

コガタシマトビケラ幼虫個体群の分布に対する種間競争の影響

中鉢龍一郎

徳島大学総合科学部自然システム学科, 〒770-8502 徳島市南常三島町 1-1

Effects of interspecific competition on the distribution of larval population of *Cheumatopsyche brevilineata*

Ryuichiro CHUBACHI

Department of Biology, Faculty of Integrated Arts and Sciences, University of Tokushima,
1-1 Minamijosanjima, Tokushima 770-8502, Japan

E-mail: chubachi@ias.tokushima-u.ac.jp

Abstract

Effects of interspecific competition among three species of net-spinning caddisflies on the distribution of larval population of *Cheumatopsyche brevilineata* (the smallest species) were examined for 4 years and the mechanism of their coexistence was considered. At the current velocity lower than 139.2 cm/s, densities of third, fourth and fifth instar larvae of *C. brevilineata* and *Hydropsyche orientalis* (the intermediate-sized species) had very similar relationships with current velocity to each other. Therefore, the relationship between densities of both species in the same quadrat (50×50 cm) was positive in scarce years of fifth instar larvae of *Stenopsyche marmorata* (the largest species), but dome shaped in their most abundant year. This fact seems to indicate the exclusion of *C. brevilineata* by *H. orientalis*, which is intensified by fifth instar larvae of *S. marmorata* which narrow nesting sites of both species. Third instar larvae of *H. orientalis* are smaller than fifth instar larvae of *C. brevilineata*, whereas the exclusion of the former could not be detected. In all other combinations of third, fourth and fifth instar of both species, *H. orientalis* are larger than *C. brevilineata*, though only in combinations of the three larval instars of *C. brevilineata* and fifth instar of *H. orientalis*, density relationships were dome shaped. Critical densities over which the exclusion of *C. brevilineata* occurred were estimated from dome shaped relationships. In the most abundant year of *S. marmorata* larvae, 50.1% of *C. brevilineata* larvae over second instar were estimated to be under strong pressure of competition with *H. orientalis*. However, the larval population of *C. brevilineata* did not significantly decrease in the next year. *C. brevilineata* larvae seem to avoid severe interspecific competition by growing later than *H. orientalis*.

Keywords: interspecific competition, distribution, exclusion, net-spinning caddisfly, larval instar, mechanism of coexistence.

序論

土着の種は同じ地域内にすんで共通の資源を利用しても、競争によって全滅することはない。この理由として、自然環境が厳しいために激しい

競争が起こるほど高密度になりにくいこと (Hemphill and Cooper, 1983; MacAulife, 1984; Allan, 1995)、気候要因が変動するために競争の勝敗が決まりにくいこと、競争種が空間的すみわけ、食いわけ、生活環のずれにより競争を回避し

ていること(Hildrew and Edington, 1979; 谷田, 1980; Anderson and Klubnes, 1983; 青谷・横山, 1989; Rossiter, 1989; Harding, 1997; Krebs, 2001)があげられる。このような共存の理由を研究する場合、競争が起こることを証明する必要があるが、その立証が同時に行われたことは少ない。競争を立証するには一方の種を除去することによる他方の種の密度、生存率、成長率、産卵産仔数の変化が調べられるのが普通である(Dunham, 1980; Pacala and Roughgarden, 1985; MacAuliffe, 1984a, b; Hemphill, 1988; Kohler, 1992; Kuhara, Nakano and Miyasaka, 2000)。しかし、実験区域と対照区域の環境が完全に同じでない場合がある上に、競争の激しさは気候要因によって毎年変化する(Dunham, 1980)。従って、競争の存在を指摘しその影響を評価するためには、長期にわたる自然個体群の研究が必要であるが、このような研究は極めて少ない。

巣を造る種、なわばりを持つ種、固着性の種のように定住性のある種では、生活場所をめぐる競争が起こり、劣勢な種が排除されやすいので、その影響は個体の分布に対して現れる(MacAuliffe, 1984b; Hemphill, 1988; Kohler, 1992)。生活場所をめぐる競争が起こるのは、環境の好み が似ている場合である。従って、様々な環境の場所に多数の方形枠を置き、生活場所をめぐる競争はするがすみわけない2種の密度の関係を調べれば、両種の密度は優勢な種が一定の密度に達するまでは正比例し、その密度を超えると優勢な種によって劣勢な種が排除されるために反比例することが期待される。また、優勢な種の一部あるいは全部を除去した場合には、優勢な種と劣勢な種の密度が反比例することが報告されている(MacAuliffe, 1984b)。

自然条件では、劣勢な種に対する競争圧は優勢な種の密度が高くなるほど高くなるから、正比例が見られる密度範囲でも密度が高ければ競争が起こると考えられる。それで、反比例の始まる密度は強い競争圧がかかり始める密度であるともいえる。一般に、体重の重い種は軽い種より優勢であるが、両者が同じ地域にすむ場合、体重差が小さいほど要求する資源が似ているので競争が激しい。従って、競争種の密度の関係はそれらの体重差と関係を持ち、体重差が小さいほど、排除が始まる密度が低いことが期待される。また、同じ種でも年齢の違う個体は、体重が違うばかりでなく食物(Polis, 1984)、環境の好み(Muoka, 1990)も別の種ほど違う場合があるので、競争種の密度の関係はそれらの年齢の組み合わせによって異なる可能性がある。

河川には小石などで固着性の巣を造り、そのそばに捕獲網を張る造網性トビケラがすんでいる。それらは体の大きさと比べて広い面積を占有するために、他の種や同種の個体と競争し、それらに影響を与えることが知られている(Hemphill and Cooper, 1983; Gatley, 1988; Hemphill, 1988; Rossiter, 1989; Allan, 1995; Funakoshi, 2005)。そのうち、シマトビケラ科(Gatley, 1988; Rossiter, 1989; Englund, 1993)やヒゲナガカワ

トビケラ科(Funakoshi, 2005)は攻撃的で、同属や同種の個体から巣や網を奪う。その上、シマトビケラ科はなわばりを持ち、食物が少ない時には幼虫が相互に接近することは少ない(Matczak and MacKay, 1990)。また、シマトビケラ科の個体が同属や同種の個体の網の下流に近接して網を張った場合は、その網に食物がかかりにくくなるので、その個体は移動せざるを得ない(Rossiter, 1989)。同じことは、ヒゲナガカワトビケラ科の個体の網のそばにシマトビケラ科の個体が網を張ることによっても起こるかもしれない。更に、造網性トビケラは営巣可能な場所が限られているので、他の個体が好む環境の場所にいるために、そこに巣を造れないこともある。このように営巣場所をめぐる競争は造網性トビケラの分布に影響すると考えられる。

我が国ではシマトビケラ科のコガタシマトビケラ *Cheumatopsyche brevilineata* (以下コガタと略す) とウルマーシマトビケラ *Hydropsyche orientalis* (以下ウルマーと略す)、ヒゲナガカワトビケラ科のヒゲナガカワトビケラ *Stenopsyche marmorata* (以下ヒゲナガと略す) が普通に見られる。成熟幼虫の体長は、最も大きいヒゲナガが45 mm、ウルマーが15 mm、コガタが12 mmである。従って、コガタ幼虫の分布に対する影響は、ウルマーが大きく、ヒゲナガが小さいことが期待される。そこで、河川の様々な流速の場所で、これら3種の幼虫の密度を4年間調べ、コガタ幼虫個体群の分布に与える他の2種の影響を、特にウルマーに重点を置いて、年齢の組み合わせ毎に検討して定量的に評価し、更にコガタとウルマーが激しく競争することがあるのにもかかわらず共存する理由を考察した。

方法

(1) 調査の時期と場所

調査は2003年から2006年までの5月下旬から6月上旬にかけて(2003年6月2, 5, 9日; 2004年5月24, 27, 31日, 6月1日; 2005年5月21, 23, 26日; 2006年5月29, 30日, 6月1日)、徳島県名東郡佐那河内村を流れる園瀬川中流の約2 kmの区間内にある3つの地点(34° 00' N, 134° 28' E)で行った。両岸には常緑や落葉の広葉樹の林があり、3つの調査地点は水深も川幅も大体同じ位であった。農業用水や家庭用廃水を流す排水口が区間の上流と区間内にあったが、それらの量は少なく、津田(1962)のBiotic indexは毎年どの地点でも大体40以上で川の水は清冽であった。

(2) 採集方法

造網性トビケラは、流速が速く捕獲網に食物がかかりやすい場所に多いことが知られている。分布を調べるためには、様々な密度の場所で採集をする必要があるため、各々の地点で、Kenekのプロベラ式流速計を用いて流速0-150 cm/sの区間を選び、流速の異なる9-12(2003年, 11; 2004年, 12; 2005年, 9; 2006年, 12)の場所に

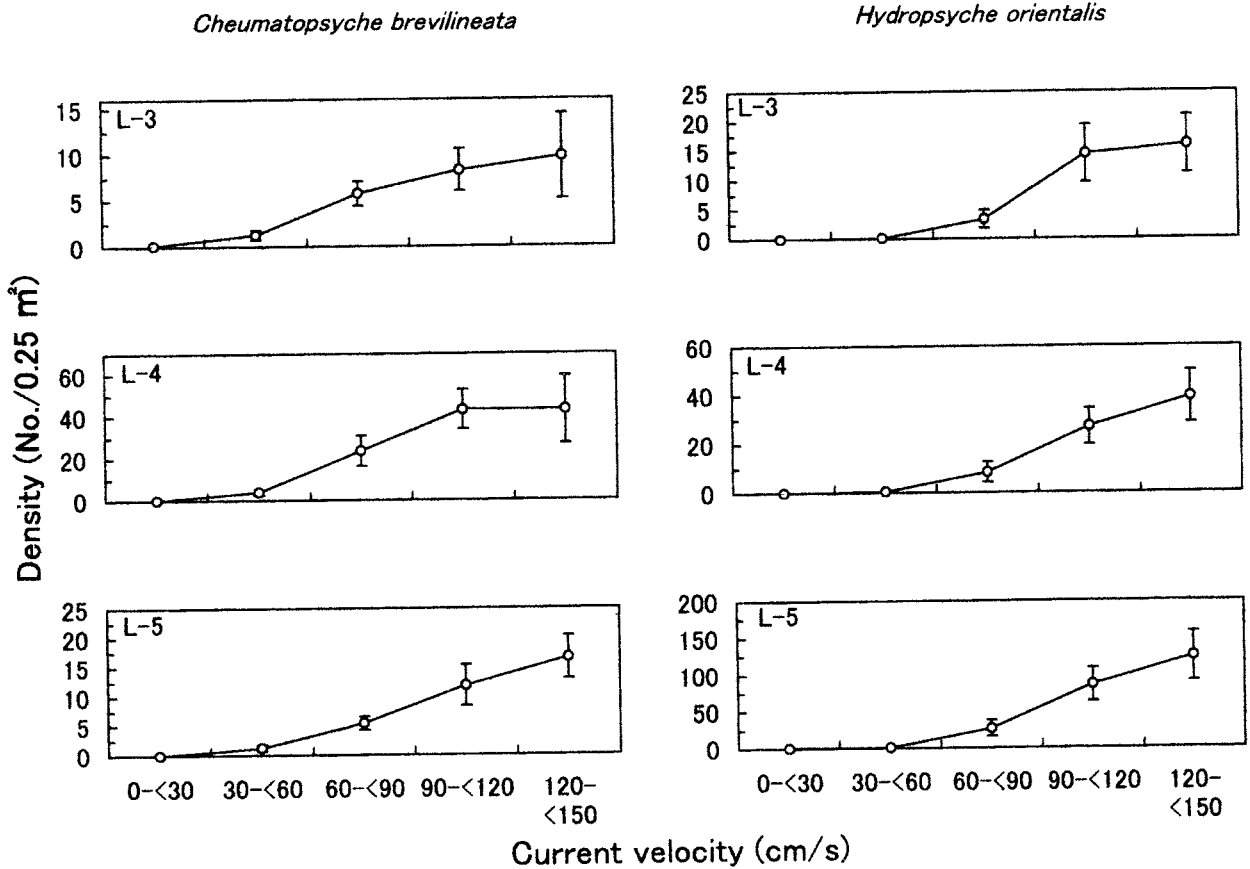


Fig. 1. Relationships between densities of third (L-3), fourth (L-4) and fifth (L-5) instar larvae of *C. brevilineata* and *H. orientalis* and current velocity. Confidence limits show standard errors.

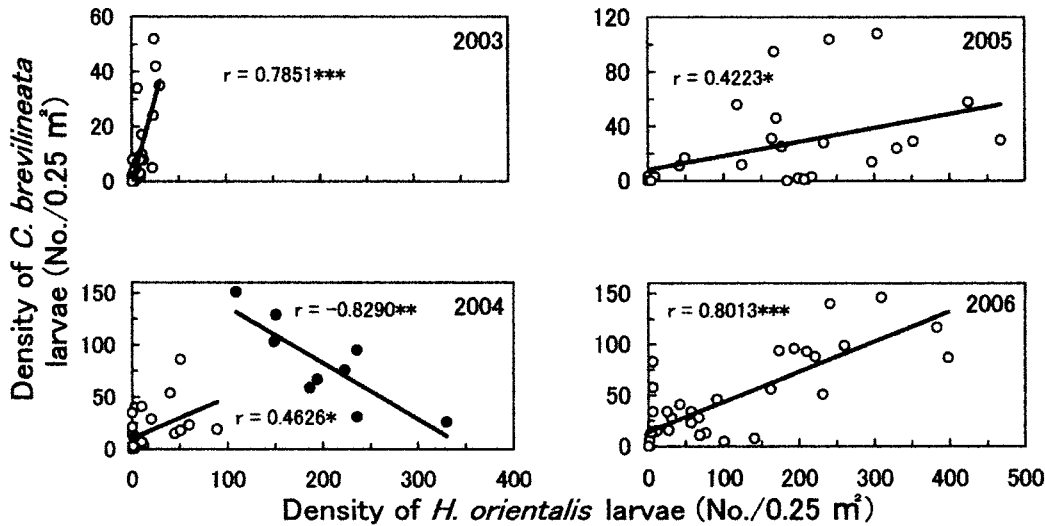


Fig. 2. Spatial association of *C. brevilineata* larvae with *H. orientalis* larvae. In 2004, the correlation coefficient between densities of both species was significantly positive ($r = 0.4626$, $n = 27$, $P < 0.05$) at the lower density range ($0-89/0.25 \text{ m}^2$) of *H. orientalis* larvae, but significantly negative ($r = -0.8290$, $n = 9$, $P < 0.01$) at the higher density range ($109-330/0.25 \text{ m}^2$). Open circles and filled circles show low densities and high densities of *H. orientalis* larvae, respectively in 2004. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$.

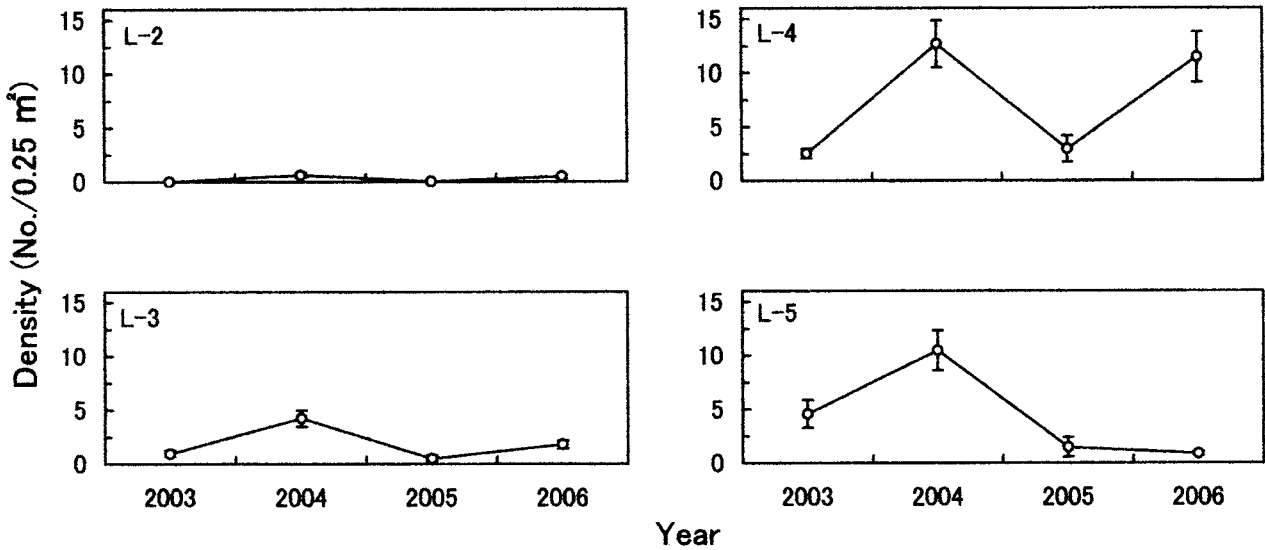


Fig. 3. Changes in population densities of second (L-2), third (L-3), fourth (L-4) and fifth (L-5) instar larvae of *S. marmorata*. Confidence limits show standard errors.

Table 1. Dry weights of third (L-3), fourth (L-4) and fifth (L-5) instar larvae of *C. brevilineata* and *H. orientalis*. Data are means \pm 1 SE (n = 10).

Species	Larval instar	Dry weight (mg)
<i>C. brevilineata</i>	3	0.068 \pm 0.005
	4	0.198 \pm 0.027
	5	0.530 \pm 0.048
<i>H. orientalis</i>	3	0.253 \pm 0.021
	4	0.867 \pm 0.051
	5	5.242 \pm 0.296

50 cm 四方の方形枠を置いて枠内の幼虫を採集した。枠の下流側に、縦 30 cm、横 60 cm、深さ 60 cm、網の目 1.7 mm の受け網を置き、枠内の大き目の石を網の中に入れて歯ブラシで 8 分間こすった後、底の小石の間にいる幼虫を浮き上がらせるために、枠内を歯ブラシの柄で 1 分間かき回し、浮いて流れてくる幼虫を網で受けた。採集された幼虫は 10%ホルマリンで固定した後 75%アルコールで保存した。

(3) 重量の測定

3 齢から 5 齢までの幼虫を、1 つの齢について 10 個体、80°C で 24 時間乾燥させた後、最小表示 10 μ g の電子天秤で重量を測定した。

結果

(1) 流速選択性

4 年間の調査のうち、2004 年は調査日 4 日前に 44.5 mm、調査期間中に 15.5 mm の降雨があ

ったが、調査日まで 1 ヶ月以上も 50 mm 以上の降雨はなく、幼虫の分布が増水によって攪乱されることはなかった。それにもかかわらず、流量は平常と変わらず、139.2 cm/s までの流速の場所での調査ができた。そこで、2004 年のデータを使って、30 cm/s 刻みの流速と幼虫の平均密度の関係をコガタとウルマーの各齢について調べ、流速選択性を検討した (Fig. 1)。ただし、1 齢と 2 齢の幼虫はごくわずかしこ採集されなかったのので除外した。流速と平均密度の関係は、調査地点によって多少違っていたが、両種はどの齢も流速が速いほど密度が高い傾向があり、最も好む流速は分からなかった。また、両種の密度の相関係数はどの年齢の組み合わせでも 0.9360 以上で有意であり、両種の流速選択のパターンはよく似ていた。ただし、コガタはウルマーよりもやや遅い流速でも出現した。一方、同じ種の異なる年齢の幼虫では、密度の相関係数はどの組み合わせでも 0.9598 以上で有意であり、齢による流速選択性の違いは殆どなかった。

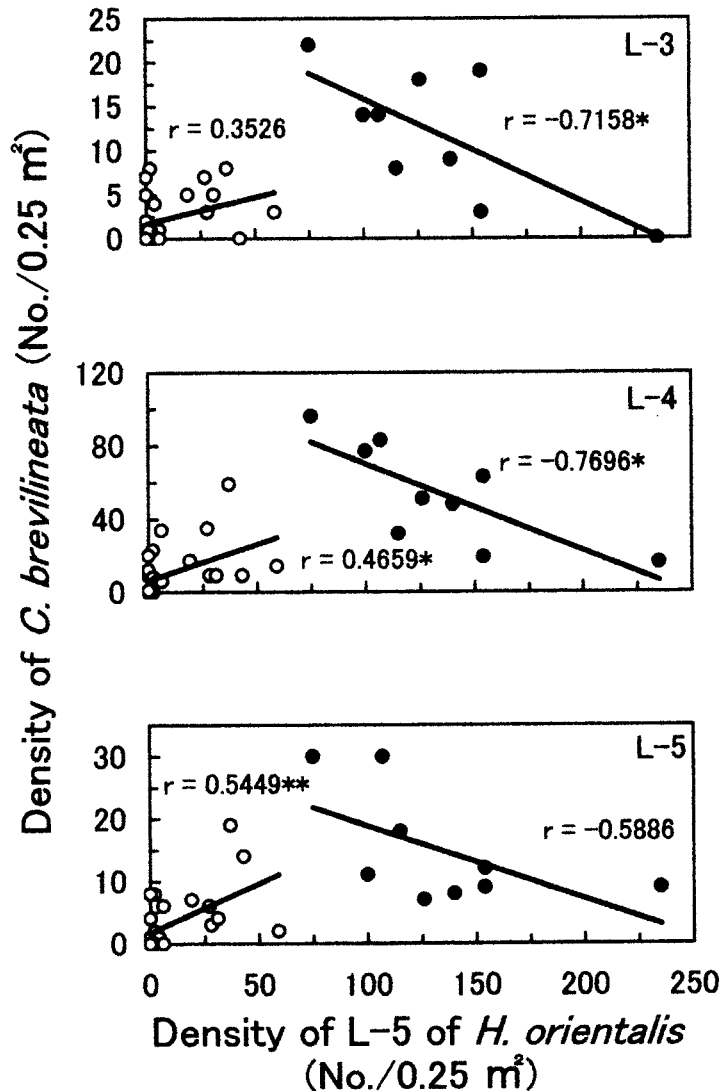


Fig. 4. Spatial association of third (L-3), fourth (L-4) and fifth (L-5) instar larvae of *C. brevilineata* with fifth instar larvae of *H. orientalis* in 2004. Correlation coefficients between densities of both species were positive at the lower density range (0–59/0.25 m²) of fifth instar larvae of *H. orientalis*, but negative at the higher density range (75–235/0.25 m²). Open circles and filled circles show low densities and high densities of *H. orientalis* larvae, respectively. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.

(2) 分布の種間関係

両種のどの年齢の個体も流速の好みがよく似ていることから、同じ枠内の両種幼虫密度の相関は高いことが期待されるので、これを検討してみた (Fig. 2)。2003年と2006年は相関が高く有意であった (2003年, $r = 0.7851$, $n = 33$, $P < 0.001$; 2006年, $r = 0.8013$, $n = 36$, $P < 0.001$)。しかし、2005年は相関が有意であったものの低かった ($r = 0.4223$, $n = 27$, $P < 0.05$)。この年は降水量が少なかったために川の水量も少なく、水深が10 cm前後の所が多かった。そのせいか、流速が速いにもかかわらずコガタの密度が低かった地点があった。このために相関が低かったと考えられる。これに対して2004年は水量が多

かったのに、相関が低かった ($r = 0.5696$, $n = 36$, $P < 0.001$)。そこで、ウルマーの密度を高低の2つの範囲に分けて相関を求めた結果、枠内の密度が89までは有意の正の相関 ($r = 0.4626$, $n = 27$, $P < 0.05$)が見られたが、枠内の密度が109以上では相関が負で高く、しかも有意であった ($r = -0.8290$, $n = 9$, $P < 0.01$)。このことは2004年に高密度でウルマーによるコガタの排除が起こったことを示していると考えられる。しかし、2005年と2006年は枠当たり密度が109を超えた場所が多数あったのに、高密度範囲で負の密度相関が見られなかった。調査場所では、ヒゲナガがコガタやウルマーと混棲していたが、年によって

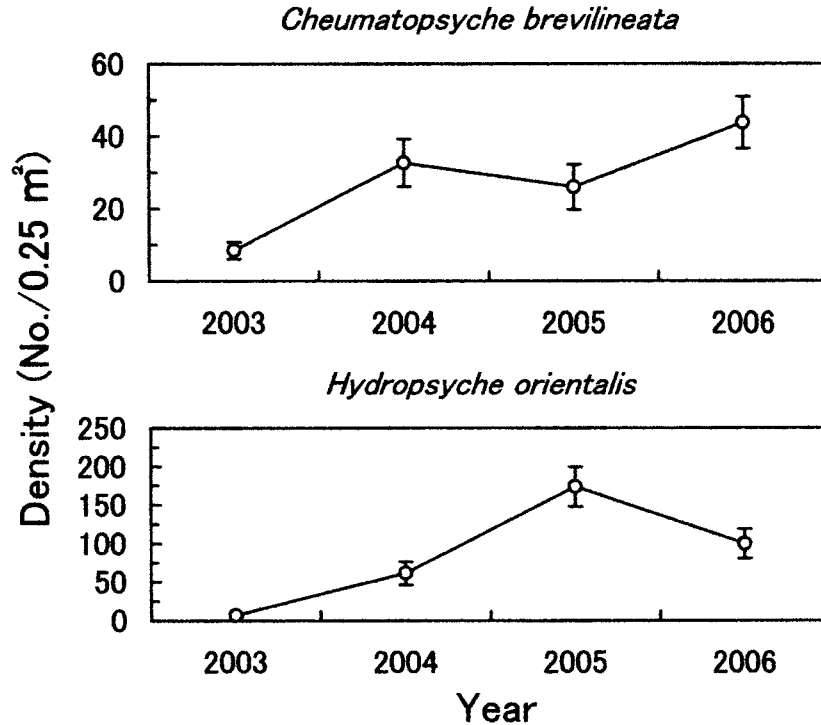


Fig. 5. Changes in larval population densities of *C. brevilineata* and *H. orientalis*. Confidence limits show standard errors.

発生量が大きく違っていたことから、ウルマーによるコガタの排除にはヒゲナガが関与している可能性がある。そこで、ヒゲナガの各齢幼虫の密度の年変動を検討した (Fig. 3)。4 齢と 5 齢の幼虫密度が高かったが、4 齢幼虫の密度は 2004 年と 2006 年に特に高かった。これに対して 5 齢幼虫の密度は 2004 年に最も高く、2005 年と 2006 年は非常に低かった。ヒゲナガの 5 齢幼虫は体が大きいため、これが多いとコガタとウルマーの営巣場所が非常に狭められる。従って、2004 年はヒゲナガの 5 齢幼虫が多かったために、ウルマーによるコガタの排除が起こったと考えられる。

コガタがウルマーによって排除されるのはウルマーよりも小さいせいであると考えられるが、体重は年齢によって異なるので、年齢の組み合わせによっては、コガタの幼虫の方が大きい場合もある。そこで、どの組み合わせでウルマーの体重の方が重いのか調べてみた (Table 1)。その結果、コガタの 5 齢とウルマーの 3 齢の組み合わせを除いては、どの組み合わせでもウルマーの方が重かった。コガタは体長こそウルマーと余り違わないが、体重は同じ年齢でも大きく違っており、5 齢幼虫はコガタがウルマーの 1/10 ほどであった。

排除がどの年齢で起こるのか検討するために、2004 年の 3 齢以上の幼虫の密度の関係を調べた。コガタの 5 齢とウルマーの 3 齢の幼虫密度の相関は密度範囲による違いがなく、排除は見られなかった。また、この組み合わせを除くコガタの 3、4、5 齢とウルマーの 3、4 齢の組み合わせ

でも、排除は認められなかった。これに対して、コガタの 3、4、5 齢とウルマーの 5 齢の幼虫密度では、全ての齢の幼虫の合計密度で見られたのと同様なドーム型の関係が見られた (Fig. 4)。両種の幼虫密度の相関は、何れの場合もウルマーの 5 齢幼虫密度が枠当たり 75 以上で負になった。ただし、コガタ 5 齢幼虫とウルマー 5 齢幼虫の密度の負の相関は、数値変換をしない場合には有意ではなかった。しかし、ウルマー 5 齢幼虫の密度を対数変換すると、両者の間に有意の負の相関があった。このように、高密度範囲での負の相関は全て有意でコガタの 3 齢以上の幼虫はウルマー 5 齢幼虫により排除されると考えられる。また、コガタの 3 齢以上の幼虫の排除はウルマー 5 齢幼虫の枠当たり密度が 75 を超えると起こると推定された。

排除が起こり始める密度を超えた枠のコガタ幼虫数の合計は、強い競争圧を受けた幼虫の数の指標となる。これを年齢別に求めて合計し、更にそれを全ての枠の 3 齢以上の幼虫の総数で割ると、強い競争圧を受けた幼虫の割合が得られる。この割合は 2004 年には 50.1% に達したと推定された。それでこの年にはコガタ幼虫は成長が悪化した可能性があるが、翌年の密度は有意に減少しなかった (Fig. 5)。同じ年にウルマーは増加したが、コガタが増加しなかった原因は、2004 年 10 月の大洪水の影響を強く受けたせいであると考えられる。従って、コガタの個体群成長率には競争の影響がなかったと推測される。

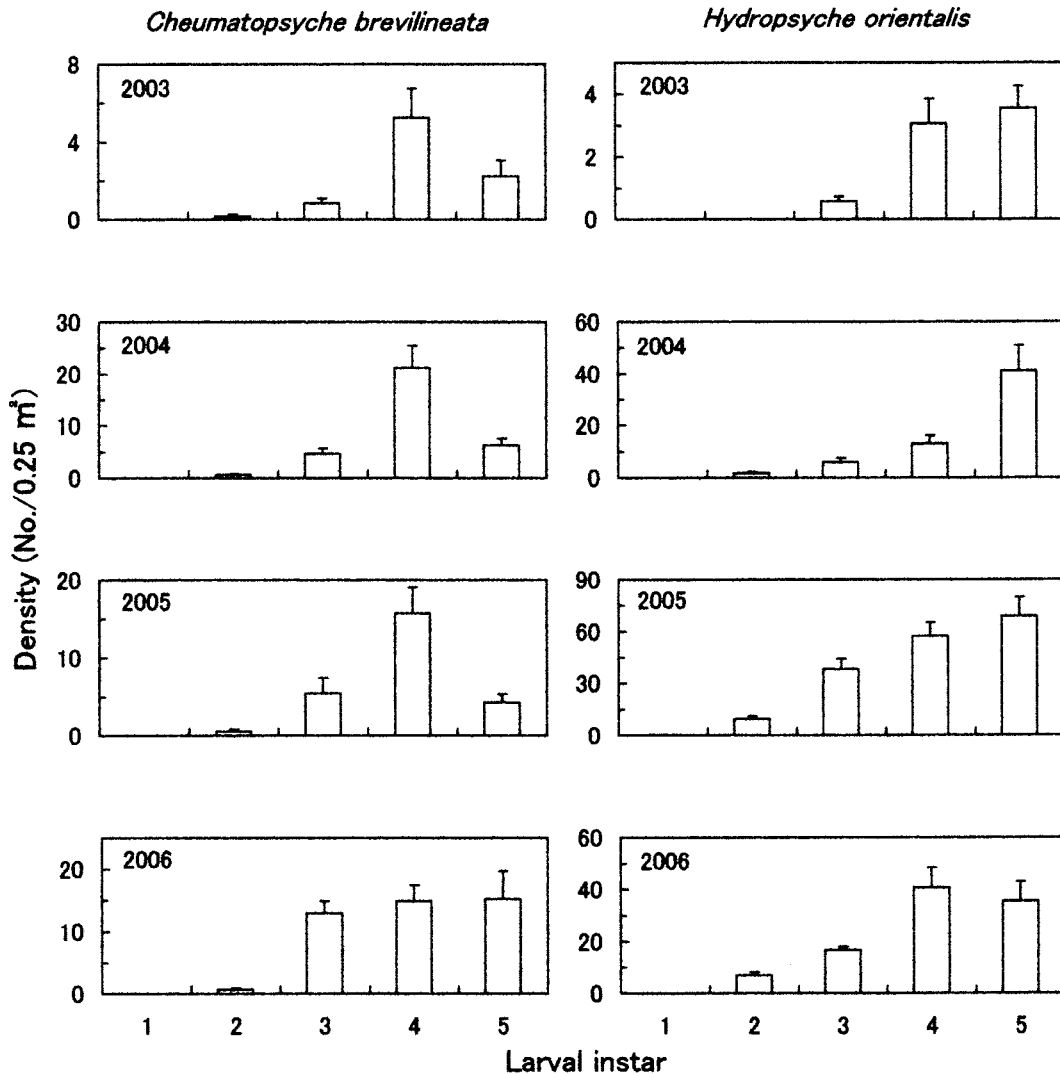


Fig. 6. Comparison of larval age structures of *C. brevilineata* and *H. orientalis* in each year. The larval population of *C. brevilineata* was younger than that of *H. orientalis* every year (2003, $\chi^2 = 28.99$, $df = 2$, $P < 0.001$; 2004, $\chi^2 = 772.55$, $df = 3$, $P < 0.001$; 2005, $\chi^2 = 233.72$, $df = 3$, $P < 0.001$; 2006, $\chi^2 = 161.40$, $df = 3$, $P < 0.001$). Confidence limits show standard errors.

(3) 幼虫の年齢組成

コガタ幼虫の個体群成長率に競争の影響が見られないのは、コガタとウルマーが時間的にすみわけているせいではないかと考えられたので、両種の幼虫の年齢組成を年毎に比較した (Fig. 6)。何れの年もコガタ幼虫の方が若かった (2003年, $\chi^2 = 28.99$, $df = 2$, $P < 0.001$; 2004年, $\chi^2 = 772.55$, $df = 3$, $P < 0.001$; 2005年, $\chi^2 = 233.72$, $df = 3$, $P < 0.001$; 2006年, $\chi^2 = 161.40$, $df = 3$, $P < 0.001$)。それで2004年はウルマー幼虫の大半が蛹化した後で、コガタ幼虫が5齢になることにより激しい競争が回避されたと推測された。

考察

(1) 競争の分布に対する影響

この研究からコガタとウルマーの3齢以上の幼虫は流速の好みがよく似ていることが知られた。両種は石の表面に巣を造るために、増水しても流されにくい大きい石の多い所で密度が高く、底質の好みも似ていた。また、広い生活場所を必要とする5齢幼虫は、コガタの場合、少なくとも5月から11月にかけては、調査地点でほぼ常時存在し5-6月に多かった。ウルマーの場合には京都の河川下流での調査によると、5齢幼虫は年

中存在し、多い時期は3-5月であると報告されている(谷田, 1980)が、調査地点でも同様であるとみられる。このように、両種は生活上の要求がよく似ているので、競争が起こると考えられる。

生活上の要求がよく似ている種の場合には、競争を避けるためにすみわけることがシマトビケラ科で知られている(Hildrew and Edington, 1979; Rossiter, 1989; 谷田, 1989; Harding, 1997)。しかし、コガタとウルマーの幼虫の間には、明瞭な空間的なすみわけは見られなかった。このため、コガタとウルマーの幼虫は、ヒゲナガの5齢幼虫の密度が低いと、分布が一致し両種の密度に有意の正の相関があった。ところがヒゲナガの5齢幼虫密度が高いと、ウルマーの5齢幼虫密度の高い枠では、その密度が高いほどコガタの3、4、5齢の幼虫の密度が低かった。

同じ5齢幼虫でもヒゲナガは体重がウルマーの10倍もあるが、コガタと比べると104倍もあり、両者よりはるかに広い営巣場所を必要とする。また、これら3種は同じ石の表面に営巣することがごく普通に見られる。従って、ヒゲナガの5齢幼虫が多いとコガタとウルマーは営巣場所が狭められることになる。このために、ヒゲナガの5齢幼虫の多い年にだけコガタがウルマーによって排除されたと考えられる。このことは、ヒゲナガとコガタやウルマーの間にも営巣場所をめぐる競争があることを示唆する。ウルマーの5齢幼虫はコガタの3齢幼虫を排除すると考えられるが、両者の体重差は77倍ほどもある(Table 1)。従って、ヒゲナガの5齢幼虫がウルマーの5齢幼虫を排除する可能性は十分ある。しかし、ヒゲナガの5齢幼虫はコガタの幼虫よりはるかに大きいので、コガタがすみわけることができる場所でも、すめない場合が少なくないと考えられる。従って、ヒゲナガとコガタの競争は排除が起こるほど激しいかどうかかわからない。

ウルマー幼虫がコガタ幼虫を排除し始める密度は、期待されたのと異なり両種の体重差によらず一定であった。両種の体重差が小さいほど、必要とする営巣場所の面積や環境が似ていると推測されるが、10倍から77倍の体重差では、生活上の要求の違いは相当あると考えられる。シマトビケラ科の幼虫は侵入者に巣を奪われることがあるために、接近する同種や異種の個体に対して強い攻撃性をもち、それらを排除することが知られている(Gatley, 1988; Hemphill, 1988; Rossiter, 1989; Englund and Olsson, 1990; Englund, 1993)ので、攻撃は相手の年齢や生活上の要求の類似度と無関係に行われるのかもしれない。幼虫の年齢による攻撃性の違いについては余り知られていないが、シマトビケラ科の *Arctopsyche ladogensis* の5齢の攻撃性は4齢より大分強いと報告されている(Englund and Olsson, 1990)。従って、ウルマーの5齢幼虫は特に攻撃性が強いのかもしれない。

(2) 競争の回避

このように、調査をした5月下旬から6月上旬にかけては、コガタ幼虫の分布がウルマー幼虫と

の競争によって影響を受けたのは4年間で一度だけであった。多くの場合、劣勢な種に対する競争の影響は優勢な種の発生量が多い時に大きい。しかし、ウルマー幼虫の発生量が最も多かった2005年は、コガタの排除は起こらなかった。この年のウルマー5齢幼虫の平均密度(±SE)は $68.7 \pm 10.9 / 0.25 \text{ m}^2$ で、コガタの排除が起こった2004年の $41.0 \pm 10.1 / 0.25 \text{ m}^2$ より大分高かった。それにもかかわらず、2004年にだけコガタの排除が起こったのは、この年にヒゲナガの5齢幼虫が最も多かったせいであると考えられる。従って、ヒゲナガとウルマーが共に多い年でないとコガタの排除は起こらないことになる。ヒゲナガは洪水に弱く、数十年に一度の大洪水が2004年にあったために、翌年には激減し、その次の年になっても元の密度には戻らなかった(Fig. 3)。ヒゲナガと較べて、ウルマーは洪水に強く(水野・御勢, 1964)、大洪水があった年の翌年には増加していた(Fig. 5)。また、2004年から2006年にかけては、ウルマーがコガタを排除し始める密度を越えた枠が多数あった(Fig. 2)。厳密な定量的調査は4年しか行っていないが、調査場所ではウルマーを激減させる要因はなく、その密度が低い年は少ないように見える。従って、ウルマーによるコガタの排除は、基本的にはヒゲナガの多い年に起こるものと推測される。

2004年には、早瀬の大部分の大石に幾つものヒゲナガの5齢幼虫の巣ができており、川底はヒゲナガの幼虫で飽和されていた。このため、コガタやウルマーの幼虫の生活場所は著しく狭められていたと考えられる。その上、ウルマーは5齢幼虫の割合がかなり高く、密度も高かった(Fig. 6)。このような状態の時に、コガタの5齢幼虫が高密度で生活すれば、その大部分は食物が網にかかりにくいような流速が遅い場所の、小石で営巣せざるを得ない。従って、コガタはヒゲナガやウルマーが蛹になってから5齢になる必要がある。それで、コガタの方が遅れて老齢化したのであろう。このように、両種は生活上の要求がよく似ていて同じ場所を利用せざるを得ない上に、密度も共に高いので、広い営巣場所を占める5齢幼虫が多い時期をずらし、時間的にすみわけていると推測される。これと同様のことは環境の好みの似たシマトビケラ属(Hildrew and Edington, 1979; Rossiter, 1989)やヒゲナガカワトビケラ属(青谷・横山, 1989)でも報告されている。また、シマトビケラ属の *Hydropsyche pellucidula* と *H. siltalai* (Hildrew and Edington, 1979) の場合やヒゲナガカワトビケラ属のヒゲナガカワトビケラとチャバネヒゲナガカワトビケラ(青谷・横山, 1989) の場合にも、小型種つまり劣勢の種の方が遅れて老齢化する。もし、同時に老齢化した場合、コガタ幼虫に対する競争の影響が大きければ、両種の幼虫の年齢組成の違いは大きいはずである。しかし、年齢組成の違いは、これまでの報告と較べて小さいので、ヒゲナガの多い年でも競争の影響はそれほど大きくはないのかもしれない。また、ヒゲナガの多い年が少ないために、競争が老齢化する時期の違いを大きくするように

作用しなかったのかもしれない。

要約

コガタシマトビケラ (小型種) 幼虫個体群の分布に対するウルマーシマトビケラ (中型種) とヒゲナガカワトビケラ (大型種) の幼虫との競争の影響を明らかにするために、2003年から2006年まで河川の瀬の様々な流速の場所で、50 cm 四方の方形枠を用いて密度を調べた。

(1) 流速が 139.2 cm/s 以下ではコガタとウルマーの 3、4、5 齢の幼虫の密度は流速が速いほど高く、流速選択性は互いによく似ていた。このため、ヒゲナガ 5 齢幼虫が少ない年には、コガタの密度はウルマーの密度が高い枠ほど高かった。

(2) ヒゲナガ 5 齢幼虫の最も多い年には、同じ枠におけるコガタとウルマーの密度の関係はドーム型になり、コガタがウルマーにより、その高密度の場所で排除されると考えられる。従って、コガタとウルマーはヒゲナガの 5 齢幼虫に営巣場所を狭められることによって、競争が激しくなると推測される。

(3) コガタの 5 齢幼虫はウルマーの 3 齢幼虫より大きかったが、それ以外の両種の 3、4、5 齢の組み合わせでは、コガタの方がウルマーより小さかった。

(4) ヒゲナガ 5 齢幼虫の最も多い年には、コガタの 3、4、5 齢の幼虫とウルマーの 5 齢幼虫の密度の関係はドーム型となった。従って、コガタの 3 齢以上の幼虫はウルマー 5 齢幼虫によりその高密度の場所で排除されると考えられる。

(5) ヒゲナガ 5 齢幼虫の発生量が最も多かった年には、コガタの 3 齢以上の幼虫の 50.1% がウルマー 5 齢幼虫の強い競争圧を受けたと推定されるが、翌年のコガタ幼虫個体群密度は有意に低下しなかった。

(6) コガタ幼虫個体群は何れの年もウルマーより若かった。従って、コガタ幼虫はウルマー幼虫より遅れて老齢化することによって、激しい競争を回避していると推測される。

謝辞

野外調査と種の同定を手伝って下さった徳島大学総合科学部自然システム学科 4 年生 (当時) の新井公誉、大野岳、折井隆広、木戸美咲、清水美津代、土屋聡、豊田誠、平岡宏二郎、山本敦美、吉田弥生の各氏に感謝する。

引用文献

- Allan, J. D. (1995). Stream Ecology: Structure and Function of Running Waters. Kluwer, Dordrecht.
- Andersen, T. and Klubnes, R. (1983). The life histories of *Hydropsyche siltalai* Döhler, 1963 and *H. pellucidula* (Curtis, 1834) (Trichoptera, Hydropsychidae) in a West Norwegian River. Aquatic Insects, 5,

51-62.

青谷晃吉, 横山宣雄 (1989). 共存域におけるヒゲナガカワトビケラ二種の生活環. 「日本の水生昆虫: 種分化とすみわけをめぐって」 (柴谷篤弘, 谷田一三編), 141-151. 東海大学出版会, 東京.

Dunham, A. E. (1980). An experimental study of interspecific competition between the iguanid lizards *Sceloporus merriami* and *Urosaurus ornatus*. Ecological Monographs, 50, 309-330.

Englund, G. (1993). Effects of density and food availability on habitat selection in a net-spinning caddis larva, *Hydropsyche siltalai*. Oikos, 68, 473-480.

Englund, G. and Olsson, T. I. (1990). Fighting and assessment in the net-spinning caddis larva *Arctopsyche ladogensis*: a test of the sequential assessment game. Animal Behavior, 39, 55-62.

Funakoshi, S. (2005). Intraspecific and interspecific competition for larval nests of the caddisflies *Stenopsyche marmorata* and *Stenopsyche sauteri*. Entomological Science, 8, 339-345.

Gatley, G. K. (1988). Competition and the structure of hydropsychid guilds in southern Sweden. Hydrobiologia, 164, 23-32.

Harding, J. S. (1997). Strategies for coexistence in two species of New Zealand Hydropsychidae (Trichoptera). Hydrobiologia, 350, 25-33.

Hemphill, N. (1988). Competition between two stream dwelling filter-feeders, *Hydropsyche oslari* and *Simulium virgatum*. Oecologia, 77, 73-80.

Hemphill, N. and Cooper, S. D. (1983). The effect of physical disturbance on the relative abundances of two filter-feeding insects in a small stream. Oecologia, 58, 378-382.

Hildrew, A. G. and Edington, J. M. (1979). Factors facilitating the coexistence of hydropsychid caddis larvae (Trichoptera) in the same river system. Journal of Animal Ecology, 48, 557-576.

Kohler, S. L. (1992). Competition and the structure of a benthic stream community. Ecological Monographs, 62, 165-188.

Kuhara, N., Nakano, S. and Miyasaka, H. (2000). Flow rate mediates the competitive influence of a grazing caddisfly on mayflies. Ecological Research, 15, 145-152.

Krebs, C. J. (2001). Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance. Benjamin Cummings, San Francisco.

MacAuliffe, J. R. (1984a). Resource depression by a stream herbivore:

- effects on distributions and abundances of other grazers. *Oikos*, 42, 327-333.
- MacAuliffe, J. R. (1984b)**. Competition for space, disturbance, and the structure of a benthic stream community. *Ecology*, 65, 894-908.
- Matczak, T. Z. and MacKay, R. J. (1990)**. Territoriality in filter-feeding caddisfly larvae: laboratory experiments. *Journal of North American Benthological Society*, 9, 26-34.
- Muotka, T. (1990)**. Coexistence in a guild of filter feeding caddis larvae: do different instars act as different species? *Oecologia*, 85, 281-292.
- Pacala, S. W. and Roughgarden, J. (1985)**. Population experiments with the *Anolis* lizards of St. Maarten and St. Eustatius. *Ecology*, 66, 129-141.
- Polis, G. A. (1984)**. Age structure component of niche width and intraspecific resource partitioning: Can age groups function as ecological species? *American Naturalist*, 123, 541-564.
- Rossiter, A. (1989)**. シマトビケラ科幼虫の生態的分化. 「日本の水生昆虫: 種分化とすみわけをめぐって」(柴谷篤弘, 谷田一三編), 130-140. 東海大学出版会, 東京.
- 谷田一三 (1980). 貴船川におけるシマトビケラ属3種の生活史と分布, とくに生活環の変異と密度と幼虫の成長との関連について. *陸水学雑誌*, 41, 95-111.
- 谷田一三 (1989). シマトビケラ属幼虫の生態一営巣位置の「すみわけ」をめぐって. 「日本の水生昆虫: 種分化とすみわけをめぐって」(柴谷篤弘, 谷田一三編), 118-129. 東海大学出版会, 東京.
- 津田松苗 (1962). 水生昆虫の生態学. 「水生昆虫学」(津田松苗編), 227-251. 北隆館, 東京.
- 津田松苗・御勢久右衛門 (1964). 川の瀬における水生昆虫の遷移. *生理生態*, 12, 243-251.