

オオカクツトビケラはなぜ陸上で産卵するか？

渡辺昌造 ひとく地域研究員

はじめに

一時的水域などの不安定環境に適応している水生昆虫は、孵化幼虫の生存に好ましい環境となるように産卵時期や産卵場所を選択していると考えられている。一方ではトンボ類やヘビトンボ、ガガンボ類のように、植物組織内や湿った土や苔などの乾燥の恐れのある陸上に産卵するものがある。一般に水生生物が陸上部に産卵することの意義は捕食回避などが推察されるが、乾燥のリスクを伴う。池の周辺の樹木に産卵することが知られている両生類のアオガエル類は泡巣を作り、乾燥を防いでいる。トビモンエグリトビケラ属のなかまはもっとも乾燥した季節に卵塊を産卵するが、10日間以上の乾燥状態に耐える。北アメリカの一時的水域に生息するエグリトビケラ科Limnephilidaeのなかまは、乾燥する夏季には休眠して生殖成長を遅らせ、冷涼、湿潤となる9月に産卵する。局所個体群の存続にとって大きな影響を与えていると考えられる産卵行動は、種特異的でさまざまな適応がみられるが、その野外における詳細な実態はよく知られていない。

カクツトビケラ科に属するオオカクツトビケラ *Lepidostoma crassicorne* は、日本国内に広く分布し、河川源流域などの緩流部に生息する。このような生息場所においては、降水量の少ない地域や季節で一時的水域に類似した環境となることが予想される。本州中央部に位置する兵庫県南部の六甲山地では、春と秋に羽化し、ゼラチン質の卵塊を水上部の岩などに産みつける（渡辺, 未発表, 写真1）。本研究では、本種の産卵がどの時期に、どのような場所で行われるのか、また孵化幼虫はどの時期にどのように水域へ移入するのかという実態について調査し報告する。さらに産卵期間における若干の環境条件の変化との関係を示し、本種が生息する環境条件のなかで陸上産卵を行う生態学的意義についての考察を試みる。

材料と方法

調査場所は、兵庫県神戸市の六甲山北部にある古寺山（標高636m）東南の井戸谷（通称）の細流とし、標高535～584mの区間約200m（135° 13' 6.0" E, 34° 46' 23.6" N～135° 13' 10.7" E, 34° 46' 20.5" N）の区間を設定した（図1）。細流は湧水のみで水深1～2cm、上方をコナラやタカノツメなどの落葉広葉樹が被っており、11月頃には多量の落葉がある。調査期間は2007年と2008年のそれぞれ8月～10月とした。卵塊調査は区間を踏査して目視で卵塊数を計数した。卵塊の付着位置は、河床からの高さを1cm単位で測定した。また調査区間の上下流部に自動温度測定ロガー（StowAway Tidbit Temp Logger）を設置し、水温の連続測定を行い、また卵塊数計数時の気温を水銀棒温度計により測定、記録した。調査期間中の神戸市の日間平均気温および1日あたり降水量は神戸地方気象台データ（気象庁ホームページ；http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/index.php?prec_no=63&block_no=47770&year=2008&month=08&day=&view=p1）、日長時間は海上保安庁海洋情報部の日日出没計算サービス（海上保安庁HP：http://www1.kaiho.mlit.go.jp/KOHO/automail/sun_form3.html）を使用した。2007年9月、10月、2008年4月、6月に卵塊を1塊ずつ採集し、室内飼育により、孵化幼虫の同定を行なった。

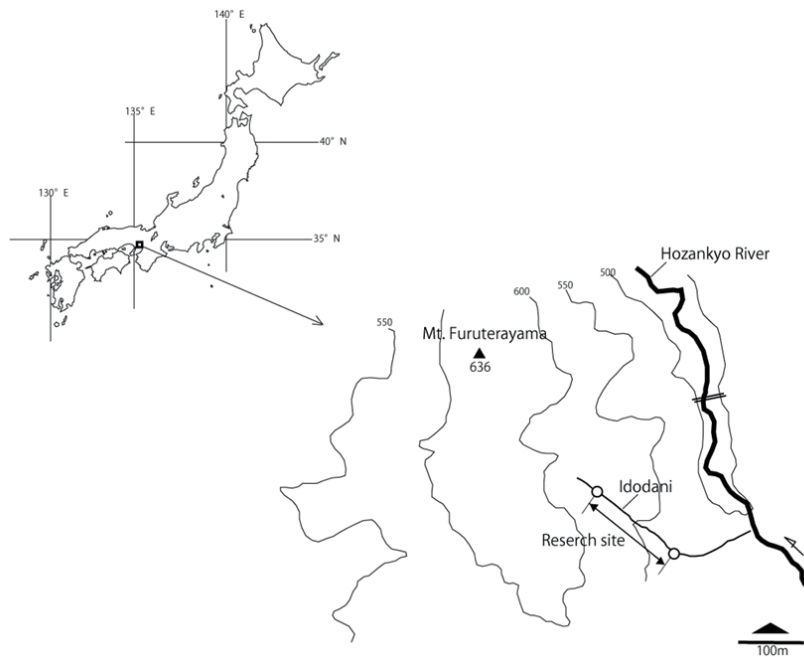


図1. 調査場所. 六甲山地北部の古寺山（兵庫県）.

結果

本種の卵塊は産卵直後、直径2mm程度の卵黄色であったが、数日で10mm程度に膨張し、透明ゼリー状となり、徐々に粘性が小さくなり垂下し、やがて完全に落下して消失する。調査区間における卵塊は2007年、2008年共に9月初旬から確認され始め、10月末に完全に消失した(図2)。2007年と2008年では調査頻度が異なっているが、同時期の卵塊数はほぼ同程度であった。2008年は初めて卵塊を確認してから17日目で卵塊数のピーク（9月23日、69個）を確認した。このピーク時から卵塊が完全に消失するまでの日数は26日以上、33日未満と推測される。したがって産卵が行われていた期間は8月末から卵塊数ピーク時の9月23日頃までの1か月間と推測され、その最盛期間は半月程度とみられる。9月20日～21日にかけては1日で17個の卵塊が増えていた（最多卵塊数の約25%）。幼虫の孵化はゼラチン質内で行われ、卵塊の消失とともに孵化幼虫は溪流へ移入した。

卵塊の付着場所の微細部位は、すべて河床に水面がある岩の壁面やはまり石の天井部であった（卵塊数ピーク9月23日、壁面34個、天井35個）。壁面への産卵はすべてオーバーハングの勾配、すなわち卵塊が河床に落下できる場所が選定されていた。また河床は流速の緩い小中礫の堆積した箇所が多かった。河床から卵塊の産み付けられた高さは、卵塊数ピーク時全体の80%以上が高さ7cm以下を占め、最高では17cmであった(図3)。

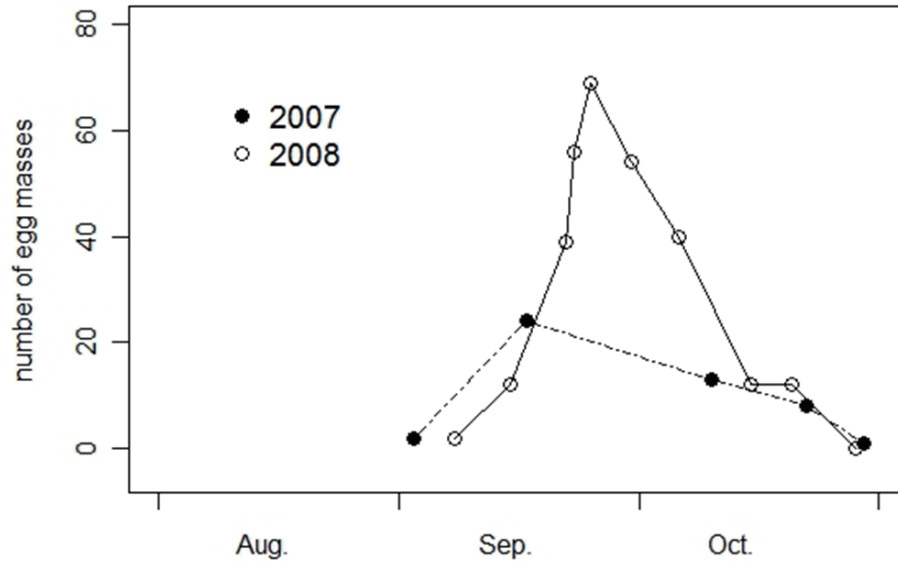


図2. オオカツツトビケラの卵塊数の経日変化.

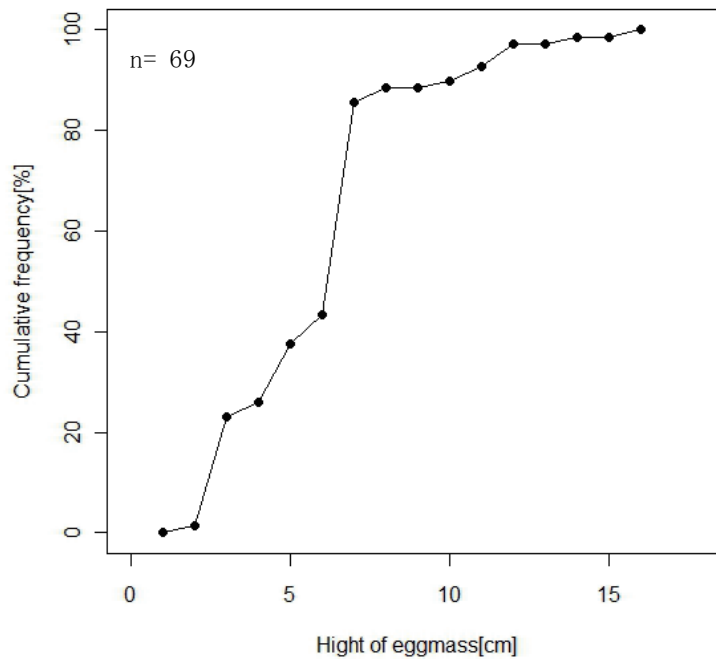


図3. 卵塊高さ（河床からの高さ）の累積度数

2008年の産卵期間（9月6日～9月23日）における日平均水温は、上流から流れるにしたがって上昇し、上流部で18.0℃～17.2℃、下流部で19.7～17.7℃の範囲であった（図4）。夏から秋への季節変化により気温が低下するとともに上下流の温度差が小さくなり、9月27日には上流と下流の水温が逆転した。調査地の気温（スポットデータ）は、産卵開始期は20℃以上あったが、産卵ピーク時には14℃程度に低下していた。神戸市気象台の観測データの日平均気温と1日当たり降水量の推移を参照すると（図5）、月間平均気温は8月28.3℃、9月25.1℃、また月間平均1日当たり降水量は8月4.2mm、9月6.5mm

となり、産卵前の8月と産卵終了までの9月で気温の低下と降水量の増加が認められた。また産卵期間中の日長時間は12.8hから12.1hと短くなった。

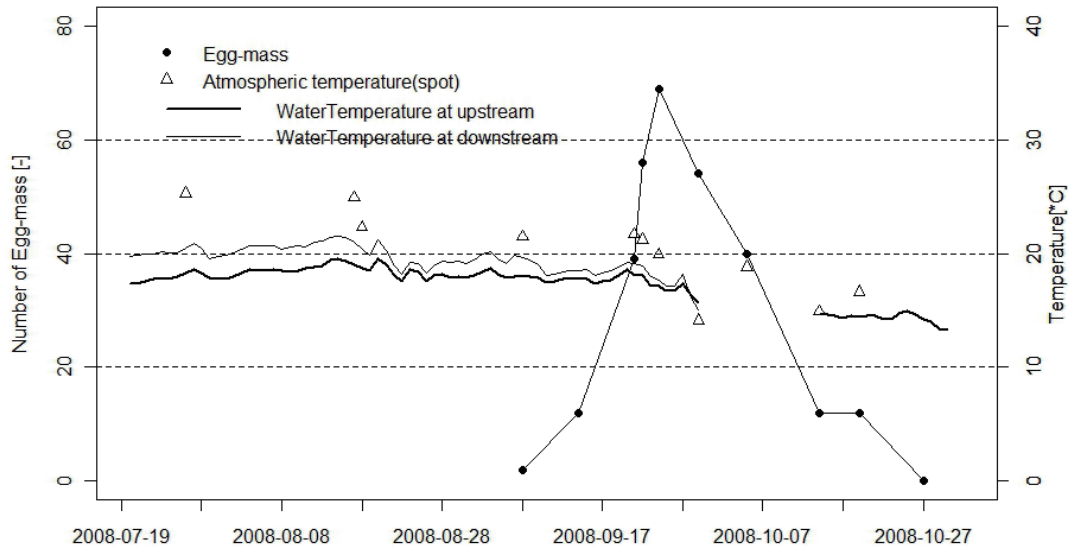


図4. 調査場所の気温および上流下流地点の水温変化

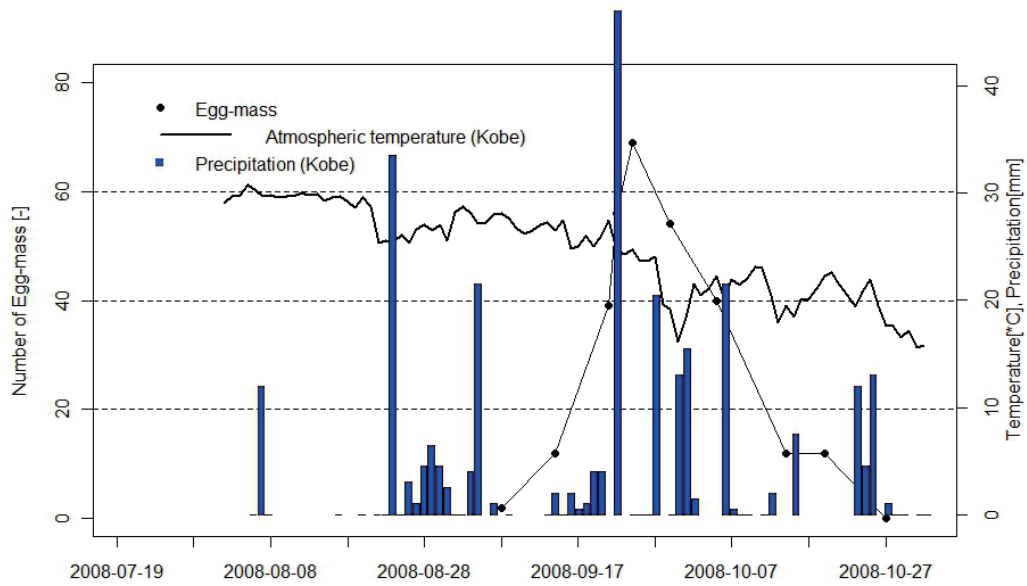


図5. 調査期間における神戸地方気象台の一日平均気温および降水量の変化

考察

産卵の経日変化

水生昆虫のメス成虫が行う産卵行動は、生息環境との相互作用を受けながら、幼虫の分布と個体数に影響をあたえる。たとえば孵化後の幼虫にとって、洪水や乾燥などの物理環境、また捕食者や寄生者などの生物環境によって生存率が大きく左右される。したがって、特に一時的な水域などの不安定環境が毎年、周期的に繰り返されるような生息場所に繁殖している水生昆虫では、乾燥にさらされる夏季は休眠を行い、湿潤な秋に産卵時期を調節する生活史を持つことや、卵をゼラチン基質のなかに包み、そのなかで孵化幼虫を生育するなどの適応がみられる。本調査対象であるオオカクツツトビケラが優占する河川源流域などの水深の浅い、落葉枝が堆積するような環境では、季節的に水域が枯渇することや、大雨による洪水を受けることが予測される。本調査地では、本種の産卵は9月の約半月間に集中して行われ、卵塊が陸上で保持される期間は約1か月間であり、産卵時期の同調性が伺える。また孵化幼虫が水域へ移入された後には、餌・巣材の資源となる落葉が一斉に行われ、フェノロジーへの適応となっている可能性がある。産卵や孵化の同調性は、温度と日長が深く関わっている。本調査期間においては、夏から秋への気温の低下、日長の短日化とともに、気温が水温に近づき、やがて逆転する時期であり、また日長は昼夜が等しくなる時期であった。産卵行動の環境要因を特定し、その時期をどのように察知するのかなどのメカニズムを明らかにするには、実験的手法が必要となる。

同じ陸上産卵を行うホタルトビケラ類では、産卵は晩秋に行われ卵塊で越冬する。そしてゼラチン質に包まれた状態で2~3か月間保持され、降雨などの水との接触で孵化幼虫の流出がみられるという。本調査の対象は、晩夏に産卵が行われ、約2週間~1か月程度の短期間で孵化幼虫の河川への流出が行われた。予測不能な不安定環境においては、孵化の時期が長期にわたり断続的に行われることが有利に働くという指摘がある一方で、短期間に同調して孵化が行われることは餌資源である落葉供給や、降水に合わせた孵化幼虫の河床定着に有利であるかもしれない。

産卵場所の選好性

狭食性のアゲハチョウ類は、ミカン科などの特定の植物が発する産卵刺激物質を前肢の附節にある味覚受容体で感じ取ることによって、産卵場所を選択している。水生昆虫が幼虫のためにどのようにして最適生息場所を探索しているのかについてはほとんど知られていないが、カ類で化学嗅覚を用いて産卵場所を選択していることが知られている。カメノコヒメトビケラ属のなかまは苔類の形や匂いを選択して産卵することが確かめられている。安定した岩や大礫を選択することが洪水への適応として重要な因子であるが、Hoffmann & Resh (2003) は、洪水や乾燥といったインパクトがある環境条件の下では、安定した、予測可能な産卵場所が選択されるという生活史形質を獲得しているという仮説を検証した。本研究のオオカクツツトビケラが産卵し卵塊を保持する場所は、孵化後の安定した生息環境、すなわち水深が浅く、河床に小礫が堆積している場所を提供している。本種の産卵場所は河床から一定高さに制限され、常に湿潤状態を保持しており、卵塊が時間とともに水分を含み膨潤し、垂下するのに適している。昆虫がこのような産卵場所を選択するためには、肢の湿潤感覚器官と、重力方向に対する体の向きを感知しているものと推測され、実験的研究により明らかにできると考えられる。

本野外調査により、六甲山地源流域におけるオオカクツツトビケラの産卵、卵塊の保持期間の同調性があることを明らかにした。また陸上部の産卵場所に選好性があることを明らかにした。同調性はどのような物理的環境因子により駆動されているか、産卵場所選択行動の鍵となる環境要因は何かという課題については、室内外の実験操作によって明らかにする必要がある。

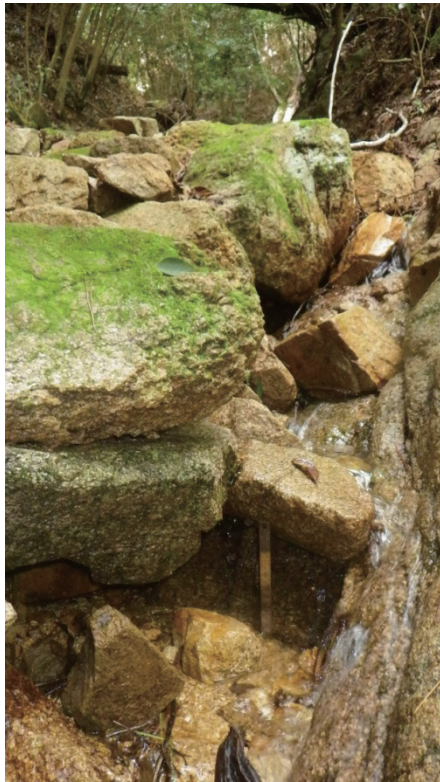


写真1.
産卵場所の環境（上）と高密度産卵場所（下）

