

マダニの生物学

佐伯英治

近年、コンパニオンアニマルあるいはヒトの外部寄生虫として注目を浴び、かつ最大のターゲットとなっているのはもちろんノミ類であり、そのためノミに関する関心および知識は各獣医師間に十分に高まりをみせており、かつペットオーナーにも浸透普及しているように思われる。翻って、同じ節足動物に属するダニに対する一般の関心は未だに低いというのが現状であろう。確かにダニ刺咬症という一面からみればその被害はノミのそれに比べるべくもないが、媒介する病原体の範囲の広さからみたベクターとしての重要性、あるいはダニ類の種類の膨大さとそれに随伴する生物学的多様性など、その背景の奥深さはノミに優ることはあっても決して劣ることはない。ヒトが自然に積極的に

関わる機会が意識的にせよ無意識的にせよ増加している昨今、コンパニオンアニマルひいてはヒトとダニとの接触の機会は確実に増えていくことが容易に予想される。

この小論では、これまでに多くの先達が長年かけて蓄積してきた知識を概括する機会と認識し、マダニ類の生物としての一般的特性を述べることにする。

1. マダニの分類学的位置

未発見、未登録のダニを含めると、地球上には50万種前後のダニが存在すると推測されるが、現在知られているのは4万種強のみである。日本国内には約1,700種のダニが知られている。

マダニ類の分類学的位置については、図1に要約した。

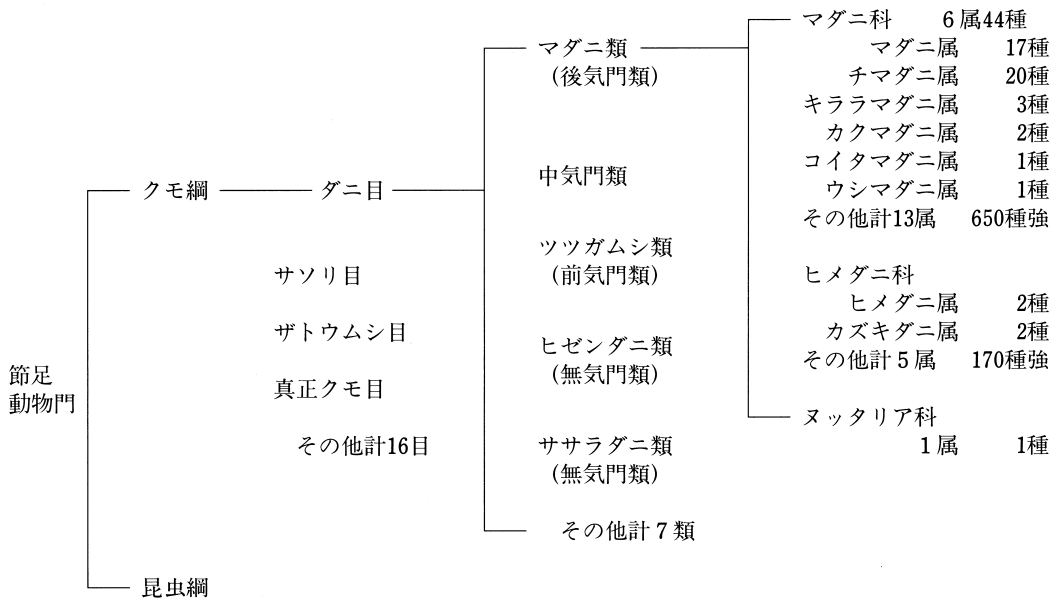


図1 マダニの分類学的位置



写真1 クリプトコイタマダニの顎体部走査電子顕微鏡像触肢(a)や口下片(b)の形状が明らかである。

2. マダニ(マダニ科マダニ)類の基本的形態

マダニはクモ綱に属する(脚はほとんどのもので幼虫期3対6本,若・成虫期は4対8本)がクモとは体のつくりが異なる。ダニは同じクモ綱の中ではむしろザトウムシに近い。クモは頭胸部と腹部との境がくびれてはっきりしているが,ダニでは両者が合一して1つの袋(管)のようになっている。

その大きさは昆虫に比べはるかに小さく,最小で90 μ m(ホコリダニの一種の雄)から3cm(マダニ類の雌の吸血後)程度である。英語では大型のダニ(マダニ類)をtick,それ以外をmiteという。

ダニは昆虫とは異なり触角や翅を持たず,体前部の顎体部と胴体部からなる。顎体部には脳組織も眼(ダニの眼はすべて単眼)もないことから,いわゆる頭部には相当しない。顎体部はいわば口器に相当し,鋏角と触肢の2対の付属肢を持っていて,体中央腹面には口下片を備える(写真1)。鋏角はまさにハサミの役割を果たし,獲物を捕獲したり食物を切り刻んだり,さらには動物から吸血する際には皮膚を切り刻む。雄では精子

を包んだ袋状の精包を自らの鋏角につけて,雌の生殖口からその体内に送り込む役割などを担う。口下片は宿主の皮膚を刺して体を固定する役目をする。触肢は一種の感覚器官で触角に相当すると考えられる。

3. マダニ科マダニの進化と系統発生

古生代デボン紀の地層からダニの古い化石が発見され,プロタカルス・クラニイと名付けられた。つまり今から遅くとも3.5~4億年前にはダニの祖先が出現したものと考えられる。この時代,爬虫類以上の高等動物は未だに出現しておらず,したがって初期のダニは爬虫類,鳥類および哺乳類から吸血をすることは不可能である。そこで腐ったシダ植物や小さな昆虫などを補食していたものと推察されている。この最古のダニは,捕食性の現在のハシリダニ科のダニによく似た構造を持っていることから,この推察が補強される。微小なダニは化石としては残りにくいいため発見はきわめて困難であり,実際はプロタカルスのほかにも多種多様のダニが土壌表層に生活していたものと推測されている。

マダニの系統発生に関するある仮説によると,マダニの祖先は古生代後期に皮膚のなめらかな爬虫類の真正外部寄生虫として出現したものであり,その後爬虫類が生息場所を様々に拡大するにしがたいマダニの生息場所も変化し,マダニと宿主双方に同時進行的な進化が生じる結果となり,そこで2つのマダニの系統が発生し現存する2つの大きな科に進化したという。

マダニ,ヒメダニ両科のマダニは,約2億年前,古生代後期から中生代初期にかけてすでに地球上に存在していたと考えられているが,ヒメダニと分化直後のマダニ科マダニの原始的形

態は、今日のマダニ属やチマダニ属などの比較的原始的な種に似たものであると推察されている。キラマダニ属などはおそらく爬虫類の多くの種が急激に減少した中生代後期（白亜紀）に出現したものであるという。コイタマダニ亜科のウシマダニ、カクマダニ属そのほかの多くの属はそれよりもずっと近く、恐らく鳥類や哺乳類が繁栄し始めた新生代初期（第3紀）に進化したものと考えられている。哺乳類や鳥類とともに進化を遂げたチマダニ属などは、ほとんどがその宿主嗜好性を変えずに今日に至っており、チマダニ属では現在1種のみが爬虫類を宿主としている。

4. 宿主への適応と発育様式

鳥獣寄生のマダニ類は約2億年前に地球上に登場したものと考えられている。それまでの数億年の間に、天候や宿主へ適応しつつその生活様式を捕食性から外部寄生性へと変化させ、マダニ特有の生活史あるいは吸血方法などを構築してきた。脊椎動物の進化過程がまず爬虫類、続いて鳥類、哺乳類の出現、繁栄へと流れたため、マダニの系統もヒメダニ、マダニ両科に別れる結果となったことはすでに述べた。

マダニ科マダニ類の系統進化の過程は、鳥類や哺乳類の急速な進歩に対してきわめて柔軟に進行したものと考えられている。すなわち、マダニ科では宿主の探索が当初から獣穴外や巣外でおこなわれていたため、発生の初期には早くも3宿主性が確立され、行動範囲の広い鳥類や哺乳類の帰巢を待つ必要がなくなった。このような宿主利用方式は今日まで残されていて、マダニ科マダニ約650種中600種までが3宿主性である。宿主探索行動が変化すると、宿主のグルーミング行動に対抗

して体が小さくなったり、各発育期のダニの吸血、飽血に要する時間に対応変化がみられるようになった（後述）。一方、マダニ科のある種のダニでは宿主の大型哺乳類と同時平行的に進化した結果、1宿主性あるいは2宿主性となったものもある。この性質はマダニ科のマダニが棲巢性でないために、小型の哺乳動物を宿主として利用できない未熟期のある種のマダニが、冬季においても吸血源を確保する手段として発達させたもので、この特性は今日もウシマダニ属などに引き継がれている。

5. 吸血のメカニズムの唾液分泌

マダニの一生は寄生吸血期と未吸血期に分けられる。寄生吸血期間は数週間、残りの数カ月から数年は全くの飢餓期間であり、唯一の餌である血液を摂取することでのみ発育期が進んだり、産卵および増殖が可能となる。自然環境下に生きるマダニは水平方向にはあまり移動しないため、もし宿主となる動物が近くを通らなければ、やがて餓死することになる。マダニ科マダニ類の宿主との接触は、炭酸ガス、宿主の臭気、体温、遮光、物理的な振動などの刺激を第1脚末節のハラー氏器官、触肢などの感覚器が認知することで可能となる。

マダニ科マダニ類の吸血パターンは、幼虫～成虫までの3発育期において各々3回の遅い吸血相をへて、それぞれの飽血離脱前12～24時間には急速な吸血期という順でおこなわれる。雌成虫では交尾が急速な吸血のきっかけの1つとなっているようである。遅い吸血の時期には、雌成虫の場合吸血時の体重は未吸血時の体重の10倍程度にしかならないが、急速な吸血後は更に10倍（最終的に100倍）の体重増加がみられる。一般に、マダニ

の遅い吸血相は単純に血液の蓄積に基づく体重増加をもたらすのみならず、特定の物質の選択的な取り込みと速やかな代謝回転、表皮クチクラの成長、血液成分の濃縮など、きわめてダイナミックな生理変化を伴う成長現象とみなすことができる。一方、雄ダニの体重増加は数倍程度に止まる。未吸血雌マダニ成虫の体重はおおむね2～3mg程度であるが、吸血した血液は3倍以上に濃縮した後利用するため、実際の吸血量は雌成虫1匹あたり約1 μ lに達する。濃縮された血液中の水分および塩類イオンは中腸で吸収され、唾液として宿主に戻されたり、あるいは基節腺液分泌（ヒメダニ科）により体腔内から排泄される。

宿主に寄生したマダニ科のマダニは、吸血に先立ちまず唾液中に含まれる酵素で皮膚を溶かしながら鉋角で皮膚表面を切り開き、口下片をゆっくりと差し込んで皮下に形成された血液プールから血液を摂取する。マダニ科の中では比較的原始的なマダニ属やキララマダニ属では、皮膚深くさし込むことのできる長い口下片を有しており、宿主としっかり連結することが可能となる。より進化した他のマダニ科マダニ（4属）では触肢と口器は短くなっており、そのため彼らは吸血後24時間程度経過すると、唾液腺で産生されるセメント様物質を分泌して口下片全体を包みこみ、体を宿主にしっかりと固定する。セメント様物質を注入した後は抗凝固物質（抗トロンボキナーゼ活性因子、アピラーゼによる抗血小板活性など）を分泌して、血液の凝固を防ぐ。加えて、エステラーゼ、アミノペプチダーゼ、プロスタグランジンE₂などの物質を含む唾液を分泌して局所の炎症、充血、浮腫、出血などを引き起こし、吸血をより



写真2 産卵中のフタトゲチマダニ

容易にしている。さらに飽血が近づくときセメントを溶解する成分を含んだ唾液を分泌して、虫体は宿主から離脱することができるようになる。マダニの唾液中には以上のようにさまざまな生理活性物質が含まれており、これが吸血時に家畜やヒトにしばしば致命的な影響を及ぼす、いわゆるダニ麻痺症を引き起こす原因となる。

マダニの幼虫は野ネズミなどの地表性の小型げっ歯類を3～4日間吸血し、飽血すると地上に落下し約1週間後に若虫に脱皮する。若虫は中型哺乳類や鳥類に寄生して（全発育ステージを同一種の動物を宿主とするタイプもある）4～5日間吸血後、飽血、落下、脱皮をおこない、2～3週後に成虫となる。成虫の吸血期間はほぼ1週間程度であるが、キララマダニ属のダニでは1ヵ月間吸血するものもある。飽血・落下した成虫は高湿度を好み、また負の走光性を示して物陰や木の葉の下などに潜んで、適温ならば数日～1ヵ月程度で産卵する（写真2）。以上、マダニの吸血の目的は2つ、すなわち脱皮と生殖・産卵に集約される。なお、ヒメダニ科のダニは吸血時間は非常に短く、例えばカズキダニ属の成虫ではわずかに10分以内で飽血が可能である。したがって、マダニ

科のように血液を濃縮することもなく、またセメント物質を分泌して口器を皮膚に固定する必要もない。

ダニに摂取された血液は中腸へ移り、マダニ科のマダニでは中腸の胃および盲腸で消化がおこなわれ、分解された血液の低分子成分を同じく中腸の消化細胞が吸収してエンドソーム内に蓄える、いわゆる細胞内消化をおこなうことが知られている。消化された血液のほとんどは完全に消化され、黒色のヘミンが残るのみでこれが糞として排泄される。消化吸収された血液の一部は脂質となり、エネルギー源として中腸に貯蔵される。

6. マダニの生殖・産卵・性決定

すでに述べたとおり、成虫の吸血の目的は生殖行動にある。マダニ科マダニ類の雌成虫は比較的長期間（6～10日）吸血するが、交尾を終えると急速な吸血期をむかえ、やがて飽血すると落下し相当数（300～数千個）の卵塊を地上に産み、その後死亡する。交尾できない雌成虫は急速な1吸血ができず長い間吸血を続ける。それでもやがて飽血落下するが卵形成はおこなわないという。おそらく、精液中に卵形成を誘導する因子が存在するためと考える研究者もいる。マダニ科の雄ダニは間欠的に少量吸血するが、この吸血は精子形成に不可欠である。精子の成熟率やその数に関しては、種によってその時期を異にする。すなわち、マダニ属の雄ダニでは脱皮後間もない時期の成虫で精子形成および成熟は最高となるが、それ以外のマダニ科のマダニ類では精子の減数分裂にはまず吸血が必要になる。つまりマダニ属に関しては雄の交尾行動に吸血は必ずしも必要ではないが、その他のダ

ニでは血液摂取後初めて宿主体上での交尾が可能となる。精子細胞を雌体内に受け渡す手段として、陰茎を用いて直接精子を送り込むものもいるが（ハダニやコナダニ）、大多数の種では雄は陰茎を持っておらず、精子を収めた包み状の精包を体から出し、これを雌の生殖門に送り込む。マダニでは鋏角や触肢、口下片を使って精包を雌に受け渡す。

ところで、マダニの卵形成のメカニズムはどのようになっているのであろうか。もちろん卵細胞自体は卵巢で発生するのであるが、卵黄の主成分となる卵黄タンパク質は脊椎動物では肝臓で生成される。それ以外の動物では肝臓に相当する組織、例えば昆虫では脂肪体という組織が作る。マダニでは卵黄タンパク前駆物質（ヴィテロジェニン）が中腸の卵黄細胞と脂肪体で産生され、これが体液を介して卵巢に移行し、発達中の卵に蓄えられて卵黄になるという。多くの昆虫では幼若ホルモン（ 0 、 1 、 2 ）が卵黄タンパク質の合成や、その卵巢への取り込みを制御していることが知られている。一方、ダニ類では以前から脱皮ホルモンの存在は証明されていたが、幼若ホルモンの有無については未だに明らかでない。あるいは、卵形成を誘導する異なったタイプの因子が介在するものと考えられるグループもある。細部に不明な点はあるものの、吸血から産卵に至る過程は脂肪体の活性化、ヴィテロジェニンの分泌合成、卵黄の蓄積、卵殻形成という流れでおこなわれる。

多くのダニには雌雄が存在し繁殖方法としては両性生殖をおこなうが、ある種のダニでは雄が存在せず（クローバーハダニなど）雌が単為生殖をおこなう。わが国で最も重要な衛生害虫の1つであるフタトゲチマダニには、単為生殖系統（ほぼ

表1 わが国に認められる主なマダニ科マダニ類

属名	和名	宿主	分布域
マダニ属	カモシカマダニ	イヌ・ヒト	東北～近畿，九州
	タネガタマダニ	イヌ・ネコ・ヒト	北海道～九州
	ヤマトマダニ	イヌ・ネコ・ヒト	北海道～九州（屋久島以北）
	シュルツェマダニ	イヌ・ヒト	北海道～九州
	タヌキマダニ	イヌ・ヒト	東北，関東，九州
チマダニ属	ツリガネチマダニ	イヌ・ヒト	北海道，関東～九州，奄美大島
	イスカチマダニ	イヌ・ヒト？	北海道，東北
	イヤスチマダニ	イヌ	関東，近畿，九州
	キチマダニ	イヌ・ネコ・ヒト	北海道～九州
	ヤマアラシチマダニ	イヌ・ヒト	九州，沖縄
	ヤマトチマダニ	イヌ・ヒト	北海道～中部
	フタトゲチマダニ	イヌ・ヒト	北海道～九州（屋久島以北）
キララマダニ属	タカサゴキララマダニ	イヌ・ヒト	関東～沖縄
ウシマダニ属	オウシマダニ	イヌ・ヒト	九州，沖縄
コイタマダニ属	クリイロコイタマダニ	イヌ・ヒト	九州，沖縄

下線はイヌを本来の宿主とするマダニ類

全国的に分布，その他東アジア，オセアニア）と両性生殖系統（主として西日本に分布）の互いに交雑できない2系統が存在する。わが国の単為生殖系統のフタトゲチマダニの性比は雌1,500：雄1の割合で，この雄も生殖能力を欠く。したがって，子孫に伝達される遺伝情報はすべて雌由来のものである。恒常的に単為生殖だけで繁殖しているマダニはフタトゲチマダニが唯一のものである。ちなみに，単為生殖系統は3倍体（ $n=30\sim35$ ）で，両性生殖系統のそれは2倍体で雌が $n=22$ ，雄が $n=21$ である。なお両性生殖とはいえ，多くのダニでは交尾しても未受精卵と受精卵が生じ，前者からは雄，後者からは雌が生まれるという，昆虫類でいえばアリやハチと同じ性決定方法をとる。すなわ

ち，多くのマダニの性は卵が受精したか否かで決定することになる。受精時における性染色体の組合せの如何で雌雄が決定するのはむしろ少数派であり，マダニ類がこの典型である。フタトゲチマダニ両性生殖系統（上述のごとく雌の染色体数が1つ多い）で雌の性決定はXY型，雄はXO型である。

7 わが国にみられる主なマダニ科マダニ類（イヌおよびネコに寄生例のあるもの）

これまでにイヌとネコに寄生の報告のあったマダニを表1に取りまとめた。その出典により種数は固定されていないが，今後その数は増加することが予想される。

表からも明らかな通り，イヌに寄生が認められ



写真3 ヒトのマダニ咬症



写真5 ヤマトマダニの成ダニ



写真4 キチマダニの成ダニ



写真6 ツリガネチマダニの成ダニ

るマダニのほとんど全てが、ヒトでもマダニ咬症の原因虫となっている（写真3）。

8. 分布状況

わが国では特に北海道や東北地方に多い、いわゆる北方系ダニや、逆に九州には分布していても本州には分布しない南方系のダニ、さらには日本の南方に分布するものが台湾、東南アジアなどにも認められるなどの環境温度による棲み分けが明らかである。また、高度による棲み分けも知られており、例えばキチマダニ（写真4）は比較的高度の低い地帯に多く、反対に

シュルツェマダニやヤマトマダニ（写真5）は1,000m以上の高地を好む傾向がある（北方では関東以西よりも300m下降した生息パターンを示す）。大都市圏の飼育犬の寄生例にはツリガネチマダニ（写真6）が多い。

9. 季節的消長

全国的に広く分布し、しかも重要な疾病を媒介するフタトゲチマダニについては最もよく調べられている。すなわち、冬季は各発育期の虫体（絶対数では幼虫が多いが検出頻度は若虫が高い）が未吸血の状態で落ち葉の陰などに隠れて越冬し、

表2 マダニにおける病原体保有状況の交錯性

病原体	病名	マダニ科	ヒメダニ科
ウイルス	脳炎	◎	
	出血熱	◎	?
細菌	野兎病	◎	○
リケッチア	ロッキー山紅斑熱	◎	○
	ボタン熱	◎	
	北アジアマダニチフス	◎	○
	リケッチア痘		○
	日本紅斑熱	○	
	発疹熱	?	
	ツツガムシ病	○	
	Q熱	◎	○
	アナプラズマ病	◎	
	エペリスロゾーン病	?	
ヘモバルトネラ病	?		
スピロヘータ	回帰熱		◎
	ライム病	◎	
原虫	バベシア病	◎	
	タイレリア病	◎	
	ヘバトゾーン病	?	

◎最も有力 ○例あり ?可能性あり (高田, 1992より一部改変)

草地の草丈が10cm以上になる頃に活動を開始する(地域により異なるが5月上旬前後)。草上の個体数は若虫が優勢で、これらが新たな宿主に遭遇すると彼らに寄生し、吸血、飽血(寄生後1週間弱)、落下、脱皮と一連の発育を完了し成虫(約2~3週間)となる。したがって、初夏から夏には成虫数はピークとなり、さらに成虫は約1週間程度で飽血、落下してその後1ヵ月以内に産卵することから、初秋からは幼虫数がピークをむかえる。一方、キチマダニは幅広い活動期間を示し、真冬でもしばしば本虫が動物から採集される(事実、狩猟期間の10月下旬から2月中旬の間で、狩猟犬から最も検出

頻度の高い種は本種であったとの報告がある) ことに加えて、夏季さらには晩秋には一番吸血活動が盛んであるというように、ほぼ通年活発に活動している。一般的に、タネガタマダニは本州では春~初夏と秋に活動するが、九州地方では冬季でも採集される。また、ヤマトマダニは本州では2~9月と比較的長い期間活動し、特に春先から夏がピークであり、北海道でも6~9月にみられる。シュルツェマダニは春~夏に活動のピークがある。

10. マダニが宿主に与える直接的病害と疾病媒介者としてのマダニ

直接的病害としては重度寄生の場合に、マダニ

による大量の吸血が宿主に貧血による死をもたらす、重大な害作用の1つとしてあげられる。例えば、カクマダニ属の1種の雌ダニ1匹(体重7~10mg)が吸血可能な血液量は4,000mgに達するという。他方、吸血の際に宿主に注入される唾液中には様々な生理活性物質が含まれており、これが宿主に重大な影響を与えることがある。これらの物質が体内に注入されることにより、炎症反応が拡大したり、時として麻痺性毒素のため上向性の弛緩性麻痺を引き起こされることがある。

一方、マダニは全ての発育期で吸血を必要とする偏性吸血者であり、そのそれぞれの発育期に病原体の侵入と伝播の可能性をはらんでいる。病原体の多くは介卵性にも経発育期性にも伝播されうる。マダニが様々な動物に媒介する病原体の範囲は極めて広範にわたり、ベクターとしての能力は蚊に優るとも劣らない。

表2にマダニ類が媒介すると考えられている疾病を列記する。

11. マダニ防御法

マダニの生態や寄生様式は大変特異的なものであるので、その駆除も自由生活期と吸血期の両方を対象とし、その上、宿主およびその周辺

環境等を視野に入れ実施しないと実効性は乏しい。動物体に対する具体的な駆除法としては、動物体表に寄生しているダニについては液剤や粉剤あるいは薬浴など殺ダニ剤による駆除であり、動物体の予防管理はノミ・マダニ取り首輪などの装着である。特にダニの汚染が深刻かつ明らかな地域では、首輪等の忌避的な使用は大切である。自然環境下でのダニの化学的あるいは生物学的防御は、ダニの持つ生物学的特性からその目的達成までに払う労力を、十分考慮しなければならない。家屋や犬舎の整備、例えば壁の割れ目を補修したり、敷物を頻繁に交換するなど実行可能なことについては大いに労力を払うべきである。

参考図書

- 衛生動物学ノート 板垣博・今井壮一・大塩行夫、講談サイエンティフィック、東京、1989
 ダニの話 江原 昭三編、技報堂出版、東京、1990
 ダニの話 江原 昭三編、技報堂出版、東京、1990
 病原ダニ類図譜 高田 伸弘 金報堂、京都、1990
 ダニと病気の話 江原 昭三編、技報堂出版、東京、1992
 獣医臨床シリーズ 1993年版 Vo1.21/No.1 マダニ媒介性疾患 福井 正信監訳、学窓社、東京、1993
 新版獣医寄生虫学(小動物編) 新版獣医寄生虫学編集委員会編、文永堂出版、東京、1995