

称号及び氏名	博士（理学）	平 祥和
学位授与の日付	平成 22 年 3 月 31 日	
論文名	「ナガレトビケラ属 <i>Rhyacophila</i> (昆虫綱, トビケラ目, ナガレトビケラ科) 幼虫の生息場所と行動・形態的特性, とくにムナグロナガレトビケラ種群 <i>the nigrocephala species group</i> の特異性」	
論文審査委員	主査	谷田 一三
	副査	上田 純一
	副査	角田 茂
	副査	難波 利幸

## 論文要旨

ナガレトビケラ属 *Rhyacophila* は、トビケラ目 Trichoptera のなかでも最も祖先的な形質を持つナガレトビケラ科 Rhyacophilidae に属する。旧北区、東洋区、新北区から、700 種以上が記録され、最も種多様性の大きなトビケラの属である(Holzenthal, 2007)。日本でも、最も種数の多いトビケラ属で、13 種群、50 種以上が記録されている(服部, 2005)。また、本属については、雄成虫の生殖器の形態的特徴から 54 種群 (species group) に分類されている(Ross, 1956; Schmid, 1970)。この属の幼虫の主要な生息場所は、早瀬や平瀬といった河川の浸食域であるが、細流や岩盤上の流れといった特殊な流水にも分布する。

しかし、本研究の野外における詳細な生態分布調査によって、河床間隙 (hyporheic zone) という生息場所を選好するナガレトビケラ幼虫の一群を発見した。また、それらの種はすべてムナグロナガレトビケラ種群 (*the nigrocephala species group*) に属することが明らかになり、幼虫は河床間隙に適応した形態的特性を共有していた。本種群を中心にしたナガレトビケラ属 9 種について、野外における微生息場所の特性の調査を行うとともに、8 種については小型観察用水槽を用いた行動の集中的観察や形態解析により、河床間隙における行動様式と幼虫形態の特性について明らかにすることができた。ムナグロナガレトビケラ種群は、ナガレトビケラ属という極めて種多様性に富む属のなかでも、祖先的な固有形質をもち、地理的にも特異な分布で、単系統群と思われる。本種群の幼虫は、河床間隙という大型肉食性水生昆虫としては極めて特異な微生息場所を利用することで、広域にわたる生態分布と高い優占性を、日本の山地溪流で獲得していることが明らかになった。

ナガレトビケラ属幼虫の微生息場所の野外調査は、奈良県吉野川 (紀ノ川) 水系の 2 支流において、水平的分布 (早瀬—平瀬) と、早瀬・平瀬各々における鉛直微細分布という 2 つのスケールから調査・分析した。また、早瀬・平瀬各々の水理特性と河床砂礫特性を比較検討した。早瀬には表在性石礫 (粒径: 64mm 以上) が多いのに対し、平瀬には表在性石礫が少なく、砂 (粒径: 0.1–2.0 mm) と砂利 (粒径: 2–64mm) が卓越していた。平瀬の石礫の平均粒径は小さいが、粒径の均一性と間隙率 (porosity) が大きいことが新たに判明した。ナガレトビケラ属幼虫は、2 地点 3 回の調査で合計 9 種が採取された。早瀬からはそのすべてが確認されたが、平瀬からはニッポンナガレトビケラ *Rhyacophila nipponica*、シコツナガレトビケラ *R. shikotsuensis*、カワムラナガレトビケラ *R. kawamurae* およびトランスクィラナガレ

トビケラ *R. tranquilla* の 4 種だけが採取された。しかし、これらの 4 種は早瀬より平瀬において有意に生息密度が高かった。トランスクィラナガレトビケラ幼虫は、河床表面の石礫や河床間隙表層に多かった。いっぽう、ニッポンナガレトビケラ、シコツナガレトビケラ、カワムラナガレトビケラの 3 種は、早瀬・平瀬の河床間隙に多く、間隙下層でも密度は高かった。これら 3 種が平瀬で卓越したのは、平瀬の河床の間隙率が高く、間隙サイズ (pore size) が適していたことが原因と思われる。また、この 3 種はムナグロナガレトビケラ種群に属し、この種群で日本産 6 種の幼虫は、伸縮自在な腹部や、細長い頭部など、河床間隙に適した形態的特徴を有していることから、この種群の幼虫は河床間隙性であると考えられる。

野外調査により、ナガレトビケラ属のムナグロナガレトビケラ種群の幼虫は、河床間隙性であることが新たに明らかになったが、その行動についての知見はなかった。そこで、実験室において小型水槽を用いて、砂礫間隙での詳細な行動観察を行い、砂礫間隙における移動パターンと、微生物場所利用を解析した。ムナグロナガレトビケラ種群に属するムナグロナガレトビケラ *R. nigrocephala*、ニッポンナガレトビケラ、シコツナガレトビケラ、カワムラナガレトビケラの 4 種の幼虫は、実験開始直後に砂床間隙に潜入した。また、幼虫は間隙性動物の貧毛類のように、腹部を伸縮させるとともに、前脚で砂粒を押しつけて間隙を移動し、その移動速度も大きく、水槽最深部まで広く利用していた。いっぽう、表在性石礫の表面に生息する、ヒロアタマナガレトビケラ *R. brevicephala*、ニワナガレトビケラ *R. niwae*、RC ナガレトビケラ *R. sp RC* は、砂床に潜入しないか、潜入しても動かず表層付近に定位した。また、平瀬での密度が高く河床表層に生息していたトランスクィラナガレトビケラは、砂礫の表面から深さ 10 mm までは潜るが、ほとんど動くことがなかった。ムナグロナガレトビケラ種群に属する幼虫は、移動探索型の採餌で主に大顎を餌捕獲に使うなど、他のナガレトビケラ属幼虫とは、異なる採餌様式を採用していると思われる。これらの行動的特性は、幼虫の形態、すなわち、細長く薄い頭部や伸縮自在な腹部、細長い尾脚、短い胸脚など、間隙を移動するのに適した形態と対応していた。日本産のムナグロナガレトビケラ種群の 6 種のうち、残りの 2 種クワヤマナガレトビケラ *R. kuwayamai* およびタイワンナガレトビケラ *R. formosana* 幼虫も同様の体型である。

本種群の幼虫の行動・形態特性は、肉食性で大型の水生昆虫でありながら、掘潜型のデトリタス食昆虫であるカゲロウ目 Ephemeroptera のモンカゲロウ科 Ephemeridae 幼虫や、カワゲラ目 Plecoptera のナガカワゲラ属 *Kiotina* やコナガカワゲラ属 *Gibosia* 幼虫、さらには貧毛類に近い形態および生態特性を有していた。すなわち、間隙性動物 hyporheo であることが、野外と実験室における研究で確認された。

ムナグロナガレトビケラ種群は、雄生殖器の形態に祖先形質を持った独特の種群で、日本から中国やヒマラヤにも分布 (日華型または日本 - ヒマラヤ型分布) するという、系統的にも地理的にも固有性の高い、単系統と思われる種群である。またこの種群は、成虫だけではなく、幼虫についても、河床間隙 (hyporheic zone) という極めて特異的な生息場所や、その河床間隙に適応した形態的特徴などの共有性を持つことが明らかになり、小棲み分け (小さな空間で異質な生息場所を分割利用する) (Tanida, 1984) によって他のナガレトビケラ属と生息場所を違えている。

## 審査結果の要旨

本研究は、トビケラ目のナガレトビケラ属 *Rhyacophila* (以下本属)、特にムナグロナガレトビケラ種群 (以下ムナグロ種群) を中心に、野外の微生息場所分析と、実験水槽内での詳細な生息場所と行動の解析を行った研究である。

本属は 700 種を超え 54 以上の種群に分類されトビケラ目では最大の多様性を持つ。幼虫は河川に広く分布し捕食性である。種群は雄生殖器の形態形質で区分され、幼虫形態や生態特性との対応は検討されていなかった。本属幼虫は早瀬の河床表層に生息する種が多いが、学位申請者は瀬の河床間隙性のムナグロ種群幼虫を発見したことから、その微生息場所の特性、間隙での行動様式、形態的特徴を調べることにした。

野外の生息場所については、奈良県吉野川の 2 支流で、水平的分布 (早瀬一平瀬) と、河床での鉛直微細分布という 2 つのスケールで調査した。早瀬と平瀬の水理と河床砂礫特性を比較し、平瀬では平均粒径は小さいが粒径の均一性と間隙率は大きくなることが示された。本属幼虫は合計 9 種が採取され、早瀬では全種が確認されたが、平瀬ではニッポンナガレトビケラ (以下属和名省略)、シコツ、カワムラおよびトランスクィラの 4 種だけであるが、密度は早瀬より高かった。トランスクィラ以外の 3 種はムナグロ種群に属し、早瀬・平瀬の河床間隙から広く採取され間隙下層の密度も高かった。これら 3 種が平瀬で多いのは、平瀬の間隙率が高いことや間隙サイズが適していたことで説明できる。

次に、本属幼虫 8 種について、小型実験水槽を用いて行動観察を行い、移動様式と微生息場所利用を解析した。本属幼虫のうち表在性の種は、砂床表面か直下で定位するが、ムナグロ種群の 4 種は、すぐに砂床に潜り、前脚を使うとともに細長い腹部を伸縮させ、水生ミミズ類のように頻りにスムーズに間隙を移動した。この幼虫は、頭胸部や尾脚は細長く、腹部も細長く伸縮自在で、胸脚は短いという、間隙を移動するのに適した幼虫形態を共有していることが明らかになった。

以上本研究は、一つの系統群 (種群) が、微生息場所、行動、幼虫形態に共通の特性を持ち、同属他種と微細空間の棲みわけ (小棲みわけ) することを、野外と実験室で詳細に明らかにした点で、高く評価される。

審査委員会は学位論文の審査および最終試験の結果に基づき、博士 (理学) の学位を授与することを適当と認める。