総説

日本列島に生息する野ネズミ類から検出された寄生線虫の生物地理学

浅川 満彦

酪農学園大学獣医学部寄生虫学教室 〒069 北海道江別市文京台緑町 582 の 1

Zoogeography on parasitic nematodes of wild murids from Japanese Archipelago

Mitsuhiko ASAKAWA

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

ABSTRACT. 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). A total of 36 nematode species (16 families and 24 genera) were recognized from the host genera *Clethrionomys*, *Eothenomys*, *Microtus* and *Apodemus* on the Japanese archipelago. Among the parasitic nematodes, the zoogeographical analyses of the nematode genus *Heligmosomoides* (Heligmosomidae: Strongylida) 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 archipelago.

Key words: *Clethrionomys*, *Eothenomys*, *Microtus*, *Apodemus*, *Heligmosomoides*

Jpn. J. Zoo Wild. Med. 2(1) : 35-44, 1997

「どのような問題の解明のために、どのような材料を選ぶのかということは科学的、少なくとも意識的になされなければならない」とする白上 [1] の主張は、野生動物医学の研究を行う上でも同様である。ところで、野生動物を対象としなければ、展開できない研究領域の一つに生物地理学がある。生物地理学には、対象とする生物種が特定地域に自然分布するに到った歴史的経緯を説明する使命がある。したがって、生物地理学の研究の材料は、原則として自然分布した種で、家畜や帰化動物など獣医学で中心となる動物が扱われることは少ない。このような理由から、生物地理学と獣医学との接点はほとんどなかったが、獣医学が環境科学としての側面を持ちつつある今日、生物地理学と疎遠であってはならない。

生物地理学は自由生活する生物をもとに発展した学問体

系ではあるが、寄生虫においてもそれが自然分布した種ならば、優れた生物地理学の研究対象になる [2,4]。そこでこの論文では、まず日本列島産野ネズミ類に寄生する線虫類の生物地理学的研究をモデルとして取り上げる。これによって、野生動物を扱う獣医師が生物地理学的視点を持つ意義について考えたい。

寄生線虫の分布調査

日本列島には、ネズミ亜科 Murinae とハタネズミ亜科 Microtinae のネズミ科動物 Muridae が自然分布している。これらは一般に野ネズミ類と称され、我々が家屋で目にするドブネズミなどの住家性ネズミ類とは明確に区別される。野ネズミ類のうち、ハタネズミ亜科は草や樹皮を好む草食動物であり、主な生活空間は半地下性である。一方、

ネズミ亜科の方は植物性の果実のほか、節足動物なども捕食する雑食性であり、木登りが巧みで三次元的空間に適応した動物である。しかし、いずれの野ネズミ類も住家性ネズミ類とは異なり、人為的移動が少なく、採集が容易で、加えて分類や系統の研究の蓄積があるなどの生物地理学の研究に都合の良い性質がある。

おそらく、宿主特異性の高い寄生線虫類についても、優れた生物地理学の研究対象となることが予想された。ところが、どこ、どの種の野ネズミ類にどのような寄生線虫類がいるのかといった基礎的な情報はまったく不足していた。そこで、浅川 [5] は日本列島全域(図1)で採集した野ネズミ類を寄生虫学的に検索した。用いた野ネズミ類は、いずれも日本列島でありふれた種で、エゾヤチネズミ *Clethrionomys rufocanus bedfordiae*、ミカドネズミ *C. rutilus mikado*、ムクゲネズミ *C. rex*、ヤチネズミ *Eothenomys andersoni*、スミスネズミ *E. smithii*、ハタネズミ *Mi-*

crotus montebelli、アカネズミ *Apodemus speciosus*、ヒメネズミ *A. argenteus* およびハントウアカネズミ *A. peninsulae* の9種、合計3,113個体であった。これら野ネズミ類のうち、エゾヤチネズミ、ミカドネズミおよびムクゲネズミがハタネズミ亜科のヤチネズミ属 *Clethrionomys* に、またヤチネズミとスミスネズミが同亜科ヒロードネズミ属 *Eothenomys* に、さらにハタネズミが同亜科ハタネズミ属 *Microtus* にそれぞれ所属している。一方、アカネズミ、ヒメネズミおよびハントウアカネズミはいずれもネズミ亜科アカネズミ属 *Apodemus* に所属している。

これらのネズミから、13科、21属、32種の寄生線虫類(表1)が検出された。これらの多くが、我々の一連の研究で明らかにされた新種、日本初あるいは新宿主の記録などの新知見に属するものであった。また、これらの線虫がいかに複雑で多様性に富んだ生物か、その生活史に着目するだけで理解できる(図2)。

これら以外に、ヒメネズミから糞線虫科 *Strongyloides* sp.が、またハタネズミから開嘴虫科 *Syngamus* sp.が報告されている [6,7]。さらに、日本では尖閣諸島魚釣島にのみ分布するセスジネズミ *Apodemus agrarius* から、最近、ヘリグモネラ科 *Heligmonoides* sp.と胞翼虫科 *Physaloptera* sp.が発見された [8]。しかし、いずれの種も我々の調査では未発見であった。なお、今回の調査でネズミ亜科のカヤネズミ *Micromys minutus* が1個体採集されたが、線虫類は未発見であった。また、琉球列島産ネズミ亜科のトゲネズミ *Tokudaia osimensis*、ケナガネズミ *Diplothrix legatus* およびオキナワハツカネズミ *Mus caroli* の寄生虫については、すでに長谷川 [9] が論じているので、あらためて調査の対象とはしなかった。日本列島に分布するネズミ科動物には、この他、ネズミ亜科に所属するドブネズミ *Rattus norvegicus*、クマネズミ *Rattus rattus* およびハツカネズミ *Mus musculus* の住家性ネズミ類とハタネズミ亜科に所属する移入種マスカラット *Ondatra zibethicus* が生息する。しかし、これらはなんらかの人為的要因により日本列島に侵入・分布を遂げた動物群であり、生物地理学的検討にはあまり適当ではないと判断され、我々の研究対象とはしなかった。

分布の類型化

ところで、この多様な寄生線虫類は、日本列島内でどの

図1 野ネズミの採集地点(浅川 [5])

野ネズミ類から検出された寄生線虫の生物地理

表1 琉球列島を除く日本に自然分布したネズミ科動物で報告された寄生線虫類(浅川 [5] を一部改変)

寄生虫	宿 主	寄生虫	宿 主
ヘリグモソーム科		<i>S. petrusewiczii</i>	Cm
<i>Heligmosomum (P.) yamagutii</i>	Cb, Cr, (Cm), (Aa)	盲腸虫科	
<i>H. (P.) mixtum</i>	Cm	<i>Heterakis spumosa</i>	Cb, Ea, Es, Mm, As, Aa, Ap
<i>H. (P.) hasegawai</i>	Ea, Es	スブルラ科	
<i>H. (H.) halli</i>	Mm	<i>Subulura (M.) suzukii</i>	As, Aa
<i>Heligmosomoides protobullosus</i>	Mm	リクチュラリア科	
<i>H. kurilensis</i>	As, (Aa), (Ap), (Cb)	<i>Rictularia cristata</i>	As, Aa, Ap
<i>H. desportesi</i>	Aa, (As), (Ap)	旋尾虫科	
<i>H. neopolygyrus</i>	Ap	<i>Mastophorus muris</i>	Es, Mm, As, Aa
<i>H. polygyrus</i>	(Aa)	胞翼虫科	
ヘリグモネラ科		<i>Physaloptera</i> sp. * ¹	Aag
<i>Heligmonoides speciosus</i>	As, Aa, (Ap), (Cb)	ゴンギロネマ科	
<i>Heligmonoides</i> sp. * ¹	Aag	<i>Gongylonema (G.) neoplasticum</i>	Es, As, Aa
<i>Mammanidula hokkaidensis</i>	Cb, Cm, Cr, As, Aa	桿線虫科	
<i>Yatinema japonicum</i>	Es, Ea	<i>Rhabditis (P.) orbitalis</i>	Cb, Cr, Cm, Es, Mm, As, Aa
<i>Morganiella cricetuli</i> * ²	Es あるいは (Es)	糞線虫科	
<i>Carolinensis minutus</i>	Mm	<i>Strongyloides</i> sp. * ¹	Aa
毛様線虫科		オンコセルカ科	
<i>Trichostrongylus retortaeformis</i>	Mm	<i>Onchocercidae</i> gen. sp.	As, Aa
開嘴虫科		毛細線虫科	
<i>Syngamus</i> sp. * ¹	Mm	<i>Aonchotheca murissylvatici</i>	Cb, Cr, Ea, Aa
蟻虫科		<i>Eucoleus</i> sp.	As, Aa あるいは (Aa)
<i>Syphacia agraria</i>	Ap, As あるいは (As), Aa あるいは (Aa)	<i>Calodium hepaticum</i>	Cb, Cm, Aa
<i>S. emileromani</i>	Aa, (As), (Ap)	<i>Pseudocapillaria</i> sp.	Aa
<i>S. frederici</i>	As, (Aa)	鞭虫科	
<i>S. montana</i>	Cb, Cm あるいは (Cm), Cr, Ea, Es, Mm	<i>Trichuris</i> sp.	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, Aag：セスジネズミ, Ap：ハントウアカネズミ

()：当該宿主では偶発的な寄生と考えられたもの。

*¹これらは、王ら [7], 高尾ら [6], Hasegawa ら [8] の報告した種である(本文参照)。

*²*Morganiella* 属は別属に編入されているが、分類学上の問題が未解決の部分も残されているので、今回は種名 *Morganiella cricetuli* を用いた。

ような地理的分布のパターンを示すのだろうか。ここでは日本列島を北海道、本州、四国、九州の本島と島に分けて概観するが、ここでは誌面の都合上、野ネズミ類に宿主特異的に寄生するヘリグモソーム科線虫9種に限って考察する。なお、ここで述べるヘリグモソーム科は、いずれも第4期幼虫と成虫は野ネズミの小腸に寄生し、第1から3期幼虫は外界で自由生活をする。感染は、第3期幼虫が経口的に取り込まれることによって起こる(図2最上段)。成虫の体長は約10 mm、虫体はコイル状を呈し、生きている時は赤色で、非常に美しい小型の線虫である。獣医学領域

では、反芻家畜の第四胃に寄生するネンテンイチュウやオステルダグイチュウなどに系統的に近く、外見も似ている。

住家性ハツカネズミに寄生し、人為的に日本列島に分布するようになった *Heligmosomoides polygyrus* (Dujardin) を除くと、ヘリグモソーム科8種の地理的分布の様式は次のようになる。①北海道・本州・四国・九州の本島および国後島・佐渡島・奄岐などの島に分布する種は *Heligmosomoides kurilensis* (Nadtochi), ②北海道・本州・四国・九州の本島に分布する種は *H. desportesi* (Chabaud et

図2 野ネズミ類寄生線虫の生活史概略

(浅川 [5] を一部改変)

HE 1-7: ヘリグモソーム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)。開嚙虫科の成虫は気管に寄生するが, 生活史はこれらにほぼ準ずる。ただし, 卵内で3期幼虫まで発育すること,

時に含幼虫卵の経口感染待機宿主(ミミズなど)を介した感染様式をとることで若干の差異がある。

M 1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, 感染様式は不明である(2)。

S 1-4: 蟯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)。

R 1-5: 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し(2と3), 虫卵を産出, 第1および2期幼虫が形成される(4と5)。

O 1-3: 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播(様式は経皮感染)される(3)。

G・Rc・Mm・Ss 1-4: ゴンギロネマ科(G)は食道粘膜に, リクチュリア科(Rc)と旋尾虫科(Mm)は胃に, スブルラ科(Ss)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)。胞翼虫科成虫は胃に寄生し, 生活史は以上に準ずる。

C 1-4: 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)。

TH 1-4: 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)。

Ch 1-4: *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, 外界へ出ることが出来る(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)。

ST 1-7: 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)。

al.), ③本州・四国・九州の本島に分布する種は *Heligmosomum* (*Paraheligmosomum*) *hasegawai* Asakawa, ④本州本島および能登島に分布する種は *Heligmosomoides protobullosus* Asakawa et Ohbayashi, ⑤本州の本島に分布する種は *Heligmosomum* (*H.*) *halli* Schulz, ⑥北海道本島およびその周辺の大黒島・天売島などの島に分布する種は *H.* (*P.*) *yamagutii* (Chabaud et al.), ⑦北海道本島にのみ分布する種は *H.* (*P.*) *mixtum* Schulz および *Heligmosomoides neopolygyrus* Asakawa et Ohbayashi

である。

次に述べる日本列島の地史を基に, これら①～⑦の分布記録を類型化すると, ①と②の種群(「全日本グループ」と称する), ③～⑤の種群(「本州陸塊(後述)グループ」と称する)および⑥と⑦の種群(「北海道グループ」と称する)に分けられる。

更新世における日本列島周辺の地史

多くの日本列島産生物の分布様式の成立過程は, 日本列

島の更新世以降の地史と密接に関連することが知られるので、まずここでは大嶋 [11] の説を中心に解説する。現在の日本列島の基になる構造は、かなり古い時期にすでに形成されていた。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た。そのために、大量の水が大陸に固定されたため、海水面が著しく低下したことが知られる。このような現象は、海退と呼ばれる。海退の規模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 100 m 程度の海面低下があったとされる。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、次第に海面も上昇した。これは海進と呼ばれるが、この現象により、これまで大陸の一部であった陸地が海中に完全に没する場合や島として海洋中に残る場合が生じた。氷期に陸地であって、現在の本島と離島とをかつて連結していた場所が陸橋であり、野ネズミ類はこの陸橋を経由し日本列島へ侵入を果たした。したがって、海峡の成立した時期を知ることが、野ネズミ類の渡来した時期を推定する上で、重要な情報の一つとされる。

大嶋 [11] によると、今から 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 8500 年前～5000 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。国後島、大黒島、天売島、壱岐および能登島などもこの時期に分断されたと推定される。

以上のように、佐渡島のような歴史の古い島を除けば、多くの島が本島と地史的に最近まで陸橋でつながっていた。また、最終氷期の終了した約 1 万年前まで本州、四国および九州は一続きの細長い島であったこと、さらに北海道はサハリンを中間に置いたユーラシア大陸からの半島地域の

先端部に位置していたことは、今日の寄生線虫相成立を理解する上で重要な古地理学的事実である。

分布類型の解析

ー特にブラキストン線に着目してー

日本列島の地史、当該線虫種の地理的分布域および野ネズミ類侵入の経緯などを傍証として、ヘリグモソーム科線虫の日本列島における分布類型の成因を解析したい。「北海道グループ」の *H. (P.) yamagutii*, *H. (P.) mixtum* および *H. neopolygyrus* はいずれもユーラシア大陸の北部から東部に分布し、大陸での宿主はタイリクヤチネズミ *Clethrionomys rufocanus*, ヒメヤチネズミ *C. rutilus*, 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である。よって、このグループの線虫類は、最終氷期にサハリン経由で北海道に侵入したタイリクヤチネズミ、ヒメヤチネズミあるいはハントウアカネズミとともに分布を広げた考えられる。

「本州陸塊グループ」の *H. (H.) halli* を除く 2 種 *H. (P.) hasegawai*, *H. protobullosus* は、現在までのところ、日本列島以外の場所では未発見である。したがって、「北海道グループ」の場合と異なり、その分布様式の説明は困難である。しかし、「本州陸塊グループ」の各祖先型が、最終氷期以前の朝鮮海峡が陸化した時期に、ハタネズミやヤチネズミ・スミスネズミの祖先型とともにその陸橋を渡った可能性は非常に高い。しかし、その後開口した津軽海峡により北上を阻まれたかどうかは、これら野ネズミ類の化石が北海道の地層から未発見なので不明である。しかしながら、ハタネズミ、ヤチネズミおよびスミスネズミにとって、現在の津軽海峡が分布拡大上の障壁であることは確実である。もちろん、これら野ネズミ類に特異的に寄生する「本州陸塊グループ」にとっても、津軽海峡は分布拡大上の障壁になる。

「全日本グループ」の *H. kurilensis* と *H. desportesi* は、日本列島以外の場所では未発見であり、固有種である可能性が高い。しかし、本州陸塊と北海道に分布しており、分布様式の解析については、前 2 グループと異なり海峡の成立に関連した説明は困難である。

以上、自然分布をしたヘリグモソーム科線虫の分布パターンをまとめると、*Heligmosomum* 属各種と *Heligmosomoides* 属の 2 種 *H. protobullosus* と *H. neopolygyrus*

図3 *Heligmosomoides* 属線虫

A: 交尾の様子(大きい方が雌), B: 体表上のクチクラ隆起線, C: 虫体断面で観察された隆起線(「ギザ」状のもの), D: 雄尾部の交接囊と交接刺 [AとBは Skrjabinら [10] を改写。CとDは浅川 [5] から]

は、津軽海峡上のブラキストン線を分布境界としていた。一方、*Heligmosomoides* 属の2種 *H. kurilensis* と *H. desportesi* にとって、ブラキストン線は分布境界となっていないことがわかった。そこで以下では、この2種を含む日本列島産 *Heligmosomoides* 属の生物地理について、より詳細に検討し、日本列島への侵入の経緯を考察したい。

Heligmosomoides 属の進化 —その1

日本列島産 *Heligmosomoides* 属の宿主-寄生体関係には、不思議な特色が二つある。すなわち、①二次的な宿主として考えられ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と、②一方、密接な宿主-寄生体関係にあるとされるハタネズミ亜科のヤチネズミ属およびビロードネズミ属には、固有の *Heligmosomoides* 属がないことである。

つまり、もともとハタネズミ亜科で進化してきた線虫グループであるにもかかわらず、日本列島では最近宿主とし

て登場したネズミ亜科の方で種の多様性を示すという事実である。なぜ、このような現象が生じたのだろうか。②の不在の問題については、浅川 [5] に譲るとして、①のような種の多様性に関する疑問を考えるには、まずこれら寄生虫の進化の様子を知る必要がある。そこで、これまでに報告のあった約30種の *Heligmosomoides* 属の形態学的情報を基に系統解析を試みた。

一般に、寄生虫は自由生活をする動物と異なり、感覚器官や運動器官は未発達であるが、その代わり生殖器官や固着器官は非常に発達している。この傾向は *Heligmosomoides* 属でも同様であると考えられる。ここでは、固着器として体表に発達したクチクラ隆起線と、雄の生殖器に注目した(図3)。雌の生殖器の形態は、進化上保守的で細かい系統解析の指標にはならないが、雄の交接刺や交接囊(図3D)の形態は非常に多様性に富んでいる。これらの進化傾向としては、交接刺がだんだん長くなり、交接囊は小型化あるいは左右非対称化すると推定されている。また、クチクラ隆起線の機能は、図3Cのような虫体断面で見られる歯車の「ギザ」のような構造が宿主の腸の粘膜に食い込み、腸管の蠕動運動で流されないように体を固定することである。*Heligmosomoides* 属と近縁の線虫グループを基に検討した結果では、系統的に古い種群ほど、「ギザ」は大きくかつその数も少ないが、進化するにつれだんだん小さく、また数が増加する傾向にあると考えられている [4]。この傾向は、固着効果を保つ一方で、腸粘膜への直接的なダメージを軽減するという適応的な現象と解釈されている。

これらの形態について系統解析をした結果、*Heligmosomoides* 属の各種は生殖器、固着器ともに原始的な段階にある種群(グループIII)、生殖器は保守的で固着器が特殊化した種群(グループI, IIおよびV)、生殖器、固着器ともに進化した種群(グループIV)の三つに大別された。すなわち、*Heligmosomoides* 属の現生種のすべてが、単一の祖先種から直接分化したのではなく、原始的な祖先型を含むグループから、まずいくつかの系統の異なるグループが派生した後、それぞれのグループ内で種分化が進行したと考えられる(図4)。

Heligmosomoides 属の進化 —その2

それでは、日本列島産の *Heligmosomoides* 属は、系統的にどのグループに所属するのだろうか。① *H. desportesi*

野ネズミ類から検出された寄生線虫の生物地理

図4 *Heligmosomoides* 属線虫のクチクラ隆起線と雄生殖器の形態から見た進化

A: *H. protobullosus*, BとH: *H. desportesi*, C: *H. montanus*, DとJ: *H. kurilensis*, E: *H. douglasi*, FとI: *H. neopolygyrus*, G: *H. hudsoni*

注: 各グループ(I から V)の詳細な性質は浅川 [5] を参照

は左右対称の交接囊および短い交接刺など古いタイプの生殖器を有す点でグループIIIに入るが、隆起線は比較的数量が多く特殊化の傾向を示す。これらのことから、*H. desportesi* はグループVの祖先型に近い種と考えられる。② *H. neopolygyrus* は右葉が大きな非対称の交接囊を持つ点と、隆起線の数が多い点でグループVに入る。なお、*H. neopolygyrus* と非常に形態の近似する種として、③ *H. polygyrus* がある。この種はハツカネズミの人為的拡散にともない全世界に分布し、日本列島でも各地のハツカネズミに普通に寄生する。時に、ハツカネズミと生息域を共有するヒメネズミにも偶発寄生することが知られる。*H. polygyrus* の交接囊の外背肋が *H. neopolygyrus* のものよりも相対的に短いという派生的な形質を示すことから、*H. polygyrus* は *H. neopolygyrus* の直接的な子孫型であると推定される。④ *H. kurilensis* は、交接囊に特殊化は見られないが、体長の1/3を占める著しく長い交接刺を有する点で、非常に特殊化している。このタイプの交接刺を持つ種群はグループIVであり、日本列島以外ではシベリアから北米にかけ7種が分布する。しかし、北米の *H.*

thomomyos (後述)を除き、いずれの種もレミング属 *Lemmus* やハタネズミ属などのハタネズミ亜科に寄生し、*H. kurilensis* のようにネズミ亜科に寄生する例は日本列島以外にない。⑤ *H. protobullosus* の生殖器と隆起線は、典型的なグループIIIの形態学的特徴を有す。

以上のように、日本列島産 *Heligmosomoides* 属5種は、それぞれ少しずつ異なった系統に所属することが推測された。したがって、たとえばこれら5種に共通な祖先型が日本列島にやって来て、それぞれの野ネズミ類の祖先型に宿主転換して現生種となったとするような仮説は受け入れられないと考えられた。

古地理学と古生物学的データの援用

そこで、前述した日本列島周辺の海峡成立史に加え、野ネズミ類の化石の出土記録 [12] を参考に、日本列島産 *Heligmosomoides* 属の由来について推測を試みる(図5)。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、非常に古い氷期に出現した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。この祖先的線虫は、当然、ユーラシア大陸東部にも分布していた。しかし、グループVの直接の祖先型となる種が派生した後、大陸ではなんらかの原因で絶滅し、その子孫型が日本列島に遺残したと考えられる。

次にやや時代を下り、リス氷期前後に *H. protobullosus* の祖先型と *H. kurilensis* の祖先型が日本列島に侵入した。*H. protobullosus* の祖先型を宿した宿主は、朝鮮半島を経由した現生種ハタネズミの直接の祖先型であったことは確実である。しかし、*H. kurilensis* の祖先型を宿した宿主が何であったかは不明である。先ほど説明したように、*H. kurilensis* が所属するグループVIは、北米またはユーラシア大陸北方のハタネズミ亜科で進化した種群である。したがって、ユーラシア大陸東南部に分布していたと推測されるネズミ亜科のアカネズミの祖先型に、*H. kurilensis* の直接の祖先型が元々寄生していたとは考え難い。

ところで、北米大陸にはリス亜目のホリネズミ科(ポケットゴファーの類)に特異的に寄生する *Heligmosomoides* 属の *H. thomomyos* が分布する。この線虫の起源については、ユーラシア大陸からヘバーリング陸橋を渡って北米大陸にやってきたハタネズミ亜科の線虫が、新たにポケットゴファーに宿主転換し、*H. thomomyos* が誕生したと想定

化石動物の略号 Me:ニホンムカシハタネズミ, Mb:ブランテイ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。

図5 *Heligmosomoides* 属線虫の日本への侵入に関する経緯
浅川 [5] を改写

されている [13]。おそらく, *H. kurilensis* が種分化した背景にもこれと似たような条件が介在し, ある種のハタネズミ亜科の寄生線虫が, アカネズミの祖先型に宿主転換したと推測される。

しかし, *H. kurilensis* の祖先型を日本列島に持ち込んだと考えられる動物は, 日本列島の現生種には存在しない。ところが, 更新世の日本列島各地には, 北方起源の野ネズミ類が存在していたことが化石により知られている(図5の中段)。特にシベリアに起源をもち, 今日では絶滅してしまったニホンムカシハタネズミ *Microtus epiratticepoides* とブランテイオイデスハタネズミに近似の種 *M. cf. branditoides* は, 数10万年前から最終氷期の終わった1万年前まで相当な個体数が生息していたことが確認されてい

る。したがって, このような動物が日本列島に *H. kurilensis* の直接の祖先型を持ち込んだ後, すでに分布していたアカネズミに宿主転換した可能性がある。確かに, 化石の出土状況によると, アカネズミとヒメネズミは更新世のかなり早い時期から日本列島に分布していたことが知られている。この仮説の検証は難しいが, このような説でも提出しない限り *H. kurilensis* がネズミ亜科に見られることの説明はできない。

さらに時代を下り, 最終氷期に *H. desportesi* の子孫型から *H. neopolygyrus* に至る系列がユーラシア大陸の中央部から東部で成立した後, サハリンの陸橋を経由して *H. neopolygyrus* がハントウアカネズミと一緒に北海道に侵入した。しかし, すでに形成されていた津軽海峡に阻

野ネズミ類から検出された寄生線虫の生物地理

まれ、*H. neopolygyrus* は本州以南に侵入できなかった(前述)。

もしも以上の仮説が正しければ、*H. desportesi* と *H. kurilensis* は日本列島産の遺残種といえる。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、陸橋を経由して自然分布した点で、これまで述べた他の *Heligmosomoides* 属と同様である。

一方、*H. neopolygyrus* と同じグループの *H. polygyrus* は、ここ数千年間に人為的に渡来したハツカネズミにもなった、いわば寄生線虫の移入種である。現在では、人間のいるところにはどこにでも分布する。しかし、人間からは宿主ほどには嫌われていない。むしろ、実験寄生虫学領域では重宝されていて、世界中の研究機関でマウスを用い継代されている。

結 論

Heligmosomoides 属について見たように、自然分布を遂げた日本列島産野ネズミ類の寄生線虫相の成立にあたっては、日本列島の辿った地史や氷期に渡来し今日では絶滅した動物の存在なども見逃すことができないと結論された。

生物地理学の研究には、予め対象とする生物グループの分類学や系統学が十分に検討されていることが必要である。これは寄生線虫を対象とする場合も同様である。系統学については、従来の形態学的な解析に加え、核酸分析などの分子生物学的方法が開発されつつあり、精度の高い仮説が期待される。系統学に限らず、この論文には検証すべき問題が山積している。しかし、野山にごく普通にいる野ネズミ類ではあるが、その寄生虫の由来には興味深い点が残されていることは事実である。

最後に、寄生虫の生物地理学の研究には、どのような獣医学的意義があるのか私見を述べたい。一つには、過去の歴史を知ることにより、寄生虫伝播の予測という疫学的应用につながる事が考えられる。また、種々の宿主-寄生体関係の基礎研究にもなるであろう。さらに重要な点としては、寄生虫学の教育上、有益な影響を与えると期待できる。すなわち、獣医寄生虫病学の講義を受けたことのあるものなら一度は抱き、そして決して満足のできる答えが期待されない疑問、すなわち「寄生虫は、いつ、どこからやって来たのか？」に対し、ある程度答えることができるのであ

る。この分野に多数の日本野生動物医学会会員が興味を抱いて下さることを念ずる。

要 約

生物地理学的な調査研究の一環として、日本列島産ハタネズミ亜科およびネズミ亜科(齧歯目:ネズミ科)の寄生線虫相をまとめた。これまでに、ヤチネズミ属 *Clethrionomys*, ビロードネズミ属 *Eothenomys*, ハタネズミ属 *Microtus* およびアカネズミ属 *Apodemus* から記録されている寄生線虫類は16科24属36種であった。これらの内、円虫目ヘリグモソームム科 *Heligmosomoides* 属について、線虫類の種分化や地理的分布、宿主である齧歯類の化石の記録、日本列島の地史などを考慮にいれ、その生物地理学的解析を試みた。

キーワード: *Clethrionomys*, *Eothenomys*, *Microtus*, *Apodemus*, *Heligmosomoides*

引用文献

1. 白上謙一. 1972. 生物学と方法—発生細胞学とはなにか. 河出書房新社, 東京.
2. Beveridge I. 1986. Coevolutionary relationships of the helminth parasites of Australian marsupials in Coevolution and systematics (Stone AR., Hawksworth DL. eds.), pp. 93-117, Clarendon Press, Oxford.
3. Brooks DR, McLennan DA. 1993. Parascript. Parasite and The Language of Evolution, Smithsonian Institution Press, Washington and London.
4. Durette-Desset MC. 1985. Trichostrongyloid nematodes and their vertebrate hosts: Reconstruction of the phylogeny of a parasitic group. *Adv Parasitol* 24:239-306.
5. 浅川満彦. 1995. 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. 酪農学園大学紀要, 自然科学編 19:285-379.
6. 高雄善則, 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. 寄生虫学誌, 39(増):130.
7. 王 俊秀, 後藤信男, 三浦克洋, 今井憲吉, 野口竜三, 藤田淳吉. 1975. 長野県菅平高原におけるハタネズミの内寄生虫調査(予報) I. 開嘴虫 *Syngamus* sp. について. 寄生虫学誌, 24(増):97.
8. Hasegawa H., Arai S., Shiraishi S. 1993. Nematodes collected from rodents on Uotsuri Island, Okinawa, Japan. *J Helminthol Soc Wash* 60:39-47.
9. 長谷川英男. 1990. 琉球列島の生物地理と寄生虫. 沖縄生物学誌, 28: 1-10.
10. Skrjabin KI, Shikhobalova NP, Shul'tz RS. 1954. [Essentials of nematology. Vol.4. Dictyocaulidae, Heligmosomatidae and Ollulanidae of animals]. *Izdatz Akad Nauk SSR, Moscow* (translation).

浅川 満彦

- from Russian by *Israel Prog Sci Trans*, 1971. Jerusalem).
11. 大嶋和雄. 1990. 第四紀後期の海峡形成史. 第四紀研究 29:193-208.
 12. 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.
 13. Gardner SL, Jasmer DP. 1983. *Heligmosomoides thomomyos* sp. n. (Nematoda: Heligmosomidae) from pocket gophers, *Thomomys* spp. (Rodentia: Geomyidae), in Oregon and California. *Proc Helminthol Soc Washington* 50:278-284.