

オオシロカゲロウ *Ephoron shigae* (Takahashi)  
(昆虫綱：カゲロウ目・シロイロカゲロウ科) の生殖様式  
— 個体群間での単為生殖能力の差異について —

東城 幸治・松元 篤志・牧岡 俊樹

Koji TOJO<sup>1,2)</sup>, Atsushi MATSUMOTO<sup>3)</sup> and Toshiki MAKIOKA<sup>1)</sup>: Reproduction Mode of the Mayfly, *Ephoron shigae* (Takahashi), with Evidence of Geographic Thelytokous Parthenogenesis (Insecta: Ephemeroptera, Polymitarcyidae)\*

<sup>1)</sup> Institute of Biological Sciences, University of Tsukuba, Tsukuba, Ibaraki 305–8572, Japan

<sup>2)</sup> Current address: Developmental Mechanisms Laboratory, Developmental Biology Department, National Institute of Agrobiological Sciences, Tsukuba, Ibaraki 305–8634, Japan

<sup>3)</sup> College of Biological Sciences, University of Tsukuba, Tsukuba, Ibaraki 305–8572, Japan

E-mail: tojo@biol.tsukuba.ac.jp (KT)

オオシロカゲロウ *Ephoron shigae* (Takahashi) は、河川に棲息する年一化性の大型カゲロウ類で、幼生期は河床で過ごし、秋（9月上・中旬）に羽化を行なう。羽化の同調性は極めて強く、また、強い走光性をもつことから、夕暮れ時に橋上の街灯に群飛するなど人目につきやすい種でもある。このような特徴から、分布に関する情報は豊富であり、現在までに本州広域（岩手県以南）、四国広域、九州北部から棲息が報告されている (Fig. 1; cf. Watanabe and Ishiwata, 1997)。

また、オオシロカゲロウの個体群の中には、雌雄がほぼ同比でみられる個体群（両性個体群）や、ほとんどが雌からなる個体群（偏雌性個体群：雄の割合は1%未満）、雄がまったく認められない個体群（全雌性個体群）が存在することが知られている（渡辺, 1996; Watanabe and Ishiwata, 1997）。このような性比の偏りが、どのような要因により引き起こされるのかについては、棲息地域の環境要因や、感染細菌類による性のコントロールなどの観点からの研究が進められているものの、いまだ明確な知見は得られていない。このうち、両性個体群においては、交尾行動が観察されており、両性生殖が行なわれているものと考えられる一方で、全雌性・偏雌性個体群も永年にわたり維持されていることから、本種が雌性産生の単為生殖能力を有することが推察されるが（Watanabe and Ishiwata, 1997）、単為生殖に関する直接的な知見は得られていない。

このように、生殖様式が個体群のレベルで異なることも予想される本種において、個体群間での生殖様式の差異を調べ、また、性比の偏りがどのようにして生じてきたかを明らかにすることを目的に、その第一段階として、性比の偏り方の異なる個体群間における単為生殖能力の有無について検討した。

#### 材料と方法

岡山県岡山市旭川のオオシロカゲロウ個体群を両性個体群として研究対象とした。旭川個体群の雌雄比はほぼ同じであった。また、全雌性個体群として長野県更埴市千曲川の個体群を、偏雌性個体群（雄の割合が1%未満）として愛知県名古屋市内川川の個体群をそれぞれ研究対象とした。千曲川個体群においては、雄がまったく認められず、また、庄内川個体群は、雄の占める割合が極めて低く、約0.2%であった。

両性個体群（岡山・旭川）からは、未交尾雌と既交尾雌をそれぞれ20個体ずつ採集した。この際、羽化直後の、確実に他個体との接触経験のない雌個体を未交尾雌として扱った。一方、本種は羽化後すぐに空中において飛翔しながらの交尾を行ない、結果、空中を飛翔している雌のほとんどは既に交尾を済ませていることが知られてい

\* Abstract of paper read at the 37th Annual Meeting of Arthropodan Embryological Society of Japan, June 1–2, 2001 (Nihonmatsu, Fukushima).

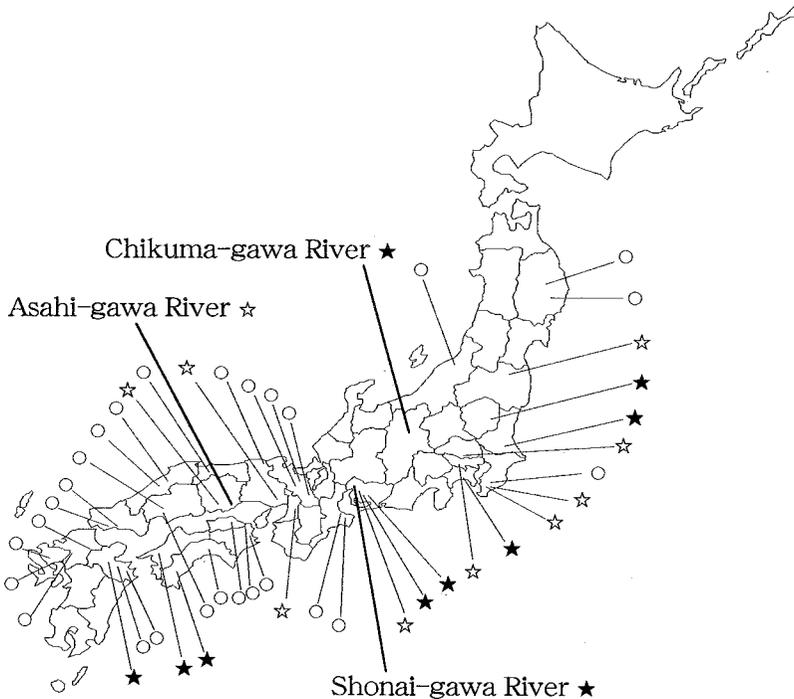


Fig. 1 Distribution of *Ephoron shigae*. Data from the present study were added to Watanabe and Ishiwata's (1997). Solid and open stars indicate unisexual (including the populations with males found in very low frequency) and bisexual populations, respectively; open circles indicate the populations of which sexual ratio is not determined.

ることから (Watanabe and Ishiwata, 1997)、飛翔中の雌個体を既交尾雌として扱った。

同様に、偏雌性個体群 (名古屋・庄内川) から未交尾雌を 13 個体採集した。偏雌性個体群においては、雄がわずかに棲息するものの、これらのわずかな雄との交尾を行なった雌個体を採集することはできなかった。未交尾雌より採取した卵 (未受精卵) のデータのみを扱った。

全雌性個体群 (更埴・千曲川) においては、雄が存在しないものの、両性個体群および偏雌性個体群と同様に、羽化直後で、他個体との接触のないことを確認した雌を、未交尾雌として扱った (20 個体)。

以上のような方法で採集した雌から採卵を行ない、卵塊ごとに分別した上で、得られたすべての卵を同一条件下にてインキュベートした。各個体群、各産卵条件下において、それぞれの卵が胚発生の最終ステージまで発生を進行させることができたか否かをカウントし、発生率を算出した [本種の卵は、胚発生の最終ステージまで発生が進んだ後に、卵休眠を行なうことが知られており (中村, 1985, 1986; 中村ら, 1987; 渡辺ら, 1993; Nakamura *et al.*, 1999; 中村・遠藤, 2001)、また、この休眠の解除には、温度などの微妙な条件が関係することが知られているので、本研究では、孵化率ではなく発生率を用いた。なお、発生率は、フタスジモンカゲロウ *Ephemera japonica* McLachlan の胚発生の知見 (Tojo and Machida, 1997 a, b) を参考にし、そのステージ 13 に相当する最終ステージまで胚発生が進んだ卵の割合をもって、発生率とした]。

### 結果および考察

各個体群、各採卵条件下で得られた卵の発生率を Table 1 に示す。

両性個体群 (岡山・旭川) においては、未受精卵の発生は、20 卵塊のうち、いずれの卵においても観察されず、発生率は 0 % であった。一方、同じ両性個体群において、既交尾の雌より採卵した、いわゆる受精卵は、平均 98.4 % ( $\pm 0.16$ : 標準誤差) と、非常に高い発生率を示した。うち、最も発生率の高かった卵塊では 99.4 %、一方、最も低い発生率の卵塊においても 97.1 % の発生率であった。この結果は、雌雄がほぼ同数であるような両性個体群においては、両性生殖が行なわれており、単為生殖による繁殖は行なわれていないことを示すものである。

一方、雄のまったく認められない全雌性個体群 (更埴・千曲川) においては、未受精である 20 卵塊いずれに

Table 1 Developmental rate of fertilized or unfertilized eggs of *Ephoron shigae*, collected from three different populations, the Asahi-gawa, Chikuma-gawa and Shonai-gawa Rivers. See text.

	No. of females examined	No. of eggs examined	Percentage of embryos developing to the final embryonic stage mean $\pm$ S. E.	(minimum-maximum)
Asahi-gawa River *				
fertilized eggs	20	79,786	98.4 $\pm$ 0.16	(97.1-99.4)
unfertilized eggs	20	60,017	undeveloped	
Chikuma-gawa River **				
unfertilized eggs	20	62,856	89.0 $\pm$ 1.03	(81.7-96.9)
Shonai-gawa River ***				
unfertilized eggs	13	27,111	78.5 $\pm$ 1.88	(69.3-86.8)

\* Bisexual population.

\*\* Unisexual population: no males were found.

\*\*\* Practically unisexual population: few males were found, the percentage of males was approximately 0.2%.

においても、平均 89.0% ( $\pm$  1.03) と、高い発生率を示し、未受精卵が単為的に発生を行なうことが確認された。これは、両性個体群における受精卵の発生率よりもやや低いものの、この雄不在の個体群では、単為生殖が通常の生殖様式であることがうかがえる。

また、偏雌性個体群 (名古屋・庄内川) でも、平均 78.5% ( $\pm$  1.88) と、未受精卵は高い割合で発生したが、この場合においても、受精卵の発生率よりは低い値であった。

以上より、全雌性個体群、偏雌性個体群の雌は、単為生殖能力を有することが明らかとなった。一方、両性個体群の雌には単為生殖能力がなく、両性生殖のみで世代を繰り返していることが強く支持されることから、オオシロカゲロウは、個体群間での単為生殖能力に差異をもつ地理的雌性産生単為生殖 geographic thelytokous parthenogenesis を行なう種であると考えられる。

これまで、カゲロウ類における単為生殖は、いくつかの分類群から確認されているが (Degrange, 1960; Humpesch, 1980)、その多くは偶発的なものであったり、一時的な例であると考えられてきた (Britt, 1962)。しかし、ごく一部には、単為生殖が通常の生殖様式である例も知られており、このような場合、未受精卵の孵化率は 80% を超えると報告されている (Humpesch, 1980)。本研究においても、通常、単為生殖を行なっていると思われる千曲川の全雌性個体群においては、90% 近い発生率を記録している。また、採卵からインキュベーションまでを同一の条件下で行ないながらも、雄の占める割合が異なる三つの個体群間では、その卵の発生率に顕著な差異が確認された。完全に雄不在である全雌性個体群 (更埴・千曲川) の雌より採集した卵は、約 90% が単為的に発生し、一方、若干 (1% 未満) の雄を含む偏雌性個体群 (名古屋・庄内川) の雌より採集した卵は、約 80% の発生率、そして、両性個体群 (岡山・旭川) の雌より採集した卵は、20 卵塊中 1 卵も発生しなかった。本種と同じモンカゲロウ上科に属する、北米産の *Eurylophella funeralis* (McDunnough) (モンカゲロウ科) は、地理的単為生殖 geographic parthenogenesis を行なうことが知られている種であるが、この種においては、雄の割合が低い個体群ほど、未受精卵の孵化率が高くなることが報告されており (Sweeney and Vannote, 1987)、本研究の結果も、この *E. funeralis* における傾向と一致するようである。両種にみられるような特徴は、種内において、一部の個体群が雌性産生単為生殖能力を獲得し、この単為生殖によって世代を繰り返すうちに、単為生殖の成功率を徐々に高めるとともに、結果として、性比の偏りを生じさせ (雄の占める割合を減少させ) てきたことに起因するのではないだろうか。

*E. funeralis* の地理的単為生殖に関しては、分布域の周縁部ほど単為生殖個体群が多くみられると報告されており (Sweeney and Vannote, 1987)、また、昆虫類一般には、高緯度、高標高、乾燥した地域などにおいて (Suomalainen, 1950; Glesener and Tilman, 1978)、島嶼や島嶼的環境、種の分布域の周縁部において (Cuellar, 1977)、単為生殖個体群が生じる傾向の強いことが知られているが、オオシロカゲロウの地理的単為生殖に関しては、両性個体群と雌性個体群とが、モザイク的に分布しており (Fig. 1; cf. Watanabe and Ishiwata, 1997)、また、すぐ近隣の河川間においても両タイプの個体群がみられる場合すらあるようである (八田, 私信)。

本研究より得られたような発生率の傾向が、他のオオシロカゲロウ個体群にも共通するものであるか、また仮に、単為生殖能力を有する雌が雄に出会えた場合に、両性生殖が可能であるのかなどは、たいへん興味深い今後の課題である。今回、同種内・個体群レベルでの単為生殖能の差異を確認できたことは、単為生殖能力の獲得に

関する要因の解明において、本種が興味深い生物であることを示すものである。

本研究の一部は、(財)河川環境管理財団・河川整備基金(平成12年度)の助成を受けた。また、岡山・旭川での調査に関しては香川大学・渡辺直教授、岡山県自然保護センター・森生枝氏に、名古屋・庄内川での調査に関しては名古屋女子大学・八田耕吉教授に、更埴・千曲川での調査に関しては信州大学・中村浩志教授にご協力頂いた。ここに厚くお礼申し上げます。

## 引用文献

- Britt, N.W. (1962) *Bull. Ohio Biol. Surv.*, **1**, 1-70.  
Cuellar, O. (1977) *Science*, **197**, 837-843.  
Degrange, C. (1960) *Trav. Lab. Hydrobiol. Piscic. Univ. Grenoble*, **51**, 7-193.  
Glesener, R.R. and D. Tilman (1978) *Am. Nat.*, **112**, 659-673.  
Humpesch, U.H. (1980) *J. Anim. Ecol.*, **49**, 927-937.  
中村和夫 (1985) *インセクト*, **36**, 83-86.  
中村和夫 (1986) *インセクト*, **37**, 57-62.  
中村和夫・宇都宮大学生物研究会 (1987) *インセクト*, **38**, 77-81.  
中村和夫・遠藤智美 (2001) *Proc. Arthropod. Embryol. Soc. Jpn.*, **34**, 11-16.  
Nakamura, K., S. Tsurumaru and K. Kawamura (1999) *Proc. Arthropod. Embryol. Soc. Jpn.*, **34**, 11-16.  
Suomalainen, E. (1950) *Adv. Genet.*, **3**, 193-253.  
Sweeney, B.W. and R.L. Vannote (1987) *Holarct. Ecol.*, **10**, 52-59.  
Tojo, K. and R. Machida (1997a) *J. Morphol.*, **234**, 97-107.  
Tojo, K. and R. Machida (1997b) *Proc. Arthropod. Embryol. Soc. Jpn.*, **32**, 25-28.  
渡辺 直 (1996) *海洋と生物*, **107**, 424-429.  
渡辺 直・中村和夫・八田耕吉・久枝和生・石綿進一・星 一彰 (1993) *日産科学振興財団研究報告書*, **16**, 151-162.  
Watanabe, N.C. and S. Ishiwata (1997) *Jpn. J. Limnol.*, **58**, 15-25.