

## 里山の管理放棄は人獣共通感染症リスクの脅威となるのか？

松山紘之

千葉県・北海道

### 1. 背景

人獣共通感染症の中でもマダニが媒介する感染症（以後、マダニ媒介性感染症）の被害は増加傾向にある（Yamaji *et al.* 2018）。マダニ類は、動物（哺乳類、鳥類、爬虫類）を宿主とする吸血性の外部寄生者であり、動物が生息できる環境であれば、都市部にも生息できる。一方で、マダニの生息環境における下層植生や落ち葉（リター）の存在も、乾燥に弱いマダニ類に湿度を供給したり、産卵や脱皮に伴う休眠の場を提供するなどして、その繁殖を補助している（Stafford and Kitron 2002）。従って、マダニ媒介性感染症の被害を低減するには、野生動物の管理だけでなく、マダニの生息地となる植生や落ち葉の管理も重要と考えられる。

下層植生や落ち葉の管理は、我が国の里地里山のような二次的自然では歴史的に行われてきた。過去の下層植生の管理や落ち葉の掻き出しは、マダニ類の生息環境を悪化させていた可能性がある。現代では、山地帯部における里地里山の管理が放棄される一方で、都市近郊には、レクリエーションや保全を目的に地域住民によって管理されている緑地が存在する。都市近郊のような人口密度が高い地域の自然環境では、人が頻繁に緑地を利用することでマダニと遭遇しやすく、人口密度が低い山地帯に比べて相対的に感染リスクが高い可能性がある。しかし、里地里山の荒廃による生物多様性の劣化や獣害の増加に関する報告は多いが、人獣共通感染症リスクへの影響は不明なままである。海外では、人為的な自然環境の改変（e.g. 森林の断片化）が人獣共通感染症へ及ぼす影響について研究事例が豊富であるが（e.g. Allan *et al.* 2005）、それでも、里地里山のような二次的自然との関係性に着目した研究事例は乏しい状況にある。これらのことから、都市近郊部における里地里山の管理がマダニ媒介性感染症リスクへ及ぼす影響を把握することは重要である。

マダニ媒介性感染症のリスク評価や予防には、マダニの生息状況の把握と並び、マダニによる病原体保有率の把握も不可欠である。本研究では特にリケッチア症に注目した。リケッチア症の一種である日本紅斑熱は、マダニ媒介性感染症の1種であり、国内のマダニ媒介性感染症の中で最も広域な被害地域を有する（Yamaji *et al.* 2018）。この感染症は、人間に病原性を示すリケッチアを保有するマダニに人間が刺噛されることで発症する。関東地方では千葉県南部がその流行地として知られている一方（平良ほか 2017）、2019年に茨城県でも感染被害が報告されるなど（IASR 2020）、本感染症被害の都市近郊への発生が懸念されている。しかし、マダニのリケッチア保有率や分布状況の調査は、感染流行地である山地帯部に限られる。公衆衛生上、国内の特に都市近郊における、リケッチアを媒介するマダニの生息状況を把握したり、潜在的な本感染症の感染リスクを把握することが急務となっている。

そこで、本研究では、都市に残された二次的自然をレクリエーションや自然保護を目的に住民が管理している柏市の緑地と、下層植生量が異なる環境を実験的に創り出した北海道大学苫小牧研究林の実験区にて、人獣共通感染症の1種であるマダニ媒介性感染症の病原体「リケッチア」に着目するとともに、里山の管理対象となる“下層植生と落ち葉”がマダニ類へ及ぼす影響を明らかにすることを目的とした。これにより、人獣共通感染症の1種であるマダニ媒介性感染症リスク低減するために、どのような自然環境の保全管理が有効であるかを提言する。

## 2. 材料・方法

### 2-1. 調査地

#### 2-1-1. 千葉県

千葉県柏市（図1）は、かつて薪炭林や農地が多かったが、人口増加（現約43万人）による宅地開発や地権者の後継者不足による森林の管理放棄が進行している（白井 2005）。一方、東大柏キャンパス（図2）および、こんぶくろ池公園は、針広混合林が残存しており、保全を目的とした下層植生の刈り取りが地域住民によって実施されている。両者ともに地域住民の散策コースとして親しまれている。

#### 2-1-2. 北海道

北海道大学苫小牧研究林（図1）は苫小牧市の西端に位置し、多くの市民が散策や休憩に日常的に訪れている。本研究林には、下層植生を食べるニホンジカ（以下、シカ）を排除した2種類の隣接した囲い柵がある。1つは、2004年から現在（2020年）までシカがいない環境を維持している囲い柵（約2ha）で下層植生が豊富な状態にある（H区；図3）。もう1つは2015年を排除した囲い柵（約8ha）で下層植生が前者の囲い柵より少ない状態である（L区）。これらの囲い柵は網目が10cmと大きいため、シカは内外を往来できないが、都市部にも生息できる鳥類や小型・中型哺乳類は自由に出入りできる。したがって、これらの囲い柵のマダニ密度を比較することで、下層植生量の違いに起因する影響だけを検出することができる。

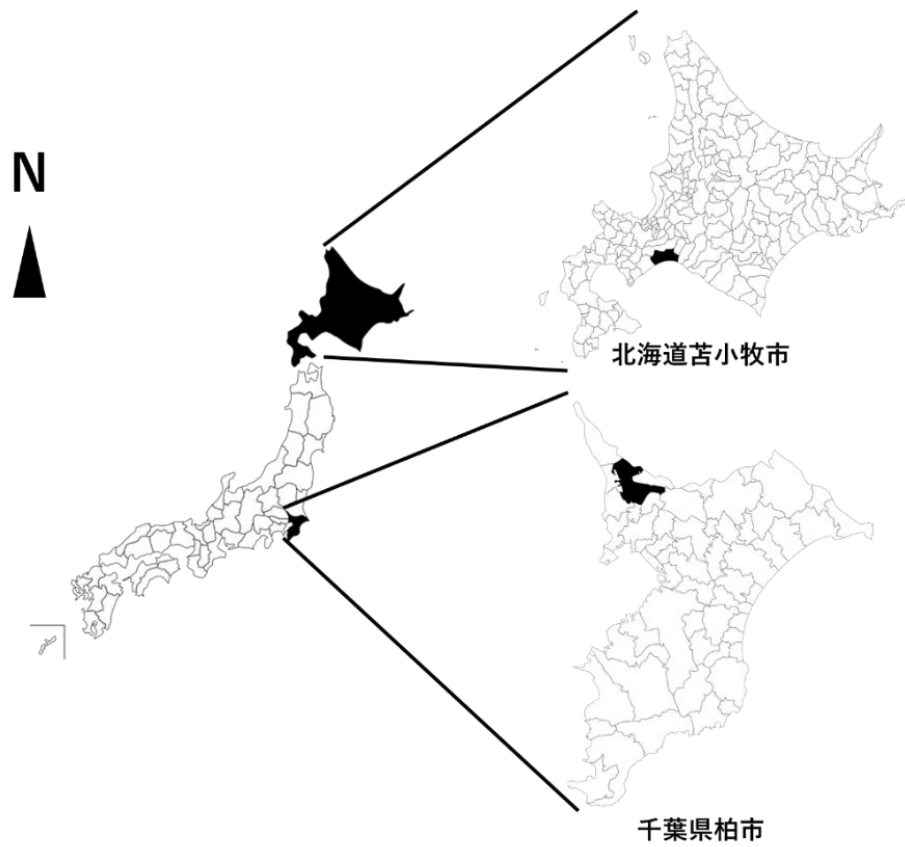


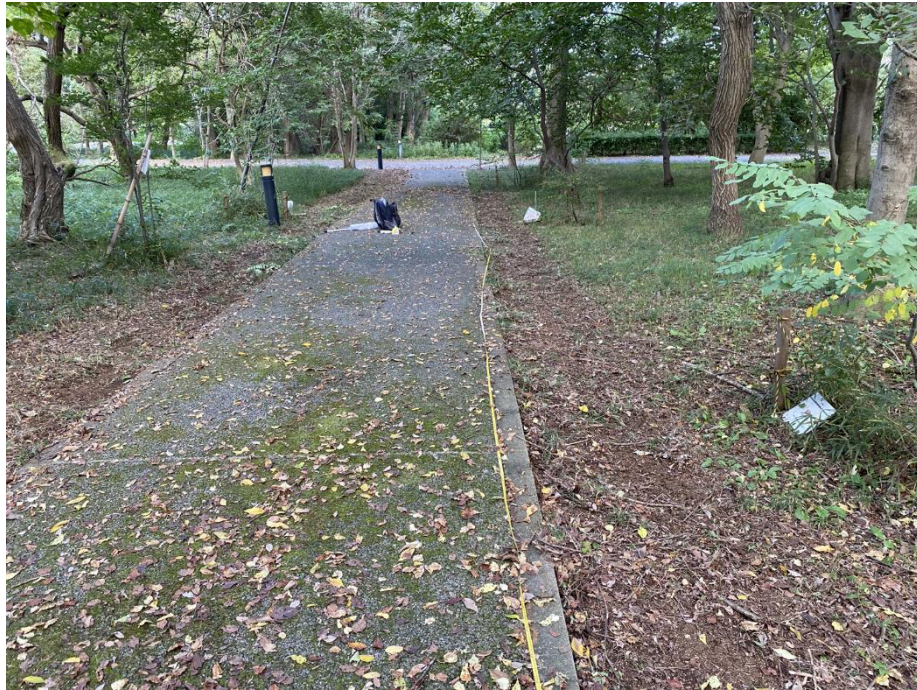
図1. 本研究の調査地



A1

図2. 東京大学柏キャンパス内の緑地 (次ページに続く)





A2

図2. 東京大学柏キャンパス内の緑地

A1:下層植生が豊富な場所, A2:下層植生が疎な場所



図3. 苫小牧研究林の野外操作実験区

## 2-2. 野外調査

### 2-2-1. 千葉県

2020年7月および10月に東京大学の柏キャンパスとその周辺の緑地の森林内において、マダニ類を面積当たり（最小単位：0.7m×10m）で採集した。同年5月にも調査を予定していたが、COVID-19による緊急事態宣言の発令により中止した。マダニは旗ずり法（植生上や地面に白いネル布を当てて動物を待ち伏せしているマダニを付着させる）にて採集した（図4）。併せて、マダニ採集地点における下層植生の最大植生高と被度、上層木のタイプ（広葉樹か針葉樹）、落ち葉層の深さ（以後、リター深度）を計測した。雨天時はネル布が濡れて採集効率が低下するため、調査を避けた。

### 2-2-2. 北海道

2020年9月および10月に北海道大学苫小牧研究林の野外操作実験区（L区、H区）でマダニを採集した。各区画に0.7m×50mのベルトトランセクトを6箇所設置した。各ベルトトランセクトを5mの区画に10等分し、それぞれの区画全体からマダニ類を旗ずり法で回収した。併せて、最終地点の下層植生の最大植生高と被度、リター深度を計測した。上層木はL区、H区ともミズナラ主体とする落葉広葉樹林であり、実験区間で差異はなかった。雨天時はネル布が濡れて採集効率が低下するため、調査を避けた。なお、本調査地ではオオトゲチマダニ（*Haemaphysalis megaspinosa*）の若虫の優占度が最も高いため（松山ほか2019）、本種の若虫のみを対象とした。



図4. 旗ずり法の様子



### 2-3. 室内実験

回収したマダニ類は 70%エタノールにて洗浄および保存後、既往文献 (Yamaguti et al., 1971; 山口, 北岡, 1980; 山口, 1981; 山内, 高田, 2015) に基づいて形態的特徴から顕微鏡下で種同定を行った。なお, 当初 DNA 解析でマダニの種同定を補完する予定であったが, 全て形態的特徴から種同定ができたため, 以下の DNA 解析を病原体の探索に切り替えた。

千葉県で採集されたマダニ類に関しては, 実際の感染リスクを把握するために, リケッチの保有を DNA 解析により調べた。各マダニ個体についてハイピュア PCR テンプレートプレパレーションキット (Roche Diagnostics, Mannheim, Germany) を用いて DNA を抽出し, リケッチア種の DNA が含まれるか確認した。まず, 抽出した DNA に対し *gltA* 遺伝子をターゲットとした nested PCR 法を実施して, リケッチアの遺伝子断片の有無を調べた。反応に用いたプライマーは, 一次反応では Cs2d (5'-ATGACCAATGAAAATAATAAT-3') および CsEndr (5'-CTTATACTCTCTAATGTACA-3'), 二次反応では RpCS.877p (5'-GGGGGCCTGCTCACGGCGG-3') および RpCs.1258n (5'-ATTGCAAAAAGTACAGTGAACA-3') である。PCR 反応サイクルは一次反応, 二次反応とも, 94°C -30 秒, 52°C -30 秒, 72°C -2 分とした。PCR 酵素として EmeraldAmp PCR Master Mix (Takara Bio Inc., Shiga, Japan) を使用した。以上の操作で遺伝子の増幅が確認されたサンプルに対し, 3730xl DNA Analyzer (Applied Biosystems, Foster City, CA, USA) を用いてダイレクトシーケンスを実施し, 塩基配列を調べた。その塩基配列を ATGC ソフトウェア ver.7 (Genetyx, Tokyo, Japan) を用いて相同性 99% でグループ化し, 各グループの配列を BLAST (Basic Local Alignment Search Tool) で検索し, リケッチアの種を同定した。分子系統樹は, MEGA MAX ソフトウェアにより最尤法を用いて作成した。

### 2-4. 統計解析

植生とリター深度がマダニ個体数へ及ぼす影響を検出するために, 統計ソフト R ver. 4.0.5 (R Core Team, 2021) を使用して一般化線形混合モデル (GLMM) を構築した。目的変数は, 各マダニ種の個体数, 説明変数は, 最大植生高, 被度, 最大植生高および被度の交互作用項, リター深度, ランダム効果には採集地点 (区画), 採集時期とした。目的変数の確率分布はゼロ過剰ポアソン分布を仮定し, リンク関数は log とした。これらの解析には, パッケージ *glmmADMB* を使用した。モデル選択は, 赤池情報量規準 (AIC) に基づいて行った。最適なモデルの説明パラメータの有意性は *Wald* 検定で判定した。

### 3. 結果

#### 3-1. 千葉県で採集されたマダニ種と検出されたリケッチアの遺伝子断片

千葉県柏市では、フタトゲチマダニ (*Haemaphysalis longicornis*)、キチマダニ (*Haemaphysalis flava*)、タネガタマダニ (*Ixodes nipponensis*) が採集された (表 1)。従来の千葉県での報告通り (森ほか 1995)、フタトゲチマダニは夏季に、キチマダニは秋季にそれぞれ多く採集される傾向がみられた。両種は、西日本を中心に人体刺噛被害と日本紅斑熱や重症熱性血小板減少症候群 (SFTS) などの病原体の遺伝子断片が検出されている (安藤 2013; Yamaji et al. 2018; Natsuaki 2021)。なお、タネガタマダニは 1 個体のみと採集数が少なかったため、統計解析の対象から除外した。

採集した全マダニ個体のうち、キチマダニの成虫とタネガタマダニの若虫各 1 個体からリケッチアの遺伝子断片が検出された (表 1)。PCR 法により増幅された遺伝子の長さは、約 300bp であった。キチマダニから検出されたリケッチアの遺伝子断片は、過去にキチマダニから検出された *Rickettsia* sp. Mie201 (JQ697957) と 100% の相同性を示し、同じクラスターに属していたが、日本紅斑熱の原因となる病原体とは異なるクラスターに属していた (図 5)。一方、タネガタマダニから検出されたリケッチアの遺伝子断片は、ヨーロッパで人間への感染報告があるリケッチア *Rickettsia monacensis* (KP283016) と 100% の相同性を示し、同じクラスターに属した。

表 1. 千葉県柏市内の緑地で採集されたマダニ類

採取時期	フタトゲチマダニ		キチマダニ		タネガタマダニ	採取面積 (m <sup>2</sup> )	
	若虫	成虫	若虫	成虫	若虫		
2020年	7月	16	4	7	0	140	
	10月	0	0	9	4 (1)	1 (1)	147
	計	16	4	16	4	1	287

( ) 内の数はリケッチアの遺伝子断片が検出された個体数を示す。

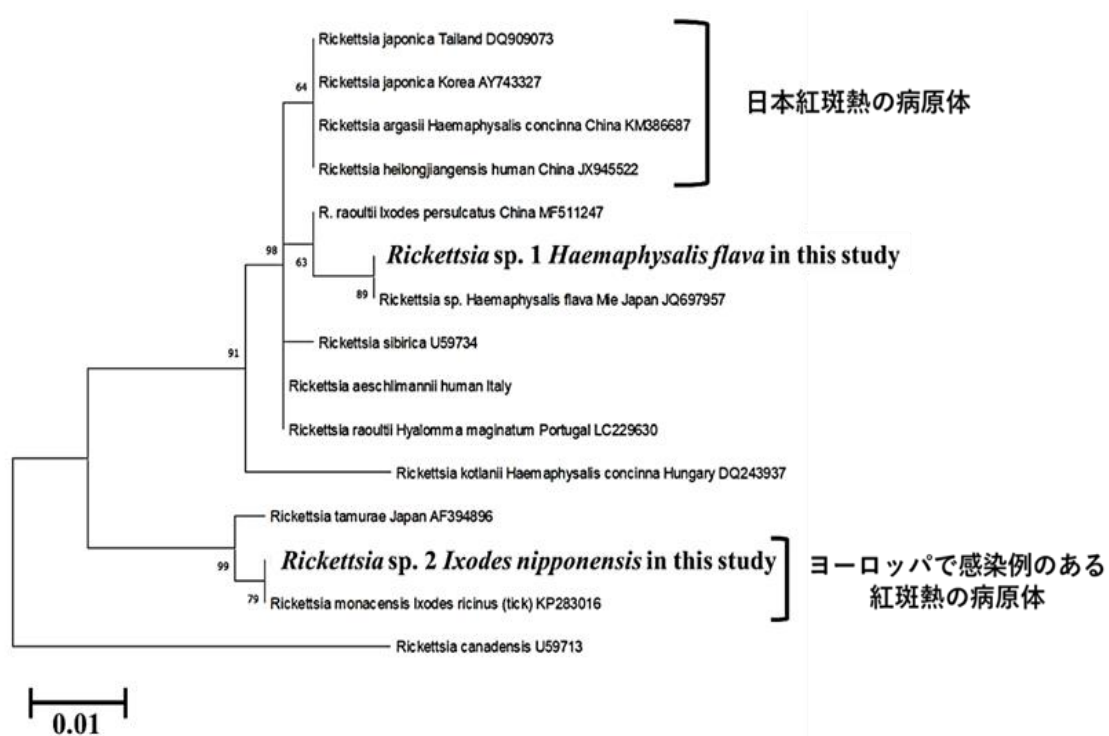


図5. リケッチア *gltA* 遺伝子の系統樹 (300bp, ML 法)

### 3-2. 北海道大学苫小牧研究林で採集されたオオトゲチマダニ若虫

オオトゲチマダニ若虫の採集個体数は、従来の報告と同じように9月上旬より10月下旬に多い傾向にあった(表2, 小澤・門崎 1996)。また、その個体数は下層植生が豊富なH区より、下層植生が疎なL区で多い傾向にあった。本種は、千葉県で採集された3種と比べて人体刺嚙の報告数が少ないものの(Natsuaki 2021)、人体刺嚙の報告や病原体の保有が報告されている(e.g. Seishima et al., 2000; Tsunoda, 2004)。



表 2. 北海道大学苫小牧研究林の野外操作実験区で採集された  
オオトゲチマダニ若虫の個体数

採取時期	区画	オオトゲチマダニ 若虫	採取面積 (m <sup>2</sup> )
2020年	9月上旬	7	210
	10月下旬	84	
	9月上旬	27	278
	10月下旬	160	
計			

### 3-3. マダニ類の採集密度に影響する環境要因

#### 3-3-1. オオトゲチマダニ

北海道で採集したオオトゲチマダニの回帰モデルについて、AIC に基づいたモデル選択を行った結果、マダニ密度に影響する環境要因として、最大植生高とリター深度が選択された（表 3）。最大植生高とリター深度の回帰係数は共に正の値であった（表 4）。Wald 検定の結果は、リター深度のみ有意であった。

#### 3-3-2. フタトゲチマダニ

柏で採集したフタトゲチマダニの回帰モデルについて、AIC に基づいたモデル選択を行った結果、マダニ密度に影響する環境要因としてリター深度が選択された（表 3）。リター深度の回帰係数は正の値であり（表 4）、Wald 検定の結果、有意であった。

#### 3-3-3. キチマダニ

柏で採集したキチマダニの回帰モデルについて、AIC に基づいたモデル選択を行った結果、最大植生高とリター深度がマダニ密度に影響する環境要因として選択された（表 3）。回帰係数は最大植生高が負の値、リター深度は正の値であったが、いずれも Wald 検定の結果有意ではなかった（表 4）。

表 3. モデル選択の結果

調査地	目的変数	説明変数	ランダム効果	AIC
北海道 (野外操作実験)	オオトゲチマダニ 若虫の個体数	被度 (%) + 最大植生高 (cm) + リター深度 (cm) * + 被度 × 最大植		502.1 フルモデル
		最大植生高 (cm) + リター深度 (cm) * + 被度 × 最大植生高		500.1
		被度 (%) + リター深度 (cm) * + 被度 × 最大植生高		500.2
		被度 (%) + 最大植生高 (cm) + リター深度 (cm) *		500.1
		リター深度 (cm) * + 被度 × 最大植生高		498.7
		被度 (%) + リター深度 (cm) *	区画+季節	500.9
		<b>最大植生高 (cm) + リター深度 (cm) *</b>		<b>498.3 ベストモデル</b>
		リター深度 (cm) *		499.2
		最大植生高 (cm)		500.8
		被度 (%)		500.6
		被度 × 最大植生高	501.7	
千葉県柏市	フタトゲチマダニ 若虫+成虫の個体 数	被度 (%) + 最大植生高 (cm) + リター深度 (cm) + 被度 × 最大植		67.7 フルモデル
		最大植生高 (cm) + リター深度 (cm) + 被度 × 最大植生高		66.5
		被度 (%) + リター深度 (cm) * + 被度 × 最大植生高		67.2
		被度 (%) + 最大植生高 (cm) + リター深度 (cm)		67.0
		リター深度 (cm) ** + 被度 × 最大植生高		65.3
		被度 (%) + リター深度 (cm) *	区画+季節+上層木タイプ	65.9
		<b>最大植生高 (cm) + リター深度 (cm) **</b>		65.0
		<b>リター深度 (cm) **</b>		<b>64.0 ベストモデル</b>
		最大植生高 (cm)		68.3
		被度 (%) *		66.8
		被度 × 最大植生高	68.4	
千葉県柏市	キチマダニ 若虫+成虫の個体 数	被度 (%) + 最大植生高 (cm) + リター深度 (cm) + 被度 × 最大植		86.3 フルモデル
		最大植生高 (cm) + リター深度 (cm) + 被度 × 最大植生高		86.8
		被度 (%) + リター深度 (cm) + 被度 × 最大植生高		85.3
		被度 (%) + 最大植生高 (cm) + リター深度 (cm) *		86.0
		リター深度 (cm) + 被度 × 最大植生高		85.6
		被度 (%) + リター深度 (cm)	区画+季節+上層木タイプ	86.8
		<b>最大植生高 (cm) + リター深度 (cm)</b>		<b>84.9 ベストモデル</b>
		リター深度 (cm)		85.2
		最大植生高 (cm)		85.9
		被度 (%)		86.8
		被度 × 最大植生高	86.0	

アスタリスク: Wald 検定で 0 と有意に異なる (\*P<0.05; \*\*P<0.01)

AIC: Akaike Information Criterion (赤池情報量規準)

ランダム効果には採集地点 (区画), 採集時期を指定した。

表4. ベストモデルの係

ベストモデル	回帰係数	標準誤差	z値	Pr( $ z $ )
オオトゲチマダニ				
切片項	-0.39	0.77	-0.51	0.61
最大植生高 (cm)	0.01	0.003	1.73	0.083
リター深度 (cm)	0.07	0.03	2.17	<b>0.03</b>
フタトゲチマダニ				
切片項	-3.20	2.45	-1.30	0.19
リター深度 (cm)	0.57	0.199	3.02	<b>0.003</b>
キチマダニ				
切片項	-0.02	0.83	-0.02	0.98
最大植生高 (cm)	-0.02	0.01	-1.45	0.15
リター深度 (cm)	0.42	0.23	1.82	0.07

#### 4. 考察

オオトゲチマダニ、フタトゲチマダニ、キチマダニの各回帰モデルにおいてリター深度が選択され、回帰係数が正の値であったことから、リター（落葉層）深度が3種の未寄生個体数へ正の影響を及ぼしていると解釈される。この影響の実体は、吸血を終えたマダニが表土上で脱皮や休眠をする上で重要な湿度が、厚いリターによって維持され易かったことであると推察される。先行研究でも、リター深度が深いほど、*Ixodes scapularis* の未寄生個体数が多いことが報告されている (Jordan and Schulze 2020)。そのため、リターの除去を行えば、これら3種のマダニ密度を低減できる可能性がある。里地里山では落ち葉の掻き出しが行われてきた歴史があり、過去にはこの活動がマダニ密度の低減に寄与していたかもしれない。

オオトゲチマダニの回帰モデルでは、最大植生高が正の回帰係数を示したことから、下層植生もリターと同様に、本種の脱皮や休眠をする上で重要な湿度の維持に貢献していたと推察される。一方、キチマダニの回帰モデルでは、最大植生高が負の回帰係数を示し、選択されたことから、下層植生高が低いほど本種の未寄生個体数が増加する可能性が示唆された。これは、下層植生高が低い場所にキチマダニが好んで寄生するタヌキ (*Nyctereutes procyonoides*) などがよく訪れることで (角田 2012; Seki and Koganezawa 2013)、本種が持ち込まれやすかった可能性が考えられる。

フタトゲチマダニの回帰モデルだけ、最大植生高が選択されなかったことから、フタトゲチマダニの未寄生個体数には下層植生高が影響しない可能性が示唆された。これは、フタトゲチマダニの出現ピークは湿度が高い夏季であるため、下層植生の影響が検出されなかったとも考えられる。しかし、ベストモデルに最大植生高のみを加えたモデルの AIC 値は、ベストモデルの AIC 値と差が1程度であったため、フタトゲチマダニのサンプル数を増やせば最大植生高が本種個体数へ影響していた可能性も考えられる。

欧米で流行するライム病を媒介するマダニ属2種では、一般的に下層植生を刈り取りによってマダニ密度を低減できると認識されている (e.g. Williams et al. 2009; Williams and Ward 2010; Fabbro 2015; Williams et al. 2017)。しかし、本研究により我が国で紅斑熱を媒介するとされるチマダニ属では、種ごとに下層植生の管理への応答の強度が異なる可能性が示唆された。そのため、我が国で下層植生の刈り取りをマダニ密度の低減を目的として実施する場合は注意が必要であるかもしれない。また、下層植生の量がマダニの宿主動物の個体数や利用頻度を改変している可能性もあるので、これらの影響も併せて考慮する必要もあると考えられる。

タネガタマダニとキチマダニからそれぞれ検出されたリケッチア2種については、これまで両種ともに国内での感染報告はない。しかし、タネガタマダニから検出されたリケッチア種 (*Rickettsia monacensis*) はヨーロッパで人間への感染報告があり (Jado et al. 2007; Madeddu et al. 2012)、最近では隣国の韓国でも感染報告があった (Kim et al. 2013)。日本で



は、タネガタマダニは全国的に分布しており (Yamaguti et al., 1971), これまでに東北と関西地方のタネガタマダニのみから本リケッチア種が検出されている (Thu et al. 2019)。なお関東地方では、本研究が初報告となった。本研究の結果だけではサンプル数が少ないため、都市部の感染リスクについて明言することはできない。しかし、都市近郊のような人口密度が高い地域の自然環境では、人が頻繁に緑地を利用することでマダニと遭遇しやすい可能性を踏まえると、たとえ本研究で検出された病原体種のマダニにおける保有率が低かったとしても感染リスクは十分にあると考えられる。これまで、これらのリケッチア種を保有する動物種は不明であるが、大型哺乳類が生息していない都市部から検出されたことを踏まえると、大型哺乳類以外の何らかの動物種がこれらのリケッチア種を保有できることが示唆された。その一方で、垂直伝播 (成虫から幼虫へリケッチアが移行する) によって病原体が維持されている可能性もあることから、将来的には垂直伝播の有無や程度を把握するために、幼虫のリケッチア保有調査も行う必要がある。これらのことから、従来感染流行地や山地帯で行われがちであったマダニの生息調査やマダニの病原体保有調査を今後は都市部で実施していく必要がある。それと同時に、動物の抗体や血液中の病原体探索も実施していくことも重要である。

## 5. まとめ

本研究では、マダニ密度の低減には下層植生の刈り取りと併せて落ち葉の掻き出しを実施することが有効であると示唆された。今後は、マダニのサンプル数を増やすことで、マダニの病原体保有率へ下層植生の管理や落ち葉の掻き出しが及ぼす影響をより正確に検出できると予想される。

## 6. 謝辞

本研究を行うにあたり、ご支援いただいた公益信託タカラ・ハーモニストファンドに厚く御礼申し上げます。また、本研究のご支援いただいた北海道大学苫小牧研究林の教職員および学生の皆様に感謝申し上げます。

## 7. 研究報告状況

第73回日本衛生動物学会にて、本研究の成果の一部を発表した。予定していた他の学会発表は COVID-19 による研究の遅れのため、実施できなかった。2021年度に、申請者の所属機関が変わったため、本調査地での研究は終了する。今後は、本研究の成果を含めて投稿論文としてまとめる予定である。

## 8. 引用文献

- Allan et al. 2003. Effect of forest fragmentation on Lyme disease risk. *Conserv. Biol.*, 17:267-272.
- 安藤ほか 2013. 国内における紅斑熱群リケッチア症を媒介するマダニ類と病原体との多様な関係. *衛生動物*, 64 :5-7.
- Fabbro, S. D. 2015. Fencing and mowing as effective methods for reducing tick abundance on very small, infested plots. *Ticks Tick Borne Dis.*, 6:167-172.
- Jado et al. 2007 *Rickettsia monacensis* and human disease, Spain. *Emerg. Infect. Dis.*, 13: 1405–1407.
- Jordan and Schulze 2020. Artificial accumulation of leaf litter in forest edges on residential properties via leaf blowing is associated with increased numbers of host-seeking *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) nymphs. *Journal of Medical Entomology*, 57: 1193-1198.
- Kim et al. 2017. First isolation of *Rickettsia monacensis* from a patient in South Korea. *Microbiology and Immunology.*, 61: 258-263.
- IASR 2020. 日本紅斑熱 1999～2019年. 41: 133-135.
- Madeddu et al. 2012. *Rickettsia monacensis* as cause of Mediterranean spotted fever-like illness, Italy. *Emerg. Infect. Dis.*, 18: 702–704.
- 森ほか 1995. 千葉県におけるニホンジカ *Cervus nippon* Temminck 寄生マダニ類. *衛生動物*. 46: 313-316.
- 松山ほか 2019 シカの排除がマダニ類へ及ぼす影響 -シカ密度を操作した野外実験による検証- *衛生動物*, 70: 153-158.
- Natsuaki 2021. Tick bites in Japan. *J. Dermatol.*, 48: 423–430.
- R Core Team, 2021. R: A Language and Environment for Statistical Computing, R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Seishima.et al. 2000. Tick bite by *Haemaphysalis megaspinosa* - first case. *Eur. J. Dermatol.*, 10:389-391.
- Seki and Koganezawa, 2013. Does sika deer overabundance exert cascading effects on the raccoon dog population? *J. For. Res.*, 18: 121-127.
- 白井豊 2005. 下総台地西部における松林の意義 (特集景観形成プロセス解明の起点としての明治期の景観構造). *景観生態学* 9: 12–18.
- Stafford, K. C. and Kitron, U. 2002. Environmental management for Lyme borreliosis control. In: *LYME BORRELIOSIS; Biology, Epidemiology and Control* (eds. Gray, J. S., Kahl, O. Lane, R. S. and Stanek, G.), pp. 301-334. CABI, New York.
- 平良ほか 2017. 千葉県における日本紅斑熱. *IASR*, 38: 114-115.
- Thu et al. 2019. Diversity of spotted fever group rickettsiae and their association with host ticks in Japan. *Sci. Rep.* 9: 1500.
- Tsunoda 2004. Tick bite cases in researchers studying deer in Boso Peninsula, central Japan. *Med. Entomol. Zool.*, 55: 243–245.
- 角田 隆. 2012. 千葉県から記録された中型・大型哺乳類寄生性マダニ類. *千葉中央博自然誌研究報告*, 12: 33-42.

- Williams et al. 2009. Managing Japanese barberry (Ranunculales: Berberidaceae) infestations reduces blacklegged tick (Acari: Ixodidae) abundance and infection prevalence with *Borrelia burgdorferi* (Spirochaetales: Spirochaetaceae). *Environ. Entomol.*, 38:977-984.
- Williams, S. C. and Ward, J. S. 2010. Effects of Japanese barberry (Ranunculales: Berberidaceae) removal and resulting microclimatic changes on *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) abundances in Connecticut, USA. *Environ. Entomol.*, 39:1911-1921.
- Williams et al. 2017. Long-term effects of *Berberis thunbergii* (Ranunculales: Berberidaceae) management on *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) abundance and *Borrelia burgdorferi* (Spirochaetales: Spirochaetaceae) prevalence in connecticut, USA. *Environ. Entomol.*, 46 :1329-1338.
- Yamaji, et al. 2018. Distribution of tick-borne diseases in Japan: Past patterns and implications for the future. *J. Infect. Chemother.*, 24 :499-504.
- 山口 昇. 1981. 日本産マダニ上科の検索. *ダニ学の進歩*, 452-472 pp. , 北隆館, 東京.
- 山口 昇, 北岡茂男. 1980. マダニ科. *日本ダニ類図鑑*, 144-161pp. , 全国農村教育協会, 東京.
- Yamaguti, et al. 1971. Ticks of Japan, Korea and the Ryukyu Islands. *Brigham Young University Science Bulletin*, 15: 1-226.
- 山内健生, 高田 歩. 2015. 日本本土に産するマダニ科普通種の成虫の図説. *ホシザキグリ-ン財団研究報告*, 18: 287-305.