

原著論文

コオニヤンマ幼虫における体サイズの変化と体色の雌雄差

小島崇史¹・黒木 出²・中村圭司¹

Development and sexual dimorphism in body color of in *Sieboldius albardae* larvae
(Odonata: Gomphidae)

Takashi KOJIMA¹, Izuru KUROKI², and Keiji NAKAMURA¹

Abstract: Larvae of a gomphid dragonfly, *Sieboldius albardae* were collected in a stream in Okayama City, Japan. Five larval instars were distinguished from the head width and wing-sheath length. Approximately 90 % of the females were nearly black, whereas approximately 90 % of the males were brown rather than black. Sexual color dimorphism in larval insects is rare and interesting, although the mechanisms controlling the body color are unclear.

キーワード: コオニヤンマ, 幼虫, 体サイズ, 頭幅, 翅芽長, 幼虫齢, 体色

I. はじめに

トンボ類の生活史は極めて多様であり, 日本国内に定着している種に限定しても, 年に2世代発生するアジイトトンボ, アオモンイトトンボ, シオカラトンボなどから, 羽化までに7年程度を過ごすムカシトンボまで, さまざまである(新井 2010). 南方系の昆虫であるトンボにとって, いかに冬を過ごすかが生活史にとって重要となることが多い(Norling 1984). たとえば, ウスバキトンボは南方から毎年飛来して国内で複数世代発生するが, 越冬することができずに全滅する(杉村ら 1999). 日本に定着しているトンボの多くは幼虫で冬を越すが, 卵で冬を越すアカネ属のアカトンボの仲間や, 成虫で越冬するオツネトンボやホソミオツネトンボなどもある. また, たとえ同種であっても生活史に地理的な変異が認められ, 高緯度になるほどより多くの年数を幼虫として過ごす(Norling 1984).

幼虫で冬を越すトンボでは, 幼虫期間や成虫の

出現時期といった生活史の特徴が, 幼虫齢の構成における季節的な変化, 特に越冬時の齢構成に反映される(Corbet 2004). たとえば, 春に成虫が出現する種では, 翌年羽化する幼虫のほとんどが終齢幼虫(F-0)であるのに対し, 夏に成虫が出現する種では, 終前齢(F-1)などを含む複数の齢の幼虫が越冬する(Corbet 1954, 2004, Corbet and Brooks 2008). そのため, トンボ類の生活史を明らかにするには, 成虫だけでなく幼虫期にも注目する必要がある. 日本のトンボにおける幼虫齢の季節変化については, 複数の研究例が存在する(新井 1993, 田口と渡辺 1993, Aoki 1999など). 岡山においても, 季節的な幼虫齢の推移からシオカラトンボの生活史が推定されている(野原と中村 2015). しかし, 普通種であっても詳細な幼虫期の生活史が解明されていないトンボが大部分である.

昆虫では体色に多型がみられる例が広く知られている. バッタやカマキリなどでは緑色や茶色の個体

1. 〒700-0005 岡山県岡山市北区理大町1-1 岡山理科大学生物地球学部生物地球学科 Department of Biosphere-Geosphere Science, Faculty of Biosphere-Geosphere Science, Okayama University of Science, 1-1 Ridai-cho, Kita-ku, Okayama-shi, Okayama-ken 700-0005, Japan.

2. 〒700-0005 岡山県岡山市北区理大町1-1 岡山理科大学大学院総合情報研究科数理・環境システム専攻 Mathematical and Environmental System Science, Graduate School of Informatics, Okayama University of Science, 1-1 Ridai-cho, Kita-ku, Okayama-shi, Okayama-ken 700-0005, Japan.

が存在し、それぞれ緑色の植物体や枯葉などの背景に自らの姿を溶け込ませて捕食者等から見つけられないようにしている。空中を飛び回って生活するトンボ類の成虫では、他の昆虫でみられるような明らかな隠蔽的擬態の例はまれであり、アカトンボの仲間のようによく目立つ体色をしているものも少なくない。一方、トンボではメスとオスの間に明確な性的二型が存在するものが多く、一般的にオスの方が派手な色をしている。幼虫(ヤゴ)では、ほとんどの種が褐色であり、明確な多型がみられるものは少ないが、ギンヤンマでは緑色の幼虫が現れるものもある。また、生息環境によって体色が異なる種や、幼虫齢の進行により模様に変化する種も知られている(Corbet 2004)。しかし、幼虫の体色を決める要因については不明な点も多く、それを明らかにすることはトンボ類における幼虫期の生態や生活史を解明するためにも重要である。

コオニヤンマ(*Sieboldius albardae*, 図1)は、オニヤンマとよく似た黒地に黄色い斑紋を持つトンボであるが、オニヤンマ科やヤンマ科ではなくサナエトンボ科に属する。日本のサナエトンボ科の中では最大種であり、日本国内では北海道から九州にかけての広い範囲に、国外では朝鮮半島から中国北部、東北部、ウスリーなどに分布する(杉村ら 1999)。中国・四国地方において、成虫は4月下旬から10月中旬に観察され、特に6～8月に多い(杉村ら 2008)。幼虫は極端に扁平な形をしており、他種と見間違えることはない。おもに河川に生息し、挺水植物の根際や流れの比較的ゆるやかな砂礫底で見られる(石田ら 1998; 杉村ら 1999)。岡山市内を流れる旭川中流域などで優占するヤゴであるが、幼虫期の生活史についてはよくわかっていない。

コオニヤンマの幼虫では、体色に茶色から黒色にかけての変異が存在する(図2)。どちらの体色も河床に沈んでいる枯葉に似ているため、隠蔽的擬態の効果があると考えられるが、発育段階や生息環境、遺伝的要素など、どのような要因で体色が決定されるのかについては不明である。

本研究では、まず、野外で採集したコオニヤン



図1. コオニヤンマ(上：成虫，下：幼虫)。

マ幼虫の頭幅と翅芽の長さを測定することで、岡山市内における幼虫齢と体サイズの関係性を明らかにする。次に、黒色・茶色の幼虫の性別や幼虫齢を比較することにより、幼虫の体色を決定する要因について検討する。

II. 方法

1. コオニヤンマ幼虫の採集

2015年2月25日から11月1日にかけて、岡山市内を流れる宇甘川(北緯34度49分、東経133度55分)において、コオニヤンマ幼虫の採集を行った(図3)。網の目が約1mmの手網で砂、泥や枯葉などの底質を取り、バットに移してその中にいる幼虫を採集した。採集した幼虫は研究室に持ち帰り、それぞれの個体について体色を判定するとともに、背側および腹側から写真を撮影し、後日宇甘川に戻した。その際、同一個体の再捕獲による重複を避けるため、採集場所より下流で放した。

2. 幼虫齢の推定と体色および雌雄の判定

撮影したコオニヤンマ幼虫の写真から、画像計測ソフト(フォトメジャー：ケニス株式会社)を用い



図2. コオニヤンマ終齢幼虫における体色の違い. A: 黒色背側, B: 黒色腹側, C: 茶色背側, D: 茶色腹側(A, B: 雌, C, D: 雄).



図3. コオニヤンマの採集(岡山県岡山市宇甘川).

て、幼虫の頭幅(左右の複眼の両端の距離)および後翅の翅芽長を測定した(図4). 頭幅と翅芽長を散布図上にプロットし、その分布から幼虫齢の推定を行った.

次に、幼虫の雌雄を判定した. 多くのトンボ幼虫では、腹部腹面にあるメスの原産卵弁やオスの原副性器から雌雄を判定することができる(山本ら2009). コオニヤンマでは、F-4齢付近の若齢幼虫でもメスの原産卵弁を確認できたことから、撮影した写真を拡大して原産卵弁の有無を確認することで、雌雄の判定をおこなった. 細部の観察が困難であった頭幅3.0mm未満の小さな幼虫の一部については、雌雄の判定を行わなかった.

幼虫の体色については、目視により翅芽付近の腹部または胸部背面の色を観察し、16進数のHTMLカラーコードでの”#5F3728”(R:95 G:55 B:40)より濃いと判定した個体を「黒色」、薄いと判定したものを「茶色」とした.

III. 結果

1. 体サイズの分布と幼虫齢の推定

今回の調査では、合計564頭のコオニヤンマ幼虫を採集した. 採集したコオニヤンマ幼虫の頭幅と翅芽長の関係を図5に示す. 頭幅7.5mm以上、翅芽長10.0mm以上の大型の個体によるひとつのまとまりが認められ、これを終齢幼虫(F-0)と判定した. 次に、頭幅が6.0~7.5mmの範囲であるとともに翅



図4. コオニヤンマ幼虫における体サイズの測定箇所.

芽長が4.0~6.5mmであるものを終前齢(F-1)とした. 同様に, 頭幅が4.5~6.1mmの範囲であり, かつ翅芽長が1.9~3.5mmの範囲のものをF-2齢, 頭幅が3.5~4.7mmであり, かつ翅芽長が0.8~2.0mmのものをF-3齢, 頭幅が3.0~3.5mmであり, かつ翅芽長が0.5~1.0mmのものをF-4齢と判定した. 頭幅が3.0mmより小さい個体は採集数も少なく, 幼虫齢の推定は行わなかった.

2. 幼虫の雌雄と体色の判定

幼虫の体色を黒色または茶色に分け, その後雌雄を判定したところ, メスでは全ての齢を合わせた全体の92.0%($n=262$)が黒色であったのに対し, オスでは88.8%($n=286$)が茶色と判定された. F-4齢からF-0齢にかけての体色の割合を比較したところ, 雌雄ともに齢の進行による体色の明確な変化は認められなかった(図6). また, 終齢幼虫の頭幅を雌雄および体色で比較したが, 雌雄と体色のいずれについても, 体サイズで有意差は検出されなかった(二元配置分散分析, $p>0.05$, 図7).

IV. 考察

1. 体サイズの分布と幼虫齢の推定

本研究では, コオニヤンマにおける幼虫齢を推

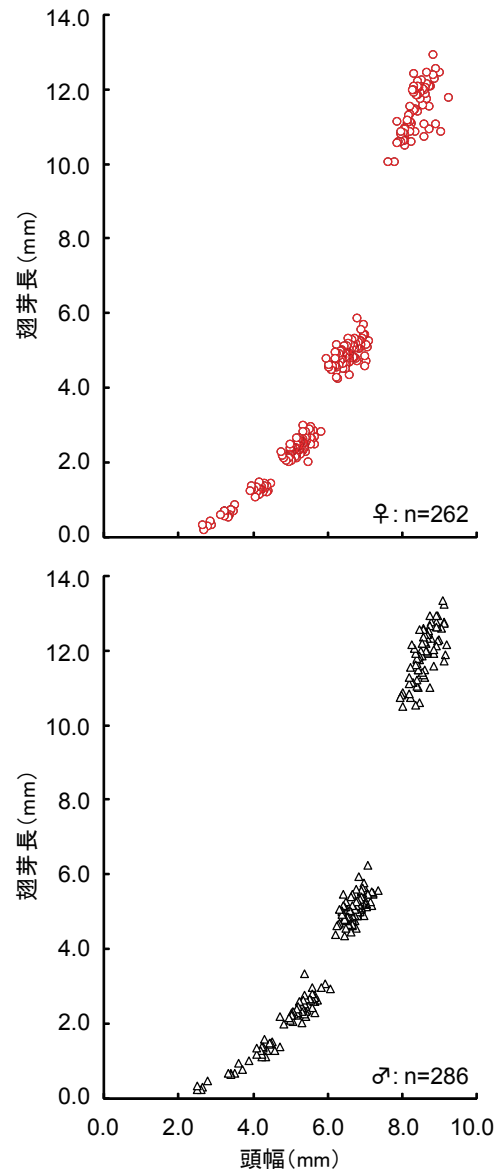


図5. コオニヤンマ幼虫における頭幅と翅芽長の関係(上:雌, 下:雄).

定する指標として, 頭幅と翅芽長を用いた. 頭幅だけでなく, 翅芽長も測定して幼虫齢を推定する方法は, 他のトンボ類などでも用いられている(Paulson and Jenner 1971など). コオニヤンマにおいても, 頭幅だけでの測定では齢の間での体サイズの重複が認められた. しかし, 翅芽長も測定することで, 終齢からF-2齢までの散布図上での重複は生じなかった(図5). トンボ類の生活史を解明する際には, 成虫出現終了後や越冬時の发育ステージ, 中でも翌年羽化すると考えられる終齢幼虫や終前齢幼虫の割合を把握することが重要である(Corbet 2004). これまで, コオニヤンマの幼虫に関する詳細な研究例は

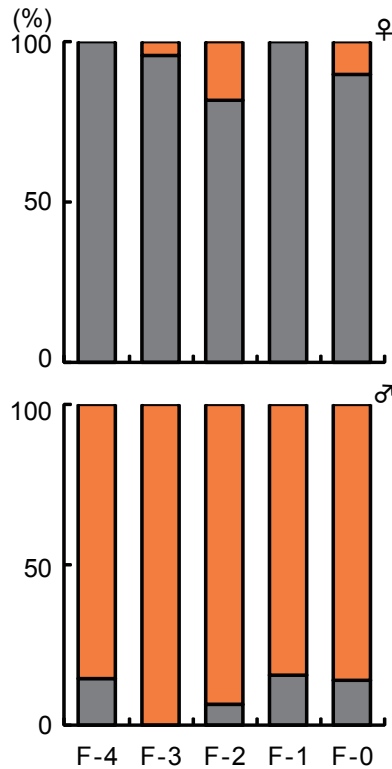


図6. コオニヤンマ幼虫における体色と幼虫齢の関係(n=11-14).

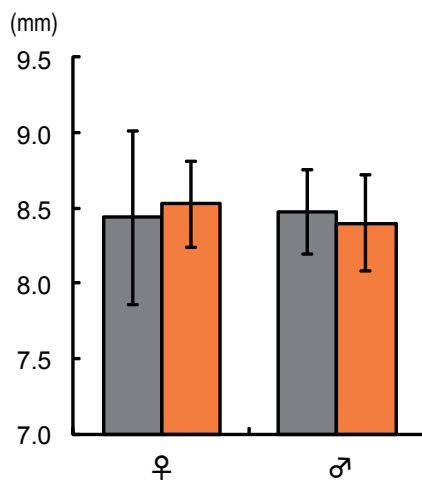


図7. コオニヤンマ終齢幼虫における性別、体色と体サイズの関係(n=10-88).

なく、今回の結果を岡山以外の地域でも適用できるかどうかは不明であるが、少なくとも岡山市内におけるコオニヤンマの発育ステージについては、かなり正確に把握できることがわかったので、今後本種の生活史を解明するための重要な手がかりにできると考えられる。

2. 幼虫の体色

宇甘川のコオニヤンマ幼虫はメスとオスで体色が異なり、メスでは黒色、オスでは茶色の割合が約90%に達した。トンボでは齢によって幼虫の体色が変化するものがあり、たとえばムカシトンボでは、若齢幼虫期に白と黒の模様がある個体が存在するが、終齢幼虫では全て褐色となる(杉村ら 1999)。それに対し、コオニヤンマでは幼虫齢ごとに体色の割合を比較した場合に傾向が変化しなかった(図6)。このことから、若齢幼虫から終齢幼虫までコオニヤンマの体色は基本的に変わらないと考えられる。

幼虫の体色に明確な雌雄差があることから、その発現機構には何らかの遺伝的な要素が関与していると考えられる。体色の性的二型は、配偶行動やオス成虫の縄張り維持などに重要であるため、さまざまな昆虫の成虫で確認できる。しかし、コオニヤンマ成虫では、体色や模様には雌雄差はほとんどない。そのため、成虫における雌雄間の形質の違いが幼虫の時点からみられるという解釈はできない。

一部の昆虫では、幼虫の生息場所が異なると形態や体色に変化が生じることがある。ヤンマ科の一種、*Indaeschna grubaueri*の場合、底質が泥からなる池の幼虫では体色が薄い茶色となるのに対し、樹洞に生息する幼虫では黒色に近くなる(Orr 1994)。今回の調査では、メスが262頭、オスが286頭とほぼ同数採集されたことから、コオニヤンマの幼虫の生息場所は雌雄で基本的に同じであると判断できる。また、雌雄とも終齢幼虫の体色と体サイズの間に違いは認められなかった(図7)。幼虫期の餌条件、捕食者との関係などが雌雄で違うことも考えにくい。これらのことから、コオニヤンマ幼虫における雌雄間の生態の違いが体色に影響するとは考えにくい。

今回の調査では、茶色のメスと黒色のオスがそれぞれ約10%確認された。黒色と茶色の違いは不連続ではなく、判定が微妙な暗褐色の個体も存在しており、茶色のメスと黒色のオスはいずれも中間的な体色の個体であった。もし、黒色または茶色のどちらかが生存に不利であれば、その体色の個体が減少して中間的な個体が増加すると考えられるが、今回

の結果はそのようなものではなかった。コオニヤンマはトンボ幼虫の中でも特異な形態をしており、水中に沈んでいる枯葉などに見間違えやすい。生息場所である比較的流れの緩やかな河川中流域などに沈んでいる枯葉などにも黒色や茶色のものが数多く存在することから、どちらの体色も同様の擬態効果を持つ可能性が考えられる。その結果として体色の違いが捕食者による選択圧に大きな影響を与えず、雌雄で異なる体色の発現機構が維持されてきたのかもしれない。

トンボでは幼虫の体色を決める生理機構に関する研究例もほとんどない。なぜコオニヤンマの幼虫において雌雄間の体色の違いが生じるのか、今回の研究からは明らかにできなかったが、生理学、生態学、遺伝学のいずれの点からも極めて興味深い現象といえる。

V. 謝辞

昆虫採集、写真撮影等を手伝っていただいた、岡山理科大学生物地球学科の秋山慶文氏、帯刀裕生氏、および中村ゼミのメンバーに感謝する。

VI. 引用文献

Aoki, T. (1999). Larval development, emergence and seasonal regulation in *Asiagomphus pryri* (Selys) (Odonata: Gomphidae). *Hydrobiologia* 394: 179-192.

新井 裕(1993). オジロサナエの生活史. *Tombo* 36: 29-34.

新井 裕(2010). トンボの生息環境と生活史. 日本環境動物昆虫学会編「改訂 トンボの調べ方」: 132-147.

Corbet, P.S. (1954). Seasonal Regulation in British Dragonflies. *Nature* 174: 655.

Corbet, P.S. (2004). "Dragonflies: behaviour and ecology

of Odonata. Revised edition". 829pp. Harley Books, Essex.

Corbet, P.S. and Brooks, S.J. (2008). "Dragonflies". 454pp. Collins, London.

石田昇三・石田勝義・小島圭三・杉村光俊(1998). 「日本産トンボ幼虫・成虫検索図説」. 140pp. 東海大学出版会, 東京.

野原宏之・中村圭司(2015). 岡山市内の用水路で採集されたシオカラトンボ(*Orthetrum albistylum speciosum*) 幼虫における体サイズの季節変化. *Naturalistae* 19: 7-12.

Norling, U. (1984). Life history patterns in the northern expansion of dragonflies. *Advances in Odonatology* 2: 127-156.

Orr, A.G. (1994). Life histories and ecology of Odonata breeding in phytotelmata in Bornean rainforest. *Odonatologica* 23: 365-377.

Paulson, D.R. and Jenner, C.E. (1971). Population structure in overwintering larval Odonata in North Carolina in relation to adult flight season. *Ecology* 52: 96-107.

杉村光俊・石田昇三・小島圭三・石田勝義・青木典司(1999). 「原色日本トンボ幼虫・成虫大図鑑」. 956pp. 北海道大学図書刊行会, 札幌.

杉村光俊・小坂一章・吉田一夫・大浜祥治(2008). 「中国・四国のトンボ図鑑」. 255pp. いかだ社, 東京.

田口正男・渡辺 守(1993). ヒガシカワトンボ幼虫の生活史. *Japanese Journal of Entomology* 61: 371-376.

山本哲央・新村捷介・宮崎俊行・西浦信明(2009). 「近畿のトンボ図鑑」. 239pp. いかだ社, 東京.

(2017年1月6日受理)