山地水環境教育研究センター研究報告 1: 43-52 (2003) ［陸水学雑誌 62:127-136 (2001)］

特集：諏訪湖の生物群集の研究

総説

諏訪湖におけるユスリカ研究

(1)幼虫に関する知見を中心に

中里　亮治・平林　公男・沖野外輝夫

摘　　要

諏訪湖におけるユスリカに関する研究について，幼虫に関する知見を中心にこれまでの報告を整理した。宮地（1928）による報告以後，多くの研究者によって諏訪湖のユスリカについての種組成，季節消長，幼虫の分布，幼虫の浮泳活動，魚の餌としてのユスリカおよび物質代謝におけるユスリカの役割に関する研究がなされてきた。これらの報告をもとにして，ユスリカ幼虫密度の変化と富栄養化の関係について考察を加えた。さらに，近年の諏訪湖のユスリカの生態および今後の研究課題について言及した。

キーワード：諏訪湖，ユスリカ，幼虫，個体群動態，水平分布，富栄養化

はじめに

ユスリカはハエ目ユスリカ科（Diptera: Chironomidae）に属する昆虫の総称である。このユスリカ科は非常に多くの種から構成されており，世界では約15,000種，日本ではおよそ1,000種が知られている（Cranston, 1995; Sasa and Kikuchi, 1995；佐々，1998）。ユスリカ幼虫はこのような種の多様性ゆえに，湖，川，池，湿地などあらゆるタイプの水域に分布し，また一部の種類は海岸の岩場や陸域の土壌中にも生息している（Pinder, 1983, 1995; Sasa and Kikuchi, 1995）。そのため，とくに淡水環境においては大型無脊椎動物の主要構成員の一つとなり，また環境指標生物としても重要な生物群として認識されている（安野ら，1983）。

湖沼の堆積物中や，石の表面，水草等に生息するユスリカ幼虫は，植物プランクトン由来の沈降有機物や付着藻類を主要な食物源として成長する（Berg, 1995）。その一方で，ユスリカの幼虫や蛹，ときには成虫までもが魚類や肉食性の昆虫類などの捕食者に餌資源として利用されている。また，ユスリカ幼虫は摂餌や排出活動を通じて，営巣基質とその直上水との間で酸素やNH_4^+およびPO_4^{3-}等の栄養塩類の交換を促進する役割を担っていると指摘されている（Fukuhara and Sakamoto, 1988; Svensson and Leonardson, 1996）。ユスリカ幼虫は底泥中や，水生植物，石等の基質の表面で蛹となる。その蛹は水面に浮上し成虫になる。これら成虫の多くは湖周辺の岸辺から陸域に飛んでいくため，ユスリカの羽化は有機物を湖から除去する結果となる。これらのことからユスリカが，湖沼生態系内の物質循環に重要な役割を果たしていることが分かるが，湖の富栄養化の過程とも大きく関わっていることが知られている（福原，1988; Iwakuma and Otsuki, 1991）。

日本の湖沼におけるユスリカの研究は，分布や分類を中心にした研究に始まり（宮地，1928; Miyadi, 1931），霞ヶ浦や湯の湖などいくつかの湖沼で生態学的研究がなされてきた（例えば，Iwakuma and Yasuno, 1981; Iwakuma, 1986; Iwakuma et al., 1993）。諏訪湖のユスリカ研究もその一例である。諏訪湖で行われたユスリカに関する研究については，中里（2001）によってこれまでの研究史や，成虫種組成とその季節消長，幼虫の分布，幼虫密度の長期変動と諏訪湖の富栄養化の関係等についてまとめられている。

そこで，本稿では中里（2001）で述べられている内容をさらに深く掘り下げると同時に，前著では触れていない幼虫の遊泳活動，魚の餌としてのユスリカ類，物質代謝におけるユスリカの役割等に関する研究成果についても言及することにした。なお，本稿では幼虫に関する報告を中心としており，成虫の行動特性に関しては平林ら（2001）がまとめている。

諏訪湖におけるユスリカ研究の概要

諏訪湖のユスリカ研究史

諏訪湖のユスリカについての最初の報告は，宮地傳三郎博士が昭和3年に水産研究誌の第23巻第9号に発表した「湖底生物研究豫報（四）仁科三湖，野尻湖，諏訪湖」という論文である（宮地，1928)。この論文で，宮地は1928年の4月30日に水深1～6.5 mまでの21地点でエクマンバージ採泥器とメッシュサイズ0.5～1 mmの金網を用いて底生動物を採取したとしている。その結果，オオユスリカ（*Chironomus plumosus*; Plumosus-Groupとして記載），アカムシユスリカ（*Propsilocerus akamusi*; Orthocladius-Groupとして記載）をはじめとする6 taxa（原文では7 taxaとなっているが，うち1種はヌカカ科の仲間 *Ceratopogon vermiformis*）のユスリカ幼虫を分類し，これらの深度別分布や個体数密度などを報告している。その後，宮地は1928年の12月および1929年の3月にも同様の調査を行った（Miyadi, 1931)。これらの調査結果によると，4 m以深の深底帯ではオオユスリカおよびアカムシユスリカが優占種となっていた。富栄養状態にある日本の湖ではいくつかの例外を除き，オオユスリカおよびアカムシユスリカが優占するユスリカ種となることが知られている（安野ら，1983; Iwakuma et al., 1988)。従って，1930年にはすでに諏訪湖が富栄養化していたことが認められる。

約20年後，内水面生産力研究の一環としてKitazawa and Kurasawa (1951, 1952a, b）により幼虫の分布と現存量の季節変化が調べられた。Kitazawa (1959）はこれらのデータを用いてオオユスリカ幼虫の生産過程を明らかにした。

その後，JIBP-PFの研究プロジェクト時（1968-1972）には，信州大学諏訪臨湖実験所に当時所属していた山岸宏博士と福原晴夫博士（当時信州大学学生，現新潟大学教授）の一連の研究によってオオユスリカとアカムシユスリカについての羽化期や世代数などの詳細な生活史が明らかにされた（山岸・福原，1969, 1970, 1971a, b)。

北川（1973, 1978）も底生動物による湖沼の類型化を試みる研究の一環として，1972年の6月と10月に諏訪湖でユスリカ幼虫を調べ，その結果を報告している。さらに，文部省「環境科学」特別研究・諏訪湖集水域生態系研究（1977-1982）や特定研究「メソコスムによる水域生物相互作用系の実験的解析」（1983-1985）の中にもユスリカに関する研究が含まれている（福原ら，1980；平出・沖野，1983; Iwakuma et al., 1990; Hanazato et al., 1990；沖野ら，1993; Iwakuma et al., 2000)。

以上の研究成果を基にして「諏訪湖ユスリカ・フォーラム」および長野県「諏訪湖ユスリカ対策研究会」が組織され（1989-1991)，成虫駆除対策研究の一環として，成虫の行動特性に関する生態学的研究が行われた（例えば，Hirabayshi et al., 1993a, b)。

これらの報告以外にも，信州大学の諏訪湖定期観測グループによる幼虫調査や，信州大学理学部の卒業研究ならびに修士論文，諏訪湖を研究フィールドとした博士論文の研究でユスリカをテーマにしたものが多数報告されている（例えば，平林，1991a, b, c; Nakazato, 1998)。

諏訪湖のユスリカ相とその季節消長

諏訪湖のユスリカ相に関する研究では，幼虫を扱った例は多いものの（例えば，北川1973, 1978)，成虫を用いた研究報告は極めて少ない。その理由としては雄成虫による分類体系が近年まで整理されてこなかったためである。そのために，過去に諏訪湖で報告されているユスリカ種の中には現在の分類体系では所属が明確に特定できないものがある。宮地（1928）による *Chironomus connectens*，および Miyadi（1931）の *Tanytarsus genuinus* がそれに該当する。

種組成に関する報告の中で，成虫を用いた分類によるものはNakazato et al. (1998）が最初である。その結果，20 taxaのユスリカ成虫が確認されているが，羽化トラップによる採集結果からは少なくとも13 taxaが諏訪湖をその発生源とする種であることが分かっている。

これら13 taxaの中で大量発生する種は限られている。諏訪湖に隣接する信州大学理学部附属諏訪臨湖実験所の構内で行われたライトトラップ調査（1990-1991）では，合計29万個体以上のユスリカ成虫が捕獲されたが，個体数の多い種はオオユスリカ，クロユスリカ（*Einfeldia dissidens*)，アカムシユスリカ，ウスイロカユスリカ（*Procladius choreus*）およびハイイロユスリカ（*Glyptotendipes tokunagai*）の5種であった。この中でも，オオユスリカ，クロユスリカおよびアカムシユスリカが全ユスリカ捕獲数のそれぞれ35%，29%，28%を占めており，この3種で全体の約86%に達していた（Nakazato et al., 1998)。

これらの5種はそれぞれ明瞭な，あるいは明瞭な区別のできない羽化期をもって湖から発生している。Yamagishi and Fukuhara (1971）のライトトラップ調査によれば，オオユスリカの羽化期は4月，6月初旬-7月中旬，および8月中旬-10月初旬の年3回とされている。

またNakazato et al. (1998) による同様の調査でも，オオユスリカの羽化期は1990年には4月，6月初旬-7月中旬，および8月中旬-10月初旬の年3回であった。しかし，1991年は4月-5月下旬と8月-10月初旬の年2回しか発生せず，年によって羽化回数が異なっていることが示された。一方，アカムシユスリカは年1回，10月-11月にその羽化期があることが知られている (Yamagishi and Fukuhara, 1971; Nakazato et al., 1998)。他の3種，クロユスリカ，ウスイロカユスリカおよびハイイロユスリカの羽化は5月-10月の間に見られるが，前述の2種ほど明瞭な羽化ピークが確認されていない (Nakazato et al., 1998)。

Table 1 List of chironomid adults collected by various sampling methods in Lake Suwa and around the lake during 1990-1991. E: emergence trap; L: light trap; S: net-sweeping on the shore; R: laboratory rearing from substrates (after Nakazato et al., 1998).

Species	Methods of collection			
	E	L	S	R
Tanypodinae				
Chonchapelopia quatuormaculata FITTKAU		○		
Procladius choreus (MEIGEN)	○	○	○	
Orthocladiinae				
Cricotopus sylvestris (FABRICIUS)	○	○	○	
Cricotopus spp.	○	○	○	
Eukiefferiella spp.	○	○		○
Paratrichocladius rufiventris (MEIGEN)	○			
Psectrocladius yunoquartus SASA		○		
Rheocricotopus chalybeatus (EDWARDS)	○			
Propsilocerus akamusi (TOKUNAGA)	○	○	○	
Chironominae				
Chironomus fujiprimus SASA		○		
C. plumosus (LINNAEUS)	○	○	○	○
C. flaviplumus TOKUNAGA		○		
C. yosimatsui MARTIN ET SUBLETTE		○		
Dicrotendipes pelochloris (KIEFFER)	○	○		
Einfeldia dissidens (WALDER)	○	○	○	○
Glyptotendipes tokunagai SASA	○	○	○	
Paratendipes tamayubai SASA	○	○		
Polypedilum cultellatum GOETGHEBUER	○	○		
P. kyotoense (TOKUNAGA)		○		
P. nubifer (SKUSE)		○		

オオユスリカにおける羽化回数の年次変動とその要因

オオユスリカの1年あたりの羽化回数が年によって異なる現象 (Nakazato et al., 1998) は，諏訪湖定期観測グループが湖心定点で行った12年間 (1982-1986および1989-1995) の幼虫調査の結果でも見いだされている (Nakazato and Hirabayashi, 1998)。3月下旬-5月初旬と8月下旬-10月初旬の羽化期はすべての年に共通していたが，1989，1990，1992，1993，1994および1995年には6月中旬-7月中旬にも羽化期があったことが認められた。すなわち，オオユスリカの羽化回数には，年2回 (3-5月と8-9月) と，年3回 (3-5月，6-7月および8-9月) の年による変動があることが分かった。

このようなオオユスリカに見られる羽化回数の年次変動は世代交代パターンと対応している。Nakazato and Hirabayashi (1998) は1989年－1995年に湖心部で採取したオオユスリカ幼虫の体長の季節推移を調べ，世代交代の様式を以下の2つのタイプに分けた。

タイプ1は，4月の羽化期 (1回目の羽化) の後，その羽化成虫に由来する幼虫個体群 (春世代) の一部が6月-7月に羽化する (2回目の羽化)。そして春世代の残りと6月-7月に羽化した成虫由来の個体群 (夏世代) が8月-10月に羽化し (3回目の羽化)，その羽化成虫由来の個体群 (越冬世代) は翌年の春に羽化する (1年あたり年3回の羽化と3世代)。

タイプ2は，4月の羽化期 (1回目の羽化) の後，6月-7月の羽化期と夏世代がなく，春世代がすべて8月-9月に羽化 (2回目の羽化) する。越冬世代は次の羽化期 (4月) に羽化する (1年あたり年2回の羽化と2世代)。

タイプ1と2の大きな違いは，6月-7月における春世代幼虫個体群由来の羽化期の有無である。したがって，6月-7月の羽化は5月-6月の間の春世代幼虫の成長に依存しており，この期間に十分成長できた幼虫のみが6月-7月に羽化できると考えられている。

そこで，Nakazato and Hirabayashi (1998) は春世代の幼虫の成長に影響すると考えられる因子と羽化期の有無との関係を調べたところ，この時期の3，4令幼虫の密度が2,000個体 m^{-2} を越えたときに，6月-7月の羽化期がなくなる傾向が認められた。すなわち，幼虫の密度が増加することで種内競争が生じた結果，幼虫の成長が遅れ，6月-7月に羽化できる個体がなくなったものと結論づけた。また彼らは以上のような5月-6月の成長の遅れは，個体数密度の増加に伴う餌資源をめぐる種内競争の結果によるものと推定している。

幼虫の潜掘現象に関する研究

諏訪湖におけるユスリカ幼虫の水平分布に関する研究は多いが，底泥中の鉛直分布に関する研究は少なかった。この鉛直分布の研究で特筆すべきものは山岸・福原 (1969) により予報的に示され，Yamagishi and Fukuhara (1972) により報告されたアカムシユスリカ

幼虫の底泥深部への潜掘現象である。諏訪湖でユスリカの生態に関して本格的に取り組んだ Kitazawa and Kurasawa (1951, 1952a, b) による一連の研究では，6月-9月の約4ヶ月の間にアカムシユスリカ幼虫が全く採集されなくなり，その理由は謎とされてきた。そこで，Yamagishi and Fukuhara (1972) は独自に底泥の柱状採集方法を考案することで，夏の水温の上昇する時期に底泥の40－80 cm の深度まで潜掘して夏眠（休眠）するアカムシユスリカ幼虫の特殊な生態を世界で初めて観察することに成功した。その後，霞ケ浦のアカムシユスリカでも同様の現象が見出されている（Iwakuma and Yasuno, 1983)。アカムシユスリカ幼虫に見られるこのような底泥深部への夏季潜掘現象は底層の貧酸素環境への適応と考えられている。諏訪湖のアカムシユスリカの場合は11月-5月の成長期には泥の0-20 cm 層に分布するが，5月中旬には深い層（20-90 cm）に掘潜し，特に40-50 cm 層に集中的に分布すること，また9月下旬に再び表層に移動し羽化期をむかえる。この掘潜と再出現の起こる時の低層水温は約15℃であると報告されている (Yamagishi and Fukuhara, 1972)。

諏訪湖のオオユスリカの場合は年間を通じて底泥0-20 cm の間に分布していた（Yamagishi and Fukuhara, 1972)。これは Frank (1982) がドイツの Federsee 湖のオオユスリカでも報告している0-40 cm と比較すると浅い傾向にある。このように同じ種が湖によりその鉛直分布範囲を異にしている理由はまだ不明である（福原, 1988)。

幼虫の水平分布に関する研究

幼虫の水平分布に関連した研究では，Nakazato et al. (1998) による諏訪湖全域調査の報告がある。この調査では諏訪湖を500 m メッシュに区切り，その67地点でユスリカ幼虫が採取されている。1991年10月に行われた調査結果では，オオユスリカ，クロユスリカ，アカムシユスリカ，ウスイロカユスリカ，ハモンユスリカ属の仲間 *Polypedilum* sp.1，*Polypedilum* sp.2，カワリユスリカ属 *Paratendipes* の合計8 taxa のユスリカ幼虫が同定され，前4種が優占するユスリカ幼虫であった。ただしこの調査では水深1.5 m 以浅の場所と水草帯では採集がなされていないので，湖内全域にはそれ以上の種が生息していることは確実である。

ユスリカ幼虫の湖内水平分布の大きな特徴としては，オオユスリカは4 m 以深に高密度で分布している一方，クロユスリカは沿岸沿いで密度が高いことを挙げることができる。さらに，オオユスリカとクロユスリカ幼虫の分布は堆積物の底質と深く関係し，オオユスリカはシルト-粘土質の底質に，クロユスリカはシルト-砂地の底質に分布していたことから，前者は軟泥タイプを後者は砂地タイプの底質を好む種であることが指摘されている (Nakazato et al., 1998)。

幼虫の浮泳活動に関する研究

湖沼におけるユスリカ幼虫の浮泳活動に関する報告は少ないが，長野県木崎湖におけるキザキユスリカ（*Phaenopsectra kizakiensis*）や宮城県潟沼のサンユスリカ（*Chironomus acerbiphilus*）の例が知られている (Hirabayashi et al., 1996; Kikuchi et al., 2000)。諏訪湖でもオオユスリカ幼虫が浮泳活動することを山岸・福原（1971b）が報告している。彼らは稚魚ネットを用いて遊泳しているオオユスリカ幼虫の昼夜採集を行い，その体長分布を底泥中に生息する幼虫のそれと比較した。その結果，諏訪湖のオオユスリカ幼虫は1令から4令後期にわたって浮遊泳活動を行っていることが分かった。また2令から4令までのオオユスリカ幼虫が，湖心に設置したセディメントトラップや水槽の中に入ることが諏訪湖の定期調査や中里（未発表）によっても確認されている。このような諏訪湖におけるオオユスリカ幼虫の浮泳活動の理由は明確にされていないが，溶存酸素濃度の低下や幼虫密度の増加などの環境悪化が一因と考えられる。

魚の餌としてのユスリカ類

ユスリカは魚類や大型の昆虫類，鳥など上位の栄養段階の生物に捕食されるため，これまで多くの研究者によって餌資源としてのユスリカ類に関する報告がなされている（Armitage, 1995)。ここでは，魚の餌としてのユスリカ類に関する諏訪湖での研究事例を紹介する。

山岸ら（1970）は諏訪湖の魚類の種類組成とその食性を調べた。それによると，採集した11種類の魚のうちワカサギ（*Hypomesus transpacificus nipponensis*）をはじめとする9種がユスリカ幼虫を捕食していた。そして，ハゼ科のビリンゴ（*Chaenogobius annularis*）ではユスリカ幼虫に対する高い餌選択性が，またワカサギの場合は6月以降の0才と1年魚はオオユスリカおよびアカムシユスリカ幼虫に対する非常に高い選択性が示された。さらに，徘徊性のカユスリカ属の1種（*Procladius* sp.）に対するワカサギの選択性は，0才魚で非常に低い一方，1才魚では逆に非常に高いことが分かった。

竹内（1984）は，ユスリカの主たる捕食者であるワカ

サギの食性について詳しく調べた。その結果ワカサギは成長に伴い食性が変化し，体長が40 mm を越えるとユスリカ幼虫を摂食できるようになること，また8月 ～ 10月に見られる3回目のオオユスリカ羽化期と10月 ～ 11月のアカムシユスリカの羽化期には蛹をも摂食すること，さらにはこの時期にワカサギ当才魚が高い成長率を示すことが分かった。そして，8月から12月にかけてのワカサギ当才魚の成長は，オオユスリカおよびアカムシユスリカの羽化期間までのワカサギの成長とユスリカの蛹化量によって支配されていることを指摘した。

平出・沖野（1983）は諏訪湖の生態系内における有機物収支におよぼすユスリカの役割を検討する上で，魚類の捕食圧に注目した。湖底と湖面にエマージェンストラップを設置して，羽化直前の全幼虫数と羽化期間中に羽化する全成虫数をモニタリングし，ワカサギを主とする魚類に捕食されるユスリカの幼虫および蛹の量を推定した。その結果，オオユスリカの場合では，8月の羽化期においては全幼虫の74.3%が，また蛹の段階で56.1%が魚類により捕食されると見積もられた。アカムシユスリカの場合，10月の羽化直前の例では，翌年に羽化する幼虫（全幼虫数の35.2%）を除外して評価すると，全幼虫の78.4%が，また蛹の段階で51.1%が魚類により捕食されており，2種ともほぼ同様の値が示された。ただしこの数値は捕食以外の死亡要因を考慮していないため実際の捕食圧はこの数値より低いものと考えられる。

沖野ら（1993）はユスリカ類の現存量やその季節変動に魚類がどのように関わっているかを明らかにするために，メソコスムを利用した実験を行った。諏訪湖で広く養殖されているコイ（*Cyprinus carpio*）を隔離水界内に放流し，魚区（漁獲量から推定した平均現存量の10倍の魚密度）と無魚区およびメソコスム外（自然状態）の3区画にわけて，羽化してくる成虫の数を追跡した。その結果，積算羽化量は，魚の量が諏訪湖の湖内よりも多い魚区画ではメソコスムの外である湖内よりも成虫発生量が抑制されること，また，魚区における積算羽化量は無魚区の40%であるとした。また，この実験では小型のユスリカであるツヤユスリカ属の仲間（*Cricotopus* spp.）およびメスグロユスリカ（*Dicrotendipes pelochloris*）はコイの密度が高い区画ほど成虫の発生量が多くなる傾向が見られた。この理由として，沖野ら（1993）は，これらユスリカ類は水生植物に付着して生活する傾向にあるためコイによる捕食圧が低いこと，さらにそれらを捕食する小型魚類やエビ類がコイに食べられて減少しているためと推察した。

物質代謝におけるユスリカの役割に関する研究

諏訪湖の物質代謝における底生動物の役割については福原（1988）が詳しくまとめている。彼は底生動物としてユスリカ幼虫と貧毛類に注目し，水－底泥境界面での物質代謝に与える影響を調べた。そして，湖水の物質代謝における底生動物の意義について考察し，下記の研究成果から従来の生物撹乱に替わり底生動物効果（Zoobenthos effect）を提唱した。ここでは主としてユスリカ類に関する福原の研究成果を紹介する。

堆積構造におよぼす底生動物の影響

Fukuhara（1987）は，底生動物の生活様式の違いにより底泥の物理化学的性状に与える影響が異なる事を実験的に明らかにした。貧毛類の *Limnodrilus* spp. やオオユスリカは酸化層の深さを増加させること，また表層の含水率を高めることを報告している。粒度組成への影響は，*Limnodrilus* spp. は摂食活動を通じて表層の0-10 cm の粒度組成に変化を与え，表層粒度を小型化し，深層に大型粒子を埋め込み堆積構造を変化させる一方で，オオユスリカにはその作用がないことを指摘している。

底泥からの栄養塩溶出におよぼす底生動物の影響

底泥からの栄養塩溶出におよぼす底生動物の影響を調べるために，オオユスリカ幼虫と *Limnodrilus* spp. を用いたいくつかの室内実験を行った（Fukuhara and Sakamoto, 1987）。その結果，2種ともに底泥からの NH_4^+，PO_4^{3-} の溶出を促進すること，また底泥からの溶出量に対する両種の NH_4^+，PO_4^{3-} 排出量の比から，これら底生動物は NH_4^+ の溶出においては底泥からの拡散過程を促進し，PO_4^{3-} の溶出においては，排出作用を通して大きく寄与することが示唆された。加えて底泥表層が好気的な条件下ではこれら底生動物の排出がリンの溶出に重要な位置を占めることが明らかにされた。さらに底生動物の現存量が無機態窒素の溶出を支配する要因の一つであること，また，溶出窒素量に占める底生動物群集による窒素排出量は18-37%（平均約25%）と高い割合であることが示された（Fukuhara and Sakamoto, 1987）。さらに，諏訪湖湖水中での窒素無機化量と溶出量の比は0.35-0.77であり，底生動物により促進された溶出窒素は湖水の窒素代謝の中で重要な位置を占めていることが明らかになった。

ユスリカ幼虫密度の変化と富栄養化

諏訪湖の栄養状態は，湖内の全窒素および全りんの濃度変化から，1900年代の初期にはすでに中栄養湖から富栄養湖への移行過程にあり，1950年代後半から60年代にかけて急激に富栄養化が進行したことが明らかになっている（沖野,1988)。その後，終末処理場の供用が始まった1980年代には水質が改善される傾向がみられたが，1990年代に入ってその改善傾向が鈍化していることも報告されている（沖野・花里，1997)。

富栄養状態にある日本の湖ではいくつかの例外を除き，オオユスリカおよびアカムシユスリカが優占するユスリカ種となることが知られている（安野ら，1983; Iwakuma et al., 1988)。先にも述べたように，諏訪湖では1928年にはオオユスリカとアカムシユスリカが優占種になっていた（宮地，1928)。Table 2は1928年から1995年の間に調査された記録をもとに，越冬世代に相当する冬期（12月）の幼虫密度をまとめたものである。中里（2001）によれば，オオユスリカ・アカムシユスリカ幼虫ともに生息密度の年変動が激しいことが指摘されている。また若干の例外はあるが1960年代後半を境にオオユスリカとアカムシユスリカの密度が逆転しており，1960年代後半より以前はオオユスリカが高く，それ以降はアカムシユスリカが高くなっている（Table 2)。

Iwakuma et al.（1988）によればアカムシユスリカの場合，富栄養化が進行すると，手賀沼など平均水深が非常に浅い極端な過栄養湖を除いて，幼虫密度が高くなる。また，オオユスリカの場合では，夏の羽化期直前の幼虫密度と，その羽化成虫の卵に由来する越冬幼虫の個体数密度を用いて計算したインデックス（以下 Iwakuma's index とする）によって，富栄養化の進行具合を知ることができる（Iwakuma et al., 1988)。そこで，1928年から1995年の間に調査された記録をもとに（Table 2)，オオユスリカおよびアカムシユスリカ幼虫密度の変化と諏訪湖の富栄養化との関係を解析した。

諏訪湖のアカムシユスリカ幼虫密度は，多少の増減はあるものの1980代後半までは増加傾向にあること，また1990年以降は顕著な増加が見られないことが分かる(Table 2)。諏訪湖の栄養度がかつての過栄養状態を脱して回復の過程に移った時期は1970年代から1980年代とされている（沖野，1988)。一方でアカムシユスリカ幼虫の密度変化から富栄養化の変遷を見ると，水質の変化より約10年ほど遅く反応が現れていることが分かる。

オオユスリカの場合では，富栄養化が進むと Iwakuma's index 値が小さくなり，中栄養湖の琵琶湖（北湖）や，1970年代後半はまだ中栄養湖であった北海道の渡島大沼で約70，富栄養湖の霞ヶ浦では30-40と報告されている（Iwakuma et al., 1988)。諏訪湖での値，すなわち8月下旬 ～ 9月に見られる羽化期直前（8月上旬 ～ 中旬）の4令幼虫密度，および12月の4令幼虫密度（越冬世代）を用いて計算した Iwakuma's index 値は，1960年代後半までは50を越える場合が多いが，1970年代後半から1980年代後半まで30以下になる場合が多い。しかし1991年以降は，多くの場合60-80の高い値で変動している（Table 2)。興味深いことに，アカムシユスリカの場合と同様に，栄養塩の変化からみた富栄養化の変遷と Iwakuma's index 値の変化との間には約10年ほどのタイムラグがあることが分かる。このことから，少なくとも諏訪湖の場合には，オオユスリカおよびアカムシユスリカの動態に水質変化の影響が現れるまでには約10年の期間を要することが示唆される。

Table 2 Annual fluctuations in population densities of *Propsilocerus akamusi* and *Chironomus plumosus* larvae in the profundal zone of Lake Suwa (modified from Nakazato, 2001).
*Iwakuma's index of *C. plumosus* means the ratio of the mature 4th-instar larvae of the summer generation to the sum of summer and winter generations (Iwakuma et al., 1988).

Year	*P. akamusi*	*C. plumosus*	
	Winter (ind. m^{-2})	Winter (ind. m^{-2})	Iwakuma's index*
1928	597	2,321	-
1948	44	396	63
1949	220	880	41
1967	13	616	-
1968	2,209	167	82
1969	838	441	49
1970	191	15	97
1977	326	903	9
1982	3,032	222	86
1983	4,550	1,022	12
1984	444	474	35
1985	3,618	1,552	13
1986	3,563	526	66
1988	13,017	153	-
1989	780	207	22
1990	926	1,304	21
1991	2,509	59	83
1992	1,896	252	70
1993	545	18	75
1994	2,214	36	43
1995	650	210	61

近年の諏訪湖におけるユスリカの特徴

近年の諏訪湖におけるユスリカの生態的特徴は沿岸帯でのクロユスリカの大量発生である。1990年-1991年のライトトラップ調査では，諏訪湖地域で従来より迷惑昆虫とされているオオユスリカおよびアカムシユスリカに匹敵するクロユスリカ成虫が捕獲された（Nakazato et al., 1998)。このクロユスリカについては，これまで池田湖，児島湖，野尻湖など中栄養から過栄養の範囲の湖沼で採集されているものの（Sasa and Kikuchi, 1995)，霞ヶ浦や琵琶湖南湖で代表される他の富栄養湖における大量発生は報告されていない。したがって，クロユスリカはオオユスリカやアカムシユスリカのように必ずしも富栄養湖の指標種ではないかもしれない。諏訪湖におけるクロユスリカ個体数の増加は1980年代中頃からの現象である（中里・沖野，1989；沖野ら，1990)。本種が増加した原因は湖の栄養状態の変化だけでなく，他の環境要因，例えば，浚渫や流入河川からの土砂の運搬等による底質環境（とくに堆積物組成）の変化とも大きく関わっていると考えられる。

今後の研究課題

今後の研究課題として重要なものを下記に挙げた。

水草帯におけるユスリカ類の役割に関する研究

昨今，生物多様性および水辺環境保全の観点から湖沼沿岸域の水草帯が注目されている。諏訪湖でも1993年より多自然型工法を取り入れた水辺環境の整備がなされており，一部の湖岸では水生植物帯の回復を促進するための修復がはかられている（萩原，1997；沖野，1998)。上記に関連して，現在，信州大学諏訪臨湖実験所を中心とする研究グループにより，水草帯での付着性および浮遊性微小動物群集の動態解析に力点を置く生態学的研究が進められ，これまでに水草帯でのミジンコ類の動態と環境要因との関係が明らかにされている（Sakuma and Hanazato, 2000a, b)。

一方，これまで述べてきたように，諏訪湖では深底帯や水草帯を除いた沿岸域の堆積物に生息するユスリカに関する知見は多いが，水草帯のユスリカについての情報は皆無である。諏訪湖に限らず日本における湖沼水草帯のユスリカに関する報告は Kondo and Hamashima (1985) や Ueno et al. (1993) による成虫の種組成に関する研究以外にはほとんど例がない。湖沼の水草帯が包有する様々な生態的機能の中でユスリカが寄与する部分は多いと推察される。一例を挙げれば，水生植物上で生活するユスリカ幼虫の多くは堆積物上で生活するユスリカ種と比較して体サイズが非常に小さいため，水草帯を餌場とする魚類，特に仔稚魚の重要な餌資源になることが予想される。したがって，今後の諏訪湖でのユスリカ研究の方向としてこれまで沖帯や沿岸域の堆積物中におけるユスリカ類を中心に行われてきた研究課題を沿岸域水草帯まで広げることが必要となろう。

長期モニタリングの継続

沖野・花里（1997）は近年の諏訪湖における全窒素と全リン量の比（TN/TP）が顕著な増加傾向にあることを報告している。また，霞ヶ浦では TN/TP が20を越えた1980年代後半から，夏にアオコを形成する *Microcystis* が激減し，それに代わって糸状らん藻類 *Planktothrix*（*Oscillatoria*）が優占するようになったこと（Takamura et al., 1992）に注目し，将来的に諏訪湖でも同様の現象がおきる可能性を指摘している。もしも夏の植物プランクトンの優占種に交代がおこれば，オオユスリカおよびアカムシユスリカをはじめとする底生動物の生活史や現存量にも影響する可能性がある。現実に霞ヶ浦では1980年代の後半からオオユスリカおよびアカムシユスリカ幼虫の密度が大きく減少していることが報告されている（岩熊，1990)。しかし，今のところ霞ヶ浦における幼虫密度の減少と優占植物プランクトンの交代との因果関係については詳しい解析はなされていない。

諏訪湖では1977年以降，信州大学理学部附属諏訪臨湖実験所の定期観測グループにより水質などの環境要因と動物・植物プランクトンや底生動物を主体とする生物群集のモニタリングがなされてきた（沖野・花里，1997)。このような長期モニタリングの継続は，諏訪湖ばかりでなく人間活動の影響を大きく受けている各地の湖沼での生物群集に起こるであろう様々な変化を環境要因との関係から解析する上で重要な観測作業として必要不可欠なものとなろう。

謝　　辞

信州大学理学部附属諏訪臨湖実験所で諏訪湖定期観測に関わった学生諸氏をはじめとして，多くの方々にこの場を借りて感謝の意を表する次第です。長野県水産試験場諏訪支場に在籍された方々，諏訪湖漁業共同組合の方々

にもユスリカ研究には多くのご協力を頂きました。今後の協力関係の継続を含めてそのご厚意に感謝いたします。また，環境科学株式会社の山本優博士にはユスリカの分類に関する貴重なご助言をいただきました。最後に，諏訪臨湖実験所元技官の故塩野崎寛氏に研究協力の感謝を申し上げると同時に，謹んで哀悼の意を表します。

文　献

Armitage, A. D. (1995): Chironomidae as food. In The Chironomidae: Biology and ecology of non-biting midges, P. D. Armitage, P. S. Cranston and L. C. V. Pinder (eds.) : 423-435, Chapman & Hall, London.

Berg, M. B. (1995): Larval food and feeding behaviour. In The Chironomidae: Biology and ecology of non-biting midges, P. D. Armitage, P. S. Cranston and L. C. V. Pinder (eds.): 136-168, Chapman & Hall, London.

Cranston, P. S. (1995): Introduction. In The Chironomidae: Biology and ecology of non-biting midges, P. D. Armitage, P. S. Cranston and L. C. V. Pinder (eds.): 1-5, Chapman & Hall, London.

Frank, C. (1982): Ecology, production and anaerobic metabolism of *Chironomus plumosus* L. larvae in a shallow lake. 1. Ecology and production. Archiv für Hydrobiologie, 94: 460-491.

Fukuhara, H. (1987): The effect of tubificids and chironomids on particle redistribution of lake sediment. Ecological Research, 2: 255-264.

福原晴夫（1988）：富栄養湖の水～底泥境界面の物質代謝における底生動物の役割．名古屋大学博士論文．

福原晴夫・大高明史・磯部吉章（1980）：諏訪湖湖心部における底生動物現存量の季節変化について．諏訪湖集水域生態系研究，4: 30-33.

Fukuhara, H. and M. Sakamoto (1987): Enhancement of inorganic nitrogen and phosphate release from lake sediment by tubificid worms and chironomid larvae. Oikos, 48: 312-320.

Fukuhara, H. and M. Sakamoto (1988): Ecological significance of bioturbation of zoobenthos community in nitorogen release from bottom sediments in a shallow eutrophic lake. Archiv für Hydrobiologie, 113: 425-445.

萩原敬三（1997）：湖岸の再生計画．アーバンクボタ，36：46-53.

Hanazato, T., T. Iwakuma and H. Hayashi (1990): Impact of whitefish on an enclosure ecosystem in a shallow eutrophic lake: selective feeding of fish and predation effects on the zooplankton communities . Hydrobiologia, 200/201: 129-140.

平出保・沖野外輝夫（1983）：諏訪湖湖内の有機物収支に及ぼすユスリカの影響，諏訪湖集水域生態系研究，9: 31-44.

平林公男（1991a）：諏訪湖地域における“迷惑昆虫”ユスリカの大発生とその防除対策．第1報 アカムシユスリカ（*Tokunagayusurika akamusi*）成虫大量飛来．日本衛生学会誌，46: 652-661.

平林公男（1991b）：諏訪湖地域における“迷惑昆虫”ユスリカの大発生とその防除対策．第2報 ユスリカ問題に対する住民意識構造とその数量化の試み．日本衛生学会誌，46: 662-675.

平林公男（1991c）：諏訪湖地域における“迷惑昆虫”ユスリカの大発生とその防除対策．第3報“迷惑昆虫”ユスリカの制御に関する若干の実験と防御対策の提言．日本衛生学会誌，46: 676-687.

Hirabayashi, K., T. Ichimura and H. Hayashi (1996): Studies on the swimming behavior of *Phaenopsectra kizakiensis* larvae (Diptera: Chironomidae) in Lake Kizaki, Japan. Japanese Journal of Limnology, 57: 99-106.

Hirabayashi, K., R. Nakazato, A. Ohara and T. Okino (1993a): A study on phototaxsis for adult Chironomidae (Diptera) by artificial light in Lake Suwa. Response of adult chironomid midges to near ultraviolet and visible light. Japanese Journal of Sanitary Zoology, 44: 33-39.

Hirabayashi, K., R. Nakazato, A. Ohara and T. Okino (1993b): A study on phototaxsis for adult Chironomidae (Diptera) by artificial light in Lake Suwa 2. Effect of the light trap intensity and interval of electric collecting-killing insect traps using near-ultraviolet radiation. Japanese Journal of Sanitary Zoology, 44: 299-306.

平林公男・中里亮治・沖野外輝夫（2001）：諏訪湖におけるユスリカ研究(2)不快昆虫としての成虫とその防除対策に関する検討．陸水学雑誌，62: 139-149.

Iwakuma, T. (1986): Ecology and production of *Tokunagayusurika akamusi* (Tokunaga) and *Chironomus plumosus* (L.) (Diptera: Chironomidae) in a shallow eutrophic lake. Ph.D thesis, Kyushu University.

岩熊敏夫（1990）：霞ヶ浦沖帯におけるユスリカ幼虫密度と現存量の変動（1982-1990年）．霞ヶ浦全域調査資料，F-25-'90/NIES: 53-79 .

Iwakuma, T., H. Hayashi, I. Yasuda, T. Hanazato and K. Takada (1990): Impact of whitefish on an enclosure ecosystem in a shallow eutrophic lake: changes in nutrient concentrations, phytoplankton and zoobenthos. Hydrobiologia, 200／201: 141-152.

Iwakuma, T. and A. Otsuki (1991): Role of chironomid larvae in reducing rate of nutrient release from lake sediment: Evaluation by a mathematical model. Verhandlungen International Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie, 24: 3056-3062.

Iwakuma, T., R. Ueno and S. Nohara (1993):

Distribution and population dynamics of Chironomidae (Diptera) in Lake Yunoko, Japan. Japanese Journal of Limnology, 54: 199-212.

Iwakuma, T. and M. Yasuno (1981): Chironomid populations in highly eutrophic Lake Kasumigaura. Verhandlungen International Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie, 22: 664-674.

Iwakuma, T. and M. Yasuno (1983): Fate of the univoltine chironomid, *Tokunagayusurika akamusi* (Diptera: Chironomidae), at emergence in Lake Kasumigaura, Japan. Archiv für Hydrobiologie, 99: 37-59.

Iwakuma, T., Yasuno, M., Sugaya, Y. and Sasa, M. (1988): Three large species of Chironomidae (Diptera) as biological indicators of Lake eutrophication. In Biological Monitoring of Environmental Pollution, M. Yasuno and B.T. Whitton (eds.): 101-113 . Tokai University Press, Tokyo.

Iwakuma, T., M. Yasuno, H. Hayashi and T. Hanazato (2000): Factors controlling the populations dynamics of chironomids in a eutrophic Japanese lake: experimental analysis using mesocosms. Verhandlungen International Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie, 27: 284-289.

Kikuchi, E., S. Takagi, S. Shikano and T. Masuda (2000): Seasonal variations of the chironomid larvae (*Chironomus acerbiphilus*) in the strongly acid Lake Katanuma, with special reference to the swimming larvae. Proceeding of ISRLE 2000, 117-119.

北川礼澄 (1973) : 木崎湖, 青木湖, 中綱湖, 野尻湖, ならびに諏訪湖の底生動物相の研究. 陸水学雑誌, 34: 12-23.

北川礼澄 (1978) : 底生動物相および底層水の溶存酸素飽和度からみたわが国の湖沼の分類. 陸水学雑誌, 39: 1-8.

Kitazawa, Y.(1959): Bio-economic study of natural populations of animals. Japanese Journal of Zoology, 12: 401-448.

Kitazawa, Y. and Kurasawa, H. (1951): Studies on the biological production of Lake Suwa I. Standing crop of herbivorous zoobenthos. Miscellaneous Reports of the Research Institute for Natural Resources, 24: 1-15.

Kitazawa, Y. and H. Kurasawa (1952a): Studies on the biological production of Lake Suwa II. An ecological study on the microstratification of zoobenthos in the mud. Miscellaneous Reports of the Research Institute for Natural Resources, 25: 1-13.

Kitazawa, Y. and H. Kurasawa (1952b): Studies on the biological production of Lake Suwa III. The horizontal stratification of zoobenthos. Miscellaneous Reports of the Research Institute for Natural Resources, 27: 1-6.

Kondo, S. and S. Hamashima (1985): Chironomid midges emerged from aquatic macrophytes in reservoirs. Japanese Journal of Limnology, 46: 50-55.

宮地伝三郎 (1928) : 湖底生物研究予報 (四), 仁科三湖, 野尻湖, 諏訪湖. 水産研究誌, 23: 277-290.

Miyadi. D. (1931) Studies on the bottom fauna of Japanese lakes 1. Lakes of Shinano Province. Japanese Journal of Zoology, 3: 201-257.

Nakazato, R. (1998): Distribution and population dynamics of chironomid community in a shallow eutrophic lake. Ph. D. thesis, Tokyo Metropolitan University.

中里亮治 (2001) : 諏訪湖地域におけるユスリカについて. ユスリカの世界, 近藤繁生・平林公男・岩熊敏夫・上野隆平 (編) : 12-21. 培風館, 東京.

Nakazato, R. and Hirabayashi, K. (1998): Effect of larval density on temporal variation in life cycle patterns of *Chironomus plumosus* (L.) (Diptera: Chironomidae) in the profundal zone of eutrophic Lake Suwa during 1982-1995. Japanese Journal of Limnology, 59: 13-26.

Nakazato, R., Hirabayashi, K. and Okino, T. (1998): Abundance and seasonal trend of dominant chironomid adults and horizontal distribution of larvae in eutrophic Lake Suwa, Japanese Journal of Limnology, 59: 443-455.

中里亮治・沖野外輝夫(1989) : 諏訪湖沿岸域の小型ユスリカについて. 陸水学雑誌甲信越支部会会報, 15: 32.

沖野外輝夫 (1988) : 諏訪湖の水質と生物相の変遷. 陸水学雑誌甲信越支部会会報, 13-14: 8-15.

沖野外輝夫 (1998) : 諏訪湖の水質浄化と湖岸の再自然化. 河川湖沼の水質浄化技術の開発と汚染対策, 工業技術会 (編) : 225-252. 工業技術会, 東京.

沖野外輝夫・花里孝幸 (1997) : 諏訪湖定期観測調査 : 20年間の結果. 信州大学理学部附属諏訪臨湖実験所報告, 10 : 7-249.

沖野外輝夫・渡辺義人・武井薫・中里亮治 (1993) : 底生動物と魚類の関係. メソコスム湖沼生態系の解析, 西條八束・坂本充 (編) : 257-270, 名古屋大学出版会, 名古屋.

沖野外輝夫・安田香・平林公男・竹内勝巳・中里亮治・呉寿完・矢沢正章・塩野崎寛 (1990) : 諏訪湖におけるユスリカ幼虫の分布. 平成元年度日本生命財団研究助成報告, 11-18.

Pinder, L. C. V. (1983): The larvae of Chironomidae (Diptera) of the Holarctic region - Introduction. In Chironomidae of the Holarctic region. Keys and Diagnoses. Part 1. Larvae, T. Wiederholm (ed.): 7-10. Entomologica Scandinavia Supplement, No.19.

Pinder, L. C. V. (1995): The habitats of chironomid larvae. In The Chironomidae: Biology and Ecology of Non-biting Midges, P. D. Armitage, P. S.

Cranston and L. C. V. Pinder (eds.): 107-135. Chapman & Hall, London.
Sakuma, M. and T. Hanazato (2000a): Population dynamics and dstribution of the Cladoceran Alona in a lake vegetation area. Proceeding of ISRLE 2000, 55-56.
Sakuma, M. and T. Hanazato (2000b) : Heterogeneous distribution of environmental factors and zooplankton in a vegetation area of a eutrophic lake. Verhandlungen International Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie, 27, (in press).
佐々学 (1998) : 日本のユスリカ1998 －種類のリストと改訂検索表－. 環境福祉研究所研究報告, 1-156.
Sasa, M. and M. Kikuchi (1995): Chironomidae (Diptera) of Japan. University of Tokyo Press, Tokyo.
Svensson, J. M. and L. Leonardson (1996): Effect of bioturbation by tube-dwelling chironomid larvae on oxygen uptake and denitrification in eutrophic lake sediments. Freshwater Biology, 35: 289-300.
Takamura, N., A. Otsuki, M. Aizaki and Y. Nojiri (1992): Phytoplankton species shift accompanied by transition from nitrogen dependence to phosphorus dependence of primary production in Lake Kasumigaura, Japan. Archiv für Hydrobiologie, 124: 129-148.
竹内勝巳 (1984) : 諏訪湖におけるワカサギの成長と食性. 信州大学大学院理学研究科修士論文.
Ueno, R., T. Iwakuma and S. Nohara (1993): Chironomid fauna in the emergent plant zone of Lake Kasumigaura, Japan. Japanese Journal of Limnology, 54: 293-303.
山岸宏・福原晴夫 (1969) : 諏訪湖のユスリカについて, JIBP-PF 諏訪湖生物群集の生産力研究, 46-59.
山岸宏・福原晴夫 (1970) : 諏訪湖のユスリカについてⅡ, JIBP-PF 諏訪湖生物群集の生産力研究, 65-78.
山岸宏・福原晴夫 (1971a) : 諏訪湖のユスリカについてⅢ, JIBP-PF 諏訪湖生物群集の生産力研究, 77-90.
山岸宏・福原晴夫 (1971b) : 諏訪湖のオオユスリカ幼虫の浮泳活動. 生態学会誌, 20: 256-257.
Yamagishi, H. and Fukuhara, H. (1971) Ecological studies on chironomids in Lake Suwa. 1. Population dynamics of two large chironomids, *Chironomus plumosus* L. and *Spaniotoma akamusi* Tokunaga. Oecologia, 7: 309-327.
Yamagishi, H. and Fukuhara, H. (1972) Vertical migration of *Spaniotoma akamusi* larvae (Diptera: Chironomidae) through the bottom deposits of Lake Suwa. Japanese Journal of Ecology, 22: 226-227.
山岸宏・倉沢秀夫・青山莞爾 (1970) : 諏訪湖の魚類とその食性. JIBP-PF 諏訪湖生物群集の生産力研究, 79-100.
安野正之・岩熊敏夫・菅谷芳雄・佐々学 (1983) : 日本の各種栄養段階にある湖沼の底生動物－特にユスリカ類について. 環境科学研究報告集, B182-R12-17: 21-48.

中里亮治 : 〒311-2402 茨城県潮来市大生1375
茨城大学広域水圏環境科学教育研究センター
平林公男 : 〒386-8567 長野県上田市常田3-15-1
信州大学繊維学部応用生物科学科
沖野外輝夫 : 〒390-8621 長野県松本市旭3-1-1
信州大学理学部物質循環学科

(受付 : 2001年1月17日 ; 受理 : 2001年4月30日)