

コヤマトビケラの生活史－幼虫集合行動の目的を探る－

松岡純平・原口太志（兵庫県立福崎高等学校生物部）・久後地平（同 顧問）

1. はじめに

コヤマトビケラ (*Agapetus japonicus*) は、ヤマトビケラ科、コヤマトビケラ属に属する小型のトビケラで、終齢幼虫の全長・成虫の前翅長ともに約5 mmである。本州、四国および九州に分布し、河川の中流域に生息する。幼虫は、砂粒でドーム型の巣を作り、巣を携えて移動する (図1)。

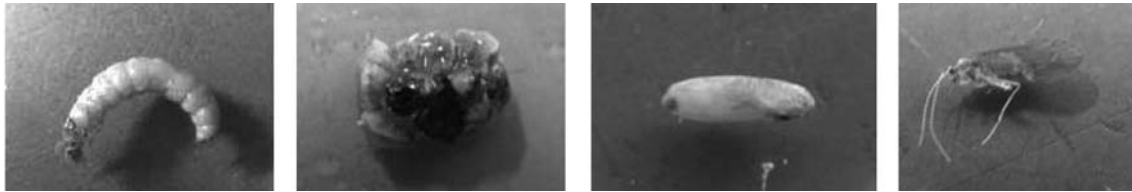


図1 幼虫 幼虫の巣 蛹 (繭) 成虫

蛹化するときは集合して石礫の表面に固着し、蛹化集団を形成する。私たちは、学校の近くを流れる市川支流の振古川でコヤマトビケラ幼虫の大発生を見つけたことをきっかけとして、2007年の12月から約2年間コヤマトビケラの生活史を調べている (図2)。ヤマトビケラは大発生すると石に付いた珪藻などを食べ尽くすため、鮎の生育に悪影響をおよぼすことが知られている。大発生の要因をつきとめて、それを防ぐ方法を見つけることを目的として研究をスタートさせたのであるが、現在は、幼虫集合行動のメカニズム解明に的をしぼって取り組んでいる。

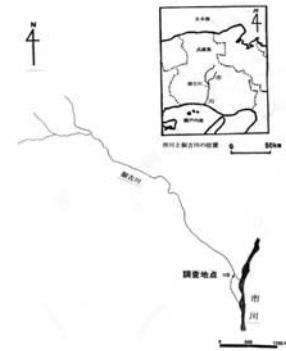


図2 調査地点

調査方法①

1年目は隔週、2年目からは毎週、約30匹の幼虫を採集してその前胸長を測定し、その結果に基づいて幼虫の成長過程を追跡して生活史を調べた。

結果①

幼虫は脱皮の度に大きく成長する。幼虫の前胸長測定結果が大きく5つに分かれることから、幼虫の齢期は5齢であることがわかった (図3)。さらに、各採集回ごとの各齢期の幼虫と前蛹、蛹の個体数比率から、コヤマトビケラは5月と9月に羽化のピークを持つ年2化であるが夏期に羽化をする個体が少数あることがわかった。

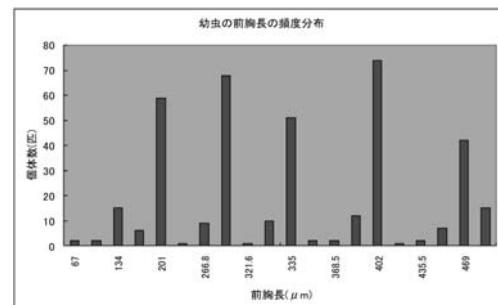


図3 幼虫の前胸長頻度分布 (2008年1月から9月までの採集個体測定結果に基づいて作成)

調査方法②

幼虫の移動状況を把握するために調査地点の河川の形態図を作成した。まず調査地点の流心部にメジャーを張り渡し、次に1 m間隔で、メジャーの向きと垂直になるようにロープを張り渡した (図4)。ロープには1 mごとに印が入れているため、この作業で調査地点に1 m間隔の格子点が設置できた。この後、格子点を真上から見て、方眼紙に礫の配置を記入していき、河川形態図を完成した (図4、図5)。



図4



図5

結果②

1 m間隔の格子点において、水深と流速を記録した。その結果、左岸側から右岸側にかけて水深が深くなり、流速も速くなっていることがわかった（表1、表2）。

表1 格子点の水深 (cm)

R4	R3	R2	R1	C	L1	L2	L3	L4	L5	
12	8	8	7	10	8	6	3	2	0	0
10	10	7	8	10	8	7	5	3	0	1
10	9	9	10	10	3	6	5	4	0	2
11	9	8	7	8	5	6	0	6	3	3
15	11	8	6	7	5	4	3	3	1	4
14	13	5	7	6	6	4	2	3	4	5
14	11	6	6	4	7	5	2	3	5	6
12	10	6	8	6	6	5	3	2	2	7
14	13	6	8	5	4	4	5	4	4	8
12	13	7	7	7	6	6	4	7	6	9
14	11	7	7	10	9	2	5	9	9	10
8	9	7	7	12	8	8	10	12	11	11
11	9	8	7	2	11	12	13	12	12	12

表2 格子点の底面流速 (cm/sec.)

R1	R2	R3	R4	C	L1	L2	L3	L4	L5	L6	
12.5	8.51	10.96	<5	10.07	12.7	19.06	30.7	13.73			0
10.65	15.51	9.1	11.57	10.61	14.18	8.87	25.12	<5			1
20.39	13.33	11.72	11.43	9.62	<5	7.96	9.26	<5	<5		2
23.36	14.72	13.74	10.26	9.69	20.28	<5	<5	15.36			3
18.03	11.03	10.51	13.15	12.02	<5	<5	20.2	18.77	<5		4
23.14	10.5	10.68	<5	22.31	8.43	8.96	<5	19.44	10.59		5
24.84	24.55	<5	15.85	<5	13.44	9.58	<5	19.44	10.59		6
29.87	18.2	<5	10.61	14.4	21.1	10.2		<5	<5	13.7	7
24.14	8.59	<5	14.57	9.61	24.39	11.26	<5	<5	11.2	3	8
19.92	13.21	14.48	11.36	13.09	20.31	<5	8.81	8.81	9.89		9
23.95	17.65	15.09	<5	11.33	15.58		<5	<5	8.74		10
23.35	19.1	16.81	11.37	13.07	8.88	11.85	<5	<5	10.74		11
22.31	18.42	7.89	15.47	16.65	15.47	<5	<5	<5	<5	12.7	12
											※空欄は陸地
											m

調査方法③

河川形態図を作成した調査地点に、左岸側と右岸側に各3箇所、流心部に4箇所、計10カ所のコドラート設置場所を決めた（図6）。コドラートは20cm×25cmの大きさで、アルミの棒を用いて作成した（図7）。

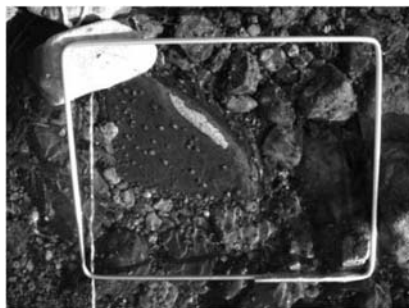


図7 設置したコドラート

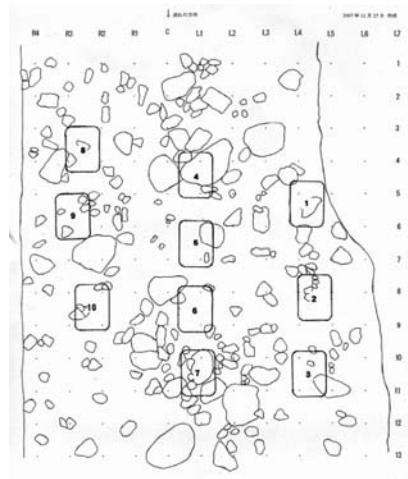


図6 河川形態図と設置したコドラートの位置

箱眼鏡を用いてコドラート内の礫面を観察し、そこに生息するコヤマトビケラの個体数を数えて記録した。計数結果は、左岸側3箇所、流心部4箇所、右岸側3箇所をそれぞれ合計し、その数値を1 m²あたりに換算して生息密度とした。2週間に一度この作業を行い、その結果をグラフにまとめて、生息密度の推移を調べた。

結果③

14回の調査で記録したコドラート内の幼虫生息数から求めた、左岸側、流心部、右岸側の幼虫生息密度に基づいて、幼虫の生息密度推移をグラフ化した(図8)。図8を見ると、1月25日から3月21日にかけての、冬季には左岸側、流心部、右岸側の生息密度がほぼ平行に横ばい状態である。冬季は幼虫の大きな移動はないものと考えられる。

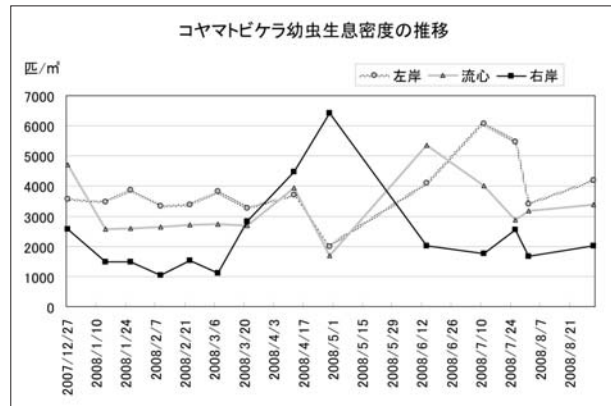


図8 コヤマトビケラの生息密度推移

ところが、4月12日以降大きな変化が見られる。次の調査日の4月29日には、左岸側と流心部の生息密度が大きく下がったのに対して、右岸側の生息密度が逆に大きく上がっている。この期間に、幼虫の右岸側への大移動があったのである。なぜ、このような移動があったのだろうか？

私たちは、この結果について考えた結果2つの仮説を立てた。まず1つは、調査地点の水深の違いに原因があるということである。

表1に示すとおり、明らかに調査地点は右岸側の水深が深い。深いところへ移動すれば、減水して水位が下がっても干上がってしまうことはないだろう。冬季に幼虫の生息密度が高い左岸側と流心部は浅く、流速が右岸側より遅い。おそらく、この部分は産卵に適した環境で、幼虫が流されにくく、餌となる珪藻の発育も良好であるため、幼虫は蛹化するまでは大きく移動することはないのだろう。水位が下がって干上がる場所が生じて、幼虫であれば移動できる。この大移動があった時期は、蛹化の時期である。蛹化すれば、礫面に固着するために移動できなくなる。蛹の期間に乾燥して死滅することを避けるために移動したのだ！！

蛹化の時期に多くの幼虫が移動した右岸側は流れの速い場所でもある。この点に注目して私たちはさらに2つ目の仮説を立てた。蛹化集団を形成することは、蛹の呼吸のための酸素供給が目的なのではないかという仮説である。蛹は油紙のような繭をつくってその中に入っている。清潔な水域を好むナガレトビケラ類はこの繭が流れを遮断するため、酸素供給が妨げられるから、溶存酸素の多い場所にしか住めないことが指摘されている。ヤマトビケラもきれいな水に住むとびけらである。このことから、流れの速い右岸側へ移動した理由は、繭の中に水が浸透しやすいように強い水圧を求めていたのだと考えた。さらに、蛹化集団を形成することによって凹凸のある巣の集団の表面で水は乱流となるため、蛹の周囲から偏りなく酸素が供給されることになるのではないかと考えた。

仮説の検証①

2年目は、1年目の仮説の検証から始めた。まず、終齢幼虫は水深が深く流れの速いところへ移動するかどうかを、再び調べてみることにした。川の左岸にメジャーを張って、10mの区間においてA～Oまで15個のコドラート(25cm×20cm)を設置し、その位置を記録した(図9)。

約1週間の間隔で、5回、15箇所のコドラート内に生息する幼虫の数を記録した。あわせて、毎回、コドラート設置場所の水深と流速を記録した。こうして、終齢幼虫が、蛹化時期に近づくとつれて、水深が深く、流れが速い場所へ移動するかどうかを調べた。

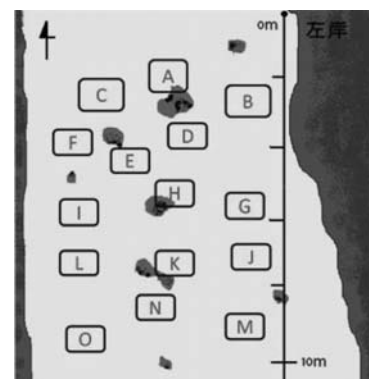


図9

仮説の検証結果①

この結果に基づき、水深と幼虫の個体数の関係をグラフ化した（図10）。その結果、時間経過に伴って、終齢幼虫は水深6cmまでの浅い場所から、水深12cmまでのより深い場所へ移動したことが分かった。さらに、そこから水深16cmまでの深い場所へも移動が見られた。

さらに、底面流速と幼虫の個体数の関係もグラフ化した（図11）。その結果、底面流速12cm/秒までの緩い流れの場所から、底面流速24cm/秒までのより速い場所へ移動したことが分かった。さらに、底面流速36cm/秒の所へも移動が見られた。この移動の傾向は、水深についても、底面流速についても4月12日から4月18日にかけての、蛹化直前の時期に顕著であった。この結果から考えると、やはり1年目の仮説の通り、蛹になると移動できないため、減水したときに干上がってしまうことを避けるために、深い場所へ移動するのではないかと考えられる。流速についても、蛹の呼吸を容易にするために、より流れの速い場所へ移動した可能性はあると考えた。

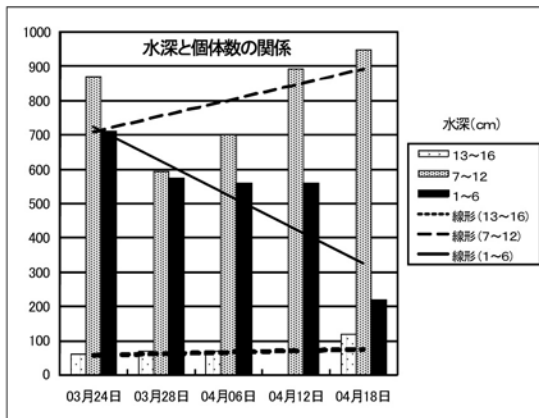


図10 水深と幼虫生息密度の関係

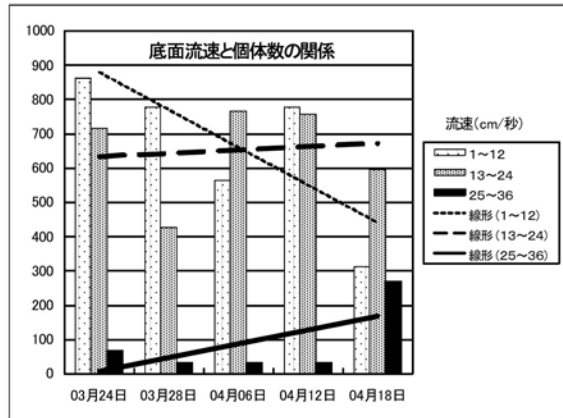


図11 流速と幼虫生息密度の関係

仮説の検証②

検証1の結果、幼虫は仮説の通り、蛹化直前に深くて流れの速い場所へ移動することが裏付けられた。しかし、蛹化時期になると調査場所において、左岸側の浅い場所においても蛹化集団が見られた。そのため、別の方法でもう一度幼虫と蛹の分布を調べてみることにした。川の左岸にメジャーを設置して、1m間隔で川を横断してロープを張り渡した。そして、ロープに沿って25cm四方の箱眼鏡を左岸側から順次右岸側まで移動させていき、箱眼鏡枠内10cm四方のコドラートをつくり、その部分に生息のコヤマトビケラを観察して幼虫と蛹の個体数を記録した。同時に、観察した場所の水深と流速も記録した（図12）。

仮説の検証結果②

計測した水深を1cm～5cm、6cm～10cm、11cm～15cmに区分し、その範囲に生息していた幼虫と蛹の生息密度を算出してグラフ化した（図13）。その結果、幼虫も蛹も水深が深くなるにつれて、生息密度が高くなることがわかった。さらに、幼虫と蛹を比較すると、幼虫よりも蛹の方が、深いところの生息密度の比率が高いこともわかった（図14）。このことから、水深に関しては、仮説の通り、蛹になるときに幼虫は深い場所へ移動することが裏付けられた。

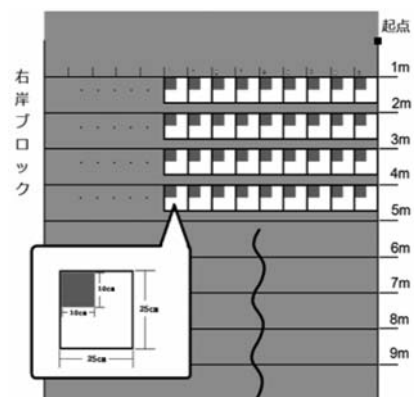


図12

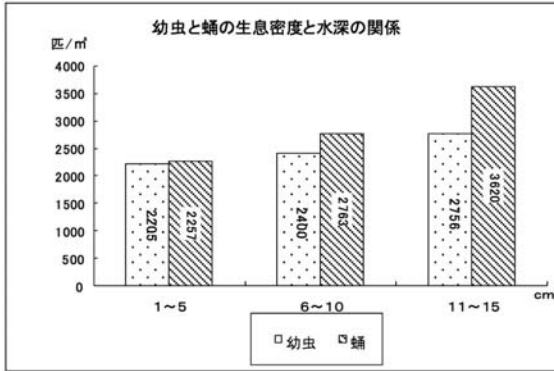


図13 幼虫と蛹の生息密度と水深の関係 1

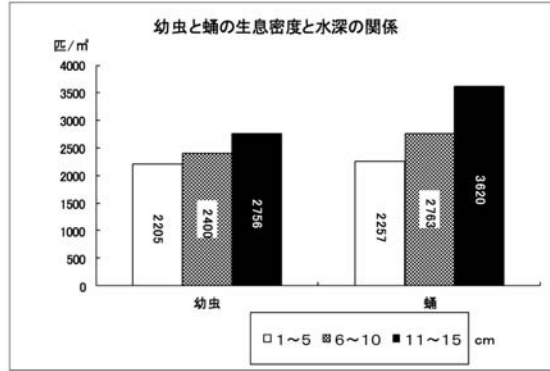


図14 幼虫と蛹の生息密度と水深の関係 2

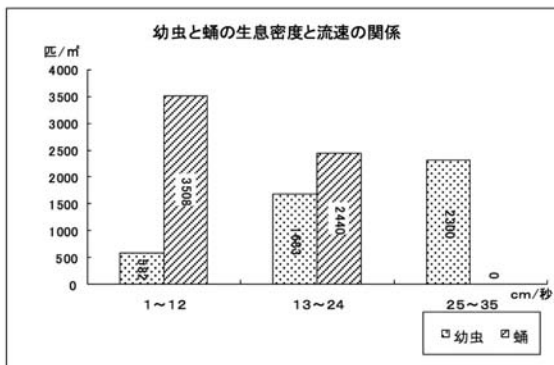


図15 幼虫と蛹の生息密度と流速の関係 1

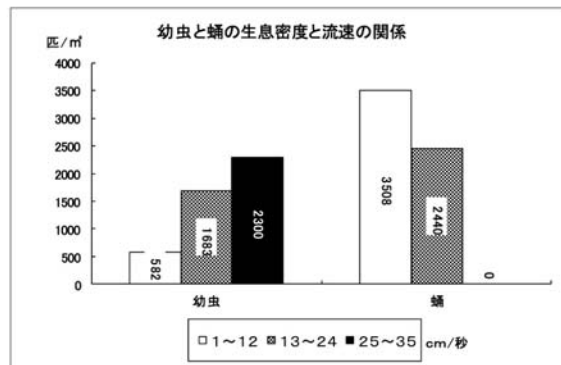


図16 幼虫と蛹の生息密度と流速の関係 2

さらに、計測した流速を1 cm/秒~12cm/秒、13cm/秒~24cm/秒、25cm/秒~35cm/秒に区分し、その範囲に生息していた幼虫と蛹の生息密度を算出してグラフ化した(図15)。その結果、幼虫は流れが速い場所の方が生息密度が高いことがわかったが、逆に、蛹は流速が速い場所の方が生息密度が低く、最も速い場所には全く生息していなかった(図16)。

蛹になるときは、幼虫は流速の遅い場所へ移動するということがわかった。これらの結果から、幼虫は蛹になるときに水深が深くて流れが緩い場所へ移動することが明らかとなった。仮説としていた、蛹は礫に流れを遮られるために呼吸が困難となるため、終齢幼虫が流れの速い場所へ移動して蛹になるという考え方は間違っていた。

仮説の検証③

何のために、どのようにして終齢幼虫は集合するのかと考えた。流れの向きと幼虫が集合することは関係あるのか。さらに詳しく、調べてみることにした。

蛹化集団を形成している礫またはこれから蛹化集団を形成するのではないと思われる礫を6個選び、蛹化集団のある礫面を写真撮影して記録した。そして、礫のある場所の水面の流れの方向と流速を測定し、さらに、蛹化集団を形成している礫面の流れの方向と流速を測定した。

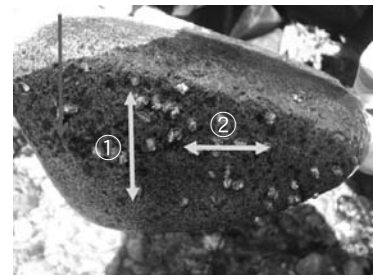


図17

水面の流速(→) : 39.2/秒
礫面の流速(↔) : < 5 cm/秒

仮説の検証結果③

礫のある場所の水面の流速は、どの場所でも20cm/秒を超えていたが、礫の表面の流速は水面の流速に比べて非常に遅いことがわかった(図17)。やはり、コヤマトビケラは、流れの緩い場所で蛹になるということを再確認することができた。

また、礫面の水流の方向は、流速計のプロペラがどちらに向けても回転する場合があります、水流に面していない垂直な礫面では、水が巻き込んで渦を巻くように流れているようである。

仮説の検証④

仮説の検証3で6個の礫を撮影した後、ほぼ毎日同じ礫を取り上げて、最初に撮影した礫面と同じ場所を撮影していった。写真を調べて、新たに蛹化集団に加わる幼虫がどのような方向から移動してくるかを調べた。

仮説の検証結果④

写真を調べた結果、大部分の新たに加わる幼虫が下側から移動してくることがわかった。この結果から、蛹化集団を形成するとき、集合する幼虫は礫面の流れの向きとは無関係に移動してくることがわかった(図18)。下から集合してくることから、他の礫や、川床にいた幼虫が集まってきて、川床から這い上がってくるようである。



図18 (4月6日)

(4月14日)

(4月26日)

まとめ

コヤマトビケラの幼虫は、蛹化時期に深くて流れの緩い場所へ移動することがわかった。幼虫の集合行動は速い流れを求めておこなわれるのではなく、流れの方向とも関係がないこともわかった。蛹化集団の形成には集合フェロモンがはたらいている可能性もあると考えている。集合することによって、寄生昆虫等からの加害を軽減する効果があるのではないかと考えている。今後は、これらのことも考慮して新たな検証をしていきたい。

参考文献

谷田一三・野崎隆夫・伊藤富子・服部壽夫, 2005, トビケラ目, 川合禎次・谷田一三(共編), 日本の水生昆虫: 393~572, 東海大学出版会, 東京.

謝 辞

楠田睦郎自治会長様をはじめ、甘地区のかたがたには、当研究を優先して河川の清掃作業延期を申し出ていただく等の配慮を賜りました。ここに記して厚く感謝申し上げます。