

■原 著■

## 金目川水系におけるダビドサナエ属 2 種の 棲息地分化とその要因

太田祥作<sup>1,2</sup> 金沢謙一<sup>2</sup>

Habitat Differentiation and Its Factors in Two Dragonfly Species  
of the Genus *Davidius* in the Kaname River System

Shosaku Ohta<sup>1,2</sup> and Ken'ichi Kanazawa<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Department of Biological Sciences, Faculty of Science, Kanagawa University, Hiratsuka City, Kanagawa 259-1293, Japan

<sup>2</sup> To whom correspondence should be addressed. E-mail: sho39ota@gmail.com

**Abstract:** In the Kaname River system, habitat differentiation between two odonate species, *Davidius fujiana* and *D. nanus*, can be observed. In adults, *D. fujiana* lives in forested areas along the upper stream, and *D. nanus* lives in open areas along the lower stream. The adults mate and oviposit along the watercourses of their respective habitats. The difference of oviposition may result in naiad habitat differentiation, which is, however, not so distinct and their respective habitats overlap in the boundary area. The naiad habitat extends downstream from the oviposition area in each species. The naiads may be transported by strong water flow sometimes caused by storms.

**Keywords:** odonata, gomphidae, davidius, differentiation, river

### 序論

トンボ目サナエトンボ科ダビドサナエ属のクロサナエ *Davidius fujiana* とダビドサナエ *Davidius nanus* は、共に河川に棲息し、2年1化性である<sup>1)</sup>。クロサナエは、ダビドサナエと比較して、より上流側に偏って分布することが従来指摘されており、クロサナエが河川の源流域を含む上流域に、ダビドサナエは上流から中流域にかけて分布することが報告されている<sup>1)</sup>。しかし、これら2種の棲息地の違いが生じる要因を扱った研究例は過去にない。本研究では、金目川水系における2種の幼虫と成虫の分布および棲息環境を調査して、2種の棲息地の違いが生じた要因を究明することを目的とした。

### 方法

調査地点は、秦野市から平塚市にかけて流れる2級河川金目川の水源から下流域にかけての本流12地点と支流1地点の計13地点を設定した(図1)。地点⑤が支流河川に位置する。本研究では、河原の有無、水深、流速などに基づいて地点①~⑥を上流域、⑦~⑫を中流域、⑬を下流域と区分した。2種の生育状況に合わせて、2015年11月~2016年3月に

2015年度幼虫調査(地点⑥を除く②~⑬、全9回)、2016年4~5月に羽化殻調査(地点①~⑫、全10回)、同年5~7月に成虫調査(地点①~⑦、全25回)、同年9月~2017年1月に16年度幼虫調査(全地点月1回、全19回)を実施した。成虫調査に関しては、クロサナエの金目川での観察例が少なかつたため、相模原市緑区青野ヶ原の道志川支流で追加調査を実施した。幼虫採集では網目3mmの玉網を使用し、成虫調査では双眼鏡を用いて観察を行った。16年度幼虫調査では、採集された幼虫を4齢期(F-0、F-1、F-2、F-3以下:0は終齢幼虫、数値が増えるごとに若い齢期を表す)に識別<sup>2)</sup>して個体数を数え、その変動を調べた。尚、2種の幼虫の区別は雄の終齢幼虫の一形質によってのみ可能とされており<sup>1,3)</sup>、雌や他の齢期の幼虫については一括して *Davidius sp.* として扱った。2016年8月~2017年2月には地点①~⑫に水温計を設置し、長期的な水温の変化を調べた。また、幼虫の高水温耐性を調べるため、地点④と⑥で採集したF-2以下の若齢幼虫42個体を水温25℃及び29℃の条件下で3日間ずつ飼育する実験を行った。

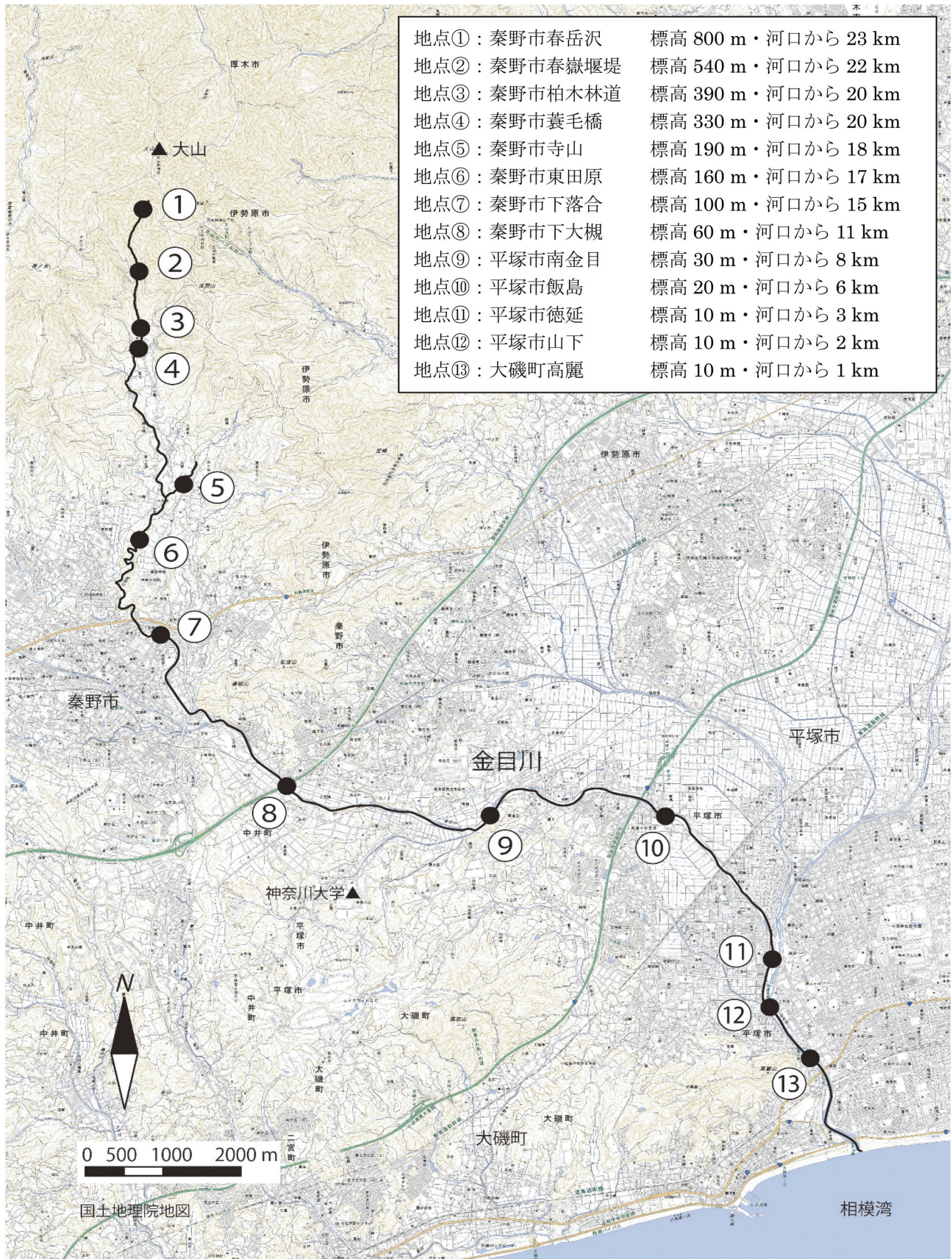


図 1. 調査地点.

表 1. 採集された幼虫の個体数 (2015 年度)

齢期	地点										
	②	③	④	⑤	⑦	⑧	⑨	⑩	⑪	⑫	⑬
F-0	0	1	4	0	3	3	0	7	2	4	0
F-1	0	0	0	2	0	3	4	1	1	0	0
F-2以下	7	10	20	1	7	1	4	2	0	0	0
計	7	11	24	3	10	7	8	10	3	4	0

表 2. 採集された幼虫の個体数 (2016 年度)

齢期	地点												
	①	②	③	④	⑤	⑥	⑦	⑧	⑨	⑩	⑪	⑫	⑬
F-0	0	7	15	40	1	11	16	6	8	3	1	2	0
F-1	0	8	22	22	1	98	50	19	31	17	0	1	0
F-2	1	2	4	5	2	109	49	8	13	8	0	0	0
F-3以下	1	52	52	117	2	73	24	1	2	0	1	3	0
計	2	69	93	184	6	291	139	34	54	28	2	6	0

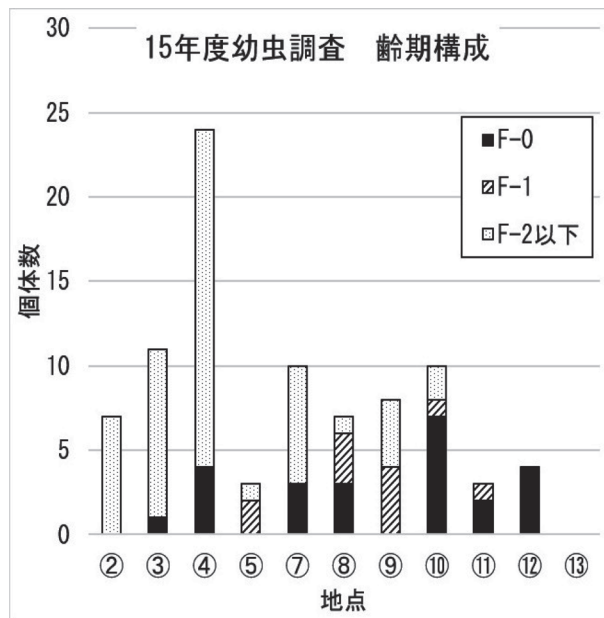


図 2. 幼虫の齢期構成 (2015 年度).

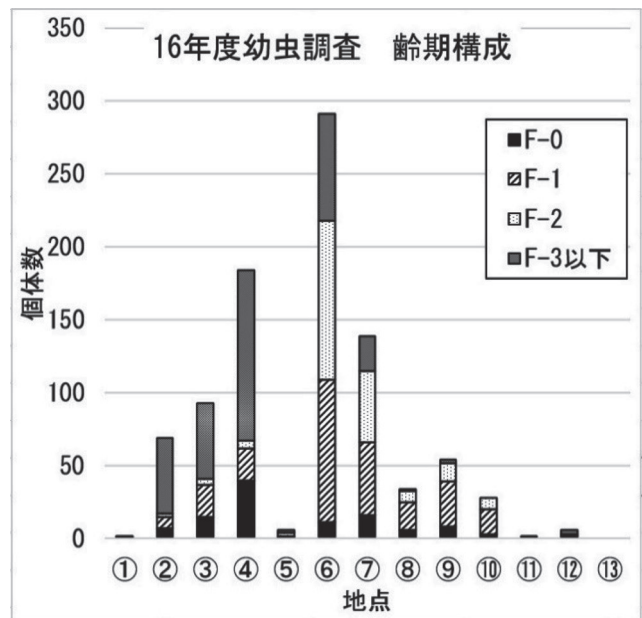


図 3. 幼虫の齢期構成. 2016 年度二次～五次調査までの集計結果.

## 結果 幼虫調査

調査を行った 13 地点のうち、幼虫が採集されたのは地点⑬を除く 12 地点であった。齢期の構成は、2015 年度、2016 年度共に、上流側の地点ほど若齢幼虫の割合が高く、下流側の地点ほど老齢幼虫の割合が高かった (表 1、2、図 2、3)。

2016 年度一次～五次調査における幼虫の齢期構成の変遷を見ると、各地点とも F-2 から F-0 への成長に伴うと考えられる個体数の遷移が読み取れる (図 4)。

16 年度の調査で地点ごとの個体数を比較すると、地点④⑥⑦に明瞭なピークが認められ、そこから離

れるに従い個体数は少なくなっていた。特に、地点⑩より下流と、支流の地点⑤では僅少であった。

幼虫は、河川の蛇行部内側など流れが緩い浅瀬に形成される砂底から採集された (図 5)。地点①～④、⑨では小規模な砂底が浅瀬に複数点在し、地点⑥⑦⑧⑩⑫では比較的大規模な砂底が浅瀬に広がり、地点⑤⑪⑬は砂泥底であった。各地点の状況は調査の度に異なり、夏季には台風等による出水、それによる流路の移動、冬季には水量の減少等の環境変化があった。こうした環境変化は、砂底の縮小や消失、干出をもたらしていた。

種同定が可能な雄の終齢幼虫の分布は表 3 の通り

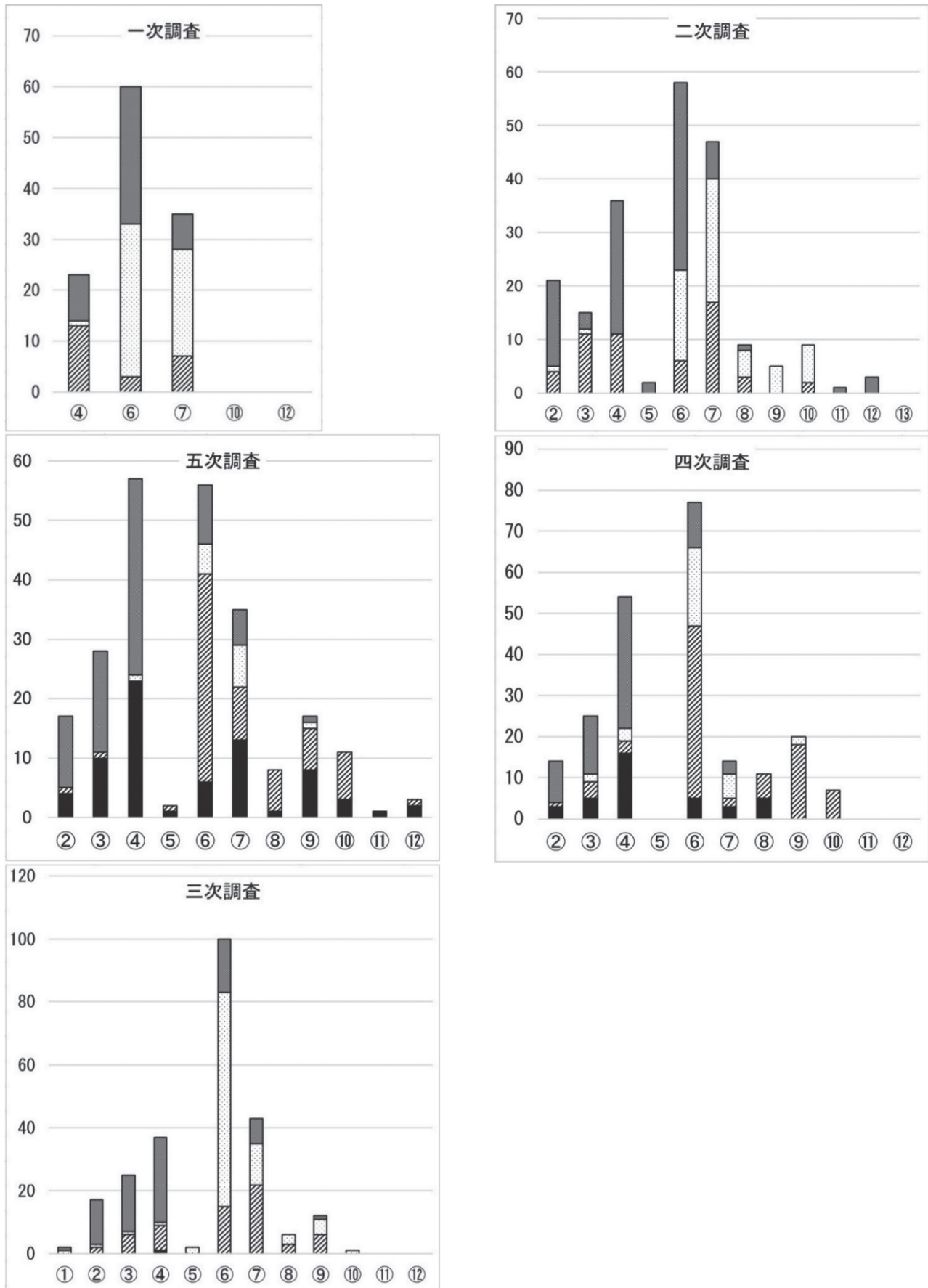


図4. 16年度幼虫調査における地点別の齢期構成比, 個体数比較. グラフ縦軸は個体数, 横軸は地点. 一次調査は9~10月, 二次調査は10月, 三次調査は11月, 四次調査は12月, 五次調査は1月に実施.



図 5. 幼虫の棲息する砂底環境 (地点④).

であった。クロサナエでは上流域 (地点④)、ダビドサナエでは上～中流域 (地点⑥⑦) に分布のピークが存在した。しかし、クロサナエの分布のピークが局所的であるのに対し、ダビドサナエのピークは不明瞭であった。地点⑥～⑨にかけては 2 種の分布の重複が認められた。

**羽化殻調査**

クロサナエでは地点④、ダビドサナエでは地点⑥⑦で羽化殻が最も多く見付き、終齢幼虫の個体数のピークと一致した (表 3)。地点⑦では 2 種の羽化殻が採集された。2 種共に、羽化殻は、川岸の水面から概ね 30 cm の高さにある草本や石に付着していた。また、幼虫が多く棲息する砂底に近接した岸辺から

表 3. 2 種の終齢幼虫と羽化殻の分布状況

流域	地点	クロサナエ		ダビドサナエ	
		幼虫	殻	幼虫	殻
上流	①				
	②	3			
	③	7			
	④	25	7		
	⑤				
	⑥	5		12	16
中流	⑦	1	1	8	6
	⑧	1		7	
	⑨	1		3	
	⑩			8	1
	⑪			2	
	⑫			1	2
下流	⑬				

数値は個体数。幼虫は終齢幼虫、殻は羽化殻。

表 4. 羽化殻調査の集計結果

クロサナエ 採集日	地点	
	④	⑦
2016/4/25	4	1
2016/5/1	3	
計	7	1

ダビドサナエ 採集日	地点			
	⑥	⑦	⑩	⑫
2016/4/15				1
2016/4/19			1	1
2016/4/20	6	2		
2016/4/25	7	2		
2016/5/1	3	2		
計	16	6	1	2

ダビドサナエ属総合 (2種及び未同定個体を含む)										
Davidius spp.	地点									
採集日	②	③	④	⑤	⑥	⑦	⑧	⑩	⑫	
2017/4/15										2
2017/4/19								1	1	
2017/4/20					11	6				
2017/4/25			7		13	7				
2017/5/1			8	1	14	8				
2017/5/3							1			
2017/5/8	1	1	1	1		1				
2017/5/21			1							
計	1	1	17	2	38	22	1	1	3	

数値は羽化殻個数。

多く見つかった。下流側の地点ほど羽化期が早く、上流側ほど遅くなる傾向にあった (表 4)。

**成虫調査**

2 種の成虫の分布は完全に分かれており、クロサナエは地点①～②にかけての水源地を含む最上流域、ダビドサナエは地点③～⑥にかけての上流域で観察された。成虫の棲息環境を比較すると、クロサナエは森林が発達し閉鎖的な水源地周辺に棲息するのにに対し、ダビドサナエは樹林が少なく開放的な上流域に棲息するという違いが見られた (図 6)。この傾向は金目川だけでなく道志川支流でも同様であり、クロサナエが湧水のある水源地周辺に複数個体見られたのに対し、ダビドサナエはより下流側の草地で 1 個体見られた。金目川流域では、クロサナエの棲息地は地点①～②にかけての約 1 km、ダビドサナエは地点③～⑥にかけての約 3 km の範囲であった。標高では、クロサナエが約 800 ～ 540 m、ダビドサナ



図 6. 2 種の繁殖地の景観. 左：地点①クロサナエ繁殖地. 右：ダビドサナエ繁殖地.

エが約 390 ～ 160 m の範囲に分布していた。水平分布ではダビドサナエの方がより広く、垂直分布ではクロサナエの方がより広がった。クロサナエを観察した道志川支流の調査地点は標高約 380 m であった。

### 産卵

産卵行動は 2 種とも同様であった。日陰となる湿潤な岸辺に、雌が単独で飛来し、地上 50 cm 未満の低空をホバリング飛翔しつつ、空中から卵を産み落としていた。産卵場所の岸辺には砂利や礫、コケや落葉が存在していたが、そこに一貫性はないように見受けられた。2 種の産卵場所の条件に違いは見いだせないが、産卵が観察されたのはクロサナエでは地点①、ダビドサナエでは地点④であり、同所的な産卵は観察されなかった。

### 縄張り行動と交尾

地点④で観察されたダビドサナエ雄では、流れの中央から水際における行動と、流れからやや離れた護岸上を中心とした陸域における行動で違いが認められた。水際には、特定の場所（石や草本上といった 1 箇所）に執着してそこに留まり続けることが多く、接近してくる同種、異種（アサヒナカワトンボ *Mnais pruinosa*<sup>4)</sup> とシオヤトンボ *Orthetrum japonicum japonicum*）に対して排斥行動をとり、一旦離れても再度そこへ戻ってくる行動が観察された。一方、陸域の個体では、排斥行動は 1 例観察されたのみで、執着性を示す行動は観察されなかった。

雌の場合、水際には産卵行動が観察されただけで、産卵を終えるとそこから離れ、他は陸域での行動に終始しており、排斥行動も一切観察されなかった。

ダビドサナエの雄における水際の一定範囲を占有するという縄張り行動は、地点④から⑥までの複数

地点で観察された。

道志川支流のクロサナエ雄でも、ダビドサナエ雄と同様の同種、異種（カワトンボ属の 1 種 *Mnais* sp. とヒメクロサナエ *Lanthus fujiacus*）に対する排斥行動や、特定箇所への執着といった縄張り行動が観察された。一方、金目川のクロサナエ雄では、水際や樹上に飛来、静止しても数分以内に移動し、同じ場所に再度出現することはない等、明瞭な占有行動や排斥行動は観察されなかった。つまり、金目川のダビドサナエと道志川のクロサナエは明瞭な縄張りを持つ一方、金目川のクロサナエは明瞭な縄張りを持たなかった。金目川のダビドサナエと道志川のクロサナエでは多くの場合 1 地点当たり同時に複数の雄個体が観察されたのに対し、金目川のクロサナエでは 1 地点当たり 1 個体のみが観察されるに止まった。

ダビドサナエでは交尾に関わる行動、タンデム（交尾態の前段階：雄が尾部付属器により雌の頭部を掴んだ状態）が 2 例、交尾態（雌雄の交尾器が結合した状態）が 9 例観察された。タンデムの形成場所は水際で、雄が雌を捕捉し、地上へ降下してタンデムを形成した。飛び立った後、空中で交尾態を形成し、水際を離れて陸域へ向かった。9 例の交尾態は全て陸域で観察された。これにはタンデム形成後陸域へ飛び去った交尾態のペア 2 例と、陸域に静止して交尾中だったペア 7 例が含まれる。陸域では、雄が静止していた雌を捕捉し頭部を把握しようとしたが、雌は抵抗してこれを振り切ると即座に飛び去る様子が観察された。

### 水温調査

金目川の水温を調査した結果を表 5 に示す。概ね上流から下流へ下るに伴い水温は上昇し、下流ほど最高水温と最低水温の差が大きかった。クロサナエの終齢幼虫が最も多く生息していた地点④では、最高－最低水温が、夏季 19 – 15℃、秋季 16 – 11℃、冬季 14 – 4℃であった。一方、ダビドサナエの終齢幼虫が多く生息していた地点⑥～⑩では、最高－最低水温が、夏季 21 – 17℃（地点⑥のみ）、秋季 25 – 12℃、冬季 20 – 6℃であった。

### 高水温飼育実験

水温 25℃で地点⑥の 1 個体、水温 29℃で地点④の 1 個体が死亡した。その死因はどちらも脱皮不全によるものであった。他の 40 個体は実験を通して生存しており、形態や行動面に異常は認められなかった。

表 5. 金目川における 2016 年 9 月～2017 年 2 月までの水温変化

地点	2016年9月		2016年10月 ～11月		2016年11月 ～2017年2月	
	最低	最高	最低	最高	最低	最高
①			10°C	12°C	8°C	12°C
②	14°C	18°C	12°C	13°C	5°C	14°C
③	14°C	17°C	10°C	15°C	5°C	13°C
④	15°C	19°C	11°C	16°C	4°C	14°C
⑤	18°C	22°C	13°C	19°C	4°C	16°C
⑥	17°C	21°C	12°C	18°C	6°C	16°C
⑦			15°C	19°C	9°C	17°C
⑧			15°C	22°C	8°C	19°C
⑨			14°C	25°C	9°C	20°C
⑩			17°C	23°C	8°C	19°C
⑪			14°C	25°C	6°C	20°C
⑫	21°C	29°C	13°C	23°C	6°C	19°C

### 討論 棲息地の分化

金目川におけるクロサナエとダビドサナエの分布を表 6 に示す。野外調査の結果から、2 種間で棲息地の分化が生じていることが強く支持され、成虫では分布の重複は認められなかった。

終齢幼虫では分布の重複が見られたものの、2 種の分布のピークは明らかに異なっており、羽化殻のピークもそれと一致していた。しかし、2 種の幼虫は地点⑥～⑨では同所的に採集されており、2 種が同一の環境条件下で生育可能であることを示唆している。

水温調査の結果、それぞれの幼虫の棲息地で水温に大きな差はなかったが、ダビドサナエの方がより高水温に晒されていることが分かった。つまり、クロサナエの方が高水温耐性は低い可能性が暗示されたが、高水温飼育実験はこれを否定している。高水温が 2 種の棲息地分化の要因であるとは考え難い。

成虫の繁殖地を比較すると、クロサナエが河川上流域の森林が発達した水源地周辺を繁殖地として選ぶのに対し、ダビドサナエはそれよりやや下流域の樹林が少なく比較的開けた環境を繁殖地として選ぶという明瞭な相違があった。このことから、成虫の産卵場所の違いが、2 種の幼虫の分布域を上流側と下流側に規定していると推察される。即ち、クロサナエとダビドサナエの棲息地の分化は、成虫の繁殖産卵場所の違いが主因であると考えられる。

### 幼虫の生息場所

成虫の繁殖産卵場所と幼虫の棲息地がずれていることから、幼虫が金目川を流下していることはほぼ間違いない(表 6)。幼虫の棲息地である砂底は岸近くの浅瀬に形成されるが、出水や濁水に伴う消失や干出、再形成が頻繁に起こる不安定な場所である。そのため流量の増加時などに幼虫の流下が発生すると考えられる。幼虫の棲息個体数は砂底の安定性に依存していると考えられる。すなわち、砂底が安定して存在している地点が、幼虫の分布のピークとなっていると考えられる。また、下流側の地点ほど老齢幼虫の比率が高いのは、齢数を重ね、成育期間が長いほど流下に見舞われる機会が多いためと推察される。

### 幼虫の成長と羽化

一次調査から五次調査の幼虫の齢期構成の変遷を見ると、調査時期が春季に近づくほど、終齢幼虫 F-0 の割合が増え、これに伴い F-1、F-2 幼虫の比率が低下している。これは、幼虫 2 年目の 4 月から 5 月にかけて成虫へと羽化する生活史を反映していると考えられる。

羽化殻調査の結果では、下流側の地点ほど羽化期が早く、それに対して上流側の地点ほど羽化期が遅くなる傾向にあった。これには水温が影響している可能性がある。つまり、水温が羽化の誘発要因であり、水温の高い下流側ほど早く羽化期を迎えると推察される。しかし、春季の水温調査は実施されなかったため、この仮説は憶測の域を出ない。

表 6. 金目川水系における 2 種の分布状況

流域	地点	クロサナエ			ダビドサナエ		
		幼虫	殻	成虫	幼虫	殻	成虫
上流	①			3			
	②	3		3			
	③	7					3
	④	25	7				79
	⑤						2
	⑥	5				12	16
中流	⑦	1	1		8	6	
	⑧	1			7		
	⑨	1			3		
	⑩				8	1	
	⑪				2		
	⑫				1	2	
下流	⑬						

数値は個体数。幼虫は終齢幼虫、殻は羽化殻。

### 成虫雄の繁殖行動

金目川のダビドサナエ及び道志川のクロサナエの雄が明瞭な縄張り行動を示したのに対し、金目川のクロサナエの雄にはそれが見られなかった。この背景には、雄の個体密度が影響していると考えられる。雄の個体密度が高い場所では、他の雄を排除して産卵適地を縄張りとして確保することが雌を獲得する上で有利であり、個体密度が低い場所では争いなしに自動的に産卵適地を確保できるので、縄張り行動が見られないと推察される。雄の縄張り行動はそのほとんどが水際で観察されており、雌は交尾相手を求めて水際に飛来し、産卵適地に縄張りを確保している雄を好むと考えられる。一方、陸域など産卵不適地にいる雄は好まないのかもしれない。実際に雌が雄を受け入れてタンデムおよび交尾態が形成された場所は、観察された限り全て水際であった。交尾個体は縄張りを離れた陸域で観察されたが、これは交尾中に縄張り占有している他の雄からの妨害を避ける目的があると考えられる。

### 成虫の遡上産卵行動

羽化した地点や幼虫が多く棲息する地点に産卵するのであれば、産卵のための移動は僅かであり、移動コストを抑えられるように思われる。しかし、実際は終齢幼虫や羽化殻の分布地点よりかなり上流まで遡り産卵を行う。クロサナエの場合、幼虫の分布のピークでは繁殖活動は一切行われず、最上流域まで遡り、繁殖活動を行う(表7)。ダビドサナエでは幼虫の分布のピークでも繁殖活動を行う個体がいるが、これは少数であり大部分は更に上流で繁殖活動を行う(表7)。成虫が上流へ遡上して産卵する習性には、幼虫の捕食回避戦略が関与している可能性がある。金目川は上流域の下部から下流へ向かって魚類の種数が増大する。例えば、砂底に棲息する肉食性のヒガシマドジョウは、ダビドサナエの分布のピークである地点⑥が分布の最上流地点であり、そこから⑫までの上～中流域で確認されている。このドジョウは幼虫の天敵となっている可能性がある。こうし

た天敵による捕食を回避するためには、天敵が棲息しない流域で産卵することが有効であろう。成虫が遡上して産卵する行動には、捕食回避による幼虫の生存率上昇という適応的意義があると推察される。

### 今後の展望

本研究には未だ多くの課題が残されている。棲息地分化の要因として、幼虫の生育条件は可能性が低いことが示されたものの、主因と考えられる成虫の繁殖環境の条件を明確に評価・定量化するには至らなかった。また、金目川ではクロサナエの成虫は稀少であり、ダビドサナエと比較した行動生態学的解析ができなかった。羽化を誘発すると考えられる水温上昇を確かめるには、春季の水温調査が必須である。幼虫の受動的流下を立証するためには大規模出水の前後で採集調査を行う必要がある。今後、本研究で示唆された事柄を土台に2種の分布状況を一河川や一水系のみならず、全国の複数の河川において調査し、それらを比較研究することで、クロサナエとダビドサナエの棲息地分化の要因が明らかになると期待される。

### 謝辞

神奈川県立生命の星・地球博物館 主任学芸員 荻部治紀氏には、道志川支流のクロサナエ調査におけるご指導はもとより、本研究全般についてのご助言を賜りました。諏訪部昌氏をはじめとする神奈川県トンボ調査・保全ネットワークの皆様には、調査用品や情報のご提供を賜りました。これらの方々に深く感謝申し上げます。

### 文献

- 1) 木尾園暁, 川島逸郎, 二橋 亮 (2012) *ネイチャーガイド 日本のトンボ*. 文一総合出版, 東京.
- 2) Corbet PS [椿 宜高, 生方秀紀, 上田哲行, 東 和敬 監訳] (1999) *トンボ博物学 行動と生態の多様性*. 海游社, 東京.
- 3) 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, 東京.
- 4) 荻部治紀, 守屋博文, 林 文男 (2010) 神奈川県を中心としたカワトンボ属の分布. *神奈川県立博物館研究報告 (自然科学)* 39: 25-34.