

カゲロウ類の大量発生機構に関する研究

Studies on the mechanism of mass emergence of mayflies

- 代表研究者 香川大学教育学部教授 渡辺 直
Prof., Faculty of Education, Kagawa University
Naoshi WATANABE
- 協同研究者 宇都宮大学教養部教授 中村和夫
Prof., Faculty of General Education, Utsunomiya University
Kazuo NAKAMURA
- 名古屋女子大学家政学部教授 八田耕吉
Prof., Faculty of Home Economics, Nagoya Women's University
Koukichi HATTA
- 大分県衛生環境研究センター主任研究員 久枝和生
Senior Res., Research Institute for Public Health and
Environmental Science of Ohita Prefecture
Kazuo HISAEDA
- 神奈川県環境科学センター主任研究員 石綿進一
Senior Res., Environmental Research Center of Kanagawa Prefecture
Shin-ichi ISHIWATA
- 福島県立保原高校教諭 星 一 彰
Teacher, Hobara High School, Fukushima Prefecture
Kazuaki HOSHI

Seasonal and diurnal patterns of emergence of *Ephoron shigae* were studied in four rivers, and the mechanism of synchronous emergence was discussed. Besides, the taxonomy of the genus *Ephoron* were reinvestigated. The period of final instar recruitments was much longer than the period of emergence; it suggests some mechanism synchronising the development during final instars. Size reductions both in recruits to final instar and winged adults indicate that the early or late recruits emerged early or late, respectively. The development of early recruits to final instar must be retarded according to day-degree analyses. Emergence period and its synchronicity varied among four rivers. Many males were collected in River Abukuma and River Asahi. But only a few males were found in River Shonai and River Ohita, where the populations are probably reproduced parthenogenetically. Mass emergence of *E. shigae* has occurred in 34 Japanese rivers according to the answers to our inquiries. These rivers are distributed from 34° 45' N to 38° N, and are rather unpolluted. Two new species were found in this study; one in lower reaches of River Kinugawa, and another in Lake Biwa. Morphology and size of eggs of the two species are quite different from each other and from *E. shigae*. The new species occurred sympatrically with *E. shigae* in River Kinugawa, but it emerged before sunrise whereas *E. shigae* emerged after sunset. The chromosome number of the new species is also different from *E. shigae*.

研究目的

全国の比較的大きな河川において、カゲロウ類が一時期に民家や道路に大量飛来する現象が最近10年間ほどの間に目立ってきている。これらのほとんどはアミメカゲロウによるものである。とりわけ、橋の水銀灯に飛来して乱舞する成虫・亜成虫が交通妨害となり、さらに道路に積もった死骸や卵によって自動車のスリップ事故が起こるなどの事例がしばしば報道されている。このような交通妨害による社会的な影響もさることながら、短期間に集中的に水から羽化する現象は生物学的にみても興味深い。水生昆虫類の羽化と環境条件との関連についてはさまざまな議論がなされてきたが(例えば Brittain, 1982 による総説)、現在のところ羽化の誘因や同調性の機構についての実証的な研究はほとんどされていない。そこで、本研究の目的は、アミメカゲロウを対象として集中羽化の要因を解明するとともに、近年これが頻発する要因を明らかにすることであった。具体的には、①卵期・幼虫期および羽化期の各段階における発育の同調機構に焦点を当てて、アミメカゲロウの生活史を明らかにすること、②条件の異なる河川間および2年間の羽化状況の比較を通して集中羽化の要因を明らかにすることを主な目的とした。しかしながら、研究の過程で、従来1種と考えられていた日本産アミメカゲロウ属に新たな2種が発見された。そこで、アミメカゲロウ属の分類学的再検討と新種オオアミメカゲロウ(仮称)の形態・卵発生および生活史についての予備的調査も併せて目的に加えた。

研究経過

1991年および1992年に阿武隈川・庄内川・旭川・大分川の4河川において、8月下旬～10月初旬にかけて同一時刻に5分間隔でスウィーピング採集を行い、羽化期間・羽化時刻の違いを調べるとともに水温や日長、降雨など環境条件との関連を検討した。岡山市旭川においては、両年とも孵化期・幼虫の成長過程・終齢幼虫加入期・羽化期についての定点調査を行い、生活史の概要を把握するとともに、特に孵化から終齢幼虫期を経て羽化にいたる発育過程を細かく分析した。庄

内川では数地点において、幼虫の成長過程や羽化期を調査するとともに、卵の孵化に及ぼす水温の影響を実験によって調べた。さらに、各地の研究者や建設省河川工事事務所を対象にアンケート調査を行い、この種の全国的な発生状況および地理的分布の概略を明らかにするとともに、各地の標本を採集し分類学的検討を加えた。この過程で新種オオアミメカゲロウ(仮称)およびビワコアミメカゲロウ(仮称)が発見された。そこで、鬼怒川下流部(茨城県結城郡石下町)でアミメカゲロウと共存するオオアミメカゲロウについて、卵・幼虫の形態や卵発生・孵化と水温との関係について調べるとともに、羽化時期や羽化時刻についての観察を行って、アミメカゲロウの結果と比較検討した。

研究成果

1. 分類学的検討

アミメカゲロウ属(*Ephoron*)は、分類学的にはアミメカゲロウ科(Polymitarcyidae)、アミメカゲロウ亜科(Polymitarcynae)に属していて、オーストラリアを除き世界中の広範な地域に分布している。現在までに13種が報告され、このうち日本ではアミメカゲロウ *E. shigae* 一種のみが知られている(高橋, 1924)。一方、上野(1941)は満州産(杏林)のアミメカゲロウ属について検討し、*Ephoron virgo* (Olivier, 1791)がヨーロッパからアジア大陸極東部にかけて分布しているとしている。その他日本周辺のアミメカゲロウ属は、韓国では日本産と同種のアミメカゲロウ *Ephoron shigae* (Takahashi, 1924)、ヨーロッパから極東ロシアにかけては、*E. virgo* と *Ephoron nigradorsum* (Tsher-nova, 1934)、中国には *Ephoron nanchangi* (Hsu, 1937)が、それぞれ記載されている。しかし、これらの報告においては必ずしも地域間相互に標本の比較が十分なされていない。アミメカゲロウ属各種は、成虫の翅脈相に変異が多いこと、成虫交尾器や幼虫の外部形態が非常によく似ていることなど分類上の問題点が多く、記載論文から種間の相違点を明らかにすることは困難に近い。

Koss (1968), Koss and Edmunds (1974) は、

近縁のカゲロウ類の分類に関して、卵の表面構造の違いが種の標徴として極めて重要であることを指摘している。そこで本研究では、日本およびその周辺地域に産するアミメカゲロウ属の各種について、卵の表面構造の違いを電子顕微鏡を用いて観察し、分類学的検討を加えた。今回用いた日本産アミメカゲロウ *E. shigae* の標本は以下の産地から得られたものである：大分県大分川産、高知県四万十川産、愛媛県肱川産、広島県太田川産、岡山県旭川産、滋賀県琵琶湖産、愛知県木曾川産、神奈川県相模川産、新潟県荒川産、栃木県鬼怒川産、茨城県鬼怒川産、茨城県那珂川産、福島県阿武隈川産。

また、世界の他地域に分布するアミメカゲロウ属として、以下の種を調べた：*Ephoron album* (Say, 1824)、北米産；*Ephoron virgo* (Olivier, 1791)、スイス、ロシア極東部産；*Ephoron nigridorsum* (Tshernova, 1934)、ロシア中部産；*Ephoron leukon* (Williamson, 1802)、北米産；*Ephoron shigae* (Takahashi, 1924)、韓国産；*Ephoron birmanus* (Navas, 1933)、タイ産。

上記の検討の結果、アミメカゲロウ *E. shigae* の卵の形態は、国内の各産地および同一産地の標本間では変異が認められず、非常に安定した形質であることがわかった。さらに、従来から知られているアミメカゲロウ *E. shigae* の他に、日本産のアミメカゲロウ属として新たに2種が発見された。新種の2種については、それぞれの卵の形態がアミメカゲロウ *E. shigae* と大きく異なる他、同種類の個体間の形質は安定していた。これら2新種の和名はオオアミメカゲロウ（仮称）およびピワコアミメカゲロウ（仮称）とした*。オオアミメカゲロウは現在のところ鬼怒川水系下流部にのみ分布が確認され、ピワコアミメカゲロウは琵琶湖のみに分布が確認されている。これら日本産アミメカゲロウ3種は、世界の他地域に分布す

るアミメカゲロウ属とは明らかに異なる。ただし、ロシア極東部には、日本産アミメカゲロウ *E. shigae* と同種のもので分布している。

2. アミメカゲロウの生活環

まず卵の孵化期を調べるために、旭川の定点（岡山市北方；北緯34度40分、東経133度56分）において1991、1992の両年とも3月下旬から4月上旬にかけて、継続的に底質中の砂を採取し、実体顕微鏡下で砂粒に付着しているアミメカゲロウの卵を観察した。孵化済み卵もそのまま砂粒に付着しているため、亀裂の有無によって孵化済み卵の割合を調べ、孵化数の経日変化を推定した。また、同じ定点において、40メッシュのチトリ型金網を用いて4月以降継続的に幼虫を採集し、性別、卵の有無、消化管内容物を調べるとともに、体長、頭幅、翅芽長を測定した。さらに終齢幼虫期には翅芽が急速に伸長することがわかったので、頭幅-翅芽長関係によって終齢幼虫の割合を継続的に調べ、終齢加入数の経日変化を推定した。1991、1992の両年とも、後に述べるように、羽化期には定点で毎日スウィーピングを行って成虫・亜成虫を採集し、羽化の経日変化を調べた。上記の調査によって明らかになった旭川におけるアミメカゲロウの生活環をまとめて以下に述べる。なお、同様な調査は庄内川においても行っているが、結果の概要はほぼ同様である。

3月下旬に孵化した幼虫は（平均頭幅140 μ m、平均体長665 μ m）、雌雄ともに水温の上昇とともにS字状の曲線を描いて成長するが、雄よりも雌の方が常に大型である。水温がほぼプラトーの状態となってから約1ヶ月後の8月下旬に終齢となり、これ以後は明瞭な成長はみられない。さらに、水温がしだいに低下する9月中旬に水から羽化する。生み出された卵は、すでに中村ほか（1987）やWatanabe and Takao（1991）によって報告されているように、ある程度まで発生が進んだ後休眠状態に入って越冬し、3月下旬まで半年以上にわたって卵で過ごす。すなわち、この種は明瞭な年1化性である。

3. アミメカゲロウの発育と水温との関係

一般に昆虫類の成長や発育の調節に水温、特に

* 新種の記載および従来種の学名の整理は、国際動物命名規約に基づいて別途報告することになるので、分類学上の混乱を避けるため、ここでは新種は和名のみとし、従来種は学名を変更しないでそれぞれ扱うこととする。

表1. 旭川におけるアミメカゲロウの孵化日・終齢幼虫加入日および羽化日
それぞれの個体数によって重みづけした孵化時・終齢加入時および羽化時の水温の加重平均値も示した。

	1991			1992		
	平均	±標準偏差	水温	平均	±標準偏差	水温
孵化	3/25	3/23-3/27	10.5	3/25	3/18-3/31	9.2
♂終齢加入	8/26	8/22-8/30	26.4	8/25	8/20-8/29	24.2
♀終齢加入	8/21	8/15-8/26	26.6	8/23	8/18-8/27	24.1
♂羽化	9/14	9/13-9/15	24.6	9/14	9/12-9/15	24.0
♀羽化	9/14	9/12-9/16	24.7	9/15	9/13-9/16	24.2

表2. 平均孵化日から平均羽化日, 平均孵化日から平均終齢加入日および平均終齢加入日から平均羽化日までの積算水温 (臨界温度を 0°C とした日平均水温の積算値)
() 内は, それぞれの±標準偏差に相当する日間の積算水温を示す。

		孵化-羽化	孵化-終齢	終齢-羽化
1991	♂	3586.5 (3585.8-3585.1)	3084.3 (2997.7-3167.0)	502.2 (588.1-418.1)
	♀	3593.4 (3567.6-3615.3)	2956.8 (2810.7-3069.4)	636.6 (756.9-545.9)
1992	♂	3538.6 (3559.3-3513.2)	3022.3 (2963.7-3081.3)	516.3 (595.6-431.9)
	♀	3560.6 (3573.7-3544.7)	2978.0 (2919.4-3031.0)	582.6 (654.3-513.7)

積算温量が関係することはよく知られている。さらに春の水温上昇期に羽化する水生昆虫では、後から孵化した幼虫の方がより高温条件の下で発育し早く必要積算温量に到達することから羽化の同調性を説明しようとする仮説が提出されている (Corbet, 1964; Sweeney and Vannote, 1981; Takemon, 1991)。しかしながら、水温がほぼプラトーの状態から低下傾向に入る時期に羽化が起こるアミメカゲロウの場合には、従来の仮説で羽化の同調性を説明することはできない。そこで、羽化の同調機構を考察する手始めとして、以下では孵化から羽化までの過程を発育の同調性に焦点を当てて分析してみた。

表1は、旭川における孵化日・終齢幼虫加入日および羽化日それぞれの平均および標準偏差を示したものである。さらに、毎日の個体数によって重みづけした孵化・終齢加入および羽化時の水温の加重平均値も表に示されている。表からわかるように、平均値としてみると孵化日・終齢幼虫加入日・羽化日のいずれも1991年と1992年とで極めてよく一致している。雌雄を比較すると、平

均羽化日はよく一致しているのに対し、終齢幼虫加入日は雌の方がやや早くなっており、終齢幼虫の期間が雌の方が長いことを示している。また、標準偏差で表されたそれぞれの期間の長さをみると、終齢幼虫加入期間に比べて、羽化期間が顕著に短い。このことは終齢幼虫期に発育を同調する何らかの機構が存在することを示唆している。

水温との関連をみると、平均孵化日の水温は両年でやや異なるが10°C近辺である。さらに、終齢加入時の水温は両年で2°C以上の違いがあるのに対し、羽化時の水温は24~25°Cで極めてよく一致している。しかし、これまでに行われた予備調査によれば、9月初旬に大量の降雨があった1989年には羽化開始前から羽化期間を通して多くの日の平均水温が22°Cよりも低かったことから、今回の結果から単純に24~25°C付近の水温が羽化の誘因となると考えることは早計である。一方、羽化の前日ないし数日間の水温がカゲロウ類の羽化に影響するという報告も過去になされている (Riederer, 1985; Peters *et al.*, 1987)。しかし現在までの分析によれば、アミメカゲロウの場合

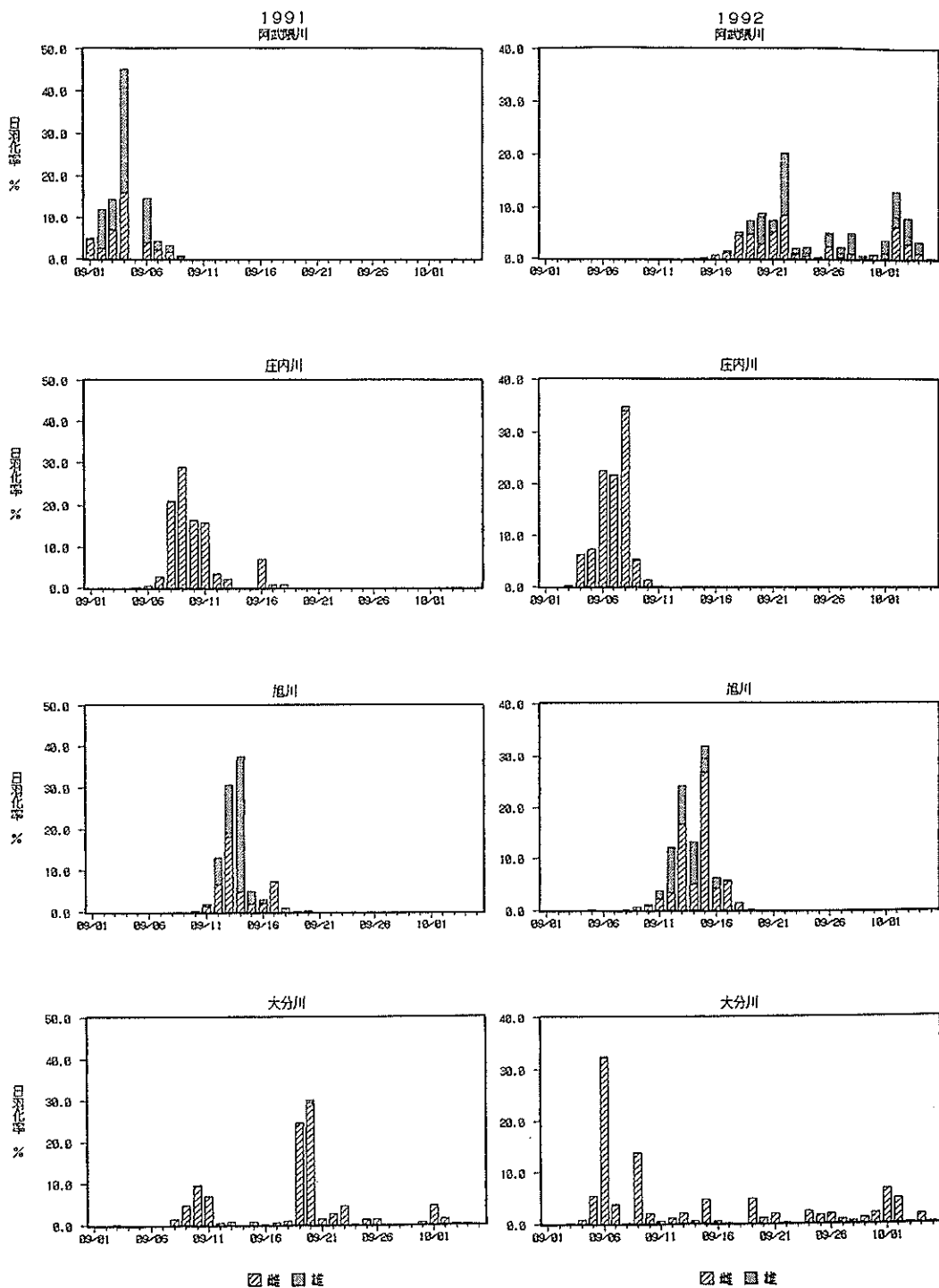


図1. 4河川における日羽化率の経日変化. 日羽化率は羽化期間中の全個体数に対する毎日の割合.

には羽化前を含めてある一定の水温が羽化の誘因となる証拠は得られなかった。

表2は、平均孵化日から平均羽化日までの積算水温を示したものである。合わせて孵化→終齢、終齢→羽化についても計算している。すでにみた表1からも推定されるように、孵化から羽化までの積算温量は両年で比較的良好一致している。雌雄の比較では、孵化から終齢までの積算温量は雄の方が多く、終齢から羽化までは雌の方が多い。

後に述べるように(図2)、旭川および庄内川の調査において、羽化成虫・亜成虫のサイズは羽化期間の後になるほどだいに小さくなる傾向が認められた。また、幼虫のサイズと発育との関係を分析した結果では、終齢幼虫への加入も大型幼虫から起こり、その後だいに小型幼虫もサイズは小さいまま終齢になる。これらのことから、初期に終齢になった幼虫から順に羽化していくものと考えられる。そこで平均終齢加入日および平均羽化日それぞれの±標準偏差をとって初期終齢加入個体と後期加入個体とを比較すると(表2括弧内)、孵化から終齢までは両年とも、また雌雄とも後期終齢加入個体の方が積算温量が多いのに対し、終齢から羽化までの積算温量は前期終齢加入個体の方がはるかに多い。すなわち、初期に終齢になった個体は積算温量にかかわらず発育が停滞して後から終齢になった個体とそれほど変わらない時期に羽化することを示している。このことは積算温量以外の何らかの要因がこの時期の発育の同調に関与していることを示唆している。

従来水生昆虫類の羽化に影響する要因としては、幼虫の成熟、水温、日照時間、月齢などが考えられてきた(例えば、Peters *et al.*, 1987)。本研究においても水温以外にさまざまな要因との関連についても解析を行っているが、現在のところ明瞭な羽化の誘因を明らかにするには至っていない。

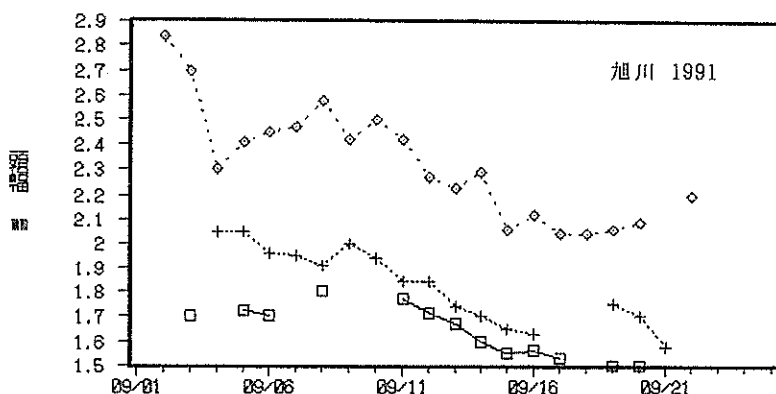
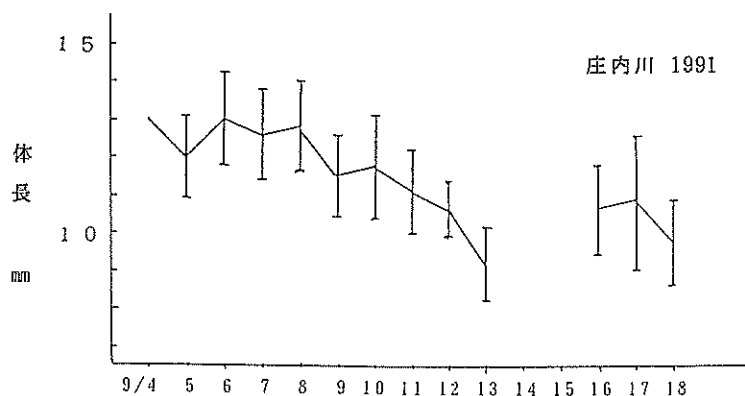
4. 4 河川におけるアミメカゲロウの羽化時期の比較

図1は阿武隈川、庄内川、旭川、大分川の4河川において1991、1992年の両年に同時並行して行った羽化調査に基づいて、毎日の羽化個体数の

変化を示したものである。まず、阿武隈川と旭川では日によって性比は変動するにせよ、雌雄ともに大量に採集されているが、庄内川と大分川では両年ともに雄は極めてわずかしか出現していないことがわかる。後者の2河川では主として単為生殖によって個体群が維持されている可能性が高い。また、1991年と1992年のピークのずれは、旭川と庄内川ではわずかであるが、阿武隈川と大分川ではかなり大きい。さらに、両年とも庄内川と旭川では比較的短い期間に集中的に羽化が起こっているのに対し、大分川では長期間にわたっており、阿武隈川では年によって集中性が全く異なる。すなわち羽化時期や羽化の集中性は河川によってさまざまであり、従来考えられていたように全国ほぼ一斉に、短期間に集中して羽化する(例えば塩山, 1987)わけではないことがわかる。

図2は、庄内川および旭川において羽化した成虫・亜成虫のサイズの経日変化を示したものである。ただし、庄内川は体長で、旭川は頭幅で表されている。図からわかるように、両河川とも羽化期間中だいに成虫・亜成虫のサイズが小さくなる。同様な現象は多くのカゲロウ類で報告されているが、そのほとんどすべては春の水温上昇期に羽化する種である。Sweeney and Vannote (1981)は、成虫組織の発育のための臨界水温と臨界サイズを仮定することによって、春に羽化する種についてこの現象の起こる機構を説明している。しかし、後期幼虫期をほぼプラトーな高温条件下で過ごし、秋の水温下降期に羽化するアミメカゲロウで同様な現象が見られたことは、春と秋とで別の機構が働いているのか、あるいは彼らの仮説とは別の統一的な解釈が可能であるのか、いずれにしても、問題を呈示するという意味で重要な知見である。

すでに述べたように、羽化の至近要因については今回の結果から明確な結論は得られなかった。しかし、集中羽化の究極要因については若干の示唆を得ることができる。集中羽化の適応的意味としては、交尾相手発見の容易さ説(Corbet, 1964)および捕食者の飽食説(Sweeney and Vannote, 1982)が考えられている。前者の説からすれば、



□ ♂成虫 + ♀亜成虫 ◇ ♀亜成虫

図2. 羽化成虫・亜成虫サイズの経日変化。

アミメカゲロウのような羽化後の寿命が極めて短い種ほど集中羽化の重要性が高いものと考えられる。しかし、単為生殖によって個体群を維持している場合には集中羽化の適応的意味はないことになる。今回の4河川の比較では、雄がほとんどいない庄内川でも両性個体群である旭川と同様に羽化の集中傾向が強く、また両性個体群である阿武隈川では年によって集中性が異なる。したがって、アミメカゲロウの場合は前者の説によって集中羽化を説明することは困難である。一方、旭川でのアミメカゲロウの羽化時刻には大量のアブラコウモリが水面上に飛来し、また、種類は未確認であるが魚が頻繁に水面から跳ねることが観察されている。しかし、見渡す限りの川面を覆い尽く

すアミメカゲロウの大量飛翔は、それぞれの個体にとっての被食の危険を減少させる結果となることを推察させるに十分である。したがって、もちろん結論は今後の研究に待たねばならないにせよ、アミメカゲロウの集中羽化については後者の説の方がより受け入れやすいように思われる。

5. アミメカゲロウの羽化時刻

図3は、旭川の羽化盛期における雄亜成虫・雄成虫および雌亜成虫のそれぞれ5分ごとのスウィーピングによる採集個体数の1例を示したものである。図からわかるように、羽化はほぼ19時5分～20分頃から始まり、その初期には雄亜成虫が多くを占めている。雄亜成虫は19時20～30分頃には姿を消し、雄の全ては成虫となる（ア

ミメカゲロウの雄は水から羽化して亜成虫となった後、再度脱皮して成虫となって交尾をするのに対して、雌は亜成虫のまま交尾・産卵して死亡する)。一方雌は、雄のほとんどが成虫となった19時20~30分頃から急に数が増加する。すなわち、Watanabe *et al.*, (1989) が報告しているように、雌が羽化する時刻には雄は成虫となって後から羽化してくる雌を待ちかまえる形となっている。雄が羽化してから雌が羽化し始めるまでの時間は15~20分であり、これがほぼ雄が亜成虫から成虫への脱皮に要する時間であると思われる。羽化の終了時刻は、日によって異なるが、羽化個体数の多かった1991年においても、20時30分を過ぎてから採集される個体のほとんどは雌であり、21時には羽化がほぼ終了する。なお、羽化期間中しだいに羽化開始時刻が早くなる。これは日没時刻とほぼ相関しているが、増水時にはやや早く羽化する傾向がある。増水時には濁りも加わって幼虫の生息する川底に到達する光量が減少することが考えられるので、基本的には川底での照度が羽化時刻を決める要因となっているものと思われる。

6. アミメカゲロウの孵化に及ぼす水温の影響

先に述べたように、9月に生み出されたアミメカゲロウの卵は、その後冬期の休眠を経て翌年の3月下旬に孵化する。これまでに行われた室内実験によれば、常温に置かれたアミメカゲロウの卵は、眼点が外部から観察される後期にまで発生が進行する。しかし、そこで卵発生は停止し、そのままでは孵化は起こらない。その後低温期を経て再び加温することにより、初めて孵化にまで至る。これまで、特に休眠発生 (diapause development) のために必要な低温やその期間についての報告がなされている (中村ほか, 1987; 松村, 1989; Watanabe and Takao, 1991)。しかしながら、休眠後発生 (post-diapause development) と温度との関係、特に休眠打破に必要な温度条件については十分な実験が行われていない。そこで、今回は庄内川から9月上旬に採集した卵を12月中旬まで室温におき、その後4°Cで約100日間置いた卵を、10, 15, 20, 22, 25°Cの5段階の水温

でインキュベートして再加温後孵化までの日数を観察した。その結果、高温条件下に置かれた卵ほど孵化までの日数は短く、また孵化が集中的に起こることがわかった。50%の卵が孵化するまでの期間の逆数 (卵発生速度) と水温との関係を直線に当てはめることによって卵発生の臨界温度を推定すると約11°Cとなり、先にみた野外での平均孵化日よりやや高い。ただし、温度によるふれが大きいので、今回の結果を予備的なものとして、今後実験を継続する必要がある。

7. 全国河川でのアミメカゲロウの分布

全国の河川でのアミメカゲロウの発生状況を把握するために、1991年には建設省の河川関係の工事事務所88箇所にアンケートを送付し、71通の回答を得た。また、1992年には研究者を中心とした約60名にアンケートや問合せを行った。その結果、現在までに全国34河川からアミメカゲロウの発生が確認された (1991年と1992年に発生が確認されたのは26河川)。発生河川は、太平洋側では阿武隈川、日本海側では阿賀野川を北限とし、大分県の番匠川を南限とした北緯32度45分付近から38度付近までの範囲に分布しており、仙台以北の東北地方および九州南部では出現していない (北海道はこれまでの情報から分布していないものと考えられたので調査対象から除外した)。図4は日本河川協会 (1992) に基づいて、全国の1級河川における1990年のBOD年平均値の頻度分布と、同年のアミメカゲロウ発生河川 (発生地点に近接した測定点を選んだ) でのそれとを比較したものである。図からアミメカゲロウ発生地点の69%はBOD値が1mg/l以下であり、同じ水質ランクの河川は、全1級河川の36%に過ぎないことを考えると、アミメカゲロウの発生は比較的清冽な河川に多いことがわかる。

従来、水生昆虫類の大発生はしばしば川の汚染と関連づけて説明され、アミメカゲロウについても河川汚濁の進行が発生の要因であるとする考えが強かったが (石原, 1979; 塩山, 1987)、上記の結果はこの考えに疑問を呈するものと言えよう。一方、アミメカゲロウは川底に堆積した微細

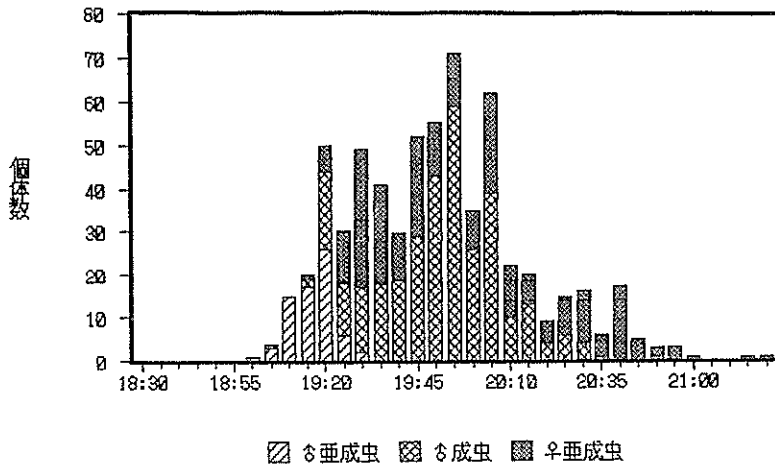


図3. 羽化盛期における採集個体数の経時変化(旭川; 1991年9月15日).

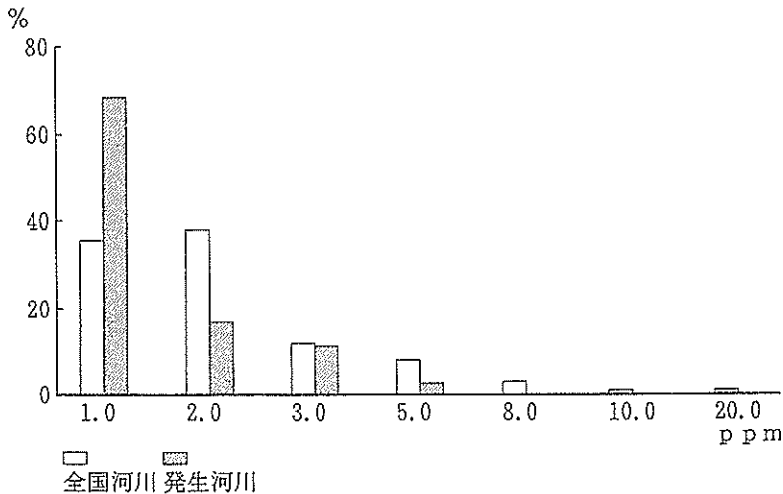


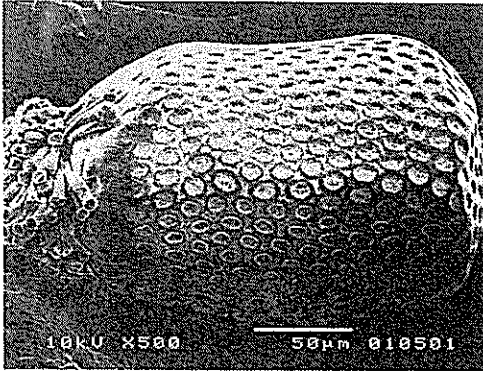
図4. アミメカゲロウ発生河川におけるBOD年平均値の頻度分布—全国1級河川との比較—

有機物(デトリタス)を餌としているため、有機汚染の進行とともにダムによる流量の安定化も発生の一因と考えられている(塩山, 1987)。従来は比較的希少種であった(石原, 1979)アミメカゲロウが最近大発生を頻発していることは、河川環境がこの種にとって大きく好転したことを示すものであり、ダムによる流量の安定化は現在考える最も大きな要因ではあろう。しかし、相模川や鬼怒川の宇都宮市付近で顕著に見られるように、過去には大発生が起こっていたにもかかわらず、近年はそれが観察されない例もあり、アミメカゲロウの大発生と河川環境との関連は短期間の

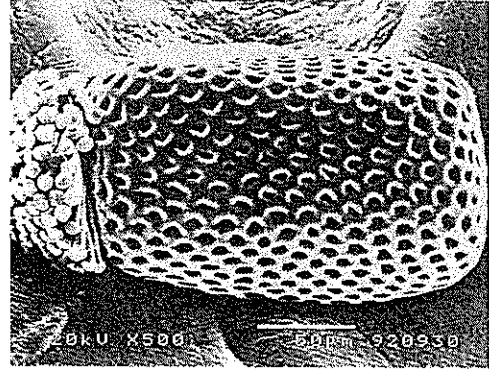
調査では容易に解明できない面を含んでいる。

8. アミメカゲロウと2新種の形態比較

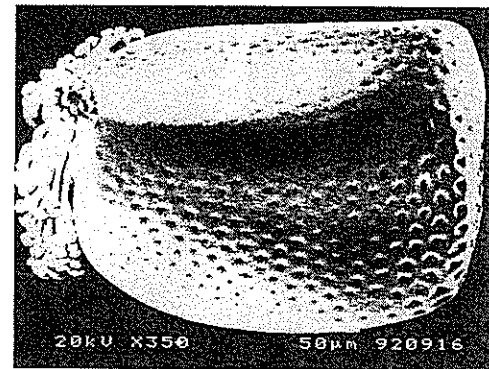
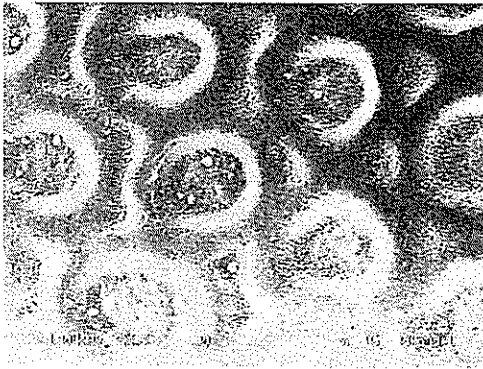
オオアミメカゲロウ、ビワコアミメカゲロウおよびアミメカゲロウの卵の電子顕微鏡写真を図5に示した。3種ともに卵殻の表面は小孔(pits)で覆われるが、小孔のサイズや形態は明らかに異っている。すなわち、アミメカゲロウの卵は全体が明瞭で深い小孔によって覆われているのに対し、オオアミメカゲロウの小孔は小さく部分によっては不明瞭である。また、ビワコアミメカゲロウの小孔は全体に明瞭ではあるが、きわめて浅く平盆状である。このような卵の形態は個体変異が少な



ピワコアマメカゲロウ ↑ ↓



アマメカゲロウ (相模川産) ↑



オオアマメカゲロウ ↑

図5. アミメカゲロウ, オオアマメカゲロウ, ピワコアマメカゲロウの卵.

く、極めて安定した形質であった。また、アマメカゲロウとピワコアマメカゲロウの卵長はほぼ等しく、卵径は後者がやや大きい。これに対して、オオアマメカゲロウは卵径・卵長ともにアマメカゲロウの約1.5倍である。1個当たりの平均乾燥重量はアマメカゲロウが $3.7\mu\text{g}$ 、オオアマメカゲロウが $11.6\mu\text{g}$ と、後者的方がはるかに大きい。雌の亜成虫は2卵塊を産下するが、卵塊自体はオオアマメカゲロウの方がわずかに大きいだけであるため、1卵塊当たりの平均卵数はオオアマメカゲロウが約770であるのに対し、アマメカゲロウでは約2250である。アマメカゲロウとオオアマメカゲロウとでは幼虫の形態も異なっている。1齢幼虫の平均体長は、アマメカゲロウが 0.77mm

であるのに対し、オオアマメカゲロウは 1.25mm とはるかに大きい。またオオアマメカゲロウでは1齢ですでに下顎牙が前方へ突出しており、頭部形態および頭幅ではアマメカゲロウの4齢幼虫と類似している。また、アマメカゲロウの幼虫は、鰓に葉脈状の血脈を持つのに対してオオアマメカゲロウではこれがない。雄成虫の交尾器の形態は両種ともよく似ており区別はつかない。なお、予備的な染色体数の調査ではアマメカゲロウは $2n=12$ で安定していたが、オオアマメカゲロウでは $2n=16$ を中心として変異が見られた。

9. オオアマメカゲロウについての予備的研究結果

鬼怒川産のオオアマメカゲロウについては現在

研究を継続中であるが、これまでに得られた知見を以下に簡単にまとめて述べる。

①オオアミメカゲロウの卵もアミメカゲロウで知られていると同様に、ある程度の高温では一定段階まで発生が進行した後、発生を停止する。卵を 5, 10 および 15℃ の各低温に一定期間保温した後、20℃ で加温した後の孵化率は、処理温度が低いほど、また低温処理日数が長いほど高くなる。しかし、温度による違いはアミメカゲロウほど大きくはない。

②野外における卵の孵化時期はアミメカゲロウよりも早く、2月頃に起こっているものと思われる。それにともなって、5月～7月の各時期における幼虫の体長は同時期のアミメカゲロウと比較して大きく、発育も7月23日には終齢幼虫が確認されるなどアミメカゲロウよりも先行する。

④すでにみたように、アミメカゲロウの羽化が夕方日没後に起こるのに対して、オオアミメカゲロウは日の出前の朝方に羽化するという興味深い習性を持っている。

⑥茨城県結城郡石下町においては、1993年には7月23日に初めて(亜)成虫1♂5♀が採集され、27日以後増加した。また、1992年には10月19日に3♂8♀を捕獲したのち同月23日には確認されなかった。このことから、オオアミメカゲロウの羽化期は7月中下旬から10月下旬の約3ヶ月に及ぶものと思われる。ちなみに、同じ石下町でのアミメカゲロウは1992年9月5日～26日の間に羽化が確認されており、これは他地域での羽化期とほぼ同様である。

今後の課題と発展

アミメカゲロウの発育の同調機構については、データ解析のための十分な時間がなかったこともあって、最終的な結論を得るには至らなかった。しかし、主として終齢幼虫期に発育の同調が進行すること、大型個体からまず終齢になるがその後小型のままの個体も順に終齢となり、羽化も大型個体から順に起こること、羽化時刻は日没時刻と対応していることなど、本研究によっていくつかの重要な知見が得られた。今後、これまでに得られたデータの解析に加えて終齢幼虫から羽化まで

の期間にしばった各河川での調査によって羽化の同調機構に関する結論が得られるものと期待される。

この種は冬期に無条件的な休眠 (obligatory diapause) を行うが、休眠発生のための条件については本研究代表者および協同研究者による過去の研究によって明らかにされてきた (中村, 1985; 中村他, 1986, 1987; Watanabe and Takao, 1991)。本研究では休眠後の発生に及ぼす水温の影響についての予備的な実験を行った。今後設定温度段階を増やすなどして実験を繰り返すことにより、休眠後孵化に至るまでの必要条件が明らかになるものと思われる。

カゲロウ類で実験室で単為生殖によって孵化に至る例は幾つかの種で知られているが、アミメカゲロウのように同一種の中で河川によって両性個体群と単性個体群とが存在する明瞭な例は、北米産のカゲロウ *Eurylophella funeralis* で報告されているのみである (Sweeney and Vannote 1987)。おそらく単為生殖の雌からは雌のみが生まれてくるものと考えられるが、この種の生活史戦略を明らかにする上で、今後両個体群の発生学的・遺伝学的な比較研究が重要である。今回の研究でも両性生殖卵と単為生殖卵とで卵発生過程の比較実験を行う計画であったが、労力的・時間的制限から今後の課題とした。

今回の研究によって、アミメカゲロウの発生は北緯 32 度 45 分付近から 38 度付近までの範囲で広く見られ、また比較的清冽な水質の河川に多いことがわかった。近年におけるこの種の発生頻発要因を明らかにするためには、今後この種の生活史の諸側面についてのさらなる研究とともに、発生河川の増減傾向を長期にわたって把握することも必要であろう。

従来 1 種とされていた日本産アミメカゲロウ属に、新たに 2 新種が発見されたことは今回の大きな成果である。とりわけオオアミメカゲロウについては、形態や羽化期間・羽化時刻などいくつかの点でアミメカゲロウと対照的な特徴を持っており、今後の両種の生活史戦略についての比較研究が興味深い。また、今回発見された 2 種は、人

間の活動の場に近い大河川の下流部あるいは湖岸が主な分布域である。これらの水域は人為的な環境改変が行われやすい場所であるため、それらの生息域そのものが危ぶまれる懸念がある。この意味からも早急な調査が切望される。

引用文献

- 1) Brittain, J. E. (1982): *Ann. Rev. Entomol.*, 27: 119-147.
- 2) Corbet, P. S. (1964): *Canad. Entomol.*, 96: 264-279.
- 3) Eaton, E. A. (1883-1888): *Trans. Linn. Soc. Lond. Ser. 2, Zool.*, 3: 1-352.
- 4) Hsu, Y. (1936-1937): *Peking Nat. Hist. Bull.*, 11: 129-148.
- 5) 今西錦司 (1940): 関東州及満州国陸水生生物: 169-263.
- 6) 石原 保 (1979): 虫鳥花と。226 pp, 築地書館。
- 7) Koss, R. W. (1968): *Ann. Ent. Soc. Am.*, 61: 696-721.
- 8) Koss, R. W. and G. F. Edmunds, Jr. (1974): *Zool. J. Linn. Soc.*, 55: 267-349.
- 9) 松村晴子 (1989): 香川生物, 15/16: 33-38.
- 10) 中村和夫 (1985): *インセクト*, 36: 83-86.
- 11) 中村和夫・宇都宮大学生物研究会 (1986): *インセクト*, 37: 57-62.
- 12) 中村和夫・宇都宮大学生物研究会 (1987): *インセクト*, 38: 77-81.
- 13) Navas, S. J. (1933): *XI. Mem. Pont. Accad. Sci. Nuovi. Lincei.*, (2)17: 75-108.
- 14) 日本河川協会(編)・建設省河川局監修 (1992): 日本河川水質年鑑 1990. 山海堂。
- 15) Peters, J. G., Peters, W. L. and T. J. Fink (1987): *Can. J. Zool.*, 65: 3177-3185.
- 16) Riederer, R. A. A. (1985): *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22: 3260-3264.
- 17) 塩山房男 (1987): 長谷川 仁(編), “昆虫とつき合う本。” pp. 16-24. 誠文堂新光社。
- 18) Sweeney, B. W. and R. L. Vannote (1981): *Ecol.ogy*, 62: 1353-1369.
- 19) Sweeney, B. W. and R. L. Vannote (1987): *Holarctic Ecol.*, 10: 52-59.
- 20) 高橋雄一 (1924): *動物分類学雑誌*, 36: 377-380.
- 21) Takemon, Y. (1990): In: I. C. Campbell (ed.), “Mayflies and Stoneflies.” pp. 61-70. Kluwer Acad. Publ.
- 22) Tshernova, O. A. (1934): *Dokl. Akad. Nauk. USSR*, 4: 240-243.
- 23) 上野益三 (1941): *むし*, 14(1): 15-20.
- 24) Watanabe, N. C., Yoshitaka, I. and I. Mori (1989): *Freshwat. Biol.*, 21: 473-476.
- 25) Watanabe, N. C. and S. Takao (1991): In: J. Alba-Tercedor and A. Sanchez-Ortega (eds.), “Overview and Strategies of Ephemeroptera and Plecoptera.” pp. 439-445. Sandhill Crane Press.
- 26) Williamson, H. (1802): *Trans. Am. Philos. Soc.*, 5: 71-73.

発表論文リスト

(本研究で得られた成果について、現在のところ学会誌などに印刷されたものはない。以下は学会での口頭発表である)

- 1) Watanabe, N. C., Hatta, K., Hisaeda, K. and K. Hoshi: A preliminary study on daily and diurnal patterns of emergence of *Ephoron shigae* in Japanese rivers (Polymitarcyidae). VIIth International Conference on Ephemeroptera, Abstract, p. 22 (1992, Maine, U. S. A.)
- 2) 渡辺 直・吉鷹一郎・森 生枝: 旭川におけるアミメカゲロウ羽化の経日・日周変化 (その2). 日本陸水学会第 57 回大会講演要旨集, p. 74 (1992, 別府).