

新種アミメカゲロウモドキ（仮称）の生活史について

理科（生物） 青柳 育夫

1. はじめに

『1978年9月11日午後7時過ぎ、宇都宮市内の鬼怒川からカゲロウの大群が発生した。カゲロウは橋の水銀灯に引き寄せられ、吹雪のように舞つて視界をさえぎり、死骸は道路にうず高く積もった。あわててブレーキを踏んだ車は死骸でスリップし、約20台が玉突き事故に巻き込まれた。（9月12日付、下野新聞より）』

このカゲロウはアミメカゲロウ (*Ephoron shigae* Takahashi) といい、鬼怒川では1977年から80年にかけてこのような大発生を記録している。鬼怒川以外にも全国各地の34河川で生息が確認されており、いずれも毎年9月の上旬から中旬の数日間に大量に羽化することが知られている。1985年9月には、NHK特集として福島県阿武隈川での大発生のようすが「カゲロウ大発生、阿武隈川異変」というタイトルで放映されている。また、雌雄がほぼ同数生息している河川（阿武隈川など）と、雌しか生息していない河川（鬼怒川など）があり、それぞれ両性生殖と単為生殖がおこなわれていることが明らかになった。このように、羽化時期が同調して大発生が引き起こされる点や生殖方法の進化という点からも注目されている種である。

筆者は平成4・5年度大学院派遣研修（宇都宮大学教育学部教育学研究科）において、『アミメカゲロウの両性個体群と雌性個体群の生殖方法』について調査することにした。ところがその調査の過程で、1992年9月、従来のアミメカゲロウとは形態や生態が異なる近縁種が、鬼怒川下流部（茨城県結城郡石下町）において発見された。この近縁種は日本未記録種であったため、アミメカゲロウモドキと仮称することにした。従来のアミメカゲロウが日没直後に羽化・産卵するのに対し、アミメカゲロウモドキは日の出前に羽化・産卵をおこなうなどいくつかの点で対照的な特徴をもっていることが明らかになった。そのため、当初の研究テーマを変更して、アミメカゲロウモドキの生活史を調査し、従来のアミメカゲロウの生活史との比較をおこなった。また、両種の染色体に関しても調査した。

2. アミメカゲロウモドキ発見にいたる経緯

1992年9月1日

全ては一枚のメモから始まった。朝、研究室の机の上に指導教官の中村和夫教授のメモがのっていた。『神奈川県環境科学センターの石綿氏よりて
1あり。茨城県下館工事事務所の長塚さんからの情報によると、10日ほど前
から鬼怒川でアミメカゲロウが大発生しているらしい……』アミメカゲロウ
は9月上旬から中旬にかけて夕暮れ時に大発生することが知られているが、
10日ほど前といったらお盆が終わったころである。これはいくらなんでも時期的
に早すぎる。「長塚さんは別のカゲロウとみまちがえているのでは……」
念のため長塚さんに連絡をとって直接聞いてみると、「朝、飛んでるよ」とい
う話である。これでますます別のカゲロウの可能性がでてきたが、せっかく
電話をくれた石綿さんの手前、一応現地に行って確認だけはしておこうとい
うことになり、その日の午後、下館工事事務所へとむかった。

下館工事事務所は茨城県結城群石下町にあった。町の中を流れる鬼怒川には、石下橋と石下大橋がかかっており、長塚さんは「少なくとも5、6年前か
ら毎年2つの橋でカゲロウが大発生している。」という話をしてくれた。
しかし、この時点では半信半疑であった。仮にアミメカゲロウが発生してい
るとしても、そう大した量ではないだろうとたかをくくっていたのである。

実際に石下橋に行ってみると、橋を照らす水銀灯の周囲に赤土のようなもの
が10センチくらいの厚さで積もっていた。「何だ？この土は……」
一瞬考え込んだ。だが、次の瞬間、今までの常識を覆すとんでもないことが
おこっているのでは、という興奮に襲われた。よく見ると土だとばかり思
っていたものは、カゲロウが車に踏み潰され乾燥し粉状に変わったものであつた
のだ。まだ潰されていないカゲロウの死骸も多数残っていた。しかも、一
ヵ所だけではなく全ての水銀灯の下には、カゲロウの土が同心円状に広がっ
ていて。もし、これが本当にアミメカゲロウだとしたら、発生の時期の点から
みても一大事件なのである。なるべく形の崩れていないカゲロウの死骸を集
めて研究室へ引き返した。ところで、このカゲロウがアミメカゲロウ科であ
るかどうかは翅の翅脈が重要なポイントになる。大ざっぱにいふと、翅脈が
網の目のようになっているのが特徴で、そこからアミメカゲロウの名前が由來
している。調べてみると、まさに日本産アミメカゲロウ科の特徴を示してい
たのである。この日を境に筆者のカゲロウ研究は一変したのであった。

9月2日

昨日の結果を神奈川県環境科学センターの石綿氏に連絡した。しかし、飛来する現場を確認したわけではないので、夕方、中村教授と石下橋の現場でおちあい調査することにした。この時点では、アミメカゲロウは日没後に羽化するという固定観念があったので、何の疑問もなく夕方調査しようということになったのである。夜の8時までに飛んできたアミメカゲロウは全部で10匹程度であった。もう大発生の山は越えたのだろうと判断した。

「もう少し早く気がついていれば……。今となっては来年の発生を待つしかない。」と半分はあきらめていたのである。

9月3日

カゲロウの情報をいただいた下館工事事務所の長塚さんに一応お礼の電話をした。すると、長塚さんから目からウロコが落ちるような言葉が返ってきたのである。「何言ひってんの。夕方じゃなくて朝だよ、朝。朝の6時ころにはもう終わってるよ。」我々の頭には、アミメカゲロウニ夕方 という図式ができあがっていて、最初に「朝でてます。」と言われたにもかかわらず、従来どおりの夕方の調査で判断してしまっていたのであった。

9月5日

朝、4時45分。中村教授が石下橋に着くとすでに水銀灯の下ではカゲロウが黒い塊となって橋全体を包み込むように群れ飛んでいた。朝、羽化する新しいタイプのカゲロウが我々の目の前に姿を現した最初の瞬間であった。

その後の調査で、夕方飛來したのは従来のアミメカゲロウで、朝飛來したのは新種のカゲロウ（アミメカゲロウ科）であることが判明した。アミメカゲロウと形態がよく似ていることから、アミメカゲロウモドキと仮称することにした。



図1 カゲロウの死骸

3. アミメカゲロウモドキの生息地域

鬼怒川における生息地域の調査は、1992年9月2日～3日と1993年5月7日～8日の2回、宇都宮市内の新鬼怒橋から茨城県守谷町の利根川本流との合流部までの間でおこなった。1回目は鬼怒川にかかる各橋の水銀灯下に堆積したアミメカゲロウモドキの死骸の有無によって、2回目は各橋の周辺で河床に残された幼虫の巣穴跡の有無によって生息範囲を調査した。

その結果、水銀灯下にアミメカゲロウモドキの死骸が堆積していた橋は、茨城県下妻市鬼怒川大橋から守谷町滝下橋までの8橋で、その間の距離は約30kmであった。幼虫の巣穴跡の調査では、さらに上流の2橋周辺まで巣穴を確認することができた。巣穴は全て粘土質の河床にU字型に掘られていて、砂礫質の河床からは見いだせなかった。このことから、アミメカゲロウモドキは粘土質の河床に特殊化して生息していると思われる。一方、アミメカゲロウは砂礫質の河床に生息することが知られており、鬼怒川のように両種が同一地域に生息している場合でも、河床の底質の違いによって生息場所は異なっていると思われる。

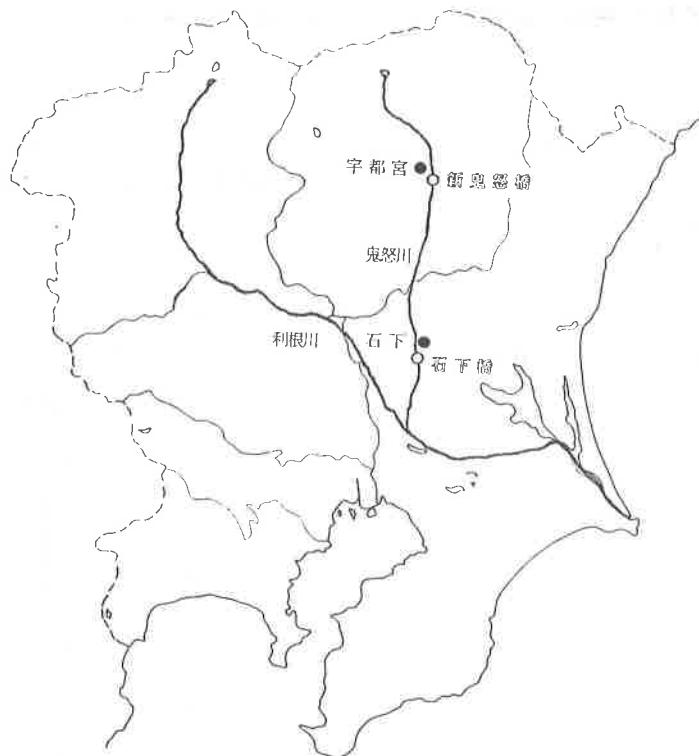


図2 鬼怒川における調査地

橋名	所在地	底質	死骸	巣穴跡
1.新鬼怒橋	栃木・宇都宮市	砂礫(頭大)	-	-
2.桑島大橋	栃木・宇都宮市	砂礫(頭大)	-	-
3.宮岡橋	栃木・上三川町	砂礫(頭大)	-	-
4.鬼怒大橋	栃木・真岡市	砂礫(頭大)	-	-
5.砂ヶ原橋	栃木・二宮町	砂礫(頭大)	-	-
6.大道泉橋	栃木・二宮町	砂礫(頭大)	-	-
7.中島橋	茨城・下館市	砂礫(頭大)	-	-
8.川島橋	茨城・下館市	砂礫(こぶし大)	-	-
9.船玉橋	茨城・関城町	砂礫(こぶし大)	-	-
10.鬼怒川橋	茨城・関城町	砂礫(所々に粘土塊)	-	+
11.駒城橋	茨城・下妻市	砂礫(一部に粘土層)	-	+
12.鬼怒大橋	茨城・下妻市	砂礫(一部に粘土層)	++	++
13.大形橋	茨城・千代川村	砂礫(橋改修工事中)	++	(-)
14.石下橋	茨城・石下町	粘土層(一部に砂堆積)	+++	+++
15.石下大橋	茨城・石下町	粘土層(一部に砂堆積)	+++	++
16.美妻橋	茨城・水海道市	粘土層(一部に砂堆積)	++	++
17.豊水橋	茨城・水海道市	貝化石層(成田層)露出	+	+
18.玉台橋	茨城・水海道市	粘土層	+	+++
19.滝下橋	茨城・守谷町	粘土層	++	++

死骸 (+ : 重ならない程度、 ++ : 層をなす程度、

+++ : 層の最大の厚さが 10 cm を超える程度)

巣穴跡 (+ : 数 m² 程度、 ++ : 数十 m² 程度、 +++ : 数百 m² 以上)

表 1

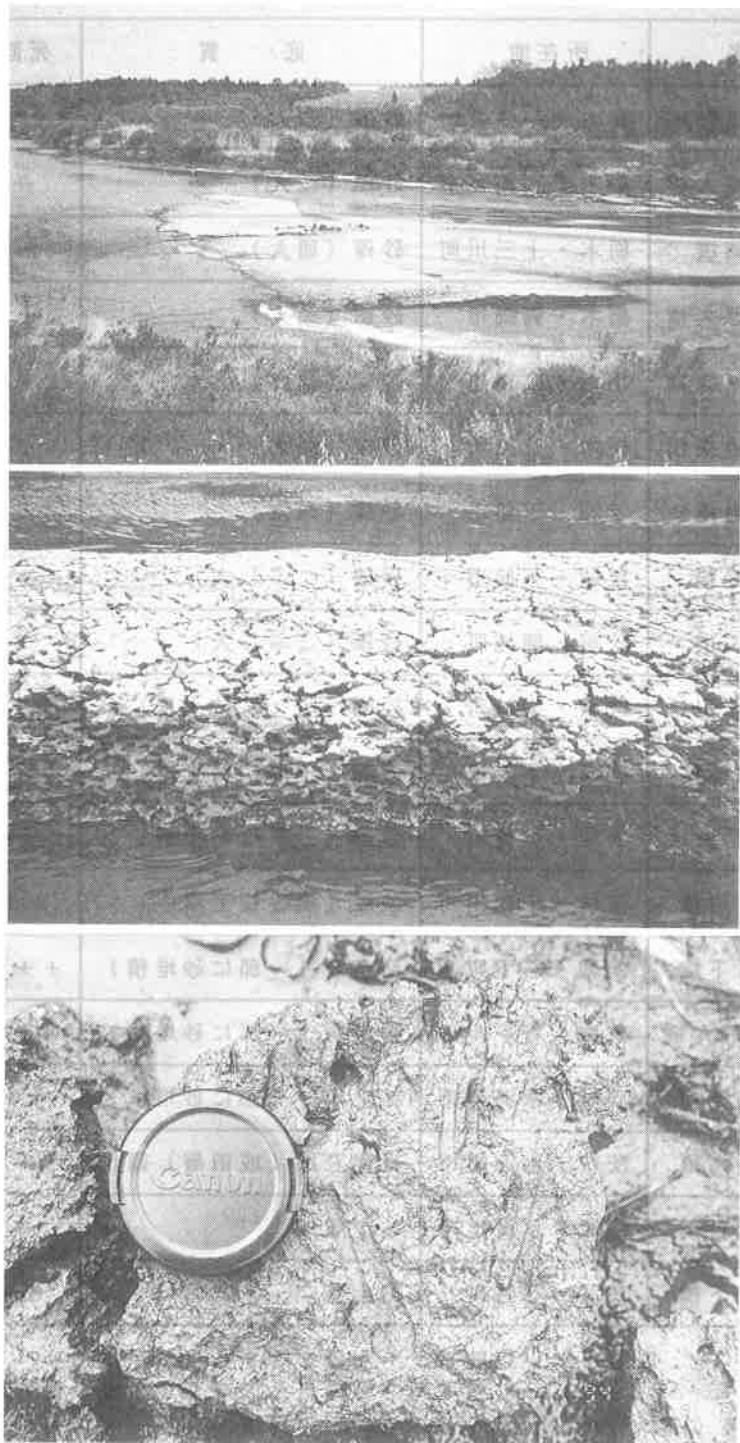


図3 アミメカグロウモドキの巣穴跡

4. 幼虫の形態と生育

(1) 室内飼育実験

アミメカゲロウとアミメカゲロウモドキの卵をそれぞれ恒温器内で孵化させ、直径 4.5 cm のシャーレ内に腐葉土と水道水を入れて飼育した。カゲロウ類は終齢幼虫になるまでに十数回の脱皮をおこなうといわれているが、この室内飼育実験では4回の脱皮（5齢幼虫）まで確認できた。

両種の1齢から5齢までの幼虫の頭部形態を比較すると、アミメカゲロウモドキは孵化直後の1齢幼虫から下顎牙が突出しており2齢以降もよく発達している。またアミメカゲロウよりかなり大型である。さらに、エラの形態を比較すると、エラの分枝のし方に顕著な違いがあった。これらのことから、孵化直後の若齢幼虫では、両種の形態に大きな差異がみとめられた。

(2) 自然条件下での幼虫の生育

石下橋の上流約30mの地点において、1993年4月中旬から8月にかけて、10cm × 10cm の範囲の底質内に生息する幼虫を採集した。幼虫は頭幅・体長・下顎牙長などを測定した。孵化直後の1・2齢幼虫が4月から8月上旬まで確認されたことから、アミメカゲロウモドキ卵の孵化は、かなり長期間にわたっていることが明らかになった。幼虫の平均生息密度は、8月下旬で1830個体/m²で、孵化直前の終齢幼虫に限定しても830個体/m²を示しており、きわめて高密度に生息している。採集された幼虫についても、室内飼育によって得られた幼虫と同様に、アミメカゲロウモドキの下顎牙の突出はアミメカゲロウと比較して顕著であった。

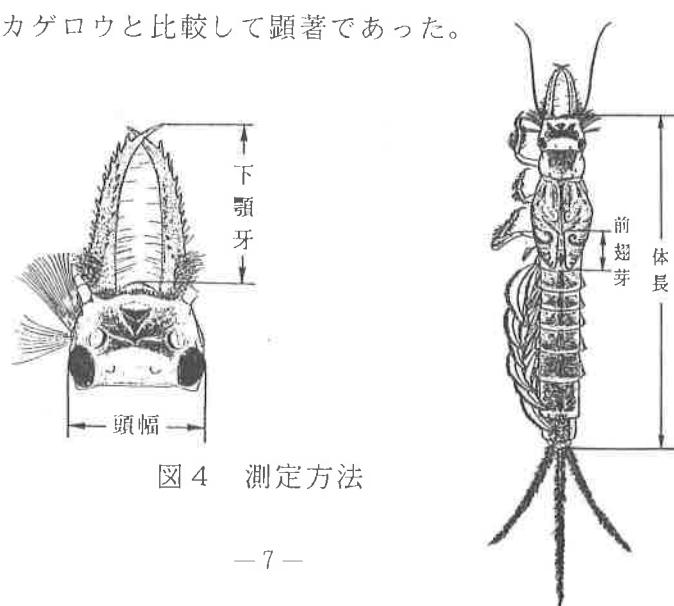


図4 測定方法

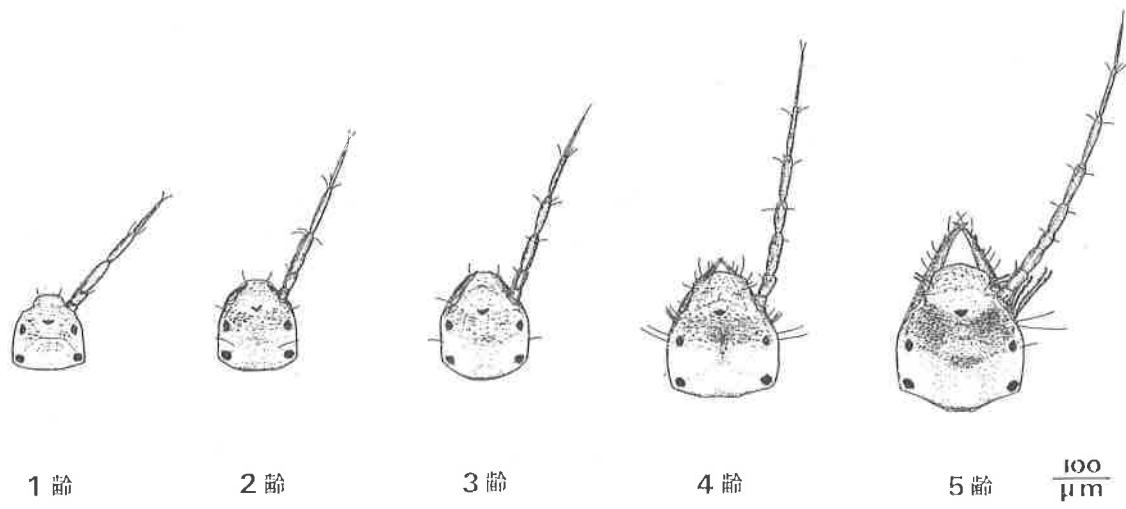


図5 アミメカゲロウ若齢幼虫（1齢から5齢）の頭部形態

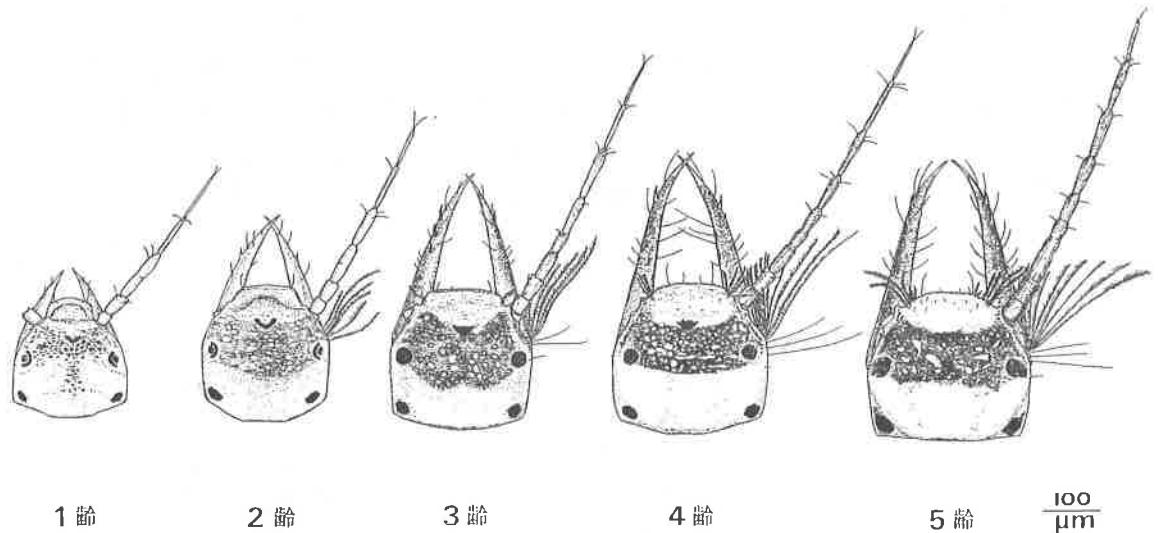


図6 アミメカゲロウモドキ若齢幼虫（1齢から5齢）の頭部形態

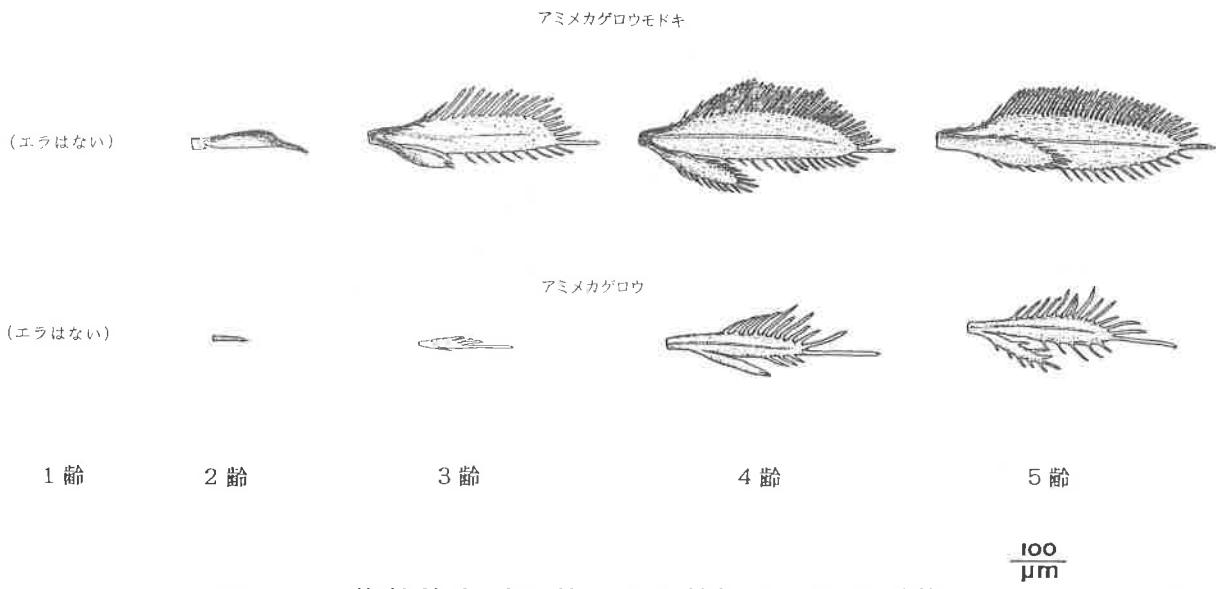


図 7 . 若齢幼虫（1齢から5齢）のエラの形態。

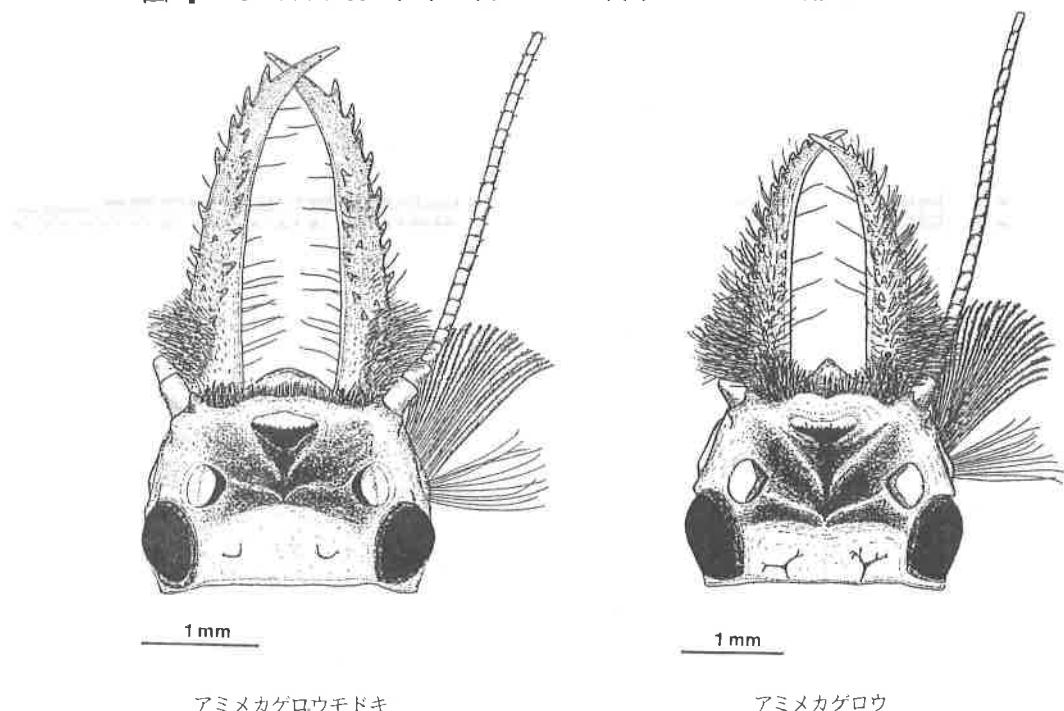


図 8 . 頭部形態の比較

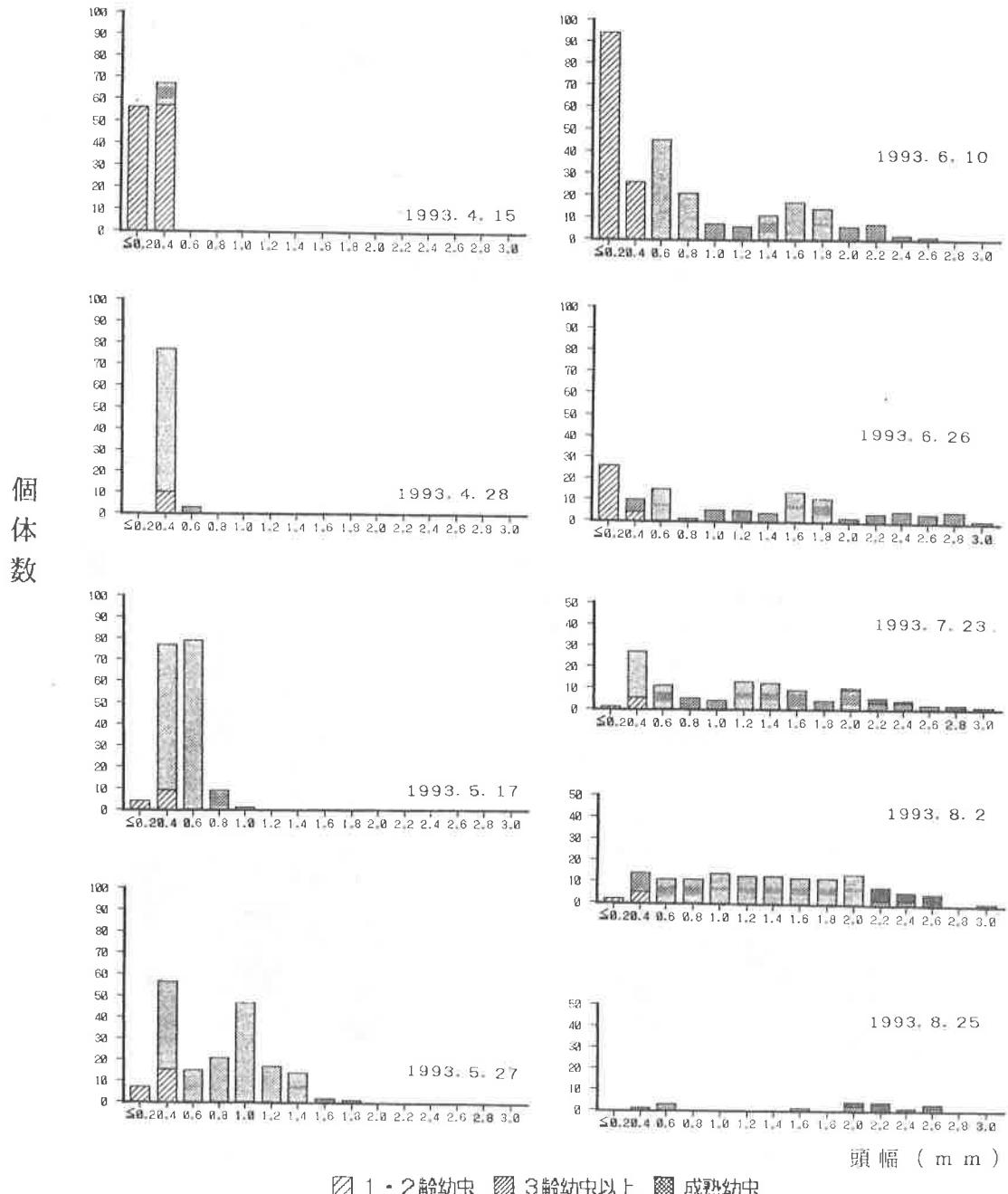


図9 幼虫の成長

5. 亜成虫および成虫の羽化生態

ライトトラップを使用した羽化生態調査を石下橋下流約20mの左岸において1993年7月から11月までの間に計35回実施した。ライトトラップは図に示すように、イスの背面に白い布を広げクリップで固定した水銀灯を発電機で点灯させた。水銀灯下には、70%エタノールの入った四つ切り写真用バット（42×33cm）を置き、内部に落ちて固定された個体を採集した。バット内に落下した個体は、バットを5分間隔で交換することにより経時に採集した。また、カゲロウ類の雄は終齢幼虫から羽化して亜成虫となり、さらにもう一回脱皮をして成虫となるが、雌は亜成虫のままで成虫になることはない。

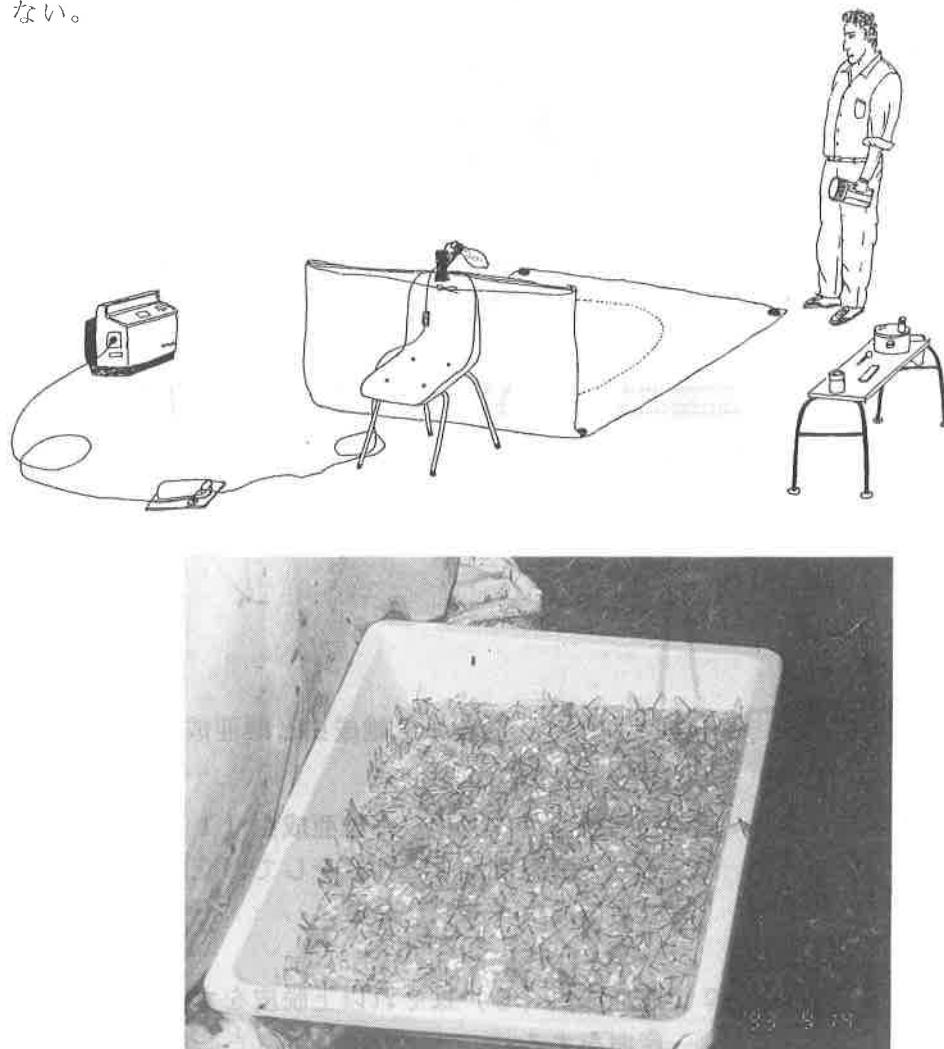


図10 ライトトラップ

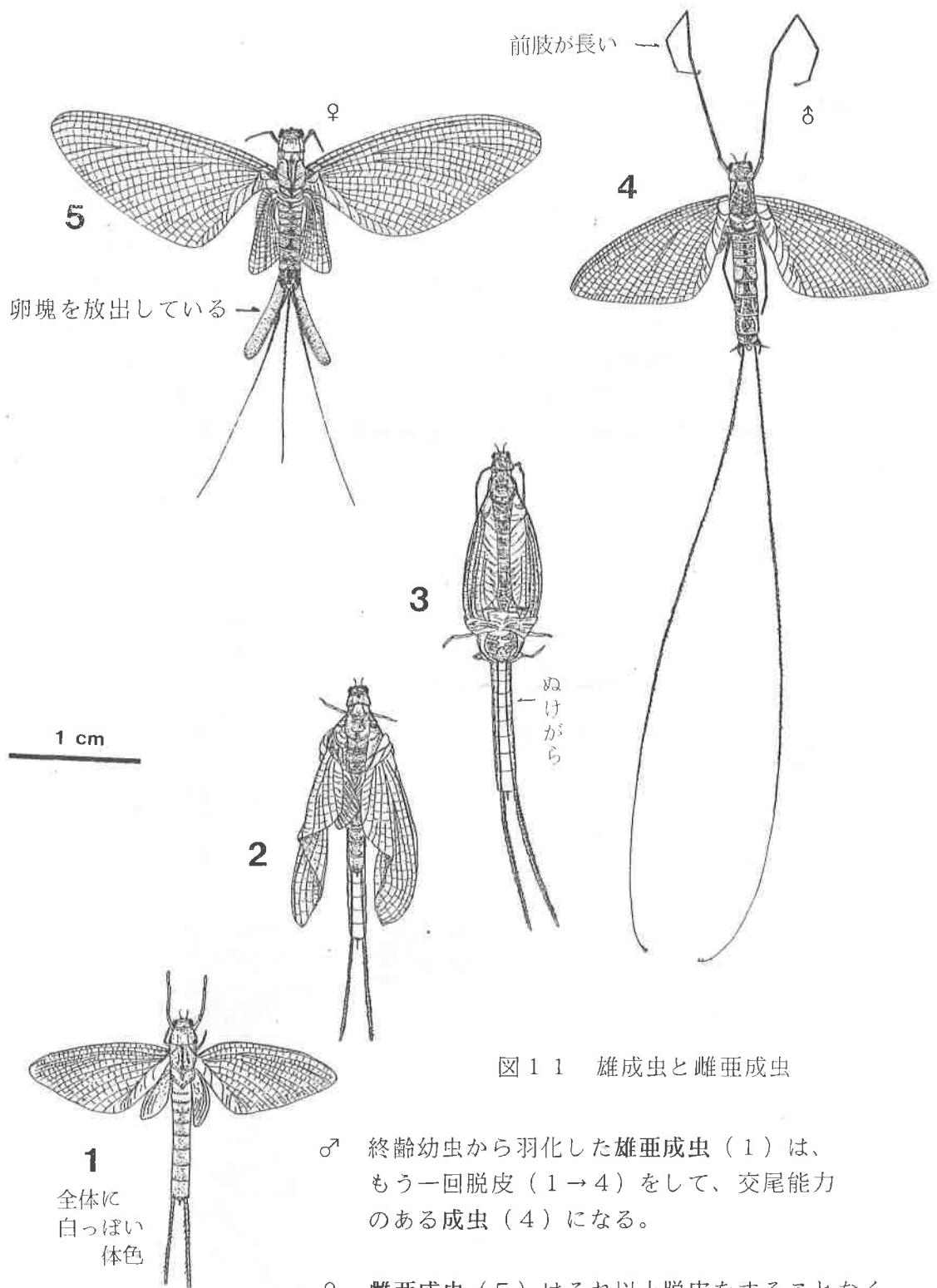


図 1 1 雄成虫と雌亜成虫

♂ 終齢幼虫から羽化した雄亜成虫（1）は、もう一回脱皮（1→4）をして、交尾能力のある成虫（4）になる。

♀ 雌亜成虫（5）はそれ以上脱皮をすることなく、産卵をする。

(1) 羽化期間と羽化時間帯

羽化は、1993年7月23日から10月23日までの3カ月にわたり観察された。そのうち、一日あたりの飛来数が10万匹を越えたのは、9月14日と19日で、9月中旬に羽化のピークを示した。アミメカゲロウの羽化期間は数日から数週間であることと比較すると、アミメカゲロウモドキの羽化は、かなり長期にわたっていることが判明した。

また、アミメカゲロウモドキは、日の出約90分前から水銀灯への飛来が始まり、日の出20～30分前に飛来のピークを示した。さらに日の出約15分後には、飛来が終了した。水銀灯へは、雄亜成虫がまず飛来し、続いて脱皮をすませた雄成虫が集まり、最後に多量の雌亜成虫が飛來した。これらの時間帯は日の出時刻の変化に連動しているが、飛來は空が明るくなる前から始まっていることから、光を感じて羽化がおこるのではなく、体内リズムに依存していると思われる。図14は、1993年9月19日の時間帯別飛來数を示している。

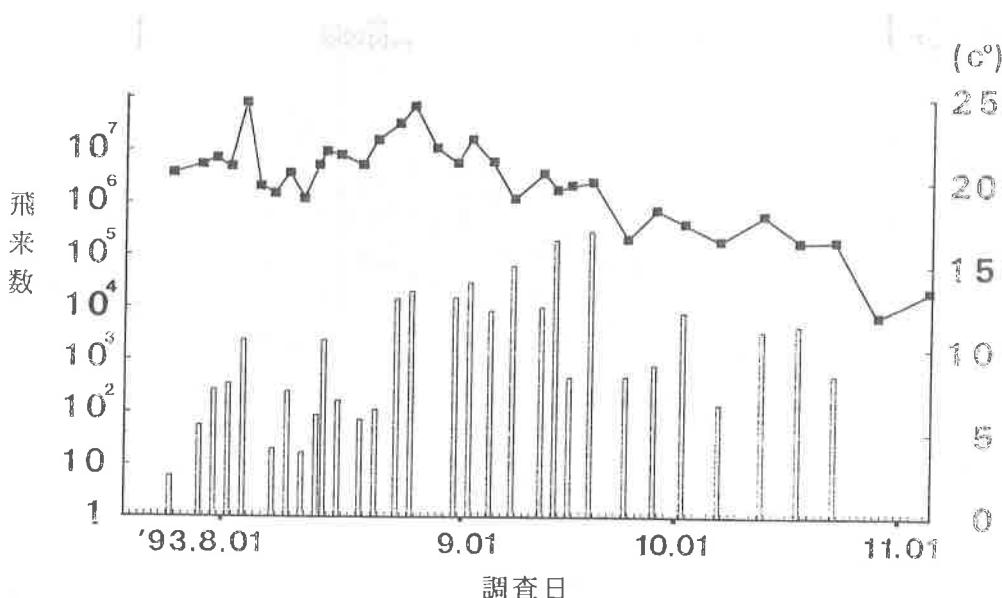


図12. 水温と飛来数

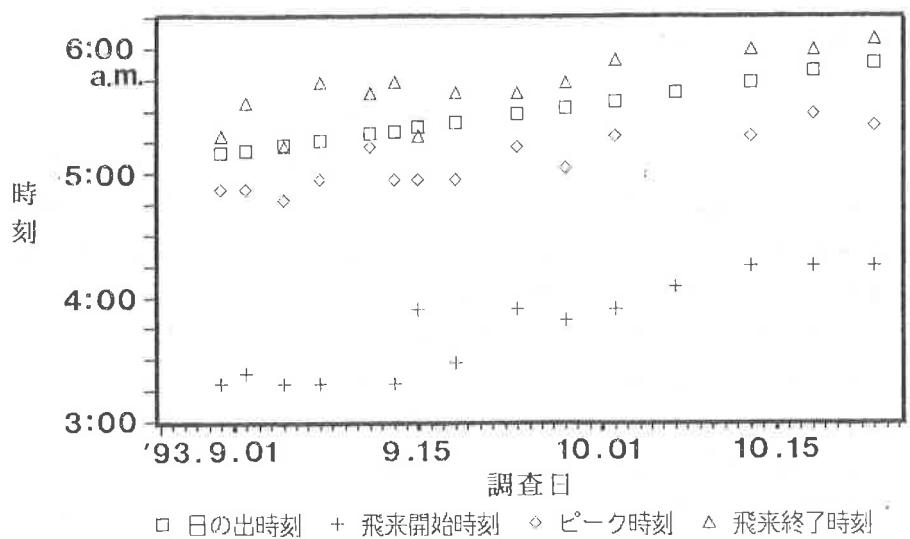


図13. 飛來時間帯

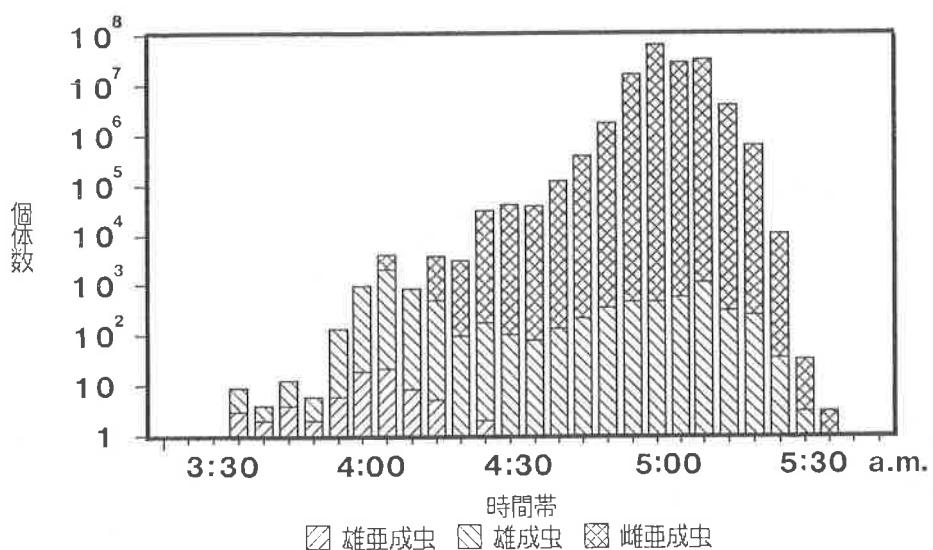


図14. 時間帯別飛来数 (1993年9月19日)

(2) 卵サイズと藏卵数

アミメカゲロウの卵径が約 0.16 mm であるのに対し、アミメカゲロウモドキの卵径は、約 0.25 mm であった。このことから、アミメカゲロウモドキの卵サイズをアミメカゲロウ卵と比較すると、卵径で 1.56 倍 ($0.25 / 0.16$)、体積で 3.80 倍 (1.56^3) 大型であった。

雌亜成虫の一腹の藏卵数は、頭幅のサイズと高い相関を示した。アミメカゲロウモドキ雌亜成虫の平均頭幅 (2.40 mm) における平均藏卵数は 870.8 であった。同一頭幅のアミメカゲロウの平均藏卵数は 3393.5 であることから、アミメカゲロウモドキの藏卵数はアミメカゲロウより顕著に少ない。

これらのことから、アミメカゲロウモドキは大型の卵を少数産卵（大卵少産）し、アミメカゲロウは小型の卵を多数産卵（小卵多産）することが明らかになった。

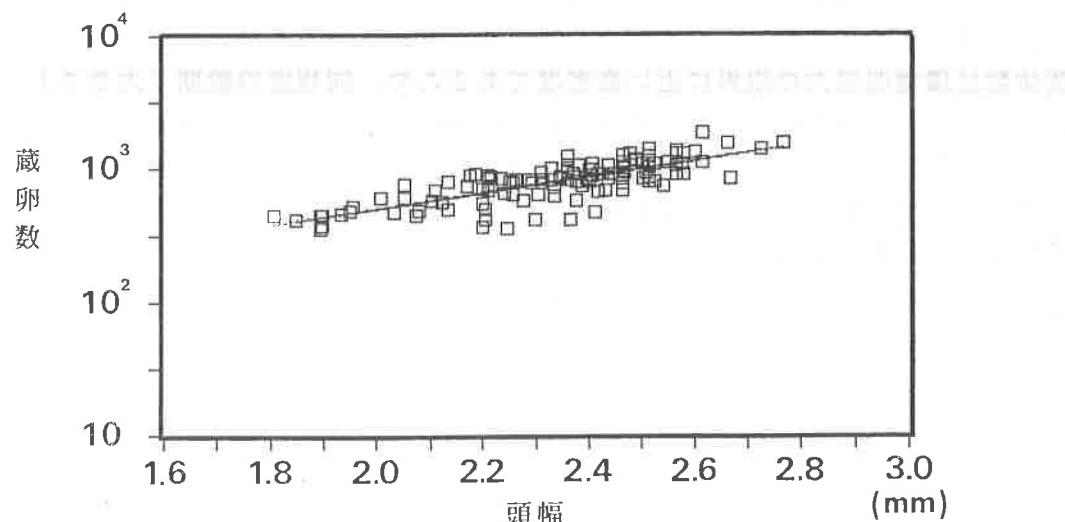


図 15. 頭幅と一腹藏卵数

6. 生活史戦略の比較

アミメカゲロウは、砂礫質の河床にある安定した「はまり石」の周囲に営巣し、羽化を同調させることで一時期に最大限の羽化量を獲得している。しかし、アミメカゲロウの羽化量は、毎年一定ではなく変動が大きい。たとえば、宇都宮市内の鬼怒川では、1978年および1979年に大発生を記録しているが、1993年に実施した宇都宮大学生物研究会の調査によると、その数は大発生時に比べて激減している。同様の現象は神奈川県の相模川や茨城県の那珂川においても観察されている。従来希少種とされてきたアミメカゲロウが、1970年代から全国各地の河川で大量に発生するようになった要因として、ダム建設などの水利事業によって流量が一定になり河床が安定したことが考えられる。しかし、このことは何らかの原因によって河床環境が再び変化した場合、それに伴って個体数が変動する可能性を示唆している。すなわち、アミメカゲロウは本来、気象の急激な変化などでしばしば個体群密度が激減するような不安定な環境に生息していると考えられる。そのため、環境が好転した時に一挙に繁殖にエネルギーを投資できる小卵多産型の繁殖や、天敵からエスケープする効果のある羽化の同調性など、1個体あたりの増加率を高めるr戦略的な生活史を進化させた可能性がある。

一方、アミメカゲロウモドキは、粘土質底質に直接営巣するため、気象条件による河床環境の変動は小さく安定している、と考えることができる。また、個体数は環境収容力の限界に近い高密度であるため、同程度の齢期（大きさ）の幼虫にとっては資源をめぐる競争の厳しい環境であると推定できる。このような環境においては、孵化直後の幼虫が、確実に底質へ定着するのを促す大卵少産型の繁殖や、下顎牙の発達など、個体の競争能力を高めるK戦略的な生活史を進化させた可能性がある。

以下の表は、生活史戦略という観点から両種を比較したものである。

	アミメカゲロウ	アミメカゲロウモドキ
生息環境	<ul style="list-style-type: none"> ・河床は砂礫質または砂泥質 ・「はまり石」の周囲に営巣 	<ul style="list-style-type: none"> ・河床は固い粘土質 ・底質に直接営巣
河床の流速 (水深50cm)	<ul style="list-style-type: none"> ・「はまり石」の背後は 10cm/秒以下 	<ul style="list-style-type: none"> ・河床でも約30cm/秒の 流速
卵サイズ	<ul style="list-style-type: none"> ・小型 	<ul style="list-style-type: none"> ・大型
一腹蔵卵数	<ul style="list-style-type: none"> ・多い (1000から4000個) 	<ul style="list-style-type: none"> ・少ない (400から1500個)
孵化時期	<ul style="list-style-type: none"> ・3月下旬から4月 (同調する傾向がある。) 	<ul style="list-style-type: none"> ・3月から8月 (長期にわたって孵化する。)
1齢幼虫の 大きさ	<ul style="list-style-type: none"> ・小型 	<ul style="list-style-type: none"> ・大型
1齢幼虫の 形態	<ul style="list-style-type: none"> ・下顎牙の突出なし 	<ul style="list-style-type: none"> ・下顎牙が突出
幼虫形態の 特徴	<ul style="list-style-type: none"> ・下顎牙長が短い ・下顎牙に毛が密集 	<ul style="list-style-type: none"> ・下顎牙長が長い ・下顎牙の毛は少ない
生息密度	<ul style="list-style-type: none"> ・安定した「はまり石」の 大きさや分布により決まる ・成長が同調した幼虫が生息 ・成熟幼虫の最大密度は 150個体/m²程度 	<ul style="list-style-type: none"> ・巣穴自体の密度により決まる ・異なる齢期の幼虫が同所的に 生息が可能 ・8月下旬の平均密度は 1830個体/m²程度
羽化時期	<ul style="list-style-type: none"> ・9月上旬から中旬 ・同調して羽化 	<ul style="list-style-type: none"> ・7月下旬から10月下旬 ・成熟したものから羽化
羽化期間	<ul style="list-style-type: none"> ・長くて1ヶ月 ・ピークは数日 	<ul style="list-style-type: none"> ・ほぼ3ヶ月 ・ピークは10日前後だが、そ れ以外の羽化量も多い

表 2

7. 染色体分析

(1) 材料および染色体標本作成法

鬼怒川産アミメカゲロウモドキ（両性個体群）については、石下町において採集した受精卵と未受精卵を使用した。鬼怒川産アミメカゲロウ（雌性個体群）については、石下町で採集された未受精卵を使用した。阿武隈川産アミメカゲロウ（両性個体群）については、福島市で受精卵・未受精卵を採集して使用した。受精・未受精の判定は、採取した雌亜成虫からスライドグラス上に採卵し、バッタ用リンガー液を滴下して顕微鏡下で精子の有無を確認しておこなった。このようにして得た卵を恒温器内で発生させ、適当に発育した胚を卵殻内から取り出した。これを空気乾燥法により染色体標本を作成し、ギムザ液で染色した。

(2) 染色体数

①アミメカゲロウモドキ（両性個体群）の受精卵からの胚では、 $2n = 16$ と15の個体が確認され、未受精卵からの胚では、 $2n = 16$ のみであった。

②鬼怒川産アミメカゲロウ（雌性個体群）の未受精卵からの胚では、 $2n = 12$ （雌）のみが観察された。

③阿武隈川産アミメカゲロウ（両性個体群）の受精卵からの胚では、 $2n = 12$ と11の個体が確認され、未受精卵からの胚では、 $2n = 12$ のみであった。

これらの結果から、性染色体に関して両種ともXO型であり、アミメカゲロウモドキでは、雌 $2n = 16$ ・雄 $2n = 15$ 、アミメカゲロウでは、雌 $2n = 12$ ・雄 $2n = 11$ であると推定した。両種は染色体数においても差異が認められた。

また、染色体を大きさ（全長）の順に番号をつけると、それぞれの第4染色体は雌雄で数が異なるので、第4染色体がX染色体であると判断した。

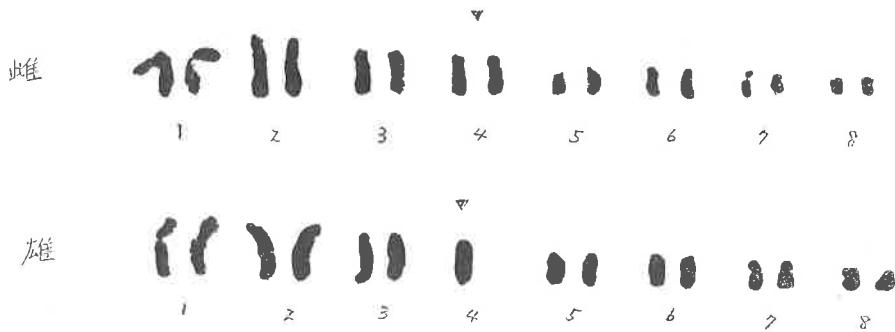


図16 アミメカグロウモドキの染色体

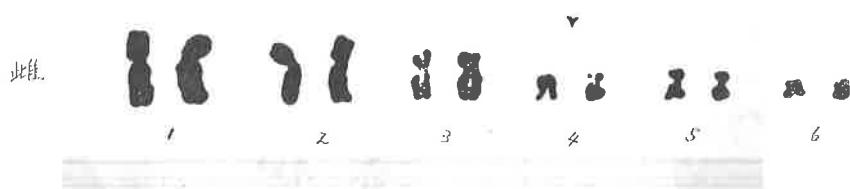


図17 鬼怒川産アミメカグロウの染色体

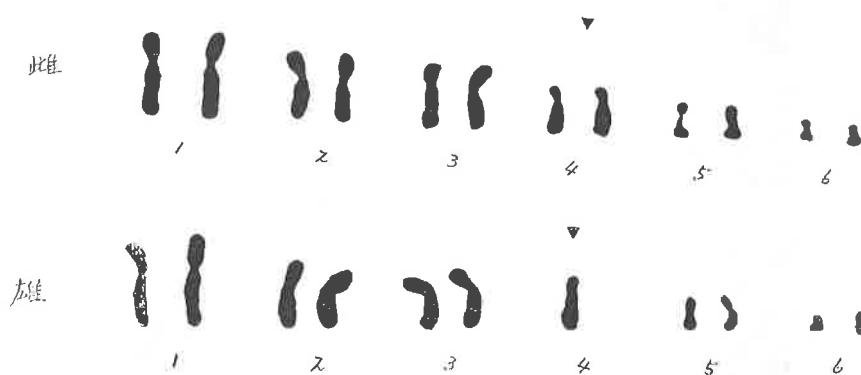


図18 阿武隈川産アミメカグロウの染色体

8. サケムシについて

鬼怒川は利根川の一支部であるが、利根川中流域の刀水橋（群馬県太田市）では、1979年にアミメカゲロウの大発生を記録している（9月12日付上毛新聞など）。一方下流域では、1858年（安政5年）下総国相馬郡布川村（現茨城県利根町）の赤松宗旦によって刊行された『利根川図志』巻一にサケムシの記述とサケムシの成体と幼虫のスケッチが残されている。

宮本（茨城県利根町立歴史民俗博物館）は、現在も毎年7月末から8月にかけて利根川でのサケムシの発生を確認しており、芦原（同博物館）は1984年8月20日午前2時50分から同4時45分まで、利根町栄橋の水銀灯に集まるサケムシの飛来状況を記録している。サケムシの羽化生態や芦原が採集した標本を検討した結果、サケムシは、鬼怒川で発生しているアミメカゲロウモドキと同一種であることが判明した。すなわち、利根川本流においては、中流域の砂礫底質ではアミメカゲロウ、下流域の粘土質底質ではアミメカゲロウモドキが生息しているものとみられる。

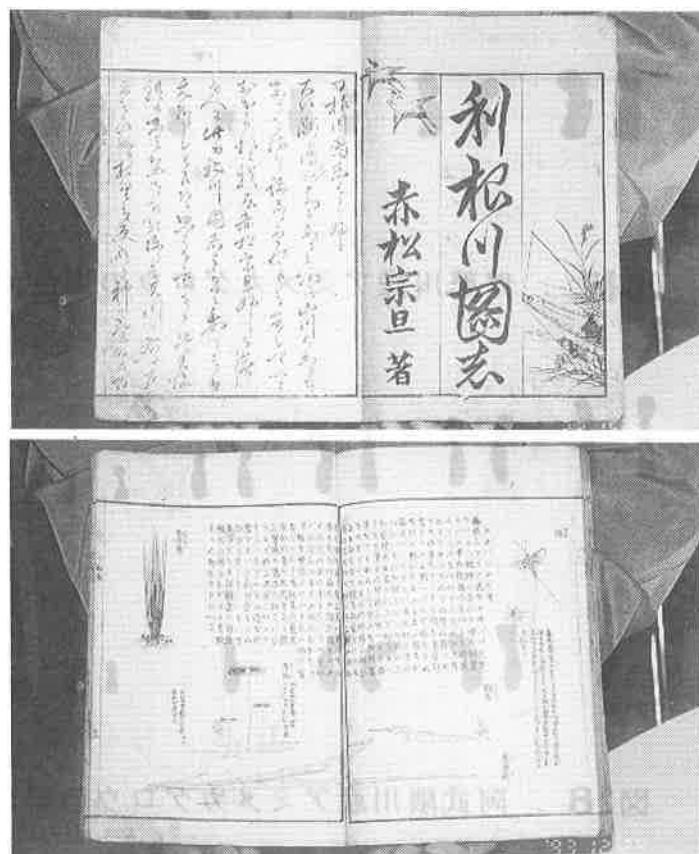


図19 利根川図志

10. おわりに

アミメカゲロウモドキは、日本未記録種であったため結果的に新種であることが判明したが、赤松宗旦をはじめとして地元の人々にとっては、古くからサケムシとして親しまれてきた。しかも、人跡未踏の地ではなく都市部において大発生する生物が、今まで見のがされていたことを考えると驚きを禁じ得ない。今回の調査で、本種の生活史の一面に微かな光をあてることはできたが、まだまだ多くの部分が謎である。しかし、新種という全くの未知の対象に出会うことができたのは、好運以外の何物でもなく貴重な体験であった。なお、本種は現在、神奈川県環境科学センターの石綿進一氏により、国際動物命名規約にもとづき新種登録の申請がおこなわれている。

11. 参考文献

- 高橋雄一. 1924. 日本産カゲロウ新種. 動物分類学雑誌, 36:377-380.
- 石原保. 1979. 環境汚染が大発生を招いたオオシロカゲロウ.
虫・鳥・花と, 179-182.
- 渡辺直・中村和夫・八田耕吉・久枝和生・石綿進一・星一彰. 1993.
カゲロウ類の大量発生機構に関する研究. 日産科学振興財団報告書.
- 塩山房男. 1978. アミメカゲロウの大量発生. インセクト, 29:1-6
- 中村和夫・宇都宮大学生物研究会. 1987. アミメカゲロウ卵の孵化
-処理温度及び野外での状況-. インセクト, 38:77-81.
- 御勢久右衛門. 1979. 日本産カゲロウ類②、分類と検索(1).
海洋と生物 2 (Vol. 1-No. 2) 40-43.
- 今井弘民. 1983. 染色体観察の手引き(1)-昆虫-. 遺伝, 37: 98-104.
- 中部水生昆虫研究会. 1983. アミメカゲロウはなぜ“大発生”するのか
[1]. インセクタリウム, 1993(6):192-199.
[2]. インセクタリウム, 1993(7):242-249.
- 宇都宮大学生物研究会. 1993. アミメカゲロウの生態調査.
- 赤松宗旦. 1858. 利根川図志. 卷一. (高野卓雄氏所蔵)
- 赤松宗旦(津本信博訳) 1980. 原本現代訳103 利根川図志. 84-93. 教育社.
- 芦原修二. 1984. 読売新聞茨城県版.
- 伊藤嘉昭・山村則夫・嶋田正和. 1992. 生活史の進化.
動物生態学129-165, 著樹書房.
- 中村和夫・宇都宮大学生物研究会. 1986. 栃木県でのアミメカゲロウの分布
と発生. インセクト, 38:77-81.