

中海・宍道湖に生息するトンボ類とその塩分耐性

竹内和彦¹⁾・星川和夫¹⁾

Damselflies inhabiting Nakaumi and Shinjiko lagoons, and their salinity tolerance

Kazuhiko Takeuchi¹⁾ and Kazuo Hoshikawa¹⁾

Abstract: Survival of Odonata nymphs was experimentally compared in waters with different salinities. Nymphs were monthly collected from Shinjiko and Nakaumi lagoons (at two issues), near Matsue. Survival period varied evidently from season to season but slightly by sample provenance. A dominant species in a community, *Cercion hieroglyphicum*, tolerated 2.0‰ salinity for more than 21 days in November, while in July survived only for 5 days. Another dominant, *Calopteryx atrata*, was more susceptible to the salinity; died within 3 days in May. The whole community including *C. atrata* was observed to be absent during summer season, presumably due to accidental invasion(s) of brackish water. Seasonal variation in salinity of the lagoons should thus be significant to the restriction of the habitat of these Odonata species.

Key words: habitat, lagoon, Odonata, salinity tolerance, seasonal variation

はじめに

陸上生物として進化してきた昆虫が水中生活に戻るといふ逆適応は系統的に離れた多数の目で独立して生じた。水中生活に必要な生理的諸適応のうち、運動と呼吸に関わる適応は当然ながら注目され、その基本的機構は既に解明されて水生昆虫を環境指標生物として利用する際の生理学的基礎を与えている。しかし、もう一つの重要な適応である浸透圧調節については、これまでの研究は少ない (Komnick, 1977)。これは、水生昆虫のほとんどが淡水—特に流水中に生活し、汽水に適応した種が少ないという事情を反映しているのであろう。だが、近年の「酸性雨問題」などは環境指標生物としての水生昆虫に新たな水質評価の役割をも期待しており、上記の浸透圧調節の問題も含め、水生昆虫の生態分布を支配す

る生理学的基礎の全体は再整理されねばならない状況にあると思われる。

松江市の近郊には、中海・宍道湖というほぼ同面積で塩分濃度の異なる汽水湖が同一水系に連なり、水生生物の耐塩性の比較研究に絶好の地理的条件を備えている。両湖は護岸工事などにより植生が破壊され、水生昆虫の研究には必ずしも好適な現状とは言えないが、パッチ状に残存する生息環境を調査して上記問題を解明することは可能であると思われる。

我々は、この研究の出発点にあたり両湖の汽水影響下にある環境 (流入河川河口部) で、どのようなトンボ類が生息し、それらのヤゴがどの程度の塩分耐性を備えているのかについて簡単な実験を行ったので、その結果を報告する。トンボ類は直腸にある複雑な構造の塩類上皮で主な浸透圧調節をしているが (Wigglesworth, 1974; Komnick, 1977) その調節能力はあまり高くはないらしく、海水はもちろんのこと、汽水を選好する種の確実な例は知られていない。

¹⁾ 島根大学農学部環境生物学講座
Division of Environmental Biology, Faculty of Agriculture,
Shimane University, Matsue 690, Japan

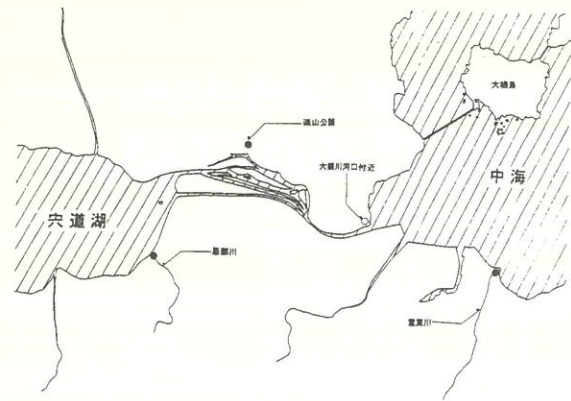


図1. 調査地点の位置。大橋川河口付近は予備調査のみを行った。

材料および方法

1. 調査地点と採集方法

実験に供試したヤゴは、宍道湖右岸に流入する忌部川河口部（以下、宍道湖と略記）、中海右岸に流入する意東川河口部（中海）から採集した（図1）。対照として松江市内楽山公園内の淡水池から採集したヤゴを比較した。各採集地点における塩分濃度は河川流量の変動や感潮により変化するので実測していないが、微地形的に判断して、宍道湖、中海、楽山の順に汽水影響が強いと見られる。各地点の概況は以下のとおりであった：

宍道湖—宍道湖岸より約10m上流の緩流域、水深約1.5m、底質は泥と砂でオオカナダモが繁茂している。

中海—中海湖岸より約60m上流、水深は約0.3m、底質は小石と砂。川の周囲にはヨシ群落がある。

楽山—淡水池（止水）、水深約0.3m、周囲を森で囲まれ落葉の堆積が厚い。

採集は、1991年11月から1992年11月まで、ほぼ1カ月毎に1回、直径35cm・柄長1.2m・2mmメッシュの「さで網」を用いて行った。ヤゴの密度により、1地点1回につき、25個体以上採集されるまで、または50掬いまでのいずれかの基準で採集した。所要時間は30～60分であった。採集したヤゴは生かしたまま持ち帰り、採集地点の水を用いて飼育した後、3日以内に耐塩性実験に供した。

なお中海の調査地点は、当初、大橋川中海流入部付近で行っていたが、1992年5月に全く採集できなくなったので、その後、意東川河口に切り替えた。

2. 耐塩性実験

人工海水キット（マリンアート：千寿製薬）を用いて塩分濃度3.5%の人工海水を作り、それを希釈して5段階の塩分濃度水（0, 0.5, 1.0, 2.0, 3.5

%）を用意した。両端が開いたガラス管内に、ヤゴが定着できるように濾紙小片を入れ、ヤゴをその中に1個体づつ入れてサラン布と輪ゴムで両端を閉じた。それをエアレーションした各塩分濃度水の水槽に5個づつ沈めた。特別な順化処理は行わなかった。実験は室温（15-25℃）で行われ、期間中、幼虫には餌を与えなかった。

実験開始から21日間、毎日観察して生死を判定し、ヤゴの生存日数を記録した。生きている幼虫はサラン布や濾紙片にしがみついているが、死んだ幼虫は脚を縮めてガラス管内を漂っているため、生死判定は比較的容易であった。しかし、ときにサラン布にくっついたまま死んでいる幼虫もいるので、ガラス管を軽く振ってみる必要がある。

死亡したヤゴは、すぐに取り出して液浸標本とし、その後、石田ほか（1988）の検索表により種のレベルまで同定した。

結果および考察

1. 各調査地点におけるトンボ群集

3調査地点を合計して、12種535個体のヤゴが採集された（表1）。汽水影響の最も強いと思われる宍道湖では、全調査期間を通じてセシジイトンボが優占し、採集個体数の96%（215/225）を占めた（図2）。なお、この調査地点の20m上流ではハグロ

表1. 各調査地点でのヤゴ採集個体数と群集多様度

種名	宍道湖	中海	楽山
イトトンボ科			
<i>Ichnura asiatica</i>	アジイトンボ	1	
<i>I. senegalensis</i>	アオモンイトンボ	5	4
<i>Cersion calamorum</i>	クロイトンボ	8	125
<i>C. hieroglyphicum</i>	セシジイトンボ	215	
モノサシトンボ科			
<i>Copera annulata</i>	モノサシトンボ	20	28
アオイトトンボ科			
<i>Lestes temporalis</i>	アオイトトンボ		12
カワトンボ科			
<i>Calopteryx atrata</i>	ハグロトンボ	67	
サナエトンボ科			
<i>Trigomphus ogumai</i>	オグマサナエ		1
ヤンマ科			
<i>Aeschnophlebia longistigma</i>	アキヤンマ		2
<i>Anax parthenope</i>	キヤンマ	1	2
エゾトンボ科			
<i>Macromia amphigena</i>	コヤマトンボ	3	1
トンボ科			
<i>Pseudothemis zonata</i>	コシアキトンボ		30
種数	5	5	7
個体数	225	100	200
平均多様度 (H')	0.68	1.40	1.65
相対多様度 (J')	0.29	0.60	0.59

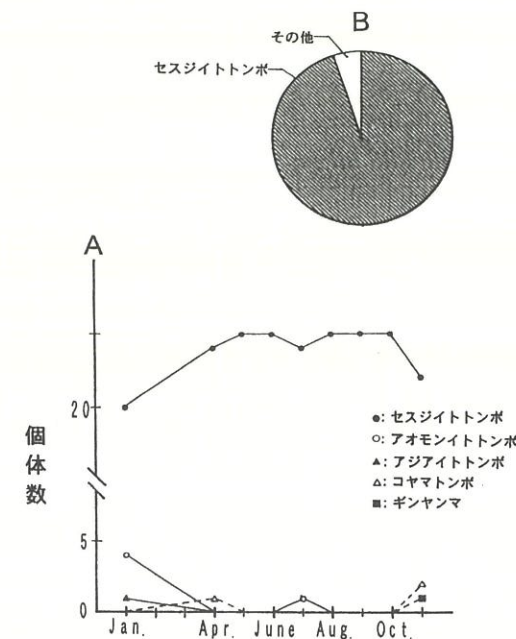


図2. 宍道湖（忌部川流入部）におけるヤゴ群集の季節変動（A）と種構成（B）。

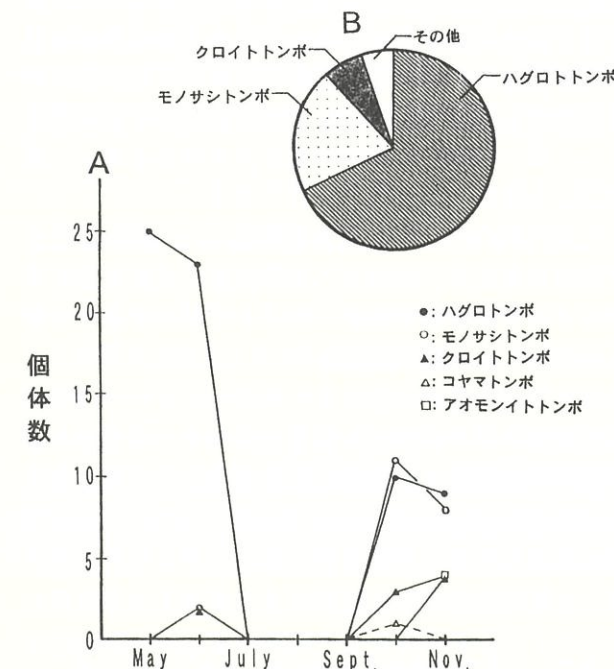


図3. 中海（意東川流入部）におけるヤゴ群集の季節変動（A）と種構成（B）。

トンボ幼虫を多数確認しており、この短い区間内にハグロトンボ幼虫の生存の可否を分ける環境傾斜が存在するらしい。

中海では、調査期間全体ではハグロトンボが優占種であった（図3）。しかし、季節的な経過を辿る

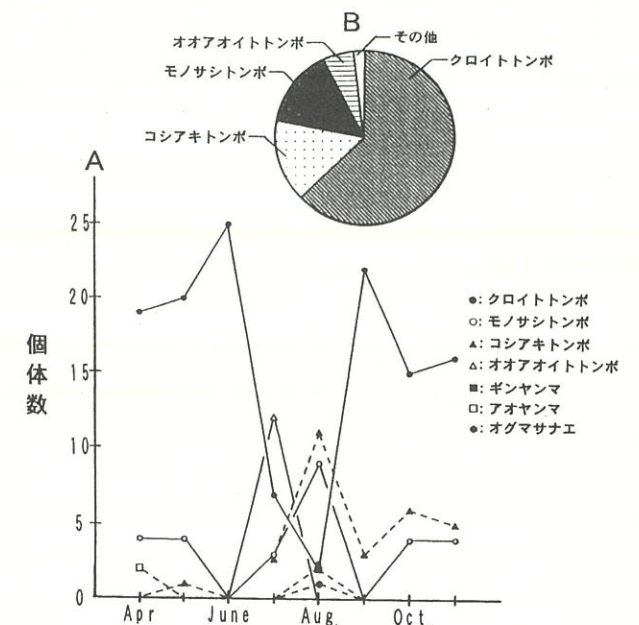


図4. 楽山（公園内の池）におけるヤゴ群集の季節変動（A）と種構成（B）。

と、春に優占していたハグロトンボは、7月から9月まで他種のヤゴ同様、採集努力の強化にもかかわらず全く発見できなかった。この原因の一部は本種の羽化にあると思われるが、調査期間中（1992年）特異的に、6・7月の小雨、9月の台風19号による高潮など、調査地点に中海の汽水が流入しやすい気象条件が続いたことも見逃せない。秋季には若齢幼虫が再び採集されるようになったが、春季のように本種が単独で優占することはなかった。従って、何らかの生息地の攪乱が生じた可能性が高い。

楽山では、クロイトンボが優占していた（図4）。7・8月の羽化期には採集数が減少したが、秋季に本種は再び優占種となった。今回の結果から見る限り楽山は中海より安定した生息地といえよう。コシアキトンボやオオアオイトンボが夏季に増加したのは、単に今回の採集方法のためと思われる（優占種が減少すると他種の採集機会が増える）。

表1には、これら3調査地点のヤゴ群集の平均多様度（H'）と相対多様度（J'）も示した。予想された汽水影響の強さに対応してH'は、宍道湖<中海<楽山の順となった。すなわち、汽水の影響が少ない生息地ほど、そこに生活する種の数は多くなる。また、宍道湖のJ'の値が小さいことは汽水に適応できる種が少ないことを示しているのであろう。一方、中海のJ'値がそのH'値の割には大きいのは前述（図3）の生息地攪乱の結果と思われる。

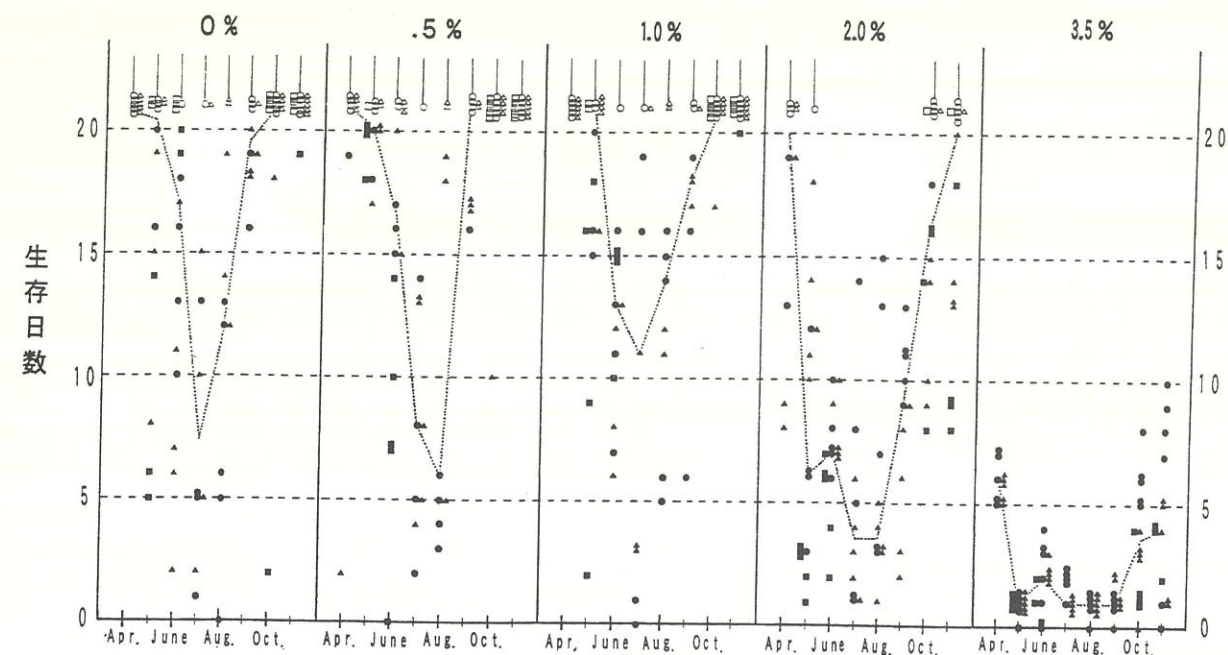


図5. 各塩分濃度水中でのヤゴ類の生存日数。
●：宍道湖，■：中海，▲：楽山の試料，白抜きは実験終了時（21日後）に生存していた個体。
折れ線は生存日数中央値。

なお、中海汽水の影響を直接に受ける大橋川河口では、アオモンイトトンボ、シオカラトンボの幼虫が採集されている。

このような群集構造の相違をもたらす一要因として、それぞれの種の塩分耐性の相違が考えられるので、実験的に耐性の程度を比較した。

2. 各塩分濃度水における生存日数

図5に各調査地点から獲られた各種のヤゴを5段階の塩分濃度で飼育したときの生存日数を濃度別に示した。ここでは種毎の相違を無視して、全体の傾向を比較する。塩分濃度0, 0.5, 1.0%の実験区では、3群集とも実験期間（21日間）を過ぎても生存している個体が多く、類似した傾向を示した。ヤゴの体液浸透圧は、この実験の1.0%区にほぼ相当するから（ヨツボシトンボ, 165-170 mmole/l NaCl; Nicholls, 1983）体液を環境水より高張側に維持する高張調節能力は全種が備えているのであろう。しかし、5～9月の発育・羽化期には生存日数はばらつき、短くなった。この原因は夏季の高温の影響も一因であろうが、発育に伴う脱皮・羽化などの生理的変化の時期に不自然な実験環境に曝されていることが大きいと思われる。実際、脱皮・羽化に失敗して死亡する個体が実験中にしばしば観察された。

2.0%区では生存日数のばらつきが全期間にわたり、発育期（5～9月）の生存日数はかなり短くなった。この塩分濃度は低張調節の限界に近いのであ

うと思われる。

3.5%区では10日以内に全供試個体が死亡した。発育期では3群集のヤゴとも、ほとんどの個体が1日以内に死亡し、調節の限界を超したことを示している。しかし、非発育期（4, 10, 11月）では短期間生存し、特に秋季に宍道湖群集のヤゴの多くが、一週間以上も生存したことは注目される。

生存日数の中央値を表2に整理した。塩分耐性の季節的な変化は、0～1.0%実験区で示される他の要因による季節変動のため、独立して抽出するのは難しい。しかし、両季節変動はパターンがやや異なり、生存日数が発育期に短くなる傾向は、2.0・3.5%実験区では5月や9月にも顕著であった。このことは実験期間が短く、他要因の関与が少ないと思われる。3.5%区で、より明瞭に認められる。従って、塩分耐性は発育期に低く非発育期に高いと考えてよいであろう。生理的な耐性が季節により変化する現象は、

表2. 各塩分濃度水中でのヤゴ生存日数中央値

	0-1.0% -----全地点-----	2.0%	3.5%	-----2.0%----- 宍道 中海 楽山
4月	>21	20	6	>21 -- 19
5月	20	6	1	6 2 12
6月	14	7	2	7 4 7
7月	8	3.5	1	5 -- 3
8月	12.5	3.5	1	7 -- 3
9月	19.5	9	1	11 -- 6
10月	>21	16	3.5	>21 16 14
11月	>21	20	4	>21 9 14

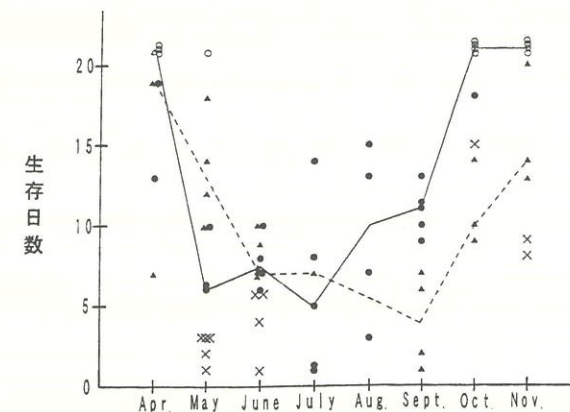


図6. 塩分濃度2.0%における3調査地点優占種の生存日数。
●：セスジイトトンボ（宍道湖），×：ハグロトンボ（中海），▲：クロイトトンボ（楽山），白抜きは実験終了時（21日後）に生存していた個体。折れ線は生存日数中央値。

物理化学的水質データと水生昆虫の分布を対応づける際に、特に注意が必要となる。類似した例がカゲロウの一種の幼虫のpH耐性についても指摘されている（Rowe et al., 1988）。

各調査地点の生存日数を変動の大きい2.0%区で比較すると、中海については傾向は不明だが、宍道湖の試料は楽山のそれより、ほとんどの月で長期間生存していた。ただし春季（5・6月）では、その傾向が逆転しており、各群集を構成する優占種、セスジイトトンボとクロイトトンボの異なる特性を反映していると考えられる。

3. 優占種の各塩分濃度水中での生存日数

各調査地点の優占種は、宍道湖でセスジイトトンボ、中海でハグロトンボ、楽山でクロイトトンボであった。これらはいずれも幼虫で越冬し、成虫の出現期は6～9月である（大浜ほか, 1993）。上記3種の塩水中の生存日数を20%区のデータで比較した（図6）。汽水影響を受ける宍道湖群集の優占種であるセスジイトトンボと、対照区の淡水池群集の優占種クロイトトンボの生存日数は、前種の方が後種よりほとんどの月で生存日数が長い傾向にある。これは両種の生息地の状況とよく対応する。しかし汽水の影響を被る可能性のある中海群集の優占種ハグロトンボは、特に成熟幼虫期に当たる春季に、塩分耐性が低い（図6）。本種の個体群は5・6月に2.0%程度の汽水に1週間曝されると、壊滅的な状態に陥るであろうと予想される。実際の生息地では塩分ストレスが単独で作用することは少なく、多くの場合、他の環境ストレスと相乗して作用すると思われるので、このトンボ個体群にとっては、より低濃度の汽水も致命的なのかも知れない。

成熟幼虫期に塩分耐性が減少する傾向は、セスジイトトンボにも認められるが、むしろこれは8～11月の若齢幼虫の塩分耐性が強いと見るべきなのであろう。本種の若齢幼虫（10・11月）は、体長10 mm内外の小さな体で体表面積比が大きいにもかかわらず、2.0%塩水に21日間曝しても、ほとんど死ななかった。

4. 汽水影響域の生息地の不安定性

以上の結果から、宍道湖・中海に流入する河川河口部一般を考えると、生態的に不安定な水生昆虫群集は、日常的に汽水が流入する河口部そのものよりも、偶発的に汽水の流入が起こるやや上流部に存在することが示唆された。すなわち河口部そのものでは日常的な汽水影響の結果、それに耐性を持つ種が中心となる多様性に乏しい群集を形成する。それに対して、その上流部では耐性に乏しい種も加わって多様性は増加するが、この多様性は偶発的な汽水の侵入により破壊され、群集は不安定になる。

中海地域で2回観察されたヤゴ群集の絶滅（5月の大橋川河口・7月の意東川河口）の原因を、汽水の侵入と断定できる根拠はないが、塩分耐性実験の結果は、その可能性を否定しなかった。

おわりに

宍道湖・中海に生息するトンボ類は偶然の飛来を除けば、大別して以下の3つの生態的グループを区別できるであろう：(1) 宍道湖湖底で生活しているウチワヤンマ [本種は淡水湖にも分布する]、(2) 流入河川の河口部や湖岸の準止水的な環境で生活するセスジイトトンボやアオモンイトトンボなど [本来、解放的な止水域に生活する種の一部]、そして(3) 流入する大河川から押し流されて河口部や湖底で生活しているナゴヤサナエ、コヤマトンボ、など。本報告では主に(2)のグループについて、その生態分布を塩分耐性の観点から検討した。

今後、ウチワヤンマ、アオモンイトトンボなど、塩分耐性が相対的に強いと予想される種を含めて浸透圧調節の能力を比較すること、および生息地の塩分濃度の微分布の経年的な把握により、この特異な生態系を構成しているトンボ相の生態分布を説明するための生理的基礎を解明していこうと考えている。

謝辞

標本の一部を同定していただき、この地域のトンボ相について有益な御助言を賜った大浜祥治氏に感謝する。本研究の一部は、(株)環境アセスメントセンター奨学寄付金(課題名:斐伊川河川敷における昆虫群集構造の解析)により行った。

引用文献

石田昇三, 石田勝義, 小島圭三, 杉村光俊 (1988)
日本産トンボ幼虫・成虫検索図説. 東海大学出版会,
140pp.

Komnick, H. (1977) Chloride cells and chloride epithelia of aquatic insects. *Int. Rev. Cytol.*, **49**: 385-423.
Nicholls, S.P. (1983) Ionic and osmotic regulation of the haemolymph of the dragonfly, *Libellula quadrimaculata* (Odonata: Libellulidae). *J. Insect Physiol.*, **29**: 541-546.
大浜祥治, 三島秀夫, 祖田 周, 淀江賢一郎 (1993) 山陰のトンボ. 山陰中央新報社, 208pp.
Rowe, L., M. Berrill, and L. Hollett (1988) The influence of season and pH on mortality, molting and whole-body ion concentrations in nymphs of the mayfly *Stenonema femoratum*. *Comp. Biochem. Physiol.*, **90A**: 405-408.
Wigglesworth, V.B. (1974) *Insect physiology*. Chapman & Hall Publ. Co., London, 166pp.

補足資料

塩分耐性実験の結果を、種名:採集場所 (S:宍道湖, N:中海, O:大橋川, R:楽山), 採集年月日 (特記無しは1992年) / 塩分濃度 (生存日数) の順にまとめた。生存日数の+記号は、実験終了時 (21日後) 生存していた個体を、*記号は羽化期に入っていた個体を示す。

アジアイトトンボ: S, Nov.14,1991/ 0.5%(+,+,+) 3.5%(1), Jan.13/0%(+)

アオモンイトトンボ: S, Jan.13/0.5%(+) 2%(20) 3.5%(8,8), Jul.5/ 1%(0*,1*). N, Nov.19/ 0%(+) 1%(+) 2%(+) 3.5%(4). O, Nov.14,1991/ 0.5%(12,+,+,+) 1%(12,18,19,20,20) 3.5%(4,5,6,8), Mar.26/ 1%(+,+,+) 2%(19,+,+,+) 3.5%(7,8,9,9)

クロイトトンボ: N, Oct.21/1%(+) 2%(14) 3.5%(3), Nov.19/ 0%(+) 0.5%(+) 2%(9) 3.5%(2). R, Mar.26/ 0%(+,+,+) 0.5%(1,+,+,+,+) 1%(+,+,+,+) 2%(8,19,+) 3.5%(5,6,6,6), May 13/ 0%(8,15,19,+) 0.5%(14*,17,20,20,+) 1%(16,21,+,+) 2%(10,12, 14,18) 3.5%(1,1,1), Jun.2/ 0%(2,6,7*,11*,17) 0.5%(15,20,+,+,+) 1%(3*,6,8,12,13) 2%(7,7,7,9,10) 3.5%(2,2,2,2,3), Jul.5/ 0%(15) 0.5%(5*,8) 1%(11,21) 2%(7*) 3.5%(1), Aug.7/ 2%(1*) 3.5%(1), Sept.19/ 0%(18,18,19,+) 0.5%(17,17,17,+,+) 1%(11*,17,18,18,+) 2%(2,3,6,8) 3.5%(1,1,2,2), Oct.19/ 0%(15*,18,21,+) 0.5%(10) 1%(+,+,+) 2%(9,10,14) 3.5%(3,3,4), Nov.19/ 0%(+,+,+,+) 0.5%(+,+,+,+) 1%(+,+,+,+) 2%(13,14,20) 3.5%(1,5,5)

セスジイトトンボ: S, Nov.14,1991/0.5%(+,+) 3.5%(8,9,10,11), Jan.13/ 0%(+,+,+,+) 0.5%(+,+,+,+) 1%(+,+,+,+) 2%(12,12,14,19,19) 3.5%(4,6,7,7), Mar.26/ 0%(+,+,+,+) 0.5%(19,+,+,+,+) 1%(+,+,+,+,+) 2%(13,19,21,+,+) 3.5%(5,5,6,7,7), May 13/0%(16,20,+,+,+) 0.5%(18,20,21,+,+) 1%(15,16,20,+,+) 2%(3,6,6,12,+) 3.5%(1,1,1,1,1), Jun.2/ 0%(10*,13,16,19,+) 0.5%(15,16,17,+,+)

1%(7*,11,13,16,+) 2%(6,7*,7,8,10) 3.5%(1,2,3,3,4), Jul.5/ 0%(1*,5*,5*,13,+) 0.5%(3*,5*,8,14,+) 1%(16,19,21) 2%(1,1,5,8,14) 3.5%(1,2,2,2,2), Aug.1/ 0%(0,5*,6*,12,13) 0.5%(3*,5*,5,6*,11) 1%(5*,6*,14,15,16) 2%(3,7,7*,13,15) 3.5%(0,2,2,2,2), Sept.19/ 0%(16,19,+,+,+) 0.5%(16,+,+,+,+) 1%(6,16,19,+,+) 2%(9,10,11,11,13) 3.5%(0,2,2,2,2), Oct.19/0%(+,+,+,+,+) 0.5%(+,+,+,+,+) 1%(+,+,+,+,+) 2%(18,+,+,+,+) 3.5%(5,5,6,6,8), Nov.19/ 0%(+,+,+,+,+) 0.5%(+,+,+,+,+) 1%(+,+,+,+,+) 2%(+,+,+,+,+) 3.5%(7,8,9,10)

モノサシトンボ: N, Jun.17/2%(7), Oct.21/0%(+,+) 0.5%(+,+) 1%(+,+) 2%(8,16,+) 3.5%(1,1), Nov.19/0%(19) 0.5%(+,+) 1%(+,+,+) 2%(18). R, Mar.26/ 0%(+) 1%(+) 2%(+) 3.5%(5), May 13/ 0%(+) 1%(+) 2%(11) 3.5%(1), Jul.5/ 0.5%(4*) 1%(3) 2%(2), Aug.7/ 0%(14,19) 0.5%(5*,17) 1%(9*,11,12) 2%(3) 3.5%(1), Oct.19/ 0.5%(+) 1%(17) 2%(15) 3.5%(3), Nov.19/ 0.5%(+) 1%(+) 2%(13) 3.5%(1)

オオアイトトンボ: R, Jul.5/ 0%(2*,5,10) 0.5%(8,13) 1%(3*,3) 2%(3,4) 3.5%(1,1,1)

ハグロトンボ: N, May18/0%(5,6,14,21,+) 0.5%(18,20,20,20,21) 1%(2,9,16,18,+) 2%(1,2,3,3,3) 3.5%(0,1,1,1,1), Jun.17/ 0%(19,20,+,+,+) 0.5%(0,7,7,10,14) 1%(4*,10,15,15,15) 2%(2,4,6,6) 3.5%(0,0,0,1,2), Oct.21/ 0%(1,+,+) 0.5%(+,+) 1%(+,+) 2%(16) 3.5%(1,1), Nov.19/ 0%(+,+) 0.5%(+,+) 1%(20) 2%(8,9) 3.5%(0,4)

オグマサナエ: R, Aug.7/2%(4)

アオヤンマ: O, Mar.26/ 1%(+), R, Mar.26/ 0%(+) 2%(9)

ギンヤンマ: S, Nov.19/3.5%(1), R, Aug.7/0%(12) 3.5%(1)

コヤマトンボ: S, Mar.26/ 0%(+), Nov.19/ 0.5%(+) 2%(+).

N, Oct.21/ 0.5%(+)

シオカラトンボ (*Orthetrum albistylum*): O, Nov.14/ 0.5%(+) 3.5%(2), Mar.26/ 2%(+) 3.5%(3)

コシアキトンボ: R, May 13/ 3.5%(1), Jul.5/ 0%(+) 2%(1) 3.5%(1), Aug.7/ 0%(+,+) 0.5%(19,+,+) 1%(+,+,+) 2%(3,5) 3.5%(1,1), Sept.19/ 0%(20) 2%(9) 3.5%(1), Oct.19/ 0%(+) 0.5%(+,+,+) 1%(+) 2%(+) 3.5%(0), Nov.19/ 0%(+) 0.5%(+) 1%(+) 2%(+) 3.5%(4)