2019) に従い、平均値と標準偏差を算出して既知微胞子虫株の各文献に記載されている胞子サイズの数値と比較した。比較対象には、*Nosema bombycis* NIS-001, *Vairimorpha* sp. NIS-M11, *Vairimorpha* sp. NIS-M12 (Kawarabata, 2003), *Trachipleistophora hominis* (Field et al., 1996), *Trachipleistophora extenrec* (Vávra et al., 2011), *Trachipleistophora* sp. OSL-2012-10 (Shigano et al., 2015), *Vavraia culicis* (Lobo et al., 2006), *V. culicis* subsp. *floridensis* (Vávra and Becnel, 2007), *Vavraia* sp. YGSL-2015-12, *Vavraia* sp. YGSL-2015-13 (Imura et al., 2019), *Paranosema grylli*, *Paranosema locustae* (Sokolova and Lange, 2002), *Paranosema whitei* (Milner, 1972) を用いた。

4. SSU rRNA 遺伝子配列解析

胞子サイズ測定を行った4株を用いて、SSU rRNA 遺伝子配列解析を実施した。DNA 抽出およびPCRによる遺伝子配列の増幅はShigano et al. (2015)、遺伝子配列のクローニングおよび系統解析はImura et al. (2019) にそれぞれ従った。PCR産物をダイレクトシーケンスするのではなく、クローニングして10クローンを解析する方法で行った。解析後、既知微胞子虫株のSSU rRNA 遺伝子配列と比較した。解析配列はDNA Data Bank of Japan (DDBJ) に登録した。

結果および考察

トンボ目昆虫1,886頭を磨碎して微胞子虫を検索した結果、試料昆虫16頭から微粒子が分離され、検出率は0.85%であった(Table 1)。微胞子虫の分離宿主となったトンボ成虫は、全て神奈川県藤沢市にある日本大学生物資源科学部生物環境科学研究センター、石川丸山谷戸にて捕獲され

た個体であった。分離宿主を種別に確認すると、シオカラトンボ *Orthetrum albistylum speciosum* (Uhler) (トンボ目：トンボ科) から14株、ショウジョウトンボ *Crocothemis servilia mariannae* (Drury) (トンボ目：トンボ科) から1株、オニヤンマ *Anotogaster sieboldii* (Sélys) (トンボ目：オニヤンマ科) から1株であった(Table 1)。宿主別の感染率は、オニヤンマの1.75% (1/57) が最も高く、次いでシオカラトンボが1.38% (14/1,016)、ショウジョウトンボが0.52% (1/191) であった(Table 1)。分離株には、宿主の捕獲地、属名、種小名の頭文字と分離した順番で株名を付けた。トンボ目昆虫からの微胞子虫分離例としては、Larsson (1986, 1988, 1990) によるキバネルリボシヤンマ *Aeshna grandis* (L.) (トンボ目：ヤンマ科) からの微胞子虫 *Systemostrema alba* と *Resiomera odonatae*, ヨツボシトンボ *Libellula quadrimaculata* (L.) (トンボ目：トンボ科) からの微胞子虫 *Systemostrema candida*, *Coenagrion hastulatum* (Chapentier) (トンボ目：イトトンボ科) からの微胞子虫 *Nudispora biformis* の分離報告が挙げられる。これらは、いずれもスウェーデンで捕獲されたヤゴからの分離である。日本国内においては、チョウ目やハチ目昆虫からの微胞子虫分離例はあるが (Yoshiyama and Kimura, 2011; Shigano et al., 2015), トンボ目昆虫からの分離例はないため、本研究は国内初のトンボ目昆虫からの微胞子虫報告例である。

4株の胞子サイズ測定結果と既知微胞子虫株との比較をFig. 1に示した。FOA-2014-2の胞子サイズの長径と短径は $(4.08 \pm 0.16) \times (2.35 \pm 0.18) \mu\text{m}$, FOA-2014-10は $(4.42 \pm 0.28) \times (2.35 \pm 0.14) \mu\text{m}$, FOA-2014-12は $(4.86 \pm 0.28) \times (2.57 \pm 0.14) \mu\text{m}$, FOA-2014-13は $(4.02 \pm 0.14) \times (1.83 \pm 0.11) \mu\text{m}$ であった (Fig. 1)。また、測定した胞子サイズの

Fig. 1. Spore size mapping of microsporidian strains isolated from *Orthetrum albistylum speciosum* in Kanagawa. The values given in parentheses were mean $\pm$ standard deviation (μm) ($n=100$) of width and length of spore size. The spore size of the type strain referred to *Nosema bombycis* NIS-001 and *Vairimorpha* sp. NIS-M11 by Kawarabata (2003), *Paranosema grylli* and *Paranosema locustae* by Sokolova and Lange (2002), *Trachipleistophora extenrec* by Vávra et al. (2011), *Trachipleistophora hominis* by Field et al. (1996), *Trachipleistophora* sp. OSL-2012-10 by Shigano et al. (2015), *Vavraia culicis* by Lobo et al. (2006), *Vavraia culicis* subsp. *floridensis* by Vávra and Becnel (2007), *Vavraia* sp. YGSL-2015-12 and *Vavraia* sp. YGSL-2015-13 by Imura et al. (2019).

Fig. 2. Phylogenetic relationships of microsporidia including newly obtained DNA sequences (shown in thick letters) from microsporidium spores detected from dragonflies in Japan. The tree was inferred from small-subunit ribosomal RNA gene sequences based on neighbor-joining method. Nodal supports for the inference calculated based on 1,000 bootstrap replicates are shown above or below the branches. Accession numbers were shown in parentheses.

分布を確認した結果、分離株はそれぞれ単峰性であった。既知微胞子虫株の胞子サイズと比較したところ、FOA-2014-2, FOA-2014-10 は *Trachipleistophora* 属, FOA-2014-12 は *Vavraia* 属, FOA-2014-13 は *Vairimorpha* 属の既知微胞子虫株に近い値を示した。

SSU rRNA 遺伝子配列解析の結果、FOA-2014-2 と FOA-2014-10 は *T. hominis* の配列と 99.8%, FOA-2014-12 は *Vavraia* sp. YGSL-2015-13 の配列と 99.9% の高い相同性を示した。FOA-2014-13 は *P. grylli* の配列と 98.1% の配列相同性を示した。系統樹においても相同性を示した種と同じクラスターに分類された (Fig. 2)。

胞子サイズ測定と SSU rRNA 遺伝子配列解析の結果より、FOA-2014-2 と FOA-2014-10 は *Trachipleistophora* 属, FOA-2014-12 は *Vavraia* 属系統であると推定した。中でも FOA-2014-2 は、胞子サイズの比較において *T. hominis* と近似しており、SSU rRNA 遺伝子配列解析においても同様の結果であったため、*Trachipleistophora* 属であると推定し

た。FOA-2014-12 は、胞子サイズの比較において *Vavraia* sp. YGSL-2015-12 と近似し、SSU rRNA 遺伝子配列解析において *Vavraia* sp. YGSL-2015-13 と相同性が高かったため、*Vavraia* 属微胞子虫であると示唆された。FOA-2014-10 の胞子サイズを既知微胞子虫株と比較した結果、グループの中に近似株は確認されなかった。FOA-2014-10 は、胞子サイズ測定において近似株が確認されなかったため、*Trachipleistophora* 属, *Vavraia* 属系統の新種である可能性も示唆された。FOA-2014-13 は、胞子サイズ測定では *Vairimorpha* sp. NIS-M11 の値に近似したが、SSU rRNA 遺伝子配列解析では *Paranosema* 属のクラスターに所属した。FOA-2014-13 と *Paranosema* 属の既知微胞子虫株に胞子サイズの近似性はなく、*P. grylli* との相同性も 98.1% であったため、FOA-2014-13 は *Paranosema* 属系統の新種である可能性が示唆された。

これらの結果より、詳細に解析した株において、1 頭につき 1 系統の微胞子虫が確認された。トンボは捕食昆虫で

あるため、複数の個体を捕食することにより複数系統の微胞子虫に感染する可能性もある。しかしながら、著者らのグループの研究では捕食される側の昆虫の微胞子虫の感染率は一般的に非常に低度であり、1頭のトンボが微胞子虫に感染した昆虫を2頭以上捕食する確率はそれほど高くないといえる。トンボは水生昆虫であり、幼虫期に微胞子虫感染個体を捕食していた場合には成虫期とは異なる環境の生物を食べており、幼虫期・成虫期にそれぞれ微胞子虫に感染した個体を捕食するとすれば性質の異なる微胞子虫に感染することが予想され、その場合には遺伝子解析で性格の異なる微胞子虫が検出されるであろう。本論文内で実施した遺伝子は配列解析の結果はいずれも単系統と考えられる結果になっており、胞子サイズおよび配列情報から検出された微胞子虫は単一系統であると解釈できる。また検鏡の結果、微胞子虫に類似している微生物は検出されなかった。この結果は捕食性を示すトンボ目昆虫においても、チョウ目昆虫と同様の手法にて微胞子虫の検査が可能であることを示唆するものである。

また、分離株の中には *Trachipleistophora* 属微胞子虫が含まれていたことが明らかとなった。*Trachipleistophora* 属微胞子虫の日本初報告は、2012年に東京都小笠原諸島で捕獲されたハスモンヨトウからの分離記録である (Shigano et al., 2015)。この *Trachipleistophora* 属微胞子虫株は、既知株とは異なる特異な孵化特性をもっており、微生物防除資材への活用を期待されている (Nakamura et al., 2019)。よって、本研究で分離された株においても孵化特性などを調べることで微生物防除資材への活路を見出せる可能性がある。

分離株とそれぞれ近縁な種として示された *T. hominis* はネッタイエカ *Culex quinquefasciatus* (Say) (ハエ目：カ科) より分離された (Weidner et al., 1999)。*V. culicis* subsp. *floridensis* はカ類やアメリカタバコガ *Helicoverpa zea* (Boddie) (チョウ目：ヤガ科) などのチョウ目昆虫から分離された (Vávra and Becnel, 2007)。*P. grylli* はフタホシコオロギ *Gryllus bimaculatus* (De Geer) (バッタ目：コオロギ科) に感染した記録がある (Lange, 2005)。本研究において分離された微胞子虫はトンボ目以外の昆虫に感染性を示す可能性が示唆された。加えて、分離株に近縁な既知微胞子虫株の分離源であるチョウ目やカ類はトンボ目昆虫の捕食対象である。実際に、本研究において系統解析を行った株の中には Imura et al. (2019) にて報告されたハスモンヨトウ由来の株と高い相同性を示したものもある。よって、分離株は、微胞子虫に感染した被食者をトンボ目昆虫が捕食したことにより検出された可能性もある。しかし、現時点では今回分離された微胞子虫株が、トンボ目昆虫に感染したことにより検出されたのか、あるいは感染した被食者を捕食したことにより検出されたのかについては明確に判

断できない。したがって、今後は分離微胞子虫株を用いたトンボ目昆虫やチョウ目昆虫などへの接種実験を行い、感染性を調査する必要がある。

摘 要

昆虫病原性微胞子虫は、農業害虫から益虫まで幅広い種に感染し、病気を引き起こす病原体である。2014年にトンボ目昆虫を対象に微胞子虫の感染動向を調査した結果、感染率は0.85% (16/1,886) となり、感染個体は全て神奈川県で捕獲された個体であった。その中から、シオカラトンボ成虫より分離された4株を選抜し、形態学的、分子系統学的位置の推定を試みた。調査対象とした4株は、胞子サイズ測定において大きく2つのグループに分けられ、SSU rRNA 遺伝子解析により *Trachipleistophora* 属、*Vavraia* 属、*Paranosema* 属のクラスターに分類された。分離株と近縁な種として示された微胞子虫は、既にトンボ以外の昆虫への感染が報告されている。よって、シオカラトンボより分離された微胞子虫株には、トンボ以外の昆虫種に感染性を示す可能性があるかと推察した。

引 用 文 献

- Field, A. S., D. J. Marriott, S. T. Milliken, B. J. Brew, E. U. Canning, J. G. Kench, P. Darveniza and J. L. Harkness (1996) Myositis associated with a newly described microsporidian, *Trachipleistophora hominis*, in a patient with AIDS. *J. Clin. Microbiol.* 34: 2803–2811.
- Hatakeyama, Y., H. Oda, R. Tsunoda, Y. Imura, T. Maeda, T. T. Xuan, T. V. Hai and H. Iwano (2011) Genome profiling implies high genetic diversity in microsporidia isolated from the common cutworm, *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae), in Vietnam. *Appl. Entomol. Zool.* 46: 293–299.
- Imura, Y., Y. Hatakeyama, M. Takahashi, T. Ohbayashi, S. Mizobe and H. Iwano (2019) A novel approach using microsporidia to estimate the flight route of the common cutworm, *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae). *Appl. Entomol. Zool.* 54: 185–192.
- Kawarabata, T. (2003) Biology of microsporidians infecting the silkworm, *Bombyx mori*, in Japan. *J. Insect Biotech. Sericol.* 72: 1–32.
- Keeling, P. (2009) Five questions about microsporidia. *PLoS Pathog.* 5(9): e1000489.
- Lange, C. E. (2005) The host and geographical range of the grasshopper pathogen *Paranosema* (*Nosema*) *locustae* revisited. *J. Orthoptera Res.* 14: 137–141.
- Larsson, J. I. R. (1986) Ultrastructural investigation of two microsporidia with rod-shaped spores, with descriptions of *Cylindrospora fasciculata* sp. nov. and *Resiomeria odonatae* gen. et sp. nov. (Microspora, Thelohaniidae). *Protistologica* 22: 379–398.
- Larsson, J. I. R. (1988) On the taxonomy of the genus *Systenostrema* Hazard & Oldacre, 1975 (Microspora, Thelohaniidae), with description of two new species. *Syst. Parasitol.* 11: 3–17.
- Larsson, J. I. R. (1990) On the cytology and taxonomic position of

- Nudispora biformis* n. g., n. sp. (Microspora, Thelohaniidae), a microsporidian parasite of the dragon fly *Coenagrion hastulatum* in Sweden. *J. Protozool.* 37: 310–318.
- Lobo, M. L., H. Silveira, S. Ramos, L. Xiao and O. Matos (2006) Characterization of a pathogen related to *Vavraia culicis* detected in a laboratory colony of anopheles stephensi. *J. Eukaryot. Microbiol.* 53 : S65–S67.
- Milner, R. J. (1972) *Nosema whitei*, a microsporidian pathogen of some species of tribolium. Morphology, life cycle, and generation time. *J. Invertebr. Pathol.* 19: 231–238.
- Nakamura, H., Y. Hatakeyama, R. Arai, Y. Imura, M. Takahashi and H. Iwano (2019) Germination properties of spores on entomopathogenic microsporidia, *Trachipleistophora haruka* isolated from *Spodoptera litura*. *J. Insect Biotech. Sricol.* 88: 27–30.
- Rivero, A., P. Agnew, S. Bedhomme, C. Sidobre and Y. Michalakis (2007) Resource depletion in *Aedes aegypti* mosquitoes infected by the microsporidia *Vavraia culicis*. *Parasitology* 134: 1355–1362.
- Shigano, T., Y. Hatakeyama, N. Nishimoto, M. Watanabe, Y. Yamamoto, A. Wijonarko, T. Ohbayashi and H. Iwano (2015) Variety and diversity of microsporidia isolated from the common cutworm *Spodoptera litura* in Chichijima, Ogasawara Islands. *J. Insect Biotech. Sricol.* 84: 69–73.
- Sokolova, Y. Y. and C. E. Lange (2002) An ultrastructural study of *Nosema locustae* Canning (Microsporidia) from three species of Acrididae (Orthoptera). *Acta Protozool.* 41: 229–237.
- Tanada, Y. (1953) A microsporidian parasite of the imported cabbage-worm in Hawaii. *Proc. Hawaiian Entomol. Soc.* 15: 167–175.
- Tanada, Y. and H. K. Kaya (1993) *Insect Pathology*. Academic Press, San Diego. 666 pp.
- Vávra, J. and J. J. Becnel (2007) *Vavraia culicis* (Weiser, 1947) Weiser, 1977 revisited: cytological characterisation of a *Vavraia culicis*-like microsporidium isolated from mosquitoes in Florida and the establishment of *Vavraia culicis* subsp. *floridensis* subsp. n. *Folia Parasitol.* 54: 259–271.
- Vávra, J., M. Kamler, D. Modrý and B. Koudela (2011) Opportunistic nature of the mammalian microsporidia: experimental transmission of *Trachipleistophora extenrec* (Fungi: Microsporidia) between mammalian and insect hosts. *Parasitol. Res.* 108: 1565–1573.
- Weidner, E., E. U. Canning, C. R. Rutledge and C. L. Meek (1999) Mosquito (Diptera: Culicidae) host compatibility and vector competency for the human myositic parasite *Trachipleistophora hominis* (Phylum Microspora). *J. Med. Entomol.* 36: 522–525.
- Yoshiyama, M. and K. Kimura (2011) Distribution of *Nosema ceranae* in the European honeybee, *Apis mellifera* in Japan. *J. Invertebr. Pathol.* 106: 263–267.