

【本論文】

愛媛県来村川におけるヒラタカゲロウ科幼虫の 流程分布とその決定要因

大本將人¹・田中優成²・赤松蒼太²・家藤海斗²

¹〒797 - 1211 愛媛県西予市野村町阿下6-2 愛媛県立野村高等学校

²〒798 - 0066 愛媛県宇和島市文京町1-1 愛媛県立宇和島東高等学校卒業生

我が国の主要な水生昆虫であるカゲロウ目幼虫の流程分布について、今西（1994）は、京都加茂川の下鴨において、岸に近い流れのゆるい部分から流心部の流れのいちばん早い部分にかけて、シロタニガワカゲロウ *Ecdyonurus yoshidae*, エルモンヒラタカゲロウ *Epeorus latifolium*, ユミモンヒラタカゲロウ *Epeorus nipponicus*, ウエノヒラタカゲロウ *Epeorus curvatulus* という流程分布が存在することを示した。可児（1978）も河床形態の変化に注目し、カゲロウを始めとする水生昆虫の生活場の違いを評価し、同様の流程分布が存在することを示した。

カゲロウ類に流程分布が生じる要因の一つに、酸素の取り込み能力の差が関わっていることが考えられる。Eriksen（1963）は、モンカゲロウ科 *Ephemera simulans* と *Hexagenia limbata* 幼虫において、溶存酸素濃度減少に伴い、ある値で呼吸速度が急激に減少することや、えらを打つ回数を積極的に増加させることを示した。武藤（1981）は、日本のフタスジモンカゲロウ *Ephemera japonica* 幼虫で同様の実験を行い、水温が高いほどえらを打つ回数が増加することを報告している。また、大野（1985）は鰓を動かさないエルモンヒラタカゲロウ幼虫の酸素濃度減少に伴う呼吸速度の変化を調べ、本種が低酸素に極めて弱いことを示した。

本研究では、ヒラタカゲロウ科のカゲロウ類幼虫について、種による流程分布や微生息環境の違いを現地調査によって明らかにし、そうした違いが起こる要因について、飼育試験と形態計測により酸素の取り込み能力や鰓運動頻度の

差異、鰓の形態の違いといった面から検証した。

材料と方法

調査地点とした来村川は、愛媛県宇和島市祝森古味の川（標高459.4m）付近を源流とし、宇和島湾に注ぐ、本流の流路延長約9.1km、総流路延長約23.5km、流路面積40.9km²の小河川である。本研究では、水系内において比較的自然度が高く、河川とその周辺環境への人為の影響が少ないと考えられる、支流の薬師谷川を上流域として選定した。また、人為の影響があるものの、カゲロウ類が適度に生息していることが分かっている本流中流域も調査地点に含めた。

現地調査 現地調査では、薬師谷川上流域に2地点（St. 1：雪輪滝の滝壺側面、St. 2：万代の滝付近キャンプ場横）、来村川中流域に1地点（St. 3：来村川橋上流側）を設定した（図1）。各地点において、白く泡だって流れの最も早いと見られる場所を早瀬、泡立ちはないが水面に比較的波がある場所を平瀬、流れが緩やかで白泡も波立ちもほとんど見られない場所を流速の遅い平瀬と区分した。St. 1と2ではこれら3区分について調査を行ったが、St. 3では早瀬がみられず、平瀬のみを調査した。

採集調査は2015年3月28日の、9時から13時の間に実施した。各地点において、縦横およそ10－50cm程度の中礫を裏返ししながら、流れてくるカゲロウ幼虫を観賞魚用ネットで受け止め、また、石に貼り付いているものは水の張ったバットに漬けたり、絵筆を用いて破損しないように移動

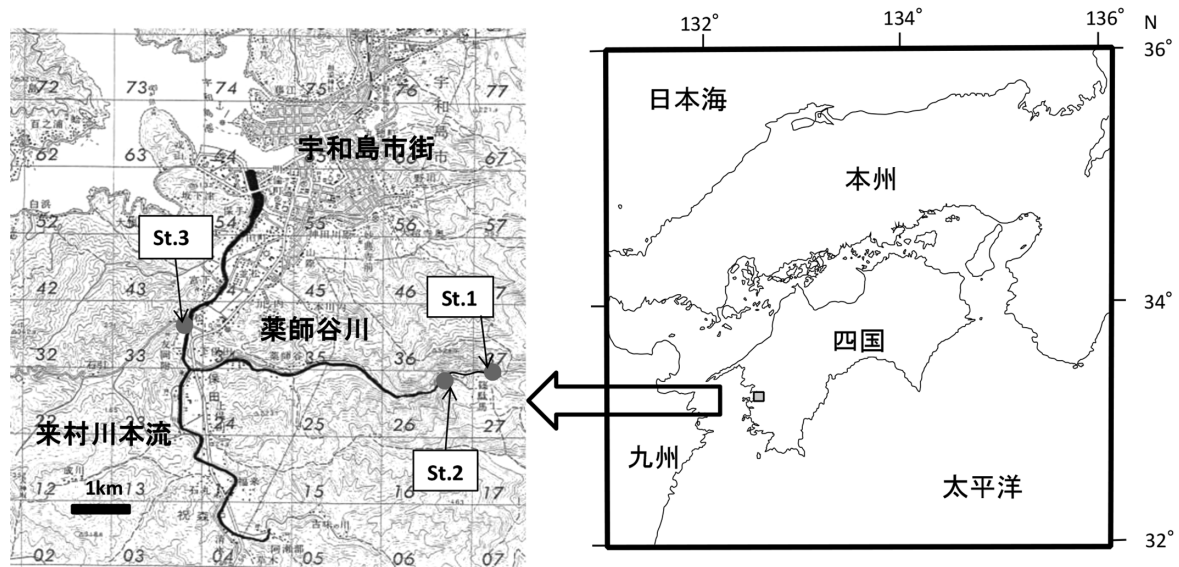


図1. 調査地点 (St.1 - 3)

させたりしながら約30分間採集した。採集したカゲロウ幼虫はすべて現地の河川水とともにクーラーボックスの中に入れ、速やかに実験室に持ち帰って種を同定し、地点ごと、種ごとの個体数割合を求めた。あわせて、各採集地点における水温、溶存酸素濃度（以下DO）、流速を測定した。水温、DOは溶存酸素メーター（OM-51 Navi(h), 堀場製作所）を用いて3回計測し、平均値を用いた。流速は、プラスチックのフィルムケースに1mの紐をつけ、水表面に浮かべて1mを流下する時間を3回繰り返し計測し、その平均値を各地点の流速（cm/秒）とした（表1）。

室内実験 ヒラタカゲロウ科各種の温度による酸素の取り込み能力の違いを調べるため、薬師谷川水系雪輪滝の滝壺付近（St. 1）、万代の滝付近キャンプ場横（St. 2）、および来村川中流域（St. 3）で採集した個体を活かして持ち帰り、実験に供した。同時にSt. 1から持ち帰った河川水を500mLの三角フラスコに満たし、インキュベーターで5℃および10℃に設定した。採集された種ごとに体長の大きいものから2個体ずつを1組として選び、5℃区では2組、10℃区では3組を用意し、各フラスコに収容してゴム栓で蓋をした。各カゲロウを収容した24時間後から、DOを上記の溶存酸素メーターで1日1回定刻（9:00-12:00）に測定した。対照（コントロール）として河川水のみを満たしたフラスコも用意し、同様にDOの

測定を行った。DOはフラスコごとに3回測定して平均値を求めた。また、一定温度飼育から温度を上昇させた場合の負荷に対する酸素の取り込み能力の変化を調べるために、上記それぞれの温度で5日間飼育した後、フラスコをインキュベーターから出して20℃付近の室温で飼育した。

酸素の取り込み能力は、カゲロウが一定時間で消費した飼育水中のDOの量で示した。初回の測定時には、同時に測定したコントロールのDO値から、各種カゲロウを導入したフラスコ内のDO値を差し引いた値をフラスコ内のカゲロウの酸素消費量とし、2回目以降はさらに、前日の酸素消費量を差し引いた値で示した。また、各フラスコ内の酸素消費量は1個体あたりに換算したが、前日の測定から当日の測定までの間に死亡個体があった場合、酸素消費に関わった個体数は前日と当日の平均個体数とした。また、死亡した個体はそれが確認された測定時に除外した。なお、同じ試験条件における種間の比較や、種内における一定水温（5℃および10℃）と室温飼育での比較については、同一種の複数回の測定事例を1つのデータセットとして評価した。すなわち、5℃における5日間のDO消費量は各種について2回試験をおこなっており、これを5℃における10個のデータセットとして扱った。

試験に用いたカゲロウ類のうち、能動的に鰓を動かすことができる種類については、鰓運動

表 1. 各調査地における生息場所環境の概要 (計測日: 2015 年 3 月 28 日)

採集場所	計測項目	早瀬	平瀬	流速の遅い平瀬
St. 1	計測時刻	9:23	9:38	9:46
	水温(°C)	9.4	9.5	9.5
	溶存酸素濃度(DO)	12.6	11.57	10.87
	流速(cm/秒)	63.3	10.6	7.1
St. 2	計測時刻	11:12	11:20	11:27
	水温(°C)	9.7	9.8	9.8
	溶存酸素濃度(DO)	12.77	11.33	10.7
	流速(cm/秒)	34.8	20.4	9
St. 3	計測時刻		12:54	
	水温(°C)		15.1	
	溶存酸素濃度(DO)		10.6	
	流速(cm/秒)		27.3	

の頻度と水温やDOの変化との関係を調べた。毎回のDO測定時に、カゲロウの種類ごとに最も大きい個体の含まれているフラスコを選び、その大型個体について1分間に鰓を動かす回数をカウンターで3回計数し、平均を求めた。

なお、実験は個体を持ち帰った2015年3月28日より開始したが、一度におこなえる三角フラスコの数の制限から、キョウトキハダヒラタカゲロウ *Heptagenia kyotoensis* のみ2016年4月30日に実施した。

形態計測 本調査で出現したカゲロウ各種の鰓の大きさを比較し、生息場所の違いや酸素消費量の差との関係を検討した。採集したカゲロウ各種について、酸素消費量の試験に用いなかった個体から、それぞれ体長の大きいもの5個体を選んで体長を計測した。その後、各個体よりすべての糸状鰓と葉状鰓を取り外し、各鰓の基部から最も遠い部分までの直線距離(長軸長)を計測した。得られた値を用いて各鰓の相対的な大きさ(体長に対する各鰓の長軸長の比率)および、葉状鰓と糸状鰓の長さの比率を種間で比較した。

結 果

現地調査 水温は、上流2地点(St. 1, 2)より中流1地点(St. 3)の方が高く、DOはSt. 1, 2ともに早瀬から平瀬、遅い平瀬へいくに従って若

干低下する傾向があった(表1)。

現地調査においては、ヒラタカゲロウ科ヒラタカゲロウ属のユミモンヒラタカゲロウ、ウエノヒラタカゲロウ、エルモンヒラタカゲロウ、タニガワカゲロウ属のトラタニガワカゲロウ *Ecdyonurus tigris*、クロタニガワカゲロウ、シロタニガワカゲロウ、キハダヒラタカゲロウ属のキョウトキハダヒラタカゲロウの3属7種および、フタオカゲロウ科ヒメフタオカゲロウ属のキョウトヒメフタオカゲロウ *Ameletus kyotoensis* と未同定のコカゲロウ科のカゲロウ類が採集された。上流であるSt. 1とSt. 2では、確認されたカゲロウ類は同じような流れ分布を示した。すなわち、早瀬ではユミモンヒラタカゲロウ(St. 1: 69%, St. 2: 65%, 以下同様)、ウエノヒラタカゲロウ(25%, 23%)が優占し、平瀬ではトラタニガワカゲロウ(60%, 91%)、流れの遅い平瀬ではクロタニガワカゲロウ(37%, 40%)、トラタニガワカゲロウ(30%, 40%)が優占した(図2)。また、St. 3では、平瀬でシロタニガワカゲロウ(89%)が優占した(図3)。エルモンヒラタカゲロウは上流域と中流域の両方に出現したが、個体数は少なかった。シロタニガワカゲロウは中流域でしか採集されなかった。

室内実験 現地調査で採集されたヒラタカゲロウ科7種類のうち、ウエノヒラタカゲロウは実験開始前に全て死滅したため、また、エルモンヒラタカゲロウは採集個体数が少なかったため、

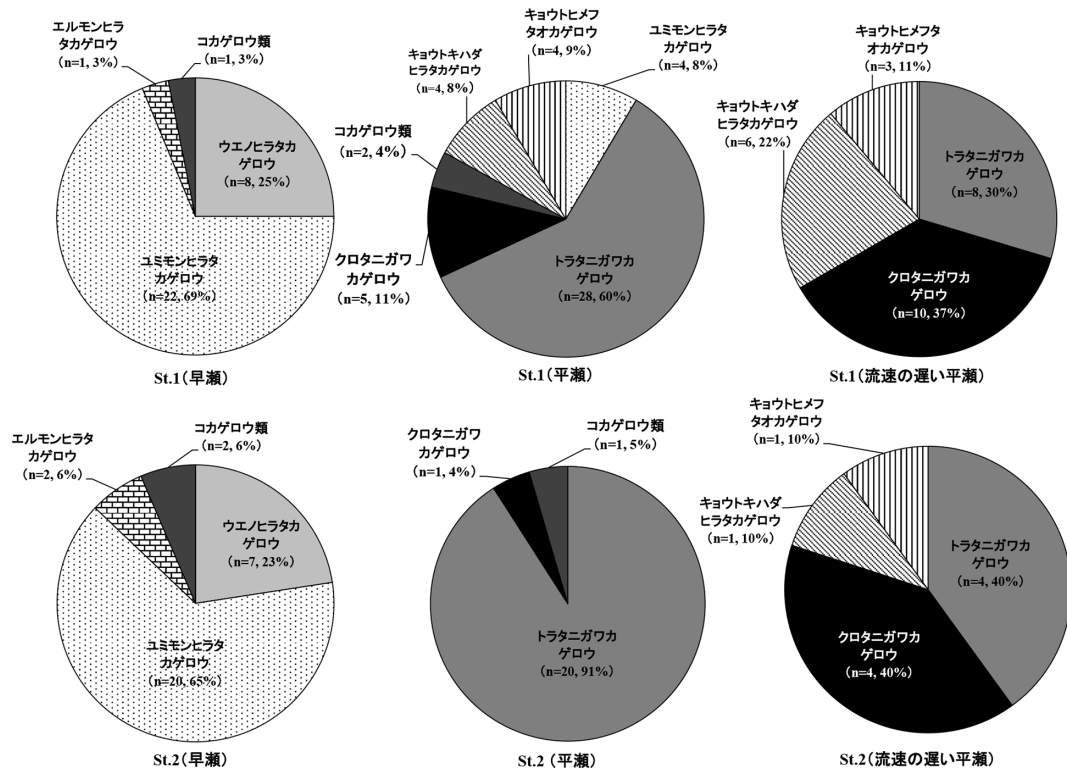


図2. 調査地点上流域に出現したカゲロウ類の種組成 (St. 1, 2 は図1 及び表1 に対応)

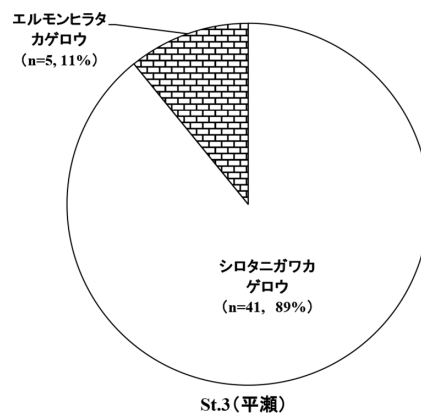


図3. 調査地点中流域に出現したカゲロウ類の種組成 (St. 3 は図1 及び表1 に対応)

これらを除く5種について試験をおこなった。

室温飼育に移してから5日間の水温は、2015年の4種の実験時で19.5–21.0℃ (平均20.1℃)、2016年のキョウトキハダヒラタカゲロウの実験時で20.2–23.8℃ (平均22.1℃) であった。2015年に試験をおこなった4種では、いずれも試験開始時のDOは8–9程度であったが、その後経日で低下し、試験終了時には3–6程度まで減少した。2016年に実施したキョウトキハダヒラタカゲロウでは、試験開始時のDOは6程度と他4種より低

く、その後の減少も緩やかであった (図4)。

5℃および10℃から室温に移した後の5日間での平均生存期間は、ユミモンヒラタカゲロウで最も短く (5℃からの場合: 2日, 10℃からの場合: 0.33日, 以下同様)、次いでシロタニガワカゲロウ (2日および4日)、クロタニガワカゲロウ (3.5日および4日) の順となり、トラタニガワカゲロウとキョウトキハダヒラタカゲロウは室温に移して5日経った後もすべて生残した。また、実験終了まで生残した2種を除き、各試験区にお

いてフラスコ内の各個体がそれぞれ死亡した前日のDOを各個体の生存限界と仮定した場合、クロタニガワカゲロウでは5°C区で 5.54 ± 0.29 , 10°C区で 4.99 ± 0.55 , シロタニガワカゲロウでは同様に 5.23 ± 0.64 と 4.26 ± 1.20 , ユミモンヒラタカゲロウでは 6.77 ± 0.86 と 7.35 ± 0.97 となり, それらは互いに等しくなく (Kruskal-Wallis検定, 5°Cから室温へ移した区: $H=7.48$, $p<0.05$, 10°Cから室温へ移した区: $H=10.59$, $p<0.01$), ユミモンヒラタカゲロウがクロタニガワカゲロウに対し有意に高い値を示した (Scheffeの多重比較, 5°Cから室温へ移した区: $p<0.05$, 10°Cから室温へ移した区: $p<0.01$).

タニガワカゲロウ属3種のうちクロタニガワカゲロウの5°C区を除き, 室温飼育に移すと有意に酸素消費量が増大した (Mann-WhitneyのU検定, 図5). また, タニガワカゲロウ属の種間では, 5°C飼育における酸素消費量に差は見られなかったが (Kruskal-Wallis検定, $H=3.83$, $p>0.05$), それ以外の試験区ではすべて差が見られた (10°C区: $H=7.08$, $p<0.05$, 5°Cから室温へ移した区: $H=10.08$, $p<0.01$, 10°Cから室温へ移した区: $H=10.81$, $p<0.01$). なお, それらの区では酸素消費量の平均値が, 高い方からシロタニガワカゲロウ, クロタニガワカゲロウ, トラタニガワカゲロウという順になっており, いずれの区についてもシロタニガワカゲロウとトラタニガワカゲロウの値には有意差が見られた (Scheffeの多重比較, 10°C区: $p<0.05$, 5°Cと10°Cから室温へ移した区: $p<0.01$).

いずれの試験区においても, 経日的なDO低下にともなっておおむね鰓運動の頻度は増加していた (図4). クロタニガワカゲロウとシロタニガワカゲロウでは, 5°C, 10°Cいずれの試験区においても, 室温に移した直後に鰓運動の頻度が増加していた. トラタニガワカゲロウでは室温に移して2日後より鰓運動の頻度が増加していた. キョウトキハダヒラタカゲロウでは期間中のDOの変動幅が他種の事例より小さく, 鰓運動の頻度は緩やかに増加していた (図4). 全ての種において, DOの値とそのときの鰓運動の頻度の値には有意な負の相関が見られた (回帰直線の検定, クロタニガワカゲロウ: $r=-0.66$, $p<0.01$, トラタニガワカゲロウ: $r=-0.50$, $p<0.01$, シロ

タニガワカゲロウ: $r=0.65$, $p<0.01$, キョウトキハダヒラタカゲロウ: $r=-0.55$, $p<0.05$).

トラタニガワカゲロウの5°Cを除き, 室温飼育に移した後の鰓運動頻度は有意に増大した (Mann-WhitneyのU検定, 図6). また, 5°Cとその室温区ではいずれも, 種間で鰓運動の頻度には有意差が見られなかったが (Kruskal-Wallis検定, 5°C区: $H=3.63$, $p>0.05$, 5°Cから室温へ移した区: $H=6.81$, $p>0.05$), 10°Cとその室温区ではいずれも, 種間で鰓運動の頻度は等しくなく (Kruskal-Wallis検定, 10°C区: $H=14.10$, $p<0.01$, 10°Cから室温へ移した区: $H=14.53$, $p<0.01$), いずれもトラタニガワカゲロウの鰓運動頻度がキョウトキハダヒラタカゲロウに対して有意に低かった (Scheffeの多重比較, $p<0.01$). また, タニガワカゲロウ属3種のみで比較した場合, 10°C区のみ種間で等しくなく (Kruskal-Wallis検定, $H=6.77$, $p<0.05$), シロタニガワカゲロウとトラタニガワカゲロウの値に有意差が見られた (Scheffeの多重比較, $p<0.05$).

形態学的調査 今回試験に用いたカゲロウ類の大型個体各5尾における平均体長は, クロタニガワカゲロウが 11.7 ± 0.6 mm, トラタニガワカゲロウは 9.6 ± 0.7 mm, シロタニガワカゲロウは 12.4 ± 0.8 mm, ユミモンヒラタカゲロウは 13.4 ± 1.6 mm, ウエノヒラタカゲロウは 8.3 ± 1.2 mm, キョウトキハダヒラタカゲロウは 10.8 ± 2.3 mmで (表2), ウエノヒラタカゲロウがシロタニガワカゲロウ, ユミモンヒラタカゲロウに対し有意に小さかった (Tukeyの多重比較, ウエノヒラタカゲロウvsシロタニガワカゲロウ: $p<0.05$, ウエノヒラタカゲロウvsユミモンヒラタカゲロウ: $p<0.01$). また, タニガワカゲロウ属3種内ではシロタニガワカゲロウがトラタニガワカゲロウより有意に大きかった (Tukeyの多重比較, $p<0.01$).

採集されたヒラタカゲロウ科7種のうち, 採集個体数が少なかったエルモンヒラタカゲロウを除く6種について形態計測をおこなった. 各種における鰓の長さは, クロタニガワカゲロウで葉状鰓が体長の8.0–14.6%, 糸状鰓が4.0–12.5%, トラタニガワカゲロウではそれぞれ9.5–15.0%と2.9–7.5%, シロタニガワカゲロウでは7.4–11.1%と5.9–11.3%, ユミモンヒラタカゲロウは11.7–18.1%と2.5–7.6%, ウエノヒラタカゲロウは12.6–

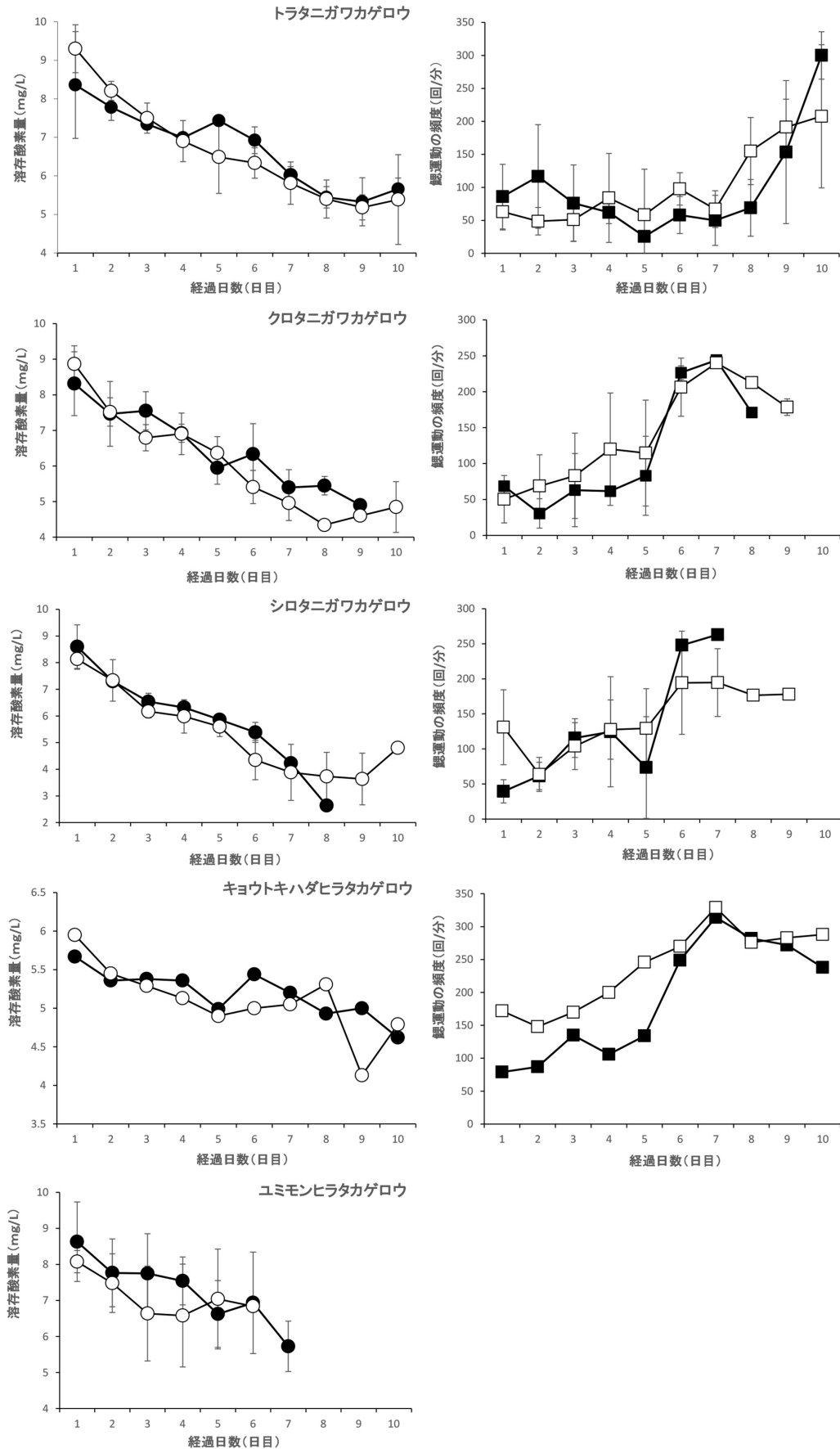


図4. 各試験区における溶存酸素量(D0:○及び●)と鰓運動の頻度(□及び■)の経日変化。(●と■は5℃, ○と□は10℃の実験系を示す。バーは標準偏差)

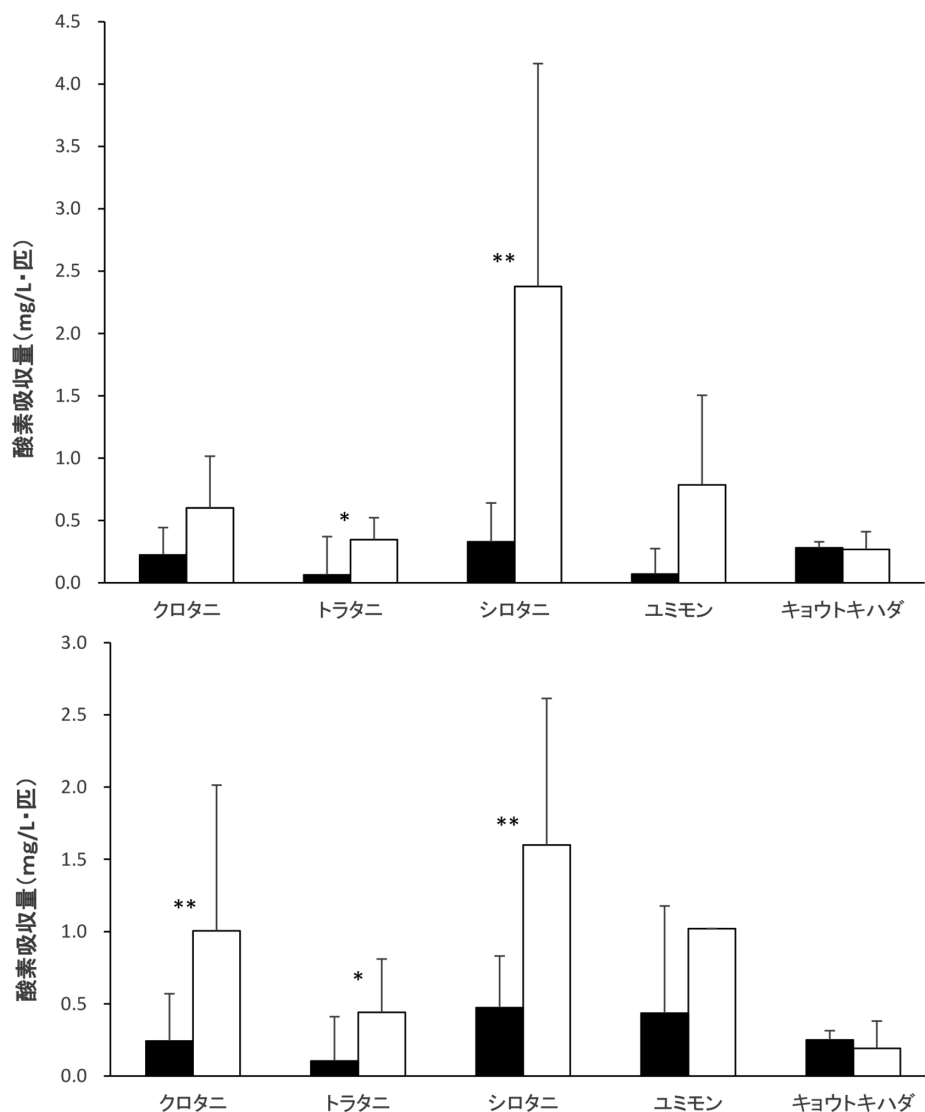


図5. 各カゲロウの平均酸素吸収量 (mg/L・匹). 上段: 5℃飼育5日間の平均 (黒塗り) と室温飼育に切り替えて5日間の平均 (白抜き). 下段: 10℃飼育5日間の平均 (黒塗り) と室温飼育に切り替えて5日間の平均酸素吸収量 (白抜き). バーは標準偏差. アスタリスクは水温の切り替え前後で酸素吸収量に有意差があったことを示す (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, Mann-Whitney のU検定. クロタニ: クロタニガワカゲロウ, トラタニ: トラタニガワカゲロウ, シロタニ: シロタニガワカゲロウ, ユミモン: ユミモンヒラタカゲロウ, キョウトキハダ: キョウトキハダヒラタカゲロウ)

19.8%と1.6–5.8%, キョウトキハダヒラタカゲロウは3.8–22.1%と10.7–30.9%であった (表2, 図7). 葉状鰓では, ヒラタカゲロウ属の2種はおおむねタニガワカゲロウ属の種よりも長く, タニガワカゲロウ属3種内ではトラタニガワカゲロウがシロタニガワカゲロウよりも有意に長かった (表3). また, 糸状鰓ではキョウトキハダヒラタカゲロウが他のカゲロウ類全種に比べて有意

に長く, タニガワカゲロウ属3種内ではシロタニガワカゲロウがトラタニガワカゲロウよりも有意に長かった (表3). 試験に用いたカゲロウ類のうち, タニガワカゲロウ属3種については体長組成が互いに等しくなく (Kruskal-Wallis検定, $H=10.15$, $p < 0.01$), シロタニガワカゲロウはトラタニガワカゲロウよりも有意に大きかった (Scheffeの多重比較, $p < 0.01$) (表2).

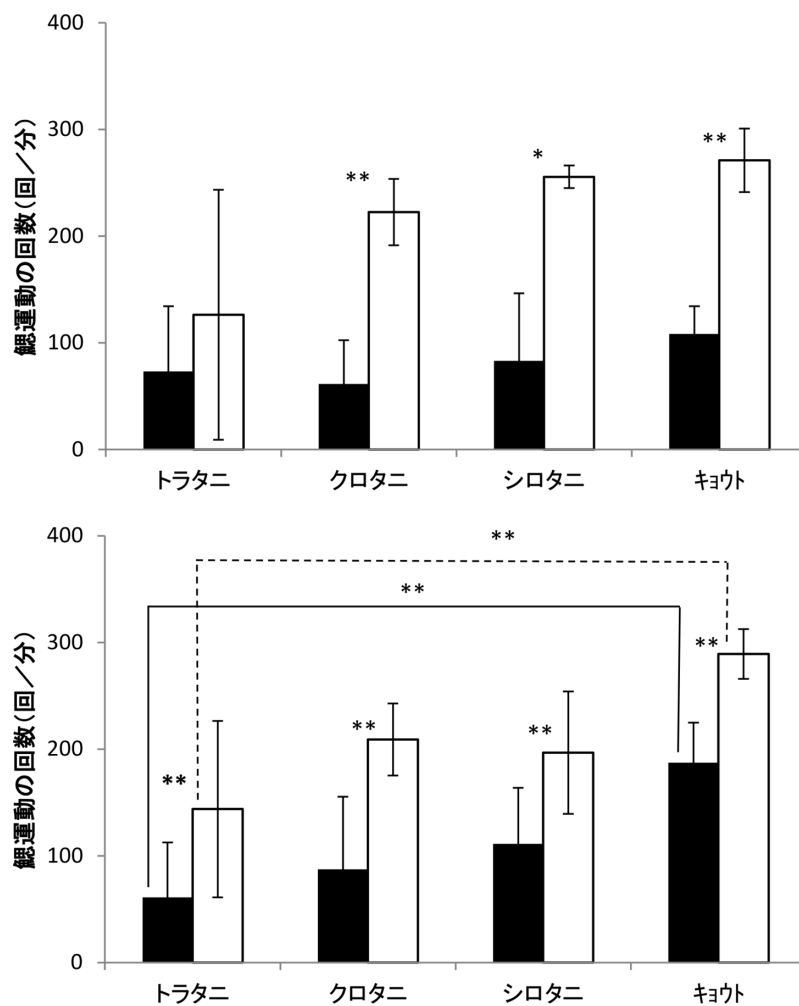


図6. 各カゲロウの平均鰓運動回数(回/分). 上段: 5℃飼育5日間の平均(黒塗り)と室温飼育に切り替えて5日間の平均(白抜き). 下段: 10℃飼育5日間の平均(黒塗り)と室温飼育に切り替えて5日間の平均(白抜き). バーは標準偏差. アスタリスクは水温の切り替え前後および実線, 破線の試験区間で鰓運動回数に有意差があったことを示す(Mann-WhitneyのU検定, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$. ユミモンヒラタカゲロウは3回の試験中2回で常温に移す前および移した翌日に死亡していたため解析から除外した. トラタニ: トラタニガワカゲロウ, クロタニ: クロタニガワカゲロウ, シロタニ: シロタニガワカゲロウ, キョウト: キョウトキハダヒラタカゲロウ)

葉状鰓に対する糸状鰓の比率は, クロタニガワカゲロウで43.5–100.0%, トラタニガワカゲロウでは28.6–77.5%, シロタニガワカゲロウでは60.0–130.2%, ユミモンヒラタカゲロウは18.8–43.7%, ウエノヒラタカゲロウは12.7–30.8%, キョウトキハダヒラタカゲロウは93.8–516.7%であり(表2), タニガワカゲロウ属3種内ではシロタニガワカゲロウがトラタニガワカゲロウより有意に大きかった(Scheffeの多重比較, シロタニガ

ワカゲロウvsトラタニガワカゲロウ: $p < 0.05$).

考 察

今回室内実験に用いたカゲロウ類の多くで, 水温が上昇すると酸素消費量が増加し, 鰓を動かせる種類では鰓運動の頻度も増加したことから, これらカゲロウ類は水温の変化に応じて鰓からの酸素の取り込みを増減させていることが

表2 試験に用いたカゲロウ類各種の体長に占める鰓の長さ、()内は平均値 (※: ウエノヒラタカゲロウの第1鰓は他の鰓と比べて極端に大きいため除外している)

種 名	体長 (±標準偏差, n=5)	各鰓の長軸長(体長比: %)		糸状鰓の最大長/葉状鰓最大長(%)
		葉状鰓	糸状鰓	
クロタニガワカゲロウ	11.7±0.6	8.0-14.6(11.0)	4.0-12.5(8.7)	43.5-100(77.7)
トラタニガワカゲロウ	9.6±0.7	9.5-15.0(12.2)	2.9-7.5(5.7)	28.6-77.5(47.1)
シロタニガワカゲロウ	12.4±0.8	7.4-11.1(9.4)	5.9-11.3(9.1)	60.0-130.2(95.5)
ユミモンヒラタカゲロウ	13.4±1.6	11.7-18.1(15.3)	2.5-7.6(4.7)	18.8-43.7(30.4)
ウエノヒラタカゲロウ※	8.3±1.2	12.6-19.8(16.3)	1.6-5.8(4.0)	12.7-30.8(24.1)
キョウトキハダヒラタカゲロウ	10.8±2.3	3.8-22.1(12.8)	10.7-30.9(21.6)	93.8-516.7(198.7)

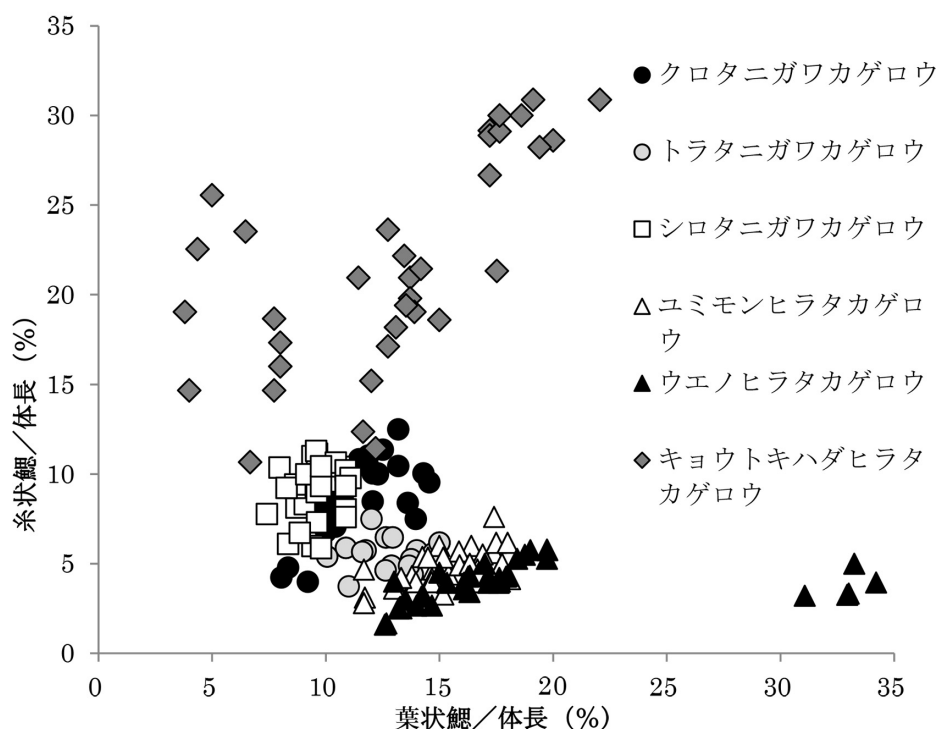


図7. 各カゲロウの体長に対する糸状鰓と葉状鰓の大きさ(長軸長)の比較.

表3. カゲロウ類各種間における糸状鰓, 葉状鰓の大きさの比較(各体長比での Scheffe の多重比較による有意性を示す. ※: ウエノヒラタカゲロウの第1鰓は他の鰓と比べて極端に大きいため除外している)

	葉状鰓					
	クロタニガワ カゲロウ	トラタニガワ カゲロウ	シロタニガワ カゲロウ	ユミモンヒラタ カゲロウ	ウエノヒラタ カゲロウ	キョウトキハダ ヒラタカゲロウ
クロタニガワカゲロウ	—	—	—	**	**	—
トラタニガワカゲロウ	—	—	**	—	**	—
糸状鰓	—	*	—	**	**	**
シロタニガワカゲロウ	—	*	—	**	**	**
ユミモンヒラタカゲロウ	**	—	**	—	—	—
ウエノヒラタカゲロウ※	**	—	**	—	—	**
キョウトキハダヒラタカゲロウ	**	**	*	**	**	—

—: 有意差なし, *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$

推定された。カゲロウ類の酸素の取り込み量は周囲の溶存酸素濃度に対応しておこなわれていると予測されるが、飼育水中の溶存酸素濃度は水温の変化よりもむしろ試験開始からの日数に応じて低下していた。毎回の溶存酸素量と鰓運動の回数には相関が見られたが、今回溶存酸素については操作的な試験設定をおこなっていないため、種ごとの水温と溶存酸素への適応度を区別して比較することはできなかった。今後は水温を固定して溶存酸素濃度を増減させるなど、鰓の酸素取り込みに関与する要素がより明確になる試験をおこなう必要がある。

タニガワカゲロウ属では、いずれの水温区においてもおおむねシロタニガワカゲロウの酸素消費量が大きく、次いでクロタニガワカゲロウ、トラタニガワカゲロウの順であったが、鰓運動の頻度には種間で明瞭な違いは見られなかった。このことは、鰓を動かすことにより取り込むことができる酸素の量が、種によって相違することを示唆している。鰓の形態面から見ると、酸素消費量の大きいシロタニガワカゲロウは糸状鰓が大きく、酸素消費量が小さいトラタニガワカゲロウではむしろ葉状鰓の方がよく発達している。こうしたことから、タニガワカゲロウ属内では糸状鰓が発達する種ほど酸素の取り込み効率が高い可能性がある。クロタニガワカゲロウ、トラタニガワカゲロウは上流域の平瀬に多いが、その中でもトラタニガワカゲロウは流れの早い平瀬、クロタニガワカゲロウは流れの遅い平瀬で多かった。トラタニガワカゲロウはいずれの水温区においても酸素消費量が少ないが、本種は野外では相対的に溶存酸素濃度の高い場所にみられたので、酸素の取り込み能力自体はあまり高くないのかもしれない。なお、シロタニガワカゲロウは3種内で唯一、相対的に溶存酸素濃度の低いと考えられる中流域にみられたが、糸状鰓の長さではクロタニガワカゲロウと明瞭な違いはなかったこと、酸素消費量においてはシロタニガワカゲロウが有意に大きかったことから、体の大きさに比して類似する大きさの糸状鰓を持つ種間でも、酸素の取り込み能力には差異があるものと推定される。また、葉状鰓に対する糸状鰓の大きさにはトラタニガワカゲロウとシロタニガワカゲロウの間に有意な差があっ

た。両鰓は呼吸の折には同時に動いており、葉状鰓と糸状鰓の大きさの違いは酸素の取り込み能力の差として現れる可能性がある。すなわち、こうした鰓の形態の違いが、各カゲロウの生息環境への適応能力の差を示しているかもしれない。

キョウトキハダヒラタカゲロウは、鰓運動が可能な4種の中で比較的単位時間あたりの鰓運動の回数が多く、高水温下でその回数は増大したが、他のカゲロウと異なり高水温下でも酸素消費量は増加しなかった。本種は他種に比べて明瞭に糸状鰓が発達していることから、酸素の取り込み量が多く、相対的に溶存酸素量の少ない場所に棲息できることが予測されるが、本研究では本種はむしろ酸素消費量が小さく、現地調査では上流域の流れの遅い平瀬などに多く生息していた。この点については、同じ糸状鰓でも属間での鰓の形態的、機能的違いにより酸素を取り込む効率が異なっていることが想定されるため、糸状鰓の長さのみならず、さらに細かい構造の差異を明らかにすることが重要である。

ユミモンヒラタカゲロウは、5℃、10℃いずれの試験区においても、常温に移してから有意な酸素消費量の増加は見られなかった。また、本種は常温へ移してからの生存日数が調査したカゲロウ類で最も短かった。河川において本種は上流域の早瀬という比較的溶存酸素の高い場所に生息しており、タニガワカゲロウ属のように鰓を動かして積極的に酸素を取り込む機能を持たない。本研究の結果は、水温が上昇して溶存酸素濃度が低下した際に、本種が能動的に酸素の取り込み量を増やすことができず、酸素消費量を増大させることなく早期に死に至ったことを示していると思われる。同属で最も流速の早い激流部にみられたウエノヒラタカゲロウでは、採集後試験開始までに全ての個体が死亡しており、これらヒラタカゲロウ属の2種はともに溶存酸素量の多い環境下に依存した生活を送り、低酸素濃度に極めて弱い種であるといえる。ウエノヒラタカゲロウの第1鰓が極端に大きいのは、流されないための吸盤の役割を担っているからと考えられているが(今西, 1994; 可児, 1978; 大串, 2004)、本種の第1鰓を除いても、今回用いたヒラタカゲロウ属2種の葉状鰓は総じてタニ

ガワカゲロウ属, キハダヒラタカゲロウ属の種よりも大きく, ヒラタカゲロウ属2種の葉状鰓の発達, 溶存酸素の取り込みというよりも, 流速の早さという物理環境への適応過程によるものではないかと思われる。また, タニガワカゲロウ属内においても, 葉状鰓の大きいトラタニガワカゲロウが最も流速の早い場所, 葉状鰓の小さいシロタニガワカゲロウが流れの緩やかな中流域でみられており, 本属においても葉状鰓の大きさが流速への適応度合いを示している可能性がある。こうしたことから, 多くの属間や属内で葉状鰓の発達度合いと流速への適応度合いが相関している可能性もあるため, 今後多くの種で比較検討が必要である。

謝 辞

本研究は愛媛県立宇和島東高等学校生物部水生班による課題研究をまとめ直したものである。調査研究に参加した卒業生の田中君, 赤松君, 家藤君3者の大学でのさらなる活躍を期待している。

引用文献

- 今西錦司. 1994. 平凡社ライブラリー36. 生物社会の論理. 平凡社, 東京. 302pp.
- Eriksen C. H. 1963. Respiratory regulation in *Ephemera simulans* Walker and *Hexagenia limbata* (Serville) (Ephemeroptera). *Journal of Experimental Biology*, 40: 455–467.
- 大串龍一. 2004. 水生昆虫の世界—淡水と陸上をつなぐ生命. 東海大学出版会, 東京. 232pp.
- 大野正彦. 1985. 東京都内におけるユスリカの生態Ⅲ. 善福寺に生息する2種のユスリカ幼虫の酸素欠乏に対する耐性. *日本生態学会誌*, 35: 103–111.
- 可児藤吉. 1978. 可児藤吉全集 全一卷. 思索社, 東京. 427pp.
- 武藤敦彦. 1981. 蜉蝣目幼虫数種の鰓のビート数と溶存酸素量の関係. *日本環境衛生センター所報*, (8): 83–87.

南予生物19: 68–78, (2019年9月4日受理)

連絡先: 大本将人 (e-mail: masapitokun@gmail.com)