

短報

ナメクジ類に寄生するナメクジカンセンチュウ属 (和名新称) 線虫の国内における感染状況

Infection of slugs with *Phasmarhabditis* nematodes at several locations in Japan脇 司^{1)*}・澤畠拓夫²⁾Tsukasa Waki^{1)*}, Takuo Sawahata²⁾

ABSTRACT

Nematodes of the genus *Phasmarhabditis* Andrassy, 1976 (Secernentea: Rhabditida: Rhabditidae) are terrestrial gastropod parasites and mainly target land slugs. In this study, land slugs were surveyed at 14 locations in seven prefectures of Honshu Island, Japan, to determine *Phasmarhabditis* spp. infection. Juvenile nematodes of unknown species were found in *Meghimatium bilineatum* Benson, 1842, at five of the 14 locations. The prevalence and mean intensities ranged from 4.5% to 93.3% and from 4.7 to 22.5 nematodes per host, respectively. A total of 881 juveniles were incubated with slug tissues for 2–10 days, and subsequently developed into adult stage showing the diagnostic characteristics of *Phasmarhabditis* spp. No nematodes were found from slugs of the genus *Lehmannia* sampled where *M. bilineatum* were infected, indicating a difference among host species in their sensitivity to the nematodes. Twenty *M. bilineatum* from Meguro in Tokyo, Japan, where the prevalence in the host population was > 90%, were maintained under laboratory conditions. After 23 days, 11 of the 20 slugs died and the cadavers were infected with numerous nematodes. Since three species of *Phasmarhabditis* nematodes are known to be lethal to terrestrial gastropods, the nematodes we sampled possibly have a lethal effect on the host slugs.

Key Words: Infection, nematode, *Phasmarhabditis*, slug

はじめに

ナメクジ類は殻を消失する方向に進化した陸産貝類の総称であり、複数の科から構成される(東, 1995)。日本の人家周辺で見られるナメクジ類の多くは、在来種のナメクジ *Meghimatium bilineatum* Benson, 1842 (ナメクジ科 *Philomycidae* Gray, 1847) ならびにヨーロッパ原産の外来種チャコウラナメクジ類 *Lehmannia* spp. (コウラナメクジ科 *Limacidae* Lamarck, 1801) である(狩野・後藤, 1996; 宇高・田中, 2010)。現在の日本では、ナメクジの生息数はチャコウラナメクジ類よりも少ないが、これはチャコウラナメクジ類を含めた外来種との競争の結果、ナメクジが生息場所を大きく減じたためと推察されている(宇高・田中, 2010)。

日本国内のナメクジ類と他種との寄生-共生関係は、ごく一部の事例を除いてほとんど明らかにされていない(堀, 1973; Waki, 2017; Waki *et al.*, 2018a, b)。一方、国外では、カンセンチュウ科 *Rhabditidae* Örley, 1880 のナメクジカンセンチュウ属 (和名新称) 線虫 *Phasmarhabditis* Andrassy, 1976 のナメクジ類への寄生が報告されている(Wilson *et al.*, 1993a; Rae, 2017)。一般的に本属線虫は、生活環の中で自由生活と寄生生活を以下のように繰り返すと考えられている(Wilson *et al.*, 1993a; Tan and Grewal, 2001): (1) 土壌に生息する感染ステージの第3幼虫が、ナメクジ類の呼吸孔を通じて外套腔に侵入して寄生する。(2) 幼虫は成長して成虫になったのち宿主内で単為生殖を繰り返して増殖する。一方、宿主はやがて死亡する。この死亡は、本属線虫の共

¹⁾ 東邦大学理学部生命圏環境科学科

〒274-8510 千葉県船橋市三山2-2-1

Department of Environmental Science, Faculty of Science, Toho University, Miyama 2-2-1, Funabashi, Chiba Prefecture 274-8510, Japan

E-mail: tsukasa.waki@sci.toho-u.ac.jp

²⁾ 近畿大学農学部環境管理学科

〒631-8505 奈良県奈良市中町3327-204

Department of Environmental Management, Faculty of Agriculture, Kindai University, 3327-204 Nakamachi, Nara City, Nara Prefecture 577-8502, Japan

E-mail: tsawahata@nara.kindai.ac.jp

* Author for Correspondence

表1. 宿主ナメクジ類の採集地, 採集日, 宿主およびナメクジカンセンチュウ属線虫の感染状況.

Table 1. Sampling locations and dates of host slugs, and infection situations of *Phasmarhabditis* Andrassy, 1976 nematodes.

採集地	採集日	宿主	宿主 個体数	寄生率 [%] (感染宿主 個体数)	寄生強度 [線虫数/宿主] 平均±標準偏差
岩手県紫波郡紫波町	2018年8月14日	ナメクジ	17	0 (0)	0
茨城県つくば市天王台	2018年9月5日	ナメクジ	51	0 (0)	0
茨城県取手市取手	2018年9月9日	ナメクジ	14	0 (0)	0
東京都目黒区	2018年9月2日	ナメクジ	30	93.3 (28)	22.5 ± 19.0
東京都港区	2018年9月21-24日	ナメクジ	14	50.0 (7)	11.1 ± 8.4
		チャコウラナメクジ類	18	0 (0)	0
静岡県磐田市大中瀬	2018年10月9日	ナメクジ	10	0 (0)	0
静岡県磐田市藤上原	2018年10月9日	ナメクジ	22	4.5 (1)	8
静岡県磐田市国府台	2018年10月9日	ナメクジ	19	0 (0)	0
静岡県磐田市見付	2018年10月9日	ナメクジ	20	0 (0)	0
三重県伊賀市下神戸	2018年10月4日	ナメクジ	18	0 (0)	0
奈良県奈良市登大寺町	2018年9月1日	ナメクジ	25	12.0 (3)	4.7 ± 2.5
		チャコウラナメクジ類	19	0 (0)	0
奈良県奈良市大淵町	2018年9月1日	ナメクジ	23	0 (0)	0
奈良県奈良市三碓	2018年9月16日	ナメクジ	25	0 (0)	0
京都府京都市左京区	2018年10月10日	ナメクジ	16	62.5 (10)	15.8 ± 15.4

生細菌の毒性の影響によるものと考えられている (Wilson *et al.*, 1995a). (3) 宿主の死亡後に成虫の雌雄が出現し, 宿主の死体と細菌を摂餌しながら繁殖する. (4) ナメクジ類の死体を消費したのち, 成虫と幼虫は土壌に戻り自由生活する.

本属線虫の中でも, *Phasmarhabditis hermaphrodita* Schneider, 1859, *Phasmarhabditis neopapillosa* Mengert in Osche, 1952 ならびに *Phasmarhabditis safricana* Ross, Pieterse, Malan & Ivanova, 2018 の3種は, その感染がナメクジ類に致死性的であることが実験的に示されている (Hooper *et al.*, 1999; Grimm, 2002; Pieterse *et al.*, 2017; Ross *et al.*, 2018). これらのうち, *P. hermaphrodita* は, 原産地であるイギリスで培養され, ナメクジ類の生物防除剤として販売されている (Wilson *et al.*, 1993b, 1995a, b; Rae *et al.*, 2007). さらに, 世界的には, 本属線虫の分布や宿主の調査が行われ情報が蓄積されている (Mengert 1953; Azam 2003; Ross *et al.*, 2012; De Ley *et al.*, 2014 and 2016; Huang *et al.*, 2015; Nermut' *et al.*, 2016a, b; Carnaghi *et al.*, 2017; Pieterse *et al.*, 2017; Ross *et al.*, 2018). これらの報告の中で, オオコウラナメクジ科 Arionidae Gray, 1840, ニワコウラナメクジ科 Milacidae Ellis, 1926 やコウラナメクジ科のナメクジ

類が主要な宿主として採集・記録されている. また, マイマイ科 Helicidae Rafinesque, 1815 やカドバリコマイマイ科 Hygromiidae Tryon, 1866 などの殻を有する陸産貝類も宿主となり得ることが僅かに記録されている. しかし日本国内においては, 東京都渋谷区のナメクジから本属線虫の幼虫が見出されたことが簡単に記録されたのみで (Waki, 2017), その形態情報や, これ以外の場所における本属線虫の感染状況は調べられていない. そこで本研究では, 日本在来種のナメクジを主な対象として, 本属線虫の分布と感染状況の把握を目的に採集調査を実施した. その結果を成虫の形態情報とともに報告する.

材料と方法

2018年8月から10月の期間に, 岩手県から京都府にかけての7都府県14地点で, 石・朽ち木・植木鉢の裏, リター層ならびに岩・樹木表面からナメクジ類を採集した (表1). 各地で採集したナメクジ類を解剖し, 一部の個体の外套腔から体長0.5-0.8 mm 程度の線虫の幼虫を得たので, 宿主1個体から得られた線虫を計数し, その値を寄生強度とした. それらの幼虫を実体顕微鏡下で観察したところ

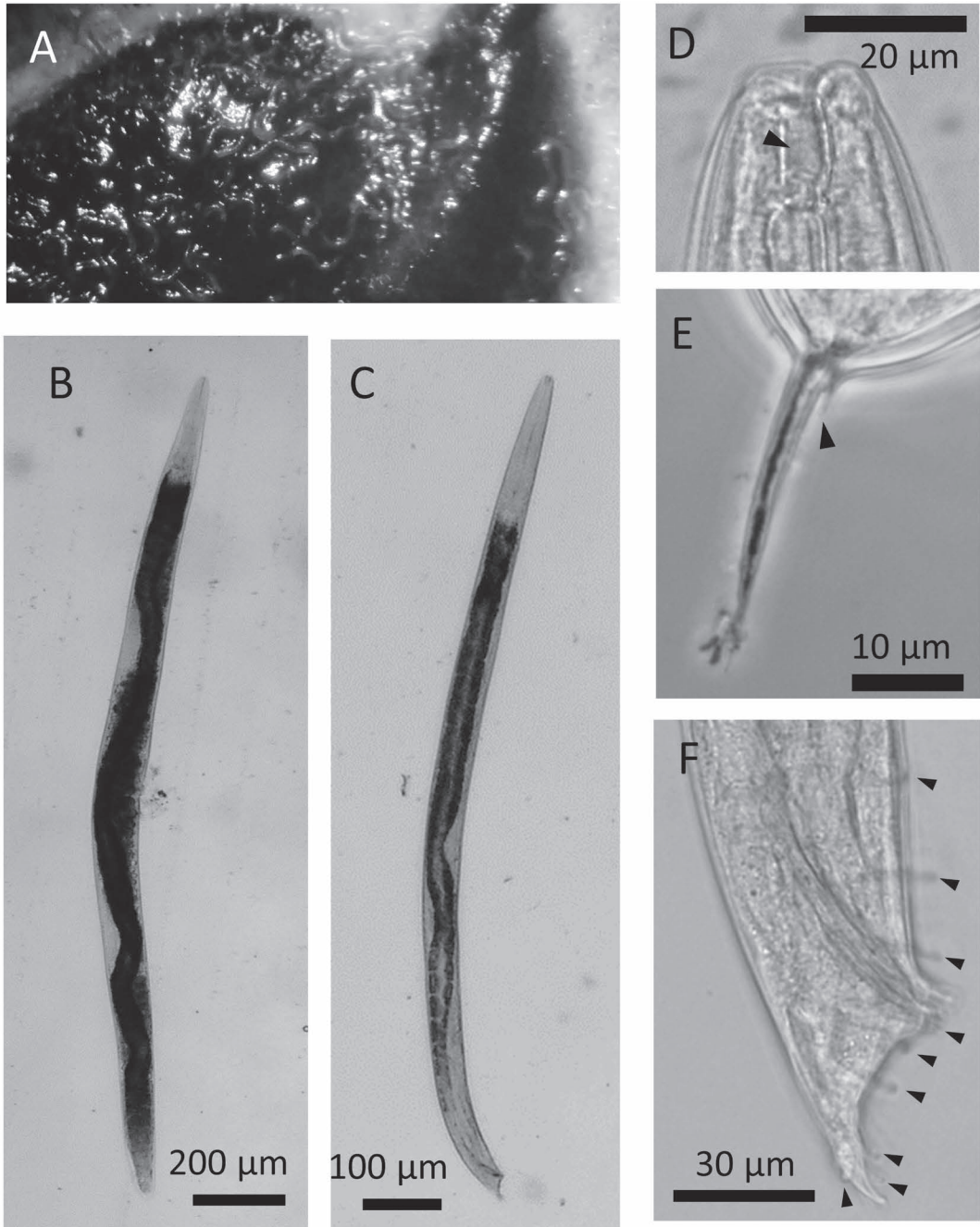


図1. 本研究で得られたナメクジカンセンチュウ（和名新称）属線虫. A. ナメクジの組織を用いた培養中に観察された多数の本属線虫（培養開始後11日目）; B. 雌成虫; C. 雄成虫; D. 成虫頭部の口腔（矢印, 雌）; E. 雌成虫尾部の幻器（矢印）; F. 雄成虫の尾翼にある9本の生殖乳頭（矢印）.

Fig. 1. Nematodes of genus *Phasmarhabditis* Andrassy, 1976 sampled in this study. A. Numerous nematodes in slug cadaver (after 11 days of incubation); B. Adult female; C. Adult male; D. Buccal cavity (arrowhead), female; E. Phasmid on tail (arrowhead), female; F. Nine bursal rays with caudal ala (arrowheads), male.

ナメクジカンセンチュウ属の幼虫に類似していたが、属特異的な形態に乏しかったため、得られた幼虫を Pieterse *et al.* (2017) に従って培養して成虫を得た。すなわち、予め冷凍しておいたナメクジの組織(約1 cm角)を解冻し、宿主1個体から得られた線虫の幼虫と共に湿らせた濾紙に乗せ、直径9 cmのシャーレに入れて蓋をして20°Cで2日から1週間培養した。培養後、ナメクジ組織の表面に多数の線虫が出現した(図1A)。これらの線虫をナメクジの組織とともに0.4%塩化ナトリウム水溶液に移して洗浄し、熱固定して顕微鏡下で観察した。熱固定後に直ちに線虫を観察できなかった場合には、5%ホルマリンで固定して保存したのち、グリセリンで透徹して観察した。試料中に見出された成虫個体の属については、Andrássy (1983) に従って形態に基づき同定した。各地点で採集した宿主個体のうち、被感染個体の割合を寄生率として算出した。標本の一部は、荒城 (2014a, b) に従いパラフィン封入のスライド標本に加工し、後述の博物館に登録した。

感染率の高かった地点に生息する宿主個体の生残を観察するため、2018年9月2日に重篤感染地の東京都目黒区(宿主個体群感染率: 95%)で採集されたナメクジ20個体を、湿らせた紙とともにプラスチック製容器(縦×横×高: 10 cm×10 cm×5 cm)に1個体ずつ収容し、合成飼料(テトラベルケ社、テトラキリミン)を給餌して20°Cで23日間個別飼育した。ナメクジが飼育中に死亡した場合でも、死体をそのまま容器内に維持した。その結果、3日目以降に宿主の死体の中および表面から線虫の成虫を得た。飼育開始から23日後に半数以上の宿主が死亡したため、そこで飼育を終了し、生残個体を全て解剖し、線虫の幼虫の寄生の有無を確認した。幼虫が得られた場合には、由来する宿主ごとに前述の方法(Pieterse *et al.*, 2017) でそれらを培養し、成虫を得た。この成虫を熱固定して顕微鏡下で観察し、形態に基づいて属を同定した。

結果

全14地点から合計341個体のナメクジ類を採集した。これらのうち、Pieterse *et al.* (2017) に準じた培養によって、49個体から線虫の幼虫を得た。そ

れらの幼虫を培養したところ、いずれの宿主個体由来する試料からも以下の形態をもつ成虫が得られた: 体は円筒形で細長い(図1B-C); 体長2-6 mm程度で、口腔の長さとの比が約2対1である(図1D); 前部食道がやや膨れ、後部経端球がある; 尾部に1対の幻器がある(図1E); 雌成虫は双子宮性で、陰門が体の中央部に開口する; 尾の前半は丸くドーム状で、後半は細い円筒形である(図1B, E); 雄成虫は、尾翼が発達して尾の末端まで伸びるが(図1F)、前方ではつながっていない; 9本の生殖乳頭があり、交刺刺が2本ある(図1F)。これらはナメクジカンセンチュウ属の形態と一致するため、成虫を本属と同定した。得られた線虫のうち、2018年9月2日に東京都目黒区で採集したナメクジ由来する線虫の成虫6個体(雄雌それぞれ3個体)のスライド標本を、目黒寄生虫館に登録・保管した(MPM Coll. No. 21473 a-f)。本研究では、これらと形態の異なる線虫の成虫は得られなかった。

調査した14地点のうち、京都府、奈良県、静岡県ならびに東京都にある計5地点において、ナメクジへの本属線虫の感染が確認された。寄生率は4.5-93.3%、平均寄生強度は1宿主あたり4.7-22.5個体であり、寄生状況は調査地点ごとに大きく異なっていた(表1)。ナメクジへの本属線虫の感染がみられた東京都港区と奈良県奈良市登大寺町では、チャコウラナメクジ類が同所的に生息していたが、これらからは線虫が得られなかった。

飼育実験において死亡したナメクジから得られた線虫の成虫については、それらの口腔や生殖器の形態がナメクジカンセンチュウ属の特徴に一致したため、本属であることが判明した。飼育終了時に生残したナメクジ9個体を解剖したところ、8個体の外套腔から線虫の幼虫が確認された。それらの幼虫を冷凍ナメクジの組織と培養したところ、線虫の成虫が得られ、これらも形態観察により本属線虫に同定された。

考察

本研究では、日本国内のナメクジからナメクジカンセンチュウ属線虫を見出した。これはWaki (2017) に続く国内2例目の本属線虫の採集報告であ

るとともに、世界で2例目のナメクジ科陸貝からの本属線虫の検出である。岩手県から京都府にかけての14地点の調査地点のうち5地点で本属線虫が得られたことから、その分布は局地的なものであることが示唆された。また、これら5地点における寄生率と寄生強度の範囲は幅広く、地点間で感染状況が大きく異なることが示唆された。異なる地点間で同一宿主種の感染状況に差異が生じたが、その原因は不明である。本属線虫は、感染したナメクジ類の体内で単為生殖することが報告されているが (Wilson *et al.*, 1993a; Tan and Grewal, 2001), 本研究で宿主から得られたのは全て第3期の幼虫であり、単為生殖ステージとみられる個体は見いだされなかった。国内に分布する本属線虫は、単為生殖ステージの生存時間が短く検出されにくい、特定の条件で幼虫がそのステージに成長するのかもしれない。

本属線虫は、世界的に知られている9種のうち3種について、宿主に致死的事であることが実験的に示されている (Hooper *et al.*, 1999; Grimm, 2002; Pieterse *et al.*, 2017; Ross *et al.*, 2018)。本研究では、東京都目黒区で採集した感染ナメクジを飼育したところおよそ半数が23日間に死亡し、その死体から本属線虫が見出された。これらのことから、目黒区に分布した本属線虫はナメクジに対して致死的事なのかもしれない。これは、目黒区のような寄生率の高い場所では、本属線虫がナメクジ個体群の減耗要因の1つとなることと、ナメクジ類防除の生物農薬として国産の本属線虫を活用できることの可能性を示すものである。一方で、飼育中に生残した9個体のうち8個体のナメクジにも本属線虫の寄生が確認された。これら8個体が飼育期間中に生残した理由ははっきりしないが、一般的に病原体の被害性は寄生した虫体の数、感染してからの期間と宿主の感受性によって変わると考えられるため (山口・那須, 2016), これらの要因の差異が飼育宿主の生残を左右したのかもしれない。今後は、国内の本属線虫の被害性を実験的に評価するための攻撃試験を行う必要がある。なお、本属線虫は、ナメクジ科のナメクジにおける感染率が50%に達する場所においても、コウラナメクジ科のチャコウラナメクジ類への寄生が全く認められなかった。このことから、ナメクジと科レベルで異なるチャコウラナメクジ類には、日

本国内の本属線虫は感染しにくい可能性がある。北米では、国外から侵入した寄生性線虫類が在来ナメクジ類の死亡を引き起こし、ナメクジ類の分布を変化させたとの指摘がある (Ross *et al.*, 2010)。日本においては、外来種のチャコウラナメクジ類は在来種より広く分布しているが (田中・宇高, 2010), ナメクジ種間の本属線虫に対する感受性の違いがこの分布を決めた要因の一つかもしれない。日本のナメクジ類の分布と本属線虫の関係について、今後の研究が求められる。

本研究では、得られた線虫を形態観察に基づき属まで同定した。しかし、本属線虫の成虫は種間で形態が酷似しており、種の同定には至らなかった。本属の種レベルの同定には電子顕微鏡を用いた形態の詳細な観察、性比の調査、遺伝子マーカーなどによる他種との比較が必要となる。国外では、様々な場所での陸産貝類における本属線虫の寄生が調査されており、未記載種が次々に見いだされている (Ross *et al.*, 2012, 2016 and 2018; Nermut' *et al.*, 2016a, b)。日本国内の本属線虫についても同様に、その種が明らかにされることが期待される。

本研究で対象とした *Phasmarhabditis* 属には、これまで和名がなかった。本属線虫がカンセンチュウ科に属することと、本属線虫が主としてナメクジ類に感染することが世界的に報告されていることから、属の和名としてナメクジカンセンチュウを提唱する。

謝辞

野外調査にご協力いただいた佐伯いく代先生、宇高寛子先生、柳澤静磨氏ならびに線虫の培養についてご教示くださった日野明紀業先生に感謝する。線虫の培養と形態観察についてご助言をいただいた森林総合研究所の神崎菜摘先生に感謝する。本研究はリバネス研究費自然史研究奨励賞の補助を受けました。

文献

- Andrássy, I. 1983. A taxonomic review of the suborder Rhabditina (Nematoda: Secernentia). Orstom, Paris.
 荒城雅昭 2014a. 3. グリセリン置換法. 水久保隆之・

- 二井一禎 (編), 線虫学実験, pp. 6–9, 京都大学学術出版会, 京都.
- 荒城雅昭 2014b. 5. 封入法-プレパラートの作成. 水久保隆之・二井一禎 (編), 線虫学実験, pp. 11–13, 京都大学学術出版会, 京都.
- 東 正雄 1995. 原色日本陸産貝類図鑑. 343 pp. 保育社, 大阪.
- Azzam, K. M. 2003. Description of the nematode *Phasmarhabditis tawfikii* n. sp. isolated from Egyptian terrestrial snails and slugs. *Journal-Egyptian German Society of Zoology*, 42: 79–88.
- Carnaghi, M., Rae, R., De Ley, I. T. and Johnston, E., Kundermann, G., Mc Donnell, R., O’Hanlon A., Reich I., Sheahan J., D. Williams C. and Gormally, M. J. 2017. Nematode associates and susceptibility of a protected slug (*Geomalacus maculosus*) to four biocontrol nematodes. *Biocontrol Science and Technology*, 27: 294–299.
- De Ley, I. T., McDonnell, R. D., Lopez, S., Paine, T. D. and De Ley, P. 2014. *Phasmarhabditis hermaphrodita* (Nematoda: Rhabditidae), a potential biocontrol agent isolated for the first time from invasive slugs in North America. *Nematology*, 16: 1129–1138.
- De Ley, I. T., Holovachov, O., Mc Donnell, R. J., Bert, W., Paine, T. D. and De Ley, P. 2016. Description of *Phasmarhabditis californica* n. sp. and first report of *P. papillosa* (Nematoda: Rhabditidae) from invasive slugs in the USA. *Nematology*, 18: 175–193.
- Grimm, B. 2002. Effect of the nematode *Phasmarhabditis hermaphrodita* on young stages of the pest slug *Arion lusitanicus*. *Journal of Molluscan Studies*, 68: 25–28.
- Hooper, D. J. Wilson, M. J., Rowe, J. A. and Glen, D. M., 1999. Some observations on the morphology and protein profiles of the slug-parasitic nematodes *Phasmarhabditis hermaphrodita* and *P. neopapillosa* (Nematoda: Rhabditidae). *Nematology*, 1: 173–182.
- 堀 栄太郎 1973. 東京港湾地区における広東住血線虫の調査研究—2—中間宿主について. 寄生虫学雑誌, 22: 209–217.
- Huang, R. E., Ye, W., Ren, X. and Zhao, Z. 2015. Morphological and molecular characterization of *Phasmarhabditis huizhouensis* sp. nov. (Nematoda: Rhabditidae), a new rhabditid nematode from south China. *PLOS ONE*, 10: e0144386.
- 狩野泰則・後藤好正 1996. 横浜市の陸産貝類. 神奈川県自然保全研究会報告書, 14: 43–106.
- Mengert, H., 1953. Nematoden und Schneken. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie Tiere*, 41: 311–349.
- Nermut, J., Půža, V., Mekete, T. and Mráček, Z. 2016a. *Phasmarhabditis bonaquaense* n. sp. (Nematoda: Rhabditidae), a new slug-parasitic nematode from the Czech Republic. *Zootaxa*, 4179: 530–546.
- Nermut, J., Půža, V. and Mráček, Z. 2016b. *Phasmarhabditis apuliae* n. sp. (Nematoda: Rhabditidae), a new rhabditid nematode from milacid slugs. *Nematology*, 18: 1095–1112.
- Pieterse, A., Tiedt, L. R., Malan, A. P. and Ross, J. L. 2017. First record of *Phasmarhabditis papillosa* (Nematoda: Rhabditidae) in South Africa, and its virulence against the invasive slug, *Deroceras panormitanum*. *Nematology*, 19: 1035–1050.
- Rae, R. 2017. *Phasmarhabditis hermaphrodita*—a new model to study the genetic evolution of parasitism. *Nematology*, 19: 375–387.
- Rae, R., Verdun, C., Grewal, P. S., Robertson, J. F. and Wilson, M. J. 2007. Biological control of terrestrial molluscs using *Phasmarhabditis hermaphrodita*—progress and prospects. *Pest Management Science: formerly Pesticide Science*, 63: 1153–1164.
- Ross, J. L., Ivanova, E. S., Severns, P. M., and Wilson, M. J. 2010. The role of parasite release in invasion of the USA by European slugs. *Biological Invasions*, 12: 603–610.
- Ross, J. L., Ivanova, E. S., Sirgel, W. F., Malan, A. P. and Wilson, M. J. 2012. Diversity and distribution of nematodes associated with terrestrial slugs in the Western Cape Province of South Africa. *Journal of Helminthology*, 86: 215–221.
- Ross, J. L., Ivanova, E. S., Hatteland, B. A., Brurberg, M. B. and Haukeland, S. 2016. Survey of nematodes associated with terrestrial slugs in Norway. *Journal of Helminthology*, 90: 583–587.
- Ross, J. L., Pieterse, A., Malan, A. P., and Ivanova, E. 2018. *Phasmarhabditis safricana* n. sp. (Nematoda: Rhabditidae), a parasite of the slug *Deroceras reticulatum* from South Africa. *Zootaxa*, 4420: 391–404.
- Tan, L. and Grewal, P. S. 2001. Infection behavior of the rhabditid nematode *Phasmarhabditis hermaphrodita* to the grey garden slug *Deroceras reticulatum*. *Journal of Parasitology*, 87: 1349–1354.
- 宇高寛子・田中 寛 2010. ナメクジ: おもしろ生態とかしこい防ぎ方. 120 pp. 農山漁村文化協会, 東京.
- Waki, T. 2017. Diversity of terrestrial mollusks and their helminths in artificial environments in Yoyogi Park, Tokyo, Japan. *Journal of Asia-Pacific Biodiversity*, 10: 254–256.
- Waki, T., Hino, A. and Umeda, K. 2018a. *Angiostoma namekuji* n. sp. (Nematoda: Angiostomatidae) from terrestrial slugs on Oshiba Island in the Seto Inland Sea, Japan. *Systematic parasitology*, 95: 913–920.
- Waki, T., Nakao, M., Hayashi, K., Ikezawa, H. and Tsutumi, N. 2018b. Molecular and Morphological Discrimination of Dicrocoeliid Larvae (Trematoda: Digenea) from Terrestrial Mollusks in Japan. *Journal of Parasitology*, 104: 660–670.
- Wilson, M. J., Glen, D. M. and George, S. K. 1993a. The rhabditid nematode *Phasmarhabditis hermaphrodita* as a potential biological control agent for slugs. *Biocontrol Science and Technology*, 3: 503–511.
- Wilson, M. J., Glen, D. M., George, S. K. and Butler, R. C. 1993b. Mass cultivation and storage of the rhabditid nematode *Phasmarhabditis hermaphrodita*, a biocontrol

- agent for slugs. *Biocontrol Science and Technology*, 3: 513–521.
- Wilson, M. J., Glen, D. M., George, S. K. and Hughes, L. A. 1995a. Biocontrol of slugs in protected lettuce using the rhabditid nematode *Phasmarhabditis hermaphrodita*. *Biocontrol Science and Technology*, 5: 233–242.
- Wilson, M. J., Glen, D. M., George, S. K. and Pearce, J. D. 1995b. Selection of a bacterium associated with the nematode *Phasmarhabditis hermaphrodita*, to the slug *Deroceras reticulatum*. *Fund Appl Nematol.* 18: 419–425.
- 山口進康・那須正夫 2016. 微生物の多様性・系統分類・検出方法. 日本生態学会(編), 感染症の生態学, pp. 3–17, 共立出版, 東京.

(受理: 2019年7月14日)