

宇治川に優占するシマトビケラ科2種の有効積算温量の推定 —成虫の季節消長パターンに基づく分析—

Estimating Effective Degree Days of 2 Hydropsychid Caddisfly Species Dominated in the Uji River Based on the Seasonal Patterns of Adult Catches

小林草平・竹門康弘・角哲也

Sohei KOBAYASHI, Yasuhiro TAKEMON and Tetsuya SUMI

Synopsis

To estimate effective degree days of dominant caddisfly species in Uji River, river temperature was recorded and caddisfly adults attracted on lights near riverbank were collected at nighttime for every 4-5 days from early spring to late autumn in 2014. Based on the temporal changes in catch number and wing size of individuals, 4 generations of *Hydropsyche setensis* and 3 generations of *Macrostemum radiatum* were recognized. Effective degree days of these species, which were estimated from cumulative temperature above lower temperature threshold between two successive generations, were comparable to a reported value of related species or to a reported voltinism in a given temperature pattern. Existence of upper temperature threshold (thermoinhibition) for development, which has been less reported for caddisflies, was also suggested for these species. Our results would make some predictions for the timing or duration of caddisfly emergence in Uji River possible from river temperature data.

キーワード: 宇治川, トビケラ, 成虫採集, 有効積算温量, 発育零点, 高温阻害

Keywords: Uji River, caddisflies, adult catches, effective degree days, lower temperature threshold, thermoinhibition

1. はじめに

生物の成長・発育は温度に支配されている。生物種ごとに、生息可能な温度範囲、成長・発育に適した温度は異なり、また温度変化への反応の仕方も異なる。ある地域における生物個体群の動態を予測する上で、対象となる種の発育温度特性（発育零点、有効積算温量など）は欠かせない情報である。

京都・宇治川では毎年春から初夏を中心にトビケラの成虫が大発生し、不快害虫として問題となっている。特に多いのは、シマトビケラ科のオオシマトビケラ、ナカハラシマトビケラ、コガタシマトビケラ (*Macrostemum radiatum*, *Hydropsyche setensis*, *Cheumatopsyche brevilineata*) の3種である (Fig. 1)。これらは幼虫時に川底の石に巣網を張り、流下する

微細な有機物を食物として成長する。宇治川は琵琶湖の下流に位置し、流量が比較的安定し、動植物プランクトンが豊富に流れているため、こうしたトビケラにとって好都合な条件が従来からあった。しかし、1964年の天ヶ瀬ダム建設後にトビケラの生息量は各段に増加し現在に至っている (小林・竹門, 2014)。各種とも発育温度特性に関する知見に乏しいため、発生の時期の予測などは行えない。

一般に温度と発育の関係は、室内飼育実験により生活史ステージごと (卵, 幼虫, 蛹, 成虫など, Fig. 1) に確かめられるが、河川生物に関しては流水環境の確保など飼育に困難が多い。河川内で幼虫・蛹を定期的に採集し、各時期の発育ステージと水温を明らかにし、それを基に温度と発育の関係を推定することも可能である。しかし、宇治川は流量が多くて

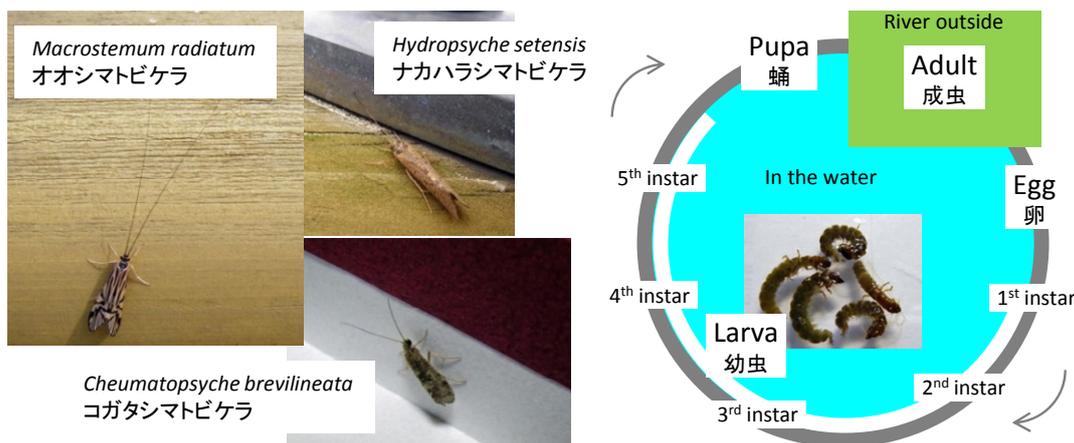


Fig. 1 Three dominant caddisfly species in Uji River and typical lifestages of caddisflies

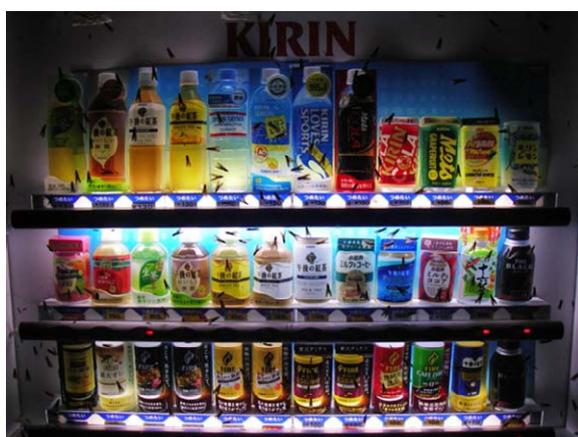


Fig. 2 Caddisflies attracted on a vending machine

調査できない時期が多く、河川内での定量採集に基づく研究は容易に行えない。

著者らはトビケラの成虫の調査を基にした宇治川の河川環境の研究を進めている。トビケラ成虫は、川岸付近の陸域で生活し、夜間は光に集まるため簡単にモニタリングができる (Fig. 2)。連続モニタリングにより、複数の世代の発生パターンを捉えることができれば、その期間の河川水温を基に、各世代が経験してきた温量を推定することも可能である (Fig. 3)。本研究は、カゲロウ成虫の発生パターンから幼虫と成虫の発育に必要な温量を推定した Takemon (1990) に習い、宇治川でトビケラ成虫を通年採集し、優占3種について発育零点や有効積算温量を求めることを目的とした。

2. 方法

2.1 野外採集・計測と室内作業

宇治川の宇治橋付近において、2014年の4月前半から11月後半にかけて、4-5日の間隔でトビケラ成虫を

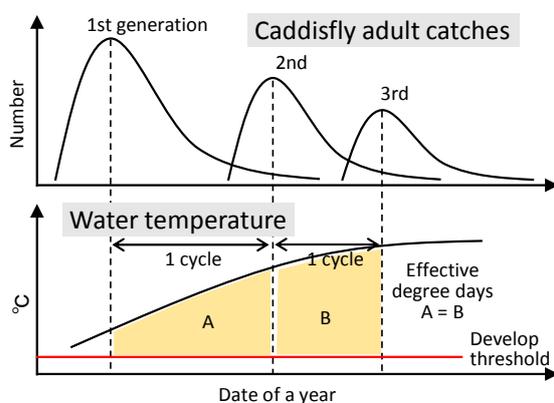


Fig. 3 A schematic graph of considering cumulative temperatures needed for lifecycle from adult catches.

採集した。採集した日の天候はいずれも晴れか曇りであった。夜間にトビケラ成虫は光に誘引され、川沿いの外灯や自動販売機などに群がる。川からの近さやトビケラの採集しやすさの観点から、ある1台の自動販売機を採集場所として定めた。毎回、午後7時から午後9時の間の数分間、自動販売機に群がるトビケラ成虫を、エタノール99%液入りのポリ瓶で採集した。時間が経つと新たな個体が飛来するが、それは採集対象とはしなかった。なお、トビケラ成虫は羽化から1週間ほどの寿命と考えられている。自動販売機に群がる個体は、多くが近くで発生し、一部が下流から遡上してきた個体と考えられる。採集数の変動パターンは宇治橋付近の発生パターンを反映するものと仮定した。

実験室に持ち帰ったトビケラは川合・谷田 (2005) などの成虫記載の資料を参考に、実体顕微鏡 (Nikon社製SMZ1500) を用いて種、性別を判定し、計数した。また、各個体について、体サイズの指標として前翅長を0.25mm単位で記録した (対物マイクロルーラー使用)。

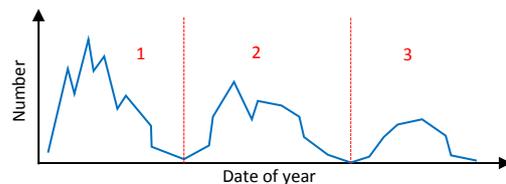
水温ロガー（Onset社製HOBO）を宇治川の京滋バイパス付近と隠元橋付近に設置した（測定間隔：30分）。これらは宇治橋からは1.2–3.1 km下流の地点である。過去の水温データから、宇治橋と隠元橋の間で約0.1℃の水温の違いしかないと分かっている（小林・竹門，2014）。参考データとして国土交通省の水質水文データベースから瀬田川唐橋（宇治橋から上流約24 km）と宇治川御幸橋（同下流15 km）における自動観測データをダウンロードした。また、トビケラ成虫の採集数に影響しうる要因として、同データベースから天ヶ瀬ダムにおける雨量と流量のデータを、気象庁から宇治市付近の気温、月齢、月の出入り時刻のデータを収集した。

2.2 有効積算温量の推定

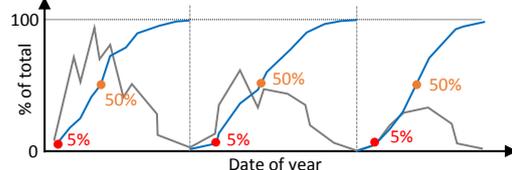
各種について発育零点（lower temperature threshold, それ以下では発育が進まない温度）と有効積算温量（effective degree days, 1世代を回すのに必要な発育零点以上の温度の積算値）の推定を以下の手順で行った（Fig. 4）。なお、実際は各種の発育ステージ（卵、幼虫、蛹など）によって温度特性は異なると考えられ、本研究で推定するのは生活史全体としての平均的な温度特性になる。

- [1] 世代の分割：1年においてトビケラの発生は多い時期と少ない時期を繰り返す。発生に複数のピークがあれば、異なる世代の発生を表し、ピークとピーク間の谷間にあたる時期が世代の境界である可能性が高い。谷間にあたる時期の中で個体数が最低となる日をまず世代分割の候補とした。トビケラの種によって発生の後半には雌が多くなる場合があるため、性比の変化にも注意した。また、水温が高くなると幼虫期の長さが短くなり、その分成熟時の体サイズが小さくなることから（林，1990），成虫の体サイズの変化にも注意した。
- [2] 各世代の基準日の特定：各世代に基準日を設け、隣合う世代の基準日と基準日の間を、1世代の長さとして考えた。基準日としては、個体数の時間分布の統計値を用いることにした。なお、各世代の発生開始日や発生ピーク日なども基準日になりえるが、本研究ではこれらを特定するのは困難であった。本研究では、基準日として各世代において累積個体数が全体の5%、10%、25%、50%となる日を特定した。実際に採集していない日の採集数はその前後の採集日から内挿して求め、基準日の計算に用いた。
- [3] 各世代における水温の抽出：ある世代と次の世代の基準日の間の水温値（日平均値）を抽出した。例えば、成虫に3つの世代を見つけた場合、2つの

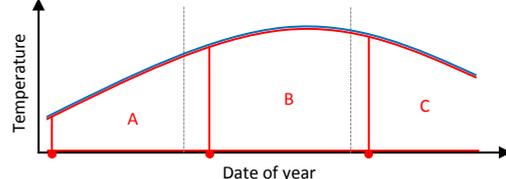
① Separate generations from adult catch numbers



② Determine representative day for each generation (e.g., cumulative 5%, 50% of total)



③ Extract temperature between two successive representative day (eg. cumulative 5%)



④ Search T_0 that make effective degree days of all cumulative temperatures similar

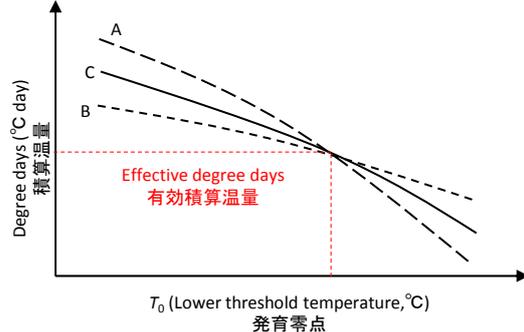


Fig. 4 Methods to estimate effective degree days

水温値系列が抽出できる。このとき、1つ目の水温値系列は第二世代の成虫が、2つ目の水温値系列は第三世代の成虫がそれぞれ卵から成虫になるまでに経験してきた水温と捉えることができる。

- [4] 最尤の発育零点の算出：どの水温系列も有効積算温量は等しいことを仮定し、その状態に最も近くなる発育零点を求める。この関係を式にすると以下ようになる。

$$\sum_{\text{day}} (T - T_0)_A \approx \sum_{\text{day}} (T - T_0)_B \approx \sum_{\text{day}} (T - T_0)_C \quad (1)$$

ここで、 T は各日の水温（℃）、 T_0 は発育零点、 ABC は各水温系列を指す。本研究では T_0 を0.5℃刻みで変えて、系列間の有効積算温量の標準偏差が最も小さくなる T_0 を探した。また、その T_0 のときの全

系列間の積算温量の平均を有効積算温量とした。理論的には、成虫パターンから3つ以上の世代が確認でき、それから2つ以上の水温系列が抽出できれば、発育零点と有効積算温量が求まるが、実際は発育阻害の温度も設定する必要がある（後述）、これら温度特性を求めるのに3つ以上の水温系列を必要とした。

3. 結果

3.1 トビケラ採集数・性比・翅長

年間を通してナカハラシマトビケラ（以下ナカハラ）、オオシマトビケラ（以下オオシマ）、コガタシマトビケラ（以下コガタシマ）をそれぞれ869匹、150匹、483匹採集した。ナカハラは4月1日から11月21日まで、3種の中で最も長きにわたり、またほぼ毎回採集された（Fig. 5A）。約2ヶ月の間隔でピークがあるように見える。オオシマは5月2日から10月4日まで採集されたが、数週間の採集されない時期が2回あり、3つの発生期に分かれた（Fig. 6A）。コガタシマは4月13日から10月27日までほぼ毎回採集された。春から初夏に多い傾向は見取れるが、これ以外の明瞭な変動パターンは認められなかった（Fig. 7A）。2014年の各種の採れ始めと終わりの日の前後の平均水温を参考までにTable 1に記す。特にオオシマとコガタシマは始めより終わりの水温が高かった。

年間を通した雌の割合はナカハラが0.29、オオシマが0.20、コガタシマが0.48であった（Fig. 5B, 6B, 7B）。ナカハラでは、4月前半、6月末から7月頭、8月後半、11月に高い時期があり、その間に何回か0に近づく時期があった。オオシマでは3つの発生期のうち後半2つでは終盤に雌の割合が高くなる傾向があった。コガタシマは4月の出始めに雌の割合が多くその後徐々に雌の割合が下がり、8月以降は変動が大きく明瞭な傾向は認められなかった。

ナカハラの体サイズは常に雄よりも雌の方が大きかった（Fig. 5C）。体サイズは4月から8月にかけて徐々に小さくなり、8月にやや大きくなった後9月にまた徐々に小さくなり、10月後半から11月にかけてやや大きくなる傾向にあった。オオシマの体サイズは常に雄の方が大きかった（Fig. 6C）。体サイズは後ろの発生期ほど小さく、また前2回の発生期ではそれぞれの中で日にちが遅いほど体サイズが小さい傾向にあった。コガタシマの体サイズは雌の方が大きかった。体サイズは4月から7月にかけて徐々に小さくなり、8月以降は日によるばらつきが大きくなるものの特に雌は徐々に大きくなる傾向にあった。

3.2 宇治川の水温および他の環境

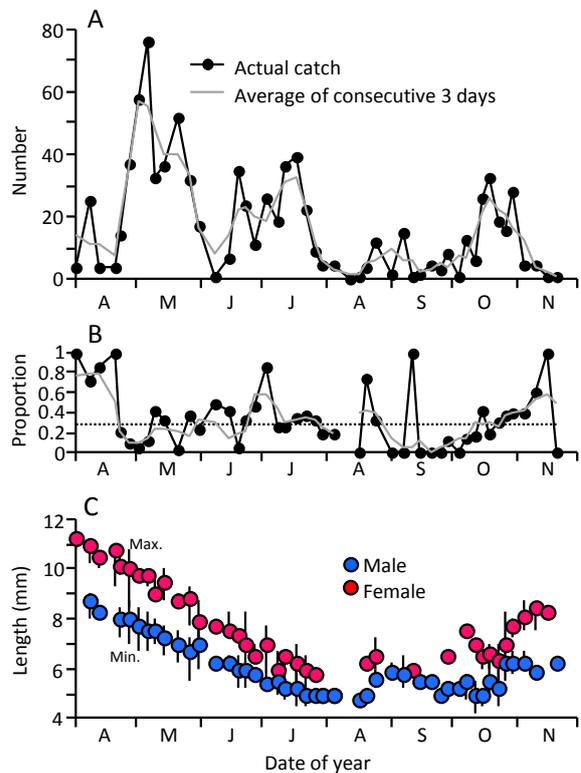


Fig. 5 Number of adult catches (A), proportion of female (B), forewing length (C) of *H. setensis*

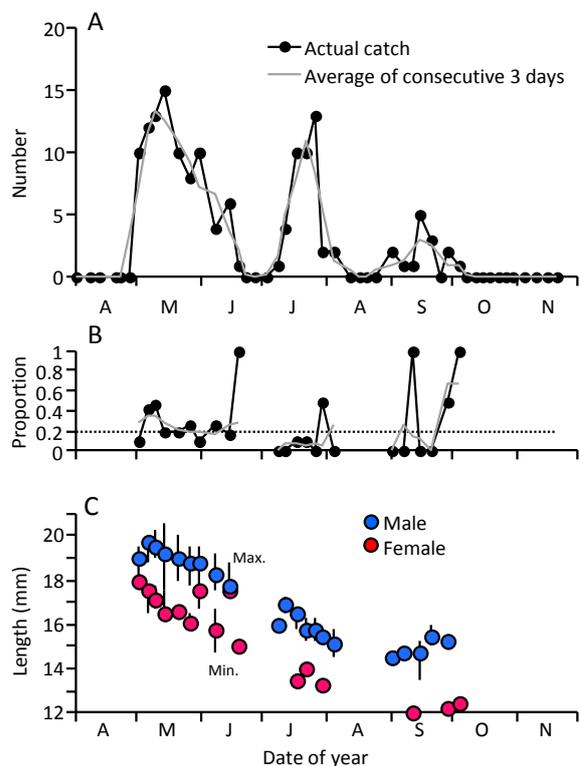


Fig. 6 Number of adult catches (A), proportion of female (B), forewing length (C) of *M. radiatum*

調査期間中において宇治川の水温は春先と晩秋の13-14℃から8月頭の30℃近くまで変化した（Fig. 8A）。

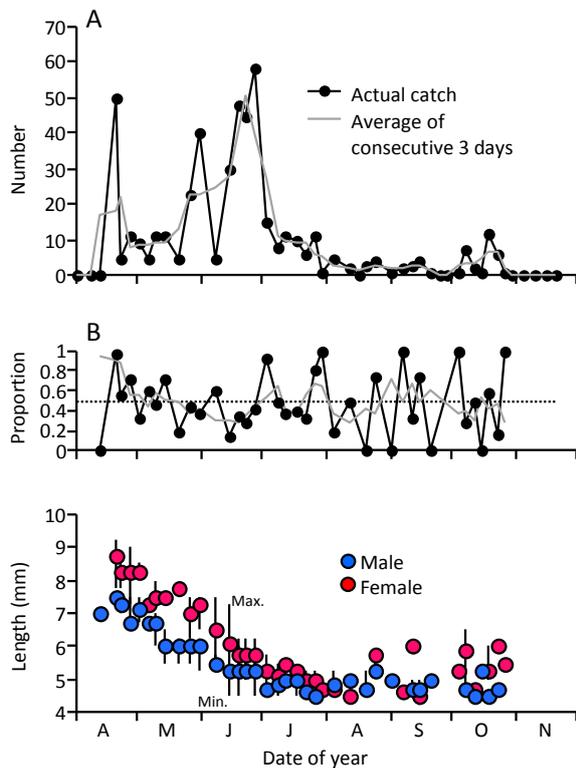


Fig. 7 Number of adult catches (A), proportion of female (B), forewing length (C) of *C. brevilineata*

Table 1 Average water temperature (°C) at the beginning and end of adult catch

| | Beginning | End |
|------------------------|-----------|------|
| <i>H. setensis</i> | 12.8 | 13.7 |
| <i>M. radiatum</i> | 17.3 | 22.9 |
| <i>C. brevilineata</i> | 13.7 | 18.6 |

計測した京滋バイパス付近と隠元橋付近の水温はほとんど同じで、また6月から10月においては瀬田の唐橋や宇治川の御幸橋における自動観測データとほぼ同じの水温と変動パターンであった。8月上旬に水温が5°Cも一気に低下しているのは、関西に上陸した台風11号の影響があったからである (Fig. 8B)。規模の大きな出水はこれのみであった。本研究で温量の推定には、隠元橋の水温 (日平均値) から隠元橋と宇治橋の差である0.1°Cを差し引いた値を用いた。

4月5日から11日まで、また11月14日以降に日平均気温 (京田辺市) が10°Cを下回る日が多かった。一方、7月24日から台風後の8月6日までは、日平均気温が30°Cに近いまたは越す日が多かった。また、採集時間帯 (午後7時~午後9時) に月光の明るい日が各月の前半に5-6日程度存在した (4月は11日~16日くらい、月を追うごとに徐々に早まり11月は3日~8日くらい)。いずれもトビケラ成虫の外灯への集まりを鈍らせる要因であるため言及した。

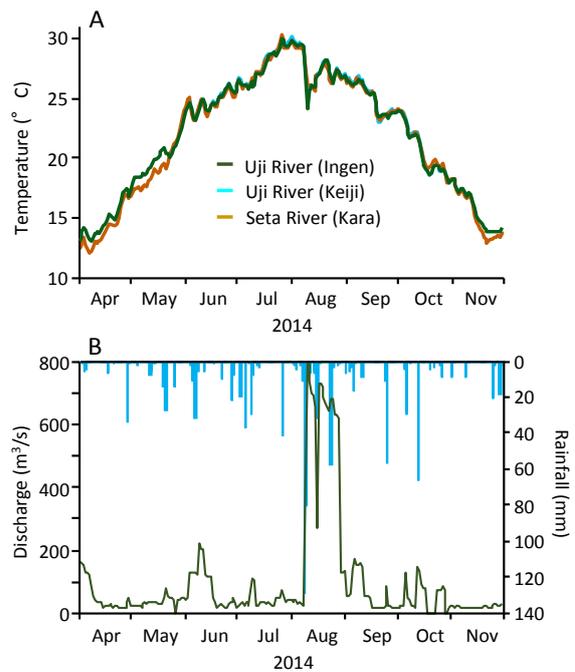


Fig. 8 Daily water temperature (A), flow discharge and rainfall (B) of Uji River and nearby

3.3 発育零点・有効積算温量の推定

ナカハラの世代の分割日として、採集数の谷間にあたる6月8日、同じく谷間で且つ採集が0の8月12日、晩期の増加前で採集数が最も低い10月4日が候補として挙げられた。これらの候補日で分けた場合、4月当初に雌の割合が高かったことからして、各世代において後半ほど雌の割合が増加するという傾向は第四世代以外には認められず、性比は世代の分割の根拠には使えなかった。次に体サイズの変化が大きい日と特定するため、各採集日の前後で2グループに分け、体サイズのグループ間平方和を計算した (グループ内平方和とグループ間平方和の合計は常に等しいことに基づく)。その結果、雌では5月27日と31日の間、雄では5月31日と6月8日の間で変化が最大であることが示された。6月8日から前の1週間は特に大雨はなく、気温は20-25°Cで、月光の明るい時期 (トビケラが飛翔しにくくなるおそれがある) から少しずれており、トビケラの採集数を減らす要因は生活史以外見当たらない。8月12日は大きな出水がその前にあったため、その影響で少なくなった可能性はある。ただ、採集数の減少は台風前の7月下旬から始まっており、台風の有無に関わらず8月上旬か中旬に採集数の谷間があったと考えられる。9月後半から10月頭にかけては採集数が低い時期が続く、その後増加に転じた。9月後半から10月頭にかけてトビケラ

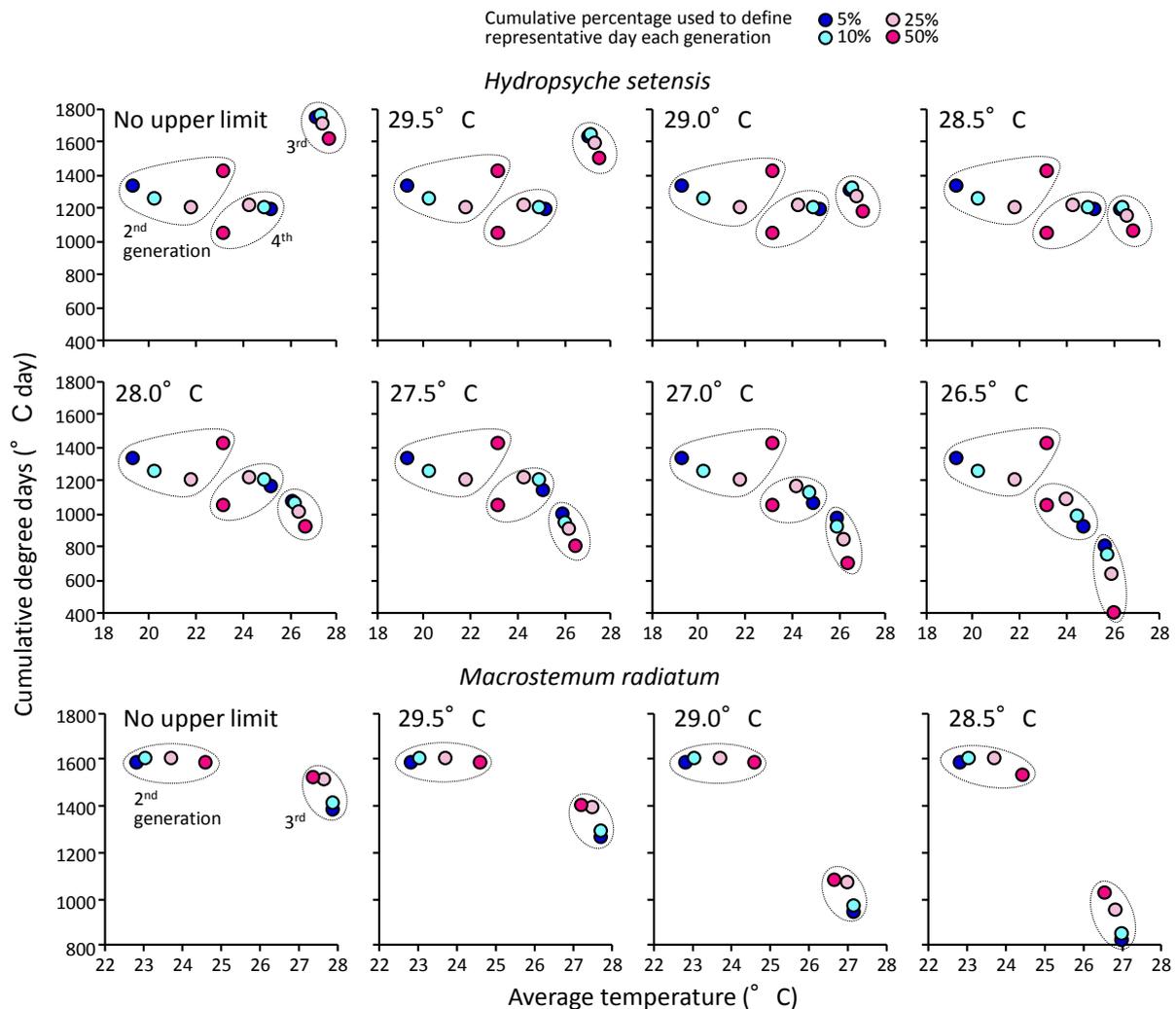


Fig. 9 Cumulative degree days of each generation with different upper temperature limits for development plotted against average water temperature experienced by the generation.

の採集数を減らす要因は生活史以外見当たらない。特に年の後半ほど世代と世代が重複する時期が大きいため分割日を決めるのは難しいが、本研究ではひとまず、ナカハラについて6月8日、8月12日、10月4日を世代の分割日として計算を進めた。オオシマは明瞭に3つの発生期に分かれていたので、これらをそのまま異なる世代として扱った。コガタシマについては、採集数からは変動パターンが読み取れず、性比や体サイズからも候補日を絞ることができなかったため、今回はこれ以上の検討は行わなかった。

ナカハラとオオシマについて、各世代の基準日として累積個体数5%の日を定め、隣り合う基準日間の水温値を抽出した。ナカハラは4世代に区分されたので3つの水温値系列が、オオシマは3世代に区分されたので2つの水温値系列が抽出された。累積個体数10%、25%、50%の日を基準日とした場合の水温値系列も同様に抽出した。各世代の積算温量は、ナカハラは1062-1768°C日、オオシマは1390-1612°C日であっ

た (Fig. 9のNo upper limitのグラフ)。積算温量は設定した基準日によっても異なり (Fig. 9における同一世代における色の違い)、ナカハラの場合、累積個体数50%の基準日とそれ以外の基準日で積算温量が大きく異なった。

ここで異なる世代間の積算温量がほぼ等しくなる発育零点を求めようとしたが、ナカハラの場合、発育零点を何度にも設定しても第三世代の積算温度が常に高く、世代間の差が縮まらなかった。発育零点を設けることで世代間で積算温量が近づくには、水温の高い時期の世代ほど元々の積算温量が低くなければならない。しかし、ナカハラでは平均水温の高い第三世代の積算温量が高かった (Fig. 9のNo upper limitのグラフ)。この状態では、いくら低い温度の部分で積算温量から削っても、積算温量の大小関係は変わらない。

ここで、高温時の発育阻害の仮定をおくことにした。水生昆虫はある温度を超えると、生理的・行動

的な障害を生じ死亡率が上がる。様々な水生昆虫種において致死に至る水温が22℃から34℃の間にあることが報告されている (Quinn et al., 1994; Dallas and Ketley, 2011). 宇治川で夏場は30℃近くになるため、トビケラも種によって発育阻害が生じている可能性は十分に考えられる。発育の高温閾値（それ以上になると発育が行われなくなる温度）を0.5℃刻みで設定し、積算温量を再度求めた (Fig. 9の各グラフに高温閾値の温度を示す)。高温閾値を低く設定するほど第三世代の積算温量は下がり、ナカハラにおいて27.5から28.5℃のときに3つの世代が1ラインに乗った状態になった。これらの高温閾値のときに、世代間で積算温量がほぼ等しくなる発育零点が存在した (Fig. 10)。累積個体数5%を基準日とした場合 (Fig. 10A), 高温閾値が28.5℃のとき発育零点6.0℃で平均積算温量が926.3℃日, 高温閾値が28.0℃のとき発育零点9.0℃で平均積算温量が713.7℃日, 高温閾値が27.5℃のとき発育零点11.0℃で平均積算温量576.6℃日が求まった。累積個体数10%を基準日とした場合 (Fig. 10B), 求まる発育零点と平均積算温量は、高温閾値が28.5℃のときは3.5℃と1050℃日, 高温閾値が28.0℃のときは9.0℃と701.8℃日, 高温閾値が27.5℃のときは12.0℃で514.4℃日と、累積個体数5%が基準日のときと少し異なった。累積個体数25%のときと50%のときは、さらに発育零点が異なるか、積算温量がほぼ等しくなる発育零点が存在しなかった。

オオシマの場合、高温閾値なしが29.5℃のときに、世代間で積算温量がほぼ等しくなる発育零点が存在した (Fig. 11)。累積個体数5%を基準日とした場合 (Fig. 11A), 高温閾値なしのとき発育零点10℃で平均積算温量892.3℃日, 高温閾値が29.5℃のとき発育零点が13.5℃で平均積算温量が649.8℃日が求まった (累積個体数10%を基準日とした場合、これとほぼ同じ結果となった)。累積個体数25%を基準日とした場合 (Fig. 11B), 高温閾値なしのとき発育零点が7℃で平均積算温量1133℃日, 高温閾値が29.5℃のときに発育零点が12.5℃で平均積算温量が760.5℃日が求まった (累積個体数50%を基準日とした場合、これとほぼ同じ結果となった)。

4. 考察

4.1 トビケラの世代数

宇治川でナカハラは年4世代でオオシマは年3世代である可能性が示された。本来は幼虫の年齢構成の季節変化も踏まえて世代数が確定する。今後1-2年モニタリングパターンを続ける必要があるが、成虫数の明瞭な変動パターンと、想定される有効積算温量な

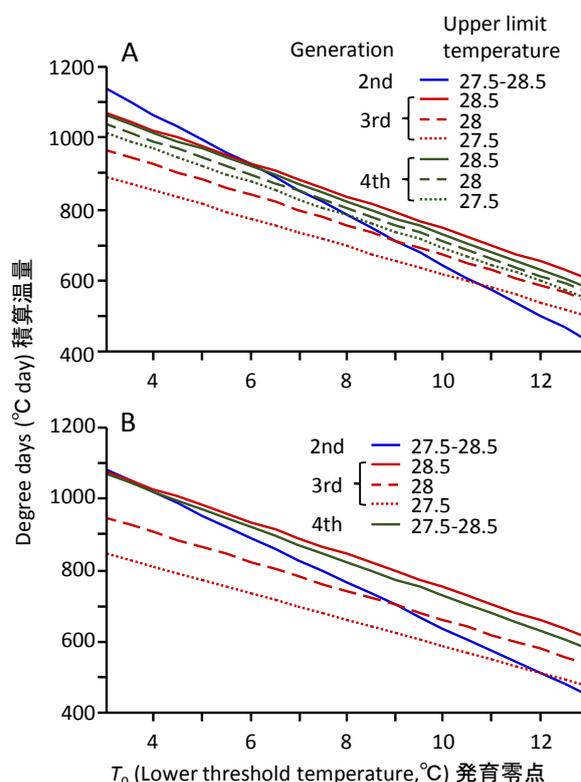


Fig. 10 Relationship between T_0 and cumulative degree days of *H. setensis*

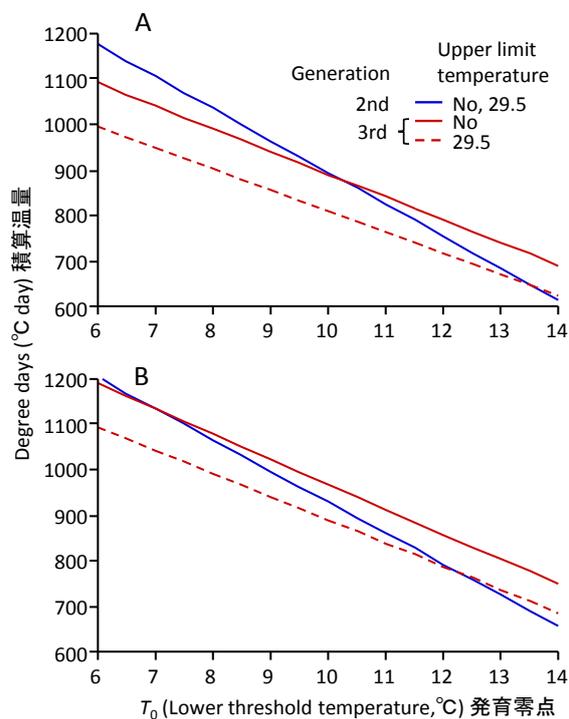


Fig. 11 Relationship between T_0 and cumulative degree days of *M. radiatum*

どから、少なくとも実際と大きくずれていることはないであろう。なお、各種の最終世代の発生が完結

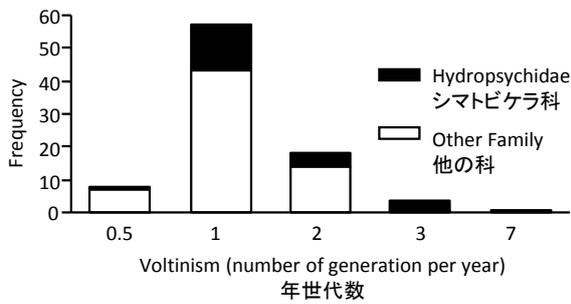


Fig. 12 Frequency of reported voltinism for caddisflies (data from Merritt and Cummins, 1996).

しているかは不明である。各種の第一世代の開始に雌の割合が高いのは、前年の最終世代に成虫にならずに年を越した個体がいるためかもしれない。

北米の河川から報告されているトビケラの世代数は、そのほとんどが2以下で (Merritt and Cummins, 1996において94%)、シマトビケラ科に限定してもやはり1か2世代が多い (Fig. 12)。北米の湖下流河川における研究では、他河川に比べてシマトビケラ類の世代数が多いと報告されているが、それでも年3世代が最高であった (Parker and Voshell, 1982)。国内でも世代数は1か2が報告されることが多く (柴谷・谷田, 1989)、世代数3の報告例は少ない

(Sameshima and Sato, 1994)。海外で年7世代の種も報告されているが (Fig. 9)、ヒメトビケラという体サイズが極端に小さいグループの種で (一般に体が小さいほど生活史サイクルも短い)、ヒメトビケラ科以外の種で世代数が3を超える報告はまだ見つからない。宇治川のナカハラの年4世代、また体サイズの大きいオオシマの年3世代というのは、シマトビケラ科や同属の間においてトップクラスの世代数と言える。

宇治川でナカハラやオオシマの世代数が多い理由には、水温と餌環境が関係していることが考えられる。宇治川は上流に琵琶湖と天ヶ瀬ダムがあり、水温の変動幅が他の河川と比べ小さい。水温が冬は下がり過ぎず夏は上がり過ぎないため、発育可能あるいは発育に適した日数が多いことが考えられる。また、栄養が良好な条件ではトビケラの世代数が高まる場合があると考えられている (例えば, Parker and Voshell, 1982)。先述のように、宇治川は流下する有機物を食物とするシマトビケラ類にとって良好な食物環境を提供しており、そのことが高い世代数を支えている可能性がある。

4.2 発育零点と有効積算温度

高温閾値によって想定される発育零点や有効積算温度は異なる。世代間の積算温度のばらつきの小さ

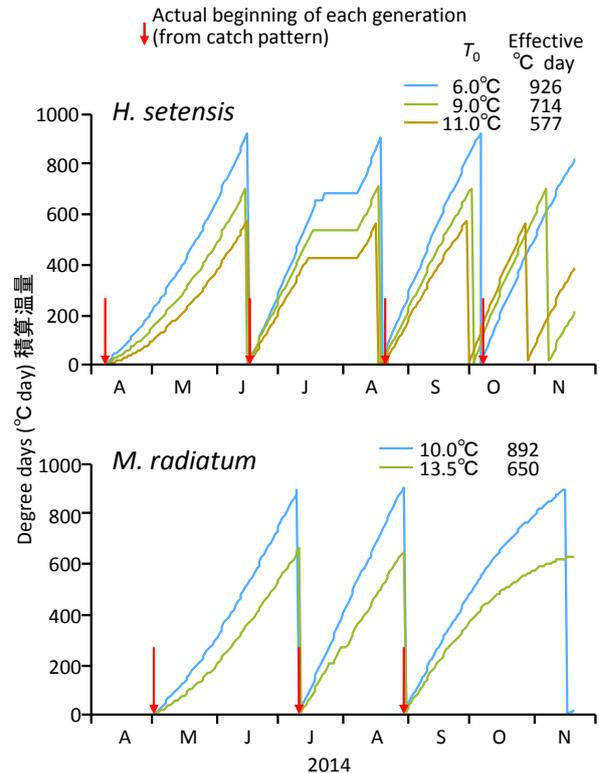


Fig. 13 Simulation of cumulative temperature (degree days) and generation change based on Uji River temperature, T_0 , and effective degree days

さと重視すると、高温閾値28.5°Cで発育零点が6°C、有効積算温度が926°C日の付近と想定される。一方、設定する基準日によるばらつきの小ささを重視すると、高温閾値28.0°Cで発育零点が9.0°Cで有効積算温度が714°C日の付近と想定される。さらに高温閾値をより細かく設定すれば、これらの間の発育零点と積算温度が算出されるであろう。飼育実験に基づき推定された近縁種ウルマーシマトビケラ (*Hydropsyche orientalis*) の発育零点 (9.5°C) と有効積算温度 (660°C日) (柴田, 1975) は、後者にやや近い値であった。また、成虫の発生開始日付近の水温 (Table 1) を踏まえると、前者よりも後者の発育零点の方が妥当である。なお、本研究で推定した発育零点と有効積算温度の組み合わせを用いると、宇治川の水温から各世代の発生開始日をおおよそ予測できる結果が得られるが (Fig. 13)、組み合わせによっては実際の採集パターンからは区別されていない第5世代が予想される。

オオシマやオオシマトビケラ属 (*Macrostemum*) の発育温度に関する国内外の報告はこれまでに見つからない。ただ、オオシマの生活史に関して、福島県で年1世代 (大平・塘, 2014) と奈良県で年2世代 (岡崎, 2005) が報告されている。それぞれの河川の毎月の水温データと本研究で算出した発育零点

の1つの13.5°Cを用いて、オオシマに有効な積算温量を単純に求めるとそれぞれ848.8°C日、1575°C日であった。これは、この発育零点に対応する有効積算温量である649.8°C日をそれぞれ1回、2回十分に回せる温量であり、それぞれの河川でのオオシマの世代数と一致する。なお、成虫の発生開始日の水温（Table 1）を踏まえると、発育零点は13.5°Cかそれ以上が妥当であるかもしれない。ナカハラと同様にオオシマについても、発育零点と有効積算温量の組み合わせを用いると、宇治川の水温から各世代の発生開始日をおおよそ予測できる結果が得られる（Fig. 13）。

本研究は1年のみの調査結果を基であり、推定された2種の有効積算温量の値の信頼性はまだ低い。ただし、少なくとも真の値から大きく外れるものではないと考えられる。今後1-2年モニタリングを継続することで、信頼性の高い値が得られるであろう。

4.3 発育の高温阻害

トビケラ幼虫に高温の発育阻害がある可能性が示された。これまでの知見からも十分に考えられることであるが（Quinn et al., 1994; Dallas and Ketley, 2011）、トビケラにおける発育の高温阻害はこれまであまり報告されていない（ただし、柴田1975では、ウルマーシマトビケラの卵の発育が28°C以上で大きく低下することが図から読み取れる）。本研究では、ある閾値の水温を超えると発育が全く進まないことを単純に仮定したが、実際にはそうした閾値に達する前に発育の速度が低下することや、あるいは、さらに高温になると発育だけではなく致死につながる可能性も考えられる。ここで、ナカハラの第二世代以降について、高温閾値以上の温度では発育は進まないだけで致死にならないと仮定し、発育零点と有効積算温量から、各日に採集された成虫がそれまでに水中で過ごした日数を推定した（Fig. 14）。通常は温度が高くなるほど発育日数は少なくなるが、発育の高温阻害を考えると、夏の最も暑い時期にその前後よりも発育日数が長くなることが示される。ナカハラにおいて8月下旬から9月上旬の個体はその前後時期の個体よりも体サイズが大きいのは（Fig. 5C）、発育日数の多さとも関係しているかもしれない。高温による障害についての実態をより詳細に理解していく必要がある。

特に西日本の下流河川においては、夏場の最高水温が30°Cを超す場合が多く、生物活動に対する高温阻害の影響は無視できないものである。また、温暖化が進む将来において、水温が30°Cやそれを上回る日にちは徐々に多くなっていくはずである。宇治川のトビケラ発生問題を考えた場合、発育零点のみ考慮すると将来の温暖化によって成虫発生の長期化や

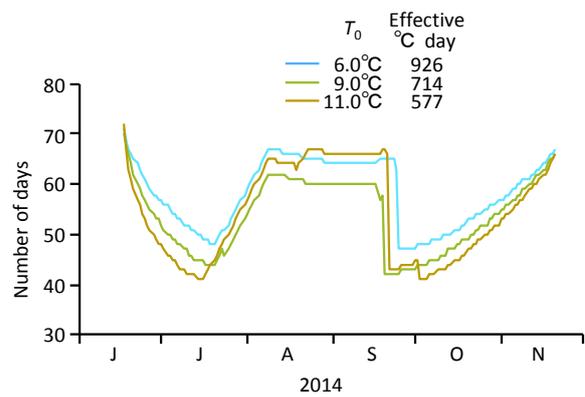


Fig. 14 Number of days for development for the adults collected on each date estimated from Uji River temperature, T_0 , and effective degree days

生活史サイクルの短期化による年間の総発生数の増加が懸念されるが、高温阻害の影響を考えると少なくとも夏場の発生数は少なくなるなど逆の効果の可能性も出てくる。

5. まとめ

宇治川のほとりの自動販売機でトビケラの成虫を春先から晩秋まで定期的に採集し、成虫の採集パターンとその間の宇治川の水温のデータから、優占種について有効積算温量を推定することを試みた。採集数の変動パターンから、宇治川でナカハラシマトビケラは年4世代、オオシマトビケラは年3世代である可能性が示され、これらは近縁種で報告されている世代数の中で最大であった。コガタシマトビケラも多く採集されたが、変動パターンが不規則であったため、世代を分けることができなかった。ナカハラシマトビケラについて推定した発育零点と有効積算温量の組み合わせの1つは、既知の近縁種の値に近いものであった。オオシマトビケラについて推定した発育零点と有効積算温量の組み合わせは、他の河川における同種の世代数をその河川の水温から説明できるものであった。これまでトビケラで報告例があまりない発育における高温阻害の可能性が本研究から示された。今後1-2年モニタリングを続けることで、より正確な発育温度特性を得られると考えられる。

謝辞

トビケラの成虫の同定の仕方についてご指導いただいた神奈川県在住の野崎隆夫氏に厚くお礼申し上げます。

参考文献

- 大平創・塘忠顕 (2014) : 福島県裏磐梯地域におけるオオシマトビケラの生活史(昆虫綱: トビケラ目), 共生のシステム Vol.14 裏磐梯朝日遷移プロジェクト, pp. 106-109.
- 岡崎博文 (2005) : オオシマトビケラの生活史について (1), 兵庫陸水生物, Vol. 56/57, pp. 35-40.
- 川合禎次・谷田一三 (2005) : 日本産水生昆虫検索図説一科・属・種への検索, 東海大学出版会.
- 小林草平・竹門康弘 (2014) : 宇治川における過去半世紀の水文水質特性とトビケラ現存量の変遷—トビケラ大発生に関わる環境要因の探究—, 京都大学防災研究所年報, 第57号B, pp. 561-569.
- 柴田喜久男 (1975) : 水力発電導水路害虫ウルマアシマトビケラ (*Hydropsyche ulmeri*) の生態と防除, pp. 149.
- 柴谷篤弘・谷田一三 (1989) : 日本の水生昆虫: 種分化とすみわけをめぐって, 東海大学出版会.
- 林文男 (1990) : 水生昆虫における成熟サイズの変異とそれに関わる要因について, 日本陸水学雑誌, Vol. 51, pp. 199-215.
- Dallas, H.F. and Ketley, Z.A. (2011): Upper thermal limits of aquatic macroinvertebrates: comparing critical thermal maxima with 96-LT₅₀ values, *Journal of Thermal Biology*, Vol. 36, pp. 322-327.
- Merritt, R.W. and Cummins, K.W. (eds) (1996): *An introduction to the aquatic insects of North America*. 3rd edition. Kendall/Hunt, Dubuque, Iowa.
- Parker, C.R. and Voshell, J.R. (1982): Life histories of some filter-feeding Trichoptera in Virginia, *Canadian Journal of Zoology*, Vol. 60, pp. 1732-1742
- Quinn, J.M., Steele, G.L., Hickey, C.W. and Vickers, M.L. (1994): Upper thermal tolerance of twelve New Zealand stream invertebrate species. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, Vol. 28, pp. 391-397.
- Sameshima, O. and Sato, H. (1994): Life cycles of *Glossosoma inops* and *Agapetus yasensis* (Trichoptera, Glossosomatidae) at Kii Peninsula, southern Honshu, Japan, *Aquatic Insects*, Vol. 16, pp. 65-74.
- Takemon, Y. (1990): Timing and synchronicity of the emergence of *Ephemera strigata*, In *Mayflies and Stoneflies*, I.C. Campbell (ed.), pp. 61-70.

(論文受理日: 2015年6月11日)