

環 動 昆

報 文

- 吉田宗弘・平野裕也・高波雄介：東京都武藏野地域の都市公園のチョウ類群集 1

短 報

- 吉田清香・皆巳幸也・上田哲行：ハッショウトンボの生息地の水質について 13

研究奨励賞受賞論文

- 板倉修司：シロアリのピルビン酸デヒドロゲナーゼ複合体に関する研究 19

総 説

- 頭山昌郁・中越信和：種多様性の評価における二、三の問題
点－錯綜する多様度の表現とその計量－ 31

解 説

- 平野雅親：天然物原料の害虫とその防除 49
神山恒夫：人獣共通感染症と外来動物 55

- 書 評 65
会 報 66
会 則 74
投稿規定 77

Vol. 15

1

日本環境動物昆虫学会

2004

東京都武蔵野地域の都市公園のチョウ類群集

吉田宗弘¹⁾・平野裕也¹⁾・高波雄介²⁾

1) 関西大学工学部生物工学科

2) 日本蝶類学会

(受領: 2004年1月14日; 受理: 2004年2月24日)

Butterfly Assemblages in Urban Parks of Musashino Area in Tokyo Metropolis.

Munehiro Yoshida¹⁾, Yûya Hirano¹⁾ and Yûsuke Takanami²⁾ (¹Department of Biotechnology, Faculty of Engineering, Kansai University, Yamate 3-3-35, Suita, Osaka, 564-8680 Japan, ²The Butterfly Society of Japan, Sugamo 3-12 Toshima, Tokyo 170-0002, Japan). *Jpn. J. Environ. Entomol. Zool.* **15**: 1-12 (2004).

Butterfly assemblages were monitored by the transect count method at two urban parks of Musashino area in Tokyo Metropolis from April to October in 2001. Seven families, 35 species and 1489 individuals were observed in the Nogawa Park which conserved the native environment as a biotope, and 7 families, 25 species and 942 individuals were observed in the Koganei Park mainly composed of grass land and flower garden. *Pseudozizeeria maha* and *Pieris melete* were major species of the butterfly assemblage in both the Nogawa Park and the Koganei Park. Individual numbers of Nymphalidae, Satyridae and Hesperiidae species were more in the Nogawa Park and inversely, those of Pieridae species were more in the Koganei Park. Existence ratio of environmental stage (ER) indicates that the Nogawa Park is afforested stage and the Koganei Park is urban stage. Comparison between the present survey and the previous survey in urban parks in Osaka Prefecture indicated that a similarity in ER pattern did not always associate with a high value of a quantitative index for degree of overlap (PIANKA's α -index) and *Pieris melete* was a major species in Musashino area specifically.

Key words: Butterfly assemblage, Urban park, Musashino area, Transect count method, Environmental assessment

2001年4月から10月にかけて、東京都武蔵野地域にある2つの都市公園において、トランセクト法によるチョウ類の調査を行った。在来の環境を自然観察園として取り込んでいる野川公園では27回の調査によって7科35種1489個体、広場を主体とした小金井公園では26回の調査によって7科25種942個体のチョウを観察した。両公園に共通した優占種はヤマトシジミとスジグロシロチョウであった。樹液依存性のタテハチョウとササ食のジャノメチョウおよびセセリチョウ科のチョウは野川公園、モンシロチョウ、モンキチョウなどの草原性のチョウは小金井公園において多く目撃された。階級存在比の算定によって野川公園は二次段階、小金井公園は都市段階と判定された。大阪近郊の都市公園での調査結果との比較によって、階級存在比の類似性は定量的類似度指数（PIANKAの α 指數）が示すチョウ類群集の類似性と必ずしも関連しないこと、およびスジグロシロチョウは武蔵野地域の都市公園を特徴付ける種であることが明らかになった。

はじめに

一定地域の環境をその地域に生息する生物群集を解析することによって評価することが試みられており、とくにチョウ類を指標生物にすることの有用性が論じられている（石井、1993；矢田、1996）。すでに大阪近郊を中心とした西日本では、多くの研究者によって環境評価を目的としたトランセクト法によるチョウ類の調査が行われておらず（石井ら、1991；今井ら、1996；中村・豊嶋、1995；吉田、1997），メタアナリシス（今井・夏原、1996；夏原、2000）も含めて様々な角度からチョウの分布と環境との関連についての検討が行われている。その結果、環境評価における多様度指數の問題点（吉田、1998；青柳・吉尾、2002），種数と環境との密接な関連（今井・夏原、1996；吉田、1997），指標種としてのササ食チョウの有用性（石井、2001；夏原、2000）などが指摘されている。

一方、東日本地域におけるチョウ類のトランセクト調査は、限られた地域においてのみ実施されており（山本、1991；北原・渡辺、2001），大阪近郊のように近接した地域の調査結果を比較検討することが困難な状況にある。とくに都市環境とチョウ類群集の関係を論じる場合には、首都圏都市部での調査結果が必要であるが、これらの地域の調

査結果は定性的な目撃記録をもとにした分布記録がほとんどであり（西多摩昆虫同好会、1991），トランセクト法による定量的な調査結果は一部の例外（吉田、2002）を除いて見当たらない。

著者らは、首都圏都市部におけるチョウの分布に関する定量的情報を得る目的で、東京都武蔵野地域にある2つの都市公園、すなわち府中市、調布市、三鷹市にまたがる野川公園と、小金井市の小金井公園において、チョウ類のトランセクト調査を実施した。本論文では、この調査結果を、過去の分布記録との比較と、大阪近郊都市公園との比較という2つの立場から考察する。

調査地と方法

1. 調査地の概要と調査ルート

図1に調査地とした野川公園と小金井公園の位置を示した。以下に両公園の概要を述べる。

野川公園の概略と調査ルートを図2に示した。この公園は、小金井、三鷹、調布3市にまたがり、都道246号線によって南北に分断された面積約40haの都市公園である。公園の北端は、武蔵野段丘の南縁に位置する国分寺崖線であり、図2に示すように、都道との間には多摩川の支流である野川が流れている。都道より北側地域の大部分は、野川と崖線に挟まれた自然観察園であり、自然観察



図1 野川公園と小金井公園の位置。国土地理院5万分の1地図「東京西北部」より。

園の西半分はハンノキ (*Alnus japonica* (Thunb.) Steud.) の疎林とコナラ (*Quercus serrata* Thunb.) などに囲まれた湧水による湿地帯、東半分はコナラなどの雑木林と明るい草地となっている。自然観察園は他とは柵で仕切られており、開放時間帯以外に中に入ることはできない。観察園内では散策路を確保するために、散策路周辺の下草の刈り取りが頻繁に行われている。一方、都道より南側の地域は、芝生広場を主体とした明るい公園であ

り、広場の周囲、および広場を連絡する散策路の両側にはイチョウ (*Ginkgo biloba* Linn.) などの大木が植栽されている。調査は、自然観察園の西端からスタートし、観察園内の散策路を歩んだ後に、野川と都道を渡り、南側地域を約半周する総延長2.4kmのルートで行った。

小金井公園は、小金井市の北東部に位置し、都立公園では最大規模となる約77haの面積の都市公園である。この公園は、昭和15年の紀元2600年

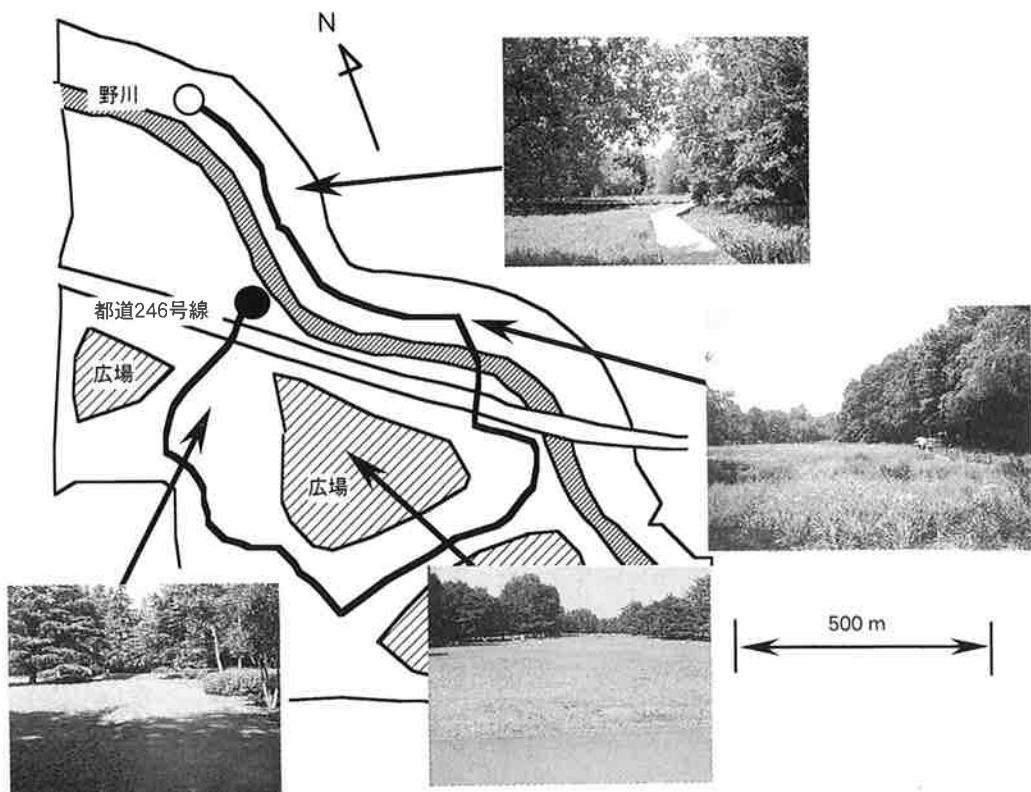


図2 野川公園の概略と調査ルート。○、起点；●、終点。

記念事業で整備された小金井大緑地を前身としており、戦後に東宮仮御所などに使用された後に、昭和29年に一般に開放された。公園敷地の大半は、図3に示すように、運動場、芝生広場、花壇、桜並木、梅林などで構成されたオープンランドであるが、北部には常緑樹を中心とした野鳥観察用の暗い樹林帯がある。公園の北側はゴルフ場、南側はキャベツなどが栽培された畠地帯である。調査は、公園の東側をほぼ一周する総延長2.8kmのルートで行った。

2. トランセクト調査

2001年4月1日から10月27日の期間に、前期の調査ルートにおいて、月2~5回、合計で野川公園27回、小金井公園26回、チョウ類のトランセクト調査を実施した。調査は、晴れまたはうす曇りの日の午前10時~午後3時の間に行い、ルートを

約1時間かけて歩きながら目撃したチョウの種名と個体数を記録した。本調査では、センサスの幅について厳密な設定は行わず、ルートの前方、左右、上方を広く見渡し、できる限り多くの個体を重複せずに記録するように努めた。

3. 調査データの解析

1) 個体数の補正

得られた目撃個体数を種別に月単位で集計した。次に月ごとの調査回数の偏りの影響を除くため、各月の種別個体数に $2/t$ (t は各月の調査回数) を乗じ、月2回の調査に換算した補正個体数を求めた。そして、この補正個体数をもとに、公園ごとの総個体数 (N) と種別個体数 (n_i) を算出し、以下の解析に用いた。

得られた総個体数と種別個体数の補正值は1調査1kmあたりの値に換算し、生息密度とした。ま

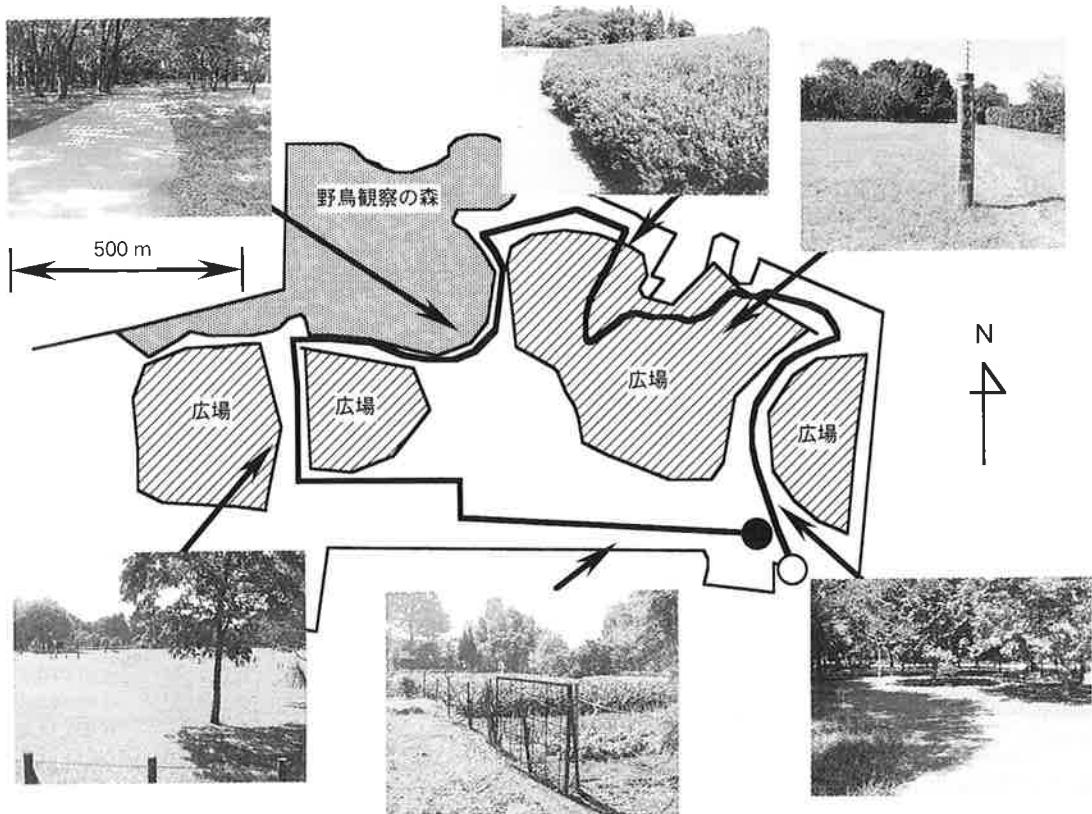


図3 小金井公園の概略と調査ルート。○、起点；●、終点。

た、種別個体数を総個体数で除し (n_i / N)、それぞれの種の占有率 (p_i)とした。

2) 群集の類似度指數の算出

調査地間、および既存の調査結果との比較を行うため、チョウ類群集の類似度を示す野村・SIMPSON指數 (NSC) とPIANKAの α 指數を算定した (木元・武田, 1989)。その式は次のとおりである。

$$NSC = c / b \quad (a > b)$$

a, b、それぞれの調査地の種数；c、比較する2つの調査地の共通種数。

$$\alpha = \{ \sum (p^{1i} \cdot p^{2i}) \} / \{ \sum (p^{1i})^2 + \sum (p^{2i})^2 \}^{1/2}$$

p^{1i}, p^{2i} 、それぞれの調査地における種*i*の占有率。

3) 群集の多様度指數の算出

チョウ類群集の種多様度を示す指數として、平均多様度 (H')、SIMPSONの λ 指數、および森下の β 指數 (SIMPSONの λ 指數の逆数) を算定した

(木元・武田, 1989)。その式は次のとおりである。

$$H' = -\sum p_i \cdot \log 2p_i$$

$$\lambda = \sum [\{ n_i \cdot (n_i - 1) \} / \{ N \cdot (N - 1) \}]$$

4) 環境評価指數の算出

チョウの種による重み付けをした環境評価指數として、田中 (1988) による階級存在比 (ERx) と、巣瀬 (1993) のEI指數を算定した。その式は次のとおりである。

$$ERx = \{ \sum (X_i \cdot n_i \cdot I_i) \} / \{ \sum (n_i \cdot I_i) \}$$

$$EI = \sum x_i$$

X_i 、種*i*のx段階における生息分布度； I_i 、種*i*の指標値； x_i 、巣瀬による種*i*の環境指數。なお、 X_i と I_i の具体的な数値は、田中 (1988) の表に記載されているものを用いた。また、 x_i の具体的な数値は、巣瀬 (1998) が成書に記載しているものにしたがった。

結 果

1. 生息密度と種数

表1に、両公園の調査ルートにおいて目撃したチョウの個体数と生息密度をまとめた。野川公園では7科35種、小金井公園では7科25種のチョウ

表1 調査において目撃した種の個体数と生息密度*

種名		野川公園		小金井公園	
		観察値	補正值	観察値	補正值
アゲハチョウ科	Papilionidae				
ナミアゲハ	<i>Papilio xuthus</i> Linnaeus	0.170 (11)	0.130 (4.4)	0.398 (29)	0.379 (14.9)
キアゲハ	<i>Papilio machaon</i> Linnaeus	-	-	0.069 (5)	0.074 (2.9)
カラスアゲハ	<i>Papilio bianor</i> Cramer	0.031 (2)	0.035 (1.2)	-	-
クロアゲハ	<i>Papilio protenor</i> Cramer	0.046 (3)	0.054 (1.8)	0.124 (9)	0.139 (5.4)
ジャコウアゲハ	<i>Byasa alcinoe</i> (Klug)	0.108 (7)	0.099 (3.3)	-	-
アオスジアゲハ	<i>Graphium sarpedon</i> (Linnaeus)	0.062 (4)	0.048 (1.6)	0.096 (7)	0.078 (3.1)
シロチョウ科	Pieridae				
モンシロチョウ	<i>Pieris rapae</i> (Linnaeus)	0.123 (8)	0.109 (3.7)	1.236 (90)	1.150 (45.1)
スジグロシロチョウ	<i>Pieris melete</i> (Ménétriès)	1.173 (76)	1.058 (35.5)	1.085 (79)	1.065 (41.7)
モンキチョウ	<i>Colias erate</i> (Esper)	0.093 (6)	0.093 (3.1)	0.275 (20)	0.188 (7.4)
ツマキチョウ	<i>Anthocharis scolymus</i> Butler	0.247 (16)	0.238 (8.0)	0.151 (11)	0.187 (7.3)
キチョウ	<i>Eurema hecabe</i> (Linnaeus)	0.833 (54)	0.785 (26.4)	0.247 (18)	0.167 (6.5)
タテハチョウ科	Nymphalidae				
アカタテハ	<i>Vanessa indica</i> (Herbst)	0.030 (2)	0.027 (0.9)	0.014 (1)	0.013 (0.5)
ヒメアカタテハ	<i>Cynthia cardui</i> (Linnaeus)	0.015 (1)	0.015 (0.5)	0.014 (1)	0.010 (0.4)
ルリタテハ	<i>Kaniska canace</i> (Linnaeus)	0.015 (1)	0.015 (0.5)	0.041 (3)	0.037 (1.5)
キタテハ	<i>Polygonia c-aureum</i> (Linnaeus)	0.201 (13)	0.191 (6.4)	0.055 (4)	0.053 (2.1)
ゴマダラチョウ	<i>Hestina japonica</i> (C. et R. Felder)	0.046 (3)	0.042 (1.4)	-	-
コムラサキ	<i>Apatura metis</i> Freyer	0.015 (1)	0.015 (0.5)	-	-
コミスジ	<i>Neptis sappho</i> (Pallas)	0.139 (9)	0.180 (6.0)	0.096 (7)	0.083 (3.3)
ミドリヒョウモン	<i>Argynnis paphia</i> (Linnaeus)	0.123 (8)	0.098 (3.3)	-	-
テングチョウ科	Libytheidae				
テングチョウ	<i>Libythea celitus</i> (Laicharting)	0.077 (5)	0.074 (2.5)	0.041 (3)	0.033 (1.3)
ジャノメチョウ科	Satyridae				
ヒカゲチョウ	<i>Lethe sicelis</i> (Hewitson)	0.231 (15)	0.211 (7.0)	-	-
サトキマダラヒカゲ	<i>Neope goschkevitschii</i> (Ménétriès)	0.108 (7)	0.109 (3.7)	0.041 (3)	0.038 (1.5)
ヒメジャノメ	<i>Mycalexis gotama</i> Moore	0.093 (6)	0.110 (3.7)	-	-
ヒメウラナミジャノメ	<i>Ypthima argus</i> Butler	0.571 (37)	0.688 (23.1)	-	-
シジミチョウ科	Lycaenidae				
ウラギンシジミ	<i>Curetis acuta</i> Moore	0.062 (4)	0.048 (1.6)	0.014 (1)	0.017 (0.7)
アカシジミ	<i>Japonica lutea</i> (Hewitson)	0.077 (5)	0.074 (2.5)	-	-
トラフシジミ	<i>Rapala arata</i> (Bremer)	0.046 (3)	0.036 (1.2)	-	-
ウラナミシジミ	<i>Lampides boeticus</i> (Linnaeus)	-	-	0.027 (2)	0.026 (1.0)
ベニシジミ	<i>Lycaena phlaeas</i> (Linnaeus)	0.540 (35)	0.520 (17.5)	0.343 (25)	0.298 (11.7)
ルリシジミ	<i>Celastrina argiolus</i> (Linnaeus)	0.031 (2)	0.030 (1.0)	0.082 (6)	0.095 (3.7)
ツバメシジミ	<i>Everes argiades</i> (Pallas)	0.154 (10)	0.150 (5.1)	0.014 (1)	0.010 (0.4)
ヤマトシジミ	<i>Pseudozizeeria maha</i> (Kollar)	9.552 (617)	8.745 (293.8)	8.365 (609)	7.488 (293.5)
セセリチョウ科	Hesperiidae				
ダイミョウセセリ	<i>Daimio tethys</i> (Ménétriès)	0.093 (6)	0.105 (3.5)	0.014 (1)	0.010 (0.4)
キマダラセセリ	<i>Potanthus flavum</i> (Murray)	0.108 (7)	0.116 (3.9)	-	-
チャバネセセリ	<i>Pelopidas mathias</i> (Fabricius)	0.185 (12)	0.151 (5.1)	0.014 (1)	0.013 (0.5)
コチャバネセセリ	<i>Thoressa varia</i> (Murray)	0.015 (1)	0.012 (0.4)	-	-
イチモンジセセリ	<i>Parnara guttata</i> (Bremer et Grey)	7.623 (494)	6.490 (218.1)	0.082 (6)	0.064 (2.5)
合計		22.98 (1489)	20.90 (702.2)	12.94 (942)	11.71 (459.2)

注：数値は生息密度（個体数/調査回数/km）を示し、括弧内に個体数を記した。

を観察した。実際に目撃した総個体数は、野川公園では27回の調査で1489、小金井公園では26回の調査で942であったが、月2回の調査に換算した補正値にもとづく総数は、それぞれ702.2個体と459.2個体であった。

2. チョウ類群集の種構成

表2に、両公園における目撃上位5種をまとめ

表2 目撃個体数上位5種の生息密度とチョウ類群集における占有率

順位	野川公園	小金井公園
第1位	ヤマトシジミ 8.745 (41.8%)	ヤマトシジミ 7.488 (63.9%)
第2位	イチモンジセセリ 6.490 (31.1%)	モンシロチョウ 1.150 (9.8%)
第3位	スジグロシロチョウ 1.058 (5.1%)	スジグロシロチョウ 1.065 (9.1%)
第4位	キチョウ 0.785 (3.8%)	ナミアゲハ 0.379 (3.2%)
第5位	ヒメウラナミジャノメ 0.688 (3.3%)	ベニシジミ 0.298 (2.5%)
上位5種	17.77 (85.1%)	10.38 (88.5%)

注：数値は補正値をもとに算定した生息密度を示し、括弧内は百分率表記の占有率を意味する。

た。野川公園ではヤマトシジミとイチモンジセセリの上位2種が総数の約73%、小金井公園ではヤマトシジミが総数の約64%を占めた。目撃数上位5位までの優占種の中で両公園に共通していたのは、ヤマトシジミとスジグロシロチョウであった。

両公園のチョウ類群集の類似性を示す指数は、NSCが0.920、PIANKAの α 指数が0.779であった。

それぞれの種の個体数を比較すると、アゲハチョウ科では、カラスアゲハとジャコウアゲハが野川公園でのみ目撃されたのに対して、キアゲハは小金井公園のみで目撃され、ナミアゲハ、クロアゲハ、オスジアゲハも小金井公園で多く目撃された。シロチョウ科では、上述のようにスジグロシロチョウが両公園にほぼ同程度に目撃されたのに

対して、モンシロチョウとモンキチョウは小金井公園で、キチョウは野川公園で圧倒的に多く目撃された。タテハチョウ科とテングチョウ科では、ゴマダラチョウ、コムラサキ、ミドリヒョウモンが野川公園でのみ目撃された。ジャノメチョウ科のチョウは、野川公園において4種30個体以上目撃され、なかでもヒメウラナミジャノメは目撃数上位5種に含まれていた。これに対して、小金井公園で目撃されたジャノメチョウ科のチョウは、サトキマダラヒカゲ1種が少數目撃されたに過ぎず、両公園の差が顕著であった。シジミチョウ科のチョウでは、野川公園においてアカシジミが目撃されたことが特徴的である。また野川公園では、成虫の目撃はできなかったが、自然観察園内のハンノキにミドリシジミ (*Neozephyrus japonicus* (Murray)) の幼虫を確認することができた。セセリチョウ科のチョウは、イチモンジセセリは別にして、いずれも野川公園のみ、あるいは野川公園において数多く目撃された。

3. チョウ類群集の多様性

表3に、両公園のチョウ類群集の多様性を示す指標をまとめた。いずれの指標も野川公園が大きな値を示した。しかし、先述のごとく、両公園とも極端な優占種が存在したため、いずれの多様度指標も比較的小さな数値となった。

表3 多様度指標と環境評価指標

	野川公園	小金井公園
目撃種数	35	25
多様度指標		
H'	2.68	2.14
1 - λ	0.723	0.573
β (1 / λ)	3.61	2.34
環境評価指標		
EI	68	46
階級存在比		
ERps	2.03	1.98
ERas	3.28	2.15
ERrs	3.19	4.12
ERus	1.49	1.75

注：多様度指標と階級存在比の算定には補正した個体数を用いた。

4. チョウ類群集の環境評価指數

表3には、チョウ類群集の環境評価指數も示した。階級存在比(ER)のパターンを検討することにより、ERas(二次段階)がERrs(三次段階)よりもやや高値を示した野川公園は二次段階のいわゆる里山的環境、ERrs/ERasがほぼ2であった小金井公園は都市段階の自然環境と判定された。

一方、EI指数は野川が68、小金井が45であり、前者は典型的な農村・人里環境、後者は住宅地と農村・人里の境界段階と判定された。

考 察

1. 両公園のチョウ類群集の比較

今回、調査を行った両公園の距離は直線にして5km以内であるが、そのチョウ類群集には差が認められた。すなわち、野川公園のみで目撃、あるいは野川公園での生息密度が小金井公園の2倍以上であった種は20種にのぼり、それらはアカシジミのようないわゆる雑木林の樹木に依存する種、ゴマラダチョウなどの樹液依存性のタテハ類、各種のジャノメチョウやセセリチョウといったササ食のチョウであった。一方、小金井公園でのみ目撃、あるいは小金井公園での生息密度が野川公園の2倍以上であった種は8種であり、それらの多くはキアゲハ、モンキチョウ、モンシロチョウ、ナミアゲハなどのいわゆるオープンランドのチョウであった。つまり、野川公園に多い種は里山環境に依存する種であり、小金井公園に多い種は都市化に耐えうる種であった。このことは、環境評価指數から得られる両公園の環境の判定結果ともよく一致している。したがって、チョウ類群集を用いた環境評価は、首都圏の都市公園においても有効と考えられる。

2. 調査地周辺の過去の分布記録との比較

首都圏の都市公園のチョウ類群集に関する定量的な調査は見当たらない。そこで今回は、行政区別の目撃種をまとめた定性的な記録（西多摩昆虫同好会、1991）に記載された1980年代の三鷹市と小金井市のチョウの分布記録との比較を行った。

なお、野川公園は三鷹、調布、小金井の3市にまたがっているが、今回の調査ルートの大半が三鷹市に属し、90%以上の個体が三鷹市の領域で目撃されたことから、比較行政区は三鷹市とした。また、野川公園に関しては、幼虫を確認したミドリシジミも含めて考察した。

表4は、野川、および小金井公園での調査結果を、それぞれ三鷹市、および小金井市の1980年代のチョウの分布記録と比較したものである。表には、類似度を示す指標であるNSCと、分布記録にはあるが今回の調査で目撃できなかった種、逆に分布記録になくて今回の調査で新たに目撃した種を、草原性と森林性の種に分けてまとめた。分布記録に記載があって調査で目撃できなかった種は、野川公園で11種、小金井公園では9種であったが、分布記録に記載のない今回新たに目撃した種も、野川公園で9種、小金井公園で7種にのぼった。このような分布記録とのずれは、都市のチョウ類群集の解明において、トランセクト調査と散発的な目撃記録が補完的な関係にあることを示している。

草原性と森林性のチョウに分けて検討したとき、両公園とも過去の分布記録との共通種の中に、草原性のチョウの割合が高かった。草原性のチョウは都市化に対して抵抗性が強く、都市近郊において優勢であるため、目撃頻度も高いのであろう。

3. 大阪近郊の都市公園との比較

本論文の主要な目的は、首都圏の都市部のチョウ類群集を大阪近郊のそれと比較することにあった。大阪近郊では種々の場所においてチョウのトランセクト調査が行われているが、ここでは同じ都市公園であり、かつ階級存在比のパターンが図4に示すように野川公園と類似している1988年の服部緑地（石井ら、1991）、および小金井公園と類似している1988年の大泉緑地と大仙公園（石井ら、1991）、ならびに1998年の服部緑地（青柳・吉尾、2002）を比較対象とする。

ところで、チョウ類群集を用いて環境評価を行う場合、種数や種類にもとづくEI指数は有用な指

表4 野川公園と小金井公園の調査結果と過去の目撃記録¹⁾との比較

	野川公園 ²⁾	小金井公園 ³⁾
NSC	0.720	0.750
調査で目撃できなかった種	草原性(2種)：キアゲハ、ウラナミシジミ 森林性(9種)：オナガアゲハ、モンキアゲハ、ヒオドシチョウ、サカハチチョウ、オオウラギンスジヒョウモン、ゴイシシジミ、ムラサキシジミ、ミズイロオナガシジミ、ミヤマセセリ	草原性(1種)：キマダラセセリ 森林性(8種)：コムラサキ、ゴマダラチョウ、ヒカゲチョウ、ヒメウラナミジャノメ、ゴイシシジミ、ムラサキシジミ、オオミドリシジミ、ミヤマセセリ
調査で新たに目撃した種	草原性(1種)：チャバネセセリ 森林性(8種)：ジャコウアゲハ、コムラサキ、コミスジ、テングチョウ、ヒカゲチョウ、アカシジミ、ミドリシジミ ⁴⁾ 、ダイミョウセセリ	草原性(3種)：キアゲハ、ツマキチョウ、チャバネセセリ 森林性(4種)：ルリタテハ、コミスジ、テングチョウ、サトキマダラヒカゲ
調査と分布記録の共通種	草原性(12種)：モンキチョウなど 森林性(15種)：ナミアゲハなど	草原性(11種)：モンキチョウなど 森林性(7種)：ナミアゲハなど

注：草原性と森林性の区別は田中(1988)の表にしたがった。

1) 文献(西多摩昆虫同好会, 1991)に記載された、1980年代における東京都下の行政区別チョウの分布記録。

2) 1980年代の三鷹市の分布記録と比較。

3) 1980年代の小金井市の分布記録と比較。なお小金井市の1980年代の分布記録にはホソオチョウの記載があったが人為的なものであることが明らかなので考察からは除外した。

4) 幼虫の存在を確認。

標である(巢瀬, 1993; 吉田, 1997)。しかし種数は調査努力による変動が大きい情報である。つまり、種数や種数にもとづく指數によって異なる地域の環境を比較する場合、調査頻度が一定でなければ大きな偏りを生ずる危険性がある。今回の研究では、7ヶ月間に25回以上のトランセクト調査を行った。この調査回数は、比較対象にした大阪近郊の調査よりも明らかに多い。月ごとの調査回数の多少による偏りを除く目的で算定した補正值は、月2回の調査に換算した値であるから、今回の結果と大阪近郊の調査の比較を行う場合には、補正值を用いるのが妥当と判断できる。補正の結果、年間目撃個体総数が1未満になる種が出現しているが、このような種は調査頻度が月2回程度であれば見落としたかもしれない。とくに、年間総数の補正值が0.5未満の種は、月2回の調査では見落とす可能性の方が高いと判断できる。以上より、今回調査した武蔵野の2公園と大阪近郊の

都市公園とのチョウ類群集の類似性を示す指數(NSCと α 指數)の算定においては、年間総数補正值が0.5未満であった野川公園のコチャバネセセリ、小金井公園のヒメアカタテハ、ツバメシジミ、ダイミョウセセリを除外した。

表5に、このような補正を行った上で算定した類似度指數をまとめた。野川—服部88年、小金井—服部98年、大泉、大仙の組み合わせは、定性的指數であるNSCに関しては0.68~0.82の高値となった。これに対して、定量的指數である α 指數は、階級存在比の類似性が高い野川—服部88年、小金井—服部98年、大泉の組み合わせが0.7未満となり、階級存在比での類似性がない野川—大泉、大仙の組み合わせが0.75以上の高値となった。これらのこととは、階級存在比における類似性と α 指數が示すチョウ類群集の類似性との間に関連性が乏しいことを意味している。

α 指數のような定量的指數は、多様度指數と同

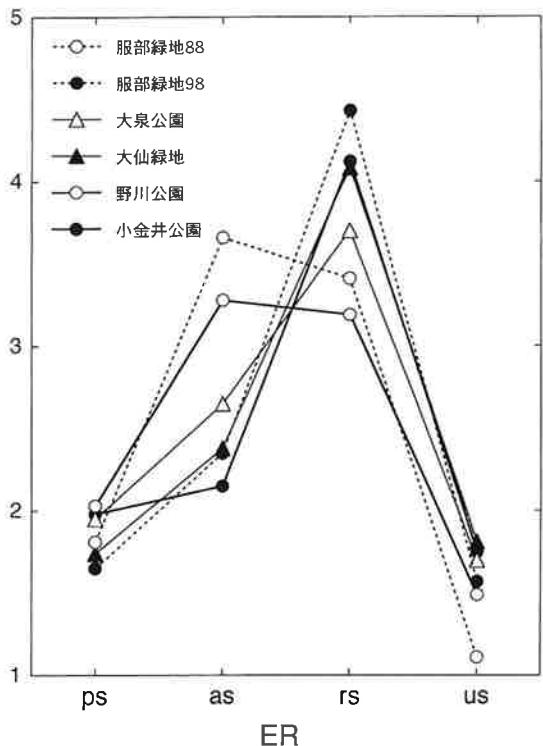


図4 武藏野地域の都市公園と大阪近郊都市公園の階級存在比.

様に、チョウ類群集での占有率をもとに算定しており、優占種の動向の影響を受けやすいといえる。武藏野地区の2公園ではヤマトシジミとイチモンジセセリの占有率が大阪近郊の都市公園に比較して著しく高いため、大阪近郊との比較において α

指数がいくぶん低値になった可能性がある。生物群集における占有率は、群集を構成するそれぞれの種間に相互作用がある場合には意義があるが、チョウ類群集のようにそれぞれの種の消長が一部の例外を除いて互いに独立している場合にはあまり意味がない。つまりヤマトシジミやイチモンジセセリの大量発生が、食草などの異なる他種の消長に影響を及ぼすとは考えがたい。ゆえに異なる地域のチョウ類群集の比較において、占有率をもとに算定する α 指数を用いるのは、不適切なことがあるのかもしれない。

そこで、本論文ではチョウ類群集の東西比較を行ったため、個々の種の生息密度を比較した。表6は、各公園における主な種の生息密度を示したものである。武藏野の野川公園と小金井公園において圧倒的な優占種であったヤマトシジミは、大阪近郊においても高い生息密度を示す優占種であり、関西と首都圏の都市公園に共通して多数を目撃できる種といえる。また野川公園においてヤマトシジミと同様の優占種であったイチモンジセセリは、大群をつくる移動性の種であること、大阪近郊の大泉緑地においてほぼ同程度の生息密度が認められていることから、東西を問わず突発的に多数を目撃できる可能性のある種といえよう。

次に東西それぞれに特異的な種について考察する。武藏野の野川公園と小金井公園に共通した優占種であるスジグロシロチョウは、比較対象とし

表5 野川公園および小金井公園のチョウ類群集と大阪近郊の都市公園のチョウ類群集との類似性

比較調査地	野川公園 ¹⁾		小金井公園 ²⁾	
	NSC	α 指數	NSC	α 指數
服部緑地(1988年) ³⁾	0.781	0.630	0.818	0.653
服部緑地(1998年) ⁴⁾	0.759	0.300	0.818	0.688
大泉緑地 ³⁾	-0.864	0.755	0.682	0.598
大仙公園 ³⁾	0.857	0.786	0.762	0.840

1) コチャバネセセリを除外して算定。

2) ヒメアカタテハ、ツバメシジミ、ダイミョウセセリを除外して算定。

3) 石井らの報告(1991)による。

4) 青柳と吉尾の報告(2002)による。

表6 野川公園および小金井公園と大阪近郊都市公園の主な種の生息密度の比較

種名	野川公園	小金井公園	服部緑地 1988 ¹⁾	服部緑地 1998 ²⁾	大泉緑地 ¹⁾	大仙公園 ¹⁾
ナミアゲハ	0.13	0.38	0.77	0.61	0.94	1.05
オスジアゲハ	0.05	0.08	1.36	1.10	2.20	3.36
モンキチョウ	0.09	0.19	0.91	0.11	2.31	0.16
モンシロチョウ	0.11	1.15	4.62	6.59	3.74	5.02
スジグロシロチョウ	1.06	1.07	-	-	-	-
キチョウ	0.79	0.17	2.27	1.10	3.50	3.28
ツマグロヒョウモン	-	-	0.11	0.45	0.14	-
コミスジ	0.18	0.08	0.46	0.27	-	-
コムラサキ	0.02	-	0.42	-	0.04	-
サトキマダラヒカゲ	0.11	0.04	0.52	0.23	-	-
ヒメウラナミジャノメ	0.69	-	5.91	0.64	-	-
ウラギンシジミ	0.05	0.02	0.73	0.38	0.28	0.32
ウラナミシジミ	-	0.03	0.35	0.08	0.07	0.77
ベニシジミ	0.52	0.30	1.08	0.76	2.52	0.40
ルリシジミ	0.03	0.10	0.32	0.15	0.18	0.85
ツバメシジミ	0.15	0.01	1.82	1.44	3.11	1.46
ヤマトシジミ	8.75	7.49	6.19	2.12	5.63	9.75
イチモンジセセリ	6.49	0.06	1.82	0.45	5.28	2.91

注：いずれかの調査地において生息密度が0.4以上であった種について示した。

1) 石井らの報告（1991）による。

2) 青柳と吉尾の報告（2002）による。

た大阪近郊の公園での調査ではまったく目撃されていない。スジグロシロチョウが大阪近郊では山麓に分布するのに対して、首都圏では都心の平地に多数分布することはしばしば話題になるが（日高, 1988），今回の結果はこのことを裏付けるものといえる。ゆえにスジグロシロチョウは、首都圏の都市公園を代表する種といえよう。

スジグロシロチョウとは逆に、大阪近郊の公園での生息密度が武藏野の2公園よりも圧倒的に高い種は、オスジアゲハ、モンシロチョウ、ツマグロヒョウモン (*Argyreus hyperbius* (Linn.)), ツバメシジミであった。オスジアゲハはその食樹であるクスノキ (*Cinnamomum camphora* (Linn.)) が大阪近郊の公園または公園周囲に多数存在していること、ツマグロヒョウモンは近年、西日本での増加が著しいことから、いずれも大阪近郊の都市公園を代表する種と考えてよいだろう。一方、モンシロチョウとツバメシジミについては、東西

差を説明しうる有力な理由が見当たらない。したがって、この2種に関しては、今後も都市部における生息密度の東西差を追跡する必要がある。

4. 自然豊かな都市公園の条件

最後に、今回の結果をもとに、自然豊かな都市公園の条件について考察する。チョウ類群集で見る限り、野川公園は里山的環境にあり、小金井公園よりも明らかに自然豊かであると判断ができる。野川公園に里山的環境が維持できているのは、この公園が野川流域の湿地帯を自然観察園の形で敷地内に取り込んでいるからである。すなわち、石井ら（1991）も指摘しているように、公園を設置する場合に従来の環境の一部を敷地内に残すことができれば、ある程度チョウ類群集をはじめとする在来の生物群集を保存継承できるといえる。

里山的環境は日の当たらない湿った陰気な場所を含むため、都市公園の治安維持という点からは好まれないかもしれない。野川公園では、自然観

察園の開放時間を厳密に設定し、かつ下草の刈り取りなどを頻繁に行うという管理方式によって、治安の維持と里山管理の問題に対処している。このような努力により、武蔵野の雑木林の雰囲気を残した散策路を地域住民に提供するという公園設立の趣旨も一般に受け入れられている。大都市周辺の里山環境を維持する場合、野川公園のような自然観察園方式はひとつのモデルになると考えられる。

本研究は、日本学術振興会科学研究費（基盤研究（C）、No.12680534）によるものである。

引用文献

- 青柳正人・吉尾政信（2002）大阪北部の都市環境におけるチョウ類群集の多様性。環動昆 13: 203-217.
- 日高敏隆（1988）高層ビルの林にすみつくチョウ。「都市の昆虫誌」長谷川仁編, pp. 3-10, 思索社。
- 今井長兵衛・夏原由博（1996）大阪市とその周辺のチョウ相の比較と島の生物地理学の適用。環動昆 8:23-34.
- 今井長兵衛・夏原由博・田中真一（1996）大阪湾岸のエコロジー緑化地域におけるチョウ類群集とトランセクト調査の精度。環動昆 7:182-190.
- 石井 実（1993）チョウ類のトランセクト調査。「日本産蝶類の衰亡と保護」, pp. 91-101, 日本鱗翅学会。
- 石井 実（2001）広義の里山の昆虫とその生息場所に関する一連の研究。環動昆 12: 187-193.
- 石井 実・山田 恵・広渡俊哉・保田淑郎（1991）大阪府内の都市公園におけるチョウ類群集の多様性。環動昆 4: 183-195.

- 木元新作・武田博清（1989）「群集生態学入門」pp. 123-140, 共立出版.
- 北原正彦・渡辺 牧（2001）富士山北麓青木ヶ原樹海周辺におけるチョウ類群集の多様性と植生種数の関係。環動昆 12: 131-146.
- 中村寛志・豊嶋 弘（1995）チョウの分布からみた環境評価。RI指数を利用した香川県の例について。環動昆 7:1-12.
- 夏原由博（2000）都市近郊の環境傾度に沿ったチョウ群集の変化。ランドスケープ研究 63: 515-518.
- 西多摩昆虫同好会（1991）東京都蝶類分布一覧表。「東京都の蝶」, pp. 192-197, けやき出版.
- 巣瀬 司（1993）蝶類群集研究の一方法。「日本産蝶類の衰亡と保護」, pp. 83-90, 日本鱗翅学会。
- 巣瀬 司（1998）「チョウの調べ方」日本環境動物昆虫学会編, pp. 59-69, 文教出版.
- 田中 蕃（1988）蝶による環境評価の一方法。「蝶類学の最近の進歩」, pp. 527-566, 日本鱗翅学会。
- 山本道也（1991）竜ヶ崎市周辺のチョウ相, 1982年。流通経済大論集 26: 1-10.
- 矢田 倭（1996）トランセクト調査のすすめ。昆虫と自然 31 (14): 2-4.
- 吉田宗弘（1997）チョウ類群集による大阪市近郊住宅地の環境評価。環動昆 8: 198-207.
- 吉田宗弘（1998）北河内地域の都市近郊住宅地における1996年と1997年のチョウ類群集と環境評価。関西大学工学会誌 工学と技術 11: 69-75.
- 吉田宗弘（2002）赤坂御用地のチョウ類群集。環動昆 13: 143-147.

ハッショウトンボの生息地の水質について

吉田清香・皆巳幸也・上田哲行

石川県農業短期大学

Water Chemistry of Several Habitats of a Tiny Dragonfly, *Nannophya pygmaea* Rambur. Sayaka Yoshita, Yukiya Minami and Tetsuyuki Ueda (Ishikawa Agricultural College, Suematsu 1-308, Nonoichi, Ishikawa 921-8836, Japan). *Jpn. J. Environ. Entomol. Zool.*, **15** : 13 – 17 (2004)

Marsh water was chemically analyzed in four habitats of *Nannophya pygmaea* Rambur in Ishikawa Prefecture, Japan. Somewhat acidic water (pH 5.7–6.4) was observed in one marsh, while the others often showed a higher value of pH (6.0–10.4). This result implies that suitable pH range for a habitat of the species is fairly wide including such a higher category, rather than recognized so far. Enrichment of mineral constituents such as Ca^{2+} compared to rainwater suggested that the marsh water was mainly supplied with ground water.

Key Words: *Nannophya pygmaea*, Marsh water, pH, Electric conductivity, Ionic constituents

はじめに

ハッショウトンボ、*Nannophya pygmaea* Rambur, は東南アジアから日本にかけて広く分布し、国内でも本州、四国、九州の各地でみられる。しかし、いずれの場所でも分布は局地的である。自治体によっては市町村指定の天然記念物にしているところもあり、個体群を移転する試みさえ行われている(井上, 1998)。また、その生息場所が人

為的な影響を受けやすい湿地であるため、環境指標種にもなっている。

ハッショウトンボの主な生息場所は「日当たりの良い滲出水のある湿地や湿原」(杉村ほか, 1999)である。いわゆる里山環境においては、そのような湿地は、貧栄養で酸性の湧水によって涵養されているところに成立することが多い(角野・遊磨, 1995)。ハッショウトンボが多産することで有名な尾瀬ヶ原や京都市の深泥池では、全面をミズゴケが覆っているような湿地にハッショウトンボが生息する。そのような場所は、ミズゴケが分泌するミズゴケ酸や、植物の遺体からしみ出す有機酸の影響で、かなり酸性が強い傾向にあることが知られている(宮脇, 1967; 鈴木, 1994)。このようなことから、ハッショウトンボは、貧栄養で、酸性の湿地を好み、そのため分布が局地的になっているのではないかとも考えられる。実際、奈良県忍辱山では、ハッショウトンボが多く生息する湿地のpHは5.8以下の酸性(谷, 1970), 岐阜県恵那郡の複数の生息地のpHは5.5~6.5でいくぶん酸性(木村, 1952)といった報告がある。しかし、栃木県の水田跡の生息地ではpHが6.5~7.3で、ほぼ中性と報告されている(養父・中島, 1997)。ハッショウトンボの生息地の水質を調べた研究は、筆者らが知る限りではこの3例だけであり、ハッショウトンボの分布に水質が及ぼす影響についてはよくわかっていないのが現状である。この研究では、ハッショウトンボが多産する石川県内の4カ所の湿地で行った水質調査の結果を報告する。

調査地と方法

調査は2000年から2001年にかけて行われた。調査場所の1つは石川県能美郡辰口町の灯台笹(とだしの)地区にある湿地(以下、灯台笹湿地)である。この湿地は、1990年に造成された「いしかわサイエンスパーク」の遊水地の一画に形成され

たものである。石川県加賀市成山地区にある湿地（成山湿地）は、丘陵地の一角を砂利採取のために削り取った跡地に形成された湿地であり、一部にはヨシやガマ、ハンノキが進出している。石川県小松市那谷地区にある湿地（那谷湿地）も、やはり丘陵地を切り崩した後、山際の崖下に沿って掘られた幅約80cmの溝に水が滲出してできた湿地である。金沢市曲子原（まげしほら）地区にある湿地（曲子原湿地）は、谷津田の最上段にある休耕田にできた湿地である。山際の崖に沿った3mほどの範囲はもとから自然状態の湿地になっており、それより内側は休耕後も毎年トラクターを使って耕起が行われ、その一部が湿地になっている。その両方で多数のハッショウトンボが確認されている。

水質調査としては、pH、電気伝導度（以下EC）を、現地にてpHメーター（堀場製作所B-212）、ECメーター（堀場製作所B-173）を用いて測定した。2000年10月には、灯台笹湿地7地点と成山湿地4地点で採水した水についてイオン成分の分析を行った。すなわち、100mlポリ容器に採水した水を実験室に持ち帰り、セルロース・アセテート製の濾紙で吸引濾過をした後、イオンクロマトグラフィー（ダイオネクス DX-120）で分析した。また、2001

年9月には曲子原湿地の山際部分から採水した水についてもイオン成分の分析を行ったが、これは金沢市環境保全課に依頼した。

なお灯台笹湿地については、湿地内に13カ所の定点（1×1mの方形区）を設け、各時期の水質調査はこの定点内に湛水している水について行った。

結果と考察

1. pH

灯台笹湿地のpHは、時期によっていくらか変化したが、ほぼ6.0から7.5の間であった（表1）。ほかの湿地での計測結果は表2に示したとおりである。成山湿地では6から9の間が多くあったが、10.4とかなり高い値を示す場所もあった。那谷湿地は湿地部分が狭く連続しているため、測定地点間の差異が小さく7前後であった。曲子原湿地は全体にやや低く、5.7-6.4の間であった。

以上のように、今回調査した4カ所の湿地のpHは、曲子原湿地が弱酸性の傾向を示したが、ほかの湿地のそれは、養父・中島（1997）の報告した栃木県茂木町の値に近く、時に10を超える高い値を示す場所もあり、とくに酸性が強いということはなかった。谷（1970）が調べた湿地にはミズゴケの分布が確認されており、木村（1952）が調査

表1 灯台笹湿地定点におけるpH

採水定点	2000年5月12日	2000年10月17日	2000年11月23日	2001年5月21日
0	6.0	7.0	7.1	6.9
1	6.3	7.2	7.1	6.7
2	6.6	6.1	6.0	6.8
3	—	—	6.4	7.0
4	—	6.2	6.7	7.0
5	6.4	7.3	7.2	7.3
6	—	—	7.4	—
7	—	6.4	6.9	—
8	—	—	7.2	—
9	7.0	—	6.9	7.1
10	—	—	7.2	—
11	—	—	7.3	—
12	—	—	7.2	7.8
13	—	6.4	7.4	—

表2 石川県内3カ所の湿地のpHと電気伝導度(EC, $\mu\text{s}/\text{cm}$)

加賀市成山湿地	pH	EC	小松市那谷湿地	pH	EC
2000年10月31日	6.2	73	2000年11月25日	7.2	39
	6.3	65		7.2	40
	8.8	105		7.0	47
	8.3	212		6.8	44
2001年5月20日	7.5	87		6.6	45
	9.3	65	金沢市曲子原 2001年11月10日	pH	EC
	8.2	45		5.8	44
	7.0	73		5.9	49
	7.3	70		6.1	56
	6.4	81		6.3	61
	6.3	77		6.4	69
2001年6月30日	6.3	102		6.3	58
	6.0	73		6.1	97
	6.3	123		5.7	89
	10.4	200		6.1	78
	7.2	92			

した湿地の一部にもミズゴケが確認されている(pHはまとめて示されているため湿地ごとの値は不明)が、今回調査した湿地には確認されていない。養父・中島(1997)が調査した湿地にもミズゴケは確認されていない。あるいは、そのような違いがpHの違いをもたらしているのかも知れない。京都の深泥池では、中央部のミズゴケ群落がある浮島内にハッショウトンボが多産する(上田ほか, 1981)が、水質調査では浮島内のpHが3~6の間とかなり酸性であることが示されている(角野, 1981; 原口, 1994)。このようにハッショウトンボはかなり酸性の高い湿地にも分布するようであるが、そのような場所に限定されるようではなく、広い範囲のpHを示す場所に分布することを今回の結果は示している。Corbet(1999)は、トンボ類で好酸性とされている種の多くは、むしろ耐酸性であると指摘しているが、ハッショウトンボの場合にも当てはまるようである。

2. 電気伝導度

灯台笹湿地におけるECの測定結果を表3に示す。ECも時期によっていくらか変化したが、2000

年5月の定点9を除けば、100~190 $\mu\text{s}/\text{cm}$ の間であった。ほかの湿地のECは、いずれの湿地も、ほとんどの地点で灯台笹湿地に比べて低い値を示した(表2)。とくに湿地部分が山際に限定される那谷湿地では40 $\mu\text{s}/\text{cm}$ 前後ときわめて低い値を示した。成山湿地は地点間の違いが大きく、212 $\mu\text{s}/\text{cm}$ と大きな値を示した地点もあった。この地点は湿地の出口付近の比較的大きな水たまりであり、2001年6月の200 $\mu\text{s}/\text{cm}$ という値も、同じ水たまりの値である。pHも8.3, 10.4とかなり高かったが、ハッショウトンボの幼虫、成虫共に生息を確認している。このように幼虫の成育にとって、必ずしも貧栄養の状態が必要というわけでもないようである。

ハッショウトンボの生息地のECに関しては、比較できる報告を見つけることができなかった。今回調査した地点のECは、ため池と比較すると全体的にみてかなり低いが(角野, 1998), 湿地としては必ずしも低くないようである。波田ほか(1995)によると、経験的には55 $\mu\text{s}/\text{cm}$ 以下であれば草丈が低い良好な湿原植生が維持されるが、

表3 灯台笹湿地定点における電気伝導度 (EC, $\mu\text{s}/\text{cm}$)

採水定点	2000年5月12日	2000年10月17日	2000年11月23日	2001年5月21日
0	127	185	123	166
1	133	184	116	157
2	104	176	112	120
3	—	—	113	144
4	—	166	137	124
5	121	161	130	162
6	—	—	111	—
7	—	156	129	—
8	—	—	115	—
9	82	—	117	191
10	—	—	111	—
11	—	—	106	—
12	—	—	115	154
13	—	133	113	—

75 $\mu\text{s}/\text{cm}$ 以上では湿原植生が成立する可能性はほとんどないという。そうだとすると、今回の調査地は、那谷湿地を除き、湿地としてはいずれもかなりECが高く、ハッチョウトンボが好む短草本の湿地（養父・中島、1997）として長期的に存続することが困難な場所ということになる。

3. イオン成分

灯台笹湿地と成山湿地、曲子原湿地の水のイオン成分分析結果を表4に示す。また、比較のために石川県石川郡鳥越村で採取された「1週間降水」のイオン成分分析結果も示しておいた。これを見ると、いずれの湿地の水も、降水に比べて陽イオン成分がかなり多く含まれていることがわかる。

表4 降水と湿地の水のイオン成分比較

測定場所	測定ポイント	Cl^- (mg/L)	NO_3^- (mg/L)	SO_4^{2-} (mg/L)	Na^+ (mg/L)	K^+ (mg/L)	Ca^{2+} (mg/L)	Mg^{2+} (mg/L)	NH_4^+ (mg/L)
灯台笹 湿地	0	8.85	ND	5.37	9.52	1.88	22.61	4.47	ND
	1	8.67	ND	6.99	10.05	1.71	23.67	4.55	ND
	2	8.67	ND	6.29	9.92	1.60	21.58	3.99	ND
	4	8.85	ND	7.47	10.20	1.46	20.62	3.79	ND
	6	11.55	ND	6.72	10.44	1.66	20.24	3.60	ND
	7	10.51	ND	6.99	10.49	1.83	19.56	3.60	ND
	13	12.53	ND	7.53	9.43	1.46	12.44	2.21	ND
成山湿地	1	13.86	ND	1.33	10.44	1.03	2.54	1.15	ND
	2	11.88	ND	3.22	7.54	1.03	2.16	0.91	ND
	3	10.23	ND	3.49	6.53	1.26	11.30	1.59	ND
	4	10.51	ND	3.49	8.41	2.03	29.76	4.94	ND
曲子原 湿地 ¹⁾	1	10	0.4	2.8	9.7	1.1	3.7	1.7	ND
	2	10	0.4	1.1	9.8	0.6	2.9	2.1	0.1
鳥越 ²⁾	1週間 降水	5.00	1.25	2.49	2.96	0.15	0.32	0.34	0.39

注：NDは検出されなかったことを意味する。

1) 石川県金沢市環境保全課による分析。

2) 石川県石川郡鳥越村での1週間降水データー（石川県保健環境センター、2000）。

このような陽イオン成分は主に岩石や土壤に由来すると言われており（北野, 1984），また逆にNO₃⁻がほとんど除去されていることから，3湿地とも地下水を主な水源としていることを示唆しているように思われる。非常に低いECを示す那谷湿地も含め，今回調査した湿地は，いずれも流入する流れが無く，湧出水を主な水源にしていると考えられる。

おわりに

以上のことを総合して考えると，ハッショウトンボの分布は必ずしも貧栄養で酸性の湿地に限定されるというわけではなく，ハッショウトンボが好むような，日当たりがよく低茎草本を中心とした湿地が，そのような環境条件のところに形成される傾向があるということを意味していると思われる。今回調査した湿地のハッショウトンボの密度はいずれもかなり高く，少なくとも数年間にわたりハッショウトンボが定着している場所であり，偶然飛来したという場所ではない。それゆえ，今回の結果は，ハッショウトンボがpHやECに関してはかなり広い範囲の場所で生息できることを示している。近年になって各地の放棄水田など新しく形成された湿地でハッショウトンボが発見されることが多くなっているが，このような水質に対する耐性もそれを可能にしている理由の1つであろう。

引用文献

Corbet, P. S (1999) *Dragonflies Behavior and Ecology of Odonata*. Cornell University Press, New York.

- 波田善夫・西本 孝・光本信治 (1995) 岡山県自然保護センター研究報告 (3): 41-56.
- 原口 昭 (1994) ミズゴケ湿原の酸性化作用. 「京都深泥池」藤田 昇・遠藤 彰編, pp. 46-47, 京都新聞社, 京都.
- 井上 堅 (1998) 環動昆 9: 1-7.
- 石川県保健環境センター (2000) 平成11年度環境大気調査報告書 (資料編).
- 角野康郎 (1981) 深泥池の水質と水生植物. 「深泥池の自然と人」深泥池学術調査団編, pp. 46-54, 京都市文化観光局, 京都.
- 角野康郎 (1998) ため池の植物群落—その成り立ちと保全. 「水辺環境の保全」江崎保男・田中哲夫編, 1-16, 朝倉書店, 東京.
- 角野康郎・遊磨正秀 (1995) ウエットランドの自然. 保育社, 大阪.
- 木村幸雄 (1952) 採集と飼育 14 (2): 36-41.
- 北野 康 (1984) 地球環境の化学. 裳華房, 東京.
- 宮脇 昭 (1967) 原色現代科学大事典 3 植物. 学習研究社, 東京.
- 杉村光俊・石田昇三・小島圭三・石田勝義・青木典司 (1999) 原色日本トンボ幼虫・成虫大図鑑. 北海道大学図書刊行会, 札幌.
- 鈴木静夫 (1994) 水辺の科学. 内田老鶴園, 東京.
- 谷 幸三 (1970) 大和の昆虫 (5): 36-39.
- 上田哲行・岩崎正道・山本哲央 (1981) 深泥池のトンボ相の現状と特徴. 「深泥池の自然と人」深泥池学術調査団編, pp. 250-256, 京都市文化観光局, 京都.
- 養父志乃夫・中島敦司 (1997) ランドスケープ研究 60: 324-328.

研究奨励賞受賞論文

シロアリのピルビン酸デヒドロゲナーゼ複合体に関する研究^{1,2)}

板倉修司

近畿大学農学部

Studies on Pyruvate Dehydrogenase Complex in Termites. Shuji Itakura (Faculty of Agriculture, Kinki University, Nara 631-8505, Japan). *Jpn. J. Environ. Entomol. Zool.* **15** : 19–30 (2004)

The pyruvate dehydrogenase complex (PDHc) converts pyruvate produced during glycolysis of glucose to acetyl-coenzyme A (acetyl-CoA). The activated acetyl unit is oxidized completely to CO₂ by the enzymes of the TCA cycle; reportedly the PDHc is not active in termites. Rather, termites utilize acetate that is produced from the pyruvate by microorganisms in the hindgut and then transferred into the body of the termite through the hindgut epithelium. Acetate is converted to acetyl-CoA in the cytosol of termite cells and the acetyl unit is transported into the mitochondria to be oxidized to CO₂ via the TCA cycle.

In this study, the activities of the PDHc were determined in extracts from tissues of *Coptotermes formosanus* by measuring directly the [¹⁴C]-acetyl-CoA produced in reactions between [2-¹⁴C]-pyruvate, CoA, and NAD⁺ catalyzed by the enzyme complex. It was found that an inhibitor cocktail containing 0.1 mM fluphenazine and 0.1 mM dichloroacetophenone effectively inhibited activation and deactivation of the PDHc in termite tissue mitochondria and allowed the determination of the range of PDHc activity. PDHc activity was maintained at about 50–60% of its maximal value in both *Nasutitermes walkeri* and *C. formosanus*. Oxygen consumption by mitochondria isolated both from *N. walkeri* and from *C. formosanus* was then measured with oxygen electrodes. Pyruvate and acetyl groups (transported into mitochondria as acetylcarnitine or acetyl-CoA + carnitine) were the major respiratory substrates in mitochondria from both *N. walkeri* and *C. formosanus*. Sufficient PDHc activity and the high rate of pyruvate oxidation in mitochondria from *N. walkeri* suggest that pyruvate is rapidly metabolized, whereas the low mitochondrial PDHc activity of *C. formosanus* suggests

1) 本稿は、第15回年次大会における研究奨励賞受賞講演（2003年11月15日：大阪府立大学）の概要である。

2) The Society Award Study.

that in this species more pyruvate is produced than can be oxidized in termite tissues.

Key words: Pyruvate dehydrogenase complex, *Coptotermes formosanus*, *Nasutitermes walkeri*, Acetate metabolism, Mitochondria

解糖系によってグルコースから生じたピルビン酸塩はピルビン酸デヒドロゲナーゼ (PDH) 複合体によりアセチル-CoAへ変換される。さらにアセチル-CoAはTCA回路で二酸化炭素へ酸化される。PDH複合体はミトコンドリアマトリックスに存在し、好気的生物の細胞内で普遍的に働いている酵素複合体であるにもかかわらず、シロアリにはPDH複合体は存在しないといわれてきた。代替手段として、共生細菌によりピルビン酸塩から生成した酢酸塩をシロアリが利用するという次のような経路が提唱されてきた。先ず、シロアリ組織の細胞質においてグルコースから生成したピルビン酸塩がシロアリ腸内へ輸送される。ピルビン酸塩は腸内の細菌類により酢酸塩へと変換される。次に、酢酸塩がシロアリ組織へ運ばれ、細胞質でアセチル-CoAへ変換される。さらにアセチル-CoAはミトコンドリア内へ輸送されTCA回路により二酸化炭素へ酸化されるという経路である。

本研究では、[2-¹⁴C]-ピルビン酸塩から生成する [¹⁴C]-アセチル-CoAを定量することで、シロアリからPDH複合体活性を初めて検出した。PDH複合体はリン酸化と脱リン酸化されることで活性が制御されている。このPDH複合体のリン酸化と脱リン酸化の阻害剤としてジクロロアセトフェノンとフルフェナジンがそれぞれ有効であることを見出し、活性型PDH複合体活性の測定を可能にした。その結果シロアリのミトコンドリアでは約50~60%のPDH複合体が活性型に保たれていることが明らかになった。さらに、酸素電極を用いて各種呼吸基質の酸化時におけるシロアリ組織ミトコンドリアによる酸素消費速度を測定した。十分なPDH複合体活性とミトコンドリアによる高いピルビン酸塩酸化速度を示した高等シロアリ *Nasutitermes walkeri* ではピルビン酸塩がすばやく代謝され、低いPDH複合体活性が検出された下等シロアリ *Coptotermes formosanus* (イエシロアリ) ではシロアリ組織で酸化されるよりも多くのピルビン酸塩が生成していることが示された。

はじめに

食材性シロアリと腸内共生微生物の生存にとって、セルロースの酵素的加水分解とその生成物であるグルコースの利用は非常に重要である。下等シロアリと高等シロアリともにシロアリ自身がセルラーゼを生産する (Watanabe *et al.*, 1998; Tokuda *et al.*, 1999; Nakashima *et al.*, 2002)。また、下等シロアリの後腸内に共生するセルロース

分解性原生生物もシロアリのセルラーゼとは異なるセルラーゼを生産する (Ohtoko *et al.*, 2000; Watanabe *et al.*, 2002)。シロアリあるいは原生生物によって生産されたグルコースを後腸内の細菌が利用できるという証明はなされていない。またシロアリ腸内の細菌から有意なセルラーゼ活性は検出されていない (Slaytor, 1992, 2000; Slaytor *et al.*, 1997)。この様な環境で、腸内細菌はどのような基質を利用しているのであろうか？シロアリ

組織で生産されたピルビン酸塩が後腸内に生息する細菌の代謝のために輸送されるのではないかという仮説が提唱されている (Slaytor, 2000). このシロアリと後腸内の細菌との共生関係を説明する仮説は、数種のシロアリではPDH複合体活性が全く検出されないという実験結果によって支持されてきた (Breznak and Brune, 1994). さらに、後腸内共生細菌によりピルビン酸塩が利用されることを示す*Nasutitermes walkeri*の後腸破碎物によるピルビン酸塩酸化速度の測定結果によつてもこの仮説は支持されている (Slaytor *et al.*, 1997).

好気的生物でPDH複合体が不活性化されているという例はシロアリ以外では知られていない。吸光度変化を測定する従来の測定方法ではPDH複合体活性が検出されないだけで、実際はシロアリにもPDH複合体が存在するのではないかと考え、 $[^{14}\text{C}]$ -ピルビン酸塩を用いた新規なアッセイ系を確立し、シロアリから初めてPDH複合体活性を検出した (Itakura *et al.*, 1997a, 1999). また、シロアリにおいてもPDH複合体のリン酸化と脱リン酸化によりPDH複合体の活性が制御されていることを示した (Itakura *et al.*, 1999). シロアリのPDHキナーゼとPDHフォスファターゼを効率的に阻害する新たなPDH複合体の相互変換阻害剤により、活性型PDH複合体活性の測定が可能となった (Itakura *et al.*, 2003a; 板倉ら, 2003). さらに、シロアリから分離したミトコンドリアによる呼吸基質の酸化速度を測定することで、シロアリのミトコンドリアによるエネルギー代謝全般について考察した (Itakura *et al.*, 2003b).

$[^{14}\text{C}]$ -アセチル-CoAの検出

PDH活性測定溶液、 $[2-^{14}\text{C}]$ -ピルビン酸塩、4 mMアセチル-CoAとイエシロアリ (*Coptotermes formosanus*) のシロアリ組織（腸全体を除去）粗抽出液の混合物を逆相高速液体クロマトグラフィー (HPLC) で分析した結果を図1に示した。ピルビン酸塩の保持時間は1.9分 (図1-a) であった。純粋なアセチル-CoAは図1のピーク “b” と厳

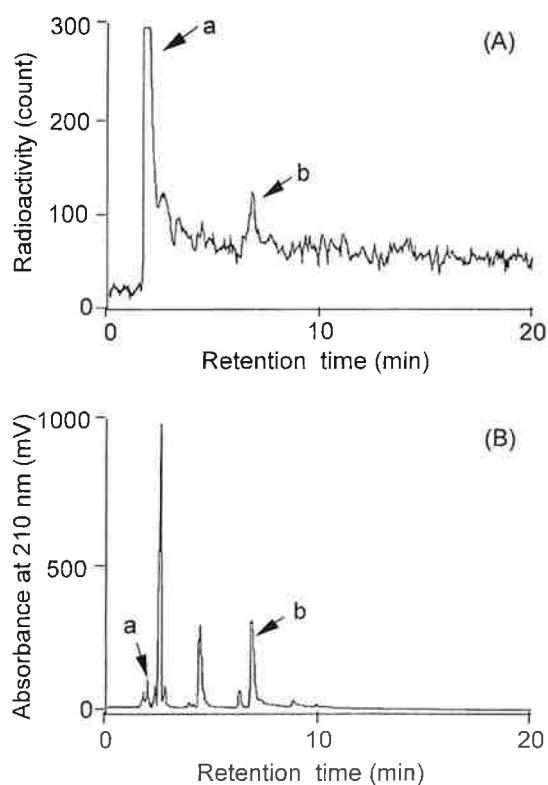


図1 $[2-^{14}\text{C}]$ -ピルビン酸塩とアセチル-CoAを含有するPDH活性測定溶液中でインキュベートしたシロアリ組織（イエシロアリ）粗抽出液の逆相高速液体クロマトグラム (Itakura *et al.*, 1997a, 1999) (A) 放射活性、(B) 吸光度 (at 210 nm), a: ピルビン酸塩, b: アセチル-CoA.

密に同じ位置に溶出された。保持時間6.8分の図1-bに相当する画分をNaOHで加水分解し、イオン交換クロマトグラフィーで分析した。加水分解物中に $[^{14}\text{C}]$ -酢酸塩が収率46.3%で検出された。この結果、図1-bが $[^{14}\text{C}]$ -アセチル-CoAであることが確認された。

$[^{14}\text{C}]$ -ピルビン酸塩を用いたイエシロアリ粗抽出液のPDH複合体活性の定量

検出された $[^{14}\text{C}]$ -アセチル-CoA量をもとに計算により求めた（活性測定溶液に含まれる非標識ピルビン酸塩量で補正）総アセチル-CoA量を表1に示した。NAD⁺の除去ならびにNADHの添加

により、各組織の粗抽出液によるアセチル-CoA生産量は80%あるいはそれ以上の率で減少した。各組織の粗抽出液を100°Cで5分間熱処理した場合には [^{14}C]-アセチル-CoAはほとんど生成しなかった。[2- ^{14}C]-ピルビン酸塩と添加した非標識アセチル-CoAとの間での炭素交換は起こらなかった。

各組織の粗抽出液によるPDH活性測定溶液中のアセチル-CoA消費速度をHPLCのUV吸光度の変化をもとに算出した(図1)。シロアリ体組織(gutted body)粗抽出液では加えたアセチル-CoAの約38%が活性測定中に消費され、前腸/中腸(foregut / midgut)粗抽出液では約5%のアセチル-CoAが消費された(表1)。各組織の粗抽出液によるアセチル-CoA生産量をアセチル-CoAの消費速度で補正して求めた全PDH複合体活性(total PDH activity)を表1に示した。

ここではデータを示していないが、各組織の粗抽出液により [$1-^{14}\text{C}$]-ピルビン酸塩から発生する [^{14}C]-CO₂を定量し、PDH複合体活性を測定した(Itakura *et al.*, 1999)。NAD⁺あるいはCoAをPDH活性測定溶液に加えなかった場合には [^{14}C]

-CO₂発生量が著しく減少した。同様に、PDH複合体のリン酸化を促進し不活性化する作用のあるアセチル-CoAあるいはATPを活性測定溶液に加えると(Pratt and Roche, 1979), [^{14}C]-CO₂発生量が著しく減少した。これらの結果はピルビン酸塩の脱炭酸が粗抽出液中のPDH複合体によって触媒されていることを示している。さらに、シロアリのPDH複合体がリン酸化によって不活性型に変換されることも示唆された。

以上の実験によって、シロアリからPDH複合体活性が検出されることが初めて示された。

シロアリ組織ミトコンドリアからの PDH複合体活性の定量

これまでの実験はシロアリ各組織の粗抽出液を用いてPDH複合体活性を測定した。これ以降の実験ではシロアリ組織(腸全体を除去)から分離したミトコンドリアを破碎してPDH複合体活性を測定した。またNAD⁺のNADHへの還元に伴う340nmでの吸光度変化を測定する従来のPDH複合体活性測定法(Stanley and Perham, 1980)の代わりに、ピルビン酸塩とCoAから生成するアセ

表1 [2- ^{14}C]-ピルビン酸塩を用いて測定したイエシロアリ粗抽出液のPDH複合体活性
(Itakura *et al.*, 1999)

Assay mixture	Gutted body	Head	Foregut / midgut	Hindgut
	Total acetyl-CoA ¹⁾ (nmol / termite / h)			
Complete	1.18 ± 0.18	1.22 ± 0.25	3.76 ± 0.36	1.25 ± 0.17
Minus NAD ⁺	0.09 ± 0.01	0.08 ± 0.02	0.27 ± 0.04	0.26 ± 0.02
Plus 3mM NADH	0.13 ± 0.03	0.08 ± 0.01	0.30 ± 0.02	0.22 ± 0.03
Heated extract	0.07 ± 0.01	0.06 ± 0.01	0.02 ± 0.01	0.02 ± 0.01
Activity (nmol / termite / h)	1.11 ± 0.18	1.16 ± 0.25	3.74 ± 0.36	1.23 ± 0.17
Acetyl-CoA consumption ²⁾ (nmol / termite / h)	90.0 (37.5)	30.7 (12.8)	12.7 (5.3)	18.7 (7.8)
Total PDH activity ³⁾ (nmol / termite / h)	1.78 ± 0.29	1.33 ± 0.29	3.95 ± 0.38	1.33 ± 0.18
Protein (mg / termite)	0.166	0.081	0.039	0.062
Specific activity (mU / mg of protein) ⁴⁾	0.18 ± 0.03	0.27 ± 0.06	1.67 ± 0.16	0.36 ± 0.05

1) [^{14}C]-アセチル-CoAの生成量を基に、総アセチル-CoAを定量。

2) HPLCでの吸光度(210nm)の減少速度から求めたシロアリ粗抽出液によるthe complete reaction mixture中のアセチル-CoA消費速度。()内の数値は、各粗抽出液によるアセチル-CoA消費率(%)。

3) 粗抽出液によるアセチル-CoA消費速度により補正された全PDH複合体活性。

4) 1分間に1μmolのアセチル-CoAを生成する酵素量をPDH複合体活性1ユニットと定義した。

チル-CoAを定量する高感度な測定法 (Denyer *et al.*, 1991) を用いた。この新たな測定法を用いて、ミトコンドリア破碎液からPDH複合体活性を検出できた。しかしながら、シロアリ組織の粗抽出液（ミトコンドリアを分離せず組織をホモジナイズした試料）からはPDH複合体活性を検出することができなかった。

ジクロロ酢酸とフッ化ナトリウムによるPDH複合体の相互変換阻害

哺乳類のPDHキナーゼとPDHフォスファターゼの阻害剤として使われるジクロロ酢酸とフッ化ナトリウムによる (Whitehouse *et al.*, 1974; Kerbey *et al.*, 1976), 高等シロアリである *N. walkeri* のシロアリ組織ミトコンドリア内のPDHキナーゼとPDHフォスファターゼに対する阻害効果を検討した。実験はPDH複合体の敏感なリン酸化と脱リン酸化が起こる条件で行った。

予め高濃度の基質存在下 (0.5 mM L-リンゴ酸塩 + 5 mM α-ケトグルタル酸塩あるいは 5 mM コハク酸塩) でインキュベートしPDH複合体を不活性化したシロアリ組織ミトコンドリアに、ATP合成の脱共役剤である carbonylcyanide *m*-chlorophenylhydrazone (*m*CCCP) を添加しミトコンドリア内のエネルギーを枯渋させることでPDH複合体を再活性化した。ミトコンドリアを*m*CCCPとともにインキュベートするとミトコンドリア内のATP濃度が減少するため、内在性的PDHフォスファターゼの作用で不活性型PDH複合体が活性型へ完全に変換される (Denyer *et al.*, 1991)。フッ化ナトリウム (50 mM) はこの様な条件下で起こるシロアリ組織ミトコンドリア内のPDH複合体の脱リン酸化による活性化を効率的に阻害できなかった (阻害率=38.8%)。

一方、基質の存在しない条件で予めインキュベートしミトコンドリア内のエネルギーを枯渋させることでPDH複合体を活性型へ変換したシロアリ組織ミトコンドリアに、高濃度の基質 (5 mM コハク酸塩) を加えることでPDH複合体を不活性

型へ変換した。この条件下では、基質の酸化によりミトコンドリア内のATP濃度が増加するため内在性PDHキナーゼの作用により活性型PDH複合体が不活性型へ敏速に変換される。このPDHキナーゼによるPDH複合体の不活性型への変換に対するジクロロ酢酸 (10 mM) による阻害効率も高くなかった (阻害率=37.7%)。

ジクロロアセトフェノンとフルフェナジンによるPDH複合体の相互変換阻害

上述の結果により、哺乳類のPDHキナーゼとPDHフォスファターゼの阻害剤として用いられるジクロロ酢酸とフッ化ナトリウムがシロアリ組織ミトコンドリアでは有効に機能しないことが示された。このため、最近見出された効果的なPDHキナーゼの阻害剤であるジクロロアセトフェノン (Mann *et al.*, 2000) とPDHフォスファターゼの阻害剤であるフルフェナジン (Bak *et al.*, 1999) を用いた相互変換の阻害効果を検討した。フルフェナジンは 0.1 mM で PDH フォスファターゼによる PDH 複合体の活性化を強く阻害した。フルフェナジンをさらに高濃度 (1 mM) で用いても阻害効果の増加は認められず、10 mM では PDH 複合体の活性を阻害した。一方、ジクロロアセトフェノンは 0.01 mM では PDH キナーゼによる PDH 複合体の不活性化の阻害に対して部分的にしか有効でなかったが、0.1 mM にすると PDH キナーゼを効果的に阻害することに成功した。さらに高濃度の 1 mM あるいは 10 mM では PDH 複合体自体の活性を阻害してしまい、例えば 10 mM では PDH 複合体の活性がジクロロアセトフェノンを添加しない試料の活性の 10% まで低下した。これらの結果をもとに 0.1 mM ジクロロアセトフェノンと 0.1 mM フルフェナジンを同時に添加した場合の PDH 複合体の再活性化 (図 2-A) と不活性化 (図 2-B) 実験を行い、これらの阻害剤が存在すると PDH 複合体の活性化と不活性化が効率的に阻害され PDH 複合体の活性がほぼ一定に保たれることが確かめられた。PDH 複合体の活性化と不活性化

の経時変化を調べた結果(図2)により、これらの阻害剤の有効性が確かめられ、シロアリ組織ミトコンドリアに存在する活性型のPDH複合体活性(PDH active)の定量が可能なことが明らかとなった(表2)。さらに、調製したミトコンドリアを活性化条件あるいは不活性化条件におくことで、最大のPDH複合体活性(PDH total)ならびに最小のPDH複合体活性(PDH minimum)を測定することが可能となった(表2)。

シロアリ組織ミトコンドリア中の PDH複合体活性

活性型PDH複合体活性(PDH active)、総PDH複合体活性(PDH total)および最小PDH複合体活性(PDH minimum)を表2に示した。これまでPDH複合体活性は検出されないと言わされてきた高等シロアリ*N. walkeri*にもPDH複合体活性(72.9 ± 9.0 nmol/termite/h)が検出されることが初めて示された。また、下等シロアリであるイエシロアリのPDH複合体活性(10.2 ± 2.2 nmol

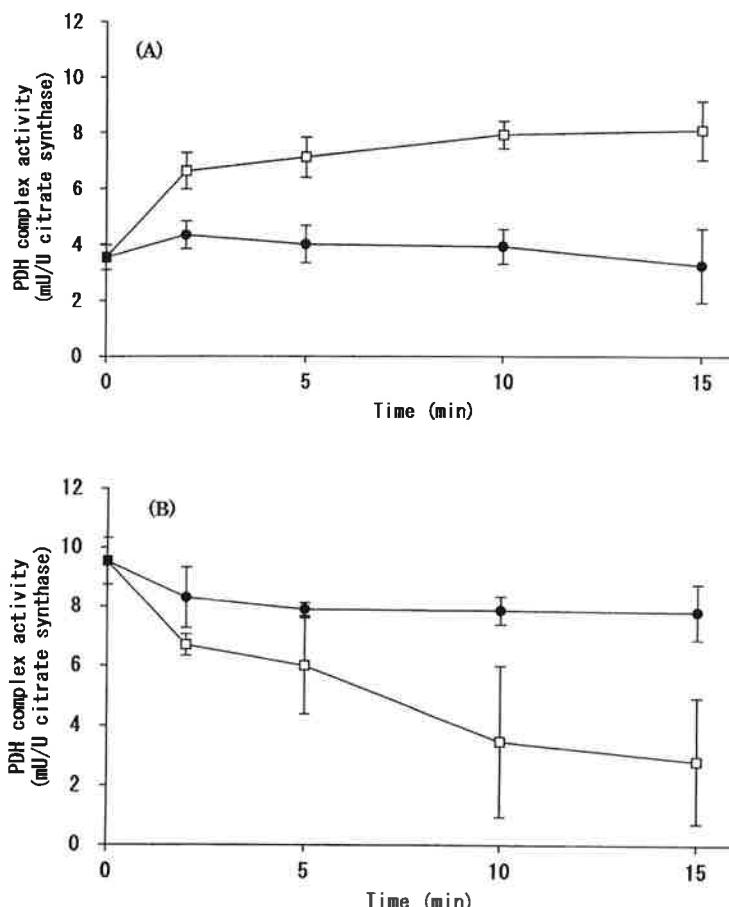


図2 フルフェナジン(A)とジクロロアセトフェノン(B)による*N. walkeri*のシロアリ組織ミトコンドリア中のPDH複合体の相互変換阻害効率(板倉ら, 2003)。フルフェナジン/DCAP添加(●)および無添加(□)。

表2 *N. walkeri* とイエシロアリのシロアリ組織ミトコンドリア中のPDH複合体活性 (Itakura *et al.*, 2003a ; 板倉ら, 2003)

	PDH complex activity	
	(nmol / termite / h)	(mU / mg protein ¹⁾)
<i>N. walkeri</i>		
PDH active	43.7 ± 4.1	15.8 ± 1.2
PDH total	72.9 ± 9.0	23.7 ± 2.4
PDH minimum	25.9 ± 1.8	8.4 ± 0.8
<i>C. formosanus</i>		
PDH active	4.8 ± 0.3	12.5 ± 1.0
PDH total	10.2 ± 2.2	21.1 ± 1.5
PDH minimum	0.2 ± 0.1	0.6 ± 0.1

1) ミトコンドリアタンパク質.

(termite / h) も著者らが以前報告した値 (表1, gutted body = 1.78 ± 0.29, head = 1.33 ± 0.29 nmol / termite / h) よりも高い活性が検出された。ミトコンドリアの破碎の前に、PDH複合体の α -サブユニット (E1) とリポアミド還元酵素-アセチル基転移酵素 (E2) に作用する内在性プロテアーゼ (Pettit and Reed, 1982) を十分に洗浄したこと、この様に高いPDH複合体活性が検出された要因として考えられる。

活性型に保たれているPDH複合体の割合は、高等シロアリ *N. walkeri* では約60%、下等シロアリであるイエシロアリでは約50%であった。これらの値は、ラットのような非反芻動物の酸素消費型組織（例えば心臓）で検出される活性型PDH複合体の割合に近い値である (Denyer *et al.*, 1991)。主要な相違点は、ミトコンドリアタンパク質量を基準とした総PDH活性の比活性が、両シロアリともラットの比活性の約20%しかないことである。

シロアリの酸化的代謝

主要な呼吸基質のシロアリ組織ミトコンドリアによる酸化速度を表3に示した。酸素消費速度と基質が完全に酸化されたと仮定して酸素消費速度をもとに化学量論的に求めた基質酸化速度を示した。表の結果から明らかなように、ピルビン酸塩とアセチルカーニチンとしてミトコンドリアに輸

送されるアセチル基が主要な呼吸基質である。両基質とともに相当な酸素消費速度と高いRCI（呼吸調節率）を示しているため、ミトコンドリア膜が良好な状態で分離されたことが示される。酸素消費速度を測定した他の基質の中で、アセト酢酸塩、グルタミン酸塩、3-ヒドロキシ酪酸塩などのように低い酸素消費速度と低いRCIを示した基質では、ADP添加時の酸素消費速度の増大が小さく、これら基質のミトコンドリア膜での輸送効率が律速になっているものと考えられる。これに対しプロリンと α -グリセロリン酸塩はRCIが低いのにもかかわらず、非常に早い酸素消費速度を示した。これらの基質は、ミトコンドリアマトリックスではなくミトコンドリア内膜において水素担体であるFAD（フラビンアデニジヌクレオチド）に電子を供与する (Njagi *et al.*, 1992; Atlante *et al.*, 1996; Surber and Maloy, 1999)。

N. walkeri ではイソクエン酸塩の酸化速度は低かった。しかしRCIが高くイソクエン酸塩のミトコンドリアマトリックスへの輸送は律速ではないと考えられる。イソクエン酸デヒドログナーゼはTCA回路の制御における重要な調節因子であり、TCA回路全体の速度を測定するときの指標とされる。イエシロアリではイソクエン酸塩を基質としたときのRCIと酸素消費速度がともに低く、輸送効率が律速になっているようである。

表3 *N. walkeri* とイエシロアリのシロアリ組織ミトコンドリアの特性とミトコンドリアによる基質利用
(Itakura *et al.*, 2003 b)

Substrate	Respiratory control index (RCI)	ADP / O ratio	Before or after addition of ADP	Substrate oxidation		Oxygen consumption	
				(nmol / termite / h)	(nmol / mg protein ¹⁾ / min)	(μ g-atom O ₂ / termite / h)	(μ g-atom O ₂ / mg protein ¹⁾ / min)
<i>N. walkeri</i>							
Acetylcarnitine	6.3 ± 1.5	2.1 ± 0.1	before	17.6 ± 4.3	31.0 ± 7.9	1.1 ± 0.3	2.0 ± 0.5
			after	94.1 ± 8.2	164.9 ± 16.4	6.0 ± 0.5	10.6 ± 1.0
Acetyl CoA + carnitine	7.8 ± 3.7	2.6 ± 0.4	before	8.9 ± 2.9	15.7 ± 5.1	0.6 ± 0.2	1.0 ± 0.3
			after	48.9 ± 4.1	86.7 ± 7.6	3.1 ± 0.3	5.5 ± 0.5
Isocitrate	3.3 ± 1.1	2.3 ± 0.3	before	4.2 ± 2.2	7.3 ± 3.9	0.6 ± 0.3	1.1 ± 0.6
			after	9.4 ± 2.3	16.7 ± 4.1	1.4 ± 0.3	2.4 ± 0.6
Pyruvate	4.2 ± 0.6	2.5 ± 0.2	before	12.9 ± 2.3	23.2 ± 4.9	1.0 ± 0.2	1.9 ± 0.4
			after	48.8 ± 5.8	87.4 ± 12.8	3.9 ± 0.5	7.0 ± 1.0
<i>C. formosanus</i>							
Acetylcarnitine	3.2 ± 0.6	2.3 ± 0.1	before	7.2 ± 0.7	38.1 ± 8.6	0.5 ± 0.1	2.4 ± 0.6
			after	29.7 ± 5.4	155.7 ± 43.8	1.9 ± 0.3	10.0 ± 2.8
Acetyl CoA + carnitine	2.6 ± 0.2	3.3 ± 0.4	before	7.1 ± 0.4	36.5 ± 5.9	0.5 ± 0.1	2.3 ± 0.4
			after	24.3 ± 2.6	126.5 ± 26.9	1.6 ± 0.2	8.1 ± 1.7
Palmitoyl-carnitine	2.7 ± 0.3	3.2 ± 1.1	before	0.8 ± 0.2	4.9 ± 1.1	0.4 ± 0.1	2.5 ± 0.6
			after	2.8 ± 0.5	16.6 ± 2.3	1.5 ± 0.3	8.1 ± 1.5
Pyruvate	2.7 ± 0.4	2.1 ± 0.2	before	3.5 ± 0.4	15.2 ± 2.2	0.3 ± 0.1	1.2 ± 0.2
			after	15.8 ± 2.4	72.4 ± 17.2	1.3 ± 0.2	5.8 ± 1.4

1) ミトコンドリアタンパク質。

N. walkeri とイエシロアリのミトコンドリアによる長鎖脂肪酸誘導体であるパルミトイカルニチンの酸化速度は低かった。また表3には示していないが、*N. walkeri* ではRCIも低かった。長鎖脂肪酸の利用効率が低いのは、シロアリの職蟻が常に木材を食べ飽食状態に保たれていることを考えると特に不思議ではない。職蟻の代謝は主に炭水化物に依存しているのであろう。同様にハエの飛翔筋ミトコンドリアはパルミトイカルニチンを酸化できない(Danks and Chappell, 1975)。脂肪の代謝は、自分で餌を食べることができないため定期的に職蟻に餌を分けてもらわなければならず“食事・絶食”というサイクルを繰り返す兵

蟻にとって重要なように思われる。

シロアリの呼吸

N. walkeri の職蟻は88.40 ± 2.29 nmol / termite / hのCO₂を呼吸により放出する。これはグルコース約15 nmol / termite / h、ピルビン酸塩に換算すると約30 nmol / termite / hに相当する(Slaytor *et al.*, 1997)。*N. walkeri* の活性型PDH複合体の活性は約44 nmol / termite / h(表2)、ミトコンドリアによるピルビン酸塩の酸化速度は約49 nmol / termite / h(表3)であり、いずれも呼吸を維持するのに十分な値である。一方、後腸に原生生物が共生しているイエシロアリの職蟻は25°Cで39.36 ±

1.90 nmol / termite / h の CO_2 を放出する (Shelton and Appel, 2001)。これはイエシロアリ (原生生物を含む) の呼吸を維持するのに最大で約 13 nmol / termite / h に相当するピルビン酸が消費されなければならないことを意味する。イエシロアリの活性型 PDH 複合体活性は約 5 nmol / termite / h (表 2) であるので、 CO_2 がすべてシロアリ自身から放出されたと仮定するとシロアリの呼吸を維持できないことになる。イエシロアリではピルビン酸塩 (換言すれば体外へ放出される CO_2) の約 60% が原生生物に由来している、あるいは以前から言われているように、後腸内の共生微生物から供給される酢酸塩をイエシロアリが呼吸基質として利用しているのではないだろうか。

酢酸塩の代謝

N. walkeri には 14.7 nmol / termite (Slaytor et al., 1997), イエシロアリでは 8.6 nmol / termite (Itakura et al., 1997 b) というように両シロアリとともに高濃度の酢酸塩が存在する。これら 2 種のシロアリ間には酢酸塩利用の経路に明確な相違点がある。シロアリ組織に高いアセチル-CoA シンテーゼ活性が検出され (表 4), ミトコンドリアによるアセチルカーニチン (あるいはアセチル-CoA + カーニチン) の高い酸化能力をもつ *N. walkeri* では (表 3), 細胞質で酢酸塩から合成されたアセチル-CoA がカーニチンシャトルでミトコンドリア内へ輸送され、引き続き TCA 回路で酸化されるものと考えられる (図 3-a)。一方、イエシロアリのシロアリ組織からはアセチル CoA シンテーゼ活性もホスホアセチルトランスフェラーゼ活性

も検出されないため、アセチル-CoA シンテーゼあるいは酢酸キナーゼとホスホアセチルトランスフェラーゼとの組み合わせのいずれによっても細胞質では酢酸塩がアセチル-CoA へ変換されない。イエシロアリの細胞質でアセチル-CoA が合成される経路は不明であるが、ミトコンドリアには高いアセチル-CoA シンテーゼ活性 (183.3 ± 36.7 nmol / termite / h, 表 4) が検出されているので、効率的な酢酸塩輸送担体がミトコンドリア膜に存在すれば、酢酸塩はミトコンドリアマトリックスに取り込まれ速い速度で酸化されるものと考えられる (図 3-b)。ただし、酢酸塩を基質としてイエシロアリのミトコンドリアによる酸素消費速度を測定したときに観察された低い RCI 値ならびに低い酸素消費速度を考慮すると、そのような新規酢酸塩輸送担体の存在は、既知のモノカルボン酸輸送担体による酢酸塩の輸送の可能性とともに、今後検討されなければならない課題である。

おわりに

N. walkeri のミトコンドリアにピルビン酸塩と酢酸塩の高い代謝能力が備わっていることが明らかになった。これは、後腸内の細菌の代謝基質としてピルビン酸塩がシロアリから供給されるという仮説を支持する結果ではなかった。後腸破碎物によってピルビン酸塩がすばやく消費されるという結果ならびに後腸から検出されるピルビン酸塩と乳酸塩を基質とする酵素の高い活性は、後腸内でピルビン酸塩が代謝されていることを明示しているものの (Slaytor et al., 1997), どのようにして後腸内へピルビン酸塩が輸送されるのかは明ら

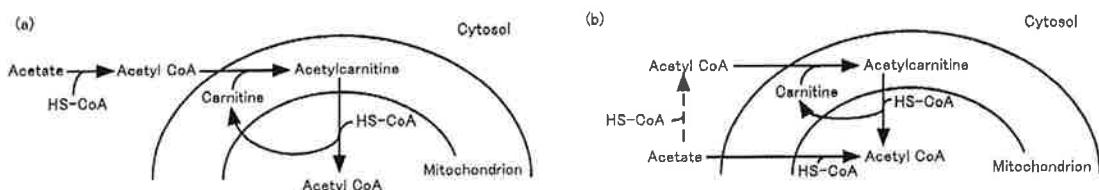


図 3 *N. walkeri* (a) とイエシロアリ (b) による酢酸塩の利用 (Itakura et al., 2003 b)。

表4 *N. walkeri* とイエシロアリのシロアリ組織およびミトコンドリア中のアセチル-CoA合成に関する酵素活性 (Itakura et al., 2003 a; 板倉ら, 2003)

	Termite tissue (nmol / termite / h)	Mitochondria (nmol / termite / h)
<i>N. walkeri</i>		
Acetyl CoA synthetase	183.3 ± 38.7	N. D.
<i>C. formosanus</i>		
Acetyl CoA synthetase	N. D.	183.3 ± 36.7
Acetate kinase	4.4 ± 0.3	N. D.
Phosphotransacetylase	N. D.	N. D.

注: N. D.は検出されなかったことを意味する。

かではない。一方、イエシロアリでは活性型PDH複合体活性が低く、シロアリにとって余剰となつたピルビン酸塩が後腸内の細菌へ供給されているのかもしれない。原生生物はセルロースを酢酸塩、水素および二酸化炭素に代謝することが明らかになっているため (Yamin, 1981)、イエシロアリの腸内細菌がピルビン酸塩を代謝基質と使用しているとしても、ピルビン酸塩は共生原生生物から供給されたものではないと考えられる。*N. walkeri* とイエシロアリのミトコンドリアにおける代謝には明確な相違があったが、シロアリとその共生微生物との間の共生関係をピルビン酸塩と酢酸塩の代謝の観点から説明することは現段階では難しい。

引用文献

- Atlante, A., S. Passarella, P. Pierro, C. Di Martino and E. Quagliariello (1996) The mechanism of proline / glutamate antiport in rat kidney mitochondria. Energy dependence and glutamate-carrier involvement. *Eur. J. Biochem.* 241: 171 - 177.
- Bak, C., J. Huh, S. Hong and B. Song (1999) Noncompetitive, Ca^{2+} -independent inhibition of pyruvate dehydrogenase phosphatase by fluphenazine. *Biochem. Mol. Biol. Int.* 47: 1029 - 1037.
- Breznak, J. A. and A. Brune (1994) Role of microorganisms in the digestion of lignocellulose by termites. *Annu. Rev. Entomol.* 39: 453-487.
- Danks, S. M. and J. B. Chappell (1975) Acetyl carnitine metabolism in blowfly flight muscle mitochondria. *FEBS Lett.* 59: 230-233.
- Denyer, G. S., G. J. Cooney, L. H. Storlien, A. B. Jenkins, E. W. Kraegen, M. Musunoki and I. D. Caterson (1991) Heterogeneity of response to exercise of rat muscle pyruvate dehydrogenase complex. *Pflugers Arch.* 419: 115-120.
- Itakura, S., M. Matsumura, H. Tanaka and A. Enoki (1997 a) Evidence of occurrences of pyruvate dehydrogenase complexes in the gut-free bodies of termites *Coptotermes formosanus*. *Mokuzai Gakkaishi*. 43: 800-802.
- Itakura, S., H. Tanaka and A. Enoki (1997 b) Distribution of cellulases, glucose and related substances in the body of *Coptotermes formosanus*. *Mat. Org.* 31: 17-29.
- Itakura, S., H. Tanaka and A. Enoki (1999) Occurrence and metabolic role of the pyruvate dehydrogenase complex in the lower termite *Coptotermes formosanus* Shiraki *Insect Biochem. Mol. Biol.* 29: 625-633.
- Itakura, S., H. Tanaka and A. Enoki (2003 a) Activity of pyruvate dehydrogenase complex in active and inactive forms in mitochondria of

- the lower termite *Coptotermes formosanus* Shiraki. *Jpn. J. Environ. Entomol. Zool.* 14: 87-96.
- Itakura, S., H. Tanaka, A. Enoki, D. J. Chappell and M. Slaytor (2003 b) Pyruvate and acetate metabolism in termite mitochondria. *J. Insect Physiol.* 49: 917-926.
- 板倉修司・田中裕美・榎章郎 (2003) 高等シロアリ *Nasutitermes walkeri* (Hill) ミトコンドリア内のビルビン酸デヒドロゲナーゼ (PDH) 複合体の活性型—不活性型相互変換の阻害ならびに活性型PDH複合体活性の定量. 環動昆 14: 9-17.
- Kerbey, A. L., P. J. Randle, R. H. Cooper, S. Whitehouse, H. T. Pask and R. M. Denton (1976) Regulation of pyruvate dehydrogenase in rat heart. *Biochem. J.* 154: 327-348.
- Munn, W. R., C. J. Dragland, C. C. Vinluan, T. R. Vedhananda, P. A. Bell and T. D. Aicher (2000) Diverse mechanisms of inhibition of pyruvate dehydrogenase kinase by structurally distinct inhibitors. *Biochim. Biophys. Acta.* 1480: 283-292.
- Nakashima, K., H. Watanabe, H. Saitoh, G. Tokuda and J.-I. Azuma (2002) Dual cellulose-digesting system of the wood-feeding termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki. *Insect Biochem. Mol. Biol.* 32: 777-784.
- Njagi, E. N. M., N. K. Olemba and D. J. Pearson (1992) Proline transport by tsetse fly *Glossina morsitans* flight muscle mitochondria. *Comp. Biochem. Physiol.* 102B: 579-584.
- Ohtoko, K., M. Ohkuma, S. Moriya, T. Inoue, R. Usami and T. Kudo (2000) Diverse gene of cellulase homologues of glycosyl hydrolase family 45 from the symbiotic protists in the hindgut of the termite *Reticulitermes speratus*. *Extremophiles* 4: 343-349.
- Pettit, F. H. and L. J. Reed (1982) Pyruvate dehydrogenase complex from Bovine kidney and heart. *Meth. Enzymol.* 89: 376-386.
- Pratt, M. L. and T. E. Roche (1979) Mechanism of pyruvate inhibition of kidney pyruvate dehydrogenase kinase and synergistic inhibition by pyruvate and ADP. *J. Biol. Chem.* 254: 7191-7196.
- Shelton, T. G. and A. G. Appel (2001) Carbon dioxide release in *Coptotermes formosanus* Shiraki and *Reticulitermes flavipes* (Kollar): effects of caste, mass, and movement. *J. Insect Physiol.* 47: 213-224.
- Slaytor, M. (1992) Cellulose digestion in termites and cockroaches: what role do symbionts play? *Comp. Biochem. Physiol.* 103B: 775-784.
- Slaytor, M. (2000) Energy metabolism in the termite and its gut microbiota. In "Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology" (Abe T., D. E. Bignell and M. Higashi, eds), pp. 307-332, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Slaytor, M., P. C. Veivers and N. Lo (1997) Aerobic and anaerobic metabolism in the higher termite *Nasutitermes walkeri* (Hill). *Insect Biochem. Mol. Biol.* 27: 291-303.
- Stanley, C. J. and R. N. Perham (1980) Purification of 2-oxo acid dehydrogenase multienzyme complexes from ox heart by a new method. *Biochem. J.* 191: 147-154.
- Surber, M. W. and S. Maloy (1999) Regulation of flavin dehydrogenase compartmentalization: requirements for PutA-membrane association in *Salmonella typhimurium*. *Biochim. Biophys. Acta.* 1421: 5-18.
- Tokuda, G., N. Lo, H. Watanabe, M. Slaytor, T. Matsumoto and H. Noda (1999) Metazoan cellulase genes from termites: intron / exon structures and sites of expression. *Biochim. Biophys. Acta.* 1447: 146-159.
- Watanabe, H., K. Nakashima, H. Saito and M.

- Slaytor (2002) New endo- β -1,4-glucanases from the parabasalian symbionts, *Pseudotrichonympha grassii* and *Holomastigotoides mirabile* of *Coptotermes* termites. *Cell. Mol. Life Sci.* 59 : 1983-1992.
- Watanabe, H., H. Noda, G. Tokuda and N. Lo (1998) A cellulase gene of termite origin. *Nature* 394 : 330-331.
- Whitehouse, S., R. H. Cooper and P. J. Randle (1974) Mechanism of activation of pyruvate dehydrogenase by dichloroacetate and other halogenated carboxylic acids. *Biochem. J.* 141 : 761-774.
- Yamin, M. A. (1981) Cellulose metabolism by the flagellate *Trichonympha* from a termite is independent of endosymbiotic bacteria. *Science* 211 : 58-59.

編 脱

種多様性の評価における二、三の問題点 －錯綜する多様度の表現とその計量－

頭山昌郁・中越信和

広島大学総合科学部

(受理: 2003年8月16日; 受領: 2003年11月7日)

Several Problems of Evaluation of Species Diversity: complicated expression and measurement. Yoshifumi Touyama and Nobukazu Nakagoshi (Department of Environmental Sciences, Faculty of Integrated Arts and Sciences, Hiroshima University, Higashi-Hiroshima 739-8521, Japan). *Jpn. J. Environ. Entomol. Zool.* **15**: 31—48 (2004)

Recently evaluation of biodiversity has become more important, because it is necessary for environment assessment, impact assessment and priority assessment for conservation planning. Species diversity is one of the main measures of biodiversity, and has been expressed in various ways such as diversity indices. These indices have been, however, sometimes used inadequately: some authors occasionally ignored, or forgot, the premise of application of such diversity indices. Even when the indices are properly used, we must be careful in interpreting them. Many diversity indices are double-faced: species richness and equitability. In recent studies, species richness estimates are often used as more direct measures of species diversity, instead of diversity indices. Such estimates are generally evaluated by nonparametric methods. Both the diversity index and the species richness estimates seem to be influenced by the species-abundance relationship. Diversity evaluation by both methods sometimes shows discrepancies. This paper, reviews the complicated expression and application of species diversity.

Key words: Biodiversity evaluation, Diversity index, Nonparametric estimate, Species-abundance relationship, Species richness estimate

はじめに

生物多様性 (biodiversity) という語を耳にする機会が近年多くなってきたが、これは遺伝子から景観まで、時には文化的な面までをも含んだ包括的・重層的な概念である (東, 1993; 鶴谷・矢原, 1996; 三中, 1997; Purvis and Hector, 2000)。ために、その意味するところが広すぎて却ってとらえどころがない、曖昧であるという声も、これまたしばしば耳にする (例えば、Gaston, 1996a)。そうは言っても、生物多様性という語が意図するところの重要性は疑いようがない。であれば、何らかの方法でこれを評価することは必要である。先行概念としての種多様性についての研究が蓄積されていたこともあり、生物多様性の評価は実際には種多様性が中心となってなされることが多い。しかしながら、種多様性という語句あるいは概念自体、相異なる複数の側面を持っており、どの面に目を向けるかによってその評価も異なってくる (例えば、Hurlbert, 1971; Purvis and Hector, 2000)。この小文では、種多様性という概念が錯綜する複数の要素を持つことを再論するとともに、種多様性の安易な数値化が内包する問題点についても指摘しておきたい。

種多様性とは何か

そもそも多様性のみを強調して生物的自然を評価することに対しては、疑問や批判の声も多い (例えば、Noss, 1990; 平川・樋口, 1997; Howard *et al.*, 1998; Lawton *et al.*, 1998; 中村, 2000などを参照)。曰く、種組成の特異性や固有性を無視した多様性のみによる評価には意味がない。曰く、生育する全生物の調査などだい無理な話であるが、だからといって一部の分類群の調査結果のみに基づいて生物多様性を評価するのは、本来の趣旨と矛盾するのではないか。曰く、種数なり多様度指数なりがどの程度あれば「多様」であると言えるのか、等々。このような批判に応えることは本稿の目的ではないが、本稿の主旨からいっても、

「種多様性の意味するところが曖昧である」という批判には耳を傾ける必要がある。

かねてから種多様性には二つの要素があると言われてきた。一つは種の豊富さ (species richness) に関する要素で、種数や種密度などで表現される。今一つはアバランスの均衡性 (equitability) あるいは均等性 (evenness) に関する要素で、個々の種が群集内で占める相対的な数量関係を表現している。すなわち、独占的な種がおらず個々の種のアバランス (例えば個体数や出現頻度) が等しい群集ほど複雑である (この場合は均衡性が高い) と考える。これまでに様々な多様度指数が提案されてきたが、これら二つの要素を区別せずに計測している指数も少なくない (表 1: 各指標の説明は、木元, 1976; 伊藤, 1990; 小林, 1995; 森下, 1996; 夏原, 1996, 1998; 伊藤・佐藤, 2002などを参照のこと)。

この他に β 多様性という概念もある。本来は、あるハビタットから別のハビタットへの環境傾度の変化に沿った構成種の変化として定義されたが (Whittaker, 1975), あるハビタット内の複数のサンプルにおける種構成の違いから、マイクロハビタットの不均質性・複雑性を論じることもできる。不均質な環境が種のパッチ状分布をもたらすであろうことは容易に想像できるが (例えば Whittaker, 1975; Hubbell and Foster, 1983; Levings and Windsor, 1984; Titus and Tsuyuzaki, 2003), 種の空間分布におけるこのような不均質性は、群集全体の種多様性にも大きく影響する (Fager, 1972; Kobayashi, 1981; He and Legendre, 2002; 伊藤・佐藤, 2002)。

このように、一口に種多様性と言っても様々な要素が関係しており、解析に用いる多様度指数がどの要素を指標しているかを考慮しないと、種多様性の解釈を誤る、あるいは曖昧なものにする惧れがある (Hurlbert, 1971; Purvis and Hector, 2000)。

表 1 植多様性の要素とそれを表現する多様度指数の例

1. 種の豊富さ (species richness)

- ・観察された総種数 S
- ・サンプル当たり平均種数 \bar{S}
- ・種密度（単位面積当たりの種数、あるいは単位個体数当たりの種数）
- ・種数面積関係による種密度の補正値 Gleason (1922) の $d = \frac{S}{\log A}$ ただし A は調査面積
- ・単位個体数中に含まれる種数の期待値

Rarefaction 法（稀釈法）による任意のサンプルサイズにおける種数の推定値

Itow (1984) の $S_{(100)}$ 100個体中に含まれる種数の期待値

- ・個々の種のアバンダンスに基づく母群集の総種数の推定値
- ・ノンパラメトリックな方法による母群集の総種数の推定値

Jackknife 法, Bootstrap 法, Chao (1984, 1987) の方法, 森下 (1996) の方法など

- ・累積種数曲線に基づく種数の推定値

2. 均衡性 (equitability)

- ・Pielou (1966 b) の $J' = \frac{H'}{\log Q}$ およびこれに類する指数
- ・Sheldon (1969) の $E = \frac{e^{H'}}{Q}$ およびこれに類する指数
- ・森下 (1996) の $\frac{1}{I_\lambda} = \frac{\beta}{Q}$

ただし Q は母群集の総種数, H' は Shannon-Wiener の指數, β は森下の β 指數

3. 平均多様度 (種の豊富さ × 均衡性)

- ・Shannon-Wiener の H' や $e^{H'}$ (Shannon and Weaver, 1949; Sheldon, 1969)
- ・Simpson (1949) の単純度指數 $\Sigma \Pi^2$ およびこれに基づく指數
 $\Sigma \Pi^2$ の不偏推定値 λ の逆数 ($1/\lambda$ = 森下の β 指數) や補數 ($1 - \lambda$) など
- ・Fisher の対数級数則の α (Fisher et al., 1943)
- ・元村 (1932) の等比級数則の傾き a , あるいはその逆数 ($1/a$)
- ・Corbet の調和級数則の母数 c (Fisher et al., 1943)

4. 全多様度 (種の豊富さ × 均衡性 × 個体数)

- ・ NH または NH' ただし N は総個体数
- ・森下 (1967) の繁榮指數 $N\beta$ ただし β は森下の β 指數 ($1/\lambda$)

5. β 多様性 (β diversity) あるいは不均質性 (Heterogeneity)

- ・Whittaker (1975) の $\beta = \frac{S}{S}$
- ・Routledge (1977) の H'_β
- ・Kobayashi の不均質比 (Heterogeneity Ratio) $HR = \frac{S}{E(S)}$
 ただし $E(S)$ は推定種数 (Kobayashi, 1987; 小林, 1995)
- ・サンプル間の (非) 類似度
 - 3 サンプル以上の類似度を表す指數 Koch (1957) の IBD, Morisita (1959) の C'_λ など
 - 2 サンプルの (非) 類似度の平均値など
- ・累積種数曲線の傾き
- ・変動係数 CV または variance-mean ratio

多様度指数の使用に際しての注意点

かのように生態学で重視されてきた多様度指数であるが、実際にこれを用いるに当たっては、注意すべき点がいくつかある。以下にそれらをまとめてみよう。

1. 群集の種数個体数関係に規定される

言うまでもないことであるが、元村（1932）の等比級数則やFisherの対数級数則（Fisher *et al.*, 1943）などは、それぞれ特定の種数個体数関係を仮定しているため、それらの分布型から外れた群集に対しては適用できない（但しFisherの α は、小サンプルに限れば、他の分布型に対してもある程度適用できるという：森下，1996）。

なお、等比級数則と対数級数則は、サンプルサイズが小～中規模の場合における対数正規則の近似式であるとされる（篠崎，1955；森下，1961）。従って、群集の構造は本質的には対数正規則で記述できると考えられるが、実際にはかなりの大サンプルでないと対数正規的な関係は現れてこないため、小～中サンプルや充分な調査がなされていない場合などでは対数正規則は却って適合が悪くなることも少なくない（Preston, 1962；小野, 1977；伊藤, 1980）。また、Ugland and Gray (1982) やHill and Hamer (1998) は、攪乱を受けていない平衡状態の群集は対数正規的な構造を示すが、攪乱を受けた群集ではこの関係が崩れるとして、種順位曲線の形から過去の攪乱の履歴を推定できると述べている。しかしNummeling (1998) やWatt (1998) は、このような方法の有効性に（少なくともその一般化に対して）疑義を呈している。

2. サンプルサイズによる影響を受ける

例えば元村の α などは、大サンプルでは等比級数則自体が成立しないとされているし（森下, 1961），Shannon-Wienerの H' の計算式（Shannon and Weaver, 1949）も、本来は総個体数 N が充分に大きい場合にのみ成立し得る近似式である（Pielou, 1966a, b, 1969）。従ってShannon-Wiener

の H' やPielou (1966b) の均衡度指数 J' は、サンプルサイズが小さい場合には偏りが大きい（Pielou, 1966b; Peet, 1974; Kobayashi, 1981; Lande, 1996; 森下, 1996; Natuhara *et al.*, 1998）。Isono *et al.* (1986) は、樹上性甲虫類の調査結果から、Shannon-Wienerの H' とShelodon (1969) の E がサンプルサイズの影響を受けることを示している（ただし彼らは多様度指数の計算に当たって、母集団の総種数 Q の代わりにサンプルの総種数 S を用いている—後述）。夏原（1996）やNatuhara *et al.* (1998) も H' の値がサンプルサイズの影響を受けることを示している。一方で、Simpson (1949) の単純度指数（およびこれに基づく指標）は、分布型に拘わらずサンプルサイズの影響を受けにくいという（Lande, 1996; 森下, 1996; 夏原, 1996）。Fisherの α も理論上はサンプルサイズの影響を受けないというが（Wiliams, 1947），これには異論もある（例えばHairston and Byers, 1954）。

3. 母集団の総種数や個体数（あるいはそれらの推定値）などが既知である必要がある

Shannon-Wienerの H' は、母集団に含まれる種が全てサンプル中に存在することを前提にしており、サンプルサイズが小さい場合や採集された種数が明らかに少ない場合には適切であるとは言い難い（Pielou, 1966a, b; 夏原, 1996）。森下（1996）やChao and Shen (2003) は、稀な種がサンプリングから漏れていて母集団の総種数が不明な場合の H' の推定式をいくつか提案しているが、いずれも提案されてからまだ日が浅く、実地での検証例が充分でない憾みがある。また、Pielouの J' の算出に用いる種数も、サンプル中の総種数ではなく母集団の総種数（あるいはその推定値）である。母集団における総種数の代わりにサンプルにおける総種数を用いて計算した場合、当然 J' は過大推定となる（Pielou, 1969）。また、全多様度の算出に用いられる N も、やはりサンプル中の個体数ではなく、本来は母集団の個体数の推定値を用いる。このように、多様度指数の算出に関してはいく

つかの前提条件が必要であるが、そのようなことに順着せず多様度指数を算出している例もまま見られる。

それでは、多様度を表す指標として最も適切なのはどれか、当然わき上がる疑問であるが、諸説紛々ある中で、概ね Simpson 関連の指標が好評のようである (Lande, 1996; 森下, 1996; 伊藤・佐藤, 2002)。

種数の推定法

種数は種多様性の最も端的な表現であるが、観察された種数をそのまま用いた場合、偏りが大きく多様度指標としては不適であると言われている (Lande, 1996; Walther and Morand, 1998)。大体、一口に種数を数えると言っても様々な要因が絡んでくるため、口で言うほど容易なことではない (Palmer, 1995; 東海林ら, 1998)。第一、調査によって確認できる種数はサンプルサイズに依存する (すなわち調査面積や調査労力に応じて変化する) ため、種数の比較に際しては調査面積や調査労力を備えるか、あるいは何らかの方法で基準化して、サンプルサイズの影響を除去あるいは低減してやる必要がある。また、前節でも述べたように、多様度指標や均衡度指標の算出のためには、サンプル内の総種数ではなく母集団の総種数が既知であるか、少なくともこれらを推定することが必要である。

これらを勘案すると、実際に観察された種数ではなく、サンプリングの結果から推定された母集団の種数が重要になってくる。推定のために累積種数曲線が用いられることがあるが、非漸近型の回帰式では、調査労力 (所用時間、サンプル数、採集個体数など) の増加に伴って、(増加率は次第に低下するとは言え) 種数が無限に増加し続けることになり現実的ではない。その一方で、双曲線モデルや負の指標モデルなど漸近型の回帰式では、漸近線という形で母集団における種数の推定が一応可能であるが、実用上は問題のあることが指摘されている (例えば、Soberón and Llorente,

1993; Keating, 1998; Walther and Morand, 1998; 頭山, 2000; Melo and Froehlich, 2001)。また、有田 (2002) は累積種数曲線と後述するノンパラメトリック推定法を比較して、前者の検出力が明らかに劣ることを指摘している。

もう一つ見落としやすい問題として、調査労力をどの様な単位で表すべきかという点にも注意する必要がある。サンプル数に基づいて計算した場合と採集個体数に基づいて計算した場合では累積種数曲線 (あるいは稀釈曲線) の形が異なり、従って多様性の評価も異なってくるという (Hubbell *et al.*, 1999; Gotelli and Colwell, 2001; Moreno and Halffter, 2001; Willott, 2001などを参照。なお、Hubbell *et al.*, 1999についての Chazdon *et al.*, 1999 や Kobe, 1999 のコメントも参照のこと)。

累積種数曲線以外で調査結果から種数を推定する方法には、個々の種のアバンダンスに基づくパラメトリックな推定法と、アバンダンスを考慮せず在・不在の二元データのみに基づくノンパラメトリックな推定法がある (Bunge and Fitzpatrick, 1993; Colwell and Coddington, 1994; Gaston, 1996 b)。

個々の種のアバンダンスに基づいて母集団の種数を推定する方法としては、群集が対数正規分布に従っている場合の Preston (1948, 1962) の方法や、その改良法である篠崎 (1958) の方法、あるいは群集が負の二項分布に従う場合の Brian (1953) の方法などが知られている。これらの方法による種数の推定手順の詳細については、例えば木元 (1976) や中塚 (1994) を参照されたい。なお、Preston (1948, 1962) が提唱した対数正規モデルは群集の構造を記述できる本質的なモデルであるとされているが、サンプルサイズがかなり大きくないとこの関係が表れてこないのは前述の通りである。サンプルサイズが充分に大きければ、これらの方法によって個々の種のアバンダンスから群集の種数を推定できるはずであるが、アバンダンスの把握精度が低い場合は、推定結果は当然信頼の置けない値になる (中塚, 1994)。Natuvara

et al. (1998) は、篠崎 (1958) の新オクターブ法によって求めた種数が過小推定になりがちなことを報告している。それ以前に、野外の群集の全てが対数正規モデルで説明できるのかという点自体に疑問の声も多い (例えば Hughes, 1986). Whittaker (1975) は、全ての群集の構造が单一のモデルで記述できるとの考えを批判し、その上で、「(三つの) モデルのどれを選択するかではなく、群集における種類の積算優占度曲線がどのようなときに、そして、なぜ、(三つの) モデルのうちの一つに近づくかを問題にしなければならない」と述べているが、蓋し卓見と言えよう。あれやこれやを考えると、母集団が特定の分布型に従うことと想定して、個々の種のアバンダンスから母集団の総種数を推定する方法は、実用性という点で制約が大きいと言わざるを得ない。

一方、ノンパラメトリックな種数の推定法では、アバンダンスの代わりに個々の種の出現頻度を基にして母集団の種数を推定する。反復調査が必要ではあるが、個々の種の在・不在データしか必要としないという手軽さや、在・不在データ故にパラメトリック法ほど調査精度の要求が厳しくないことなどから、今日ではノンパラメトリックな推定法である Jackknife 法や Bootstrap 法などが用いられることが多い。Jackknife 法も Bootstrap 法と共に、各サンプルはサイズが等しく、同一の群集からランダムに抽出されていることを前提にしているが、一方でサンプルに含まれる個々の種の関係や分布様式については何の仮定もおいていない (Heltshe and Forrester, 1983; Smith and van Belle, 1984; Hellmann and Fowler, 1999)。従って、多くの種が集中して出現するサンプルがあろうがなかろうが、互いに共存あるいは排斥し合う種がいよいよがいまいが、一切の斟酌無しに使える点ではありがたい方法である。ただ、サンプリングがランダムに行なわれることを仮定しているため、種の分布に影響するような環境傾度 (例えば標高や湿度など) に沿って調査区が規則的に配置されている場合や、ある地域内の全てのハビタットを網羅

するように意図的に調査区が設定された場合などには、これらの推定法の適用には厳密に言えば問題がある。

Jackknife 法では、全サンプル中に 1 回あるいは 2 回だけ出現した「稀な」種の数から、以下の式に基づいて母集団の総種数を推定する (なお、頭山 (2000) の式には RS_2 の項の符号に誤植があり、下記の (2) 式が正しい。但し、頭山 (2000) の解析自体は正しい式に基づいてなされており、考察や結論には問題はない)。

$$ES = S_{obs} + RS_1 \frac{n - 1}{n} \quad (1)$$

$$ES = S_{obs} + RS_1 \frac{2n - 3}{n} - RS_2 \frac{(n - 2)^2}{n(n - 1)} \quad (2)$$

ここで、(1) 式は 1 次の Jackknife 法による種数の推定式で、 S_{obs} は n 個のサンプルから得られた全種数、 RS_1 はそのうち 1 つのサンプルにのみ出現した種 (“uniques”) の数である。また、(2) 式は 2 次の Jackknife 法による推定式で、全サンプル中 2 つのサンプルにのみ出現した種 (“duplicates”) の数 RS_2 の情報を加味したものである (Smith and van Belle, 1984; Palmer, 1991)。

また、Chao (1984, 1987) は母集団に含まれる種数の下限を推定する方法として以下の式を提案した。

$$ES = S_{obs} + \frac{RS_1^2}{2RS_2} \quad (3)$$

RS_1 に全サンプル中 1 個体だけ得られた種 (“singletons”) の数、 RS_2 に同じく 2 個体だけ得られた種 (“doubletons”) の数を当てはめた場合にはこの推定式は Chao 1 と呼ばれ、 RS_1 に全サンプル中 1 つのサンプルにだけ出現した種の数、 RS_2 に同じく 2 つのサンプルにだけ出現した種の数を当てはめた場合は Chao 2 と呼ばれる (Colwell and Coddington, 1994)。

一方、Smith and van Belle (1984) が総種数の推定に導入した Bootstrap 法 (Efron, 1979, 1981; Singh, 1981; Bickel and Freedman, 1981) では、個々の種の出現頻度を基に、以下の式によって種

数を推定する。

$$ES = S_{obs} + \sum (1 - n_i/n)^n \quad (4)$$

ただし、 n_i は種*i*が出現したサンプルの数である。この式は前述のJackknife法の、いわば一種の拡張型と見なせるという (Efron, 1979; Smith and van Belle, 1984)。

森下 (1996) も種数推定のための経験的な式をいくつか提案している。対象とする群集の分布型を選ばないという利点はあるものの、森下自身認めていたように理論的根拠が不充分な上、上記の(1)～(4)式と比べても特に簡便であるとは言い難い。提案されてからまだ日が浅いため使用例が少ない憾みがあるが、そんな中で Natuhara *et al.* (1998) は、森下 (1996) の方法がよい推定値をもたらすことを報告している。

以上述べてきた方法の他に、Rarefaction法（稀観法）と呼ばれるアプローチがある（例えば、James and Rathbun, 1981; Itow, 1984; Niemela *et al.*, 1994）。これは、 N 個体 S 種から成る大サンプルにおいて個々の種の個体数が既知であるとして、 n 個体 ($n < N$) から成るランダムサンプルを探った場合にその中に含まれるであろう種数の期待値 ES_n を求める一種の内挿法で、サンプルサイズの異なるデータを比較する場合に便利である。Sanders (1968) が最初に提案したが、今日ではそれを修正・改良した Hurlbert (1971) の方法がよく用いられている。この他に、一様分布とランダム分布のそれぞれの場合について推定式を求めた Kobayashi (1982) の方法もある。Kobayashi (1982, 1983) はこれらの諸方法を検討して、群集の構造が一様分布からランダム分布、更に集中分布へと変化するにつれて、Rarefaction法による期待種数が小さくなることを示した。Sanders (1968) の方法は個体が一様分布している場合に、Hurlbert (1971) の方法はランダム分布している場合に相当するという (Kobayashi, 1982)。その上で、野外の群集から得られたサンプルがしばしば一様分布やランダム分布から外れた分布を示すことを考えると（例えば、Taylor *et al.*, 1978；今

長・吉田, 1991；富沢・丸山, 1994；Shibata *et al.*, 1995；Kaspari, 1996；He *et al.*, 1997；Condit *et al.*, 2000），Sanders (1968) や Hurlbert (1971) の方法では期待種数が過大評価される惧れがあるとしている (Kobayashi, 1982)。Peet (1974) が指摘するように、Rarefaction法による種多様性の評価においては、各群集が同じ構造（例えば種数個体数関係）を持つことが前提となっている。

仮想的なモデルによる検討

既に述べてきたように、生物の種多様性はいくつかの異なる要素から成っており、これらを一言で表現しようというのは容易なことでも賢明なことでもない。時として、これら各要素の示す傾向が食い違うことすら稀ではない。表2には仮想的な—というか、あまり現実的ではない—三つのモデル（ここでは「モデル」と言う語を仮想的なサンプル集団の意味で使っており、母集団の構造を記述したものではない）を示してある。話を単純にするため、どの種もサンプル当たり1個体のみ得られたとしてある。いずれの場合も1回のサンプリングで各々5種が得られ、5回のサンプリングで得られた総種数・総個体数は9種・25個体である。しかし、個々の種の分布構造では各モデルは大きく異なっている。

Aは優勢種と劣勢種が多く中位の種が少ない、いわば対数正規分布の真反対のモデルである。BはAとは逆に、極端な優勢種や劣勢種が少なく中位種が多い、その意味では対数正規分布に近いモデルである。また、Cは優勢種や劣勢種が存在せず、各々の種のアバンダンスがほぼ等しい、あるいは大きな差がないと仮定した、高い均衡性を持つモデルである。

総個体数と総種数によって決まる Fisher の α は、今回のモデルでは何れも同じ値となった。すなわち、Fisher の α は種の分布構造の違いに対してはあまり鋭敏ではないと言えよう。一方、サンプルから計算した森下の β 指数や Shannon-Wiener の H' 、また、均衡度指数である Pielou の J' は、いずれも

表2 解析に用いたモデル群集とその性質

種	A					B					C							
	サンプル					サンプル					サンプル							
	1	2	3	4	5	合計	1	2	3	4	5	合計	1	2	3	4	5	合計
1	1	1	1	1	1	5	1'	1				1	1''	1	1		2	
2	1	1	1	1	1	5	2'	1	1			2	2''	1	1	1	3	
3	1	1	1	1	1	5	3'	1	1	1		3	3''	1	1	1	3	
4	1	1		1	1	4	4'	1	1	1	1	4	4''	1	1		3	
5	1		1			2	5'	1	1	1	1	5	5''	1		1	3	
6		1				1	6'		1	1	1	4	6''		1	1	3	
7			1			1	7'		1	1	1	3	7''		1	1	3	
8				1	1	8'			1	1	2	8''		1	1	1	3	
9					1	1	9'			1	1	9''		1	1		2	
合計	5	5	5	5	5	25	合計	5	5	5	5	25	合計	5	5	5	5	25
多様度指数																		
Fisher の α							4.569						4.569					4.569
森下の β							8.108						10.000					13.043
H' [nit]							1.976						2.079					2.185
J' [nit]							0.899						0.946					0.994
ノンパラメトリック推定値 ¹⁾																		
Jack 1							12.2						10.6					9.0
Jack 2							14.2						10.9					8.1
Boot							10.4						9.8					9.2
Chao 2							17.0						10.0					9.0
Jaccard の CC 平均							0.595						0.456					0.321

1) Jack 1, Jack 2 はそれぞれ 1 次と 2 次の Jackknife 法, Boot は Bootstrap 法, Chao 2 は Chao (1987) の方法による推定値。

A が最も低く C が最も高い値を示した。Soberón and Llorente (1993) が薦めている対数モデルでの近似式による累積種数曲線(図1)も、やはりこれと同じ傾向を示した(但し、実際に得られた総種数と照合すると、A では過小、C では過大推定になっていることに注意)。A～C の各モデルの累積種数曲線がこのような大小関係を示した理由の一つが表2に示されている。A>B>C の順にアバンダンスの優勢な種が多いが、これは言い換えると、各サンプルに共通な種が A>B>C の順に多いということ、従ってサンプル間の類似度(表2では Jaccard (1902) の CC で表している)も A>B>C の順に高くなる。従ってサンプルの追加によって新たに得られる種数は、これとは逆に A<B<C の順に小さく見積もられることになる。

ここまで話であれば、「各群集は種の豊富さでは大差ないが、均衡性は A<B<C の順に低く、従って C が最も多様性が高い」でけりがつく。問題なのは、1回だけしか確認されなかった「稀な」種が、A には 4 種、B にも 2 種いるのに、C には 1 種もない、という点である。この事を少し表現を換えて言うとこうなる—「A ではほぼサンプリングの度に、B でも 2～3 回に 1 回は稀少種が得られたが、C では普通種ばかりであった」。いささか詭弁めいてはいるが、これではいくら A の方が多様性が高いと言われても、群集の種多様性は個々の種の稀少性や固有性とは無関係であると説明されても、やはり何か釈然としないものを感じざるを得ないであろう。

この違和感を裏書きするように、実際にノンパ

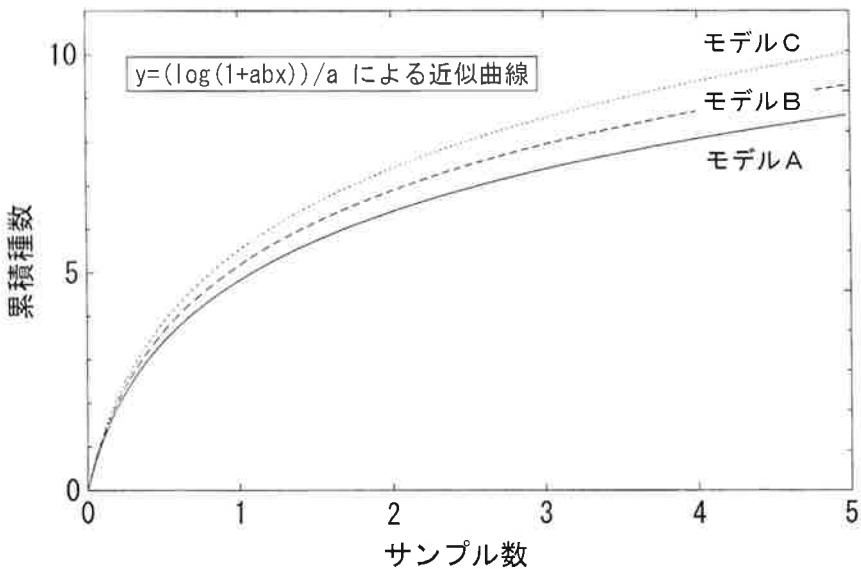


図1 A～Cの各モデルにおける累積種数曲線. 各モデルについては表2を参照.

ノンパラメトリックな方法で種数の推定を行なったところ、いずれの方法でも、Aが最も推定種数が多く、Cが最も少ないという真反対の傾向が示された（表2）。この食い違いの原因は何であろうか。ここでは各群集における種の分布構造の違いに着目してみよう。

総じて、群集を構成する個々の種の空間分布が一様分布やランダム分布から集中分布へと変化するにつれて、サンプルに含まれる種数は減少する傾向があるという（Fager, 1972; Kobayashi, 1981, 1982, 1983; He and Legendre, 2002）。集中分布をしている種はえてして少數のサンプルのみに出現することが予想されるので（例えばCondit *et al.*, 2000），逆説的に考えて、表2ではA>B>Cの順に集中分布する種が多いことが考えられる（ただし、「稀な」種の全てが集中分布をしているわけではない：He *et al.*, 1997）。従ってサンプルから求めた多様度指数は、特にAの母集団の多様性を過小に評価している可能性がある。図1において累積種数曲線の値が、Aでは実際の種数に比して過小推定に、Cでは過大推定になっていたことも、このような文脈のもとで解釈されるべきで

ある。そしてこれらの想定は、ノンパラメトリック法による母集団の種数の推定結果とも矛盾しない。

この事は図2に端的に示されている。この図は、表2の各モデルにおいて任意の個数のサンプルをとった場合に、ノンパラメトリックな方法で求められる推定種数の変化を示しており、変化の傾向を判りやすくするための目安として最小二乗法によって平滑化した曲線を描いてある。Bではいずれのノンパラメトリック推定値も10種前後で早々に飽和し、Cでも一旦極大値をとった後で低下し、その後収束に向かう気配を見せている。これらに対してAでは依然として単調増加の傾向を示しており、サンプル数を更に増やせば推定値も更に大きくなる気配を一言い換えると、このサンプルサイズでは母集団の種数をなお過小評価している可能性を示唆している（Longino, 2000）。

そこで再び先の質問に立ち帰るとしよう—「何がこのような食い違いを引き起こしたのか」。結論から言えば、原因の一つはサンプルサイズの問題に帰着できよう。ノンパラメトリック推定値の収束過程の分析から、Aの場合にはサンプルサイ

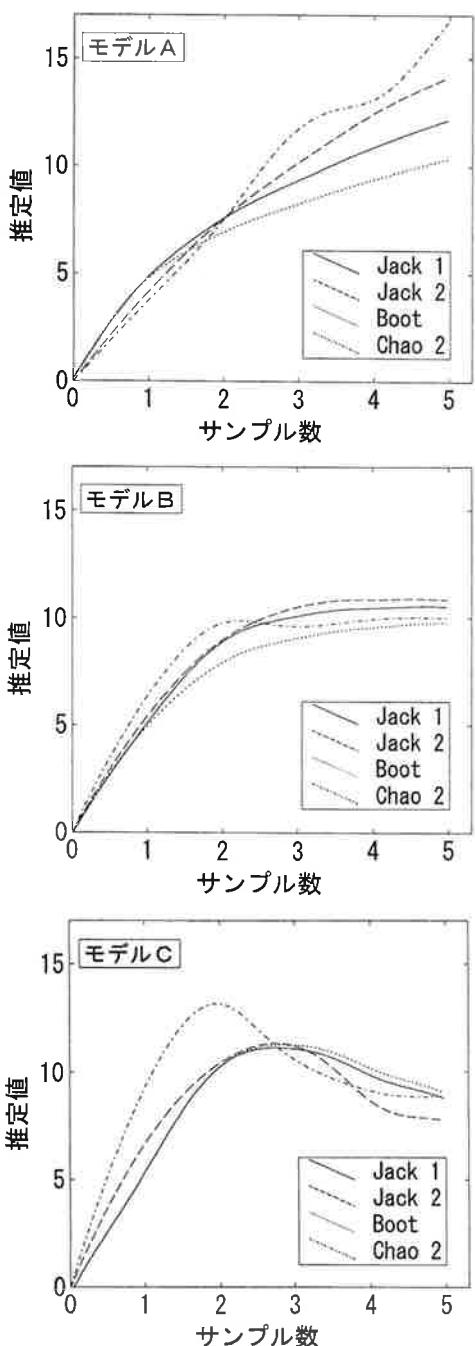


図2 A～Cの各モデルにおけるノンパラメトリックな方法による種数の推定結果。任意の個数のサンプルに基づいた場合の推定種数の変化。曲線は変化の傾向を見やすくするための最小二乗法による平滑化。

ズが信頼の置ける推定には不充分であった可能性が示唆された。ここでAの種数個体数関係を考えてみよう。Aは極端な優勢種・劣勢種だけから成り、中位種がないという特殊なモデルであった。「稀な」種の数を基に種数を推定するというノンパラメトリック法の性質を考えると、ノンパラメトリック推定におけるAの意味は、「稀な」種の数が多いモデル、すなわち右に裾を引く対数級数的なモデルと概ね等価であると考えることができる。ところで対数級数則は対数正規モデルの中サンプルにおける近似と見なせるという(篠崎, 1955; 森下, 1961)。すると、Aにおいてノンパラメトリックな種数の推定を行なった結果は、サンプルサイズのやや小さい(対数級数的な種数個体数関係を示す)サンプルで推定を行なった結果と同じ様なものになると言えないであろうか。このアナロジーが許されるならば、Aの場合はやはりサンプルサイズが小さすぎたと考えられる。実際にFager (1972)は、多様度指数や均衡度指数の値はサンプルサイズに応じて変化するが、均衡性の低い群集ほどその変化の程度が著しいと述べている。サンプルサイズの問題を離れても、Aのように個体がパッチ状分布をしていると考えられる場合には、 H' の値は概ね過小推定になることが指摘されている(Pielou, 1966b)。

また、ここに挙げた多様度指数や累積種数曲線は概ねアバンダンスが中～大の種の影響を強く受ける(後述)のに対して、ノンパラメトリックな種数の推定では逆にアバンダンスが小さい種の数に強く影響されるという点にも注意する必要がある。ノンパラメトリック推定では、実際には採集されなかった稀な種の数を推定しようとしているのに対して、 H' などの多様度指数の場合には、採集されなかった稀な種については考慮の対象外とせざるを得ない(Peet, 1974; もっとも近年では、サンプリングから漏れた「稀な」種が存在するとの仮定の下に、母集団の多様度を推定しようとする試みがなされている: 例えば、森下, 1996; Chao and Shen, 2003)。このように評価の対象と

しているものが違うのだから、むしろ食い違いが生じない方がおかしいとも言えよう。

ノンパラメトリックな推定種数と多様度指数との食い違いを論じたついでに、推定種数と観察された種数との違いにも少し触れておこう。観察された種数を多様度指数として用いるに当たっては、過小評価になる、サンプルサイズに左右される、などの不都合があることは既に述べた。観察された種数の代わりにノンパラメトリックな推定種数を用いることは、過小評価になるという欠点を正す以外の効果も期待できる。Colwell and Coddington (1994) は、Jackknife法やChaoの方法による推定種数が実際の観察種数（累積種数曲線で表されている）よりも早く安定すること、すなわち、サンプルサイズの影響から観察種数より早く脱することを示している。今回の研究でも、BあるいはCモデルの場合には、ノンパラメトリック法による推定種数は早い段階で安定する傾向を示した（図2）。すなわち、観察種数を多様度指数として用いる場合の欠点は、推定種数をこれに代えることで、ある程度克服できると考えられる。

ノンパラメトリック推定法の比較

一口にノンパラメトリック法と言っても、これまでにいくつもの推定式が提案されている。果たしてどの推定式を用いれば、より精確な種数の推定が可能であるのか。例えば Palmer (1990, 1991) は広葉樹林の下層植生調査を通しての検討から 1 次と 2 次の Jackknife 法を、Colwell and Coddington (1994) はシードバンクの調査結果の検討に基づいて Chao 2 と 2 次の Jackknife 法を、Walther and Morand (1998) は寄生生物の調査結果を検討して Chao 2 と 1 次の Jackknife 法を、河川無脊椎動物の調査を行なった Melo and Froehlich (2001) は 2 次の Jackknife 法を、そして有田 (2002) は鳥類の調査から 1 次の Jackknife 法と Bootstrap 法の使用を薦めている。彼らの見解を総括すると、概ね 1 次・2 次の Jackknife 法と Chao 2 が好評のようである。Bootstrap 法については、精

確な推定が可能ではあるが、他の式にくらべてより多くのサンプルを必要とするので実用的ではないとされている (Walther and Morand, 1998; Hellmann and Fowler, 1999; Melo and Froehlich, 2001)。概して小サンプルでは 2 次の、中サンプルでは 1 次の Jackknife 法が、また、大サンプルでは Bootstrap 法が適していると言われている (Smith and van Belle, 1984; Colwell and Coddington, 1994; Hellmann and Fowler, 1999)。なお Chao 2 については、特に小サンプルの場合に予測値がふらふらと変動し、収束過程が不安定になるとの指摘がある (有田, 2002)。Melo and Froehlich (2001) は特にこのような傾向を認めてはいないが、今回のモデル群集の解析は、Chao 2 の値が他の推定値に比べて変動が大きいことを示し (図 2)，有田 (2002) の指摘を支持する結果となった。

ただし、ノンパラメトリック推定法の比較に関する上述の見解は、野外データからのリサンプリングによってランダマイズされたデータか (Colwell and Coddington, 1994; Walther and Morand, 1998; Hellmann and Fowler, 1999)，比較的大きなサンプルサイズのデータに基づいている (Palmer, 1990, 1991; Melo and Froehlich, 2001)。すなわち、彼らの見解は概ね対数正規的な、あるいはそれに近いデータ集団の解析から導かれたものであることには注意しておく必要があろう。実際の調査では常に大規模サンプルが可能なわけでもなく、従って得られたデータが必ずしも対数正規的な分布を示すとは考えられないからである。この点で、サンプルサイズによる推定誤差の違いについて論じた Hellmann and Fowler (1999) の研究は興味深い。では、対数正規的な分布が仮定できないような場合にはどうすればよいであろうか。

サンプルで得られた総種数が小さいか、あるいは「稀な」種の数が多い場合には、Jackknife 法や Bootstrap 法による推定は有效地に機能しない—しばしば過小推定になる—ことが指摘されている (Heltshe and Forrester, 1983; Smith and van Belle,

1984; Chao, 1987). このような場合、即ちサンプル中に「稀な」種が多い場合にも有効な推定法として、Chao (1987) は Chao 2 の使用を薦めている。

表 2 のモデル群集を用いた解析の結果は、「稀な」種が多いサンプルの場合には、1) いずれの方法でも推定値は漸近に達せず単調に増加すること、2) 得られた推定値は Chao 2 > Jack 2 > Jack 1 > Boot の順に大きく、3) 他のモデルに比べて推定法の違いによる格差が大きいことを示している (図 2)。 「稀な」種が多いサンプルの場合には Jackknife 法や Bootstrap 法による推定はうまく機能せず、推定値はしばしば過小評価になると言う。前述の指摘を裏付けた形であるが、こうしてみると「稀な」種が多いサンプルの場合は、そうでない場合に比べて、種数の推定および比較には一層の慎重さが要求されるであろう。

「稀な」種の意味するもの

前述したノンパラメトリックな種数推定法では、1つあるいは少數のサンプルにのみ出現した「稀な」種の数が推定種数を大きく左右する。限られたあるいは小規模のサンプリングでは、「稀な」種ほど採集や確認が困難であることを考えると蓋し当然であるが、これはすなわち、種多様性の推定には単なる種数ではなく、「稀な」種の数が重要であることを示している。実際、代表的な多様度指数の一つである Fisher の α は、群集内で 1 個体だけ (あるいは 1 回だけ) 見出される種の数を表すと見なし得るという (Williams, 1947)。このような「稀な」種が生じる原因の一つとして、その種が野外で集中分布をしていることが考えられる。実際に、多くの生物の分布がランダム分布から集中分布へのずれを示していることが指摘されており (Whittaker, 1975; Taylor *et al.*, 1978; 今長・吉田, 1991; 富沢・丸山, 1994; Shibata *et al.*, 1995; He *et al.*, 1997; Condit *et al.*, 2000), 群集内に多くの「稀な」種が存在することは決して「稀な」ことではない。また、このような「稀な」

種ほど環境が悪化したり、何らかの擾乱に見舞われた場合に絶滅するリスクが高いはずで、保全生態学的な見地からも「稀な」種の存在は重要な意味を持つ (巣瀬, 1990; Debinski and Brussard, 1994)。Hill and Hamer (1998) は、擾乱されていない群集は対数正規的な分布を示すが、擾乱された群集は対数級数的な分布になることを指摘しているが、これなども「稀な」種が擾乱によって失われた結果と考えられよう (ただし Ugland and Gray (1982) は、稀な種の消失に先立って日和見的な種が増加すると述べている)。また、Buzas and Culver (1999) は海産有孔虫の調査から、地域ごとの種数の違いは「稀な」種の数に起因していること (Longino, 2000 も同様の指摘を行なっている) を示すと共に、地域の固有種の多くが「稀な」種であることを指摘した。

このように、「稀な」種の存在は多様性を評価する上で無視できない意味を持つが、「稀」であるがゆえに多様度の計算の際には軽んじられることも少なくない。例えば Simpson の単純度指数は、サンプルサイズの影響を受けにくいと言う点で優れた指数であるが、計算に際しては優占度の高い種が重点的に評価されるため、「稀な」種がどれだけ多いようとその寄与を低く見積もりがちになるという欠点が指摘されている (Sanders, 1968; Fager, 1972; Peet, 1974; 伊藤, 1990), Shannon-Wiener の多様度指数 H' は優占度が中くらいの種に重点を置いており (Fager, 1972; Peet, 1974; 伊藤, 1990), 「稀な」種に対しては敏感でないという (Sager and Hasler, 1969; ただし Peet (1974) はこれに反論して、 H' は「稀な」種のアバランチの変化に鋭敏に反応すると述べている)。Smith and Grassle (1977) は、多様度指数としてはこの点を改良したものが用いられるべきであるとして、Hurlbert (1971) の期待種数 (Simpson の単純度指数を拡大したものと見なせるという) の利用を薦めている。もっとも Peet (1975) は、指数が過度に鋭敏だとサンプリング誤差の影響を過大に評価してしまい、却って本来のパターンを

見失わせる惧れがあると警告している。

「稀な」種の意味に関して Palmer (1990) は、Jackknife 法の推定式における補正項は群集の不均質性を反映する数値だとしているが、「稀な」種の分布パターンをもって群集の空間的異質性 (即ち β 多様性) の指標とすることが適切とは思えない。「稀な」種は稀であるが故に、微環境の空間的異質性を指標するのに充分なだけの情報量を持たないと考えられるからである。実際、表 2 のデータを基に計算すると、A では 1 回だけ出現した「稀な」種が多く、従って Jackknife 推定式の補正項の値も大きいにも拘わらず、Jaccard (1902) の CC からみたサンプル相互の類似性は高く (すなわち不均質性は低い)、従って β 多様性は低いことが示唆された。種の分布の空間的な不均質性は種多様性の重要な要素であるとの指摘がなされているが (Kobayashi, 1981, 1987)，少なくとも「稀な」種の数について言えば、やはり母集団中の潜在的な種の豊富さを指標するものと考えた方が良いであろう。

但し、これまでの議論には一つ二つ暗黙の前提がある。例えば、採集方法が適切でない場合や、サンプル数が充分でなかったり、サンプリングがランダムでなく、意図的にであれ結果的にであれ、偏ったものであったような場合には、見かけ上の「稀な」種と真のそれとが食い違うことがある。多様度の算出や種数の推定にあたっては、サンプリングが適切になされたかどうかと言う点を常に念頭に置いておく必要がある。しかし、それに劣らず重要な点は、サンプル中の「稀な」種が、正しくその群集のメンバーかどうかということにある。この仮定が崩れた場合、すなわち偶然サンプル中に紛れ込んだ種までも「稀な」種としてカウントした場合（例えば、森林性昆虫の調査中に、たまたま林内に迷い込んだ草地性の種が捕獲された場合など）、推定種数は過大評価になる可能性がある (Longino *et al.*, 2002)。その一方で、厄介なことに、森林などの環境は本来その内部に様々な異なるパッチ（ギャップなど）を含むものであ

り (Bormann and Likens, 1979; Pickett and White, 1985)，大きなスケールでみた場合には、開放地を好む種が「森林」内に出現したとしても、即座に迷入であると決めつけることはできない。このように、「稀な」種の評価に際しては、対象とする群集の性質やスケールなども考慮した上で、慎重に判断することが必要である。

まとめにかえて

種多様性には幾つかの相異なる側面があり、多様性を評価する方法も様々である。本稿では、多様度指数や累積種数曲線、あるいはノンパラメトリックな方法による推定種数に基づく多様性の評価について論じてきた。どの方法がどうとここで優劣を断じるのはこの小文の目的ではないし、正直筆者らの手に余る。本稿では単に、サンプルの種数個体数関係の如何によっては、多様性の評価が食い違う可能性のあること (Walther and Morand, 1998) を指摘するに止めて、拙い筆を置くことにしたい。

なお、本稿のモデル解析に用いた累積種数計算のプログラムは、広島県環境保健協会の和田秀次博士の手になるものである。この場を借りて謹んでお礼申し上げる。

引用文献

- 有田一郎 (2002) 分割地域メッシュ内に越冬期に生息する鳥類種数の予測手法の比較. 環動昆 13 : 219-229.
- Bickel, P. J. and D. A. Freedman (1981) Some asymptotic theory for the bootstrap. *The Annals of Statistics* 9 : 1196-1217.
- Bormann, F. H. and G. E. Likens (1979) *Pattern and Process in a Forested Ecosystem*. Springer Verlag, New York.
- Brian, M. V. (1953) Species frequencies in random samples from animal populations. *J. Anim. Ecol.* 22 : 57-64.
- Bunge, J. and M. Fitzpatrick (1993) Estimating the

- number of species: A review. *J. Amer. Statist. Assoc.* 88 : 364-373.
- Buzas, M. A. and S. J. Culver (1999) Understanding regional species diversity through the log series distribution of occurrences. *Diversity and Distributions* 8 : 187-195.
- Chao, A. (1984) Nonparametric estimation of the number of classes in a population. *Scand. J. Statist.* 11 : 265-270.
- Chao, A. (1987) Estimating the population size for a capture-recapture data with unequal catchability. *Biometrics* 43 : 783-791.
- Chao, A. and T.-J. Shen (2003) Nonparametric estimation of Shannon's index of diversity when there are unseen species in sample. *Environ. Ecol. Statis.* 10 : 429-443.
- Chazdon, R. L., R. K. Colwell and J. S. Denslow (1999) Tropical tree richness and resource-based niches. *Science* 285 : 1459a <http://www.sciencemag.org/cgi/content/full/285/5433/1549a>
- Colwell, R. and J. A. Coddington (1994) Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Phil. Trans. Royal Soc. London B, Biological Science* 345 : 101-118.
- Condit, R., P. S. Ashton, P. Baker, S. Bunge, S. Gunatilleke, N. Gunatilleke, S. P. Hubbell, R. B. Foster, A. Itoh, J. V. LaFrankie, H.-S. Lee, E. Losos, N. Manokaran, R. Sukumar, and T. Yamakura (2000) Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science* 288 : 1414-1418.
- Debinski, D. M. and P. F. Brussard (1994) Using biodiversity data to assess species-habitat relationships in Glacier National Park, Montana. *Ecol. Appl.* 4 : 833-843.
- Efron, B. (1979) Bootstrap methods: Another look at the jackknife. *Annal. Statis.* 7 : 1-26.
- Efron, B. (1981) Nonparametric estimates of standard error: The jackknife, the bootstrap and other methods. *Biometrika* 63 : 589-599.
- Fager, E. V. (1972) Diversity: A sampling study. *Am. Nat.* 106 : 293-310
- Fisher, R. A., S. S. Corbet and C. B. Williams (1943*) The relation between the number of species and number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Anim. Ecol.* 12 : 42-58.
- Gleason, H. A. (1922) On the relation between species and area. *Ecology* 3 : 158-162.
- Gaston, K. J. (1996a) What is biodiversity? In "Biodiversity: A Biology of Numbers and Difference" (Gaston, K. J., ed.), pp.1-9, Blackwell Science, Oxford.
- Gaston, K. J. (1996b) Species richness: measure and measurement. In "Biodiversity: A Biology of Numbers and Difference" (Gaston, K. J., ed.), pp.77-113, Blackwell Science, Oxford.
- Gotelli, N. J. and R. K. Colwell (2001) Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4 : 379-391
- Hairston, N. G. and G. W. Byers (1954) The soil arthropods of a field in southern Michigan: A study in community ecology. *Contrib. Lab. Vert. Biol. Univ. Mich.* 64 : 1-37.
- He, F. and P. Legendre (2002) Species diversity patterns derived from species-area models. *Ecology* 83 : 1185-1198.
- He, F., P. Legendre and J. V. LeFrankie (1997) Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest. *J. Veget. Sci.* 8 : 105-114.
- Hellmann, J. J. and G. W. Fowler (1999) Bias, precision, and accuracy of four measures of species richness. *Ecological Applications* 9 : 824-834.
- Heltshe, J. F. and Forrester, N. E. (1983) Estimating species richness using the jackknife

- procedure. *Biometrics* 39: 1-11.
- 正彦 (1993) 生物多様性をどうとらえるか. 科学 63: 757-765.
- Hill, J. K. and K. C. Hamer (1998) Using species abundance models as indicators of habitat disturbance in tropical forests. *J. Appl. Ecol.* 35: 458-460.
- 平川浩文・樋口広芳 (1997) 生物多様性の保全をどう理解するか. 科学 67: 725-731.
- Howard, P. C., P. Viskanic, T. R. B. Davenport, F. W. Kigenyi, M. Baltzer, C. J. Dickinson, J. S. Lwanga, R. A. Matthews and A. Balmford (1998) Complementarity and the use of indicator groups for reserve selection in Uganda. *Nature* 394: 472-475.
- Hubbell, S. P. and R. B. Foster (1983*) Diversity of canopy trees in neotropical forest and implication for conservation. In "Tropical Rain Forest: Ecology and Management" (Sutton, S. L., T. C. Whitmore and A. C. Chadwick, eds.), pp.24-41, Blackwell Scientific, Oxford.
- Hubbell, S. P., R. B. Foster, S. T. O'Brien, K. E. Harms, R. Condit, B. Wechsler, S. J. Wright and S. Loo de Lao (1999) Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science* 283: 554-557.
- Hughes, R. G. (1986) Theories and models of species abundance. *Am. Nat.* 128: 879-899.
- Hurlbert, S. H. (1971) The nonconcept of species diversity: A critique and alternative parameters. *Ecology* 52: 577-586.
- 今長正明・吉田茂二郎 (1991) 屋久島におけるスギ天然林施業に関する基礎的研究. 日林誌 73: 178-186.
- Isono, M., S. Takeda and H. Sakurai (1986) The species composition and diversity of tree-dwelling beetles in deciduous oak and evergreen forests in central Japan; Relationship between the diversity index and sample size. *Ecol. Res.* 1: 269-278.
- Itow, S. (1984) Species diversity of Fagaceae-absent evergreen broadleaf forests on three NW-Kyushu satellite islands. *Jpn. J. Ecol.* 34: 225-228.
- 伊藤秀三 (1990) 多様度指数間の相関関係—各種の指標値は何を表すか. 日生態会誌 40: 187-196.
- 伊藤嘉昭 (1980) 群集生態学. 「動物の個体群と群集」伊藤ほか編, pp.221-245, 東海大学出版会, 東京.
- 伊藤嘉昭・佐藤一憲 (2002) 種の多様性比較のための指標の問題点—不適当な指標の使用例も多い. 生物科学, 53: 204-220.
- Jaccard, P. (1902) Gesetze der Pflanzenvertheilung in der alpinen Region. *Flora* 90: 349-377.
- James, F. C. and S. Rathbun (1981) Rarefaction, relative abundance, and diversity of avian communities. *The Auk* 78: 785-800.
- Kaspari, M. (1996) Litter ant patchiness at the 1-m² scale: disturbance dynamics in three Neotropical forests. *Oecologia* 107: 265-273.
- Keating, K. A. (1998) Estimating species richness: the Michaelis-Menten model revisited. *Oikos* 81: 411-416.
- 木元新作 (1976) 動物群集研究法 I—多様性と種類組成. 共立出版, 東京.
- Kobayashi, S. (1981) Diversity indices: Relations to sample size and spatial distribution. *Jpn. J. Ecol.* 31: 231-236.
- Kobayashi, S. (1982) The rarefaction diversity measurement and the spatial distribution of individuals. *Jpn. J. Ecol.* 32: 255-258.
- Kobayashi, S. (1983) Another calculation for the rarefaction diversity measurement for different spatial distributions. *Jpn. J. Ecol.* 33: 101-102.
- Kobayashi, S. (1987) Heterogeneity ratio: A measure of beta-diversity and its use in community

- classification. *Ecol. Res.* 2: 101-111.
- 小林四郎 (1995) 生物群集の多変量解析. 蒼樹書房, 東京.
- Kobe, R. K. (1999) Tropical tree richness and resource-based niches. *Science* 285: 1459a <http://www.sciencemag.org/cgi/content/full/285/5433/1459a>
- Koch, L. F. (1957) Index of biotal dispersity. *Ecology* 38: 145-148.
- Lande, R. (1996) Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* 76: 5-13.
- Lawton, J. H., D. E. Bignell, B. Bolton, G. F. Bloemers, P. Eggleton, P. M. Hammond, M. Hodda, R. D. Holt, T. B. Larsen, N. A. Mawdsley, N. E. Stork, D. S. Srivastava and A. D. Watt (1998) Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. *Nature* 391: 72-76.
- Levings, S. C. and D. M. Windsor (1984) Litter moisture content as a determinant of litter arthropod distribution and abundance during the dry season on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* 16: 125-131.
- Longino, J. T. (2000) What to do with the data. In "Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity" (Agosti, D., J. D. Majer, L. E. Alonso and T. R. Schultz, eds.) pp.186-203. Smithsonian Institution Press, Washington and London.
- Longino, J. T., J. Coddington and R. K. Colwell (2002) The ant fauna of a tropical rain forest: estimating species richness three different ways. *Ecology* 83: 689-702.
- Melo, A. S. and C. G. Froehlich (2001) Evaluation of methods for estimating macroinvertebrate species richness using individual stones in tropical streams. *Freshwater Biology* 46: 711-721.
- 三中信宏 (1997) 外なる多様性, 内なる多様性. *生物科学* 49: 57-60.
- Moreno, C. E. and G. Halffter (2001) On the measure of sampling effort used in species accumulation curves. *J. Appl. Ecol.* 38: 487-490.
- Morisita, M. (1959) Measuring of interspecific association and similarity between communities. *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. E (Biol.)* 3: 65-80.
- 森下正明 (1961) 動物の個体群. 「動物生態学」宮地ほか編, pp.163-262, 朝倉書店, 東京.
- 森下正明 (1967) 京都近郊における蝶の季節分布. 「自然・生態学的研究」 pp.95-132. 中央公論社, 東京.
- 森下正明 (1996) 種多様性指數に対するサンプルの大きさの影響. 日本生態学会誌 46: 269-289.
- 元村 勲 (1932) 群聚の統計的取扱に就いて. 動物學雑誌, 44: 379-383.
- 中村寛志 (2000) チョウ類群集の構造解析による環境評価に関する研究. 環動昆, 11: 109-123.
- 中塚硬三 (1994) 生物群集の全種数を推定する方法—アセスメント調査結果をもとにした報告. 「環境アセスメント動物調査法 第4回講演会テキスト」日本環境動物昆虫学会編, pp.1-11, 日本環境動物昆虫学会, 大阪.
- 夏原由博 (1996) 対数正規モデル群集による多様度指數の偏りの比較. 環動昆 8: 45-47.
- 夏原由博 (1998) 多様度指數を利用した解析. 「チョウの調べ方」日本環境動物昆虫学会編, pp.69-91, 文教出版, 大阪.
- Natuhara, Y., C. Imai and M. Takahashi (1998) Evaluation of community indices in seasonal assemblages of butterflies (Lepidoptera) at different frequency of transect count. *Biodiversity and Conservation* 7: 631-639.
- Niemela, J., H. Tukia and E. Halme (1994) Patterns of carabid diversity in Finnish mature taiga. *Ann. Zool. Fennici* 31: 123-129.
- Noss, R. F. (1990) Indicators for monitoring

- biodiversity: A hierarchical approach. *Conservation Biology* 4: 355-364.
- Nummelin, M. (1998) Log-normal distribution of species abundances is not a universal indicator of rain forest disturbance. *J. Appl. Ecol.* 35: 454-457.
- 小野広一 (1977) 群集の生態—動物を中心として。『集団と生態』, pp.105-178. 朝倉書店, 東京。
- Palmer, M. W. (1990) The estimation of species richness by extrapolation. *Ecology* 71: 1195-1198.
- Palmer, M. W. (1991) Estimating species richness: The second-order jackknife reconsidered. *Ecology* 72: 1512-1513.
- Palmer, M. W. (1995) How should one count species? *Natural Areas Journal* 15: 124-135.
- Peet, P. K. (1974) The measurement of species diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2: 285-307.
- Peet, P. K. (1975) Relative diversity indices. *Ecology* 56: 496-498.
- Pickett, S. T. A. and P. S. White, eds. (1985) "The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics". Academic Press Inc., Orlando.
- Pielou, E. C. (1966a) Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological succession. *J. Theoret. Biol.* 10: 370-383.
- Pielou, E. C. (1966b) The measurement of diversity in different types of biological collections. *J. Theoret. Biol.* 13: 131-144.
- Pielou, E. C. (1969) *An Introduction to Mathematical Ecology*. John Wiley & Sons, Inc., New York (南雲仁一 監訳 1974 「数理生態学」 産業図書).
- Preston, F. W. (1948*) The commonness and rarity of species. *Ecology* 29: 254-283.
- Preston, F. W. (1962) The canonical distribution of commonness and rarity: part I. *Ecology* 43: 185-215.
- Purvis, A. and A. Hector (2000) Getting the measure of biodiversity. *Nature* 405: 212-219.
- Routledge, R. D. (1977) On Whittaker's component of diversity. *Ecology* 58: 1120-1127.
- Sager, P. E. and A. D. Hasler (1969) Species diversity in lacustrine phytoplankton. I. The components of the index of diversity from Shannon's formula. *Amer. Natur.* 103: 51-59.
- Sanders, H. L. (1968) Marine benthic diversity: A comparative study. *Amer. Natur.* 102: 243-282.
- Shannon, C. E. and W. Weaver (1949*) *The Mathematical Theory of Communication*. Univ. Illinois Press.
- Sheldon, A. L. (1969) Equitability indices: Dependence on the species count. *Ecology* 50: 466-467.
- Shibata, E., Y. Waguchi and Y. Yoneda (1995) Relationship between the spatial distribution pattern of the adult sugi bark borer, *Semanotus japonicus* (Coleoptera; Cerambycidae), and its damage to trees in a stand of the Japanese cedar, *Cryptomeria japonica*. *J. Jpn. For. Soc.* 77: 340-344.
- 篠崎吉郎 (1955) 等比級数則に関する諸問題. 生理生態 6: 127-144.
- 篠崎吉郎 (1958*) 植物共同体の分散構造. 「生態学大系. 植物生態学(1)」(沼田 真編), pp. 122-229. 古今書院.
- 東海林克彦・箕輪隆一・稻川 良 (1998) ファオナ及びフロラ調査の精度に関する研究. ランドスケープ研究 61: 334-344.
- Simpson, E. H. (1949) Measurement of diversity. *Nature* 163: 688.
- Singh, K. (1981) On the asymptotic accuracy of Efron's bootstrap. *The Annals of Statistics* 9: 1187-1195.
- Smith, W. and J. F. Grassle (1977) Sampling properties of a family of diversity measures. *Biometrics* 33: 283-292.
- Smith, E. P. and G. van Belle (1984) Nonparamet-

- ric estimation of species richness. *Biometrics* 40 : 119-129.
- Soberón M. J. and B. J. Llorente (1993) The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology* 7 : 480-488.
- 巣瀬 司 (1990) 環境指標としての蝶、昆虫と自然 25 (12) : 16-19.
- Taylor, L. R., I. P. Woiwod and J. N. Perry (1978) The density-dependence of spatial behaviour and the rarity of randomness. *J. Anim. Ecol.* 47 : 383-406.
- Titus, J. H. and S. Tsuyuzaki (2003) Distribution of plants in relation to microsites on recent volcanic substrates on Mount Koma, Hokkaido, Japan. *Ecol. Res.* 18 : 91-98.
- 富沢日出夫・丸山幸平 (1994) 佐渡島の天然林におけるスギとヒバの分布様式. 日林誌 76 : 182-184.
- 頭山昌郁 (2000) 単位時間採集法に基づく種数の推定について—アリ類への調査への適用. 環動昆 11 : 51-60.
- Ugland, K. I. and J. S. Gray (1982) Lognormal distributions and the concept of community equi-
librium. *Oikos* 39 : 171-178.
- Walther, B. A. and S. Morand (1998) Comparative performance of species richness estimation methods. *Parasitology* 116 : 395-405.
- 鷲谷いづみ・矢原徹一 (1996) 保全生態学入門—遺伝子から景観まで. 文一総合出版, 東京.
- Watt, A. D. (1998) Measuring disturbance in tropical forests: a critique of the use of species-abundance models and indicator measures in general. *J. Appl. Ecol.* 35 : 467-469.
- Williams, C. B. (1947) The logarithmic series and its application to biological problems. *J. Ecol.* 34 : 253-272.
- Willott, S. J. (2001) Species accumulation curves and the measure of sampling effort. *J. Appl. Ecol.* 38 : 484-486.
- Whittaker, R. H. (1975) *Communities and Ecosystems* (2nd edition). The Macmillan Company, N.Y. (宝月欣二訳 1979 「ホイッタカー 生態学概説」 培風館).

注：年号の後に*を付けた文献は直接参照できなかった。

解説

天然物原料の害虫とその防除¹⁾

平野雅親²⁾

シントーファイン株式会社 研究開発部

はじめに

生薬や医薬品製剤の原料である各種天然物（澱粉、糖類等）は、貯蔵中に種々の害虫の加害を受ける。これらの害虫によって引き起こされる害は、単に食害によるロスにとどまることなく、品質の低下や異物混入の可能性もあり、大きな問題となっている。平尾（2002）は、走光性昆虫による異物混入について報告しているが、それ以外にも貯蔵天然物といっしょに持ち込む場合や匍匐性昆虫の侵入等もあり、問題を複雑にしている。

本稿では、天然物原料を食害する害虫の生態およびその防除法について解説する。

天然物原料の害虫

貯蔵天然物の害虫には各種のものがあり、我が国では約200種に及ぶ。鞘翅目（甲虫目）、鱗翅目（チョウ目）等の昆虫類の他にコナダニ等のダニ類による被害も無視できない。主要な害虫および加害対象を表1に示す。

総尾目（シミ目）に属するシミ類は紙、澱粉糊、乾燥食品等を食害し、特に本（澱粉糊を使用していた古い本）の害虫として問題になっていた。昆虫の世界でも西洋化（？）が起り、近年はヤマトシミに代わり、セイヨウシミが増えている。

網翅目（ゴキブリ目）に属するゴキブリ類（チャバネゴキブリ、クロゴキブリ、ワモンゴキブリ）は、「衛生害虫」として著名な害虫であるが、各種の有機物を食するため、貯蔵庫に侵入し問題になることが多い。

嘴虫目（チャタテムシ目）にはコナチャタテ、カツブシチャタテ等の種類があるが、小さく目立たなため気が付かないことが多い。これらの昆虫は、各種有機物を食害する。

鞘翅目（甲虫目）の中には貯蔵天然物原料を食害する種類が多い。カツオブシムシ科の昆虫（ヒメマルカツオブシムシ、ヒメカツオブシムシ等）は名前のとおり蟹節のような動物質の食品を食害する。コクゾウムシやココクゾウムシ等のオサゾウムシ科、コクヌストモドキ、ヒラタコクヌトモドキ、コメノゴミムシダマシ、チャイロコメノゴミムダマシ等のゴミムシダマシ科、及びホソヒラタムシ科に属するノコギリコクヌス等は各種の貯蔵穀物を食害し、いわゆる「貯穀害虫」として著名である。マメゾウムシ科に属するアズキゾウムシは小豆を、エンドウゾウムシはエンドウをそれぞれ食害する。シバンムシ科に属するジンサンシバンムシやタバコシバンムシは各種の乾燥した植物質を食害する。特に、ジンサンシバンムシは別名「クスリヤナカセ（薬屋泣かせ）」と言われる

1) Insect Pest of Natural Materials and Its Control

2) Masachika Hirano (Research & Development Department, Shinto Fine Company Limited, 2-15-52, Komatsu, Higashiyodogawa-Ku, Osaka 533-0004)

表1 貯蔵天然物の主要害虫およびその加害対象

目 (Order)	科 (Family)	種 (Species)	加害対象
総尾目 (シミ目)	シミ科	セイヨウシミ ヤマトシミ	紙、澱粉糊、 乾燥食品等
網翅目 (ゴキブリ目)	チャバネゴキブリ科	チャバネゴキブリ	各種有機物
	ゴキブリ科	クロゴキブリ ワモンゴキブリ	衛生害虫 (病原菌を媒介)
嗜虫目 (チャタテムシ目)	コナチャタテ科	コナチャタテ カツヅシチャタテ	各種有機物
鞘翅目 (甲虫目)	オサゾウムシ科	ココクゾウムシ コクゾウムシ	貯蔵穀物
	ゴミムシダマシ科	コメノゴミムシダマシ コクヌストモドキ ヒラタコクヌストモドキ	貯蔵穀物
	マメゾウムシ科	エンドウゾウムシ アズキゾウムシ	エンドウ 小豆
	ホソヒラタムシ科	ノコギリコクヌスト	貯蔵穀物、加工食品
	シバンムシ科	ジンサンシバンムシ タバコシバンムシ	乾燥した植物質
双翅目 (ハエ目)	ショウジョウバエ科	キイロショウジョウバエ	醸酵食品
	チーズバエ科	チーズバエ	高たんぱく質貯蔵食品
鱗翅目 (チョウ目)	メイガ科	ノシメマダラメイガ スジコナマダラメイガ	貯蔵穀物
	ヒロズコガ科	イガ コイガ	衣類 動物質食品
膜翅目 (ハチ目)	アリ科	イエヒメアリ トビイロシワアリ	糖類、各種有機物
ダニ目	コナダニ科	ケナガコナダニ	各種食品

ように生薬の大害虫である。本種は幼虫で越冬し、その発育零点は13°Cである(吉田, 1978)。

双翅目(ハエ目)のショウジョウバエ類は一般家庭でもよく見られ、醸酵食品を加害し、チーズバエ類は名前のとおり、チーズ等の高たんぱく質貯蔵食品に発生する。

鱗翅目(チョウ目)の幼虫には主要な農業害虫が多いが、ノシメマダラメイガやスジコナマダラ

メイガのような「貯蔵害虫」も含まれる。イガやコイガは羊毛や絹織物等の衣類の害虫として著名であるが、動物質食品を加害することもある。

膜翅目(ハチ目)に属するアリ類は種類が多く、糖類を好む種や動物質を好む種があり、しばしば貯蔵天然物原料の貯蔵庫に侵入し、問題となる。

昆虫類ではないが、ダニ目に属するコナダニ類は各種食品を加害する。

上記以外にも貯蔵天然物を加害する種が多い。それらについては松崎・武衛（1993）を参照されたい。

これらの害虫は穀物とともに移動することもあり、現在では全世界に分布を広げている種が多い。

防除方法

1. 化学的防除法

1) 殺虫剤及び昆虫成長阻害剤の利用

殺虫剤には有機塩素剤、有機リン剤、カーバメイト剤、ピレスロイド剤、ネオニコチノイド剤、フェニルピラゾール剤等の種類がある。なお、衆知のとおり、有機塩素剤は残留問題で使用禁止になっている。

これらの殺虫剤はいずれも昆虫の神経系に作用するものであるが、作用点は各系統の薬剤で異なっている。有機リン剤およびカーバメイト剤はコリンエステラーゼの阻害剤であり、ピレスロイド剤は神経軸索膜のNaチャネルに作用し、ネオニコチノイド剤はシナプス後膜のアセチルコリンレセプターに作用する。フェニルピラゾール剤としては、フィプロニルのみが実用化されており、本剤はGABAレセプターに作用する。これらの薬剤を用いることにより、速効的かつ確実に害虫を防

除できる。貯蔵庫内で使用できる殺虫剤には、ピレスロイド剤と有機リン剤があるが、安全性面からピレスロイド剤にシフトしており、今後は本系統の殺虫剤が主力になると思われる。

昆虫成長調節剤は昆虫に特有の変態を阻害する薬剤であり、幼若ホルモン様化合物、エクダイソンアゴニスト、キチン合成阻害剤がある。これらの昆虫成長阻害剤はその作用性から明らかなように人畜に対し安全性の高いものである。

屋内で使用されている殺虫剤及び昆虫成長調節剤の代表的なものを表2に示すが、我が国では、食品に殺虫剤を直接処理することは食品衛生法で認められていないので、食品が無い状態で殺虫剤を処理せざるを得ないのが現状である。

2) 昆虫フェロモンの利用

昆虫のフェロモンには、性フェロモン、集合フェロモン、警報フェロモン、道しるべフェロモン等がある。フェロモンは同種内のコミュニケーションに利用されている点からも理解できるよう種特異性が高いものである。現在では多くの昆虫のフェロモンが同定され、合成されているものもある。本分野の害虫の性フェロモンとしては、マダラメイガ類（Kuwahara *et al.*, 1971）、タバコシバンムシ（Chuman *et al.*, 1979）、ジンサンシバン

表2 屋内で使用されている代表的な殺虫剤及び昆虫成長調節剤

分類	作用機作	代表的な薬剤
有機リン剤	コリンエステラーゼ阻害	フェニトロチオン、ダイアジノン、マラチオン
ピレスロイド剤	神経軸索膜のNaチャネル	アレスリン、プラレトリーン、フタルスリン、イミプロトリーン、フェノトリーン、シフェノトリーン、ペルメトリーン、エンペントリーン、エトフェンプロクス
ネオニコチノイド剤	アセチルコリンレセプター	イミダクロプリド ¹⁾
フェニルピラゾール剤	GABAレセプター	フィプロニル ²⁾
昆虫成長調節剤	幼若ホルモン様 キチン合成阻害	ピリプロキシフェンジフルベンズロン

1) 薬事法無し、シロアリ防除・合板用途。

2) ゴキブリペイロイド剤・シロアリ防除。

ムシ (Kuwahara *et al.*, 1978) 等が同定されている。

フェロモンを害虫防除に利用する方法としては、交信攪乱・大量捕獲等が考えられるが、農業分野では一部の害虫で前者が実用化されている。もうひとつの使い方が発生予察である。貯蔵天然物原料の害虫分野ではフェロモントラップを用いた発生予察が行なわれている。

生薬の重要な害虫であるジンサンシバンムシの性フェロモンはステゴビノンであり、その合成誘導体であるステゴビエンが本害虫のモニター用誘引剤として市販されている（図1）。

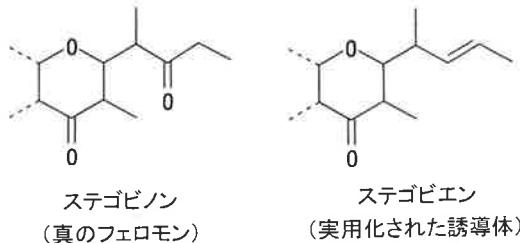


図1 ジンサンシバンムシの性フェロモン。

2. 天然物の利用

昆虫に作用する天然物には多くの種類が報告されているが、害虫防除に実用化されているものは少ない。国内で実用化されている唯一の例が天然ピレトリンである。天然ピレトリンは、除虫菊（シロバナムシヨケギク）の花から抽出された殺虫成分であり、家庭・防疫用殺虫剤として広く用いられている。その化学構造はLaForge and Haller (1936) によって明らかにされ、その後本剤をモデルとして開発された殺虫剤が1-1で述べたピレスロイド剤である。なお、本剤は昆虫体内で容易に代謝されるため、共力剤（ペペロニルブトキサイド）を混用して用いられることが多い。

3. 生物的防除法

天敵生物（昆虫、ダニ、線虫、真菌、細菌等）を用いる方法である。農業分野では、近年天敵昆虫（寄生蜂、ハナカメムシ、テントウムシ、クサカゲロウ等）やカブリダニ、捕食性線虫 (*Steinernema*)

等が使用され、それらの一部は我が国においても農薬登録されている（和田, 2003）。昆虫に寄生する真菌としては、*Beauveria*, *Verticillium*, *Metarhizium* 等があり、*Metarhizium anisopliae* は、シロアリ防除剤として屋内での使用実績がある（奥田ら, 1999）。細菌としては、*Bacillus thuringiensis* が農業用・防疫用として世界中で広く使用されている。しかしながら、貯蔵天然物原料にこれらを使用すると、対象害虫を防除できたとしても天敵昆虫や微生物自体が異物となるため、本分野での実用化は困難である。

4. 物理的防除

物理的防除とは、捕殺、侵入阻止、光、色、音波等による誘引・忌避、熱処理等の物理的手段によって害虫を防除する方法である。本方法の効果は穏やかであるが、人畜に対して影響が無く、環境にも優しい防除手段である。

貯蔵天然物原料をいかにして 害虫から守るか？

1. 害虫を貯蔵場所へ入れないこと

多くの夜行性昆虫には走光性がある。昆虫は人間に見えない紫外部にも感応し、短波長の光に誘引される種類が多く、最もよく反応する波長は360 nm付近である。したがって、貯蔵庫の光が外に漏れないようにし、且つ周囲の光も防虫用の黄色蛍光灯にすることが望ましい。窓や換気扇口に防虫網（目の細かいもの）を設置するとともに、ドアや窓は二重にして害虫の侵入を防ぐ必要がある。また、ドアにエアカーテンを設置することも望ましい。さらには、貯蔵庫内を陽圧に保ち、空気の流れが自然に外部へ向かう状態を維持できるようにすることが望ましい。

2. 建物外の防虫対策を施すこと

建物周辺の芝生・植木等はよく手入れを行ない、殺虫剤で定期的に害虫を防除する。また、芝生や樹木は建物から離し、建物の周囲はコンクリート敷きにし、溝を設けそこに定期的に殺虫剤を散布することも有効である。

3. 害虫の発生をモニターすること

貯蔵庫内に主要害虫のフェロモントラップを設置し、害虫の発生の有無を調査することが、防除対策を立てるために必須である。害虫発生のモニターには1-2.で述べたタバコシバンムシやジンサンシバンムシのフェロモンを用いたトラップが使用されている。

4. 殺虫剤やくん蒸剤を使用すること

貯蔵中の天然物原料に害虫が発生した場合には、密閉可能な貯蔵庫ではくん蒸が有効な方法として一般的である。倉庫くん蒸に用いられる薬剤はメチルプロマイドおよびリン化アルミニウムがあるが、前者は毒物・劇物取締法で劇物に指定され、後者は特定毒物であり、その取り扱いには法的規制がある。また、メチルプロマイドはモントリオール議定書によりオゾン破壊物質に指定され、2005年までに使用を中止する必要がある。それらに代わるものとして、近年ピレスロイド系薬剤(*d*-フェノトリリン、シフェノトリリン)を液化炭酸に溶解させた製剤が開発され、倉庫や博物館の貯蔵庫のくん蒸に用いられている。気化した炭酸ガスと共に有効成分が拡散するため、本製剤はくん蒸剤と同様な使用ができる。なお、これらの剤は薬事法の承認も受け、ゴキブリ防除にも使用できる。1例として*d*-フェノトリリン含有炭酸ガス製剤のゴキブリに対する防除効果を表3に示す。

貯蔵庫内に殺虫剤を散布することは極めて有効であるが、国内では食品に直接殺虫剤を散布することは禁止されているため、食品の無い時に殺虫剤を処理する必要がある。一方、米国やオーストラリア等では、低毒性の殺虫剤(天然ピレトリン、フェノトリリン、マラチオン、フェニトロチオンなど)の貯蔵穀物への使用が認められている。

表3 *d*-フェノトリリン含有液化炭酸ガス製剤のゴキブリに対する効果

噴霧量 g/m ³	チャバネゴキブリ KT ₅₀ (分)	クロゴキブリ KT ₅₀ (分)	チャバネゴキブリ 死虫率(%)	クロゴキブリ 死虫率(%)
10.0	26.0	20.0	87.5	100

5. その他の方法

昆虫は発育零点以下の温度では生育できないため、害虫発生を抑制するために低温保存することが有効である。低温で保存すれば当然天然物原料の品質も保つことができ、一石二鳥である。昆虫は高温で死滅するので、オーストラリアでは高温殺虫装置が提案されているが、我が国では実用化されていない。CA貯蔵(Controlled Atmosphere Storage)は保存空間の空気を人為的に不活性のガス(二酸化炭素、窒素)で置換して、保存する方法であり、本来鮮度保持を目的としたものであるが、本方法を用いると害虫は酸素不足により成育できないため、有効な防除手段となり得る。

それ以外に、清掃をこまめにし、害虫の発生源となる有機物を残さないことが肝要であることは言うまでもない。

おわりに

貯蔵天然物原料を食害する害虫には多くの種類がある。害虫防除には、殺虫剤の使用が最も有効な手段であるが、我が国では殺虫剤を直接食品へ処理することができない。そこで、上記の種々の防除方法を上手に組み合わせていくことが必要となる。農業害虫の分野で実用化されつつある総合的害虫管理(IPM)の考え方を本分野にも導入していくことも有効な手段であろう。なお、メチルプロマイドの使用が禁止になることもあり、今後新しい防除手段の開発が望まれる。

本稿は、日本防菌・防黴学会主催の「生薬漢方製剤の微生物および異物汚染対策ならびに品質管理に関するシンポジウム」の講演内容を一部加筆修正したものである。

引用文献

- Chuman, T., M. Kohno, K. Kato and M. Noguchi (1979) 4,6-Dimethyl-7-hydroxy-nonan-3-one, a sex pheromone of the cigarette beetle (*Lasiodesma serricorne* F.). *Tetrahedron Letters* 25: 2361.

解 説

- 平尾素一 (2002) 走光性昆虫による異物混入とその対策. 環動昆 13 (3) : 163.
- Kuwahara, Y., C. Kitamura, S. Takahashi, H. Hara, S. Ishii and H. Fukami (1971) Sex pheromone of the almond moth and the Indian meal moth: cis-9,trans-12-tetradecadienyl acetate. *Science* 171 : 801.
- Kuwahara, Y., H. Fukami, R. Howard, S. Ishii, F. Matsumura and W. E. Burkholder (1978) Chemical studies on the Anobiidae: sex pheromone of the drug-store beetle, *Stegobium paniceum* (L.) (Coleoptera). *Tetrahedron* 34 : 1769
- LaForge, F. B. and H. L. Haller (1936) Constituents of pyrethrum flowers. VI. The structure of pyrethrolone. *J. Am. Chem. Soc.* 58 : 1777.
- 松崎沙和子・武衛和雄 (1993) 都市害虫百科. 朝倉書店, 東京.
- 奥田寿男・桜井誠・渡辺登喜郎・新庄五朗 (1999) 昆虫寄生菌 *Metarhizium anisopliae* のイエシロアリ *Coptotermes formosanus* に対する殺蟻効果. *Pestology* 14 (2) : 1.
- 和田哲夫 (2003) 天敵戦争への誘い. 誠文堂新光社, 東京.
- 吉田敏治 (1978) ジンサンシバンムシの生態と防除. 植物防疫 32 : 157.

はない。

人獣共通感染症の病原体

最近イギリスの Taylor らのグループは主要な感染症関係の雑誌を検索した結果、ヒトに対して何らかの感染の記録が残されている微生物が1400種以上存在し、このうち動物由来の病原体が60%以上を占めていることを報告している (Cleaveland *et al.*, 2001)。一方スタンフォード大学の D. Relman らは核DNAの塩基配列の解析から、これまで人間の手によって培養が可能になった細菌は自然界に存在する細菌のうちたった0.4%に過ぎないと推測している (Relman, 1998)。

もしこれらの報告をそのまま単純に組み合わせて理解するならば、地球上には何万、何十万もの人獣共通感染症の病原体が存在している可能性があることになる。しかし、実際にこれまで人間が健康上の大きな被害をこうむった人獣共通感染症の数は200-300と思われる。また、人獣共通感染

症は世界の各地で風土病的な性格を持つもののが多いため、ある限られた地域の住民に対して、これらの感染症すべてが常に健康に対して脅威を与える続けるということはあり得ない。

人獣共通感染症の原因となる病原体には、寄生虫のように何センチ（時には何メートル）もの大きさのものから、電子顕微鏡を用いなければ見ることのできないウイルスまで実際にバラエティーに富んだ微生物が含まれている。また最近では通常の電子顕微鏡では見ることのできないプリオンと呼ばれるタンパク質までも人獣共通感染症の病原体となり得ることが知られるようになった。

これら、人獣共通感染症の病原体をおおよその大きさの順に従って表1に掲げる。

人獣共通感染症の宿主

人獣共通感染症の病原体の多くは動物を保有宿主とし、自然界における病原体の維持と増殖は固有の動物種の間で行われている。一方、ヒトは偶

表1 人獣共通感染症の病原体

病原体のグループ	代表例	大きさ (mm, ミリメートル)
寄生虫	広節裂頭条虫	5,000-10,000 (体長)
	イヌ回虫	100 -180 (体長)
	アニサキス	20 -30 (体長)
原虫	赤痢アメーバ原虫	0.02 -0.05 (栄養型直径)
	トリパノソーマ原虫	0.025-0.035 (短長径)
	トキソプラズマ原虫	0.004-0.007 (栄養型短長径)
真菌	白癬菌	0.002-0.020 (菌糸直径)
細菌	炭疽菌	0.001-0.005 (短長径)
	病原性大腸菌	0.001-0.003 (短長径)
	ペスト菌	0.001-0.0012 (短長径)
リケッチア / クラミジア	Q熱リケッチア	0.0005-0.002 (直径)
	オウム病クラミジア	0.0003 (基本小体直径)
ウイルス	サル痘ウイルス	0.000100-0.000300 (直径)
	インフルエンザウイルス	0.000050-0.000250 (直径)
	ウエストナイルウイルス	0.000040-0.000050 (直径)
タンパク質	異常プリオン	分子量 32,000

然その生活環に暴露されることで感染する終末宿主であることが多い。このため人獣共通感染症の疫学的特徴を明らかにするためには宿主動物の生態を理解することが必要であり、予防法の確立には動物対策が最も重要な役割をになうこととなる。

説明するまでもなく病原体とヒトの間の距離が縮まるに従って動物の持つ病原体との接触の機会は増加し、感染の成立は容易になる。このことは、人獣共通感染症の理解には宿主動物とヒトとの距離を測る必要のあることを示している。

人間は餌付け（食）、囲い込み（住）、繁殖の管理（生理）等を行うことで動物との距離を調節し、動物を管理してさまざまな関係を構築してきた。この観点から自然宿主や感染源となる動物群の分類を試みたのが表2である。

1. ペット

従来から広く飼育されているペットには、世界中で最も多く飼われているイヌとネコの他に、小鳥や鑑賞魚がある。イヌやネコはヒトに最も近い距離で生活をし、「食」、「住」、「生理」を人間に依

存しているのみならず、飼い主との心理的な相互依存関係も生まれて強い絆で結ばれている。盲導犬や聴導犬などの補助犬もこれに含めて伴侶動物（コンパニオンアニマル）と呼ばれることがある。

2. エキゾチックペット

近年、リスやブレーリードッグをはじめとした齧歯類、野ウサギやナキウサギなどのウサギ類、アライグマ、フェレット、サルなどの中型哺乳類、それにトカゲやカメなどの爬虫類のように従来のペットとは異なるエキゾチックアニマルをペットとして飼育する傾向が強まっている。しかし、これらエキゾチックアニマルのほとんどはペット用に繁殖されているものではなく、捕獲された野生動物であることに注意しなければならない。

野生動物の持っている感染症については研究や調査がほとんど行われていだけではなく、未知の感染症を持っている可能性をも否定することはできない。そのような動物がペットという名前のもとに輸入され、販売され、ペットとして家庭の中に入り込み、人間との距離を一気に縮めているの

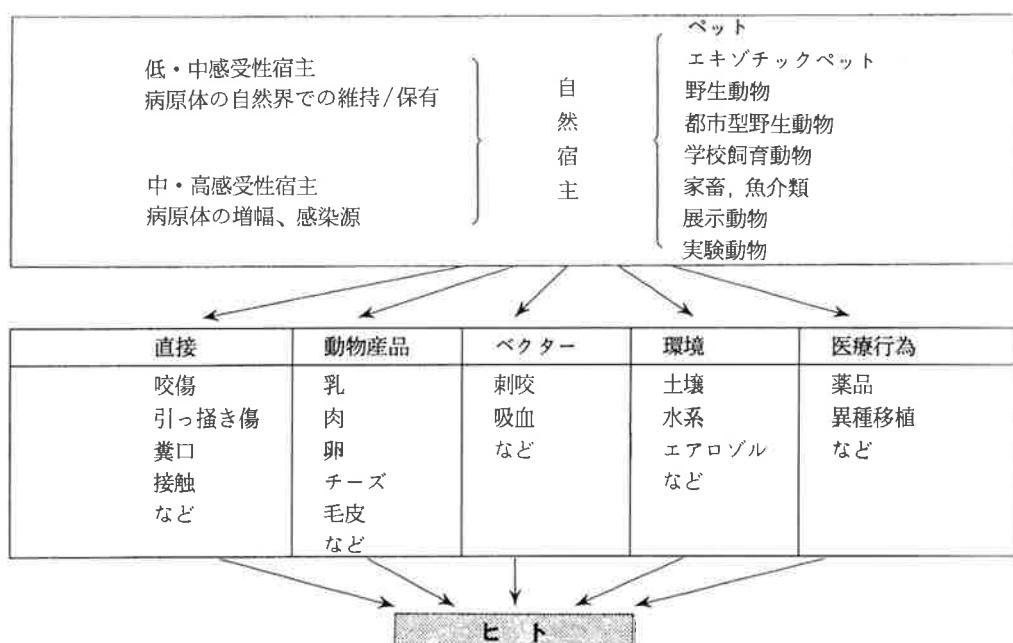


図2 自然宿主からヒトへの病原体の伝播経路。

表2 代表的な動物種と人間との関係、および動物群の分類

動物の グループ	動物例	人間との関係				
		家畜化	管 理			心理的交流
			餌	住みか	繁殖	
ペット	イヌ	12000年前	○	○	○	強い
	ネコ	7000	○	○	○	
エキゾチックペット	プレーリードッグ	野生	○	○	○	なし
	鳥類	野生	○	○	○	
	爬虫類	野生	○	○	○	
野生動物	キツネ	野生	×	×	×	なし
	サル類	野生	×	×	×	
	コウモリ	野生	×	×	×	
都市型野生動物	カラス	野生	○	○	×	なし
	ハト	野生	○	○	×	
	クマネズミ	野生	○	○	×	
学校飼育動物	ウサギ	(?)	○	○	○	なし
	ニワトリ	(?)	○	○	○	
	ハムスター	70	○	○	○	
家畜	ウシ	8000	○	○	○	なし
	ヒツジ	10000	○	○	○	
	ウマ	6000	○	○	○	
	ニワトリ	(?)	○	○	○	
魚介類	ニシン	野生	×	×	×	なし
	鰐	野生	△	△	△	
	牡蠣	野生	×	△	×	
展示動物	ライオン	野生	○	○	○	なし
	サル類	野生	○	○	○	
	鳥類	野生	○	○	○	
実験動物	マウス	(?)	○	○	○	なし
	モルモット	(?)	○	○	○	
	サル類	野生	○	○	○	

が現状である。

人間との距離を考える時、これらエキゾチックペットは最も頭を痛める問題である。

3. 野生動物

家畜化されることのなかった動物はヒトによる管理を受けることのない野生動物である。野生動物はいずれの面からも人間への依存性が最も低い動物群である。これらの野生動物を保有宿主または感染源宿主とする病原体も多数知られているが、

動物種によっては限られた地域に棲息するものもあるため、野生動物由来感染症にはそれぞれの土地に特有な地方病的な性格を持つものもある。

4. 都市型野生動物

クマネズミ、ドブネズミ、ドバト、カラスなどは、人口密集地においてヒトとほぼ同じ生活空間を共有しながら独自の社会を形成している野生動物である。これらの都市型野生動物は食料と住環境を人間社会に強く依存しており、集団の密度も

他の野生動物に比べて高い都市型である。このため、一旦その集団に感染が発生すると直ちにヒトに対して大きな健康被害をもたらす可能性をはらんでいる。

5. 学校飼育動物

学校や高齢者施設等ではさまざまな目的で動物が飼育されている。飼育されている動物種としては、ウサギ、ニワトリやウズラ、金魚やコイが最も多く、次いで小鳥、カメ、ハムスターであるとの調査結果が出ている。しかしこれらの動物は幼弱者や高齢者などの抵抗力の弱い集団との接触の機会が多いにもかかわらず健康管理が不十分な場合がある。

6. 家畜

畜産物、特に乳、肉、卵、および魚介類を中心とした動物性食品と人間との接触はきわめて密接かつ高頻度であり、これらの存在なくして生活は成り立たない。このため畜産物を介した家畜由来感染症対策には生活の安全を保証するためのきわめて重要な役割が求められる。

魚介類は一部の養殖ものを除いてほとんどが野生動物であるが、人間にとての利用目的からは家畜と同様に考えることができまる。日本は世界でも屈指の魚介類消費国、特に新鮮な生または生に近い状態の魚肉を好むため、この食習慣を原因とする魚介類由来感染症も多い。

7. 展示動物

動物園や水族館などで、観客への展示をおもな目的として飼育されている動物群は展示動物と呼ばれ、これが感染原因となった例も多数報告されている。

8. 実験動物

現在、ほとんどの小型実験動物はSPF化されているが、サルなどを用いる試験・研究では人獣共通感染症の危険性は高い。通常、実験動物が原因となる健康被害は、研究者や動物飼育者に限られる。

人獣共通感染症の伝播

人獣共通感染症がうつることを「伝播」といい、病原体が動物からヒトにうつってくる全ての途中経過をあらわす。

病原体の伝播は感染源である動物から直接ヒトにうつる直接伝播と、感染源動物とヒトとの間に何らかの媒介物が存在する間接伝播の、大きく二つに分けることができる。さらに間接伝播は動物の体から出た病原体が周囲の環境（水や土壤など）を介してヒトにうつるもの、感染動物体内の病原体を節足動物など（ベクター）が運んでヒトにうつすもの、および人間が利用する畜産物が病原体で汚染されている場合に分けて考えることができる。

1. 直接伝播

咬み傷や引っ搔き傷からの病原体の侵入が典型的なものである。口の周りや傷口をなめられてしまう場合もある。動物の咳やくしゃみを直接受けたりすることで感染する病気もある。動物の体についている病原体も直接伝播の原因となる。特に子供に多いのは動物に触って糞などで汚染した手を口に持っていくことで感染する糞口感染のルートである。

2. 間接伝播

1) 環境媒介

病原体で汚染された水や土壤と接触したり飲むことでうつる人獣共通感染症は多数知られている。また排泄された病原体が風で舞い上がって空気を吸い込んで感染するものもある。

2) ベクター媒介

ノミ、ダニ、カ、シラミなどが感染動物から人間へと吸血などによって病原体を伝播することがある。これらの外部寄生動物をベクターと呼ぶ。病原体はベクターによって機械的に運ばれる場合とベクタ一体内で成熟する場合がある。

3) 乳肉等媒介

家畜や魚介類が病原体を持っている場合、その肉をあまり熱を加えずに食べたり乳を飲んだりす

ることで人獣共通感染症が伝播することがある。

野生動物の肉などを食べて感染する例は昔から見られたが、最近では誤ったグルメブームにのって「ゲテモノ」を食べて感染する例も増えている。

3. 特殊な伝播経路

人獣共通感染症の特殊な感染経路の一つに、ヒトを本来の宿主とする病原体がヒト→動物→ヒトと伝播する再帰性人獣共通感染症がある。結核、ジフテリア、猩紅熱など多くのヒト由来感染症が再帰性人獣共通感染症として知られている。

医薬品や医療材料に含まれる動物由来材料が原因となる医原病としての人獣共通感染症もある。特に最近ではブタなど、異種動物由来の移植片が原因となる感染に注意が払われている。

新興人獣共通感染症

それまで人間の世界では知られていなかった、あるいは発生の頻度がごくまれであった感染症が突然発生して新たな脅威となるとき、あるいはそれまでに発生のなかった地域に新しく大きな発生が見られたとき、これは新興感染症と呼ばれる。表3に示すように、それらの多くは病原体の起源を動物などの自然界に求めることができる新興人獣共通感染症である。

表3 1990年以降に出現したおもな感染症（新興感染症）

出現年	病原体	由来動物	感染症
1991	グアナリトウイルス	野生齧歯類	ベネズエラ出血熱
1992	ビブリオコレラ O139型		コレラ
1993	シンノンブレエウイルス	野生齧歯類	ハンタウイルス肺症候群
	クリプトスポリジウム	ウシ	クリプトスポリジウム症
1994	サビウイルス	野生齧歯類	プラジル出血熱
1995	ヘンドラウイルス	コウモリ、ウマ	ヘンドラウイルス髄膜炎、脳炎
	ヘルペス8型ウイルス		カボジ肉腫
1996	BSE プリオン	ウシ	新型クロイツフェルト・ヤコブ病
1997	高病原性鳥インフルエンザ（H5N1型）	ニワトリ、ブタ	インフルエンザ
1998	ニパウイルス	コウモリ、ブタ	ニパウイルス髄膜炎、脳炎
1999	ウエストナイルウイルス（米国）	鳥類	ウエストナイル熱

感染のサイクルが動物の間で完結していた微生物が、いつ、どこでヒトと接触して病原性をあらわすのか、またその最終的な重要度がどの程度になるのかを予測することは不可能である。しかしこれまでの新興感染症の出現には表4に見られるようにきわめて多くの要因が複雑に絡み合っていることが示されている。

ここで興味深いことは、新興動物由来感染症の出現には宿主-寄生体関係で説明することのできる生物学的要因のみならず、食品の製造・流通、地球の温暖化や開発などの環境要因、戦争、人口増加や都市化などの人間の経済的・社会的活動に関わる要因などが含まれていることである。むしろ後者の経済社会要因がきっかけとなって出現した新興感染症のほうが多く、比重も大きいといえる。

わが国の人獣共通感染症対策

これまで世界各地で報告されている人獣共通感染症のうち、現在わが国で発生しているのは数十～100程度で、他の国に比較して発生数は少ないと思われる。

わが国で発生する人獣共通感染症が少ない理由としてつきのような諸条件が考えられる（神山、

表4 新興動物由来感染症出現の要因

出現の要因	
病原体側の要因 :	自然選択 病原性の変異 薬剤耐性獲得 抗生素質の多用
生理的要因 :	易感染性宿主 ワクチン接種 抵抗性状態の変化（栄養不良、高齢化、ストレスなど） 飼育方法の変化（過密飼育、養殖）
環境要因 :	生態系変化 気候の変化（多雨、小雨、温暖化、など） 環境の変化・破壊 人間の居住域の拡大 水系汚染 廃棄物
食品要因 :	製造法の変化 流通の拡大
ベクター要因 :	生態変化 薬剤抵抗性の獲得
社会的要因 :	輸送・移動の迅速、活発化 市場の拡大 ダム 灌漑 戦争 難民の発生 社会・経済の疲弊 人口増加 生活圏の拡大 都市化 スラムの形成 アウトドア活動
医原病 :	新規動物材料 異種移植

2004).

- 日本は全体として温帯に位置しているため動物やベクターの活動期間が限られる、
- 島国であるため周囲からの動物の侵入が限られる、
- 牧畜に対する経済的な依存度が低いため家畜由來感染症の暴露の機会が少ない、
- 収穫した穀物の保護のためにネズミ等に対する

侵入対策がとられてきた、

- 手洗いの励行など、比較的個人衛生に注意が払われてきた、
- 教育・啓発活動等を支える社会組織が充実している、

などである。

このように従来のわが国人獣共通感染症対策は種々の条件が複合的に作用して成果を収めてきた。これらの条件を効果的に利用してわが国から根絶に成功した人獣共通感染症の代表として狂犬病とペストをあげることができる。

1. 狂犬病の撲滅

現在わが国には狂犬病は存在しない。このような狂犬病清浄国はわが國の他にはイギリス、スウェーデン、太平洋諸国などに限られている。しかしあつてはわが国でもイヌをはじめとした各種の動物に多数の狂犬病が発生し、感染動物の咬傷によって1920年代には年間200名を越える感染が記録された年もある。感染動物数の発生は増減を繰り返しながらも第二次世界大戦後まで続いた。

これに対しては狂犬病予防法（1950年）を制定して飼い犬の登録、年2回のワクチン接種の義務化などの対策が強力に進められた。この強力な予防対策が奏功して、動物、ヒトとともに狂犬病発生数は急激に減少し、1956年に発生したイヌ6頭を最後にわが国で狂犬病は発生していない。このようにイヌに対して徹底したワクチン接種を行うことによってヒトの狂犬病発生を抑えることに成功したのは世界でわが国が最初の例であり、公衆衛生上の誇るべき成果である。

2. ペストの撲滅

日本におけるペストは1899年、神戸における発生が最初とされている。その年、中国より侵入したと思われるペストは、国内でヒトおよびネズミの間で大小の流行を断続的に引き起こし、19府県で2905名の患者が発生し、そのうち死亡者2420名（死亡率83%）と猖獗を極めた。これに対しては1899年にペストを検疫传染病に指定することによってさらなる侵入の防止をはかるほか、国内におい

てはペスト感染ネズミの駆除の他に、ネズミ全体の駆除を行うことでペスト流行の素地を少なくする対策がとられた。これらの対策は大きな流行が収束した後もゆるめることなく続けられ、家ネズミおよび野ネズミの間へのペストの定着が防止された。このように組織的な公衆衛生対策が功を奏してヒトペストは1927年以降、ネズミペストは1931年以降国内の発生は皆無である。

3. 輸入人獣共通感染症と輸入動物の検疫

上に述べたようにわが国は、「地の利」を生かしつつ動物対策を中心に据えて人獣共通感染症対策を行ない、多くの成功を納めてきた。しかしその結果、動物由来感染症の持つ脅威が次第に現実味を失って受け取られることとなり、社会全体として警戒心が薄れて、いくつもの新たな脅威が発生つつある。

特に危惧されることとは、最近ではこうした自然のバリアーを飛び越えて齧歯類や鳥類をはじめとした各種の野生動物が輸入され、ペットとして飼育される傾向が強くなっていることである。

2003年10月、「感染症法」（感染症の予防及び感染症の患者に対する医療に関する法律）が改正されて人獣共通感染症に対する監視体制も格段に強化された。2004年3月現在、輸入に対する規制が設けられている野生動物等を表5に示す。

これら、現在日本がとっているエキゾチックペット等の輸入に対する規制は、欧米各国に比べても遜色のない、むしろ一步進んだものとなっている。しかしこの表に掲げた以外の野生動物に対しては、ペット目的、販売目的、学術研究の目的、または動物園等における展示の目的など、目的の如何に問わらず輸入にあたって検疫が行われていない（表6）。

特に最近になってペットとして飼育されているいわゆるエキゾチックアニマルは、ペットという名のもとに輸入・販売・飼育されてはいるが、多くは捕獲された野生動物であることを忘れてはならない。さらに、輸入動物によっては学名や正式の和名ではなく、通俗名や、ペットショップで人気の出やすい特別の名前で取り引きされる場合がある。このため、捕獲した場所や種の特定が困難な場合もあり、輸入齧歯類が保有している可能性のある感染症に関する情報は混乱している。こうしたことはこれらの動物がヒトへの健康上の被害の原因となるおそれがあるにもかかわらず、危険性の解析や評価などを行うことを事実上不可能としている。

このように現状は公衆衛生上きわめて危惧される事態であり、齧歯類等の輸入動物対策の立て直しが必要とされている。このためには、全ての野

表5 感染症法などにもとづく輸入禁止動物一覧

対象動物	おもな対象感染症	施行日
サル ¹⁾	エボラ出血熱 マールブルグ病	平成11年1月1日
プレーリードッグ	ペスト	平成15年3月1日
ハクビシンなど	SARS	平成15年7月14日
コウモリ	ニパウイルス感染症 リッサウイルス感染症 狂犬病	平成15年11月5日
マストミス (ヤワゲネズミ)	ラッサ熱	平成15年11月5日
鳥類 ¹⁾	高病原性鳥インフルエンザ	平成16年2月1日

1) 地域指定あり。

表6 動物種別の輸入状況（平成14年1月～12月、財務省貿易月報より）

哺乳類	854,202
靈長類	5,171
食肉目	33,091
犬	4,948
フェレット	27,418
その他のもの	725
ウサギ目	2,516
翼手目	153
オオコウモリ科のもの	0
その他のもの	153
げっ歯目	752,185
ハムスター	678,793
モルモット	1,263
ブレイリードッグ	11,473
チンチラ	3,116
リス	57,540
その他のもの	51,373
その他の哺乳類	9,713
鳥類	168,313
猛禽類	3,873
オウム目	27,169
ハト目	3,638
その他の鳥類	133,633
は虫類	879,157
カメ目	740,831
その他のは虫類	138,326
両生類	11,587
その他の生きている動物	487,723,860

生齶歯類の輸入を原則的な禁止や、厳格な審査を経たうえでの許可制とすることなどが最も効果的であると考えられる。学術研究の目的、または動物園等における展示の目的で輸入を許可する場合にも証明書の提出や審査等を実施して厳重な輸入規制を行わなければならない。

おわりに

人獣共通感染症は地球上の多くの地域で依然として大きな健康被害を与え続けており、比較的清浄な現在のわが国の状況が将来も継続するであろうことを保証するものはない。

ペットに関して言えば、紀元前8000年-10000年

前にはすでに家畜化されて、人間の共同生活者として安全性が高まってきたかに見えるネコやイヌでさえ、時として彼ら特有の病気を人間にうつすことがある。一方野生動物の病気に関しては、どのような病気があるのか？その分布や流行状況はどうか？人間への感染力は？治療方法は？などについてはほとんど調査や研究が行われていない。このような状況を考えると野生動物をペットとして家庭で飼育することには常に危険性を伴っていることがわかる。しかし、エキゾチックアニマルを除けばペットを飼うことをやめる必要はなく、動物由来食品も生活必需品である。感染症の予防は特に専門的な知識を持たなくても、いくつかの簡単な注意をはらうことで目的を達成することができる場合が多い。

動物からヒトに感染症がうつる可能性を針小棒大に叫ぶことは滑稽であり、過剰防衛を行うことにも賛成できないが、われわれ人獣共通感染症対策に関わる者にはこのような危険性と、必要とされる対策について積極的に情報を発信してゆく責

任がある。

引用文献

- Cleaveland, S., M. K. Laurenson, and L. H. Taylor (2001) Diseases of humans and their domestic mammals: pathogen characteristics, host range and the risk of emergence. *Phil. Trans. R. Soc. London. B* 356:991-999.
- Joint WHO /FAO expert committee on zoonoses (1959) World Health Organization Technical Report Series. No. 169. WHO, Geneva.
- 神山恒夫 (2003) 人獣共通感染症と動物由来感染症。「動物由来感染症、その診断と対策」 神山恒夫・山田章雄編, pp. 13-15, 真興交易(株)医書出版部, 東京。
- 神山恒夫 (2004) これだけは知っておきたい人獣共通感染症. 地人書館, 東京.
- Relman, D. A. (1998) Detection and identification of previously unrecognized microbial pathogens. *Emerg. Infect. Dis.* 4 : 382-389.