

# 日本列島産野ネズミ類に見られる 寄生線虫相の生物地理学的研究

—特にヘリグモソームム科線虫の由来と変遷に着目して—

浅川 満彦

A biogeographical study on the parasitic nematodes of Japanese Microtinae and Murinae with systematic and phylogenetic studies of the genera *Heligmosomoides* and *Heligmosomum* (Nematoda: Heligmosomidae)

Mitsuhiro ASAKAWA

(August, 1994)

## 目 次

第1章 序	286	線虫類一覧	300
第1節 生物地理学の定義と本研究の目的	286	第2節 線虫類の地理的出現状況の類型化	300
第2節 野ネズミ類, 線虫および日本列島を研究対象とした理由	287	第3節 生活史の総括	302
1) 野ネズミ類を宿主対象とした理由	287	第4節 侵入方法の総括	302
2) 線虫を対象とした理由	287	第5節 生物地理学的検討のための指標線虫類	316
3) 日本列島を調査地域とした理由	288	第6節 指標線虫類の分布類型の解析—類型の統合	316
第3節 この論文で論じた内容の概略	288	第7節 指標線虫類の分布類型の解析—北海道グループ	317
第2章 材料と方法	288	第8節 指標線虫類の分布類型の解析—本州陸塊グループ	318
第1節 対象とした日本列島産野ネズミ類の種名	288	第9節 指標線虫類の分布類型の解析—全日本列島グループ	319
1) ハタネズミ亜科ヤチネズミ属	288	第10節 指標線虫類の分布境界における既存の生物地理学的境界線の有意性	319
2) ハタネズミ亜科ピロードネズミ属	288	第11節 小 括	320
3) ハタネズミ亜科ハタネズミ属	288	第4章 野ネズミ類に寄生するヘリグモソームム科線虫の系統分類, 生物地理および宿主-寄生体関係の由来と変遷	321
4) ネズミ亜科アカネズミ属	289	第1節 はじめに	321
5) 対象としなかった日本列島産ネズミ類	289	第2節 分類学的な位置と代表的な種	321
第2節 野ネズミ類の入手と処理	289	第3節 発育史と分布	321
1) 直接採集	289	第4節 宿主域と宿主寄-生体関係	324
2) 送られた材料	289	第5節 日本列島産 <i>Heligmosomoides</i> 属 と <i>Heligmosomum</i> 属の産地, 宿主および形態	324
第3節 寄生線虫の処理	300		
第3章 日本列島産野ネズミ類に寄生する線虫類の地理的分布	300		
第1節 日本列島産野ネズミ類に寄生する			

本稿は酪農学園大学審査学位論文である。

獣医学科獣医寄生虫学教室

Department of Veterinary Medicine, Rakuno Gakuen University, Ebetsu, Hokkaido, 069 Japan.

1) <i>Heligosomum</i> ( <i>Paraheligosomum</i> ) <i>yamagutii</i> Chabaud, Rausch et Desset, 1963 .....	324	3) <i>H. kurilensis</i> .....	350
2) <i>Heligosomum</i> ( <i>Paraheligosomum</i> ) <i>mixtum</i> Schulz, 1954 .....	327	第10節 <i>Heligosomoides</i> 属の日本列島侵入 に関する推察 .....	351
3) <i>Heligosomum</i> ( <i>Paraheligosomum</i> ) <i>hasegawai</i> Asakawa, 1987 .....	328	1) <i>H. desportesi</i> .....	351
4) <i>Heligosomum</i> ( <i>Heligosomum</i> ) <i>halli</i> Schulz, 1926 .....	330	2) <i>H. kurilensis</i> .....	351
5) <i>Heligosomoides protobullosus</i> Asakawa et Ohbayashi, 1987 .....	330	3) <i>H. protobullosus</i> .....	353
6) <i>Heligosomoides kurilensis</i> (Nadtochi, 1966) .....	330	4) <i>H. neopolygyrus</i> .....	353
7) <i>Heligosomoides desportesi</i> (Chabaud, Rausch et Desset, 1963) .....	333	5) <i>H. polygyrus</i> .....	353
8) <i>Heligosomoides neopolygyrus</i> Asakawa et Ohbayashi, 1986 .....	336	第11節 <i>Heligosomum</i> 属の各種群間の系統 関係 .....	353
9) <i>Heligosomoides polygyrus</i> (Dujardin, 1845) .....	337	1) 従来の仮説 .....	354
第6節 日本列島における宿主域の特色 .....	338	2) <i>Heligosomum</i> 亜属 .....	356
1) <i>Heligosomum</i> 属 .....	338	3) <i>Paraheligosomum</i> 亜属 .....	356
2) <i>Heligosomoides</i> 属 .....	441	4) 新たな仮説 .....	357
第7節 <i>Heligosomoides</i> 属の固着器官と生殖 器官の進化方向 .....	442	5) <i>Heligosomum</i> 属の祖先型 .....	359
1) 進化速度の仮説 .....	442	6) <i>Ohbayashinema</i> 属との関係 .....	361
2) 前提条件 .....	443	第12節 <i>Heligosomum</i> 属の日本列島侵入に 関する推察 .....	362
3) 固着器官 .....	443	1) <i>H. (P.) hasegawai</i> .....	362
4) 生殖器官 .....	443	2) <i>H. (H.) halli</i> .....	363
第8節 <i>Heligosomoides</i> 属の各種群間の系統 関係(その1) .....	344	3) <i>H. (P.) yamagutii</i> および <i>H.</i> <i>(P.) mixtum</i> .....	363
1) 従来の仮説 .....	344	第13節 日本列島産ヤチネズミ類における <i>Heligosomoides</i> 属の消失の経緯 .....	363
2) グループ I- <i>H. travassosi</i> から <i>H. douglasi</i> に到る系列 .....	345	1) 不在の解釈 .....	363
3) グループ II-遺残グループ .....	348	2) 仮説1-日本列島の気候および土壌などの 環境への不適合性 .....	364
4) グループ III- <i>H. laevis</i> から <i>H. carolinensis</i> に到る系列 .....	348	3) 仮説2- <i>Heligosomum</i> との競争 .....	364
5) グループ IV- <i>H. longicirratus</i> から <i>H. longispiculatus</i> に到る系列 .....	349	4) 仮説3-宿主個体群密度の変動 .....	364
6) グループ V- <i>H. polygyrus</i> に到る系列 .....	349	5) 仮説4-フィルターブリッジとしての陸橋 .....	364
7) 新たな仮説 .....	349	6) <i>Heligosomum</i> にフィルターブリッジ 効果の及ばなかった理由 .....	367
第9節 <i>Heligosomoides</i> 属の各種群間の系統 関係(その2) .....	350	7) 他の <i>Heligosomoides</i> にフィルター ブリッジ効果の及ばなかった理由 .....	367
1) <i>H. protobullosus</i> .....	350	第14節 小 括 .....	368
2) <i>H. desportesi</i> , <i>H. neopolygyrus</i> および <i>H. polygyrus</i> .....	350	第5章 総 括 .....	368

第1章 序

第1節 生物地理学の定義と本研究の目的

「ある地域に産する特定の生物種が、どのような経緯で、その地域に分布するに到ったのか」、あるいは「な



図1-1 ハタネズミ亜科とネズミ亜科の外観(田中, 1990を復写)。  
右, 尾が短く耳介の小さいハタネズミ。左, 尾が長く耳介の大きいアカネズミ

ぜその地域に限り生息しないのか」。このような疑問を生物学および地質学などの多様な領域を総合して追求する学問の一分野を生物地理学 (Biogeography) という。従来, 生物地理学が対象とする生物群は植物や自由生活型動物が中心であった。一方, 獣医学あるいは医学領域に関連ある哺乳類の内部寄生虫に関しては, 自然界の宿主-寄生体関係の歴史的な成立過程を実験的に再現させることが不可能に近いこと, 今日見られる宿主-寄生体関係が非常に複雑であることなどからあまり研究されていない。

しかし, この内部寄生虫の生物地理学的研究は, 宿主-寄生体関係の進化という寄生虫学の究極的な課題に迫ることも可能と思われる。また, 寄生虫の疫学, 特に伝播過程やその予測, 風土病化した寄生虫病の起源などの理解に, この生物地理学は有用であると考えられる。

著者は日本列島に生息する代表的な哺乳類で, 齧歯目 Rodentia・ネズミ科 Muridae のハタネズミ亜科 Microtinae およびネズミ亜科 Murinae に所属する野ネズミ類とその寄生線虫類を材料にして, この生物地理学的諸問題について推論を展開した。

ハタネズミ亜科はユーラシア大陸および北米大陸の全域, ネズミ亜科はユーラシア大陸にのみ分布する。一般にハタネズミ亜科は草食性, 一方ネズミ亜科の方は植物

の種実や昆虫類などを摂取する雑食性である。これら野ネズミ類の外観は図1-1に示したように, ハタネズミ亜科は寒冷な気候に適応したため概して耳介や尾は短く, 一方東南アジアを中心に起源したネズミ亜科の耳介や尾は長い。

## 第2節 野ネズミ類, 線虫および日本列島を研究対象とした理由

1) 野ネズミ類を宿主対象とした理由: 野ネズミ類を宿主対象とした理由は, その分布に人為的な影響が少ないこと, 採集が容易なこと, 寄生虫の由来を検討する上で参考となる宿主の系統関係・動物地理がよく研究されていること, 体が小さいため, 大型の動物に比べ内部寄生虫の検索が容易なことなどが, まず挙げられる。特に最後の点は, 検査宿主個体に特定の内部寄生虫の不在を判定する上で優良な特色である。また世界的に激減状態にある野生哺乳類のうち, 野ネズミ類は分布域が広く種数・個体数とも豊富なこと, さらに付け加えるならば, 自然保護上の観点からも, 研究の遂行により貴重な自然が損なわれることが少ないことも理由の一つと考えられる。

2) 線虫を対象とした理由: 野ネズミ類には寄生虫学の研究を遂行する上で, 前述した有利な特質が備わっ

ているため、これまでにヨーロッパで野ネズミ類の内部寄生虫を材料とした生物地理学的研究がいくつか知られる<sup>76,117,128)</sup>。しかし、これら研究では単に検出された内部寄生虫を全世界分布種、全北区分布種、旧北区分布種、エチオピア分布種、局所的分布種(極東地区分布種や地中海沿岸分布種)などと分け概観の見解を述べているにすぎず、由来や変遷については明確に説明していない。また、これら区分に当てはまらない例も多いが、その原因の一つとして、検出された内部寄生虫全てについて考察しているためと思われる。そこで、この研究では対象とした内部寄生虫を線虫類に限定した。

哺乳類の内部寄生虫として、線虫類の他、原虫類、吸虫類、糸虫類および鉤頭虫類が知られているが、吸虫類、糸虫類および鉤頭虫類の発育には節足動物あるいは軟体動物などの中間宿主が必要である。もし、これら内部寄生虫の生物地理学的解析も行うならば、当然、中間宿主動物の生物地理についても考慮する必要が生じ、考察が非常に複雑になるおそれがある。また、これら内部寄生虫の同定には特別な固定法や染色の作業などが伴い、数多くの虫体を取り扱う状況ではあまり適当な材料とはいえない。以上の理由から、中間宿主を必要としない直接発育を行う線虫類を中心に選んだ。

3) 日本列島を調査対象とした理由: 我々が住んでいる場所なので採集行動が容易であったという理由の他に、次の点が注目された。日本列島の生物相には固有種あるいは遺残種が比較的豊富で、ユーラシア大陸とはやや異なった様相を呈する<sup>89)</sup>。この原因の一つとして、日本列島の迎った複雑な地史が背景にあることは疑いないが、寄生虫相成立過程においてもこのような影響から免れることはできず、日本独特の宿主-寄生体関係(寄生虫相)が存在すると予想される。なお日本列島の地史については、よく研究されている。

### 第3節 この論文で論じた内容の概略

この論文では次の3つの問題について検討を加えた。まず、生物地理学的考察の基礎となる知見、すなわち「どこにいる、どの種類の野ネズミ類には、どのような線虫類が寄生しているのか、あるいは寄生していないのか」、また「検出された線虫類の分布域は、日本列島内でどのようなパターンを示すのか」という点を第3章で述べた。さらに第4章では、日本列島産固有種を多く含み、かつ分類学的情報の蓄積が十分なヘリグモソームム科線虫を中心に、「野ネズミ類の寄生線虫類はどのような経緯で日本列島に侵入・定着したのか」という問題について、線虫類の系統分類学的な解析、野ネズミ類の生

態、系統分類および古生物学的な情報、日本列島の地史などを参考に考察した。最後に、第5章で今回の研究で得られた結論を基に、今後の生物地理学研究の方向性について述べた。

## 第2章 材料と方法

### 第1節 対象とした日本列島産野ネズミ類の種名

寄生線虫の調査対象とした野ネズミ類は、北海道、本州、四国および九州とこれらの離島に自然分布する齧歯目 Rodentia、ネズミ科 Muridae のハタネズミ亜科 Microtinae (あるいは Arvicolinae) のヤチネズミ属 *Clethrionomys*、ピロードネズミ属 *Eothenomys* およびハタネズミ属 *Microtus*、ならびにネズミ亜科 Murinae のアカネズミ属 (あるいはセスジネズミ属) *Apodemus* に所属し、次に示す9種の哺乳類であった。学名あるいは和名は Aimi<sup>4)</sup>、小林<sup>106)</sup>、子安<sup>109)</sup>、今泉<sup>92,95)</sup>、村上<sup>125)</sup> および Okura *et al.*<sup>137)</sup> などに従った。

1) ハタネズミ亜科ヤチネズミ属: このグループでは北海道とその離島に分布する次の3種を対象とした。ムクゲネズミはミヤマムクゲネズミおよびリシリムクゲネズミと細分されていたものである。なお、最近ではエゾヤチネズミとミカドネズミの和名をタイリクヤチネズミとヒメヤチネズミとするが<sup>109)</sup>、この論文では、便宜上北海道産ヤチネズミ属の明示のため慣例の和名と学名(亜種名)を使った。

エゾヤチネズミ *Clethrionomys rufocanus bedfordiae* (Thomas)

ミカドネズミ *C. rutilus mikado* (Thomas)

ムクゲネズミ *C. rex* Imaizumi

2) ハタネズミ亜科ピロードネズミ属: このグループでは本州・四国・九州と一部離島に分布する次の2種を対象とした。なお本州産ヤチネズミはトウホクヤチネズミ、ニイガタヤチネズミおよびワカヤマヤチネズミ(またはワカヤマミヤマネズミ)と、さらに本州・四国・九州産スミスネズミ(広義)はスミスネズミ(狭義)およびカゲネズミとそれぞれ細分されていたものである<sup>92,95)</sup>。

ヤチネズミ *Eothenomys andersoni* (Thomas)

スミスネズミ(広義) *E. smithii* (Thomas)

3) ハタネズミ亜科ハタネズミ属: このグループでは本州・九州と一部離島に分布する次の1種を対象とした。

ハタネズミ *Microtus montebelli* (Milne-Edwards)

4) ネズミ亜科アカネズミ属: このグループでは北海道に分布するハントウアカネズミの他、日本列島のほぼ全域に分布する2種を対象とした。なお、北海道産ハントウアカネズミはこれまでカラフトアカネズミと称されていたが<sup>106)</sup>、この論文ではハントウアカネズミに統一した。

アカネズミ *Apodemus speciosus*  
(Temminck)

ヒメネズミ *A. argenteus* (Temminck)

ハントウアカネズミ *A. peninsulae* (Thomas)

5) 対象としなかった日本列島産ネズミ類: 日本列島には以上述べた以外のネズミ亜科およびハタネズミ亜科動物として、カヤネズミ *Micromys minutus* (Pallas)、トゲミズミ *Tokudaia osimensis* (Abe)、ケナガネズミ *Rattus legatus* (Thomas)、セスジネズミ *Apodemus agrarius* (Pallas)、ドブネズミ *R. norvegicus* Berkenhout、クマネズミ *R. rattus* (Temminck)、ハツカネズミ *Mus musculus molossinus* (Temminck)、オキナワハツカネズミ *M. caroli* Bonhote (以上、ネズミ亜科) およびマスカラット *Ondatra zibethicus* (Linnaeus) が生息している。

カヤネズミは、著者の採集した個体数が著しく少なかったためここでは触れなかった。また南西諸島から琉球列島に分布するオキナワハツカネズミ、トゲネズミおよびケナガネズミも調査対象とはしなかった。なお、これら琉球列島産ネズミ亜科の寄生線虫類については長谷川<sup>77,79)</sup> および Hasegawa<sup>78)</sup> などがある。さらに、尖閣諸島・魚釣島に分布するセスジネズミも対象より除いた。しかし、セスジネズミはユーラシア大陸東部にも広く分布しており、その寄生線虫相の報告もある<sup>19,35)</sup>。ドブネズミ、クマネズミおよびマスカラットは日本列島へ人類との共生により分布した哺乳類であるので、これらも対象としなかった。なお、これら住家性ネズミ類の寄生線虫に関しては神谷<sup>99)</sup> などがある。

## 第2節 野ネズミ類の入手と処理

宿主材料は 1) 著者が直接採集したものと、2) 他の研究者が採集し、送られた野ネズミの諸臓器を使用した。これら宿主材料は1979年4月から1993年3月にかけて採集されたエゾヤチネズミ748個体、ミカドネズミ80個体、ムクゲネズミ77個体、ヤチネズミ65個体、スミスネズミ171個体、ハタネズミ66個体、アカネズミ851個体、ヒメネズミ1014個体およびハントウアカネズミ41個体、合計3113個体であった。採集場所は北海道26地点、本州北部5地点、同・中央部24地点、同・西部13

地点、同・紀伊半島6地点、四国3地点および九州10地点の合計87地点であった(図2-1から2-10)。

1) 直接採集: 日本列島産野ネズミ類一般の繁殖期に相当するとされる春あるいは秋を中心に<sup>100,141)</sup>、離島を含む日本列島各地でシャーモントラップあるいはスナップトラップを用い採集した。トラップ設置法は森田<sup>123)</sup>などに従い、餌はヒマワリの種を使った。採集した地点は主に森林や草原であったが、海岸や河岸あるいは神社や田畑などでも行った。採集された野ネズミ類は体部の測定と仮剥製および頭蓋蓋本の作製を行い種の同定のための補助とした。

剥皮後、体幹部の骨格筋や乳腺、脂肪組織を肉眼で観察した後、開腹して全諸臓器を、また頭部については眼球およびその周囲組織をそれぞれ生理食塩水あるいは水道水を入れたシャーレに取り出した。これらについて実体顕微鏡下で剣先ピンセットを用い解剖し内部寄生虫を採集した。

2) 送られた材料: 各研究者が使用した後の野ネズミ類の体部で、10%ホルマリン液あるいは70~99%エタノールに保存されていた臓器あるいは野ネズミ体部を送付してもらい、1)の方法に準じ処理した。また、一部は比較検討のため、既に当該研究機関で保存されていた線虫類標本の供与も受け、第3節の方法に準じ処理した。本研究に関連した以上の材料を提供いただいた研究者あるいは研究機関は次の通りである(敬称略)。

阿部 永(北海道大学農学部応用動物学研究室)  
Behnke, J. M. (Medical Research Council, Experimental Parasitology Research Group, University Park Nottingham, England)

Genov, T. (Bulgarian Academy of Sciences, Central Laboratory of Helminthology, Bulgaria)

原田正史(大阪市立大学医学部実験動物研究室)

長谷川英男(琉球大学医学部寄生虫学教室)

長谷川雅美(千葉県立中央博物館)

北海道大学獣医学部寄生虫学教室

金子之史(香川大学教育学部生物学科)

Kartavtseva, I. V. (Institute of Biology and Pedology, Far East Branch of the Russian Academy of Sciences, Russia)

Kesner, M. H. (Department of Biology, Indiana University of Pennsylvania, USA)

Kinsella, J. M. (University of Montana, USA)

小林秀司(財団法人日本モンキーセンター)

子安和弘(愛知学院大学歯学部第2解剖学教室)

財団法人目黒寄生虫館

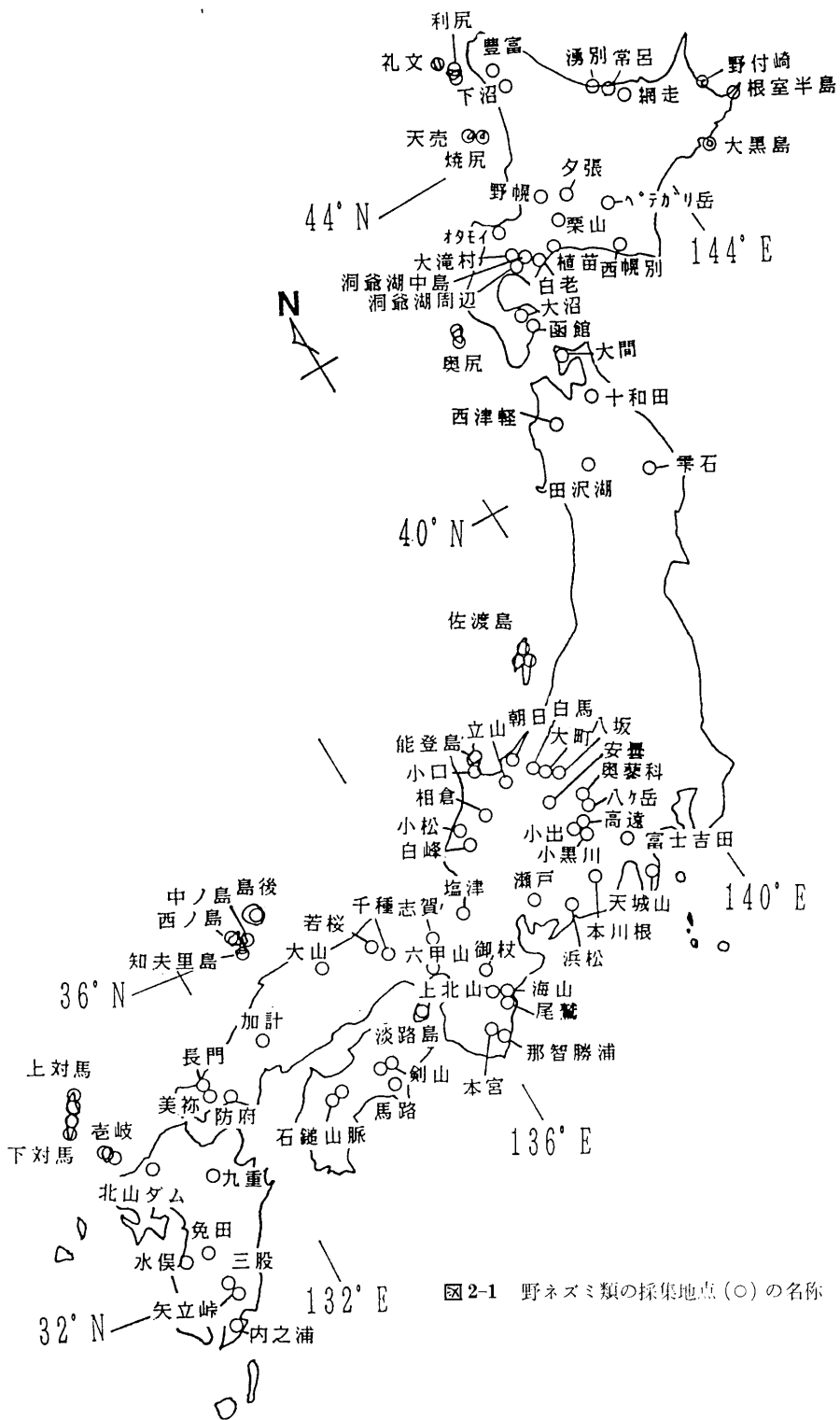
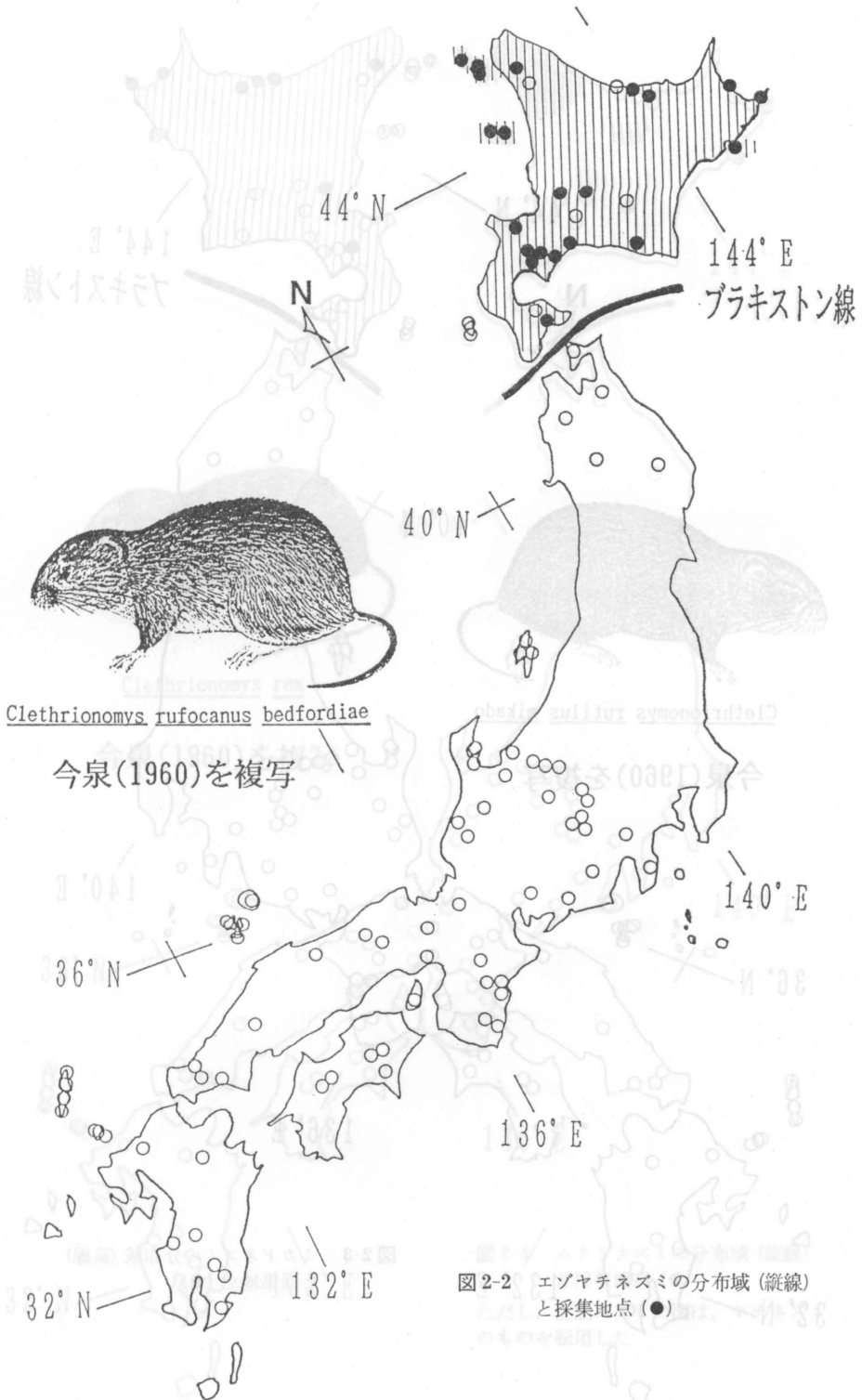


図2-1 野ネズミ類の採集地点(○)の名称



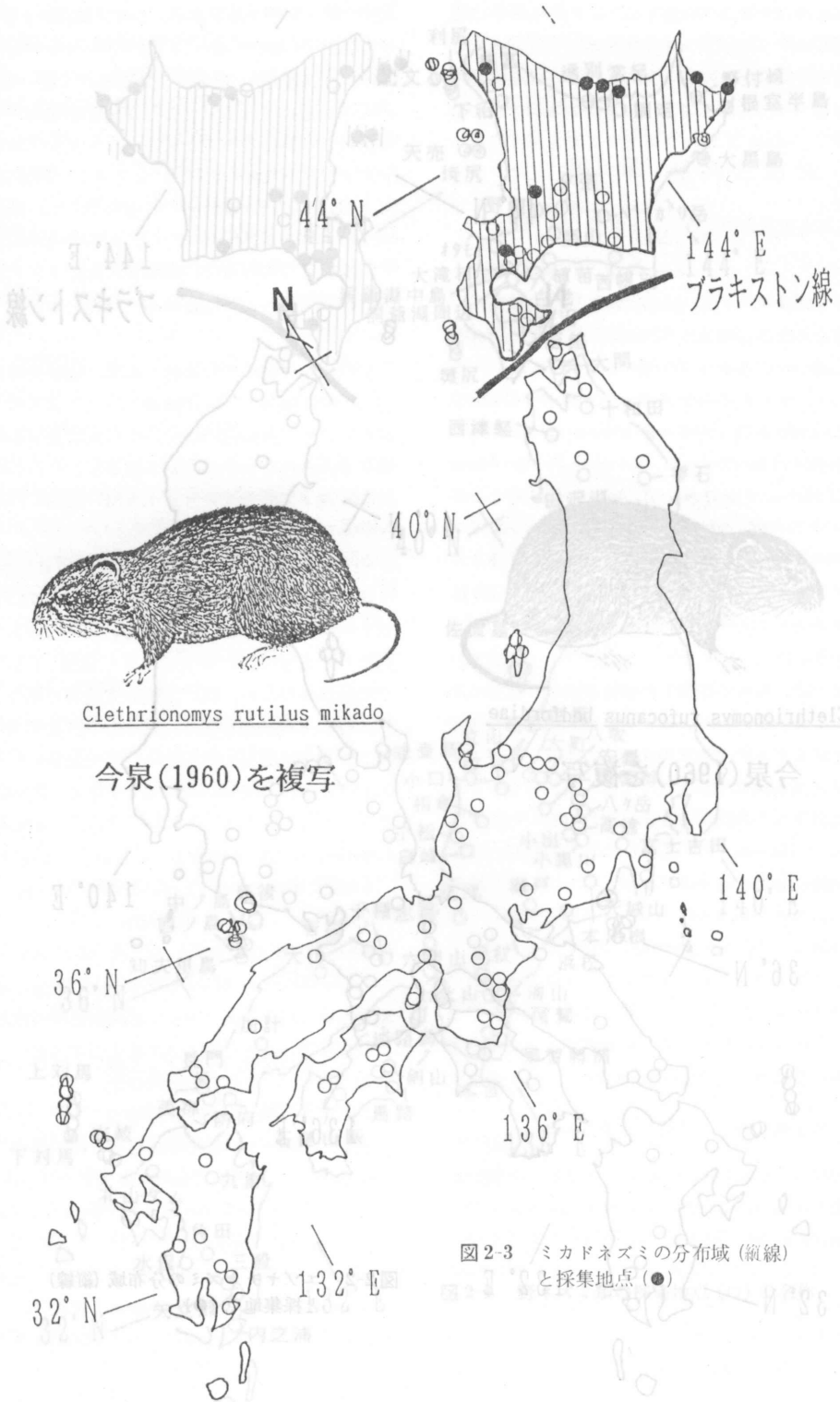
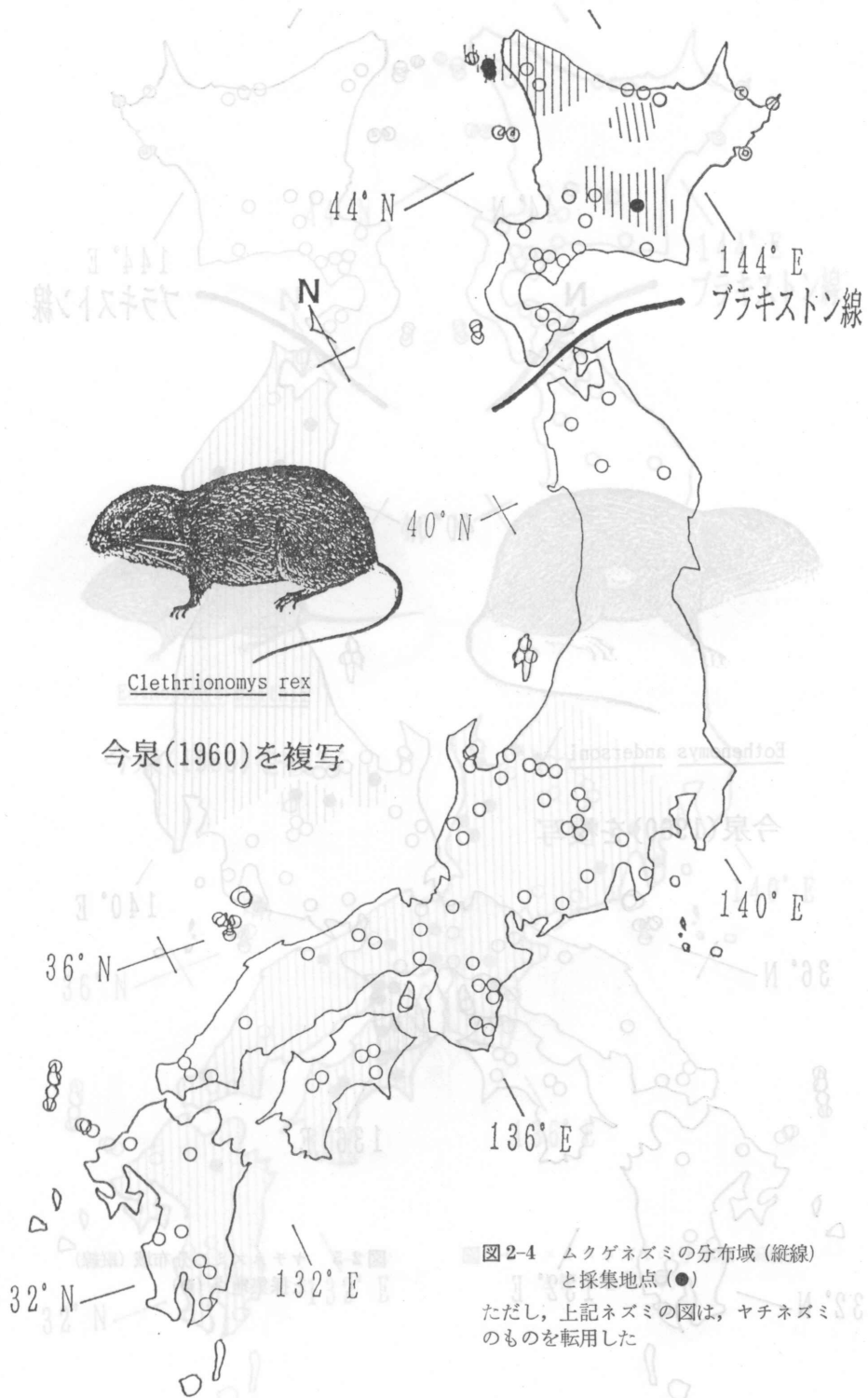


図2-3 ミカドネズミの分布域(縦線)と採集地点(●)





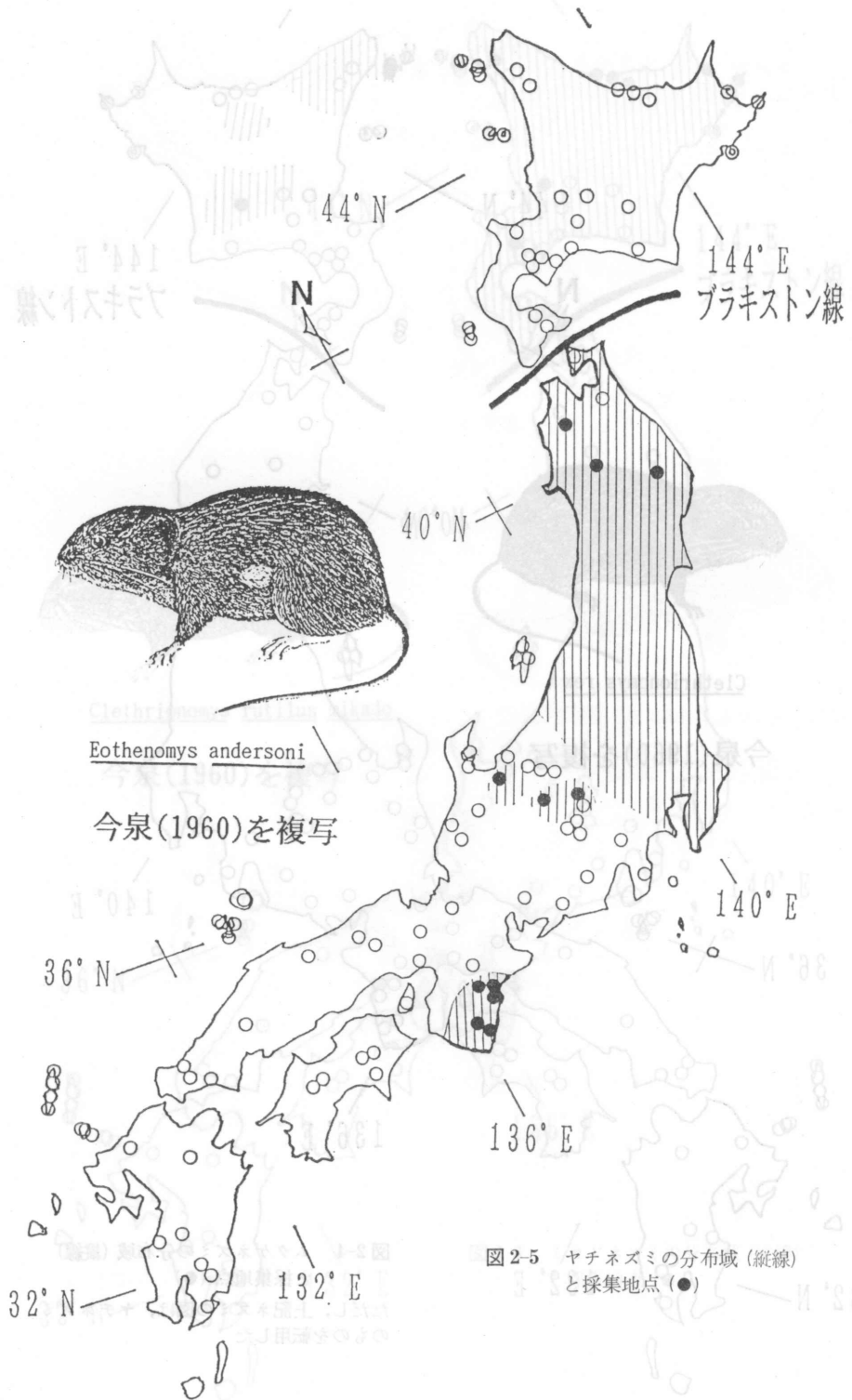


図2-5 ヤチネズミの分布域(縦線)と採集地点(●)



図 2-6 スミスネズミの分布域 (縦線) と採集地点 (●)

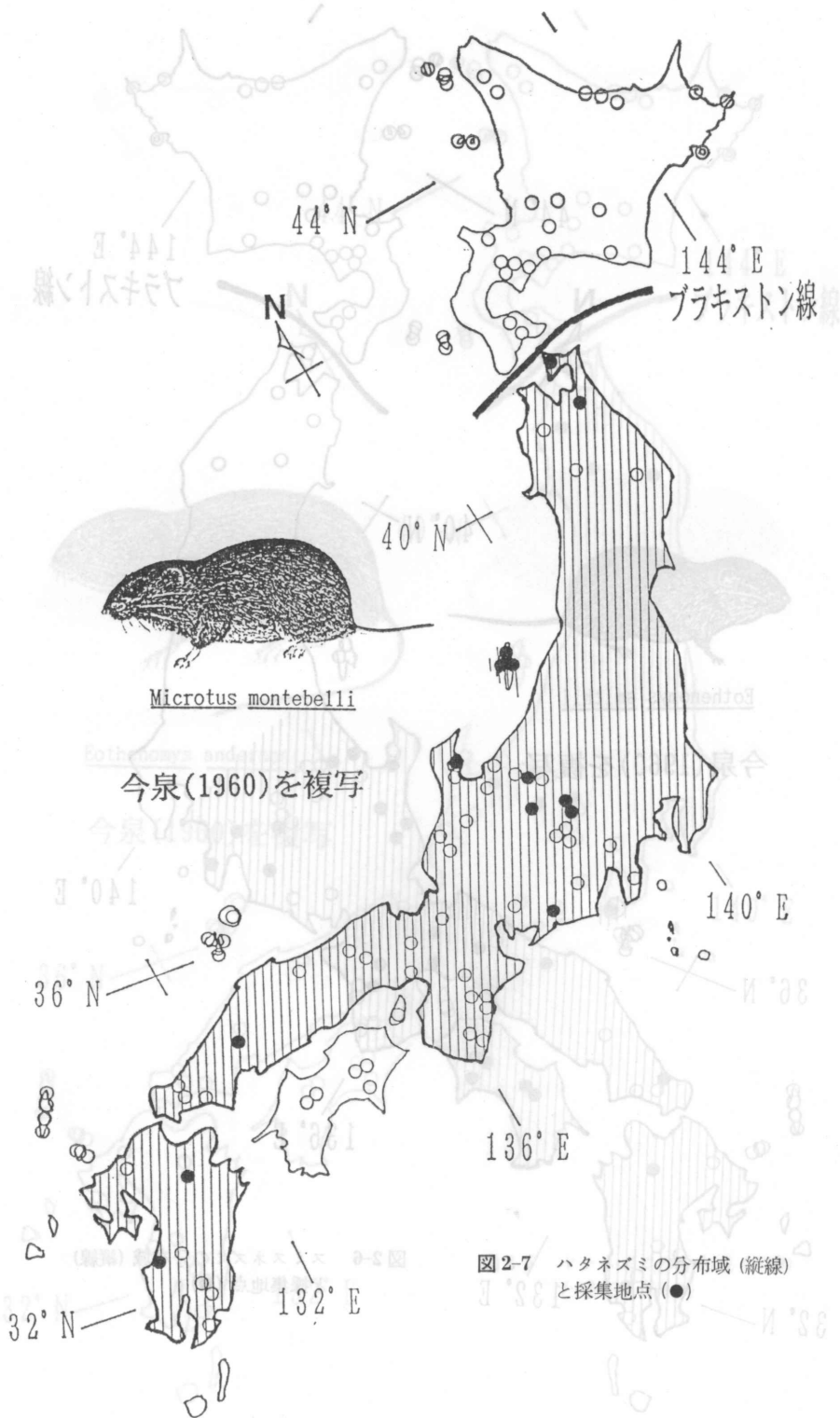


図2-7 ハタネズミの分布域(縦線)と採集地点(●)



図2-8 アカネズミの分布域(縦線)と採集地点(●)

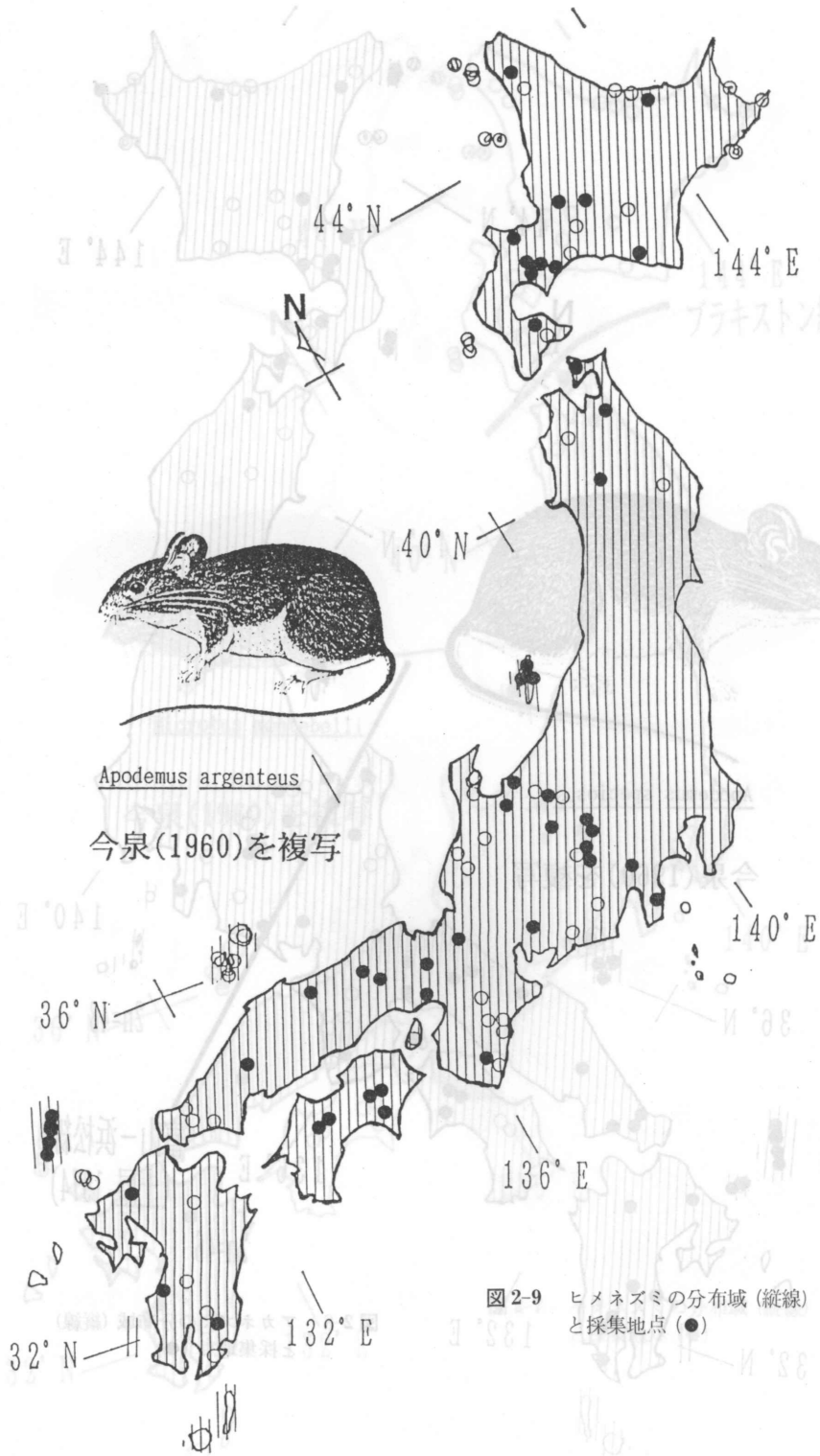


図 2-9 ヒメネズミの分布域(縦線)と採集地点(●)

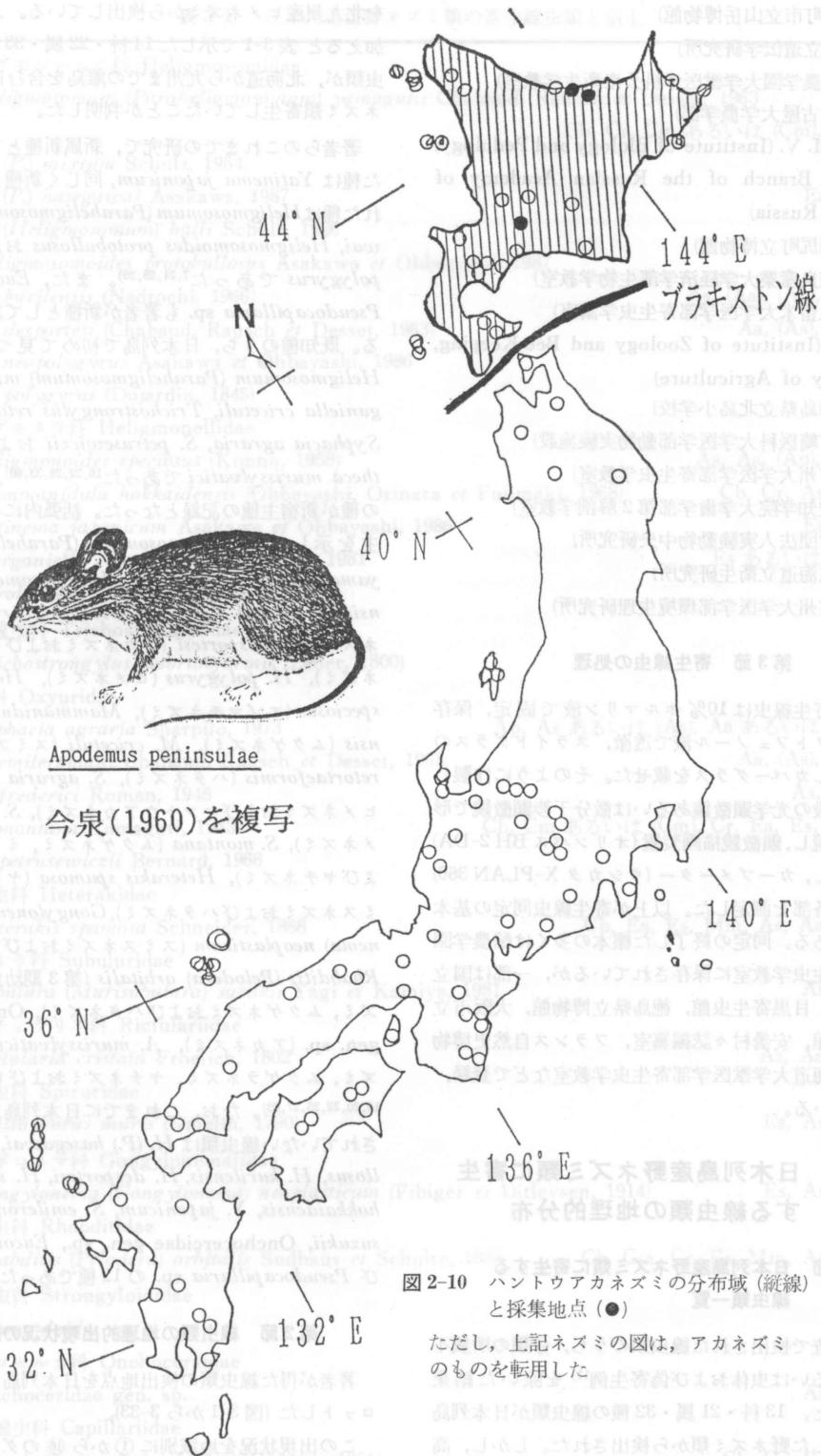


図2-10 ハントウアカネズミの分布域(縦線)と採集地点(●)

ただし、上記ネズミの図は、アカネズミのもの転用した

- 宮田 渡 (大町市立山岳博物館)  
 森脇和郎 (国立遺伝学研究所)  
 森田千春 (酪農学園大学獣医学科公衆衛生学教室)  
 織田統一 (名古屋大学農学部)  
 Pavlenko, M. V. (Institute of Biology and Pedology,  
 Far East Branch of the Russian Academy of  
 Sciences, Russia)  
 佐藤雅彦 (利尻町立博物館)  
 沢田 勇 (奈良産業大学経済学部生物学教室)  
 高尾善則 (久留米大学医学部寄生虫学講座)  
 Tenora, F. (Institute of Zoology and Bee-Keeping,  
 University of Agriculture)  
 友成孟宏 (徳島県立北島小学校)  
 土屋公幸 (宮崎医科大学医学部動物実験施設)  
 内川公人 (信州大学医学部寄生虫学教室)  
 植松 康 (愛知学院大学歯学部第2解剖学教室)  
 若菜茂晴 (財団法人実験動物中央研究所)  
 八木欣平 (北海道立衛生研究所)  
 柳平徳徳 (信州大学医学部環境生理研究所)

### 第3節 寄生線虫の処理

得られた寄生線虫は10%ホルマリン液で固定、保存した後、ラクトフェノール液で透徹、スライドガラスの上に取り出しカバーガラスを載せた。そのように作製した標本を一般の光学顕微鏡あるいは微分干渉顕微鏡で形態学的に検鏡し、顕微鏡描画装置(オリンパスBH2-DA)を用い作画し、カーブメーター(ウシカタX-PLAN360)を用い虫体各部を測定した。以上が寄生線虫同定の基本的な作業である。同定の終了した標本の多くは酪農学園大学獣医寄生虫学教室に保存されているが、一部は国立科学博物館、目黒寄生虫館、徳島県立博物館、大阪市立自然史博物館、安曇村々誌編纂室、フランス自然史博物館および北海道大学獣医学部寄生虫学教室などで登録、保存されている。

## 第3章 日本列島産野ネズミ類に寄生する線虫類の地理的分布

### 第1節 日本列島産野ネズミ類に寄生する線虫類一覧

今回の調査で検出された線虫類のうち、分類の所属不明の幼虫あるいは虫体および偽寄生例<sup>11)</sup>を除いた結果を総括すると、13科・21属・32種の線虫類が日本列島全域で採集した野ネズミ類から検出された。しかし、高尾ら<sup>16)</sup>はこれら以外に糞線虫科の *Strongyloides* sp.

を北九州産ヒメネズミから検出している。よってこれを加えると表3-1で示した14科・22属・33種の寄生線虫類が、北海道から九州までの離島を含む日本列島産野ネズミ類寄生していたことが判明した。

著者らのこれまでの研究で、新属新種として記載された種は *Yatinema japonicum*, 同じく新種として記載された種は *Heligmosomum (Paraheligosomum) hasegawai*, *Heligmosomoides protobullosus* および *II. neopolygyrus* であった<sup>7,24,25,26)</sup>。また、*Eucoleus* sp. と *Pseudocapillaria* sp. も著者が新種として記載予定である。既知種のうち、日本列島で初めて見つかった種は *Heligmosomum (Paraheligosomum) mixtum*, *Morganella cricetuli*, *Trichostrongylus retortaeformis*, *Syphacia agraria*, *S. petruszewiczii* および *Anchotheca murissylvatici* であった<sup>16,22,28,33,80)</sup>。さらに、次の種が新宿主種の記録となった。括弧内にその新たな宿主を示した; *Heligmosomum (Paraheligosomum) yamagutii* (ムクゲネズミ), *Heligmosomoides kurilensis* (エゾヤチネズミ, ヒメネズミおよびハントウアカネズミ) *H. desportesi* (アカネズミおよびハントウアカネズミ), *II. polygyrus* (ヒメネズミ), *Heligonoides speciosus* (エゾヤチネズミ), *Mammanidula hokkaidensis* (ムクゲネズミ), *M. cricetuli* (スミスネズミ), *T. retortaeformis* (ハタネズミ), *S. agraria* (アカネズミ, ヒメネズミおよびハントウアカネズミ), *S. frederici* (ヒメネズミ), *S. montana* (ムクゲネズミ, ミカドネズミおよびヤチネズミ), *Heterakis spumosa* (ヤチネズミ, スミスネズミおよびハタネズミ), *Gongylonema (Gongylonema) neoplasticum* (スミスネズミおよびヒメネズミ), *Rhabditis (Pelodera) orbitalis* (第3期幼虫) (ミカドネズミ, ムクゲネズミおよびハタネズミ), *Onchocercidae* gen. sp. (アカネズミ), *A. murissylvatici* (エゾヤチネズミ, ムクゲラネズミ, ヤチネズミおよびヒメネズミ)<sup>12, 16,20,22,25,27,80)</sup>。なお、これまでに日本列島以外では検出されていない線虫類は *H. (P.) hasegawai*, *H. protobullosus*, *II. kurilensis*, *H. desportesi*, *II. speciosus*, *M. hokkaidensis*, *Y. japonicum*, *S. emileromani*, *S. (M.) suzukii*, *Onchocercidae* gen. sp., *Eucoleus* sp. および *Pseudocapillaria* sp. の12種であった。

### 第2節 線虫類の地理的出現状況の類型化

著者が得た線虫類の検出地点を日本列島の地図上にプロットした(図3-1から3-33)。

この出現状況を地域別に①から⑩のグループに類型化した。なお、これら地域の総面積の大きさ順に配した。



表 3-1 日本列島産野ネズミ類の寄生線虫類と宿主

ヘリグモソームム科 Heligmosomidae	
<i>Heligmosomum (Paraheligmosomum) yamagutii</i> Chabaud, Rausch et Desset, 1963	Cb, Cr, Cm あるいは (Cm), (Aa)
<i>H. (P.) mixtum</i> Schulz, 1954	Cm
<i>H. (P.) hasegawai</i> Asakawa, 1987	Ea, Es
<i>H. (Heligmosomum) halli</i> Schulz, 1926	Mm
<i>Heligmosomoides protobullosus</i> Asakawa et Ohbayashi, 1987	Mm
<i>H. kurilensis</i> (Nadtochi, 1966)	As, (Aa), (Ap), (Cb)
<i>H. desportesi</i> (Chabaud, Rausch et Desset, 1963)	Aa, (As), (Ap)
<i>H. ncopolygyrus</i> Asakawa et Ohbayashi, 1986	Ap
<i>H. polygyrus</i> (Dujardin, 1845)	(Aa)
ヘリグモネラ科 Heligmonellidae	
<i>Heligmonoides speciosus</i> (Konno, 1958)	As, Aa, (Ap), (Cb)
<i>Mammanidula hokkaidensis</i> (Ohbayashi, Orinara et Fujimaki, 1968)	Cb, Cr, As, Aa
<i>Yatinema japonicum</i> Asakawa et Ohbayashi, 1986	Es, Ea
<i>Morganiella cricetuli</i> Yin et Zhang, 1981	Es あるいは (Es)
<i>Carolinensis minutus</i> (Dujardin, 1845)	Mm
毛様線虫科 Trichostrongylidae	
<i>Trichostrongylus retortaeformis</i> (Zeder, 1800)	Mm
蟯虫科 Oxyuridae	
<i>Syphacia agraria</i> Sharpilo, 1973	Ap, As あるいは (As), Aa あるいは (Aa)
<i>S. emileromani</i> Chabaud, Rausch et Desset, 1963	Aa, (As), (Ap)
<i>S. frederici</i> Roman, 1945	As, (Aa)
<i>S. montana</i> Yamaguti, 1943	Cb, Cm あるいは (Cm), Cr, Ea, Es, Mm
<i>S. petrusewiczii</i> Bernard, 1966	Cm
盲腸虫科 Heterakidae	
<i>Heterakis spumosa</i> Schneider, 1866	Cb, Ea, Es, Mm, As, Aa, Ap
スブルラ科 Subuluridae	
<i>Subulura (Murisubulura) suzukii</i> Yagi et Kamiya, 1981	As, Aa
リクチュラリア科 Rictulariidae	
<i>Rictularia cristata</i> Froelich, 1802	As, Aa, Ap
旋尾虫科 Spiruridae	
<i>Mastophorus muris</i> (Gmelin, 1790)	Es, As, Aa
ゴンギロネマ科 Gongylonematidae	
<i>Gongylonema (Gongylonema) neoplasticum</i> (Fibiger et Ditlevsen, 1914)	Es, As, Aa
悍線虫科 Rhabditidae	
<i>Rhabditis (Pelodera) orbitalis</i> Sudhaus et Schulte, 1986	Cb, Cm, Cr, Es, Mm, As, Aa
糞線虫科 Strongyloididae	
<i>Strongyloides</i> sp.	Aa
オンコセルカ科 Onchocercidae	
Onchocercidae gen. sp.	As, Aa
毛細線虫科 Capillariidae	
<i>Aonchotheca murissylvatici</i> (Diesing, 1851)	Cb, Cr, Ea, Aa

表 3-1 (続き)

<i>Eucolus</i> sp.	As, Aa あるいは (Aa)
<i>Calodium hepaticum</i> (Bancroft, 1893)	Cb, Cm, Aa
<i>Pseudocapillaria</i> sp.	Aa
鞭虫科 Trichuridae	
<i>Trichuris</i> sp. (= <i>muris</i> ?)	Cb, Cm, Mm

宿主略号: Cb; エゾヤチネズミ, Cm; ミカドネズミ, Cr; ムクゲネズミ, Ea; ヤチネズミ, Es; スミスネズミ, Mm; ハタネズミ, As; アカネズミ, Aa; ヒネネズミ, Ap; ハントウアカネズミ

( ): これまでの野ネズミ類の寄生線虫類の記録を総合して, 当該野ネズミ類では偶発的な寄生とされたもの (浅川, 1989)

ここで示した北海道, 本州, 四国, 九州とは本島をいう。また各離島における出現状況については当該線虫類がいずれかの離島で検出された場合, 一括して「離島型」とした。

- ① 北海道・本州・四国・九州・離島型: *H. kurilensis*, *H. speciosus*, *S. emileromani*, *S. frederici*, *S. montana*, *H. spumosa*, *R. cristata*, *Trichuris* sp.
- ② 北海道・本州・四国・九州型: *H. desportesi*
- ③ 北海道・本州・四国型: *C. hepaticum*
- ④ 北海道・本州・九州・離島型: *R. (P.) orbitalis*
- ⑤ 北海道・本州・離島型: *A. murissylvatici*, *Eucolus* sp.
- ⑥ 北海道・本州型: *H. polygyrus*
- ⑦ 本州・四国・九州・離島型: *Y. japonicum*, Onchocercidae gen. sp.
- ⑧ 本州・四国・九州型: *H. (P.) hasegarawai*
- ⑨ 本州・九州型: *C. miuntus*, *S. (M.) suzukii*
- ⑩ 本州・四国型: *M. muris*, *Pseudocapillaria* sp.
- ⑪ 本州・離島型: *H. protobullosus*, *G. (G.) neoplasticum*
- ⑫ 本州型: *H. (H.) halli*, *T. retortaeformis*
- ⑬ 北海道・離島型: *H. (P.) yamagutii*, *M. hokkaidensis*
- ⑭ 北海道型: *H. mixtum*, *H. neopolygyrus*, *S. agraria*, *S. petrusewiczii*
- ⑮ 九州型: *Strongyloides* sp.
- ⑯ 四国型: *M. cricetuli*

日本列島産野ネズミ類からこれ以外の線虫種が発見される可能性は低いが, 未調査の地域, 特に本州の関東地方から東北地方の中南部およびいくつかの離島などがまだ残されているので, 新分布地の追加はあり得る。特に日本列島全域に分布する住家性ネズミ類にも寄生する線虫類は, 潜在的広範囲に分布する可能性がある。すなわち, ①から⑯の地理的出現状況の類型は, 固定された

ものではなく, 今後の知見の蓄積により統廃合の余地が残されている。

しかしながら, 全ての類型について有意性が認められないと短絡することはできない。そして, 線虫類の生活史と宿主域, 野ネズミ類の生物地理と日本列島周辺の海峡形成史などの諸情報を総合すれば, 線虫類の分布境界と合致するものも含まれると予想される。次の第3および4節では生活史と侵入方法について総括し, この点について考察する。

### 第3節 生活史の総括

表 3-1 の線虫類各種の生活史には, ①中間宿主を不要のグループと②必要とするグループに大別される (図 3-34)。

①のグループには *H. (P.) yamagutii*, *H. (P.) mixtum*, *H. (P.) hasegarawai*, *H. (H.) halli*, *H. protobullosus*, *H. kurilensis*, *H. desportesi*, *H. neopolygyrus*, *H. polygyrus*, *H. speciosus*, *M. hokkaidensis*, *Y. japonicum*, *M. cricetuli*, *C. minutus*, *T. retortaeformis*, *S. agraria*, *S. emileromani*, *S. frederici*, *S. montana*, *S. petrusewiczii*, *H. spumosa*, *Strongyloides* sp. および *Trichuris* sp. が含まれる。

また, *R. (P.) orbitalis* と *C. hepaticum* の生活史の様式は他の線虫類とはかなり異なるが, これら生活史にも基本的に②に相当する中間宿主は含まれないので, このグループに配置した。

②のグループには *S. (M.) suzukii*, *R. cristata*, *M. muris*, *G. (G.) neoplasticum*, Onchocercidae gen. sp., *A. murissylvatici*, *Eucolus* sp. および *Pseudocapillaria* sp. が含まれる。

### 第4節 侵入方法の総括

一般に寄生線虫類の分布に到る経緯には, ①人為的, ②非人為的, ③このどちらかが不明なもの (あるいは両

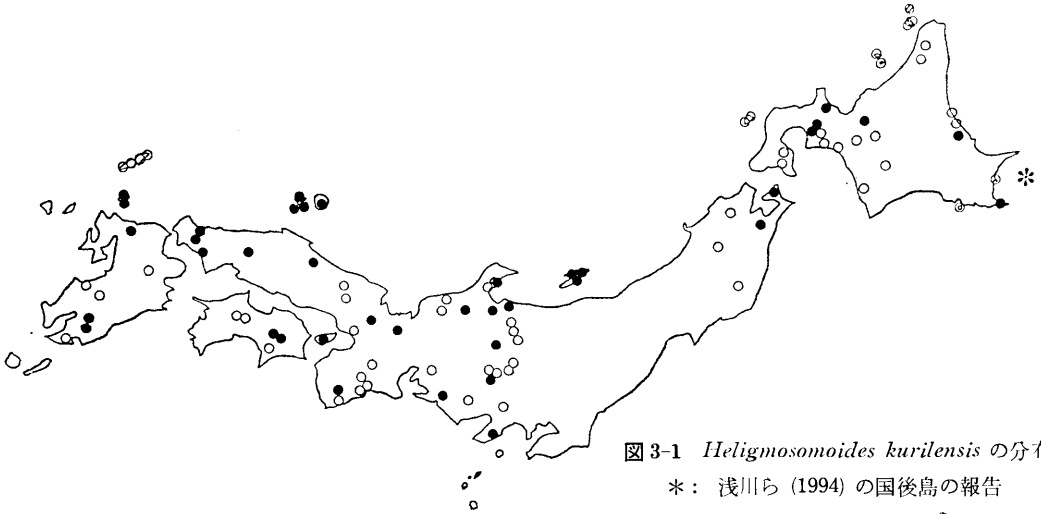


図3-1 *Heligmosomoides kurilensis* の分布 (●)

\*: 浅川ら (1994) の国後島の報告

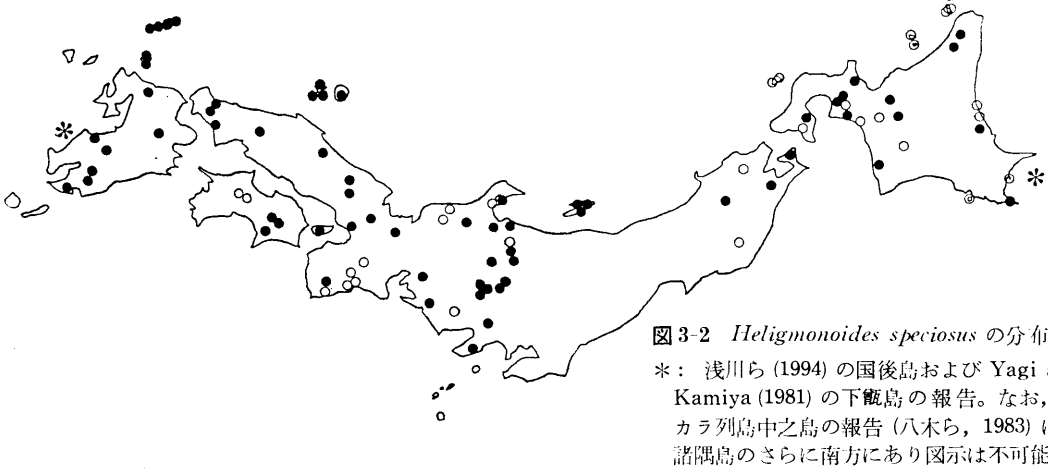


図3-2 *Heligmonoides speciosus* の分布 (●)

\*: 浅川ら (1994) の国後島および Yagi and Kamiya (1981) の下甕島の報告。なお、トカラ列島中之島の報告 (八木ら, 1983) は大諸隅島のさらに南方にあり図示は不可能

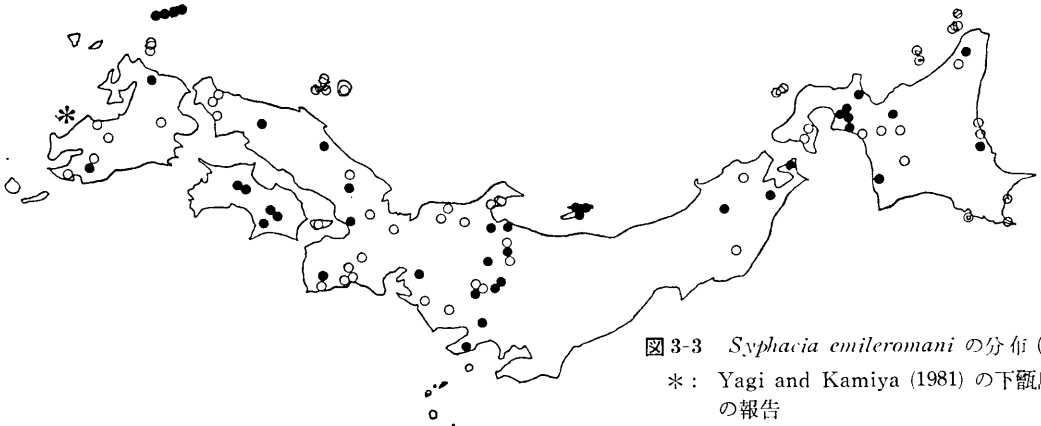


図3-3 *Syphacia emileromani* の分布 (●)

\*: Yagi and Kamiya (1981) の下甕島の報告

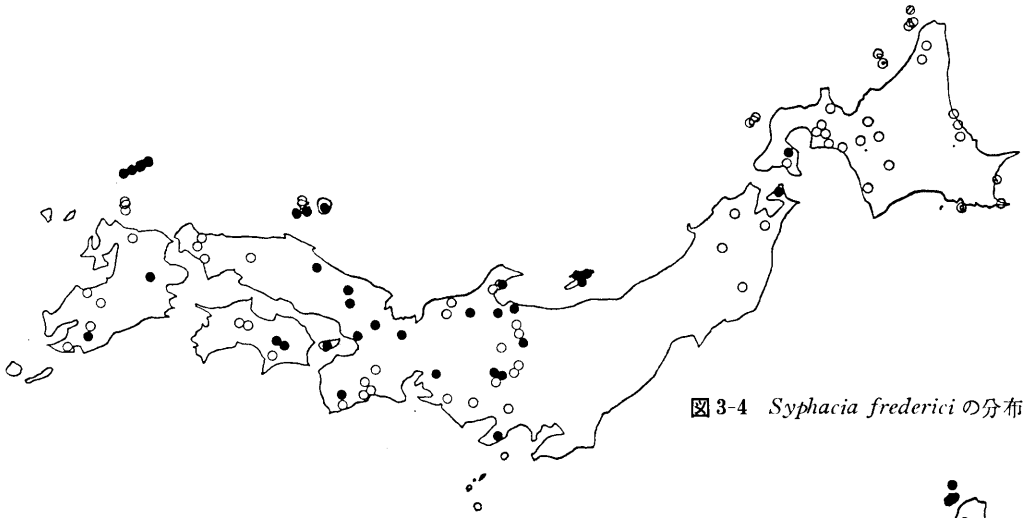


図 3-4 *Syphacia frederici* の分布 (●)

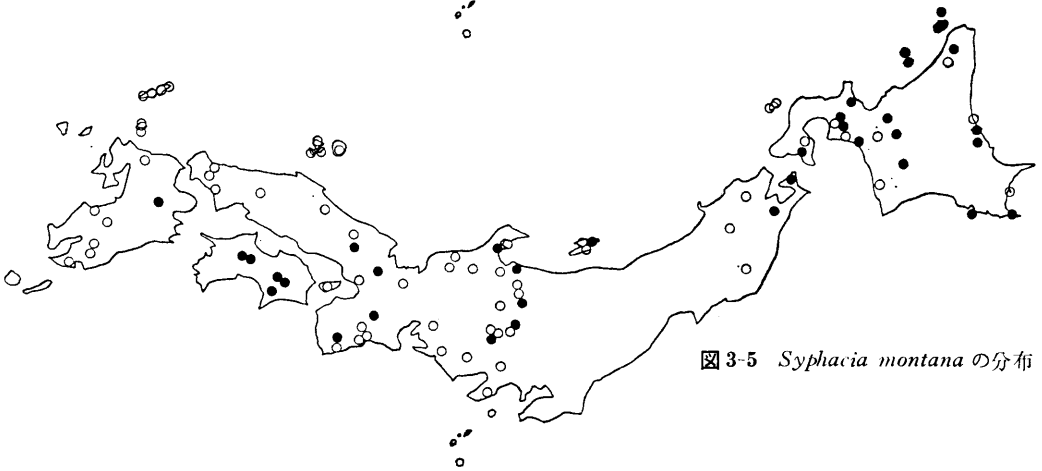


図 3-5 *Syphacia montana* の分布 (●)

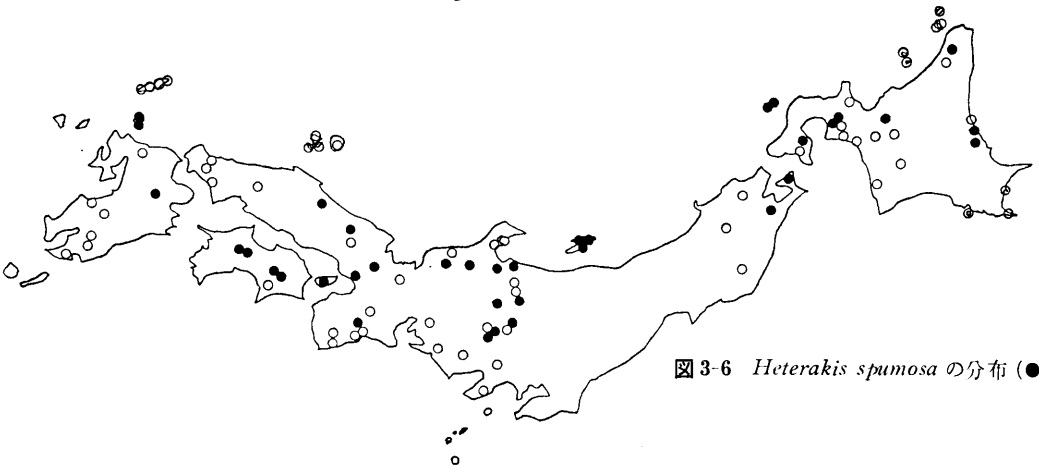


図 3-6 *Heterakis spumosa* の分布 (●)

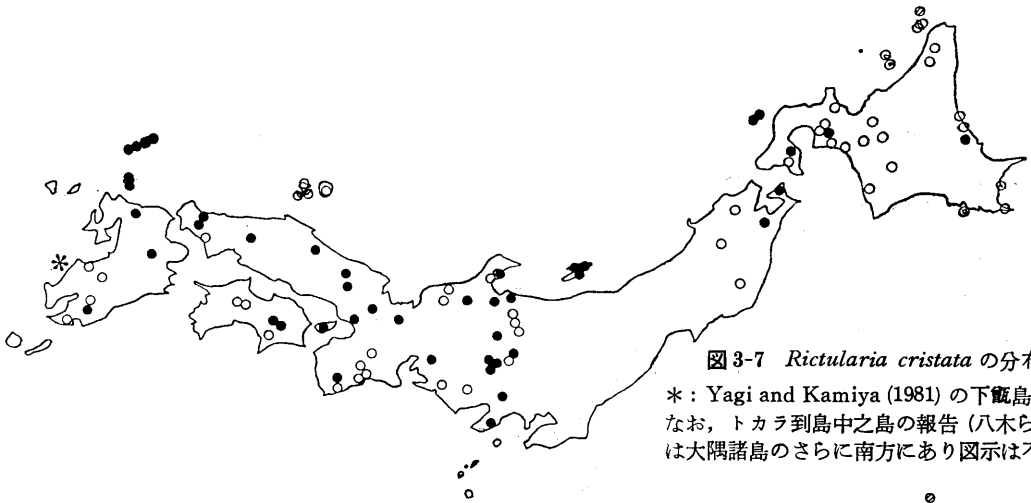


図3-7 *Rictularia cristata* の分布 (●)  
\* : Yagi and Kamiya (1981) の下甌島の報告。  
なお、トカラ到島中之島の報告 (八木ら, 1983)  
は大隅諸島のさらに南方にあり図示は不可能



図3-8 *Trichuris* sp. の分布 (●)

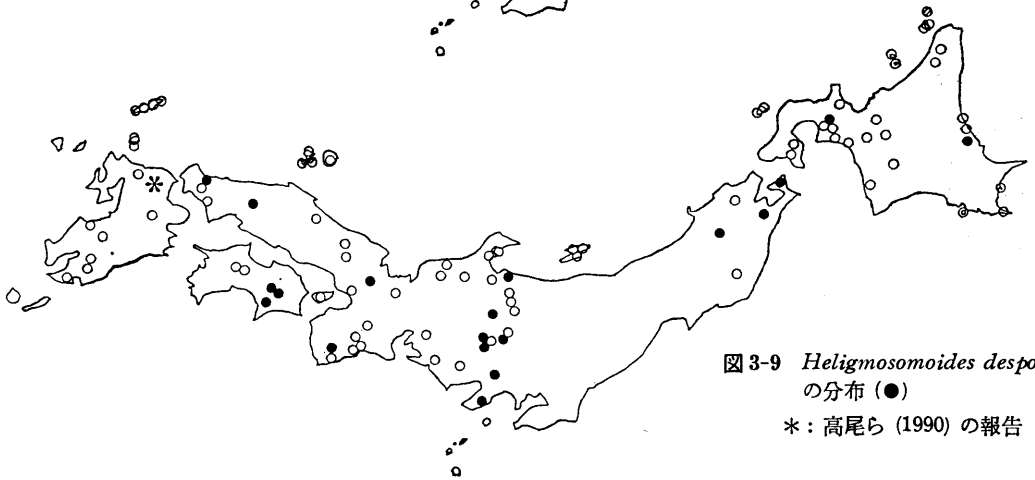


図3-9 *Heligmosomoides desportesi*  
の分布 (●)  
\* : 高尾ら (1990) の報告

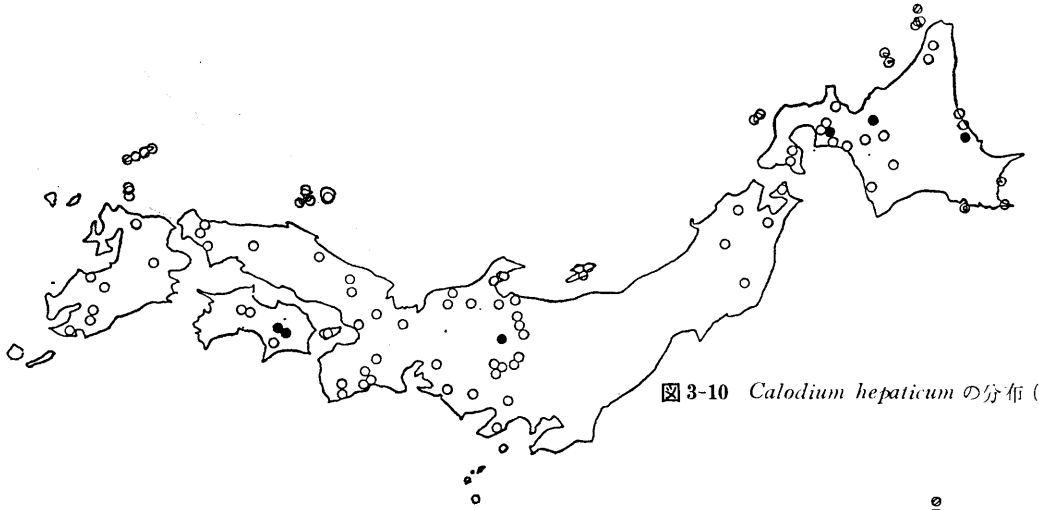


図 3-10 *Calodium hepaticum* の分布 (●)

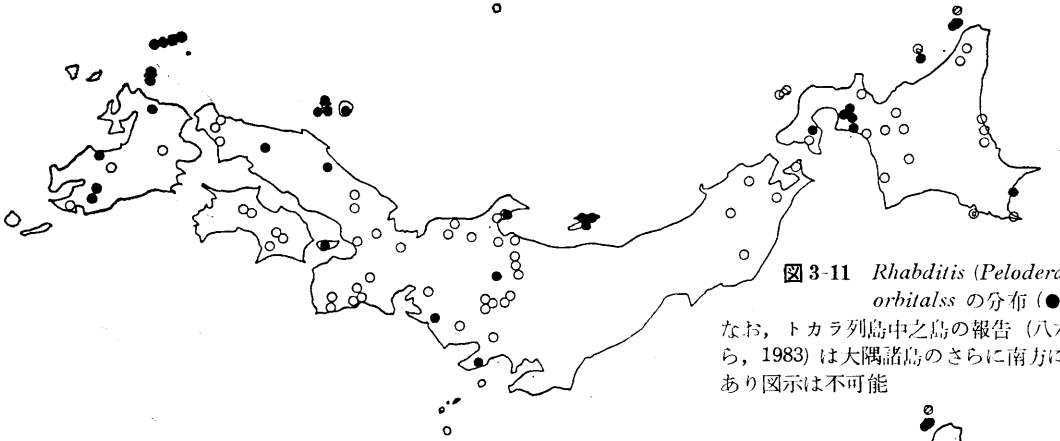


図 3-11 *Rhabditis (Pelodera) orbitalis* の分布 (●)

なお、トカラ列島中之島の報告 (八木ら, 1983) は大隅諸島のさらに南方にあり図示は不可能

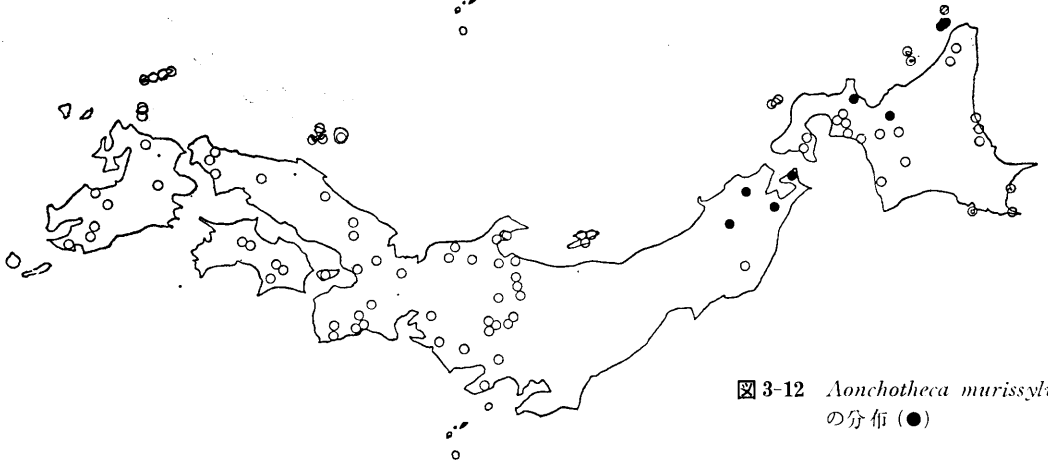


図 3-12 *Aonchotheca murissylvatici* の分布 (●)



図 3-13 *Eucoleus* sp. の分布 (●)

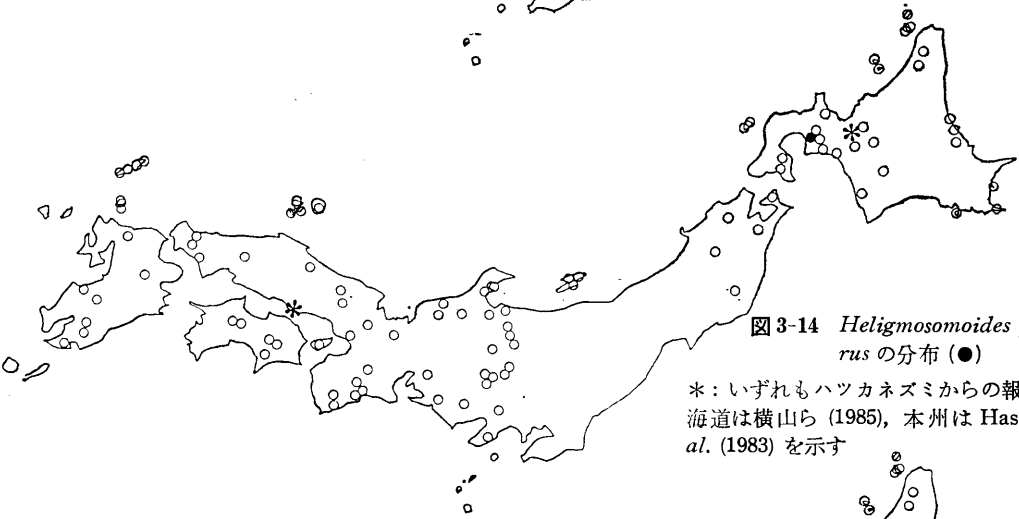


図 3-14 *Heligmosomoides polygyrus* の分布 (●)

\*: いずれもハツカネズミからの報告で、北海道は横山ら (1985), 本州は Hasegawa *et al.* (1983) を示す

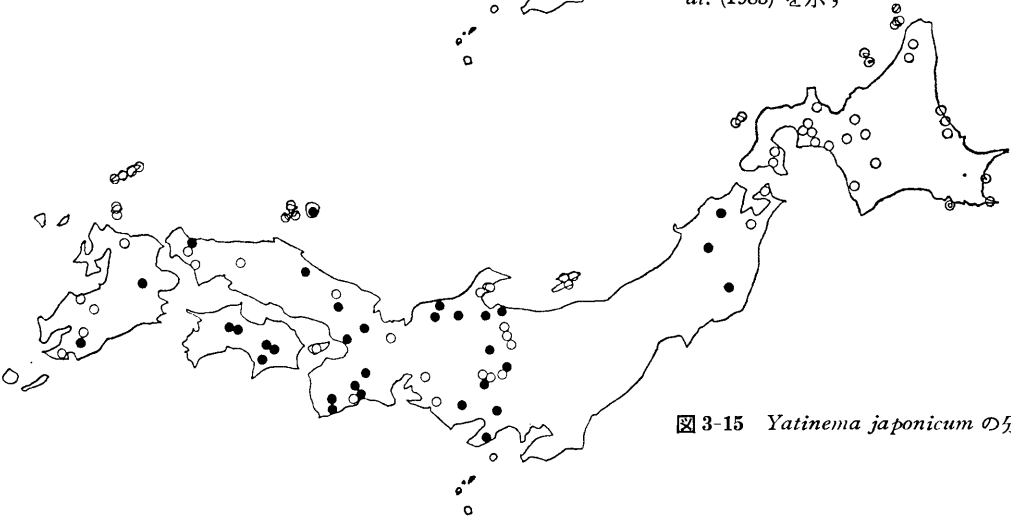


図 3-15 *Yatinema japonicum* の分布 (●)

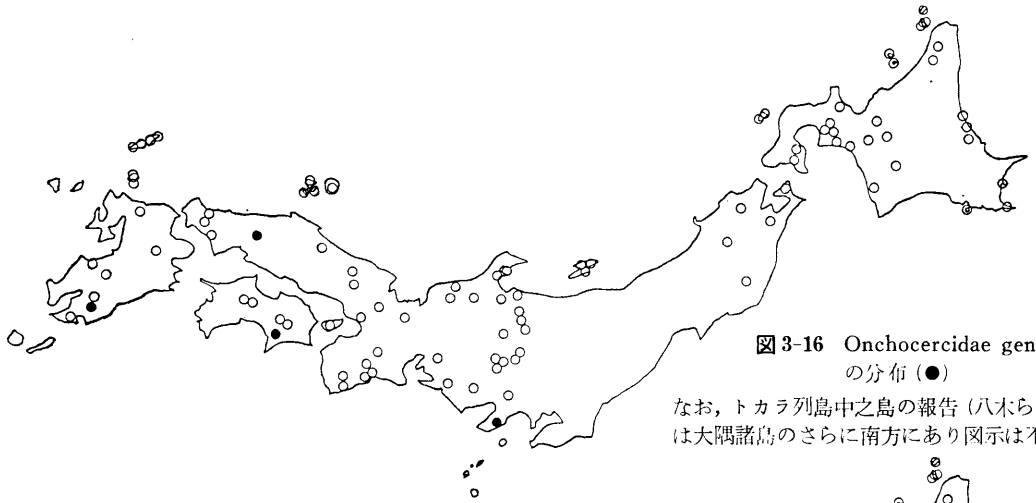


図 3-16 *Onchocercidae* gen. sp. の分布 (●)

なお、トカラ列島中之島の報告 (八木ら, 1983) は大隅諸島のさらに南方にあり図示は不可能

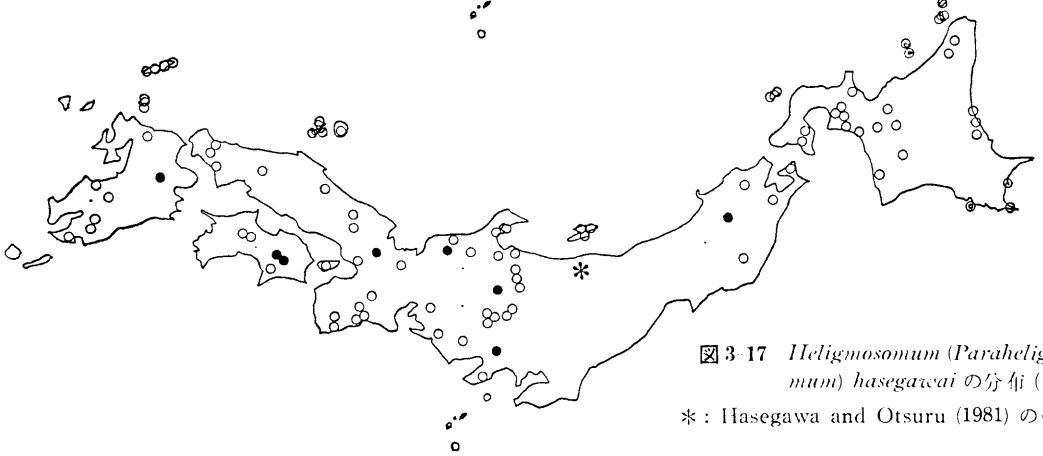


図 3-17 *Heligmosomum (Paraheligmosomum) hasegawai* の分布 (●)

\*: Hasegawa and Otsuru (1981) の報告

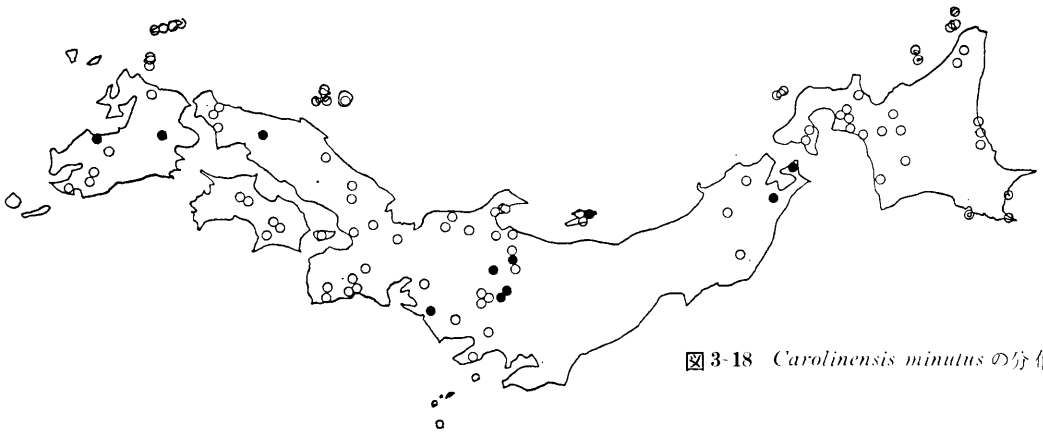


図 3-18 *Carolinensis minutus* の分布 (●)



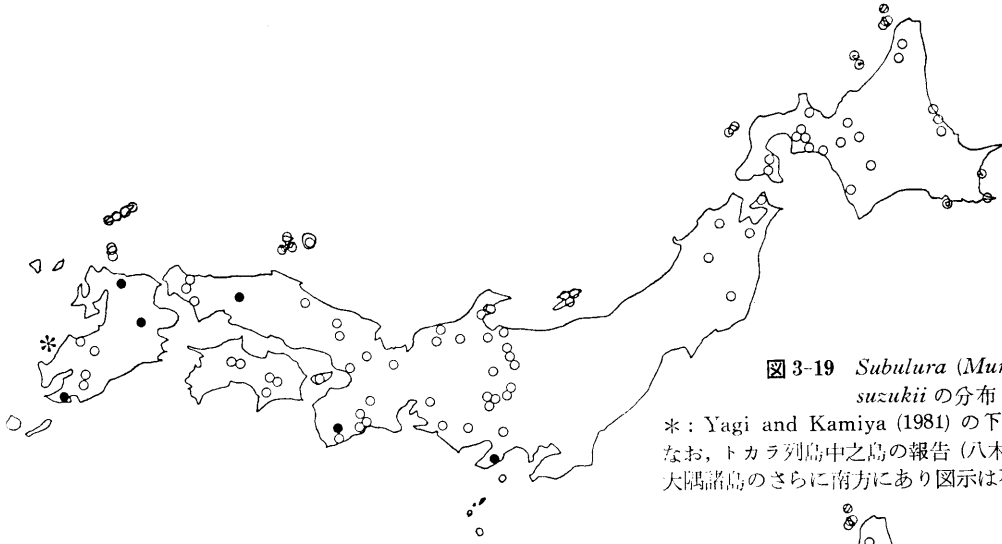


図 3-19 *Subulura (Murisubulura) suzukii* の分布 (●)

\* : Yagi and Kamiya (1981) の下甌島の報告。  
 なお、トカラ列島中之島の報告 (八木ら, 1983) は  
 大隅諸島のさらに南方にあり図示は不可能

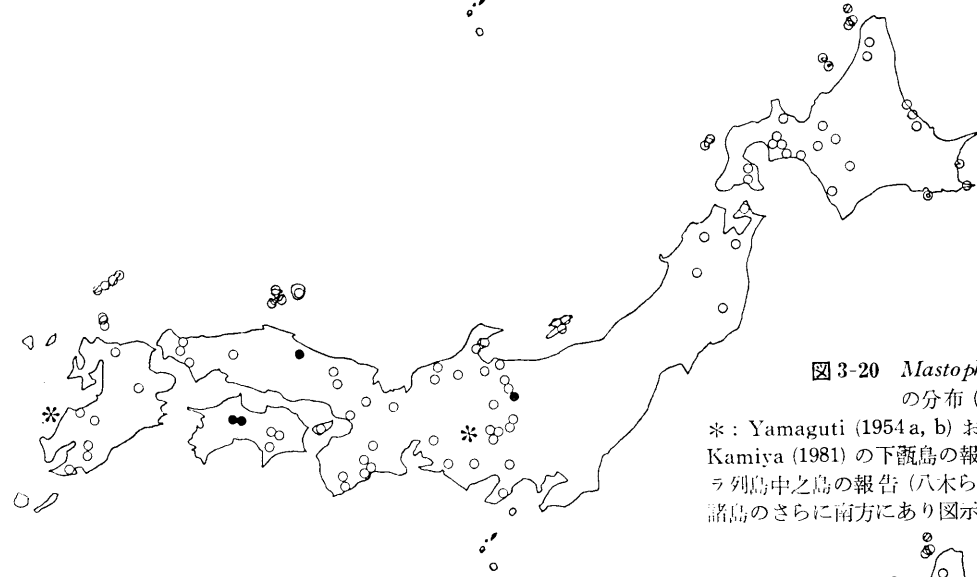


図 3-20 *Mastophorus muris* の分布 (●)

\* : Yamaguti (1954 a, b) および Yagi and  
 Kamiya (1981) の下甌島の報告。なお、トカ  
 ラ列島中之島の報告 (八木ら, 1983) は大隅  
 諸島のさらに南方にあり図示は不可能



図 3-21 *Pseudocapillaria* sp. の分布 (●)

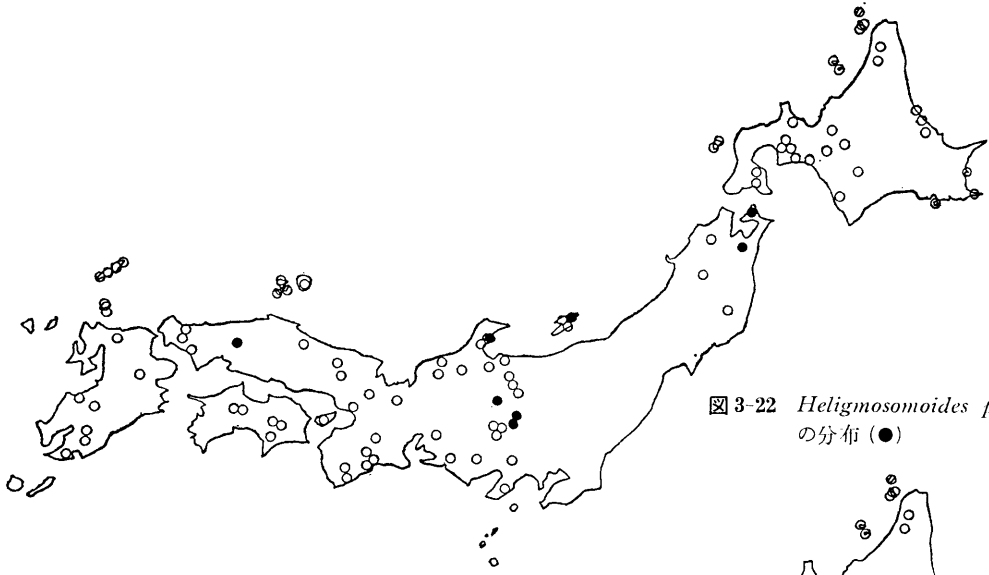


図 3-22 *Heligmosomoides protobullosus* の分布 (●)



図 3-23 *Gongylonema (Gongylonema) neoplasticum* の分布 (●)

なお、トカラ列島中之島の報告 (八木ら, 1983) は大隅諸島のさらに南方にあり図示は不可能

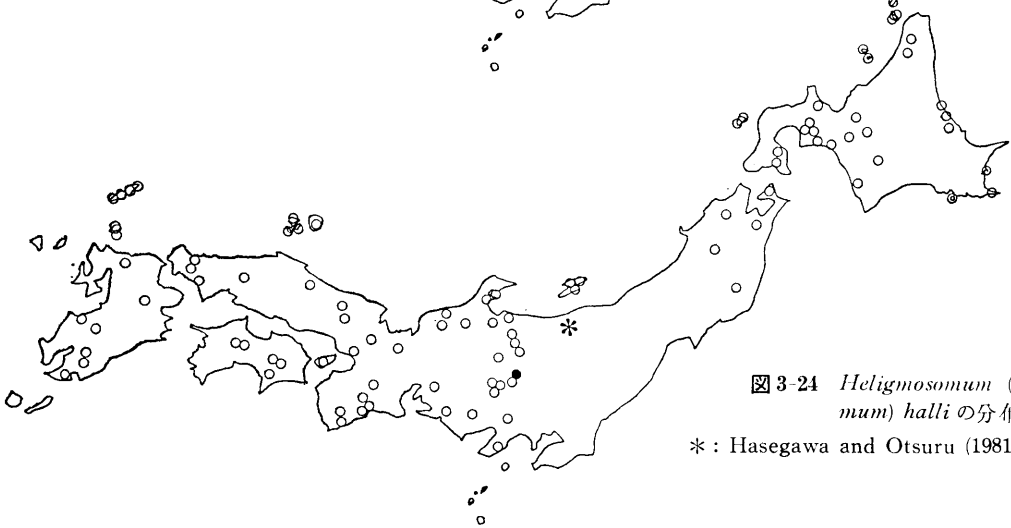


図 3-24 *Heligmosomum (Heligmosomum) halli* の分布 (●)

\* : Hasegawa and Otsuru (1981) の報告

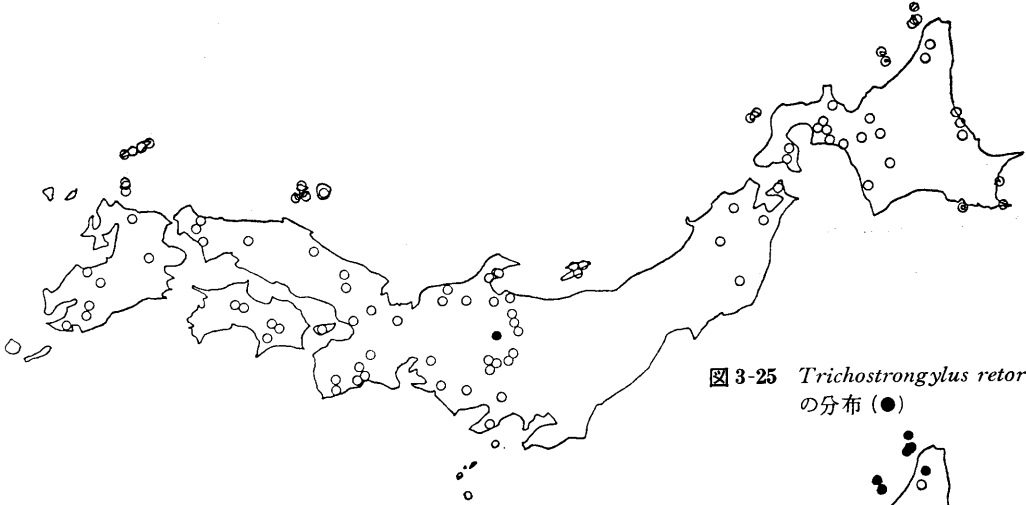


図 3-25 *Trichostrongylus retortaeformis* の分布 (●)



図 3-26 *Heligmosomum (Paraheligmosomum) yamagutii* の分布 (●)



図 3-27 *Mammanidula hokkaidensis* の分布 (●)

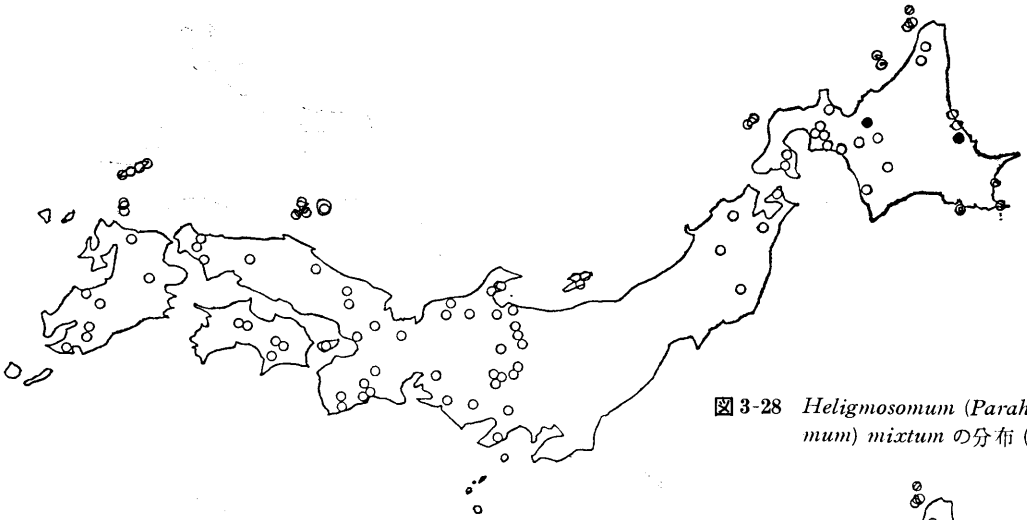


図 3-28 *Heligmosomum (Paraheligmosomum) mixtum* の分布 (●)

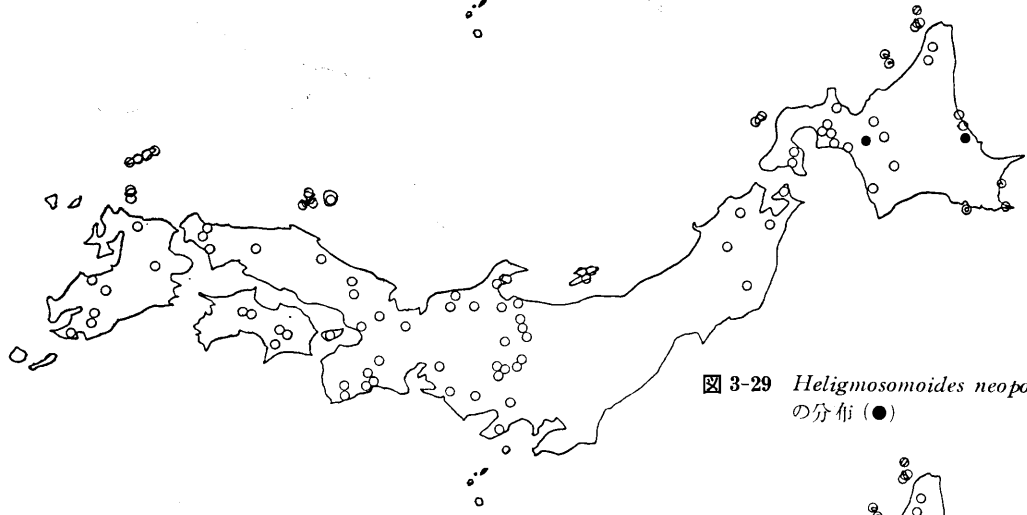


図 3-29 *Heligmosomoides neopolygyrus* の分布 (●)



図 3-30 *Syphacia agraria* の分布 (●)

\*: 浅川ら (1994) の国後島の報告

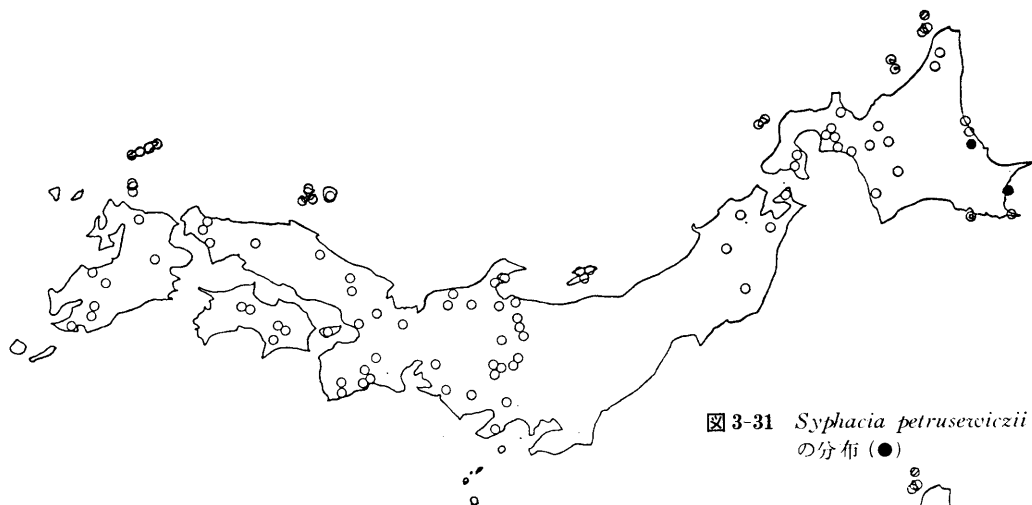


図 3-31 *Syphacia petruszewiczii* の分布 (●)

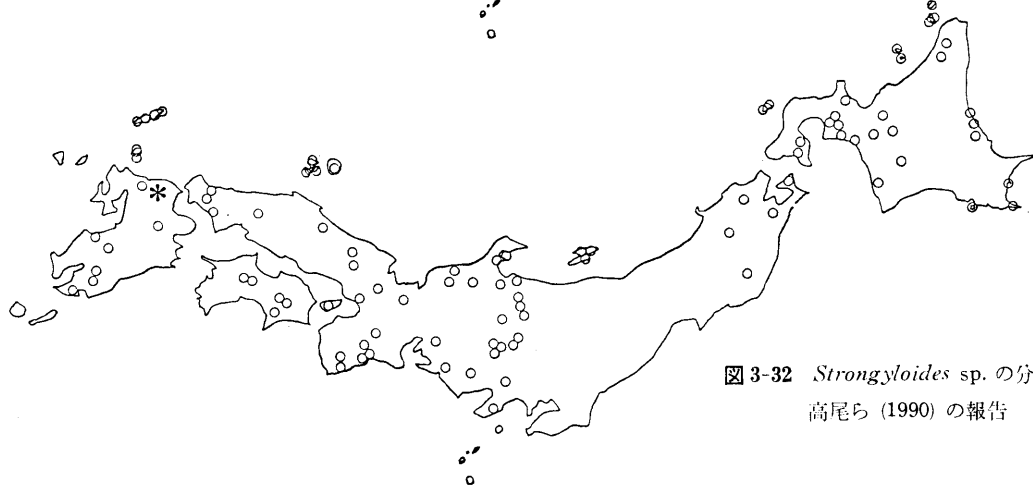


図 3-32 *Strongyloides* sp. の分布 (\*)  
高尾ら (1990) の報告

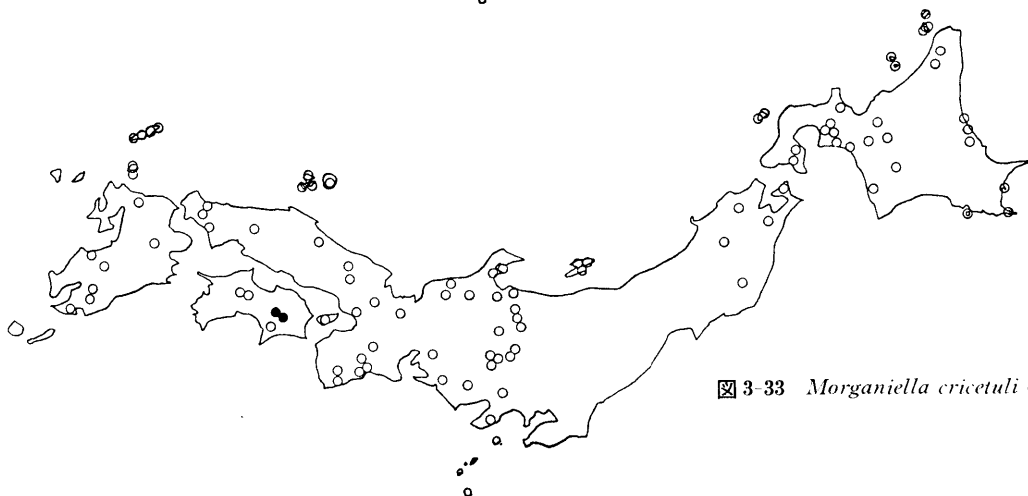


図 3-33 *Morganiella cricetuli* の分布 (●)

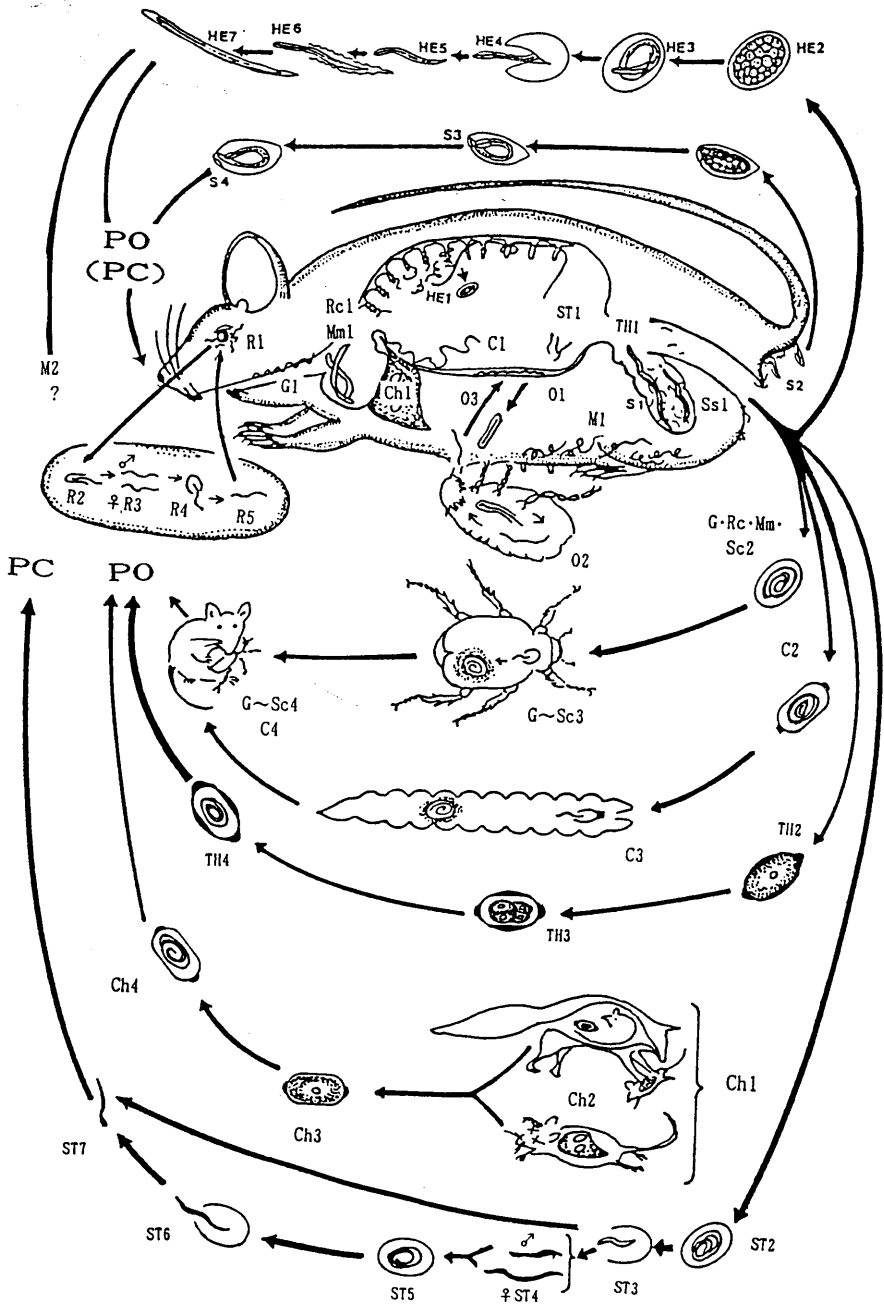


図 3-34 野ネズミ類に寄生する線虫類の生活史概略

説明は Anderson (1992), 図は浅川 (原図)。

なお、各グループの説明は次頁に一括した

## (図3-34の説明)

HE1-7: ヘリグモソーム科およびヘリグモネラ科 (ただし *Mammanidula* 属は除く) の成虫は小腸に寄生し (1), 虫卵は糞と一緒に外界へ出る (2)。幼虫が土壌上で自由生活し (3-6), 感染幼虫が経口 (PO) あるいは経皮 (PC) 感染する (7)

M1と2: *Mammanidula* 属の成虫は乳腺あるいは尿道球腺に寄生し (1), その後の発育は他のヘリグモネラ科同様と予想されるが, 感染様式は不明 (2)

S1-4: 蟻虫科の成虫は盲腸に寄生し (1), 虫卵は肛門周囲に産みつけられる (2)。虫卵内に感染幼虫が形成され経口感染する (3と4)

R1-5: 桿線虫科 *Rhabditis (Pelodera) orbitalis* の第3期幼虫は眼球周囲組織に寄生し (1), 土壌上で第4期から成虫となり交尾 (2と3), 虫卵産出, 第1および2期幼虫の形成が続行する (4と5)

O1-3: オンコセルカ科の成虫は消化管粘膜下組織に寄生し, 第1期幼虫を産出 (1), 体液中の幼虫がノミなどの中間宿主に取り込まれ, 感染幼虫にまで発育する (2)。その感染幼虫がノミにより新しい宿主に伝搬 (様式は経皮感染) される (3)

G・Rc・Mm・Sc1-4: ゴンギロネマ科 (G) は食道粘膜に, リクチュラリア科 (Rc) と旋尾虫科 (Mm) は胃に, スプルラ科 (Sc) は盲・結腸にそれぞれ成虫が寄生し (1), 虫卵は糞と一緒に外界へ出る (2)。その虫卵は昆虫などの中間宿主に取り込まれ, 感染幼虫にまで発育する (3)。この中間宿主が餌として摂取され, (経口的に) 感染が成立する (4)

C1-4: 毛細線虫科 (ただし *Calodium* 属は除く) の成虫は胃あるいは小腸に寄生し (1), 虫卵は糞と一緒に外界へ出る (2)。それら虫卵はミミズなどの中間宿主に取り込まれ, 感染幼虫にまで発育する (3)。その中間宿主を野ネズミ類が餌として摂取し, (経口的に) 感染が成立する (4)

TH1-4: 鞭虫科および盲腸虫科の成虫は盲結腸に寄生し (1), 虫卵は糞と一緒に外界へ出る (2)。虫卵内に感染幼虫が形成され経口感染する (3と4)

Ch1-4: *Calodium* 属の成虫は肝臓に寄生し (1), 虫卵は野ネズミが捕食や共食いされるか, 死亡するなどにより体が分解された後, 外界へ出ることができる (2と3)。そして虫卵内に感染幼虫が形成され新たな宿主に経口感染する (3と4)

ST1-7: 糞線虫科 *Strongyloides* 属の成虫 (寄生世代雌) は小腸に寄生し (1), 虫卵は糞と一緒に外界へ出る (2)。土壌上で第3から4期幼虫を経て, 自由生活世代の雌雄成虫に成長し, 交尾 (3から4), 虫卵を産出する (5)。その虫卵から第1から2期幼虫, そして感染幼虫が形成され, 新たな宿主に経皮感染する (6と7)。しかし温度・湿度などの環境条件によっては, このような自由生活世代の成虫にならず感染が成立する (3→7)

方が同時に働いたもの) の3グループに大別される。

①のグループの線虫類は, ヒトや物の移動・運搬などの人類活動に伴って分布した宿主 (終宿主のみならず中間宿主も含めた) に寄生していたものが, 当該地域の野ネズミ類にも偶然寄生していた種である。一方, ②のグループは当該地域に自然分布した寄生線虫類である。しかし③のグループの線虫類は住家性ネズミ類に寄生するが, 日本列島以外 (主にユーラシア大陸) の野ネズミ類にも寄生することが知られている種である。そのため当該線虫種が日本列島に自然分布したのか, それとも日本列島内で人為的に侵入した住家性ネズミ類から新たに寄生線虫類の感染を受けたのか判断できないグループである。

表3-1のうち, ①のグループにはハツカネズミの持ち込んだ *H. polygyrus* が所属すると思われる (第4章参照)。

②のグループには *H. (P.) yamagutii*, *H. (P.) mixtum*, *H. (P.) hasegawai*, *H. (H.) halli*, *H. protobullosus*, *H. kurilensis*, *H. desportesi*, *H. neopolygyrus*, *H. speciosus*, *M. hokkaidensis*, *Y. japonicum*, *M. crice-*

*tuli*, *C. minutus*, *S. agraria*, *S. emileromani*, *S. frederici*, *S. montana*, *S. petruszewiczii*, *S. (M.) suzukii*, *R. cristata* および *A. murissylvaitei* が所属すると考えられる。さらに *Onchocercidae* gen. sp., *Eucoleus* sp. および *Pseudocapillaria* sp. は, 分類学的に検討する余地が残されているものの, 住家性ネズミ類からこれら線虫類が検出された報告が無いことから, この②のグループに含まれると思われる。

③のグループには, 住家性ネズミ類にも普通に寄生する *H. spumosa*, *M. muris*, *G. (G.) neoplasticum* および *C. hepaticum* が所属する。なお, *M. muris* および *G. (G.) neoplasticum* の分布については, 日本列島へ人為的に侵入・帰化した中間宿主 (ゴキブリ類やゴキムシダマシ類) が感染幼虫を持ち込んだ可能性も考えられる。

*R. (P.) orbitalis* の第3期幼虫はヨーロッパ産住家性ネズミからも検出されているので, 日本列島に入為的に分布した可能性も指摘される。しかし, 日本列島の住家性ネズミ類からこの線虫類幼虫が検出されたという報告は無く, 自然分布の可能性も残されている。しかし, どのネズミ類がこの線虫を日本列島に持ち込んだのかの判定

は難しい。

この他の線虫類としては、本来ウサギ類 (*Lepus* 属あるいは *Oryctolagus* 属) に寄生する *T. retortaeformis* のように日本列島土着のノウサギと共に自然分布したのか、あるいは育飼されたウサギ類と共に人為分布したのか、あるいは不明の種がある。また、*Strongyloides* sp. と *Trichuris* sp. についても、同属の線虫類が住家性ネズミ類に寄生するが、現段階では結論できなかった。

### 第5節 生物地理学的検討のための 指標線虫類

*Eucoleus* sp. が日本列島産固有の野ネズミ類であるアカネズミを好適宿主とする点、また寄生頻度が本島よりも離島で高い点などが指摘された。さらに *A. murisylvatici* の分布域が北海道および本州北部に、一方 *S. (M.) suzukii*, *Onchocercidae* gen. sp. および *Pseudocapillaria* sp. の分布域が本州中部以南にそれぞれ限られる点も興味深い。このようなことから、以上の線虫類の分布についても将来的には生物地理学的に解析する必要があると考えられる。しかし、間接感染型の寄生線虫の地理的分布には、中間宿主の無脊椎動物の分布や生態とも深く関係する。

また、発育に中間宿主を必要としない線虫類のうち、前の項で述べた人為的分布あるいはその可能性のある種も生物地理学的検討から除外した。

本論文ではヘリグモソームム科、ヘリグモネラ科および蟻虫科に所属する線虫類の多くが生物地理学的検討の対象として望ましいと判断された。理由は直接発育型線虫類であること、これらの生物地理や系統分類の基本的な情報が他グループに比べ整理されていること<sup>57,61,62,90,144</sup>、世界的にも野ネズミ類の種から属、一部科レベルで特異的に寄生していることである。以上から、これら3科の寄生線虫を、この論文では生物地理学上の「指標線虫類」と総称した。

なお、ここで指標線虫類を複数のグループにしたのは、「ある特定の一群の生物だけを材料にして考えると、材料の特殊性に引きずられ誤った結論を出す危険性がある。系統の所属も生活様式も全然異なった複数の生物群を材料にすれば、思考や論理の誤りに気がつき易く軌道修正も出来る」と述べ、日本列島産昆蟲相の生物地理学的解析をおこなった日浦<sup>89</sup> に従ったからである。

### 第6節 指標線虫類の分布類型の解析 類型の統合

そこで先に列挙した分布類型の内、人為的に分布した

と考えられる *H. polygyrus* を除く指標線虫類18種の類型は次のようになる。

- ① 北海道・本州・四国・九州・離島型: *H. kurilensis*, *H. speciosus*, *S. emileromani*, *S. frederici*, *S. montana*
- ② 北海道・本州・四国・九州型: *H. desportesi*
- ⑦ 本州・四国・九州・離島型: *Y. japonicum*
- ⑧ 本州・四国・九州型: *H. (P.) hesegarwai*
- ⑨ 本州・九州型: *C. minutus*
- ⑪ 本州・離島型: *H. protobullosus*
- ⑫ 本州型: *H. (H.) halli*
- ⑬ 北海道・離島型: *H. (P.) yamagutii*, *M. hokkaidensis*
- ⑭ 北海道型: *H. (P.) mixtum*, *H. neopolygyrus*, *S. agraria*, *S. petruszewiczi*
- ⑯ 四国型: *M. cricetuli*

この線虫類の分布を通観すると、北海道から九州まで分布する①と②の種群(「全日本列島グループ」と称する)、本州陸塊に分布する⑦から⑨、⑪、⑫および⑬の種群(「本州陸塊グループ」と称する)および北海道に分布する③および④の種群(「北海道グループ」と称する)の3グループに分けらる。

それぞれのグループの成立した経緯は、日本列島の地史、特に海峡形成史と密接に関連すると考えられる。

現在の日本列島とその周辺の地質的構造はかなり古い時期に既に形成されおり、その地形には海水が満たされていた。しかし、更新世(163万~1万年前)、特に中期以降の間、約10万年ごとに氷期が襲い、南極大陸、ユーラシア大陸および北米大陸などの表面には大規模な氷床が発達した<sup>44,129</sup>。そのために大量の水が氷床として大陸に凝固し(図4-29)、海水面が著しく低下したことが知られている。このような現象を海退と称するが、この規模は氷期によって異なる。たとえば、今から6万年から1万年前にあったヴェルム氷期(=最終氷期)では、現在より80ないし100m程度の海面低下があったと考えられている。氷期が終わり間氷期に向かうにつれ、気温が上昇し徐々に氷床が溶け、海水面も上昇する。これを海進と称するが、この現象により、陸地の一部が海中に没するか離島として残る。なお、氷期に陸化した陸地で、現在の本島と離島との連結地形を、陸橋と称する。

現在は間氷期に相当し、このような経緯で生じた離島(ただし海洋島は除く)が日本列島周囲に多数存在する。大嶋<sup>135,136</sup>は、中期更新世最後の氷期であるリス氷期(開始の絶対年代は不明だが約13万年前に終了)と後期更新世最後のヴェルム氷期の前後に成立した日本列島周



辺の海峡の成立について推定している。

まず、今から20万年前以前の中期更新世あるいはそれ以前のいずれかの時期に、宮古水道、佐渡海峡および奥尻海峡が形成され、それぞれ沖繩本島と宮古島、北海道一本州陸塊（現在の本州、四国および九州が地続きになった地域）の連なった陸地と佐渡島、奥尻島が分断された。これら宮古島、佐渡島および奥尻島の成立には海進・海退現象のみならず、プレートテクトニクスによる構造運動が大きく影響していると想定されており、絶対年代の算出は不可能であるが（赤松、私信）、佐渡島については約1500万年、奥尻島については200万年に島嶼化したという説もある<sup>72)</sup>。

次いでリヌーヴェルム間氷期の約13万～10万年前に朝鮮海峡、津軽海峡、大隅海峡および対馬海峡が形成され、ユーラシア大陸と本州陸塊、本州陸塊と北海道、本州陸塊と種子島・屋久島の陸塊、本州陸塊と対馬とがそれぞれ分断された。やがてヴェルム氷期になり海退が起きたが、これらの海峡の幅は非常に狭くなることはあっても、再び陸続きになることはなかった。

ヴェルム氷期の終了近くの約1万6000年前に隠岐海峡と済州海峡が形成され、それぞれ本州陸塊と隠岐諸島の陸塊および朝鮮半島と済州島とが分断された。次いで約1万2000年～1万年前の間に宗谷海峡、鳴門海峡、宍道水道および種子島海峡が形成され、北海道とサハリン、礼文島、大売島、焼尻島および大黒島の各離島群、本州陸塊と淡路島、本州陸塊と宅岐、種子島と屋久島とがそれぞれ分断された<sup>130,136)</sup>。

ヴェルム氷期が終了し、完新世の始まった約8500～5000年前に、五島灘、備讃瀬戸および関門海峡が形成され、本州陸塊が五島列島、本州、四国および九州に分断された。またこの時期に利尻島、国後島および能登島なども分断されたと思われる。

以上のように、佐渡島や奥尻島など一部歴史の古い離島を除く離島群は、近接した各々の本島と地史的に最近まで陸橋でつながっていた。また、ヴェルム氷期の終了した約1万年前まで本州・四国・九州の本州陸塊は一続きの陸地であり、北海道はユーラシア大陸からサハリンまでの一続きの陸地であった（図4-43）。

## 第7節 指標線虫類の分布類型の解析— 北海道グループ

北海道では、*H. (P.) yamaguii* はエゾヤチネズミおよびムクゲネズミに、また *H. (P.) mixtum* と *S. petruszewiczii* はミカドネズミに、さらに *H. neopolygyrus* はハントウアカネズミにそれぞれ特異的に寄生する。し

かし *H. (P.) yamaguii* はエゾヤチネズミの直接の祖先型であるタイリクヤチネズミ *Clethrionomys rufocanus rufocanus* に、また *H. (P.) mixtum* と *S. petruszewiczii* はミカドネズミの直接の祖先型であるヒメヤチネズミ *C. rutilus rutilus* とヨーロッパヤチネズミ *C. glareolus* にも寄生する。さらに *H. neopolygyrus* はユーラシア大陸のハントウアカネズミとセズジネズミ *Apodemus agrarius* に寄生する。北海道にはヨーロッパヤチネズミやセズジネズミは分布しないので、前記の線虫類はヴェルム氷期にユーラシア大陸からサハリンにかけ出現した北の陸橋（図3-35）（以下、陸橋の位置はこの図を参照）から北海道に侵入したタイリクヤチネズミ、ヒメヤチネズミおよびハントウアカネズミにより持ち込まれたと考えられる。

*S. agraria* は、ユーラシア大陸と北海道産ハントウアカネズミおよびユーラシア大陸産セズジネズミにも寄生するが<sup>80)</sup>、北海道本島中央部から東部、国後島にかけて分布するアカネズミにも寄生する<sup>27)</sup>。しかし、黒松内低地帯以南の日本列島に産するアカネズミには *S. agraria* の寄生が認められないことから、この線虫も朝鮮半島あるいはより南の陸橋を渡ったアカネズミではなく、北の陸橋を渡ったハントウアカネズミが北海道に持ち込んだ可能性が高い。

*M. hokkaidensis* の宿主域は広く、ヤチネズミ属とアカネズミ属の齧歯目の他、トガリネズミ科動物にも寄生する<sup>133)</sup>。また、*Mammanidula* 属は東南アジアおよびオーストラリアなどにも広く分布するので<sup>134)</sup>、もし、中央あるいはより南方ルートを渡った動物が *M. hokkaidensis* の祖先型を持ち込んだとするならば、暖かい本州以南に分布しているはずである。しかし、実際には津軽海峡以南には分布しないので、*M. hokkaidensis* も津軽海峡が既に開口していたヴェルム氷期にトガリネズミ科ヤチネズミ属と一緒に北の陸橋から渡来した可能性が高い。その傍証の一つとしては、サハリン産タイリクヤチネズミからの *Mammanidula mammoivatae* の発見<sup>127)</sup> が挙げられる。なお、北海道のアカネズミとヒメネズミにおける *M. hokkaidensis* の寄生は、北海道とサハリンが海峡により分断された後、生じた現象と推定される。また *M. hokkaidensis* が北海道内で種分化したのではなく、ユーラシア大陸東部にも分布している可能性もあり詳しい調査が必要である。

以上のように、*M. hokkaidensis* を除く北海道グループの線虫はユーラシア大陸でも発見されている。それは、北海道グループはヴェルム氷期の水深の浅い間宮および宗谷海峡に出現した北の陸橋を通過したが、この氷期に

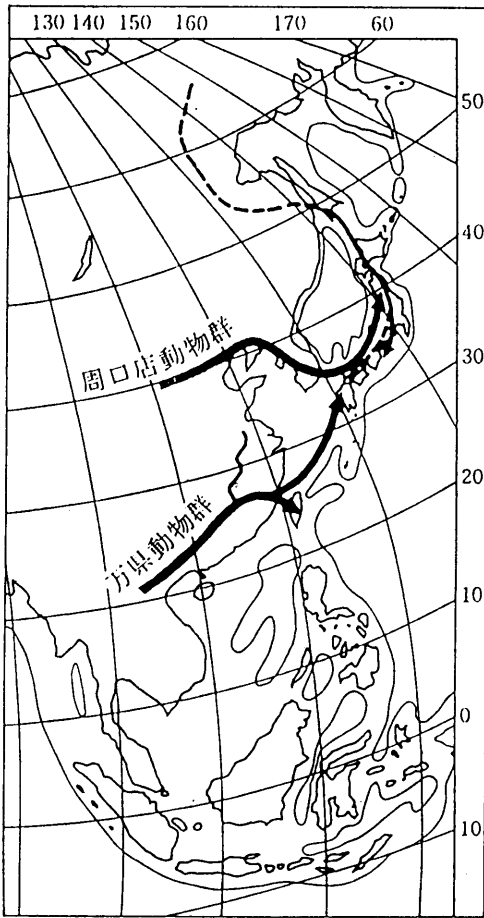


図 3-35 中期更新世における日本の哺乳動物群の由来 (湊・井尻, 1976)

は陸化しなかった津軽海峡を南下できなかったためと結論できる。そして、約1万年程度の北海道本島とその離島とが地理的に隔離された期間では、ヤチネズミ属と指標線虫類の宿主一寄生体関係と線虫類の種に変化をもたらさないと結論されたが、ハントウアカネズミのもたらした *S. agraria* については、北海道産アカネズミに宿主転換しつつあると推定された。

#### 第8節 指標線虫類の分類型の解析— 本州陸塊グループ

*Y. japonicum* および *H. (P.) hasegawai* の分布域は、その特異的な宿主であるヤチネズミとスミスネズミの分布域に重なると考えられる。特に *Y. japonicum* は隠岐諸島の鳥後産スミスネズミにも寄生が認められたので、約1万年程度の本州とその離島とが地理的に隔離さ

れた期間では、スミスネズミとこの線虫の宿主一寄生体関係と線虫類の種に変化をもたらさないと結論された。また *H. (H.) halli*, *H. protobullosus* および *C. minutus* も日本列島ではハタネズミにしか寄生しないので、これら線虫類の分布域もハタネズミの分布域と重なると考えられる。これらハタネズミ亜科動物の祖先型は、対馬および朝鮮海峡の経由の中央ルートあるいはより南方ルートの陸橋を、リス氷期あるいはこれ以前に渡ったことは確かである。おそらくこれらに寄生する線虫類も同じ経緯で渡来したと考えられる。

特に *H. protobullosus* と *C. minutus* は佐渡島産ハタネズミにも寄生するので、ハタネズミとこれら線虫類との宿主一寄生体関係の起源も20万年以前に遡ると考えられた。しかし、この時期には本州陸塊と北海道は陸橋で連結していたので、これら本州陸塊のハタネズミ亜科動物(特にハタネズミ)が津軽海峡を北上しなかった理由は不明である。さらに不思議なことに、四国におけるハタネズミの不在についても明確に説明されていない<sup>100)</sup>。いずれにしても、これらハタネズミを固有の宿主とする線虫類は、現在の津軽海峡を越えて分布していない。

Asakawa *et al.*<sup>16)</sup> が指摘したように、*M. cricetuli* の徳島県剣山産スミスネズミにおける寄生は偶発的な可能性が高い。それでは本来の宿主は何かということが問題になる。まず、この線虫は中国産パラブキヌゲネズミから検出されているので、キヌゲネズミ亜科動物を本来の宿主とする考え方がある。本州・山口県の中期更新世中盤(約50万年前)の地層から、*Cricetulus* sp. の化石が出土しているので<sup>103)</sup>(図4-31)、かつて日本列島にキヌゲネズミ亜科動物がいたことは確かである。しかし、完新世(=現世)の四国を含む日本列島には自然分布していない。また、飼育されていたハムスターが逃げだし、剣山周辺で野生化していることも認められない<sup>3)</sup>。このように、*M. cricetuli* の四国における分布は現段階では明確に説明できない。

*H. (H.) halli*, *C. minutum* および *M. cricetuli* はユーラシア大陸に分布するが<sup>156,175)</sup>, *Y. japonicum*, *H. (P.) hasegawai* および *H. protobullosus* はユーラシア大陸では未発見である。特にピロードネズミ属に寄生する *Y. japonicum* と *H. (P.) hasegawai* は、日本列島の固有種である可能性が高い。すなわち、本州陸塊産グループは、北海道グループと異なり日本列島固有種が多く存在することが特徴である。

### 第9節 指標線虫類の分布類型の解析— 全日本列島グループ

北海道と本州陸塊のハタネズミ亜科に寄生する *S. montana* は、ユーラシア大陸産ハタネズミ亜科動物からも検出されていることから<sup>80)</sup>、現生ハタネズミ亜科の共通の祖先型が出現した頃から、この線虫種は既に寄生していたと思われる。そして *S. montana* は異なった氷期に、北の陸橋と中央および南の陸橋をそれぞれ別々に經由して日本列島へ侵入したと考えられる。

この *S. montana* を除けば、日本列島全域に分布する線虫類は、*H. kurilensis*, *H. speciosus*, *S. emileromani*, *S. frederici* および *H. desportesi* で、いずれもアカネズミ属、特にアカネズミあるいはヒメネズミを好適宿主とする。また *S. frederici* を除く4種が日本列島産固有種である。

ユーラシア大陸東部産アカネズミ属から報告されているヘリグモソームム科とヘリグモネラ科は、アカネズミとヒメネズミから報告されている両科線虫類とは、直接的な系統分類学的類縁関係が類推できないほど特殊化している<sup>35)</sup>。また、アカネズミとヒメネズミが北海道から本州陸塊および多くの離島に分布するのは、これらアカネズミ属が前述のハタネズミ亜科動物やハントウアカネズミの分布したはるか前に日本列島に分布を遂げていた可能性が高い。その根拠は、化石からの古生物学<sup>103)</sup> (図4-31) およびリボソームDNA解析からの分子生物学<sup>158,159)</sup> の領域からそれぞれ提出されている。

このような宿主の起源の古さは、*H. kurilensis* (北限が北海道本島および国後島、南限が九州)、*H. speciosus* (北限が北海道本島および国後島、南限がトカラ列島中之島)、*S. emileromani* および *H. desportesi* (北限が北海道本島、南限が九州本島) の分布域にも影響を与えたと思われる。

*H. desportesi* を除けば、これら線虫類は佐渡島などでも検出されており、アカネズミ属とこれら線虫類との宿主一寄生体関係の起源は20万年以前に遡ると考えられた。しかし、トカラ列島中之島、下甕島および対馬のように *H. kurilensis* が分布しない離島や利尻島および奥尻島のように *H. kurilensis* と *H. speciosus* の両種が分布しない離島がある<sup>22,34,37,170,171)</sup>。これら離島における寄生線虫類の不在は、同時期の本島における寄生状況と各離島の成立時期を考慮した場合、それぞれの離島で *H. kurilensis* あるいは *H. speciosus* は絶滅したと思われる。これら線虫類のように幼虫期を地上で自由生活する直接発育型線虫類 (第3節参照) の絶滅としては、従

来、その土地の土壤の乾燥化などが想定されてきた<sup>105,117)</sup>。しかし、同一地域他の野ネズミ類にも直接発育型線虫類が寄生しており (第7および8節参照)、線虫類の環境への不適合性では説明できなかった<sup>34)</sup>。*Heligmosomoides* 属は宿主個体群の大きさが非常に小さくなった場合、局所的な絶滅が起こることが知られている<sup>122)</sup>。おそらく、離島における絶滅は地理的に隔離された環境における宿主個体数の著しい変動の繰り返しにより生じたと考えられた<sup>34)</sup>。さらに、この現象は離島の局所的な宿主個体群 (デーム) の数と隔離期間とが密接に関連すると思われるが、*H. speciosus* の絶滅の問題も含め、より詳細な機序の研究は今後の課題とされた。

アカネズミは本州中央部の富山と浜松を結ぶ線 (以下、富山—浜松線) で染色体数が異なる2つの個体群から形成されている<sup>167,168)</sup> (図2-8)。しかし、これら個体群の境界線東西で寄生線虫相の比較をしたところ<sup>15)</sup>、この境界線は指標線虫類の分布境界として有意性を持たないことが判明した。このことはアカネズミの染色体の核型進化が起きる前に、既にアカネズミとこれら指標線虫類との宿主一寄生体関係が成立していたことを示唆する。

以上のように、全日本列島グループのうちアカネズミ属の線虫類では、離島における絶滅のためその分布境界線が宿主の分布域とは必ずしも重ならない点が特徴である。また、宿主一寄生体関係が非常に古い時代に遡ると考えられるので、ユーラシア大陸産アカネズミ属の指標線虫類と系統性が異なるものが多いと結論された。

### 第10節 指標線虫類の分布境界における 既存の生物地理学的境界線の有意性

日本列島産生物種の構成は各地で差異が見られ、多くの場合、日本列島周辺のいくつかの海峡が分布境界線として提唱されている<sup>94,172)</sup> (図3-36)。この中で、今回特に重要なものは津軽海峡上のブラキストン線である。ブラキストン線は1880年代に、T. W. Blakiston と H. Pryer が鳥類の分布から提唱したものであるが、この境界線はハタネズミ亜科動物あるいはハントウアカネズミのような哺乳類の分布でも有意性が認められている<sup>2,108)</sup> (図2-2から2-7および2-10)。

また、以上のように指標線虫類の分布では北海道グループと本州陸塊グループとがブラキストン線に有意性を持つことが判明した。一方、全日本列島グループは同線に有意性を持たないことが分かった。ブラキストン線に有意性を持つものは、リス氷期あるいはヴェルム氷期など地史的に新しい時期に渡来したと考えられる線虫類が



図 3-36 日本列島の生物地理学上の境界線

多い。しかし、この線に分布境界としての有意性を持たないアカネズミとヒメネズミの指標線虫類は、これより非常に古い時期に渡来したか、あるいは日本列島侵入後に絶滅したなどのため明確な境界線が提唱できないと考えられた。

第 11 節 小 括

日本列島産野ネズミ類の寄生虫相を解明するために日本列島全域で採集された野ネズミ類を検査したところ、

32種の線虫類が検出された。これら線虫類の地理的分布境界の成立について考察するために、野ネズミ類に特異的に寄生する直接発育型線虫類のヘリグモソウム科、ヘリグモネラ科および嚙虫科に所属する線虫類を中心に、いくつかの分布類型に分け解析した。

その結果、プラキストン線に有意性を持つものは主に地史的に新しい時期に渡来したと考えられる線虫類であった。しかし、有意性を持たない線虫類は非常に古い時期に渡来したかあるいは絶滅により明確な境界線が提唱

できない種と思われた。このように、対象とする線虫類によって分布境界線が異なることが判明した。

## 第4章 野ネズミ類に寄生するヘリグモソームム科線虫の系統分類、生物地理および宿主—寄生体関係の由来と変遷

### 第1節 はじめに

前章では、日本列島産野ネズミ類の寄生線虫相を生物地理学的に解析する対象の線虫類のグループとして、ヘリグモソームム科、ヘリグモネラ科および蛭虫科が適当であると述べた。これらのうち、日本列島産野ネズミ類に寄生する蛭虫類は *Syphacia* 属5種が検出されたが(第3章参照)、ヤチネズミ属とピロードネズミ属に寄生する *S. montana* はユーラシア大陸に分布し宿主域も広い。また、これらの中で日本列島産固有種は *S. emile-romani* だけで生物地理学的な特殊性にやや欠けると思われる。

ヘリグモネラ科線虫については、アカネズミ属に寄生する *Heligmonoides speciosus* やピロードネズミ属に寄生する *Yatinema japonicum* などはいずれも日本列島固有種である。ところがユーラシア大陸および北米大陸産ハタネズミ亜科に寄生するヘリグモネラ科線虫の分類学的検討は、他のグループの哺乳類に寄生する線虫類と比べた場合、完成度が低く、知見の蓄積を待つ必要がある。さらに、ユーラシア大陸中央部からヨーロッパ、北アフリカに到る地域では、アカネズミ属から固有のヘリグモネラ科線虫が発見されていない。この不在の意味について解析すること自体、非常に興味深いテーマではあるが、現時点では生物地理学的な解析は困難と予想される。

以上より、今回はヘリグモソームム科に所属する *Heligmosomoides* 属および *Heligmosomum* 属に着目し、生物地理学的考察を展開した。

ところで、ある島嶼に固有とされる生物種の数、その面積や隔離期間などに関する場合がある<sup>115)</sup>。しかし、日本列島産ヘリグモソームム科線虫の多様性については、このような側面からの説明は困難である。たとえば本州(面積230,455 km<sup>2</sup>)にいるヘリグモソームム科線虫7種のうち4種は、現在までのところ日本列島以外では未発見の固有種である。一方、日本列島と同様に旧北区の島嶼地域である大ブリテン島(229,870 km<sup>2</sup>)のヘリグモソームム科線虫は、いずれもヨーロッパ半島と同じ種類である。今日の四国と九州を含んでいた本州陸塊が最

終的にユーラシア大陸から離れた時期は、朝鮮海峡および津軽海峡が成立した13万年から10万年前であるとされている<sup>136)</sup>。しかし、この程度の隔離期間で、本州のヘリグモソームム科線虫に限り急激な種分化が進行したとは考えられない。なぜならば本州陸塊より先に島嶼化した佐渡島<sup>72,136)</sup>の *Heligmosomoides* 属2種は、いずれも本州と同種であったからである。

一方、ハタネズミ亜科とヘリグモソームム科線虫とは密接な宿主—寄生体関係にあると想定されているにもかかわらず<sup>54)</sup>、ハタネズミを除く日本列島土着のハタネズミ亜科、すなわちエゾヤチネズミ、ミカドネズミ、ムクゲネズミ、ヤチネズミおよびスミスネズミには *Heligmosomoides* 属の固有種が認められなかった(第3章参照)。この一見相反する日本列島産ヘリグモソームム科線虫のファウナについて、どのような説明を用意すべきであろうか。

現在のまでと、この疑問に対し満足のいく解答は得ていないが、疑問を模索する前段階で必要な情報、たとえば野ネズミ類に寄生するヘリグモソームム科線虫の分布および系統分類、宿主の生物地理学および古生物学的知見および日本列島の地史などは整理されつつある。よって、この章ではこれら情報について細部を点検・整理した後、この疑問の糸口を探ることとした。

### 第2節 分類学的な位置と代表的な種

*Heligmosomoides* Hall, 1916 属は、円虫目 Strongylida、毛様線虫上科 Trichostrongyloidea のヘリグモソームム科 Heligmosomidae に配され、これまでに約30種が報告されている。また *Heligmosomum* Railliet et Henry, 1909 属もヘリグモソームム科に所属し、11種が報告されている(表4-1および4-2参照)。

*Heligmosomoides* 属でもっともよく知られている種は、マウスを用いた実験モデルの *Heligmosomoides polygyrus* (Dujardin, 1845) (syn. *Nematospiroides dubius*) である。この線虫は継代が非常に容易であるため、日本を含めた世界中の寄生虫学領域の研究機関で免疫学あるいは宿主—寄生体関係の実験に供されている<sup>41)</sup>。*H. polygyrus* が体長約10 mm、鮮紅色の外観を呈し、体がコイル状に旋回しているように(図4-1)、他の *Heligmosomoides* 属および *Heligmosomum* 属も概ねこれと同様である。

### 第3節 生活史と分布

野ネズミ類の線虫類全般に関する生活史の概略は前章で簡単に触れたが、ここではヘリグモソームム科の生活

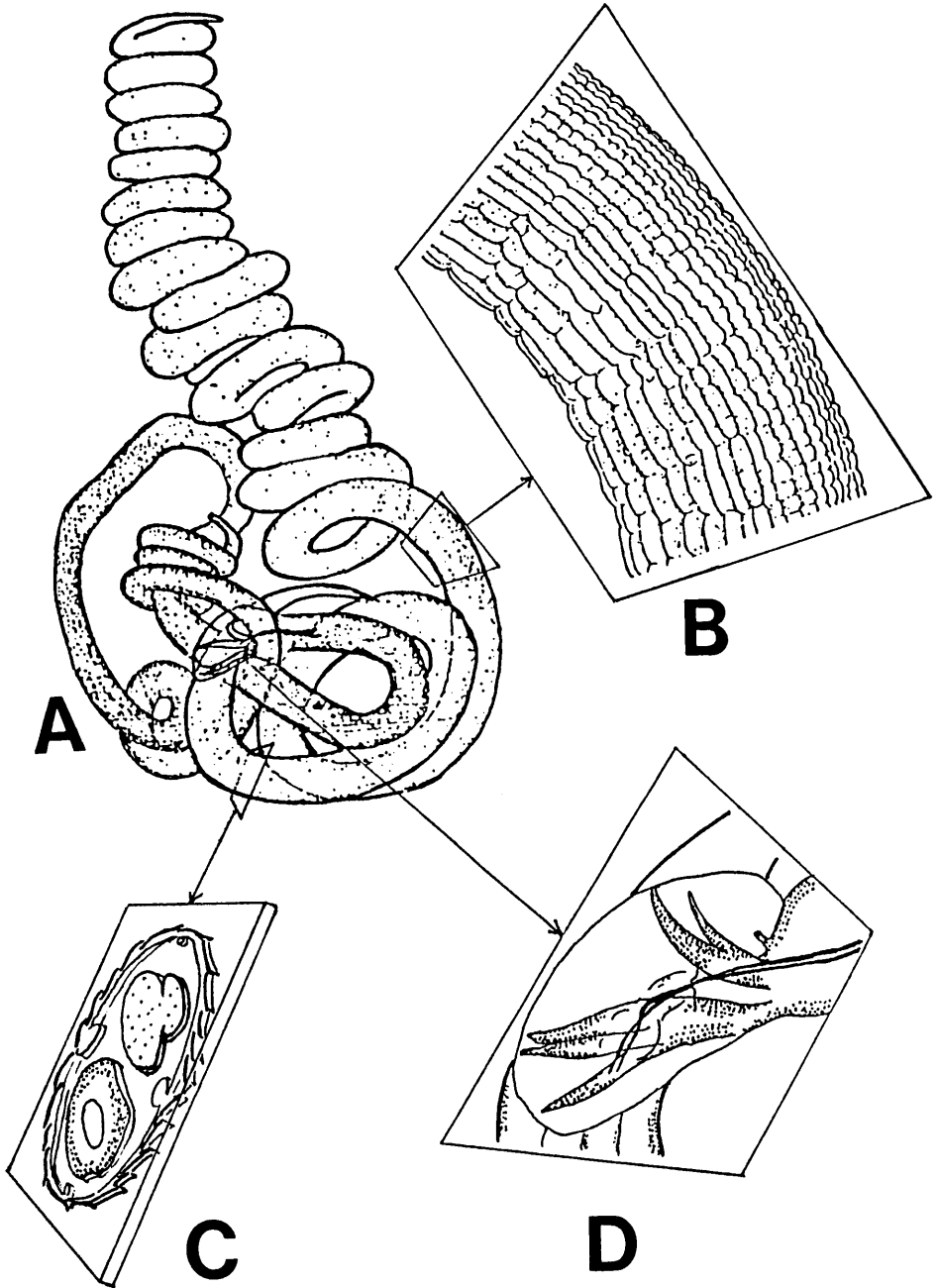


図 4-1 *Heligmosomoides polygyrus* の全体図 (A, 交尾中; 左下が雌), 体表の隆起線 (B; 縦走する多数のヒダ状構造, C; 虫体断面に見る隆起線) および雄生殖器 (D; 金魚の尾鰭様の構造が交接囊, 2本の濃い黒線が交接刺) AとBは Skrjabin *et al.* (1954) を改写。CとDは著者原図

史と寄生部位について詳しく記述する。自然界に生息する *Heligmosomoides* 属あるいは *Heligmosomum* 属の生活史は、*H. polygyrus* の場合と同様なパターンを示すと考えられている<sup>43)</sup> (図4-2)。すなわち、宿主の小腸(あるいは盲腸)に寄生している成虫が産んだ虫卵は、寄主動物の糞便とともに外界へ出る。土壌表面で第1期幼虫にまで孵化した後、卵殻から脱出、脱皮を繰り返し感染幼虫 (= 第3期幼虫) にまで発育する。この幼虫が食物

などと一緒に、宿主へ経口的に取り込まれる。そして消化管を下行した後、小腸後部の粘膜組織内に侵入して結節を形成する。この結節内で未熟な成虫を第4期幼虫内に形成した後、腸管腔内へ脱出して脱皮、成熟する。成熟成虫は主に小腸部粘膜へ固着するが、盲・腸に寄生する種類 (*Heligmosomoides hudsoni* および *H. johnsoni*) もある。なお、著者は野外のアカネズミから得られた *Heligmosomoides kurilensis* の感染幼虫を ICR マ

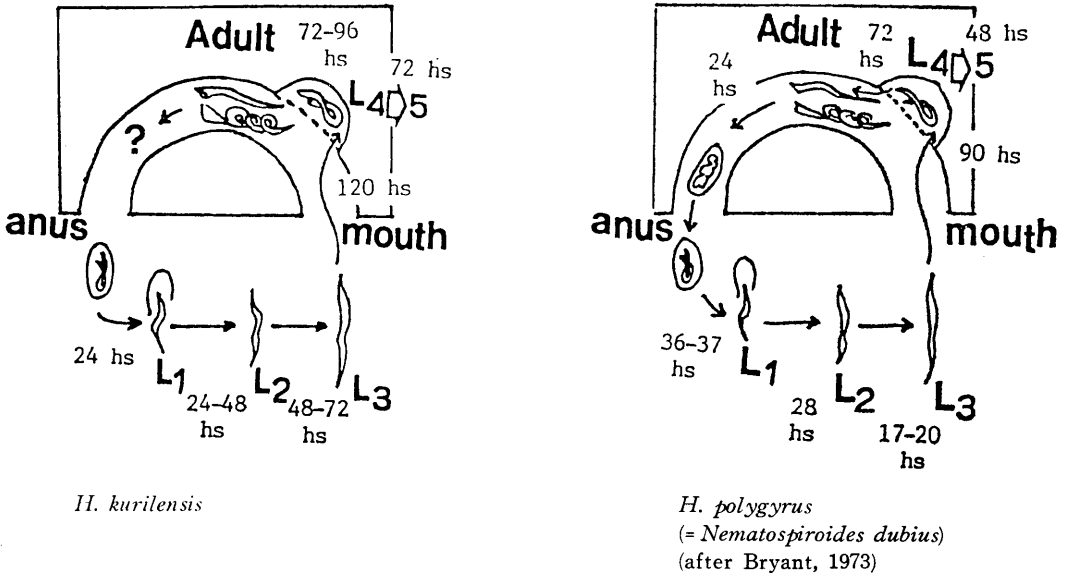


図4-2 *Heligmosomoides* 属の生活史, 右が *H. polygyrus*, 左が *H. kurilensis* のマウスを用いた実験感染, Asakawa (1987 b) を改写。L1 から L5: 第1から第5期幼虫

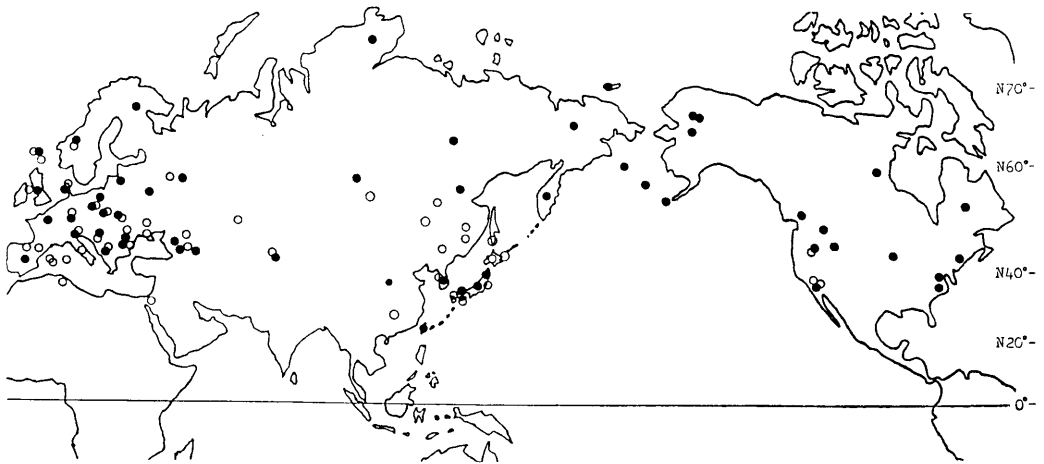


図4-3 *Heligmosomoides* 属の報告されている地点, ●: ハタネズミ亜科の宿主 ○: ハタネズミ亜科以外の宿主 (データの入手方法は本文参照)

ウスに投与し、第4期幼虫と未成熟成虫がマウスに寄生したことを確認したが、虫卵は得られておらず、実験室における継代が今後の課題の一つとされている<sup>8)</sup>(図4-2の左)。

このように *Heligmosomoides* 属と *Heligmosomum* 属の幼虫は、外界で生活するため気温や湿度などの影響を受けるので、地理的分布の一因には気候が関与することも考えられる。これまでに報告された *Heligmosomoides* 属線虫の産地を図4-3のようにプロットした。情報は Skrijabin *et al.*<sup>156)</sup>, Durette-Deset<sup>57)</sup>, Genov<sup>76)</sup>, Timm<sup>165)</sup>, Asakawa<sup>9)</sup> などの他, C. A. B. International Institute of Parasitology 発刊の“*Helminthological Abstracts*” (1932年創刊号から1993年現在まで)の記事を参考にした。図中の●はハタネズミ亜科から検出された報告, 同じく○はこれ以外のグループから検出された報告をそれぞれ示す。*Heligmosomoides* 属は北緯20度から75度の範囲のほぼ全域, すなわちアフリカ大陸, ユーラシア大陸および北米大陸に分布する。しかし, *Heligmosomoides* 属は主に旧北区と新北区に分布し, 台湾のような東洋区における分布は例外的である。

エチオピア区, 新熱帯区およびオセアニア区などの熱帯雨林地帯や砂漠地帯からは *Heligmosomoides* 属の報告がないので, 著しい高温多湿あるいは低湿の気候を好まないと思われる。しかし, 北極周辺から赤道近くの多様な気温に適応可能であることが推測された。なお *Heligmosomum* 属の分布域についての報告数は *Heligmosomoides* 属に比して少ないが, *Heligmosomoides* 属の分布域とほぼ同じかやや狭いと思われる(表4-1)。

#### 第4節 宿主域と宿主-寄生体関係

前述のように, *Heligmosomoides polygyrus* がマウスを用いて継代されている線虫であることから, 一般にはヘリグモソーム科全般がネズミ亜科 Murinae と密接な宿主-寄生体関係にあるような印象を与える。しかし, 実際は *Heligmosomoides* 属に所属する大部分の種が, 全北区と東洋区に産する多くのハタネズミ亜科 Microtinae に寄生する(表4-2)。

一方, ネズミ亜科では(マウスを含む)ハツカネズミ属 *Mus* と系統的に近縁<sup>107)</sup> なアカネズミ属 *Apodemus* 固有の種が寄生する。他にキヌゲネズミ亜科 Cricetinae, アメリカネズミ亜科 Hesperomyinae, リス科 Sciuridae およびホリネズミ科 Geomyidae などに特異的に寄生する種もあるが少ない。このようなハタネズミ亜科以外の齧歯類に寄生する *Heligmosomoides* 属は, 次

のような経緯で出現したと推定されている。地史的に古い時期にこれら齧歯類の祖先型が, ハタネズミ亜科と巣穴や通路などのような生息域を共有しつつ分布を展開したので, ハタネズミ亜科に固有な *Heligmosomoides* の感染幼虫と遭遇することになった。この遭遇の後, 線虫は新しい宿主への適応を高め徐々に宿主特異性を強めていった<sup>54)</sup>。このように本来の宿主グループを離れ, 新しい宿主グループに転換する現象は宿主転換と称され多くの寄生生物で知られる<sup>47)</sup>。

なお *Heligmosomum* 属の場合は, 偶発寄生を除き, ハタネズミ亜科以外の動物に寄生することはない。

#### 第5節 日本列島産 *Heligmosomoides* 属と *Heligmosomum* 属の産地, 宿主および形態

日本列島には, 以下に示す *Heligmosomoides* 属および *Heligmosomum* 属が分布する。ここではこれら線虫種の日本列島内外における産地, 宿主および分類史について述べる。さらに第8節以降で展開する系統解析上の指標となる雄・生殖器官と隆起線の形態学的特徴を著者らの報告したデータを中心に記載する。

1) *Heligmosomum (Parahelgmosomum) yamagutii* Chabaud, Rausch *et* Desset, 1963 (図4-4および4-5)

分布: サハリン, 北海道, 利尻島, 礼文島, 天売島, 旋尻島, 大黒島, 洞爺湖中島, スカンジナビア半島に分布する。

宿主: 北海道産亜種のエゾヤチネズミを含むタイリクヤチネズミ *Clethrionomys rufocanus*, ムクゲネズミ *C. rex*, ミカドネズミ *C. rutilus mikado* およびヒメネズミ *Apodemus argenteus* から検出される。しかし, ヒメネズミについては偶発的である<sup>22)</sup>。またミカドネズミに関しては, 線虫の寄生頻度・数が低いこと, 成熟成虫が少ないこと, 同所的にエゾヤチネズミが生息しないサロマ湖常呂側の砂州ではこの線虫がいないことなどを総合するとミカドネズミも *H. yamagutii* の固有の宿主とは考えられていない<sup>29)</sup>。

形態および測定値 [第4期幼虫の記載<sup>12)</sup>も併記]: 成虫雄 (1989年6月北海道ペテガリ岳にて採集したムクゲネズミから得た標本10個体) 体長11.1~13.1 mm, 体幅0.34~0.37 mm, 食道長0.57~0.68 mm, 排泄孔の位置(頭端から)0.37~0.53 mm, 神経環の位置(頭端から)0.16~0.25 mm。交接刺は2本あり左右等長, 0.73~0.90 mm, 副交接刺は欠く。交接囊葉は左右対称, 交接囊助の配列は2-3型<sup>49)</sup>, 一對の交接囊前乳頭 (prebursal papillae)



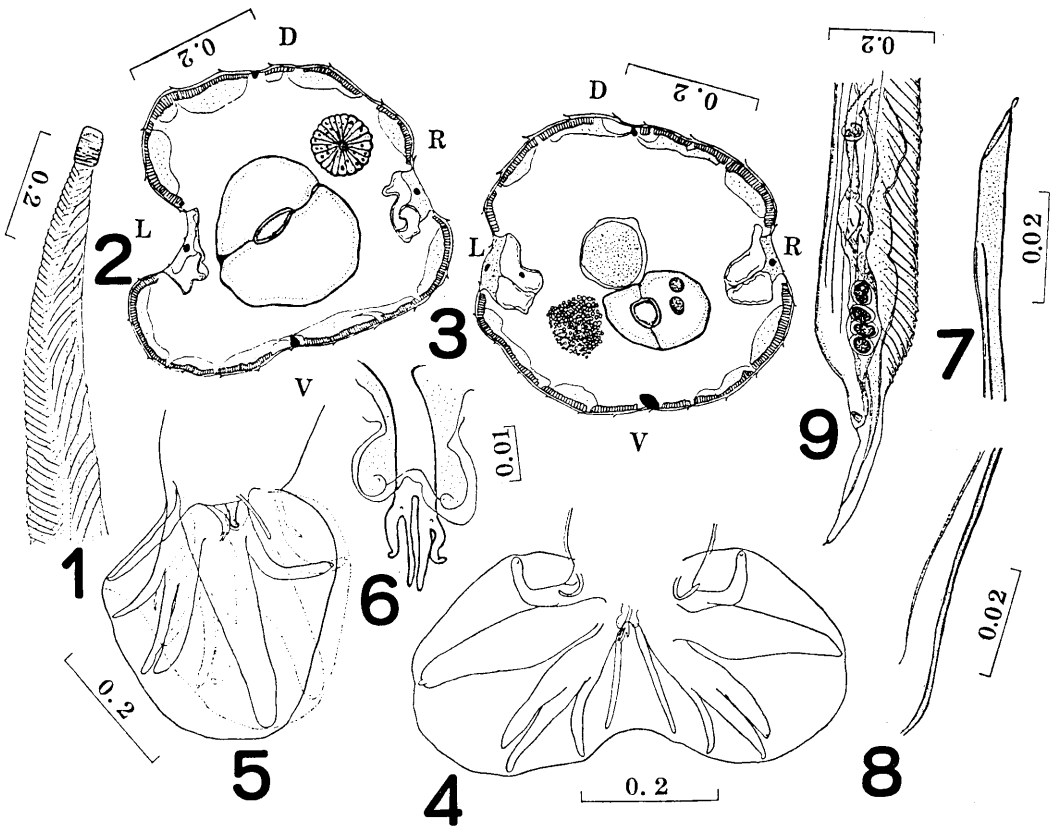


図4-4 *Heligmosomum (Parahelignosomum) yamagutii* 1, 頭部; 2, 横断面・雄 (D=背側, V=腹側, L=左, R=右); 3, 同・雌; 4と5, 交接囊の腹側と側面; 6, 背肋; 7と8, 交接刺の基部と先端; 9, 雌尾部 (スケールはmm)

があり、前腹肋は後腹肋に比べ極めて短く、幅も狭い。3本の側肋のうち、中側肋が最長でこれらは共通の幹から生ずる。外背肋は一定の幅でまっすぐである。背肋は小さく4本の枝を有する。生殖門錐は双葉状。頭胞の終末部から交接囊起始部までの体表上には、クチクラ隆起線シンローフ (synlophes) が配され、背側および右腹側は斜走、左腹側は縦走する。体中央部の横断面で認められた隆起線数はそれぞれ背側10、右腹側6および左腹側7であった。なお隆起線の性質は虫体体幹部のほぼ全域で一定である。隆起線の方向軸<sup>6)</sup>は左横向きである。成虫雌 (1982年5~10月北海道野幌自然公園にて採集したエゾヤチネズミから得た標本5個体) 体長18.6~22.8 mm、体幅0.19~0.25 mm、食道長0.68~0.77 mm、排泄孔の位置 (頭端から) 0.37~0.58 mm、神経環の位置 (頭端から) 0.24~0.37 mm、尾長0.19~0.25 mm、陰門開口部 (尾端から) 0.46~0.56 mm。生殖管は1組 (monodelphic)、腔前庭 (vestibule) の長さ0.70 mm、括約筋

(sphincter) の長さ (直径) 0.06 mm、漏斗状器官 (infundibulum) の長さ不明。虫卵は楕円形で、内部は分割した卵細胞を含み、大きき  $51\sim 62\ \mu\text{m} \times 75\sim 89\ \mu\text{m}$ 。尾端に1本の棘を有する。体中央部の横断面で認められた隆起線数はそれぞれ背側10、右腹側7および左腹側7、他の性質は雄と同じであった。第4期幼虫雄 (1989年6月北海道ベテガリ岳にて採集したムクゲネズミから得た標本1個体) 体長3.8 mm、体幅0.11 mm、食道長0.49 mm、排泄孔の位置 (頭端から) 0.30 mm、神経環の位置 (頭端から) 0.13 mm。第4期幼虫雌 (1989年6月北海道ベテガリ岳にて採集したムクゲネズミから得た標本3個体) 体長2.9~4.3 mm、体幅0.08~0.10 mm、食道長0.41~0.54 mm、排泄孔の位置 (頭端から) 0.24 mm、神経環の位置 (頭端から) 0.11~0.14 mm。第4期幼虫の隆起線は縦走し、その数 (雄) は左側から左腹部に4。

分類史: 本種は、Chabaud *et al.*<sup>50)</sup> が北海道野幌および礼文島のエゾヤチネズミと "*Microtus sp.*" とされ

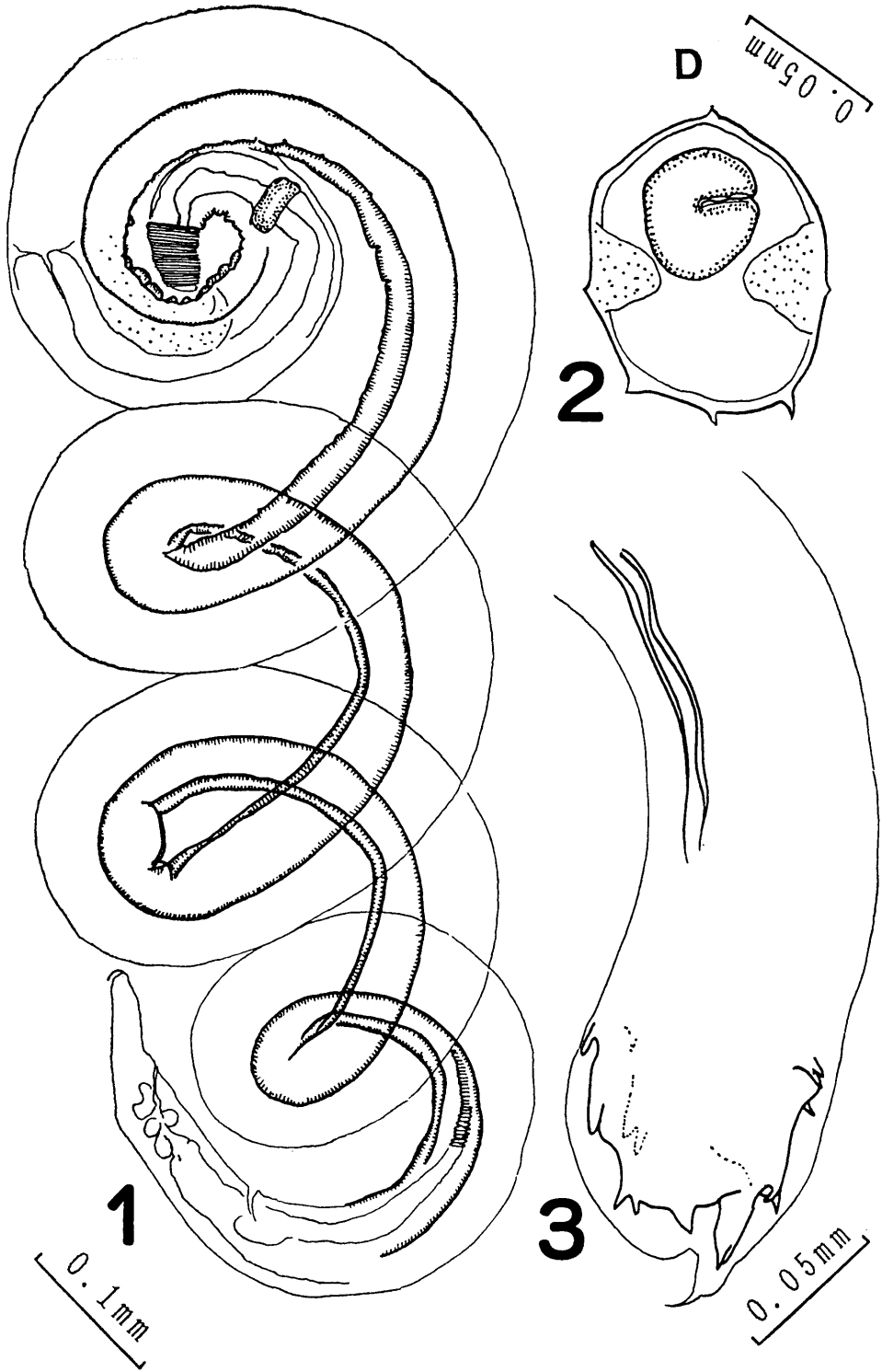


図4-5 *Helignosomum (Parahelignosomum) yamagutii* の第4期幼虫  
 1, 全体, 太い黒線は腹側の縦走る隆起線; 2, 横断面; 3, 雄尾  
 部, 交接囊が内部に形成されつつある

たハタネズミ亜科動物 (これはムクゲネズミかエゾヤチネズミと思われる) から検出, 新種 *Heligmosomum yamagutii* として記載された。しかし *H. yamagutii* は Yamaguti<sup>173)</sup> がサハリン産タイリクヤチネズミとヒメヤチネズミから検出した線虫 *Heligmosomum costellatum sensu Yamaguti, 1954* と同じ種であると考察されている<sup>50,55,56)</sup>。その後, 本種は北海道本島と離島から検出されたが<sup>22,36,96)</sup>, ヨーロッパのスカンジナビア半島にも分布するので<sup>164)</sup>, ユーラシア大陸北部からサハリン, 北海道に到る広範囲に分布すると考えられる。なお Asakawa and Satoh<sup>28)</sup> は, *Heligmosomum* 属に2亜属を設け, *H. yamagutii* を *Paraheligmosomum* 亜属に配した。

2) *Heligmosomum (Paraheligmosomum) mixtum*  
Schulz, 1954 (図4-6)

分布: 北海道, ヨーロッパからシベリアのユーラシ

ア大陸に分布する。

宿主: 北海道産亜種のみカドネズミを含むヒメヤチネズミ *Clethrionomys rutilus* およびヨーロッパヤチネズミ *C. glareolus* に寄生する。なお Fedrov<sup>69)</sup> がシベリア産モリレミング *Myopus schisticolor* から, また Durette-Desset et al.<sup>64)</sup> がシベリア北東部産リス類 *Citellus parryi* からそれぞれ *H. mixtum* を検出しているので偶発的な寄生も少なくないと思われる。

形態および測定値: 雄成虫 (1983年6月~1986年6月北海道野幌自然公園および1983年5~7月同・網走にて採集したミカドネズミから得た標本3個体) 体長12.2~20.2mm, 体幅0.26~0.28mm, 食道長0.60~0.70mm, 排泄孔の位置 (頭端から) 0.40~0.50mm, 神経環の位置 (頭端から) 不明。交接刺は2本あり左右等長, 0.61~0.93mm, 副交接刺は欠く。交接囊葉は左右対称, 交接囊肋の配列は2-3型, 一对の交接囊前乳頭があり, 前腹

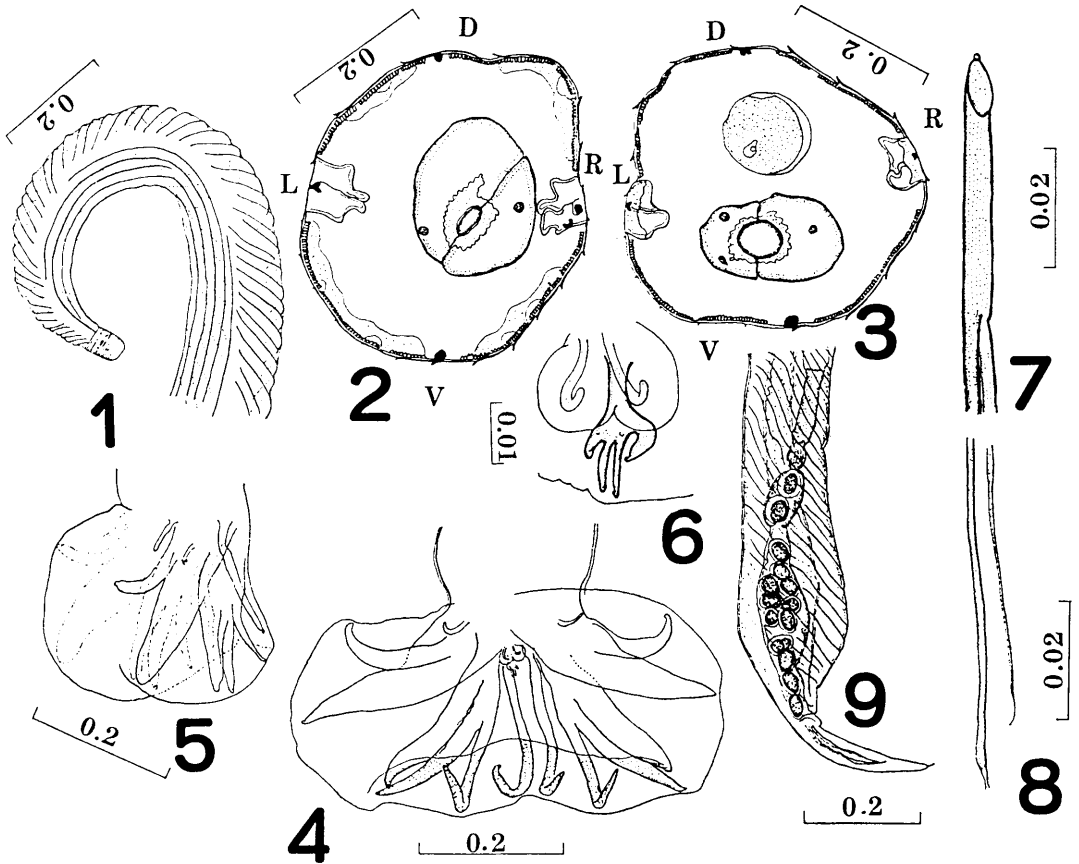


図4-6 *Heligmosomum (Paraheligmosomum) mixtum* 1, 頭部; 2, 横断面・雄 (D=背側, V=腹側, L=左, R=右); 3, 同・雌; 4と5, 交接囊の腹側と側面; 6, 背肋; 7と8, 交接刺の基部と先端; 9, 雌尾部 (スケールはmm)

肋は後腹肋よりやや短いが、*H. yamagutii* の前腹肋に比べれば発達している。3本の側肋のうち中側肋が最长でこれらは共通の幹から生ずる。外背肋は一定の幅でまっすぐである。しかし *H. yamagutii* に比べ、後側肋と外背肋はよく発達する。背肋は小さく4本の枝を有する。生殖円錐は双葉状。頭胞の終末部から交接囊起始部までの体表上にはクチクラ隆起線が配され、背側および右腹側は斜走、左腹側は縦走する。体中央部の横断面で認められた隆起線数はそれぞれ背側7、右腹側7および左腹側6であった。なお、隆起線の性質は虫体幹部のほぼ全域で一定である。隆起線の方向軸は左横向きである。雌成虫 (1983年6月~1986年6月北海道野幌自然公園および1983年5~7月同・網走にて採集したミカドネズミから得た標本5個体) 体長15.6~21.8mm, 体幅0.25~0.38mm, 食道長0.60~0.80mm, 排泄孔の位置(頭端から)0.40~0.50mm, 神経環の位置(頭端から)0.20~0.30mm, 尾長0.12~0.17mm, 陰門開口部(尾端から)0.30~0.40mm, 生殖管は1組, 腔前庭の長さ0.07mm, 括約筋の長さ(直径)0.06mm, 漏斗状器官の長さ0.19mm。虫卵は楕円形で、内部は分割した卵細胞を含み、

大きさ  $41\ \mu\text{m} \times 72\ \mu\text{m}$ 。尾端に1本の棘を有する。体中央部の横断面で認められた隆起線数はそれぞれ背側8、右腹側5および左腹側6, 他の性質は雄と同じ。

分類史: 本種は, Schulz<sup>(51)</sup> がシベリア産ヒメヤチネズミから初めて検出し, 新種 *Heligmosomum mixtum* として記載された。なお, この原記載が不十分であったため Durette-Desset<sup>(55)</sup> が隆起線などの形態を再記載した。その後, 本種はブルガリアなど中央ヨーロッパのヨーロッパヤチネズミからも検出された<sup>(76)</sup>。なお, Asakawa and Satoh<sup>(28)</sup> は *H. mixtum* を *Paraheligosomum* 亜属に配した。

### 3) *Heligmosomum* (*Paraheligosomum*) *hasegawai* Asakawa, 1987 (図4-7)

分布: 本州, 四国および九州に分布する。他の島嶼における存否は不明である。

宿主: ピロドネズミ属のヤチネズミ *Eothenomys andersoni* およびスミスネズミ *E. smithii* に寄生する。

形態および測定値: 雌成虫 (1985年10月秋田県田沢湖町にて採集したヤチネズミから得た標本3個体および1986年4月徳島県剣山にて採集したスミスネズミから

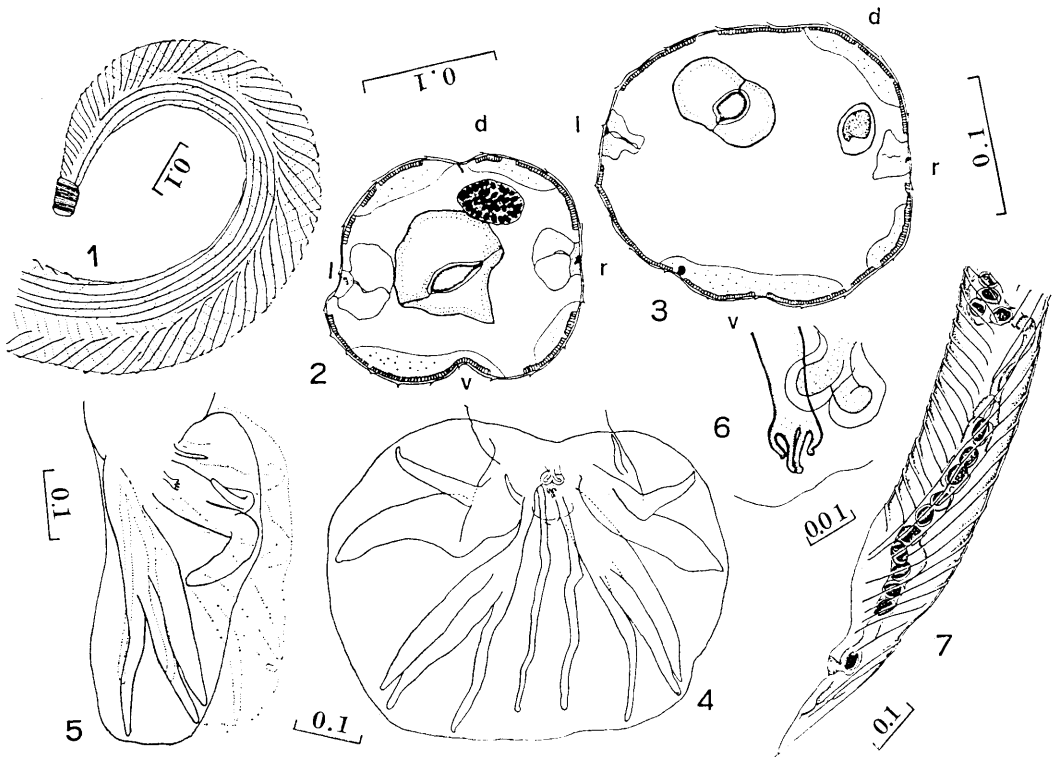


図4-7 *Heligmosomum* (*Paraheligosomum*) *hasegawai* 1, 頭部; 2, 横断面・雄 (D=背側, V=腹側, L=左, R=右); 3, 同・雌; 4と5, 交接囊の腹側と側面; 9, 背肋; 雌尾部 (スケールはmm)

得た標本9個体) 体長 10.5~12.7 mm, 体幅 0.25~0.33 mm, 食道長 0.48~0.63 mm, 排泄孔の位置(頭端から) 0.38~0.53 mm, 神経環の位置(頭端から) 0.20~0.24 mm. 交接刺は2本あり左右等長, 1.05~1.24 mm, 副交接刺は欠く。交接囊葉は右葉がやや大きい非対称型で, 交接囊肋の配列は2-3型。一對の交接囊前乳頭があり, 前腹肋は後腹肋より短い。3本の側肋はそれぞれほぼ等長で, これらは共通の幹から生ずる。外背肋は一定の幅でまっすぐで, 一部その基部内側に小さな内枝を有する個体もある。背肋は小さく4本の枝を有する。生殖円錐は双葉状。頭胞の終末部から交接囊起始部までの全体表上にはクチクラ隆起線が配され, 背側および右腹側

は斜走, 左腹側は縦走する。体中央部の横断面で認められた隆起線数はそれぞれ背側7, 右腹側5~6および左腹側5~6であった。なお, 隆起線の性質は虫体幹部のほぼ全域で一定である。隆起線の方軸は左横向きである。雌成虫(1985年10月秋田県田沢湖町にて採集したヤチネズミから得た標本2個体および1986年4月徳島県剣山にて採集したスミスネズミから得た標本8個体) 体長 15.9~18.9 mm, 体幅 0.31~0.34 mm, 食道長 0.65~0.70 mm, 排泄孔の位置(頭端から) 0.51~0.57 mm, 神経環の位置(頭端から) 0.21~0.29 mm. 尾長 0.10~0.18 mm, 陰門開口部(尾端から) 0.27~0.35 mm. 生殖管は1組, 陰前庭の長さ 0.80 mm. 括約筋の長さ(直径)

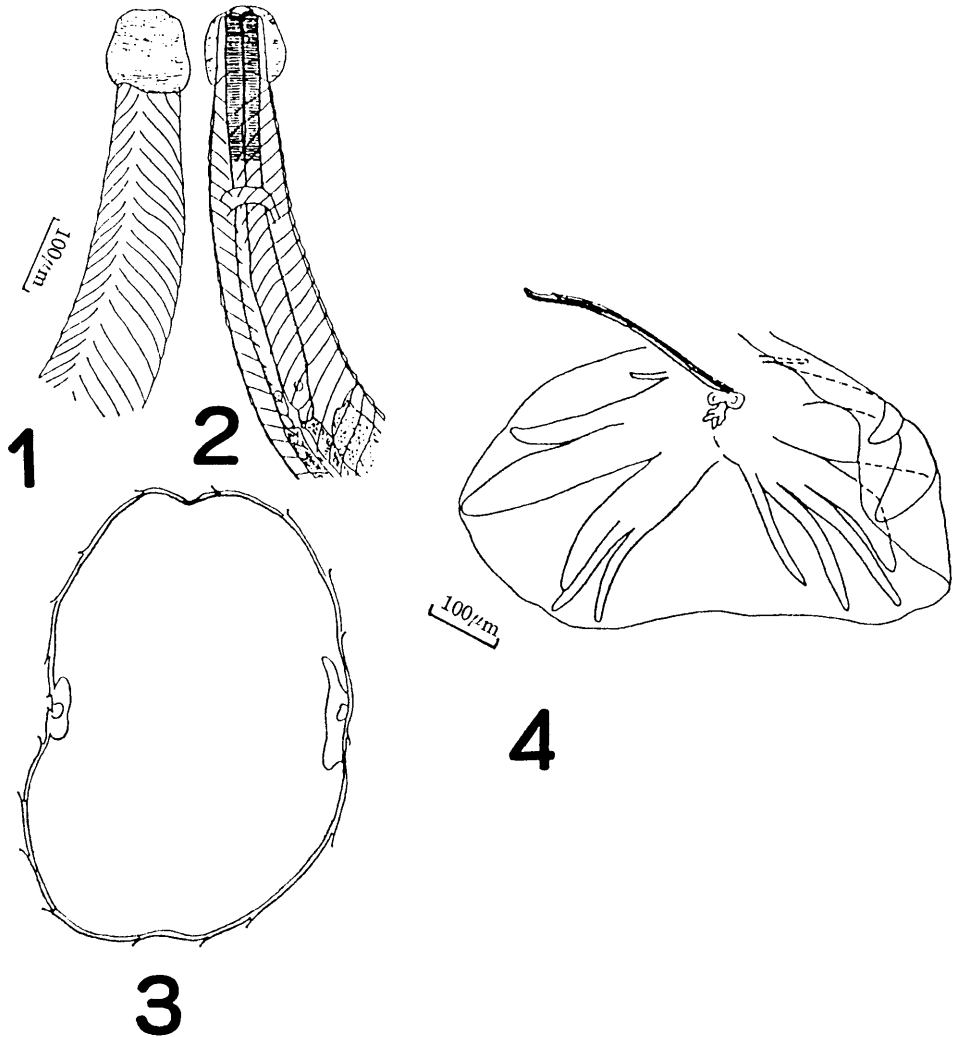


図4-8 *Heligmosomum (Heligmosomum) halli* 1と2, 頭部; 3, 横断面・雌 (D=背側, V=腹側, L=左, R=右); 交接囊, 腹側。1, 2および4は Hasegawa and Otsuru, 1981 を改寫

0.06 mm, 漏斗状器管の長さ 0.20 mm。虫卵は楕円形で、内部は分割した卵細胞を含み、大きさ  $42\sim 56\ \mu\text{m}\times 65\sim 79\ \mu\text{m}$ 。尾端に 1 本の棘を有する。体中央部の横断面で認められた隆起線数はそれぞれ背側 8, 右腹側 5~6 および左腹側 5~6, 他の性質は雄と同じ。

分類史: 本種は, Asakawa<sup>7)</sup> が秋田県産ヤチネズミおよび徳島県産ミスネズミから検出し, 新種 *Heligmosomum hasegawai* として記載された。しかし, この種は先に新潟県産 *Eothenomys* sp. から検出された線虫と同種であると思われるので<sup>81)</sup>, Asakawa<sup>7)</sup> は初めての報告ではない。なお, Asakawa and Satoh<sup>28)</sup> は *H. hasegawai* を *Paraheligosomum* 亜属に配した。

4) *Heligmosomum (Heligosomum) halli* Schulz, 1926 (図 4-8)

分布: ヨーロッパおよび日本列島の本州(新潟・長野)に分布する。他の島嶼における存否は不明。

宿主: ヨーロッパ産 *Microtus arvalis* および本州産ハタネズミ *M. montebelli* に寄生する。

形態および測定値<sup>28,81)</sup>: 雄成虫 体長 10.5~11.8 mm, 体幅 0.17~0.20 mm, 食道長 0.51~0.55 mm, 排泄孔の位置(頭端から) 0.49~0.57 mm, 神経環の位置(頭端から) 0.21~0.26 mm。交接刺は 2 本あり左右等長, 0.87~0.94 mm, 副交接刺は欠く。交接囊葉は左右対称で, 交接囊肋の配列は 2-3 型。一対の交接囊前乳頭があり, 前腹肋は後腹肋より短い。3 本の側肋はそれぞれほぼ等長で, これらは共通の幹から生ずる。頭胞の終末部から交接囊起始部までの全体表上にはクチクラ隆起線が配され, 背側および腹側が斜走する。体中央部の横断面で認められた隆起線数は不明。雌成虫 体長 14.5~16.8 mm, 体幅 0.22 mm, 食道長不明, 排泄孔の位置(頭端から) 0.55~0.56 mm, 神経環の位置(頭端から) 0.21~0.27 mm。尾長 0.06, 虫卵の大きさ  $57\sim 58\ \mu\text{m}\times 89\sim 107\ \mu\text{m}$ 。尾端に 1 本の棘を有する。体中央部の横断面で認められた隆起線数はそれぞれ背側 9 および腹側 10 で, 他の性質は雄と同じ。

分類史: 本種は, Schulz<sup>149)</sup> がロシア産 *Microtus arvalis* から初めて検出し, 新種として記載された。なお, Asakawa and Satoh<sup>28)</sup> は *H. halli* を *Heligosomum* 亜属に配した。

5) *Heligosomoides protobullosus* Asakawa et Ohbayashi, 1987 (図 4-9)

分布: 本州, 佐渡島および能登島に分布する。これら島嶼以外における存否は不明である。

宿主: ハタネズミ *Microtus montebelli* に寄生する。これまでのところ, ハタネズミ以外の宿主からは検出さ

れていない。

形態および測定値: 雄成虫(1985年4月長野県奥蓼科にて採集したハタネズミから得た標本 10 個体) 体長 3.6~5.2 mm, 体幅 0.08~0.17 mm, 食道長 0.42~0.60 mm, 排泄孔の位置(頭端から) 0.46 mm, 神経環の位置(頭端から) 0.27 mm。交接刺は 2 本あり左右等長, 1.6~2.2 mm, 副交接刺は欠く。交接囊葉は右側葉が左側葉より大きな非対称, 交接囊肋の配列は 2-3 型, 一対の交接囊前乳頭があり, 前腹肋は後腹肋より短く, 3 本の側肋のうち中側肋が最長でこれらは共通の幹から生ずる。外背肋は一定の幅でやや湾曲する。背肋は小さく 4 本の枝を有する。頭胞の終末部から交接囊起始部までの全体表上にはクチクラ隆起部が縦走する。体中央部における隆起線数は 15 で, 隆起線の間隔は腹側から背側にかけて減少し, 広いものから非常に広いものまで混在する。隆起線には非常に大きいものから小さいものまで混在し, その大きさは腹側から背側にかけて減少する。なお隆起線の性質は虫体体幹部のほぼ全域で一定である。隆起線の方向軸は左横向きである。雌成虫(1985年4月長野県奥蓼科にて採集したハタネズミから得た標本 2 個体) 体長 7.3~7.5 mm, 体幅 0.12 mm, 食道長 0.53 mm, 排泄孔の位置不明, 神経環の位置(頭端から) 0.21 mm。尾長 0.05 mm, 陰門開口部(尾端から) 0.14~0.15 mm。生殖管は 1 組, 腔前庭の長さ 0.05 mm, 括約筋の長さ(直径) 0.03 mm, 漏斗状器官の長さ 0.10 mm。虫卵は楕円形で, 内部は分割した卵細胞を含む。尾端に 1 本の棘を有する。

分類史: 本種は, Asakawa and Ohbayashi<sup>26)</sup> が青森県, 山梨県および長野県産ハタネズミ *Microtus montebelli* から初めて検出し(模式産地は長野県奥蓼科), 新種 *Heligosomoides protobullosus* として記載された。本種は, 形態学的に類似する種 *H. bullosus* Durette-Desset, 1968 から隆起線数と交接囊泡状膜(bubblelike bursal membrane)<sup>56)</sup>の欠如から区別されたが, 地理的分布と形態進化の観点から *H. protobullosus* は *H. bullosus* の祖先型と見なされたため<sup>13,26)</sup>, 「初めの」の意味の接頭語「proto-」を種小名 *bullosus* に付けた。なお最近, 台湾産キクチハタネズミ *M. kikuchii* から *H. protobullosus* に非常に類似の(特に隆起線数が同じ) *Heligosomoides* 属線虫が検出されたが, 交接刺が破損しているため種名は決定されていない<sup>21)</sup>。しかし, 地理的に比較的近い台湾にこのような線虫が存在する事実は分類学的にも無視できない。

6) *Heligosomoides kurilensis* (Nadtochi, 1966) (図 4-10)

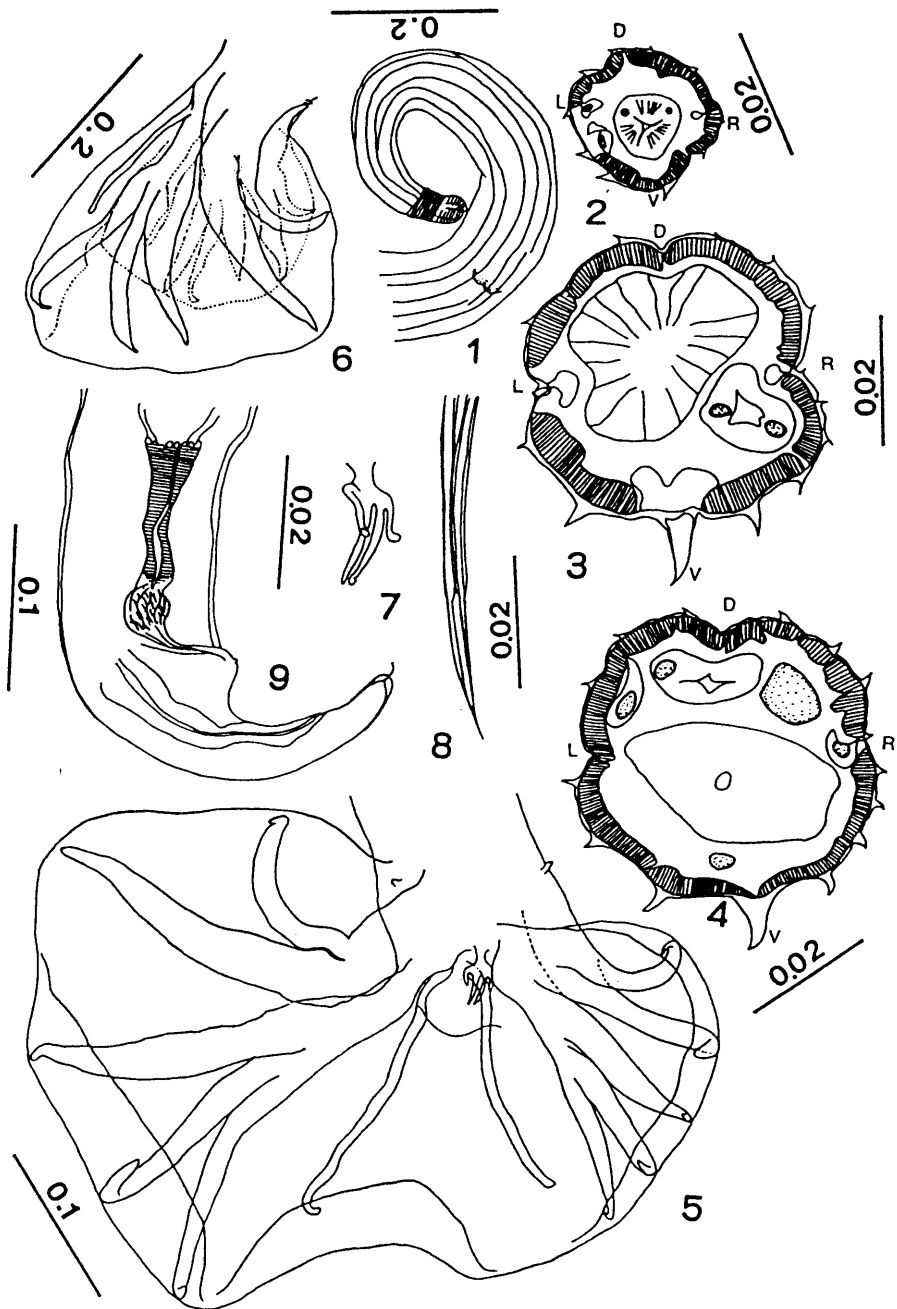


図 4-9 *Heligmosomoides protobullosus* 1, 頭部; 2~4, 横断面・雄 (D=背側, V=腹側, L=左, R=右) の前, 中央, 後; 5, 交接囊, 腹側; 6, 雌尾部; 7, 背肋; 8, 交接刺先端 (スケールは mm)

分布：北海道，本州，四国，九州，国後島，佐渡島，能登島，知夫里島，西ノ島，隠岐中ノ島，島後，淡路島および奄岐に分布する。これら島嶼以外における存否は不明であるが，アカネズミが息息するにも関わらず下甌島，トカラ列島中之島，上対馬，下対馬，利尻島および奥尻島では不在と思われる<sup>34,37,170,171</sup>。

宿主：アカネズミ，ヒメネズミ，ハントウアカネズミおよびエゾヤチネズミに寄生するが，アカネズミ以外の宿主は偶発的である。

形態および測定値【第4期幼虫の記載<sup>8</sup>も併記】：雄

成虫（1983年5～7月北海道網走にて採集したアカネズミから得た標本5個体）体長10.6～13.8mm，体幅0.20～0.25mm，食道長0.65～0.84mm，排泄孔の位置（頭端から）0.33～0.42mm，神経環の位置（頭端から）0.14～0.20mm。交接刺は2本あり左右等長，2.5～3.4mm，副交接刺は欠く。交接囊は左右対称，交接囊肋の配列は2-3型，一对の交接囊前乳頭があり，前腹肋は後腹肋より短く，3本の側肋はほぼ等長中で共通の幹から生ずる。外背肋は一定の幅でやや湾曲することがある。背肋は小さく4本の枝を有する。生殖円錐は双葉状。頭胞の

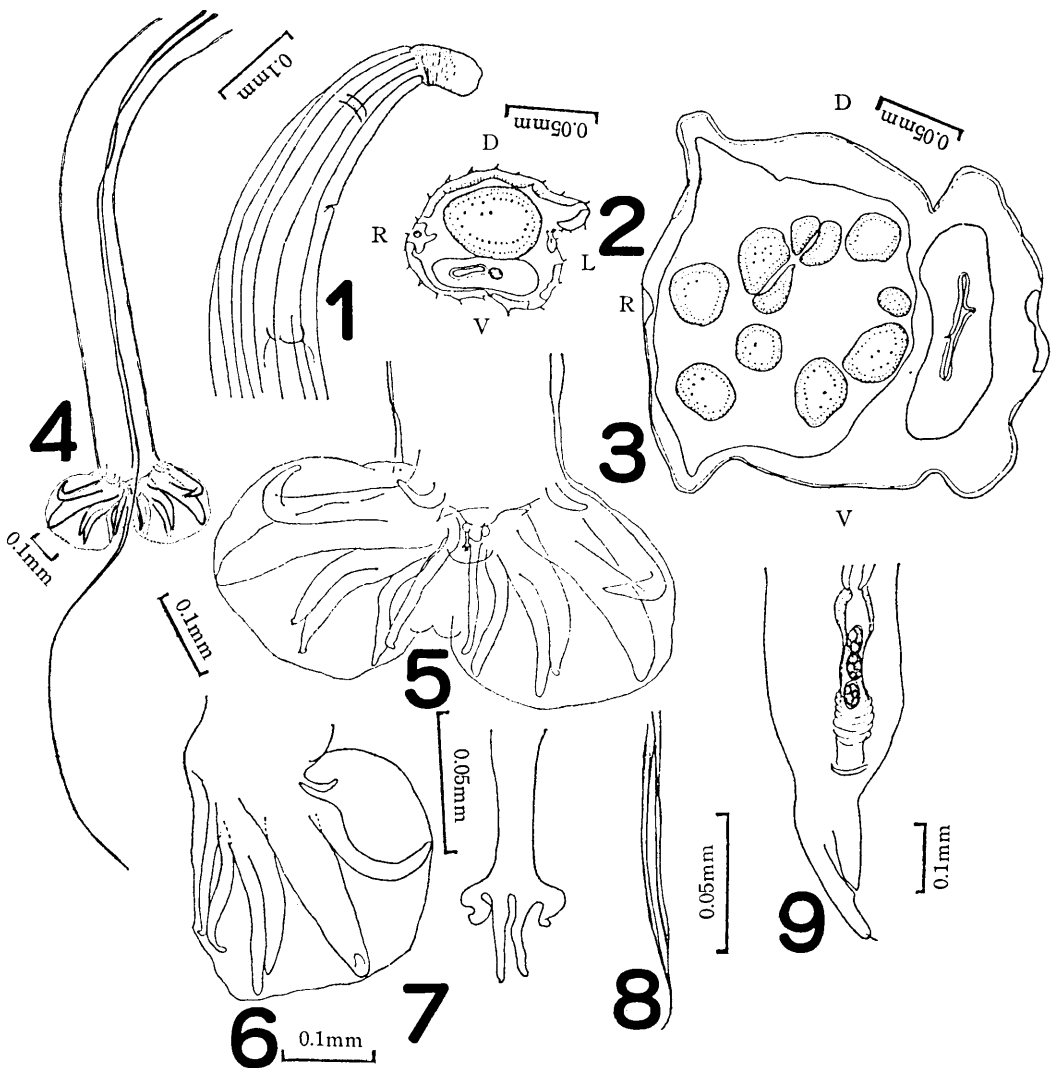


図4-10 *Helignosomoides kurilensis* 1, 頭部；2と3, 横断面・雌 (D=背側, V=腹側, L=左, R=右) の前と中央；4～6, 雄尾部, 交接刺, 交接囊の腹側と側面；7, 背肋；8, 交接刺, 先端；9, 雌尾部



終末部から交接囊起始部までの全体表上にはクチクラ隆起線が縦走する。体中央部における隆起線数は28で、その部位における隆起線は非常に小さく不明瞭である。体前方約1/5の部位<sup>13)</sup>での隆起線は等間隔で広く、隆起線の大きさは概ね小さいが基本的に腹側か背側にかけて小形化する。隆起線の方向軸は左横向き。雌成虫(1983年5~7月北海道網走にて採集したアカネズミから得た標本5個体) 体長23.8~30.5 mm, 体幅0.27~0.34 mm, 食道長0.60~0.82 mm, 排泄孔の位置(頭端から)0.29~0.47 mm, 神経環の位置(頭端から)0.16~0.27 mm。尾長0.16~0.20 mm, 陰門開口部(尾端から)0.36~0.46 mm。生殖管は1組, 膀胱の長さ不明, 括約筋の長さ(直径)0.10 mm, 漏斗状器官の長さ0.25 mm。虫卵は楕円形で、内部は分割した卵細胞を含み、大きさ70~85  $\mu\text{m} \times 43 \sim 62 \mu\text{m}$ 。尾端に1本の棘を有する。体中央部におけるクチクラの隆起線数は35~36, 他の性質は雄と同じ。第4期幼虫雄(北海道野幌自然公園にて採集したアカネズミに寄生していた成虫から虫卵を取り、第3期幼虫にまで培養し、ICRマウスに投与後、検出された虫体3個体) 体長5.0~5.1 mm, 体幅0.10~0.11 mm, 食道長0.50~0.53 mm, 排泄孔の位置(頭端から)0.64~0.86 mm, 神経環の位置(頭端から)0.08~0.27 mm。第4期幼虫雌(雄と同様に得た虫体2個体) 体長5.3~6.3 mm, 体幅0.08~0.11 mm, 食道長0.44~0.47 mm, 排泄孔の位置(頭端から)0.52 mm, 神経環の位置(頭端から)0.15~0.18 mm。第4期幼虫(性別不明)の隆起線は縦走し、その数は腹側部に7。

分類学: 本種は、ロシアの Nadtochi<sup>126)</sup> が国後島のアカネズミ属から初めて検出し、新種 *Heligmosomum kurilensis* として記載された。なお、この原記載の宿主種名は学名で記述されていないが、最近、国後島のアカネズミ属動物は日本列島各地に産するアカネズミと同種の *A. speciosus* であることが判明した<sup>1,109)</sup>。このことから、原記載の宿主もアカネズミであると判断される。ところで、この線虫の隆起線は縦走する点で *Heligmosomum* 属ではなく、*Heligmosomoides* 属に所属することが適当であるとされ、Durette-Desset<sup>54)</sup> により属の変更がおこなわれた。

Ishimoto<sup>96)</sup> は、北海道野幌産アカネズミから検出したヘリグモソーム科線虫を新種 *Heligmosomum kobayashii* として記載した。その後、この線虫は本州のアカネズミからも検出された<sup>82,122,153)</sup>。さらに Hasegawa *et al.*<sup>83)</sup> では、この線虫は Durette-Desset<sup>57)</sup> の再定義に従い *Heligmosomoides* 属に所属することを報告している。しかし Asakawa and Ohbayashi<sup>25)</sup> は、*H. koba-*

*yashii* の交接刺長、交接囊の形態、宿主、(国後島と日本列島間の) 地理的接続性などを総合したところ、*H. kurilensis* と *H. kobayashii* とは同じ種類であると結論した。また、高尾ら<sup>161)</sup> もこの見解に従っている。なお *H. kobayashii* の原記載<sup>96)</sup> では Nadtochi<sup>161)</sup> が引用されていなかった。このような経緯から、今回も *Heligmosomoides kobayashii* は *H. kurilensis* のシノニムとして取り扱った。

なお、Durette-Desset<sup>57)</sup> で *H. kurilensis* を直接の検討材料としていなかったため、欧米の研究者の中には *H. kurilensis* の存在を疑問視する傾向が見られる。このようなことから、著者らは、日本列島産 *H. kurilensis* の虫体横断面の隆起線の形態を含めた再記載や写真を提示し<sup>13,15,25,30,31)</sup>、*H. kurilensis* の紹介に勉めた。

Asakawa and Ohbayashi<sup>25)</sup> では線虫の地理的分布および隆起線数の差異から *H. kurilensis* に2亜種、すなわち *H. kurilensis kurilensis* および *H. kurilensis kobayashii* を設けた。しかし、隆起線の数は測定する部位(体中央部あるいは前・後部)で異なり、特に中央部では隆起線のサイズが小さく不明瞭なので両者を同じ基準で比較すべきであろう。最近、ロシアの哺乳類の研究者 M. V. Pavlenko から国後島のアカネズミの消化管を譲り受け、著者が調べたところ多数の *H. kurilensis* の虫体を採集することができた<sup>27)</sup>。また、浅川<sup>6)</sup> が交接刺の長さについて、日本列島各地の *H. kurilensis* を予備調査したところ、平均値±標準偏差の範囲が北海道では長い傾向にあったことを報告した。将来的にはこのような形質についても考慮に入れ、亜種の問題について再検討する予定であるが、この論文ではファウナという種以上の分類群を扱っているので、*H. kurilensis* の亜種についてはこれ以上触れない。

#### 7) *Heligmosomoides desportesi* (Chabaud, Rausch *et* Desset, 1963) (図4-11)

分布: 北海道, 本州, 四国および九州の各本島に分布するが、これら以外の島嶼における存否は不明である。

宿主: ヒメネズミ, アカネズミおよびハントウアカネズミ *A. peninsulae* に寄生するが、ヒメネズミ以外の宿主は偶発的な宿主と考えられる<sup>15,31)</sup>。

形態および測定値: 雄成虫(1983年5~7月北海道網走にて採集したヒメネズミから得た標本5個体および1984年4月高知県馬路村にて採集したアカネズミから得た標本5個体) 体長5.9~10.4 mm, 体幅0.15~0.30 mm, 食道長0.44~0.66 mm, 排泄孔の位置(頭端から)0.24~0.35 mm, 神経環の位置(頭端から)0.13~0.34 mm。交接刺は2本あり左右等長, 0.35~0.58 mm, 副

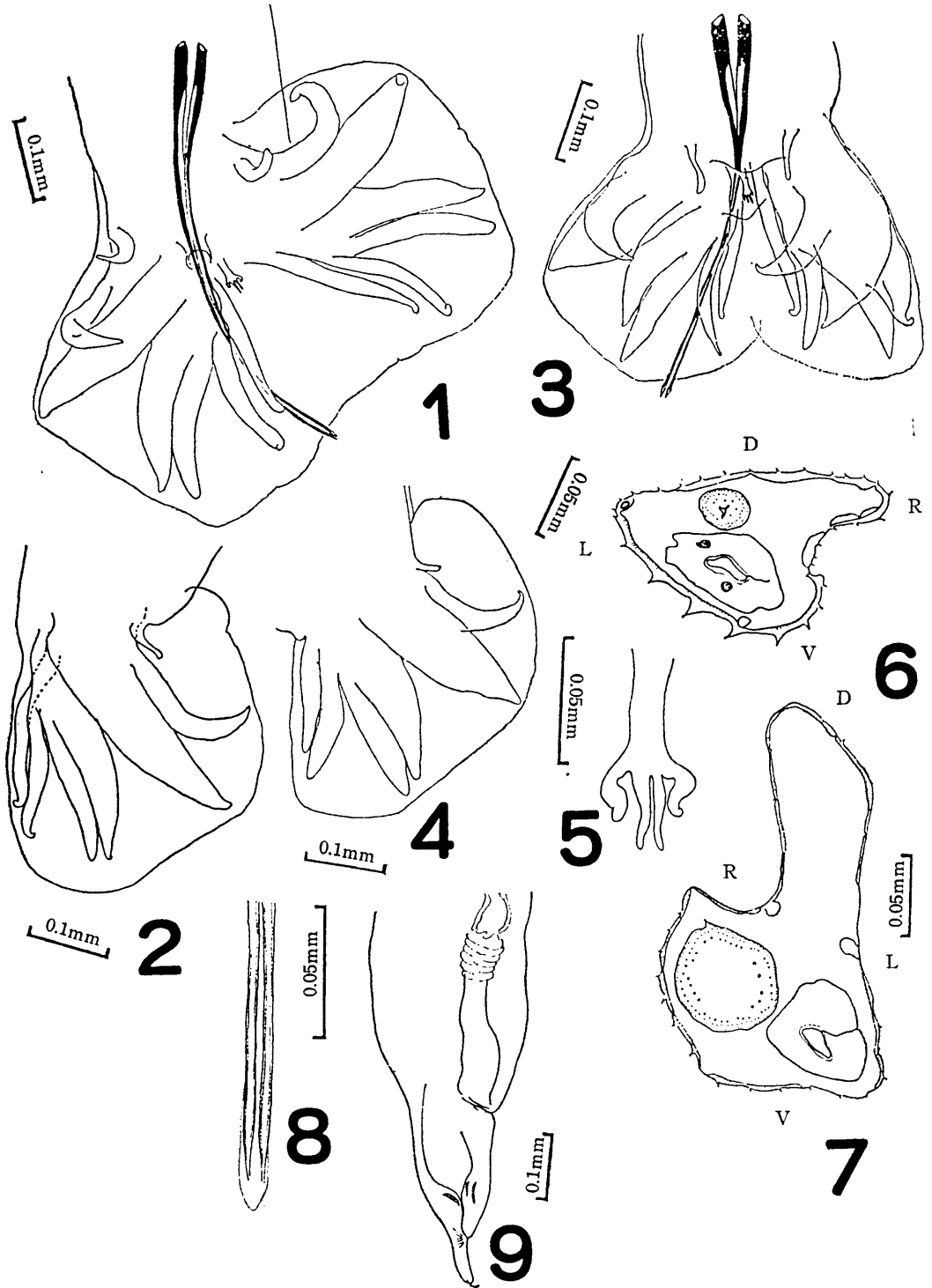


図4-11 *Heligmosomoides desportesi* 1~4, 交接囊の腹側と側面, 3と4は四国産アカネズミから検出された個体; 5, 背肋; 6と7, 横断面・雌 (D=背側, V=腹側, L=左, R=右) の前と中央; 8, 交接刺, 先端; 9, 雌尾部

交接刺は欠く。交接囊は左右対称，交接囊肋の配列は2-3型，一對の交接囊前乳頭があり，前腹肋は後腹肋より短く，中側肋が3本の側肋中もっとも長く共通の幹から生ずる。外背肋は一定の幅で湾曲しない。なお Chabaud *et al.*<sup>50)</sup> の原記載では外背肋の基部近くの内側に，一對の大型の内枝の記述があるが，著者らが調べた限りこのような内枝は認められなかった。背肋は小さく4本の枝を有する。生殖円錐は双葉状。頭胞の終末部から交接囊起始部までの全体表上にはクチクラ隆起線が縦走する。体中央部におけるクチクラの隆起線数は25~30，あるいは30以上に達するが，その部位における隆起線は非常に小さく不明瞭である。体前方約1/5の部位における隆起線の間隔は腹側から背側にかけて減少し，非常に狭いものから非常に広いものまで混在する。隆起線は大きいものから非常に小さいものまで混在し，その大きさは腹側から背側にかけて減少する。隆起線の方向軸は左横向き。雌成虫(1983年5~7月北海道網走にて採集したヒメネズミから得た標5本個体および1984年4月高知県馬路村にて採集したアカネズミから得た標本5個体) 体長12.6~34.3 mm，体幅0.24~0.41 mm，食道長0.43~0.76 mm，排泄孔の位置(頭端から)0.17~0.38 mm，神経環の位置(頭端から)0.13~0.35 mm，尾長0.07~0.14 mm，陰門開口部(尾端から)0.29~0.48 mm。生殖管は1組，膀胱の長さ0.20 mm，括約筋の長さ(直径)0.09 mm，漏斗状器官の長さ不明。虫卵は楕円形で，内部は分割した卵細胞を含み，大きさ54~65  $\mu\text{m}$  × 38~54  $\mu\text{m}$ 。尾端に1本の棘を有する。体中央部におけるクチクラの隆起線数は30，あるいはそれ以上，他の性質は雄と同じ。

分類史：本種は，フランス自然史博物館の Chabaud *et al.*<sup>50)</sup> が，北海道野幌自然公園および青森県八甲田山産ヒメネズミから初めて検出し，新種 *Heligmosomum desportesi* として記載された。しかし，本種の隆起線の性質は *Heligmosomum* 属ではなく，*Heligmosomoides* 属と一致するので，Durette-Desset<sup>54)</sup> で属の変更がおこなわれた。

1970年代以降，日本列島各地で野ネズミ類の内部寄生虫の調査がおこなわれるようになったが，この *H. desportesi* は日本人研究者により再確認されなかったため，その存在が疑問視されていた。この疑問の生じた遠因としては，前記した Ishimoto<sup>96)</sup> による *Heligmosomum kobayashii* の発見が関連すると思われる。すなわち，Ishimoto<sup>96)</sup> が調査した地域が Chabaud *et al.*<sup>50)</sup> と同じ野幌であったこと，*H. kobayashii* の宿主がアカネズミでヒメネズミと同じアカネズミ属であったこと，*H.*

*desportesi* と *H. kobayashii* の生殖器の形態が交接刺の長さを除けばほぼ一致していたことなどから，日本人研究者の間では「この *H. desportesi* の交接刺の原記載は誤りでは」と考えられるようになった。しかし，Asakawa and Ohbayashi<sup>25)</sup> が *H. desportesi* を再発見した。

Asakawa and Ohbayashi<sup>25)</sup> は線虫の地理的分布，宿主種および形態などの差異から *H. desportesi* に3亜種，すなわち *H. desportesi japonicus*，*H. desportesi desportesi* および *H. desportesi shikokuensis* を設けた。Schulz<sup>149)</sup> はフランスおよびドイツなど西ヨーロッパ産モリアカネズミ(原記載の宿主名 *Sylvaemus sylvaticus*) から検出された線虫に "*Heligmosomoides polygyrus*" という学名を付記し，その形態および測定値を報告したが，現在一般に承認されている *Heligmosomoides polygyrus* とは明らかに異なるので(後述)，この Schulz<sup>149)</sup> の種を指す場合，ここでは "*Heligmosomoides polygyrus sensu Schulz, 1926*" と呼称する。この "*H. polygyrus sensu Schulz, 1926*" に，Asakawa and Ohbayashi<sup>25)</sup> が亜種名 *H. d. desportesi* を冠した。この亜種名の決定は宿主の移動経路(ユーラシア大陸→日本列島)を考慮した場合，日本列島産の2亜種の直接的な祖先型と見なされ，*H. desportesi* の基亜種(typical race)と想定されたためであった。*H. d. desportesi* の交接囊の形態は，*H. desportesi* の原記載<sup>50)</sup> にあったような外背肋の内枝は無く，Asakawa and Ohbayashi<sup>25)</sup> が再記載した線虫の形態と一致した。また *H. d. desportesi* の交接刺長さは0.58~0.61 mmで，日本列島産 *H. desportesi* subsp. の交接刺とほぼ等長であった。しかし，*H. d. desportesi* のクチクラ隆起線は記載されていないので，分類学的な疑問が残されている。Durette-Desset<sup>55)</sup> は "*H. polygyrus sensu Schulz, 1926*" を *Heligmosomoides laevis* (ヨーロッパ産ハタネズミ属に寄生)と考え，モリアカネズミにおける偶発寄生と想定した。しかし，結論は "*H. polygyrus sensu Schulz, 1926*" の再発見を待つ必要があるので，本論文では亜種 *H. d. desportesi* は狭義の *H. desportesi* から外した。

*H. desportesi shikokuensis* は Asakawa and Ohbayashi<sup>25)</sup> が高知県馬路村産アカネズミ4個体中3個体から検出した線虫につけた亜種名である。この線虫の特徴は交接囊肋が太く短い(dull-shaped)ことである(図4-11の3および4)。これによく似た交接囊の肋は *Heligmosomoides jorkei* で観察される<sup>25,31)</sup>。徳島県剣山のアカネズミから検出された *H. desportesi* の交接囊肋もや

や太い傾向にあるが<sup>3)</sup>、分類学的基準とするには、現状では不十分である。そこでこの論文では、*H. desportesi* の亜種についてはこれ以上触れない。

8) *Heligmosomoides neopolygyrus* Asakawa et

Ohbayashi, 1986 (図4-12および4-13)

分布: サハリン, 北海道, 济州島 (長谷川, 私信) お

よびユーラシア大陸東部 (ロシア沿海州, 中国内モンゴル自治区, 同・湖南省, 朝鮮半島) に分布する。

宿主: ハントウアカネズミおよびセスジネズミに寄生する。

形態および測定値: 雄成虫 (1983年5~7月北海道網走にて採集したハントウアカネズミから得た標本5個

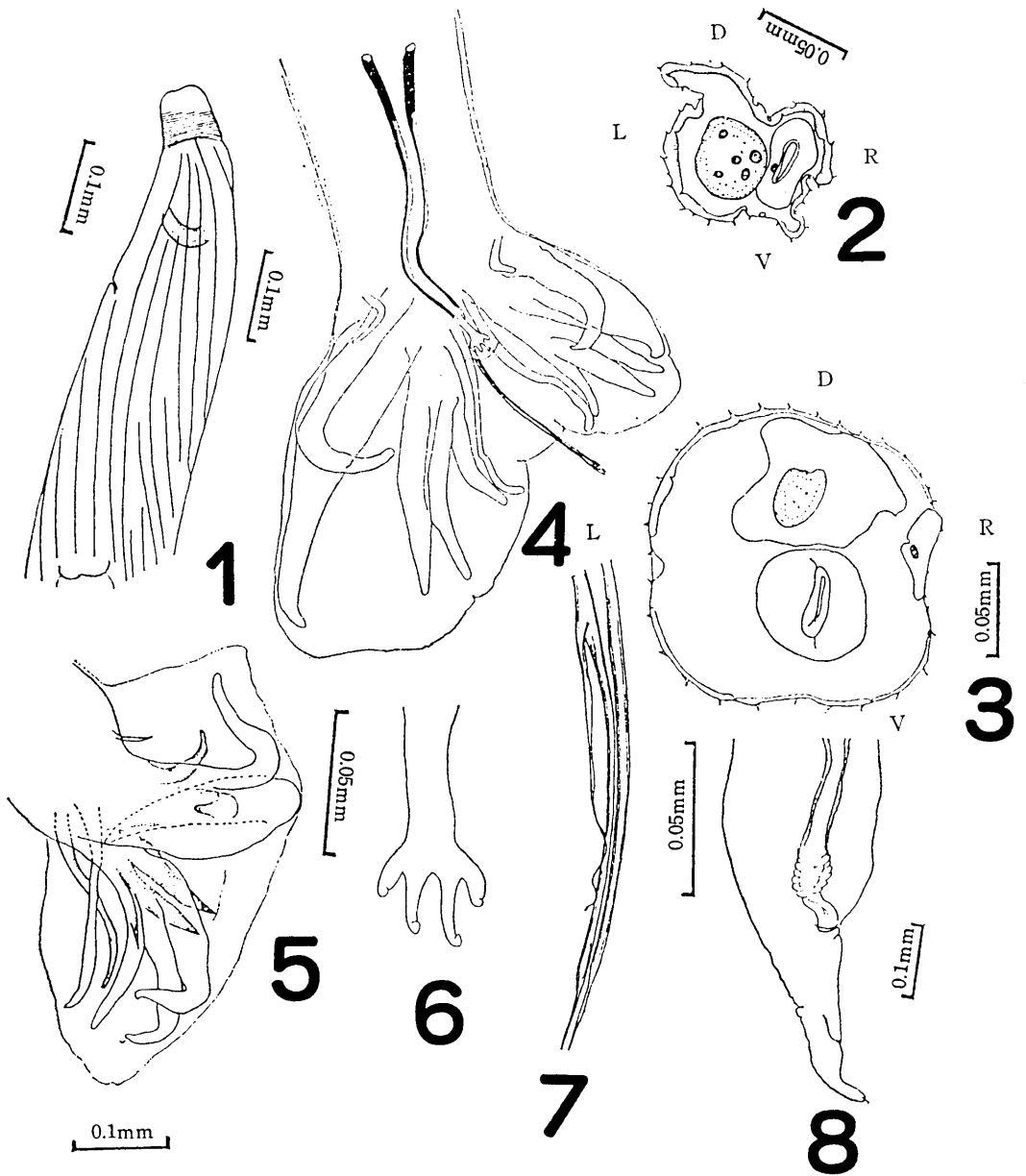


図4-12 *Heligmosomoides neopolygyrus* 1, 頭部; 2と3, 横断面・雌 (D=背側, V=腹側, L=左, R=右) の前と中央; 4と5, 交接囊の腹側と側面; 6, 前肋; 7, 交接刺, 先端; 8, 雌尾部

体) 体長 7.6~10.0 mm, 体幅 0.15~0.20 mm, 食道長 0.56~0.64 mm, 排泄孔の位置 (頭端から) 0.25~0.46 mm, 神経環の位置 (頭端から) 0.19~0.22 mm. 交接刺は 2 本あり左右等長, 0.51~0.64 mm, 副交接刺は欠く, 交接囊は右側葉が左側葉より大きな非対称, 交接囊肋の配列は 2-3 型, 一对の交接囊前乳頭があり, 前腹肋は後腹肋より短く, 3 本の側肋のうち前および中側肋が長く, 両者はほぼ等長, 一方後側肋はこれらに比べ短く, これらは共通の幹から生ずる。外背肋は長く, その幅はほぼ一定し, 基部は膨隆しない (図 4-13 の右)。背肋は小さく 4 本の枝を有する。頭胞の終末部から交接囊起始部までの体表上にはクチクラ隆起線が縦走する。体中央部における隆起線数は 28 から 35。体前方約 1/5 の部位における隆起線の間隔は等しく狭い。隆起線は小さく, それぞれの隆起線の大きさは概ね等しい。なお, 隆起線の性質は虫体体幹部のほぼ全域で一定である。隆起線の方向軸は左横向きである。雌成虫 (1983 年 5~7 月北海道網走にて採集したハントウアカネズミから得た標本 5 個体) 体長 17.5~27.3 mm, 体幅 0.15~0.32 mm, 食道長 0.38~0.58 mm, 排泄孔の位置 (頭端から) 0.24~0.35 mm, 神経環の位置 (頭端から) 0.13~0.19 mm. 尾長 0.11~0.12 mm, 陰門開口部 (尾端から) 0.32~0.41 mm. 生殖管は 1 組, 腔前庭の長さ 0.05 mm, 括約筋の長さ (直径) 0.04 mm. 漏斗状器官の長さ不明。虫卵は楕円形で, 内部は分割した卵細胞を含み, 大きさ  $76\sim 87\ \mu\text{m}\times 54\sim 60\ \mu\text{m}$ . 尾端に 1 本の棘を有する。体中央部におけるクチクラの隆起線数 29~33, 他の性質は雄と同じ。

分類史: 本種は, Asakawa and Ohbayashi<sup>25)</sup> が北海道網走地方のハントウアカネズミから初めて検出し, 新種 *Heligmosomoides neopolygyrus* として記載された。この *H. neopolygyrus* は雄の交接囊外背肋を除けば, 形態学的に *H. polygyrus* と非常に類似している。当初, この線虫が北海道で発見されたことから, ユーラシア大陸から渡ってきた *H. polygyrus* が北海道に隔離された後, 誕生した種であると考えられた<sup>25)</sup>。そのため, 「新しい」の意味の接頭語「neo-」を種小名 *polygyrus* に付けられたが, その種分化に関する想定は次の項で述べるように再考する必要性が生じた。

#### 9) *Heligmosomoides polygyrus* (Dujardin, 1845)

(図 4-13)

分布: 全世界。日本列島では北海道と本州に分布することが知られる。

宿主: 全世界のハツカネズミ *Mus musculus*, 中央アジアからヨーロッパにかけてのユーラシア大陸, アフリカ大陸北部, 英国および地中海の島嶼, 北海道のアカネズミ属 (コアシアカネズミ *Apodemus microps*, キクビネズミ *A. flavicollis*, モリアカネズミ *A. sylvaticus* およびヒメネズミ), 北米大陸産アメリカネズミ亜科の *Peromyscus maniculata*, *Reithrodontomys megalotis* および *R. raviventris* から検出されている<sup>32, 41, 63)</sup>。しかし Durette-Desset *et al.*<sup>63)</sup> によると, アメリカネズミ亜科に寄生する *H. polygyrus* の起源は, ヨーロッパからアメリカに移住した人間に伴い浸入したハツカネズミに寄生していた *H. polygyrus* に由来したものと考えら

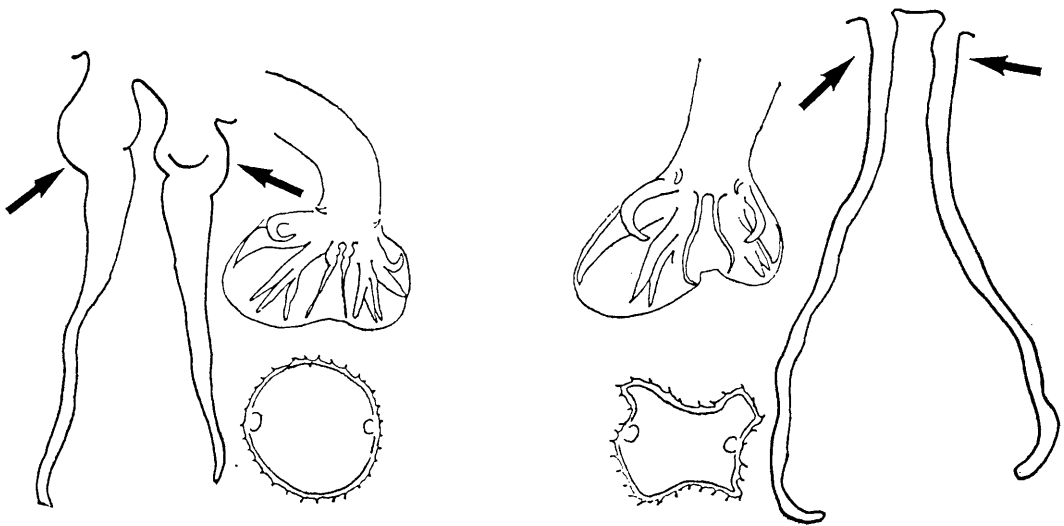


図 4-13 *Heligmosomoides neopolygyrus* (右) と *H. polygyrus* (左) との外背肋の形態の差異 矢印は外背肋基部を示す

れている。また北海道産ヒメネズミにおける寄生は、偶発的な可能性が高いと考えられている(浅川,報告予定)。

形態および測定値<sup>83)</sup>: 雄成虫 体長 5.4~6.0 mm, 体幅 0.10~0.12 mm, 食道長 0.46~0.56 mm, 排泄孔の位置(頭端から) 0.24~0.33 mm, 神経環の位置(頭端から) 0.13~0.17 mm。交接刺は2本あり左右等長, 0.46~0.54 mm, 副交接刺は欠く, 交接囊は右側葉が左側葉より大きな非対称, 交接囊肋の配列は2-3型, 一对の交接囊前乳頭があり, 前腹肋は後腹肋より短く, 3本の側肋のうち前および中側肋が長く, また両者はほぼ等長, 一方後側肋はこれらに比べ短く, これらは共通の幹から生ずる。外背肋は短く, 幅は先端にむかうにつれ狭くなり, その基部が膨隆している(図4-13の左)。背肋は小さく4本の枝を有する。頭部の終末部から交接囊起始部までの体表上には, クチクラ隆起線が縦走する。体中央部における隆起線数は33から40。隆起線は小さく, それぞれの隆起線の大きさは等しい。なお, 隆起線の性質は虫体体幹部のほぼ全域で一定である。隆起線の方向軸は左横向きである。雌成虫 体長 12.8~18.0 mm, 体幅 0.16~0.20 mm, 食道長 0.53~0.69 mm, 排泄孔の位置(頭端から) 0.21~0.39 mm, 神経環の位置(頭端から) 0.16~0.21 mm。尾長 0.08~0.11 mm, 陰門開口部(尾端から) 0.27~0.37 mm。生殖管は1組。虫卵は楕円形で, 内部は分割した卵細胞を含み, 大きさ 73~93  $\mu\text{m}$   $\times$  45~50  $\mu\text{m}$ 。尾端に1本の棘を有する。体中央部におけるクチクラの隆起線数 39~43, 他の性質は雄と同じ。

分類史: Dujardin<sup>53)</sup> は, フランスに産する種々の齧歯類寄生の線虫を, *Strongylus* という属名で数種報告し, *H. polygyrus* もその際記載された<sup>55)</sup>。しかし原記載が不十分であったため, 後に分類学的な混乱を招いた。特に Durette-Desset<sup>55)</sup> が指摘したように, Dujardin<sup>53)</sup> の原記載の図に *H. polygyrus* とは明らかに異なった左右対称の交接囊が描かれており (*H. laevis* ?), 多くの誤解を引き起こした。たとえば, Boulenger<sup>42)</sup> や Schulz<sup>149)</sup> は, この左右対称型交接囊を有する別種の線虫に *polygyrus* なる種小名を与え, 異物同名(ホモニム)の問題が生じた。

また *H. polygyrus* につけられたシノニムも実に多い。以下にその学名を発表年代順に列挙する; *Nematospiroides dubius* Balyis, 1926; *Heligmosomoides skrjabini* Schuiz, 1926; *Sincosta aberrans* Roe, 1929; *Paranematospira muris* Sprehn, 1935; *Heligmosomum azerbaijani* Shakhnazarova, 1949; *Heligmosomum kratochvili* Tenora et Barus, 1955。以上の学名のうち, まず *Heligmosomoides* 属と *Heligmosomum*

属以外の属名は分類学的に無効とされた<sup>54,55,57,61)</sup>。また Durette-Desset *et al.*<sup>63)</sup> は, Dujardin<sup>53)</sup> のモリアカネズミから検出された非対称型交接囊を有する線虫を真の *H. polygyrus* としたので, シノニムの問題はほぼ解決された。しかし, 次に述べる亜種と関連して, 分類学的に解決すべき問題点が一部残されている。

Durette-Desset<sup>55,56)</sup> および Durette-Desset *et al.*<sup>63)</sup> は, 交接囊の肋の長さ, 体長と隆起線数の相対的な関係, 宿主と産地などに基づき, *H. polygyrus* に次のような4亜種を提唱した; *H. p. polygyrus* (ヨーロッパ産モリアカネズミとハツカネズミから検出), *H. p. corsicus* (コルシカ島産ハツカネズミから検出), *H. p. bakeri* (北米大陸産ハツカネズミとアメリカネズミ亜科から検出), *H. p. americanus* (北米大陸産ハタネズミ亜科 *Phenacomis ungava* あるいは *P. intermedius*)。しかし, *H. p. americanus* については, *H. polygyrus* の3亜種と形態学的にかけ離れているので, これを *H. polygyrus* に配置することは適さない<sup>25,146)</sup>。本論文ではこの線虫を便宜上: “*H. p. americanus*” と記したが, 実際は別種の扱いに準じている。また, これ以外の3亜種の形態についても, それぞれを完全に区別することは困難である。よって, この論文では *H. polygyrus* を亜種レベルに区別することは避けた。

## 第6節 日本列島における宿主域の特色

1) *Heligmosomum* 属: この属にはこれまでに13種が報告されている(表4-1)。後述するように, これら種群は *Heligmosomum* 亜属と *Paraheligmosomum* 亜属の2亜属に分けられている。*Heligmosomum* 亜属の4種のうち, 3種はハタネズミ属(一部, *Lemmus* 属)に, 1種がヤチネズミ属にそれぞれ寄生する。一方, *Paraheligmosomum* 亜属の9種のうち7種がヤチネズミ属に, 2種がピロードネズミ属にそれぞれ寄生する。なお *Paraheligmosomum* 亜属のうち, 朝鮮半島産コウライヤチネズミ *Eothenomys regulus* から検出された *H. (P.) sp.*<sup>18)</sup> は現在記載中なので種名は未決定である(図4-35)。

日本列島には *Heligmosomum* 亜属1種と *Paraheligmosomum* 亜属3種が, ハタネズミ亜科に寄生する。表4-1で示すように日本列島産ハタネズミ亜科と *Heligmosomum* 属の亜属レベルとの宿主-寄生体関係は, 全北区で展開している宿主-寄生体関係の一般的傾向とはほぼ同様である。

2) *Heligmosomoides* 属: この属にはこれまでに32種が報告されている(表4-2)。この種群のうち, ハタネ

表 4-1 *Heligmosomum* 属線虫の宿主と分布の一覧

種小名	報告者	宿主	分布
<i>Heligmosomum</i> 亜属*			
<i>costellatum</i>	Dujardin (1845)	<i>M. arvalis</i>	フランス
	Genov and Yanchev (1981)	<i>M. nivalis</i>	ブルガリア ロシア
<i>borealis</i>	Schulz (1930)	<i>C. rutilus</i>	ロシア
		<i>C. glareolus</i>	ラトビア
<i>halli</i>	Schulz (1926)	<i>M. arvalis</i>	ロシア
	Hasegawa and Otsuru (1981)	<i>M. montebelli</i>	本州
<i>nearcticum</i>	Asakawa and Satoh (1987)	<i>M. montebelli</i>	本州
	Durette-Desset (1968 b)	<i>M. spp.</i>	北米大陸
	浅川ら (1993)	<i>M. longicaudus</i>	北米大陸
<i>Parahelgmosomum</i> 亜属			
<i>mixtum</i>	Schulz (1954)	<i>C. rutilus</i>	シベリア
	Durette-Desset (1968 a)	<i>C. rutilus</i>	シベリア
	Gabriel (1972)	<i>C. glareolus</i>	チェコ・スロバキア
	Durette-Desset <i>et al.</i> (1980)	<i>Citellus sp.</i>	シベリア北部
	Genov and Yanchev (1981)	<i>C. glareolus</i>	ブルガリア
	Asakawa and Satoh (1987)	<i>C. rutilus</i>	北海道
<i>asiaticum</i>	Nadtochi (1970 a)	<i>C. rutilus</i>	ロシア
<i>cornucephale</i>	Egorova and Nadtochi (1975)	<i>C. rutilus</i>	極東ロシア
		<i>E. sp.</i>	本州
<i>hasegawai</i>	Hasegawa and Otsuru (1981)	<i>E. andersoni</i>	本州
	Asakawa (1987)	<i>E. smithii</i>	本州・四国・九州
<i>petrovi</i>	Krotov (1959)	<i>C. rutilus</i>	サハリン
<i>rutili</i>	Nadtochi (1970 a)	<i>C. rutilus</i>	ロシア
<i>viktori</i> (あるいは <i>victori</i> : 原記載論文中で2通りの綴り)	Nadtochi (1970 a)	<i>C. rufocanus</i>	ロシア
	Yamaguti (1954 a)	<i>C. spp.</i>	サハリン
<i>yamagutii</i>	Chabaud <i>et al.</i> (1963)	<i>C. rufocanus</i>	北海道
	Tenora <i>et al.</i> (1983)	<i>C. spp.</i>	スカンジナビア半島
sp.	浅川ら (1992)	<i>E. regulus</i>	朝鮮半島

\*: それぞれの亜属の定義と種群は Asakawa and Satoh (1987) に準ずる  
 宿主属名: *M.*, *Microtus*; *C.*, *Clethrionomys*; *E.*, *Eothenomys*

注: 種名はヨーロッパ, アジアおよび北米の順に配列した

表4-2 *Heligmosomoides* 属線虫の宿主と分布の一覧

種小名	報告者	宿主	分布
<i>travassosi-douglasi</i> 系列* (本文中では「グループ I」)			
<i>travassosi</i>	Schulz (1926)	<i>Cr. cricetus</i>	フランス ハンガリー
<i>yorkei</i>	Schulz (1926)	<i>Cr. migratorius</i>	ロシア
<i>juvenus</i>	Kirshenblat (1949)	<i>Me. auratus</i>	アルメニア
<i>douglasi</i>	Durette-Desset <i>et al.</i> (1972)	<i>R. raviventris</i>	北米大陸
<i>turgidus</i>	Walton (1923)	<i>Mi. sp.</i>	北米大陸
遺残グループ (本文中では「グループ II」)			
<i>polygyrus</i>			
亜 <i>americanus</i> (ただし他の <i>polygyrus</i> subspp. と種レベルで異なる)			
	Durette-Desset <i>et al.</i> (1972)	<i>Ph. intermedius</i>	北米大陸
		<i>Ph. ungava</i>	北米大陸
<i>hudsoni</i>	Cameron, 1937	<i>D. hudsonius</i>	カナダ・アラスカ
		<i>D. torquatus</i>	シベリア
		<i>L. spp.</i>	シベリア
<i>johnsoni</i>	Rausch and Rausch (1973)	<i>Ph. intermedius</i>	北米大陸
<i>laevis-carolinensis</i> 系列 (本文中では「グループ III」)			
<i>laevis</i>	Dujardin (1845)	<i>Mi. arvalis</i>	フランス
<i>glareoli</i>	Baylis (1928)	<i>Cl. glareolus</i>	英国
	Mishra <i>et al.</i> (1976)	<i>Cl. glareolus</i>	フランス
<i>longispiculus</i>	Tokobaev and Erkulov (1966)	<i>Mi. gregalis</i>	ロシア
<i>tatricus</i>			
亜 <i>tatricus</i>	Erhardova (1955)	<i>Mi. nivalis</i>	チェコ・スロバキア
	Durette-Desset and Tenora (1974)	<i>Pi. subterraneus</i>	チェコ・スロバキア
亜 <i>pirinus</i>	Genov and Yanchev (1981)	<i>Mi. nivalis?</i>	ブルガリア
<i>orientalis</i>	Jun (1963)	<i>Cl. rutilus</i>	アルタイ地方
		<i>Cl. rufocanus</i>	アルタイ地方
<i>schulzi</i>	Nadtochi (1970 a)	<i>Mi. oeconomus</i>	千島列島
<i>protobullosus</i>			
	Asakawa and Ohbayashi (1987)	<i>Mi. montebelli</i>	本州
sp.	浅川ら (1990 a)	<i>Mi. kikuchii</i>	台湾
<i>bullosus</i>			
亜 <i>bullosus</i>	Durette-Desset (1968 b)	<i>Mi. oeconomus</i>	アラスカ・シベリア
亜 <i>matthewensis</i>	Durette-Desset (1968 b)	<i>Mi. abbreviatus</i>	アラスカ



(表 4-2 続き)

種小名	報告者	宿主	分布
<i>microti</i>	Kuns and Rausch (1950)	<i>Mi. montanus</i>	北米大陸
		<i>Mi. richardsoni</i>	北米大陸
<i>wisconsinensis</i>	Durette-Desset (1968 b)	<i>Mi. pennsylvanicus</i>	北米大陸
<i>carolinensis</i>	Dikmans (1940)	<i>Cl. gapperi</i>	北米大陸
		<i>O. zibethica</i>	北米大陸
	Lichtenfels and Haley (1969)		
		<i>Cl. gapperi</i>	カナダ
<i>desportesii</i> **	Chabaud <i>et al.</i> (1963)		
		<i>A. argenteus</i>	北海道・本州
	Asakawa and Ohbayashi (1986 b)		
		<i>A. argenteus</i>	北海道・本州・四国
		<i>A. speciosus</i>	四国
<i>ussuriensis</i>	Lubimov (1932)	<i>E. sibiricus</i>	ロシア
		<i>S. vulgaris</i>	バイカル地方
<i>longicirratu</i> - <i>longispiculatus</i> 系列 (本文中では「グループ VI」)			
<i>longicirratu</i>	Schulz (1954) [Skrjabin <i>et al.</i> (1954)]	<i>Mi. sp.</i>	ロシア
<i>smirnovae</i>	Durette-Desset <i>et al.</i> (1980)		
		<i>L. sibiricus</i>	シベリア東部 カナダ
<i>tenorai</i>	Durette-Desset (1968 b)	<i>L. sibiricus</i>	アラスカ
<i>montanus</i>	Durette-Desset (1968 b)		
		<i>Mi. longicaudus</i>	アラスカ
		<i>Mi. californicus</i>	北米大陸
<i>longispiculatus</i>	Dikmans (1940)	<i>Mi. pennsylvanicus</i>	北米大陸
		<i>O. zibethia</i>	北米大陸
sp.	浅川ら (1993 b)	<i>Pi. pinetorum</i>	北米大陸
<i>kurilensis</i> **	Nadtochi (1966)	<i>A. speciosus</i>	国後島
		浅川 (1989)	<i>A. spp.</i>
		<i>Cl. rufocanus</i>	北海道
<i>thomomys</i>	Gardner and Jasmer (1983)		
		<i>T. bottae</i>	北米大陸
		<i>T. bulbivorus</i>	北米大陸
<i>polygyrus</i> 系列 (本文中では「グループ V」)			
<i>polygyrus</i>			
■ <i>polygyrus</i>	Dujardin (1845)	<i>A. sylvaticus</i>	フランス
		<i>Mu. musculus</i>	フランス

(表 4-2 続き)

種小名	報告者	宿主	分布
亜 <i>corsicus</i>	Durette-Desset (1968 a)	<i>Mu. musculus</i>	コルシカ島
亜 <i>bakeri</i>	Durette-Desset et al. (1972)	<i>Mu. musculus</i>	北米大陸
		<i>Pe. maniculata</i>	北米大陸
		<i>R. megalotis</i>	北米大陸
		<i>R. raviventris</i>	北米大陸
	Hasegawa et al. (1983)	<i>Mu. musculus</i>	本州
	横山ら (1985)	<i>Mu. musculus</i>	北海道
<i>neopolygyrus</i>	Asakawa and Ohbayashi (1986 b)	<i>A. peninsulae</i>	北海道
	浅川ら (1993)	<i>A. peninsulae</i>	中国
	浅川ら (1990)	<i>A. agrarius</i>	中国

宿主属名: *A.*, *Apodemus*; *Cr.*, *Cricetus*; *Cl.*, *Clethrionomys*; *D.*, *Dicrostonyx*; *E.*, *Eutamias*; *L.*, *Lemmus*; *Me.*, *Mesocricetus*; *Mi.*, *Microtus*; *Mu.*, *Mus*; *O.*, *Ondatra*; *Pe.*, *Peromyscus*; *Ph.*, *Phenacomys*; *Pi.*, *Pitymys*; *R.*, *Reithrodontomys*; *S.*, *Sciurus*; *T.*, *Thomomys*

\*: それぞれの系列あるいはグループの名称と定義は Asakawa (1988) に準ずるが、本文中で使用する際は便宜上「グループ I~V」を用いる。なお、それぞれの種群も Asakawa (1988) にほぼ準ずるが、一部の種はその後の研究で追加された

\*\* : Asakawa and Ohbayashi (1986 b) で提唱した *H. desportesi* と *H. kurilensis* の亜種名は使用しない (本文参照)

亜: 当該種の亜種名を示す

ズミ亜科に固有の寄生線虫の種数は 22 と最多で、キヌゲネズミ亜科とネズミ亜科にはそれぞれ 4 種、ホリネズミ科とリス科にはそれぞれ 1 種が報告されている。

日本列島に限って見ると、偶発的な寄生例を除けば、ハタネズミ亜科のハタネズミ、ネズミ亜科のアカネズミ、ヒメネズミ、ハントウアカネズミおよびハツカネズミにそれぞれ固有の *Heligmosomoides* 属が寄生している。島嶼部を含むヨーロッパからユーラシア大陸の中央部にかけて、*H. polygyrus* がネズミ亜科数種に寄生しているのに対し、日本列島ではこのように複数の *Heligmosomoides* 属が複数のネズミ亜科動物に寄生する。ユーラシアおよび北米大陸産ハタネズミ亜科の多くには、前述のように多くの *Heligmosomoides* 属が寄生するが、日本列島に生息するヤチネズミ、スミスネズミ、タイリクヤチネズミ、ヒメヤチネズミおよびムクゲネズミのハタネズミ亜科動物には固有の *Heligmosomoides* 属線虫がない。

すなわち、日本列島の特色は、*Heligmosomoides* 属と本来密接な宿主-寄生体関係にあると考えられているハタネズミ亜科からよりも<sup>54)</sup>、二次的な宿主グループで

あるネズミ亜科に多くの *Heligmosomoides* 属の固有種が寄生する点である。

#### 第 7 節 *Heligmosomoides* 属の固着器官と生殖器官の進化方向

1) 進化速度の仮説: Durette-Desset<sup>56,57,62)</sup> は、*Heligmosomoides* 属は宿主転換により、きわめて短期間に新亜種あるいは種に分化した (rapid evolution) と想定した。たとえば、北米大陸への移民に伴いヨーロッパから侵入したハツカネズミは、*H. polygyrus corsicus* を北米に持ち込んだ。そしてまず、北米原産の亜種 *H. polygyrus bakeri* が分化し、これに引き続き亜種 *H. polygyrus americanus* が誕生したと考え、この進化の経緯に要した時間を 300 年と見積った。もし、*Heligmosomoides* 属が本当にこのように速い進化速度を有するとならば、日本列島産 *Heligmosomoides* 5 種に共通の祖先型が存在し、日本列島の成立後それぞれのネズミ亜科動物に宿主の転換をして現生種になったと考えても不思議ではない。

しかし、佐渡島のように地理的隔離期間の非常に長い

日本列島の離島では *Heligmosomoides* 属の亜種あるいは種分化が確認されないことから(第3章参照), 少なくとも日本列島産 *Heligmosomoides* 属の進化速度については前記の Durette-Desset の仮説は受け入れ難い。さらに日本列島産 *Heligmosomoides* 属が単系統性であるとする考えは, *Heligmosomoides* 属における系統解析の結果と矛盾する可能性が高い。以下でその点を論議するが, まず系統解析上の根拠である形態学的情報の解説について述べ(本節), 次に本属の既知種群間に見られる系統関係の概要を示し(第8節), 最後に日本列島産 *Heligmosomoides* 属の種分化を推定した(第9節)。

2) 前提条件: 一般に, 寄生虫はその祖先動物が保持していたと思われる感覚器官や運動器官を退化させる一方で, 固着器官や生殖器官を相対的に発達させてきた生物群である。この傾向は寄生線虫の場合でも同様で, 固着器官と生殖器官の形態は毛様線虫上科に所属する各線虫グループ間の系統関係を探る上で重要な指標とされた<sup>46, 47, 57, 61, 62, 76, 112</sup>。それならば, この指標を *Heligmosomoides* 属の種レベルの系統解析に応用することは可能であろうか。

前述した「各線虫グループ」とは分類階層的に科あるいは属を指しているので, すべてが適用可能とは考えられない。しかし, 形態の変化(方向)がなんらかの適応現象の所産であるとするならば, 同様な現象が種(群)の分岐において観察されても不思議ではない。従って本論文では, このような形態変化の方向性は *Heligmosomoides* 属の種(群)にもあてはまるものと前提した。

3) 固着器官: *Heligmosomoides* 属の体表面には隆起線

構造物が認められる(図4-1のBとC参照)。この構造物は宿主の腸蠕動や内容物の流動により虫体が排除されないために発達した滑り止め装置である。この隆起線の形態と配列はシンローフ(synlophe)と称され, *Heligmosomoides* 属ばかりではなく毛様線虫上科一般に存在し, 分類や系統解析の際の重要な指標とされている<sup>57, 70</sup>。

シンローフの進化方向は個体発生学的なデータから明らかのように, 隆起線の大きさが徐々に減少する一方で, その数は増加する傾向にあると考えられている。この形態変化の方向性は隆起線を腸粘膜に食い込ませることにより生ずる, 宿主への直接的なダメージを減少あるいは分散させる方向に一致すると思われる<sup>62</sup>。

4) 生殖器官: 毛様線虫上科における生殖器の形態の進化的な解釈としては, Skrjabin *et al.*<sup>156</sup> および Chabaud<sup>16</sup> などが代表的である。既に古典の範疇に入るかも知れないが, 今日でも系統解析上の重要な根拠の一つとされている。その概要は交接囊・肋の大きさと長さが「大・長→小・短」に, 交接刺の形状が「複雑→単純」に, その長さが「短→長」に, 子宮の数が「2本→1本」に, 雌の尾棘が「有→無」にそれぞれ変化するというものである。

しかし, *Heligmosomoides* 属の場合, 雌の性質は共通(子宮1本・尾棘有)で, かつ単純な交接刺であることから, 今回は主に交接刺長と交接囊(図4-1のD参照)の肋の形態について注目した。他に交接囊についてはその対称性も考慮に入れた。この性質は分類階層的に高位タクサ間における系統解析上の根拠にはならないが, 近縁種間の系統比較では有効で, たとえば, ヘリグモソーム

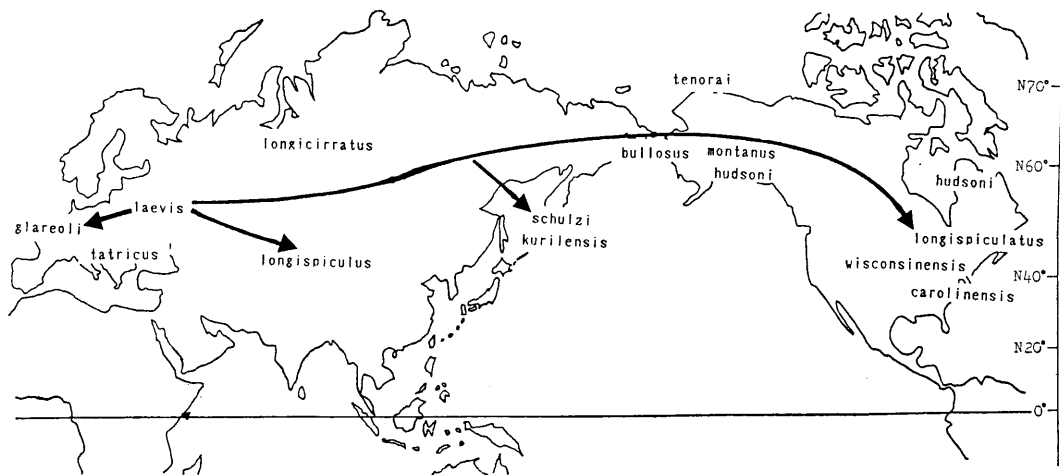


図4-14 *Heligmosomoides* 属の種分化に関する従来の仮説 (Durette-Desset, 1968 b, 1971)

ム科の *Suncinema* 属では種分化につれ交接囊は対称型から非対称型に変化すると考えられている<sup>60)</sup>。

第8節 *Heligmosomoides* 属の各種群間の系統関係 (その1)

1) 従来の仮説 (図4-14): *Heligmosomoides* 属の直接的な祖先型に関しては第11節で触れるので、ここでは *Heligmosomoides* 属に所属する種群間の系統関係について考察する。

この問題について初めて本格的な論議を展開した Durette-Desset<sup>54)</sup> は、まず中央ヨーロッパ産 *H. laevis* を現生 *Heligmosomoides* の祖先型として想定し、シベリア、アラスカそして北米大陸へと東方移動するにつ

れ、次々と交接刺の延長化および隆起線数の増加が起き、多くの *Heligmosomoides* が誕生したと考えた (図4-14); *H. laevis* (以下の括弧は交接刺長: mm/隆起線数) (0.6/15)→*H. glareoli* (0.8~1.0/20)→*H. taticus* (1.2~1.4/17)→*H. longispicus* (1.9/? )→*H. longicirratu*s (2.9/20)→*H. schulzi* (2.0~2.7/? )→*H. kurilensis* (3.1~3.3/28)→*H. hudsoni* (1.4/背側隆起線欠く)→*H. bullosus* (1.9/17)→*H. tenorai* (1.9/21~27)→*H. montanus* (4.0/17)→*H. wisconsinensis* (2.0/16)→*H. carolinensis* (2.0/16~17)→*H. longispiculatus* (4.0/? )。また、ハタネズミ亜科動物以外の宿主へは二次的に適応する宿主転換により、生殖器に特異な形態を生じた。実際、キヌゲネズミ亜科に適応した *H. travassosi*, *H. yorkei* および *H. juvenus*, リス科に適応

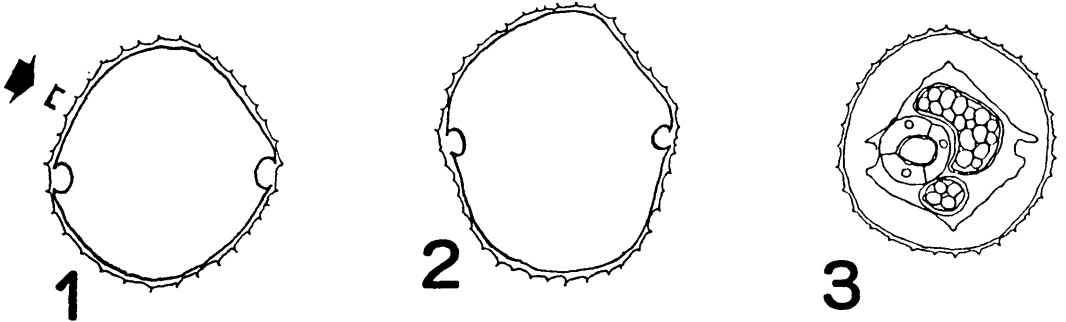


図4-15 *Heligmosomoides* 属の *travassosi-douglasi* 系列・「グループI」の横断面 矢印は隆起線の間隔を示す (以下、同様)

1. *H. travassosi*, Durette-Desset, 1973 を改写
2. *H. douglasi*, Durette-Desset et al., 1972 を改写
3. *H. turgidus*, Walton, 1923 を複写

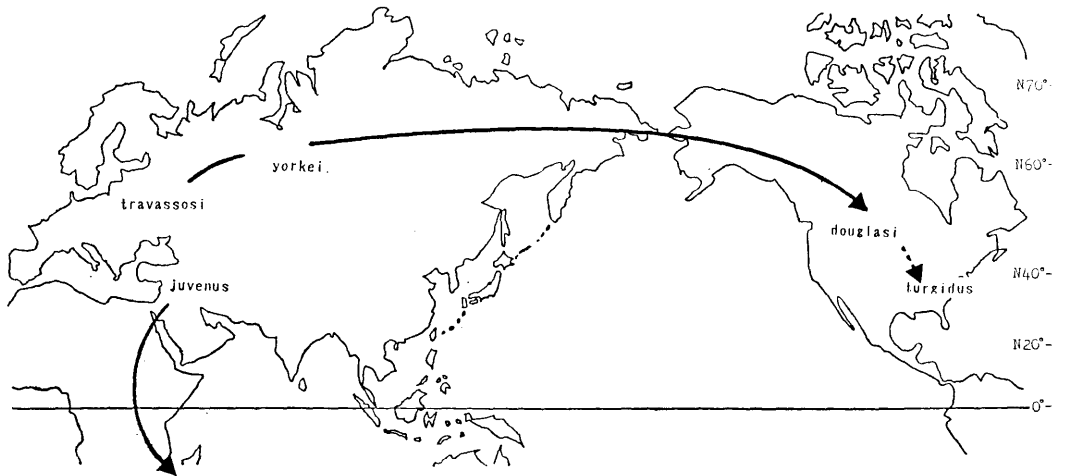


図4-16 *Heligmosomoides* 属の種分化に関する新たな仮説 (その1-travassosi-douglasi 系列・「グループI」) ---: ハタネズミ亜科への寄生を示す

した *H. ussuriensis* などはいずれも交接囊の形態が特殊である。しかし、ここで重要なネズミ亜科に適応した *H. desportusi* および *H. polygyrus* の直接の祖先型については示されていない。

このように Durette-Desset<sup>54,55,57)</sup> の仮説には説明不足の点が含まれるものの、極めて複雑な *Heligmosomoides* 属の分類を整理し、それと同時に種分化の考えを最初に提示した点で重要な仮説である。しかし、その後、新種や既知種の新産地に関する情報が蓄積されたため、*Heligmosomoides* 属の種分化の過程をこのような単純なモデルでは説明が困難となってきた。そこで、これまで報告のある *Heligmosomoides* 属の各種を、交接刺の長さと同断面で見た隆起線の数と形態で I から V のようなグループに分け、さらに宿主域と地理的分布域など

を総合して新たに系統解析を試みた。

2) グループ I-*H. travassosi* から *H. douglasi* に到る系列 (図 4-15 および 4-16): 交接刺長 0.4~1.7 mm, 隆起線数 30~34 (一部雌では 43 に達する), 隆起線の間隔は等しく狭い。隆起線の大きさは非常に小さく、それぞれの大きさは等しい。次の 5 種が所属する; *H. travassosi* (以下の括弧は交接刺長: mm/雄, 雌の隆起線数) (0.6~0.7/34, 43), *H. yorkei* (1.7/30, 40), *H. juvenis* (0.4/?), *H. douglasi* (1.0/32, 41), *H. turgidis* (0.5/? , 32)。ユーラシア大陸と北米大陸にいるキヌゲネズミ亜科の *Cricetus* 属と *Mesocricetus* 属, アメリカネズミ亜科の *Reithrodontomys* 属, ハタネズミ亜科のハタネズミ属 *Microtus* などに寄生する。なお, *H. turgidus* の原記載<sup>169)</sup> では, 宿主が *M. arvalis* とされているが, このネズミは北米大

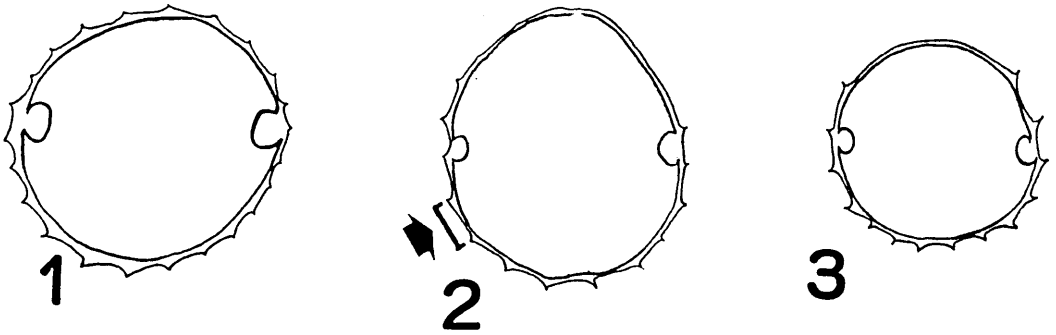


図 4-17 *Heligmosomoides* 属の遺残グループ・「グループ II」の横断面

1. *H. polygyrus americanus* (ただし他の *polygyrus* subsp. と種レベルで異なる), Durette-Desset et al., 1972 を改写
2. *H. johnsoni*, Rausch and Rausch, 1973 を改写
3. *H. hudsoni*, Durette-Desset, 1968 b を改写

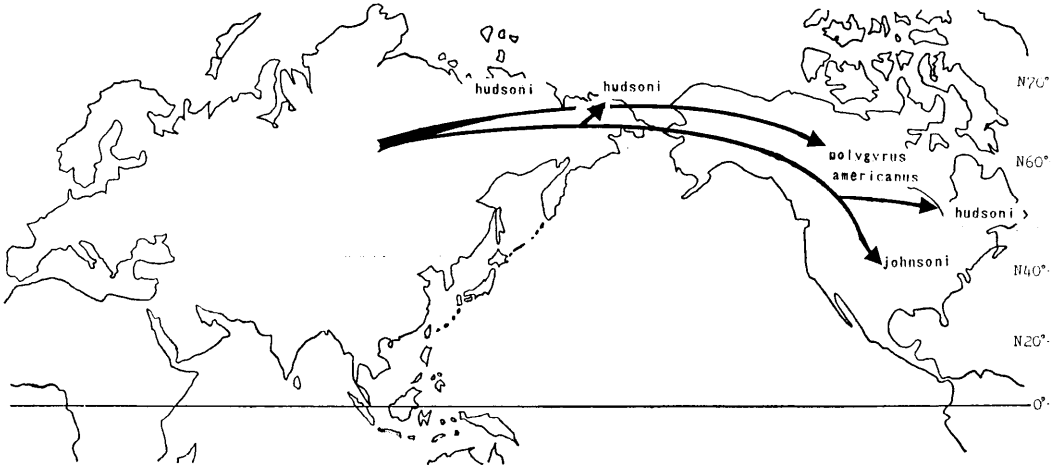


図 4-18 *Heligmosomoides* 属の種分化に関する新たな仮説 (その 2-遺残グループ・「グループ II」)

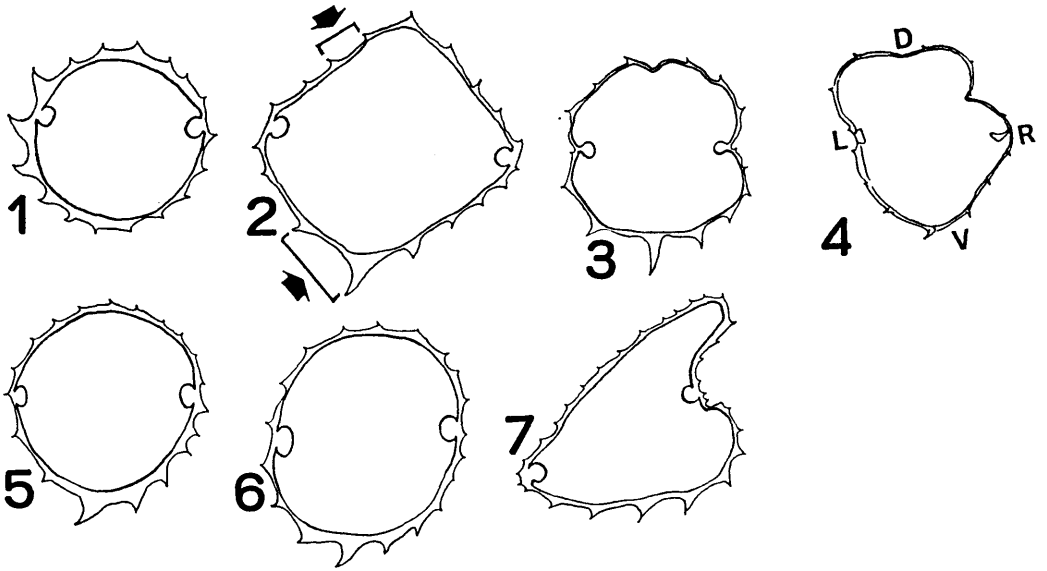


図 4-19 *Heligmosomoides* 属の *laevis-carolinensis* 系列・「グループ III」の横断面

1. *H. laevis*, Durette-Desset, 1968 a を改写
2. *H. tatricus*, Durette-Desset and Tenora, 1974 を改写
3. *H. protobullosus*, Asakawa and Ohbayashi, 1987 を改写
4. *H. sp.*, 浅川ら, 1990 を改写
5. *H. bullosus*, Durette-Desset, 1968 b を改写
6. *H. wisconsinensis*, Durette-Desset, 1968 b を改写
7. *H. desportesi*, Asakawa and Ohbayashi, 1986 b を改写

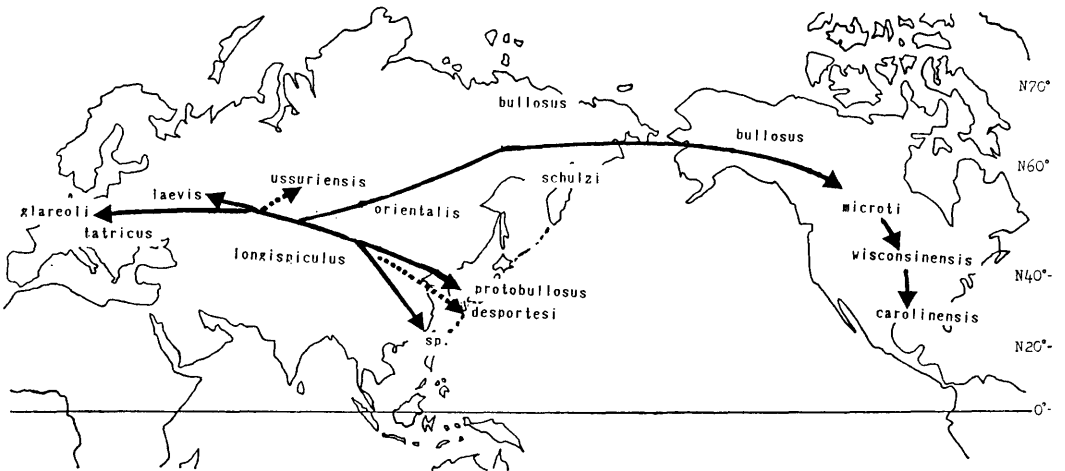


図 4-20 *Heligmosomoides* 属の種分化に関する新たな仮説 (その 3-*laevis-carolinensis* 系列・「グループ III」)

---: ネズミ亜科あるいはリス科への寄生を示す

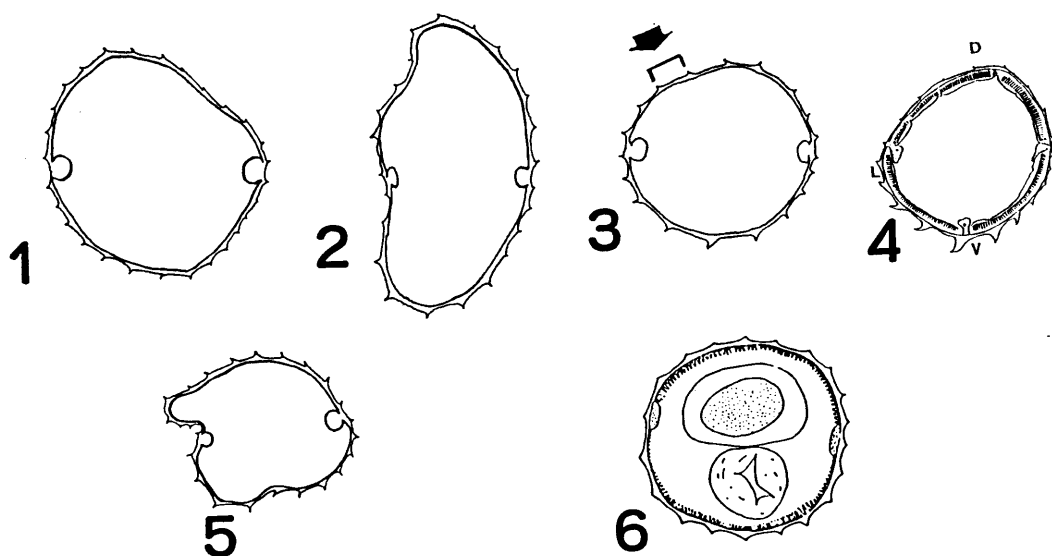


図 4-21 *Heligmosomoides* 属の *longicirratu*s-*longispiculatus* 系列・「グループ VI」の横断面

1. *H. smirnovae*, Durette-Desset *et al.*, 1980 を改写
2. *H. tenorai*, Durette-Desset, 1968 b を改写
3. *H. montanus*, Durette-Desset, 1968 b を改写
4. *H. sp.*, 浅川ら, 1993 a を改写
5. *H. kurilensis*, Asakawa and Ohbayashi, 1986 b を改写
6. *H. thomomyos*, Gardner and Jasmer, 1983 を改写

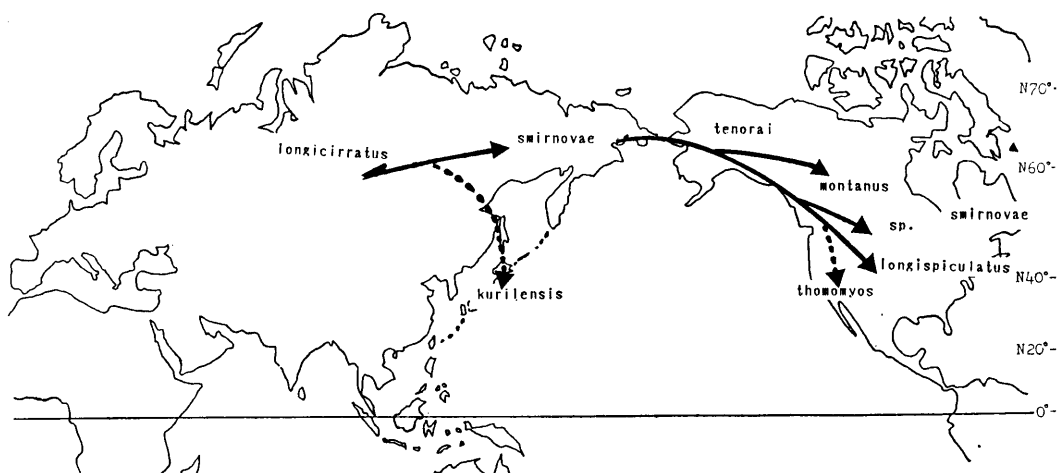


図 4-22 *Heligmosomoides* 属の種分化に関する新たな仮説  
(その 4-*longicirratu*s-*longispiculatus* 系列・「グループ VI」)  
----: ネズミ亜科あるいはホリネズミ科への寄生を示す

陸には分布しない。北米原産のいずれかのハタネズミ属と考えられるが、再検討が必要な種である。また、*H. juvenis* については隆起線の性質が不明であり、これも再検討が必要である。

3) グループ II-遺残グループ (図 4-17 および 4-18): 交接刺長 0.4~2.4 mm, 隆起線数 12~24, 隆起線の間隔は等しく広い。隆起線の大きさは小さく、それぞれの大きさは腹側から背側にかけて減少する傾向があり、特に *H. hudsoni* と *H. johnsoni* で背側の隆起線が完全に消失。次の 3 種が所属する; *H. polygyrus americanus* (0.87~0.95/23, 24), *H. hudsoni* (1.4/?, 14), *H. johnsoni* (2.36/?, 12)。シベリアとアラスカから北米大陸の中央部の山岳地帯に遺残分布するハタネズミ亜科の *Phenaco-*

*mys* 属と *Dicrostonyx* 属に寄生する。なお、*H. polygyrus americanus* については、前に述べたように他の *H. polygyrus* subsp. と種レベルで異なるが (第 5 節の 9) 参照), 学名は原記載<sup>63)</sup> のまま収録した。

4) グループ III-*H. laevis* から *H. carolinensis* に到る系列 (図 4-19 および 4-20): 交接刺長 0.6~2.6 mm, 隆起線数 15~23 (雄で 28, 雌で 40 に達する種では、隆起線のサイズは極めて小さい), 隆起線の間隔は狭いところと非常に広いところが混在し、それぞれの間隔は腹側から背側にかけて減少する。隆起線の大きさは小さいものと大きいものが混在し、それぞれの大きさは腹側から背側にかけて減少する。次の 14 種が所属する; *H. laevis* (0.6/14~17, ?), *H. glareoli* (0.9/20, 16), *H. longispiculus*

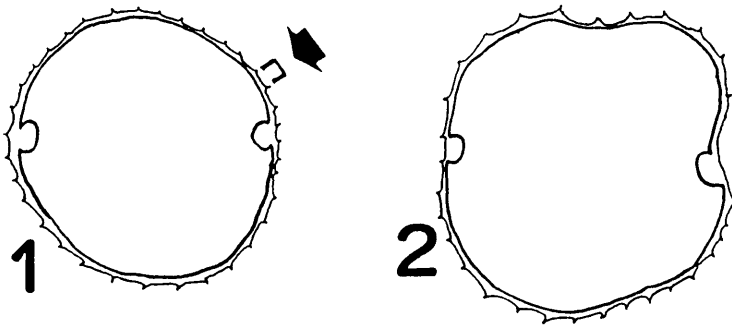


図 4-23 *Heligmosomoides* 属の *polygyrus* 系列・「グループ V」の横断面

1. *H. polygyrus*, Hasegawa et al., 1983 を改写
2. *H. neopolygyrus*, Asakawa and Ohbayashi, 1986 b を改写

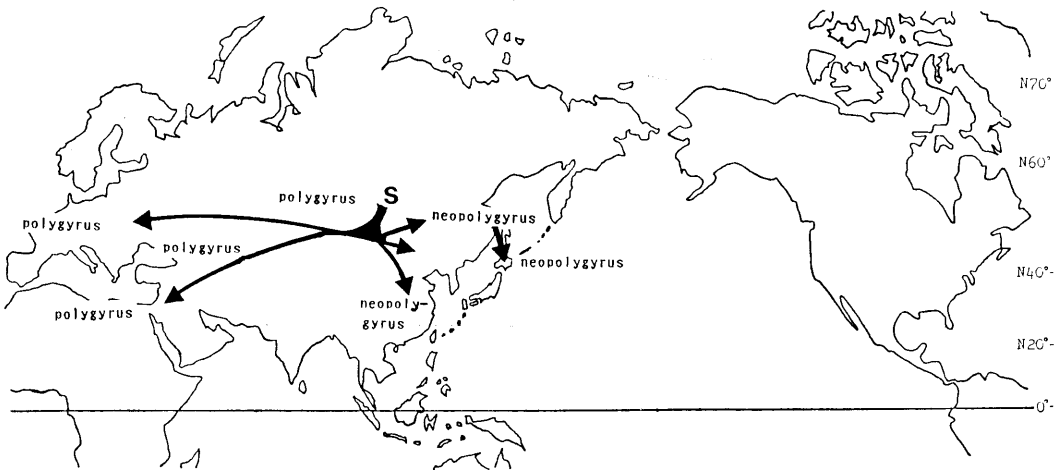


図 4-24 *Heligmosomoides* 属の種分化に関する新たな仮説 (その 5-*polygyrus* 系列・「グループ V」)

- S: *H. neopolygyrus* と *H. polygyrus* の共通の祖先型  
 注: 人類との共生により分布したと考えられる種 (本文参照) は除いた



(1.80~1.95/?). *H. taticus* (1.10~1.32/17, 16), *H. orientalis* (1.8/18~20: ただし, 隆起線数は性別不明), *H. schulzi* (2.01~2.68/?), *H. protobullosus* (1.6~2.2/15, ?), 浅川ら<sup>21)</sup>が台湾産キクチハタネズミから検出した *H. sp.* (1.6以上: ただし, 交接刺断裂のため全長不明/15, ?; 雌未検出), *H. bullosus* (1.7~1.9/17~18, 19~21), *H. microti* (2.2/16: ただし, 隆起線数は性別不明), *H. wisconsinensis* (2.0/16~17, 19), *H. carolinensis* (1.8/16~17, 19), *H. desportesi* (0.4~0.6/25~30, 28~40: ただし, 体中央部の横断面では隆起線のサイズは極めて小さいため, これら数値は体表面から隆起線を測定した値である。なお, 原記載の食道基部の雌横断面では23), *H. ussuriensis* (0.92/16~20: ただし, 隆起線数は性別不明)。ユーラシア大陸と北米大陸全域およびこれらの島嶼にいるハタネズミ亜科のハタネズミ属とヤチネズミ属のほか, ネズミ亜科のアカネズミ属 (日本のみ) とリス科の *Eutamias* 属 (シベリアのみ) などに寄生する。

5) グループ IV-*H. longicirratu*s から *H. longispiculatus* に到る系列 (図 4-21 および 4-22): 交接刺長 2.5~4.0 mm, 隆起線数 17~25 (雄で 28, 雌で 36 に達する種では, 隆起線のサイズは極めて小さい), 隆起線の間隔は等しく広い。隆起線は概ね小さく, それぞれの大きさは腹側から背側にかけて減少する傾向がある。次の 8 種が所属する; *H. longicirratu*s (2.89/20, ?), *H. smirnovae* (3.1/25, 28) *H. tenorai* (2.9/23, ?), *H. montanus* (3.9/17, 19), *H. longispiculatus* (3.9~4.0, ?), 浅川ら<sup>17)</sup>が北米産マツネズミから検出した *H. sp.* (3.5/20, 20), *H. kurilensis* (2.5~3.4/28, 35~36: ただし, 体中央部の横断面では隆起線のサイズは極めて小さいため, これら数値は体表面から隆起線を測定した値である。なお, 体前部における原記載の隆起線数 20), *H. thomomyos* (3.5/? , 20)。ユーラシア大陸 (特にシベリア) と日本列島および北米大陸にいるハタネズミ亜科のハタネズミ属, マツネズミ属, レミング属のほか, ネズミ亜科のアカネズミ属 (日本のみ) とホリネズミ科の *Thomomys* 属 (北米のみ) などに寄生する。

6) グループ V-*H. neopolygyrus* から *H. polygyrus* に到る系列 (図 4-23 および 4-24): 交接刺長 0.4~0.8 mm, 隆起線数 28~35 (あるいはそれ以上), 隆起線の間隔は等しい狭い。隆起線は小さく, それぞれの隆起線の大きさは概ね等しい。なお, 隆起線の性質 (特に大きさ) は体幹部のほぼ全域で一定で, 体中央部以下の横断面でも隆起線は明瞭である。次の 2 種が所属する; *H. neopolygyrus* (北海道産は 0.51~0.64, 中国 瀋陽産は 0.80/28~35, 29~33), *H. polygyrus* (0.42~0.60/35 以上, 32~50)

の 2 種類だけが所属する。ただし, Durette-Desset *et al.*<sup>63)</sup> の記載した北米産亜種 *H. polygyrus americanus* はこのグループに所属しない。

7) 新たな仮説: *Heligmosomoides* 属線虫は, 腹側を内側にして腸絨毛の粘膜に固着する。従って, グループ III のように, 腹側に大型の隆起線を有するグループでは宿主側に与えるダメージは非常に強いことが考えられる。一方, グループ I あるいはグループ V のように小型化した隆起線では固着する効果は少ないが, これを数の増加で補っている。Durette-Desset<sup>67, 62)</sup> の毛様線虫上科線虫の進化方向を考慮した場合, 隆起線のサイズは大型化から小型化へ, またその数は少数から多数へそれぞれ変化を遂げたと考えるのが適当であろう。なお, グループ II には背側の隆起線を欠く種が含まれるが, この欠如は盲・結腸の絨毛間に埋没したために生じた変化と考えられている<sup>145)</sup>。基本的には腹側の隆起線は小さくなる傾向にある。しかし, *H. p. americanus* の虫体横断面の形態が示すように, 著しい隆起線数の増加はない。また, グループ IV の隆起線はグループ III の隆起線よりも一般に小型化する傾向にあるが, 隆起線数はグループ I あるいはグループ V に比べ少ない。以上をまとめ, 隆起線の形態のみに着目してこれらグループの分化過程を推察すると次のようになる。

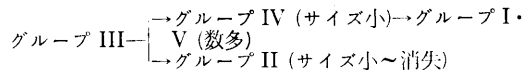


図 4-25 *Heligmosomoides* 属の隆起線に着目した各グループの分化

次に, 生殖器の形態について論ずる。交接刺の長さが最長の種群はグループ IV であり, 他の 4 グループはそれぞれ同程度である。Chabaud<sup>46)</sup> の仮説に従いこれらグループの分化過程を推察すると次のようになる。

グループ I・II・III・V → グループ IV (延長)

図 4-26 *Heligmosomoides* 属の交接刺長に着目した各グループの分化

一般に, 固着器と生殖器の両方が寄生線虫にとって重要な構造であると考えられるので, ここでは進化傾向を推察する場合, 一方の変化のみを重視するのではなく, 両方の性質を同価値なものと想定した。そのような前提に立脚すると, 隆起線サイズが大でその数が少, かつ短い交接刺を併せ持つグループ III が, *Heligmosomoides* の祖先型にもっとも近いグループであることは明かである。そして, このグループ III から交接刺の延長化と隆起線サイズの縮小化によりグループ IV が生じた。また,

同じくグループ III に所属していた別の祖先種からは、隆起線サイズの著しい縮小化と数の増加化により、グループ I あるいはグループ V がそれぞれ派生したと推定される。なお、グループ I とグループ V はそれぞれ別の祖先種に起源したものと推定される。なぜならば、グループ I の生殖器 (特に交接囊肋や脛) の形態が、グループ V の生殖器のように一般的な形態を示さず、両者を同じ系統 (単系統) とするには無理があると考えられたからである。おそらくこれら両グループは、グループ III に所属する異なった祖先種がそれぞれキヌゲネズミ亜科とネズミ亜科とに適応したものと思われるが、本論文ではこれ以上の検討は主題を逸脱するので、最終的な結論は後の研究に委ねる。グループ II の隆起線の形態はかなり特殊化した傾向を示すが、基本的にはグループ III から隆起線サイズ全般の縮小化あるいは背側の隆起線の消失により派生したと考えられる。

以上のように *Heligmosomoides* 属は、まずいくつかの系統に派生した後、それぞれのグループ内で種分化が進行したと推定された (図 4-39)。

第 9 節 *Heligmosomoides* 属の各種群間の系統関係 (その 2)

日本列島にはグループ I および II 以外の *Heligmosomoides* 属が分布する。すなわちグループ III の *H. protobullosus* と *H. desportesi*, グループ IV の *H. kurilensis*, そしてグループ V の *H. neopolygyrus* と *H. polygyrus* である。以下ではこれらの種分化の経緯を推定する。

1) *H. protobullosus*: まず, *H. protobullosus* の系統的位置を考える。ここで注目した種群は本種と形態的に近似の 3 種, すなわち *H. laevis*, *H. bullosus* および台湾産 *Heligmosomoides* sp.<sup>21)</sup> である。

これらの宿主域が示すように、種分化にはハタネズミ属の分散と密接に結び付いていたと予想される。おそらく、次のような経緯で種分化が起きたと思われる。ユーラシア大陸中央部で *H. laevis* と共通な祖先型から、交接刺の延長化と交接囊の非対称化をともなった種が派生した。その後、この種から二つのグループが分岐した。一つはシベリアを経由してアラスカに侵入し、*H. bullosus* を派生したグループ、もう一つは日本列島と台湾を含むユーラシア大陸東縁地域に展開し、*H. protobullosus* を派生させたグループである。両グループとも交接刺はさらに延長化が起きたが、前のグループは後のグループに比べシベリアの変化が強く現れ、より派生的な傾向がある。

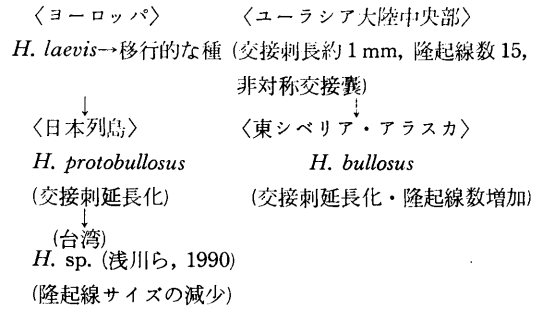


図 4-27 隆起線と交接刺の形態に基づく *Heligmosomoides protobullosus* との近縁種の種分化の想定

2) *H. desportesi*, *H. neopolygyrus* および *H. polygyrus*: *H. desportesi* の祖先型は、ユーラシア大陸中央部 (?) にいたハタネズミ亜科から、ヒメネズミの祖先型に宿主の転換をした線虫と思われる。しかし、グループ III には交接刺が短く隆起線の多い現生種が見あたらないため、その祖先型の派生した詳しい経緯は不明である。

一方、*H. desportesi* の体中央部以降で認められた隆起線の急激な増加とその小型化の傾向は、グループ V の性質に近似している。おそらく、ネズミ亜科のアカネズミ属とハツカネズミ属の中で次のような *Heligmosomoides* の種分化が進行したと考えられる。すなわち、*H. desportesi* と共通の祖先型から、腹側の隆起線サイズの減少とその数の増加および交接囊の非対称化をともなってグループ V の祖先型が派生した。そして、まず交接囊の外背肋の長い *H. neopolygyrus* の祖先型が、次に基部の膨隆化により外背肋が短縮化した *H. polygyrus* の祖先型がそれぞれ派生した。

3) *H. kurilensis*: グループ IV のうち、*H. longicirratus* と *H. longispiculatus* の交接囊の記載は不十分なのでこ

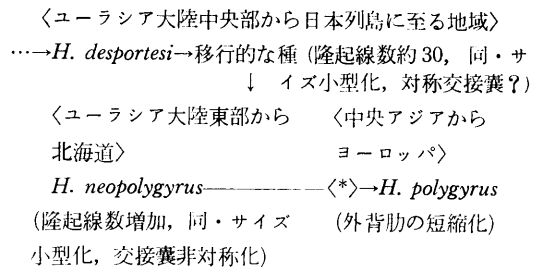


図 4-28 隆起線と交接刺の形態に基づく *Heligmosomoides desportesi* と *polygyrus* 系列の種分化の想定

\*: ユーラシア大陸東部の *H. neopolygyrus* とユーラシア大陸中央部から西部に分布するアカネズミ属に寄生する *H. polygyrus* の分布境界線上のどこか

ここでは除外した。*H. montanus* では外背肋の、また *H. thomomyos* では背肋の形態がそれぞれ特殊である。そうすると *H. tenorai* と *H. smirnovae* が残るが、これらの交接囊は非対称である。さらに、後者の雌陰門部には特殊な突起構造 (prevulval projection) が認められる。これら種群と比べると、*H. kurilensis* の生殖器に特殊化の傾向は認められない。おそらく、本種はグループ IV の中でもっとも祖先的な性質を残した種の一つと考えられる。この事実は Durette-Desset<sup>54, 56, 57)</sup> の宿主転換が (この場合、ハタネズミ亜科からネズミ亜科への)、ヘリグモソウム科線虫の生殖器と固着器に著しい形態変化を起こすという仮説と一致しない。しかし、グループ IV の主分布域の一つであるシベリアは未調査地域なので、多くの未発見種の存在が予想される。よって、詳しい系統解析は今後の研究に委ねる。

#### 第 10 節 *Heligmosomoides* 属の日本列島侵入に関する推察

前節で述べたように、日本列島産 *Heligmosomoides* 属 5 種には共通の祖先型が存在したのではなく、それぞれの現生種は異なる系統の種群に所属していることが判明した。このような系統性の差異は、日本列島侵入の経緯も異なっていたと考えられる。そこで、宿主動物の移動および日本列島の地史等に関する知見を考慮に入れ、その経緯を推定した。以下では、侵入時期の古いと思われる種から順に述べる。

1) *H. desportesi*: 非常に古い時期に、*H. desportesi* の直接的な祖先型がユーラシア大陸の中央部(?)に出現した。ヒメネズミ (の祖先型) はユーラシア大陸中央部で起源した後、中期更新世前半の氷期に朝鮮半島あるいはその南方に存在した陸橋 (図 3-35) を経由して日本列島に侵入したとされている<sup>103, 143)</sup>。おそらく、*H. desportesi* の祖先型も同様な経緯で侵入したものと思われる。

一方、この祖先型に近縁な現生種は、今日のユーラシア大陸では発見されていない。この事実には次の二つの解釈がある。すなわち、① *H. desportesi* は日本列島侵入以前のユーラシア大陸で既に種分化し、現在では日本列島以外の地域では絶滅したか、あるいはまだ検出されていないというものと、② *H. desportesi* はその直接の祖先型から日本列島が地理的に隔離された後に、日本列島の中で生じたという考えの二つである。どちらが正しいのかの判断は困難であるが、一般に線虫類の種分化を起こす程、日本列島本島の地理的隔離期間は長くないことは先に述べた。また、次のような事実を考慮したので、ここでは①の仮説を採用した。

日本列島、特に本州以南の生物相には比較的多くの固有種が含まれているが、これには氷期の気候が関連したと考えられている。更新世の北半球では約 10 万ごとに氷期が襲い、そのたびにユーラシアおよび北米両大陸を中心に大規模な氷河が発達した<sup>44, 129, 131, 139)</sup> (図 4-29)。しかし、日本列島ではあまり氷床が発達せず、比較的穏やかな気候にあったと考えられている。そのため、大陸から日本列島に、海退の影響で生じた陸橋を経由し多くの生物種が生き残った。つまり、日本列島が氷期における避難所 (レフュージア) の役割を果たしたという見解である<sup>138)</sup>。

これと同様な経緯が、*Heligmosomoides* 属の分布にも関係したと考えられる。すなわち、かつてユーラシア大陸に広く分布していた *H. desportesi* の祖先型は、ヒメネズミの祖先型と供にいずれかの氷期に絶滅あるいは分布域を著しく減少させた。一方、日本列島で隔離された線虫は今日まで生存することができた。このように、*H. desportesi* もまた日本列島産遺残種 (レリック) の一つと考えられる。しかし、ユーラシア大陸中央部から南部のかつて氷床の発達がなかった地域で詳細な調査が実施されれば、地理的に隔離されたどこかで *H. desportesi* の近縁種が発見される可能性も否定できない。

2) *H. kurilensis*: *H. desportesi* とその子孫型から派生したグループ V が、旧北区全域の主なアカネズミ属とハツカネズミ属に寄生する状況 (表 4-2) と比較した場合、グループ IV の *H. kurilensis* がアカネズミただ 1 種に寄生する事実は、非常に際だった印象を与える。しかし、グループ IV では、このような例は他でも観察されている。

*H. thomomyos* は、北米大陸産ポケット・ゴファー (ホリネズミ科) に寄生する。しかし、その祖先型は、北米大陸にまで分布を広げたハタネズミ属あるいはレミング属から、この動物に宿主転換した線虫と想定されている<sup>74)</sup>。

*H. kurilensis* でもこのようなハタネズミ亜科からの宿主転換があったと思われるが、宿主転換が起きた場所は日本列島かユーラシア大陸のいずれかと考えられる。しかし、ユーラシア大陸産アカネズミ属では、グループ III からグループ V に置き変わる現象が既に古い時期から進行していたと推定される。よって、系統的にかなり後になって派生したと思われるグループ IV が、このようなユーラシア大陸で展開していた宿主-寄生体関係に入り込めた可能性は低いと推察される。

おそらく、*H. kurilensis* の祖先型とアカネズミの祖先型との遭遇は、国後島を含む日本列島で起きたと考えられるが、今日の日本列島には *H. kurilensis* 以外にグル

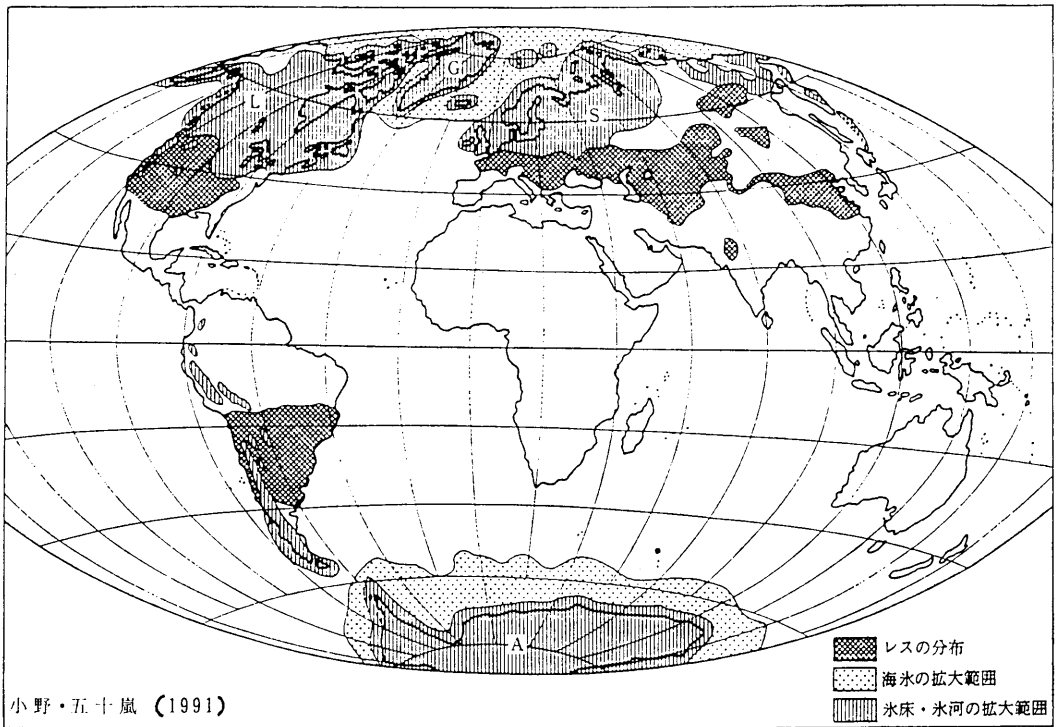


図 4-29 氷期の氷床・レス・海水の拡大範囲 (Nilsson, 1983 による)

A: 南極氷床, G: グリーンランド氷床, L: ローレンタイド氷床,  
S: スカンジナビア氷床

ープ IV はいない。どのような動物が、この線虫の祖先型を持ち込んだのだろうか。

以下の推定は根拠が乏しく、また検証が非常に困難である点で確かに問題はあろう。しかし、「ある時なんらかの方法で日本列島に入った」というのでは何も説明していないのと同じである。今回は試みに、古生物学的資料を基にこの問題を推察した。

北海道を除く日本列島の更新世以降の地層から、小哺乳類の化石が多数出土しているので、かつての日本列島には絶滅種を含む次の a)~e) のような野ネズミ類がいたことは確かである<sup>103)</sup>。もし、属レベルの宿主グループと *Heligmosomoides* 属線虫の宿主-寄生体関係が今日と同様であったならば、a) ハタネズミ亜科のニホンムカシヤチネズミ *Clethrionomys japonicus* (本州産ヤチネズミおよび本州・四国・九州産ミスネズミの共通祖先型) にはグループ III に所属する種が、また b) キヌゲネズミ亜科の一種 *Cricetulus* sp. にはグループ I に所属する種がそれぞれ寄生していたと思われる。c) ハタネズミ亜科のモリレミング *Myopus schisticolor* はユーラシア大陸北部からサハリンに生息する現生種と同じだが、

これまでのところ *Heligmosomoides* 属寄生の報告は無いので<sup>23, 69)</sup> 候補から外した。

グループ IV の旧北区における主分布域が、ユーラシア大陸北部であるという事実に注目した場合、もっとも可能性の高い候補はシベリア起源の d) ニホンムカシヤチネズミ *Microtus epiratticepoides* あるいは e) プランティオイデスハタネズミに近似の種類 *M. cf. branditoides* である。彼らは中期更新世の前半から中盤にかけて日本列島へ侵入したが、後期更新世の末、突然絶滅した。しかし、化石の膨大な出土状況から推定すると<sup>102, 103)</sup>、多くの個体数が日本列島に生息していたはずである。また、アカネズミとこれらハタネズミ属の化石は、ほぼ同じ地点の地層から発見されているので、両者の生息域は重複していた可能性が高いので、宿主の転換が起こる機会は十分あったと考えられる。なお、アカネズミとこれら絶滅ハタネズミ属の共存は更新世の中期から後期までの約 50 万年間続いたが、*H. kurilensis* の種分化は佐渡島が島嶼化した 20 万年以上以前<sup>136)</sup> に完了していなければならぬので、宿主転換に要した期間は比較的短いものであったと思われる。もし、この推定が正し

いものならば、これら絶滅ハタネズミ属は彼ら自身の化石とともに、*H. kurilensis* という寄生線虫をその生きた証として今日の日本列島に残したことになる。

3) *H. protobullosus*: 日本列島産ハタネズミの直接的な祖先型は中期更新世後半のリス氷河期あるいはその前の氷期に、朝鮮半島を経由して日本列島に侵入したと考えられている<sup>143)</sup>。おそらく、*H. protobullosus* の祖先型も同様な経緯で侵入したと思われるが、*H. protobullosus* と系統的に非常に近いと思われる *Heligmosomoides* 属が台湾で検出されているので、日本列島への侵入前に種分化した可能性も残されている。

4) *H. neopolygyrus*: *H. neopolygyrus* は、北海道の栗山と網走のハントウアカネズミから初めて見つけれられたため、北海道産で誕生した *Heligmosomoides* 属と推定された<sup>29)</sup>。しかし、この考えは、中国東北部と朝鮮半島のセスジネズミからも本種が検出されたことから<sup>35)</sup>、ユーラシア大陸で種分化した後、北海道に侵入した線虫であると修正された<sup>13)</sup>。

ハントウアカネズミは、北海道以外にバイカル湖々岸から極東地域にかけても分布する。そして、これら大陸産ハントウアカネズミにも *H. neopolygyrus* が寄生していることが最近明らかにされたので<sup>19)</sup>、北海道へはハントウアカネズミに伴って侵入してきたことはほぼ間違い無い。それならば、いつハントウアカネズミと *H. neopolygyrus* は北海道にやってきたのだろうか。しかし、北海道の地層から野ネズミ類の化石がまったく出土していないので<sup>109)</sup>、古生物学的な側面からの宿主侵入時期の推定は不可能である。

そこで、地質学的な知見を基にこの推定をしたい。北海道とサハリンを結ぶ陸橋が最後に消失したのは約1万2000年から1万年前<sup>136)</sup>とされるので、この時期以前にハントウアカネズミが北海道へ侵入したことは間違い無い。一方、本州以南の地層からは多くの野ネズミ類の化石が出土しているが<sup>103)</sup>、ハントウアカネズミの化石は発見されていないので、本州にまで到達した可能性は低いと思われる。

氷期の海退が起きれば、狭くなった海峡が結氷し、陸上哺乳類がそこを渡る事もあろうが、一般に、野ネズミ類は大型の哺乳類と異なり海峡間に形成された水の仮橋(アイスブリッジ)を通過しないと考えられている<sup>108, 139, 140)</sup>。仮に、ハントウアカネズミが津軽海峡の開口後に北海道に侵入してきたならば、本州における不在は自明である。津軽海峡は13万年から10万年前に開口したと考えられているので<sup>136)</sup>、ハントウアカネズミと *H. neopolygyrus* の北海道侵入はここ数万年を中心に起きたと思

われる。

*H. neopolygyrus* は、前述のようにユーラシア大陸東縁部にも分布するので、日本列島固有の遺残種ではないが、本種が氷期(この場合、ヴェルム氷期)に成立した陸橋を通過して自然分布した点は、これまでに述べた *Heligmosomoides* 属の場合と同じである。

5) *H. polygyrus*: 今日、*H. polygyrus* は住家性ハツカネズミの移動、すなわち人類の移動に伴うかたちで世界的に拡散したが、もともとは旧北区起源の線虫と考えられている<sup>63)</sup>。しかし、旧北区全域に産する *H. polygyrus* すべてが、自然分布の所産であるとは考えられない。それは、次のように旧北区内で *H. polygyrus* の宿主域が異なるからである。この線虫は、大ブリテン島からユーラシア大陸中央部の中国ウルムチにかけてアカネズミ属とハツカネズミ属に寄生している<sup>32)</sup>。一方、中国東北部、輝暉半島、北海道および本州では住家性ハツカネズミから検出されているだけで<sup>19, 83, 176)</sup> (図4-30)、アカネズミ属では今回の北海道洞爺湖周辺の農耕地にいたヒメネズミ1個体の寄生例を除き報告はない。

野ネズミ類から検出されないユーラシア大陸東縁地域の状況は、この地域における *H. polygyrus* の分布は人為的な影響による可能性が高いと推定される。特に、北海道と本州のハツカネズミ属は人類との共生により分布したネズミ類と考えられているので<sup>124)</sup>、この両島にいた *H. polygyrus* もここ数千年間に起きた人的交流にもなって分布したと推定される。北海道産ヒメネズミから検出された *H. polygyrus* は、このような経緯でハツカネズミが北海道へ持ち込んだ線虫に由来するものであり、ヒメネズミ固有の線虫ではないと考えられる。

以上のように、自然分布をしたと考えられる *Heligmosomoides* の由来については、日本列島の地理的な特性に起因した次の(1)と(2)のような事象が関連していたと結論された。(1) 陸橋の位置: 日本列島とユーラシア大陸とは氷期に北、南および中間の3陸橋により地続きになった<sup>119)</sup> (図3-35)。そして、これらはシベリア、ユーラシア大陸中央部あるいは南部などで起源した *Heligmosomoides* 属が日本列島へ侵入する通路となった。(2) 氷期の避難場所: 北半球の大陸部を襲った氷河も、日本列島では大規模な氷床が発達しなかった (図4-29)。そのため、日本列島は種々の *Heligmosomoides* 属が遺残することになった。これらの経緯を図4-31にまとめた。

## 第11節 *Heligmosomum* 属の各種群間の系統関係

第6節で述べたように、日本列島に存するハタネズミ

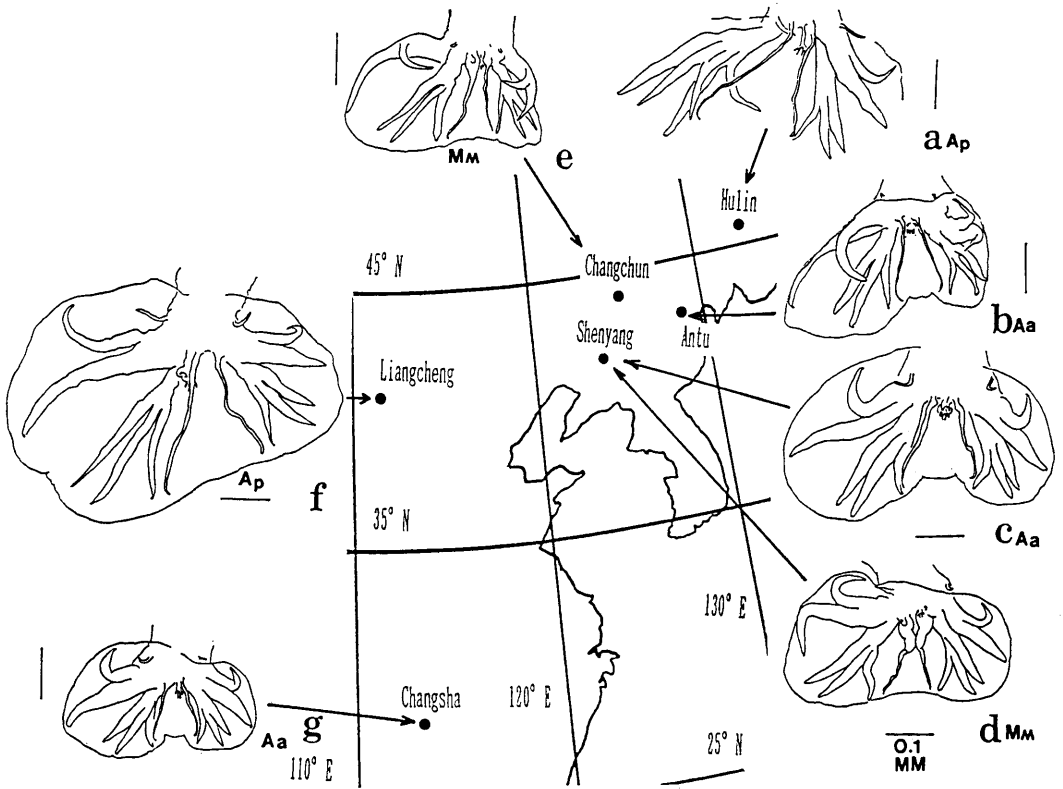


図 4-30 中国東部のセズジネズミ (Aa), ハントウアカネズミ (Ap) およびハツカネズミ (Mm) から検出された *Heligmosomoides neopolygyrus* (a-c, f, g) および *H. polygyrus* (d, e) の交接囊 浅川ら (1993 b) を改写

亜科動物と *Heligmosomum* 属との宿主-寄生体関係は、全北区で展開している宿主-寄生体関係の一般的傾向に従う。しかし、この密接な宿主-寄生体関係が成立した詳しい経緯は不明である。この節では、まず *Heligmosomum* 属の各種群間の系統関係について論じ、日本列島侵入前の宿主-寄生体関係について考察する。

1) 従来の仮説: Chabaud and Desset<sup>(48)</sup> は、*Heligmosomum* 属と *Heligmosomoides* 属との相違点として、前者が体表に斜走する隆起線を混ざるのに対し、後者は縦走しているものだけで構成されていることを掲げた。このような斜走隆起線は、虫体の固着様式の変化に著しく適応した形態であると考えられ、さらに *Heligmosomum* は縦隆起線を持つ *Heligmosomoides* から進化したという見解が一般的である<sup>(48, 54, 56, 57, 76, 118)</sup>。

この説は、これらグループを含むヘリグモソームム科各属の第4期幼虫の隆起線の形態比較からも支持される。一般のヘリグモソームム科線虫の感染幼虫(第3期幼虫)は、宿主の消化管々腔内で脱皮し第4期幼虫とな

る。このステージの幼虫では雌雄の区別が生ずる他、体表に隆起線が形成される。しかし、この時形成される隆起線は、成虫の隆起線と異なり単純で数が少ない。この個体発生の性質は、系統関係を論ずる上での根拠の一つ参照とされた。たとえば、食虫目トガリネズミ科に寄生するヘリグモソームム科 *Longistriata* 属と *Heligmosomoides* 属の第4期成虫の隆起線は、食虫目ジネズミ科に寄生するヘリグモソームム科 *Suncinema* 属成虫の隆起線、すなわち腹側の隆起線は縦走し、その横断面における方向軸は左側であるが背側では隆起線が欠如、に類似であるため、これら両属の祖先型は *Suncinema* 属に近い種群から種分化したと考えられている<sup>(57, 62)</sup> (図4-32)。さらに、Asakawa<sup>(12)</sup> が北海道産 *Heligmosomum* (*Parahelgmosomum*) *yamagutii* の第4期幼虫の隆起線の形態を報告したが(図4-5)、この第4期幼虫の横断面も *Suncinema* 属成虫の横断面と類似しており、*Heligmosomum* 属の場合も前述の想定から逸脱しない。また同時に、*Heligmosomum* 属の第4期幼虫の隆起線が、そ

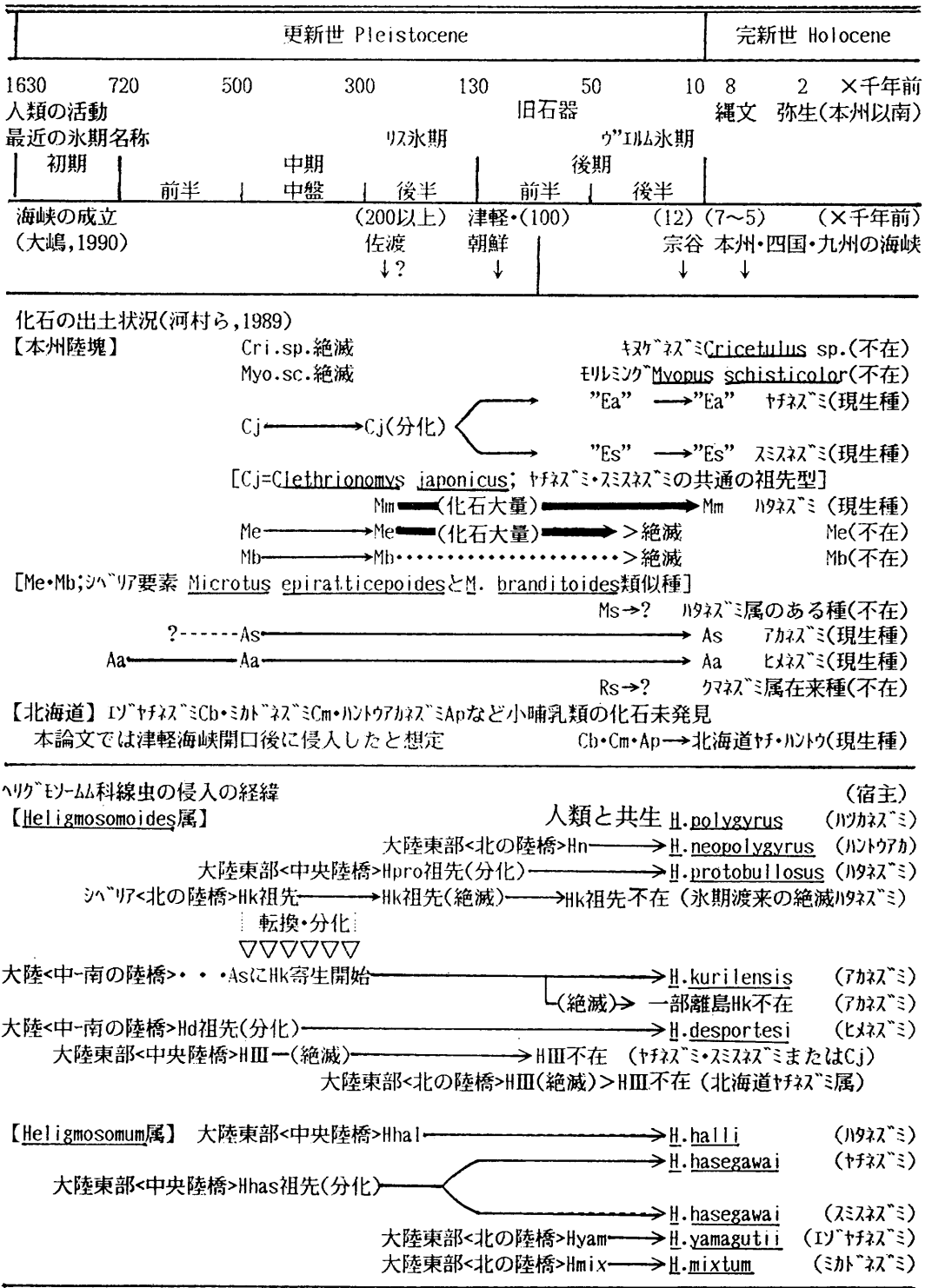


図 4-31 野ネズミ類寄生のヘリゲモソーム科線虫の日本列島侵入の由来と変遷

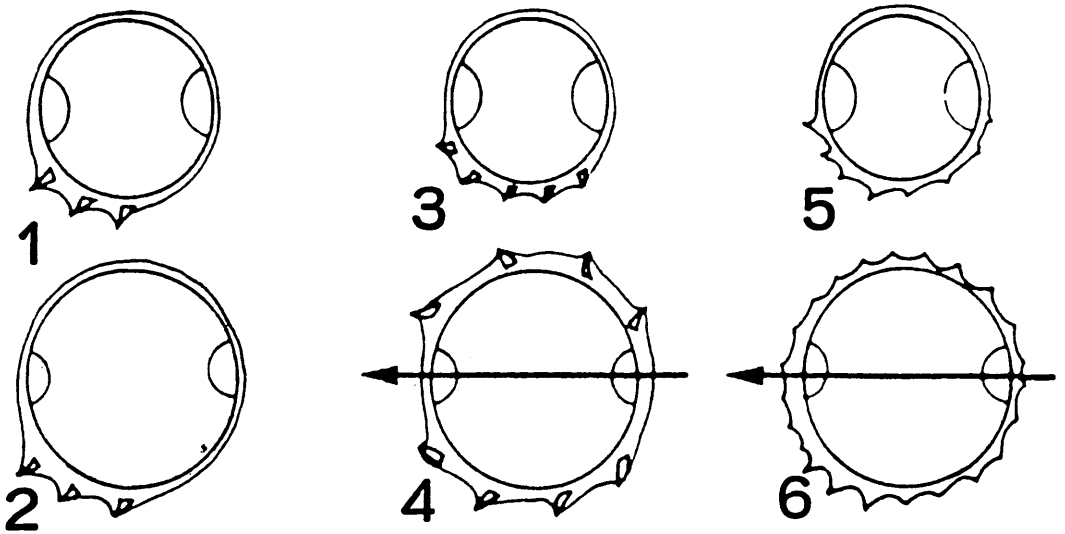


図4-32 ヘリグモソーム科線虫 *Suncinema* 属 (1, 2), *Longisriata* 属 (3, 4) および *Heligmosomoides* 属 (5, 6) の第4期幼虫 (上段) と成虫 (下段) との隆起線形態 (横断面) の比較 (Durette-Desset, 1985)

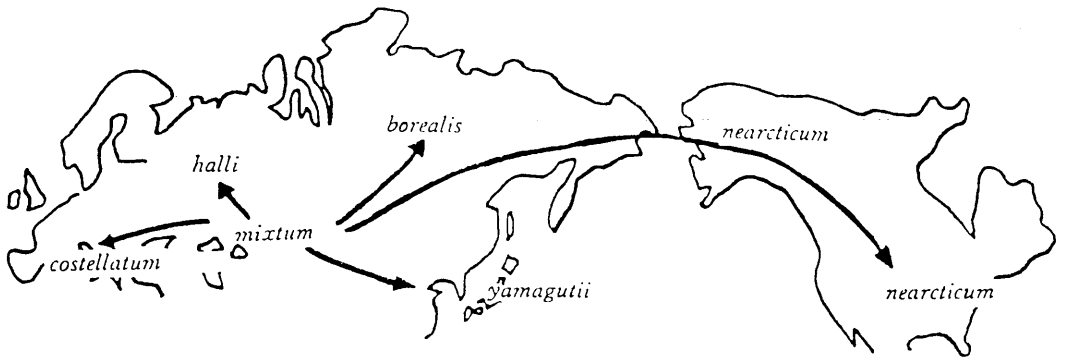


図4-33 *Heligmosomum* 属の種分化に関する従来の仮説 (Durette-Desset, 1968 b, 1971)

の成虫とは異なり縦走していたという個体発生学的知見は、隆起線の縦走→斜走という進化の方向性も示す。

Durette-Desset<sup>54, 56, 57)</sup> の想定した *Heligmosomum* の種分化の過程は、*H. (P.) mixtum* を祖先種として中心に置き、この種から全北区各地へそれぞれの現生種が分散した説明であった (図4-33)。

しかし、その後、新種の追加および既知種の新産地が報告されるにつれ、このような想定では説明が困難になってきた。そこで、次のような系統分類学的仮説を再構築した。まず、*Heligmosomum* 属の隆起線の配列に着目して、次の2亜属を設け各種群間の系統関係を考察した。*Heligmosomoides* 属の各系統グループ分けでは、交接刺などの生殖器にも着目したが、ここでは固着器の隆起線にのみ着目した。なぜならば、*Heligmosomum* 属全

般を通しその生殖器の形態、特に交接刺長は約1mm、交接囊葉は *H. hasegawai* と *H. petrovi* を除き左右対称で助も特殊化が見られないためであった。

2) *Heligmosomum* 亜属 (図4-34のCおよびD): 背側および腹側の全域に、斜走する隆起線が存在する。次の4種が所属する; *H. costellatum* (以下の括弧は虫体横断面で観察された雄の側背、腹側の隆起線数/雌の背側、腹側の隆起線数) (10~11, 10~11: ただし隆起線数の性別不明), *H. borealis* (不明), *H. halli* (?/9, 10), *H. nearcticum* (8, 11/8~9, 9)。ヤチネズミ属に寄生する *H. borealis* を除けば、主にユーラシア大陸と北米大陸およびこれら島嶼部にいるハタネズミ属に寄生する。

3) *Paraheligmosomum* 亜属 (図4-34のAおよびB): 背側および右腹側の隆起線は斜走するが、左腹側では縦



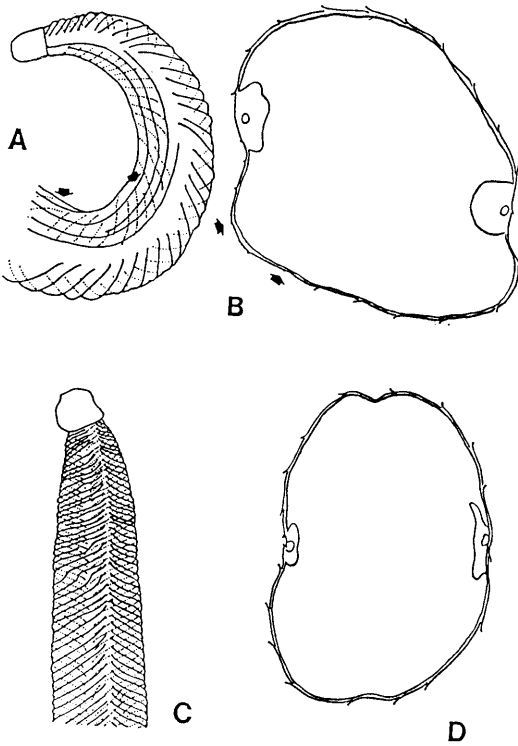


図4-34 *Heligosomum* 属の *Paraheligosomum* 亜属 (A, B) と *Heligosomum* 亜属 (C, D) の体表 (A, C) と横断面 (B, D) の隆起形態の比較。矢印は左腹側の縦隆起線を示す

走する。次の9種が所属する；*H. mixtum* (以下の括弧は虫体横断面で観察された雄の背側，右腹側，左腹側の隆起線数雌の右腹側，左腹側の隆起線数) (7, 7, 6/8, 5, 6), *H. asiaticum* (不明), *H. cornucephale* (不明), *H. hasegawai* (7, 5~6, 5~6/8, 5~6, 5~6), *H. petrovi* (不明), *H. rutili* (不明), *H. viktori* (あるいは *victori*: 原記載論文中で2通りの綴りがある) (不明), *H. yamagutii* (10, 6, 7/10, 7, 7), 朝鮮半島産コウライヤチネズミから検出された *H. sp.* (? , 8/8, 6, 7?~8)<sup>19)</sup> (図4-35)。主にユーラシア大陸とこれら島嶼部にいるヤチネズミ属およびピロードネズミ属に寄生する。まれにはモリレミング属 *Myopus*, アカネズミ属, ハタネズミ属などに寄生するが，これらは偶発寄生と考えられる。なお，以上9種の内，虫体横断面が直接観察されている *H. (P.) mixtum*, *H. (P.) hasegawai*, *H. (P.) yamagutii* および *H. (P.) sp.* を除くロシア産5種については，独立種として疑問のある種もあり，実際にはこれよりも種数は少なくなるであろう。

4) 新たな仮説：それでは，*Heligosomum* 属種分化の

過程を推察する。*Heligosomoides* 属では隆起線数の増加と小型化が進化方向であることを述べたが，*Heligosomum* 属の隆起線サイズはどの種も小さい。また，横断面で認められる隆起線数の意義は，*Heligosomoides* 属の縦走の場合とは明らかに異なる。つまり，このような横断面における隆起線数の差異は，隆起線の絶対数の違いのみで生ずるのではなく，斜走隆起線の方向と体軸のなす角度の違いでも生ずるからである。しかし，*Paraheligosomum* 亜属線虫の左腹側に認められる縦隆起線数については，系統分類学的に2つの解釈がある。

一つは，*Heligosomoides* 属の場合と同様に考え，進化方向を隆起線数が「少→多」と想定するものである。この亜属で左腹側部の縦隆起線数の判明している種をその数の少ないものから順に列挙し，その種分化過程を示すと次のようになる；*H. (P.) hasegawai*→*H. (P.) mixtum*→*H. (P.) yamagutii*→*H. (P.) sp.*

もう一つは，これとは逆に，縦隆起線が多く残留しているものほど原始的であるという考え方である。この根拠は，本節の最初に述べた隆起線の個体発生学的変化が，「縦走→斜走」となった点である。もしこの変化が，種分化の形態進化においても踏襲されるとするならば，原始的な縦隆起線は，より進化した斜め隆起線に変わりつつあると解釈される。そして，その場合の *Paraheligosomum* 亜属の種分化過程は，前者とは逆になる；*H. (P.) sp.*→*H. (P.) yamagutii*→*H. (P.) mixtum*→*H. (P.) hasegawai*。

最終的にどちらの説を採用するかは现阶段では決められないが，交接囊肋の対称性の進化方向である「対称→非対称」も考慮すれば，*H. mixtum*→*H. hasegawai* が正しいと考えられる。さらに，後の仮説は宿主の種分化の想定を考慮した場合，*H. yamagutii* の位置を除けば矛盾が少ない (図4-37)。

もちろん，宿主とその寄生線虫とはそれぞれ独立した生物で，進化の流れもやはり別々であるので，宿主の系統を根拠に寄生線虫の系統を論ずることは適当ではない。しかし，宿主特異性の高い寄生線虫の場合，特定の宿主属種の存否は，その寄生線虫の存否に影響を与えると思われる。ここで注意すべきことは，宿主の種分化が寄生虫の種分化を直接ひき起こす原因となるという考えは正しくない。宿主の新しい種 (あるいは亜種など) への変化は通常，その地理的分布，生息環境，食性，行動，同所生物などの刷新を伴う。このような寄生線虫の周辺状況の刷新は，時に，その宿主に特異的な寄生線虫にも新しい種への変化を起こす機会を与えることになる。特に，宿主の属種レベルと種レベルの線虫で密接な

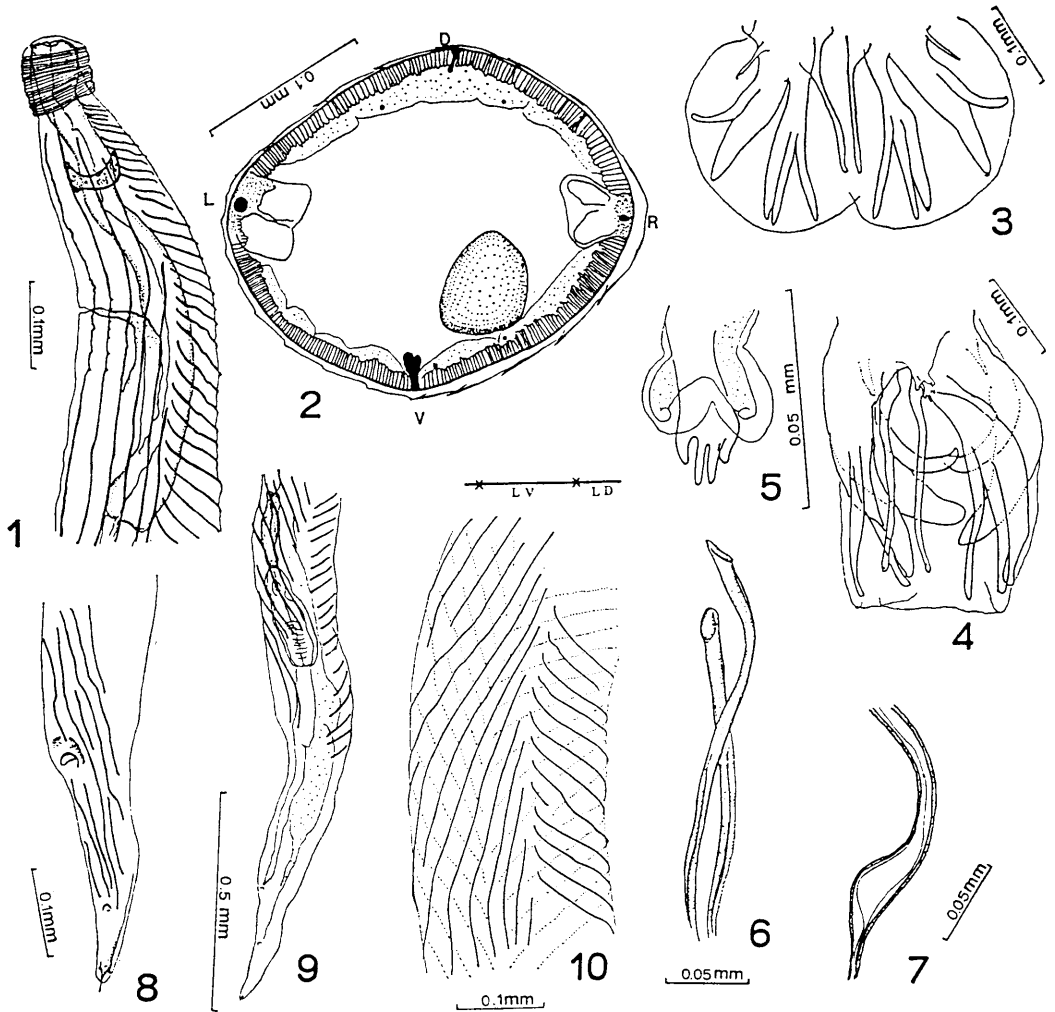


図4-35 朝鮮半島産コウライヤチネズミから検出された *Heligmosomum* (*Paraheligmosomum*) sp. 1, 頭部; 2, 横断面; 3-4, 交接囊; 5, 背肋; 6-7, 交接刺; 8-10, 雌尾部 (LV=左腹側, LD=左背側)

宿主-寄生体関係が示唆される *Paraheligmosomum* 亜属の場合には、寄生虫の系統関係の仮説を提起する上で宿主の系統も傍証の一つになると思われる。前述のように寄生線虫の系統については、その寄生線虫を直接解析して結論を出すべき問題であり、宿主の系統から導かれた仮説は、将来このような方法で再検討を行う必要がある。ここでは便宜的に次の仮説を構築した。すなわち、*Paraheligmosomum* 亜属各種の種分化はコウライヤチネズミに寄生する *H. (P.)* sp. から *H. (P.) yamagutii*, *H. (P.) mixtum* と縦隆起の減少が起き、最終的に交接囊に非対称化が生じ *H. (P.) hasegawai* が種分化した。しかし、この非対称化の起きる前の *H. mixtum* に近縁な祖先型から *Heligmosomum* 亜属の分化が生じたと考えら

れるが、この亜属の形態学的情報は乏しく、この後の種分化過程の推定は困難である。そこで、宿主域とその系統を基に考察した。

図4-38で示したように、*Heligmosomum* 属の宿主であるハタネズミ亜科動物の系統は「ヤチネズミ類 *Clethrionomys* 属と *Eothenomys* 属が *Microtus* 属などの進歩したハタネズミ科動物に比して全般に原始的な形質を多く留める」<sup>[10]</sup> 点で一致している。そうすると、まず *H. borealis* の祖先型がヤチネズミ属で生じ、次に生じたユーラシア大陸産ハタネズミ属に適應した *H. costellatum* や *H. halli* が分化した。その後、いずれかのユーラシア大陸産 *Heligmosomum* 亜属が、北米ハタネズミ属の祖先型と共に更新世のベーリング陸橋を経由して北

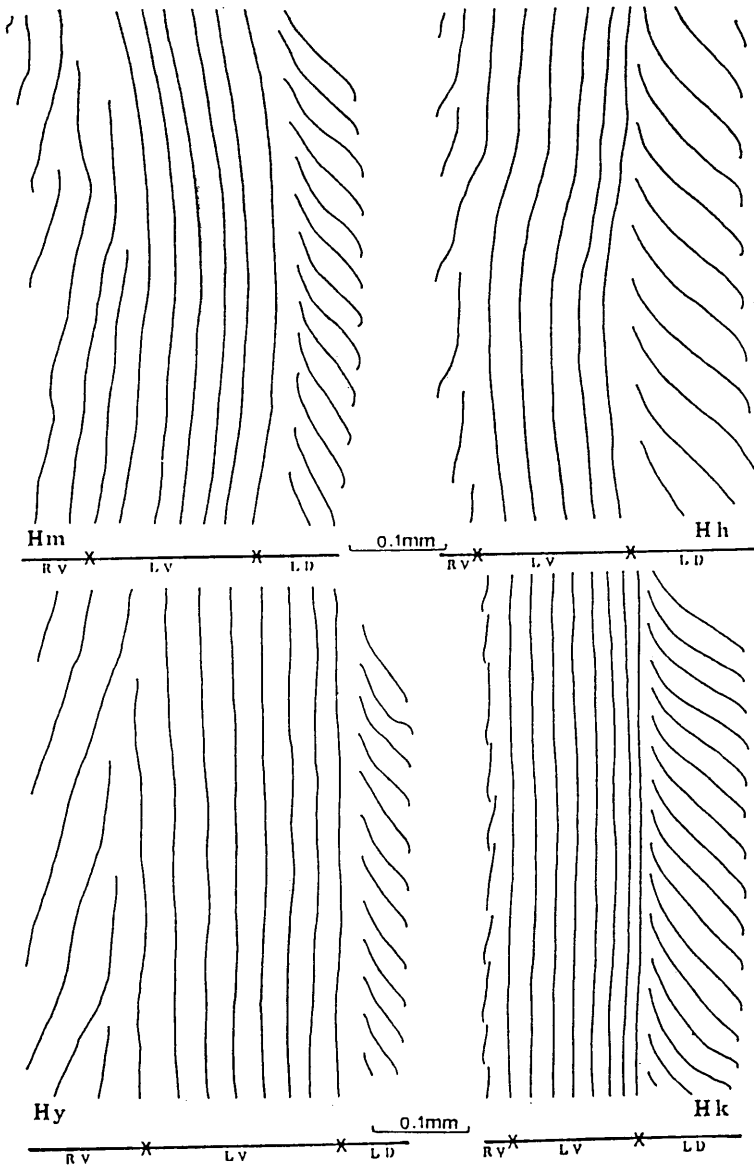


図4-36 *Heligmosomum* 属 *Parahelgmosomum* 亜属 4 種 *mixtum* (Hm), *hasegarwai* (Hh), *yamagutii* (Hy) およびコウライヤチネズミから検出された種 (Hk) の左腹側の縦隆起線  
RV; 右腹側, LV; 左腹側, LD; 左背側

米大陸に侵入し, *H. nearcticum* が種分化したと考えられる。

5) *Heligmosomum* 属の祖先型: 論議の展開が前後したが, ここで *Parahelgmosomum* 亜属の祖先型について推定する。*Heligmosomum* 属の生殖器の形態は, *Heligmosomoides* 属のそれと等しい。この一致点と「縦→斜」の隆起線の進化方向から, *Heligmosomum* 属は *Helig-*

*mosomoides* 属から分化したという見解は以前から提起されている<sup>48, 57)</sup>。しかし, *Heligmosomoides* 属は隆起線のタイプと交接刺長さで5つの系統に分かれることを前に述べた。それでは, *Heligmosomoides* 属のどの系統が *Heligmosomum* 属の直接的な祖先型となったのであろうか。

まず, 隆起線サイズは小さいが交接嚢の形態に特殊化

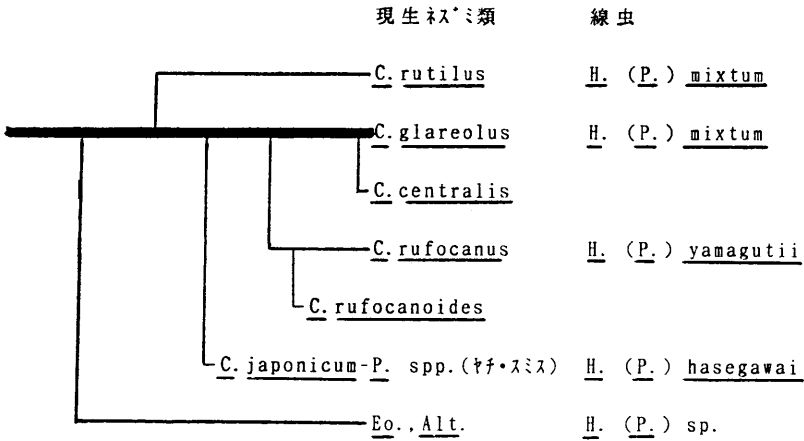


図 4-37 更新世の地層から出土したハタネズミ亜科動物の化石から想定された系統図 (Kawamura, 1988 から改変)

C.: ヤチネズミ属 *Clethrionomys*; P. spp.: 日本列島産現生種ヤチネズミとスミスネズミを示す。Kawamura (1988) はヤチネズミとスミスネズミは、ヤチネズミ属に所属する祖先型 *C. japonicum* から更新世中期の日本列島で種分化したと想定した。そしてヤチネズミとスミスネズミを日本列島産固有属 *Phaulomys* に所属し、それぞれ *P. andersoni* および *P. smithii* とした。Eo., Alt.: 現在のピロードネズミ属 *Eothenomys* と *Alticola* 属を示す

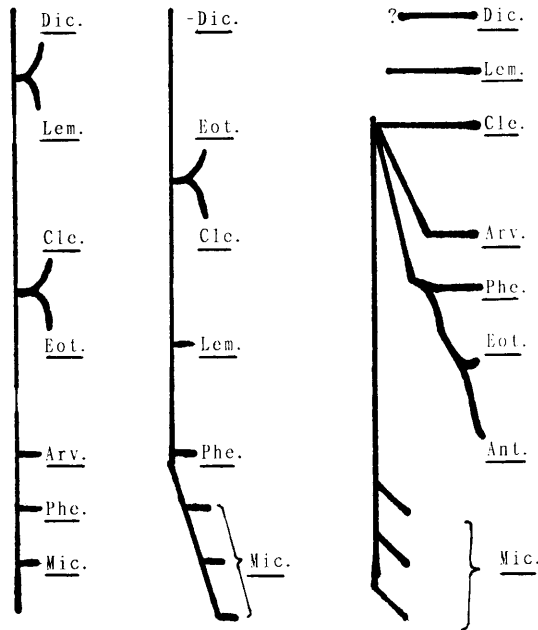


図 4-38 ハタネズミ亜科動物の生殖器、頭蓋、臼歯などの解剖学的情報から想定された系統図。左から Hinton (1926), Hooper and Musser (1964) および Chaline (1980)

Dic., *Dicrostonyx*; Lem., *Lemmus*; Cle., *Clethrionomys*; Eot., *Eothenomys*; Arv., *Arvicola*; Phe., *Phenacomys*; Mic., *Microtus*; Ant., *Antelimos*.

の見えるグループIや交接刺の著しい延長化の生じたグループIVから、*Heligmosomum* 属が起源した可能性は否定される。また、ネズミ亜科に適応した交接囊葉が非対称化したグループVや背側の隆起線が消失したグループIIも *Heligmosomum* 属の祖先型に想定することはできない。さらに、グループIIの *H. p. americanus* が有する小型の腹側隆起線には注目すべきだが、地理的分布が北米大陸中央部に限られていることから、やはり、*Heligmosomum* 属の祖先型として想定するには無理がある。おそらく、ユーラシア大陸中央部の原始的なハタネズミ亜科動物に寄生し、交接刺長は約1mmで対称型交接囊を持つ一般の形態を備えた生殖器と隆起線サイズの小型化傾向にあったグループIIIの線虫が *Heligmosomum* 属の祖先型であったと推察される。宿主がヤチネズミ属とピロードネズミ属に分岐した後、このグループIIIの *Heligmosomoides* 属から *Parahelgmosomum* 亜属が生じたと考えられる。そして、*Parahelgmosomum* 亜属は *Heligmosomoides* 属の他のグループと共存しつつ、*Heligmosomum* 属の種分化が進行した。結果的に、*Heligmosomoides* 属は宿主転換を繰り返す多くの種を誕生させたが、これまでに絶滅していった種も少なくないと推定される。その原因の一つとして、宿主個体群サイズの変動が関与すると考えられる<sup>34)</sup>。ハタネズミ亜科動物は周期的な著しい個体群サイズの変動を起こすグループとして有名であるが、このような性質を備えた宿主で

寄生線虫が生き残る条件の一つとしては、他の宿主グループにも寄生可能な性質を温存し、かつ多くの新しい種を次々に誕生させる能力を持つことが必須と想像される。一方、ハタネズミ亜科グループのみに適応する袋小路の進化を遂げることも別の戦略と考えられる。つまり、前者の戦略を選択した寄生線虫が *Heligmosomoides* 属で、後者の戦略を選択したのが *Heligmosomum* 属であったと見なされる。そして、この後者の戦略は、*Heligmosomum* 亜属の誕生により最終段階に達したと考えられる。

6) *Ohbayashinema* 属との関係: これまでに述べた *Heligmosomoides* 属の各系列と *Heligmosomum* 属の2亜属の系統関係を示す概念図を図4-39にまとめた。この図には野ネズミ類のヘリグモソームム科2属の他、ヒマラヤ地方からアルタイ地方のユーラシア中央部と北海道に分布するウサギ目ナキウサギ属 *Ochotona* に寄生するヘリグモソームム科線虫 *Ohbayashinema* 属も記した。この属線虫は、*Heligmosomoides* 属の直接の祖先型とする考えもあるが<sup>71)</sup>、異なった意見<sup>59)</sup>もあり論議は継続中である。しかし、北海道産ナキウサギ *Oc. hyperborea* から検出された *Oh. abei* Fukumoto, Kamiya et Ohbayashi, 1986の隆起線のサイズと数(雌12~13, 雌14)および交接刺長(0.74~1.4mm)などは *Heligmosomoides* 属のグループIIIのものと同様であるので、*Ohbayashinema* 属と *Heligmosomoides* 属との系統関係は非

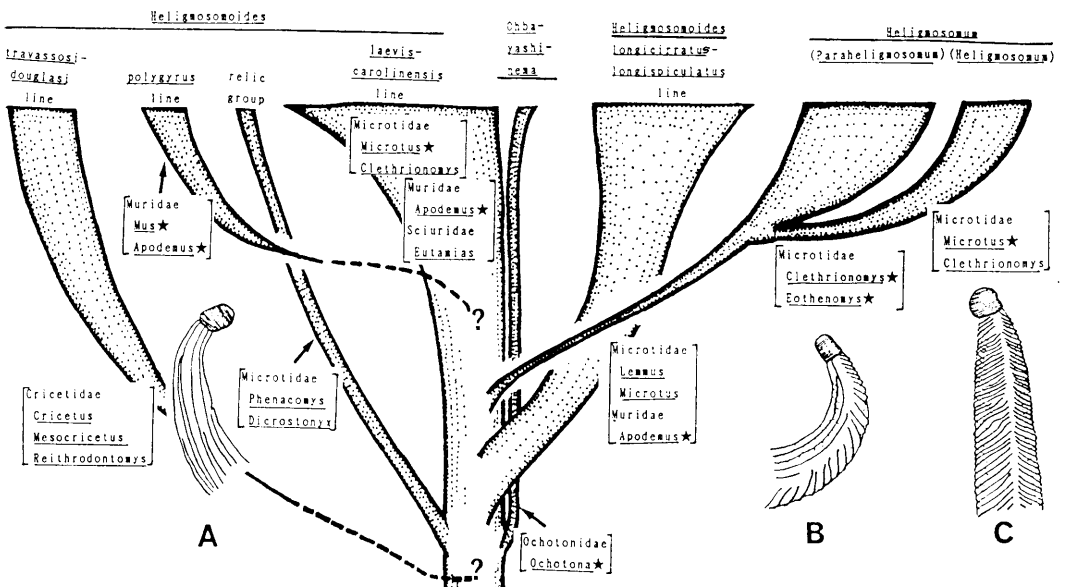


図4-30 *Heligmosomoides* 属 (A) および *Heligmosomum* 属 (B, C) の種群の系統樹 ★: 日本列島産の当該属の宿主に寄生することを示す

常に密接であると推定される。しかし、非対称型交接嚢や陰門周囲クチクラ膨大部などの生殖器形態の特殊化、体両側部の隆起線の欠如、北米大陸産ナキウサギ属における *Ohbayashinema* 属の不在<sup>87)</sup>などを総合すると、*Ohbayashinema* 属の起源は *Heligosomoides* 属のグループ III に所属する祖先型がユーラシア大陸産ナキウサギ属に宿主転換した線虫で、その時期はナキウサギ属がユーラシア大陸の個体群と北米大陸の個体群に分かれた後であったと思われる。このように、*Ohbayashinema* 属も *Heligosomoides* 属の宿主転換から生じたグループと考えられる。

第12節 *Heligosomum* 属の日本列島侵入に関する推察

前節で *Heligosomum* 属の種分化の過程を考察した。本節では、この種分化の仮説に宿主の移動および地史に関する情報を組み込み、日本列島侵入の経緯を推定した。なお、以下では侵入時期の古い種から順に述べる(図4-31)。

1) *H. (P.) hasegawai* (図4-41): ユーラシア大陸に分布していた *H. (P.) mixtum* に系統的に近い線虫から、この大陸南東部で *H. (P.) hasegawai* の直接的な祖先型が種分化した。そして、この宿主は Kawamura<sup>102)</sup> が想

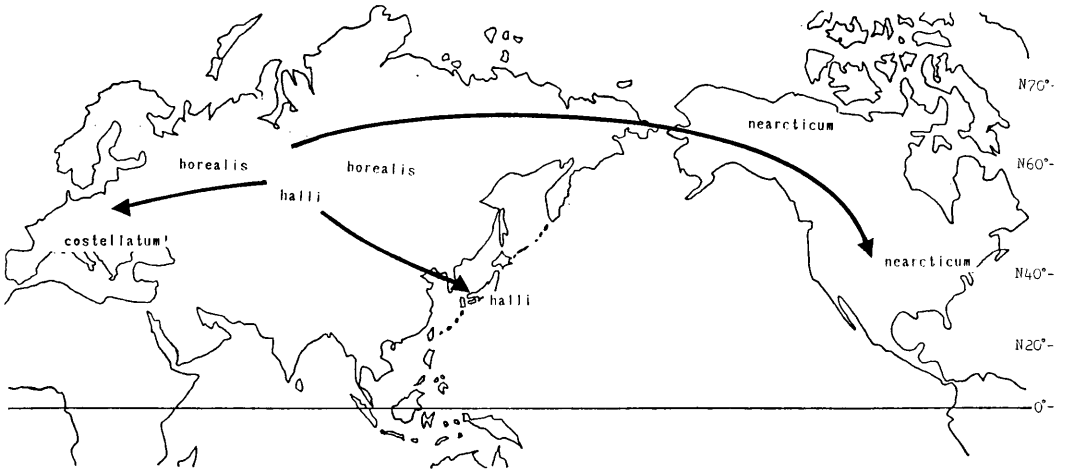


図4-40 *Heligosomum* 属の種分化に関する新たな仮説 (その1-*Heligosomum* 亜属)

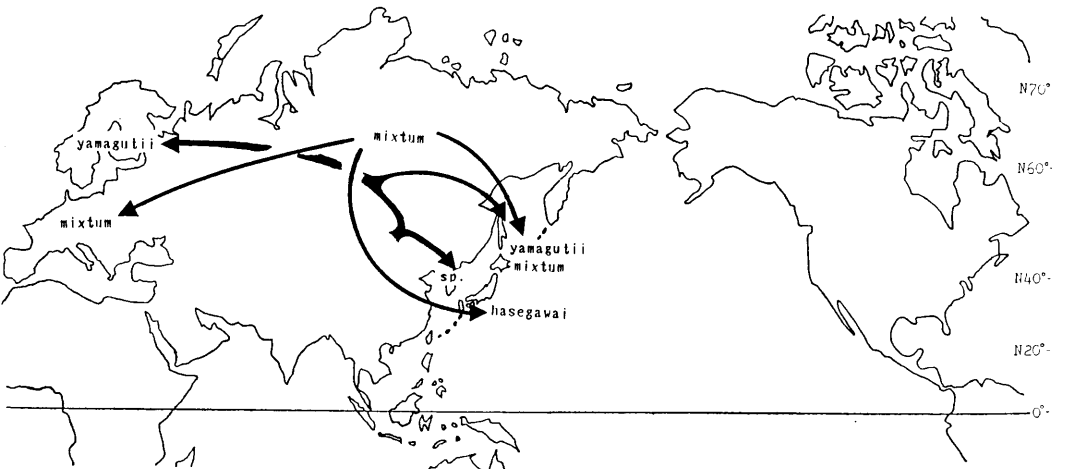


図4-41 *Heligosomum* 属の種分化に関する新たな仮説 (その2-*Paraheligosomum* 亜属)

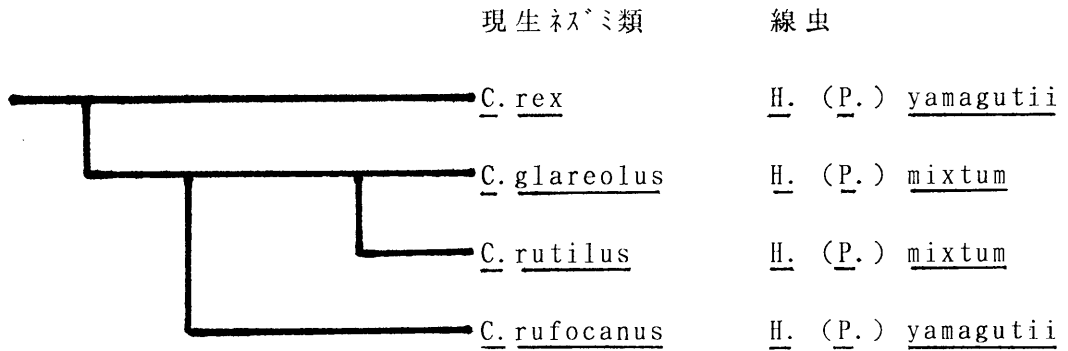


図 4-42 ヤチネズミ属の解剖学的知見を基に作成された系統図 (今泉, 1972 から改変) とそれぞれ種に固有の *Paraheligosomum* 亜属線虫, C.: ヤチネズミ属 *Clethrionomys*

定した *Clethrionomys japonicus* のようなヤチネズミとスミスネズミの共通の祖先型であったと考えられる。だが, *H. (P.) hasegawai* がユーラシア大陸 (東部) で種分化したのか, それとも日本列島に侵入した後種分化したのかは不明である。しかし, この線虫がヤチネズミとスミスネズミの両方に寄生しているので, 宿主の種分化前に *H. (P.) hasegawai* が誕生したことは確実である。もし, 線虫がユーラシア大陸で種分化しかつ現在も遺残していれば, 今後この地域で検出される可能性が残されている。ヤチネズミとスミスネズミの祖先型は, 中期更新世中盤に朝鮮半島あるいはこれより南方に存在した陸橋を経由して日本列島に侵入したと推定されているので<sup>103, 143</sup>, *H. (P.) hasegawai* の侵入もこれと同様な経緯と考えられる。

2) *H. (H.) halli* (図 4-40): ハタネズミの直接的な祖先型は中期更新世後半のリス氷期あるいはそれ以前に, 朝鮮半島を経由して日本列島に侵入したと考えられている<sup>143</sup>。*H. (H.) halli* もこの時期に日本列島に侵入したが, 既にこの線虫はユーラシア大陸で種分化が完了していた。

3) *H. (P.) yamagutii* および *H. (P.) mixtum* (図 4-41): これら線虫がユーラシア大陸に出現した時期は, 系統解析で見たように非常に古いと考えらるが, 日本列島 (北海道) への侵入は次のようにもっとも新しい時期であったと推測される。

北海道の地層からは野ネズミ類の化石が出土していないので, エゾヤチネズミとミカドネズミの渡来時期の推定は不可能である。しかし, 北海道とサハリンを結ぶ陸橋が最後に消失したのはヴェルム氷期の終了した約 1 万 2000 年から 1 万年前なので<sup>136</sup>, この時期以前にエゾヤチネズミ (あるいはタイリクヤチネズミ) とミカドネズ

ミ (あるいはヒメヤチネズミ) が北海道に侵入したことは明白である。

また, 本州の地層からは多くの野ネズミ類の化石が発見されているにもかかわらず, エゾヤチネズミとミカドネズミの化石は未発見なので<sup>103</sup>, これら野ネズミ類が本州にまで到達した可能性は低い。もちろん, 未発見は必ずしも不在を意味するものではないが, これらヤチネズミ属が津軽海峡の開口後にサハリン経由で北海道にも侵入してきたならば, 本州における不在の説明は容易である。津軽海峡は 13 万年から 10 万年前に開口したことを考慮すると<sup>136</sup>, これらヤチネズミ属の *H. (P.) yamagutii* および *H. (P.) mixtum* の北海道侵入は, ここ数万年を中心に取り起きたと推察された。

北海道本島と利尻島にいるムクゲネズミ *C. rex* の系統は, 今泉<sup>93</sup> が示したように原始的であると想定されている。このようなネズミに, *H. (P.) yamagutii* のような原始的と思われる線虫が寄生している事実は示唆的であるが, ユーラシア大陸におけるムクゲネズミの近縁種が未発見であり, その日本列島の侵入の経緯は不明であった。

### 第 13 節 日本列島産ヤチネズミ類における *Heligosomoides* 属消失の経緯

1) 不在の解釈: 第 6 および 8 節で述べたように, 多くのユーラシア大陸および北米大陸のハタネズミ亜科動物には *Heligosomoides* 属の固有種が寄生する (表 4-2)。この中には *H. glareoli*, *H. orientalis* および *H. carolinensis* のようにヤチネズミ属に固有の種も含まれる。さらに, この 3 種の他, ラトビア, アルメニアおよびグルジア共和国産ヨーロッパヤチネズミから *H. gracile* (Leuckart, 1842) *sensu* Ryzhikov *et al.*, 1979<sup>148</sup>) も報告

されている。ただし、この交接刺長が1.3~2.2 mmであること以外、その形態が詳しく紹介されていないので表4-2には記されていない。

しかし、北海道産ヤチネズミ属3種には、*Heligmosomoides* 属の固有種がない。さらに、本州および島後産スミスネズミと本州・四国・九州産ヤチネズミからも、*Heligmosomoides* 属が検出されていない。この未検出は日本列島各地で広く採集した豊富な検査個体数に基づく結果なので(第3章参照)、*Heligmosomoides* 属線虫の固有種は北海道産ヤチネズミ属(特にエゾヤチネズミ)と本州以南のピロードネズミ属には不在と判断される。

この不在には、日本列島産ハタネズミ亜科の直接の祖先型にはもともと *Heligmosomoides* がいなかったとする解釈と、日本列島侵入の当初には *Heligmosomoides* が寄生していたが後に絶滅したとする解釈の二つがある。しかし、系統解析で考察したように、ユーラシア大陸と北米大陸のヤチネズミ属における *Heligmosomoides* 属の出現は、日本列島がユーラシア大陸から隔離された時期である13万年から1万年前<sup>136)</sup>の遙か以前である(第8節参照)。そうすると、日本列島産ハタネズミ亜科の直接の祖先型に限り *Heligmosomoides* がいなかったとする考えは不自然である。

よって、本節では後の絶滅説を採用し、どのような経緯で日本列島のハタネズミ亜科ヤチネズミ類から *Heligmosomoides* 属線虫が消失したのかについて検討を試みた。まず、次の2) から5)の仮説について述べる。

2) 仮説1-日本列島の気候および土壌などの環境などへの不適合性: *Heligmosomoides* 属線虫は直接発育型なので(第3節参照)、自由生活する幼虫は外界の気温や湿度などの要因に存否を左右される。しかし、日本列島では一部離島を除くほぼ全域で、アカネズミ属とハタネズミにそれぞれ寄生する *Heligmosomoides* 属が存在するので、この仮説は否定される。

3) 仮説2-*Heligmosomum* との競争: 日本列島産ヤチネズミ属とピロードネズミ属には同じヘリグモソウム科線虫の *Heligmosomum* 属があるので、この属線虫との種間競争に破れた可能性もあろう。しかし、本州産ハタネズミが *Heligmosomoides protobullosus* と *Heligmosomum halli* と合わせ持つように、ユーラシア大陸と北米大陸産ハタネズミ亜科では両属線虫が共存する。よって、一方の属を競争で排除するような現象が、日本列島産ヤチネズミ属とピロードネズミ属に限り生じたとする説明は困難である。

4) 仮説3-宿主個体群の密度の変動: 野ネズミ類の個体群サイズの大規模な変動は、その *Heligmosomoides*

属線虫の急激な寄生率低下を引き起こす<sup>122)</sup>。このような *Heligmosomoides* 属線虫の急激な寄生率低下とこれに引き続く局所的絶滅は、面積が広い大陸でも常に生じていると考えられるが、このような場所では他の地域に分布する *Heligmosomoides* を宿した野ネズミ個体群の再供給を受けることができる。一方、面積が小さいため収容可能な宿主個体数が少なく、かつ隔離の期間が長い離島ではこのような低寄生率の宿主が集積しやすい。また、離島でいったん線虫を失うと、*Heligmosomoides* を有した宿主の再供給が不可能なため、このような離島では *Heligmosomoides* は絶滅しやすいと考えられている(第3章参照)。

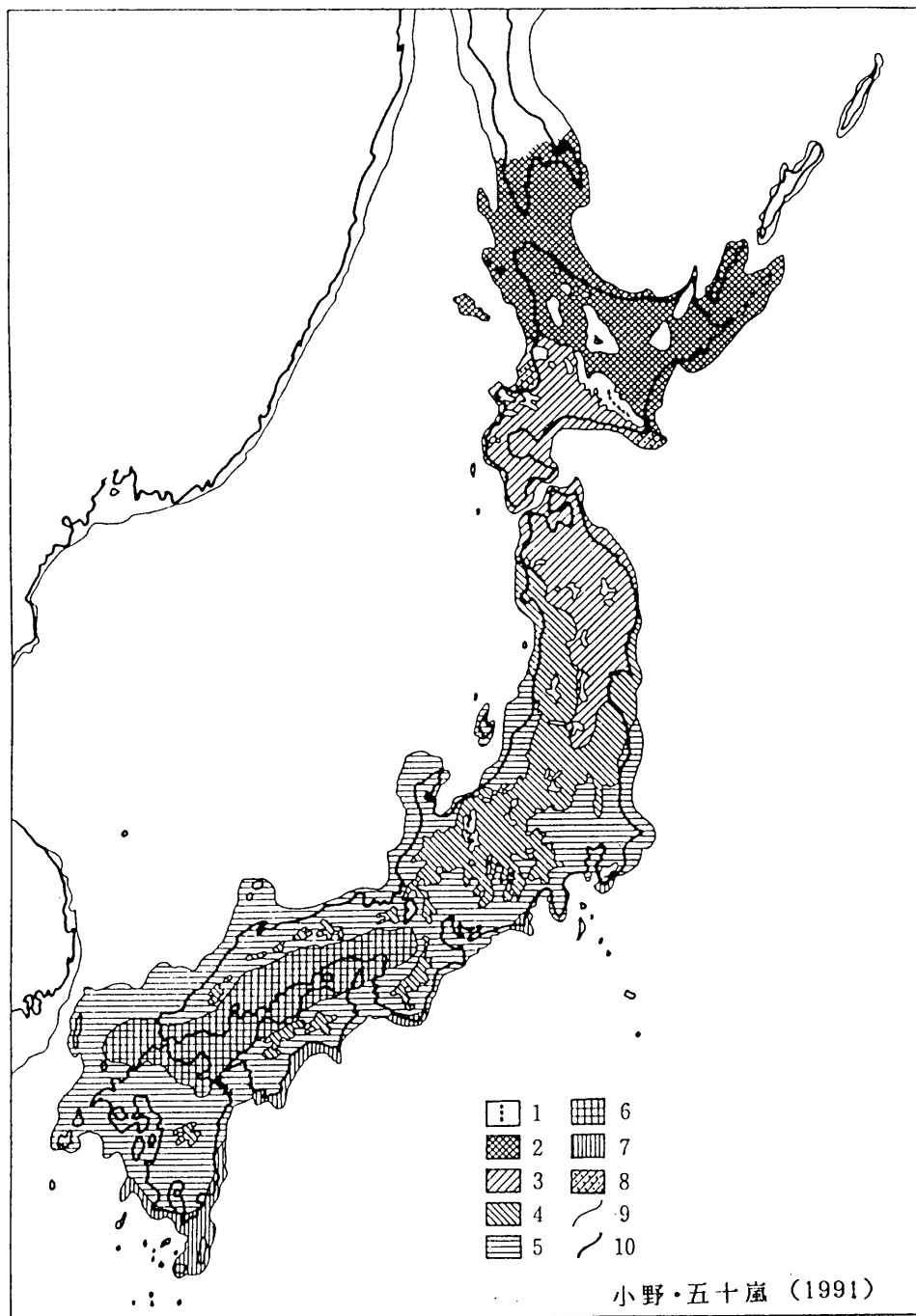
本州に産するヤチネズミと本州・四国・九州に産するスミスネズミの好適な生息域が森林であることを考えると<sup>100)</sup>、この「離島での絶滅」仮説の応用が可能である。化石からの情報によると<sup>102)</sup>、ヤチネズミとスミスネズミの共通の祖先型は少なくとも中期更新世中盤には本州陸塊に出現している(図4-31)。この祖先型も現生種のヤチネズミとスミスネズミと同様、森林を本来の住処としていたはずであり、この渡来した時期にそのような森林が朝鮮半島から本州陸塊までつながった場所に広く展開していたと考えられる。しかし、氷期終了後の海進により海面が上昇し、森林地帯が分断されるにつれ、ヤチネズミとスミスネズミは狭い森林地帯に閉じ込められた。さらに、生態的競合関係上優位で草原生活者である、新参のハタネズミが本州陸塊に分布するようになると、彼らの生息域は高山地域へと追い込まれた。

以上のような経緯で、ヤチネズミとスミスネズミあるいはその祖先型は、沖積平野や低地に分断された離島のような森林に隔離されるようになったと思われる。このような環境では、離島と同様な機序で *Heligmosomoides* の絶滅が起こったとしても不思議ではない。

5) 仮説4-フィルターブリッジとしての陸橋: 森林生活者のヤチネズミとスミスネズミにとって、日本列島の森林は平野に浮かぶ離島と同じ効果をもたらす仮説を述べた。しかし、ヴェルム氷期の終了した約1万年程度の地理的隔離期間で、北海道本島のような大面積を備える場所で、エゾヤチネズミの *Heligmosomoides* が絶滅したと考えるには無理がある。また、北海道の離島で一斉に *Heligmosomoides* が絶滅したとする想定も難しい。そこで、北海道産ヤチネズミ属における *Heligmosomoides* の絶滅については次のような仮説を想定した。

北海道ではエゾヤチネズミが畑の周囲から草原、二次林や植林地など多様な環境に生息し、生態的競合関係上ミカドネズミやムクゲネズミを圧している。北海道でこ





**図 4-43** 日本列島における最終氷期・最寒冷期の植生図 (那須, 1980 を一部改変して五十嵐作成)。  
 1: 氷河 (黒点) および高山の裸地, 草地 (ハイマツ帯を除く高山帯に相当する地域), 2:  
 グイマツ・ハイマツを主とする疎林と草原, 3: グイマツを主とする亜寒帯針葉樹林,  
 4: グイマツをとめない亜寒帯針葉樹林 (中部地方, および近畿地方では一部カラマツ  
 をともなう), 5: 冷温帯落葉広葉樹林 (ブナをとmenaう), 6: ブナをほとんどとめない  
 落葉広葉樹林, 7: 暖温帯常緑広葉樹林, 8: 草原, 9: 最終氷期最寒冷期の海岸線, 10:  
 現在の海岸線

のようなエゾヤチネズミの生息域拡大の原因の一つとして、このネズミがササ類を常食とするためと考えられている<sup>141)</sup>。ササ類は、ユーラシア大陸北部にはあまり分布しない。それは、イネ科であるササ類が東南アジアで起源した熱帯植物であり、その北上が気温の限界である北海道あるいはサハリン南部で阻まれているためである。ところで、ササ類を欠くユーラシア大陸北部に生息するエゾヤチネズミの直接の祖先型であるタイリクヤチネズミの生息環境は森林に限られる<sup>97,142)</sup>。

日本列島がユーラシア大陸からの生物種の供給を受けた陸橋は、一般に生物の単なる移動経路の通過地点という側面が強調されたため、一時的な地続きの場所という印象が強いが、実際は半島と同じ地形で氷期を通し永続的に出現していたと考えられている。たとえば、ヴェルム氷期の約5万年間、間宮・宗谷海峡は陸続きであったため、サハリンから北海道に至る場所はユーラシア大陸

から突出した巨大な半島であった。この半島の景観がどのような姿であったのかは不明であるが<sup>138)</sup>、当時の日本列島の植生図<sup>139)</sup>(図4-43)を参考にすると、北海道中央部から東部、サハリン南部の地域に出現した巨大半島は広い草原に覆われ、グイマツ・ハイマツの疎林がその中に散在したと推測される。おそらく、陸橋部もこのような植生が展開していたと思われるが、陸橋は現在の間宮・宗谷両海峡の底であったため、その標高は低くならかたで、常に冷涼で厳しい風雪の影響を直接受けるような場所であったと思われる。このような地形上の性質では、沿岸部からかなり広範囲の地域に砂州と海岸草原が展開し、内陸部に灌木林が断続的に散在した景観であった想像できる。

野ネズミ類の化石が、北海道周辺地域の地層から出土していないので検証は困難であるが、このユーラシア大陸から北海道に到る半島にはタイリクヤチネズミ、ヒメ

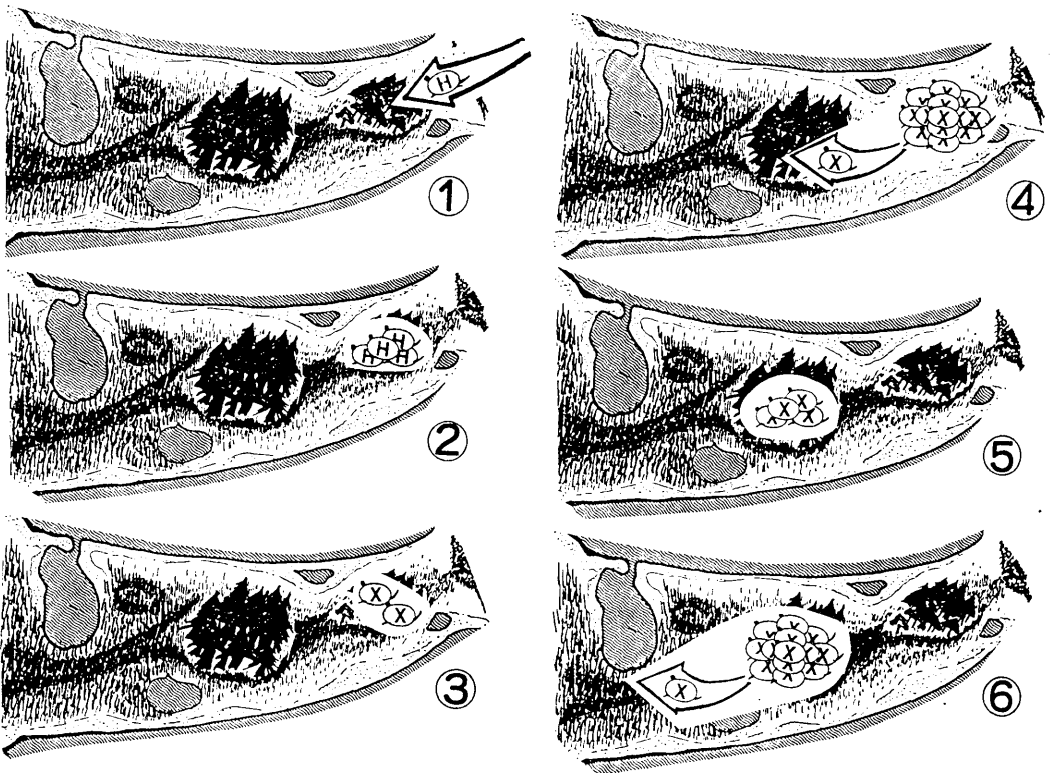


図4-44 北海道産エゾヤチネズミ(タイリクヤチネズミ)から *Heligmosomoides* (H) が消失(X)した経緯を示す模式図 ①線虫(H)を宿主したタイリクネズミの一群(デーム)が陸橋の出発点の林に侵入し、②その林内で宿主個体数を増やす。③しかし、宿主の周期的個体変動で仮説3の機序が働き、タイリクヤチネズミの *Heligmosomoides* が絶滅した(X)。④と⑤このようなタイリクヤチネズミ(X)が他のハタネズミ属と競合しながら、徐々に林を拠点に分布を広げていく。⑥最終的に *Heligmosomoides* 不在のタイリクヤチネズミ(X)が半島の先端(今の北海道)に達する

ヤチネズミ、ハントウアカネズミ、絶滅種のニホンムカシハタネズミ、ブランテイオイデスハタネズミに近似の種、モリレミング（現在ユーラシア大陸北部からサハリンに分布）および *Microtus sachalinensis*（現在サハリンに分布）などが生息していたと考えられる（図4-31）。またこの巨大半島の植生や気温などの環境は多様であったと想像できるが、北の陸橋のような厳しい環境下では、生息した野ネズミ類のファウナも単調であった可能性が高い。

それでは北方ルート経由の野ネズミ類とその寄生虫類は、どのような経過を辿り、この北の陸橋を通過したのであろうか。エゾヤチネズミの直接の祖先型である森林性のタイリクヤチネズミは、この巨大半島上でも草原環境への適応度はあまり高くなかったと想像される。さらに、草原には生態学的に優勢なハタネズミ属が生息していたため、草原への侵入は容易ではなかったと思われる。そのような理由から、エゾヤチネズミの祖先型は陸橋上に散在する灌木林を飛石状に移動したと思われる。*Heligmosomoides* 属との関係でこの経緯を説明すると（図4-44）、まず、ユーラシア大陸から線虫（H）を宿したタイリクヤチネズミの一群（デーム）が陸橋の出発点の林に侵入し（図4-44の①）、その林内で宿主個体数を増やした（同・②）。しかし、宿主個体数の周期的個体変動で仮説3のような機序で、タイリクヤチネズミから *Heligmosomoides* が絶滅した（同・③；Xは *Heligmosomoides* 不在を示す）。このようなタイリクヤチネズミが徐々に分布を広げていき（同・④と⑤）、最終的に *Heligmosomoides* 不在のタイリクヤチネズミが半島の先端の北海道に達した（同・⑥）。このような経緯を、なにも陸橋上に想定する必要はなく、タイリクヤチネズミと *Heligmosomoides* の出発点であるユーラシア大陸東部で起きた可能性もあるという指摘もあるが、仮説3の冒頭で述べたように広大な面積を有する大陸での絶滅の可能性は、狭い陸橋の森林部に比べ低いと思われる。

Simpson<sup>155)</sup> は、離島や半島の生物種数が本土の種数に比べ少ないことを「フィルターブリッジ効果」という概念を用いて説明した。これは、分散・移動の初めは本土と同じ数の生物種が、移動経路の途中に存する種々の障壁（たとえば砂漠、植生など）に適応できない当該種が次々に脱落し、最終的には少数の種のみ残るといった仮説である。この仮説4は、この Simpson<sup>155)</sup> の変形であるが、フィルターとなる障壁は直接発育型線虫の自由生活期幼虫に直接影響を及ぼす土壌の湿度や気温といった環境因子ではない点で異なる。その理由は、同じ陸橋を通過したエゾヤチネズミには *Heligmosomum* (*Parahelig-*

*mosomum*) *yamagutii* が、また他の日本列島産野ネズミ類には *Heligmosomoides* spp. がいるからである。

6) *Heligmosomum* にフィルターブリッジ効果の及ばなかった理由：それでは、なぜこれら線虫は陸橋の上で絶滅しなかったのか。まず初めに、同一の経緯で北海道に侵入したエゾヤチネズミに *H. (P.) yamagutii* が生き残った理由について考えたい。詳しい機序は不明であるが、第3章で示したように *H. (P.) yamagutii* はアカネズミの *Heligmosomoides* と異なり離島に隔離されても容易に消失しない性質を持つ。第11節で述べたように、*Heligmosomum* 属はハタネズミ亜科動物の著しい個体群変動という淘汰圧の中で進化した線虫である。そうすると、前記のような経緯のフィルターブリッジ効果が起きた可能性は低いと考えられる。

7) 他の *Heligmosomoides* にフィルターブリッジ効果の及ばなかった理由：次に、他の日本列島産野ネズミ類に *Heligmosomoides* 属各種、すなわち *H. neopolygyrus*, *H. kurilensis*, *H. protobullosus* および *H. desportesi* が生き残った理由を考察した。なお、*H. polygyrus* は人為的移入種であるのでここでは除いた。ハントウアカネズミと絶滅ハタネズミ属は基本的に草原生活者なので<sup>108,142)</sup>、北の陸橋上の草原を急速に移動したと思われる。よって、仮説3)の機序は働かないので *H. neopolygyrus* と *H. kurilensis* の祖先型（第10節の2)参照）は日本列島に侵入できた。

一方、ハタネズミやヒメネズミは朝鮮半島経由の中間ルートから侵入したと考えられている。ユーラシア大陸から本州陸塊が最終的に離れたのがリス氷期の終了した13万年から10万年前と古く、当時の陸橋上の植生は明らかにされていない。もし、リス氷期あるいはこれより古い時期の水期の日本列島の植生がヴェルム氷期と同様であるならば<sup>139)</sup>、中央あるいはより南にあった陸橋の植生はブナを含む冷温帯落葉広葉樹あるいは温暖帯常緑広葉樹の繁った豊かな森林が卓越していたと予想される。しかし、沿岸部の低地は草原に覆われていたはずで、ハタネズミの直接の祖先型はこのような草原を移動したと考えられる。もしこれが事実ならば、仮説3)の機序が関与する余地は無い。またヒメネズミは一般に森林生活者であるが、北海道本島、対馬、隠岐諸島などでは森林に接した草原にも分布するので、ヤチネズミやスミスネズミのような完全な森林生活者ではない。そのようなことから、この場合も仮説3)の機序が働かなかった可能性も考えられる。

## 第14節 小 括

日本列島産野ネズミ類の寄生線虫相を生物地理学的に解析するために、ヘリグモソームム科線虫の *Heligosomoides* 属および *Heligosomum* 属について、その系統分類、宿主の生物地理および古生物学的知見、日本列島の地史などを参考にして分析した。今回、特にこのグループを対象とした理由は、日本列島には他の地域と異なりヘリグモソームム科線虫の二次的な宿主グループであるアカネズミの属に多く *Heligosomoides* 属の固有種が存在するが、密接な宿主-寄生体関係にあるハタネズミ亜科の多くにはこの線虫がないという現象が判明したからである。

ある地域にしか分布しない生物種 (= 特産種あるいは固有種) が認められた場合、次のような解釈がなされる。まず、当該種がその地域で祖先型から独特の進化を遂げたと思われる場合で、たとえば、オーストラリア大陸の有袋類やガラパゴス諸島のヒワ類が有名である。別の解釈としては、直接の祖先型はかつて広い地域に分布を遂げたが、なんらかの原因で当該地域以外の場所ではなくなった地理的遺残種で、本州の高山地帯にいるライチョウなどが知られる。

日本列島産野ネズミ類に寄生するヘリグモソームム科線虫の固有種も、このような遺残種に相当すると考えられる。しかし、北海道にはユーラシア大陸産と同種の線虫も混在するので、ヘリグモソームム科線虫すべてを遺残種とすることはできない。しかし、自然分布した線虫の由来については、日本列島の地理的な特性に起因した次の1)と2)の事象が関連したと推察された。

1) 陸橋の位置: 日本列島とユーラシア大陸とは氷期に北方、南方およびその中間の3陸橋で地続きになっていた。そして、これらはシベリア、ユーラシア大陸中央部あるいは南部などで起源したヘリグモソームム科線虫が日本列島へ侵入するための通路となった。

2) 氷期の避難場所: 北半球の大陸を襲った氷河も、日本列島では大規模な氷河が発達しなかった。そのため日本列島には種々のヘリグモソームム科線虫が遺残することになった。

日本列島産ヤチネズミ類に *Heligosomoides* 属が寄生しない現象については、これら線虫の絶滅によるものであり、エゾヤチネズミにおける絶滅は陸橋上の森林で、またヤチネズミとスミスネズミにおける絶滅は本州陸塊上の森林でそれぞれ起きたと想像された。その絶滅の直接的な機序は、一部離島でアカネズミが *H. kurilensis* を失ったのと同様な宿主個体群変動が関与したと

思われるが、この仮説には検証すべき点が多く残されている。

## 第5章 総 括

今日見られる寄生虫相は、どのような経緯で成立したのか。この疑問を解決するために、日本列島産野ネズミ類の寄生線虫類を対象にして検討した。ハタネズミ亜科ヤチネズミ属・ピロードネズミ属・ハタネズミ属およびネズミ亜科アカネズミ属に所属する9種の野ネズミ類には、合計で33種の寄生線虫類が寄生していた。そのうち、野ネズミ類を固有の宿主とする直接発育型線虫類のヘリグモソームム科 *Heligosomoides* 属・*Heligosomum* 属、ヘリグモネラ科 *Yatinema* 属・*Carolinensis* 属・*Heligmonoides* 属・*Mammanidula* 属・*Morganiella* 属および蟻虫科 *Syphacia* 属の日本列島内における地理的分布境界を概観した。その結果、ハタネズミ亜科とハントウアカネズミに寄生する線虫と *Mammanidula* 属線虫の分布境界については、ブラキストン線が有意であった。しかし、アカネズミおよびヒメネズミに特異的に寄生する線虫の分布境界ではブラキストン線が有意ではなく、八田線を含む他の境界線を想定すべきであると考えられた。

日本列島産野ネズミ類を宿主とするヘリグモソームム科線虫の特色としては、*Heligosomoides* 属がユーラシアおよび北米大陸産ハタネズミ亜科に寄生するが、北海道産ヤチネズミ属および本州・四国・九州産ピロードネズミ属では不在と結論された。一方、本来二次的な宿主と目されているネズミ亜科のアカネズミ属に多くの固有種が寄生する。このような特色が生じた経緯を、ヘリグモソームム科線虫の分布および系統分類、宿主の生物地理学および古生物学的知見、日本列島の地史などを参考に考察した。まず、*Heligosomoides* 属および *Heligosomum* 属の系統分類に関する従来の仮説では不十分であり、固着器である体表の隆起線と生殖器である交接刺の形態に基づき再検討した。その結果、*Heligosomoides* 属は祖先型が、まずいくつかの系統に派生した後、それぞれのグループ内で種分化が進行したと推定された。この仮説は、日本列島産 *Heligosomoides* 属5種には共通の祖先型が存在し、日本列島成立後、それぞれの宿主に転換して現生種になったとする単純な説明を不可能にした。次に、それぞれの種ごとに系統解析をおこない、さらに宿主の化石や日本列島周辺海峡成立史と各離島における線虫類の分布状況を参考にして、日本列島への侵入の経緯を次のように推察した。*H. desportess* の祖先型が、非常に古い氷期に朝鮮半島あるいはより南の地域に出現し

た陸橋を経て、日本列島にヒメネズミの祖先型とともに侵入した。当然、この時期にはその祖先型線虫はユーラシア大陸にも分布していたが、大規模な氷床の発達などの影響で絶滅した。このように *H. desportesi* は、日本列島に氷期の遺残種として分布している。次に、やや時代を下りリス氷期あるいはそれ以前の氷期に出現した陸橋を経て、*H. kurilensis* と *H. protobullosus* の両祖先型が相次いで侵入した。*H. protobullosus* の祖先型を日本列島に持ち込んだ宿主は、朝鮮半島を経由したハタネズミの直接の祖先型であることは明かであるが、*H. kurilensis* の方は日本列島産野ネズミ類の現生種には該当するものが見あたらず、シベリアで起源し今日では絶滅したハタネズミ属と考えられた。そして、この絶滅ハタネズミ属が日本列島へ *H. kurilensis* の直接の祖先型を持ち込んだ後、既に分布していたアカネズミに宿主転換した。さらに時代を下り、津軽海峡が陸化しなかったヴェルム氷期に、*H. neopolygyrus* が北海道へハントウアカネズミと一緒にサハリンを経て侵入した。この線虫はユーラシア大陸東部にも分布するので遺残種ではないが、氷期の陸橋を渡った点で、これまで述べた自然分布の *Heligmosomoides* 属と共通である。しかし、*H. polygyrus* は人と共に侵入したハツカネズミに寄生して渡来した種であるので、陸橋は通過していない。*Heligmosomum* 属は、*Heligmosomoides* 属に属する交接刺の短く腹側産起線の小さな祖先型から進化し、まず、*Paraheligmosomum* 亜属がヤチネズミ属およびピロードネズミ属で、次に *Heligmosomum* 亜属がハタネズミ属で分岐し、それぞれ種分化が進行した。*H. (P.) hasegawai* は、ヤチネズミとスミスネズミの共通の祖先型に寄生していた *H. (P.) mixtum* に近い祖先型から種分化したと想定されたが、その種分化がユーラシア大陸で起きたのかそれとも日本列島だったのかは不明である。しかし、この線虫がヤチネズミとスミスネズミの共通の祖先型と共に、中期更新世中盤、朝鮮半島あるいはこれより南の陸橋を経由して本州陸塊に侵入したことは確かと考えられる。次いで、既にユーラシア大陸で分布を拡大していた *H. (H.) halli* が、ハタネズミの直接の祖先型と一緒に朝鮮半島を経由して日本列島に侵入した。最後に、津軽海峡の開口していたヴェルム氷期に *H. (P.) yamagutii* と *H. (P.) mixtum* とがエゾヤチネズミあるいはミカドネズミの直接の祖先型と一緒にサハリンを経由して北海道へ侵入した。すなわち、日本列島に自然分布した *Heligmosomoides* 属および *Heligmosomum* 属線虫の現生種の分布には、氷期に出現した陸橋の位置と日本列島がその避難場所だったことが影響を及ぼしたと推測された。一方、日本列島産

ヤチネズミ類に *Heligmosomoides* 属が不在の説明として、まずこの不在はなんらかの原因で絶滅が起きたと想定し、その絶滅の経緯として、エゾヤチネズミにおける *Heligmosomoides* 属の絶滅は陸橋上の森林で、またヤチネズミとスミスネズミにおける絶滅を本州陸塊上の森林で起きたとした。その絶滅の直接的な機序は、宿主個体群変動の関与が想定されたが、検証は今の研究を待つ必要がある。

以上のように、野ネズミ類の寄生線虫相の成立には、これまであまり注目されなかった日本列島の迎った地史、特に氷期における動物の渡来やその環境などが複合し影響を与えていたことが判明した。よって、今後の日本列島固有の寄生虫相成立の歴史的経緯を明らかにする場合、これら側面を無視することはできないと結論される。

## 謝 辞

冒頭に本論文をご審査頂いた酪農学園大学大学院獣医学研究科 森田千春教授 (主査)、平棟孝志教授 (副査)、大林正士教授 (副査) および福本真一郎助教授 (副査) にまず感謝したい。なお、森田教授には材料の一部の贈与および野ネズミ類の生物学的性質などの情報もご教示いただいた。また、大林教授には著者が北海道大学大学院博士後期課程に在学中に「東南アジア産齧歯類に寄生するニッポストロンギルス亜科線虫の系統分類学的研究」というテーマを頂きながら、都合によりこれを遂行できず、「副業にせよ」とご指導下さった研究を展開した。しかし、もちろん東南アジアの材料から得られた基礎的な知識は今回の研究上有益であった。さらに、福本助教授には専門の一つとする毛線線虫上科線虫の形態分類的知見の側面からそれぞれご討議いただいた。

この研究を開始するにあたり、ご協力あるいはご支援いただいた以下の方々には心から謝意を表したい。紙面の都合上、第2章で述べた方々をここで繰り返して列挙しないが、これら方々はいずれも野ネズミ類を対象とした哺乳類学あるいは寄生虫学の領域で、優れた業績のある研究者であり、そのため本研究の遂行上有益な諸情報をご提供いただいた。さらに、相見 満、赤松守雄、Marie-Claude Durette-Desset、藤巻裕蔵、門崎允昭、河村善也、小林恒明、奥祐三郎の諸氏 (敬称および所属は省略) には、それぞれのご専門の立場から貴重な情報を与えて下さった。

野ネズミ類の採集あるいは線虫類検出の作業などで、とりわけ次の方々にご協力をいただいた；酪農学園大学獣医寄生虫学教室 OB (田中 創、佐藤立志、藤野聖恵、

山口 繁, 大沼 学, 立島拓也, 鹿野健治, 田村多磨己, 田中律正, 青木康博, 伏木裕人, 馬場光太郎) と浅川良美。

資金面では栗林財団, 酪農学園大学, 秋山記念財団などの研究助成の他, 著者の両親浅川和彦および寿満子からもご援助いただいた。

最後に, 本研究の真の産みの親である酪農学園大学獣医学科 上田 晃元教授に深謝したい。この研究の開始時(1981年秋, 当時, 著者学部3年生), 私達の教室の教員は上田教授のみであった。上田教授は家畜の病理学を専門にされていたにも関わらず, 本研究開始にたいする絶大なるご援助をいただいた。もし上田教授のご理解がなければ, この論文で述べた興味深い現象は半永久的に発見されなかったであろう。

#### 引用文献

- 1) 阿部 永, 1984. 北海道産ネズミ類の分類. 太田嘉四夫(編著), 北海道産野ネズミ類の研究. 北海道大学図書刊行会, 札幌: 1-20, 355-357 (文献目録).
- 2) 阿部 永, 1991. 生物地理学的境界・ブラキストン線. 北海道の自然と生物, (4): 25-27.
- 3) 阿部近一・石井信義・友成孟宏・木内和美・1989. 徳島県における哺乳類, 両生類および爬虫類の生息状況. 徳島県立博物館開設準備調査報告, (4): 1-53.
- 4) Aimi, M. 1980. A revised classification of the Japanese red-backed voles. *Mem. Fac. Sci. Kyoto Univ., Ser. Biol.*, 8: 35-84.
- 5) Anderson, R. C. 1992. Nematode parasites of vertebrates—Their development and transmission, C. A. B. International, UK.
- 6) 浅川満彦, 1986. *Yatinema japonicum* Asakawa and Ohbayashi, 1989 及び *Heligmosomoides kobayashi* (Ishimoto, 1974) の交接刺長を指標とした cline に関する研究. 寄生虫学雑誌, 35(増1): 136.
- 7) Asakawa, M. 1987 a. A new heligmosomid nematode, *Heligmosomum hasegawai* (Heligmosomatidae: Nematoda), from the Japanese voles, *Eothenomys smithi* Thomas and *E. andersoni* (Thomas). *J. Coll. Dairying, Nat. Sci.*, 12: 103-109.
- 8) Asakawa, M. 1987 b. Genus *Heligmosomoides* Hall, 1916 (Heligmosomidae: Nematoda) from the Japanese wood mice, *Apodemus* spp.. III. The life cycle of *Heligmosomoides kurilensis kobayashii* (Nadtochi, 1966) in ICR mice and preliminary experimental infection to jirds. *J. Coll. Dairying, Nat. Sci.*, 12: 131-140.
- 9) Asakawa, M. 1988. Genus *Heligmosomoides* Hall, 1916 (Heligmosomidae: Nematoda) from the Japanese wood mice, *Apodemus* spp.. II. A review of the genus *Heligmosomoides* with the establishment of the phylogenetic lines of known species. *J. Coll. Dairying, Nat. S. i.*, 12: 349-365.
- 10) 浅川満彦, 1989. 日本に分布する野ネズミ類の内部寄生ぜん虫相. 哺乳類科学, 29(1): 17-35.
- 11) 浅川満彦, 1990. ヒメネズミから見出された昆虫寄生性桿線虫類 *Diplogasteridae* gen. sp. (Rhabditoidea) の記録. 酪農学園大学紀要, 自然科学, 15: 153-158.
- 12) Asakawa, M. 1990. *Heligmosomum (Paraheligmosomum) yamagutii* Chabaud et al., 1963 (Heligmosomidae: Nematoda), from red-backed vole, *Clethrionomys rex* (Microtidae: Rodentia) on Mt. Petegari, Japan. *J. Rakuno Gakuen Univ., Nat. Sci.*, 15: 159-165.
- 13) Asakawa, M. 1991. Genus *Heligmosomoides* Hall, 1916 (Heligmosomidae: Nematoda) from Japanese Islands. *Helminthologia*, 28: 155-163.
- 14) 浅川満彦, 1993. 上高地のネズミ類・モグラ類の内部寄生虫. (安曇村村誌編纂委員会編) 安曇村村誌, 長野: 印刷中.
- 15) 浅川満彦・青木康博・田中律正・宮田 渡・内川公人・柳平坦徳・原田正史・子安和弘・長谷川英男, 1993. 本州中部に産するアカネズミ類の寄生蠕虫相. 市立大町山岳博物館研究報告, (43): 1-19.
- 16) Asakawa, M., Durette-Desset, M.-C., Fukumoto, S.-I. and Ohbayashi, M. 1989. Studies on heligmonellid nematodes from the Japanese Microtidae. II. First record of *Morganiella cricetuli* Yin and Zhang, 1981 from *Eothenomys smithi*, Japan. *J. Rakuno Gakuen Univ., Nat. Sci.*, 14: 43-48.
- 17) 浅川満彦・福本真一郎・大林正士, 1993. 北米産ハタネズミ亜科から検出された寄生線虫類. 寄生虫学雑誌, 42(増): 113.
- 18) 浅川満彦・福本真一郎・大林正士・沢田 勇・原田正史・子安和弘, 1992. 朝鮮半島および台湾産ピロードネズミ属から得られたヘリグモソーム科とヘリグモネラ科線虫. 寄生虫学雑誌, 41(増): 123.
- 19) 浅川満彦・郭 媛華・揚 曉野・劉 珍蓮・季 健夫・子安和弘・織田鏡一・土屋幸幸・宮下信泉・王鳳山・森脇利郎, 1993. 中華人民共和国東部におけるヘリグモソーム科線虫 *Heligmosomoides neopolygyrus* の分布. 日本生物地理学会会報, 48: 49-52.
- 20) 浅川満彦・原田正史, 1989. 日本産ピロードネズミ属の内部寄生虫相とその動物地理学的研究の方向

- 性. 日本生物地理学会会報, 44: 199-210.
- 21) 浅川満彦・原田正史・沢田 勇, 1990. 台湾南段県産キクチハタネズミから得られたヘリグモソームム科線虫 *Heligmosomoides* sp. の記録. 日本生物地理学会会報, 45: 35-38.
  - 22) Asakawa, M., H. Hasegawa, M. Ohnuma, T. Tatsushima and M. Ohbayashi. 1992. Parasitic nematodes of rodents on the off-shore islands of Hokkaido. *Jpn. J. Parasitol.*, 41: 40-41.
  - 23) 浅川満彦・小林秀司・原田正史・子安和弘・M. D. ソニン・I. V. カルタフトセーバ・福本真一郎・大林正士, 1993. サハリン産モリレミングから検出されたヘリグモソームム科線虫 *Heligmosomum* (*Paraheligosomum*) sp. の記録. 酪農学園大学紀要, 自然科学, 18: 1-4.
  - 24) Asakawa, M. and M. Ohbayashi. 1986 a. A new nematode, *Yatinema japonicum* gen. et sp. n. (Heligmonellidae: Nematoda), from voles, *Eothenomys smithi* Thomas and *E. niigatae* (Anderson). *Jpn. J. Vet. Res.*, 34: 7-23.
  - 25) Asakawa, M. and M. Ohbayashi. 1986 b. Genus *Heligmosomoides* Hall, 1916 (Heligmosomidae: Nematoda) from the Japanese wood mice, *Apodemus* spp.. I. A taxonomical study on four taxa of the genus *Heligmosomoides* from three species of the Japanese *Apodemus* spp.. *J. Coll. Dairying, Nat. Sci.*, 11(2): 317-331.
  - 26) Asakawa, M. and M. Ohbayashi. 1987. A new heligmosomid nematode, *Heligmosomoides protobullosus* n. sp. (Heligmosomidae: Nematoda), from the Japanese grass vole, *Microtus montebelli* Milne-Edwards. *Jpn. J. Vet. Res.*, 35: 209-213.
  - 27) 浅川満彦・M. H. パブレンコ・馬場光太郎・福本真一郎・大林正士・町田昌昭, 1994. 根室半島, 野付崎および国後島産野ネズミ類の寄生蠕虫. 寄生虫学雑誌, 43 (補): 50.
  - 28) Asakawa, M. and R. Satoh. 1987. Discovery of the genus *Heligmosomum* Railliet et Henry, 1909 (Heligmosomidae: Nematoda) from the Japanese *Clethrionomys* and establishment of *Paraheligosomum* n. subgen.. *J. Coll. Dairying, Nat. Sci.*, 12: 111-129.
  - 29) 浅川満彦・田村多磨已・福本真一郎・大林正士, 1992. 北海道サロマ湖の砂州部に生息する小哺乳類の寄生蠕虫相. 酪農学園大学紀要, 自然科学, 17: 9-16.
  - 30) 浅川満彦・田中律正・青木康博・伏木裕人・倉田大樹・福本真一郎・大林正士, 1992. 石川県能登島に分布する野ネズミ類の内部寄生虫類に関する調査. 酪農学園大学紀要, 自然科学, 17: 75-79.
  - 31) 浅川満彦・F. テノラ・福本真一郎・鹿野健治・友成孟宏, 1992. 四国地方産野ネズミ類の寄生蠕虫相. 徳島県立博物館研究報告, (2): 51-75.
  - 32) Asakawa, M., F. Tenora, H. Hasegawa, M.-L. Jin, X.-Q. He, X.-M. Wu, K. Tsuchiya, N. Miyashita, K. Moriwaki, S.-I. Fukumoto and M. Ohbayashi. 1992. *Heligmosomoides polygyrus* (Dujardin, 1845) (Nematoda: Trichostrongyloidea: Heligmosomidae) from *Apodemus microps* (Rodentia: Muridae) in Ulumuchi, China. *Bull. Biogeogr. Soc. Japan*, 47: 69-71.
  - 33) Asakawa, M. and K. Uchikawa. 1991. A new host and locality record for *Trichostrongylus retortaeformis* (Zeder, 1800) (Nematoda: Trichostrongyloidea: Trichostrongylidae) from the Japanese grass vole, *Microtus montebelli* (Milne-Edwards) (Rodentia: Microtidae) in Nagano Prefecture, Japan. *J. Rakuno Gakuen Univ., Nat. Sci.*, 16: 15-20.
  - 34) 浅川満彦・山口 繁・藤野聖恵・長谷川英男・大林正士, 1991. 対馬・壱岐産アカネズミ類の内部寄生蠕虫相. 日本生物地理学会会報, 46: 59-68.
  - 35) 浅川満彦・尹 文真・朱 家華・陳 国慶・高橋清志・長谷川英男・沢田 勇・松川 清・大林正士, 1990. 中国瀋陽産ネズミ類に見られた寄生蠕虫相(予報). 酪農学園大学紀要, 自然科学, 14: 135-146.
  - 36) Asakawa, M., Y. Yokoyama, S.-I. Fukumoto and A. Ueda. 1983. A study of the internal parasites of *Clethrionomys rufocanus bedfordiae* (Thomas). *Jpn. J. Parasitol.*, 32: 399-411.
  - 37) 浅川満彦・吉行瑞子, 1992. 北海道利尻島産齧歯類に寄生する線虫類. 国立科学博物館専報, (25): 105-110.
  - 38) Aziz, M. A. 1986. Ivermectin vs. Onchocerciasis. *Parasitol. Today*, 2: 233-235.
  - 39) Baylis, H. A. 1926. On a trichostrongylid nematode from the woodmouse (*Apodemus sylvaticus*). *Ann. a. Mag. Nat. Hist., ser. 9*, 18: 455-464.
  - 40) Baylis, H. A. 1928. On a collection of nematodes from Nigerian mammals (chiefly rodents). *Parasitology*, 20: 280-304.
  - 41) Behnke, J. M., A. Keymer and J. Lewis. 1991. *Heligmosomoides polygyrus* or *Nematospiroides dubius*? *Parasitol. Today*, 7: 177-179.
  - 42) Boulenger, C. L. 1922. The structure and systematic position of *Strongylus polygyrus*. *Parasitology*, 14: 206-213.
  - 43) Bryant, V. 1973. The life-cycle of *Nematospiroides dubius*, Baylis, 1926 (Nematoda: Heligmosomidae). *J. Helminthol.*, 47: 263-268.

- 44) Butzer, K. W. 1974. Geological and ecological perspectives on the Middle Pleistocene. *Quaternary Res. (Univ. Wash.)*, **4**: 136-148.
- 45) Cameron, T. W. M. 1937. A new species of Heligmosominae from the Labrador collared-lemming. In The 30 year jubileum of K. J. Skrjabin and 15th anniversary of the All-Union Institute of Helminthology, Moscow: 66-68.
- 46) Chabaud, A. G. 1959. Remarques sur la systématique des nématodes Trichostrongyloidea. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **84**: 473-483.
- 47) Chabaud, A. G. 1965. Spécificité parasitaire. I. Chez les nématodes parasites de vertébrés. In (Grasse, P. P. ed.) *Traité de zoologie*. Vol. 4. Classe des nématodes, Masson et Cie, Paris: 548-557.
- 48) Chabaud, A. and M.-C. Durette. 1963. Évolution des asymétries chez les nématodes héligmosomatides. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **275**, sér. D: 2325-2327.
- 49) Chabaud, A. G., F. Puylaert, O. Bain, A. J. Petter and M.-C. Durette-Desset. 1970. Remarques sur l'homologie entre les papilles cloacales des Rhabdides et les côtes dorsales des Strongylida. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **271**, ser. D: 1771-1774.
- 50) Chabud, A. G., R. L. Rausch and M. C. Desset. 1963. Nématodes parasites de rongeurs et insectivores japonais. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **88**: 489-512.
- 51) Chalaine, J. 1980. Essai de filiation des campagnols et des lemmings (Arvicolidae, Rodentia) en zone Holarctique d'après la morphologie dentaire. In *Palaeovertebrata*, Mem, Jubil. R. Lavocat, Montpellier, France: 375-382.
- 52) Dikmans, G. 1940. A note on the genera *Nematospiroides* Baylis, 1926 and *Sincosta* Roe, 1929 (Nematoda: Heligmosomidae) with description of two new species of *Nematospiroides*. *Proc. Helminthol. Soc. Wash.*, **7**: 79-82.
- 53) Dujardin, F. 1845. Histoire naturelle des helminthes ou vets intestinaux, XVI+654+15. [Durette-Desset, M.-C. 1968 a].
- 54) Durette-Desset, M.-C. 1967. Évolution des nématodes héligmosomes en rapport avec celle de leurs hôtes fondamentaux. les Microtidae. *C. R. Acad. Sci. Paris*, ser. D, **265**: 1500-1503.
- 55) Durette-Desset, M.-C. 1968a. Identification des strongles des mulots et campagnols décrits par Dujardin. *Ann. Parasitol. Paris*, **43**: 387-404.
- 56) Durette-Desset, M.-C. 1968 b. Les systèmes d'arêtes cuticulaires chez les nématodes héligmosomes. III. Étude de sept espèces parasites rongeurs néarctiques et rétablissement du genre *Heligmosomoides* Hall, 1916. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.*, 2e sér., **40**: 186-209.
- 57) Durette-Desset, M.-C. 1971. Essai de classification des nématodes héligmosomes. Corréation avec la paléobiogéographie des hôtes. *Mém. Mus. Natl. Hist. Nat.*, sér. A, Zool., **69**: 1-126.
- 58) Durette-Desset, M.-C. 1973. Redescription d'*Heligmosomoides travassosi* Schulz, 1926 (nématode héligmosomine), parasite de *Cricetus cricetus* L. (cricétidé). *Ann. Parasitol., Paris*, **48**: 483-488.
- 59) Durette-Desset, M.-C. 1974. *Ohbayashinema ochotoni* n. gen., n. sp. (Nematoda, Trichostrongyloidea), parasite d'une lagomorphe du Népal; intérêt phylétique de ce genre. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.*, 3e sér., Zool., **144**: 415-418.
- 60) Durette-Desset, M.-C. 1975. Sur trois nouveaux *Suncinema* (Nematoda, Trichostrongylidae) parasites d'insectivores de Côte d'Ivoire (collection P. Hunkeler). *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.*, 3e sér., Zool., **178**: 1495-1506.
- 61) Durette-Desset, M.-C. 1983. Key to genera of the superfamily Trichostrongyloidea. In (Anderson, R. C., A. G. Chabaud and S. Willmott eds.) *CIH keys to the nematode parasites of vertebrates* No. 10, Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal, Bucks, England: 1-83.
- 62) Durette-Desset, M.-C. 1985. Trichostrongyloid nematodes and their vertebrate hosts: Reconstruction of the phylogeny of a parasitic group. *Adv. Parasitol.* **24**: 239-306.
- 63) Durette-Desset, M.-C., J. M. Kinsella and D. J. Forrester. 1972. Arguments en faveur de la double origine des nématodes néarctiques du genre *Heligmosomoides* Hall, 1916. *Ann. Parasitol., Paris*, **47**: 365-382.
- 64) Durette-Desset, M.-C., R. L. Rausch and J.-P. Kayemba. 1980. Nématodes Trichostrongyloidea parasites de rongeurs et de lagomorphes de Sibérie orientale. *Bull. Mus. Natl. Hist., Paris*, 4e sér., 2, sec. A: 355-363.
- 65) Durette-Desset, M.-C. and F. Tenora. 1974. Présence d'*Heligmosomoides tatricus* (Erhardova, 1955) (Nematoda, Heligmosominae) chez *Microtus nivalis* (Rodentia) en France. *Ann. Parasitol., Paris*, **49**: 489-493.
- 66) Egorova, T. P. and E. V. Nadochi. 1975. [The



- helminths of some rodents of the Kolyma Uplands]. *Trud. Biol.-Poch. Inst. Gel'mintol. Issled. Zhivot. Rast., Novaya Ser.*, **26**: 33-45. (in Russian with English summary).
- 67) Eichler, W. 1976. Der Parasitismus als dialektischer Indikator der Evolution mit besonderer Berücksichtigung der parasitophyletischen Regeln. *Biol. Schule (Berl.)*, **25**: 35-38.
- 68) Erhardová, B. 1955. [Die Helminthofauna der mauseartige Nagetiere des Nationalparks in der Hohen Tatra]. *Zool. Entomol. Listy*, **4**: 353-364. (in Czechoslovakian with German summary).
- 69) Fedorov, K. P. 1987. Паразитические черви грызунов северного предбайкалья. In Фауна, таксономия, экология млекопитающих и птиц. (ed. Юдин, Б. С.). Серия "Фауна Сибири". Izdatel'stvo "Nauka", Novosibirsk: 88-104.
- 70) 福本真一郎, 1990. シンローフを中心とした毛様線虫類の分類. 獣医学 1990, 近代出版, 東京: 89-116.
- 71) Fukumoto, S.-I., M. Kamiya and M. Ohbayashi. 1986. *Ohbayashinema abei* sp. n. (Nematoda: Heligmosomidae) from the northern pika, *Ochotona hyperborea* Pallas, in Hokkaido, Japan. *Jpn. J. Vet. Res.*, **34**: 233-240.
- 72) 福沢仁之・坂本竜彦・小泉 格, 1991. 佐渡新第三系中山層の縞状珪藻質泥岩に記録された海洋変動のリズム. 月刊地球, **13**: 467-468.
- 73) Gabriel, M. 1972. The incidence of the nematode *Heligmosomum mixtum* Schulz, 1954 in Czechoslovakia. *Vest. Cesko. Spol., Zool.*, **36**: 179-180.
- 74) Gardner, S. L. and D. P. Jasmer. 1983. *Heligmosomoides thomomyos* sp. n. (Nematoda: Heligmosomidae) from pocket gophers, *Thomomys* spp. (Rodentia: Geomyidae), in Oregon and California. *Proc. Helminthol. Soc. Wash.*, **50**: 278-284.
- 75) Genov, T. 1984. [Helminths of insectivores and rodents in Bulgaria]. Publishing House of the Bulgarian Academy of Sciences, Sofia, Bulgaria: 1-348. (in Bulgarian with English summary).
- 76) Genov, T. and Ya. Yanchev. 1981. [The morphology and taxonomy of nematodes of the genera *Heligmosomoides* Hall, 1916 and *Heligmosomum* Railliet et Henry, 1909 (Heligmosomidae Cram. 1927) in Bulgaria]. *Khel'mintologiya*, **12**: 8-30. (in Bulgarian with English summary).
- 77) 長谷川英男, 1988. 琉球列島の寄生線虫相とその特徴. 寄生虫分類形態談話会報, **6**: 1-4.
- 78) Hasegawa, H. 1990. Nematodes of the family Heligmosomellidae (Trichostrongyloidea) collected from rodents of the Ryukyu Archipelago and Taiwan. *J. Parasitol.*, **76**: 470-480.
- 79) 長谷川英男, 1990. 琉球列島の生物地理と寄生虫. 沖縄生物学会誌, **28**: 1-10.
- 80) 長谷川英男・浅川満彦, 1991. 琉球列島を含む日本産ネズミのギョウチュウ類とその由来. 沖縄生物学会誌, (29): 1-9.
- 81) Hasegawa, H. and M. Otsuru. 1981. Two nematode species belonging to the genus *Heligmosomum* recovered from rodents in Niigata Prefecture, Japan (Trichostrongyloidea: Heligmosomidae). *Ryukyu Univ. J. Health Sci. Med.*, **4**: 214-218.
- 82) 長谷川英男・大鶴正満, 1982. 新潟県および沖縄県の齧歯類より得た Heligmosomidae 科線虫 5 種について. 寄生虫雑誌, **36**(増): 36.
- 83) Hasegawa, H., M. Otsuru and K. Tobita. 1983. First record of *Heligmosomoides polygyrus* from Japan (Nematoda: Heligmosomidae). *Jpn. J. Parasitol.* **32**: 419-423.
- 84) Herd, R. and K. Wardhaugh. 1993. Environmental impact of Avermectin usage in livestock. *Internat. J. Parasitol.*, **23**: 155-159.
- 85) Hinton, M. A. C. 1926. Monograph of the voles and lemmings (Microtinae) living and extinct. British Museum (Nat. Hist.), London: 1-488.
- 86) 日浦 勇, 1978. 蝶のきた道. 蒼樹書房, 東京: 1-232.
- 87) Hobbs, R. P. 1980. Interspecific interactions among gastrointestinal helminths in pikas of North America. *Amer. Mid. Nat.*, **103**: 15-25.
- 88) Hooper, E. T. and G. G. Musser. 1964. The glans penis in Neotropical cricetines (Family Muridae) with comments on the classification of muroid rodentia. *Misc. Publ. Mus. Zool.*, **123**: 1-57.
- 89) 堀越増興・青木淳一(編), 1985. 日本の自然 6, 岩波書店, 東京.
- 90) Hugot, J. P. 1988. Les nematodes Syphaciinae, parasites de rongeurs et de lagomorphes. Taxonomie. Zoogeographie. Evolution. *Mem. Mus. Natl. Hist. Nat., ser. A, Zool.*, **141**: 1-153.
- 91) Ihering, H. V. 1891. On the ancient relations between New Zealand and South America. *Trans. Proc. New Zeal. Inst.*, **24**: 431-445.
- 92) 今泉吉典, 1960. 原色日本哺乳類図鑑. 保育社, 大阪: 1-196.
- 93) 今泉吉典, 1972. 日高の陸棲哺乳類一とくに固有のヤチネズミ類とその起源について. 国立科博専報, (5): 131-149.

- 94) 今泉吉典 (監), 1987. 動物大百科第20巻 日本の動物・総索引. 平凡社, 東京: 1-214.
- 95) 今泉吉典, 1988. 世界哺乳類と名辞典. 平凡社, 東京: 1-980.
- 96) Ishimoto, Y. 1974. Studies on helminths of voles in Hokkaido. I. Taxonomical study. *Jpn. J. Vet. Res.*, **22**: 1-12.
- 97) Jin, L. and P. Chen. 1985. Ecogeographical characteristics of small mammals in Jilin Province. In (Kawamichi, T. ed.) Contemporary mammalogy in China and Japan, Mammal. Soc. Japan, Tokyo: 159-160.
- 98) Jun-L. (Юнь-Лянь.) 1963. Гельминтофауна грызунов и насекомоядных южных районов Сибири и Дальнего Востока. Автореф. канд. дис. М. [Ryzhikov *et al.*, 1979].
- 99) 神谷正男・奥祐三郎・大林正士, 1986. 寄生虫病, (藤原公策編) 実験動物感染病学, ソフトサイエンス社, 東京: 368-378.
- 100) 金子之史, 1992. 四国における野ネズミ3種の地形的分布. 日本生物地理学会会報, **47**: 127-140.
- 101) 河村善也, 1990. ハタネズミ類の臼歯とその進化. 哺乳類科学, **30**: 59-74.
- 102) Kawamura, Y. 1991. Quaternary mammalian faunas in the Japanese Islands. *Quaternary Res.*, **30**: 213-220.
- 103) 河村善也・亀井節夫・樽野博幸, 1989. 日本の中・後期更新世の哺乳動物相. 第四紀研究, **28**: 317-326.
- 104) Kirschenblat, J. 1949. [On the helminth fauna of *Mesocricetus auratus brandti* Nehr.]. *Ucenyje Zapiski LGU, Ser. biol.*, **191**: 110-127. (in Russian).
- 105) Kisielewska, K. 1970. Ecological organization of intestinal helminth groupings in *Clethrionomys glareolus* (Schreb.) (Rodentia). II. An attempt at an introduction of helminths of *C. glareolus* from the Bialowieza National Park into an island of the Beldany Lake (Mazurian Lakeland). *Acta Parasitol. Pol.*, **18**: 149-162.
- 106) 小林恒明, 1981. 日本産アカネズミ Group の分類. 哺乳類科学, (**42**): 27-33.
- 107) Kobayashi, T. 1985. Taxonomical problems in the genus *Apodemus* and its allies. In (Kawamichi, T. ed.) Contemporary mammalogy in China and Japan, Mammal. Soc. Japan, Tokyo: 80-82.
- 108) 近藤憲久, 1982. 日本の哺乳類相一種の生態, 古環境および津軽海峡の影響について. 哺乳類科学, (**43/44**): 131-144.
- 109) 子安和弘, 1993. フィールドガイド足跡図鑑. 日経サイエンス社, 東京: 1-178.
- 110) Krotov, A. I. 1959. Two new species of helminth parasites in vertebrates in the Island of Sakhalin. *Acta Vet Budapest*, **4**: 7-12.
- 111) Kuns, M. L. and R. Rausch, 1950. An ecological study of helminths of some Wyoming voles (*Microtus* spp.) with a description of a new species of *Nematospiroides* (Heligmosomidae: Nematoda). *Zoologica, N. Y. Zool. Soc.*, **35**: 181-188.
- 112) Lichtenfels, J. R. 1987. Phylogenetic inference from adult morphology in the Nematoda; with emphasis on the bursate nematodes, the Strongylida; advancements (1982-1985) and recommendations for further work. *Internatl. J. Parasitol.*, **17**: 269-279.
- 113) Lichtenfels, J. R. and A. J. Haley. 1969. New host records of intestinal nematodes of Maryland rodents and suppression of *Capillaria bonnevilliei* Grundmann and Frandsen, 1960 as a synonym of *C. americana* Read, 1949. *Proc. Helminthol. Soc. Wash.*, **35**: 206-211.
- 114) Lubimov, M. P. 1932. [Diseases of squirrels and hares]. In [Biology of squirrels and hares], Moscow. [Skrjabin *et al.*, 1954].
- 115) Macarthur, R. H. 1972. Geographical ecology, patterns in the distribution of species. Harper & Row, NY. [巖 俊一・大崎直太 (訳). 地理生態学: 種の分布に見られるパターン, 蒼樹書房].
- 116) Manter, H. W. 1955. The zoogeography of trematodes of marine fishes. *Exp. Parasitol.*, **4**: 62-86.
- 117) Mas-Coma, S. and C. Feliu. 1984. Helminthfauna from small mammals (insectivores and rodents) on the Pityusic Islands. In (Kubbiar, H., J. A. Alcover and Tur. Guerau d'Arellano eds.). Biogeography and ecology of the Pityusic Islands, Dr. W. Junk Publishers, The Hague, Boston, Lancaster: 469-525.
- 118) Merkusheva, I. V. 1973. [Nematodes of the genus *Heligmosomum* (Strongylata: Heligmosomatidae) discovered in rodents in Byelorussia.] In (Gagarin, V. G. ed.). Problemy obschei i prikladnoi gel'mintologii. Izdatel'stvo "Nauka", Moscow: 86-93, (in Russian).
- 119) 湊 正雄・井尻正二, 1976. 日本列島. 第3版, 岩波書店, 東京.
- 120) Mishra, G. S., M. C. Durette-Desset and H. Bercovier. 1976. Presence d'*Heligmosomoides glareoli* Baylis, 1928 chez *Clethrionomys glareolus*;

- première observation en France. *Ann. Parasitol., Paris*, **51**: 157-160.
- 121) 宮尾嶽雄, 1970. 動物生態学入門—動物共同体の基本的構造. 港北出版印刷, 船橋: iii+6+205.
- 122) Montgomery, S. S. J. and W. I. Montgomery. 1989. Spatial and temporal variation in the infracommunity structure of helminths of *Apodemus sylvaticus* (Rodentia: Muridae). *Parasitology*, **98**: 145-150.
- 123) 森田千春, 1993. 野生ネズミ由来の人畜共通伝染病の疫学調査に必要な基本手技. (小川益男ら編) 動物疫学, 近代出版, 東京: 291-296.
- 124) 森脇和郎, 1988. ハツカネズミ亜種の遺伝的分化. 哺乳類科学, **28**: 91-103.
- 125) 村上興正, 1981. 日本産ネズミ類の変異と種認識—シンポジウムのまとめにかえて. 哺乳類科学, **42**: 59-67.
- 126) Nadtochi, E. V. 1966. [New species of nematodes from rodents on the Kuril Islands]. *Mater. Nauch. Konf. Vses. Obshch. Ge'mint., Year 1966. Part 3, Moscow*: 191-195. (in Russian).
- 127) Nadtochi, E. V. 1970 a. [Helminth fauna of rodents in the Far East]. *Uchenye Zapiski Dal'nevostochnyi Gosudarstvennyi Universitet-Parasitologicheskie i Zoologicheskie issledovaniya na Dal'nem Vostoke, Vladivostok, U. S. S. R.*, **16**: 62-80. (in Russian).
- 128) Nadtochi, E. V. 1970 b. [Characteristics in the formation of the helminth fauna of rodents in the Far East]. *Uchenye Zapiski Dal'nevostochnyi Gosudarstvennyi Universitet-Parasitologicheskie i Zoologicheskie issledovaniya na Dal'nem Vostoke, Vladivostok, U. S. S. R.*, **16**: 81-84. (in Russian).
- 129) 成瀬 洋, 1982. 新しい氷河時代像. 第四紀, 岩波書店, 東京: 221-233.
- 130) 日本第四紀学会, 1987. 日本第四紀地図. 東京大学出版会, 東京.
- 131) Nilsson, T. 1983. The Pleistocene. Geology and life in the Quaternary Ice Age. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart: 1-651.
- 132) 西村はるひ・後藤 譲・工藤 上・小田田隆, 1988. 青森県東部地域におけるアカネズミ *Apodemus speciosus* の内部寄生線虫相について. 第105回獣医学会講演要旨集: 153
- 133) Ohbayashi, M., M. Orihara and Y. Fujimaki. 1968. *Mammaniduloides hokkaidensis* n. g., n. sp. (Nematoda: Heligmosomatidae) from voles in Hokkaido. *Jpn. J. Vet. Res.*, **16**: 23-35.
- 134) Ohbayashi, M. and S. Vajrasthira. 1983. A new nematode, *Mammanidula siamensis* n. sp., from the mammary gland of *Tupaia glis* and *Rattus surifer* of Thailand. *Jpn. J. Vet. Res.*, **31**: 1-5.
- 135) 大嶋和雄, 1976. 海峡形成 (I). 史地質ニュース, (266): 10-21.
- 136) 大嶋和雄, 1990. 第四紀後期の海峡形成史. 第四紀研究, **29**: 193-208.
- 137) Okura, N., S. Shiraishi and T. A. Uchida. 1984. Karyotypes of the Japanese harvest mouse (*Micromys minutus japonicus*) from Fukuoka and the Tsushima Islands. *J. Fac. Agr. Kyushu Univ.*, **28**: 177-183.
- 138) 小野有五, 1990. 北の陸橋. 第四紀研究, **29**: 183-192.
- 139) 小野有五・五十嵐八枝子, 1991. 北海道の自然史—氷期の森林を旅する. 北海道大学図書刊行会, 札幌: 1-219.
- 140) 太田嘉四夫, 1970. 北海道の小哺乳類の由来. 哺乳類科学, (20/21): 179-198.
- 141) 太田嘉四夫, 1984. 生態的分布. (太田嘉四夫編) 北海道産野ネズミ類の研究, 北海道大学図書刊行会, 札幌: 313-354+380-384 (文献).
- 142) Ota, K. 1985. Life forms and ecological distribution of wild murid rodents in Hokkaido, Japan. In (Kawamichi, T. ed.) Contemporary mammalogy in China and Japan, Mammal. Soc. Japan, Tokyo: 33-35.
- 143) 太田嘉四夫・小林恒明, 1984. 北海道産野ネズミ類の由来. (太田嘉四夫編) 北海道産野ネズミ類の研究, 北海道大学図書刊行会, 札幌: 21-46+357-359 (文献).
- 144) Quentin, J. C. 1971. Sur les modalités d'évolution chez quelques lignées d'helminthes de rongeurs Muroidea. *Cah. O. R. S. T. O. M., sér. Entomol. Méd. Parasitol.*, **9**: 103-176.
- 145) Rausch, R. L. and M. L. Johnson. 1982. Occurrence and pathogenicity of *Heligmosomoides* spp. (Nematoda: Heligmosomidae) associated with cecal villi in arvicolid rodents. *Proc. Helminthol. Soc. Wash.*, **50**: 25-35.
- 146) Rausch, R. L. and V. R. Rausch. 1973. *Heligmosomoides johnsoni* sp. nov. (Nematoda: Heligmosomidae) from the heather vole, *Phenacomys intermedius* Merriam. *Can. J. Zool.*, **51**: 1243-1247.
- 147) Roe, G. C. 1929. A new nematode, *Sincosta aberrans*, new genus and species from a rodent. *Proc. U. S. Nat. Mus. Wash.*, **75**: 1-3.
- 148) Ryzhikov, K. M., E. V. Gvozdev, M. N. Tokobaev, L. S. Schaldybin, G. V. Macaberidze, I. V. Merkusheva, E. V. Nadtochi, I. G. Chochlova and L. D. Sharpilo. 1979. [Key to the helminth fauna

- of rodents in the USSR. Nematodes and acanthocephalans]. Publ. House "Nauka", Moscow: 1-276. (in Russian).
- 149) Schulz, R. S. 1926. К познанию гельминтофауны грызунов СССР. I. Strongylata: 1. Trichostongylidae Leiper, 1912. *Trudy Gosudarstv. Inst. Ekseper. Vet.*, 4: 5-32. (in Russian with German summary).
- 150) Schulz, R. S. 1930. К познанию гельминтофауны грызунов Северо-Двинской губернии. Раб. 32-й и 38-й Союзн. гельм. экспед. на терр. Сев.-Двинск. губ. в 1926 и 1927 гг. Вятка, стр: 110-134. [Skrjabin *et al.*, 1954].
- 151) Schulz, R. S. 1954. 出典不明. [Skrjabin *et al.*, 1954].
- 152) Shakhnazarova, S. S. 1949. [New nematodes in the rodents of Azerbaidzhan]. *Trud. Gel'mintol. Lab. Akad. Nauk SSSR*, 2: 69-86. (in Russian).
- 153) 正垣幸男・前野芳正・高野正則・一杉悦子, 1976. 愛知県新城地方におけるイタチ・アカネズミの内部, 外部寄生虫について. *寄生虫学雑誌*, 25 (増. 2): 50.
- 154) Simpson, G. G. 1961. Principles of animal taxonomy. Columbia Univ. Press, N. Y.: 1-247. [白上謙一 (訳). 動物分類学の基礎, 岩波書店].
- 155) Simpson, G. G. 1965. The geography of evolution. Hilton, N. Y.: XI+249.
- 156) Skrjabin, K. I., N. P. Shikhobalova and R. S. Shul'tz. 1954. [Essentials of nematology. Vol. IV. Dictyocaulidae, Heligmosomatidae and Ollulanidae of animals]. Izdatz. Akad. Nauk SSR, Moscow. (translated from Russian by Israel Prog. Sci. Trans., 1971. Jerusalem).
- 157) Sprehn, C. 1935. Helminthen aus Kleinsäugetern und Amphibien vom Schneeberg. In (Pax, F. ed.) Beiträge zur Biologie des Glatzer Schneebergs. Breslau, Heft 1: 82-86.
- 158) 鈴木 仁, 1992. リボソーム DNA の変異に基づくセスジネズミ類の種間変異. (森脇和郎編) 科学研究補助金研究報告書. 日本産野生動物種の起源に関する遺伝学的研究: 19-21.
- 159) Suzuki, H., K. Tsuchiya, M. Sakaizumi, S. Wakana, O. Gotoh, N. Saitou, K. Moriwaki and S. Sakurai. 1990. Differentiation of restriction sites in ribosomal DNA in the genus *Apodemus*. *Biochem. Gen.*, 28: 137-149.
- 160) Szidat, L. 1956. Geschichte. Anwendung und einige Folgerungen aus den parasitogenitischen Regeln. *Zeitschr. Parasiten.* 17: 237-268.
- 161) 高尾善則・亀谷俊也・米田 豊・長谷川英男, 1990. 福岡県内の野鼠の寄生蠕虫類について. *寄生虫学雑誌*, 39 (増): 130.
- 162) 田中豊美, 1990. 画集日本の野生動物 1. 新日本出版社, 東京.
- 163) Tenora, F. and V. Barus. 1955. [Helminthofaune des Muridae et des campagnols du Parc National de Lednice et de ses environs]. *Prace Brnen. Zaklad. Cesk. Akad. Ved.*, 27: 461-482. (in Czechoslovakian with French summary).
- 164) Tenora, F., H. Henttonen and V. Haukisalmi. 1983. On helminths of rodents in Finland. *Ann. Zool. Fennici*. 20: 37-45.
- 165) Timm, R. M. 1985. Parasites. In (Tamarin, R., H. ed.) Biology of New World *Microtus*. The American Society of Mammalogists: 455-534.
- 166) Tokobaev, M. M. and K. E. Erkulov. 1966. [New species of helminths from rodents in Kirgizia]. In (Tokobaev, M. M. ed.) [Helminths of animals in Kirgizia and adjacent territories]. Izd. "ILIM", Frunze: 3-16. (in Russian).
- 167) 土屋公幸, 1974 a. 日本産アカネズミ類の細胞学的小および生化学的研究. *哺乳動物学雑誌*, 6: 67-87.
- 168) 土屋公幸, 1974 b. アカネズミの話. *遺伝*, 28: 78-83.
- 169) Walton, A. C. 1923. Some new and little known nematodes. *J. Parasitol.*, 10: 59-70.
- 170) 八木欣平・板山 裕・奥 祐三郎・鈴木 博, 1983. 鹿児島県トカラ列島中之島に生息するアカネズミ *Apodemus speciosus* の寄生蠕虫相について. *寄生虫学雑誌*, 32 (補): 42.
- 171) Yagi, K. and M. Kamiya. 1981. Helminth parasites of *Apodemus speciosus* and *A. argenteus* from the Koshiki Islands, Japan, with a description of *Subulura suzukii* sp. n.. *Jpn. J. Vet. Res.*, 29: 62-66.
- 172) 山田常雄・前川文夫・江上不二夫・八杉竜一・小関治男・小谷雅樹・日高敏隆 (編), 1983. 岩波生物学辞典, 第3版, 岩波書店, 東京.
- 173) Yamaguti, S. 1954 a. Studies on the helminth fauna of Japan. Part 51. Mammalian nematoda, V. *Acta Med. Okayama*, 9: 105-121.
- 174) Yamaguti, S. 1954 b. Helminth fauna of Mt. Ontake. Part 1. Nematoda and Acanthocephala. *Acta Med. Okayama*, 8: 386-392.
- 175) Yin, W.-Z. and N.-X. Zhang. 1981. On some parasitic nematodes from rodents and insectivora in Peking, China. *Acta Zootaxonom. Sin.* 6: 16-21. (in Chinese with English summary).
- 176) 横山良秀・浅川満彦・福本真一郎・上田 晃・高尾

善則・米田 豊, 1985. 北海道江別産ハツカネズミ  
より得た *Heligmosomoides polygyrus bakeri* (Helig-

mosomidae: Nematoda). 寄生虫学雑誌, 34 (増, 2):  
78.

### Summary

1) As part of a zoogeographical research project, an analysis was made on the parasitic nematode fauna of the Japanese Microtinae and Murinae (Mammalia: Rodentia: Muridae). *viz.*, *Clethrionomys rufocanus bedfordiae*, *C. rutilus mikado*, *C. rex*, *Eothenomys andersoni*, *E. smithii*, *Microtus montebelli*, *Apodemus speciosus*, *A. argenteus* and *A. peninsulae*. The hosts were selected for the observation on the basis of the absence of an artificial movement related to human activity, the ease of collection, and the advancements made in the taxonomical, zoogeographical, phylogenetic and ecological studies of the host itself.

2) From April 1979 to March 1993, 748 individuals of *C. rufocanus bedfordiae* (abbreviated to Cb), 80 individuals of *C. rutilus mikado* (abbreviated to Cm), 77 individuals of *C. rex* (abbreviated to Cr), 65 individuals of *E. andersoni* (abbreviated to Ea), 171 individuals of *E. smithii* (abbreviated to Es), 66 individuals of *M. montebelli* (abbreviated to Mm), 851 individuals of *A. speciosus* (abbreviated to As), 1014 individuals of *A. argenteus* (abbreviated to As) and 41 individuals of *A. peninsulae* (abbreviated to Ap) which originated from 87 localities including small offshore or lake islands of the Japanese archipelago, were examined.

3) Among the total 3113 individuals examined, the following nematode species were obtained: Fam. Heligmosomidae *Heligmosomum (Parahelgmosomum) yamagutii* Chabaud, Rausch et Dasset, 1963 [Cb, Cr, Cm or (Cm), (Aa)] [(: Showing an accidental case], *H. (P.) mixtum* Schulz, 1954 [Cm], *H. (P.) hasegawai* Asakawa, 1987 [Ea, Es], *Heligmosomum (Heligmosomum) halli* Schulz, 1926 [Mm], *Heligmosomoides protobullosus* Asakawa et Ohbayashi, 1987 [Mm], *H. kurilensis* (Nadtochi, 1966) [As, (Aa), (Ap), (Cb)], *H. desportesi* (Chabaud, Rausch et Dasset, 1963) [Aa, (As), (Ap)], *H. neopolygyrus* Asakawa et Ohbayashi, 1986 [Ap], *H. polygyrus* (Dejardin, 1845) [(Aa)]; Fam. Heligmonellidae *Heligmonoides speciosus* (Konno, 1958) [As, Aa, (Ap), (Cb)], *Mammanidula hokkaidensis* (Ohbayashi, Orihara et Fujimaki, 1968) [Cb, Cr, As, Aa], *Yatinema japonicum* Asakawa et Ohbayashi, 1986 [Es, Ea], *Morganiella cricetuli* Yin et Zhang 1981 [Es or (Es)], *Carolinensis minutus* (Dujardin, 1845) [Mm]; Fam. Trichostrongylidae *Trichostrongylus retortaeformis* (Zeder, 1800) [Mm]; Fam. Oxyuridae *Syphacia agraria* Sharpilo, 1973 [Ap, As or (As), Aa or (Aa)], *S. emileromani* Chabaud, Rausch et Dasset, 1963 [As, (Aa), (Ap)], *S. frederici* Roman, 1945 [Aa, (As)], *S. montana* Yamaguti, 1943 [Cb, Cm or (Cm), Cr, Ea, Es, Mm], *S. petruszewiczii* Bernad, 1966 [Cm]; Fam. Heterakidae *Heterakis spumosa* Schneider, 1866 [Cb, Ea, Es, Mm, As, Aa Ap]; Fam. Subuluridae *Subulura (Murisubulura) suzukii* Yagi et Kamiya, 1981 [As, Aa]; Fam. Rictulariidae *Rictularia cristata* Froelich, 1802 [As, Aa, Ap]; Fam. Spiruridae *Mastophorus muris* (Gmelin, 1790) [Es, As, Aa]; Fam. Gongylonematidae *Gongylonema (Gongylonema) neoplasticum* (Fibiger et Ditlevsen, 1914) [Es, As, Aa]; Fam. Rhabditidae *Rhabditis (Pelodera) orbitalis* Sudhaus et Schulte, 1986 (3rd larva) [Cb, Cr, Es, Mm, As, Aa]; Fam. Onchocercidae Onchocercidae gen. sp. [As, Aa]; Fam. Capillariidae *Aonchotheca murissylvatici* (Diesing, 1851) [Cb, Cr, Ea, Aa], *Eucoleus* sp. [As, Aa or (Aa)], *Calodium hepaticum* (Bancroft, 1893) [Cb, Cm, Aa], *Pseudocapillaria* sp. [Aa]; Fam. Trichuridae *Trichuris* sp. (= *muris*?) [Cb, Cm, Mm]. Therefore, a total of 33 nematode species (14 families and 22 genera) are recognized, because *Strongyloides* sp. belonging to the Fam. Strongyloidea was reported from *A. argenteus* by a previous reporter.

4) The following faunistic characteristics of the nematodes parasitizing the Microtinae were re-

cognized. Strict host-parasite relationships were observed between *Clethrionomys rufocanus bedfordiae* and *Heligmosomum* (*Paraheligosomum*) *yamagutii*, between *C. rutilus mikado* and *H. (P.) mixtum*, between *C. rutilus mikado* and *Syphacia petrusewiczii*, between *Eothenomys* spp. and *H. (P.) hasegawai*, between *Eothenomys* spp. and *Yatinema japonicum*, between *Microtus montebelli* and *Heligmosomum* (*Heligosomum*) *halli*, between *M. montebelli* and *Heligosomoides protobullosus*, and between *M. montebelli* and *Carolinensis minutus*.

Both *H. protobullosus* and *C. minutus* occur in Sado Island in spite of the fact that this island has been isolated geographically from the mainland, Honshu, for more than 200,000 years. However, no host-specific *Heligosomoides* was found for the Japanese *Clethrionomys* and *Eothenomys*, although this nematode genus occurs in Holarctic Microtinae. Furthermore, no host-specific Heligmonellidae was found for *Clethrionomys* of Hokkaido, although the heligmonellid genera *Carolinensis* and its allies parasitize most species belonging to the Microtinae of the Holarctic area including Honshu, Shikoku and Kyushu, Japan.

5) The following faunistic characteristics of the nematodes parasitizing the Murinae were recognized. Strict host-parasite relationships were observed between *Apodemus speciosus* and *Heligosomoides kurilensis*, between *Apodemus* spp. (except for *A. peninsulae*), and *Heligmonoides speciosus*, between *A. speciosus* and *Syphacia frederici*, between *A. argenteus* and *Heligosomoides desportesi*, between *A. argenteus* and *Syphacia emileromani*, between *A. peninsulae* and *Heligosomoides neopolygyrus*, between *A. peninsulae* and *Syphacia agraria*.

The Toyama-Hamamatsu line based on the karyotype of *A. speciosus* populations, the Blakiston's line, and most of the offshore islands including Sado Island are insignificant for the parasitic nematode fauna of the Japanese endemic *Apodemus*, viz., *A. speciosus* and *A. argenteus*. However, the common nematode species of *A. speciosus*, *H. kurilensis*, became extinct in some small islands (i.e., the Tsushima Islands, Nakano-shima Island, Rishiri Island, Nakajima Island of Lake Toya, etc.). The extinction probably is not due to unfavorable soil conditions for its free-living larval stage because the presence of other geohelminths (e.g., *H. (P.) yamagutii* or *H. speciosus*) is seen in the same islands, but the extinction is probably due to other factors. One of the factors seems to be an accumulation and a repetition of the local extinction of the deme of *H. kurilensis* related to low host density throughout the period of the geographical isolation on these islands.

6) Hence no host-specific *Heligosomoides* were found for the Japanese Microtinae except for *M. montebelli*. On the other hand, the 3 host-specific *Heligosomoides* were recorded from the Japanese Murinae (*Apodemus*), although this nematode genus occurs in Holarctic Microtinae.

The zoogeographical analyses of the Japanese *Heligosomoides* were made with regard to the speciation and geographical distribution of the nematodes, the fossil records of small mammals and the geological record of the Japanese Islands, and the factors of the nematodes becoming endemic were discussed.

First of all, in order to systematize the species belonging to the genus *Heligosomoides*, the author divided these species into five phylogenetic lines based on morphological characters of spicule and synophe. Consequently, it is evident that the Japanese endemic species did not have a common ancestral form, but that they belong to each line.

The varied rodents including the extinct species could have migrated from the northern and/or southern parts of the Eurasian Continent into the pre-Japanese archipelago (= the refugium in the Glacial Ages of the Pleistocene) via the northern, middle, and southern land bridges. Afterward, *H. desportsi* became the relict derived from the central part of the Eurasian Continent in the Early Pleistocene and *H. kurilensis* became the relict derived from Siberia in the Middle Pleistocene.

Although *H. neopolygyrus* is not relict because it occurs in the eastern part of the Eurasian Continent, this species migrated via northern land bridges in the Würm Glacial Age.

7) The genus *Heligmosomum* occurs only in the Microtinae and is divided clearly into two phylogenetic lines, *vi.* the subgenus *Paraheligosomum* with both longitudinal and oblique ridges of synophe conforming to the genera *Clethrionomys* and *Eothenomys*, and the subgenus *Heligmosomum* with only oblique ones conforming to the genus *Microtus*. Also, the subgenus *Paraheligosomum* is considered to be more primitive than the subgenus *Heligmosomum*.

An ancestor of *H. (P.) hasegawai* which parasitized a common ancestor of *E. andersoni* and *E. smithii* evolved from a direct ancestor of *H. (P.) mixtum*, and this nematode migrated into the pre-Japanese archipelago from the Eurasian Continent via the middle and/or southern land bridges in the middle Middle Pleistocene. Afterwards, *H. (H.) halli* migrated via the middle land bridge with an ancestor of *M. montebelli*. Recently, after the establishment of the Tsugaru Straits (ca. 130,000~100,000 years ago), both *H. (P.) yamagutii* and *H. (P.) mixtum* migrated via northern land bridges and they occur only in Hokkaido.

8) Therefore, it seems that the locations of the land bridges and the fact of the pre-Japanese archipelago becoming the refugium in the Glacial Age are the important factors of the endemism.

9) It seems that the absence of the host-specific *Heligosomoides* with the Japanese *Clethrionomys* and *Eothenomys* is derived from the extinction of this nematode. Furthermore that the extinction is not due to unfavorable soil conditions for its free-living larval stage is shown because of the occurrence of the other *Heligosomoides* in the Japanese archipelago. These *Heligosomoides* probably became extinct in the forests of the pre-Japanese archipelago including its land bridges.

10) Hence the formation of parasitic nematode fauna of an endemic rodent group was related to the environment and to the mammalian fauna of the pre Japanese archipelago in the Pleistocene.