

# 美麗食道虫 ( Gongylonema pulchrum Molin、1857 ) とその伝播

誌名	山口獣医学雑誌 = The Yamaguchi journal of veterinary medicine
ISSN	03889335
著者名	佐藤,宏
発行元	山口県獣医学会
巻/号	36号
掲載ページ	p. 31-54
発行年月	2009年12月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター  
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council  
Secretariat



総 説

美麗食道虫 (*Gongylonema pulchrum* Molin, 1857) とその伝播  
——宿主特異性は本当に低いのか?——

佐 藤 宏\*

〔受付：2009年10月25日〕

REVIEW

BIOLOGY AND TRANSMISSION OF THE GULLET WORM  
(*GONGYLONEMA PULCHRUM* MOLIN, 1857)

Hiroshi SATO

Laboratory of Veterinary Parasitology, Faculty of Agriculture,  
Yamaguchi University, 1677-1 Yoshida,  
Yamaguchi 753-8515, Japan

〔Received for publication : October 25, 2009〕

The gullet worm, *Gongylonema pulchrum* Molin, 1857, is distributed widely in the world. It takes a wide spectrum of mammals as a definitive host, such as cattle, zebus, buffaloes, sheep, goats, deer, camels, pigs, wild boars, horses, donkeys, bears, rodents, monkeys, and human beings. Since C. A. Rudolphi recorded the worm in the esophagus of a European bear as '*Spiroptera ursi*' in 1819, many species, junior synonyms of '*G. pulchrum*' at present, have been erected for the worms collected from different mammalian hosts in different localities. This is ascribed to wide variations in measurable morphological characters of the gullet worms grown in different hosts. In Japan, since the first notice of its distribution in 1987, the gullet worm has been reported in cattle, deer, Japanese macaques, squirrel monkeys in zoo facilities, and three human patients. Recent genetic analyses of the gullet worms, which were collected from cattle and deer in Japan, demonstrated that two distinct genotypes might be prevalent respectively in cattle and deer. The results suggested that domestic and wild ruminants, at least in Japan, might keep separate transmission cycles of each genotype. The present view of *G. pulchrum*, having a wide host range, could be challenged from the viewpoint of actual transmission, or phylogeography of the gullet worm in each host species.

はじめに

美麗食道虫 (*Gongylonema pulchrum* Molin, 1857) の歴史は、1819年にCarolo A. Rudolphiがヨーロッパヒグマから得た線虫を '*Spiroptera ursi*' として記載したことに始まる<sup>80)</sup>。同氏が、線虫をNematoidea として動物分類体系に

---

\* 山口大学農学部獣医寄生虫病学研究室・教授  
〒753-8515 山口市吉田1677-1  
E-mail : sato7dp4@yamaguchi-u.ac.jp  
TEL/FAX : 083-933-5902

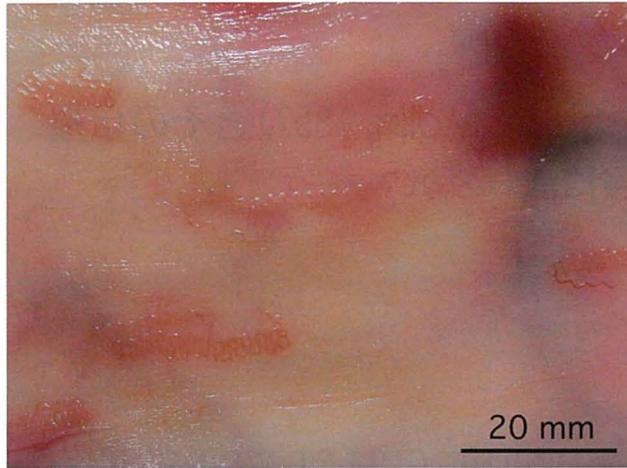


Fig. 1 国内産ウシ食道粘膜内に寄生する美麗食道虫の肉眼像。

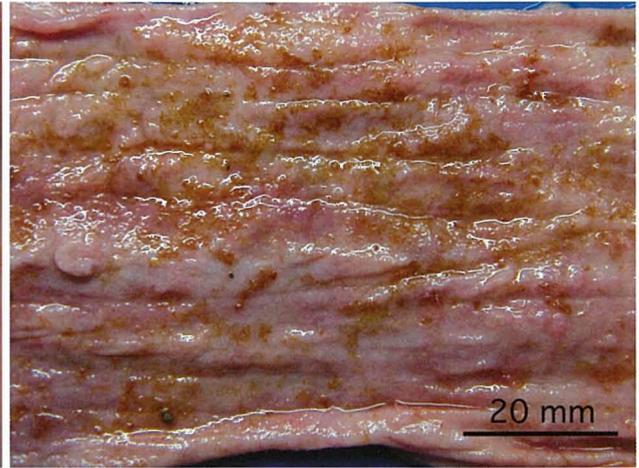


Fig. 2 美麗食道虫寄生のある淡路島産シカの食道粘膜の肉眼像。上皮表面の粗ざう化が顕著。

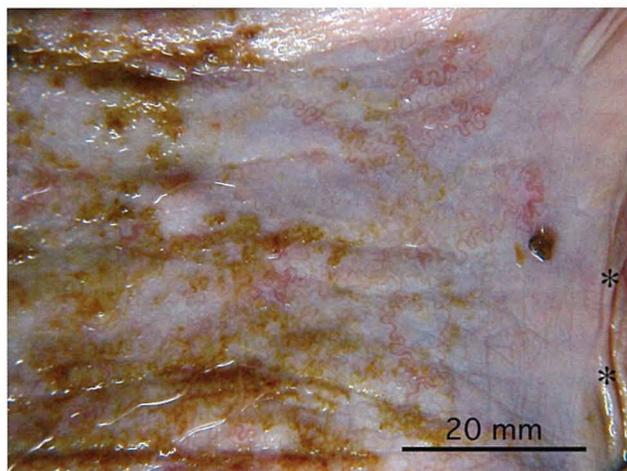


Fig. 3 淡路島産シカ食道粘膜に寄生する美麗食道虫の肉眼像。\*は食道・胃接合部を示す。

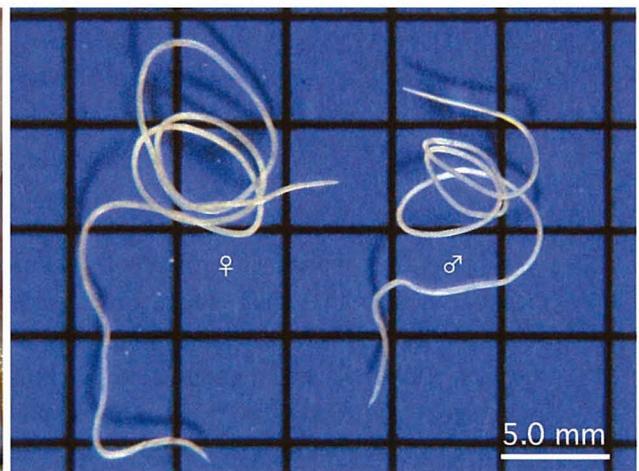


Fig. 4 イラン産ウシから採集した美麗食道虫の実体顕微鏡像。上方に頭端、下方に尾端が位置している。

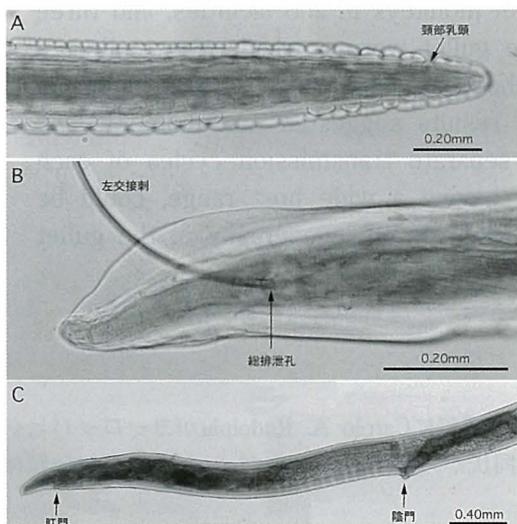


Fig. 5 イラン産ウシ由来の美麗食道虫の光学顕微鏡像。(A) 雌虫頭端。美麗食道虫の頭端クチクラには多数の疣状隆起が配列している。(B) 雄虫尾端。尾翼は左右非対称で、総排泄孔の前後にほぼ左右対称性に5-6対の乳頭がみられる。交接刺も左右非対称性が強く、本虫体では長い左交接刺が総排泄孔から外に突出している。(C) 雌虫尾端。

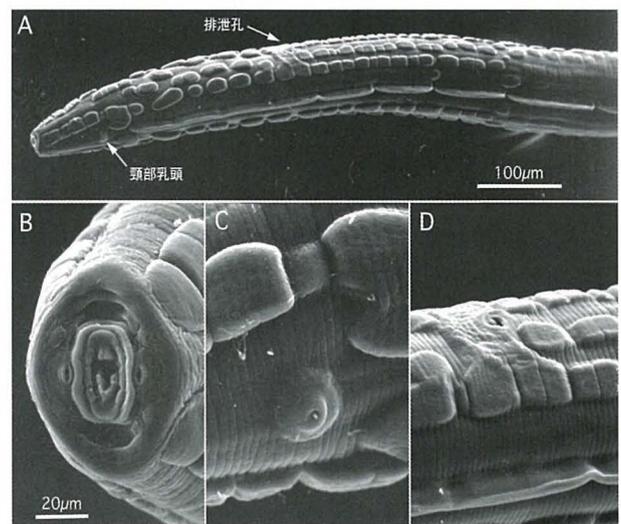


Fig. 6 淡路島産シカ由来の美麗食道虫雄虫の走査電子顕微鏡像。(A) 頭端のクチクラ構造を示す。頸部乳頭に近く、尾側に向かい頸翼が始まる。(B) 頭部正面像(en face view)。(C) 頸部乳頭の拡大像。(D) 排泄孔の拡大像

入れることを提唱した12年後である。そして、Raffaele Molinが1857年に*Gongylonema*属を創設し4種の記載を行った際に、ヨーロッパイノシシから得た種を*Gongylonema pulchrum*と名付けた<sup>11)</sup>。*Gongylo*[円い]、*nema*[糸=線虫]、*pulchr*[美しい]、*-um*[中性名詞への形容詞語尾変化]という語意を含む学名である。同じ論文で、*G. minimum* (ハツカネズミ)、*G. filiforme* (サル)、*G. spirale* (シカ)の新種記載も行っているが、イノシシからの種をなぜ「美麗」と名付けたのかは分からない。その後、ウシ、ヒツジやブタといった家畜から、そして人からも検出され、今日、広汎な宿主域をもつ(宿主特異性が非常に低い)種として、私たちは美麗食道虫を理解している。ヒト蛔虫(*Ascaris lumbricoides*)とブタ蛔虫(*Ascaris suum*)、あるいはヒト鞭虫(*Trichuris trichiura*)とブタ鞭虫(*Trichuris suum*)で広く知られるように、異なる動物種に形態学的な鑑別が難しい種が見られ、その種の異同を巡って論議が沸騰することも珍しいことではない。種名の特定は、その生物群に付随するさまざまな生物性状を代表させ、個体レベルでの治療や予防、動物や人での疫学や衛生対策を考える基盤となる。また、美麗食道虫の本邦での分布が明らかになってまだ20年余である。世界的な分布をもち、家畜をはじめとした様々な動物に寄生することが広く知られていたことを考えると、不思議な気持ちを抱かざるを得ない。人体症例も最近になって国内で散発している。近年になって国内に導入された寄生虫ではないかと疑いたくさえる。本稿では、美麗食道虫をめぐる研究の歴史と現在進む研究を紹介することで、寄生蠕虫の種同定、伝播(宿主特異性)と地理的分布の現状、そして今後の課題についても紹介できる機会となればと考える。

### 1. *Gongylonema*属食道虫の生物学的性状

線虫(phylum Nematoda)は多様で、26,000種以上が記載され、そのうちの12,000種が脊椎動物寄生性であると概算されている<sup>17,18)</sup>。実際には、まだ未記載種が多く残り、それらを含めると1,000,000種以上になるとさえ推測されている<sup>19)</sup>。この地上の至る所に分布し、淡水、海水、土壌、そして植物、動物の体内に棲息している。多様な線虫ではあるが、成虫の棲息環境(niche)を上皮内に求める種は限られている。*Gongylonema*属食道虫は、その大きな体サイズ(雄虫12-62mm、雌虫37-145mm)<sup>9)</sup>にも関わらず、上部消化管の重層扁平上皮内で結節を形成せずに可動性を保ちながら寄生している点、頭端体表クチクラが特異な疣状隆起をもつ点で、他の線虫とは際だつ特徴をもつ(Fig. 1-6)。

*Gongylonema*属食道虫は1属1科でGongylonematidae科を構成し、Spiruridae科(3属)、Spirocercidae科(15属)、Hartertiidae科(2属)とともにSpiruroidea上科に分類される<sup>17)</sup>。この上科は鳥類や哺乳類の上部消化管に寄生する線虫がほとんどである。また、Spirocercidae科には、イヌ科動物の食道に結節をつくる血色食道虫(*Spirocerca lupi*)、サルの胃虫(*Streptopharagus pigmentatus*)、ブタの類円豚胃虫(*Ascarops strongylina*)や六翼豚胃虫(*Physocephalus sexalatus*)、ネズミの胃虫(*Mastophorus muris*)など、獣医領域で馴染み深い線虫が属している。

Spiruroidea上科に分類される線虫の虫卵は、发育した1期幼虫を入れ、厚い卵殻をもっており、また、その幼虫の頭端には小鉤と輪状に生えた微棘が数列観察できるのが特徴となる(Fig. 7)。食糞性甲虫やゴキブリなどが中間宿主となり、その消化管で虫卵が孵化し、血体腔(haemocoel)や組織で2度脱皮した後、感染性の3期幼虫となって被囊する。本分類群の線虫の伝播において、脊椎動物が待機宿主となることが稀では

ない。

さて、前述したように、*Gongylonema*属線虫の大きな形態学的特徴は、成虫の頭端体表クチクラの広汎な領域もしくは限られた領域が疣状の隆起となっている点である。ほとんどの種は広汎な領域に隆起をもつ*Gongylonema*亜属に分類され、有袋類寄生で、限られた隆起しかもたない2種が*Gongylonemoides*亜属に分類されている<sup>17)</sup>(Table 1)。両亜属の形態学的違いとしては、副交接刺の有無も鑑別点となっている。1857年にMolinによって創設された*Gongylonema*属の模式種は、1819年にRudolphiが最初に発見した*Filaria musculi*に相当するが、現在、*G. musculi* (Rudolphi, 1819) Numann, 1894とも、*G. minimum* Molin, 1857とも呼ばれ、分類学者により種名の優先権について見解が異なっている<sup>95,110)</sup>。両者は異名であり、どの種記載を十分とするかが意見の相違となっている。

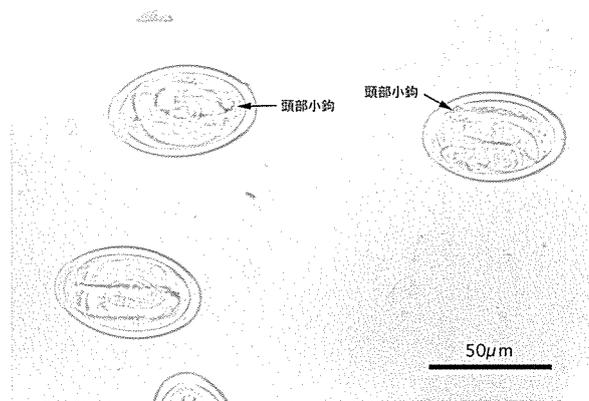


Fig. 7 美麗食道虫の子宮内虫卵の光学顕微鏡像。幼虫形成卵であり、1期幼虫の頭端には3本の鉤と微小棘からなる横線が複数確認できる。

Table 1 Gongylonema属の記載種\*

種	宿主	寄生臓器	地理的分布	備考
1) <i>Gongylonema</i> 亜属				
(1) 哺乳類寄生種				
<i>G. minima</i> Molin, 1857	マウス, ラット	胃壁	世界中	模式種
<i>G. aegypti</i> Ashour et Lewis, 1986	マウス, サハラアレチネズミ	胃壁	エジプト	文献6
<i>G. baylisi</i> Freitas et Lent, 1937	ヘソイノシシ ( <i>Tayassu tajacu</i> )	食道壁	ブラジル	
<i>G. brevispiculum</i> Seurat, 1914	チビオアレチネズミ ( <i>Dipodillus campestris</i> )	胃壁	北アフリカ	
<i>G. capucini</i> Maplestone, 1939	ノドジロオマキザル ( <i>Cebus capucinus</i> )	腸	インド?	
<i>G. dipodomys</i> Kruidenier et Peebles, 1958	カンガルーネズミ類 ( <i>Dipodomys</i> spp.)	食道壁	北米	
<i>G. longispiculum longispiculum</i> Schulz, 1927	ジリス類 ( <i>Spermophilus</i> spp.)	食道壁	ロシア, 東欧	
<i>G. longispiculum spaliacis</i> Schulz, 1927	ロシアメクラネズミ ( <i>Spalax microphthalmus</i> )	胃壁	ウクライナ	
<i>G. macrogubernaculum</i> Lubimov, 1931	アカゲザル, オマキザル ( <i>Cebus hypoleucus</i> ), タラポアン ( <i>Miopithecus talapoin</i> )	胃壁	(モスクワ動物園)	
<i>G. madeleinensis</i> Diouf et al., 1997	マストミス	食道壁	des Madeleines' 島 (セネガル)	文献30
<i>G. monnigi</i> Baylis, 1926	ヒツジ	第一胃壁	アフリカ	
<i>G. mucronatum</i> Seurat, 1916	アルジェリアハリネズミ ( <i>Ateferix algirus</i> )	舌根, 食道壁	北アフリカ	
<i>G. mysciphilia</i> Frandsen et Grundmann, 1961	シカシロアシマウス ( <i>Peromyscus maniculatus</i> )	盲腸壁	北米	
<i>G. neoplasticum</i> (Fibiger et Ditlevsen, 1914)	ラット	胃壁, 食道壁	世界的	
<i>G. nitsulescui</i> Metianu, 1953	ナミハリネズミ ( <i>Erinaceus europaeus</i> )	十二指腸壁	欧州	
<i>G. peromysci</i> Kruidenier et Peebles, 1958	シロアシマウス ( <i>Peromyscus</i> spp.)	心室?	北米	
<i>G. problematicum</i> Schulz, 1924	ネズミ科各種	胃壁	欧州	
<i>(Mus, Cricetulus, Microtus, Apodemus, Mesorricetus, Evotomys 属)</i>				
<i>G. pulchrum</i> Molin, 1857	ウシ, ヒツジ, ヤギ, ゼブ, スイギュウ, シカ, ブタ, イノシシ, クマ, ノウサギ, サル, ヒトなど	上部消化管壁	世界的	
<i>G. rodhaini</i> Fain, 1948	オカビ ( <i>Okapia johnstoni</i> )	食道壁	アフリカ	
<i>G. saimirisi</i> Artigas, 1933	コモンリスザル	食道壁	ブラジル	
<i>G. sciurei</i> Lubimov, 1935	キタリス	食道壁	(モスクワ動物園)	
<i>G. soricis</i> Fain, 1955	食虫類 (トガリネズミ, ジネズミ)	食道壁	アフリカ	
<i>G. verrucosum</i> (Giles, 1892)	ウシ, ヒツジ, ヤギ, ゼブ, オジロジカ	第一胃壁	インド, アフリカ, 北米	
(2) 鳥類寄生種				
<i>G. alecturae</i> Johnston et Mawson, 1942	ヤブツカツクリ ( <i>Alectura lathamii</i> )	不明	豪州	
<i>G. caucasica</i> Kuraschwili, 1941	ニワトリ	食道壁	コーカサス地方	
<i>G. congolense</i> Fain, 1955	ニワトリ, アヒル, ホロホロチョウ, シャコなど	そ嚢壁	アフリカ	
<i>G. crami</i> Smit, 1927	ニワトリ, アヒル, ホロホロチョウ, シャコなど	そ嚢壁	アフリカ	
<i>G. falconis</i> Oschmarin, 1963	チゴハヤブサ ( <i>Falco subbuteo</i> )	食道壁	ロシア (極東)	
<i>G. ingluvicola</i> Ransom, 1904	ニワトリ, ウズラなど	そ嚢・食道壁	ユーラシア, 北米, 豪州	
<i>G. mesasiatica</i> Sultanov, 1961	コウライキジ	食道壁	ウズベキスタン	
<i>G. phasianella</i> Wehr, 1938	ホソオライチョウ ( <i>Tympanuchus phasianellus</i> )	そ嚢壁	北米	
<i>G. sumani</i> Bhalerao, 1933	ニワトリ	そ嚢壁	インド	
2) <i>Gongylonemoides</i> 亜属				
<i>G. marsupialis</i> (Vaz et Pereira, 1934)	オポッサム ( <i>Metachirops opossum</i> )	食道壁	ブラジル	
<i>G. mexicanum</i> Caballero et Cerecero, 1944	オポッサム ( <i>Didelphis mesoamericana</i> )	食道壁	メキシコ	

\* 主としてSkrjabin (1967)<sup>94)</sup>に従い, それ以降に新種記載された2種<sup>6,30)</sup>を加えた。

## 2. 美麗食道虫の記載と異名

美麗食道虫は, 欧州イノシシからの材料をもとに1857年にMolinによって*G. pulchrum*として新種記載された<sup>71)</sup>。それ以前の観察としては, Rudolphi<sup>80)</sup>がヨーロッパパヒグマの食道から '*Spiroptera ursi*' として1819年に新種記載し, Dujardin<sup>31)</sup>も1845年の論文でその種名を受け入れている。しかしながら「クマ食道虫」という名は残らず, 「美麗食道虫」として今日に至っている<sup>10)</sup>。他にも多数の異名があるが, Skrijabinの1967年の分類体系<sup>95)</sup>では次のような種があがっている。欧州のダマジカからの*G. spirale* Molin, 1857, 欧州のウマ, ウシ, ヤギ, ヒツジからの*G. scutatus* (Mueller, 1869) Railliet, 1892, エジプトのウマからの*G. confusum* Sonsino, 1896, 欧州のクマからの*G. contortum* Molin, 1860, 欧米のブタ

からの*G. ransomi* Chapin, 1912, イタリア人からの*G. labiale* (Pane, 1864) および*G. subtile* Alessandrini, 1914, 米国人からの*G. hominis* Stiles, 1921, インドのアカゲザルからの*G. microgubernaculum* Gebauer, 1933 などである。

これほど多くの異名をもつ大きな理由は, それぞれの宿主から分離された虫体の計測値の不一致, 特に虫体長と左交接刺長の違いが顕著であったこと, 加えて, 食肉類のクマ, 奇蹄類のウマ, 多様な偶蹄類, そしてヒトを含めた霊長類と, あまりにも広い宿主域をもつことへの当惑があったと推測される<sup>91)</sup>。異なる宿主から分離された線虫の異同を考える上で採用された方法が, 交叉感染実験と収集された虫体のより詳細な形態比較

であった。欧米の反芻動物寄生種 *G. scutatum*, ブタ寄生の *G. ransomi*, 欧州イノシシ寄生の *G. pulchrum* が直接的な対象である。1915年に Ransom と Hall は, ウシやヒツジ寄生の *G. scutatum* 虫卵を中間宿主 (食糞性甲虫) に与えて得た幼虫を, ヒツジ, ブタ, マウス, ウサギ, モルモットに与え, ヒツジでのみ感染が成功したと報告した<sup>88)</sup>。1926年に Baylis らもウシ由来種のブタへの感染に失敗もしくは少数感染のみが得られたと報告した<sup>10,11)</sup>。1931年, Schwartz と Lucker は, ヒツジ由来の *G. scutatum* を 1 ヶ月齢の 2 頭のブタに感染させ, 3 ヶ月後に 100% に高い回収率と虫卵形成を観察した<sup>93)</sup>。発育に関しては, ヒツジからの回収虫体に比べ, 明らかに小型であるとしている。1 頭では舌に, 他方は, 舌と食道にほぼ同数であった。翌年, Lucker は, 反芻獣寄生種とブタ寄生種が同一種であること, 反芻獣寄生種の実験宿主としてラット, モルモット, ウサギが有用であること, マウス, イヌ, ニワトリへの感染性は欠くと報告した<sup>92)</sup>。この報告以降, 今日的美麗食道虫の感染性もしくは伝播理解となっている。すなわち, 本種は多宿主性であり, 宿主特異性は低いと

考えるのである。

1971年, Lichtenfels<sup>90)</sup> は, ヒト, オジロジカ, ヒツジ, ウシ, ブタで自然感染している美麗食道虫, ヒツジ由来美麗食道虫のブタ, ラット, モルモット, ウサギでの実験感染虫体を詳細に観察し, 従来の報告でも観察されてきた通り, 線虫の通常の種鑑別で用いられる形態学的特徴の絶対値や相対値には変異が大きいことを再確認するとともに, 1) 左交接刺長/虫体長, 2) 右交接刺長/左交接刺長, 3) 腺性食道長/虫体長, 4) 頭端-排泄孔の距離/虫体長, 以上 4 点については種鑑別上の意義が高いと結論した。同時に観察したマカク属サルに自然感染していた食道虫については, 左交接刺長/虫体長が美麗食道虫の変異範囲から有意に外れることから, 1933年に Gebauer<sup>40)</sup> が新種記載した *G. microgubernaculum* と同定し, 同種の独立性を再考するよう問題提起を行っている。実際に私たちが収集したウシとシカから得た虫体の計測値を (Table 2) に示す。寄生する宿主によって計測値が大きく異なっており, 単純な計測値の比較だけでは種の断定が難しいことが理解できるであろう。

### 3. 美麗食道虫の国内分布

日本人研究者の *Gongylonema* 属食道虫の研究としては, 1925年に横川定が台湾のラットの胃から *G. orientale* を新種記載したのが最初であろう<sup>111)</sup>。この種は, 1926年のノーベル生理・医学賞受賞者 Johannes A. G. Fibiger (デンマーク) が実験的にラットに胃癌を創出する際に用いた *G. neoplasticum* (Fibiger et Ditlevsen, 1914) の異名となっている。余談となるが, この際に選考から洩れたのが, 実験的にウサギの耳にコータール塗布を反復し, 癌の人工的生成に世界で初めて成功した山極勝三郎 (日本) である。今日に至っても, *G. neoplasticum* の腫瘍誘導性は追認されていないが, Fibiger はノーベル賞受賞講演で, 宿主ラットの遺伝的背景により蠕虫による腫瘍誘導性は影響を受けることを率直に述べ, 一方, タール塗布による腫瘍誘導性が完璧に近いことにも言及している<sup>37)</sup>。また, 蠕虫による発癌において今日重要だと考えられているビルハルツ住血吸虫と膀胱癌, 肝吸虫や日本住血吸虫と肝臓癌, マンソン住血吸虫と結腸癌との関係は決定的と述べている。選考を間違えたとはしばしば例にとられる授賞ではあるが, その後の研究の方向性が的確に示されている点からも, 感銘を覚える受賞講演内容である。*G. neoplasticum* は国内では, 沖縄や奄美大島のドブネズミやクマネズミ<sup>49)</sup>, 種子島のアカネズミ (*Apodemus speciosus*) からも知られている<sup>5)</sup>。

さて, 美麗食道虫であるが, 北東北・北海道での牛<sup>55,98)</sup>での寄生報告以降, サル<sup>102,103)</sup>, シカ<sup>52,112)</sup>, 動物園リスザル<sup>92)</sup>, 人<sup>44,45,108)</sup>などから報告がある。その概要

を以下に述べる。

#### 1) 牛 (*Bos taurus*)

工藤ら<sup>55)</sup>は, 1986年12月-1987年6月に青森県 (436頭), 岩手県 (50頭), 秋田県 (16頭), 北海道 (69頭) を産地とするホルスタイン407頭, 日本短角牛95頭, ヘレフォード種33頭, アバディン・アングス種23頭, 黒毛和種13頭を調べ, 北海道を除く3県の105頭 (18.4%) に美麗食道虫の寄生を確認した。調べた品種すべてに寄生を確認しているが, 最も検査数の多いホルスタイン牛で年齢別感染率をみると, 2歳以下で3.4% (8/237), 3歳で18.6% (16/86), 4-7歳で54.5% (18/33) - 72.7% (8/11), 8歳以上で81.0% (17/21) であった。寄生数は1-318隻で, 1-5隻の少数寄生が44.8%を占めた。この報告に先立つ1987年の口頭発表<sup>53)</sup>は, 国内に美麗食道虫は分布しないと当時信じられていたことから, その後の調査研究に大きな刺激を与えた。

鈴木ら<sup>98)</sup>は, 1989年7月-1990年7月に北海道産牛5,204頭 (乳用牛5,090頭, 肉用牛114頭) を調べ, 433頭 (8.3%) に美麗食道虫の寄生を確認した。陽性個体は1頭の肉用牛を除くと, すべて乳用牛であった。寄生数は1-180隻で, 1-20隻の寄生が全体の83.1%を占め, 100隻以上の寄生が5例であった。感染率は9月と2月に高く, 12月と5月に低い結果であった。国内の美麗食道虫の中間宿主として最重要視される食糞性甲虫のマグソコガネ類は春 (4-7月) と秋 (10-

Table 2 シカならびにウシから収集した美麗食道虫の計測値の比較 (計測値はmmで表示)

宿主	シカ		ウシ		有意差検定 (t-test)		ウシ	
	日本 (兵庫県) 本報	6	日本 本報	6	シカ vs. 国産ウシ	vs. イラン産ウシ	シカ vs. 日本 (兵庫県) Kudo et al. <sup>50)</sup>	60
採集地	シカ	ウシ	シカ	ウシ	シカ vs. 国産ウシ	vs. イラン産ウシ	シカ vs. 日本 (兵庫県) Kudo et al. <sup>50)</sup>	60
参考文献	シカ	ウシ	シカ	ウシ	シカ vs. 国産ウシ	vs. イラン産ウシ	シカ vs. 日本 (兵庫県) Kudo et al. <sup>50)</sup>	60
計測虫体数	シカ	ウシ	シカ	ウシ	シカ vs. 国産ウシ	vs. イラン産ウシ	シカ vs. 日本 (兵庫県) Kudo et al. <sup>50)</sup>	60
虫体長	21.2-26.9 (24.0±2.8)	30.7-44.9 (36.76±5.8)	36.7-48.6 (41.9±4.8)	24.1-52.4	<0.002	NS	20.0-41.9 (31.7±6.0)	0.208-0.296
最大体幅	0.146-0.192 (0.174±0.016)	0.26-0.30 (0.28±0.02)	0.22-0.26 (0.24±0.02)	0.042-0.066	NS	NS	0.142-0.208 (0.177±0.020)	0.489-7.44
咽頭長	0.050-0.055 (0.052±0.003)	0.048-0.056 (0.052±0.004)	0.045-0.056 (0.048±0.005)	0.478-0.697	NS	NS	0.036-0.052 (0.044±0.004)	4.35-6.78
食道長	5.01-6.37 (5.57±0.47)	4.50-6.64 (5.47±0.85)	4.96-6.08 (5.58±0.43)	0.116-0.186	NS	NS	4.27-5.83 (5.07±0.45)	0.264-0.352
筋性食道最	0.492-0.570 (0.527±0.028)	0.29-0.51 (0.43±0.08)	0.55-0.65 (0.61±0.04)	0.408-0.616	<0.03	<0.001	0.403-0.619 (0.498±0.053)	11.1-22.7
腺性食道最	4.47-5.86 (5.04±0.48)	4.02-6.21 (5.05±0.89)	4.40-5.47 (4.97±0.43)	0.106-0.142	NS	NS	3.82-5.23 (4.57±0.42)	0.106-0.142
頭部乳頭*	0.122-0.138 (0.130±0.008)	0.112-0.176 (0.143±0.024)	0.134-0.171 (0.150±0.013)	5-7	NS	NS	0.083-0.142 (0.121±0.012)	5-7
神経輪*	0.249-0.315 (0.282±0.024)	0.220-0.288 (0.259±0.031)	0.266-0.322 (0.298±0.020)	5-6	NS	NS	0.233-0.288 (0.265±0.019)	5-6
排泄孔*	0.409-0.492 (0.448±0.031)	0.352-0.496 (0.432±0.065)	0.495-0.599 (0.537±0.039)	5-6	NS	<0.001	0.381-0.526 (0.433±0.037)	5-6
左交接刺長	6.28-7.72 (6.78±0.57)	14.19-20.36 (17.60±2.20)	10.60-27.86 (18.87±6.46)	5-6	NS	NS	6.48-13.27 (10.83±1.8)	5-6
右交接刺長	0.097-0.163 (0.115±0.024)	0.096-0.160 (0.132±0.024)	0.137-0.168 (0.157±0.014)	5-6	NS	NS	0.102-0.144 (0.115±0.013)	5-6
副交接刺長	0.077-0.089 (0.083±0.005)	0.072-0.104 (0.083±0.011)	0.109-0.140 (0.130±0.018)	5-6	NS	<0.05	0.083-0.114 (0.092±0.007)	5-6
総排泄孔前方乳頭数	4-5	4-5	4-5	5-6	NS	NS	—	5-6
総排泄孔後方乳頭数	5	5-6	5-6	5-6	NS	NS	—	5-6
尾長	0.282-0.321 (0.300±0.018)	0.240-0.300 (0.270±0.028)	0.172-0.336 (0.275±0.062)	0.240-0.376	NS	NS	0.282-0.321 (0.300±0.018)	0.240-0.376

(1) 雄虫

(2) 雌虫

\* 頭端からの距離。

† 尾端からの距離。

11月)に牧野に出現し、中間宿主体内での感染幼虫への発育に4週間、終宿主体内でのプレパテントピリオドが約2ヶ月であることから、感染率の季節変動が説明できると鈴木らは考察している。年齢別感染率は、感染牛は5歳齢以降に集中し、5-10%であった。

佐藤ら<sup>90)</sup>は、2009年2-3月に国内27道県から大阪府下の屠畜場に集まった和牛もしくはホルスタインとのF1牛(3歳齢以下)638頭の食道を調べ、関東-九州の12県38頭で寄生を確認している(Fig. 8)。単数寄生が17頭、2隻寄生が5例で、寄生状況は典型的な過分散であった。なお、最高寄生数は109隻(雄虫51隻、雌虫58隻)であった。工藤ら<sup>91)</sup>、鈴木ら<sup>92)</sup>が指摘しているように、ウシでの美麗食道虫感染には年齢集積性があり、3歳齢以下での寄生率は低い。このことを考慮すると、北海道から九州まで広く全国的にウシに美麗食道虫感染があることが示唆された。

## 2) シカ

YokohataとSuzuki<sup>112)</sup>は、1992年2-3月に兵庫県中部(現在の朝来市;当時の朝来町、和田山町、山東町)の3箇所捕獲されたホンシュウジカ(*Cervus nippon nippon*)から美麗食道虫を検出し、捕獲地域により感染率が違う点に注目している。1つの可能性として、牧畜との関係を示唆した。佐藤ら<sup>90)</sup>は、同じく兵庫県下の淡路島(20頭)、宍粟市(3頭)、朝来市(4頭)で2008年3月に捕獲されたホンシュウジカを調べ、淡路島と宍粟市では100%の感染率であり、一方、朝来市では感染が見られなかったと報告した(Fig. 8)。宍粟市と朝来市での捕獲頭数が少ないが、これらの地域からの個体を調べたYokohataとSuzuki<sup>112)</sup>と合致する所見であり、また、淡路島は有数の酪農地域として知られることを考えると、一見、両宿主での感染には因果関係がありそうに思われる。高知県香美市で2009年2月に捕獲されたホンシュウジカ12頭では2頭から美麗食道虫が検出され、和歌山県田辺市周辺で捕獲されたホンシュウジカでは10頭余を調べて感染例が検出されていない<sup>90)</sup>。

Kitamuraら<sup>92)</sup>は、足寄管内で1991年3月に捕獲された35頭のエゾシカ(*Cervus nippon yezoensis*)の胸腔内食道を調べ、2頭(5.7%)で美麗食道虫を検出した。検出数は2頭とも1隻で、いずれも雌虫であった。この結果だけでは、エゾシカでの美麗食道虫寄生が偶発感染の可能性が残る。今後、北海道を含めた国内各地で調査が行われることで、なぜシカでの感染が地域性をもつのか明らかになることを期待したい。

## 3) ニホンザル (*Macaca fuscata*)

Uniらは、鹿児島県の1頭のホンダザル(*Macaca fuscata fuscata*)の舌、咽頭、食道から7隻の雄虫、2隻の雌虫を得て、美麗食道虫と同定した<sup>102)</sup>。これを

受け、彼らは、1961-1991年の間に日本モンキーセンター(犬山市)に搬入された国内22産地の110頭のホンダザルと71頭のヤクザル(*M. f. yakui*)のホルマリン固定標本(舌、咽頭、食道、気管)を調べ、5頭のホンダザルと13頭のヤクザルから*Gongylonema*属食道虫を検出した<sup>103)</sup>。ホンダザル5頭とヤクザル12頭に美麗食道虫の感染があり、更に、ヤクザル2頭に*G. macrogubernaculum*の感染も確認された(うち1頭は美麗食道虫との混合感染)。Uniら<sup>103)</sup>は、センター内で出生、成長した2頭のヤクザルに、それぞれ美麗食道虫と*G. macrogubernaculum*の感染があったことから、センター内でこれら2種の生活環が維持されていることを認めているが、一方で、ヤクザルでの感染が確認されたことから屋久島が*G. macrogubernaculum*の自然分布地である可能性を示唆している。*G. macrogubernaculum*はモスクワ動物園で飼育されていたアカゲザル(*Macaca mulatta*)、オマキザル(*Cebus hypoleucus*)、タラポアン(*Miopithecus talapoin*)から種記載された種であり<sup>61)</sup>、自然分布地が知られていない。Craigら<sup>20)</sup>は、1989-1995年に米国のバルチモア動物園で飼われ、食道炎、咽頭炎、口内炎、舌炎を呈し、臨床的には呼吸困難、衰弱、消瘦に陥ったウィントンキリス(*Funisciurus substriatus*)15頭とアカアシアラゲジリス(*Xerus erythropus*)20頭を解剖し、13頭に*G. macrogubernaculum*の寄生を確認した。これらのリス類はサル飼育舎で飼われており、少なくとも、3頭のシシオザル(*Macaca silenus*)、1頭のバツティコファークエノン(*Cercopithecus petaurista buettikoferi*)、1頭のセマダラタマリン(*Saguinus fuscicollis*)が食道虫症と診断された診療記録があった。そのうち、ホルマリン保存標本が残っていたシシオザル1頭から*G. macrogubernaculum*が確認された<sup>20)</sup>。Uniら<sup>103)</sup>を含め、*G. macrogubernaculum*に関するすべての報告が動物園動物からの記録である。また、マカク属サルには、Lichtenfels<sup>60)</sup>が*G. microgubernaculum*の寄生を考慮する必要性を提言していることを上述した。

このような状況から、ニホンザル寄生種の検討は今後も慎重に進められるべき課題といえる。

## 4) 動物園リスザル

北九州の某動物園内においてオープンスペース方式で維持されている100頭規模のポリビアリスザル(*Saimiri boliviensis*)のコロニーにおいて、その斃死個体の舌粘膜に線虫断面が確認された。このことを受け、2003年および2004年の2月に美麗食道虫の感染調査が実施された<sup>92)</sup>。この調査では、プラスチック製スパテールで舌粘膜を擦過し、この擦過材料中の虫卵検出を行っている。1981年以来自然繁殖で維持されているリスザルコロニーでの美麗食道虫の高率な感染(25.5%=27/106)が明らかになった。導入母群が持ち込んだ可能性とともに、導入後の園内他種動物から

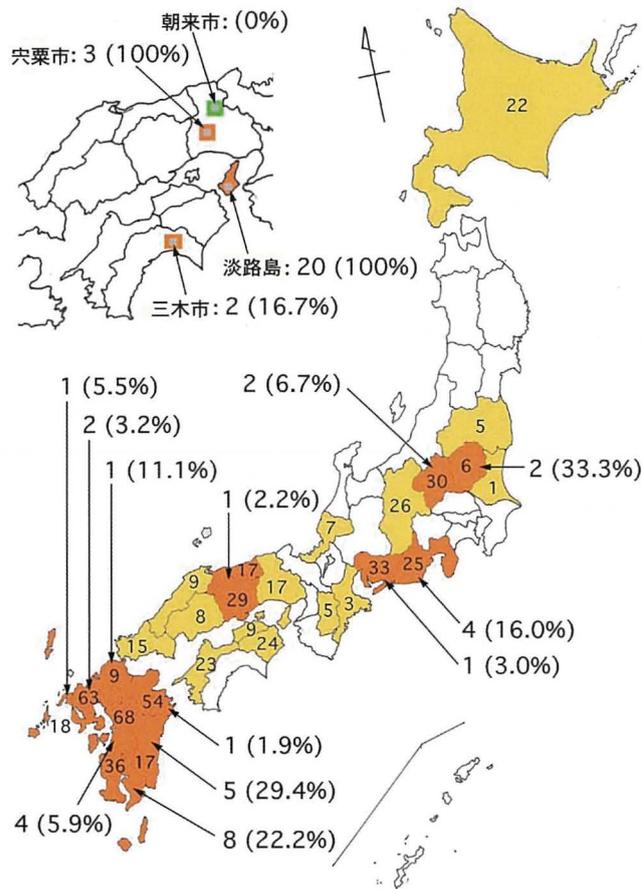


Fig. 8 美麗食道虫のウシ(本体図)およびシカ(左上挿入図)での検出状況<sup>89)</sup>。着色した県で生産されたウシを検査し、橙色で示した県で新たに寄生を確認した。県別に示した数字は検査頭数、矢印と結んだ数字で感染確認頭数(検出率)を示す。ここでは、生産地が特定できた結果のみを示す。

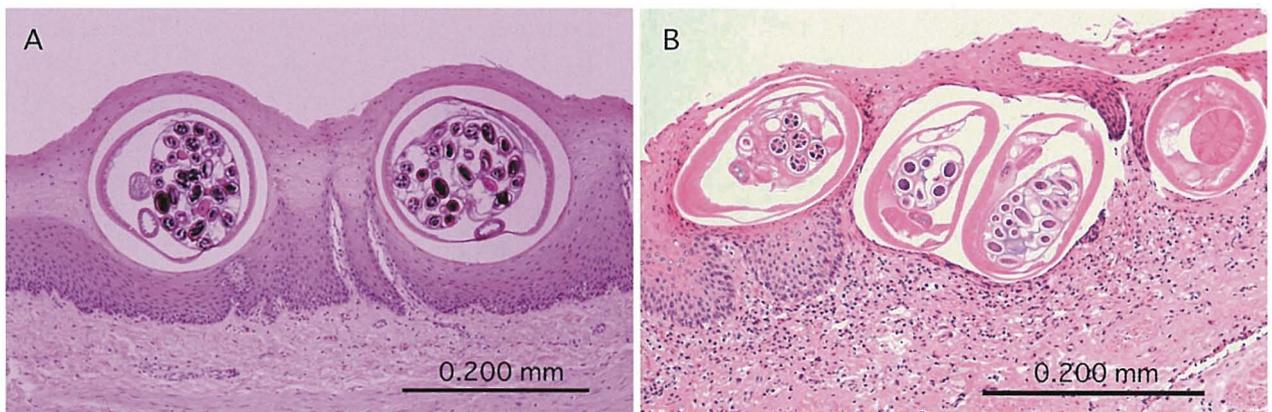


Fig. 9 美麗食道虫感染のある食道粘膜組織像。(A) 国産ウシ。(B) 淡路島産シカ。ウシでは重層扁平上皮内にあり、固有層への炎症細胞浸潤を欠いている。一方、シカでは、基底膜を破って虫体が固有層と直接的に接し、固有層への炎症細胞浸潤(形質細胞など単核細胞が主体)が顕著である。両例ともに雌虫断面がみられている。

の獲得の可能性がある。舌粘膜擦過による虫卵検出法は、麻酔下で行う点で制限があるが、口腔内感染が頻出するサル類での検査法としてきわめて有効である。舌上皮の擦過は、棘細胞層レベルに達するイメージで強く行うのがコツであり、実施者により検出率が変動する点に留意しなければならない。この動物園での2008年と2009年の調査では、陽性率は14.2% (16/113) もしくは12.5% (12/96) であった<sup>90)</sup>。同様の調査は、直線距離で90km以上離れた他の動物園のコモンリスザル (*Saimiri sciureus*) コロニーでも実施され、2008年に45.7% (21/46)、翌年に46.0% (23/50) と高い感染率が確認されている<sup>90)</sup>。

動物園間の動物交換や譲渡によって、美麗食道虫感染が見られなかったマーモセットコロニーに新たに感染が導入された海外事例が知られている<sup>10)</sup>。口腔内寄生が頻発するサル類では、食道を主たる寄生部位とする他種動物での感染とは異なり、寄生性の口内炎もしくは自傷性の口内炎を引き起こしやすく、*Pasteurella multocida*による敗血症死の原因となる可能性も指摘されている<sup>32)</sup>。オープンスペース飼育下では、食糞性甲虫やゴキブリといった中間宿主の排除は不可能であることから、プレパレントピリオド約60日を考慮した予防的投薬も考慮されるべき点である<sup>90)</sup>。

新世界ザル原産地での感染状況は不明である。ブラジルのコモンリスザルから記載された*G. saimirisi Artigas*, 1933と美麗食道虫との異同を含め、新世界ザルでの食道虫寄生については今後解明されるべき課題が残っている。

#### 5) ヒト (*Homo sapiens*)

1996年8月に左側下唇に掻痒感を感じた東京都下在住の34歳男性が近医を受診した事例が国内初の人体例として報告されている<sup>43)</sup>。口内炎治療薬を処方され、口内炎は治癒と再発を繰り返したが、同年12月に近医を受診した折りに口唇の潰瘍部から飛び出した糸状物が、専門家により美麗食道虫の未成熟雌虫と同定された。その後、九州在住者で美麗食道虫感染が2症例報告されている<sup>44, 108)</sup>。25歳女性患者では雌虫2隻の寄生があり、口唇や歯肉に違和感を自覚して2ヶ月後に1隻を自己の爪にて摘出して大学病院を受診、その後2年半を経過して再度1隻を自家採取している<sup>108)</sup>。一方、心窩部痛と心窩部灼熱感を訴えた73歳男性患者では、上部消化管内視鏡検査で食道・胃接合部に近い食道粘膜内にジグザク走行する虫体が検出された。生検鉗子にて摘出後、患者の症状は改善しており、臨床症状の原因となった可能性もある<sup>44)</sup>。

#### 6) その他

Satoら<sup>91)</sup>は、国内外来種として屋久島で自然繁殖するホンダタヌキの寄生虫検査を進める中で、その食道粘膜上に多数の線虫幼虫を検出した。形態学的に美麗食道虫3期幼虫と酷似していた。屋久島ではヤクザル、ヤクシカと美麗食道虫の終宿主が生息することから、中間宿主も高い感染率であろう。そのような環境を反映した偽寄生の一種と理解されるべきだろう。

#### 7) 中間宿主

工藤ら<sup>50)</sup>は、1987年7月～1988年8月にかけて青森県六ヶ所村と十和田市の牧場で食糞性甲虫16,422匹(5属13種)を収集した。美麗食道虫3期幼虫(感染幼虫)は、マクソコガネ (*Aphodius rectus*)、ヨツボシマグソコガネ (*A. sordidus*)、オオフタホシマグソコガネ (*A. elegans*)、オオマグソコガネ (*A. haroldianus*)、フチケマグソコガネ (*A. urostigma*)、ウスイロマグソコガネ (*A. sublimbatus*)、ツノコガネ (*Liatongus phanaeoides*)、マエカドコエンマコガネ (*Caccobius jessoensis*)、シナノエンマコガネ (*Onthophagus bivertex minokuchianus*)、ダイコクコガネ (*Copris ochus*)、ゴホンダイコクコガネ (*C. acutidens*) から検出され、特にダイコクコガネ(感染率48.2%; 平均感染数3.79隻)とマクソコガネ(感染率26.5%; 平均感染数0.53隻)が中間宿主として注目された<sup>50)</sup>。食糞性甲虫としては後者マクソコガネがより一般的であることから、最も重要な中間宿主といえる。これら甲虫での感染の季節性であるが、10月以降に感染率が上がり翌年の春にピークに達した。また、感染した甲虫を水に落とすと、その4日目以降ほぼ2週間、最長34日目まで、甲虫から遊離した幼虫が水中にて生存していた<sup>50)</sup>。このことは、中間宿主の直接的な経口摂取だけでなく、水に遊離した幼虫の飲水による経口感染が疫学的に考慮されるべきことを指摘している<sup>15, 50)</sup>。なお、1,630匹を調べたコマグソコガネ (*A. pusillus*)、326匹を調べたカドマルエンマコガネ (*Onthophagus lenzii*) には美麗食道虫の感染は確認できていない。中間宿主での美麗食道虫幼虫は、甲虫の腹部体腔内壁あるいはマルピーギ管に付着して宿主組織由来の膜で被囊している。Alicataは1935年の報告<sup>2)</sup>で、ゴキブリ (*Blatella germanica*) を用いて中間宿主での発育(1期～3期幼虫)を詳細に観察している。2回目の脱皮を経て3期幼虫になるのは実験感染後29～32日目、その後被囊幼虫として感染機会を伺っていることが明らかになっている<sup>2, 60)</sup>。

### 4. 家畜と野生動物の美麗食道虫共有はあるのか?

反芻動物を宿主とする寄生虫であっても、寄生虫種

によりその宿主特異性はもちろん異なっている。ウシ、

Table 3 偶蹄類上部消化管の重層扁平上皮内寄生の主要なGongylonema種の比較 (計測値はmmで表示)\*

種	<i>G. pulchrum</i> Molin, 1857	<i>G. verrucosum</i> (Giles, 1892)	<i>G. monnigi</i> Baylis, 1926
終宿主	各種偶蹄類、奇蹄類、クマ、サル、ヒト	各種偶蹄類	ヒツジ
寄生部位	上部消化管壁	第1-3胃壁	第一胃壁
地理的分布	世界的	インド、アフリカ、北米	アフリカ
参考文献	Baylis <sup>9)</sup>	Skrijabin <sup>94)</sup>	Skrijabin <sup>94)</sup>
(1) 雄虫			
体長	12—62	32—41	39—44
最大体幅	0.14—0.36	0.28—0.30	0.21—0.26
頸翼	両側	左側のみ	左側のみ
頭部疣状隆起	全周	左側	左側
食道長	3.0—7.0	6.5—8.5	6.5—7.5
筋性食道長	0.40—0.78	0.46—0.60	0.46—0.52
頭端-神経輪	0.29—0.35	0.25—0.30	—
頭端-排泄孔	0.30—0.65	0.41—0.60	0.46—0.49
尾長	0.22—0.35	0.28—0.38	0.35
咽頭長	0.040—0.075	0.04	—
左交接刺長	4.0—23.0	9.5—10.5	11.0—15.7
右交接刺長	0.084—0.180	0.26—0.32	0.213—0.250
副交接刺長	0.085—0.120	0.13—0.16	0.11—0.13
(2) 雌虫			
体長	37—145	78—80	102—113
最大体幅	0.19—0.53	0.44—0.45	0.43—0.45
食道長	6.0—9.0	8.1—10.0	—
筋性食道長	0.48—0.95	—	—
頭端-神経輪	0.25—0.40	0.23—0.35	—
頭端-排泄孔	0.46—0.90	0.57	—
尾長	0.185—0.38	0.23—0.30	0.20—0.30
咽頭長	0.040—0.075	—	—
陰門-尾端	1.95—7.0	2.1—2.6	4—6
虫卵	0.050—0.070	0.055	0.060—0.063
	×0.025—0.037	×0.031—0.032	×0.035—0.037

\* □で囲った4つの形態学的特徴は、類種鑑別の上で重要と考えられる。頸翼と頭部疣状隆起については雌虫も同様だが、本表では省略している。

ヒツジ、ヤギといった家畜でさえ、それぞれに固有の寄生虫種があり、シカにはシカ固有の寄生虫種があることを知っている。しかし、動物種を越えて広い宿主域をもつ寄生虫種もいる。美麗食道虫の場合には、前述の交叉感染実験を踏まえ、動物種を越えて寄生虫の共有があると基本的には考えられている。この点を、生息自然環境の共有がある動物間で、その感染の共有状況という視点から報告を拾ってみたい。

Prestowoodら<sup>84)</sup>は、16—17世紀に起源する野生化ブタの分布地、米国ジョージア州の沖合いOssabaw島で、オジロジカ (*Odocoileus virginianus*)、野生ブタ、野生ウシに寄生する蠕虫を調べ、39種を検出した。ブタのもつ寄生虫のうち、他2種と共通していたのは美麗食道虫1種だけであった。また、米国アパラチア山脈南部の草原を共有するヒツジとオジロジカについても、その内部寄生虫相を比較している<sup>85)</sup>。検出された総計30種の寄生虫のうち、シカからは11種、ヒツジからは22種が記録され、次の3種の消化管寄生線虫が共通であった。すなわち、山羊腸結節虫 (*Oesophagostomum venulosum*)、点状毛様線虫 (*Cooperia punctata*)、美麗食道虫である。但し、両方の宿主で同様に高い感染

率がみられたわけではなく、シカをいずれかの寄生虫の保虫宿主とすることは結論できなかった。McKenzieとDavidson<sup>87)</sup>は、ハワイ諸島のMolokai島で同所分布するアクシスジカ (*Cervus axis*)、野生化ブタ、放牧ウシ、各10頭について寄生虫検査を実施し、24種 (糸虫2種、線虫22種) の蠕虫を検出した。アクシスジカとウシの間では、ウシ毛細線虫 (*Aonchotheca bovis*)、点状毛様線虫、捻転胃虫 (*Haemonchus contortus*)、*Trichostrongylus axei*が共通、アクシスジカと野生ブタの間では美麗食道虫のみが共通で、ウシと野生ブタの間に共有される寄生虫はなかったと報告している。アクシスジカは1869年に8頭が移入され、その後は自然繁殖しており、野生ブタは2世紀以降の数回の移入に起源がある。シカでの美麗食道虫感染が60% (平均寄生数78隻、最高寄生数143隻) に対して、野生ブタでは100%の感染率 (平均寄生数7隻、最高寄生数16隻) であった。彼らは、8頭から始まったアクシスジカは固有寄生虫相を失い、現存の寄生虫相は、共棲する他種動物に依存していると考察している。美麗食道虫がシカと野生ブタで高率な感染であった環境で、ウシでは感染が見られなかった点は興味深い。

米国ジョージア州の沖合いCumberland島で野生化したブタは、1970年代後半に少なくとも1,200頭が駆除され、1980-1986年にはさらに250-350頭が駆除された歴史がある。Penceら<sup>82)</sup>は、1984年10月-1986年6月に駆除された野生ブタ48頭を調べ、美麗食道虫を含めた9種の蠕虫を検出した。以前に行われた寄生虫調査結果<sup>96)</sup>と比較して、直接感染(土壌媒介線虫など)する寄生虫が少ないことを、動物駆除による生息密度の低下によると説明し、一方、ミミズや食糞性甲虫が中間宿主もしくは待機宿主となるブタ腎虫(*Stephanurus dentatus*)、ブタ肺虫など(*Metastrongylus elongates*, *M. pudendotectus*)、美麗食道虫は高い感染率であったとしている。美麗食道虫の感染率は77%(37/48)で1-29隻(平均7.4隻)の寄生であった<sup>82)</sup>。美麗食道虫については、他種動物が保虫宿主となっていることが、高い感染率を維持できている理由と考察している。

*G. verrucosum* (Giles, 1892) は、インド、アフリカ、北米のウシ、ヒツジ、ヤギ、ゼブ、オジロジカから報告のある種で、頸翼と頸部乳頭が左側のみであり、右

交接刺長と副交接刺長がより大きいことなどが美麗食道虫と形態学的に違い、また、寄生部位が第一胃、第二胃、時に第三胃である点も異なっている<sup>9)</sup>(Table 3)。合衆国南東部の13州で788頭のオジロジカを調べたPrestwoodら<sup>80)</sup>は、美麗食道虫を457頭(57.9%)から、*G. verrucosum*を131頭(16.6%)から検出し、後者は前者との同時感染が常にみられるとした。すなわち、*G. verrucosum*の単独感染はなかった。中間宿主、すなわち食糞性甲虫の分布する地域では美麗食道虫感染があまりにも一般的であるから、このような感染状況となっていると解釈される。

以上の報告の多くは、美麗食道虫の自然界での伝播が動物種を越えて起こっていることを一見示唆しているかのようである。自然界での感染状況から、美麗食道虫の伝播や特定の動物種の感染感受性について結論することは困難である。これらの調査に、後述する遺伝子解析を組み込むことが動物間の伝播動態を把握する上で有効であり、現在こそ挑戦できる研究テーマである。

## 5. その他動物での感染報告

美麗食道虫の終宿主として、ヒツジ、ヤギ、ウシ、ラクダ、シカ、スイギュウ、シマウマ、ブタ、イノシシ、ウマ、ロバ、クマ、サル、ヒト、実験動物としてラット、モルモット、ウサギなどが知られる<sup>2, 9)</sup>。これらの動物での感染について、以下に若干補足しておきたい。

### 1) クマ

美麗食道虫が当初、ヨーロッパヒグマから報告されていたことは前述した通りである<sup>31, 89)</sup>。アメリカクロクマ(*Ursus americanus*)での感染報告について、以下に紹介しておく。

Chandler<sup>19)</sup>は、1頭の削瘦衰弱したペンシルバニア州産アメリカクロクマ1頭の舌を調べる機会を得て、多数の虫体を検出し、美麗食道虫と同定した。クマでの寄生は稀であると認識し、また、寄生部位が舌であることから、偶発感染と彼は考えた。しかしながら、その後の報告で、アメリカクロクマでは高い感染率であることが明らかになっている。すなわち、Crumら<sup>20)</sup>は米国南東部の6州の50頭を調べ、27頭(54.0%)に平均4(1-25)隻の美麗食道虫の寄生を確認した。舌とともに食道を調べた個体では、食道での寄生数が優勢であったとしている。また、Kirkpatrickら<sup>51)</sup>は米国ペンシルバニア州で1982-1983年に捕獲された302頭中100頭(33.1%)の舌に肉眼的に美麗食道虫を確認している。平均寄生数は5.9隻(1-55隻)であった。クマでの雄虫の平均体長は29.1(23-37; n=10)mmで、雌虫の平均体長は58.7(40-75; n=10)mmと

発育は必ずしもよくない。Fosterら<sup>38)</sup>は、フロリダ州で1998-2003年の間に捕獲された12ヶ月齢以下のアメリカクロクマ17頭を調べ2頭からそれぞれ1隻と87隻の虫体を回収した。

ヨーロッパヒグマやアメリカクロクマでの感染報告から考え、他種のクマでの感染状況も興味深い点であるが、これまでのところ、まったく調べられていない。

### 2) ブタ、イノシシ (*Sus scrofa*)

美麗食道虫の種記載がヨーロッパイノシシであったことは前述の通りである<sup>71)</sup>。その後、アメリカ大陸のブタからChapin<sup>20, 21)</sup>が*G. ransomi*として美麗食道虫感染を1922年に報告した。ZinterとMigaki<sup>113)</sup>は、1,518頭の米国産ブタの舌を調べ、90頭(5.9%)に美麗食道虫の寄生があったこと、産地によりまったく感染が確認できないところもあれば、15.5%(34/220)や21.0%(28/133)といった高い感染率の産地もあったことを報告している。

米国テキサス州アランサス地域では1800年代末からブタの野生化が起こり、1930年には11頭の外来イノシシが移入されて交配が進んだ。1973年10月から1974年2月にかけて捕獲した10頭について検査すると、舌(6/9)および食道(1/10)に美麗食道虫が確認された<sup>23)</sup>。Smithら<sup>96)</sup>は、1979年1月-1980年11月に捕獲した米国南東部11州の野生化ブタ100頭を調べ、57頭に美麗食道虫を検出している。本土から離れた島での野生化ブタでの感染調査については、他種動物との寄生虫共有を論じた際に述べた通りである<sup>82)</sup>。

その他の地域からのブタもしくはイノシシからの感染例の報告はほとんどない。EslamiとFarsad-Hamdi<sup>35)</sup>は、イランの北部、北東部、南西部で捕獲された57頭のイノシシを調べ、35%の感染率(1-14隻、平均7隻)で美麗食道虫感染があったと報告している。イランからは、人体例の報告<sup>69)</sup>、イノシシでの感染状況だけでなく、ヒツジやウシでの感染状況報告<sup>4, 34, 36)</sup>、ラクダでの感染状況<sup>68)</sup>、ロバでの感染事例<sup>71)</sup>、中間宿主調査<sup>72)</sup>と、情報が中東地域では突出して多い。ウシでの感染状況は、1970年代にテヘランの屠畜場で555頭のウシを調べ、49.7%に美麗食道虫が検出されている<sup>4)</sup>。この際の寄生数は最高48隻で、1頭あたりの平均寄生数は2.7隻であった。

### 3) 齧歯類からの報告

米国バージニア州で1967-1970年に調べられた168頭中4頭のトウブハイイロリス (*Sciurus carolinensis*) に1-6隻の美麗食道虫寄生が報告されている<sup>80)</sup>。更に、同州からはビーバー (*Castor Canadensis*) 1頭からも雄虫5隻、雌虫4隻の偶発感染が報告されている<sup>70)</sup>。両報告とも、齧歯類での珍しい感染症例であることから詳しい計測値の記述がある。

種名は不明ながら、Duncanら<sup>32)</sup>は、新世界ザルを中心に12頭のサル類で口腔内食道虫症が見られた施設で、チビオスングリス (*Sundasciurus lowii*)、フロリダウッドラット (*Neotoma floridana*)、ハントゲネズミ (*Proechimys semispinosus*)、ルイジアナハタネズミ (*Microtus ochrogaster*)、ハツカネズミ (*Mus musculus*) での *Gongylonema* 属食道虫の舌寄生を確認した。

### 4) その他

Goldberg<sup>41)</sup>は、米国メリーランド州のシマスカンク (*Mephitis mephitis*) での感染例を報告した。テキサス州でも、シマスカンク23頭中2頭、テキサスブタバナスカンク (*Conepatus leuconotus*) 28頭中1頭の食道に1隻ずつの食道虫感染が報告されている<sup>78)</sup>。

Chakraborty<sup>18)</sup>は、インドのアッサム州立動物園で1985年から1989年に死亡した214頭の草食動物のうち11頭に美麗食道虫感染があったと報告した。それらは、アクシスジカ (*Cervus axis*) 2頭、サンバー (*Cervus unicolor*) 3頭、インドマメジカ (*Tragulus meminna*) 1頭、ニルガイ (*Boselaphus tragocamelus*) 2頭、スマトラカモシカ (*Capricornis sumatraensis*) 2頭、キリン (*Giraffa camelopardalis*) 1頭である。

## 6. 世界からの人体感染症例の発生報告

Harukiら<sup>40)</sup>による既報告一覧とその後の報告<sup>44, 70, 101, 108)</sup>をまとめると、1850年以降の人体症例の報告数は少なくとも51例を数える。国別では、合衆国(13例)、旧ソ連(6例)、中国(6例)、ブルガリア(4例)、イタリア(3例)、日本(3例)、ドイツ(3例)、モロッコ(2例)、モルドバ(2例)、ウクライナ(1例)、ニュージーランド(1例)、スリランカ(1例)、ジョージア(1例)、ウズベキスタン(1例)、旧チェコスロバキア(1例)、ハンガリー(1例)、スペイン(1例)、イラン(1例)となっている。患者は思春期から壮年期で、女性が多い傾向がある<sup>40)</sup>。また、単数寄生が多いものの、2隻以上6隻までの複数寄生例が少なくとも16症例はある。患者は外来を頻回訪れるも、その原因は不明とされ、なかには寄生虫症妄想として精神科が紹介されている例が散見される<sup>70, 101)</sup>。このような症例の1つとして、イランでの患者発生について紹介する。35歳女性が頸部と口腔内に何かか動めく感覚を訴えて近医を受診したが、寄生虫症妄想と診断され1年間が経過した。大学病院でalbendazole(400mg)を投与し、9時間後に、舌小帯に2隻(雌雄各1)の美麗食道虫が活発に粘膜内を移動するのが観察され摘出された<sup>70)</sup>。あるいは、患者自身が口腔内に異物感を感じて、手指で引き出して、医療機関に持ち込む例も散見される<sup>27, 33, 108)</sup>。38歳の米国人女性患者

は自己体験として、美麗食道虫の1日の口腔内粘膜での移動を2-3cmと語っている<sup>107)</sup>。不顕性感染が多いこと、確定診断に至らず放置される症例が多いことを考えると、報告数は実際の感染者のごく一部であろう。

Wildeら<sup>100)</sup>は、東南アジア(ラオス)で活動する日本人農業開発専門家について、食道虫感染症例として報告した。自覚症状のない不顕性感染であったが、糞便中に虫卵の排出があり、末梢血好酸球が42%であったことから、Albendazole(400mg/8時間)3連日の治療を行い、1ヶ月後には好酸球比は8%に低下、糞便中に虫卵も確認できなくなったと記している。東南アジア初症例とされたが、その後、次に述べるような事例の確認があって、食道虫症寄生ではなかったと推測されている。すなわち、タイ住民3,342名の集団便検査で9検体から食道虫卵が検出されたが、連日検査では翌日には陰性となること、検出される虫卵は美麗食道虫卵の特徴をもつが、虫卵が幼虫形成卵とは限らないことが根拠となって、食事に起因する偽寄生(他種動物に寄生する食道虫を食べ、便に虫卵を認める現象)とみなされた<sup>81)</sup>。アフリカ大陸でも、1,548検体のうち13検体に同様の糞便内虫卵を認め、偽寄生と判断された<sup>39)</sup>。

## 7. 実験終宿主を用いた体内発育の研究

Lucker<sup>62)</sup>は、反芻動物寄生種とブタ寄生種が同一種であること、反芻動物寄生種の実験宿主としてラット、モルモット、ウサギが有用であること、マウス、イヌ、ニワトリへの感染性は欠くとした。Alicata<sup>2)</sup>は、モルモットを用いて感染後の体内発育を詳細に観察した。感染後30分-1時間で、感染幼虫は胃壁もしくは食道・胃接合部に近い食道粘膜に侵入し、3日目には食道・胃接合部から3cm上方の食道粘膜から舌根部にかけて局在し、舌を含めた口腔内粘膜へと集まった。感染12日目でも3期幼虫は検出されるが、そのサイズは感染幼虫の2倍(2.8-7.8mm)に成長していた。感染9日目には3回目の脱皮が始まり、4期幼虫への発育がみられた。4期幼虫では生殖原基が出現し、感染27-31日目には雄虫で体長は11-12mm、雌虫で18-20mmに成長した。4期幼虫の前期では体表はスムーズであるが、後期になると頭側の体表に疣状隆起が見られるようになった。そして、最後(4回目)の脱皮が始まるが、感染37日目までは4期幼虫のクチクラを脱ぐことはない。成虫では、雌虫の陰門が開口し、雄虫では総排泄孔の前後に位置する乳頭が見られるようになる。感染70日目では、雄虫は体長32mm、最大体幅140 $\mu$ m、左右交接刺はそれぞれ8.5mmと121 $\mu$ mであり、雌虫は55-60mm、最大体幅235 $\mu$ mと成長し産卵が始まる。虫卵を外界環境(-6.6~37.7 $^{\circ}$ C)あるいは室内環境(22-24 $^{\circ}$ C)に4ヶ月放置しても、中間宿主への感染性が保持されることも示されている<sup>2)</sup>。Gupta<sup>43)</sup>は、3頭のウサギにウシ由来美麗食道虫3期幼虫を実験感染し、35、50、84日目での成虫の発育状況を詳細に報告し、美麗食道虫の感染実験におけるウサギの有用性を示唆している。

Kudoら<sup>37)</sup>は、牧野で採取した食糞性甲虫に寄生する美麗食道虫3期幼虫20-140隻をウサギ、Wistarラット、ddYマウス、Suffolk系ヒツジ、ネコに経口投与し、マウスとネコを除いて、感染が成立することを報告した。ウサギとヒツジでは高い感染率が見られ、また、

感染後の発育もほぼ同様であり、美麗食道虫の実験感染モデルとしてのウサギの有用性を示した。ラットでも感染19週目で3.3-25.0% (投与数は20もしくは30幼虫)であったが、発育が悪く、19週目虫体にもかかわらず子宮内虫卵はほとんどなかった。ごく短期間であれば、マウスからも虫体回収は可能である<sup>37)</sup>。感染5日目までは高い回収率が得られ、少なくとも10日目までは感染が確認されている。Kudoら<sup>38)</sup>は薬効評価のため、*in vitro*で各種駆虫薬に暴露した3期幼虫をマウスに経口投与し、24時間後に胃前庭部からの虫体回収率を比較している。この実験において、対照群では経口投与した20隻の幼虫のうち60-100%が回収されている。

Kudoら<sup>39)</sup>は、牧野で採取した食糞性甲虫に寄生する美麗食道虫3期幼虫50もしくは100隻を2-3ヶ月齢のウサギに経口投与し、感染52週までの感染を追跡した。虫体回収率は54-91% (平均67.5%)で、感染9週目には自然宿主であるウシから分離される虫体に近いサイズに発育していた。このように高い虫体回収率は、他の研究者も報告しているが<sup>38, 37)</sup>、Kudoら<sup>39)</sup>は下述のように詳細な体内移行と発育を記録している。すなわち、経口投与後2時間後には食道・胃接合部の粘膜に侵入し、その後上行して口腔(咽頭、舌、頬)粘膜で発育、11日目に4期幼虫となり、36日目に成虫となった。雄虫は7週目、雌虫は9週目に性成熟に至り、プレパレントピリオドは72-81日であった。30週以降では主として食道粘膜から検出されるようになる。工藤らは、ウサギでの実験感染後29ヶ月後にも15隻の成虫を回収しており(投与数は3期幼虫30隻)、感染期間も長いことを未発表データとして記している<sup>50)</sup>。Alicata<sup>2)</sup>によるモルモットでの実験感染でも、3期幼虫の経口投与後30分以内に食道・胃接合部に近い食道粘膜に侵入し、その後、食道を上行、3日目以内には口腔粘膜に局在するとされている。

## 8. 美麗食道虫の病害性とその治療

CebotarevとPoliscus<sup>16)</sup>は、ウクライナ地方で生産されるウシやヒツジでの美麗食道虫感染の病害性、致死例を報告している。この地域での牛での感染率は32-94%、ヒツジでは39-95%、ブタでは0-37%と報告している。Fig. 9に、国内のウシおよびシカでの美麗食道虫症食道の組織像を示す。寄生数の少ないウシでは、虫体断面は棘細胞層より上層にあり、粘膜固有層での炎症細胞応答もみられていない。一方、300隻以上の美麗食道虫寄生のあったシカでは、時に、基底細胞層をも破壊し、固有層と直に接する虫体断面もあり、

また、粘膜固有層での炎症細胞浸潤も顕著である。但し、炎症応答は形質細胞など単核細胞が主体で、顆粒球の浸潤は軽度である。Fig. 9に組織像で示したシカ症例の肉眼像をFig. 2とFig. 3に示す。家畜での美麗食道虫症は、一般には病害性が低いことから、寄生自体に対して駆虫は考えなくてよいだろう。シカでの感染については、国内でも地域によりかなりの重度感染があることから、病害性がないとは思えないが、生前観察が難しく臨床的意義を述べることができない。

さて、動物園動物、特に小型の新世界ザルでは臨床

症状を呈し、駆虫を考える価値は十分にある。口腔粘膜や舌、口唇寄生が頻発するサル類では、食道を主たる寄生部位とする他種動物での感染とは異なり、寄生性の口内炎もしくは自傷性の口内炎を引き起こしやすく、*Pasteurella multocida*による敗血症死の原因となる可能性は上述した<sup>32)</sup>。また、ゲルディマーモセット (*Callimico goeldii*)、ゴールデンライオンタマリン (*Leontopithecus rosalia*)、ワタボウシタマリン (*Saguinus oedipus*)での顔面搔痒感や流涎症が報告されている<sup>1)</sup>。

ゲルディマーモセットでのmebendazole (70mg/kg p.o.) 3連日/月や, albendazole, levamisole, flubendazoleの有効性が報告されているが<sup>32, 33, 50, 53, 64)</sup>, ivermectinにつ

いては有効性の確認がない<sup>14, 24, 32)</sup>。Kudoら<sup>50)</sup>は, thiabendazole, mebendazole, levamisole, ivermectinの美麗食道虫駆虫効果を*in vitro*暴露後のマウスへの感染性評価, ウサギでの感染4ヶ月目に投薬を行う*in vivo*効果判定を行い, levamisole (8 mg/kg, 単回経口投与) で63.2%の寄生数減少があり, mebendazole (70mg/kg, 3連日経口投与)やivermectin (0.2mg/kg, 単回皮下投与) ではその効果はかなり低いとした。thiabendazole (100mg/kg, 3連日経口投与)は駆虫効果がまったくなかったが, 回収された雌虫の子宮内虫卵の約4割に幼虫形成異常が見られたと報告している<sup>50)</sup>。

## 9. 遺伝子解析からみた美麗食道虫

### 1) 18SリボソームRNA遺伝子 (18S rDNA)

動物界あるいは寄生虫に分類される動物群を網羅するかたちで遺伝子情報が集積しつつあることから, 18S rDNAを用いた分子系統樹が現在構築され, 従来の形態系統樹にはなかった新たな視点が私たちにもたらされている<sup>12, 13, 28, 29)</sup>。Blaxterら<sup>13)</sup>は, 寄生性および自由生活性の線虫59種について分子系統樹を構築し, 動物寄生性線虫の起源が少なくとも4回, 独立的にあった可能性を客観的に示して衝撃を与えた。この際に, 動物寄生性線虫が多く集まった'clade III' (Spirurina亜目)には, 従来, 近縁性がそれほどには認識されていなかった旋尾線虫類 (Spiruromorpha下目), 蛔虫類 (Ascaridomorpha下目), 蟯虫類 (Oxyuridomorpha下目)が含まれ<sup>28)</sup>, その近縁性をより詳しく, 分類体系の下位レベルで解析する試みが現在, 精力的に取り組まれている<sup>68, 75, 76, 105)</sup>。しかし, 未だサンプリングは一部の分類群に偏り<sup>12, 63)</sup>, 十分な解析が行われるためには更に広く, 精力的に寄生虫を集める必要がある (Table 4)。

美麗食道虫が分類される *Gongylonema* 属 (*Gongylonematidae*科) と血色食道虫が分類される *Spirocerca* 属 (*Spirocercidae*科) は, 同じ *Spiruroidea* 上科に分類されていることは前述した通りである<sup>17, 28)</sup>。ところが, 実際に美麗食道虫の18S rDNA塩基配列を決定し, 分子系統樹を構築すると, 必ずしも近縁とはいえないことが私たちの研究から判明した<sup>90)</sup> (Fig. 10)。この分子系統樹解析においては, 18S rDNA塩基配列の中でも保存性のよい領域のみが解析対象となる<sup>97)</sup>。このような領域は, 18S rDNA塩基配列の二次構造図を描いた場合, そのステム構造を作る部分に相当する (Fig. 11)。分子系統樹解析では除外される, Fig. 11にグレー背景で示したループ部分 (VR1-VRI2) は高変異領域で, 「科」や「上科」, 「下目」レベルでさまざまな保存性がみられる。この領域を美麗食道虫と血色食道虫と比較しても, 両者の共通性は低く, むしろ, *Spiruromorpha*下目の他の上科とそれぞれが高い類似

性をもっている。*Gongylonematidae*科, *Spiruridae*科, *Spirocercidae*科, *Hartertiidae*科が分類される *Spiruroidea* 上科には獣医寄生虫学でも馴染みの深い線虫が多いことから, 材料確保に有利な獣医学領域研究者により, この分類群が近い将来において整理されることを期待したい。

### 2) リボソームRNA遺伝子internal transcribed spacer (ITS) 領域

rDNAの一連の遺伝子のうち, 18S, 5.8S, 28Sといったその構造に関わる塩基配列の保存性は高いが, 核遺伝子の段階でその間を繋ぎ, 最終産物リボソームRNAとは成らない部分がITS1 (18S rDNAと5.8S rDNAの間に介在)とITS2 (5.8S rDNAと28S rDNAの間に介在)である。この領域の塩基配列には, 種間や種内系統により塩基配列にしばしば変異が観察される。我々が現在までに国内から集めた美麗食道虫は, 主としてITS領域の塩基配列によりシカ型とウシ型に分かれることが判明した<sup>90)</sup> (Table 5)。動物園リスザル由来の美麗食道虫はウシ型であり, また, ウシ型には国内から集めたウシ由来の虫体だけでなく, イランの在来牛から収集した虫体も含まれていた。このことは, 国内美麗食道虫の起源や伝播を考える上で重要な意味をもっていると考えられた。しかし, 最近の寄生虫学分野での遺伝子解析においても, 核DNAだけでなく, ミトコンドリアDNA (mtDNA) の解析を行う必要性が認識されてきた<sup>3, 8, 22, 25, 100, 104)</sup>。より多角的な遺伝子解析を行うことで, 真の生物系統地理学的理解が得られることは, 他の生物と同様である<sup>7)</sup>。

### 3) mtDNAのcytochrome c oxidase遺伝子 (COI)

国内ウシやイラン産ウシに由来する美麗食道虫, 兵庫県や高知県で収集したシカに由来する美麗食道虫, ポリビアリスザルコロニーとコモニスザルコロニーをもつ国内2ヶ所の動物園で収集した美麗食道虫につ

Table 4 Spiruromorpha下目の各科毎にみた18S rDNA塩基配列登録種数の現状

上科	科	登録のある種数*
Camallanoidea Railliet and Henry, 1915	Camallanidae Railliet and Henry, 1915	4
Physalopteroidea Railliet, 1893	Physalopteridae Railliet, 1893	5
Rictularoidea Hall, 1915	Rictulariidae Hall, 1915	-
Thelazoidea Skrjabin, 1915	Thelaziidae Skrjabin, 1915	-
	Rhabdochoniidae Travassos, Artigas and Pereira, 1928	-
	Pneumospiruridae Wu and Hu, 1938	-
Spiruroidea Örley, 1885	Gongylonematoidae Hall, 1916	1
	Spiruridae Örley, 1885	-
	Spirocercidae Chitwood and Wehr, 1932	2
	Hartertiidae Quentin, 1970	-
Habronematoidea Chitwood and Wehr, 1932	Heedruridae Railliet, 1916	-
	Habronematidae Chitwood and Wehr, 1932	4
	Tetrameridae Travassos, 1914	-
	Cystidicolidae Skrjabin, 1946	1
Acuarioidea Railliet, Henry and Sisoff, 1912	Acuariidae Railliet, Henry and Sisoff, 1912	3
Filarioidea Weinland, 1858	Filariidae Weinland, 1858	-
	Onchocercidae Leiper, 1911	8
Aproctoidea Yorke and Maplestone, 1926	Aproctidae Yorke and Maplestone, 1926	-
	Desmidocercidae Cram, 1927	-
Diplotriaeidae Skrjabin, 1916	Diplotriaeidae Skrjabin, 1916	1
	Oswaldofilariidae Chabaud and Choquet, 1953	-
Dracunculoidea Stiles, 1907	Dracunculidae Stiles, 1907	3
	Philometridae Baylis and Daubney, 1926	7
	Phlyctainophoridae Roman, 1965	-
	Skrjabilianidae Schigin and Schigina, 1958	2
	Anguillicolidae Yamaguti, 1935	1
	Guyanemidae Petter, 1975	-
	Micropleuridae Baylis and Daubney, 1926	1

\* '-' は、科内のいかなる種にも塩基配列の登録が現在ないことを示す。

いて、mtDNAのCOI領域369塩基対について配列を決定した<sup>90)</sup>(Table 6)。このmtDNA解析においても、今回収集した美麗食道虫は、シカ型とウシ型に大別された。細かに見ていくと、シカ型、ウシ型両者ともに更に二分され、兵庫シカ型、高知シカ型、ウシ型タイプIとタイプIIになる。イラン産ウシや動物園リスザルに由来する美麗食道虫は一致し、国産牛がもつウシ型タイプIとは1塩基の違いである。アミノ酸レベルでいえば、これらの塩基配列の変異は同義置換の範囲内であり、わずかに高知シカ型で123アミノ酸のうち26番目がalanineからthreonineに置換していた。ヒト蛔虫とブタ蛔虫の遺伝子解析等で問題とされたrDNA解析とmtDNA解析結果の非相関性は<sup>3)</sup>、今回の美麗食道虫の遺伝子解析では見られていない。すなわち、異なる2つの遺伝子型、シカ型とウシ型において、その共通祖先段階での遺伝子プールの多様性、あるいは、その後のハイブリッド出現が現在までのところでは確認されていない。

#### 4) 美麗食道虫の国内起源と伝播

上記のように、現在国内に分布する美麗食道虫には、

少なくともシカあるいはウシといった宿主由来と合致して、異なる遺伝子型が確認できた。このことから、家畜であるウシと野生動物であるシカに、固有の遺伝子型をもつ美麗食道虫が共有されることなく感染し、現在までその生活環が維持されてきた可能性が示唆された<sup>90)</sup>。Fig. 12にまとめたように、従来、(A)で示すように、中間宿主の摂食により、生活の場を共有する動物間で美麗食道虫の伝播は起こると理解されてきたが、実際には、(B)で示すように、家畜間で維持される伝播と野生動物間で維持される伝播が独立的に存在する可能性が高い。野生動物であるシカとサルで、共通する遺伝子型をもつ美麗食道虫が伝播しているのか否か、この点は今後の確認が必要となる。

次に、国内のウシでみられる美麗食道虫に、異なる2つの遺伝子型、タイプIとタイプIIが確認され、全国的に混在するかたちで分布している事実は何を意味するのであろうか。我々は、この点を、次のように仮説を立て、今後の研究を通して検証したいと考えている。すなわち、ウシ型タイプIは、国内のウシとともにイラン産ウシから得た美麗食道虫の遺伝子型とも共通することから、世界的な分布をもつ、少なくともウ

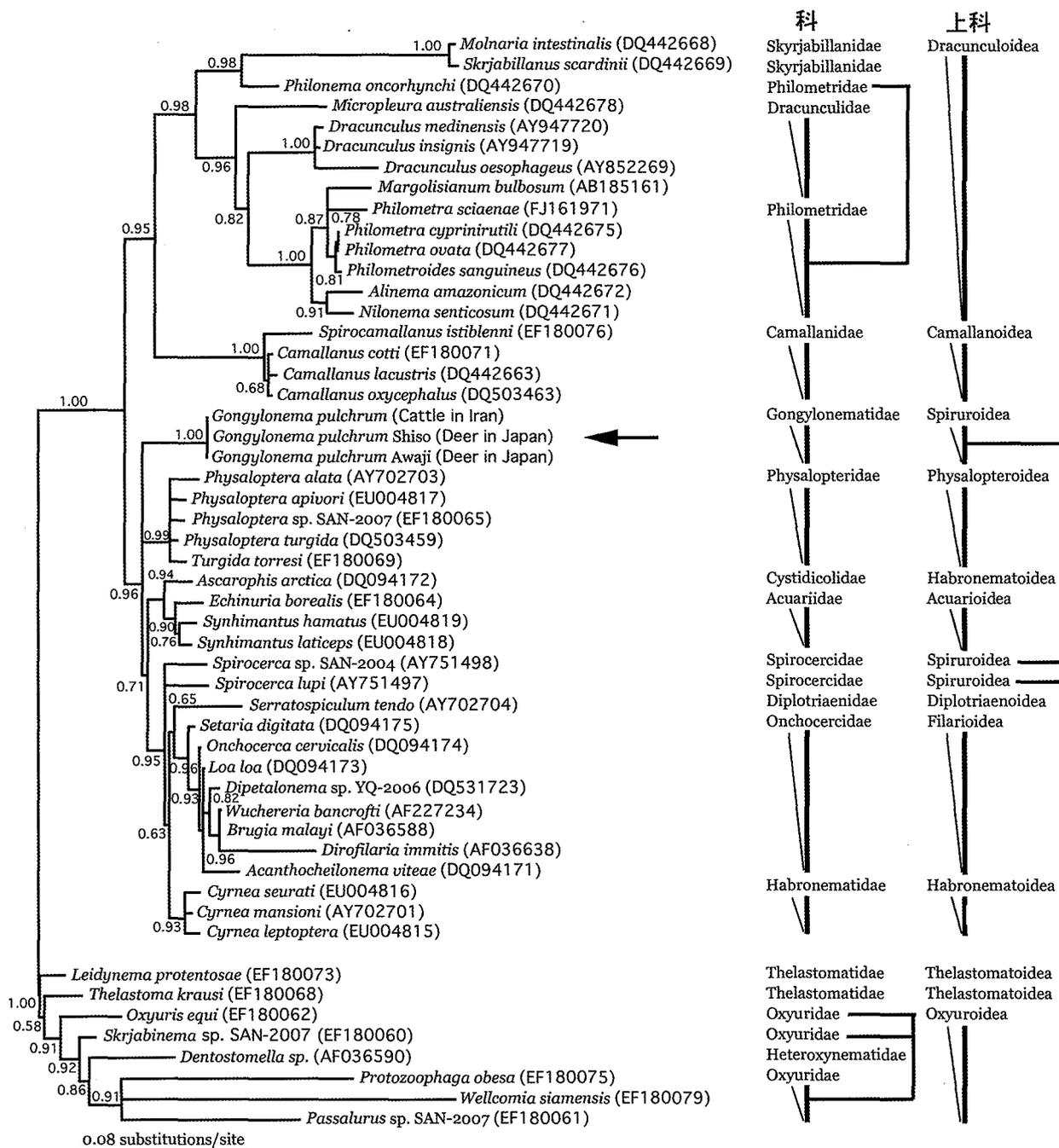


Fig. 10 18S rDNAに基づいて、ML法(Guindon & Gascuel<sup>42</sup>)によって構築した旋尾線虫類(Spiruromorpha下目)の分子系統樹を示す。蟻虫類(Oxyuridomorpha下目)を外群としている。矢印が美麗食道虫。信頼検定はaLRT(approximate likelihood-ratio test)による。

シを宿主とする美麗食道虫である。国内のウシは、役牛として、近年は肉用牛となっている和牛と、乳用牛を中心に輸入された欧米牛から構成されている。このことを考慮すると、美麗食道虫ウシ型タイプIは欧米牛とともに国内に分布を拡げたと推測され、一方のウシ型タイプIIは和牛との関わりが深いと推測される。和牛は近年の欧米牛との交配を経て今日的なかたちに確立されたのであるが、元を辿れば、稲作と共に中国北部から朝鮮半島を経由して渡来した在来牛に行き着

く<sup>65, 66, 94</sup>。朝鮮半島や中国大陸での美麗食道虫の遺伝子型確認を進めることで、この推測の妥当性が検証できるだろう。

もう一方のシカ型であるが、現在までの研究では、兵庫県と高知県からの材料検索に終わっている。この2地域のシカに如何なる違いがあるのか、ここにシカ型美麗食道虫にみられた2つのCOIタイプを説明できる鍵がある。宿主となるシカについて、国内の地理学的分布域に応じた亜種の存在は昔から指摘のあるとこ

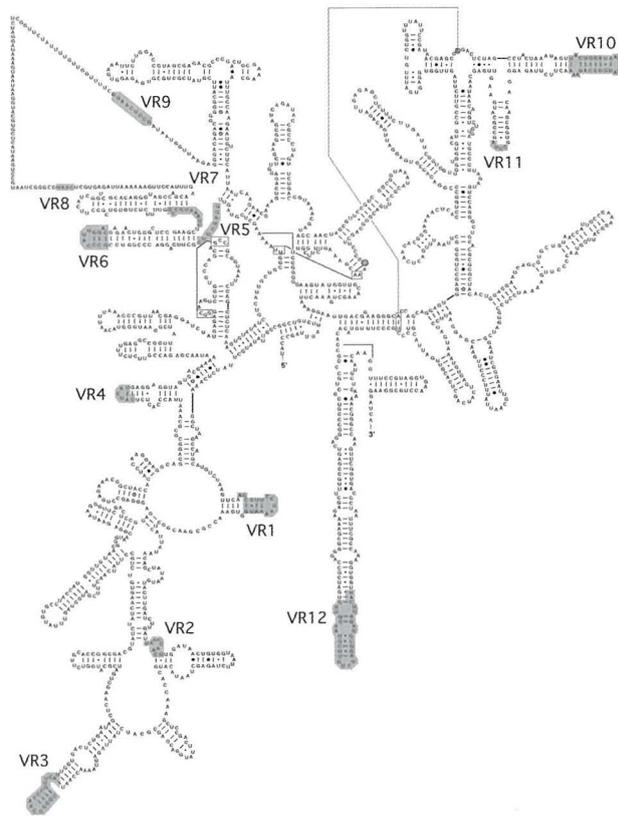


Fig. 11 美麗食道虫18S rDNAの推測2次構造図. Spirurina亜目(Spiruromorpha下目, Ascarifomorpha下目, Oxyuridomorpha下目)に属する種間で、塩基変異が高頻度にみられる領域をグレー背景で示した(VR1-VR12). これらの領域は、通常分子系統樹解析では、解析から除外されている<sup>96)</sup>.

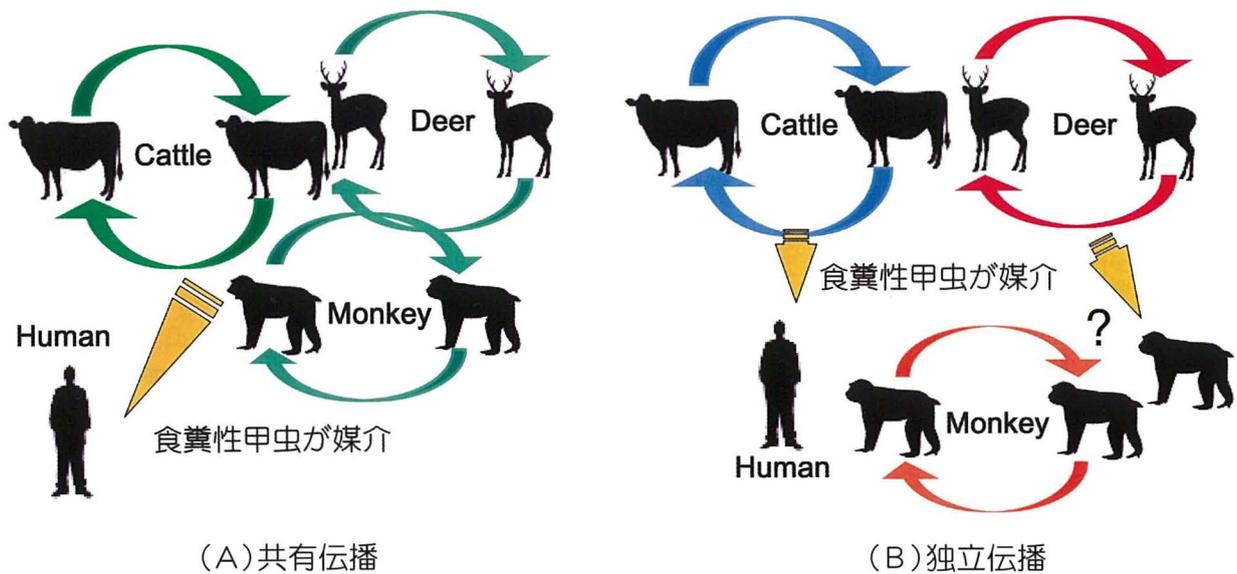


Fig. 12 美麗食道虫の伝播に関する模式図. (A) 共有伝播. 美麗食道虫は広い宿主域をもち、感染機会があれば感受性動物に感染が成立すると思われる従来の考え. (B) 独立伝播. 自然界で実際にみられる伝播では、少なくとも国内の家畜(ウシ)と野生動物(シカ)では伝播が共有されていない. サルでの伝播が他種動物とどのような関係をもつかは今後の課題である.

Table 5 美麗食道虫の宿主由来により異なる rDNAの塩基配列

宿主	採集地	DDBJ/EMBL/GenBank 登録番号				rDNA塩基配列において塩基に変化がみられた位置*				
		18S	ITS1	ITS2	28S	66-74	85	542	859	
シカ	兵庫県南あわじ市	AB495394	A	AG	(A) x 12-19 (CA) x 5 (TA) x 1 (CA) x 4	TTGCTGCTG	T	C	C	
	兵庫県赤粟市	AB495397	A	AG	(A) x 15-18 (CA) x 4-5 (TA) x 1-2 (CA) x 4	TTGCTGCTG	T	C	C	
ウシ	岡山県/鳥取県	AB513707	G	--	(A) x 14-15 (CA) x 3 (TA) x 1 (CA) x 7-9	-----	G	A	C	
		AB513711	G	--	(A) x 13-17 (CA) x 3-4 (TA) x 1 (CA) x 4-10	-----	G	A	C	
	鹿児島県	AB513719	A	--	(A) x 12-14 (CA) x 3-4 (TA) x 1 (CA) x 6-8	-----	G	A	Y	
	イラン	AB495389	A	--	(A) x 12-14 (CA) x 3 (TA) x 1 (CA) x 3-8	-----	G	A	C	
ボリアリアスガル	国内動物園	AB495401	G	W	--	(A) x 12-13 (CA) x 3 (TA) x 1 (CA) x 7-8	-----	G	A	C

\* 兵庫県南あわじ市で捕獲されたシカに由来する美麗食道虫のrDNA登録塩基配列 (DDBJ/EMBL/GenBank登録番号AB495394)を基準にして位置を示す。また、'-'はギャップを示す。

Table 6 美麗食道虫ミトコンドリアDNA COI 領域にみられる塩基置換

宿主	採集地	頻度	DDBJ/EMBL/GenBank 登録番号	mtDNA COI領域における塩基置換があった位置*
シカ			46 76 117 132 165 207 216 234 327 337 351 354	
ウシ	兵庫県	5/5	AB513724	T G T T T C G G T C G A
	高知県	1/1	AB513725	. A . . . . . . . . . T A .
動物園リスガル	イラン (タイプ I)	1/1	AB513726	C . C C . T A A . T . . .
	日本 (タイプ I)	11/17	AB513727	C . . C . T A A . T . . .
	日本 (タイプ II)	6/17	AB513728	C . C C T . A C T . . G
ボリアリアスガル				
ボリアリアスガル		1/1	AB513729	C . C C . T A A . T . . .
コモンリスガル		1/1	AB513730	C . C C . T A A . T . . .

\* 兵庫県南あわじ市で捕獲されたシカに由来する美麗食道虫のrDNA登録塩基配列 (DDBJ/EMBL/GenBank 登録番号 AB513724)を基準にして位置を示す。ドット (・) は、基準塩基配列 (兵庫県産シカ由来美麗食道虫; 最上段) と同一塩基であることを示す。

ろであるが、最近の遺伝子解析は、日本列島への渡来経路と関連させてニホンジカが北方系と南方系に分けられることを明らかにした<sup>74,77,99</sup>。その境界は、本州では山口県と広島県にあるとされている。四国では、北方系と南方系ニホンジカが混在している<sup>100</sup>。シカ由来美麗食道虫に関する遺伝子解析はまだ限られた地域

について実施した段階であり、今後の材料収集が待たれるが、兵庫シカ型と高知シカ型の美麗食道虫遺伝子型の違いは、宿主となるシカの日本列島での地理的分散過程を反映している可能性が高いと考えられる。この仮説を検証するためには、国内シカでの美麗食道虫採集地を増やすことが我々の仮説の検証に繋がる。

#### さいごに

寄生虫学でも遺伝子解析が日常的に行われ、種鑑別や伝播、感染能、病害性の推測といった応用が行えつつある。しかしながら、まだ、利用できる種と応用分野には限界がある。形態系統分類学に基づいて記載されてきた種を分子系統分類学的視点から検証する努力は緒についたばかりである。最近勃興してきた「生物系統地理学」(phylogeography)<sup>71</sup>の視点は、寄生虫学分野にも大きな影響を及ぼし、これまで実証的な理解が難しかったこと、時間をかけた知見の集積を待たないと何とも言えなかったことが、短時日のうちに一定の手がかりを得られる機会も増えつつある。美麗食道虫は決して病害性が高いわけでもなく、例えば人体症例の発生があったとしても人獣共通寄生虫症の原因として大きく注目されることはあるまい。美麗食道虫について知ることは、実は、我々、寄生虫学の専門家にとって重要な意義がある。広い宿主域をもつと考えることは、周辺動物への感染可能性を意味し、対策の必要性を唱えることに繋がる。突然の寄生虫確認を、どのような経緯の下で起こったことなのか、その可能性を探り、社会的な意義を考えなくてはならない。もっと根元的には、寄生虫の地理的分布や伝播の機微に触れたいと思う興味である。寄生虫の分子分類学的手法を交えた同定技術は、今後、益々進展し、伝播の複雑さを明らかにするだろう。寄生虫学はまだまだ成育過程の学問であり、過去に記載された種の整理と新たな種の提唱、地理的な分布・分散の確認さえもが現在まさに進行している。応用科学としての獣医学にあって、時に、太古の宿主動物の種分化や地球規模での地理学的分散を知り、多岐に亘る分類群に実際には分散する「寄生虫」<sup>90</sup>という生物の進化を考えることもできる分野である。人と動物の関わり方の歴史を学び、時には古書を探って種の記載を見つけだして、先人の鋭い目に打ちのめされたり、そうでもなかったり、さまざまな出逢いがある。明日の寄生虫学は、地球の種の多様性を称え、ダイナミックな伝播と宿主との相互関係を語るだろう。好奇心に満ちた若いエネルギーの地道な標本収集と解析があってこそ実現するが、果たして、寄生虫学の明日はいつ来るのだろうか。収集した寄生虫に「美麗」と名付けたR. Molinの感動は、まだまだ引き継がれるべきだろう。

#### 謝 辞

我々の美麗食道虫に関する研究は、多数の協力者を得て実施できている。宇根有美、金城芳典、北川 梢、齋田栄里奈、佐々木基樹、鈴木和男、説田 景、高田真理子、前田 健、西田勝利、西田和正、長谷川英男、藤田志歩、古岡秀文、横山真弓、Ali Halajian (順不同、敬称略)の諸氏には貴重な材料や情報のご提供と討議を通して、研究の進展を支えていただいている。この機会に厚くお礼を申し上げたい。美麗食道虫研究を積み上げられている同門先輩の工藤上博士(北里大学)、人体症例についてご教示いただいた原樹博士(久留米大学)、走査電子顕微鏡観察を助けていただいた田中秀平博士(山口大学)にも大変お世話になった。また、このような発表機会をいただいた(社)山口県獣医師会柴田 浩会長ならびに山口獣医学雑誌山縣 宏編集長にも深謝申し上げる。この研究の一部は、財団法人森永奉仕会の平成19年度総合研究奨励金、ならびに日本学術振興会科学研究補助金(19580355, 20570090, 22580349)の助成を受けた。

#### 参考文献

- 1) Adkesson, M. J., Langan, J. N. and Paul, A.: Evaluation of control and treatment of *Gongylonema* spp. infections in callitrichids. *J. Zoo Wildl. Med.*, 38: 27~31. 2007.
- 2) Alicata, J. E.: Early developmental stages of nematodes occurring in swine. *US Depart. Agr. Tech. Bull.* 489: 1~96. 1935.
- 3) Anderson, T. J. C.: The dangers of using single locus markers in parasite epidemiology: *Ascaris* as a case study. *Trends Parasitol.*, 17: 183~188. 2001.
- 4) Anwar, M., Rak, H. and Gyorkos, T. W.: The incidence of *Gongylonema pulchrum* from cattle in Tehran, Iran.

- Vet. Parasitol.*, 5: 271~274. 1979.
- 5) Asakawa, M., Tomikura, T., Motokawa, M. and Harada, M.: The first report of parasitic nematodes of *Apodemus* spp. (Muridae: Rodentia) collected on Ohsumi Islands, Kaogoshima Pref., Japan. *Bull. Biogeogr. Soc. Japan*, 53: 29~33. 1996.
  - 6) Ashour, A. A. and Lewis, J. W.: *Gongylonema aegypti* n. sp. (Nematoda: Thelaziidae) from Egyptian rodents. *Syst. Parasitol.*, 8: 199~206. 1986.
  - 7) Avise, J. C. 著、西田睦・武藤文人監訳: 生物系統地理学——種の進化を探る(原題: Phylogeography; the history and formation of species. Harvard College. 2000). 東京大学出版会. 2008.
  - 8) Badaraco, J. L., Ayala, F. J., Bart, J.-M., Gottstein, B. and Haag, K. L.: Using mitochondrial and nuclear markers to evaluate the degree of genetic cohesion among *Echinococcus* populations. *Exp. Parasitol.*, 119: 453~459. 2008
  - 9) Baylis, H. A.: On the species of *Gongylonema* (Nematoda) parasitic in ruminants. *J. Comp. Path. Ther.*, 38: 46~55. 1925.
  - 10) Baylis, H. A., Sheather, L. A. and Andrews, W. H.: Further experiments with the *Gongylonema* of cattle. *J. Trop. Med. Hyg.*, 29: 194~196. 1926.
  - 11) Baylis, H. A., Sheather, L. A. and Andrews, W. H.: Further experiments with the *Gongylonema* of cattle-II. *J. Trop. Med. Hyg.*, 29: 346~349. 1926.
  - 12) Blaxter, M. L.: Nematoda; genes, genomes and the evolution of parasitism. *Adv. Parasitol.*, 54: 101~195. 2003.
  - 13) Blaxter, M. L., De Ley, P., Garey, J. R., Liu, L. X., Scheldeman, P., Vierstraete, A., Vanfleteren, J. R., Mackey, L. Y., Dorris, M., Frisse, L. M., Vida, J. T. and Thomas, W. K.: A molecular evolutionary framework for the phylum Nematoda. *Nature*, 392: 71~75. 1998.
  - 14) Brack, M.: Gongylonemiasis in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Lab. Anim. Sci.*, 46: 266~270. 1996.
  - 15) Cappucci, D. T. Jr., Augsburg, J. K. and Klinck, P. C.: Gongylonemiasis. In *Handbook Series in Zoonoses Section C: Parasitic Zoonoses*, Vol. II, Steele, J. H. (ed.), CRC Press, Boca Raton, Florida, U. S. A., pp. 181~192. 1982.
  - 16) Cebotarev, R. S. and Poliscuk, V. P.: Gongylonemiasis of domestic animals under conditions of Ukrainian Polesie and forest-steppe areas. *Acta Parasitol. Pol.*, 7: 549~559. 1959.
  - 17) Chabaud, A. G.: Class Nematoda: Keys to Subclasses, Orders and Superfamilies. In *CIH keys to the nematode parasites of vertebrates*, No. 1, Anderson, R. C., Chabaud, A. G. and Willmott, S. (eds.), pp. 6~17. Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal, Bucks, U. K. 1974.
  - 18) Chakraborty, A.: Occurrence and pathology of *Gongylonema* infection in captive wild herbivores. *Vet. Parasitol.*, 52: 163~167. 1994.
  - 19) Chandler, A. C.: *Gongylonema pulchrum* in the black bear, *Euarctos americanus*, and the probable synonymy of *G. pulchrum*. Molin, 1857, with *G. ursi*. (Rudolphi, 1819). *J. Parasitol.*, 36: 86~87. 1950.
  - 20) Chapin, E. A.: Preliminary note on a new species of *Gongylonema* from American. *J. Am. Vet. Med. Assoc.*, 14: 68. 1922.
  - 21) Chapin, E. A.: A species of round worm (*Gongylonema*) from domestic swine in the United States. *Proc. U. S. Nat. Mus.*, 62: 1~3. 1922.
  - 22) Constantine, C. C.: Importance and pitfalls of molecular analysis to parasite epidemiology. *Trends Parasitol.*, 19: 346~348. 2003.
  - 23) Coombs, D. W. and Springer, M. D.: Parasites of feral pig X : European wild boar hybrids in southern Texas. *J. Wildl. Dis.*, 10: 436~441. 1974.
  - 24) Craig, I. E., Kinsella, J. M., Lodwick, L. J., Cranfield, M. R. and Strandberg, J. D.: *Gongylonema macrogubernaculum* in captive African squirrels (*Funisciurus substriatus* and *Xerus erythropus*) and lion-tailed macaques (*Macaca silenus*). *J. Zoo Wildl. Med.*, 29: 331~337. 1998.
  - 25) Criscione, C. D., Poulin, R. and Blouin, M. S.: Molecular ecology of parasites: elucidating ecological and microevolutionary processes. *Mol. Ecol.*, 14: 2247~2257. 2005.
  - 26) Crum, J. M., Nettles, V. F. and Davidson, W. R.: Studies on endoparasites of the black bear (*Ursus americanus*) in the southeastern United States. *J. Wildl. Dis.*, 14: 178~186. 1978.

- 27) Crusz, H. and Sivalingam, V.: A note on the occurrence of *Gongylonema pulchrum* Molin, 1857, in man in Ceylon. *J. Parasitol.*, 36, 25~26. 1950.
- 28) De Ley, P. and Blaxter, M.: Systematic position and phylogeny. In *The Biology of Nematodes*, Lee, D. L. (ed.), pp. 1~30. Taylor and Francis, London, U. K. 2002.
- 29) de Meeûs, T. and Renaud, F.: Parasites within the new phylogeny of eukaryotes. *Trends Parasitol.*, 18: 247~251. 2002.
- 30) Diouf, M., Bâ, C. T., Marchand, B. and Vassiliadès, G.: *Gongylonema madeleinensis* n. sp. (Nematoda: Spiruroidea), from *Mastomys erythroleucus* (Rodentia) from a Senegalese island. *J. Parasitol.*, 83: 706~708. 1997.
- 31) Dujardin, F.: Histoire naturelle des Helminthes ou vers intestinaux. Librairie enoyolopedique de Rorit, Paris, pp. 1~669. 1845.
- 32) Duncan, M., Tell, L., Gardiner, C. H. and Montali, R. J.: Lingual gongylonemiasis and pasteurellosis in Goeldi's monkeys (*Callimico goeldii*). *J. Zoo Wildl. Med.*, 26: 102~108. 1995.
- 33) Eberhard, M. L. and Busillo, C.: Human *Gongylonema* infection in a resident of New York City. *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, 61: 51~52. 1999.
- 34) Eslami, A. H. and Fakhrzadegan, F.: Les Nematodes parasites du tube digestif des bovins en Iran. *Rev. Elev. Med. Vet. Pays. Trop.*, 25: 527~529. 1972.
- 35) Eslami, A. and Farsad-Hamdl, S.: Helminth parasites of wild boar, *Sus scrofa*, in Iran. *J. Wildl. Dis.*, 28: 316~318. 1992.
- 36) Eslami, A. H. and Nabavi, L.: Species of gastro-intestinal nematodes from sheep in Iran. *Bull. Soc. Pathol. exot.*, 69: 92~95. 1976.
- 37) Fibiger, J.: Investigations on *Spiroptera carcinoma* and the experimental induction of cancer. Nobel Lecture, December 12, 1927. [available at [http://nobelprize.org/nobel\\_prizes/medicine/laureates/1926/fibiger~lecture.pdf](http://nobelprize.org/nobel_prizes/medicine/laureates/1926/fibiger~lecture.pdf)]. 1927.
- 38) Foster, G. W., Cunningham, M. W., Kinsella, J. M. and Forrester, D. J.: Parasitic helminthes of black bear cubs (*Ursus americanus*) from Florida. *J. Parasitol.*, 90: 173~175. 2004.
- 39) Garin, Y., Languillat, G., Beauvais, B., Tursz, A. and Lariviere, M.: Le parasitisme intestinal au Gabon oriental. *Bull. Soc. Pathol. exot.*, 71: 157~164. 1978.
- 40) Gebauer, O.: Beitrag zur Kenntnis von Nematoden aus Affenlungen. *Z. Parasitenk.*, 5: 724~734. 1933.
- 41) Goldberg, A.: Parasites of skunks in the Beltsville, Maryland, area. *Proc. Helminthol. Soc. Wash.*, 21:29~34. 1954.
- 42) Guindon, S. and Gascuel, O.: A simple, fast, and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood. *Syst. Biol.*, 52, 696~704. 2003.
- 43) Gupta, V. P.: Experimental development of the oesophageal worm of cattle in rabbit. *Curr. Sci. India*, 39: 237~238. 1970.
- 44) 原樹・野崎良一・眞方紳一郎・山田一隆・米田豊・高尾善則: 内視鏡検査にて見出された美麗食道虫の人体感染例. 臨床寄生虫学会誌, 20: (印刷中). 2010.
- 45) 春木宏介・藤野隆志・横田夏紀・小林富美恵・松井利博・辻守康: 美麗食道虫 (*Gongylonema* spp.) の人体感染例. 臨床寄生虫学会誌, 8: 120~122, 1997.
- 46) Haruki, K., Furuya, H., Saito, S., Kamiya, S. and Kagei, N.: *Gongylonema* infection in man: a first case of gongylonemosis in Japan. *Helminthologia*, 42, 63~66. 2005.
- 47) Hodda, M., Peters, L. and Traunspurger, W. (2009): Nematode diversity in terrestrial, freshwater aquatic and marine systems. In *Nematodes as Environmental Indicators*, Wilson, M. J. and Kakouli-Duarte, T. (eds.), 45~93pp., CABI, Wallingford, Oxfordshire, U. K. 2009.
- 48) Hugot, J. -P., Baujard, P, and Morand, S.: Biodiversity in helminthes and nematodes as a field of study: an overview. *Nematology*, 3: 199~208. 2001.
- 49) 神谷正男・鎮西弘・佐々学: 奄美南部におけるネズミとその寄生蠕虫について. 寄生虫学雑誌, 17: 436~444. 1968.
- 50) Karr, S. L., Henrickson, R. V. and Else, J. G.: A survey for intestinal helminthes in recently wild-caught *Macaca mulatta* and results of treatment with mebendazole and thiabendazole. *J. Med. Primatol.*, 9: 200~204.

- 1980.
- 51) Kirkpatrick, C. E., Leiby, D. A., Abraham, D. and Duffy III, C. H.: *Gongylonema pulchrum* Molin (Nematoda: Gongylonematidae) in black bears (*Ursus americanus* Pallas) from Pennsylvania. *J. Wildl. Dis.* 22: 119~121. 1986.
  - 52) Kitamura, E., Yokohata, Y., Suzuki, M. and Kamiya, M.: Metazoan parasites of sika deer from east Hokkaido, Japan and ecological analyses of their abomasal nematodes. *J. Wildl. Dis.*, 33: 278~284. 1997.
  - 53) Klaver, P. S. J., Hobbelink, M. E., Erken, A. H. M., Royen, H. I. F., Sluiter, J. F.: *Gongylonema pulchrum* infection and therapy in a pale-head saki (*Pithecia pithecia pithecia*): a case report. *Berh. ber Erkr. Zootiere*, 36: 409~414. 1994.
  - 54) 工藤上, 伊藤和彦, 小山田隆: 牛の食道より検出された*Gongylonema*属線虫について. 第104回日本獣医学会学術集会講演要旨集, 108頁. 1987.
  - 55) 工藤上, 小山田隆, 伊藤和彦: 青森県において牛から見出された美麗食道虫 *Gongylonema pulchrum* Molin, 1857について. *寄生虫学雑誌*, 41: 266~273. 1992.
  - 56) 工藤上, 小山田隆, 奥津正巳, 木下政健: 青森県における美麗食道虫 *Gongylonema pulchrum* Molin, 1857の中間宿主調査. *寄生虫学雑誌*, 45: 222~229. 1996.
  - 57) Kudo, N., Koreguchi, T., Ikadai, H. and Oyamada, T.: Experimental infection of laboratory animals and sheep with *Gongylonema pulchrum* in Japan. *J. Vet. Med. Sci.*, 65: 921~925. 2003.
  - 58) Kudo, N., Kubota, H., Gotoh, H., Ishida, H., Ikadai, H. and Oyamada, T.: Efficacy of thiabendazole, mebendazole, levamisole and ivermectin against gullet worm, *Gongylonema pulchrum*: in vitro and in vivo studies. *Vet. Parasitol.*, 151: 46~52. 2008.
  - 59) Kudo, N., Kuratomi, K., Hatada, N., Ikadai, H. and Oyamada, T.: Further observations on the development of *Gongylonema pulchrum* in rabbits. *J. Parasitol.*, 91: 750~755. 2005.
  - 60) Lichtenfels, J. R.: Morphological variation in the gullet nematode, *Gongylonema pulchrum* Molin, 1857, from eight species of definitive hosts with a consideration of *Gongylonema* from *Macaca* spp. *J. Parasitol.*, 57: 348~355. 1971.
  - 61) Lubimov, M. P.: *Gongylonema macrogubernaculum* n. sp. (Nematode) from monkeys. *Parasitology*, 23: 446~448. , 1931.
  - 62) Lucker, J. T.: Some cross transmission experiments with *Gongylonema* of ruminant origin. *J. Parasitol.*, 19: 134~141. 1932.
  - 63) Lukes, J., Horak, A. and Scholz, T.: Helminth genome projects: all or nothing. *Trends Parasitol.*, 21: 265~266. 2005.
  - 64) Lyons, E. T., Swerczek, T. W. and Tolliver, S. C.: Parasitologic examination of the eyes, esophagus, lungs, rumen, and feces of cattle and of the small intestine of horses at necropsy in central Kentucky, U. S. A., in 2000 and 2001. *Comp. Parasitol.*, 70: 55~59. 2003.
  - 65) Mannen, H., Kohno, M., Nagata, Y., Tsuji, S., Bradley, D. G., Yeo, J. S., Nyamsamba, D., Zagdsuren, Y., Yokohama, M., Nomura, K. and Amano, T.: Independent mitochondrial origin and historical genetic differentiation in North Eastern Asian cattle. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 32, 539~544. 2004.
  - 66) Mannen, H., Tsuji, S., Loftus, R. T. and Bradley, D. G.: Mitochondrial DNA variation and evolution of Japanese black cattle (*Bos taurus*). *Genetics* 150: 1169~1175. 1998.
  - 67) McKenzie, M. E. and Davidson, W. R.: Helminth parasites of intermingling axis deer, wild swine and domestic cattle from the island of Molokai, Hawaii. *J. Wildl. Dis.* 25: 252~257. 1989.
  - 68) Meldal, B. H. M., Debenham, M. N. J., De Ley, P., De Ley, I. T., Vanfleteren, J. R., Vierstraete, A. R., Bert, W., Borgonie, G. Moens, T., Tyler, P. A., Austen, M. C., Blaxter, M. L., Rogers, A. D. and Lambshhead, P. J. D.: An improved molecular phylogeny of the Nematoda with special emphasis on marine taxa. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 42, 622~636. 2007.
  - 69) Mirzayans, A. and Halim, R.: Parasitic infection of *Camelus dromedaries* from Iran. *Bull. Soc. Pathol. exot.*, 73: 442~445. 1980.
  - 70) Molavi, G. H., Massoud, J. and Gutierrez, Y.: Human *Gongylonema* infection in Iran. *J. Helminthol.*, 80: 425~428. 2006.
  - 71) Molin, R.: Notizie Elmintologishe. Atti Dell'I. R. Istituto Veneto di Scienze, Lettere ed Arti, Venezia 2 :

216~223. 1857.

- 72) Movassaghi, A. R. and Razmi, G. R.: Oesophageal and gastric gongylonemiasis in a donkey. *Iran. J. Vet. Res.*, 9: 84~86. 2008.
- 73) Mowlavi, G., Mikaeili, E., Mobedi, I., Kia, E., Masoomi, L. and Vatandoost, H.: A survey of dung beetles infected with larval nematodes with particular note on *Copris lunaris* beetles as a vector for *Gongylonema* sp. in Iran. *Kor. J. Parasitol.*, 47: 13~17. 2009.
- 74) Nabata, D., Masuda, R. and Takahashi, O.: Bottleneck effects on the sika deer *Cervus nippon* population in Hokkaido, revealed by ancient DNA analysis. *Zool. Sci.* 21, 473~481. 2004.
- 75) Nadler, S. A. and Hudspeth, D. S. S.: Ribosomal DNA and phylogeny of the *Ascaridoidea* (Nemata: Secernentea): Implications for morphological evolution and classification. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 10: 221~236. 1998.
- 76) Nadler, S. A., Carreno, R. A., Mejia-Madrid, H., Ullberg, J., Pagan, C., Houston, R. and Hugot, J.-P.: Molecular phylogeny of clade III nematodes reveals multiple origins of tissue parasitism. *Parasitology* 134, 1421~1442. 2007.
- 77) Nagata, J., Masuda, R., Tamate, H. B., Hamasaki, S., Ochiai, K., Asada, M., Tatsuzawa, S., Suda, K., Tado, H. and Yoshida, M. C.: Two genetically distinct lineages of the sika deer, *Cervus nippon*, in Japanese Islands: Comparison of mitochondrial D-loop region sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 13, 511~519. 1999.
- 78) Neiswenter, S. A., Pence, D. B. and Dowler, R. C.: Helminths of sympatric striped, hog-nosed, and spotted skunks in west-central Texas. *J. Wildl. Dis.* 42: 511~517.
- 79) Ogburn-Cahoon, H. and Nettles, V. F.: *Gongylonema pulchrum* Molin, 1857 (Nematoda: Spiruridae) in a beaver. *J. Parasitol.*, 64: 812. 1978.
- 80) Parker, J. C. and Holliman, R. B.: Notes on *Gongylonema pulchrum* Molin, 1857 (Nematoda: Spiruridae) in the gray squirrel in southwestern Virginia. *J. Parasitol.*, 57: 629.
- 81) Pasuralertsakul, S., Yaicharoen, R. and Sripochang, S.: Spurious human infection with *Gongylonema*: nine cases reported from Thailand. *Ann. Trop. Med. Parasitol.*, 102: 455~457. 2008.
- 82) Pence, D. B., Warren, R. J. and Ford, C. R.: Visceral helminth communities of an insular population of feral swine. *J. Wildl. Dis.*, 24: 105~112. 1988.
- 83) Popova, Z. G.: A study of the biology of *Gongylonema pulchrum* Molin, 1857 from farm animals. Nauchnie Trudi. *Ukrainski Nauchno-Issledovatelski Institut Eksperimentalnoi Veterinari*, 25: 19~30 [in Russian]. 1959.
- 84) Prestwood, A. K., Kellogg, F. E., Purslove, S. R. and Hayes, F. A.: Helminth parasitism among intermingling insular populations of white-tailed deer, feral cattle, and feral swine. *J. Am. Vet. Med. Assoc.*, 166: 787~789, 1975.
- 85) Prestwood, A. K., Purslove, S. R., and Hates, F. A.: Parasitism among white-tailed deer and domestic sheep on common range. *J. Wildl. Dis.*, 12: 380~385. 1976.
- 86) Prestwood, A. K., Smith, J. F. and Mahan, W. E.: Geographic distribution of *Gongylonema pulchrum*, *Gongylonema verrucosum* and *Paramphistomum liorchis* in white-tailed deer of the southeastern United States. *J. Parasitol.*, 56: 123~127. 1970.
- 87) Ramishvili, N. D.: Study of distribution and life cycle of *Gongylonema pulchrum*. *Parazitologicheskii Sbornik*, Tbilisi, 3: 112~136 [in Russian with English summary]. 1973.
- 88) Ransom, B. H., and Hall, M. C.: The life history of *Gongylonema scutatum*. *J. Parasitol.*, 2: 80~86. 1915.
- 89) Rudolphi, C. A. (1819). *Entozoorum Synopsis cui Accedunt mantissa Duplex et Indices Locupletissimi*. Berolini, 811pp. 1819.
- 90) 佐藤宏, 説田景, 横山真弓, 齋田榮里奈, 金城芳典, 鈴木和男, 前田健, 宇根有美, 長谷川英男; 国内に分布する美麗食道虫 (*Gongylonema pulchrum*) にみられるウシ型とシカ型rDNA. 第148回日本獣医学会学術集会講演要旨集, 178頁. 2009.
- 91) Sato, H., Suzuki, K., and Aoki, M. ; Nematodes from raccoon dogs (*Nyctereutes procyonoides viverrinus*) introduced recently on Yakushima Island, Japan. *J. Vet. Med. Sci.*, 68: 693~700. 2006.
- 92) Sato, H., Une, Y. and Takada, M.: High incidence of the gullet worm, *Gongylonema pulchrum*, in a squirrel monkey colony in a zoological garden in Japan. *Vet. Parasitol.*, 127: 131~137. 2005.
- 93) Schwartz, B. and Lucker, J. T.: Experimental transmission of *Gongylonema scutatum* to pigs. *J. Parasitol.*, 18:

46. 1931.
- 94) 師嘉、喬海生、細井榮嗣、小澤忍: ミトコンドリアDNA多型解析に基づく中国青海黄牛と黒色和種との系統関係. 日畜会報, 75, 513~519. 2004.
- 95) Skrjabin, K. I., Sobolev, A. A., and Ivashkin, V. M.: [Spirurata of Animals and Man and the Diseases caused by them. Part 4. Thelazioidea]. Akademiya Nauk SSSR, Gel'mintologicheskaya Laboratoriya Osnovy Nematodologii, Tom XVI, Skrjabin, K. I. (ed.), 1967. Translated from Russian to English by Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem, 1971, pp. 610.
- 96) Smith, H. M., Davidson, W. R., Nettles, V. F. and Gerrish, R. R.: Parasitisms among wild swine in the south-eastern United States. *J. Am. Vet. Med. Assoc.*, 181: 1281~1284. 1982.
- 97) Smythe, A. B., Sanderson, M. J. and Nadler, S. A.: Nematode small subunit phylogeny correlates with alignment parameters. *Syst. Biol.*, 55, 972~992. 2006.
- 98) 鈴木敬子、中村佳苗、高橋晃一、関直樹: 北海道の牛から検出された美麗食道虫 *Gongylonema pulchrum* Molin, 1857. 日獣会誌, 45, 120~124. 1992.
- 99) Tamate, H. B., Tatsuzawa, S., Suda, K., Izawa, M., Doi, T., Sunagawa, K., Miyahira, F. and Tado, H.: Mitochondrial DNA variations in local populations of the Japanese sika deer, *Cervus nippon*. *J. Mammal.*, 79, 1396~1403. 1998.
- 100) Traub, R. J., Monis, P. T. and Robertson, I. E.: Molecular epidemiology: a multidisciplinary approach to understanding parasitic zoonoses. *Int. J. Parasitol.*, 35: 1295~1307. 2005.
- 101) Urch, T., Albrecht, B. C., Buttner, D. W. and Tannich, E.: Humane infektion mit *Gongylonema pulchrum* *Deutsche Medizinische Wochenschrift* 130: 2566~2568. 2005.
- 102) Uni, S., Abe, M., Harada, K., Kaneda, K., Kimata, I., Abdelmaksoud, N. M., Takahashi, K., Miyashita, M. and Iseki, M.: New record of *Gongylonema pulchrum* Molin, 1857 from a new host, *Macaca fuscata*, in Japan. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 67, 221~223. 1992.
- 103) Uni, S., Kobayashi, S., Miyashita, M., Kimura, N., Kato, A., Aimi, M., Kimata, I., Iseki, M. and Shoho, C.: Geographic distribution of *Gongylonema pulchrum* and *Gongylonema macrogubernaculum* from *Macaca fuscata* in Japan. *Parasite*, 1: 127~130. 1994.
- 104) Walton, S. F., Dougall, A., Pizzutto, S., Holt, D., Taplin, D., Arlian, L. G., Morgan, M., Currie, B. J. and Kemp, D. J.: Genetic epidemiology of *Sarcoptes scabiei* (Acari: Sarcoptidae) in northern Australia. *Int. J. Parasitol.*, 34: 839~849. 2004.
- 105) Wijova, M., Moravec, F., Horak, A. and Lukes, J.: Evolutionary relationships of *Spirurina* (Nematoda: Chromadorea: Rhabditida) with special emphasis on dracunculoid nematodes inferred from SSU rRNA gene sequences. *Int. J. Parasitol.*, 36: 1067~1075. 2006.
- 106) Wilde, H., Suankratay, C., Thongkam, C., Chaiyabutr, N., Chusana, S., Chamnong, T. and Chaiyabutr, N.: Human *Gongylonema* infection in Southeast Asia. *J. Travel Med.*, 8: 204~206. 2001.
- 107) Wilson, M. E., Lorente, C. A., Allen, J. E. and Eberhard, M. L.: *Gongylonema* infection of the mouth in a resident of Cambridge, Massachusetts. *Clin. Inf. Dis.*, 32, 1378~1380. 2001.
- 108) 八田知之・太田和俊・牧正啓・池辺哲郎・篠原正徳: 口腔に発生した *Gongylonema pulchrum* の1例. 日本口腔外科学会雑誌, 51(総会特集号): 220. 2005.
- 109) Yamada, M., Hosoi, E., Tamate, H. B., Nagata, J., Tatsuzawa, S., Tado, H. and Ozawa, S.: Distribution of two distinct lineages of sika deer (*Cervus nippon*) on Shikoku Island revealed by mitochondrial DNA analysis. *Mamm. Stud.* 31, 23~28. 2006.
- 110) Yamaguti, S.: Systema Helminthum, Vol. III, The Nematodes of Vertebrates. Interscience Publishers, New York. U. S. A. 1961.
- 111) Yokogawa, S.: On a new species of nematode, *Gongylonema orientale*, found in Formosa. *J. Parasitol.*, 11: 195~200. 1925.
- 112) Yokohata, Y. and Suzuki, Y.: The gullet nematode, *Gongylonema pulchrum* from sika deer, *Cervus nippon* in Hyogo Prefecture, Japan. *Jpn. J. Parasitol.*, 42: 440~444. 1993.
- 113) Zinter, D. E. and Migaki, G.: *Gongylonema pulchrum* in tongues of slaughtered pigs. *J. Am. Vet. Med. Assoc.*, 157: 301~303. 1970.