[Med. Entomol. Zool. Vol. 47 No. 1 p. 1-13 1996]

マラリア媒介蚊 *Anopheles sundaicus* の生態にみられる変異

池 本 孝 哉

帝京大学医学部寄生虫学教室 (〒173 東京都板橋区加賀 2-11-1)

(受領: 1995 年 9 月 7 日; 登載決定: 1995 年 11 月 6 日)

Ecological diversities of *Anopheles sundaicus* as a vector mosquito of malaria

Takaya IKEMOTO

Department of Parasitology, School of Medicine, Teikyo University, Itabashi-ku, Tokyo 173, Japan

(Received: 7 September 1995; Accepted: 6 November 1995)

Key words: ecological diversity, *Anopheles sundaicus*, vector, mosquito, malaria

Abstract: *Anopheles sundaicus* is an important vector mosquito of malaria along coastal areas of Southeast Asia. The ecological characteristics of *An. sundaicus* are diversified as to time and/or the area as reported by different investigators. Here, some characteristics such as larval habitat, seasonal prevalence, biting behavior and DDT resistance are reviewed, and the significance of the diversity of each characteristic is discussed.

The common characteristics of *An. sundaicus* found in all areas and times were limited as follows "the larvae need stagnant water with a definite range of salinity and plenty of sunlight, and the adults feed on a blood meal at night." Other characteristics were somewhat different.

The diversities of seasonal prevalence and DDT resistance of the mosquito were well explained by the differences in habitat conditions and their fluctuation patterns, and by the histories of genetical selections through DDT spraying, respectively. While, the diversities of biting behavior such as endo-exophagy, host selection *etc.* might not be explained by so simple. For example, though there are some reports which mention the genetic change in the anthropophily of *An. sundaicus*, the change is possibly only an appearance because of the host preference expressed by "human blood index." This is caused by a relative change in number of feeding hosts such as human and monkey. Even if the diversity is genetically caused, what is unknown about *An. sundaicus* is whether the host-selective behavior changes qualitatively from anthropophily to zoophily (or its reverse) within the individual mosquito, or changes quantitatively from strong anthropophily to a weak one (or its reverse) as a characteristic of each individual mosquito.

Throughout the discussion above, the importance of genetic ecology in the field studies for *An. sundaicus* is emphasized.

(1) はじめに

Anopheles sundaicus は東南アジアの海岸地帯に流行

するマラリアの重要なベクターである。筆者はインドネシア国、北スマトラ東海岸において本種の生態調査を行う機会を得、その概要はすでに報告した(池本, 1982)。

ここで得られた結果を文献的にさらに詳しく検討すると、筆者が調査した以外の地域、またはインドネシア以外の国で調べられている生態学的性質といくつかの点で異なっていた。また同じ地域でも、ある時点から本種の性質が変化したという報告もみられる。

形態学上は一つの種として登録されるこの蚊の生態学的性質が、時間や場所によって異なっているとすれば、生物学的に興味ある事柄であるとともに、蚊をコントロールする適切な方法を選択する場合に重要な影響を与えようと考えられる。

この総説では、文献にみられる各地での生態調査の結果に、筆者の調査結果をまじえて、*An. sundaicus* の生態的特徴を整理し、本種の生態にみられる時間的地域的な変異の本質について論じる。

(2) 地理的な分布

An. sundaicus はインド東海岸からスラベシ、チモールを東限とする、いわゆる Weber's Line の西側、北はインドシナ半島、南はジャワ島、バリ島に連なる周辺の島々まで分布している。Russell *et al.* (1963) によると中国、台湾にも生息することになっているが、Reid (1968) はこれを否定し、スリランカ、フィリピンでの生息もないものとした。Kurihara (1978) は現地での調査に加え、文献を詳細に検討してインド東海岸、インドのアンドマン諸島ニコバル島、バングラディシュ、ビルマ、インドネシア（マルークと西イリアンを除く）、タイ、マレーシアをあげ、フィリピンは疑問符つきながら、文献に記録があるとしている。国別にあげるとすると、これにシンガポールを加えて、ほぼ地理的な分布の限界となる。

(3) 幼虫の生息環境

本種が日当りのよい、多少とも塩分を含む藻類の繁茂した水域に発生することはよく知られている。これは現地を調査した者の体験または実感としては、疑問の余地がない。しかし、生態学的なデータの上に立ってのことかといえ、個々の調査はいかにも断片的な記述に終わっている。野外調査ではその規模が限られること、場所的な変異に加え時間的な変異がクロスして、なかなか数量的分析が進まないのが現実である。といって、実験室の中でたやすく解明できる課題というわけでもない。各地で調査されたデータを集め、総合的に考察することにより、実態がより明らかになるものと期待される。生息水の塩分濃度から順にとりあげてみよう。

(A) 生息水の塩分

海水の塩分濃度は普通 3.3-3.4% とされる。北スマ

ラ東海岸のプルブック村で *An. sundaicus* の幼虫が生息していた水の塩分濃度を計ってみたところ、1980 年には 0.0-2.1% の範囲（池本、1982）、1982 年から 83 年にかけては 0.0-2.9% (Imai *et al.*, 1988) の範囲にあった。2.9% となると海水の濃度であるが、池の水が蒸発して濃縮されたためである。

塩分濃度と本種幼虫の生息に関しては、詳しいデータは示されていないものの、各地で報告されている。中部ジャワ南海岸では 0.4-3.0%（最適濃度としては 1.5-2.0%）(Sundararaman *et al.*, 1957)、中部ジャワ 1.3-1.8% (Ronnefeldt, 1959)、南スラベシ 0.5-1.0% (Collins *et al.*, 1979)、シンガポール 0.2-0.4% (Chan, 1979) とされ、Russell *et al.* (1963) は特に地域を限定していないが 0.6-0.8% としている。このように各地から報告された数値にはばらつきがあって、一概に最適濃度は決められない。しかし汽水 (Brackish water 0.05-3.50%) を好むという表現をすれば、ほぼ誤りのないものとなる。北スマトラ東海岸でみられた 0.0% という濃度も、測定精度の問題と、その同じ水域の水が年間を通じ決して 0.0% にとどまらず、十分汽水の範囲に入ることを考えれば完全な淡水にも生息するとはいえないことになる。

もっとも、本種幼虫を塩分の入っていない井戸水で飼育しても、少なくとも外見上は普通に成長するから、幼虫自身が汽水を絶対的なものとしているわけでもない。成虫の産卵行動を通じて現れた汽水と幼虫の生息関係とみることもできる。しかし、成虫が塩分濃度を直接に感知して産卵行動を起こしていると結論するのは早計である。*An. sundaicus* を実験室に持ち込んでの観察はいまだうまくいっていないが、Russell (1979) がオーストラリアの汽水生息性のハマダラカ *An. amictus hill* を使って室内実験をしたところ、9.6% というおどろくべき高濃度の塩水にも産卵したが、最も多くの個体が産卵に選んだのは、塩分の混じらない河川の水であった。

なおインドの Sen (1957) は *An. sundaicus* 幼虫の密度が高い時、その前後の低いときと比べて、ある種の蛋白態アンモニア (albuminoid ammonia) 濃度が低く、遊離アンモニア濃度や塩分濃度はわずかながら増加傾向を示したことを報告している。

(B) 陽光のよく当たる場所

チカイエカは日光の差し込まない地下の貯水槽のようなどころでも生息するなど、蚊幼虫の生息場所と陽光の当たり具合の関係は、それぞれの種に特徴がみられる。

ハマダラカ類の *An. maculatus*, *An. freeborni*, *An. patoni* などが日当りのよい場所に生息しているのに対

し, *An. umbrosus*, *An. leucosphyrus*, *An. nili* は通常完全に日陰になったところでみつかると (Russell *et al.*, 1963). どちらも区別できない種として *An. culicifacies*, *An. albimanus*, *An. stephensi* があげられている。

An. sundaicus は筆者らの北スマトラでの調査によると、日当りの良い場所を好む。中部ジャワ南海岸 (Sundararamann *et al.*, 1957), シンガポール (Chan, 1979), マレーシア (Reid, 1961) などからの報告にもすべて同様の性質が認められている。

ところでこの性質も, *An. sundaicus* が塩分を含んだ水を好むことと同様, 成虫の産卵行動がより直接的に関係している。しかし, 熱帯の太陽が反射してまぶしく光る水の表面に *An. sundaicus* の成虫が飛来して卵を産み落とすという関係ではない。多くのハマダラカの成虫は夜間行動性で日暮れから夜明けまでの暗い時間帯でないと飛ばないし, 産卵行動もしないとされている。

残念なことに *An. sundaicus* が産卵行動する時間帯は正確にはわかっていない。太陽が地平線に顔を出す直前の薄明期に産卵するハマダラカ種も少数いるらしい。しかし, 人から吸血するために飛んでくる時間帯が, 日暮れから夜明けまでに限られている行動習性 (池本, 1982) からすれば, 太陽が高い時間に産卵することはまず考えられない。

Russell *et al.* (1963) は, 幼虫が日当りのよい水域に生息する蚊について, Heliophilic (helio は太陽の意) なのと定義したが, 成虫の産卵行動がより直接的に幼虫の生息水域の条件を決定していることから, 必ずしも妥当な表現とはいえない。樹木で覆われた閉鎖的な空間に対比する開放的な場所 (Open space) を好んでいるとする方がより正しいと思われる。

(C) 藻類

汽水に繁茂する *Enteromorpha* sp. や *Chaetomorpha* sp. は長い繊維がからみあった浮遊している藻類 (long fibered floating algae) である。これがあると, 魚などの天敵からの隠れ場所として, あるいは餌として, 幼虫の生息に大変好適であるように観察されている (Sundaraman *et al.*, 1957; Ronnefeldt, 1959; Russell *et al.*, 1963; Reid, 1968)。しかし北スマトラの東海岸ではそのような藻類のない池からも多数の *An. sundaicus* 幼虫がみつき, 藻の存在は必須条件でない (池本, 1982)。

藻類の大繁茂は波の発生をおさえ, それが *An. sundaicus* 幼虫の生息に好適な場をつくり出している。広い水域ほど少しの風で波がたちやすい。普通なら *An. sundaicus* の幼虫がいない水域中央部でも, 藻類がびっしり繁茂すると, 波はたちにくく, 従って水域全体が幼虫の生

息に好適となってしまうのである。この種が大発生する条件の一つとして, 藻類の繁茂は重要なファクターである。

(D) 幼虫生息場所のタイプ

先にもふれたように, 本種は海岸地帯に生息分布する性質を強くもっているが, どのような水域に生息がみられるかは, 地域によって様々である。

北スマトラの調査地でみられるのは, 波の作用によりつくられた浜堤 (beach ridge) の陸地側にできた後背湿地 (back marsh) の中に点状に散在する水溜りである。その湿地のさらに陸地側には昔の浜堤がみられ, 海岸が海に向かってせり出したことを物語っている。この湿地帯は小さな養魚池, ヤシの樹栽培のための灌漑水路, 道路をつくるのに土を掘り取った跡の水溜りなど, 人の手が増えられたところが多い。この後背湿地は, 月2回おとずれる通常の大潮では海水が流入しないが, 5月と11月頃を中心に年2回ある特異な大潮になると海水が入り込む。

ラグーンと呼ばれる湖は, 波の作用で海岸にできた外洲によりできた水域である。もっとも, ラグーンにはいろいろな種類があって, 珊瑚礁によってつくられた礁湖や, 内陸部で川, 湖水などに通じる沼や池を指すこともあるが, *An. sundaicus* の発生と関係するのは, 海岸外洲により区切られた潟湖である。

インドネシアでもバリ島やジャワ島にはこのタイプのラグーンが多い。これらは Houten *et al.* (1980) や Schaefer and Kirnowardoyo (1984) に図示されているように, 河口が砂でせき止められてできたものである。雨期になるとたちまち lagoon dam は破壊され, 停留水はなくなって流水域と化す。乾期になって, 水の陸地から海への力が弱くなると, 相対的に波の力が強くなって, 再び砂の堤を作る結果, 陸水と海水が遮断されてしまう。これを一般的に closed-off lagoon という。この砂をブルトーズか何かで取り除いたとしても, 波の力は強大で, 一夜にして砂は元通りになってしまう。

このようなラグーンに, 年何回かの大潮によって海水が侵入すると, たちまち *An. sundaicus* 発生に好適な水域ができあがる。長径 100 m 以上もある大きなものでは, 藻類が水面いっぱいに繁茂したりするとそれこそ *An. sundaicus* の大発生に結びつく。Enteromorpha 属の藻類はバリ島のラグーンによくみられる。

海岸につくられる養魚池も *An. sundaicus* の発生対策を困難にしている。かつて中部ジャワ北部では, 海岸線に沿って大規模に続く養魚池から, *An. sundaicus* が発生し, それによるマラリアに悩まされていた。この養魚

池は満潮になると潮の力で水門が自動的に開き、海水と共に魚が入り込んでくる。潮が引くと水門は自動的に閉じられ、魚は池に残る。このような池と水門の組合せがいく重にもセットされ、海岸から数 100 m は池と水門の集合体となっている。池を掘った土をそのまま堤防としてつかい、水門も木製の質素なものだが、全体の造成規模は大きい。養魚池とはいっても半分は漁獲法の一つともみられ、ある程度魚が溜れば、水を抜いて捕獲される。

このような養魚池では、毎日の満潮で直接海水の侵入するものから、内陸部に位置し、よほどの大潮でないと、そうはならないものまであって、その中にちょうど *An. sundaicus* の生息に好適な塩分濃度の池が出現する。しかしその池に魚が多くいれば *An. sundaicus* の幼虫は魚に捕食される可能性があり、人為的な水の干し上げも加わるので、発生消長のパターンは定まらない。

人為が加わった生息場所として、マングローブの伐採地や塩田をあげる研究者もいる (Ronnefeldt, 1959)。普通、マングローブは、低木林が高潮位により海水が侵入するさらに少し内陸側まで分布している。したがってマングローブの大部分は常に海水が侵入するので、*An. sundaicus* の生息地にはなり得ない。しいて言えば、マ

ングローブに続く、内陸側の淡水湿地林との境目、あるいは地下水が汽水となっているニッパヤシ林あたりの伐採が問題となる。もちろん伐採は、すでに述べた「(B) 陽光のよく当たる場所」を提供することになる。

東南アジアの熱帯各地で問題となっているマングローブ林の全伐は、海岸の侵食を引き起こしているが、これと *An. sundaicus* の発生との因果関係については報告がみられない。

塩田は海水の濃縮を目的とするものだから、*An. sundaicus* の発生との関係は、いわゆる「休塩田」に雨水が溜った場合に問題となる。バリ島でいくつか塩田をみて歩き、現地スタッフはこういうところでたくさん発生するのだと説明してくれたが、筆者の行ったときには発見できなかった。

(4) 成虫発生の季節消長

熱帯の季節変化をつかさどる雨に加え、海水の沿岸部に対する侵入が *An. sundaicus* 幼虫の好適発生域の大小を決定する。その結果が成虫密度の変動となって現われる。北スマトラの調査地点で 1980 年以來取り続けてこられたデータを図 1 に示した。

下段のグラフに高潮位の月別変化を示した。現地では

Fig. 1. Seasonal fluctuation of density of *Anopheles sundaicus*, monthly rain fall and monthly maximum tide at Perupuk village of North Sumatra, Indonesia. (Ikemoto *et al.*, unpublished)

潮の高さがおよそ 300 cm を越えると、海水の侵入が起こる。原則として、日本で言う春と秋の 2 回の高潮がそれに当たるが、毎年全く同じパターンを示すことはない。

たとえば 1981 年の年末から 1982 年の年始にかけてのピークは次のように考えられる。降り続いた豪雨も終って、池の水が減り始めたところに、大きな高潮位が 10, 11, 12 月の 3 回も起こり、後背湿地のすべての池の水は、塩分濃度があがって、その結果 *An. sundaicus* の大発生を招いた。1884 年の年末の、このグラフでのスケールでは倍以上も上の方にある大ピークは、この年の雨季に大雨が少ないところへ、9 月に海水の侵入が起こって、塩分を含んだ池の面積が広がったことが、主な原因である。またこのときは、このような状態になる前の個体数密度、いわゆるストックポピュレーションの密度が大変高く、従ってこの 5~6 年間で最大のピークになったと考えることができる。

また雨量が多く、降雨日が長く続くと池の水は大変多い状態になる。このとき高潮位があっても、池の水の水位が高いので海水は侵入できず、池の水の塩分濃度は低いままに抑えられ、たとえストックポピュレーションの密度が高くても、その後の蚊の発生は減少してゆくことが予想される。1980 年の後半と 1983 年の後半がこれにあてはまり、成虫密度は比較的低くおさえられている。

また、雨も少なく海水の侵入もない場合、池の水は濃縮されて、塩分濃度が高くなっている。ここにまとまった雨が降ると、塩分は適当に薄まり、発生水域が拡大する。そのときのストックポピュレーションが多いときは、その後たちまち蚊の発生数は高いピークとなる。1982 年の 9-10 月にみられるピークがこれにあたる。

ここで述べた考え方が、他の地域での *An. sundaicus* の発生消長にうまくあてはまるかどうかをしらべたところ、中部ジャワ南海岸のデータ (Sundararaman *et al.*, 1957) がうまくあてはまり、見かけ上は北スマトラの場合とほぼ同じである。ここは草木のはえた開放水域をもつ湿地 (marsh) が点在しており、その一部はラグーンになっている。一部の地域には養魚池もあり、marsh が主体になっている地帯とすれば、北スマトラのプルブック村の後背湿地型の状況と似ていると考えられる。

反対にうまく説明できない例は、南スラベシの養魚池地帯のデータ (Collins *et al.*, 1979) である。1976 年の高潮位に対応する *An. sundaicus* の発生ピークが全く見られない。漁獲のための池の干し上げなど、人為が加わりやすい状況の故だろうと考えられる。

バリ島における *An. sundaicus* 発生の季節変動に関係

する潮と雨の影響は単純明快である。乾季に川の水がなくなり、河口が砂で閉じられてできた典型的な閉鎖ラグーンは、高潮位で海水が流入し、*An. sundaicus* の一大発生水域となる。雨季には河口が開き、発生水域はほとんど消滅する (Houten *et al.*, 1980; Soekirno *et al.*, 1983)。

An. sundaicus の発生消長を長期間調べた報告は意外に少なく、これ以上の解析はできない。しかし、*An. sundaicus* の発生水域のタイプを (1) 小規模な水溜りの集合体としての湿地、すなわち後背湿地 (back marsh) 型 (2) 河口の閉鎖によりできる大きな水溜りであるラグーン型 (3) 大規模な養魚池地帯型と分類すると、それぞれの地域での発生消長をおおよそ説明することができる。

以上のように、人為的な要因を別とすれば、*An. sundaicus* の密度変動が、雨量と潮位という二つの要因の時間経過でよく説明できるように思われる。密度の多少、ストックポピュレーションのピーク時に対するタイムラグ、降雨歴といったパラメータを、数値的にいかに取り出すかは今後の課題である。これを具体的に表わすことができれば、成虫の発生密度の季節変動が一定の関数である程度表現できる。もっともそれには、ピークが下がり始める要因も明らかにする必要がある。*An. sundaicus* とは少し遅れて発生してくる水生昆虫など、捕食性天敵のはたらきなどもその要因にいれるべきだが、詳しいデータはいまのところ得られていない。

(5) 成虫の行動

An. sundaicus はその生息地域によって、成虫の行動習性にも差異がみられる。

(A) 吸血嗜好性

媒介蚊が人をどれくらい好んで吸血するかということは、あらゆる媒介性疾患の伝播と関係する重大な要因である。とりわけマラリアのように病原体が人と蚊の間だけで循環している場合にはなおさらである。媒介蚊はマラリアにかかっている人から病原体を体内に取り込むとき、それを一定期間体内で培養したのち再び人に感染させるときの、少なくとも 2 回吸血することによって、病気のサイクルを完成させる。もし、ある媒介蚊が人から 50%、他の動物から 50% 吸血する性質をもっている場合、この蚊個体群は人吸血嗜好性 (anthrophilic) が 50% である。しかし人から人へマラリアを伝播させるには 2 回の吸血が必要なので、ごく単純に考えてその確率は 25% ($0.5 \times 0.5 = 0.25$) となってしまう。

話は簡単でも、ある地域にいるある一種の媒介蚊が、どのような吸血嗜好性 (host preference) をもっているか

を調べるのはなかなかむづかしい。ある特定地区のマラリアと媒介蚊の関係をとらえようとすると、吸血対象となる動物の個体数もその要因に入れなくてはならない。たとえば北スマトラのプルブック村の特にマラリア患者が多い2つの部落では、住民数1071人に対し、水牛4頭、山羊165頭、サルはおそらく1グループ30頭以下で、ほかに重要な吸血源は見つからなかった(池本, 1982)。したがって、吸血嗜好性と吸血対象となる各動物種の個体数を関連させてとらえられる人からの吸血割合(human blood index)は、非常に高いと推定できる。

最も単純で簡単な方法は、いろいろな種類の吸血源を囲として同時にならべ、どれからよく吸血するかを比較することである。また吸血直後の蚊をたくさん集め、免疫学的手法により腹中の血液が人の血液か他の動物の血液かを判定する方法もよく用いられる。しかしそのような蚊を集める場所が問題で、牛小屋の近くで集めれば、人以外からは吸血しないというような性質をもった蚊以外は、どうしても牛の血液を吸った蚊個体の割合が高くなってしまふ。もし、いろいろな吸血源から血を吸った蚊が一同に集まっている場所があり、それを発見することができればよいのだが、いままでの知識ではそのどちらも否定的である。

なお、蚊の各個体をもつ性質としての吸血嗜好性(host preference)と、自然条件下での吸血結果としてのhuman blood index、さらには人以外の吸血動物を対象に含めた人に対する相対的な吸血嗜好性(feeding index)は、概念として明白に区別する必要がある。これらについて理論的な論説は曾田(1992)に詳しい。

これまでに調べられた結果を一覧表にしてみると表1のようになる。各地のデータをみると、吸血嗜好性には地域的に明らかな変異が認められる。

(B) 屋内、屋外吸血性

吸血嗜好性と同じく、蚊が屋内で吸血するのか(endophagy)、屋外で吸血するのか(exophagy)を、個体群の持つ性質として定量的にとらえることは重要である。人家の内と外に吸血源である人囲を配置して、どちらでより多くの蚊が吸血するかを調べたデータを表2に示した。DDTを家屋の壁面に散布しておく、殺虫剤のもつ忌避効果が現われて、屋内で吸血する蚊の割合がいくぶん減っている。

このうちバリ島での屋外吸血性が極端に高い点に関しては、詳しく述べておく必要がある。ラグーン地帯にあるSanih村で乾季の3カ月間、数軒の家の屋外と屋内

Table 1. Host preference of *Anopheles sundaicus* reported from each area.

[Anthropophilic]		
South Sulawesi	human (2):buffalo (1)=72:28	(Collins, 1979)
North Sumatra, east coast	human (1):buffalo (1)=82:18	(Ikemoto, 1982)
	human (1):goat (1)=95: 5	(Ikemoto, 1982)
	human (1):monkey (1)=90:10	(Ikemoto, 1982)
	(no deatailed data)	(Hodgkin, 1956)
Malaysia	human (1):goat (1)=79:21	(Reid, 1961)
Bali island	(no deatailed data)	(Soekirno <i>et al.</i> , 1983)
[Zoophilic]		
Malaysia	human (1):cattle (1)=22:78	(Reid, 1961)
	human (2):cattle (1)=22:78	(Moorhouse, 1965)
Nicobar island	human:(others)=18:82 (indoor collection)	(Kumari <i>et al.</i> , 1993)
[Intermediate]		
Mid-Java, south coast	human:(others)=51:49 (indoor collection)	(Sudararaman <i>et al.</i> , 1957)
	human:(others)=22:78 (outdoor collection)	

( ): Number of baits used

Table 2. Exophagy of *Anopheles sundaicus* reported from each area.

Bali island	100%		(Soekirno <i>et al.</i> , 1983)
North Sumatra, east coast	71	(before DDT spraying)	(Ikemoto, 1982)
	89	(after DDT spraying)	(Imai <i>et al.</i> , 1987)
Mid Java, south coast	72	(before DDT spraying)	(Kurihara, 1971)
	98	(after DDT spraying)	(Kurihara, 1971)
Mid Java, north coast	62		(Soerono <i>et al.</i> , 1965)
Malaysia	71		(Reid, 1968)

それぞれ2人の人囿を使って吸血にくる蚊の数を調べたところ、屋外での人吸血性は高かったものの、屋内では1匹も吸血しなかった。DDTの残留噴霧の影響は否定でき、後ほどふれるが、屋内での休止個体は相当数認められたものの、このような結果となっている。

この極端な例とDDT散布後を除くと、屋外吸血性個体の割合は62-72%と、野外データとしては数字がそろっている。

しかし数値としてはそうであっても、実際の個体群としてはどうなのかを推定することは大変困難である。つまりある村で夜間家の外にいる人と内にいる人がちょうど半分半分などという状態が、現実には存在しないからである。次のようなことを考えてみた。

ある家の周りにいた人が全部家の中に入ってしまったとき、屋外で吸血した可能性のある個体のうち(イ)一部の個体は屋内に進入し(ロ)別のものは他の吸血源を求めて飛び去り、(ハ)また別のものは吸血源が現れるまで屋外で待つ。これらの個体の割合については今のところ全くデータがない。しかし(イ)の個体が100%でない限り、(ロ)や(ハ)の影響で単位時間あたり吸血蚊の密度は減少する。証拠はないが、(ロ)や(ハ)もあると考えるほうが自然であろう。仮にマラリアをなくするために政府が夜間外出禁止令を出し、常に屋外に吸血源がない状態になった時はどうか。集団の性質として長い時間かかって屋内吸血性が高くなるなどして適応するか、またはそれに対応できずに種の個体群密度が低くなるかのどちらかになるだろう。

これらの考察の類似として、再び吸血嗜好性を考えてみる。筆者は人嗜好性をみるのに人と牛をならべて比較テストをしてみた。その結果、人嗜好性が強いと判定したのであるが、もしここで人が急にいなくなった場合、そこにいる蚊の全部が牛を吸血源とする可能性がどれほどあるだろうか。そうではなく、やはり上で述べたようなことと同じことが起こると思える。もちろん、屋外-屋内吸血性と吸血嗜好性ではその程度において、完全な類似性を持つとは言えないまでも、内容については同じようなものと考えてほうが自然である。

したがって、人を屋外と屋内に配置したり、人と牛を並べたりして得られた数字そのものは、実態をそのまま表したのではないが、そこでの時間的空間的条件のもとで生態的遺伝的、あるいはこの両方を含めた意味での、傾向を表す一つの示数であり得る。つまりはこうした性質の中に地理的変異の存在をみいだすためのひとつの手がかりになるのである。もちろん吸血嗜好性や屋内屋外吸血性については、生態学的、疫学的に究明しなければならないことがまだまだ残っている。

(C) 吸血時刻

An. cruzi や *An. bellator* は昼でも夜でも人を刺すとされ、*An. atropos* は夜でも吸血するが daylight biter と呼ばれている。これらごく一部の種を除いて、ほとんどのハマダラカは夜間吸血性であるとされる。林や墓地の中で悩まされるヒトスジシマカは確かに、昼間吸血性といってよいが、熱帯地でハマダラカ類に昼間刺されたことがないので、このへんの区別は常識的におこなってもよいのかもしれない。しかし実験室の中で飼育されているハマダラカ類は、照明下の「昼間」でも吸血するし、暗くしてやらないと決して吸血しないという話しは聞かないように思う。

An. sundaicus も夜間吸血性である。日暮れ時刻になって、あたりが薄暗くなると同時に吸血にくる。これは北スマトラ東海岸で何度も経験した(池本, 1982)。本種が、他のハマダラカのほとんどと同じく、夜間吸血性であることには異論はでていないが、詳しい吸血時刻となると、その観察結果は地域によって、あるいは観察者によって、微妙に違ってくる。

(a) マレーシアにおいて、20時以前の吸血はまれ、それ以後ずっと朝まで吸血に来る(Moorhouse, 1965)。

(b) 中部ジャワ南海岸において、第2、第3四半夜に人家に侵入し、第3と第4四半夜に吸血するものが多い(Sundararaman *et al.*, 1957)。

(c) 北スマトラの東海岸において、夜を通じてずっと吸血に来る。やや夜半に多い傾向がみられる。ときに日暮れ直後(夕方6時半頃)に多数吸血に来る日がある(池本, 1982)。

(d) インドニコバルス諸島では、夜を通じて吸血に来る。夜中にピークがみられる(Das *et al.*, 1989)。というようにそれぞれ観察結果に差がみられた。すでにふれたように、風の吹き具合、雨などその日の気象状況により、吸血にやってくる個体数の時刻消長のパターンは大きく左右される。したがってこれらは天気安定した、代表的な観察結果としての、多分に直感をまじえた記述であるものと思われる。さらに吸血時刻は、マラリアの媒介にとって住民の時刻的な生活パターンと密接に関わると思えるのだが、人間の行動パターンに関する調査研究はほとんど進んでいない。

しかしながら、マレーシアにおける観察の「20時以前の吸血がまれ」との記述は、筆者の北スマトラ東海岸での観察結果との差異が明瞭で、ここにも地理的変異の存在が認められる。

(D) 人家内休止性

熱帯地の家の造りは概して簡素である。筆者の限られ

た経験からすると、隙間だらけではあっても一応は壁も窓もあるというものを、家屋と考える。しかし南太平洋の島では、柱の上に屋根だけがあって、それでも人家の部類にはいるのもある。ここでは筆者のイメージする家の造りを念頭に置き、蚊の人家内休止性 (endophilic) を考える。

ほとんどのハマダラカは夜間吸血性であることを、(C) 吸血時刻の項でふれた。では昼間、蚊はどこでどうしているのだろうか。どこかに止まって休んでいるに違いないのだ。この「どこか (resting place)」についていろいろなハマダラカについて述べた論文は多い。人家内の壁に止まっているとか、外壁、床下、橋の下、家畜小屋の中など人工物のほかにも、樹洞、カニ穴、洞穴、草原、茂みなどで見つかったという報告がみられる。しかしこれらのほとんどは、いわゆる「一例報告」であって、いつでもどこでもそのハマダラカが同じようなところで休止する性質があるかといえ、報告者自身も決して断定していない。そしてある程度の数の蚊がどこかで休止しているのを発見したとしても、夜間吸血にきた蚊の数から推定して、そのあたりに存在するであろう蚊の総数と比べてみると、あまりに少なすぎる。つまりはある種のハマダラカの休止場所の特徴を表現できるまでに調査は進んでいない。

蚊の休止場所を探ることはそれだけでも生物学的に興味あることがらであるが、人家内休止性は殺虫剤の屋内残留噴霧の効果と関係している。屋内残留噴霧は、蚊が家屋壁面に止まる性質を利用した、殺虫剤の施与方法の一つである。蚊が、あらかじめ殺虫剤処理してある家屋の壁に長時間休止するほど、目的が達せられることになる。ここでは吸血行動の前後に見られる人家内休止性に絞って考えてみる。

吸血前、夜間屋内休止性：屋内で人から吸血する前に、

壁などに止まって休む性質である。前の日の夕刻から次の日の明け方に屋内に入って夜の訪れまで休む場合は昼間も屋内休止性があることになる。

吸血後、夜間屋内休止性：吸血直後に手近な壁に止まって休止する性質である。吸血後すぐに屋外に飛び去って別の場所で休止する場合は、屋内休止性がない。つぎの夕刻まで休止する場合は昼間も休止性があることになる。

筆者は北スマトラ東海岸の調査地で、夜明け前に6人の採集者とともに8軒の人家を搜索したが、1匹の *An. sundaicus* も見つけることができなかった。その前夜にはたくさんの蚊が屋内に吸血にきたデータがあるので、昼間休止性はないと判定した。もし1匹でも採集されたなら、昼間休止性がないとは言い切れないかも知れない。いずれにしてもネガティブな結果から否定の結論を引き出すことにはいつの場合でも困難が生じる。

そこで次のような観察を行った。ボランティアを募り、人家の1部屋にズボンをまくって足を投げ出して座ってもらい、吸血にきた蚊を *An. sundaicus* とそれ以外の蚊に分けて数を数える。決して蚊を殺してはいけないし、満腹して飛び去るまで動かずにじっと我慢してもらう。これを20分間続け、その後の10分間、別の採集者2人が壁に止まっている蚊を採集する。このような手順の作業を18:30から23:00まで9回繰り返した。

結果は、イエカとヌマカを合わせた蚊は219個体が吸血し、そのうちの35%が壁に止まっているところを採集された。これに対し *An. sundaicus* では同じく145個体のうち7%が壁面で採集されたにとどまった。未吸血の蚊については前者のグループでは29個体、*An. sundaicus* では1個体だけ採集された(池本, 1982)。この結果から、当地の *An. sundaicus* の性質として、夜間に人家に進入して吸血する際には、その前後に壁に止まっ

Table 3. Indoor resting of *Anopheles sundaicus* reported from each area.

[No resting]		
North Sumatra, east coast		(Ikemoto, 1982)
Java island		(Kirnowardoyo, 1985)
[Temporal resting after feeding]		
		(No reports)
[Night resting after feeding]		
Malaysia	* sporadically midday resting	(Moorhouse, 1965)
	* before DDT spraying: 22%, after: 11%	(Reid and Wharton, 1956)
Java island	* 60% of feeding mosquitos, before DDT spraying	(Sundararaman <i>et al.</i> , 1957)
[Daytime resting before and after feeding]		
Mid Java, north coast	* resting with high densities, even on freshly DDT sprayed wall	(Sundararaman <i>et al.</i> , 1957)
South Sulawesi	* on walls made by nipah, bamboo etc.	(Collins <i>et al.</i> , 1979)
Bali island	* indoor resting collections	(Soekirno <i>et al.</i> , 1983)

て休止しないものと判定される。判定には「壁は調べたが屋根裏をみていない」弱点があって、最終的な判断は保留にすべきかも知れない。しかし文献をあたってみるとマレーシアやインドネシアの他の地域では、これほど厳密に議論する必要のないほどの休止性が観察されている（表3）。

(E) 飛翔

吸血しない蚊はさておき、吸血することが生活史の一部として不可欠な種類の蚊について、その行動パターンをいま一度ふりかえてみよう。まずボウフラ生息場所での羽化とそれに続く交尾行動。つぎに吸血、産卵と続いて、以後は吸血、産卵がそのメス蚊の寿命が切れるまで繰り返される。

交尾は、メス蚊については一生に一度きりだけおこなわれ、そのときに生涯にわたり多数の受精卵を産むのに必要十分な精子が受精嚢に蓄えたとされている。蚊の交尾では蚊柱 (Swarming) がその儀式を表すものとして興味深い。日暮れ直後の薄明かりの中で、オス蚊の群舞がおこなわれ、その羽音にひかれてやってきたメスと結ばれる。もっとも、蚊柱全体が近くに待機するメスに近づいてゆき、蚊柱を構成するオスの内の何匹かがメス1匹に対する争奪戦を演じるという観察もあるらしい。筆者は *An. sundaicus* についてこのような観察に成功していないが世の中には夜目がきく人もいる。Russell *et al.* (1963) が Venkat Rao たちの観察として紹介しているところによれば、本種と *An. subpictus* の群舞は、ほかの種と違って、オス・メス入り乱れてのものだという。

成虫の行動のなかで摂食行動も忘れてはならない。しかし自然界で蚊が何を摂食しているかについては意外に知られていない。飼育のとき使う砂糖水から考えて、花蜜を吸っているかも知れないということは容易に類推されるが、観察例はまことに少ない。*An. sundaicus* については観察例すら見あたらない。

以上、成虫の行動パターンを整理すると、「羽化→交尾→吸血→産卵→（以後下線部の繰り返し）」に「摂食」がどこかで複数回加わることになり、この間をつなぐのは成虫の飛翔である。

An. sundaicus 成虫が一生の間にどれくらい飛翔するのか、今のところそれを測る手だては見つからない。しかし海岸近くの幼虫の生息場所（すなわち成虫の産卵場所）と吸血場所との距離についてはいくつかの報告がみられる（表4）。

これらの値にはとりたてて生態変異はみられず、*An. sundaicus* は海岸から3 km 以内の範囲を通常の生息場所としていえる。別の見方をすれば、*An. sundaicus* は海岸から決して離れられない性質をもっているとも言える。「多少とも塩分を含んだ水を好む」ことが本種の本種たるゆえんであり、もし淡水を好む「*An. sundaicus*」が出現したとすれば、それは種の分化が起こったと考えるのが正しいと思われる。

本種の生息域が、海岸地帯に限られていることの生態的なメリットをあげることができる。それは比較的少ない個体数であっても面積当たり密度レベルを保持して、種を確実に維持して行けることである。具体的には「個体あたり交尾のチャンス」をあげれば十分であろう。もちろんこれは頭の中で考えたに過ぎない事柄であるが、こういう見方で生態調査をすすめれば、新しい知見が得られるかも知れない。

(F) 吸血間隔日数

Gillies and Wilkes (1965) による *An. gambiae* に関する詳細なマーク放逐観察により、熱帯のハマダラカは一般に3日ごとに吸血することが言われてきた。2日でよいとする研究者もいるが、実験室の中での観察は通常、吸血動物と産卵水は同じケージの中にセットされて行われるから、産卵または吸血にわざわざ出かける必要がない。熱帯の気温に加え、このような条件下では生理的に最短2日でよいと解釈できる。屋外ではどうかとなると、実際の観察は莫大な手間がかかるからまことに難しい。筆者は北スマトラ東海岸の海のすぐそばの村で、人から吸血した直後の *An. sundaicus* 成虫を753匹捕まえた。これらに色素を吹き付けてすぐに放逐し、翌日から1週間の毎晩、人に吸血に来る蚊を捕まえる作業をやったところ、1匹の色素を付けた蚊が放逐後3日目に再捕獲された。わずか1匹の結果から事象を普遍化する

Table 4. Flight distance of *Anopheles sundaicus* reported from each area.

Bali island	* max. 750 m from the lagoon	(Soekirno <i>et al.</i> , 1983)
North Sumatra, east coast	* high densities within 1 km from the coast, max. 3 km	(Ikemoto, 1982)
Mid Java, south coast	* max. 3 km from the coast, low densities in areas beyond 2 km from bleeding sites	(Sundararaman <i>et al.</i> , 1957)
Malaysia	* max. (averaged) 3.2 km (1.6–9.6 km)	(Reid, 1968)

ことはできないが、吸血源と産卵場所が比較的手近にある野外条件下で、少なくともこの1匹の蚊は吸血から次の吸血まで3日を要したことになる。

中部ジャワ南海岸では2日 (Sundararaman *et al.*, 1957), マレーシアでは2~3日 (Reid, 1968) という報告がみられる。どのような方法で調べたかは明らかでないが、ともかく3日という値は受け入れられる。これには生態変異がみられない。

(G) 経産蚊率

吸血にやってきた蚊のうち経産蚊の占める割合は、そこに存在する個体群の平均的な寿命を推定するよい指標になる (Davidson, 1954)。この指標は個体群の出生速度 (成虫の場合だけを考えると羽化速度) と死亡速度とに支配されるから、たとえ蚊の平均寿命が一定で変わらなくても、蚊の数がどんどん増える発生時期のはじめには、経産蚊率の数値は下がる。反対に発生ピークの後ではその数値は上昇する。したがってこの指標から平均寿命を推定しようとするなら、1ヶ月とか1年間のなるべく長期にわたるデータの平均的な数値が必要となる。

筆者が北スマトラ東海岸で調べた経産蚊の占める割合は0.327-0.555であった (池本, 1982)。マレーシアでは0.64 (Moorhouse, 1965), ジャワ島北海岸では0.445-0.459 (Kurihara, 1971), インドニコバル諸島では0.404 (Das *et al.*, 1989) という報告がみられる。環境条件が違うであろう各地からのデータとしては、これらの数値は互いに大変似通っている。Gillies and Wilkes (1965) による *An. gambiae* では0.7程度の数値が得られているので、*An. sundaicus* は、いずれの地域においても比較的小さい値である。したがって比較的寿命が短く、マラリア媒介蚊としては媒介効率の点で *An. gambiae* に相当劣ると推定される。

(H) マラリア原虫保有率

本種がマラリア原虫をどのくらいの割合で保有しているかは、その地域のその時点でのマラリアの流行状況を反映した結果でもある。したがって必ずしもベクターとしての特性を地域的に比較することにはならない。

中部ジャワでは0.04-0.30% (Sundararaman *et al.*, 1957), 南スラベシでは0.07% (Collins *et al.*, 1979), マレーシアでは0.04% (Reid, 1968) の比較的低い原虫保有率の報告がある。スマトラとその周辺の島々における1917-1929のデータを発掘してまとめた報告では、5.05% という大変高い数値も記録されている (Lien *et al.*, 1975)。

(6) DDT に対する抵抗性

DDT 抵抗性はいわゆるメンデル遺伝し、抵抗性は劣性ホモとして現れる (Davidson, 1957)。かつて熱心に行われた DDT による屋内残留噴霧は、抵抗性をもつ遺伝子頻度を確実に増加させたと思われる。

インドネシアの北ジャワ、スマトラ、セレベス、ジャカルタにおいては、1953年まで年1~2回の屋内残留噴霧がおこなわれ、大変効果的な結果が得られた (Sundararaman *et al.*, 1957)。ところが1954年になってジャカルタにおいて抵抗性蚊の出現が報告されるや (Crandell, 1954), 翌年までにジャワ島北海岸地帯の各地から抵抗性蚊の出現報告が相次ぐことになる (Sundararaman *et al.*, 1957)。しかしながらその後、DDT 抵抗性蚊の出現報告は意外にも少なく、中部ジャワ南海岸地区で1984年にみられた (Kirnowardoyo, 1985) だけである。

一方、中部ジャワ南海岸 (1956; Sundararaman *et al.*, 1957), 西ジャワ, 中部ジャワ南海岸, 東ジャワ, バリ島 (1961-1970; Kurihara, 1971), マレーシア (1965; Moorhouse, 1965), 南スラベシ (1979; Collins *et al.*, 1979), タイ (1980; Ismail and Phinichpongse, 1980), シンガポール (1981; Ong *et al.*, 1981), インドニコバル諸島 (1986; Das *et al.*, 1989) では、抵抗性がないという報告がなされている。これらはいずれも幼虫浸漬試験や、WHO テストキットを用いての成虫試験によって判定されたものである。これに加え、中部ジャワ南海岸では4回の屋内残留噴霧が行われた後には *An. sundaicus* 成虫が壁に休止しなくなったと報告されている。ここではその後1984年に抵抗性が確認されているので、成虫は再び壁に休止するようになったのであろうか、いずれにしても疑問がのこる。

DDT 以外の殺虫剤についても各地で試験が行われているが、今のところ抵抗性の報告は見あたらない (Schaefer and Kirnowardoyo, 1984; Ikemoto *et al.*, 1986; Imai *et al.*, 1987)。

(7) 時間的, 地域的に変わる性質, 変わらない性質

細長いスマトラ島を、海を越えて北に辿ると、インド領となるニコバル諸島が点在する。地形学的にはスマトラ島とはつながらず、ニアス島などスマトラ島の西側に点在する島々と結び、一方はミャンマーのアラカン山脈と他方はチモール島などと結ばれる弧状列島の一角をなす島嶼である。スマトラ, ジャワ, バリなどを結ぶ弧状列島が中生代初期にできた内縁弧とよばれるのに対し、その外側に位置する古生代の外縁弧である。

ニコバル諸島におけるマラリアは2-3km 幅の海岸線

に限られており、*An. sundaicus* が唯一のベクターである。この島にはカニクイザルの一種が生息しているが、*An. sundaicus* は人吸血嗜好性が高く、さらに屋内吸血、休止性を持ち、きわめて安定した人マラリアの流行を媒介する役割を果たしていた。

ここにも開発の波が押し寄せ、耕地とそれに近接した居住地を確保するため、海岸に近い森林が伐採され、灌漑施設がつくられた。その結果できた日当たりのよい水域はまさに *An. sundaicus* にとって好適な生息場所が拡大されたことになり、この島に住む少数の人だけでは吸血源として不足となるほど個体数の増加をもたらした。一方この開発は、海岸地帯からニシキヘビ、ワニ、オオトカゲ等を追い出してしまい、カニクイザルは安心して食物を探せるようになり、海岸での滞在時間が長くなった。これらの結果、*An. sundaicus* はヒトとサルの両方から吸血するようになった。これには開発とほぼ同時に始まった DDT の屋内残留噴霧の徹底も関与しており、屋外吸血性と屋外休止性の蚊が選抜され、結果的に蚊の生態的性質が変化したことが、吸血嗜好性という別の性質をも変化させることにつながったとされる。

このような生態的性質の変化は、さらにこれらの島の人たちの中に、サルマラリアの一種 (*Plasmodium cynomologi*) を流行させることにつながった。(以上ニコバル島における情報は Kalra, 1980 による)

近代における農業開発という、地質年代からいえばほんの瞬間にも満たない短時間の間に、生物種が本来そなえているとも考えられる生態的性質が、こうも簡単に変わりうるものなのであろうか。翻って、変わらない性質を、これまで細かく検討してきた中からあえて取り出してみれば「幼虫は多少とも塩分を含む日当たりのよい水域に生息し、成虫は夜間に吸血する」ことだけである。

(8) 遺伝的に変わる性質、変わらない性質

どんな環境変化にも素早く適応できるだけの多様性を、もともと遺伝的にもっているのだと考えると、上の疑問に対してある程度説明がつきそうに思われる。たとえば *An. sundaicus* は本来ヒトからもサルからも吸血する性質をもっており、その表現型としてヒトのみから吸血する個体、サルのみから吸血する個体、(両方から吸血する個体) が、その時々環境に対応してある割合で存在していると仮定する。*An. balabacensis* (Hii, 1985; Hii and Vun, 1987) と *An. minimus* (Nutsathapana, et al., 1986) については、これを支持する研究結果も報告されている。

しかしこの考え方は、これまでの学説の流れとは矛盾する面をもっている。たとえば Macdonald (1957) の「1

人の患者から生産される 2 次患者の数」に代表されるマラリア疫学の数学モデルには、「サルのみから吸血する個体」はモデルの要素としてもともとその中に入っていないのである。これらのモデルには「両方から吸血する個体」が存在し、人に対する好みの程度が 100% (結果的に人のみから吸血する個体が全部を占めることと同じ) の個体から、極限值としての 0% を除くごく小さな好みの程度をもつ個体までが、理論上含まれている。別の表現をすれば、偶然的な選択を含め、各個体が人から吸血する確率頻度の平均としてとらえる必然性を、これらのモデルは要求している。実際のデータとしては *An. culicifacies* について、人吸血性と牛吸血性の蚊を個体別に区別することはできないようだとする報告がみられる (Rawlings and Curtis, 1982)。

もしここで人とサルに対する吸血嗜好性が 50% で等しい個体があったとしよう。この個体が人から吸血するかサルから吸血するかは、吸血相手との遭遇チャンスというまったくの偶然と考えられる。正確に 50% でなくとも、その近辺の数値であれば偶然が支配する割合は大きく、0% とか 100% に近い数値であれば、その個体もっている好みの程度という性質に大きく左右されて偶然が支配する割合は小さくなる。いずれにしてもより一般的には、多かれ少なかれ偶然が影響している事象であることには違いない。そしてここで言う「偶然」は吸血蚊にとっては「環境条件」なのである。

そうであるなら、これまで認知されてきた「生態的性質が変化した」ということは、いったい何を意味するのであろうか。これまでの論議ですでに明らかのように「ある遺伝的表現型をもつ個体の割合が変化した (個体単位のデジタル的性質の変異)」こととはもちろん、「各個体もつ吸血嗜好性の程度といった量的に表される性質が遺伝的に変化した (個体もつアナログ的性質の変異)」こととも同義ではあり得ない。認知された生態的性質の変化には、環境条件の変化を原因とする結果が含まれているのである。誤解を恐れずにさらにいえば、本来の「性質」はまったく変化していないのであって、環境条件が変化したにすぎないこともあり得るわけである。すなわち *An. sundaicus* はそのすべての個体が、ある環境条件の変化に対応できる性質をもともと常時そなえており、環境条件の変化によって見かけ上だけ生態的性質が変わったようにみえる場合である。

(9) 生態変異の実体—その仮説

すでにふれたように、DDT に対する抵抗性は、メンデル遺伝に従う個体単位のデジタル的性質の変異が集積した結果としてとらえられる。生息水域のタイプや季節的

発消長の地域的な違いについては、見かけ上の変化と言うより、もともと生態的性質の変化ととらえる方がおかしいともいえる。

一方、吸血嗜好性や屋内-屋外吸血性、屋内-屋外休止性などについては簡単に結論づけることができない。その原因の一つは、たとえその様な性質があったとしても、吸血嗜好性の程度といった量的性質を個体毎に測定することは、途方もなく困難であり、集団の示した吸血相手の選択といった結果によって、これを間接的に推定せざるを得ないところにある。また屋外-屋内の吸血・休止性については、これまでの報告ではそのほとんどが記述表現に終わっており、量的なデータが示されていない。加えて殺虫剤の屋内残留噴霧による忌避効果も絡んでいるので、さらに問題を複雑にしている。したがってこれまでのデータによる分析には限界があり、野外調査に際して今後必要とされる視点は自ずと明らかである。

さて、混沌としている生態的性質の変異の本質について、現時点で総括できるものはないであろうか。あえて一般的にとらえれば、*An. sundaicus* の各個体は、環境条件の変化に対応できるある程度の幅のある性質をもっているのに加え、その個体群は「ある程度、遺伝的表現形質を変えてまで」その生態的性質を変化させることによって、その地域に適応して生息している、と考えるのが一般的仮説として妥当のように思われる。

しかしながら、そもそも屋内-屋外休止・吸血性などは、その両方の性質をもっている方が都合がよく、吸血嗜好性も幅広く緩やかなものであっても差しつかえないと考えられる。にもかかわらず、生態的性質が変化したとする筆者も含め多くの研究者の実感が正しいとして、遺伝的性質を変化させてまで環境条件の変化に適応する性質があるということは、生物学的にどういう意味を持つのであろうか。DDT に対する抵抗性であれば、それがほかの性質と独立である限り、変化させて不利益な点はない。しかしたとえば、人からのみ吸血する性質を獲得したある島の蚊は、そこの人たちがマラリアで死に絶えたらどうなるのであろうか。極端な論議になったが、遺伝的性質を変えることは、その個体群にとって決定的な不利益方向にはたらく可能性につながるのである。

このような場面をよく説明できるものは、種の分化である。人に高度に適応した熱帯熱マラリア原虫にみられるように、分化はそれが進めば進むほど、袋小路に行き着くのが生物学の一般的理解である。

曾田 (1992) は「蚊の宿主種選択は、もちろん遺伝的基盤をもった宿主探索行動に依存しているであろうが、同時に宿主密度や発見しやすさに応じた可塑性を多分にもっている」と、するどく看破した。これをさらに拡

大し、これまでの情報に照らし合わせてより一般的に考えると、基盤を生態的性質におき、可塑性をもっている方に遺伝的要素をおいても、論理は成立することに気づく。要はどちらに基盤や重きを置くかではなく、互いが原因と結果になり合うフィードバックの図式が、種の分化という形で、今まさにダイナミックに進行しているのが、*An. sundaicus* のより現実的な姿だということであろう。

とすれば、たとえばマラリア流行様式の数学モデルには遺伝的要素が織り込まれている必要があり、そうでないモデルはある時間断面の現象を記述するはたらしきかもち得ず、数年先の近い将来の様相さえ的確に予測するのは不可能である。生態変異の大きい本種について、「遺伝-生態学」の必要性を主張して、本稿のまとめとしたい。

本稿は、VECA NEWS に 10 回余りにわたり連載した内容をもとに、大幅に加筆修正したものである。これまで貴重な意見をお寄せいただいた読者に厚く御礼申し上げる。また北スマトラでの生態調査には現地の方々に加え、多数の日本人研究者が参加された。それらの方々と議論が本稿の土台となっている。また図 1 には筆者が直接関係しなかった期間の調査データも使わせていただいた。関係各位に深謝する。

引用文献

- Chan, K. L. (1979) The antimalaria programme in Singapore, with special reference to the period 1974-1978. *Asian J. Infect. Dis.*, **3**: 1-18.
- Collins, R. T., R. K. Jung, Hasan Anoez, R. H. Sutrisno and D. Putut (1979) A study of the coastal malaria vectors, *Anopheles sundaicus* (Rodenwaldt) and *Anopheles subpictus* Grassi, in South Sulawesi, Indonesia. *WHO/MAL/79.913*: 1-12.
- Crandell, H. A. (1954) Resistance of *Anopheles sundaicus* to DDT, a preliminary report. *Mosq. News*, **14**: 194-195.
- Das, S. C., D. R. Nath, M. Bhuyan, N. G. Das, I. Baruah and P. K. Talukdar (1989) Studies on malaria and firiariasis vectors in Kamorta and Great Nicobar Islands. *Indian J. Malar.*, **26**(3): 153-157.
- Davidson, G. (1954) Estimation of the survival rate of anopheline mosquitoes in nature. *Nature*, **174**: 792-793.
- Davidson, G. (1957) Insecticide resistance in *Anopheles sundaicus*. *Nature*, **4598**: 1333-1335.
- Gillies, M. T. and T. J. Wilkes (1965) A study of the age-composition of populations of *Anopheles gambiae* Giles and *A. funestus* Giles in North-eastern Tanzania. *Bull. Ent. Res.*, **56**: 237-262.
- Hii, J. L. K. (1985) The influence of the existence of genetic variability in the tendency of *Anopheles balabacensis* to rest in houses and to bite man. *Southeast J. Trop. Med. Publ. Hlth.*, **16**: 173-182.
- Hii, J. L. K. and Y. S. Vun (1987) The influence of a heterogeneous environment on host feeding behaviour of *Anopheles balabacensis* (Diptera: Culicidae). *Trop. Biomed.*, **4**: 67-70.
- Hodgkin, E. P. (1956) The transmission of malaria in Malaya.

- Stud. Inst. Med. Res. Kuala Lumpur*, No. 27.
- Houten, A. T., N. S. Aminah, Th. Suroso and I. G. Seregeg (1980) Effects of diflubenzuron (OMS 1804) against malaria vectors breeding in lagoons in Bali, Indonesia. *WHO/VBC/80.795*: 1-7.
- 池本孝哉 (1982) 北スマトラの海岸地帯におけるマラリア媒介蚊 *Anopheles sundaicus* (Rodenwaldt, 1925) の生態学的研究. 帝京医学雑誌, 5(1): 1-15.
- Ikemoto, T., Sumitro, W. Panjaitan and T. Shibuya (1986) Laboratory and small-scale field tests of larvicides and larvivorous fishes against *Anopheles sundaicus* larvae at Perupuk Village, North Sumatra, Indonesia. *Jpn. J. Sanit. Zool.*, 37: 105-112.
- Imai, C., T. Ikemoto, M. Takagi, H. Yamugi, W. Pohan, H. Hasibuan, H. Sirait and W. Panjaitan (1988) Ecological study of *Anopheles sundaicus* larvae in a coastal village of North Sumatra, Indonesia I. Topography, land use, and larval breeding. *Jpn. J. Sanit. Zool.*, 39: 293-300.
- Imai, C., H. Yamugi and W. Panjaitan (1987) Efficacy of several larvicides in laboratory and field tests against *Anopheles sundaicus* in a village, North Sumatra, Indonesia. *Jpn. J. Sanit. Zool.*, 38: 93-102.
- Ismail, I. A. H. and S. Phinichpongse (1980) Monitoring susceptibility of malaria vectors and suspected vectors to pesticides in Thailand. *WHO/VBC/80.775*: 1-16.
- Kalra, N. L. (1980) Emergence of malaria zoonosis of simian origin as natural phenomenon in Greater Nicobars, Andaman & Nicobar Islands—A preliminary note. *J. Com. Dis.*, 12(1): 49-54.
- Kirnowardoyo, S. (1985) Status of *Anopheles* malaria vectors in Indonesia. *Southeast Asian J. Trop. Med. Pub. Hlth.*, 16(1): 129-132.
- Kumari, R., H. Joshi, A. Giri and V. P. Sharma (1993) Feeding preferences of *Anopheles sundaicus* in Car Nicobar island. *Indian J. Malar.*, 30(4): 201-206.
- Kurihara, T. (1971) Assignment report on malaria eradication, Indonesia. *WHO/SEA/Mal/79*: 1-6.
- Kurihara, T. (1978) Notes on malaria vectors in Southeast Asia. In: *A symposium on epidemiology of parasitic disease* (ed., Sasa, M.), pp. 165-186, International Foundation of Japan, Tokyo.
- Lien, J. C., L. Kosman, F. Partono, Arbain Joesoef, E. Kosin and J. H. Cross (1975) A brief survey of mosquitoes in North Sumatra, Indonesia. *J. Med. Entomol.*, 12: 233-239.
- Macdonald, G. (1957) *The epidemiology and control of malaria*. 201 pp., Oxford University Press, London.
- Moorhouse, D. E. (1965) Some entomological aspects of the malaria eradication pilot project in Malaya. *J. Med. Entomol.*, 2: 109-119.
- Nutsathapana, S., P. Sawasdiwongphorn, U. Chitprarop, J. R. Cullen, R. F. Gass and C. A. Green (1986) A mark-release-recapture demonstration of host preference heterogeneity in *Anopheles minimus* Theobald (Diptera: Culicidae) in Thai village. *Bull. Ent. Res.*, 76: 313-320.
- Ong, K. H., L. M. Chew and K. L. Chan (1981) Current insecticidal susceptibility status of mosquitoes in Singapore. *Southeast Asian J. Trop. Med. Pub. Hlth.*, 12(2): 222-227.
- Rawlings, P. and C. F. Curtis (1982) Test for the existence of genetic variability in the tendency of *Anopheles culicifacies* species B to rest in houses and to bite man. *Bull. Wld. Hlth. Org.*, 60: 427-432.
- Reid, J. A. (1961) The attraction of mosquitoes by human or animal baits in relation to the transmission of disease. *Bull. Ent. Res.*, 52: 43-62.
- Reid, J. A. (1968) Anopheline mosquitoes of Malaya and Borneo. *Stud. Inst. Med. Res., Malaysia*, (31): 1-520.
- Reid, J. A. and R. H. Wharton (1956) Trials of residual insecticides in window-trap huts against malaria mosquitoes. *Bull. Ent. Res.*, 47: 433-468.
- Ronnefeldt, F. (1959) *Anopheles sundaicus* as a vector of malaria in Middle-Java. *Ztschr. Tropenmed. Parasit.*, 10(1): 38-47.
- Russell, P. F., L. S. West, R. D. Manwell and G. MacDonald (1963) *Practical Malariology*, 2nd ed., 750 pp., Oxford University Press, London.
- Russell, R. C. (1979) A study of the influence of some environmental factors on the development of *Anopheles annulipes* Walker and *Anopheles amictus hilli* Woodhill and Lee (Diptera: Culicidae). Part I, Influence of salinity, temperature and larval density on the development of the immature stages. *Gen. Appl. Ent.*, 11: 31-41.
- Schaefer, C. H. and S. Kirnowardoyo (1984) An operational evaluation of *Bacillus thuringiensis* serotype H-14 against *Anopheles sundaicus* in West Java, Indonesia. *WHO/VBC/84.896*: 1-9.
- Sen, P. (1957) Importance of albuminoid ammonia and salinity in the breeding of *Anopheles sundaicus* (Rodenw.). *Indian J. Publ. Hlth.*, 1: 252-253.
- Soekirno, M., Y. H. Bang, M. Sudomo, Tjokorda Putra Pemayun and G. A. Fleming (1983) Bionomics of *Anopheles sundaicus* and other anophelines associated with malaria in coastal areas of Bali, Indonesia. *WHO/VBC/83.885*: 1-13.
- Soerono, M., G. Davidson and D. A. Muir (1965) The development and trend of insecticide resistance in *Anopheles acronitatus* Donitz and *Anopheles sundaicus* Rodenwaldt. *Bull. Wld. Hlth. Org.*, 32: 161-168.
- 曾田貞滋 (1992) 蚊の吸血動物選択様式と媒介疾病の動態. 衛生動物, 43: 1-11.
- Sundaraman, S., R. Soeroto and M. Siran (1957) Vectors of malaria in mid-Java. *Indian J. Malar.*, 11: 321-338.