



[総説]

## マダニ媒介人獣共通感染症対策における統合的管理の課題

岡部 貴美子<sup>1\*</sup>・五箇 公一<sup>2</sup>・飯島 勇人<sup>1</sup>・亙 悠哉<sup>1</sup>・山内 健生<sup>3</sup>

<sup>1</sup> 森林総合研究所, 〒305-8687 茨城県つくば市松の里1

<sup>2</sup> 国立環境研究所, 〒305-8506 茨城県つくば市小野川16-2

<sup>3</sup> 帯広畜産大学, 〒080-8555 北海道帯広市稲田町西2線11番地

(受領: 2022年5月13日; 掲載決定: 2022年8月22日)

### ABSTRACT

Challenges of integrated management in tick-borne zoonosis control. Kimiko OKABE (*Forestry and Forest Products Research Institute, 1 Matsunosato, Tsukuba, Ibaraki 305-8687, Japan*), Koichi GOKA (*National Institute of Environmental Studies, 16-2 Onogawa, Tsukuba, Ibaraki 305-8506, Japan*), Hayato IJIMA, Yuya WATARI (*Forestry and Forest Products Research Institute, 1 Matsunosato, Tsukuba, Ibaraki 305-8687, Japan*) and Takeo YAMAUCHI (*Obihiro University of Agriculture and Veterinary Medicine, 2-11 Inadacho-nishi, Obihiro, Hokkaido 080-8555, Japan*)

Ticks are common vectors of zoonotic infectious diseases in humans. Chemical pesticides have been used to control tick populations for several decades especially in the livestock industry, but those have resulted in the rapid acquisition of resistance to pesticides by ticks. Additionally, because of environmental pollution and human-health concerns arising from the use of chemicals, non-pesticidal control measures, such as biological control, immunological/genetic methods, and wildlife management have become more popular. However, no single measure has produced convincing outcomes due to inconsistent results, and the high cost of the methods. In particular, the scale of biological control is spatiotemporally limited and it has proven difficult to select an appropriate target species in wildlife management. For each individual measure, and its integration, it is crucial to identify the local tick population dynamics, and accurately determine tick micro-habitats and host competence. Biodiversity may function to reduce the risk of tick-borne diseases, but no hypothesis has yet been proposed to explain fully the mechanisms involved. Further studies are required to develop ecosystem management principles that will prevent the outbreak of both ticks and pathogens in wildlife. Such measures should be based on the conservation of biodiversity, possibly in combination with zoning.

**Key words:** biodiversity, ecosystem management, integrated management, natural enemies, wildlife, zoonoses

\* 連絡先著者: e-mail: kimikook@ffpri.affrc.go.jp

DOI: 10.2300/acari.31.49

## はじめに

近年の生態学的研究は、生態系の攪乱や劣化が野生動物由来の新たな人獣共通感染症発生の重要なドライバーであることを明らかにしてきた (Smith et al., 2005; Wilcox and Gubler, 2005; Jones et al., 2008; Kilpatrick and Randolph, 2012; Allen et al., 2017; 岡部ら, 2019). ヒトの感染症のうち60%以上, そして重症急性呼吸器症候群 Severe acute respiratory syndrome (SARS), ウエストナイル熱, ライム病などの新興感染症の約75%が, ヒトとヒト以外の動物の間で共通する人獣共通感染症であると推定されている (Taylor et al., 2001). またこれら人獣共通感染症には, 無脊椎動物が媒介する媒介性感染症が22%前後含まれており (Taylor et al., 2001), 温帯地域ではマダニが主要な媒介者である (Lane, 2009). 生態系の攪乱や劣化とマダニの密度増加との直接的な関係は示されていないものの, 土地利用の変化に伴う宿主動物の多様性や分布の変化は, マダニを含む病原体媒介生物の個体群動態に強く関連していると予想される.

畜産業においてはマダニが感染症を媒介することは広く知られおり, 吸血だけで家畜の貧血や毒素による麻痺を引き起こすこともある一般的な害虫と位置付けられ, マダニの生物学的特性や防除に関する研究が進められてきた (Oliver, 1989; Keirans, 2009; Sonenshine and Roe, 2014). マダニ科の多くは飽血後に宿主から離脱し, 幼虫, 若虫, 成虫の各ステージで異なる宿主に寄生する三宿主性をとる. 種によって異なるものの, 一般には幼虫は小型の, 成虫になるとより大型の宿主を好んで利用する. 移動性の高い宿主に寄生した場合は, 吸血中に宿主に運ばれて長距離を移動することがありうる. オス成虫を除き, 飽血した各発育ステージのマダニは宿主から離脱し, 地面に降りておそらくリター層またはその下の土壌中で血液を消化し次のステージに脱皮するか, 雌成虫であれば産卵する (Oliver, 1989; Sonenshine and Roe, 2014). 未吸血のマダニの多くはハラー氏器官と呼ばれる感覚器官を使って活発に宿主を探索し, 二酸化炭素, 熱, 匂い等を感じて宿主にたどり着く (Oliver, 1989; Sonenshine and Roe, 2014). マダニは宿主の血液を介して, ウイルス, 原虫, リケッチアやスピロヘータなどの病原体を体内に取り込む (Oliver, 1989; Sonenshine and Roe, 2014). そして次の宿主の吸血にあたって抗血液凝固物質が混じった唾液を注入する際に, 唾液中の病原体が受け渡されてマダニ媒介性感染症 (Tick-borne diseases (TBD)) と呼ばれる病気を発症させる (Jongejan and Uilenberg, 2004; 辻・藤崎, 2012; Sonenshine and Roe, 2014).

ヒトが感染するTBDの多くは風土病として理解されてきた. Dantas-Torres et al. (2012) はそれらのうち, 比較的広域に分布するあるいは発生数の多い17種類の主なヒトのTBDをリストアップした. ソフトティック (soft ticks) と呼ばれるヒメダニ科 (Argasidae) のマダニは, 巣などの同一の空間を継続的に利用する脊椎動物に主に寄生し, ヒトに対しては回帰熱の病原性スピロヘータ (*Borrelia* spp.) などの少数の感染症を媒介することが知られるだけである. これに対してハードティック (hard ticks) と呼ばれるマダニ科 (Ixodidae) のマダニは, 爬虫類, 鳥類, 哺乳類などの広範囲の脊椎動物に寄生し, 多種類のTBDをヒトに媒介する (Oliver, 1989; Estrada-Peña and Jongejan, 1999).

この100年の間に, ワクチンの開発やマダニとその宿主に関する生物・生態学的知識の蓄積により, TBDの制御は目覚ましい進歩を遂げてきた. 一方で重症熱性血小板減少症候群 (Severe fever with thrombocytopenia syndrome (SFTS)) のような新たなヒトのTBDが見いだされ, 日本を含む東アジアで広く確認されている (Saijo, 2019). 本総説では, ヒトのTBDリスクを軽減するための対策として, 複数の措置を同時に適用する統合的管理の重要性につ

いて提案する。その根拠として化学的防除や生物的防除などを含めた、マダニ対策の歴史と現状について概説する。マダニやマダニ対策に関する研究は数多く発表されていることから、既存の出版物から情報を収集し各対策の典型的な成功または失敗を評価する。また評価の過程では主にヒトの病気に焦点を当てたが、多くの管理策が家畜にのみ適用されていたり、ヒト向けの対策と切り離して考えることが難しかったりしたため、動物中心の病気に対するものも含めながら統合的な対策について議論する。

## 1. マダニ対策の歴史と現状

### 1.1. マダニの化学的防除

マダニの化学的防除は元来家畜に対する健康被害を防ぐことが目的であり、19世紀に牛に寄生する外部寄生虫対策の一環として導入されたが、20世紀に入ってからマダニにおける薬剤抵抗性が顕在化した (Graham and Hourigan, 1977; George et al., 2004; Ostfeld et al., 2006; Table 1)。それ以来、新しい薬剤の開発のたびに新しい抵抗性が進化するという悪循環を繰り返し、さらには薬剤の過剰利用による環境汚染あるいは非標的動物およびヒトに対するリスクの増大という問題に悩まされてきた (George et al., 2004; Graf et al., 2004; Willadsen, 2006; Sonenshine and Roe, 2014; Table 1)。

ヒトへのTBDを予防するための手法としては、化学薬剤を用いて野外植生上で宿主を探索するマダニを防除するという手法が取り入れられてきた (Barbour and Fish, 1993)。しかしたとえばライム病感染予防を目的として植生に薬剤を散布し、マダニ密度の抑制に成功した事例は多々報告されている一方で、感染者数の減少に至ったとされる事例は極めて少ない (Stafford, 1991; Curran et al., 1993; Ostfeld et al., 2006)。むしろ住宅地周辺での薬剤散布によるマダニ密度の低下が必ずしもライム病有病率の低下には寄与せず、感染者数の減少には結びつかないとする報告が複数提出されている (Hinckley et al., 2016; Richardson et al., 2019)。化学薬剤と防鹿柵を併用した防除結果では、ライム病の病原体を媒介するマダニ密度が著しく減少 (83~97%) したが柵のコストや薬剤処理による環境への影響は無視できないものであったとされ (Fish, 1995)、リスクとコストを比較すると、併用によるマダニ個体群抑制の実効性は高いとは言い難い。

ヒトのTBD対策を目的としてマダニに有効な防除剤を野生動物へ投与することは、頻繁に行われてきたわけではないものの、アメリカのライム病対策ではいくつかの試みがある。たとえばオジロジカ (*Odocoileus virginianus* (Zimmermann, 1780)) 用のベイト・ステーションを用いた試験では、*Ixodes scapularis* Say, 1821の若虫密度の低下が報告されている (Solberg et al., 2003; Ostfeld et al., 2006; Gortázar et al., 2015)。またネズミが病原体リケッチアの増幅動物であることから、殺虫剤を含むベイト剤を野外に生息するネズミを対象に投与したところ、植生上で宿主を探索する若虫個体数が減少し、ライム病の病原体である *Borrelia burgdorferi* (Johnson et al. 1984) Adeolu and Gupta 2015 とヒトのエーリヒ症/アナプラズマ症の原因となる病原体 *Anaplasma phagocytophilum* corrig. (Foggie 1949) Dumler et al. 2001 に感染したマダニの割合が減少した (Ostfeld et al., 2006)。しかしながらこの手法には、非標的動物種がベイト剤を摂食してしまうという生態系リスクに加え、装置のセットアップやメンテナンスにもコストがかかるという問題が残っている (Ostfeld et al., 2006)。

植物由来の天然物殺虫・殺ダニ剤 (地域で入手可能な植物からの抽出物など) は、低コストで開発可能なことや、既存の殺虫剤に抵抗性を示す害虫にも防除効果が期待できることなどから、生態リスクが低い野外防除用薬剤として期待される。しかし薬量あたりの効果が低

**Table 1.** Common success and failures in tick control measures for tick-borne zoonoses.

Control measures	Targets	Methods	Success <sup>a)</sup>	Failures <sup>a)</sup>
Chemical control	Tick populations	Spray of acaricide on livestock, wildlife, and vegetation, repellents	Reduction of tick population on livestock until resistance evolved (1, 2), remarkable reduction of questing ticks (2), repellent is suggested best for human (3)	Acaricidal treatment only on cattle did not control multi-host ticks (4), acaricidal resistance (1), vector control may be successful but prevalence did not decrease (3, 5)
Vaccination	Ticks and pathogens	Vaccination	Remarkable reduction of the amount of blood taken by ticks, tick infestation and tick fertility (6, 7)	The funding gap between the development and commercialization (8), not immediate reduction of ticks (6)
Biological control	Tick populations	Natural enemies including the parasitoid and fungal pathogens	High tick mortality usually in laboratory tests and some case studies at the small scale (9, 10)	Results are usually fluctuated, do not last for long and/or at a small scale, and it is usually high cost (9, 10), only a few species are applicable (9, 10)
Vegetation control	Tick populations, tick questing plants	Burning plants, excluding invasive plants	Conventional burning decreased tick population (11)	Tall grass remained after burning increased ticks (12), results are fluctuated (13, 14)
Wildlife management				
Culling	Deer for Lyme disease Hare for louping-ill virus	Random/ selective culling combined with/ without others	Mountain hare culls reduced tick abundance on red grouse maybe together with sheep tick control (15)	Effects unknown or unsatisfied (6, 10, 16)
Eradication	Deer (in island)	Complete removal of white-tailed deer	Significant reduction of ticks (18)	Reintroduction of infected ticks by birds to the eradicated island (17)
Fencing	Deer	Exclusion of deer with fence	In three yrs after fencing, tick population declined in small area (19), correlation between deer density and nymphal tick abundance (20)	Tick abundance inside a fence depended on other host animals nearby the fence (21), higher tick density and infection rate at the small scale by meta-analysis (22)

a): Numbers in parentheses in the text correspond to the following references. 1: George et al., 2004, 2: Graham and Hourrigan, 1977, 3: Richardson et al., 2019, 4: Walker et al., 2014, 5: Hinckley et al., 2016, 6: Sonenshine and Roe, 2014, 7: Barbour and Fish, 1993, 8: Guerrero et al., 2012, 9: Samish et al., 2004, 10: Ostfeld et al., 2006, 11: Jacobson and Hurst, 1979, 12: Fyumagwa et al., 2007, 13: Piesman and Eisen, 2008, 14: Stafford et al., 2017, 15: Laursen et al., 2003, 16: Kugeleler et al., 2016, 17: Rand et al., 2004, 18: Elias et al., 2011, 19: Gilbert et al., 2012, 20: Stafford et al., 2003, 21: Daniels and Fish, 1995, 22: Perkins et al., 2006.

いことや適用範囲が限定されているなどの点で実用性に問題があり、さらなる研究開発が必要とされる (Kiss et al., 2012). 性フェロモンや炭酸ガス (ドライアイス) などの誘引剤との併用は、天然物殺ダニ剤の効果を高めることが報告されており、使用法の検討によって安全性を保ちながら効果を高めることが可能かもしれない (Sonenshine and Roe, 2014).

以上のこれまでの野外防除事例を踏まえれば、薬剤によるマダニ野生個体群の防除は、あくまでも人間との接触確率が高いエリア (例えば公園やキャンプ場、競技場あるいは作業用林道など) における異常発生時の緊急防除などに限定されるべきであり、自然環境におけるマダニ個体群抑制に大量の薬剤散布を行うことは、実効性の観点および生態系に対する影響の観点からも、避けるべきと判断される。自然環境下におけるヒトとマダニの接触回避には、ヒト自身に直接、忌避剤を塗布することがもっとも効果的で、かつ生態リスクが低い方法といえる。これまでに DEET (N,N-diethyl-mtoluamide) やイカリジン (saltidin) などの忌避剤の有効性が報告されており (Semmler et al., 2011), 国内外で製剤が広く流通している。そのほかピレスロイド系殺虫剤の Permethrin も高い忌避効果を有することが示されており、本剤を含浸させた衣類によるマダニ刺咬被害の抑制も提案されている (Han et al., 2021)

マダニ媒介性病原体の感染および TBD の発症予防に対しては、ヒト、家畜、野生動物への経口ワクチン接種が期待されている (Table 1). オウシマダニ (*Rhipicephalus microplus* (Canestrini, 1888)) の腸細胞に由来する Bm86 は糖タンパク質をベースとするが、80 年を超える開発期間を経て、海外ではワクチンとしてマダニの寄生と繁殖力の低下に顕著な成果を上げている (Sonenshine and Roe, 2014). マダニに対するワクチン接種は現在、畜産業界では Bm86 ベースのワクチンに大きく依存しており、通常殺ダニ剤との併用が行われている。しかしマダニの一部のグループにしか効果がなく、またマダニに刺咬される回数を減らすものではないことに留意する必要がある (Willadsen, 2006; Meeusen et al., 2007; Perez-Perez et al., 2010; Sonenshine and Roe, 2014). 最近では、免疫学的アプローチにより、マダニや関連する病原菌に対して有効なタンパク質やペプチドが同定され、機能的メカニズムが解明されつつある (de la Fuente et al., 2013; Sonenshine and Roe, 2014). しかし対象となる感染症や病原体の特性に関する知見がまだ不足していることから、抗体反応の正しい標的が特定できないケースが多々あり、実用までには時間がかかると考えられている。米国ではライム病対策として病原スピロヘータの保有体動物であるシロアシマウス (*Peromyscus leucopus* (Rafinesque, 1818)) にワクチン接種を試みてきたが大きな成果は得られず、最近の分析からはワクチンを接種していない他の保有体が感染源として寄与していることが示唆され、一部の動物種のみにはワクチンを接種しても感染を防ぐことは難しいことが明らかになった (Tsao et al., 2004).

## 1.2. 生物的防除および分子生物学的アプローチ

化学薬剤の開発コストやマダニの抵抗性の問題、食品や環境汚染による生態系やヒトの健康への影響などが懸念され、天敵を利用したマダニの生物的防除により多くの注目が集まっている (Samish et al., 2004; Sonenshine and Roe, 2014). しかし有効な天敵や、天敵の能力が発揮できる条件は限定的で、今のところ十分な成果をあげている事例は少ない (Table 1). また生物的防除とはいえ、頻繁に使用される天敵製剤に対する標的生物の耐性の進化などにより、効果は永続的とはいえない可能性を念頭に置く必要がある (McGaughey, 1985; van Peer et al., 1991; Best and Kerr, 2000). ウイルス、細菌や真菌、原生動物、線虫などがマダニ体内から検出されており、ほとんどの場合その病原性は不明であるものの生物的防除剤と

しての期待は大きく、畜産業界でも利用されてきた (Mwangi et al., 1991a; Samish and Rehacek, 1999; Ostfeld et al., 2006). 具体的には真菌類の *Metarhizium anisopliae* (Metschn.) Sorokin, 1883 や *Beauveria bassiana* (Bals.-Criv.) Vuill., 1912, Heterohabditidae や Steinernematidae などの線虫類であり、これらはジェネラリストとして広範な節足動物の防除に有効であることが知られている (Samish and Rehacek, 1999; Samish et al., 2004). 実験室条件下では、昆虫病原真菌によるマダニの死亡率が著しく高まることも稀ではなく、概ね良い結果が得られている (Samish and Rehacek, 1999; Samish et al., 2004). しかし同じ菌類を使っても野外試験の結果は振れ幅が大きい。その理由は、おそらく適切な温度と湿度の条件下で適切なステージのマダニを宿主にできないためと考えられ、加えて野外試験では生死の判定が困難で結果の定量的評価が難しいことも一因である (Samish et al., 2004; Sonenshine and Roe, 2014). また生物的防除が高コストとなりがちだが、その理由として最適な散布時期が事前に決定しにくく、密度低下が確認できるまで人工飼育した資材を何度も散布しなければならぬことが指摘されている (Ostfeld et al., 2006). 一方野外散布、特に植生上に散布しておくことによって、目的外の生物が宿主となって維持された病原菌が、ある程度の期間を経てマダニの密度抑制に貢献することも期待されている (Kaaya and Hassan, 2000).

マダニの生物的防除剤としては捕食性の節足動物が最も利用されているものの、使われる昆虫の種は限られており、ほとんどの場合、ハチ目トビコバチ科の *Ixodiphagus* 属の寄生蜂である (Mwangi et al., 1991a; Samish and Alekseev, 2001; Samish et al., 2004). この属のハチは世界に広く分布しマダニ科に対して寄生特異性を示す (Hu et al., 1998) が、日本ではマダニトビコバチ (*Ixodiphagus sagarensis* (Geevarghese, 1977)) 1種しか見つかっていない (東浦, 2020). マダニの個体数制御の効率が低いいため、有効な防除のためには寄生蜂を過剰に放飼する必要がある。一方寄生蜂の野外個体群維持のためには常に高密度のマダニ個体群が必要なことから、一時的に防除が成功すると、次のマダニ発生には対応できない可能性が高い (Samish et al., 2004). また地域的な寄主選好性の違いが明らかになっており、事前に利用する寄生蜂個体群の特性を把握する必要がある (Collatz et al., 2011). しかし逆に寄生特異性が高いがゆえに、天敵に対して一般的に懸念されるような、目的外生物の密度低下を招く心配はないといえる。

野外の個体群動態から、捕食性節足動物の種の豊富さや生息数と野外でのマダニの生息数との間には一般に負の相関関係が認められており、マダニの個体数に与える影響は疑いのないものといえる (Burns and Melancon, 1977; Burtis et al., 2016; Zingg et al., 2018). 一方で天敵の飼育手法開発や要防除水準 (被害を未然に防ぐことが可能な害虫密度や、経済的な被害許容水準などにより決定される) の決定などの技術的な問題が多く、天敵類の商業利用は難しいのが現状である (Samish et al., 2004; Ostfeld et al., 2006; Table 1). したがって天敵の活用においては、マダニ天敵の保全の検討が現実的であろう。たとえばネズミの巣などに共生し、便乗することが知られているオオヤドリカニムシ (*Megachernes ryugadensis* Morikawa, 1954) は、マダニを好んで捕食することが明らかとなった (Okabe et al., 2018, 2020). 動物の巣のような閉鎖空間では、寄生者を介して天敵と宿主との相利共生関係が進化する可能性が予想できることから、このような知見を活かした宿主—マダニ—マダニ天敵の相互作用に基づく天敵探索と有効な利用法の開発が期待される。

脊椎動物がマダニの駆除に使用されることは稀だが、大型哺乳類の飽血マダニを捕食する *Buphagus africanus* Linnaeus, 1766 や *B. erythrorhynchus* Stanley, 1814 などのウシツツキ類がアフリカで、ホロホロチョウ (*Numida meleagris* (Linnaeus, 1758)) が米国で利用されたこ

とがある (Samish and Rehacek, 1999; Ostfeld et al., 2006). ホロホロチョウの導入や保護プログラムが各地で実施されたものの、この鳥はマダニ成虫しか捕食しなかったため、ライム病対策上重要なマダニ若虫は直ちに減少せず、試みは成功しなかった (Samish and Rehacek, 1999; Ostfeld et al., 2006). また哺乳類の対マダニ戦略は、直接捕食というよりもグルーミングのような排除行動が一般的である (Samish et al., 2004; Ostfeld et al., 2006). グルーミングによる宿主個体からのマダニの除去は必ずしもマダニを殺すわけではないので、マダニの個体数を減らさない可能性があり、ヒトへのTBDリスク低減にどの程度効果があるかを定量評価する必要がある。

マダニ防除における遺伝学的アプローチは、比較的新しい試みである (Willadsen, 2006; Sonenshine and Roe, 2014; Araya-Anchetta et al., 2015). 不妊虫放飼は媒介生物を含む害虫防除で最もよく使われ成功した方法の一つで、人工的に不妊化した個体と交尾することで次世代の野生生息個体数をゼロにすることを指すものであり、マダニ防除にも導入されている (Sonenshine and Roe, 2014). また人獣共通感染症の対策として、有用な免疫システムにかかる遺伝子を人為的に動物宿主に組み込み野外放飼するようなプロジェクトも検討されているが、このような試みに対しては、公衆衛生や生態系リスクの観点からも真剣な議論と監視が必要である (Whitelaw and Sang, 2005; Buchthal et al., 2019).

### 1.3. マダニとTBDリスク制御のための植生管理

植生管理はマダニやTBD対策として一般的な手法である (Piesman and Eisen, 2008; Stafford et al., 2017; Table 1). 植生除去はマダニの宿主探索の場の消失や、乾燥による生息地の劣化を引き起こすと予想されるが、実際に植生の少ない環境でマダニ密度は著しく低いことが明らかとなっている (Iijima et al., 2022). 火入れは様々な地域で従来から行われている手段で、マダニの直接的な駆除だけでなく、植生の除去や改変によるマダニ生息地の減少を想定している (Randolph and Storey, 1999; Piesman and Eisen, 2008). たとえば森林への火入れによって、その3か月後の野生のシチメンチョウ (*Meleagris gallopavo* Linnaeus, 1758) への *Amblyomma americanum* (Linnaeus, 1758) 寄生率が低下した (Jacobson and Hurst, 1979). 一方で管理によって草原火災が抑制されたために草丈の高い草原が形成され、その後マダニの密度が増加した例もある (Fyumagwa et al., 2007). また適切な植生管理は天敵の効果を高める可能性があり、ケニアの草丈の低い草地では草丈の高い草地よりも飽血したマダニメス成虫が動物 (アリ、トカゲ、鳥、ネズミ) に捕食されやすく、マダニの密度が減少したと報告されている (Mwangi et al., 1991b).

外来植物のマダニへの影響は、さまざまである。外来植物は一般的にその繁殖力の強さなどから、安定した温度や高湿度などのより良い環境を提供することでマダニの密度を高めるとされるが (Racelis et al., 2012), 状況によっては必ずしもそうはならない (Civitello et al., 2008). 外来植物種は在来の哺乳類の分布を変化させることで、間接的に寄生マダニの密度に影響を与える可能性もある (Allan et al., 2010; Johnson et al., 2015). マダニ駆除のための植生除去に関しては概ね成功事例が多く報告されているが (Table 1), 在来植物や宿主動物などの生態系への影響を慎重に考慮する必要がある。

### 1.4. マダニ媒介感染症対策としての野生動物の個体群管理

人獣共通感染症対策としての対象野生動物個体群の間引き (culling) などの低密度管理は、疫学や動物の生態学に基づいた一般的なアプローチであり、宿主動物の低密度管理がマダニ

のような病原体の媒介者の密度を下げる事例が報告されている (Mena-Lorca and Hethcote, 1992; Lloyd-Smith et al., 2005; Holmala and Kauhala, 2006; van Klink et al., 2015). しかし密度管理による感染症制御にも、難しい課題がある. なぜならすべての病原体保有あるいは増幅動物種が明らかになっているとは限らず、またわかっていたとしてもその種の分布パターンや分布範囲の予測が困難であること、さらにその種の個体群間あるいは他の動物種との相互作用は管理の過程でも変化するため、対策の有効性を予測・評価することが難しいためである (Woodroffe et al., 2006; Cross et al., 2007; Kowalczyk et al., 2008; Holmala and Kauhala, 2009; Table 1). また動物の保護と福祉および生態系の持続性の観点から、在来種の根絶は避けなければならない (Breed et al., 2006; Gortázar et al., 2007). 野生動物の個体群コントロールには、科学的根拠に基づく将来予測が必須である.

野生動物管理に焦点を当てた場合、管理対象種の選択は重要な課題である (Woolhouse et al., 1997, 2001). 大型宿主は小動物よりも管理がしやすく、また媒介動物の密度を下げる効果への期待が高いことから、個体群管理の対象となる傾向がある (Goodwin et al., 2001; Tsukada et al., 2014; Huang et al., 2019). 一方、欧米におけるヒトのTBDに対する野生動物管理の試みの多くはライム病対策であり、大型哺乳類であるシカ類に焦点が当てられているが、効果は様ではない (Wobeser, 2002; Ostfeld et al., 2006). 成功事例としては、米国のモンヒガン島でマダニ密度が上昇し感染者数が急増したことから、媒介マダニ (*I. scapularis*) 成虫の主要宿主であるオジロジカを根絶したところ、地域のマダニの個体数と病原体の感染率が大幅に減少した (Rand et al., 2004) ことなどがあげられる. またニューヨーク州 (米国) のシカ侵入防止柵設置 (6~101 ha, 26年間) による排除実験では、その内側ではシカ類がマダニ成虫を持ち込まないことから、ネズミへのマダニ幼虫寄生数が有意に低かった (Daniels and Fish, 1995). しかし小型から中型の哺乳類にとって柵内外の行き来が可能であったことから、保菌マダニの移送が可能で、ヒトへの感染リスクは減らせないことが推測された (Daniels and Fish, 1995). またメタ解析の結果からは、柵内の面積が小さく (2.5 ha 以下)、柵を設置してから検査するまでの期間が短いと、一時的にマダニの保菌率はむしろ高くなることが予想されている (Perkins et al., 2006). ヨーロッパのライム病では、媒介マダニ (*Ixodes ricinus* (Linnaeus, 1758)) の密度はシカ類の生息数とは有意な相関関係がなく、シカの有無のみに影響されることがわかった (Hofmeester et al., 2017). またシカ類の天敵となるような肉食哺乳類も、マダニが媒介する *Anaplasma* や *Ehrlichia* のような人獣共通感染症病原体に関与していることがわかっている (André, 2018). 日本の事例では、千葉県ではニホンジカ (*Cervus nippon* Temminck, 1838) 密度と日本紅斑熱の発生拡大との関係性が示唆され (Matsuyama et al., 2020)、島根県ではニホンジカの密度制御によって日本紅斑熱患者発生数が減少する可能性が示唆された (田原ら, 2019). 日本紅斑熱でも SFTS でもニホンジカの密度とマダニ密度の正の相関は予測されているが (Iijima et al., 2022)、一方でニホンジカが病原体を増幅しているかは明らかでなく、今後はニホンジカ以外の動物の関与を含めた総合的な評価が必要である.

病原体保有動物の種数が限定される場合には、低密度化の達成や対策の適切な時空間スケールの条件が満たされていれば、比較的实现可能性は高いといえるかもしれない. しかし実際には、大型獣の密度管理だけでは解決しない事例も多い. たとえばライム病では、齧歯類のシロアシマウスの密度管理が重要とされている. その理由は、病原スピロヘータ *B. burgdorferi* はマダニにおける経卵感染はなく、シロアシマウスが増殖宿主であること、また野外でヒトが刺咬されるリスクが高い若虫ステージのマダニ (Lane et al., 1991; Goodwin et



al., 2001; Huang et al., 2019) の密度は、シロアシマウスを主な宿主とするマダニ幼虫時の生存率に大きく左右されるからである。小型獣であるネズミの個体群密度管理は極めて困難で、現状としては明確な成果は得られていない。また最近のライム病の研究では、複数の野生動物の密度や食物網を通じたプロセスが、媒介マダニ密度増加とそれに伴う感染拡大の要因であることが示唆されている (Civitello et al., 2015; Ostfeld et al., 2018)。鳥類はマダニの移動にかかわりが深いと予想されているが、鳥類とマダニ科との相互作用に関する知識が不足しているため、感染症管理において鳥類をどのように位置づけるかを検討するにはさらなる研究が必要である (Hoogstraal et al., 1965; Elias et al., 2011; Yun et al., 2015)。また爬虫類に関しては、韓国で爬虫類などを好むタネガタマダニ (*Ixodes nipponensis* Kitaoka & Saito, 1967) 幼虫および若虫と、ヘビに寄生していたタカサゴキララマダニ (*Amblyomma testudinarium* Koch, 1844) 若虫から SFTS ウイルスが発見された。爬虫類そのもののウイルス保有は調べられていないものの、少なくとも媒介マダニの宿主としての SFTS への関与が明らかとなった (Suh et al., 2016)。

人獣共通感染症病原体を保有する野生動物個体群をコントロールするには、一般的にモニタリングや科学的支援を含む長期的な管理が必要となるため、コストが膨大になる傾向がある。その一方でヒトへの感染は期待したほど減少しないケースについても議論されている (Harrison et al., 2010; Richardson et al., 2019)。したがって、コストを抑えつつ効果を発揮する取り組みの方向性を検討することが重要である。日本では病原体やマダニの宿主となっている野生動物が、すでに農業や林業被害などの獣害を引き起こすことから管理の対象となっているものが多い。こうした従来からの野生動物管理の目的に人獣共通感染症対策としての位置づけも加えることで、複数種を同時に管理しながらも、全体の管理コストの上昇を抑えた取り組みを検討できると考える。

## 2. 新たな感染症の発現 (スピルオーバー ; spill-over) 抑制を重視したマダニ媒介感染症対策

### 2.1. 生物多様性保全の意義

最近の数理モデルや実測値を用いた研究では、生物多様性、特に宿主動物種の多さが、人獣共通感染症のリスクを軽減してきた可能性が示唆されている。このことは「希釈効果」と呼ばれる仮説で説明される。すなわち宿主種間で病原体保有や増幅力が異なることから、種が増えればある空間内における動物全種の中で病原体を増幅させない動物が相対的に増えるため、ヒトの感染機会も減るという仮説である (Ostfeld and Keesing, 2000; Civitello et al., 2015)。希釈効果は米国のライム病発生パターンに基づき提案されたが、ウエストナイル熱発生と鳥類の多様性の間にも同様に負の相関関係が明らかにされている (Swaddle and Calos, 2008)。一方でペストなどの複数の人獣共通感染症およびそれらに関連する脊椎動物の多様性についてのメタ解析では、希釈効果は統計的に支持されていない (Salkeld et al., 2013)。このように種の豊富さによる希釈で説明できる事例は限られており、その一方で生物多様性ホットスポットには既知や未知の病原体が多く存在し、感染症ホットスポットと考えるべきであるなど、安直に生物多様性の高さで感染症抑制を結びつけることには注意が必要である。Ostfeld and Keesing (2000) は、希釈効果で説明可能な人獣共通感染症としてライム病をあげ、その属性として、マダニ科の多くに見られるように病原体の媒介者がジェネラリストであること、媒介者に病原体の経卵感染がないこと、宿主間の病原体増幅力に差があること、宿主として有能な種が野生動物群集内で優占していることを挙げている。生物多

様性は種数とそれぞれの種の密度に基づく種多様性だけでなく、様々な視点によって評価される非常に複雑な指標である。さらに各々の種間相互作用も複雑なパターンを持つため、希釈効果はあったとしてもほかの多く感染症の場合検出は難しく、人獣共通感染症のすべてのケースを説明することはできないかもしれない (Randolph and Dobson, 2012; Salkeld et al., 2013; Huang et al., 2019)。希釈効果のモデルとなっていたライム病のケースでも、小型齧歯類の餌資源 (ドングリなど) から齧歯類捕食者までを含めたカスケード効果あるいは食物網の効果により、マダニの宿主である哺乳類の個体数が制御され、それによってさらにマダニの生息数やライム病の発生に影響が及んでいる可能性が明らかになってきた (Jones et al., 1998; Levi et al., 2012; Ostfeld et al., 2018)。このことは優占種や病原体増幅が可能な野生動物1, 2種の密度コントロールだけでは不十分で、感染症対策の視点からも植生や土地利用, その他を含めた生態系管理の重要性を示している。

野生動物の種の豊富さだけでは人獣共通感染症のリスクを評価できない可能性があるものの、生態系の攪乱、特に森林生態系の改変が新興人獣共通感染症の spill-over や地域的なアウトブレイクの起点であることは確かである (Jones et al., 2008; Kilpatrick and Randolph, 2012; Olivero et al., 2017; Allen et al., 2017)。世界的な分析では、生物多様性ホットスポットは潜在的な人獣共通感染症高リスク地域と一致するところが多いことが、明らかになっている (Jones et al., 2008; Keesing et al., 2010; Allen et al., 2017)。TBDを含めた人獣共通感染症の病原体が野生動物からヒトへ感染可能になる (spill-over) ことは、ヒトと病原体保有動物や媒介生物との接触機会の増加と強く関連することを念頭に置き、生物多様性や生態系保全, 土地利用のあり方について検討する必要がある (Bradley and Altizer, 2007; Keesing et al., 2010; Hassell et al., 2017; 岡部ら, 2019)。

## 2.2. 統合的TBD対策

TBDの病原体や媒介マダニを確実に防除するためには、野生動物の管理を視野に入れた複数の防除手段の統合が必要と考えられる (Cleaveland et al., 2001; Ostfeld et al., 2006; Walker et al., 2014; Table 1)。マダニ対策にも統合的害虫管理 (Integrated pest management (IPM)) の概念が導入されているが、コストパフォーマンスの視点からみて、有効な管理手法が具体的に提示されているとはいえないのが実情である (Ginsberg, 2001; Stafford et al., 2017)。マダニの生物学的特性や生態、病原体の生物学的特性が完全には解明されていないため、多くのマダニ種や感染症に対する管理における目標値を設定することは、現時点では困難である (Randolph and Dobson, 2012)。野外のマダニ個体群の統合的な制御手法を開発しTBDリスクを低減するためには、地域のマダニ個体群の動態、マダニのマイクロハビタット、マダニの増殖や移動に関する各野生動物種の宿主としての役割などに関する網羅的な情報が不可欠である。地理的にはマダニの種多様性は宿主の種多様性と似た傾向を示す (Cumming, 2000) ことから、地理的な進化の過程を理解し、病原体とマダニ、さらに宿主動物との関係を慎重に検討することが重要である (Ostfeld and Keesing, 2000; Cumming and Guégan, 2006)。

適切な生態系管理手法の開発のためには、リスク要因の特定および各要因によるリスクの定量的な評価のほかに、地理的な情報も有用である。感染症の発生地点を特定することで、景観や土地利用、野生動物分布、人口密度分布などとの関係を把握し、対策や予防に役立てることが期待されている (Lambin et al., 2010; Hay et al., 2013; Olivero et al., 2017; Murray et al., 2018)。エボラ出血熱の発生分析では、発生の位置情報に基づき土地利用等との関係を解明することで、周辺の土地利用の変化、特に森林の分断化や2年程度前の森林減少が主要因

であることが示唆された (Olivero et al., 2017; Murray et al., 2018). コロナウイルスの一種である SARS-CoV-2 では森林から農地などへの土地利用変化や、畜産の拡大が主要因であることが明らかになってきた (Rulli et al., 2021). TBD に関しても、地理情報に基づく分析やリスクの地図上での可視化が行われている。このような地理的なリスク評価は、対策の目的によってスケールが異なることに注意が必要である。たとえば人獣共通感染症のホットスポットを世界的に明らかにして、ワンヘルスの推進における国際協力を検討したり、資金を含めた勢力投入を検討したりする場合は、グローバルからローカルまでの様々なスケールやレベルでの評価が必要だろう (Allen et al., 2017). 一方で薬剤散布などの具体的なマダニ防除を目的とする場合には、マダニの生息に応じたスケールが有用である。たとえば植生タイプや密度、管理状況などを変数とする分析によって、地域的な (当該研究では 24 ha) マダニ分布リスクを地図化した例などがある (Stein et al., 2008). また野生動物管理あるいは生態系や土地利用のリスク評価の場合は、感染症発生の地理情報をもとに、感染のリスク要因それぞれに見合ったスケールで検討されるべきである (ダニ媒介性脳炎の例: Lambin et al., 2010, SFTS の例: Yasuo and Nishiura, 2019). さらに評価の時間スケールも考慮することが重要である。気候変動を含めた新たな環境変化の影響により、直接的あるいは間接的にマダニの分布が変化し、TBD の地域的なリスクが変化することも懸念されており (Gray et al., 2009; MacDonald et al., 2020), リスクの将来予測に際しては適切な時間スケールでの解析が不可欠である。このように、ヒトの TBD のリスクを評価し適切な対策を迅速に進めるためには、統合的かつマルチレベルのアプローチを目指す研究が必要である。

以上のようにヒトの TBD のリスクを軽減するためには、単一の方法や対象では不十分であることをこれまでの研究が示している (Artois et al., 2001; Kruse et al., 2004; Cumming and Guégan, 2006; Ostfeld et al., 2006; Dantas-Torres et al., 2012). 人獣共通感染症対策として世界的に着目されるワンヘルスのような、ヒト、動物、環境に対する統合的な取り組みによって、まずは新たな感染症が発現する spill-over リスクを低減すること、そしてアウトブレイクを抑えるための環境をベースとした対策を持続させることが必要である (IPBES, 2020; Plowright et al., 2021). そのためには、政策立案者、企業、その他の市民団体など、様々なステークホルダーの関与のもと、野生動物管理や生態系管理が持続的に実施されることが望まれる。このようなアプローチは、安全性の面でもコストの面でも期待が高い (岡部, 2021).

## 摘要

マダニはヒトの人獣共通感染症の一般的な媒介動物である。特に畜産分野では数十年にわたり化学的防除が行われてきたが、その結果、海外ではマダニが農業に対する抵抗性の獲得が顕在化した。また、化学物質の使用による環境汚染や人体への影響から、生物的防除、免疫学的・遺伝学的手法、野生動物管理などの非農薬的防除が盛んになってきている。しかし、どの対策も結果が一様でなくまたコストも高く、納得のいく結果が得られていない。特に生物的防除の規模は時空間的に限られており、野生動物管理における適切な対象種の選定が困難であることが分かっている。個々の対策やその統合には、地域のマダニ個体群動態を把握し、マダニのマイクロハビタットや宿主能力を正確に把握することが極めて重要である。生物多様性はマダニ媒介性感染症のリスクを低減する機能を持つと考えられるが、そのメカニズムを完全に説明する仮説はまだ提唱されていない。野生動物におけるマダニと病原体の両方の発生を防止する生態系管理のあり方を明らかにするためには、さらなる研究が必要であ

る。そのような対策は、生物多様性の保全に基づき、場合によってはゾーニングと組み合わせる必要がある。

## 謝辞

本研究は、(独) 環境再生保全機構の環境研究総合推進費 (JPMEERF20H00652)、科研費 (17H00807, 20H00652)、人間文化研究機構総合地球環境学研究所の予備研究プロジェクト (Project No. 14200158) の助成を受けたものである。

## 引用文献

- Allan, B. F., H. P. Dutra, L. S. Goessling, K. Barnett, J. M. Chase, R. J. Marquis, G. Pang, G. A. Storch, R. E. Thach and J. L. Orrock (2010) Invasive honeysuckle eradication reduces tick-borne disease risk by altering host dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107: 18523–18527.
- Allen, T., K. A. Murray, C. Zambrana-Torrel, S. S. Morse, C. Rondinini, M. Di Marco, N. Breit, K. J. Olival and P. Daszak (2017) Global hotspots and correlates of emerging zoonotic diseases. *Nature Communications*, 8: 1124.
- André, M. R. (2018) Diversity of *Anaplasma* and *Ehrlichia/Neohhrlichia* agents in terrestrial wild carnivores worldwide: implications for human and domestic animal health and wildlife conservation. *Frontiers in Veterinary Science*, 5: 293.
- Araya-Anchetta, A., J. D. Busch, G. A. Scoles and D. M. Wagner (2015) Thirty years of tick population genetics: a comprehensive review. *Infection, Genetics and Evolution*, 29: 164–179.
- Artois, M., R. Delahay, V. Guberti and C. Cheeseman (2001) Control of infectious diseases of wildlife in Europe. *The Veterinary Journal*, 162: 141–152.
- Barbour, A. G. and G. Fish (1993) The biological and social phenomenon of Lyme disease. *Science*, 260: 1610–1616.
- Best, S. M. and P. J. Kerr (2000) Coevolution of host and virus: the pathogenesis of virulent and attenuated strains of myxoma virus in resistant and susceptible European rabbit. *Virology*, 267: 36–48.
- Bradley, C. A. and S. Altizer (2007) Urbanization and the ecology of wildlife diseases. *Trends in Ecology & Evolution*, 22: 95–102.
- Breed, A. C., H. E. Field, J. H. Epstein and P. Daszak (2006) Emerging henipaviruses and flying foxes - Conservation and management perspectives. *Biological Conservation*, 131: 211–220.
- Buchthal, J., S. W. Evans, J. Lunshof, S. R. Telford 3rd and K. M. Esvelt (2019) Mice against ticks: an experimental community-guided effort to prevent tick-borne disease by altering the shared environment. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 374: 20180105.
- Burns, E. C. and D. G. Melancon (1977) Effect of imported fire ant (Hymenoptera: Formicidae) invasion on lone star tick (Acarina: Ixodidae) populations. *Journal of Medical Entomology*, 14: 247–249.
- Burtis, J. C., R. S. Ostfeld, J. B. Yavitt and T. J. Fahey (2016) The relationship between soil arthropods and the overwinter survival of *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) under manipulated snow cover. *Journal of Medical Entomology*, 53: 225–229.
- Civitello, D. J., S. L. Flory and K. Clay (2008) Exotic grass invasion reduces survival of *Amblyomma americanum* and *Dermacentor variabilis* ticks (Acari: Ixodidae). *Journal of Medical Entomology*, 45: 867–872.
- Civitello, D. J., J. Cohen, H. Fatima, N. T. Halstead, J. Liriano, T. A. McMahon, C. N. Ortega, E. L. Sauer, T. Sehgal, S. Young and J. R. Rohr (2015) Biodiversity inhibits parasites: Broad evidence for the dilution effect. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112: 8667–8671.
- Cleaveland, S., M. K. Laurenson and L. H. Taylor (2001) Diseases of humans and their domestic mammals: pathogen characteristics, host range and the risk of emergence. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 356: 991–999.
- Collatz, J., P. Selzer, A. Fuhrmann, R. M. Oehme, U. Mackenstedt, O. Kahl and J. L. M. Steidle (2011) A hidden beneficial: biology of the tick-wasp *Ixodiphagus hookeri* in Germany. *Journal of Applied Entomology*, 135: 351–358.

- Cross, P. C., W. H. Edwards, B. M. Scurlock, E. J. Maichak and J. D. Rogerson (2007) Effects of management and climate on elk brucellosis in the Greater Yellowstone Ecosystem. *Ecological Applications*, 17: 957–964.
- Cumming, G. S. (2000) Using habitat models to map diversity: pan-African species richness of ticks (Acari: Ixodida). *Journal of Biogeography*, 27: 425–440.
- Cumming, G. S. and J. F. Guégan (2006) Food webs and disease: is pathogen diversity limited by vector diversity? *Eco-Health*, 3: 163–170.
- Curran, K. L., D. Fish and J. Piesman (1993) Reduction of nymphal *Ixodes dammini* (Acari: Ixodidae) in a residential sub-urban landscape by area application of insecticides. *Journal of Medical Entomology*, 30: 107–113.
- Daniels, T. J. and D. Fish (1995) Effect of deer exclusion on the abundance of immature *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) parasitizing small and medium-sized mammals. *Journal of Medical Entomology*, 32: 5–11.
- Dantas-Torres, F., B. B. Chomel and D. Otranto (2012) Ticks and tick-borne diseases: a One Health perspective. *Trends in Parasitology*, 28: 437–446.
- de la Fuente, J., J. A. Moreno-Cid, R. C. Galindo, C. Almazan, K. M. Kocan, O. Merino, J. M. Perez de la Lastra, A. Estrada-Peña and E. F. Blouin (2013) Subolesin/Akirin vaccines for the control of arthropod vectors and vectorborne pathogens. *Transboundary and Emerging Diseases*, 60: 172–178.
- Elias, S. P., R. P. Smith, Jr, S. R. Morris, P. W. Rand, C. Lubelczyk and E. H. Lacombe (2011) Density of *Ixodes scapularis* ticks on Monhegan Island after complete deer removal: a question of avian importation? *Journal of Vector Ecology*, 36: 11–23.
- Estrada-Peña, A. and F. Jongejan (1999) Ticks feeding on humans: a review of records on human-biting Ixodoidea with special reference to pathogen transmission. *Experimental & Applied Acarology*, 23: 685–715.
- Fish, D. (1995) Environmental risk and prevention of Lyme disease. *The American Journal of Medicine*, 98: 2S–9S.
- Fyumagwa, R. D., V. Runyoro, I. G. Horak and R. Hoare (2007) Ecology and control of ticks as disease vectors in wildlife of the Ngorongoro Crater, Tanzania. *South African Journal of Wildlife Research*, 37: 79–90.
- George, J. E., J. M. Pound and R. B. Davey (2004) Chemical control of ticks on cattle and the resistance of these parasites to acaricides. *Parasitology*, 129: S353–S366.
- Gilbert, L., G. L. Maffey, S. L. Ramsay and A. J. Hester (2012) The effect of deer management on the abundance of *Ixodes ricinus* in Scotland. *Ecological Applications*, 22: 658–667.
- Ginsberg, H. S. (2001) Integrated pest management and allocation of control efforts for vector-borne diseases. *Journal of Vector Ecology*, 26: 32–38.
- Goodwin, B. J., R. S. Ostfeld and E. M. Schaubert (2001) Spatiotemporal variation in a Lyme disease host and vector: black-legged ticks on white-footed mice. *Vector Borne and Zoonotic Diseases*, 1: 129–138.
- Gortázar, C., E. Ferroglio, U. Höfle, K. Frölich and J. Vicente (2007) Diseases shared between wildlife and livestock: a European perspective. *European Journal of Wildlife Research*, 53: 241–256.
- Gortazar, C., I. Diez-Delgado, J. A. Barasona, J. Vicente, J. de la Fuente and M. Boadella (2015) The wild side of disease control at the wildlife-livestock-human interface: a review. *Frontiers in Veterinary Science*, 1: 27.
- Graf, J. F., R. Gogolewski, N. Leach-Bing, G. A. Sabatini, M. B. Molento, E. L. Bordin and G. J. Arantes (2004) Tick control: an industry point of view. *Parasitology*, 129: S427–S442.
- Graham, O. H. and J. L. Hourigan (1977) Eradication programs for the arthropod parasites of livestock. *Journal of Medical Entomology*, 13: 629–658.
- Gray, J. S., H. Dautel, A. Estrada-Peña, O. Kahl and E. Lindgren (2009) Effects of climate change on ticks and tick-borne diseases in Europe. *Interdisciplinary Perspectives on Infectious Diseases*, 2009: 593232.
- Guerrero, F. D., R. J. Miller and A. A. Pérez de León (2012) Cattle tick vaccines: many candidate antigens, but will a commercially viable product emerge? *International Journal for Parasitology*, 42: 421–427.
- Han, M. A., C. M. Kim, N. R. Yun, D. M. Kim, S. M. Park, H. Kim and H. H. Shin (2021) The effect of long-lasting permethrin impregnated socks on tick bite in Korea. *Journal of Korean Medical Science*, 36: e49.
- Harrison, A., S. Newey, L. Gilbert, D. T. Haydon and S. Thirgood (2010) Culling wildlife hosts to control disease: mountain hares, red grouse and louping ill virus. *Journal of Applied Ecology*, 47: 926–930.
- Hassell, J. M., M. Begon, M. J. Ward and E. M. Fèvre (2017) Urbanization and disease emergence: dynamics at the wildlife-livestock-human interface. *Trends in Ecology & Evolution*, 32: 55–67.

- Hay, S. I., K. E. Battle, D. M. Pigott, D. L. Smith, C. L. Moyes, S. Bhatt, J. S. Brownstein, N. Collier, M. F. Myers, D. B. George and P. W. Gething (2013) Global mapping of infectious disease. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 368: 20120250.
- 東浦祥光 (2020) トビコバチ科. 「日本昆虫目録第9巻第2部 細腰亜目寄生蜂類 (日本昆虫目録編集委員会編)」。pp114–137, 権歌書房, 福岡.
- Hinckley, A. F., J. I. Meek, J. A. Ray, S. A. Niesobecki, N. P. Connally, K. A. Feldman, E. H. Jones, P. B. Backenson, J. L. White, G. Lukacik, A. B. Kay, W. P. Miranda and P. S. Mead (2016) Effectiveness of residential acaricides to prevent Lyme and other tick-borne diseases in humans. *The Journal of Infectious Diseases*, 214: 182–188.
- Hofmeester, T. R., H. Sprong, P. A. Jansen, H. H. T. Prins and S. E. van Wieren (2017) Deer presence rather than abundance determines the population density of the sheep tick, *Ixodes ricinus*, in Dutch forests. *Parasites & Vectors*, 10: 433.
- Holmala, K. and K. Kauhala (2006) Ecology of wildlife rabies in Europe. *Mammal Review*, 36: 17–36.
- Holmala, K. and K. Kauhala (2009) Habitat use of medium-sized carnivores in southeast Finland - key habitats for rabies spread? *Annales Zoologici Fennici*, 46: 233–246.
- Hoogstraal, H., M. N. Kaiser, M. A. Traylor, E. Guindy and S. Gaber (1965) Ticks (Ixodidae) on birds migrating from Europe and Asia to Africa, 1959–61. *Bulletin of the World Health Organization*, 28: 235–262.
- Hu, R., K. E. Hyland and J. H. Oliver, Jr. (1998) A review on the use of *Ixodiphagus* wasps (Hymenoptera: Encyrtidae) as natural enemies for the control of ticks (Acari: Ixodidae). *Systematic and Applied Acarology*, 3: 19–28.
- Huang, C. I., S. C. Kay, S. Davis, D. M. Tufts, K. Gaffett, B. Tefft and M. A. Diuk-Wasser (2019) High burdens of *Ixodes scapularis* larval ticks on white-tailed deer may limit Lyme disease risk in a low biodiversity setting. *Ticks and Tick-borne Diseases*, 10: 258–268.
- Iijima, H., Y. Watari, T. Furukawa and K. Okabe (2022) Importance of host abundance and microhabitat in tick abundance. *Journal of Medical Entomology*, <https://doi.org/10.1093/jme/tjac140>
- IPBES (The Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services) (2020) Workshop report on biodiversity and pandemics of the intergovernmental platform on biodiversity and ecosystem services. IPBES secretariat, Bonn. Available at [https://ipbes.net/sites/default/files/2020-12/IPBES%20Workshop%20on%20Biodiversity%20and%20Pandemics%20Report\\_0.pdf](https://ipbes.net/sites/default/files/2020-12/IPBES%20Workshop%20on%20Biodiversity%20and%20Pandemics%20Report_0.pdf) (8 April 2022).
- Jacobson, H. A. and G. A. Hurst (1979) Prevalence of parasitism by *Amblyomma americanum* on wild turkey poults as influenced by prescribed burning. *Journal of Wildlife Diseases*, 15: 43–47.
- Johnson, D. J., S. L. Flory, A. Shelton, C. Huebner and K. Clay (2015) Interactive effects of a non-native invasive grass *Microstegium vimineum* and herbivore exclusion on experimental tree regeneration under differing forest management. *Journal of Applied Ecology*, 52: 210–219.
- Jones, C. G., R. S. Ostfeld, M. P. Richard, E. M. Schaubert and J. O. Wolff (1998) Chain reactions linking acorns to gypsy moth outbreaks and Lyme disease risk. *Science*, 279: 1023–1026.
- Jones, K. E., N. G. Patel, M. A. Levy, A. Storeygard, D. Balk, J. L. Gittleman and P. Daszak (2008) Global trends in emerging infectious diseases. *Nature*, 451: 990–993.
- Jongejan, F. and G. Uilenberg (2004) The global importance of ticks. *Parasitology* 129: S3–S14.
- Kaay, G. P. and S. Hassan (2000) Entomogenous fungi as promising biopesticides for tick control. *Experimental & Applied Acarology*, 24: 913–926.
- Keesing, F., L. K. Belden, P. Daszak, A. Dobson, C. D. Harvell, R. D. Holt, P. Hudson, A. Jolles, K. E. Jones, C. E. Mitchell, S. S. Myers, T. Bogich and R. S. Ostfeld (2010) Impacts of biodiversity on the emergence and transmission of infectious diseases. *Nature*, 468: 647–652.
- Keirans, J. E. (2009) Order Ixodida. In: *A Manual of Acarology*. (eds., Krantz, G. W. and D. E. Walter), pp.111–123, Texas Tech University Press, Texas.
- Kilpatrick, A. M. and S. E. Randolph (2012) Drivers, dynamics, and control of emerging vector-borne zoonotic diseases. *Lancet*, 380: 1946–1955.
- Kiss, T., D. Cadar and M. Spînu (2012) Tick prevention at a crossroad: New and renewed solutions. *Veterinary Parasitology*, 187: 357–366.
- Kowalczyk, R., B. Jędrzejewska, A. Zalewski and W. Jędrzejewski (2008) Facilitative interactions between the Eurasian badger (*Meles meles*), the red fox (*Vulpes vulpes*), and the invasive raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in Bi-

- alowieza Primeval Forest, Poland. *Canadian Journal of Zoology*, 86: 1389–1396.
- Kruse, H., A.-M. Kirkemo and K. Handeland (2004) Wildlife as source of zoonotic infections. *Emerging Infectious Diseases*, 10: 2067–2072.
- Kugeler, K. J., R. A. Jordan, T. L. Schulze, K. S. Griffith and P. S. Mead (2016) Will culling white-tailed deer prevent Lyme disease? *Zoonoses Public Health*, 63: 337–345.
- Lambin, E. F., A. Tran, S. O. Vanwambeke, C. Linard and V. Soti (2010) Pathogenic landscapes: interactions between land, people, disease vectors, and their animal hosts. *International Journal of Health Geographics*, 9: 54.
- Lane, R. S. (2009) Zoonotic Agents, Arthropod-borne. In: Encyclopedia of Insect, 2nd ed., (eds., Resh, V. H. and R. T. Cardé), pp.1065–1068, Academic Press, Amsterdam.
- Lane, R. S., J. Piesman and W. Burgdorfer (1991) Lyme borreliosis: relation of its causative agent to its vectors and hosts in North America and Europe. *Annual Review of Entomology*, 36: 587–609.
- Laurenson, M. K., R. A. Norman, L. Gilbert, H. W. Reid and P. J. Hudson (2003) Identifying disease reservoirs in complex systems: mountain hares as reservoirs of ticks and louping-ill virus, pathogens of red grouse. *Journal of Animal Ecology*, 72: 177–185.
- Levi, T., A. M. Kilpatrick, M. Mangel and C. C. Wilmsers (2012) Deer, predators, and the emergence of Lyme disease. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109: 10942–10947.
- Lloyd-Smith, J. O., P. C. Cross, C. J. Briggs, M. Daugherty, W. M. Getz, J. Latta, M. S. Sanchez, A. B. Smith and A. Sweil (2005) Should we expect population thresholds for wildlife disease? *Trends in Ecology & Evolution*, 20: 511–519.
- MacDonald, A. J., S. McComb, C. O'Neill, K. A. Padgett and A. E. Larsen (2020) Projected climate and land use change alter western blacklegged tick phenology, seasonal host-seeking suitability and human encounter risk in California. *Global Change Biology*, 26: 5459–5474.
- Matsuyama, H., M. Taira, M. Suzuki and E. Sando (2020) Associations between Japanese spotted fever (JSF) cases and wildlife distribution on the Boso Peninsula, Central Japan (2006–2017). *The Journal of Veterinary Medical Science*, 82: 1666–1670.
- McGaughey, W. H. (1985) Insect resistance to the biological insecticide *Bacillus thuringiensis*. *Science*, 229: 193–195.
- Meeusen, E. N., J. Walker, A. Peters, P. P. Pastoret and G. Jungersen (2007) Current status of veterinary vaccines. *Clinical Microbiology Reviews*, 20: 489–510.
- Mena-Lorca, J. and H. W. Hethcote (1992) Dynamic models of infectious diseases as regulators of population sizes. *Journal of Mathematical Biology*, 30: 693–716.
- Murray, K. A., J. Olivero, B. Roche, S. Tiedt and J. F. Guégan (2018) Pathogeography: leveraging the biogeography of human infectious diseases for global health management. *Ecography*, 41: 1411–1427.
- Mwangi, E. N., O. O. Dipeolu, R. M. Newson, G. P. Kaaya and S. M. Hassan (1991a) Predators, parasitoids and pathogens of ticks: A review. *Biocontrol Science and Technology*, 1: 147–156.
- Mwangi, E. N., R. M. Newson and G. P. Kaaya (1991b) Predation of free-living engorged female *Rhipicephalus appendiculatus*. *Experimental & Applied Acarology*, 12: 153–162.
- Okabe, K., S. Makino, T. Shimada, T. Furukawa, H. Iijima and Y. Watari (2018) Tick predation by the pseudoscorpion, *Megachernes ryugadensis* (Pseudoscorpiones: Chernetidae), associated with small mammals in Japan. *Journal of the Acarological Society of Japan*, 27: 1–11.
- 岡部貴美子・亘 悠哉・矢野泰弘・前田 健・五箇公一 (2019) マダニが媒介する動物由来新興感染症対策のための野生動物管理. 保全生態学研究, 24: 109–124.
- Okabe, K., T. Shimada and S. Makino (2020) Preliminary life history observations of the pseudoscorpion *Megachernes ryugadensis* (Pseudoscorpiones: Chernetidae) phoretic on wood mice in Japan. *The Journal of Arachnology*, 48: 155–160.
- 岡部貴美子 (2021) 生態系の視点から見たワンヘルスの進展と課題. 日本知財学会誌, 18: 16–23.
- Oliver, J. H. Jr (1989) Biology and systematics of ticks (Acari: Ixodida). *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20: 397–430.
- Olivero, J., J. E. Fa, R. Real, A. L. Márquez, M. A. Farfán, J. M. Vargas, D. Gaveau, M. A. Salim, D. Park, J. Suter, S. King, S. A. Leendertz, D. Sheil and R. Nasi (2017) Recent loss of closed forest is associated with Ebola virus disease outbreaks. *Scientific Reports*, 7: 14291.

- Ostfeld, R. S. and F. Keesing (2000) Biodiversity series: The function of biodiversity in the ecology of vector-borne zoonotic diseases. *Canadian Journal of Zoology*, 78: 2061–2078.
- Ostfeld, R. S., A. Price, V. L. Hornbostel, M. A. Benjamin and F. Keesing (2006) Controlling ticks and tick-borne zoonoses with biological and chemical agents. *BioScience*, 56: 383–394.
- Ostfeld, R. S., T. Levi, F. Keesing, K. Oggenfuss and C. D. Canham (2018) Tick-borne disease risk in a forest food web. *Ecology*, 99: 1562–1573.
- Perez-Perez, D., G. H. Bechara, R. Z. Machado, G. M. Andrade, R. E. M. del Vecchio, M. S. Pedrosa, M. V. Hernández and O. Farnós (2010) Efficacy of the Bm86 antigen against immature instars and adults of the dog tick *Rhipicephalus sanguineus* (Latreille, 1806) (Acari: Ixodidae). *Veterinary Parasitology*, 167: 321–326.
- Perkins, S. E., I. M. Cattadori, V. Tagliapietra, A. P. Rizzoli and P. J. Hudson (2006) Localized deer absence leads to tick amplification. *Ecology*, 87: 1981–1986.
- Piesman, J. and L. Eisen (2008) Prevention of tick-borne diseases. *Annual Review of Entomology*, 53: 323–343.
- Plowright, R. K., J. K. Reaser, H. Locke, S. J. Woodley, J. A. Patz, D. J. Becker, G. Oppler, P. J. Hudson and G. M. Tabor (2021) Land use-induced spillover: a call to action safeguard environmental, animal, and human health. *The Lancet Planetary Health*, 5: e237–245.
- Racelis, A. E., R. B. Davey, J. A. Goolsby, A. A. Pérez de León, K. Varner and R. Duhaime (2012) Facilitative ecological interactions between invasive species: *Arundo donax* stands as favorable habitat for cattle ticks (Acari: Ixodidae) along the U.S. - Mexico border. *Journal of Medical Entomology*, 49: 410–417.
- Rand, P. W., C. Lubelczyk, M. S. Holman, E. H. Lacombe and R. P. Smith, Jr (2004) Abundance of *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) after the complete removal of deer from an isolated offshore island, endemic for Lyme disease. *Journal of Medical Entomology*, 41: 779–784.
- Randolph, S. E. and A. D. M. Dobson (2012) Pangloss revisited: a critique of the dilution effect and the biodiversity-buffers-disease paradigm. *Parasitology*, 139: 847–863.
- Randolph, S. E. and K. Storey (1999) Impact of microclimate on immature tick-rodent host interactions (Acari: Ixodidae): implications for parasite transmission. *Journal of Medical Entomology*, 36: 741–748.
- Richardson, M., C. Khouja and K. Sutcliffe (2019) Interventions to prevent Lyme disease in humans: A systematic review. *Preventive Medicine Reports*, 13: 16–22.
- Rulli, M. C., P. D’Oroico, N. Galli and D. T. S. Hayman (2021) Land-use change and the livestock revolution increase the risk of zoonotic coronavirus transmission from rhinolophid bats. *Nature Food*, 2: 409–416.
- Saijo, M. (2019) *Sever Fever with Thrombocytopenia Syndrome*. Springer, Singapore.
- Salkeld, D. J., K. A. Padgett and J. H. Jones (2013) A meta-analysis suggesting that the relationship between biodiversity and risk of zoonotic pathogen transmission is idiosyncratic. *Ecology Letters*, 16: 679–686.
- Samish, M. and J. Rehacek (1999) Pathogens and predators of ticks and their potential in biological control. *Annual Review of Entomology*, 44: 159–182.
- Samish, M. and E. Alekseev (2001) Arthropods as predators of ticks (Ixodoidea). *Journal of Medical Entomology*, 38: 1–11.
- Samish, M., H. Ginsberg and I. Glazer (2004) Biological control of ticks. *Parasitology*, 129: S389–S403.
- Semmler, M., F. Abdel-Ghaffar, K. A. S. Al-Rasheid and H. Mehlhorn (2011) Comparison of the tick repellent efficacy of chemical and biological products originating from Europe and the USA. *Parasitology Research*, 108: 899–904.
- Smith, K. F., A. P. Dobson, F. E. McKenzie, L. A. Real, D. L. Smith and M. L. Wilson (2005) Ecological theory to enhance infectious disease control and public health policy. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 3: 29–37.
- Solberg, V. B., J. A. Miller, T. Hadfield, R. Burge, J. M. Schech and J. M. Pound (2003) Control of *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) with topical self-application of permethrin by white-tailed deer inhabiting NASA, Beltsville, Maryland. *Journal of Vector Ecology*, 28: 117–134.
- Sonenshine, D. E. and R. M. Roe (2014) *Biology of ticks*. 2nd ed. Vol. 2 Oxford University Press, Oxford.
- Stafford, K. C., III (1991) Effectiveness of carbaryl applications for the control of *Ixodes dammini* (Acari: Ixodidae) nymphs in an endemic residential area. *Journal of Medical Entomology*, 28: 32–36.
- Stafford, K. C., III, A. J. Denicola and H. J. Kilpatrick (2003) Reduced abundance of *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) and the tick parasitoid *Ixodiphagus hookeri* (Hymenoptera: Encyrtidae) with reduction of white-tailed deer. *Journal of*



- Medical Entomology*, 40: 642–652.
- Stafford, K. C., III, S. C. Williams and G. Molaei (2017) Integrated pest management in controlling ticks and tick-associated diseases. *Journal of Integrated Pest Management*, 8: 1–7.
- Stein, K. J., M. Waterman and J. L. Waldon (2008) The effects of vegetation density and habitat disturbance on the spatial distribution of ixodid ticks (Acari: Ixodidae). *Geospatial Health*, 2: 241–252.
- Suh, J.-H., H.-C. Kim, S.-M. Yun, J.-W. Lim, J.-H. Kim, S.-T. Chong, D.-H. Kim, H.-T. Kim, H. Kim, T. A. Klein, J. L. Johnson and W.-J. Lee (2016) Detection of SFTS virus in *Ixodes nipponensis* and *Amblyomma testudinarium* (Ixodida: Ixodidae) collected from reptiles in the Republic of Korea. *Journal of Medical Entomology*, 53: 584–590.
- Swaddle, J. P. and S. E. Calos (2008) Increased avian diversity is associated with lower incidence of human West Nile infection: observation of the dilution effect. *PLoS One*, 3: e2488.
- 田原研司・藤澤直輝・山田直子・三田哲朗・金森弘樹 (2019) 島根半島弥山山地におけるニホンジカ密度管理による日本紅斑熱発生リスクの減少. *衛生動物*, 70: 79–82.
- Taylor, L. H., S. M. Latham and M. E. J. Woolhouse (2001) Risk factors for human disease emergence. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 356: 983–989.
- Tsao, J. I., J. T. Wootton, J. Bunikis, M. G. Luna, D. Fish and A. G. Barbour (2004) An ecological approach to preventing human infection: vaccinating wild mouse reservoirs intervenes in the Lyme disease cycle. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101: 18159–18164.
- 辻尚利・藤崎幸蔵 (2012) マダニの生存戦略と病原体伝播. *化学と生物*, 50: 119–126.
- Tsukada, H., Y. Nakamura, T. Kamio, H. Inokuma, Y. Hanafusa, N. Matsuda, T. Maruyama, T. Ohba and K. Nagata (2014) Higher sika deer density is associated with higher local abundance of *Haemaphysalis longicornis* nymphs and adults but not larvae in central Japan. *Bulletin of Entomological Research*, 104: 19–28.
- van Klink, R., F. van der Plas, C. G. van Noordwijk, M. F. WallisDeVries and H. Olff (2015) Effects of large herbivores on grassland arthropod diversity. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 90: 347–366.
- van Peer, R., G. J. Niemann and B. Schippers (1991) Induced resistance and phytoalexin accumulation in biological control of Fusarium wilt of carnation by *Pseudomonas* sp. strain WCS417r. *Phytopathology*, 81: 728–734.
- Walker, J. G., E. Y. Klein and S. A. Levin (2014) Disease at the wildlife-livestock interface: acaricide use on domestic cattle does not prevent transmission of a tick-borne pathogen with multiple hosts. *Veterinary Parasitology*, 199: 206–214.
- Whitelaw, C. B. A. and H. M. Sang (2005) Disease-resistant genetically modified animals. *Revue Scientifique et Technique*, 24: 275–283.
- Wilcox, B. A. and D. J. Gubler (2005) Disease ecology and the global emergence of zoonotic pathogens. *Environmental Health and Preventive Medicine*, 10: 263–272.
- Willadsen, P. (2006) Tick control: thoughts on a research agenda. *Veterinary Parasitology*, 138: 161–168.
- Wobeser, G. (2002) Disease management strategies for wildlife. *Revue Scientifique et Technique*, 21: 159–178.
- Woodroffe, R., C. A. Donnelly, D. R. Cox, F. J. Bourne, C. L. Cheeseman, R. J. Delahay, G. Gettinby, J. P. McInerney and W. I. Morrison (2006) Effects of culling on badger *Meles meles* spatial organization: implications for the control of bovine tuberculosis. *Journal of Applied Ecology*, 43: 1–10.
- Woolhouse, M. E. J., C. Dye, J.-F. Etrud, T. Smith, J. D. Charlwood, G. P. Garnett, P. Hagan, J. L. K. Hii, P. D. Ndhlovu, R. J. Quinell, C. H. Watts, S. K. Chandiwana and R. M. Anderson (1997) Heterogeneities in the transmission of infectious agents: implications for the design of control programs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94: 338–342.
- Woolhouse, M. E. J., L. H. Taylor and D. T. Haydon (2001) Population biology of multihost pathogens. *Science*, 292: 1109–1112.
- Yasuo, K. and H. Nishiura (2019) Spatial epidemiological determinants of severe fever with thrombocytopenia syndrome in Miyazaki, Japan: a GWLR modeling study. *BMC Infectious Diseases*, 19: 498.
- Yun, Y., S. T. Heo, G. Kim, R. Hewson, H. Kim, D. Park, N.-H. Cho, W. S. Oh, S. Y. Ryu, K. T. Kwon, J. M. Medlock and K. H. Lee (2015) Phylogenetic analysis of severe fever with thrombocytopenia syndrome virus in South Korea and migratory bird routes between China, South Korea, and Japan. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 93: 468–474.
- Zingg, S., P. Dolle, M. J. Voordouw and M. Kern (2018) The negative effect of wood ant presence on tick abundance. *Parasites & Vectors*, 11: 164.