

オオカクツツトビケラ (トビケラ目カクツツトビケラ科) 終齢幼虫の 巣材選択と季節変化

渡辺昌造¹⁾・三橋弘宗^{2) 3)}

The seasonal change on switching case material of final larvae of *Lepidostoma crassicorne* (Trichoptera, Lepidostomatidae)

Shozo WATANABE¹⁾ and Hiromune MITSUHASHI^{2) 3)}

Abstract

Trichopterids have evolutionarily been adapted to inhabit in aquatic environments by selecting their case materials and structure which are specialized in each genus or species. Effective functions of the case are suggested to protect against predators, to enhance respiratory efficiency, and to tolerate desiccation. Larvae of *Lepidostoma crassicorne* belonging to Lepidostomatidae transform their case material from leaf to bark on the way of final instar, though little has been revealed on transforming case materials and its ecological implications. This study has made clear the seasonal change on the case-building behavior of *Lepidostoma crassicorne* throughout a year in the natural condition. Our results indicated that (1) final(5th) instar larvae appeared in any season, (2) individuals which utilizing the bark first appeared in May, (3) these individuals increased their number and attained the maximum in July-August, and (4) no individuals utilizing bark were recognized in December. The clear seasonal changes were distinguished in the bark utility despite the high variability. The overlapping between high rate of the bark utility and diapause stage suggests the benefit of bark utility as case materials in relation to tolerate against the dry condition in summer due to drought and high temperature in a headwater stream.

Key word: aquatic insects, Trichoptera, *Lepidostoma crassicorne*, leaf and bark litter, case material, seasonal change

はじめに

トビケラ目全45科のうちの30科のトビケラ類は、砂や石粒、植物遺骸などの堆積物を利用して、属や種に特異的な表現型として認められる携帯型の巣を作る(Wiggins, 2004)。この巣の機能には、捕食防御(Wissinger et al. 2004, 2006; Boyero et al., 2006)と呼吸効率の向上(Williams et al., 1987)が知られているほか、乾燥防止の機能があると考えられている

(Wiggins, 2004)。一方で巣を作るためには巣材を結合する絹糸を生産しなければならず、巣材収集と構築には多少ともコストが発生する(Hansell, 2005)。このため、巣材の選択や転換は、コスト・ベネフィット関係の合理化が関係する(Otto, 2000; Okano et al., 2009; Kwong et al., 2011)。

カクツツトビケラ科 Lepidostomatidae は、砂粒円錐形または葉片四角筒形の携帯型の巣を作り、多くの種は決まった齢期に砂粒から葉片へ巣材を転換させること

¹⁾ 〒653-1332 兵庫県神戸市北区唐櫃台4-6-5 ひとく地域研究員 Karatodai 4-6-5, Kita-ku, Kobe, Hyogo, 651-1332 Japan

²⁾ 兵庫県立人と自然の博物館 〒669-1546 兵庫県三田市弥生が丘6丁目 Museum of Nature and Human Activities, Hyogo; Yayoigaoka 6, Sanda, Hyogo, 669-1546 Japan

³⁾ 兼任: 兵庫県立大学 自然・環境科学研究所 〒669-1546 兵庫県三田市弥生が丘6丁目 Institute of Nature and Environmental Sciences, University of Hyogo; Yayoigaoka 6, Sanda, Hyogo, 669-1546 Japan

が知られている(伊藤, 1995; 川合・谷田, 2005). この巣材転換の理由は葉片の方が砂粒に比べ巣作りに使用する絹糸を少なくできるためと考えられている(伊藤, 1995). この科の一種であるオオカクツツビケラ *Lepidostoma crassicorne*(カクツツビケラ属)は, 1 齢幼虫から葉片を利用し, 終齢(5 齢)幼虫では樹皮片へと転換するが, この事例は同属内でも特異的である(Ito, 1983). 葉片と樹皮片では絹糸の使用量は大きく変わらないと予想されるが, 樹皮片は葉片に比べて質量が大きく, 巣作りに消費されるエネルギーは大きいと考えられる. しかし樹皮を巣材に利用することの生態学的研究はこれまで行われておらず, 巣材転換の時期や, 野外個体群での行動のばらつきは明らかにされていない. そこで本研究では野外におけるオオカクツツビケラの終齢幼虫および4 齢の個体を通年採集して, 巣材選択の季節的变化や生活史との関連性から, 巣材転換の意義について検討した.

材料と方法

オオカクツツビケラ幼虫の通年採集および観察は, 兵庫県神戸市内の六甲山北部にある古寺山(標高636m) 東南の井戸谷(通称)の細流にて行った. 調査地は, 標高535 ~ 584 mの区間約200m(135° 13' 6.0" E, 34° 46' 23.6" N ~ 135° 13' 10.7" E, 34° 46' 20.5" N)に5 か所の定点採集区を設定した

(Fig.1). 細流は湧水のみで水深1 ~ 2cm, コナラやタカノツメなどの落葉広葉樹が被っており, 11 月頃には多量の落葉が供給される. 調査期間は, 2007 年4 月から2009 年3 月までの2 年間で, 毎月1 ~ 2 回の幼虫採集を行なった. 採集方法は, 各採集地点において落葉堆積物をスリット付スコップ(横幅10cm × 縦14cm(底9cm) × 深さ3cm, スリット幅2mm × 6.5mm)により2 回以上すくいとり, 落葉に付着している幼虫を白色バット上で採取する定性採集とし, 採集した幼虫は70 ~ 80%エタノール溶液に保存した. 採集した幼虫は実体顕微鏡下で川合・谷田(2005)に従って同定した. 頭幅寸法を0.025mmの単位で測定し, ヒストグラムからピークを読み取ることで各齢期の判別を行い, 頭幅寸法が0.65mm以上1.0mm以下を4 齢幼虫, 1.0mm以上を5 齢幼虫(終齢)に区分した(渡辺 未発表データ).

オオカクツツビケラの巣は, 落葉を切り取った葉片か樹皮を切り取った樹皮片で構成される(Fig.2). 採集した幼虫の巣を目視により葉片と樹皮片に区分し, それぞれの片数を巣ごとに計数し, 樹皮率を算出した.

月毎の個体数の季節変化を明らかにするため, 2 年間の月毎の採集個体数を集計した. また5 齢幼虫(終齢)と併せて4 齢幼虫の個体数を計数し, 5 齢幼虫個体数の変動の参考にした. 樹皮利用の季節消長を明らかにするために, 個体ごとの樹皮率の平均値と標準誤差を月別に算出した. また個体群中に占める樹皮の利用個体数の変動傾向を明らかにするために, 樹皮片を利用している個

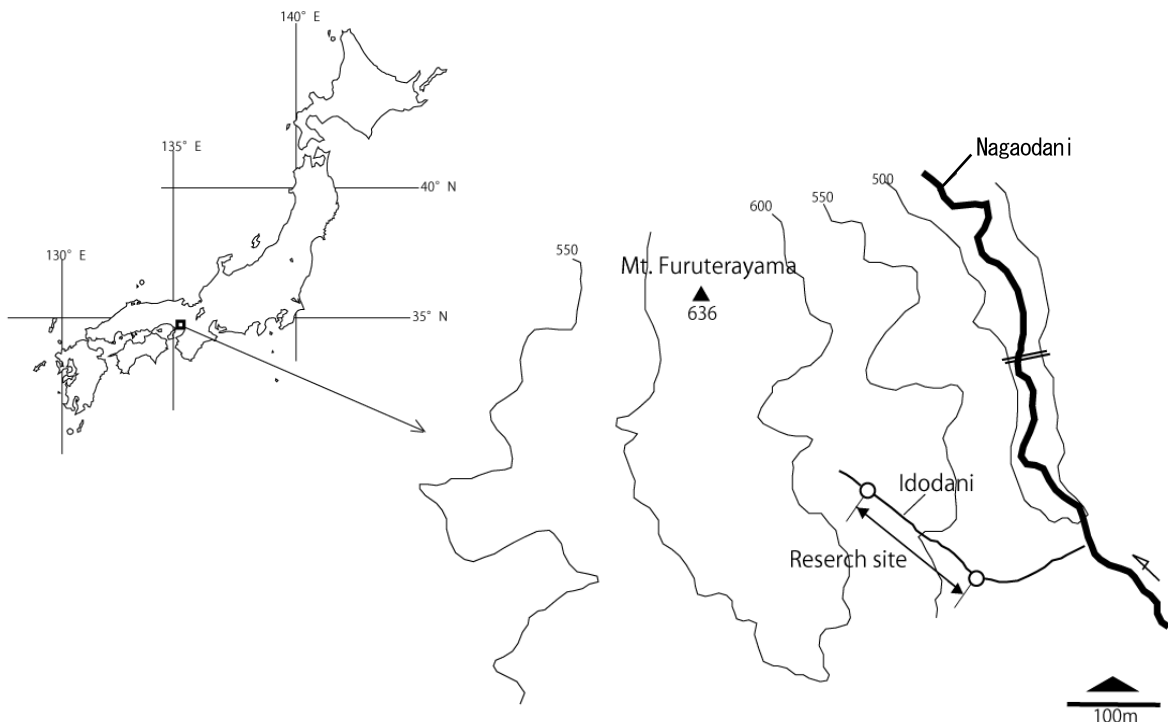


Fig.1 Schematic map showing location of the reserch site at Idodani (Kobe, Hyogo Prefecture).

図1 調査場所の概略地図。兵庫県神戸市の古寺山井戸谷。

体数の割合と完全に樹皮の巣になった個体数の割合をそれぞれ月別に算出した。

結 果

本調査期間の2年間における4, 5 齢幼虫の採集個体数の季節消長を Fig.3 に示す。4 月から5 月にかけて4 齢幼虫が5 齢幼虫に成長し、その後10 月までの間に5 齢幼虫の採集数は次第に減少した後、3 月まで少ないながら一定数を維持した。4, 5 齢幼虫とも各月の採集数に変動はあるが、年間を通じて生息していることが確認された。また4 齢幼虫の巣はすべて葉片で形成されており、樹皮を利用したものはなく、樹皮利用は5 齢幼虫のみで行われていた。

巣ごとの樹皮率は、5 月から7 月にかけて約10%から約60%に増加した(Fig.4)。8 月~9 月で約70%近くになり、これがピークとなってその後12 月にかけて減少した。1 月~4 月には樹皮は利用されていない。9

月以降は採集個体数の減少により、樹皮率のばらつきは大きくなった。

樹皮を利用する個体数の季節変化を Fig.5 に示す。5 月になって初めて樹皮を利用する個体が現れた。6 月に約50%、7 月に約70%まで樹皮利用個体の割合が増加し、完全樹皮の個体が約30%出現した。8 月には完全樹皮の巣は約40%に増え、9 月にはすべての巣が樹皮を利用するようになった。完全樹皮の割合は逆に約20%に減少した。10 月、11 月の樹皮利用個体は約60%、完全樹皮は20~30%となり、12 月になると完全樹皮個体はなくなった。

4 齢から5 齢幼虫へ成長が進む5 月から樹皮を利用する個体が現れ、樹皮利用個体が増加するとともに巣の樹皮率が増加し、8 月~9 月のピークを境に12 月までに樹皮利用個体の減少とともに樹皮率が減少することが確認できた。

また、年間を通じた4, 5 齢幼虫の採集時に、一例だけ葉片巣の蛹を確認しており、これは2008 年4 月5

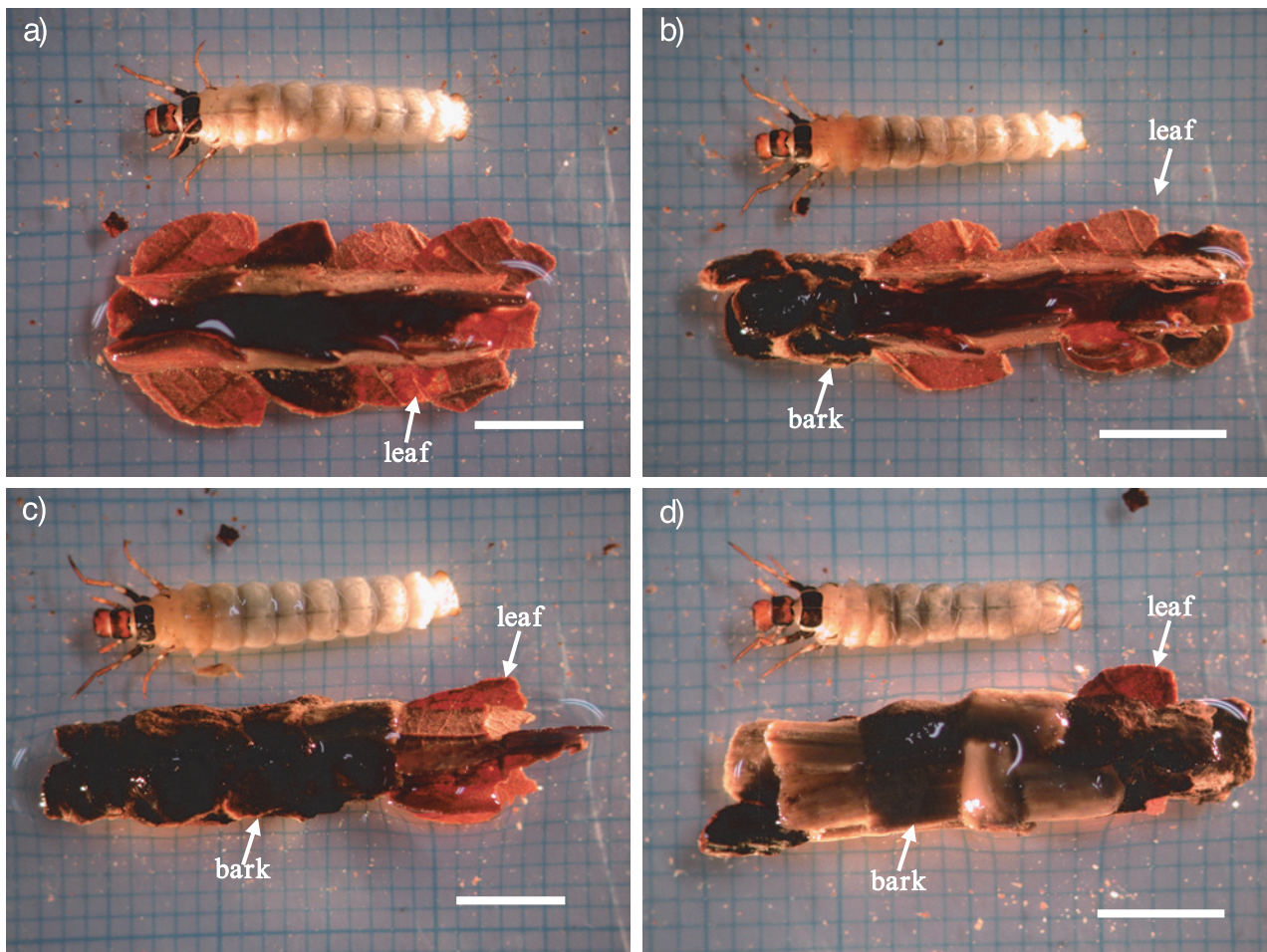


Fig.2 Switching the material composition of a larval case of *L. crassicornis*. a) leaf only, b) mainly leaf and less bark, c) mainly bark and less leaf, d) bark only. Bar at lower right corner shows length of 5mm.

図2 オオカクツツトビケラ幼虫の巣材構成の推移状況。a) 葉片のみ、b) 主に葉片と樹皮、c) 主に樹皮と葉片、d) 樹皮のみ。各写真の右下の線は5mmの長さを示す。

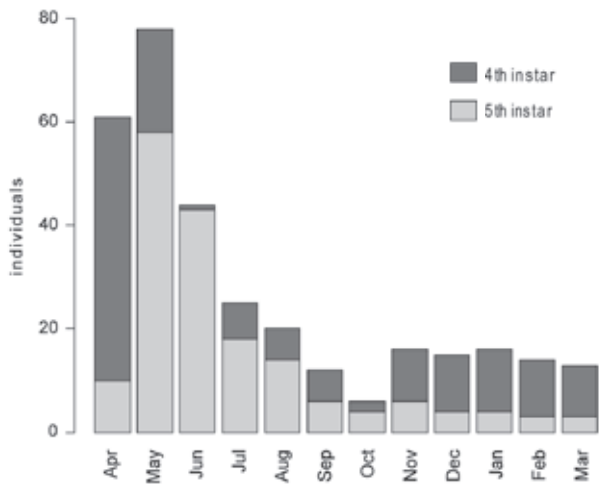


Fig.3 Appearance of 4th and final(5th)instar larvae, *L.crassicornis* (Idodani, in 2007 and 2008).

図3 オオカクツツビケラ幼虫の4齢および5齢(終齢)の出現傾向(井戸谷,2007年4月~2008年3月採集).

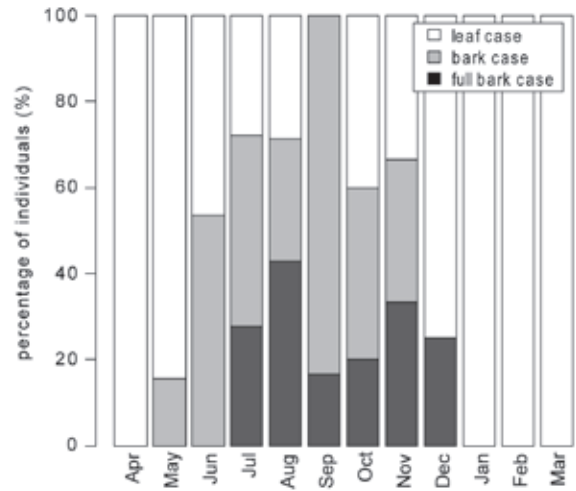


Fig.5 Appearance of bark case of final instar larvae, *L.crassicornis* (April 2007- March 2008 at Idodani)

図5 オオカクツツビケラ終齢幼虫の樹皮利用個体の季節変化(井戸谷, 2007年4月~2008年3月採集).

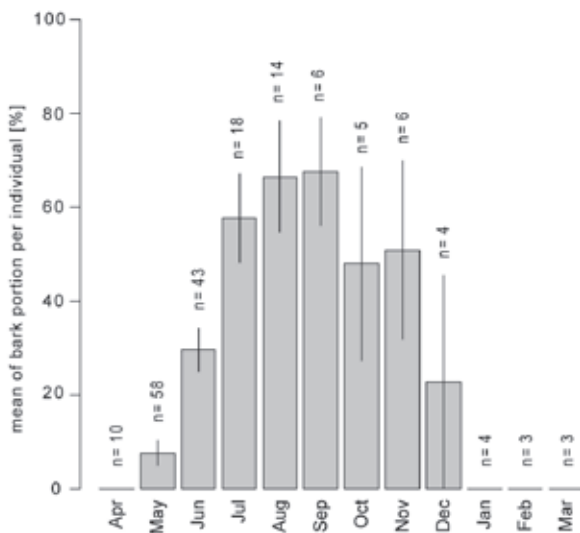


Fig.4 Bark portion of the final (5th) instar larval case, *L.crassicornis*. (Idodani, in Apr.2007-Mar.2008).

図4 オオカクツツビケラ終齢幼虫の巢の樹皮率の季節変化(井戸谷, 2007年4月~2008年3月).

日に採集した個体であった (Fig.6).

考 察

本研究の調査地におけるオオカクツツビケラの羽化は春と秋の年2回とみられ、前蛹・蛹の出現は4月から10月の期間にわたって確認されている(渡辺, 未発表). 前蛹または蛹は、湿潤な岩や倒木に巣を固定し、巢口を塞いでいた. 本調査では、終齢幼虫の樹皮の利用開始時期は5月であり、完全樹皮個体は7月に出現し

た. これらのことから、樹皮の利用には晩春から夏季に集中する季節性があり、蛹化時期の巣だけに見られる特徴ではなかった. 札幌の湧水流における既存の報告では、オオカクツツビケラは年1化の生活環で、終齢幼虫は12月から7月にかけて出現し、齢期の途中から樹皮に転換することが知られており(Ito, 1983), 今回の調査結果と概ね同じ傾向にあると考えられる.

本調査地は、前蛹や蛹が水上に露出した岩や倒木に固着していたこと、夏季の渇水期には終齢幼虫が水面上の堆積落葉上に露出していたことが多く観察された(渡辺, 未発表). このことは葉片よりも保水性が優れ乾燥により耐えられやすい樹皮を選択することの利点として考えられる. また本種は、生息場となるリター内でミルンヤンマやヤマトカワゲラなどの肉食捕食者と共存している(渡辺, 未発表). 肉食捕食者と共存するトビケラ幼虫が巢の材料を植物質から石粒に転換し、捕食リスクを低減している例もあることから(Wissinger et al., 2006; Boyero et al., 2006), 葉片より強度の高い樹皮片に転換したことで、無防備な時期に捕食者からの防護として機能している可能性もある.

オオカクツツビケラの一部個体と同様に、トビケラ目では夏期に休眠する種は少なくない(Wiggins, 1977; 三橋, 2000). 平地の小河川や水田水路に生息するホタルトビケラでは、陸上において夏眠および蛹化が行われることが知られており、これは高水温や渇水などの不安定な環境を回避するための適応と考えられている(野崎ら, 1987). オオカクツツビケラの生息する源流域の細流でも夏季の渇水による高温化や低酸素化などの生息条件の悪化が想定される時期のリスク回避の手段とし



Fig.6 A picture of pupa with leaf case, *L.crassicornis* (Idodani, April 5, 2008).

図6 葉片だけで構成された巣のオオカクツトビケラの蛹(井戸谷, 2008年4月5日採集).

て、夏眠している可能性がある。巣材選択の季節的行動は、このような生活戦略のなかで選択されてきた適応行動ではないかと推測される。一例だけだが、夏季ではなく、4月初旬に葉片巣の蛹が確認されている(Fig.6)。この状況を踏まえれば、巣材形質の選択性には可塑性があり、上記の推測に矛盾しない。

本研究では、オオカクツトビケラの終齢幼虫が葉片から樹皮片に巣材を転換する行動が季節に強く関わることを定量的なデータから明らかにしたが、巣材転換の駆動因については、推測の域を出ていない。ただし、巣材転換のタイミングにはばらつきや可塑性があることから、今後は、立地条件や生物地理学的な比較を行うことで巣材転換の駆動因を検討する必要がある。

要 旨

トビケラ目は、属や種に特異的な巣の材質や形態を選択することで、さまざまな水環境に適応してきた。巣の機能には、捕食者に対する防御や呼吸促進、乾燥耐性の向上が知られている。カクツトビケラ科に属するオオカクツトビケラの幼虫は、終齢幼虫の途中で巣材を葉片から樹皮片に転換するが、これまで齢期中における巣材転換の実態や意義を明らかにした研究はなかった。本研究ではオオカクツトビケラの生活史に関する野外調査を行い、葉片から樹皮片への転換の季節変化を明らかにした。その結果、終齢幼虫(5 齢)は年間を通して生息し、5月に樹皮片を付加しはじめる個体が出現し、7~8月にピークを迎えたのち12月を過ぎると樹皮片を使用する個体はなかった。樹皮利用率は、ばらつきはあるものの、明確な季節性を示した。樹皮利用率が高い

時期は、夏眠のタイミングと重複することから、巣材に樹皮を利用する利点として、源流域における夏季の湯水と高温化による乾燥抑制と関連することが推測される。

文 献

- Boyero, L., Rincon, P.A., Bosch, J. (2006) Case selection by a limnephilid caddisfly [*Potamophylax latipennis* (Curtis)] in response to different predators. *Behav. Ecol. and Sociobiol.*, **59**:364-372.
- Hansell, M. H. (2005) *Animal Architecture*. Oxford University Press, Oxford.
- Ito, T.(1983) Morphology and Bionomics of *Neoseverinia crassicornis* (ULMER) (Trichoptera, Lepidostomatidae) II. Larvae, Egg and Bionomics. *Kontyu*, **51**: 322-329.
- 伊藤富子(1995) カクツトビケラ類. 日本の水生昆虫一種分化とすみわけをめぐる, 柴谷篤弘・谷田一三(編著): 85-98. 東海大学出版会, 秦野.
- 川合禎次・谷田一三編(2005) 日本産水生昆虫一科・属・種への検索. 東海大学出版会, 秦野.
- Kwong, L. Mendez, P.K. and Resh, V.H. (2011) Case-repair in three genera of caddisflies (Trichoptera). *Zoosymposia*, **5**:269-278.
- 三橋弘宗(2000) アツバエグリトビケラ属2種の流程分布, 生活史及び微生息場所. 陸水学雑誌, **61**: 251-258.
- 野崎隆夫・小林紀雄(1987) 森戸川(神奈川県三浦半島)におけるホタルトビケラの生活史, 特に幼虫の陸上夏眠と蛹化および陸上産卵について. *Jpn.J.Limnol.*, **48**:287-293.
- Okano, J. and Kikuchi, E. (2009) The effects of particle surface texture on silk secretion by the caddisfly *Goera japonica* during case construction. *Animal Behaviour*, **77**: 595-602.
- Otto, C.(2000) Cost and benefit from shield cases in caddis. *Hydrobiologia* **436**:35-40.
- Williams, D.D, Tavares, A.F., Bryant, E. (1987) Respiratory device or camouflage? -A case for the caddisfly. *Oikos*, **50**:42-52.
- Wiggins, G.B. (1977) *Larvae of the North American Caddisfly Genera* (Trichoptera). University of Toronto Press, Toronto.
- Wiggins, G.B. (2004) *CADDISFLIES The Underwater Architects*. University of Toronto Press, Toronto.
- Wissinger, Scott A., Eldermire, Charles, Whissel, John C.(2004) The role of larval cases in reducing aggression and cannibalism among caddisflies in temporary wetlands. *Wetlands*, **24**:777-783.
- Wissinger, S.A., Whissel, J.C., Eldermire, C.B., Wendy S.(2006) Predator defense along a permanence gradient:roles of case structure, behavior and developmental phenology in caddisflies. *Oecologia* **147**:667-678.

(2011年8月2日受付)

(2011年10月25日受理)