

日本産陸上哺乳類の寄生線虫相の研究

— その生物地理学的アプローチ —

浅川 満彦*¹ 長谷川 英男*²

はじめに

日本産陸上哺乳類の寄生線虫相の研究は、山口左仲氏を代表に比較的古くから行われている。しかし、今日にまで続く生物地理や進化の視点を含む研究の流れには、1960年代初頭のフランス自然史博物館のA.G.Chabaudらの北日本での野生小哺乳類の寄生線虫類調査が影響を与えている¹⁾。最近では、日本の経済発展とかつての社会主義諸国の解放政策に伴って海外に研究フィールドを拡大することが可能となり、周辺地域の調査から日本列島の線虫相との関連を分析する研究も行われ始めた。以下では、まず近年の日本産陸上哺乳類を対象にした寄生線虫(線形動物門Nematoda)の研究を概観する。一部哺乳類グループの線虫相については単に種構成からでなく、生物地理および進化の観点から考察した著者らの研究例を紹介し、この分野の今後を展望する。ここでは1960年代以降の主要な研究、特に新種記載論文を中心に扱ったが、既知種の新宿主や新産地に属すものも参考にした。なお、概要は宿主であるウサギ目Lagomorpha, サル目Primates, ウシ目Artiodactyla およびネコ目Carnivoraの中・大型哺乳類(「鳥獣保護及ビ狩猟ニ関スル法律」で対象)とモグラ目Insectivora, コウモリ目Chiroptera およびネズミ目Rodentiaの小型哺乳類(同法対象外)に大別して記し、これら哺乳類の和名・学名

は原則的に阿部ら¹⁾に従った。

1. 中・大型哺乳類

ウサギ目ナキウサギ *Ochotona hyperborea* からは新種 *Ohbayashinema abei* が、またアマミノクロウサギからは新種 *Obeliscooides pentalagi* と既知種2種が記録された。さらにノウサギ *Lepus brachyurus* からは既知種4種が記録された^{11,12,30,56)}。

サル目ニホンザル *Macaca fuscata* については、既知種4種の詳細な地理的分布が判明した^{22,33,49,21,52)}。しかし、いずれの種も日本周辺地域に広く分布し、ニホンザル固有の寄生線虫は未検出であった。

ウシ目イノシシ *Sus scrofa*(亜種ニホンイノシシ)からは、既知種2種が記録された²⁶⁾。また亜種リュウキュウイノシシからは新種 *Capillaria riukiensis* が記載されたほか、既知種数種が記録された^{48,50,51)}。ニホンカモシカ *Capricornis crispus* からは新種3種、すなわち *Protostrongylus shiozawai*, *Okapinema japonica* および *Onchocerca suzukii* が記載された^{43,55)}。ニホンジカ *Cervus nippon* からは、*Cardiostrongylus sikae* が新属新種として、また *Spiculopteragia yamashitai* と *Rinadia japonica* が新種としてそれぞれ記載された^{35,46)}。

ネコ目ツキノワグマ *Ursus thibetanus* からは新種 *Cer-*

*¹Mitsuhiko ASAKAWA: 酪農学園大学獣医学部寄生虫学教室(〒069 江別市文京台緑町582)

E-mail GZR 00434@niftyserve.or.jp

1959年山梨県生まれ。専門は寄生虫学だが、「野生動物学」の講義も担当。対象は獣医学部の1年生。正直なところ、何をしゃべろうか悩んだが、野生鳥類・哺乳類の話の合間に、寄生虫の面白さをチラッ、チラッと盛り込ませ、サブミナル効果ねらうことは、忘れないズルイ寄生虫屋。



*²Hideo HASEGAWA: 大分医科大学医学部生物学教室(〒879-55 大分県大分郡挾間町医大ヶ丘1-1)

E-mail hasegawa@oita-med.ac.jp

1949年新潟県生まれ。専門は動物分類系統学・寄生虫学。日本から東南アジアを経てオーストラリアに至る地域のネズミとその寄生線虫の進化過程に興味があり、ネズミを追いかけてスラウェシ、ハルマヘラや西イリアンに旅する。



copithifilaria japonica が記載されたほか、既知種 2 種が記録された。またヒグマ *Ursus arctos* からは既知種 *Baylisascaris transfuga* が再記録された^{53,54,62}。タヌキ *Nyctereutes procyonides* およびキツネ *Vulpes vulpes* からは、既知種数種が記録されたが^{56,50,51}、*Ancylostoma kushimaense*, *Arthrostoma miyazakiense* および *Toxocara tanuki* はタヌキに特異的な寄生種である。またタヌキに寄生する *Molineus* 属線虫は *M. legerae* であり、イタチ科各種から検出されるものと同種であることが判明した¹⁹。アナグマ *Meles meles* からは新種 *Tetragomphius melis* が記載されたほか、既知種 1 種が記録された^{42,26}。テン属 *Martes* およびイタチ属 *Mustela* からは既知種 2 種が記録された^{28,56}。ベンガルヤマネコ(亜種ツシマヤマネコ) *Felis bengalensis* とイリオモテヤマネコ *F. iriomotensis* からは数種が記録された^{13,15,32,57,58}。これらのうち、ツシマヤマネコから検出された *Uncinaria felidis*, *Molineus springsmithi* および *Arthrostoma hunanensis* は極東地域に生息するベンガルヤマネコに共通して寄生する種である。また、イリオモテヤマネコからは新種 *Uncinaria maya* と新亜種 *Molineus springsmithi yayeyamanus* が検出されたが、これらはイリオモテヤマネコに固有であると考えられた¹³。

2. 小型哺乳類

モグラ目トガリネズミ属 *Sorex* からは新種数種が、またジネズミ *Crocidula dsinezumi* からは、新種 1 種がそれぞれ記載された^{6,9,27}。ジャコウネズミ *Suncus murinus* については大林が総説³⁹しているが、それによると線虫類 4 種が記録されている。その後、*Strongyloides akbari* の再記載⁴⁷が追加された。ヒミズ *Urotrichus talpoides* からは、新種 5 種が記載された^{34,40,41}。ヒメヒミズ *Dymecodon pilirostris* からは、ヒミズから得られたのと同種のものが記録された³⁷。モグラ属 *Mogera* からは新種 2 種のほか、若干の既知種が記録された^{59,60,61}。

コウモリ目については Kagei ら²⁵ および 影井 ら²⁴ の総説によると、5 属 10 種が報告され、*Rictularia rhinolophi* が新種記載された²⁹。

ネズミ目リス科 *Sciuridae* のキタリス *Sciurus vulgaris*, シマリス *Tamias sibiricus* およびタイリクモモンガ(亜種エゾモモンガ) *Pteromys rolans* から、既知種がそれぞれ 1 種記録された^{7,29,36,38}。ムササビ *Petaurista leucogenys* から

は新種 1 種が記載された⁴⁵。

ネズミ科 *Muridae* については、浅川^{2,4,5} および長谷川ら¹⁷ で総説している。それによると、最近、ヘリグモソーム科 *Heligmosomidae*, ヘリグモネラ科 *Heligmonellidae* および蟻虫科 *Oxyuridae* で多くの種の発見が相次いだことが紹介されている。また、ビロードネズミ属 *Eothenomys* やアカネズミ属 *Apodemus* には日本固有種が寄生するケースが比較的多いが、ヤチネズミ属 *Clethrionomys* にはそのような種が少ないことも述べている。琉球列島産オキナワトゲネズミ *Tokudaia osimensis* から、この宿主グループに固有と考えられる新種 *Heligmonoides ikeharai* が記載された¹⁴。

以上のように、近年の調査で多くの新種が検出された。特にナキウサギ、アマミノクロウサギ、ニホンジカおよびネズミ科動物各種で新種が相ついで記録されたのは、これらが所属する毛様線虫亜目 *Trichostrongylina* の分類体系が急速に整ってきたことに起因する。また同亜目については、たとえば日本産ヤマネコ類の寄生線虫が極東産ベンガルヤマネコに共通して寄生するものと同種ないし近縁であることなど興味深い記録が散見されている。一般に、この亜目線虫類は宿主特異的であるので、日本およびユーラシア大陸産陸上哺乳類とこの線虫類との宿主-寄生体関係には、今後注目する必要があるだろう。

3. 寄生虫相の生物地理学的解析

—野ネズミ類の寄生線虫類を一例として—

ネズミ科の在来種(以下、野ネズミ類)は、人為的移動が少なく、採集も容易で、加えて分類や系統に関する基礎的データの蓄積など、その寄生虫の生物地理学的研究を展開する上で有利な性質を備えている。また、前述のように野ネズミ類からは多種の寄生線虫類が得られたが、特にヘリグモソーム科と蟻虫科については、いくつかの日本産固有種を含む点、並びに宿主と寄生体の間に共進化関係 *coevolutionary relationship* がある点^{10,20}を考慮した場合、その生物地理学的解析は急務であると判断された。そこで、まずこれら 2 科について日本全域で調査をした結果、①全日本列島型(北海道、本州、四国、九州とその周辺の島に分布)、②本州陸塊型(本州、四国、九州とその周辺の島に分布)および③北海道限局型(北海道とその周辺の島に分布)の 3 群に大別されることが判った^{2,4,16-18}。そこで以下

では、この分布型がどのようにして形成されたかを中心に考察するが、その前にまず大嶋⁴⁴⁾に準拠して日本列島形成史を概観しておきたい。

§日本列島の更新世の地史

現在の日本列島の基になる構造は、かなり古い時期に形成されている。やがて、更新世(163万年～1万年前)になると約10万年に一度の割合で氷期が襲い、南極大陸、ユーラシア大陸西北部および北米大陸などの表面には大規模な氷床が発達し、海水面は著しく低下した(海退)。海退の程度は氷期によって異なり、たとえば最終氷期(7万年～1万年前)では、80ないし100m程度の海面低下があったとされる。間氷期に向かうにつれ、気温が上昇し徐々に氷床が溶け、海面も上昇した(海進)。海進により、それまで低陸地であった場所が海中に没し島が形成される。氷期の陸地で、大陸と日本列島、本島と島とを連結していた場所が陸橋であり、非飛翔性陸上哺乳類の移動侵入経路であった。したがって、海峡の成立した時期を知ることは生物の渡来した時期を推定するために重要である。

今から約20万年前の中期更新世あるいはそれ以前に宮古水道と佐渡海峡が形成され、それぞれ沖縄本島と宮古島、北海道と本州陸塊(現在の本州、四国、九州が地続きになった地域)の連なった陸地と佐渡島が分断された。次いで、リス氷期と最終氷期の間氷期(約13万年～10万年前)に朝鮮海峡と津軽海峡が形成され、ユーラシア大陸と本州陸塊ならびに本州陸塊と北海道が分断された。これら両海峡は最終氷期における海退でも陸化しなかった。さらに、最終氷期の終了間際、1万2000年～1万年前の間に宗谷海峡が形成され、北海道とサハリンが分断された。また、完新世の始まったばかりの8,500年前～5,000年前に関門海峡が形成され、本州陸塊が本州、四国および九州に分断された。このように、佐渡島のような歴史の古い離島を除けば、多くの離島群が本島と地史的に最近まで陸橋でつながっていたことがわかる。

以上のように、約1万年前までの日本列島は、本州、四国および九州が一続きの細長い島、北海道がサハリンを中間に置いたユーラシア大陸からの半島先端部であった。

1) ヘリグモソームム科

宿主特異性の強いヘリグモソームム科の9種のうち人為分布の可能性のあるハツカネズミ寄生の *Heligmosomoides polygyrus* を除く8種についてみると次のよ

うになる。

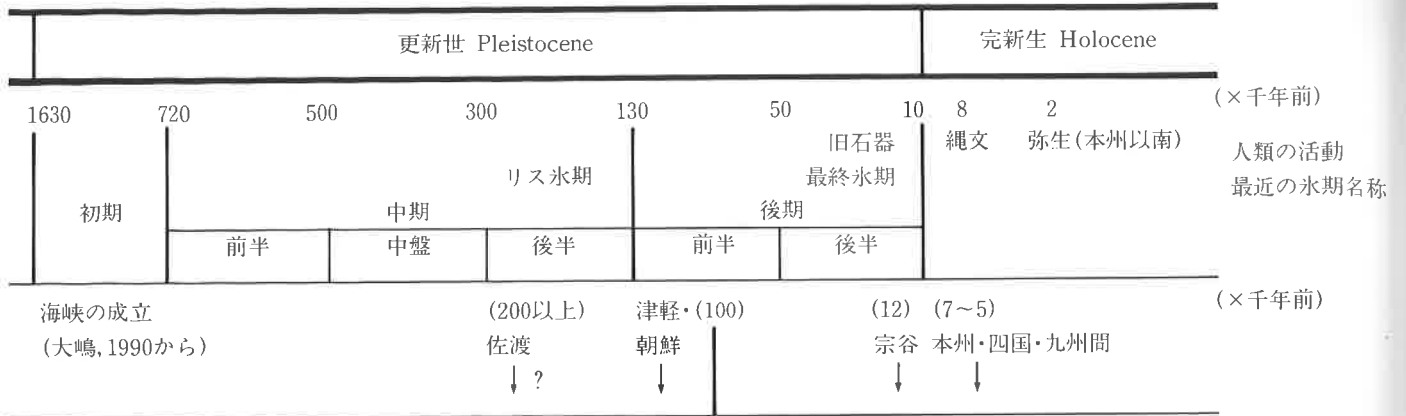
- ①全日本列島型：*Heligmosomoides kurilensis*(主にアカネズミ *Apodemus speciosus* に寄生)、*Heligmosomoides desportesi*(主にヒメネズミ *A. argenteus* に寄生)
- ②本州陸塊型：*Heligmosomum (Paraheligmosomum) hasegawai*(ピロードネズミ属に寄生)、*Heligmosomoides protobullosus*(ハタネズミ *Microtus montebelli* に寄生)、*Heligmosomum (Heligmosomum) halli*(ハタネズミに寄生)
- ③北海道限局型：*Heligmosomum (Paraheligmosomum) yamagutii*(ヤチネズミ属、主にエズヤチネズミ *C. rufocanus*、ムクゲネズミ *C. rex* に寄生)、*Heligmosomum (Paraheligmosomum) mixtum*(ミカドネズミ *C. rutilus* に寄生)、*Heligmosomoides neopolygyrus*(ハントウアカネズミ *A. peninsulae* に寄生)。

北海道限局型の3種はいずれもユーラシア大陸の北部から東部にも分布し、宿主はタイリクヤチネズミ(エズヤチネズミの近縁亜種)、ヒメヤチネズミ(ミカドネズミの近縁亜種)、ヨーロッパヤチネズミ *C. glareolus*、ハントウアカネズミあるいはセスジネズミ *A. agrarius* である。したがって、北海道限局型の線虫類は、最終氷期にサハリン経由で北海道の在来種であるタイリクヤチネズミ、ヒメヤチネズミ、ハントウアカネズミによって移入されたと考えられる。

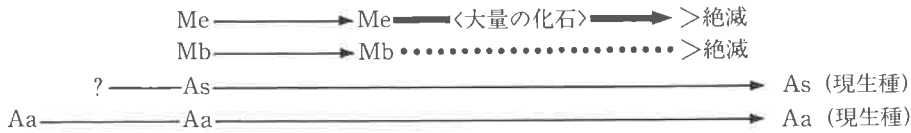
本州陸塊型の *H. (P.) hasegawai* と *H. protobullosus* は現在までのところ、日本列島以外では未発見である。おそらく、これらの祖先は最終氷期以前に朝鮮海峡が陸化していた時期に、ハタネズミやヤチネズミ、スミスネズミの祖先型に寄生してその陸橋を渡ってきたのであろう。過去については不明だが、少なくとも現在の津軽海峡がこれらネズミ類とその本州陸塊型の寄生線虫の分布上の障壁である。

全日本列島型の *H. kurilensis* と *H. desportesi* は、日本産固有種である可能性が高い。そして、これら2種を中心とする日本産 *Heligmosomoides* 属の種分化と分布の過程は次のように推定された(図1)^{3,4)}。

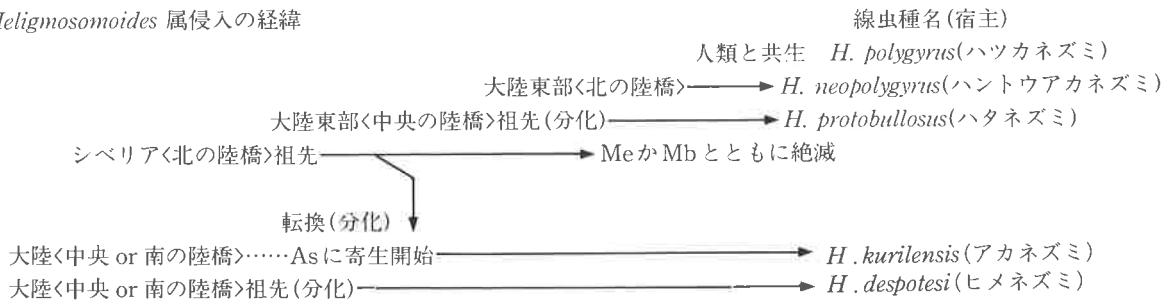
まず *H. desportesi* の祖先型が、ヒメネズミの直接の祖先型とともに、非常に古い氷期に朝鮮半島あるいはそれより南部に生じた陸橋を経て、日本列島に侵入した。この祖先



化石の出土状況(河村ら, 1989から)



Heligmosomoides 属侵入の経緯



化石動物の略号 Me:ニホンムカシハタネズミ, Mb:ブランティオイデスハタネズミに近似の種, As:アカネズミ, Aa:ヒメネズミ。
 祖先:当該 *Heligmosomoides* 属の種の祖先型を意味する。

型は、当然ユーラシア大陸東部にも分布していたと考えられるが、大陸産の方は絶滅した。次にやや時代を下り、リス水期前後に朝鮮半島あるいはそれより南部地域に出現した陸橋を経て、*H. protobullosus* の祖先型と現生ハタネズミの祖先型が日本列島に侵入した。ほぼ同時期に、*H. kurilensis* の祖先型も渡来したと考えられるが、これを持ち込んだ宿主が何であったかは不明である。*H. kurilensis* の近縁種群は、全北区北方のハタネズミ亜科 Microtinae で進化したものである。したがって、ユーラシア大陸東南部に分布していたと想像されるネズミ亜科のアカネズミの祖先型に、*H. kurilensis* の直接的祖先型が寄生していたとは考え難い。しかし中期から後期の更新世にかけ、日本には北方起源のニホンムカシハタネズミ *Microtus epiratticepoides* とブランティオイデスハタネズミ近似種 *M. cf.*

branditoides が多数棲息していた化石証拠がある(図1中段)³¹⁾。このような動物によって、日本に *H. kurilensis* の直接的祖先型が持ち込まれ、その後更新世のかなり早い時期からすでに日本に分布していたアカネズミに宿主転換した可能性が高い。*H. despotesi* と *H. kurilensis* は、ともに本州陸塊が北海道と地続きの時代に渡来したため、現在全日本列島型分布が形成された。

さらに時代を下り、最終氷期に大陸で種分化した *H. neopolygyrus* がサハリン経由の陸橋を経由してハントウアカネズミと共に北海道に侵入した。しかしすでに開裂していた津軽海峡に阻まれ、本州以南に侵入することができなかった。これらの仮説が正しければ、*H. despotesi* と *H. kurilensis* は日本列島産遺残種といえる。しかし、*H. neopolygyrus* はユーラシア大陸東部やサハリンにも分布

しており地理的な遺残種ではない。ただし、陸橋を經由して自然分布した点で、これまで述べた *Heligmosomoides* 属と同様である。一方、*H. polygyrus* は、ここ数千年間に人為分布したハツカネズミとともに日本に侵入した可能性が高い。以上のように、ヘリグモソーム科のファウナは日本列島の辿った地史、陸橋の位置、氷期に渡来し今日では絶滅した動物の存在などが複雑に関係し、成立したと考えられる。

2) 蟯虫科

一般に蟯虫類は宿主と共進化する傾向が強く、特に *Syphacia* 属は宿主の属・種に対して特異性を示す^{8,20)}。しかしヘリグモソーム科に比べ種分化速度が遅いため、日本産野ネズミ類に寄生する *Syphacia* 属6種のうち、日本産固有種は *S. emileromani* ただ1種である。ただ、他の5種も旧北区に広く分布するものの、その日本における分布様式はヘリグモソーム科と同じく3型に分けられた。

- ①全日本列島型：*S. frederici* (アカネズミ属、主にアカネズミに寄生)、*S. emileromani* (アカネズミ属、主にヒメネズミに寄生)、*S. montana* (ハタネズミ亜科各種に寄生)
- ②本州陸塊型：*S. vandenbrueli* (カヤネズミ *Micromys minutus* に寄生)
- ③北海道限局型：*S. agraria* (アカネズミ属、主にハントウアカネズミに寄生)、*S. petrusewiczii* (ミカドネズミに寄生)。

特に、アカネズミ属寄生種の分布は特徴的であり、その分布過程は次のように推定された^{16,19)}。

世界のアカネズミ属には、*Syphacia* 属4種が寄生することが知られている²⁰⁾。これらのうち、*S. frederici* はアカネズミ属の分布域の東西辺縁にまで分布するので、アカネズミ属の進化過程の早期からすでに寄生をしていたと目される。日本へはアカネズミの祖先とともに、20 万年以上前(リス氷期あるいはこれ以前の氷期)の陸化していた朝鮮海峡を経て侵入したと考えられる。日本産固有種 *S. emileromani* は、旧北区に広く分布する *S. stroma* (ユーラシア大陸産モリネズミ *A. sylvaticus* に寄生) と系統的に近縁とされる。もしこれが事実ならば、これら蟯虫両種の共通祖先がヒメネズミの祖先によって、やはり20 万年以上前に日本に持ち込まれ、ヒメネズミの種分化に伴い種分化したと推定される。その後、*S. frederici* と *S. emileromani* は、とも

に当時陸続きであった北海道や佐渡へ宿主とともに分布を拡大した。

最終氷期に、セスジネズミが *S. agraria* を伴って陸化した台湾海峡を渡って台湾に侵入し、先住者ツツアカネズミ *A. draco* とそれに寄生する *S. frederici* を高山地帯に追いやった。これと平行して、セスジネズミと *S. agraria* は朝鮮半島にも侵入したが、朝鮮海峡のため、日本には侵入できなかった。しかし、沿海州ではセスジネズミとハントウアカネズミが同じ生息地で競合する間に、*S. agraria* はハントウアカネズミにも宿主域を拡大しつつ、北方へ分布を広げた。遂には、ハントウアカネズミとともに最終氷期に陸化していた間宮海峡と宗谷海峡を経て北海道に侵入した。北海道ではハントウアカネズミがアカネズミ、ヒメネズミと種間競争をする過程で、それらの *Syphacia* が互いに感染しあい、いずれの宿主も *S. frederici*、*S. emileromani*、*S. agraria* の3種を共有するようになった。しかし、*S. agraria* は津軽海峡によって阻まれ、本州に侵入することはできなかった。

おわりに

野生哺乳類を寄生虫学の研究対象にする場合、多くが種の記載あるいは新産地・新宿主の記録に留まる。しかし、このような情報が十分蓄積されてはじめて、寄生虫の生物地理学的研究が可能になり、日本でもこの領域の研究が紹介したように展開されつつある。ところで生物地理学的検討には次のような欠点がある。すなわち、原則として分布に人為的要素が加わりにくい動物が対象とされるので、獣医学領域で対象とされる家畜や帰化動物が扱われにくい点である。しかしながら、種々の野生動物の寄生虫相をもとに解析した結果には、家畜などの寄生虫相理解のためのモデルを内含すると考えられる。このようなモデルを家畜や帰化動物の寄生虫の研究について応用すれば、次世紀には“生物地理学的疫学 biogeographical epidemiology” のような新領域が生ずる可能性もある。

参考文献

- 1) 阿部 永, 石井信夫, 金子史ほか(1994) : 日本の哺乳類, 東海大学出版会, 東京.
- 2) 浅川満彦(1989) : 哺乳類科学 29, 17-35.
- 3) Asakawa, M. (1991) : *Helminthologia* 28, 155-163.
- 4) 浅川満彦(1995) : 酪農大紀 19, 285-379.

- 5) 浅川満彦(1997) : 日本野生動物医誌 2, 35-44.
- 6) Asakawa, M., Kamiya, H. & Ohbayashi, M. (1988) : *J. Rakuno Gakuen U.* 12, 335-347; 13, 1-10; 13, 11-19; 13, 21-27.
- 7) Asakawa, M. & Ohbayashi, M. (1986) : *Jpn. J. Vet. Res.* 34, 7-23; 34, 291-294.
- 8) Brooks, D. R. & Glen, D. R. (1982) : *Proc. Helminthol. Soc. Wash.* 49 : 76-85.
- 9) Chabaud, A. G., Rausch, R. L. & Desset, M. C. (1963) : *Bull. Soc. Zool. France* 88, 489-512.
- 10) Durette-Desset, M. -C. (1985) : *Adv. Parasitol.* 24, 239-306.
- 11) Fukumoto, S. I. (1986) : *Syst. Parasitol.* 8, 267-277.
- 12) Fukumoto, S. I., Kamiya, M. & Ohbayashi, M. (1986) : *Jpn. J. Vet. Res.* 34, 233-240.
- 13) Hasegawa, H. (1989) : *J. Parasitol.* 75, 863-869.
- 14) Hasegawa, H. (1990) : *Ibid.* 76, 470-480.
- 15) 長谷川英男(1992) : 沖縄島嶼研究 10, 1-24.
- 16) 長谷川英男, 浅川満彦(1991) : 冲生誌 29, 1-9.
- 17) 長谷川英男, 浅川満彦(印刷中) : 陸上動物の寄生虫相, 日本における寄生虫学の研究(亀谷了, 大鶴正満, 林滋生編), 第6巻, 目黒寄生虫館, 東京.
- 18) Hasegawa, H., Asakawa, M., Yagi, K. et al. (1994) : *Biol. Mag. Okinawa* 32, 7-15.
- 19) Hasegawa, H., Takao, Y. & Yoneda, Y. (1995) : *Ibid.* 33, 19-26.
- 20) Hugot, J. P. (1988) : *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., Sér. A, Zool.* 141, 1-148.
- 21) Ito, K., Oku, Y., Okamoto, M. et al. (1988) : *Jpn. J. Vet. Res.* 36, 235-247.
- 22) 影井 昇, 長谷川久則(1974) : 公衛院研報 21, 234-238.
- 23) Kagei, N. & Sawada, I. (1973) : *Annot. Zool. Jpn.* 46, 49-52.
- 24) 影井 昇, 沢田 勇(1996) : 寄生虫誌 65(補), 63.
- 25) Kagei, N., Sawada, I. & Kifune, T. (1979) : *Annot. Zool. Jpn.* 52, 54-62.
- 26) Kagei, N. & T. Teranishi (1985) : *Jpn. J. Parasitol.* 34, 175-177.
- 27) Kamiya, H. (1980) : *Jpn. J. Vet. Res.* 28, 95-100.
- 28) Kamiya, H. & K. Ishigaki (1972) : *Ibid.* 20, 117-128.
- 29) Kamiya, H., K. Ishigaki & J. Yamashita (1974) : *Ibid.* 22, 116-120.
- 30) 神谷正男, 福本真一郎, 松崎哲也ほか(1987) : 北獣会誌 31, 221-228.
- 31) 河村善也, 亀井節夫, 樽野博幸(1989) : 四紀研 28, 317-326.
- 32) Machida, M. (1970) : *Res. Bull. Meguro Parasitol. Mus.* 3, 33-36.
- 33) Machida, M., Araki, J., Koyama, T. et al. (1978) : *Bull. Natn. Sci. Mus.* 4, 1-9.
- 34) Machida, M. & Uchida, A. (1982) : *Mem. Natn. Sci. Mus.* 15, 149-154.
- 35) Ohbayashi, M. (1966) : *Jpn. J. Vet. Res.* 14, 117-122.
- 36) 大林正士(1971) : 北獣会誌 15, 49-55.
- 37) Ohbayashi, M. (1975) : *Jpn. J. Vet. Res.* 23, 101-102.
- 38) 大林正士(1977) : 北獣会誌 21, 170-182.
- 39) 大林正士(1985) : トガリネズミ類の内部寄生虫, スンクス(織田統一, 鬼頭純三, 太田克明ほか編), 88-93, 学会出版センター, 東京.
- 40) Ohbayashi, M., Masegi, T. & Kubota, K. (1972) : *Jpn. J. Vet. Res.* 20, 50-56; 20, 111-116.
- 41) Ohbayashi, M., Masegi, T. & Kubota, K. (1973) : *Ibid.* 21, 15-22.
- 42) Ohbayashi, M., Suzuki, Y. & Araki, J. (1974) : *Ibid.* 22, 43-46.
- 43) Ohbayashi, M. & Ueno, H. (1974) : *Ibid.* 22, 111-115.
- 44) 大嶋和雄(1990) : 四紀研 29, 193-208.
- 45) Quentin, J. C. (1970) : *Bull. Mus. Nat. Mus. Nat., 2e sér.* 42, 989-995.
- 46) Sakamoto, T. & Malgor, R. (1995) : *Jpn. J. Parasitol.* 44, 462-469.
- 47) Shimabukuro, I., Hasegawa, H., Kobayashi, J. et al. (1995) : *Jpn. J. Parasitol.* 44, 298-305.
- 48) Shoho, C. & Machida, M. (1979) : *Bull. Natn. Sci. Mus., Sér. A(Zool.)* 5, 235-247.
- 49) 高田伸弘, 黄文雄, 藤田博己(1981) : 弘前医学 33, 67-76.
- 50) 内田明彦, 内田紀久枝, 村田義彦ほか(1984) : 麻布大獣医研報 5, 133-144.
- 51) 内田紀久枝, 内田明彦, 板垣博(1984) : 麻布大獣医研報 5, 119-131.
- 52) Uni, S., Abe, M., Harada, K. et al. (1992) : *Ann. Parasitol. Hum. Comp.* 67, 221-223.
- 53) Uni, S., Suzuki, Y., Harada, M. et al. (1995) : *Jpn. J. Parasitol.* 44, 371-376.
- 54) Uni, S., Suzuki, K., Miyashita, M. et al. (1981) : *Ibid.* 30, 151-156.
- 55) Yagi, K., Bain, O. & Shoho, C. (1994) : *Parasite* 1, 349-356.
- 56) 八木沢誠(1978) : 弘前医学 30, 239-284.
- 57) Yasuda, N., Akuzawa, M., Maruyama, H. et al. (1993) : *J. Wildl. Dis.* 29, 153-155.
- 58) Yasuda, N., Ezaki, K., Akuzawa, M. et al. (1994) : *J. Vet. Med. Sci.* 56, 1069-1073.
- 59) Yokohata, Y. & Abe, H. (1989) : *Jpn. J. Parasitol.* 38, 92-99.
- 60) Yokohata, Y., Abe, H. & Kamiya, M. (1988) : *Jpn. J. Vet. Res.* 36, 223-233.
- 61) Yokohata, Y., Abe, H. & Jiang, Y. P. (1989) : *Ibid.* 37, 1-13.
- 62) Yokohata, Y., Fujita, O., Kamiya, M. et al. (1990) : *J. Wildl. Dis.* 26, 137-138.