総 説

日本脳炎ウイルスの vector

高 橋 三 雄 石 井 孝 唐 牛 良 明

THE VECTOR OF JAPANESE ENCEPHALITIS VIRUS

Mitsuo TAKAHASHI

National Institute of Health, Tokyo

Takashi ISHII

Kyoto Prefectural Institute of Public Health, Kyoto

Yoshiaki KAROJI

Public Health Research Institute of Kyoto City, Kyoto

〔受付：10月20日，1973年〕

第1部 ウイルスと vector との諸関連

I. まえがき

II. Vector 個体によるウイルスの増幅

1. 感染の成立
2. Vector 体内でのウイルス増殖
3. 媒介能の成立

III. 流行学的に見た vector

1. Vector の種の問題
2. 吸血習性
3. 日脳流行因子としてのコガタアカイエカ個体群

第2部 コガタアカイエカ個体群の量的把握について の問題点

I. はじめに

II. コガタアカイエカ個体群の認識と把握方法の不一致

III. 把握の対象となりうる蚊個体群

IV. 定量的採集方法と採集個体数の変動要因

1. いわゆる定量的採集法
2. 誘引源と環境要因
3. 採集場所の差

V. 採集データの検討

1. 採集個体数の日変動

2. 全採集個体数の推定

3. 消長曲線の推定

4. Williams' mean

VI. 調査対象個体群の選定

VII. あとがき

日本脳炎ウイルスの vector に関する知見は、わが国における三田村、北岡らの一連の研究に端を発して今日に至るまで著しく進展し、発表された論文も膨大な数に達する。しかしながら、仔細にその内容を検討すると、われわれにとって未知の領域が驚く程数多く残されていることに気付く。

したがって本稿においては、日脳ウイルスの vector に関する研究の歴史的概括や知見の網羅を試みるよりも、むしろ残された問題点の発掘に重点を置いて解説を試みることにしたい。

特に1960以来わが国の国公立研究機関や大学で急速に進められてきた研究成果は、まだ論文という形で公表されていない部分がかかなりあつて、引用文献として適切でないものも多いが、部分的にはあえてそれらも引用してあることをお断りしたい。

なお、第1部は高橋、第2部は石井および唐牛が分担執筆した。

第1部 ウイルスと vector との諸関連

I. ま え が き

蚊媒介性である日脳ウイルスが野外で蚊以外の吸血性節足動物から分離された例はきわめてまれであり、かつデータとしての信頼性もきわめて薄い。したがって日脳ウイルスに蚊以外の vector があり得るかという問題はここでは扱わない。万一どこかでそのような事が起こっているととしても、ウイルスと vector との関連という点では、以下の記述に基本的な変更が必要とされるとは考えにくいからである。

II. Vector 個体によるウイルスの増幅

1. 感染の成立

周知のように、蚊のウイルス感染は viremia の状態にある宿主(脊椎動物)からの蚊の吸血を通じてなされることが基本的な道筋である。人工的にはウイルスを直接蚊の体内に注射する方法¹⁴⁾、ウイルス液に蚊幼虫を浸す方法¹⁵⁾、ウイルス液に蚊をとまらせて附節よりウイルスを侵入させる方法¹³⁾などで感染を起こさせることができるが、これらの道筋が疫学的な重要性を持つとは考え難い。

蚊が動物血液を吸入すると、直ちに蚊の前部中腸細胞(anterior midgut cells)は物質の分泌を開始し、血液はこの物質による膜(peritrophic membrane)により周囲を包まれて blood bolus として後部中腸(posterior midgut)に蓄えられる²³⁾。したがって血液中にウイルスが存在する場合、第1の感染部位である後部中腸細胞が直接ウイルスに露出されることがなく、peritrophic membrane(以下 PM と略)の存在は蚊のウイルス感染に重要な働きをなすことが想定されるが、まだこの PM の役割についての解明は全くなされていない。蛍光抗体法による土井ら⁷⁾の所見によると、コガタアカイエカの日脳ウイルス感染初期には後部中腸細胞のうちごく限られたものしか特異蛍光を示さず、後次第に全面にウイルス抗原が行きわたるが、この事は PM の役割を暗示するものであろう。ウイルス注射法によると、吸血法に比して蚊のウイルス感受性が著しく高まることが林ら¹⁴⁾によつて報告されているが、あるいはこれも蚊の中腸細胞のウイルス感受性だけでは説明できないかも知れない。

蚊のウイルス感受性は、蚊の種類が異なればまた当然異なる。感受性の定量的表現としては、Gould ら⁹⁾の minimum infective dose (蚊の5%程度を感染せしめるウイルス量)や Collins ら⁶⁾の 50% infective level がある。後者の場合は、同一感染ウイルス量に対して蚊

個体の反応がおそらく正規分布するであろうことを前提としており、実際にコガタアカイエカと日脳ウイルス JaGAr #01株との間には用量-反応関係がよく成立し、50%感染量を $10^{1.7}$ マウス致死量と計算することができ²⁸⁾。しかしながら、よく整備された実験条件でのこの種の定量的観察は現在でもきわめて不足しており、各種類の蚊の日脳ウイルスに対する感受性の定量的比較や、同一の蚊に対するウイルス株の感染性の比較が十分行なわれたとは言いがたい。

実験室内で弱毒化された日脳ウイルス株は、一方コガタアカイエカに対する感染性を低下させるかまたは失っていることが報告されている⁶⁾²⁹⁾が、この事実は注目すべきとしても、その機序に至るまでは解明されていない。

2. Vector 体内でのウイルス増殖

ウイルスを感染させた蚊を高温(通常は27-30°C)で飼育し、経目的に蚊個体のウイルス量を測定すると、感染後10-14日でウイルス量は最高値に達し、その後は蚊の生存期間を通じて見かけ上 plateau の状態でウイルスが保持され続ける¹⁰⁾²⁸⁾。しかし、蚊体内でのウイルス生産の dynamics はかなり複雑であつて、われわれの知識はまだきわめて概念的である。

LaMotte¹⁰⁾および土井ら⁷⁾によつて調べられた蚊体内のウイルスの消長を通覧すると次のようである。

第1の感染(増殖)部位である中腸細胞では、感染の後期になるとむしろウイルス量が低下する。中腸細胞がウイルス感染によつて傷害を受けずにウイルスの供給力を失つて行く機構については全く不明である。インターフェロンないしは類似のウイルス増殖抑制物質の産生が、予想されるが、まだ想定の外を出ない。奈須ら²¹⁾の電顕所見では、この部位がウイルスの multiplication form を認め得た唯一の場所である(第1図)。

ウイルスの第2の主要な増殖部位としては、体内のあちこちに分布する脂肪産生組織が重要な働きをするであろうことはほぼ疑いない。特に、後述するように、唾腺の先端を取り巻く脂肪産生細胞の役割りはきわめて大きいと考えられる。

血リンパは当然ウイルスの transport に関与するであろうが、その様式については全くわかっていない。Phagocytic cell などの血球部分や蚊の active lipid transport とウイルス transport との関係について今後精査する必要がある。

哺乳類に対して好神経性である日脳ウイルスが、蚊に対して特に著しく好神経性を示さない点は興味ある事実である。感染のきわめて後期には、頭部および胸部神経節に高いウイルス量の集積を LaMotte は認めている

第1図 日脳ウイルス感染コガタアカイエカ中腸表皮細胞における Vesicle (VS) 中のウイルス (V) 成熟 (奈須, 北岡, 高橋) (原図)

が、蛍光抗体法による土井らの観察ではそれ程の重要性を認めていないようである。

その他の諸臓器については、唾腺を除いてはウイルス増殖部位として注目されるものは特に見当たらない。

唾腺は、中腸や脂肪産生組織と並んで、蚊のウイルス感染にとってきわめて特異な役割を果たすが、その詳細は次節にゆずることとする。

3. 媒介能の成立

非常に特殊で、かつ例外的な場合には、蚊が高濃度のウイルスを含む血液をある宿主の個体から部分的に吸血し、汚染された口吻で直ちに他の個体への吸血に移ることによって、後者へのウイルスの mechanical transmission を起こすことも想定されるが⁴⁾、日脳ウイルスを含むアルボウイルスの媒介様式は基本的には biological transmission である。

コガタアカイエカに日脳ウイルスを感染させると、やがて唾腺に高濃度のウイルスの集積が起こり、特に唾腺細胞の液胞(唾液)中にそれが著しいことが前記土井論文⁷⁾にも示されている。唾液のウイルス濃度は最終的には蚊1個体の吸血に伴う排出唾液量当たり $10^{4.0}$ マウス致死量にも達する²⁸⁾。唾液全体のウイルス量も比較的早く中腸のウイルス量を凌駕する(第2図)。

問題は唾液中へのこのような大量のウイルス集積の機序であつて、奈須²⁴⁾の電顕的所見ではコガタアカイエカ唾腺中のウイルスは液胞内の大量の virion の集合として認められるが、唾腺細胞の cytoplasm にはこれら

第2図 コガタアカイエカ中腸および唾腺の日脳ウイルス量の変動(高橋, 原図) DL-detectable level

第3図 日脳ウイルス感染コガタアカイエカ唾腺液胞中へのウイルス粒子 (V) の集積 (奈須, 北岡, 高橋) (原図)

の源となるようなウイルスの増殖像を発見していない(第3図)。A群に属するアルボウイルスでは唾腺細胞内でのウイルス増殖像が電顕的に認められるとの報告がある¹²⁾³⁷⁾が、これが唾液中のウイルスを供給するのに十分なものであるかどうかはわからない。唾液中のウイルスが他から機械的(または生物学的)に取り込まれるのではないかとの疑いを生ぜしめる理由は他にもある。

第1に、蚊体内でのウイルス増殖はかなり単純に温度依存的であつて、 10°C になると増殖が停止する¹⁷⁾が、媒介能の発現は必ずしもウイルス増殖と平行でなく、低い温度条件では媒介能の成立が著しく抑制されるということである。第4図は蚊に高い濃度のウイルスを吸わ

第4図 2つの温度条件下でのコガタアカイエカの日脳ウイルス媒介能発現（高橋，原図）．縦軸は各日に5匹の蚊を使用し，黒ぬりの部分の数だけ媒介能十であることを示す

せ，100%の感染率を示す状態で2つの温度（28°C，20°C）条件での蚊のウイルス媒介率を比較したものであるが，低い温度では感染後35日を経過しても媒介率が100%に達しないことを示したものである．蛍光抗体法でこのような蚊の唾腺の部分を観察すると，唾腺周囲の脂肪産生細胞にまでは特異蛍光が到達しているが，唾腺内部にはウイルスが入り込んでいない像が観察されることがある．したがって低温条件下でのウイルス媒介能成立の抑制は唾腺の何らかの生理的不活性と関係があるらしいことが想定された⁸¹⁾．

次に，蚊のウイルス媒介能は蚊の個体としての生理活性と関係があるらしいということである．日長条件を異にして蚊を飼育した場合，短日に置かれた蚊の唾液中のウイルス濃度は長日に置かれたものよりも低いという報告がある⁸¹⁾．ただしこの論文では，長日に置かれた蚊の唾液のウイルス濃度そのものがかなり低いので，十分信頼性を置けるデータではないかも知れない．

いずれにしても，将来コガタアカイエカ唾腺でのウイルス増殖が電顕や他の方法で証明されることがあり得るとしても，それで上記の疑問が氷解するわけではない．

唾腺以外の場所から唾液にウイルスを供給する場所があるとすれば，それはおそらく唾腺の先端部分を広く取り巻いている脂肪産生組織であろう．第5図に示した蛍光抗体の写真でも明かなように，この細胞群には著明な特異蛍光が例外なしに観察される．この脂肪体の役割については不明であるが，唾腺に対する物質やエネルギー供給に役立つであろうことは十分考えられるから，この場で産生されるウイルスが唾腺（または唾液）と何らかの関係を持つであろうことを予想しても誤りはないであろう．

第5図 日脳ウイルス感染コガタアカイエカ唾腺の蛍光抗体写真．唾腺の3本の lobe と，先端部脂肪体左端の脂肪産生細胞に強い特異蛍光を示す．（高橋，原図）

液胞内に集積されるウイルスの運命についても疑問の点が少ない．温度条件としては外気依存的であり，液胞という環境条件の中で果たしてどれだけ感染性を保ち得るのか，また常に彼らは新しい粒子に補填されることによって全体の感染価を維持しているのかについてもわれわれは知識を持たない．

III. 流行学的にみた vector

1. Vector の種の問題

わが国においては，野外で採集された蚊からのウイルス分離の結果を見ると，日脳ウイルスに関する限りほとんどがコガタアカイエカからであり，例外は非常に少ない³⁸⁾．日本産のコガタアカイエカは，通常 *Culex tritaeniorhynchus summorosus* と呼ばれる亜種に属し，この亜種の分布範囲はインド，パキスタンで原亜種 *C. t. tritaeniorhynchus* と境を接してその東，すなわち東南アジア，インドシナ，インドネシア，フィリピン，中国，朝鮮，日本，沿海州などに分布しており，日脳ウイルスの分布領域ときわめてよく一致している²⁸⁾．しかし分類学的には最近では原種と *summorosus* 亜種とを識別する形態学的特徴が非常に変異の多いことから *summorosus* 亜種の独立性はむしろ否定されている²⁾．Barnett は両者の交雑実験によつて，パキスタン産の *C. t. tritaeniorhynchus* の雌と日本産の *C. t. summorosus* の雄とを交配させた場合には受精率が低いことを述べているが²¹⁾，このような遺伝的な性質は亜種としての違いを示すものでなく，コガタアカイエカの狭所交尾性（stenogamy）を規定する遺伝因子の実験に使用した population の間の差異を表言したものに過ぎないと考えてよいであろう²⁶⁾．

日本以外では，台湾では *Culex annulus*²²⁾ が，ボル

ネオでは *Culex gelidus*¹⁸⁾ が main vector であると考えられ、これらの地域ではコガタアカイエカに比べて数量的にもこのような種類の蚊が dominant であると考えられる。

日本でのコガタアカイエカ以外からの分離例では、特にアカイエカが注目され、このような蚊が流行学的（またはウイルスの生態学的）にコガタアカイエカと異なつた役割を果たしているのではないかと想定される場合もあるが確証を欠く。

2. 吸血習性

流行学的な立場から見ると、蚊の吸血習性（動物嗜好性）は vector と host との間のウイルスの授受を左右する因子としてきわめて重要である。コガタアカイエカはブタやうしなどの大動物からよく吸血し、また人間をも好んで襲うことから、日脳ウイルスの主要な amplifier であるブタや、また直接人間に対するウイルスの伝播者として生態学的にも main vector としての地位を保つ。特に日脳ウイルスの reservoir としてコウモリ、トカゲ、カエルなどの特殊な動物が注目されるようになると、一層これらの動物に対する蚊の吸血性が論ぜられざるを得ない。

一般に蚊の吸血習性を解析する手段としては、

イ. 人工的に設置された動物に飛来し、吸血する蚊を観察する。

ロ. 同様に動物を置いた籠の中に各種の蚊を放つて吸血率を比較する。

ハ. 野外で吸血した蚊を採集し、免疫学的その他の手段により血液の同定を行なう。

の三法が採られる。

Scherer 氏²⁰⁾は animal bait trap 中に飛来した蚊を観察することによつて、コガタアカイエカがブタとゴイサギに高い嗜好性を持つことを見てこれらの動物が日脳ウイルスの amplifier として重要であることを証明する一手段とした。また宮城²⁰⁾は、諸種の冷血動物を用いて16種の蚊の吸血性を上記ロの方法によつて比較した。このような例は一方では貴重な知見をわれわれにもたらしものではあるが、他方ではまた誤つた概念をもたらす危険を含んでいると思われる。すなわち、イの方法ではかなり蚊の自然の吸血行動を反映するものであるが、特に小型の動物種を用いた吸血場所の設定が困難であり、実験が全く失敗に終ることが多い。また蚊の吸血習性が蚊の側だけの要因で決まるものでなく、host 側の要因も関与することが知られ、ゴイサギが蚊の吸血行動を忌避する anti-mosquito behavior を持たないことから蚊の攻撃を受けやすく²¹⁾、また実際に野外でも多種の蚊から吸血されていることが知られているが²⁰⁾、前述の

Scherer 氏の実験ではこの観点が見逃されている。

またロの方法では、得られたデータはかなり良く実際の吸血性と平行するように思われるが、人工的に隔絶されたスペースと吸血源という条件の中で、ある種の蚊の吸血習性がプラスの方向へ不当に拡大されて評価されるおそれがある。

この点では、Weiz²²⁾によつて定式化され、Tempelis 氏²³⁾によつて発展させられた第3の方法は蚊の実際の吸血性を正確に反映するものであり、沈降反応に使用する抗血性も哺乳類に対しては科 (Family)、鳥類に対しては目 (Order) に特異的なものを容易に作製することができ²²⁾、この方法の最大の難点と言えることは野外で免疫反応に利用できる程未消化の血液を持つた蚊を、特定の吸血源の影響なしに大量に捕獲することがきわめて困難な点にある。

日脳ウイルスの生態に関連させて蚊の吸血習性を論じた報告は、あまねく引用すれば数多くあるが、それにしても未知の分野が多い。日脳ウイルスが冬期に分離されたというコウモリ²⁷⁾をどのような蚊がどれだけ吸血しているかということは全く判っていない。トカゲやカエルなどの冷血動物をコガタアカイエカが実際にどれだけ吸血するかも、現在までの知見では不足である。多くのアルボウイルスの host であることが知られる野鳥類に対する蚊の嗜好性が客観的なデータとして示された事は少ない。この分野での知識を得る仕事は今後も大規模に進められる必要があろう。

3. 日脳流行因子としてのコガタアカイエカ個体群

近年のわが国における日本脳炎低流行の原因として、vector であるコガタアカイエカの減少によるものであることが研究者の間でも確認されている。媒介蚊の個体群と amplifier であるブタの個体群との関係から日本脳炎の流行過程を理論モデル化する試みが佐々²⁴⁾と和田²⁴⁾²⁵⁾によつてなされた。特に後者では、流行が起らないための蚊およびブタの限界密度について触れ、ブタ（免疫豚）の限界密度もまた蚊の密度に依存的であることを示した。また前田⁴⁹⁾は京都における成績から、各年の蚊の発生指数と患者発生数との間に高い相関が見られることを報告した。

日本脳炎のように不顕性感染率が高く、また近年のような低流行である疾病について、流行の変動要因を直接患者数と結び付けて解析することは多分に無理があるように思われるが、媒介蚊の個体群と流行との疫学的関連についてはさらに今まで提出されたモデルを補強し、完成させて行くことが必要である。

一方、媒介蚊個体群の変動要因については、その理解を得るには一層障害が大きい。コガタアカイエカの主要

な発生水域である水田をコントロールするには医学者は、農学者の緊密な協力を得ることなしには、到底無力であつて、われわれは水田稲作の技術の歴史的な変遷が結果的にコガタアカイエカの動態にどのような変化を与えたかを知るのみの結果に終わっている。

総合防除の立場からのこの分野での農学者と医学者との提携はまだきわめて部分的であつて、研究体制の上での見るべき発展はない。

コガタアカイエカ発生減少については、上村ら¹⁴⁾は農業形態の近代化にその理由を求めた。また和歌山県の実験者は水田農業が DDT や BHC などの塩素系殺虫剤から有機燐系ないしカーバメイト系殺虫剤へ切り換えられたことが蚊を減少させる原因となつたことを示唆した(未発表)。気象条件の影響や都市化による都市近郊水田の水質汚染は、論議されることはあつてもそれが蚊の発生とどのような関連があるかを因果関係として提示されるには根拠にとぼしい。

いずれにしても、水田におけるコガタアカイエカの動態とその人為的なコントロールについて個体群生態学的な追究がなされるべきである。

また蚊の場合には、幼虫と成虫が全く異なつた生態的地位を占めるから、個体群の把握には当然異なつた手段が要求される。成虫個体群の把握についても新しく検証され直さねばならない点が少なくない。

以下、第2部においては、この点についての問題点を論述することとする。

第2部 コガタアカイエカ個体群の量的把握についての問題点

I. はじめに

日本脳炎ウイルスの動向を理解するためには、日本脳炎ウイルスの感染率への導入や増幅、伝播を量的に把握することが必要であろう。このうち、伝播の過程は、大部分コガタアカイエカによつてなされていると考えられるから、日本脳炎ウイルスの生態を、コガタアカイエカの個体群の動態と関連づけて理解しようとする試みがされているのは、ごく当然の成行きであろう²⁴⁾。

しかし、これまでに数多くの研究が行なわれたにもかかわらず、この試みは必ずしも成功していない。それどころか、日本脳炎患者発生数やと場豚の HI 抗体保有状況などと、無反省にとられたコガタアカイエカの発生動態を比較することによつて、混乱をひき起こしているようにさえ思われる。

蚊の個体群を把握する試みは、日本脳炎研究史の中に限つてみても、約40年の歴史をもつが、第2部では、コガタアカイエカ雌成虫個体群に対する認識と把握方法の

変遷を振り返りつつ、これらに関するいくつかの問題点を浮き彫りにしてみたい。

なお、限られた紙数の中で、このような問題を多方面から検討することはできないので、ここでは文献を網羅しようとせず、最小限の引用にとどめ問題を概括したい。

II. コガタアカイエカ個体群の認識と把握方法の不一致

日本脳炎ウイルスが、蚊とくにコガタアカイエカによつて媒介されることを最初に示唆した山田²⁵⁾は、その当時から、蚊の個体数と日本脳炎患者発生の消長を関連づけて考えている。彼は、蚊の1つの“繁栄の山”と患者発生数の“1つの山”との間に約2週間の隔りがみられることを明らかにしたが、この“繁栄の山”は、後に「山田の頂」と呼ばれ²²⁾、以来、これら2つの山に関する関連性は、多くの研究者によつて論じられた。たとえば、Buescher ら⁷⁾はこれらの関連性よりも、有毒蚊の動向に注目すべきことを論じ、また、石田ら⁹⁾や山本³⁵⁾は、新知見をまじえながら再検討して話題を呼びおこした。

これらの研究は、蚊個体群の動向と日本脳炎患者発生あるいは日本脳炎ウイルスの生態とを関連づける上で、マイル・ストーン的存在であるといえようが、はたして、彼らが研究の対象とした蚊個体群そのものには統一性が見い出せるだろうか。

いま、彼らの用いた蚊の採集方法をみると、山田²⁴⁾は食堂とペランダで蚊遣り香の燻蒸でとらえた数種類の蚊をとらえ、三田村²²⁾は、学生集会所の休止中の蚊を網筒により、Buescher ら⁷⁾はベイト・トラップ(ベイトは鳥、豚、人など)により、石田ら⁹⁾は、豚舎につけた畜舎トラップにより、また、山本³⁵⁾はライト・トラップなどいくつかの方法でコガタアカイエカを採集している。また、採集の間隔についても、連日採集のものから、週1~2回というようにまちまちである。

以上のように、時間帯、場所、方法、間隔を異にして採集された蚊個体群は、少数の例外を除いてすべて媒介蚊の個体群として理解され、暗黙のうちに同一の対象として論じられてきたように思われる。そこで、これらの各研究者の結論を比較する前に、各研究者のとらえた蚊個体群に共通性があるかどうか考える必要がある。

III. 把握の対象となりうる蚊個体群

いま、蚊個体群を、ある時点にある地域内に生息するすべての蚊成虫の集団と定義するならば、現在のところ、どのような方法でもこのような野外個体群を代表す

るサンプルをとることはできない⁵⁾。このことをコガタアカイエカについて考えれば、この蚊の生活史のなかには、羽化直後と吸血後の休止期など、飛翔活動を行なわない時があり³⁷⁾、この期の蚊は各種の誘引トラップで捕集されないし、一方、休止場所は多岐にわたるので、休止蚊は部分的には、捕虫網、吸血管、吸虫機により採集され¹⁵⁾³⁸⁾ても、全体の集団を把握するには十分でないからである。

したがって、これまで論じられてきた蚊個体群は、多くの場合、部分的なもの、それも、飛翔活動を積極的に行なう時期か、吸血直後などで人の目にとまりやすい個体群であつたと考えてよい。

日本脳炎の研究と関連づけて考えると、上のような捕えやすい蚊だけを集めて、これを対象とすべき蚊個体群とすること自体多くの問題があるが、この問題はここでは触れないこととして、次に、そのような個体群を“定量的に”把握することにともなういくつかの問題を考えてみたい。

IV. 定量的採集方法と採集個体数の変動要因

1. いわゆる定量的採集法

研究対象の個体群を特殊化することは避けられないが、その個体群を採集するとき、採集効率に人為的要因が入りすぎると、採集基礎データそのものが、対象とする個体群を忠実に反映しているとは言い難い。たとえば、休止蚊を網筒²²⁾や吸虫管で採集する場合や豚舎に飛来した蚊をスーピング法で採集する場合には、採集者間の能力差や採集作業の微妙な相違が採集結果に大きく影響するので、よほどの注意が払われない限り、それらのデータを基にして相対的密度を詳細に論ずることはできない。

そこで、人為的要因がなるべく入り込まない採集方法がいくつか考案された。このうち、日本の研究者に多く用いられてきたものは、加藤ら¹⁶⁾の畜舎トラップ（加藤式トラップといわれている）、各種のライト・トラップ（戦後しばらくはニュージャージー型³⁹⁾が多く使われたが、最近は野沢式捕虫機が多い）、ドライアイス・トラップ¹⁷⁾で、この他に、ライト・トラップとドライアイス・トラップの併用型なども種々考案されている。

これらのトラップは、セットしてから採集を終了するまで、人の手を借りずに作動して、標本を保存しうる構造になつているので、採集者の能力などに関係なく、定量的な採集が行ないうるとされ、得られた採集結果については無反省に“定量的採集”としての取扱いがなされてきたきらいがある。しかし、トラップによる採集個体数に影響を及ぼす変動要因は予想外に多く²⁾、これらを

見極めないで“定量的に採集”した結果の意味づけができないことがしだいに明らかになり⁴⁾、“定量的採集結果”すなわち蚊個体群の動向の定量的把握と考えると一種の陥穴にはまり込む危険があることが明らかになつてきた。このことについて、次に少し詳しくみてみたい。

2. 誘引源と環境要因

同一型のトラップを2個以上用いて採集し、結果を比較する場合には、誘引源の誘引力を定格化する必要がある。たとえば、ライト・トラップの光源が異なると、誘引される昆虫の種類、相が異なることは、一般に知られているから³¹⁾、白熱球を用いるニュージャージー型とBLB 蛍光管を用いる野沢型による採集結果をそのまま比較することができないことはもちろんであるが、同一型の光源であつても、光の強さが異なれば採集効率に影響を及ぼすから⁴⁾、蛍光管の新旧による差の影響にも注意が払われるべきであろう。また、ライト・トラップの場合、付近の光や月光が予想以上に採集効率に影響する³¹⁾⁴⁾から、採集個体数は月令と月明の時間（時間帯も含めて）によつて補正されなければ、調査対象集団の個体数を反映しないと考えられる³⁾。また、誘引される蚊は吸血のために飛来するものが大部分と思われるが、吸血行動は環境要因により影響される³²⁾。

誘引源として動物を用いる場合、動物の種類によつて、採集される蚊の種類、数が異なることは常識とされている（しかし、わが国においては厳密な選択実験による検討は意外に少なく、この点について未解決の問題が多い）が、同一種を用いた場合にも、ベイトの個体差（品種、年齢、飼育方法などによる）と個体数の多少が、どの程度採集効率に影響するか注意が払われていない。実際に豚舎で採集する場合、経験的には、とれやすい豚舎ととれにくい豚舎が区別できるが、これらが上に述べたようなベイトの差（繁殖豚と肥育豚など）に基づくものであるか、豚舎のおかれた環境によるものであるか明らかでない。いずれにしても、現時点では、同一種のベイトを用いたトラップ間の比較であつても、その差をすべて地域差とすることはできない。

ドライ・アイスを誘引源とする場合には、ドライアイスの単位時間当たりの気化量が誘引する蚊の個体数と種類に影響を及ぼす²⁵⁾が、わが国における調査では、このことにあまり注意がむけられていない。

複数の誘引源（たとえばドライアイスと光）を用いた場合の採集効率についてのくわしい仕事はないが、単なる付加的とは考えられないので²⁹⁾、この結果を単一の誘引源による結果と並列に比較することは危険である。

各種トラップ間の採集結果を比較する必要性は今後ますます増大すると思われるので、わが国においても

第6図 鶏舎に近接した納屋の軒下につけた、2つの野沢式ライト・トラップ(A,B)による、コガタアカイエカ(雌)採集個体数の変動(京都市嵯峨野, 1970)。わずか8m離れた場所であっても、採集個体数が異なるばかりか、日変動にも大きな違いがみられる

Bidlingmayer⁴⁾などが試みているようなトラップ間比較⁸⁾¹⁹⁾²⁸⁾²⁶⁾²⁸⁾や上にあげたトラップ以外のトラップ(たとえばマレイズ・トラップ⁶⁾, サクション・トラップ¹⁵⁾³⁰⁾トラック・トラップ²⁷⁾など)による採集結果の比較が必要であろう。

3. 採集場所の差

ごく近接した場所に同一型のトラップを設置した場合でも、トラップ間で大きな差が得られることは、野外調査の経験のある者にはよく知られていることである。しかし、そのような結果を示す資料はあまり公表されていない。このことは、1つには、そのような資料の公表は、自らとつている資料の不確実さを示すようなものであり、また、データの解釈に混乱をきたすものと考えられるためかもしれない。

第6図は、われわれが京都市嵯峨野の鶏舎付近で、野沢式トラップを図のような位置で採集した例である。この結果をみると、トラップ間で採集された個体数やその日々の変動は予想以上に大きいと考えられる。第7図は図

第7図 同一の実験豚舎(肥育豚1頭飼育)にとりつけた、2つの加藤式トラップ(C,D)による、コガタアカイエカ(雌)採集個体数の変動(京都市向代, 1971)。採集個体数が極似する日と、非常にかげ離れた日が見られる

のように同一豚舎の異なる窓に取りつけた加藤式トラップによる採集結果の一部であるが、これによつても、同一豚舎で同一型のトラップで採集しても差が大きい場合のあることがわかる。したがつて、トラップ間で、採集個体数や種類構成に差が得られたとしても、それをトラップの設置してある場所間の差であると連断するのは危険である。

このように、1個のトラップによる採集結果は、採集をいかに注意しつつ行なつても、ある地域(部落、市町村、県など)を代表する蚊個体群とみなせる結果とはなり得ないから、その採集結果から得られた蚊発生消長を、県単位でまとめた患者発生や豚のHI抗体保有率の消長と比較しうる⁹⁾¹⁴⁾³⁵⁾根拠は乏しいし、このような蚊発生消長資料から採集最多日、最多数などを地域の差として論ずる¹³⁾ことの意味も薄い(このことには採集間隔の問題も含まれる。このことについては後に論ずる)。

したがつて、ある地域における蚊個体群の動向を知るためには、少なくとも現在わが国でとられている資料は不十分である。その解決策としては、一部に試みられているように、数種類のトラップを調査地域に設置し、それらの採集結果から、加重平均的な値を求める方法などが有効かもしれない。この点については今後の研究が必

要である。

表 1

V. 採集データの検討

蚊個体群の動向をトラップによる採集個体数から推定するためには、その基礎データとなる個々のトラップの採集結果について、よく吟味しておく必要がある。ここでは、単一トラップの採集方法の差によるデータの信頼性について考えたい。

1. 採集個体数の日変動

いずれの型のトラップを用いても、採集個体数の日変動は図 6 と 7 にも示されているようになりかなり大きい¹⁰⁾。この変動要因は明らかでないが、環境条件（温度、湿度、風速など）や蚊の生活史中の活動性のサイクル（羽化時期、移動期など）によるものであろう。いずれにしても、その要因が明らかでなく、また、変動に周期性など規則性がみられないので、現在のところ変動の様相を予知して採集計画を立てることは不可能である。

2. 全採集個体数の推定

このような場合、非連続的な採集を行なう（たとえば、週 3 日採集するなど）ことは、採集個体数の変動と無関係に、有限採集回数の中から任意に n 回の採集を行なったことと考えてよいから、非連続的採集を行なって得られた資料を基にして、全採集個体数の推定を行なうことができる。

この計算方法としては、いろいろ考えられるが、われわれは、後に述べる消長曲線作成の場合の便宜を考えて、週単位の平均採集個体数（これを trap index という）の推計を行ない、trap index の年間総和を collection index として、これをもつて全採集個体数の推定値を示す指数とした。これら指数の推定値誤差は、その例を表 1 に示すように、採集回数が多い程小さくなるが、その大きさは採集地点、蚊の種類によつて異なっている。このような採集頻度と採集個体数の信頼性については、これまで等閑視されてきたが、今後より一層注意する必要がある。

3. 消長曲線の推定

非連続採集結果をプロットして消長曲線を書く場合、これまでは単位期間の採集合計数（または平均値）を単に点を線で結ぶか、それらの採集総個体数に対する割合について「百分率法」による信頼限界を入れて消長曲線の変動幅を示す方法がとられてきた¹³⁾。

このうち、単に点を線で結ぶ方法は、それらの値が、単位期間の代表値となりうるかどうか判断の規準がないから、意味がないばかりか、蚊の消長様相を誤解させることにもなりかねない。また「百分率法」による信頼限界もこの場合には、その方法を適用するための前提条

Q \ q	2	4	7	14	18
1	12.9	25.2	41.6	100.8	150.1
2		13.8	24.2	50.9	61.5
3		7.8	17.2	37.0	43.6
6			5.9	21.0	25.2
13				4.0	10.5
17					4.1

採集期間 Z 日以内で、 Q 日ずつ L 個の採集小期間を区分し、 Q 日中 q 日採集を行なって得られる Collection index の推定値の相対誤差 $\mathcal{E}(\%)$ 、(Ig 法により計算した値)。基礎データは、宇治市大久保にある開放的な豚舎で、1971 年夏に、野沢式ライト・トラップにより、56 日間連続採集して得られた、コガタアカイエカ(雌)個体数。

件がみだされていらないから不適当である（これについての詳しい説明は省略するが、この場合総採集個体数が多くなればなる程、信頼限界は小さくなり、総個体数が 10000 にもなるとその幅は線の太さでも表わせないくらいになり、実際には点を線で結んだと同じである。しかし総個体数が多くなつても、実際には日変動は小さくならない）。

採集頻度と消長曲線の信頼性について Loomis and Hanks²⁰⁾は、異なる採集頻度で得られたトラップ・インデックス間の相関係数の大きさから、*Culex tarsalis* について週 3 日採集で十分であるとした。石井¹⁴⁾は彼らと同じ方法でコガタアカイエカについて調べ同様な結果を得たが、この場合、得られた相関係数の大きさから、消長曲線の信頼性を論ずることができるかどうか問題であろう。また、トラップ・インデックスの信頼幅は、採集時期ごとに異なるので、消長曲線の信頼幅も採集時期ごとに変化すると考えなければならない。現在のところ、消長曲線の信頼性について多く論じられていないが、消長曲線の信頼限界を trap index の信頼限界から考えることはできそうである。

4. Williams' mean

このように変動が大きい資料の整理に際しては、データの幾何平均をとるいわゆる Williams' mean⁸¹⁾による整理が行なわれる。Bidlingmayer⁵⁾は、トラップによる採集結果を検討する場合、Williams' mean をとる妥当性とその方法について詳しく論じている。この方法は trap index など採集個体数の統計的処理に適していると思われるので、今後の研究に活用されるべきと思われる。しかし、日本脳炎ウイルスの動向を知るためには、平滑化した消長曲線を得るに止まらず、日々の変動を正

確にとらえることも必要であるので、変動の直接の原因を追求する努力を忘れてはならないと思われる。

VI. 調査対象個体群の選定

調査対象の集団と採集方法を設定した場合、上に述べた諸問題の解決が必要であるが、それ以前に、何を調査対象の集団とすべきかということに注意が払われるべきである。この点を正面から取り上げた論文はまだだされていないと思われるが、採集方法が違えば採集された集団の様相が異なるから、たとえば、日本脳炎患者発生について考える場合、豚舎における蚊採集データだけでよいかどうか問題である。比較的近接した豚舎と人家での採集蚊消長の比較¹²⁾などについても今後より深く考える必要がある。豚舎における蚊集団の変動は、豚間の日本脳炎流行の説明には適していても、患者の動向の説明には不適當であるかもしれないからである。

VII. あとがき

以上、蚊の採集方法、採集結果の検討方法、その有用性などについて、日頃考えていることを覚え書き程度にまとめてみた。個々の問題について詳細に論ずることはできなかったが、このように考えると、蚊のように比較的研究対象としての歴史が古いものであつても、わからないことが多いことに気がつく。一方において、蚊の個体群動向については、教科書的定説もあつて、これが真の個体群動向を生むのデータから求めようとする動機に水をさすような結果となつていることも否定できない。今後の日本脳炎ウイルスの生態解明に役立つ蚊の研究には、既成の概念からしばらく離れて、明確な目的意識の下に、信頼性の高い資料を集積しなおすことが必要であらう。

文 献

[第1部]

- 1) Barnett, H. C. (1967) : Jap. J. Med. Sci. Biol. **20**, 19-21.
- 2) Bram, R. A. (1967) : Contr. Am. Ent. Soc. **2**, 230-232.
- 3) Cates, M. D. and Huang, W. C. (1969) : Mosq. News **29**, 620-623.
- 4) Chamberlain, R. W. and Sudia, W. D. (1961) : Ann. Rev. Ent. **6**, 371-390.
- 5) Collins, W. E. (1964) : Mosq. News **24**, 25-27.
- 6) Diercks, F. H. and Hammon, W. McD (1958) : Proc. Soc. Exp. Biol. Med. **97**, 627-632.
- 7) Doi, R. et al. (1967) : Jap. J. Exp. Med. **37**, 227-238.
- 8) Edman, J. D. et al. (1972) : Am. J. Trop. Med. Hyg. **21**, 487-491.

- 9) Gould, D. J. et al. (1965) : Proc. XIIth Intern. Congr. Ent. **770**.
- 10) Gresser, I. et al. (1958) : Jap. J. Exp. Med. **28**, 243-248.
- 11) 林, 山本 (1964) : 衛生動物, **15**, 105.
- 12) Janzen, H. G. et al. (1970) : Canad. J. Microbiol. **16**, 581-586.
- 13) Jupp, P. G. et al. (1966) : S. Afr. J. Med. Sci. **31**, 51-53.
- 14) 上村, 松田 (1972) : 富山県農村医学研究誌, **3**, 66-86.
- 15) 唐牛, 他 (1972) : 第20回日本ウイルス学会総会講演予稿集, 2001.
- 16) LaMotte, L. C. Jr. (1960) : Am. J. Hyg. **72**, 73-87.
- 17) LaMotte, L. C. Jr. (1963) : Mosq. News **23**, 330-335.
- 18) Macdonald, W. W. et al. (1967) : J. Med. Ent. **4**, 146-157.
- 19) 前田, 竹の熊 (1973) : 衛生動物, **23**, 288.
- 20) 宮城一郎 (1972) : Trop. Med. **14**, 203-217.
- 21) 奈須, 他 (1966) : ウイルス, **16**, 35-36.
- 22) Okuno, T. et al. (1971) : Bull. WHO **44**, 599-604.
- 23) Richardson, M. W. (1972) : J. Med. Ent. **9**, 495-500.
- 24) 佐々学 (1971) : 衛生動物, **22**, 181-186.
- 25) Scherer, W. F. et al. (1959) : Am. J. Trop. Med. Hyg. **8**, 665-677.
- 26) Shirasaka, A. et al. (1968) : Jap. J. Exp. Med. **38**, 423-435.
- 27) Sulkin, S. E. et al. (1970) : Am. J. Trop. Med. Hyg. **19** : 77-87.
- 28) 高橋三雄 (1967) : 神経研究の進歩, **11**, 215-222.
- 29) Takahashi, M. et al. (1969) : Jap. J. Med. Sci. Biol. **22**, 163-174.
- 30) Takahashi, M. et al. (1971) : Jap. J. Med. Sci. Biol. **24**, 163-169.
- 31) 高橋三雄 (1971) : 衛生動物, **22**, 87-88.
- 32) Tempelis, C. H. and Reeves, W. C. (1962) : Am. J. Trop. Med. Hyg. **11**, 294-297.
- 33) Tempelis, C. H. and Lofy, M. F. (1963) : Am. J. Trop. Med. Hyg. **12**, 825-831.
- 34) 和田義人 (1972) : Trop. Med. **14**, 41-54.
- 35) 和田義人 (1972) : Trop. Med. **14**, 151-163.
- 36) Weiz, B. (1956) : Bull. WHO **15**, 473-490.
- 37) Whitfield, S. G. et al. (1971) : Virology **43**, 110-122.
- 38) 山本英穂 (1971) : 衛生動物学の進歩, 第1集, 77-103.

[第2部]

- 1) Barr, A. R. et al. (1960) : Jour. Econ. Ent., **53**, 876-880.
- 2) Barr, A. R. et al. (1963) : Jour. Econ. Ent., **56**, 123-127.
- 3) Bidlingmayer, W. L. (1964) : Ecology, **64**,

- 87-94.
- 4) Bidlingmayer, W. L. (1967) : J. Med. Ent., **4**, 200-220.
 - 5) Bidlingmayer, W. L. (1969) : Mosq. News, **29**, 635-640.
 - 6) Breeland, S. G. and Pickard, P. E. (1965) : Mosq. News, **25**, 19-21.
 - 7) Buescher, E. L. et al. (1959) : Am. J. Trop. Med. & Hyg., **8**, 651-664.
 - 8) Hayes, R. O. et al. (1958) : Mosq. News, **18**, 218-227.
 - 9) 石田, 他 (1969) : 日本細菌学雑誌, **24**, 373-379.
 - 10) 石井 (1971a) : 京都府衛研年報, **16**, 51-54.
 - 11) 石井 (1971b) : 京都府衛研年報, **16**, 55-62.
 - 12) 石井 (1972) : 京都府衛研年報, **17**, 49-57.
 - 13) 上村, 香取 (1969) : 衛生動物, **20**, 87-94.
 - 14) 今野 (1967) : 東北のコロニー, **15**, 31-57.
 - 15) 唐牛, 他 (1970) : 医学のあゆみ, **74** : 648-650.
 - 16) 加藤, 他 (1951) : 生態学研究, **12**, 52-55.
 - 17) 加藤, 他 (1966) : 衛生動物, **17**, 83-88.
 - 18) 加藤, 他 (1967) : 衛生動物, **18**, 218-239.
 - 19) Khan, A. A. et al. (1971) : J. Med. Ent., **8**, 41-43.
 - 20) Loomis, E. C. and S. G. Hanks (1959) : Mosq. News, **19**, 168-171.
 - 21) Miller, T. A. et al. (1970) : J. Med. Ent., **7**, 555-561.
 - 22) 三田村, 他 (1940) : 日本医学及健康保険, **3208**, 743-745.
 - 23) Morris, C. D. and G. R. DeFoliart (1969) : Mosq. News, **29**, 424-426.
 - 24) 大谷 (1971) : 日本脳炎ウイルス生態学研究会会報, **2**, 3-4.
 - 25) Reeves, W. C. (1953) : Amer. J. Trop. Med. & Hyg., **2**, 325-331.
 - 26) Service, M. W. (1969) : Ent. exp. & appl. **12**, 403-412.
 - 27) 清水, 他 (1969) : 衛生動物, **20**, 76-80.
 - 28) Taylor, D. J. et al. (1966) : Mosq. News, **26**, 502-506.
 - 29) Vickery, C. A. Jr. et al. (1966) : Mosq. News, **26**, 507-508.
 - 30) 和田 (1970) : 衛生動物, **21**, 54-60.
 - 31) Williams, C. B. (1951) : Bull. ent. Res., **42**, 513-517.
 - 32) Wright, R. E. and K. L. Knight (1966) : Mosq. News, **26**, 565-578.
 - 33) 山田 (1933) : 東京医学会雑誌, **48**, 176-183.
 - 34) 山田 (1934) : 医学公論, **1122**, 5-7.
 - 35) 山本 (1971) : 衛生動物の進歩, 第1集, 77-103.
 - 36) 山口 (1950) : 最近の生物学, 第1巻, 134-157.
 - 37) Yajima, T. (1973) : Sci. Rep. Tôhoku Univ. Ser. IV (Biol.), **36**, 241-253.