

# アライグマの感染症に関連する環境リスク要因

2015 年度

岩手大学院連合農学研究科  
(帯広畜産大学)  
生物生産学専攻 動物生産学講座

山口英美

## 目次

	頁
図一覧	IV
表一覧	V
第1章 研究の緒言と文献調査	1
緒言	1
文献調査	3
I 野生動物による病原体伝播	3
II 日本で分布を拡大させる外来生物	12
III 野生動物の感染症の疫学的研究手法	14
結論	17
第2章 北海道十勝地域における侵入初期段階の外来種アライグマの定着及び 個体群拡大の可能性の検討	19
緒言	19
材料と方法	22
結果	27
考察	30
第3章 アライグマの感染症に関連する環境リスク要因 ～家畜の下痢原性病原体感染を考慮して	55
緒言	55
材料と方法	58
結果	62
考察	63

第4章 アライグマの感染症に関連する環境リスク要因	
～アライグマの有病率を病原体の環境汚染指標として	69
緒言	69
材料と方法	72
結果	74
考察	75
要約	79
謝辞	83
引用文献	85

## 図一覧

	項
図 2-1. 北海道内における十勝地域の位置（黒塗部）.	36
図 2-2. 渋山川における自動撮影カメラの設置場所.	37
図 2-3. 2013 から 2014 年の十勝地域におけるアライグマの CPUE (ワナ捕獲効率)に基づく相対密度.	38
図 2-4. 2010 から 2014 年の十勝地域におけるアライグマ 1 才齢以上のメスの年齢別子宮内胎児・胎盤痕数の分布.	39
図 2-5. 2006 から 2014 年の十勝地域内におけるアライグマの捕獲・回収数の年変動.	40
図 2-6. 十勝地域における各期間内のアライグマ捕獲・回収場所および数.	41
図 2-7. フィールドサイン調査地点を中心としたバッファ内景観構造による足跡の有無を説明するモデルのバッファサイズの変化に伴う AIC の推移.	45
図 2-8. 十勝地域で実施されたフィールドサイン調査における畜舎密度とアライグマの足跡の有無の関係の実測値 (○) およびベストモデルから算出された予測値 (実線; 表 2-3) .	46
図 2-9. 性別・捕獲季節別のアライグマの栄養状態を説明するベストモデルの AICc のバッファサイズに伴う推移.	47
図 2-10. 十勝地域で春・夏に捕獲されたアライグマオス (a) および秋に捕獲されたアライグマメス (b) の body mass index (BMI: 体重/体長 <sup>2</sup> ) と生息地景観要素との関係の実測値 (○) およびベストモデルから算出された予測値 (実線; 表 2-4) .	48
図 2-11. 2014 年に渋山川沿いで行った自動撮影調査におけるアライグマ撮影頻度の区域間比較	49

## 表一覧

	頁
表 2-1. CPUE (捕獲努力量 : 捕獲数 / ワナ設置日数) 算出に用いた十勝地域におけるアライグマの捕獲情報.	50
表 2-2. 十勝地域のアライグマの胃内容物における各食物項目の出現頻度.	51
表 2-3. 赤池統計情報量 (AIC) の最も低い上位 5 つのアライグマの足跡の有無を説明するモデルと Null モデルを構成する説明変数の係数 (SE) .	52
表 2-4. 性別・捕獲季節別の赤池統計情報量 (AICc) の最も低い上位 5 つのアライグマの栄養状態を説明するモデルと Null モデルを構成する説明変数の係数 (SE) .	53
表 2-5. 2014 年に渋山川沿いで行った自動撮影調査結果.	54
表 3-1. 2009 から 2013 年に十勝地域で捕獲されたアライグマの性別・年齢・季節によるサルモネラ検出結果.	66
表 3-2. 2009 から 2013 年に十勝地域で捕獲されたアライグマにおけるサルモネラ検出を環境要因で説明する単回帰モデルの変数のオッズ比とその 95%信頼区間.	66
表 3-3. 2009 から 2013 年に十勝地域で捕獲されたアライグマにおけるサルモネラ保有の有無を重回帰モデルにより説明するベストモデルを構成する要因のオッズ比とその 95%信頼区間.	67
表 3-4. 2009 から 2013 年に十勝地域で捕獲されたアライグマにおけるサルモネラ保有の有無を単回帰モデルにより河川総延長・下痢症例数で説明する場合の各要因のオッズ比とその 95%信頼区間.	67
表 3-5. 2010 から 2014 年に十勝地域で捕獲されたアライグマの性別・年齢・季節による A 群ロタウイルス抗体検出結果.	68
表 3-6. 2010 から 2014 年に十勝地域で捕獲されたアライグマにおける A 群ロタウイルス抗体検出を環境要因で説明する単回帰モデルの変数のオッズ比とその 95%信頼区間.	68

- 表 4-1. 2010 から 2014 年に北海道十勝地域で捕獲されたアライグマの性別・年齢・季節による *Toxoplasma gondii* 抗体陽性率. 78
- 表 4-2. 2010 から 2014 年に北海道十勝地域で捕獲されたアライグマにおける *Toxoplasma gondii* 抗体保有の有無を説明するベストモデルを構成する要因のオッズ比とその 95%信頼区間. 78

# 第 1 章：研究の緒言と文献調査

## 緒言

野生動物が感染する病原体の中にはヒトや家畜に病原性を示すものも多く含まれるため (Cleaveland et al., 2001; Taylor et al., 2001)、これらの病原体に感染した野生動物が感染源もしくは運搬者となることにより伝播経路を複雑にし、人獣共通感染症や家畜伝染病の伝播様式の解明を困難にする。また、ヒトや家畜と比較し野生動物の分布や行動様式などの生態情報が十分に把握されていないことも感染経路の推定を困難にさせている要因の一つであろう。野生動物による病原体の伝播を防止するためには、野生動物-ヒト及び家畜の接触を遮断することが効果的であるが、すべての民家や畜舎における野生動物の完全な侵入阻止は不可能である。加えて、近年多くの地域で、野生生物の生息地を切り開いた場所への居住地及び農畜産業施設の設営や野生動物の都市適応によるヒト居住地への進出が確認されている。これらの地域では、野生動物とヒト、家畜間の距離が短縮される傾向にあるため、この変化に伴いそれぞれの宿主間で直接的・間接的接触に伴い病原体が伝播されることによる健康被害の発生が懸念されている

(Bradley and Altizer, 2007; Chomel et al., 2007)。日本でも野生動物の中で生息域を拡大させている種がみられることに加え、里山地域における土地利用の変化により野生動物とヒトや家畜との距離が縮まっているため (小寺ほか, 2001; 日本生態学会, 2002; 環境省自然環境局野生生物課鳥獣保護業務室, 2015)、それぞれの宿主間の接触頻度が増加することで、野生動物による病原体伝播のリスクが上昇していることが危惧される。これらの理由から、野生動物による伝播リスクの高い場所や伝播に関与するリスクの高い動物種を明らかにし、防疫対策の重点エリアや侵入防除対象種を推定することにより、効果的に野生動物による病原体伝播の影響を低減させることが重要課題となっている。

野生動物の関わる感染症の流行を制御する上で、疫学的研究手法に基づくリスク要因の推定は有効な手法である。ヒトや飼育下にある家畜は個体レベルで予防や隔離を行うことにより感染症のさらなる発生を防止することが可能であるが、野生動物の場合、感染症に罹患した個体を見つけることすら困難であり個体レベルの感染症対策は現実的に不可能である。そのため、個体レベルではなく疫学的手法を用いて集団レベルでの感染のリスク要因を明らかにすることにより、効果的な野生動物による病原体の伝播を制御する方策を考案することが可能となる。既に、野生動物による病原体伝播のリスクを上昇していることが予想される地域を中心に、病原体伝播リスクの低減を目指した野生動物の感染症研究が盛んに行われているが（Daszak et al., 2000; Miller et al., 2013）、有病率の推定や病原体の微生物学的特徴の解明にとどまる研究も多く、野生動物の感染症のリスク要因に関する疫学的な研究事例は限られている。そのため、野生動物による病原体伝播が問題となっている近年、疫学研究をさらに推し進め、感染症のリスク要因に基づいた効果的な対策を講じることが求められる。

そこで、本章では野生動物における病原体感染に影響を与える要因の推定を行う上で、研究の重要性が高いと思われる感染症や動物、及びどのような要因が病原体感染に影響を与えるのかを検討するために文献調査を行なう。まず、野生動物の病原体伝播が引き起こす影響を伝播する対象毎（ヒト・野生動物・家畜）に分けて調査し、どのような局面で問題となっているのかを明らかにする。次いで、日本において生息域が拡大している動物種のうち、病原体伝播のリスクが特に高いと思われる動物種を推察する。最後に、野生動物の病原体感染に影響を与える要因を推定するための疫学的研究手法を検討する。これらの結果から、対象とする調査地域において公衆衛生や家畜衛生に大きな影響を与える可能性の高い動物種及び病原体及びそれらの引き起こす病原体伝播のリスク要因を推定するのに適した疫学的研究手法を考察する。

## 文献調査

### I 野生動物による病原体伝播

1940年以降に発生した新興感染症の約7割は野生動物に起因する病原体が原因となっており、その発生数は増加傾向にあった (Jones et al., 2008)。この原因として、野生動物の生息地を切り開いた場所での住居建設、農地開発、家畜の飼育や野生動物の輸出入増加などによる野生動物-ヒト間の接触が増加したことが挙げられている (Chomel et al., 2007; Cutler et al., 2010; Decker et al., 2010)。新興感染症の中には SARS やエボラ出血熱を始めとしたヒトに重篤な症状を引き起こすものも含まれるため (Peiris et al., 2003; Beeching et al., 2014)、野生動物に関連する疾病の効果的な制御方法が模索されている。

病原体の感染環において、宿主動物は病原体の感染環の中で病原体の維持母体となる「維持宿主」、もしくはその動物種のみでは病原体が維持されず伝播のみに関与する「播種宿主」の役割を担う。病原体に感染しても病原体は増幅されずその宿主で感染環が終了する「終末宿主」となることもあるが、この場合宿主は伝播に関与しない。野生動物が維持宿主となる場合、その動物種内で病原体が維持されるため野外における感染症の制御・根絶は極めて困難となる (Daszak et al., 2000; Gortázar et al., 2007; Miller et al., 2013)。狂犬病や高病原性鳥インフルエンザのように、ヒトや家畜に重篤な症状を引き起こす感染症も野生動物が維持宿主となるため、野生動物における感染実態の調査が盛んに行われている (Olsen et al., 2006; Zhang et al., 2009; Dyer et al., 2013)。

ヒトに感染する病原体の約4割は野生動物にも感染し、そのうちの半数以上は家畜にも感染する (Cleaveland et al., 2001; Taylor et al., 2001)。このような野生動物を含め多種の動物を宿主に持つ病原体が流行した場合、ヒトと家畜のそれぞれに大きな健康被

害が生じる。その一例として、東南アジアで発生したニパウイルスの流行が挙げられる (Epstein et al., 2006)。ニパウイルスはオオコウモリ (*Pteropus* sp.) を自然宿主とし、ヒトやブタ (*Sus scrofa*) にも感染する。ブタに感染した場合の致死率は 1~5% であるが、ヒトに感染した場合は 40%~75% と高い。1998~1999 年にマレーシアでニパウイルス感染症のアウトブレイクが起きた際、265 人の感染者のうち約 4 割にあたる 105 人が死亡した。このアウトブレイクは養豚業の拡大に伴いオオコウモリの生息する山林の開拓地における養豚場の建設がすすみ、オオコウモリ-ブタ間の距離が縮まり、両者の直接的・間接的接触増加に伴いウイルス伝播の機会が増加したことが原因とされ、ニパウイルスに感染したブタに接触したことで多くの養豚場関係者もニパウイルスに感染した。ヒトへのニパウイルスの感染源とされたブタも感染拡大を阻止するために殺処分され、処分数は約 100 万頭以上に上った (Chua et al., 2000; Sai and Kaw, 2000; Epstein et al., 2006)。以上のように、マレーシアにおけるニパウイルスのアウトブレイクは野生動物を起源とする病原体の伝播が公衆衛生・家畜衛生のいずれにも大きな被害を与えた事例の一つであった。この事例からわかるように、病原体は多種の動物種に感染するため、それぞれの動物種の病原体感染を切り離して考えることはできない、「One Health」と呼ばれる考え方がある (Karesh and Cook, 2009; WHO, 2015)。この考え方に基づいてヒト・野生動物・家畜の健康を維持するためには、OIE (国際獣疫事務局) や WHO (世界保健機構) をはじめとしたそれぞれの動物種の衛生対策を担当する関係者同士が連携した包括的な調査研究が必要とされている (Kuiken, 2005; Karesh and Cook, 2009)。

このように、野生動物による病原体伝播はヒト・多種の野生動物・家畜のいずれにも影響を与えていた。そこで、野生動物がヒト・野生動物・家畜に病原体を伝播させることによって生じる影響をそれぞれの種間毎に文献の調査を行う。

## 1. 野生動物-ヒト間伝播

人獣共通感染症の中で野生動物が維持宿主もしくは播種宿主となっている感染症の中には (Daszak et al., 2000; Jones et al., 2008; McFarlane et al., 2012)、SARS やニパウイルス感染症のようにヒトに重篤な症状を引き起こし、近年国際的に問題となった感染症も含まれる (Peiris et al., 2003; Epstein et al., 2006; Jones et al., 2008)。そのため、野生動物の感染症に対する関心は高くなっており、野生動物の感染症研究に関する論文数は 1980 年以降、増加傾向にあった (Miller et al., 2013)。

中には人間活動に起因した野生動物の増加がヒトにおける感染症リスクを高めるケースも存在する。近年、都市部に人口が集中したことで、都市域が拡大し都市環境に適応できない種が生息地の縮小を余儀なくされた。一方で、都市環境に適応することのできた動物種は生ごみなどの豊富に存在する餌資源を利用し個体群を拡大させている。

(Mackenstedt et al., 2015)。アライグマ (*Procyon lotor*) は都市適応に成功した種の一つで、農村部における一般的な密度が 1~27 頭 / km<sup>2</sup> であるのと比較し、都市部における密度は高くワシントン D.C.の都市公園における密度は 67~333 頭 / km<sup>2</sup> と推定されている (Gehrt, 2013)。アメリカでは都市部におけるアライグマへの餌付け行為や生ごみの放置がアライグマを増加させるとともに、アライグマ-ヒト間の距離を縮めたことで、アライグマを維持宿主とするアライグマ回虫症のヒトにおける感染リスクを高めていることが指摘されている (Wise et al., 2005)。アライグマ回虫 (*Baylisascaris procyonis*) はヒトに重篤な神経症状を引き起こす寄生虫で、原産地の北米だけでなくドイツなどの移入地においてもヒトでの感染が報告されている (Küchle et al., 1993; Page et al., 2005; Beltrán-Beck et al., 2012)。アライグマの都市適応に伴いアライグマ-ヒト間の接触頻度が増加することにより、ヒトへのアライグマ回虫感染のリスクのさらなる上昇が懸念される。

日本においても野生動物が感染源となる人獣共通感染症が問題となっており、前述のアライグマ回虫症と同様、人間活動がヒトにおける感染のリスクを増大させている感染症が存在する。寄生虫感染症であるエキノコックス症は北海道においてキツネ (*Vulpes vulpes*) が重要な維持宿主であり、北海道全土に亘りキツネを中心とした野生動物間で流行している (Yimam, 2002; 高橋, 2007)。終末宿主であるヒトはキツネの糞に排泄されるエキノコックス (*Echinococcus multilocularis*) の虫卵を経口摂取し感染、重篤な症状を呈する。ほとんどのエキノコックス症の発生は北海道に局限しているが、年間数百頭が北海道から本州に移動しているイヌ (*Canis lupus*) はキツネと同様にエキノコックスの虫卵を排泄するため (土井ほか, 2003)、移動個体の中のエキノコックス感染犬が本州で虫卵を播種し、エキノコックス症流行が本州にまで拡大していく可能性がある (土井ほか, 2003; 新井ほか, 2005)。都市部ではキツネをヒトの生活環境に引きつける要因となっている生ごみや餌付け行為がヒトにおけるエキノコックス感染のリスクが増大していることが指摘されているため (高橋, 2007)、本州に本症が定着した場合のヒトへの健康被害は甚大なものになることが予想される。

以上のように野生動物によるヒトへの病原体伝播は海外及び国内のいずれにおいても公衆衛生上問題となっている。また、人間活動の影響により野生動物-ヒト間の接触機会の増加することにより、野生動物-ヒト間の病原体伝播のリスクは上昇している感染症も確認された。ただし、ヒトにおける野生動物由来の病原体感染は、野生動物との直接的接触に加え、ニパウイルスのように野生動物と接触し感染した家畜が直接の感染源となることもある (Epstein et al., 2006)。この場合、野生動物は直接伝播に関与しないものの病原体の供給源として機能しており、野生動物との直接的な接触による病原体伝播だけではなく、家畜などを介した間接的な病原体伝播にも警戒する必要がある。

## 2. 野生動物-野生動物間伝播

感染症は捕食や競争と並ぶ、個体群動態の変動に関与する重要な生物間相互作用の一つで (Krebs, 2001)、主に致死率や出生率に影響を与えることにより野生動物の個体群動態を大きく変動させる。特に、外来性の病原体は、移入地においてこの病原体に暴露された経験がなく、有効な免疫機能を持たないことが想定される在来生物の脅威となる (Daszak et al., 2000; Prenter et al., 2004)。多くの病原体は生物の移動に伴い移入され、ハイイロリス (*Sciurus carolinensis*) がイギリスに導入された際に付随して起こったリスボックスウイルスの移入が代表的な例である。

イギリスのハイイロリスは 20 世紀前半から後半にかけて北アメリカから導入された外来生物である。ハイイロリスと在来のキタリス (*Sciurus vulgaris*) は似通った餌資源と生息環境を利用するため、両種間に競合が生じ、多くの場所でキタリスのニッチはハイイロリスによって置き換わっていった (Wauters and Gurnel, 1999)。このキタリスの減少を加速させた原因のひとつにハイイロリスが維持宿主となるリスボックスウイルス感染が挙げられる (Sainsbury et al., 2000)。リスボックスウイルスはハイイロリスに感染した際、無症候性に経過するものの、キタリスに感染した際は重篤な致死性の症状を引き起こす (Tompkins et al., 2002)。そのため、このウイルスを保有するハイイロリスがイギリスにおいて分布を拡大させる際に、リスボックスウイルスをキタリスに伝播させたことでハイイロリスによる生息地置換を加速させたことが示唆されている (Tompkins et al., 2003; Rushton et al., 2006)。このような外来性の病原体移入に伴う野生生物の生息地置換はハワイの在来鳥類における鳥マラリア感染でも見られており (Warner, 1968; van Riper III et al., 1986)、感染症が生態系のバランスに影響する要因の一つとなっている。

このように、野生動物間の病原体伝播は野生動物に健康被害を引き起こすことにより

個体群動態に大きな負の影響を与えうるため、感染症は生物多様性、及び、生態系保全の脅威となりうる。

### 3. 野生動物-家畜間伝播

家畜に病原性を示す病原体（家畜病原体）の約半数が野生動物にも感染することに加え（Cleaveland et al., 2001）、野生動物はしばしば餌資源や休息場所を求めて放牧地や畜舎などの畜産環境に出入りする（Tsukada et al., 2010）。そのため、直接的・間接的に家畜と接触することによる野生動物-家畜間で病原体伝播が起こる可能性が指摘されている（Garnett et al., 2002; Daniels et al., 2003; Palmer et al., 2004）。家畜におけるサルモネラ症や牛結核では、野生動物の排泄物によって汚染された飼料や敷料が感染源となり間接的な接触による病原体の伝播が起きたことが示唆されている（Garnett et al., 2002; Daniels et al., 2003）。特に、栄養価の高い家畜飼料は多くの野生動物を引きつけるため、畜産農家周辺では局所的に野生動物の個体密度が高くなることにより個体間の距離を縮め（Boutin, 1990; Brown and Cooper, 2006）、病原体伝播の頻度を増加させる（Thompson et al., 2008; Campbell et al., 2013; Sorensen et al., 2014）。加えて、人工飼料の給与は多くの野生動物の繁殖率や生存率を高めるため（Boutin, 1990）、畜産農家を利用し家畜病原体に感染した個体群の拡大が促進されることにより、感染個体の分布が拡大し病原体の伝播が促進される可能性がある。つまり、畜産農家の存在そのものが野生動物間及び野生動物-家畜間の病原体伝播を促進させていることが考えられ、野生動物による病原体伝播は家畜疾病を制御する上で重大な障害となりうる。

家畜への病原体伝播に野生動物が関与していることが示唆されている感染症は多く、国際的監視下にある OIE リスト疾病や日本の家畜伝染病予防法で定められる法定伝染病にも高病原性鳥インフルエンザやブルセラ症など畜産業に甚大な経済被害をもたら

す感染症が含まれている (Frölich et al., 2002; Simpson, 2002; Gortázar et al., 2007; Miller et al., 2013)。これらの感染症の中には野生動物を維持宿主とする感染症も多い (Miller et al., 2013)。野生動物は家畜と異なりヒトに管理されていないため、野生動物による病原体の維持・伝播は感染症の撲滅の大きな障害となり、有効な疾病制御方法の立案に向けて野生動物における疾病動態の解明が試みられている (Gortázar et al., 2007; Rhyan and Spraker, 2010; Miller et al., 2013)。

多くの地域において家畜に甚大な被害をもたらし、世界的に野生動物による伝播について盛んに研究が実施されている家畜の感染症の一つに牛結核が挙げられる。牛結核菌は様々な野生動物を維持宿主とする病原体で、野生動物から牛への牛結核菌の伝播が多くの地域で問題となっている (Krebs et al., 1997; Corner, 2006; Miller et al., 2013)。牛結核の維持宿主は地域によって異なり、イギリスではアナグマ (*Meles meles*) が、ニュージーランドではポッサム (*Trichosurus vulpecula*) が、アメリカではオジロジカ (*Odocoileus virginianus*) が該当する (Corner, 2006)。このような維持宿主の違いから牛結核の伝播様式は異なりを見せ、それぞれの地域において宿主動物の生態・行動と宿主における有病率や家畜における牛結核の発生との関連性についても検討されている (Krebs et al., 1997; Corner, 2006; Nishi et al., 2006; Naranjo et al., 2008; Livingstone et al., 2015)。イギリスでは牛結核発生の抑制を目的とした維持宿主であるアナグマの駆除捕獲が牛結核の発生を拡大させる原因となっていることがアナグマの行動と家畜における牛結核の発生状況の関連から判明した (Donnelly et al., 2006; Woodroffe et al., 2006)。この事例では、アナグマの行動圏が駆除捕獲の影響から拡大していることが示唆され、捕獲区域周辺で牛結核の発生が増加していた (Donnelly et al., 2006; Woodroffe et al., 2006)。この結果を受け、アナグマの駆除捕獲が牛結核の発生を拡大させていることが懸念され、イギリスでは現在、アナグマへの BCG ワクチン

接種などによる牛結核菌伝播の低減が試みられている (Corner et al., 2011)。

日本でも、海外と同様に野生動物-家畜間の病原体伝播が疑われる事例がニホンジカ (*Cervus nippon*) やイノシシ (*Sus scrofa*) で報告されている (Imada et al., 1996; Okadera et al., 2013)。高病原性鳥インフルエンザ (HPAI) ウイルスは日本においてカモをはじめとした野生動物により家禽に伝播されていることが示唆されている病原体の一つである。HPAI は H5 もしくは H7 亜型の一部のインフルエンザ A ウイルスによって引き起こされる感染症で、ニワトリ (*Gallus gallus*) に感染した場合の致死率は極めて高く、養鶏場で発生すると甚大な被害が生じる (Spackman, 2008)。日本では 2004 年以降数回の HPAI 発生が野鳥と家禽の双方で報告されており (Mase et al., 2005; Ministry of Agriculture, Forestry & Fisheries, Government of Japan, 2007; Usui et al., 2009)、2010-2011 年に連続して発生した HPAI は特に大きな被害をもたらした (Kajihara et al., 2011; Sakoda et al., 2012)。2010-2011 年に発生した HPAI は家禽での発生に先駆けて野鳥の糞便からウイルスが分離されており、野鳥によってウイルスが海外から日本に持ち込まれたことが示唆されている (Kajihara et al., 2011)。また、野鳥だけではなくアライグマからも H5 亜型の抗インフルエンザ A ウイルス抗体が検出されており、アライグマが HPAI ウイルスに感染した可能性が指摘され、野生哺乳類の HPAI ウイルス伝播への関与が懸念された (Horimoto et al., 2011; Yamaguchi et al., 2014)。加えて、アライグマからは競馬界に大きく影響を及ぼすウマインフルエンザウイルスの亜型としても知られる H3N8 亜型の抗体も検出され、ウマインフルエンザウイルスへの感染及びウマ (*Equus caballus*) へのウイルス伝播への関与も疑われた (Yamaguchi et al., 2014)。このように、畜産業に甚大な経済被害を引き起こすインフルエンザ A ウイルスのような病原体の伝播・維持に複数種の野生動物が関与していることが指摘されている。

世界規模で人口が拡大している昨今、食糧供給量確保のために家畜の飼育頭数のさらなる増加に伴い、新たな飼育場造成が野生生物の生息地を切り開いてすすめられることが見込まれる。そのため、家畜が野生動物の生息地で飼養されることにより、野生動物-家畜間の接触に伴う野生動物から家畜への病原体伝播の頻度はいっそう増加していくことが予測される (Siembieda et al., 2011)。近年、家畜-野生動物の病原体伝播は重大な関心事項となっており研究事例は増加傾向にあるが (Wiethoelter et al., 2015)、野生動物が病原体の維持、伝播にどのような役割を担っているのかについて不明な点が多い (Siembieda et al., 2011)。

## II 日本で分布を拡大させる外来生物

日本では近年、ニホンジカなど外来生物の分布拡大が指摘されているが（環境省自然環境局野生生物課鳥獣保護業務室, 2015）、クリハラリス（*Callosciurus erythraeus*）やヌートリア（*Myocastor coypus*）といった外来生物も近年、急速に分布を拡大させている（日本生態学会, 2002）。これらの外来種は捕食や競合などの生物間相互作用を通じて在来種の脅威となっていることに加え、農作物の盗食を始めとした経済被害や新規病原体を持ち込むなど公衆衛生被害も引き起こし、その被害は分布の拡大とともに深刻なものとなっている（日本生態学会, 2002）。

分布を拡大させている外来生物の一種にアライグマ（*Procyon lotor*）も挙げられる（Ikeda et al., 2004; 池田, 2006）。アライグマは北米を原産とする食肉目に属し、森林・河川・民家・畜産エリアなど様々な環境を利用する雑食性の哺乳類である（Zeweloff, 2002）。北米においてのアライグマの分布拡大が確認されており、ロッキー山脈西部は1960年代までアライグマの生息していない地域の多い場所であったが、現在では多くの地域に生息している（Zeweloff, 2002）。個体数も増加傾向にあり、1980年代の個体数は1930年代比で15-20倍にまで増加したとされている。アライグマ増加の原因として、コヨーテなどの捕食者の個体数調整による捕食圧の低下や狩猟圧の低下、農耕地拡大によるエサ資源量の増加、都市部の拡大に伴うアライグマの都市適応個体の増加が挙げられている（Zeweloff, 2002）。北米においてアライグマは狂犬病の重要な維持宿主となっているため、アライグマの増加に伴い増加している都市部におけるアライグマの民家侵入が問題視され、ヒトへの狂犬病ウイルス伝播も懸念されている（Gehrt, 2003）。また、アライグマによる農業被害も問題視されており、アメリカのインディアナ州ではトウモロコシの農作物被害額はシカに次いで多く大きな経済的被害を出していた（MacGowan et al., 2006）。

アライグマはドイツをはじめとしたヨーロッパ諸国やロシア、日本など様々な国に毛皮採取やペット目的で移入され、脱走・放逐個体が移入地における野外定着に成功しており、世界規模で分布を拡大させている (Lutz, 1995; Zeveloff, 2002; Geht, 2003; Ikeda et al., 2004)。外来生物は移入地において、在来生物の捕食や同等のニッチにある生物との競合により生態系を劇的に変化させるが (Gurevitch and Padilla, 2004)、アライグマも同様に、移入地のひとつであるスペインでは一頭のアライグマが 100 羽以上のオニミズナギドリ (*Calonectris diomedea*) を保護下にある繁殖地において捕食するなど様々な在来生物の捕食が報告されており、在来の動物相に大きな影響を与えていることが示唆された (García et al., 2012)。

アライグマは日本において 1962 年に愛知県の動物園から脱走した個体が野生化したのを皮切りに全国で脱走・放逐個体が野外で定着し、現在では 47 全都道府県に分布を広げている (安藤・梶浦, 1985; 揚妻・柳原, 2004; 池田, 2006; 金城・谷地森, 2007)。1970 年代後半のピーク時には人気を博したアニメの影響により約 1500 頭にもものぼるアライグマが北アメリカからペット目的で輸入されたが (揚妻・柳原, 2004)、アライグマは成獣になると気性が荒くなり飼育が困難であることから多く個体が脱走・放逐され、野生化したと推測されている (Ikeda et al., 2004; 池田, 2006)。農作物の盗食や民家・畜産農家への侵入、希少な在来種の捕食などの諸問題を引き起こしており、2013 年の全国における農作物被害総額は 3 億を超えた (Ikeda et al., 2004; 池田, 2006; 金田・加藤, 2009; 堀ほか, 2013; 農林水産省生産局農産部農業環境対策課鳥獣災害対策室, 2015)。そのため、各地で積極的な駆除活動が行われており、北海道内だけでも 2013 年に 5000 頭を超えるアライグマが捕獲された (北海道環境生活部環境局生物多様性保全課, 2014)。

### Ⅲ 野生動物の感染症の疫学的研究手法

野生動物の感染症に関する疫学研究は種々の動物を対象として実施され、鳥インフルエンザウイルスや牛結核菌をはじめとした多くの病原体の有病率や感染のリスク要因が推定されている (Krebs et al., 1997; Beard et al., 2001; Olsen et al., 2006)。近年は One Health の考えに基づき、ヒト、家畜及び野生動物それぞれの感染症や生態に関する専門家が情報を共有することで、「感染症の生態」の理解を図る必要性が指摘され、有病率の推定にとどまらない生態学や数理学など学問分野の視点を取り入れられている (Pats et al., 2004; Siembieda et al., 2011)。

感染症がある動物種に定着、流行するのかを予測する上で数理モデルは有効なツールである。感染症数理モデルを活用することで、個体群内の感受性動物・感染動物・免疫獲得動物の割合と病原体の感染力などの情報を元に、集団レベルにおける感染症動態を予測することができ、ワクチネーションを実施する際の目標接種率など有用な知見を与えることができる (西浦・稲葉, 2006)。特に、基本再生産数 ( $R_0$ ) は感染症が個体群内で流行するのを見極める指標となるため、野生動物の感染症研究において、対象の病原体が維持される動物種を決定する際の有効な指標である (Dobson and Foufopoulos, 2001; Lloyd-Smith et al., 2005)。前述したイギリスでの外来生物であるハイイロリスによる在来種であるキタリスの駆逐において、ハイイロリスとの競合に加え、リスボックスウイルス感染の影響を考慮した数理モデルを作成することで実際のキタリスの個体数減少を説明することができた。この事例では数理モデルを活用することによって、リスボックスウイルスの伝播がハイイロリスによるキタリスの駆逐を加速させた原因であることを明らかにした (Tompkins et al., 2003)。ただし、野生動物の感受性動物・感染動物・免疫獲得動物の個体数を推定することはヒトや家畜と比較し労力を要するため、数理モデルを活用した野生動物における感染症動態の把握は困難な場合

が多い。

宿主動物の行動や分布、密度、環境嗜好性などの生態学的特徴は感染動物と被感染動物の接触頻度や感染源への曝露頻度を左右し、多くの野生動物の感染症研究の事例でも重要な感染症発生のリスク要因として認識されている。宿主動物の行動が感染症伝播に影響を与える一例として、前述したイギリスのアナグマにおける牛結核の事例が挙げられ、アナグマの行動圏が拡大したことにより新たにアナグマの行動圏となったエリアの家畜において牛結核の発生頻度が上昇した (Donnelly et al., 2006; Woodroffe et al., 2006)。他にも、北米では給餌場で密集したオジロジカは個体同士の直接的接触および多数のオジロジカが同じ飼料を摂食したことによる飼料を介した間接的な接触の頻度が自然採食場と比較し高い傾向にあり、給餌場では病原体の伝播が起きやすいことが指摘された (Dunkley and Cattet, 2003; Thompson et al., 2008)。実際に、オジロジカ間の牛結核菌や慢性消耗性疾患 (CWD : Chronic wasting disease) を引き起こす異常プリオンの伝播の頻度は給餌により増加した (Schmitt et al., 1997; Miller et al., 2003; Brown and Cooper, 2006; Sorensen et al., 2014)。

感染源の一つであるベクター昆虫や土壌、水など環境中に存在する病原体の分布はそれぞれの存続に必要な温度や湿度などの環境条件に依存するため、野生動物が感染源へ曝露されるリスクも生息地環境の気候や植生、土地利用などの環境要因によって変化する (Woodford, 2009; Siembieda, 2011)。そのため、これらは野生動物の感染症の重要なリスク要因となる。感染症の環境リスク要因の推定は、感染症発生リスクの高い場所を空間スケールで予測し、リスクマップなどを通じて視覚的に表現することを可能にするため、感染症対策を講じる上で有用な手法となる (Ostfeld et al., 2005)。経済的、社会的に影響の大きい感染症を中心に、野生動物における感染症の発生データや有病率との関係性をもとに、環境リスク要因の推定がなされており、ヒトに高い病原性を示す

狂犬病 (Jones et al., 2003; Blanton et al., 2006) やウエストナイル熱 (Rochlin et al., 2011)、アライグマ回虫症 (Samson et al., 2012; Jardine et al., 2014) 家畜経済に甚大な被害をもたらす牛結核 (Cowie et al., 2014)、シカ類に高い病原性を示す慢性消耗性疾患 (Robinson et al., 2013) など様々な感染症に応用されてきた。日本では、2010年から2011年に野鳥において多発したHPAIの発生情報をもとにリスクマップが作成され、植食性のカモの個体数が重要なリスク要因となっていることが示唆された (Moriguchi et al., 2014)。この研究結果により効果的なHPAI発生対策が提示され、HPAIの発生リスクが高いと予測された場所でモニタリング及び防疫の強化を行うことによりHPAIの清浄国である日本に海外からのウイルス侵入を早期発見し、HPAIによる養鶏場などにおける被害を未然に防ぐことが期待されている。近年、日本では政府主導のもと、公共データのオープン化が進んでおり、無料で入手可能な地理情報は増加していくことが予想される。このことから、これらのオープンデータを用いることでより多くの環境要因を考慮した空間疫学研究の実施が可能となるだろう。

## 結論

以上の文献調査の結果、野生動物による病原体の伝播はヒト・野生動物・家畜のいずれにも大きな健康被害を与えていた。その中でも家畜飼料や牧草に誘引され、畜産農家や放牧地に出没する野生動物と接触する機会が多い家畜は、野生動物による病原体伝播の影響を受けやすいと考えられる。これらの感染症の研究事例において、野生動物の生態や生息地環境がリスク要因となっている場合が多くみられた。画一化された建造物の中で暮らすヒトや家畜と比べて、野生動物は環境中の病原体に曝露されやすく、生息地の環境要因がその有病率に与える影響は大きいだろう。そのため、環境リスク要因の推定は感染リスクの高い場所の推定につながり、疾病制御対策を講じる上で重要な知見となることが期待されている。

そこで本研究では、畜産地帯である北海道十勝地域において外来種アライグマを対象とし、その分布や環境嗜好性などの生態情報、及びアライグマにおける感染症の有病率と生息地環境の関係を調査し、アライグマにおける病原体感染のリスク要因を推定することを目的とする。本調査地域においてアライグマは侵入初期段階にあり、生息域が拡大していることが予想されるため、今後アライグマの個体数増加に伴う家畜との接触頻度増加により病原体伝播のリスクは増大することが考えられる。

本研究では、はじめに十勝地域におけるアライグマの生息実態の調査結果をもとにアライグマの利用環境を推測し、アライグマにより病原体が伝播されうる環境を検討する。他地域では畜産農家がアライグマの採餌・休息・出産場と多目的に機能しており (Ikeda et al., 2004)、畜産業が盛んな本調査地域においてもアライグマが畜産農家を利用し、畜産農家に生息する動物や家畜の感染症に影響を受けていることが予想されるからである。次に、アライグマにおいて、家畜や畜産農家に生息する動物が感染源となることが見込まれる病原体の有病率を調査し、畜産環境をはじめとしたアライグマの生

息地環境との関係から各病原体感染のリスク要因を推定する。さらに、家畜が感染源となりうる病原体感染のリスク要因を推定する際は、家畜における対象疾病の発生頻度も環境要因として加え、アライグマ-家畜間の病原体伝播の可能性についても検討する。

## 第 2 章：北海道十勝地域における侵入初期段階の外来種アライグマ

### アライグマの定着及び個体群拡大の可能性の検討

#### 緒言

外来生物は、侵入地において在来生物との競合や捕食による生物多様性の低下や農作物や漁業資源の減少などの経済的損失を引き起こすことで、侵入地の生態系や産業に深刻な影響を与える (Genovesi, 2000; Mack et al., 2000; Anderson et al. 2004)。これらの外来生物による影響を最小限に食い止めるには、外来生物の侵入プロセスである「導入」・「定着」・「拡大」それぞれの段階に応じたそれぞれの適切な管理手段を講じる必要がある (Genovesi and Shine, 2004; Jescheke and Strayer, 2005)。特に、外来生物の分布域が限られる侵入プロセスの初期段階に移入個体の駆除を始めとする個体数制御を開始することで根絶の可能性が高まり、効果的かつ効率的に外来生物を防除することができる (IUCN, 2000; Mack et al., 2000; NISC, 2001)。ただし、侵入プロセスの初期段階において、対象外来種は低密度状態にあるため、捕獲効率が低いことに加えて、多くの場合、対象外来種が移入地に与える影響は小さいことから、対象外来種の対策に割り当てられる予算・労働力は限られている。そのため、対象外来種の分布や環境嗜好性を明らかにした上で限られた捕獲努力量を適切に分配し、効率的な駆除の実施が求められる。

北海道東部の十勝地域 (図 2-1) において外来種アライグマは、1998 年に実施された調査ではその生息が確認されておらず (環境省自然環境局生物多様性センター, 2002)、2014 年現在も大きな被害は報告されていないが、2006 年に初めてアライグマ個体が捕獲されたことから (鹿追町, 未発表)、アライグマの侵入プロセスの初期段階

に相当すると予想される。日本ではアライグマによる希少在来生物の捕食（金田・加藤, 2011; 堀ほか, 2013）や農畜産業被害、民家侵入（Ikeda et al., 2004; 北海道環境生活部環境局生物多様性保全課, 2014; 農林水産省生産局農産部農業環境対策課鳥獣災害対策室, 2015）が深刻な問題となっていることから、十勝地域においてもこのようなアライグマによる影響が今後顕在化することが懸念される。しかし本地域ではアライグマを対象とした体系的な調査がほとんど行われていないため、分布範囲や生息密度などの基礎的な情報がなく、侵入プロセスの進行状況もわかっていない。いくつかの市町村でアライグマの有害駆除が実施されているものの、各市町村で得られたアライグマの情報は散在した状態である。侵入の初期段階のうちに十勝地域におけるアライグマを適切に管理できれば、その影響や被害を未然に防ぐことができるかもしれない。そのためには侵入プロセスの段階を正確に把握し、定着や拡大を効果的・効率的に防ぐための管理手法を確立する必要があると考えられる。

そこで本研究では、アライグマの侵入プロセスの初期段階にあると予想される十勝地域においてアライグマの定着および個体群拡大の可能性を検討し、本地域における効果的なアライグマの管理法を考察した。まず 2013、2014 年現在のアライグマの相対密度を 2 市町村および著者が行った捕獲調査のデータから算出した上で、近年駆除・捕獲されたアライグマ個体の繁殖状況から本地域におけるアライグマの定着の可能性を検討した。次に本地域で初めてアライグマが捕獲された 2006 年から 2014 年現在までの各市町村および著者が行った捕獲調査のデータを用いて、近年のアライグマの捕獲場所・捕獲数の時空間パターンの変化を整理することで、個体群拡大の可能性を検討した。そして、アライグマの食性分析およびアライグマの生息地選択や栄養状態に影響を与える環境要因を特定することで、近年のアライグマ個体群拡大を促している原因を探り、効果的な管理方法を考察した。アライグマの個体群拡大を促している環境要因として、捕

獲場所周辺における畜産農家・森林及び河川に注目した。畜産農家及び森林はアライグマの採餌・休息場所として、河川は採餌場・移動経路として重要な環境であることから (Johnson, 1970; Zeveloff, 2002; Gehrt, 2003)、アライグマの生息地選択や栄養状態に影響を与えていることが考えられる。3つの環境要因の中で畜産農家は、アライグマの採餌、出産、休息場所として機能し、アライグマの好適な環境となっていることが指摘されているため (Nixon et al., 2001; Ikeda et al., 2004)、アライグマの個体群拡大を促進していることが予想された。

十勝地域より西に位置する道央地域には1980年代からアライグマが定着し現在も広く分布している (Ikeda et al., 2004; 環境省自然環境局生物多様性センター, 2007)。道央地域と十勝地域の間には山林が存在するが、この山間部におけるアライグマの生息状況の調査は実施されておらず、アライグマが道央地域から移動し山間部を越えて十勝地域の平野部に移入している可能性は否めない。そこで、十勝地域西部の山間部から平野部を流れ、アライグマが度々捕獲されている渋山川沿いで自動撮影調査を行い、アライグマの撮影頻度に基づく相対密度を平野部と山間部で比較することで、山間部にアライグマのソース個体群が存在し平野部に移入している可能性を検証した。

## 材料と方法

### 調査地域

北海道東部に位置する十勝地域（42～43°N, 142 ～ 144°E）は（図 2-1）、亜寒帯に属し、本調査地域中央部に位置する帯広市における 2005 年から 2014 年の 1 月の平均気温は -7.1°C、7 月の平均気温は 19.1°C である（気象庁, 2015）。主に森林（約 60%）と農耕地（約 20%）が占めている。森林を構成する樹種として自然林のカシワ（*Quercus dentate*）、ヤチダモ（*Fraxinus mandshurica*）、ハルニレ（*Ulmus davidiana* var. *japonica*）及び人工林のカラマツ（*Larix kaempferi*）などが、農耕地で生育されている農作物として小麦、馬鈴薯、ビート、トウモロコシなどが挙げられる。本地域は酪農業が盛んであり、牛農家を主とした畜産農家が 2400 軒あまり営農し、そのうち約 1600 軒が酪農家である（農林水産省統計情報部, 2008）。本調査地域では 1998 年にアライグマの生息は確認されていなかったが（環境省自然環境局生物多様性センター, 2002）、2006 年に初めて野外で捕獲された（鹿追町, 未発表）。

### データ収集

2013 年から 2014 年に本調査地域西部に位置する新得町と芽室町が実施した有害駆除および筆者が学術研究を目的として行った調査の記録から捕獲努力量（CPUE：捕獲数×100 / ワナ設置日数）を 5km×5km メッシュを単位に算出し、相対密度の指標とした（表 2-1）。ただし、同じ規格の箱ワナ（Havahart Model 1089 or 1092, Woodstream, Lititz, Pennsylvania, USA）が同じ地点に年間を通して 50 日以上設置された調査記録のみを利用した。一部の捕獲調査は 11 月以降も実施されていたが、アライグマは寒冷地において冬季の間、活動性を低下させ（池田ほか, 2001; Zeveloff, 2002）、捕獲効率

の低下が予想されたため4月から10月までの捕獲調査の記録のみを参考とした。

2013年から2014年に十勝地域において筆者が学術研究目的で捕獲したアライグマ個体および2010年から2014年に市町村が有害駆除等により捕獲・回収されたアライグマ個体を収集し、個体の体重と頭胴長を計測した。収集した個体うち、1歳以上のメス個体から子宮、頭部を回収し、繁殖状況の推定、齢査定にそれぞれ使用した。アライグマのメスは誕生した年の翌春まで繁殖活動に参加しないため (Stuewer et al., 1943)、1歳齢以上の個体の繁殖状態のみを調査した。子宮内の胎児および胎盤痕の数をもとに妊娠率および産子数を推定した (Junge & Sanderson et al, 1982)。アライグマの産子数は年齢によって変化するため (Fritzell et al., 1985; Clark et al., 1989; Asano et al., 2003b)、頭骨が採集できた個体を頭骨縫合線の閉鎖状態から1才齢と2才齢以上に分類し (Junge & Hoffmeister, 1980)、齢別の平均妊娠率および平均産子数を算出した。

また、アライグマ個体から胃内容物を回収し、それらを1mmメッシュの篩で洗浄した後、各食物項目の出現頻度 (= 出現頭数 / 総頭数) を算出し、食性を推定した。

十勝地域内19市町村のうちアライグマ回収記録が存在した11市町村の担当各課が保有する2006年以降のアライグマの捕獲記録及び交通事故等の個体回収記録の位置情報を収集し、1km×1kmメッシュ枠毎に捕獲数を算出した。それぞれのメッシュの捕獲数を以下の3つの期間に区分してその空間パターンを時系列で追った；1) 2006-2009年：新得町、清水町が捕獲を開始、2) 2010-2011年：芽室町が帯広側沿いで捕獲を開始、3) 2012-2014年：従来の捕獲場所から離れた地域に加えて、新得町・清水町と芽室町の中間帯での捕獲が頻発。

2010年の8月から12月に十勝地域内10市町村（上士幌町・士幌町・鹿追町・新得町・清水町・芽室町・帯広市・幕別町・中札内村・更別町，図2-1）において北海道が実施した「平成22年度緊急雇用創出推進事業実施要領に基づくアライグマ生息調査・

捕獲技術普及事業」の足跡調査の結果を使用し、アライグマの生息地・非生息地の間で景観構造の比較を行いアライグマの生息地選択に影響を与える環境要因を分析した。この調査では、アライグマに特徴的なフィールドサインである足跡の探索が川沿いや橋の下などの足跡が比較的残存しやすい場所で行われた。調査地点はアライグマの過去の目撃・捕獲情報等に基づいて設定され、地点毎に計 8 日行われた。ただし、本調査地域の北部から中央部にかけて位置する上士幌町・士幌町・幕別町・更別町（図 2-1）において、2010 年までアライグマの捕獲は記録されていなかったため未分布域と見なし、本研究の対象地域から除外した。

## データ解析

アライグマの足跡調査地点、及びアライグマの捕獲地点周辺の景観構造を以下の通り定量化した。地理情報システムソフトを用いて調査地点もしくは捕獲地点を中心に円（バッファ）を作成し、バッファに含まれる河川総延長(km)・森林面積率（バッファ内森林面積/バッファ面積）・畜産農家密度(軒 /km<sup>2</sup>: バッファ内畜産農家軒数/バッファ面積)を算出した。本研究ではバッファサイズを意図的に決めず、半径 200m～1500m まで 100m 間隔でバッファを作成し、各バッファサイズで後述の統計学的解析に供した。これらの要因については 2005 年農林業センサス（農林水産省統計情報部, 2008）, 自然環境保全基礎調査植生調査の第 6・7 回植生調査結果（環境省自然環境局生物多様性センター）及び国土数値情報データベース（国土交通省, 2011）のデータをそれぞれ利用した。ただし、帯広市農村地区の植生調査結果については平成 23 年度帯広市生物多様性保全事業成果の植生調査結果（帯広市市民環境部環境都市推進課）を重ね合わせデータの更新を行った。以上の解析データを得るための空間解析には、ArcGIS 10.0、Spatial Analyst extension (ESRI Japan, Tokyo) 及び Geospatial Modelling

Environment (Ver. 0.7.1.0, Beyer, 2014)を用いた。道央のアライグマの行動圏は81-184haとラジオテレメトリーによって推定されており(Ikeda et al., 2004)、景観構造を定量したバッファの最大サイズである半径 1500m 内の面積 (225ha) と大きく変わらない。

足跡の有無を目的変数に、各調査地点バッファ内の畜産農家密度・河川総延長・森林面積を説明変数とした一般化線形混合モデルを用いた解析を行った。ただし、各調査地点間の距離が 500m 以下のバッファ同士は重複部分が大きいため、景観をひとつとみなし同一の景観 ID をふり、景観 ID をランダム効果とした。

アライグマの栄養状態の指標として有効なBMI (body mass index: 体重 / 頭胴長<sup>2</sup>) (Kato et al., 2012) を目的変数とし上記と同様の解析を行った。ただし、性別や季節の違いにより行動・餌資源に変化が生じることで栄養状態も変化することが予想されたため性別・季節を分けて解析を行った (Zevloff, 2002)。季節は春夏 (4~8月)・秋 (9~12月) に分けた。出産・泌乳の時期である春・夏はメスのエネルギー消費が激しい時期で、景観構造の影響が栄養状態に反映されにくいと考えられたため、春夏のメスの解析は行っていない。1~3月の冬季間にアライグマは捕獲されなかった。バッファの重なりが大きい捕獲地点間の距離900m以下の捕獲地点同士は一つの景観とみなして同一の景観IDをふり、景観IDをランダム効果とした。

それぞれのモデリングにおいて、バッファサイズ毎に説明変数の全組み合わせからなるモデル群に対して赤池情報量 (AIC) を算出し、最も小さい AIC をもつモデルを各バッファサイズのベストモデルとして選択した。バッファサイズ間でベストモデルの AIC を比較し最も AIC の小さいモデルを含んだバッファサイズを説明力の高い空間スケールとした。なお、BMI を目的変数とした解析では、パラメータ数に対しサンプル数が小さい場合の使用が推奨されている情報量規準の AICc を用いて同様にモデル選択

を行った。以上の統計解析は R for Windows 2.15.3 (R Development Core Team, 2013) を用いて行った。

### **自動撮影調査**

本調査地域西部を流れる渋山川において自動撮影カメラを使用しアライグマの撮影頻度に基づく山間部・平野部の相対密度を比較した。渋山川の4区域(山間部、林縁部、平野部(山間部寄り・市街地寄り))において1区域につき3台のセンサーカメラ(SG370, Boly Media Communications, Santa Clara, California, USA)を2014年5月から12月の間、獣道に設置し(図2-2)、1~3ヶ月に一度見回りを行いデータ回収、電池交換を行った。区域間の相対密度をカメラ設置日数あたりのアライグマ撮影日数を基準に Fisher の正確確率検定を行い Bonferroni 法により補正した有意水準で多重比較した。

## 結果

本調査地域におけるアライグマの相対密度を検討した結果、2013年から2014年の捕獲情報に基づく全体の平均CPUEは0.44、各メッシュのCPUEの範囲は0.00から2.69であった(図2-3)。学術捕獲に基づくCPUE(0.84)は市町村の有害捕獲のCPUE(0.31)と比較し有意に高かった。(カイ二乗検定,  $p=0.004$ )。

成獣メスの繁殖状態を調査したところ子宮が回収された33頭のうち30頭で胎児もしくは胎盤痕が確認され、捕獲年のメス全体の妊娠率は88.2%(30/34)であった。1才齢と2才以上の妊娠率はそれぞれ90.0%(9/10)、93.8%(15/16)を大きく変わらなかった。一腹産子数は3~6(図2-4, 平均4.47, SD=0.99)で、1才齢と2才以上の産子数はそれぞれ平均3.86(SD=0.83)、4.93(SD=0.85)であった(図2-4)。

アライグマの回収記録が存在した市町村への聞き取り調査を行い、計169件のアライグマ個体の捕獲・回収情報を収集した。2006年以降十勝地域内でのアライグマ捕獲・回収数は2009年に急激に増加したが、2010年に3分の1に減少し、その後は徐々に増加した(図2-5)。一部のアライグマはキツネ捕獲用ワナによって混獲されていた。

2006年に十勝地域西部に位置する鹿追町において本調査地域内で初めてアライグマが捕獲されて後(図2-6a)、2009年に鹿追町に隣接する新得町及び清水町が有害駆除を開始した。この年、急激に捕獲数が増加し(図2-5)、その多くがこの2町の佐幌川付近で捕獲された個体であった(図2-6a)。2010年から2011年に芽室町がアライグマの有害駆除を開始し、佐幌川から南に20km以上離れた帯広川付近で捕獲が相次いだ。加えて、佐幌川・帯広川いずれの河川からも20km以上離れた場所にある上士幌町・大樹町でも1頭ずつ捕獲された(図2-6b)。2012年から2014年、佐幌川と帯広川の間帯を流れる渋山川沿いで捕獲が相次いだ(図2-6c)。新得町、清水町では2009年以降、芽室町では2010年以降、有害駆除により毎年アライグマが捕獲されていた。このよう

に、捕獲場所の多くは十勝地域西部に集中したが、西部から距離の離れた十勝地域南部の大樹町、北部の上士幌町、東部の浦幌町でも捕獲が記録されていた（図 2-6d）。

アライグマ 20 頭の胃内容物を分析した結果、様々な動物質・植物質が検出され、人為的な資源と思われるものも多数含まれていた（表 2-2）。11 頭からトウモロコシが検出され、そのうち 3 頭から濃厚飼料が検出された。またこれら 11 頭のうち 5 頭は、作付けされたトウモロコシがまだ結実していない春に捕獲された個体であったことから、この 5 頭から検出されたトウモロコシは家畜飼料だと考えられた。トウモロコシが検出された個体は春（3 月～5 月）・夏（6 月～8 月）に捕獲された個体が多くを占めた（10 頭 / 15 頭）。検出された動物質は外来甲殻類のウチダザリガニ（*Pacifastacus leniusculus trowbridgii*）および、在来両生類のエゾアカガエル（*Rana pirica*）であった。1 頭からアライグマの爪および指骨が検出された。

2010 年に 6 町村（新得町・清水町・鹿追町・芽室町・中札内村・帯広市）の 126 地点で実施された調査において 20 地点でアライグマの足跡が発見された。各バッファサイズの足跡の有無を目的変数とした一般化線型モデル（景観 ID 数=100）のうち各空間スケールでのベストモデルの AIC を比較したところ、半径 900m バッファのベストモデルの AIC が最小であった（図 2-7）。半径 900m バッファのモデル群の上位 5 つのモデルうち、4 つのモデルが畜産農家密度を説明変数として含み、その回帰係数の絶対値は標準誤差の 2 倍以上であった。このことから、周辺 900m に畜産農家が多い場所でアライグマの足跡が発見されやすいことが示された（表 2-3, 図 2-8）。

アライグマの BMI を目的変数とした一般化線形混合モデルの解析の結果、春・夏に捕獲されたオス（n=33, 景観 ID 数=17）で 200m、秋に捕獲されたオス（n=19, 景観 ID 数=15）で 400m、秋に捕獲されたメス（n=16, 景観 ID 数=12）で 800m のバッファサイズの景観構造がそれぞれもっとも説明力の高いスケールとして選択された（図

2-9)。春・夏に捕獲されたオスの BMI を説明する半径 200m バッファのモデル群の上位 5 つのモデルのうち 4 つが畜産農家密度を説明変数として含み、その回帰係数の絶対値は標準誤差の 2 倍以上であったことから、周辺 200m に畜産農家の多い場所ではオスのアライグマの BMI が高いことが示された（表 2-4, 図 2-10）。秋に捕獲されたオスの BMI を説明する半径 400m モデルを構成する説明変数の回帰係数の絶対値はいずれも標準誤差の 2 倍以下で説明力の高い変数は検出されなかった（表 2-4）。秋に捕獲されたメスの BMI を説明する半径 800m バッファのモデル群のうち上位 4 つのモデルが森林面積率を説明変数として含み、その回帰係数の絶対値は標準誤差の 2 倍以上であったため、周辺 800m に森林が多く分布する場所ではメスのアライグマの BMI が高いことが示された（表 2-4, 図 2-10）。

センサーカメラ調査を行った渋山川の市街地寄りの平野部、山間部寄りの平野部、林縁部、山間部で 412 日～600 日の撮影期間のうち計 17 日間、アライグマ個体が撮影された（表 2-5）。アライグマの撮影頻度は区域間で有意に異なり ( $p=0.0058$ )、市街地寄りの平野部では山間部と比較して頻繁に ( $p =0.0086$ , Bonferroni 補正後) アライグマが撮影された（図 2-11）。

## 考察

北海道十勝地域においてアライグマの侵入プロセスを検討したところ、その定着が確認され、また今後個体群が拡大していく可能性が高いことがわかった。そして、2013、2014年現在における十勝地域全体のアライグマの平均 CPUE (0.44) は、道央地域で2009年から2011年に実施された箱わなによる捕獲調査の CPUE (3.63; 北海道, 未公開) と比較すると低いことから、十勝地域に生息するアライグマは道央地域と比較し低密度下にあることが推測された。アライグマ個体群は低密度下にある場合、アリー効果が発現し、繁殖相手を見つけることが困難であるために個体群動態の遅滞相にあることが示唆されている (浅田, 2013)。十勝地域のアライグマ個体群が遅滞相にあるのかは不明であるが、今後も本地域においてアライグマの駆除捕獲を継続することにより個体群の成長速度の早い増加相への移行を抑制することが望ましい。

繁殖状態の調査により、経産個体が確認されたため、本調査地域においてアライグマが定着に成功していることが判明した。2010年に捕獲された個体に妊娠の痕跡が認められたことから2010年時点で既に定着していたと思われる。加えて、2才以上のメスの妊娠率 (93.3%, 図 2-4) が他地域と比較し大きく変わらなかったのに対して (道央地域 : 96%, 鎌倉 : 78.1%, Iowa : 91%, Illinois : 93.4%, Missouri : 84.2%)、1才齢の個体の妊娠率は 90% (図 2-4) と他地域よりも比較的高い値を示したことから (道央, 66%; 鎌倉, 64.9%; Iowa, 59%; Illinois, 66%; Missouri, 49%)、十勝地域のメスは1才齢で性成熟に達する割合が高く、1才齢のメスの多くが繁殖活動に参加、妊娠していたと考えられる。産子数も2才以上の個体では 4.93 (図 2-4) と他地域 (道央 : 3.9, 鎌倉 : 4.0, 北米 : 2.0 – 4.8 (1才齢・2才以上合算値)) と比較し高い値であった (Fritzell et al., 1985; Clark et al., 1989; Ritke, 1990; Asano et al., 2003b; Kato et al., 2009)。このように本地域のアライグマは他地域と比較し良好な繁殖状態にあり、今後さらに個体数を

増加させていくことが懸念された。

各市町村における聞き取り調査の結果、十勝地域におけるアライグマの捕獲・回収場所の空間配置の経時的に拡大していたため、本調査地域ではアライグマの分布が拡大していることが推察された。本調査地域においてアライグマの捕獲が集中している西部から 20km 以上離れた、北部の上士幌町や南部の大樹町、東部の浦幌町でも少数ながら捕獲・回収されていたことから（図 2-6d）、本調査地域内に広くアライグマが分布している可能性がある。ただし、若齢のオスのアライグマは北米において 200km 以上を移動した個体が観察されているように（Lynch, 1967）、分散の際に長距離を移動することが知られている。上士幌町・浦幌町で捕獲された個体はオスであったため、これらのアライグマが分散の際に単独で長距離を移動した個体で、これらの町でアライグマがまだ定着していない可能性も否めず、今後も調査を継続し定着の有無について判断する必要がある。このように、本調査地域内でアライグマが分布範囲を拡大させていることが推測されたが、本調査は捕獲・回収データに基づいているため、各市町村の捕獲努力量に依存する。新得町・清水町がアライグマの有害駆除捕獲を開始した 2009 年に急激に捕獲・回収数が上昇したことからも、捕獲努力量の時空間的变化が捕獲・回収数に影響していることが明らかで、分布の評価が地域内で均等に行われていないと考えられる。このように、捕獲・回収場所の変遷をアライグマの分布の変遷と同義に捉えることはできないものの、このデータには本地域内の多くの市町村に広く設置されているキツネ捕獲用のワナによって捕獲された個体の情報も含まれている。本調査地域東部ではキツネ捕獲用のワナにさえアライグマが捕獲されておらず、東部におけるアライグマの密度は多くの個体が捕獲されている本地域西部と比較し低いことが見込まれる。また、2010 年以降アライグマの有害駆除を実施している芽室町の渋山川周辺では 2012 年に初めてアライグマが捕獲され、それ以降も毎年捕獲が続いているため（図 2-6c）、この周辺には

近年、アライグマの移入・定着が起こったと思われる。

本調査地域における足跡及び栄養状態の調査から畜産農家密度の高い環境がアライグマの個体群の拡大を促進していることが示唆された。足跡調査で発見されたアライグマの足跡は、畜産農家が多く分布する環境で発見されやすかったことが示されたことから、アライグマがこのような環境を好んで分布していたと考えられる(表 2-3, 図 2-8)。そのため、アライグマは畜産農家密度の高い場所を選択していることが推測された。加えて、春・夏に捕獲されたオスの栄養状態は畜産農家が多く分布する環境で向上する傾向にあった(表 2-4, 図 2-10)。多種の哺乳類が人工飼料の摂食によって体重を増加させるため(Boutin, 1990)、十勝地域のアライグマも畜産農家において、家畜飼料を摂食し高栄養状態になった可能性が考えられる。胃内容物を分析したアライグマ 20 頭のうち約 4 割にあたる 7 頭が家畜飼料と思われるトウモロコシを摂食し(表 2-2)、春・夏のトウモロコシ摂食率は約 7 割(10 頭/15 頭)に上った。原産地の北米においてトウモロコシがアライグマの嗜好性が高い春の重要な餌資源であるため(Giles, 1940; Mech et al., 1968; Zeveloff, 2002; MacGowan et al., 2006)、本調査地域ではトウモロコシを多く含む家畜飼料を供給する畜産農家は餌資源に乏しい春の重要な採餌場となっていると思われる。クマやシカをはじめとした哺乳類の栄養状態は繁殖成績に影響することから(Verme, 1969; Elowe et al., 1989; Hilderbrand et al., 2000; Evsikov et al., 2008)、本地域のアライグマは畜産農家で家畜飼料を摂食したことによりで高栄養な状態を維持していたことが良好な繁殖状態の一因になっていると考えられる。

一方、秋に捕獲されたメスでは森林が多く分布する環境で栄養状態が向上する傾向が見られた(表 2-4, 図 2-10)。秋はアライグマにとって高栄養価な果実や堅果類が多く実る時期である(Lotze and Anderson, 1979; Zeveloff, 2002)。秋に捕獲された 2 個体で果実の摂食が確認されたことから(表 2-2)、果実や堅果類が実る森林に生息して

いた個体がこれらの餌資源を摂食することにより高栄養な状態にあったと推測される。春・夏は自然環境下においてこれらの栄養価の高い餌資源に乏しいため、季節を問わず豊富に存在する家畜飼料がアライグマの栄養状態を維持させる重要な餌資源になっていたと思われる。特に、春はアライグマが最も餓死しやすい時期であるため (Mech et al., 1968)、この時期に栄養価の高い家畜飼料が豊富に存在する畜産農家を利用することにより、アライグマの生存率は大きく上昇している可能性がある。

秋に捕獲されたオスでは栄養状態に影響を与える要因を推定することはできなかった(表 2-5)。若齢のオスは秋に分散する際、長距離を移動するため (Zveffoff, 2002; Gehrt, 2003)、このような個体の栄養状態は広範な領域の環境に影響されることが予想される。そのため、解析に使用した個体には分散中の個体が含まれていた場合、捕獲場所周囲の環境が分散中の個体の栄養状態に与える影響は小さいと考えられた。

本研究によって、十勝地域においてアライグマは定着に成功し、個体群を拡大させている可能性が高いが、場所によって侵入プロセスの段階は異なっていることが推察された。アライグマの分布は地域西部に偏っている傾向が見られ、今後は東部へ分布が拡大していくことが懸念されるため、西部では個体数制御を、東部では西部からの移入個体のモニタリングを強化することにより、さらなる分布拡大の防止につながることを望まれる。自動撮影調査の結果から、市街地よりの平野部におけるアライグマの相対密度は山間部と比較して高いことが示唆されたため (図 2-3)、十勝地域西部におけるアライグマのソース個体群は山間部には存在しないと推測された。この結果から十勝地域におけるアライグマの初期導入個体の由来について言及することはできないが、現段階において道央地域から山林を超えて十勝地域にアライグマは移入している可能性は低いと考えられ、十勝地域内の定着個体群の管理を最優先に行うことが求められる。本調査地域西部でアライグマの定着個体群の個体数制御を実施する際は、畜産農家密度の高い場

所における捕獲圧をあげることにより、繁殖率の高い個体が除去されれば個体群の拡大が抑制されるかもしれない。加えて、アライグマが定着していないと予想される東部では畜産農家密度が高い場所においてモニタリングを重点的に行うことで移入個体を効率的に発見できると考えられる。

本研究ではアライグマが移入地の産業や生態系に与える影響を検討しなかったが、半数以上の個体が家畜飼料などの人為的な資源を摂食していたことから（表 2-2）、今後アライグマがさらに個体群を拡大させた場合、家畜飼料や農作物の盗食や畜産農家侵入に伴う病原体伝播などアライグマによる負の影響が顕在化することが懸念された。加えて、エゾアカガエルなどの在来生物の捕食も確認されたことから（表 2-2）、在来の生態系に影響を与えている可能性がある。特に、エゾアカガエルの捕食が確認された春はエゾアカガエルの産卵期にあたり、産卵場所に集積した個体がアライグマにとって捕食しやすい対象となっていることが推測される。アライグマによるエゾアカガエルの捕食圧が増大した場合、繁殖個体を減少させることによりエゾアカガエル個体群に大きな影響を与えることが考えられ、アライグマの生息状況とエゾアカガエルの個体群動態の関係を調査しアライグマによる影響を明らかにすることが望まれる。

根絶作戦成功例の多くが定着個体群の封じ込めを行うことのできる段階、つまり分布域が一部に限定される侵入の初期段階や島嶼部の個体群を対象に実施されている（McEnnulty, 2001; Simberloff, 2003; Beric and MacIsaac, 2015）。ただし、対象外来種の分布が限定されている段階にあったとしても、対象外来種の個体群動態に応じた作戦を実行しなければ作戦の成功は難しい。1960年代からイギリス東部で実施されたヌートリアの捕獲作戦では当初、個体群動態の分析が行われなかったことに加え、生息調査も不十分であったために作戦は失敗に終わったが、その後綿密な生息状況の調査と個体群統計情報に基づいた適正な捕獲圧のもとヌートリア根絶成功に至った（Baker,

2006)。この作戦のように、対象外来種の個体群変動に合わせて適正な捕獲圧を設定することにより戦略的な捕獲作戦を実施することが可能となる。本研究では、前述のヌートリアの根絶作戦で重要となった適正な捕獲圧については議論できなかったものの、対象外来種の定着状況などの基礎的な個体群統計情報に加え、個体群拡大を促進する要因を推定することにより、効率的な駆除方法の提案を行った。本研究地域のように対象外来種による被害が顕在化しておらず、十分な捕獲圧をかけることは難しい場所において、本研究で検討した管理方法は限られた捕獲努力のもと、効率的に個体数を抑制できる有用な手法といえるだろう。

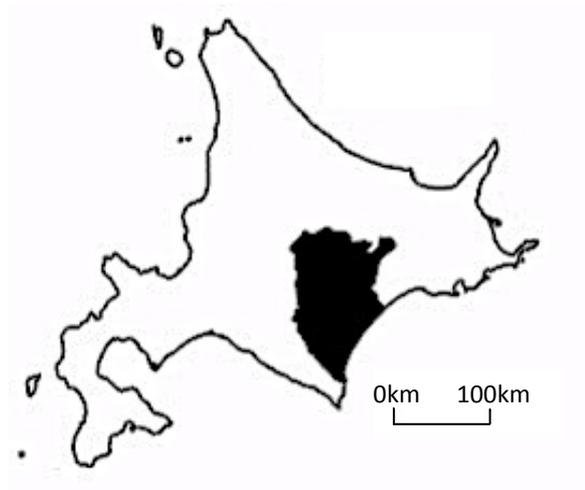


図 2-1. 北海道内における十勝地域の位置（上図：黒塗部）  
及び十勝地域内市町村（下図）。

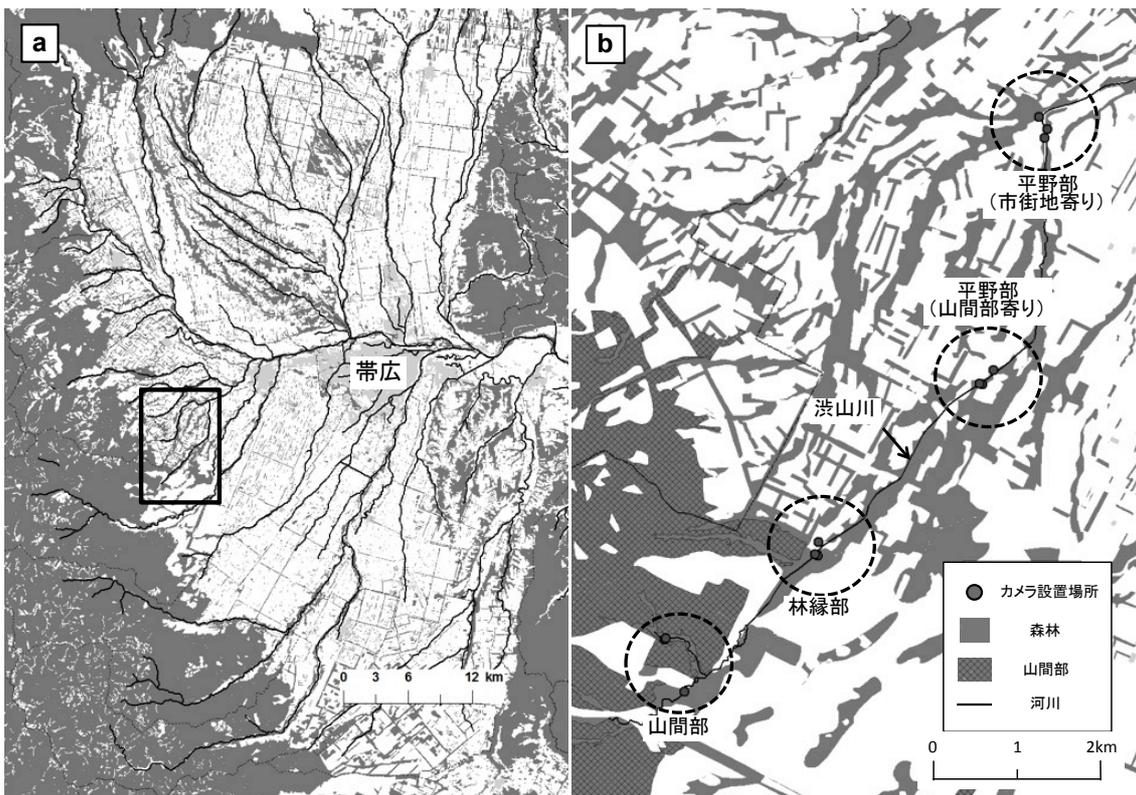


図 2-2. 渋山川における自動撮影カメラの設置場所.

a: 十勝地域広域地図. 四角内で自動撮影調査を実施した.

b: 'a'の四角部の拡大地図. 点線円内の河川沿いに自動撮影カメラを3台ずつ設置した.

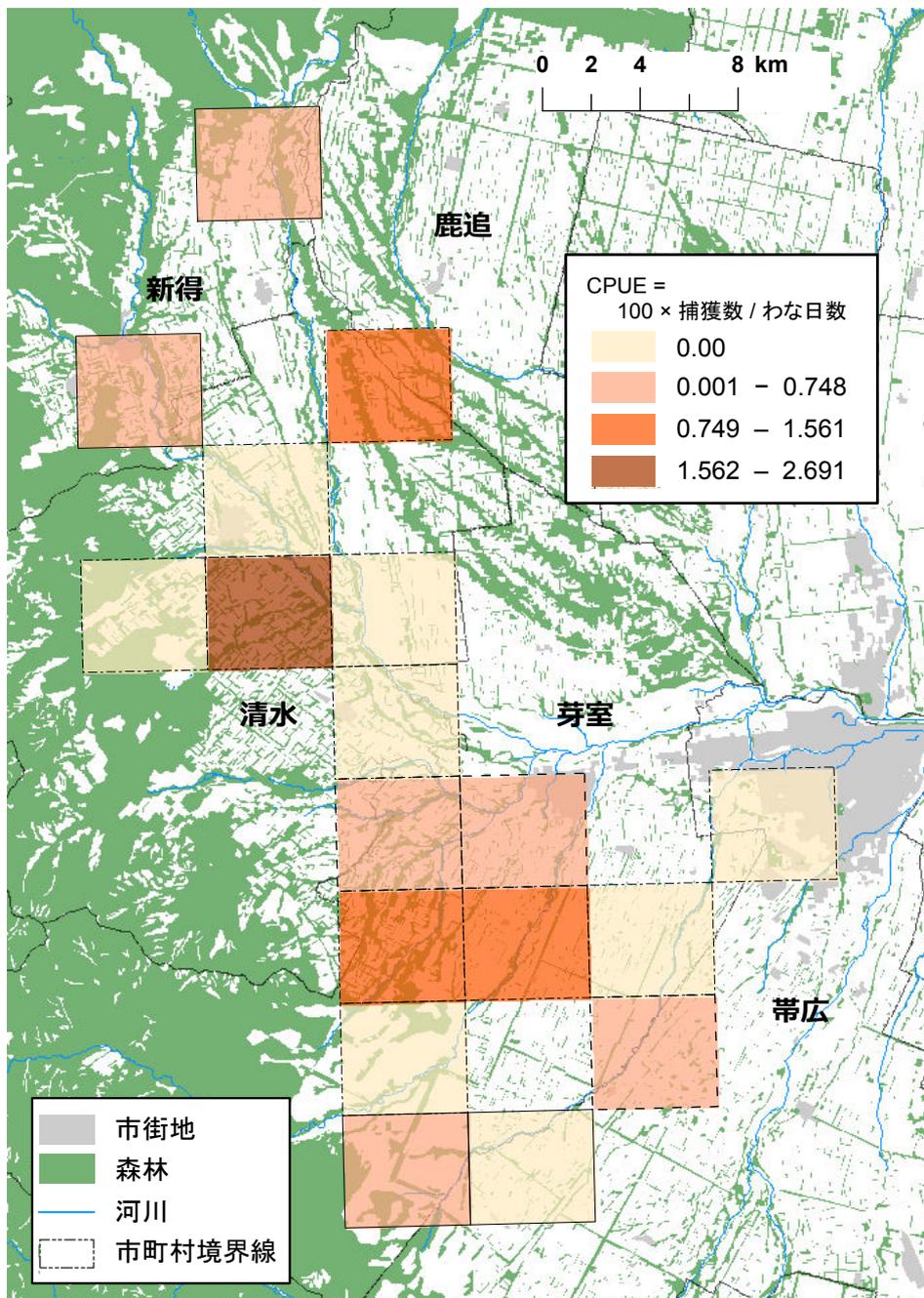


図 2-3. 2013 から 2014 年の十勝地域におけるアライグマの CPUE (ワナ捕獲効率)に基づく相対密度.

実線で囲ったメッシュ内では市町村の有害駆除捕獲のみが、破線 (-----) で囲ったメッシュ内では学術捕獲のみが、破線 (----) で囲ったメッシュ内では市町村の有害駆除・学術捕獲の双方が実施された。

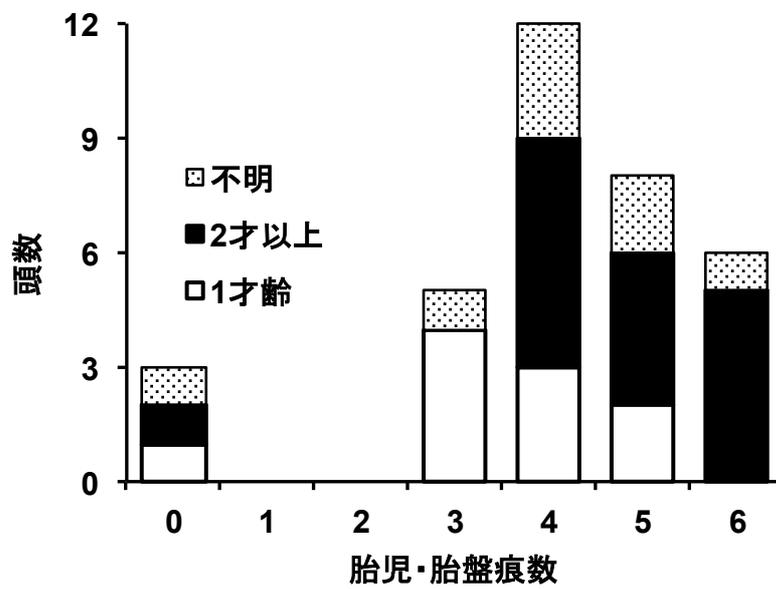


図 2-4. 2010 から 2014 年の十勝地域におけるアライグマ 1 才齢以上のメスの齢別子宮内胎児・胎盤痕数の分布.

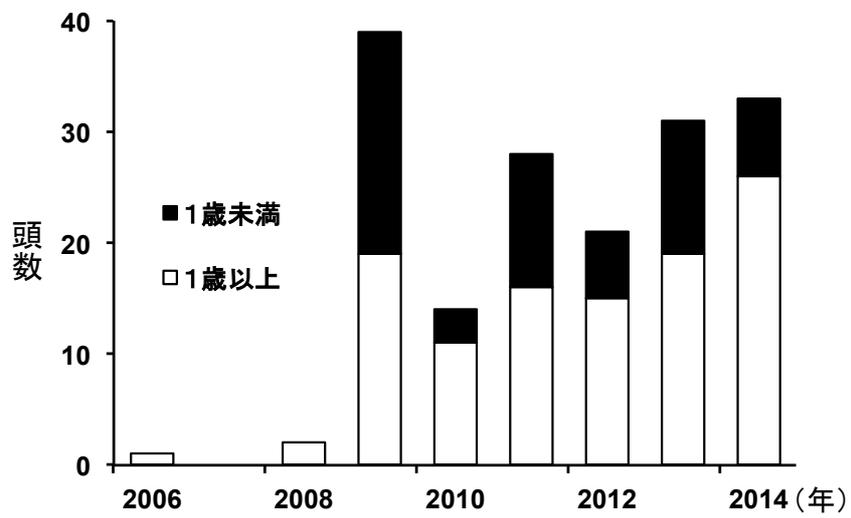


図 2-5. 2006 から 2014 年の十勝地域内におけるアライグマの捕獲・回収数の年変動.

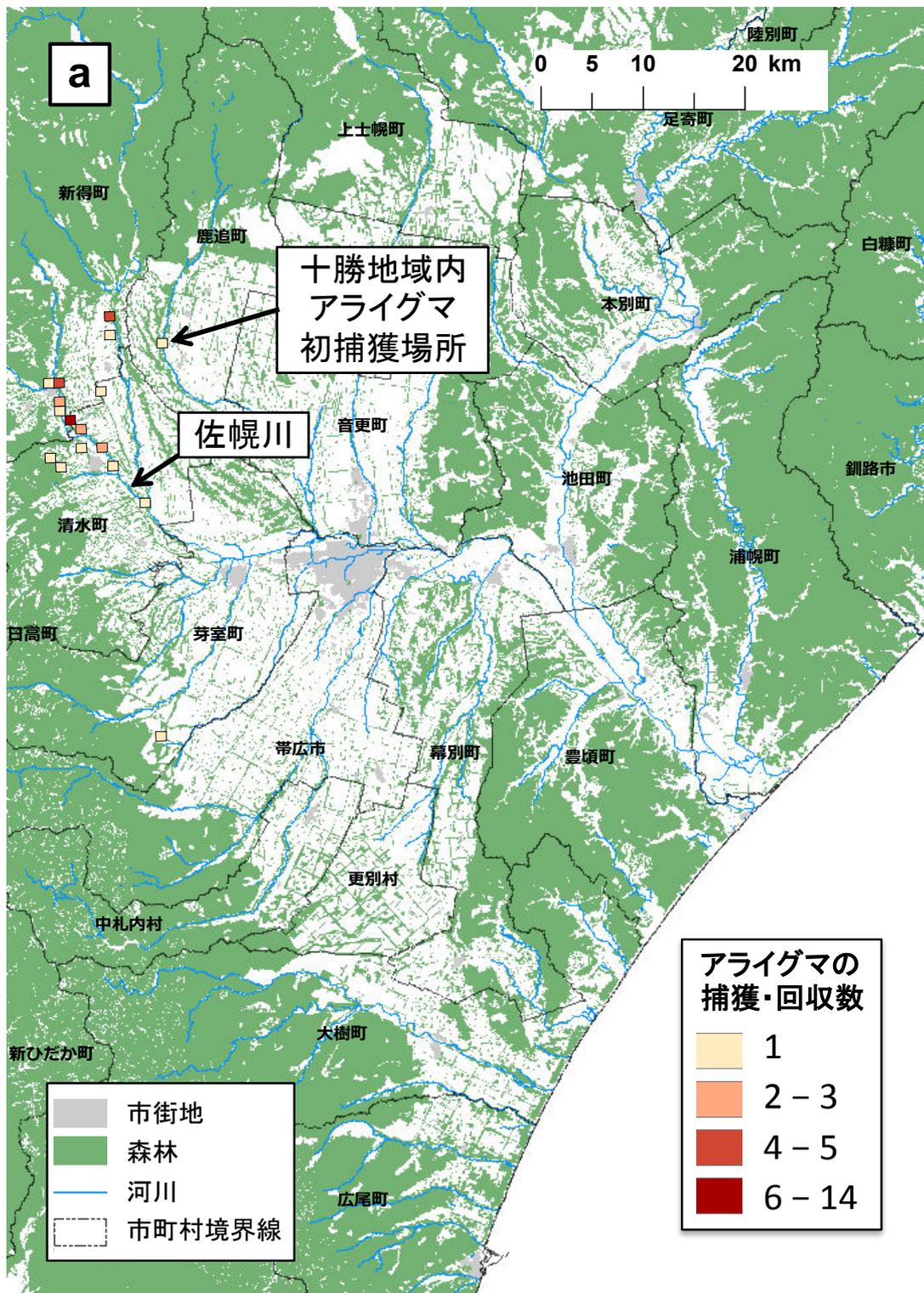


図 2-6. 十勝地域における各期間内のアライグマ捕獲・回収場所および数.

a: 2006~2009 年 b: 2010~2011 年 c: 2012~2014 年 d: 2006~2014 年

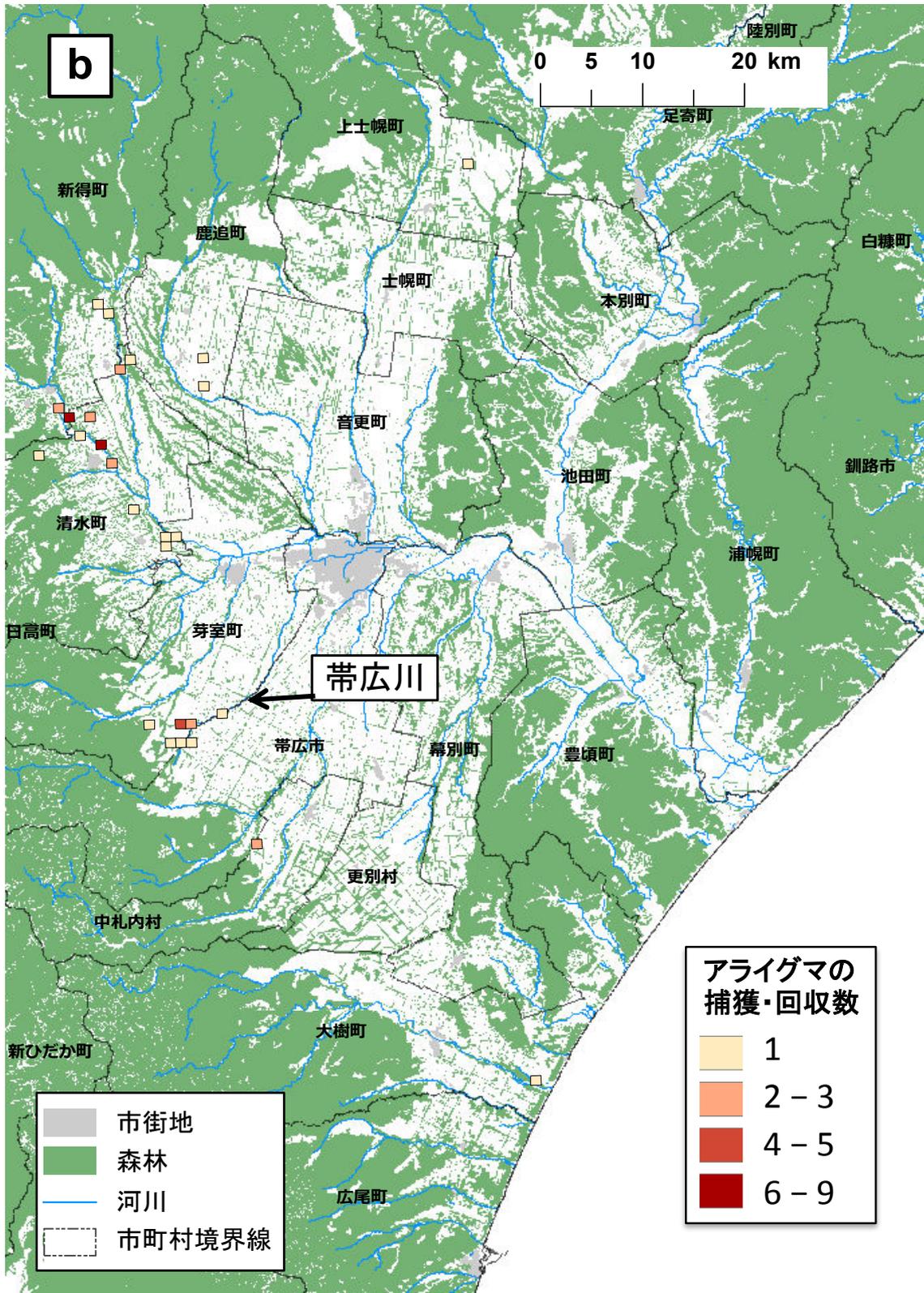


図 2-6. (続き)

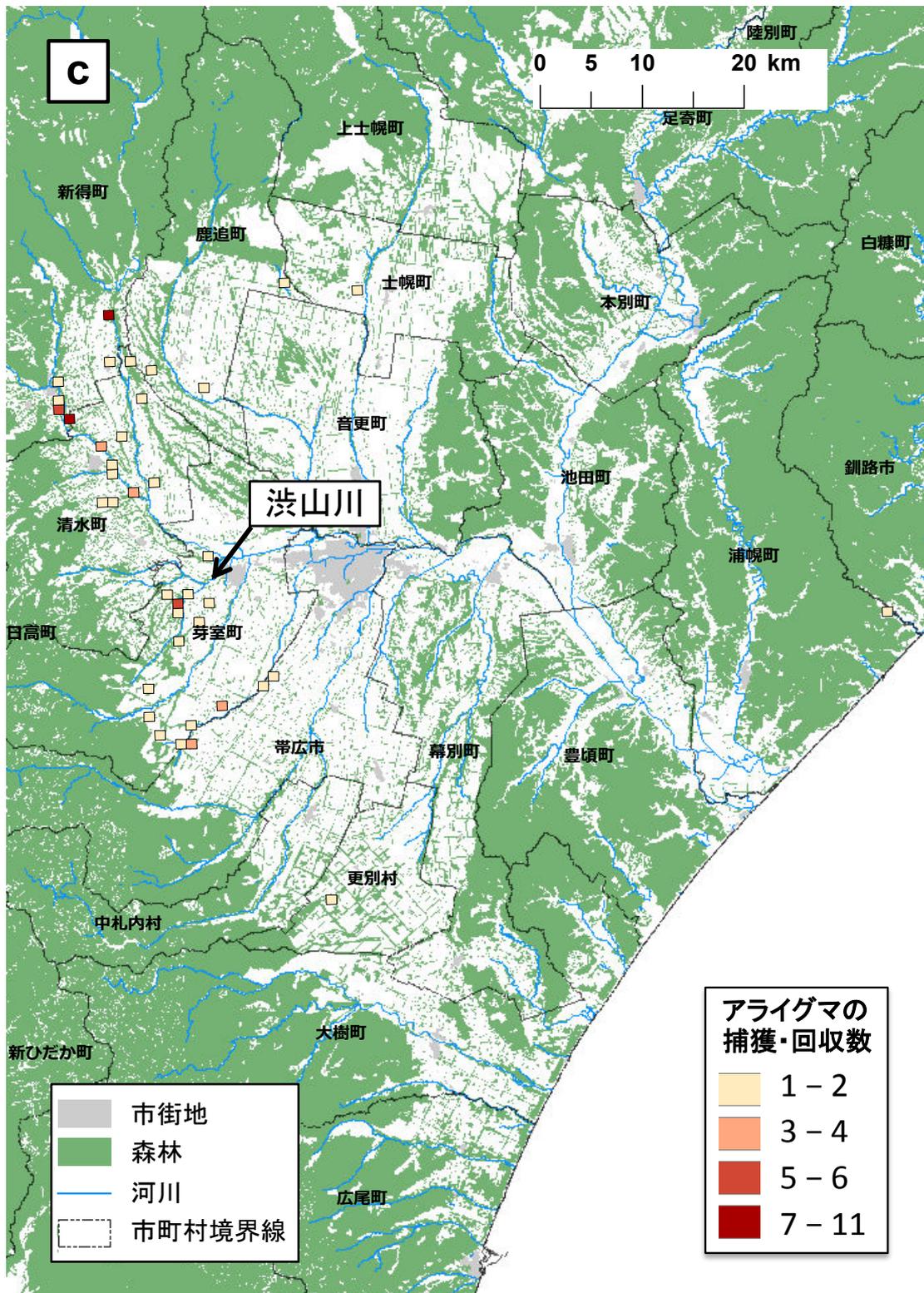


図 2-6. (続き)

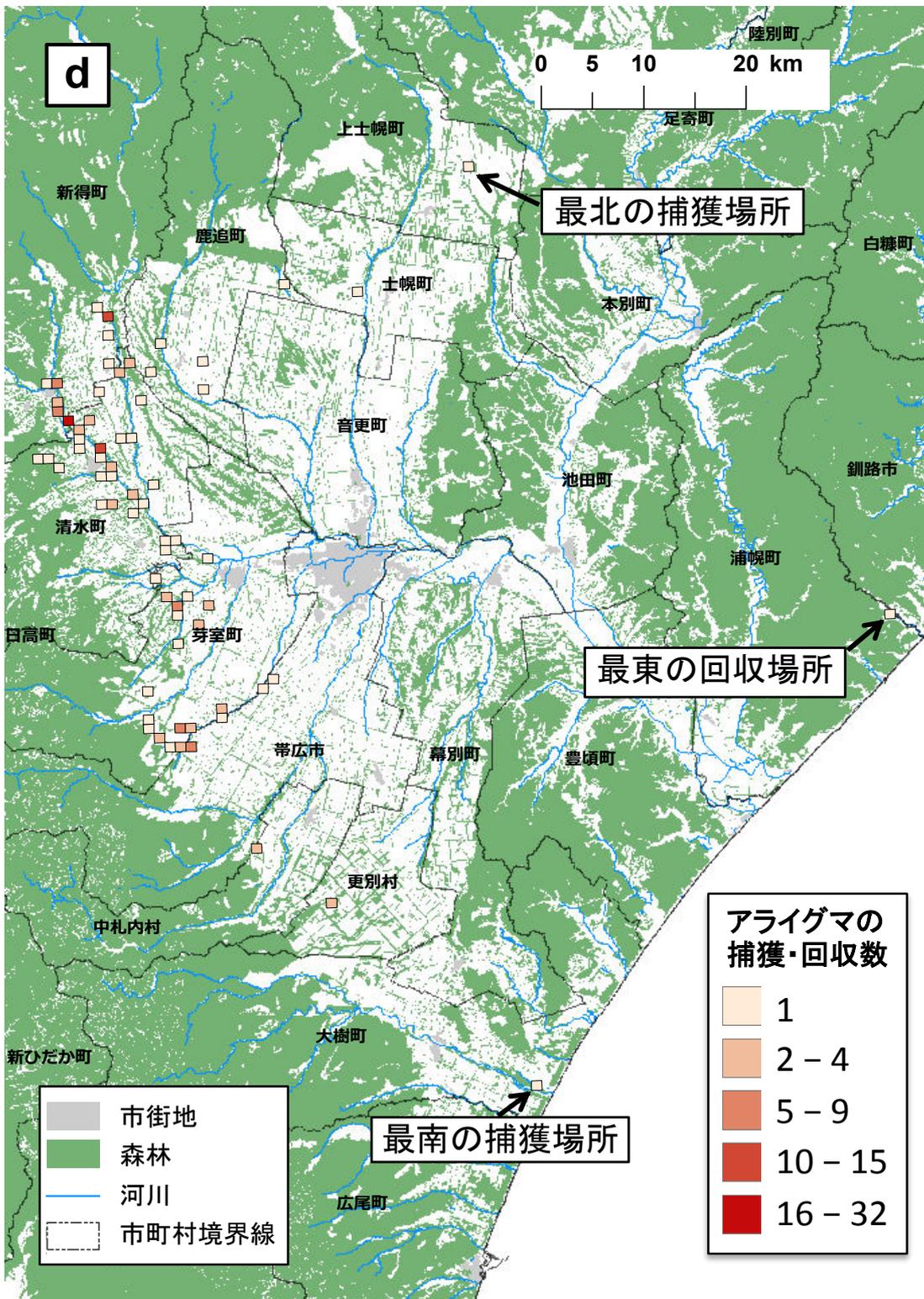


図 2-6. (続き)

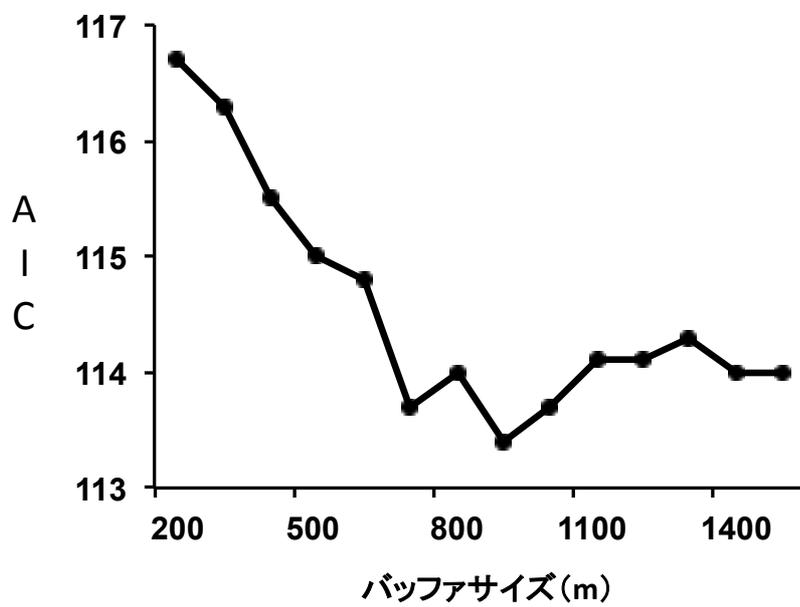


図 2-7.フィールドサイン調査地点を中心としたバッファ内景観構造による足跡の有無を説明するモデルのバッファサイズの変化に伴う AIC の推移.



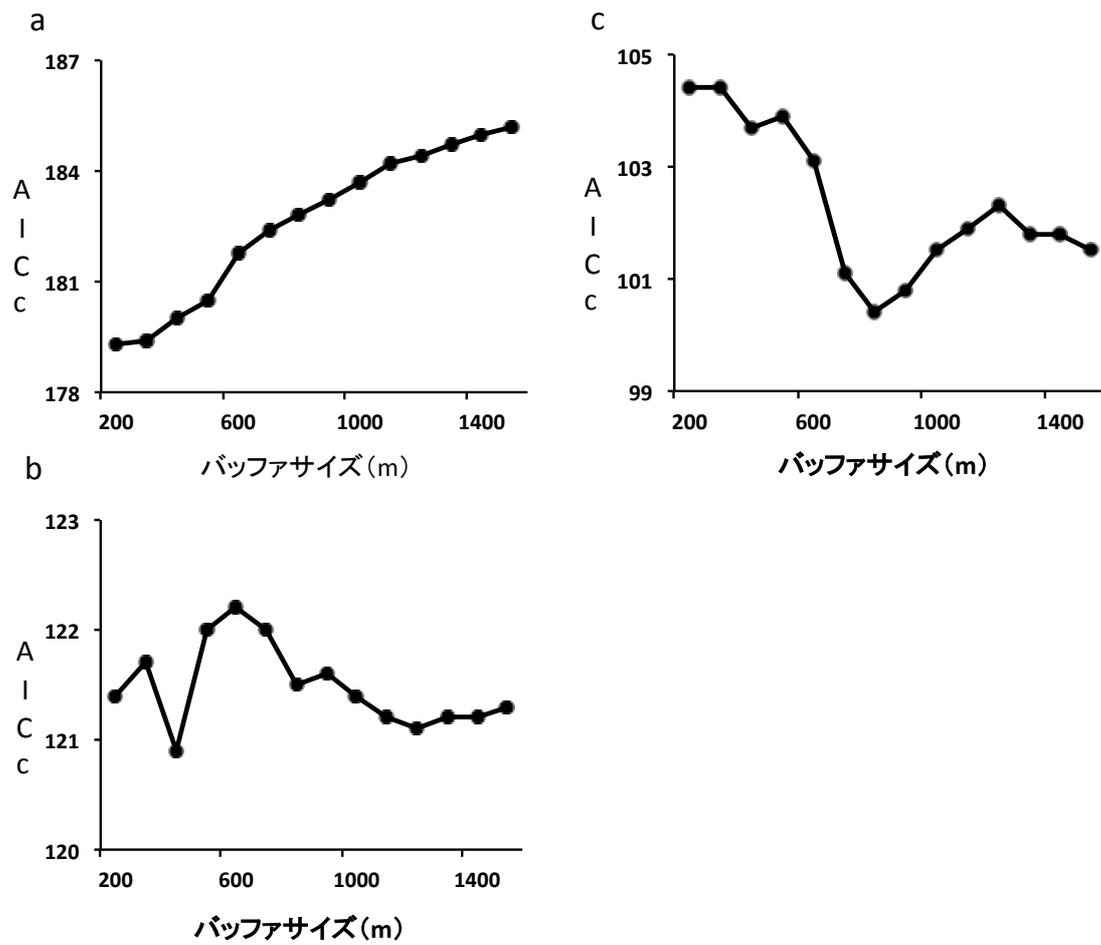


図 2-9. 性別・捕獲季節別のアライグマの栄養状態を説明するベストモデルの AICc のバッファサイズに伴う推移.

a: オス (春・夏 : 3~8 月) b: オス (秋 : 9~11 月) c: メス (秋 : 9~12 月)

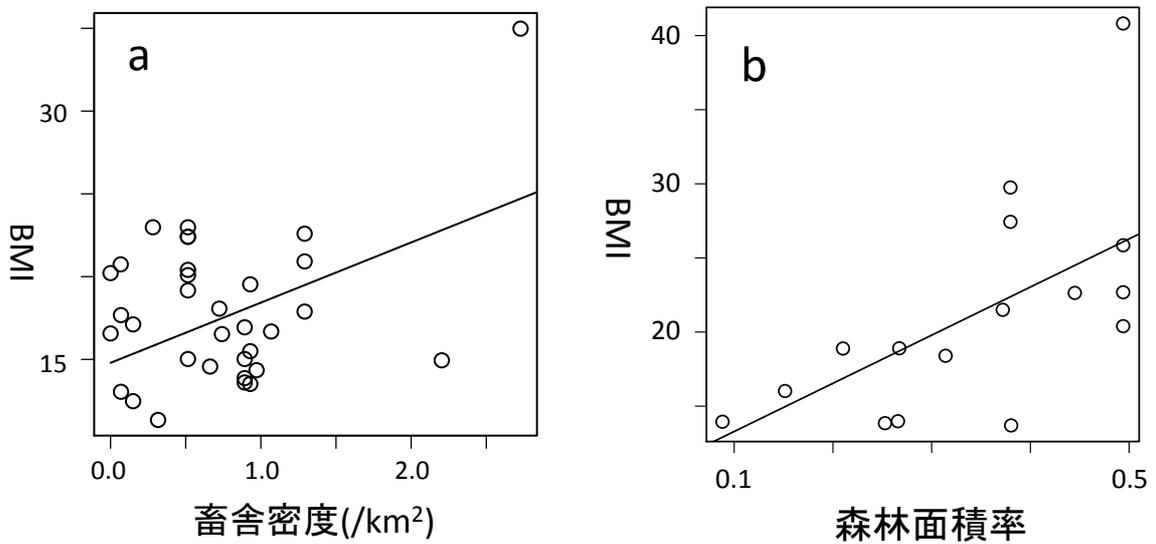


図 2-10.十勝地域で春・夏に捕獲されたアライグマオス (a) および秋に捕獲されたアライグマメス (b) の body mass index (BMI: 体重/体長<sup>2</sup>) と生息地景観要素との関係の実測値 (○) およびベストモデルから算出された予測値 (実線; 表 2-4) . 予測値を算出する際、ベストモデルに含まれるその他の景観要素は平均値を用いた.

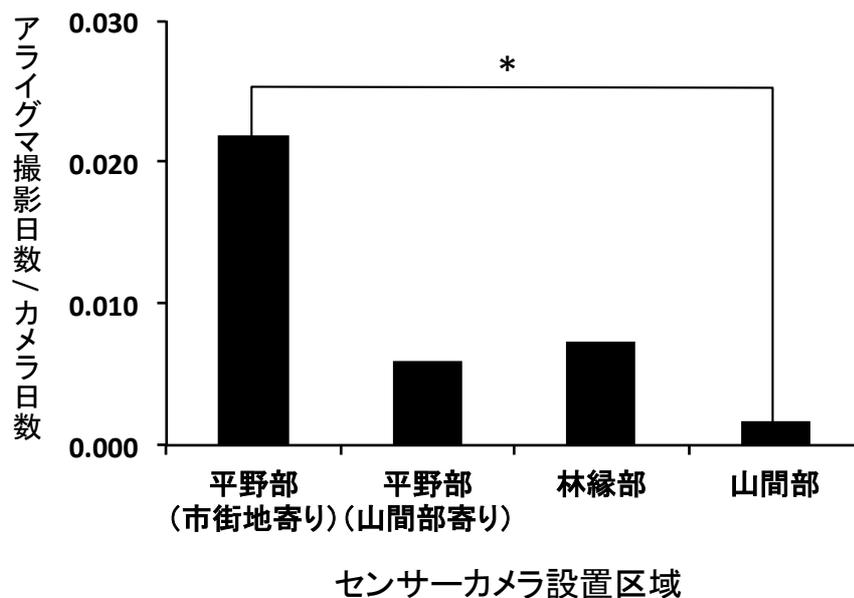


図 2-11. 2014 年に渋山川沿いで行った自動撮影調査におけるアライグマ撮影頻度の区域間比較.

カメラの設置区域は図 2 においてカメラの設置場所を示す. それぞれの区域においてカメラが正常に作動した総日数をカメラ日数とした. ただし、カメラの故障もしくは設置位置のずれが生じた日は除外した.

\*  $p < 0.01$  (Bonferroni 補正後)

表 2-1. CPUE（捕獲努力量：捕獲数 / ワナ設置日数）算出に  
 用いた十勝地域におけるアライグマの捕獲情報.

捕獲種別	市町村	年	捕獲期間	ワナ日数/ワナ	捕獲数	ワナ台数
有害駆除	新得町	2013	4/1 - 10/31	213	16	8
		2014	4/7 - 10/31	207		8
	芽室町	2013	5/1 - 10/31	126 - 183	3	9
		2014	4/18 - 10/31	144 - 196		7
学術捕獲	清水町・ 芽室町・帯広市	2013	7/6 - 10/31	51 - 82	17	20
		2014	4/26 - 9/29	51 - 78		18

表 2-2. 十勝地域のアライグマの胃内容物における各食物項目の出現頻度.

N=20	検出個体数	検出率(%)
植物質		
トウモロコシ	11	55.0
濃厚飼料	3	15.0
果実	2	10.0
その他植物質 <sup>a</sup>	19	95.0
動物質		
		0.0
哺乳類	1	5.0
鳥類	3	15.0
両生類	2	10.0
甲殻類	2	10.0
魚類	1	5.0
昆虫	7	35.0
不明 <sup>b</sup>	4	20.0
その他 <sup>c</sup>	3	15.0

<sup>a</sup> 枯れ葉や下草等のアライグマの食餌として不適切と思われる植物

<sup>b</sup> 同定できなかった骨や肉片

<sup>c</sup> 無機物や繊維

表 2-3. 赤池統計情報量 (AIC) の最も低い上位 5 つのアライグマの足跡の有無を説明するモデルと Null モデルを構成する説明変数の係数 (SE) .

	AIC	$\Delta AIC^a$	$w_i^b$	切片	畜舎密度 (/km <sup>2</sup> )	森林面積率	河川総延長 (km)
1	113.37	-	0.334	-3.6850 (0.9765)	1.3299 (0.5948)	-	0.3234 (0.2074)
2	113.88	0.51	0.259	-2.3915 (0.4402)	1.3781 (0.5787)	-	-
3	115.25	1.88	0.13	-3.8347 (1.0713)	1.3459 (0.5940)	0.6168 (1.7983)	0.3100 (0.2106)
4	115.49	2.13	0.115	-2.7619 (0.7556)	1.4176 (0.5785)	1.0901 (1.7508)	-
5	116.33	2.97	0.076	-3.0776 (0.9055)	-	-	0.3600 (0.2058)
Null	117.54	4.18	0.041	-1.668 (0.2438)	-	-	-

<sup>a</sup> ベストモデルとの AICc の差.

<sup>b</sup> Akaike weights

表 2-4. 性別・捕獲季節別の赤池統計情報量(AICc)の最も低い上位 5 つのアライグマの栄養状態を説明するモデルと Null モデルを構成する説明変数の係数 (SE) .

(オス・春夏) バッファサイズ200m	AIC	$\Delta AICc^a$	$w_i^b$	切片	畜舎密度 (/km <sup>2</sup> )	森林面積率	河川総延長 (km)
1	179.3	-	0.679	18.764 (2.203)	3.636 (1.428)	-5.618 (3.344)	-4.896 (4.506)
2	182.3	3.02	0.150	17.229 (10.162)	3.541 (1.430)	-6.276 (3.300)	-
3	183.3	4.01	0.091	17.752 (2.193)	3.341 (1.466)	-	-6.268 (4.588)
4	184.7	5.4	0.046	20.910 (8.917)	-	-4.664 (3.842)	-4.132 (5.177)
5	187.2	7.95	0.013	15.565 (1.534)	3.168 (1.494)	-	-
Null	191.5	12.19	0.002	17.95 (1.115)	-	-	-
(オス・秋) バッファサイズ400m	AICc	$\Delta AICc^a$	$w_i^b$	切片	畜舎密度 (/km <sup>2</sup> )	森林面積率	河川総延長 (km)
1	120.9	-	0.418	13.152 (8.240)	1.264 (6.575)	18.74 (16.330)	1.819 (7.929)
2	122.1	1.21	0.228	13.533 (7.673)	-	18.22 (15.439)	2.171 (7.358)
3	122.5	1.60	0.188	14.382 (6.096)	1.605 (15.490)	19.05 (15.49)	-
4	124.3	3.33	0.079	15.193 (5.099)	-	18.52 (14.764)	-
5	125.3	4.35	0.047	18.58 (6.787)	0.319 (6.562)	-	2.869 (7.925)
Null	129.8	8.86	0.005	21.036 (2.096)	-	-	-
(メス・秋) バッファサイズ800m	AICc	$\Delta AICc^a$	$w_i^b$	切片	畜舎密度 (/km <sup>2</sup> )	森林面積率	河川総延長 (km)
1	100.4	-	0.404	8.217 (4.486)	3.972 (6.256)	32.482 (12.968)	-
2	101.6	1.26	0.215	2.267 (7.7628)	0.918 (7.072)	36.056 (13.567)	1.844 (1.959)
3	101.9	1.53	0.188	8.930 (4.249)	-	35.731 (11.659)	-
4	102	1.66	0.176	2.020 (7.237)	-	36.875 (11.548)	1.961 (1.674)
5	108.2	7.86	0.008	16.524 (3.614)	8.987 (7.091)	-	-
Null	111.8	11.46	0.001	20.180 (1.920)	-	-	-

<sup>a</sup> ベストモデルとの AIC の差

<sup>b</sup> Akaike weights

表 2-5. 2014 年に洪山川沿いで行った自動撮影調査結果

カメラが正常に作動した総日数をカメラ日数とした。ただし、カメラの故障もしくは設置位置のずれが生じた日は除外した。

設置区域	設置期間	アライグマ 撮影日数	総カメラ日数
平野部 (市街地寄り)	7/15 - 12/2	10	456
平野部 (山間部寄り)	7/15 - 12/3	3	500
林縁部	7/15 - 12/2	3	412
山間部	5/17 - 12/3	1	600

### 3章：アライグマの感染症に関連する環境リスク要因

#### ～家畜の下痢原性病原体感染を考慮して～

##### 緒言

サルモネラはウシにおいて家畜伝染病予防法の届出伝染病に指定されているサルモネラ症を引き起こす細菌である。サルモネラ症は下痢を主徴とし、重症の場合は死に至ることもするため、畜産業に与える経済的打撃は大きい（内田, 2009）。サルモネラはウシやブタなどの家畜に加え、多種の野生動物にも感染し、家畜におけるサルモネラ症の中には野生動物によるサルモネラの伝播が原因になっていることが指摘されている事例もある。アメリカではウシ農家において給餌場に侵入したホシムクドリ（*Sturnus vulgaris*）の数がウシ及び給餌場からのサルモネラの検出率と正の相関を持っており、ホシムクドリが家畜におけるサルモネラ症の汚染源となっている可能性が示唆された（Carlson et al., 2011）。北海道でもウシから分離されたサルモネラの遺伝子型が、2005～2006年及び2008～2009年に北海道内で起きたスズメの大量死に関与していたとされるサルモネラと一致した（Une et al., 2008; 伊藤ほか, 2010; Fukui et al., 2014）。この大量死したスズメから分離されたサルモネラのファージ型はそれまで日本で分離例のない型であったことから（Une et al., 2008）、スズメがウシにサルモネラを伝播させた可能性が指摘されている（伊藤ほか, 2010; Fukui et al., 2014）。畜産地帯である北海道十勝地域（図 2-1）でも、アライグマからウシ由来株と遺伝的に近縁なサルモネラが分離された（藤井ほか., 2012; 藤井ほか, 投稿中）。2章での調査結果から、本調査地域のアライグマは畜産農家を利用していることが判明しており、アライグマがウシと直接的・間接的に接触することによりウシへサルモネラを伝播させている可能性がある。十

勝地域では 2009 から 2014 年の間に牛サルモネラ症の発生が 8 戸のウシ農家で確認されており（北海道農政部生産振興局畜産振興課）、アライグマがこれらのサルモネラ症に罹患したウシとの接触により感染した可能性も考えられるが、藤井ほか（2012；投稿中）の研究のみでは判断することはできない。

一方、ロタウイルスは子牛に重篤な下痢を引き起こす病原体で子牛の下痢症の 30～50%に関与しているとされている（Dhama et al., 2009; 恒光, 2009）。子牛の下痢症は致死率（0～50%）が高く（Mebus et al., 1971）、ロタウイルスが畜産業に与える経済的損失は大きい（稲葉, 1978）。ロタウイルスは抗原性の違いにより A～G 群に大別され、その中でも宿主域の広い A 群ロタウイルスが多くのウシのロタウイルス病の原因となっている（Dhama et al., 2009）。A 群ロタウイルスは家畜のみならずアライグマを含め様々な野生動物からもウイルスが分離されている（Hamir et al., 1990; Imada et al., 1996; Coria-Galindo et al., 2009; Abe et al., 2010; Okadera et al., 2013; Ghosh et al., 2014）。日本では野生のイノシシからブタ由来の A 群ロタウイルスと遺伝的に近縁なウイルスが分離され、野生動物-家畜間でロタウイルスの伝播が起こったことが示唆された（Okadera et al., 2013）。ウシロタウイルス、ウマロタウイルスなど動物種毎に適応した A 群ロタウイルスが存在するが、時に種間伝播を起こすため（内田, 2006; Dhama et al., 2009）、野生動物による A 群ロタウイルスの伝播は家畜における下痢の発生を引き起こすことが考えられる。家畜において下痢症の多くは確定診断には至らないものの、十勝地域において 2009 から 2013 年に少なくとも 10 戸のウシ農家でロタウイルス症の発生が確認されている（北海道十勝家畜保健衛生所, 未発表）。畜産農家を利用しているアライグマがウシへウイルスを伝播させることによりこれらのロタウイルス症の発生に関与していることが考えられるが、本地域のアライグマにおける A 群ロタウイルスの感染状況は調査されておらず、実態の解明が望まれる。

2章で既に述べたように、十勝地域のアライグマは分布を拡大させていることが推測されているため、これに伴ってアライグマによる畜産農家への侵入が増加し、家畜との直接的・間接的接触による病原体伝播の頻度も増加することが危惧される。しかし、これまでの本調査地域におけるアライグマ-家畜間の病原体伝播に関する研究事例は、藤井ほか(2012, 投稿中)によるアライグマに感染していたサルモネラの遺伝的背景の解明のみである。アライグマ-家畜間における病原体伝播を証明するにはアライグマ-家畜間の接触歴と両者の病原体の感染状況の時間変化を追跡し、家畜における対象とする病原体の感染とアライグマにおける感染が時空間的に一致しているのかを確認することが必要となる。

本研究の目的はアライグマの生息地におけるウシでの下痢発生数、畜産農家、河川、及び森林といった環境要因が、アライグマにおけるサルモネラ及びA群ロタウイルスの有病率とどのような関連を持つのかを推定することである。サルモネラやA群ロタウイルスはアライグマ個体群内で維持されている可能性が考えられたため、アライグマ個体間の接触頻度に影響すると思われる移動経路である河川、餌場や休息場所となる畜産農家及び森林(Zeveloff, 2002; Ikeda et al., 2004)を環境要因として考慮した。尚、A群ロタウイルスについては遺伝子検出も試み、遺伝的背景からもA群ロタウイルスの由来を推察した。

## 材料と方法

### 調査地域

第2章で既に述べた「調査地域」と同じ北海道東部に位置する十勝地域（図2-1）を調査地域とした。

### 供試検体

2010年から2014年に北海道十勝地域において有害駆除や学術捕獲等により捕獲・回収されたアライグマ155頭から血清107検体及び直腸スワブ147検体を採取し、血清は-20℃下で、直腸スワブはウイルス輸送培地（組成：ダルベッコ変法イーグル培地（日水製薬株式会社，東京），ペニシリンG（最終濃度1000 U/mL），ストレプトマイシン（1 mg/mL），ゲンタマイシン（100 μg/mL），アムホテリシンB（10 μg/mL））に溶解させ-80℃下で検査に使用するまで保管した。これらに加え、サルモネラの検出については藤井ほか（2012，投稿中）において検査された本章の供試個体を含む2009～2013年に十勝地域で捕獲・回収されたアライグマ（n=117）の検出結果を利用した。

### A群ロタウイルス検査

#### 抗体検出

血清107検体を用いて国立予防衛生研究所学友会（1973）の方法に従い補体結合（complement-fixation, CF）試験によりA群ロタウイルス抗体を検出した。要約すると、4倍希釈した被検血清を56℃で30分加温して非働化、8倍から階段希釈し、ロタウイルス抗原（デンカ生研，東京）およびモルモット補体と96ウェルU底プレート上で混和した後4℃で一晩反応させた。この混和液に0.85%感作羊赤血球を加えて混和し37℃で1時間加温、プレートを遠心し溶血度の判定を行った。8倍以上の抗体価を示し

た検体を陽性と判定した。

#### 遺伝子検出

直腸スワブ 147 検体から ISOGEN-LS (ニッポンジーン, 東京) を用いて RNA を抽出し、Fukuda ら (2013) が実施した温度条件のもと、OneStep RT-PCR kit (QIAGEN, Valencia, CA, USA) を用いて RT-PCR により A 群ロタウイルスの VP7 遺伝子の検出を試みた。ただし、アニーリング時間は Fukuda ら (2013) よりも 1 分延長し 2 分とした。プライマーは Gouvea らの (1990) End9 (配列) 及び Beg9 (配列) を用いた。

#### 個体要因

アライグマの年齢、性別及び捕獲された季節を個体要因とした。年齢は体重及び歯の萌出具合から幼獣 (1 歳未満)・成獣 (1 歳以上) に分類し (Asano et al., 2003a; Grau et al., 1970)、性別は生殖器から判別した。季節は 4~5 月 (春)、6~8 月 (夏)、9~11 月 (秋) の 3 つに分類した。

#### 環境要因

畜産農家密度、河川、森林、ウシにおける下痢の発生状況を環境要因とした。河川、森林は既報で野生動物の感染症と生息地環境との関連を推定する際に利用されていた河川総延長 (Murrieta-Galindo et al., 2004) 及び森林面積率 (Samson et al., 2012) を、ウシにおける下痢の発生状況は場所によって症例データの回収率に差があったため、ウシ 100 頭あたりの下痢症例件数を使用した。検体の捕獲地点周辺の生息地環境を以下の通り定量化した。地理情報システムソフトを用いて捕獲地点を中心にバッファを作成し、バッファ内の畜産農家密度、森林面積率、河川総延長及び、ウシ 100 頭あたり

の下痢症例数を計算し、後述の統計学的解析に供した。バッファ内の疾病情報を入手できた検体数が 50 件を越えた半径 1200m をバッファサイズとして設定し、この中に含まれる環境要因を定量した。下痢症例以外の環境要因の定量化には第 2 章の「データ解析」で使用したのと同じデータを使用した。ウシの下痢症例数はアライグマの捕獲地点から 1200m 以内にあるウシ農家 40 軒における 2009～2014 年の十勝農業共済組合（十勝 NOSAI）の診療履歴を使用した。ウシを 20 頭以上飼育している農家をウシ農家と定義した。肉牛農家の多くは十勝 NOSAI の往診を受けておらず、調査対象とした 40 軒のウシ農家のうち肉牛を 20 頭以上飼育していた農家は 1 軒のみであった。ウシの下痢症の多くは確定診断に結びつかないことから、確定診断された各症状に加え、ロタウイルス症とサルモネラ症の共通症状である「感染性腸炎」の症例数を年毎、バッファ毎に算出した。ただし、ロタウイルス症では 1～2 週齢の新生児期に発生が集中することから（恒光 2013）、診療時の当該家畜の月齢が 0 ヶ月以下の個体の症例のみを対象とした。これらの症例数と 2014 年一時点におけるウシ飼養頭数を基にバッファ毎のウシ一頭あたりの下痢症例件数を算出した。以上の解析データを得るための空間解析には、ArcGIS 10.0、 Spatial Analyst extension (ESRI Japan, Tokyo) 及び Geospatial Modelling Environment (Ver. 0.7.1.0) (Beyer, 2014) を用いた。

## 統計手法

まず、検査結果から算出したアライグマにおける A 群ロタウイルス抗体陽性率及びサルモネラ保菌率と 3 つの個体要因（性別・年齢・季節）が関連しているのかを Fisher の正確確率検定により検討した。次に、A 群ロタウイルス抗体もしくはサルモネラ菌体の有無を目的変数に、バッファ内の畜産農家密度、河川総延長及び森林面積率を説明変数とした一般化線形混合ロジスティックモデルによりアライグマにおける A 群ロタ

ウイルス抗体保有もしくはサルモネラ菌体保有の関連の単回帰分析を行った。ただし、バッファの中心点の地点間距離が 700m 以下のバッファ同士は重なりが大きいため同様の環境であるとみなし、これらのバッファに含まれる環境要因はそれぞれのバッファにおいて定量化した値の平均値を用いた。これらバッファには同じ地点 ID をふり、この地点 ID をランダム効果とした（サルモネラ：地点 ID 数=25 検体数=80；A 群ロタウイルス：地点 ID 数=39 検体数=106）。この単回帰モデル及び前述の Fisher の正確確率検定によって抗体陽性率もしくは保菌率と有意に関連していた要因及びウシ 100 頭あたりの下痢症例数を後述の重回帰モデルの説明変数とした。この重回帰分析を行う際、説明変数とした河川総延長及びウシ 100 頭あたりの下痢症例数の分布には偏りが生じたため、平方根変換を行い補正したデータを使用した。それぞれのバッファにおけるこれらの説明変数の全組み合わせからなるモデルの AIC を計算し、最も AIC の小さかったモデルをベストモデル、つまり A 群ロタウイルス抗体陽性率及びサルモネラ保菌率について最も説明力の高いモデルとした（Burnham and Anderson, 2002）。ただし、ウシ農家が存在しなかった、もしくは症例データを入手することのできたウシ農家いなかったバッファは解析から除外した（サルモネラ：地点 ID 数=15 検体数=51；A 群ロタウイルス：地点 ID 数=18 検体数=63）。統計解析には R for Windows 2.15.3（R Development Core Team）を使用した。

## 結果

サルモネラ検出を行ったすべての検体、および、サルモネラが検出された 2 市町村の保菌率は、それぞれ、10.3% (表 3-1, 12/117) と 15.0% (表 3-1, 12/80) であった。個体要因とサルモネラ菌体保有の間に有意な関係はみられなかったが (表 3-1,  $p>0.1$ )、サルモネラ菌体検出の結果には市町村レベルの偏りが生じたため、菌体が検出された 2 市町村のデータのみをサルモネラの解析に使用した (表 3-1)。単回帰分析の結果、サルモネラ菌体保有と河川総延長に関連があった (表 3-2, オッズ比=2.46, 95%信頼区間=1.08-5.6,  $p=0.033$ )。症例データを加味した一般化線形混合ロジスティックモデルでは、ウシ 100 頭あたりの下痢症例数及び河川総延長を説明変数とし、重回帰分析を行った。サルモネラ菌体保有を説明するベストモデルにはウシ 100 頭あたりの下痢症例数及び河川総延長が説明変数として含まれ、いずれの要因もサルモネラ菌体保有と関連していた (表 3-3,  $p<0.05$ )。ただし、ピアソンの積率相関検定の結果、ウシ 100 頭あたりの下痢症例数及び河川総延長の間に有意な負の相関が見られた ( $p=0.006$ ,  $r=-0.38$ )。各説明変数の独立性が低かったため、各変数の単回帰分析を行った結果、下痢症例数がサルモネラ菌体保有と関連していた (表 3-4, オッズ比=7.54, 95%信頼区間=1.37-41.48,  $p=0.020$ )。河川総延長とサルモネラ菌体保有も弱いながら関連していた (表 3-6, オッズ比= $2.40 \times 10^2$ , 95%信頼区間= $0.64-8.92 \times 10^4$ ,  $p=0.069$ )

一方、A 群ロタウイルスの抗体陽性率は 15.1% (16/106, 表 3-5) であった。血清 1 検体は非働化後も補体活性が認められたため、A 群ロタウイルス抗体の有無を判定できず統計解析からは除外した。個体要因、3 つの環境要因およびウシにおける下痢症例数と A 群ロタウイルス抗体の間に有意な関係はみられなかった (表 3-5,  $p>0.1$ , 表 3-6)。また、A 群ロタウイルスの遺伝子も検出されなかった。

## 考察

サルモネラ保有を説明するベストモデルにおいて、説明変数として選択されたウシ100頭あたりの下痢症例数とサルモネラ菌体保有の間には関連性が確認され（表 3-4）、ウシにおいて下痢発生頻度が高い環境に生息するアライグマのサルモネラ菌体保有率が高いことが示唆された。加えて、河川総延長とサルモネラ菌体保有の間にも弱いながら関連性が確認され、河川が多く分布する環境に生息するアライグマのサルモネラ菌体保有率が高いことも示された（表 3-4）、

本調査地域のアライグマは多くが畜産農家を利用していることに加え、既報においてアライグマから分離されたサルモネラにウシ由来株と遺伝的に近縁な株が含まれたこと（藤井ほか, 2012; 藤井, 投稿中）を考慮すると、アライグマは畜産農家を利用し、サルモネラに感染したウシもしくはサルモネラに汚染された環境と直接的・間接的に接触することで感染したことが推測される。また、農村部において河川水からのサルモネラの検出率は家畜が放牧されず堆肥も貯蔵される冬期間に低かったことから、河川水のサルモネラ汚染が農業排水の影響を受けていたことが示唆されている（Thomas et al., 2013）。本調査地域ではウシの下痢発生頻度に加え河川総延長もアライグマにおけるサルモネラの有病率と弱く関連していた要因であったため、本地域においても家畜が排泄したサルモネラに河川が汚染され、その汚染水がアライグマの感染源となっていた可能性が考えられる。

北米において高率にサルモネラを保菌しているアライグマは（7.4%～33.1%, Morse et al., 1983; Compton et al., 2008; Very et al., 2015）、野外におけるサルモネラのキャリアとなっていることが指摘されており（Morse et al., 1983; Compton et al., 2008; Very et al., 2015）、本調査地域においてもサルモネラがアライグマ群内で維持されていたことが考えられる。アライグマは水辺の環境を好み、河川沿いを移動経路として利用

するが (Zevelof, 2002; Garcia et al., 2012)、本研究の捕獲調査においても河川に設置した同じ罠に複数のアライグマが捕獲され、複数のアライグマが同じ河川環境を共有していたことが判明している。加えて、水辺付近はアライグマが豊富に生息する環境であることが指摘されていることから (Hoffmann et al., 1977; Zeveloff, 2002)、河川環境ではアライグマが高密度に生息し、アライグマ間の直接的・間接的接触の頻度が比較的高かったことでアライグマ間のサルモネラ伝播の頻度も増加したことが推測される。また、サルモネラは哺乳類に限らず爬虫類や両生類など、様々な動物種に感染し (Kruse et al., 2004; Hoelzer et al., 2011)、河川環境に生息する他のサルモネラ感染動物と接触もしくは捕食するなどして感染したことが考えられる。アライグマから分離されたサルモネラには爬虫類や両生類から分離されている亜種 *diarizonae* が含まれていたが

(Gorski et al., 2013; 藤井, 投稿中)、第 2 章で行なったアライグマの胃内容分析においてカエルが確認されており、アライグマがサルモネラに感染していたカエルを捕食し感染した可能性が推察される。ただし、本研究地域においてカエルがサルモネラに感染しているのかは不明であり、カエルが感染源であったのかを検討するためにはカエルのサルモネラ感染状況を調査することが求められる。

アライグマにおける A 群ロタウイルス抗体の検出に関する報告は過去になく、本研究により初めて野生下のアライグマにおいて A 群ロタウイルス感染が確認された (表 4-5)。しかし、A 群ロタウイルス遺伝子は検出されず、ウイルスの遺伝的由来について言及することはできなかつた。また、アライグマにおける A 群ロタウイルス抗体保有と関連する生息地の環境要因を見つけることができず、アライグマにおける A 群ロタウイルス感染のリスク要因を推定することはできなかつた。本調査地域において、他種の野生動物の A 群ロタウイルスの感染状況は調査されていないものの、A 群ロタウイルスは宿主域の広い病原体で、多種の野生動物からウイルスが分離されており (Hamir

et al., 1990; Imada et al., 1996; Coria-Galindo et al., 2009; Abe et al., 2010; Okadera et al., 2013; Ghosh et al., 2014)、A 群ロタウイルスの有病率の高い他の動物種が存在し、アライグマの感染源となっていた可能性も考えられる。

本研究では、北海道十勝地域においてアライグマのサルモネラ菌体保有がアライグマの生息地環境におけるウシ 100 頭あたりの下痢症例数もしくは河川総延長に伴い上昇した。よって、ウシにおける下痢の発生頻度が高い、または河川の多く分布する場所はアライグマにとってサルモネラに感染するリスクの高い環境であるとともに、アライグマによりサルモネラが伝播される危険性の高い環境であることが推測される。サルモネラは家畜に重大な健康被害を引き起こすとともにヒトにも病原性を示すため (Hoelzer et al., 2011)、この結果は家畜だけではなくヒトへの感染リスクの高い環境を推定する際にも役立つだろう。また、アライグマは森林、民家や農耕地など幅広い環境を利用することから (Zaveloff, 2002; Gerht, 2003)、アライグマが病原体を家畜から種々の野生動物に伝播する危険性も考えられ、生態系を保全するためにもアライグマによる病原体伝播を防止することの重要性が高い。ただし、今回使用した家畜の症例データは症状に起因した病原体を特定したものではないため、サルモネラや A 群ロタウイルスに起因しない症例も多く含まれていることが予想され、微生物学的検査に基づいて家畜における有病率を明らかにする必要がある。さらに、時間レベルでアライグマと家畜の病原体感染の関連を検討することによりアライグマが家畜の病原体伝播にどのように関与しているのかを詳細に評価することができるだろう。

表3-1 2009年～2013年に十勝地域で捕獲されたアライグマの性別・年齢・季節によるサルモネラ検出結果

		全検体の結果		サルモネラが検出された 2市町村で捕獲された検体	
		菌保有率(%) (陽性数 / 検体数)	p値 <sup>c</sup>	菌保有率(%) (陽性数 / 検体数)	p値 <sup>c</sup>
性別	オス	8.3 (5 / 60)	0.552	13.5 (5 / 37)	0.765
	メス	12.3 (7 / 57)		16.3 (7 / 43)	
年齢 <sup>a</sup>	1才未満	15.2 (7 / 46)	0.213	22.6 (7 / 31)	0.209
	1才以上	7.0 (5 / 71)		10.2 (5 / 49)	
季節 <sup>b</sup>	春	0.0 (0 / 13)	0.282	0.0 (0 / 7)	0.225
	夏	14.3 (10 / 70)		20.8 (10 / 48)	
	秋	5.9 (2 / 34)		8.0 (2 / 25)	
	計	10.3 (12 / 117)		15.0 (12 / 80)	

<sup>a</sup> 年齢は体重と歯の萌出具合から推定した (Asano et al., 2003a; Grau et al., 2007)

<sup>b</sup> 捕獲された月により以下の3つに区分した 春:4～5月, 夏:6～8月, 秋:9～11月

<sup>c</sup> Fisherの正確確率検定

表3-2 2009年～2013年に十勝地域で捕獲されたアライグマにおけるサルモネラ検出を環境要因で説明する単回帰モデルの変数のオッズ比とその95%信頼区間

	回帰係数	標準誤差	オッズ比	95%信頼区間	p値
森林面積率	2.82	3.73	16.78	0.01-2.51×10 <sup>4</sup>	0.448
畜舎密度 軒 / km <sup>2</sup>	-1.53	1.54	0.21	0.01-4.43	0.321
河川総延長 km	0.90	0.42	2.46	1.08-5.60	0.033

表3-3 2009年～2013年に十勝地域で捕獲されたアライグマにおけるサルモネラ保有の有無を重回帰モデルにより説明するベストモデルを構成する要因のオッズ比とその95%信頼区間

	回帰係数	標準誤差	オッズ比	95%信頼区間	p値
下痢症例数/ウシ100頭	1.27	0.59	3.56	1.12-11.32	0.030
河川総延長 (km)	10.53	5.13	$3.74 \times 10^4$	$1.61-8.71 \times 10^8$	0.040

表3-4 2009年～2013年に十勝地域で捕獲されたアライグマにおけるサルモネラ保有の有無を単回帰モデルにより河川総延長・下痢症例数で説明する場合の各要因のオッズ比とその95%信頼区間

	回帰係数	標準誤差	オッズ比	95%信頼区間	p値
下痢症例数/ウシ100頭	2.02	0.87	7.54	1.37-41.48	0.020
河川総延長 (km)	5.48	3.02	$2.40 \times 10^2$	$0.64-8.92 \times 10^4$	0.069

表3-5 2010年～2014年に十勝地域で捕獲されたアライグマの性別・年齢・季節によるA群ロタウイルス抗体検出結果

		抗体陽性率(%) (陽性数 <sup>c</sup> / 検体数)	p値 <sup>d</sup>
性別	オス	13.6 (8 / 59)	0.786
	メス	17.0 (8 / 47)	
年齢 <sup>a</sup>	1才未満	6.1 (2 / 33)	0.140
	1才以上	19.8 (14 / 73)	
季節 <sup>b</sup>	春	21.7 (5 / 23)	0.272
	夏	17.8 (8 / 45)	
	秋	7.9 (3 / 38)	
計		15.1 (16 / 106)	

<sup>a</sup> 年齢は体重と歯の萌出具合から推定した (Asano et al., 2003a; Grau et al., 2007)

<sup>b</sup> 捕獲された月により以下の3つに区分した 春:4～5月, 夏:6～8月, 秋:9～11月

<sup>c</sup> 補体結合試験により8倍以上の抗体価を抗体陽性と判定した

<sup>d</sup> Fisherの正確確率検定

表3-6 2010年～2014年に十勝地域で捕獲されたアライグマにおけるA群ロタウイルス抗体検出を環境要因で説明する単回帰モデルの変数のオッズ比とその95%信頼区間

		回帰係数	標準誤差	オッズ比	95%信頼区間	p値
森林面積率		1.30	2.49	3.67	0.03 - 4.83×10 <sup>2</sup>	0.601
畜舎密度	軒 / km <sup>2</sup>	-0.59	0.91	0.55	0.09 - 3.30	0.519
河川総延長	km	0.17	0.19	1.19	0.82 - 1.72	0.372

## 第4章：アライグマの感染症に関連する環境リスク要因

### ～アライグマの有病率を病原体の環境汚染指標として～

#### 緒言

ネコ科動物を終宿主とする原虫の *Toxoplasma gondii* は、ヒトやアライグマなどの様々な哺乳類や鳥類を中間宿主とする (Dubey, 2009)。 *T. gondii* のオーシストは終宿主の糞便中に排泄され、宿主動物は環境中で成熟し感染性を獲得したオーシスト (感染性オーシスト) や、感染性シストを含む加熱不十分な肉を経口摂取することにより感染する (Dubey, 2009)。ヒトに感染した場合、多くは無症候性に経過するが、妊婦に感染した場合は流産を、エイズなどの免疫不全状態のヒトでは脳炎などの重篤な症状を引き起こす (Dubey, 2009)。

フランスの農村部にある農場や民家などの建造物周辺ではネコ (*Felis silvestris catus*) の密度が高いことに加えて、オーシストを多く排泄する幼ネコが生息するため、オーシストの汚染レベルが相対的に高いことが指摘されている (Gotteland et al., 2014)。また、農場の分布・密度は野生動物における *T. gondii* 感染と関連する環境要因であり、フランスではイノシシ (*Sus scrofa*) の抗体陽性率は生息地の農場密度と正の相関を持ち (Richomme et al., 2010)、アメリカでは養豚場の近隣部で捕獲された野生鳥類及び哺乳類の *T. gondii* の抗体陽性率はその周辺域で捕獲されたものより高い値を示した (Lehmann et al., 2003)。いずれの事例においても、野生動物における *T. gondii* の抗体保有の有無が生息地環境の感染性オーシストの汚染レベルを反映していることが示唆された (Lehmann et al., 2003; Richomme et al., 2010)。一方、河川周辺や森林など、人による定期的な管理がなされずネコの糞便が除去されない自然環境も、

感染性オーシストの汚染レベルに影響を与える要因として考えられる。しかし、日本の農村部において環境中の感染性オーシストの汚染レベルや野生動物における *T. gondii* の有病率に畜産農家の存在や自然環境が与える影響について十分に調査はなされておらず、環境要因との関連は不明である。

*T. gondii* の中間宿主の一種であるアライグマは、雑食性で河川周辺、農耕地や森林など様々な環境を利用 (Zeveloff, 2002)、多種の病原体に感染するため (Beltrán-Beck et al., 2012)、その特徴に基づきアライグマの有病率が環境中の *T. gondii* 汚染レベルを表すよい指標であると考えられている (Dubey, 2009)。日本において、アライグマは全国的に分布している外来種で、農作物の盗食による経済被害や在来生物の捕食などが問題視されている (Ikeda et al., 2004)。そのため特定外来生物による生態系等に係る被害の防止に関する法律に基づき積極的に駆除されており、研究材料を収集することが比較的容易な種である。近年、日本において、アライグマの駆除個体を用いて人獣共通感染症を引き起こす病原体の感染状況調査が盛んに行われているが (Ohno et al., 2009; Sashika et al., 2009; Lee et al., 2011; Yamaguchi et al., 2014)、海外における研究事例 (Jones et al., 2003; Ostfeld et al., 2005; Samson et al., 2012) のような、生息地環境要因を考慮した野生動物の感染症に関する研究報告は極めて少なく、感染症調査の結果を病原体暴露に関わる環境要因の推定など感染症のリスク要因の解明には十分に生かせていない。*T. gondii* についても、日本のアライグマにおける抗体保有状況については 2 例の報告があるが (的場ほか, 2002; Sato et al., 2011)、いずれにおいても生息地の環境要因との関連性は明らかにされていない。

アライグマの原産国の北米では、アライグマ回虫症や狂犬病のように、ヒトへのリスクが高い感染症においては、アライグマにおける感染と生息地環境の関連が既に検討されている (Jones et al., 2003; Samson et al., 2012)。しかしながら、*T. gondii* の抗体

陽性率に関しては多数の報告はあるものの (Hill et al., 1998; Hancock et al., 2005; Hwang et al., 2007; Dubey, 2009)、生息地の環境要因との関連性を調べた研究は、Mitchell らの行ったアライグマの捕獲地 (自然公園・農村部) による抗体陽性率の比較のみである (Mitchell et al., 1999)。ただし、この研究では個体毎の生息地環境を十分に考慮しておらず、生息地環境の *T. gondii* 汚染に影響している要因を推し測るには不十分である。

本研究の目的はアライグマの生息地における畜産農家の密度やアライグマの移動経路や餌場となり (Zevloff, 2002)、本調査地域における捕獲調査によりネコの生息も確認されている河川及び森林といった環境要因とアライグマの *T. gondii* 抗体陽性率の関連を推定することである。このことは、ヒトの *T. gondii* 感染へのリスクの高い場所を推定するための有益な情報となり、公衆衛生上、ヒトの *T. gondii* 感染リスクを低下させることにつながると期待される。

## 材料と方法

### 調査地域

第2章に特徴を記述した北海道東部に位置する十勝地域(図2-1)を調査地域とした。

### 供試検体

2010年～2014年に北海道十勝地域の49地点において学術研究目的で捕獲され炭酸ガスにより殺処分、もしくは各市町村の防除計画に基づき殺処分された107頭のアライグマから採取した血清を材料とした。捕獲地のうち26地点は川沿い、4地点は畜産農家であった。血清材料は検査実施まで-20℃下で保存した。

### 抗体調査

TOXOCHECK-MT 'Eiken' kit (栄研化学, Tokyo, Japan)を用いてラテックス凝集試験により *T. gondii* 抗体を検出した。具体的には、96ウェルプレート上でラテックス凝集緩衝液によって希釈した被験血清を *T. gondii* 抗原を塗布したラテックスビーズと混和し、室温で一晩静置した。血清は16倍から二倍階段希釈し、64倍以上の抗体価を示した検体を陽性とした。

### 個体要因

第3章の「個体要因」と同様にアライグマの年齢、性別及び捕獲された季節を個体要因とした。

### 環境要因

畜産農家密度、河川、森林を環境要因とし、河川、森林は第3章と同様に河川総延長及び森林面積率を環境要因とした。第2章の「データ解析」で記述した方法と同様に検

体の捕獲地点から半径 100m から 1000m 範囲内の各環境要因の定量化を行った。

## 統計手法

まず、検査結果をもとに抗体陽性率を算出し、個体要因との関連を Fisher の正確検定により評価した。抗体陽性率と有意な関連が見られた要因はロジスティック回帰混合モデルの説明変数として加えた。アライグマの *T. gondii* 抗体陽性率に関連する要因の検討には、*T. gondii* 抗体の有無を目的変数に、環境及び個体要因を説明変数としたロジスティック回帰混合モデルを構築した。中心点の地点間距離が 700m 以下のバッファ同士は重なりが大きいいため同様の環境であるとみなし、これらのバッファに含まれる環境要因はそれぞれのバッファにおいて定量化した値の平均値を用いた。また、これらのバッファに同値の地点 ID (ID 数=40) を付し、これをランダム効果とした。それぞれのバッファにおける説明変数の全組み合わせからなるモデルの AIC を計算し、第 2 章の「データ解析」と同様に、各バッファの AIC の最も小さかったベストモデルの AIC を比較し、最も AIC の小さかったモデルを全体のベストモデル、つまり *T. gondii* 抗体陽性率について最も説明力の高いモデルとした (Burnham and Anderson, 2002)。統計解析には R for Windows 2.15.3 (R Development Core Team, 2013) を使用した。

## 結果

*T. gondii* の抗体陽性率は 9.4% (10/107)であり、夏に捕獲された個体の抗体陽性率は春及び秋に捕獲された個体と比較し有意に低かった ( $p=0.041$ , 表 4-1)。そこで、季節を春・秋及び夏の 2 つに区分し、ロジスティック回帰混合モデルの説明変数として加えた。各バッファのベストモデルの AIC を比較したところ、半径 100m~1000m のうち半径 400m バッファで AIC は最小値を示し、最も説明力の高いスケールであった。表 3-2 は 400m バッファにおけるベストモデルを構成する環境要因のパラメータを示す。ベストモデルには畜産農家密度、河川総延長及び季節が説明変数として選択された。ピアソンの積率相関検定の結果、選択された要因の間に有意な相関は見られなかった。これらの 3 つの要因の中で抗体陽性率と関連があったのは河川総延長のみで(表 4-2, オッズ比=14.67, 95%信頼区間=2.64-81.58,  $p=0.002$ )、周囲に河川が多く分布する環境に生息するアライグマの *T. gondii* 抗体陽性率が高くなることが示唆された。また、抗体陽性率と畜産農家密度との間には弱いながらも負の関連が確認された ((表 4-2, オッズ比=0.05, 95%信頼区間=0.00-1.58,  $p=0.089$ )。

## 考察

本研究における十勝地域のアライグマにおける抗体陽性率（9.4%）は、2000～2009年に日本の他の地域で実施された調査結果と比較し大きく変わらなかった（北海道中央部：13.5–15.0%（n=248, 的場ほか, 2002）；和歌山：3.9%（n=152, Sato et al., 2011）, 北海道中央部：7.9%（n=492, Sato et al., 2011）, 関東：16.5%（n=285, Sato et al., 2011)）。このことから、*T. gondii* は国内に広く分布していることが示唆された。ただし、今回の検体数は先行研究に比べに少なく、地域間の比較には検体数を増やし改めて検討する必要がある。

また、北米と抗体陽性率を比較すると、十勝地域のアライグマの *T. gondii* 抗体陽性率は低かった（15–92%, Hancock et al., 2005; 27.5%, Hwang et al., 2007）。日本には一部の島嶼部を除き野生下にノネコ以外のネコ科動物が生息していないことや（Ohdachi, 2009）、抗体検出の方法が北米で実施された方法と異なったことが原因として考えられる。また、北米の多くの調査で利用されている顕微鏡下凝集試験のブタ血清を材料とした時の敏感度（82.9%）は本研究で実施したラテックス凝集試験（45.9%）と比較し高い（Dubey et al., 1995）。そのため、検出方法の感度の差が日米のアライグマにおける抗体陽性率との差に影響していることも考えられる。

河川総延長、畜産農家密度及び季節を含むモデルがベストモデルとして選択され、河川総延長のみで抗体陽性率との関連性が示された。本調査において河川沿いの数地点でネコとアライグマが同じ罠により捕獲されており、少なくとも一部の河川で終宿主であるネコとアライグマが同じ河川環境を共有していることが分かっている（山口, 未発表）。このような生息地の共有により、アライグマがネコの排泄したオーシストに暴露されたもしくはオーシストに暴露された小動物の感染性シストを摂取したことが予想され、河川が多く分布する環境はアライグマがオーシストやシストに暴露されやすい環境であ

ることが考えられる。また、調査地域の河川では人による清掃活動がほとんど行われていないため、環境抵抗性の強い *T. gondii* オーシストが除去されることなく残存している可能性があり、感染性オーシストに暴露されやすい環境であったことが推測される。

一方、アライグマの *T. gondii* 抗体陽性率を説明するベストモデルにおいて、畜産農家密度が高い場所に生息する個体で抗体陽性率が低く、十勝地域では畜産農家密度がアライグマにおける *T. gondii* の有病率に負の影響を与えていることが示唆され、フランスのイノシシにおける調査結果とは異なるものであった (Richomme et al., 2010)。この結果から、畜産農家密度の高い場所ではネコの糞便によるオーシストの環境汚染レベル及びアライグマの捕食対象となる小動物における感染性シストの保有率は低く、本調査地域の畜産農家周辺に生息ネコの密度もしくはネコにおける *T. gondii* の有病率が周辺環境と比較し低いことが考えられる。しかし、本調査地域ではネコによる *T. gondii* の環境汚染の実態は不明であるため、ネコの生態や *T. gondii* の感染状況の調査を行い、畜産農家近隣部における *T. gondii* の環境汚染状況を明らかにすることが求められる。

夏に捕獲されたアライグマは春・秋に捕獲された個体と比較し抗体陽性率が有意に低い値であった。アライグマの食性や行動は季節によって変化するため (Zeveloff, 2002; Prange et al., 2004)、この変化がアライグマの有病率に影響したことが考えられる。春、アライグマの食餌は動物質に偏る傾向があり (Zeveloff, 2002)、感染性シストを有したネズミなどの小動物の摂食が増加したことで、*T. gondii* への暴露機会も増加したと考えられた。また、アメリカのイリノイ州において農村部のアライグマの行動圏が秋に拡大するため (Prange et al., 2004)、アライグマが様々な環境を利用したことで曝露リスクの高い環境の利用頻度も増加したことが考えられる。このような曝露頻度の変化により、秋にも感染する個体が夏と比較して高くなったと推察された。しかし、十勝地域においてアライグマの食性や行動圏サイズの調査は行われていないため、この仮説

を検証するためにはこれらの調査を実施する必要がある。

本研究は、*T. gondii*の抗体陽性率と関連する環境リスク要因の特定を目的とし、北海道十勝地域においてアライグマの*T. gondii*抗体陽性率は生息地の河川総延長に伴い上昇することを明らかにした。この結果により河川の多く分布する場所はアライグマにとって*T. gondii*への感染リスクが高いことが示唆され、このような環境ではアライグマへの感染源となる環境中の感染性オーシストの汚染レベルが高く、ヒトの*T. gondii*感染リスクも高いことが考えられる。ただし、調査地域における環境中の*T. gondii*の実際の汚染度は不明であり、検体数も先行研究と比較して少ない。今後は、環境中の*T. gondii*の実際の汚染度との比較を行っていくことによって、アライグマと*T. gondii*の関係をさらに評価していくことが必要と思われる。

表 4-1. 2010 から 2014 年に北海道十勝地域で捕獲されたアライグマの性別・年齢・季節による *Toxoplasma gondii* 抗体陽性率.

		抗体陽性率 (%) (陽性数 <sup>b</sup> / 検体数)
性別	オス	6.8 (4 / 59)
	メス	12.5 (6 / 48)
年齢 <sup>a</sup>	1才以下	3.0 (1 / 33)
	1才以上	12.2 (9 / 74)
季節 <sup>c</sup>	春	17.4 (4 / 23)
	夏	2.2 (1 / 46)
	秋	13.2 (5 / 38)
計		9.4 (10 / 107)

<sup>a</sup> 年齢は体重・歯の萌出から推定した  
(Asano et al., 2003a; Grau et al., 1970)

<sup>b</sup> 64倍以上の抗体価を示した検体を陽性とした

<sup>c</sup> 捕獲された月により以下の3つに区分した.  
春(4~5月), 夏(6~8月), 秋(9~11月)

表 4-2. 2010 から 2014 年に北海道十勝地域で捕獲されたアライグマにおける *Toxoplasma gondii* 抗体保有の有無を説明するベストモデルを構成する要因のオッズ比とその 95%信頼区間.

	回帰係数	標準誤差	オッズ比	95%信頼区間	p値
畜産農家密度 (軒 / km <sup>2</sup> )	-3.03	1.78	0.05	0.00-1.58	0.089
河川総延長 (km)	2.69	0.87	14.67	2.64-81.58	0.002
季節 <sup>a</sup> (夏:0, 春・秋:1)	1.93	1.18	6.89	0.68-69.88	0.102

<sup>a</sup> 捕獲された月により以下の3つに区分した.  
春(4~5月), 夏(6~8月), 秋(9~11月)

## 第 5 章：要約

本研究では分布が拡大途中にあることが予想される北海道十勝地域のアライグマ (*Procyon lotor*) を対象種とし、本種の分布や環境選好性などの生息実態を明らかにした上で家畜やヒトで問題となる感染症のリスク要因の推定を行った。特に、生息地環境との関連に注目し、本種生息地の河川、畜産農家、森林、及び家畜における疾病の発生状況を環境要因として本種の調査対象疾病の有病率との関連を検討した。

第 1 章では、野生動物による病原体の伝播が引き起こす影響、国内において生息域が拡大している野生動物種、そして、環境リスク要因の推定に有効である疫学研究手法について文献調査を行った。その結果、野生動物は病原体を伝播することによりヒト・野生動物・家畜のいずれにも大きな健康被害を与えていた。その中でも家畜飼料や牧草に誘引され、畜産農家や放牧地に出没する野生動物と接触する機会が多い家畜は、野生動物による病原体伝播の影響を受けやすいことが示された。日本では、外来種であるアライグマが畜産環境を利用する野生動物の一種であることに加え、近年分布を拡大させているため、本種と家畜の接触に伴う病原体伝播リスクが上昇する可能性が懸念される。画一化された建造物の中で暮らすヒトや家畜と比べて、野生動物は環境中の病原体に曝露されやすい。そのため、野生動物が関与する感染症の疫学研究において、野生動物の生態や生息地環境が感染症発生に関連するリスク要因となっている事例が多く見られた。特に、環境リスク要因は、感染リスクの高い場所を特定し、疾病制御対策を講じるための有益な知見であった。

第 2 章では、十勝地域において侵入初期段階にあることが予想されるアライグマの生態に関する記述データを整理することにより、定着及び個体群の拡大の可能性を検討し、個体群の拡大を促進していると思われる要因を分析した。その結果、メス個体の 88%

(30頭/34頭)に妊娠の痕跡が認められたため、本調査地域にアライグマが定着していることが確認された。また、アライグマの捕獲場所は経時的に広がっていたことから、アライグマの分布が拡大傾向にあることが示唆された。そして、統計解析により畜産農家密度の高い場所でアライグマの生息が確認されやすく、春にオスの栄養状態が高い傾向が示された。加えて、約半数(11頭/20頭)のアライグマが家畜飼料と思われるトウモロコシを摂食していたことから、畜産農家がアライグマの個体群拡大を促進する要因となっている可能性が考えられた。これらの結果から、本調査地域においてアライグマは侵入プロセスの段階は場所によって異なり、拡大段階に移行している場所も見られた。今後、本調査地域においてアライグマが農畜産業や在来生物に与える影響を抑制するために、各所の侵入プロセスに応じた柔軟な対策を講じ、拡大段階にある場所では畜産農家密度の高い場所を中心に駆除努力を高めることにより効率的に個体数抑制を行うことが期待される。

第3章ではアライグマのA群ロタウイルスの抗体陽性率及びサルモネラの保菌率に関連する環境要因を牛における当該症例の発生数も考慮に入れて検討した。いずれの病原体も牛及びアライグマの双方に感染し、下痢を引き起こす。アライグマは畜産環境を利用することにより、これらの病原体を家畜に伝播させる可能性がある。補体結合試験により、15.1%(16/106)のアライグマにおけるA群ロタウイルス抗体が検出されたが、抗体保有の有無と生息地の環境要因との関連は認められなかった。一方、10.3%(12/117)のアライグマからサルモネラが分離され、統計解析によりサルモネラ保有と牛における下痢の症例数との間に正の関連が認められた(OR=7.54, 95% CI=1.37-41.48)。この結果から牛とアライグマのどちらが感染源であったのかを言及することはできないが、本調査地域ではアライグマの多くが畜産農家を利用していたことから、アライグマが牛と直接的もしくは飼料などを介し間接的に接触したことにより、両者の間でサルモネラ

伝播が起こった可能性が考えられた。

第4章では、本調査地域で駆除されたアライグマの *Toxoplasma gondii* (*T. gondii*) 抗体陽性率に関連する環境要因を推定した。*T. gondii* の中間宿主であるアライグマは、河川周辺や森林など様々な環境を利用するため、環境中における *T. gondii* オーシストの汚染状態を表す良い指標であると考えられている。ラテックス凝集試験により、9.4% (10/107) のアライグマから *T. gondii* 抗体が検出され、統計解析により、*T. gondii* 抗体保有と河川総延長との間に正の関連が認められた (OR=14.67, 95% CI=2.64-81.58)。この理由として、河川環境は終宿主であるネコとアライグマの双方が利用している環境であるとともに、人によって定期的にネコの糞が除去されることがなく、アライグマが感染性オーシストに暴露されやすい場所であったことが推察された。*T. gondii* はヒトに高い病原性をもつため、この結果はヒトの *T. gondii* 感染リスクを検討する際の有益な知見となると考えられる。

以上のように、アライグマの環境選好性及び、アライグマにおける家畜やヒトで問題となるサルモネラ及び *T. gondii* の有病率に関連する環境要因から、それぞれの感染症の環境リスク要因を推定することができた。本調査地域において、アライグマの分布は拡大傾向にあることが示唆されたため、アライグマ-牛間の接触に伴う病原体伝播の影響が増大することが考えられる。畜産農家密度の高い環境がアライグマの個体群拡大を促進している可能性も示されたことから、このような環境における駆除などのアライグマの防除活動を重点的に行うことにより、アライグマの個体数増加を抑制し病原体伝播を含めアライグマが本調査地域の産業や生態系にもたらす負の影響を低減させることが期待される。



## 謝辞

本研究を実施するにあたりご指導いただいた帯広畜産大学の門平睦代教授、柳川久教授、今井邦俊教授、小川晴子教授、東京大学の高田まゆら准教授、岩手大学の東淳樹講師、山形大学の江成広斗准教授、弘前大学の東信行准教授に心より御礼申し上げます。

加えて、アライグマ個体の収集及びアライグマの捕獲情報、家畜情報の収集にご協力いただいた元北海道立総合研究機構畜産試験場の藤井啓氏、十勝地域内各市町村の各課、アライグマ捕獲駆除員諸氏、北海道十勝総合振興局保健環境部環境生活課、畜産農家の方々、十勝 NOSAI、調査対象とした市町村の農業協同組合の担当者諸氏に深謝する。

最後に、アライグマの捕獲調査を補助いただいた北海道大学の佐鹿万里子助教、帯広畜産大学の学生諸氏に心から感謝申し上げます。

本研究の一部は科研費（15J03952）及び岩手大学院連合農学研究科長裁量経費（学生研究プロジェクト経費）の助成を受けて実施した。



## 引用文献

- Abao, L.N.B., Jamsransuren, D., Bui, V.N., Ngo, L.H., Trinh, D.Q., Yamaguchi, E., Vijaykrishna, D., Runstadler, J., Ogawa, H., Imai, K., 2013. Surveillance and characterization of avian influenza viruses from migratory water birds in eastern Hokkaido, the northern part of Japan, 2009-2010. *Virus Genes* 46, 323–329.
- Abe, M., Yamasaki, A., Ito, N., Mizoguchi, T., Asano, M., Okano, T., Sugiyama, M., 2010. Molecular characterization of rotaviruses in a Japanese raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) and a masked palm civet (*Paguma larvata*) in Japan. *Vet. Microbiol.* 146, 253–259.
- 揚妻-柳原芳美, 2004. 愛知県におけるアライグマ野生化の過程と今後の対策のあり方について. *哺乳類科学* 44, 147–160.
- Andersen, M.C., Adams, H., Hope, B., Powell, M., 2004. Risk assessment for invasive species. *Risk Anal.* 24, 787–93.
- 安藤志郎, 1985. 岐阜県におけるアライグマの生息状況. *岐阜県博物館調査研究報告* 6, 23–30.
- 新井智, 鈴木里和, 多屋馨子, 大山卓昭, 小坂健, 谷口清州, 岡部信彦, 2005. 1999年から2002年までの日本におけるヒトエキノコックス症サーベイランスの集計と評価—感染症発生動向調査から—. *感染症学雑誌* 79, 181–190.
- 浅田正彦, 2013. ニホンジカとアライグマにおける低密度管理手法「遅滞相管理」の提案. *哺乳類科学* 53, 243–255.
- Asano, M., Matoba, Y., Ikeda, T., Suzuki, M., Asakawa, M., Ohtaishi, N., 2003. Growth pattern and seasonal weight changes of the feral raccoon (*Procyon lotor*) in Hokkaido, Japan. *Jpn. J. Vet. Res.* 50, 165–173.

- Asano, M., Matoba, Y., Ikeda, T., Suzuki, M., Asakawa, M., Ohtaishi, N., 2003. Reproductive characteristics of the feral raccoon (*Procyon lotor*) in Hokkaido, Japan. *J. Vet. Med. Sci.* 65, 369–373.
- Baker, S., 2006. The eradication of coypus (*Myocastor coypus*) from Britain: the elements required for a successful campaign. *Assess. Control Biol. Invasion Risks*. Shoukadoh B. Sellers, Kyoto, Japan IUCN, Gland. Switz. 142–147.
- Beard, P.M., Daniels, M.J., Henderson, D., Pirie, A., Rudge, K., Buxton, D., Rhind, S., Greig, A., Hutchings, M.R., McKendrick, I., Stevenson, K., Sharp, J.M., 2001. Paratuberculosis infection of nonruminant wildlife in Scotland. *J. Clin. Microbiol.* 39, 1517–1521.
- Beeching, N.J., Fenech, M., Houlihan, C.F., 2014. Ebola virus disease. *BMJ* 349, g7348.
- Beltrán-Beck, B., García, F.J., Gortázar, C., 2012. Raccoons in Europe: disease hazards due to the establishment of an invasive species. *Eur. J. Wildl. Res.* 58, 5–15.
- Beric, B., MacIsaac, H.J., 2015. Determinants of rapid response success for alien invasive species in aquatic ecosystems. *Biol. Invasions* 17, 3327–3335.
- Beyer, H.L., 2015. Geospatial modelling environment (Version 0.7.1.0). Available at: <http://www.spatial ecology.com/gme> (Accessed Nov 23, 2015)
- Bigler, W.J., Jenkins, J.H., Cumbie, P.M., Hoff, G.L., Prather, E.C., 1975. Wildlife and environmental health: raccoons as indicators of zoonoses and pollutants in southeastern United States. *J. Am. Vet. Med. Assoc.* 167, 592–597.
- Blanton, J.D., Manangan, A., Manangan, J., Hanlon, C.A., Slate, D., Rupprecht, C.E., 2006. Development of a GIS-based, real-time Internet mapping tool for rabies surveillance. *Int. J. Health Geogr.* 5, 47.

- Boutin, S., 1990. Food supplementation experiments with terrestrial vertebrates: patterns, problems, and the future. *Can. J. Zool.* 68, 203–220.
- Bradley, C. a., Altizer, S., 2007. Urbanization and the ecology of wildlife diseases. *Trends Ecol. Evol.* 22, 95–102.
- Brown, R.D., Cooper, S.M., 2006. The Nutritional, Ecological, and Ethical Arguments Against Baiting and Feeding White-Tailed Deer. *Wildl. Soc. Bull.* 34, 519–524.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer Science & Business Media.
- Campbell, T.A., Long, D.B., Shriner, S.A., 2013. Wildlife contact rates at artificial feeding sites in Texas. *Environ. Manage.* 51, 1187–1193.
- Carlson, J.C., Franklin, A.B., Hyatt, D.R., Pettit, S.E., Linz, G.M., 2011. The role of starlings in the spread of *Salmonella* within concentrated animal feeding operations. *J. Appl. Ecol.* 48, 479–486.
- Chamberlain, M.J., Conner, L.M., Leopold, B.D., 2002. Seasonal Habitat Selection by Raccoons (*Procyon lotor*) in Intensively Managed Pine Forests of Central Mississippi. *Am. Midl. Nat.* 147, 102–108.
- Chomel, B.B., Belotto, A., Meslin, F.X., 2007. Wildlife, exotic pets, and emerging zoonoses. *Emerg. Infect. Dis.* 13, 6–11.
- Chua, K.B., Bellini, W.J., Rota, P. a, Harcourt, B.H., Tamin, a, Lam, S.K., Ksiazek, T.G., Rollin, P.E., Zaki, S.R., Shieh, W., Goldsmith, C.S., Gubler, D.J., Roehrig, J.T., Eaton, B., Gould, a R., Olson, J., Field, H., Daniels, P., Ling, a E., Peters, C.J., Anderson, L.J., Mahy, B.W., 2000. Nipah virus: a recently emergent deadly paramyxovirus. *Science* 288, 1432–1435.
- Clark, W.R., Hasbrouck, J.J., Kienzler, J.M., Glueck, T.F., 1989. Vital statistics and harvest of an Iowa raccoon population. *J. Wildl. Manage.* 982–990.

- Cleaveland, S., Laurenson, M.K., Taylor, L.H., 2001. Diseases of humans and their domestic mammals: pathogen characteristics, host range and the risk of emergence. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 356, 991–999.
- Compton, J.A., Baney, J.A., Donaldson, S.C., Houser, B.A., San Julian, G.J., Yahner, R.H., Chmielecki, W., Reynolds, S., Jayarao, B.M., 2008. *Salmonella* infections in the common raccoon (*Procyon lotor*) in western Pennsylvania. *J. Clin. Microbiol.* 46, 3084–3086.
- Coria-Galindo, E., Rangel-Huerta, E., Verdugo-Rodríguez, A., Brousset, D., Salazar, S., Padilla-Noriega, L., 2009. Rotavirus infections in Galapagos sea lions. *J. Wildl. Dis.* 45, 722–728.
- Corner, L.A.L., 2006. The role of wild animal populations in the epidemiology of tuberculosis in domestic animals: how to assess the risk. *Vet. Microbiol.* 112, 303–312.
- Corner, L.A.L., Murphy, D., Gormley, E., 2011. *Mycobacterium bovis* infection in the Eurasian badger (*Meles meles*): the disease, pathogenesis, epidemiology and control. *J. Comp. Pathol.* 144, 1–24.
- Cowie, C.E., Beck, B.B., Gortazar, C., Vicente, J., Hutchings, M.R., Moran, D., White, P.C.L., 2014. Risk factors for the detected presence of *Mycobacterium bovis* in cattle in south central Spain. *Eur. J. Wildl. Res.* 60, 113–123.
- Cutler, S.J., Fooks, A.R., van der Poel, W.H.M., 2010. Public health threat of new, reemerging, and neglected zoonoses in the industrialized world. *Emerg. Infect. Dis.* 16, 1–7.
- Daszak, P., Cunningham, A. a., Hyatt, A.D., 2000. Emerging infectious diseases of wildlife: threats to biodiversity and human health. *Science.* 287, 443–449.
- Decker, D.J., Evensen, D.T.N., Siemer, W.F., Leong, K.M., Riley, S.J., Wild, M. a, Castle, K.T., Higgins, C.L., 2010. Understanding risk perceptions to enhance

communication about human-wildlife interactions and the impacts of zoonotic disease. *ILAR J.* 51, 255–261.

Dhama, K., Chauhan, R.S., Mahendran, M., Malik, S.V.S., 2009. Rotavirus diarrhea in bovines and other domestic animals. *Vet. Res. Commun.* 33, 1–23.

Dobson, A., Foutopoulos, J., 2001. Emerging infectious pathogens of wildlife. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 356, 1001–1012.

土井陸雄, 松田肇, 内田明彦, 神田栄次, 神谷晴夫, 紺野圭太, 玉城英彦, 野中成晃, 奥祐三郎, 神谷正男, 2003. 北海道および海外からの畜犬を介するエキノコックス本州侵入の可能性. *日本公衆衛生雑誌* 50, 639–649.

Donnelly, C. a, Woodroffe, R., Cox, D.R., Bourne, F.J., Cheeseman, C.L., Clifton-Hadley, R.S., Wei, G., Gettinby, G., Gilks, P., Jenkins, H., Johnston, W.T., Le Fevre, A.M., McInerney, J.P., Morrison, W.I., 2006. Positive and negative effects of widespread badger culling on tuberculosis in cattle. *Nature* 439, 843–846.

Dubey, J.P., Thulliez, P., Weigel, R.M., Andrews, C.D., Lind, P., Powell, E.C., 1995. Sensitivity and specificity of various serologic tests for detection of *Toxoplasma gondii* infection in naturally infected sows. *Am. J. Vet. Res.* 56, 1030–1036.

Dubey, J.P., 2009. *Toxoplasmosis of animals and humans.* CRC press.

Dunkley, L., Cattet, M.R.L., 2003. A comprehensive review of the ecological and human social effects of artificial feeding and baiting of wildlife. *Can. Coop. Wildl. Heal. Cent. Newsletters Publ.* 21..

Dyer, J.L., Wallace, R., Orciari, L., Hightower, D., Yager, P., Blanton, J.D., 2013. Rabies surveillance in the United States during 2012. *J. Am. Vet. Med. Assoc.* 243, 805–815.

Elowe, K.D., Dodge, W.E., 1989. Factors Affecting Black Bear Reproductive Success and Cub Survival. *J. Wildl. Manage.* 53, 962–968.

- Epstein, J.H., Field, H.E., Luby, S., Pulliam, J.R.C., Daszak, P., 2006. Nipah virus: Impact, origins, and causes of emergence. *Curr. Infect. Dis. Rep.* 8, 59–65.
- Evsikov, V.I., Nazarova, G.G., Muzyka, V.Y., 2008. Body condition and reproductive characteristics of female water voles (*Arvicola terrestris L.*). *Russ. J. Ecol.* 39, 414–417.
- Feldhamer, G.A., Thompson, B.C., Chapman, J.A., 2003. Wild mammals of North America: biology, management, and conservation. JHU Press.
- Fritzell, E.K., Hubert Jr, G.F., Meyen, B.E., Sanderson, G.C., 1985. Age-specific reproduction in Illinois and Missouri raccoons. *J. Wildl. Manage.* 901–905.
- Frölich, K., Thiede, S., Kozikowski, T., Jakob, W., 2002. A review of mutual transmission of important infectious diseases between livestock and wildlife in Europe. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 969, 4–13.
- 藤井啓, 尾上貞雄, 佐鹿万里子, 小林恒平, 今井邦俊, 山口英美, 仙名和浩, 2012. 北海道の牛飼養農場及び周辺に生息する野生動物のサルモネラ保菌状況. *日本獣医師会雑誌* 65, 118–121.
- Fukuda, M., Kuga, K., Miyazaki, A., Suzuki, T., Tasei, K., Aita, T., Mase, M., Sugiyama, M., Tsunemitsu, H., 2012. Development and application of one-step multiplex reverse transcription PCR for simultaneous detection of five diarrheal viruses in adult cattle. *Arch. Virol.* 157, 1063–1069.
- Fukui, D., Takahashi, K., Kubo, M., Une, Y., Kato, Y., Izumiya, H., Teraoka, H., Asakawa, M., Yanagida, K., Bando, G., 2014. Mass mortality of Eurasian tree sparrows (*Passer montanus*) from *Salmonella* Typhimurium DT40 in Japan, winter 2008–09. *J. Wildl. Dis.* 50, 484–495.
- García, J.T., García, F.J., Alda, F., González, J.L., Aramburu, M.J., Cortés, Y., Prieto, B., Pliego, B., Pérez, M., Herrera, J., García-Román, L., 2012. Recent invasion and status of the raccoon (*Procyon lotor*) in Spain. *Biol. Invasions* 14, 1305–1310.

- Genovesi, P., 2000. Guidelines for eradication of terrestrial vertebrates: a European contribution to the invasive. *Other Publ. Wildl. Manag.* 24, 242–248.
- Garnett, B.T., Delahay, R.J., Roper, T.J., 2002. Use of cattle farm resources by badgers (*Meles meles*) and risk of bovine tuberculosis (*Mycobacterium bovis*) transmission to cattle. *Proc. Biol. Sci.* 269, 1487–1491.
- Genovesi, P., Shine, C., 2004. European strategy on invasive alien species: Convention on the Conservation of European Wildlife and Habitats (Bern Convention). Council of Europe.
- Ghosh, S., Kobayashi, N., 2014. Exotic rotaviruses in animals and rotaviruses in exotic animals. *Virusdisease* 25, 158–172.
- Giles, L.W., 1940. Food habits of the raccoon in eastern Iowa. *J. Wildl. Manage.* 4, 375–382.
- Gorski, L., Jay-Russell, M.T., Liang, A.S., Walker, S., Bengson, Y., Govoni, J., Mandrell, R.E., 2013. Diversity of pulsed-field gel electrophoresis pulsotypes, serovars, and antibiotic resistance among *Salmonella* isolates from wild amphibians and reptiles in the California central coast. *Foodborne Pathog. Dis.* 10, 540–548.
- Gortázar, C., Ferroglio, E., Höfle, U., Frölich, K., Vicente, J., 2007. Diseases shared between wildlife and livestock: A European perspective. *Eur. J. Wildl. Res.* 53, 241–256.
- Gotteland, C., Gilot-Fromont, E., Aubert, D., Poulle, M.-L., Dupuis, E., Dardé, M.-L., Forin-Wiart, M.-A., Rabilloud, M., Riche, B., Villena, I., 2014. Spatial distribution of *Toxoplasma gondii* oocysts in soil in a rural area: Influence of cats and land use. *Vet. Parasitol.* 205, 629–637.
- Gouvea, V., Glass, R.I., Woods, P., Taniguchi, K., Clark, H.F., Forrester, B., Fang, Z., 1990. Polymerase chain reaction amplification and typing of rotavirus nucleic

- acid from stool Polymerase Chain Reaction Amplification and Typing of Rotavirus Nucleic Acid from Stool Specimens. *J. Clin. Microbiol.* 28, 276–282.
- Graser, W.H., Gehrt, S.D., Hungerford, L.L., Anchor, C., 2012. Variation in demographic patterns and population structure of raccoons across an urban landscape. *J. Wildl. Manage.* 76, 976–986.
- Grau, G. a, Sanderson, G.C., Rogers, J.P., 1970. Age Determination of Raccoons. *J. Wildl. Manage.* 34, 364–372.
- Gurevitch, J., Padilla, D.K., 2004. Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends Ecol. Evol.* 19, 470–474.
- Hamir, a N., Morin, M., Rupprecht, C.E., 1990. Rotaviral enteritis in a raccoon. *J. Wildl. Dis.* 26, 262–264.
- Hancock, K., Thiele, L. a, Zajac, A.M., Elvingert, F., Lindsay, D.S., 2005. Prevalence of antibodies to *Toxoplasma gondii* in raccoons (*Procyon lotor*) from an urban area of Northern Virginia. *J. Parasitol.* 91, 694–695.
- Hilderbrand, G. V, Schwartz, C.C., Robbins, C.T., Hanley, T.A., 2000. Effect of Hibernation and Reproductive Status on Body Mass and Condition of Coastal Brown Bears. *J. Wildl. Manage.* 64, 178–183.
- Hill, R.E., Zimmerman, J.J., Wills, R.W., Patton, S., Clark, W.R., 1998. Seroprevalence of antibodies against *Toxoplasma gondii* in free-ranging mammals in Iowa. *J. Wildl. Dis.* 34, 811–815.
- Hoelzer, K., Moreno Switt, A., Wiedmann, M., 2011. Animal contact as a source of human non-typhoidal salmonellosis. *Vet. Res.* 42, 34.
- Hoffmann, C., Gottschang, J., 1977. Numbers, distribution, and movements of a raccoon population in a suburban residential community. *J. Mammal.* 58, 623–635.

北海道環境生活部環境局生物多様性保全課, 2014. アライグマの現状.

Available at :

[http://www.pref.hokkaido.lg.jp/ks/skn/alien/araiguma/araiguma\\_top.htm](http://www.pref.hokkaido.lg.jp/ks/skn/alien/araiguma/araiguma_top.htm) (最

終確認 11 月 23 日, 2015 年)

北海道農政部生産振興局畜産振興課, 道内の家畜伝染性疾病発生状況. Available at :

<http://www.pref.hokkaido.lg.jp/ns/tss/> (最終確認 11 月 10 日, 2015 年)

堀繁久, 植木玲一, 札幌啓成高校科学部フィールド班., 2013. 野幌森林公園で確認されたアライグマ (*Procyon lotor*) による在来両生類の捕食. 北海道爬虫両棲類研究報告 1, 1-10.

Horimoto, T., Maeda, K., Murakami, S., Kiso, M., Iwatsuki-Horimoto, K., Sashika, M., Ito, T., Suzuki, K., Yokoyama, M., Kawaoka, Y., 2011. Highly pathogenic avian influenza virus infection in feral Raccoons, Japan. *Emerg. Infect. Dis.* 17, 714-717.

Houle, M., Fortin, D., Mainguy, J., Canac-Marquis, P., 2011. Landscape composition and structure influence the abundance of mesopredators: implications for the control of the raccoon (*Procyon lotor*) Variant of Rabies. *Can. J. Zool.* 89, 1107-1116.

Hwang, Y.T., Pitt, J. a, Quirk, T.W., Dubey, J.P., 2007. Seroprevalence of *Toxoplasma gondii* in mesocarnivores of the Canadian prairies. *J. Parasitol.* 93, 1370-1373.

池田透, 遠藤将史, 村野紀雄, 2001. 野幌森林公園地域におけるアライグマの行動圏. 酪農学園大学紀要. 自然科学編 25, 311-319.

Ikeda, T., Asano, M., Matoba, Y., Abe, G., 2004. Present Status of Invasive Alien Raccoon and its Impact in Japan. *Glob. Environ. Res.* 8, 125-131.

池田透, 2006. アライグマ対策の課題. *哺乳類科学* 46, 95-97.

International Union for Conservation of Nature and Natural Resources (IUCN),  
2010. IUCN Guidelines for the Prevention of Biodiversity Loss Caused by Alien  
Invasive Species. Available  
at : [http://www.issg.org/pdf/guidelines\\_iucn.pdf](http://www.issg.org/pdf/guidelines_iucn.pdf). (Accessed  
November 23, 2015)

伊藤史恵, 石井洋子, 中野良宣, 中岡祐司, 山田裕也, 大野和道, 内田郁夫, 2010. 黒毛  
和種繁殖牛に発生した *Salmonella* Typhimurium DT40 によるサルモネラ症の疫  
学的検討. 北海道獣医師会雑誌 54, 56–58.

Jardine, C.M., Pearl, D.L., Puskas, K., Campbell, D.G., Shirose, L., Peregrine, A.S.,  
2014. The impact of land use, season, age, and sex on the prevalence and  
intensity of *Baylisascaris procyonis* infections in raccoons (*Procyon lotor*) from  
Ontario, Canada. J. Wildl. Dis. 50, 784–791.

Jeschke, J.M., Strayer, D.L., 2005. From The Cover: Invasion success of vertebrates  
in Europe and North America. Proc. Natl. Acad. Sci. 102, 7198–7202.

Johnson, A.S., 1970. Biology of the raccoon (*Procyon lotor varius*) Nelson and  
Goldman) in Alabama. Auburn Univ. Agric. Exp. Stat.

Jones, K.E., Patel, N.G., Levy, M. a, Storeygard, A., Balk, D., Gittleman, J.L.,  
Daszak, P., 2008. Global trends in emerging infectious diseases. Nature 451,  
990–993.

Jones, M.E., Curns, A.T., Krebs, J.W., Childs, J.E., 2003. Environmental and  
human demographic features associated with epizootic raccoon rabies in  
Maryland, Pennsylvania, and Virginia. J. Wildl. Dis. 39, 869–874.

Junge, R.E., Sanderson, G.C., 1982. Age Related Reproductive Success of Female  
Raccoons. J. Wildl. Manage. 46, 527–529.

Junge, R., Hoffmeister, D.F., 1980. Age determination in raccoons from cranial  
suture obliteration. J. Wildl. Manage. 725–729.

- 金田正人, 加藤卓也, 2011. 外来生物アライグマに脅かされる爬虫両生類. 爬虫両棲類学会報 2, 148–154.
- 金城芳典, 谷地森秀二, 2007. 愛媛県松山市で捕獲されたアライグマ *Procyon lotor*. 四国自然史科学研究 27–29.
- 環境省自然環境局生物多様性センター, 生物多様性情報システム, 植生調査.  
Available at : <http://www.biodic.go.jp/> (最終確認 11 月 23 日, 2015 年)
- 環境省自然環境局生物多様性センター, 2002. 第 5 回自然環境保全基礎調査 生物多様性調査動物分布調査報告書 (哺乳類)  
Available at : [http://www.biodic.go.jp/reports2/5th/ap\\_mam/5\\_ap\\_mam.pdf](http://www.biodic.go.jp/reports2/5th/ap_mam/5_ap_mam.pdf)  
(最終確認 11 月 23 日, 2015 年)
- 環境省自然環境局生物多様性センター, 2007. 平成 18 年度自然環境保全基礎調査種の多様性調査 (アライグマ生息情報収集) 業務報告書.  
Available at : <http://www.biodic.go.jp/reports2/7th/araiguma/araiguma.pdf>  
(最終確認 11 月 23 日, 2015 年)
- 環境省自然環境局野生生物課鳥獣保護業務室, 2015. 全国のニホンジカ及びイノシシの生息分布拡大状況調査について. Available  
at : <http://www.env.go.jp/press/files/jp/26915.pdf>. (最終確認 11  
月 23 日, 2015 年)
- Karesh, W.B., Cook, R.A., 2009. One world – one health William. Clin. Med. J. R. Coll. Physicians London 9, 259–260.
- Kato, T., Ichida, Y., Tei, K., Asano, M., Hayama, S.-I., 2009. Reproductive characteristics of feral raccoons (*Procyon lotor*) captured by the pest control in Kamakura, Japan. J. Vet. Med. Sci. 71, 1473–1478.
- Kato, T., Uno, T., Fujioka, Y., Hayama, S., 2012. Indices using external measurements for assessing fat deposition of adult feral raccoons (*Procyon lotor*) in Kanagawa prefecture, Japan. J. Vet. Med. Sci. 74, 181–188.

気象庁, 2015 過去の気象データ検索.

Available at : <http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/index.php>

(最終確認 11 月 23 日, 2013 年)

国土交通省, 2011. 国土数値情報ダウンロードサービス.

Available at : <http://nlftp.mlit.go.jp/ksj/> (最終確認 11 月 23 日, 2013 年)

小寺祐二, 神崎伸夫, 金子雄司, 常田邦彦, 2001. 島根県石見地方におけるニホンイノシシの環境選択. 野生生物保護 Wildl. Conserv. Japan 6, 119-129.

Krebs, J., Anderson, R.M., Clutton-Brock, T., Morrison, W.I., Young, D., Donnelly, C., 1997. Bovine tuberculosis in cattle and badgers: report to the Rt. Hon. Dr. Jack Cunningham MP by Indep. Sci. Rev. Gr.

Krebs, C. J., 2001. Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance. 5th ed. Benjamin Cummings. San Francisco

Kruse, H., Kirkemo, A.M., Handeland, K., 2004. Wildlife as source of zoonotic infections. Emerg. Infect. Dis. 10, 2067-2072.

Küchle, M., Knorr, H.L., Medenblik-Frysch, S., Weber, A., Bauer, C., Naumann, G.O., 1993. Diffuse unilateral subacute neuroretinitis syndrome in a German most likely caused by the raccoon roundworm, *Baylisascaris procyonis*. Graefes Arch. Clin. Exp. Ophthalmol. 231, 48-51.

Kuiken, T., 2005. PUBLIC HEALTH: Pathogen Surveillance in Animals. Science. 309, 1680-1681.

倉島治, 庭瀬奈穂美, 1998. 恵庭市に帰化したアライグマの行動圏とその空間配置. 哺乳類科学 38, 9-22.

Lee, K., Iwata, T., Nakadai, A., Kato, T., Hayama, S., Taniguchi, T., Hayashidani, H., 2011. Prevalence of *Salmonella*, *Yersinia* and *Campylobacter* spp. in feral raccoons (*Procyon lotor*) and masked palm civets (*Paguma larvata*) in Japan. Zoonoses Public Health 58, 424-431.

- Lehmann, T., Graham, D.H., Dahl, E., Sreekumar, C., Launer, F., Corn, J.L., Gamble, H.R., Dubey, J.P., 2003. Transmission dynamics of *Toxoplasma gondii* on a pig farm. *Infect. Genet. Evol.* 3, 135–141.
- Livingstone, P., Hancox, N., Nugent, G., de Lisle, G., 2015. Toward eradication: the effect of *Mycobacterium bovis* infection in wildlife on the evolution and future direction of bovine tuberculosis management in New Zealand. *N. Z. Vet. J.* 63, 4–18.
- Lloyd-Smith, J.O., Cross, P.C., Briggs, C.J., Daugherty, M., Getz, W.M., Latta, J., Sanchez, M.S., Smith, A.B., Swei, A., 2005. Should we expect population thresholds for wildlife disease? *Trends Ecol. Evol.* 20, 511–519.
- Lotze, J.-H., Anderson, S., 1979. *Procyon lotor*. *Mamm. Species* 1–8.
- Lutz, W., 1995. Occurrence and morphometrics of the raccoon *Procyon lotor* L. in Germany. *Ann. Zool. Fennici* 32, 15–20.
- Lynch, G.M., 1967. Long-range movement of a raccoon in Manitoba. *J. Mammal.* 48, 659–660.
- MacGowan, B.J., Humberg, L.A., Beasley, J.C., DeVault, T.L., Retamosa, M.I., Rhodes Jr, O.E., 2006. Corn and soybean crop depredation by wildlife, Department of Forestry and Natural Resources, Purdue University. Available at : <http://www.tn.gov/twra/pdfs/cornsoydamage.pdf>
- Mack, R.N., Simberloff, D., Lonsdale, W.M., Evans, H., Clout, M., Bazzaz, F. a., 2000. Biotic invasions: Causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol. Appl.* 10, 689–710.
- Mackenstedt, U., Jenkins, D., Romig, T., 2015. The role of wildlife in the transmission of parasitic zoonoses in peri-urban and urban areas. *Int. J. Parasitol. Parasites Wildl.* 4, 71–79.

- Mase, M., Tsukamoto, K., Imada, T., Imai, K., Tanimura, N., Nakamura, K., Yamamoto, Y., Hitomi, T., Kira, T., Nakai, T., Kiso, M., Horimoto, T., Kawaoka, Y., Yamaguchi, S., 2005. Characterization of H5N1 influenza viruses isolated during the 2003-2004 influenza outbreaks in Japan. *Virology* 332, 167–176.
- 的場洋平, 浅野玄, 増渕寿子, 浅川満彦, 2002. 外来種アライグマ(*Procyon lotor*)からのコクシジウム類 *Eimeria* 属および *Isospora* 属の初確認とトキソプラズマ抗体の保有状況. *日本野生動物医学会誌*. 7, 87–90.
- McEnulty, F., Bax, N.J., Schaffelke, B., Campbell, M.L., 2001. A review of rapid response options for the control of ABWMAC listed introduced marine pest species and related taxa in Australian waters. *CRIMP Tech. Rep. No. 23*. *SCIRO Mar. Res. Hobart* 23, 101.
- McFarlane, R., Sleight, A., McMichael, T., 2012. Synanthropy of wild mammals as a determinant of emerging infectious diseases in the Asian-Australasian region. *Ecohealth* 9, 24–35.
- Miller, R., Kaneene, J.B., Fitzgerald, S.D., Schmitt, S.M., 2003. Evaluation of the influence of supplemental feeding of white-tailed deer (*Odocoileus Virginianus*) on the prevalence of bovine tuberculosis in the Michigan wild deer population. *J. Wildl. Dis.* 39, 84–95.
- Miller, R.S., Farnsworth, M.L., Malmberg, J.L., 2013. Diseases at the livestock-wildlife interface: Status, challenges, and opportunities in the United States. *Prev. Vet. Med.* 110, 119–132.
- Ministry of Agriculture, Forestry & Fisheries, Government of Japan, 2007. Infection Routes of the 2007 Outbreak of Highly Pathogenic Avian Influenza in Japan. Available at <http://www.maff.go.jp/j/syouan/douei/tori/pdf/report2007e.pdf> (Accessed 20.09.13)
- Mitchell, M.A., Hungford, L.L., Nixon, C., Esker, T., Sullivan, J., Koerkenmeier, R., Dubey, J.P., 1999. Serologic survey for selected infectious disease agents in raccoons from Illinois. *J. Wildl. Dis.* 35, 347–55.

Moriguchi, S., Onuma, M., Goka, K., 2013. Potential risk map for avian influenza A virus invading Japan. *Divers. Distrib.* 19, 78–85.

Morse, E. V, Midla, D.A., Kazacos, K.R., 1983. Raccoons (*Procyon lotor*) as carriers of *Salmonella*. *J. Environ. Sci. Heal. Part A* 18, 541–560.

Murrieta-Galindo, R., Parra-Olea, G., González-Romero, A., López-Barrera, F., Vredenburg, V.T., 2014. Detection of *Batrachochytrium dendrobatidis* in amphibians inhabiting cloud forests and coffee agroecosystems in central Veracruz, Mexico. *Eur. J. Wildl. Res.* 60, 431–439.

Naranjo, V., Gortazar, C., Vicente, J., de la Fuente, J., 2008. Evidence of the role of European wild boar as a reservoir of *Mycobacterium tuberculosis* complex. *Vet. Microbiol.* 127, 1–9.

日本生態学会, 2002. 外来種ハンドブック. 地人書館. 東京

NISC (National Invasive Species Council), 2001. Meeting the invasive species challenge. Management plan. Washington, DC.

西浦博, 稲葉寿, 2006. 感染症流行の予測: 感染症数理モデルにおける定量的課題. *統計数理* 54, 461–480.

Nixon, C.M., Sullivan, J.B., Esker, T.L., Koerkenmeier, R.G., Hubert, G., 2001. Den Use by Raccoons in Westcentral Illinois. *Trans. Illinois Sate Acad. Sci.* 94, 59–65.

農林水産省生産局農産部農業環境対策課鳥獣災害対策室, 2015 全国の野生鳥獣による農作物被害状況について(平成 25 年度). Available at : <http://www.maff.go.jp/j/seisan/tyozyu/higai/> (最終確認 11 月 23 日, 2015 年)

農林水産省統計情報部, 2008. 2005 年世界農林業センサス. 農林統計協会, 東京.

帯広市市民環境部環境都市推進課, 平成 23 年度帯広市生物多様性保全事業. Available at :

<http://www.city.obihiro.hokkaido.jp/shiminkankyoubu/kankyouka/d120607seibutsuhozen.html> (最終確認 11 月 23 日, 2015 年)

- Ohdachi, S.D., Gakkai, N.H., 2009. The wild mammals of Japan. Shoukadoh Book Sellers Kyoto.
- Ohno, Y., Sato, H., Suzuki, K., Yokoyama, M., Uni, S., Shibasaki, T., Sashika, M., Inokuma, H., Kai, K., Maeda, K., 2009. Detection of antibodies against Japanese encephalitis virus in raccoons, raccoon dogs and wild boars in Japan. *J. Vet. Med. Sci.* 71, 1035–1039.
- Okadera, K., Abe, M., Ito, N., Morikawa, S., Yamasaki, A., Masatani, T., Nakagawa, K., Yamaoka, S., Sugiyama, M., 2013. Evidence of natural transmission of group A rotavirus between domestic pigs and wild boars (*Sus scrofa*) in Japan. *Infect. Genet. Evol.* 20, 54–60.
- Olsen, B., Munster, V.J., Wallensten, A., Waldenström, J., Osterhaus, A.D.M.E., Fouchier, R. a M., 2006. Global patterns of influenza a virus in wild birds. *Science* 312, 384–388.
- Ostfeld, R.S., Glass, G.E., Keesing, F., 2005. Spatial epidemiology: an emerging (or re-emerging) discipline. *Trends Ecol. Evol.* 20, 328–336.
- Page, L.K., Gehrt, S.D., Titcombe, K.K., Robinson, N.P., 2005. Measuring prevalence of raccoon roundworm (*Baylisascaris procyonis*): a comparison of common techniques. *Wildl. Soc. Bull.* 33, 1406–1412.
- Patz, J. a., Daszak, P., Tabor, G.M., Aguirre, a. A., Pearl, M., Epstein, J., Wolfe, N.D., Kilpatrick, a. M., Foutopoulos, J., Molyneux, D., Bradley, D.J., Emergence, D., 2004. Unhealthy Landscapes: Policy Recommendations on Land Use Change and Infectious Disease Emergence. *Environ. Health Perspect.* 112, 1092–1098.
- Peiris, J., Yuen, K., Osterhaus, A., Stöhr, K., 2013. Title The Severe Acute Respiratory Syndrome. *J. Chem. Inf. Model.* 53, 1689–1699.

- Prange, S., Gehrt, S.D., Wiggers, E.P., 2004. Influences of anthropogenic resources on raccoon (*Procyon lotor*) movements and spatial distribution. *J. Mammal.* 85, 483–490.
- Prenter, J., Macneil, C., Dick, J.T.A., Dunn, A.M., 2004. Roles of parasites in animal invasions. *Trends Ecol. Evol.* 19, 385–390.
- R Development Core Team, 2013. R: A Language and Environment for Statistical Computing 2.15.3. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria, 2013.  
Available at : <http://www.r-project.org/> (最終確認 9 月 23 日, 2013 年)
- Rhyan, J.C., Spraker, T.R., 2010. Emergence of diseases from wildlife reservoirs. *Vet. Pathol.* 47, 34–39.
- Richomme, C., Afonso, E., Tolon, V., Ducrot, C., Halos, L., Alliot, A., Perret, C., Thomas, M., Boireau, P., Gilot-Fromont, E., 2010. Seroprevalence and factors associated with *Toxoplasma gondii* infection in wild boar (*Sus scrofa*) in a Mediterranean island. *Epidemiol. Infect.* 138, 1257–1266.
- Ritke, M.E., 1990. Quantitative assessment of variation in litter size of the raccoon *Procyon lotor*. *Am. Midl. Nat.* 123, 390–398.
- Robinson, S.J., Samuel, M.D., Rolley, R.E., Shelton, P., 2013. Using landscape epidemiological models to understand the distribution of chronic wasting disease in the Midwestern USA. *Landsc. Ecol.* 28, 1923–1935.
- Rochlin, I., Turbow, D., Gomez, F., Ninivaggi, D. V., Campbell, S.R., 2011. Predictive mapping of human risk for west nile virus (WNV) based on environmental and socioeconomic factors. *PLoS One* 6, 1–10.
- Rushton, S.P., Lurz, P.W.W., Gurnell, J., Nettleton, P., Bruemmer, C., Shirley, M.D.F., Sainsbury, a W., 2006. Disease threats posed by alien species: the role of a poxvirus in the decline of the native red squirrel in Britain. *Epidemiol. Infect.* 134, 521–533.

- Sai, K.L., Kaw, B.C., 2002. Nipah virus encephalitis outbreak in Malaysia. *Clin. Infect. Dis.* 34, S48–S51.
- Sakoda, Y., Lto, H., Uchida, Y., Okamatsu, M., Yamamoto, N., Soda, K., Nomura, N., Kuribayashi, S., Shichinohe, S., Sunden, Y., Umemura, T., Usui, T., Ozaki, H., Yamaguchi, T., Murase, T., Ito, T., Saito, T., Takada, A., Kida, H., 2012. Reintroduction of h5n1 highly pathogenic avian influenza virus by migratory water birds, causing poultry outbreaks in the 2010-2011 winter season in Japan. *J. Gen. Virol.* 93, 541–550.
- Samson, A., Dubay, S. a, Huspeni, T.C., Cyr, A., 2012. Influence of environmental variables on *Baylisascaris procyonis* infection in raccoons. *J. Parasitol.* 98, 1279–1282.
- Sashika, M., Abe, G., Matsumoto, K., Inokuma, H., 2010. Molecular survey of rickettsial agents in feral raccoons (*Procyon lotor*) in Hokkaido, Japan. *Jpn. J. Infect. Dis.* 63, 353–354.
- Sato, S., Kabeya, H., Makino, T., Suzuki, K., Asano, M., Inoue, S., Sentsui, H., Nogami, S., Maruyama, S., 2011. Seroprevalence of *Toxoplasma gondii* infection in feral raccoons (*Procyon lotor*) in Japan. *J. Parasitol.* 97, 956–957.
- Schmitt, S.M., Fitzgerald, S.D., Cooley, T.M., Bruning-Fann, C.S., Sullivan, L., Berry, D., Carlson, T., Minnis, R.B., Payeur, J.B., Sikarskie, J., 1997. Bovine tuberculosis in free-ranging white-tailed deer from Michigan. *J. Wildl. Dis.* 33, 749–758.
- Siembieda, J.L., Kock, R. a, McCracken, T. a, Newman, S.H., 2011. The role of wildlife in transboundary animal diseases. *Anim. Health Res. Rev.* 12, 95–111.
- Simberloff, D., 2003. How much information on population biology is needed to manage introduced species? *Conserv. Biol.* 17, 83–92.
- Simpson, V.R., 2002. Wild Animals as Reservoirs of Infectious Diseases in the UK. *Vet. J.* 163, 128–146.

- Sorensen, A., van Beest, F.M., Brook, R.K., 2014. Impacts of wildlife baiting and supplemental feeding on infectious disease transmission risk: A synthesis of knowledge. *Prev. Vet. Med.* 113, 356–363.
- Spackman, E., 2008. *Avian Influenza Virus*. Humana Press, Totowa, NJ.
- Stuewer, F.W., 1943. Reproduction of raccoons in Michigan. *J. Wildl. Manage.* 60–73.
- 高橋健一, 2007. 野生哺乳類におけるエキノコックス 流行の現状と対策. *哺乳類科学* 47, 168–170.
- Taylor, L.H., Latham, S.M., woolhouse, M.E.J., 2001. Risk factors for human disease emergence. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 356, 983–989.
- Thomas, J.L., Slawson, R.M., Taylor, W.D., 2013. *Salmonella* serotype diversity and seasonality in urban and rural streams. *J. Appl. Microbiol.* 114, 907–922.
- 恒光裕, ロタウイルス病, 2006. 動物の感染症, 小沼操他編, 114, 第2版, 近代出版, 東京.
- 恒光裕, 牛ロタウイルス病, 2013. 牛病学, 明石博臣編, 237–239, 第3版, 近代出版, 東京.
- Thompson, A.K., Samuel, M.D., Van Deelen, T.R., 2008. Alternative Feeding Strategies and Potential Disease Transmission in Wisconsin White-Tailed Deer. *J. Wildl. Manage.* 72, 416–421.
- Tompkins, D.M., White, A.R., Boots, M., 2003. Ecological replacement of native red squirrels by invasive greys driven by disease. *Ecol. Lett.* 6, 189–196.
- Tompkins, D.M., Sainsbury, A.W., Nettleton, P., Buxton, D., Gurnell, J., 2002. Parapoxvirus causes a deleterious disease in red squirrels associated with UK population declines. *Proc. R. Soc. London. Ser. B Biol. Sci.* 269, 529–533.

- 内田郁夫, 牛のサルモネラ症, 2006. 動物の感染症, 小沼操他編, 126–127 第2版, 近代出版, 東京.
- Une, Y., Sanbe, A., Suzuki, S., Niwa, T., Kawakami, K., Kurosawa, R., Izumiya, H., Watanabe, H., Kato, Y., 2008. *Salmonella enterica* serotype Typhimurium infection causing mortality in eurasian tree sparrows (*Passer montanus*) in Hokkaido. Jpn. J. Infect. Dis. 61, 166–167.
- Usui, T., Yamaguchi, T., Ito, H., Ozaki, H., Murase, T., Ito, T., 2009. Evolutionary genetics of highly pathogenic H5N1 avian influenza viruses isolated from whooper swans in northern Japan in 2008. Virus Genes 39, 319–323.
- van Riper III, C., van Riper, S.G., Goff, M.L., Laird, M., 1986. The Epizootiology and Ecological Significance of Malaria in Hawaiian Land Birds. Ecol. Monogr 56, 327–344.
- Verme, L.J., 1969. Reproductive Patterns of White-Tailed Deer Related to Nutritional Plane. J. Wildl. Manage. 33, 881–887.
- Very, K.J., Kirchner, M.K., Shariat, N., Cottrell, W., Sandt, C.H., Dudley, E.G., Kariyawasam, S., Jayarao, B.M., 2015. Prevalence and Spatial Distribution of Salmonella Infections in the Pennsylvania Raccoon (*Procyon lotor*). Zoonoses Public Health.
- Warner, R.E., 1968. The Role of Introduced Diseases in the Extinction of the Endemic Hawaiian Avifauna. Condor 70, 101–120.
- Wauters, L. a., Gurnell, J., 1999. The mechanism of replacement of red squirrels by grey squirrels: A test of the interference competition hypothesis. Ethology 105, 1053–1071.
- Wiethoelter, A.K., Beltrán-Alcrudo, D., Kock, R., Mor, S.M., 2015. Global trends in infectious diseases at the wildlife–livestock interface. Proc. Natl. Acad. Sci. 112, 9662–9667.

- Woodford, M.H., 2009. Veterinary aspects of ecological monitoring: The natural history of emerging infectious diseases of humans, domestic animals and wildlife. *Trop. Anim. Health Prod.* 41, 1023–1033.
- Woodroffe, R., Donnelly, C. a., Cox, D.R., Bourne, F.J., Cheeseman, C.L., Delahay, R.J., Gettinby, G., McInerney, J.P., Morrison, W.I., 2006. Effects of culling on badger *Meles meles* spatial organization: Implications for the control of bovine tuberculosis. *J. Appl. Ecol.* 43, 1–10.
- World Health Organization (WHO), One Health Initiative will unite human and veterinary medicine.  
Available at: <http://www.onehealthinitiative.com/index.php>  
(Accessed November 23, 2015 )
- Yamaguchi, E., Sashika, M., Fujii, K., Kobayashi, K., Bui, V.N., Ogawa, H., Imai, K., 2014. Prevalence of multiple subtypes of influenza A virus in Japanese wild raccoons. *Virus Res.* 189, 8–13.
- Yimam, A.E., Nonaka, N., Oku, Y., Kamiya, M., 2002. Prevalence and intensity of *Echinococcus multilocularis* in red foxes (*Vulpes vulpes schrencki*) and raccoon dogs (*Nyctereutes procyonoides albus*) in Otaru city, Hokkaido, Japan. *Jpn. J. Vet. Res.* 49, 287–296.
- Zeveloff, S.I., 2002. *Raccoons*. A Nat. Hist. Smithson. Inst. Press. Washington, DC.
- Zhang, S., Tang, Q., Wu, X., Liu, Y., Zhang, F., Rupprecht, C.E., Hu, R., 2009. Rabies in Ferret Badgers, Southeastern China. *Emerg. Infect. Dis.* 15, 946–949.