

ユスリカ研究の現状と 諏訪湖ユスリカ対策研究をめぐる諸問題

平林公男¹⁾・中里亮治²⁾・那須裕³⁾
沖野外輝夫²⁾・村山忍三¹⁾

- 1) 信州大学医学部衛生学教室
- 2) 信州大学理学部附属諏訪臨湖実験所
- 3) 信州大学医学部公衆衛生学教室

The Study of Chironomid (Diptera) in Lake Suwa, Japan

Kimio HIRABAYASHI¹⁾, Ryoji NAKAZATO²⁾, Yutaka NASU³⁾
Tokio OKINO²⁾ and Ninzo MURAYAMA¹⁾

- 1) Dept. Hygiene, Shinshu Univ. Sch. Med.
- 2) Suwa Hydrobiological Station, Fac. Science, Shinshu Univ.
- 3) Dept. Public Health, Shinshu Univ. Sch. Med.

Key words : Chironomid, Lake Suwa, Biological indicator, Nuisance midges, Allergen.
ユスリカ, 諏訪湖, 指標生物, 不快昆虫, アレルゲン

1. はじめに

諏訪湖では、人為的な極度の富栄養化の結果、いくつかの特定生物の大発生が観察されている。その一例として、リン、窒素などの大量の栄養塩類の流入により、湖に生息する植物プランクトンが大増殖し、夏期の水温の高い時期にアオコ（主に *Microcystis*）が大発生している¹⁾。このため、過去には湖底層における貧酸素水塊の形成に伴う魚類の窒息死や、アオコによる悪臭などの問題が起きてきている²⁾。アオコの死骸は湖底に堆積し、底層に生活する底生動物（ユスリカ類の幼虫やイトミミズなどの水生貧毛類）の絶好の餌となる³⁾。餌が豊富であるために、これを利用し易いユスリカ類が湖から大発生し、これもまた、湖周辺域において、大きな社会問題となっている⁴⁾。

このような現象は霞ヶ浦、琵琶湖の南湖、児島湖、宍道湖などの他の富栄養湖沼においても報告されている⁵⁾⁻⁸⁾。そこで、本報告ではユスリカをとりあげてその研究の現状と対策研究をめぐる諸問題を総説として報告することとした。

2. ユスリカとは

ユスリカは、双翅目 (Diptera) のユスリカ科 (Chironomidae) に属する昆虫の総称で、本邦では現在約500種が記録されている⁹⁾。また、ユスリカは古くから、細胞遺伝学、昆虫生理学、陸水生生態学などの研究材料として広く用いられてきた¹⁰⁾⁻¹¹⁾。陸上のありとあらゆる水域におびただしい数の幼虫 (図1) が生息し、体をゆらゆら揺すって水流を起こし、水中の藻類や微生物、そそれの死骸など、水汚染の原因となる有機物を含んだ底泥を食べて発育する⁹⁾。この幼虫のしぐさから“ゆすり蚊”の名が付いたと言われる¹²⁾。幼虫は濃赤色をしているものが多く、俗に“アカムシ”とよばれる。これは、体液中に呼吸色素 erythrocyruorin が溶存してい

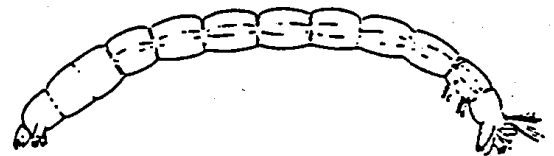


図1 ユスリカ幼虫の外部形態
Cranston, P. S. & Reiss, F.
(1983) より引用

るため、ユスリカが溶存酸素の少ない水域に生息することを可能にしている¹⁰⁾⁻¹¹⁾。幼虫は水中で4回の脱皮を行った後に、蛹となって水面で羽化し、成虫(図2)となる。成虫は蚊に似ているが、口器は退化しており吸血をすることはない。ユスリカ亜科の多くの種類、例えばオオユスリカ(*Chironomus plumosus*)や、セスジユスリカ(*Ch. yoshimatsui*)などは、雄が群飛(Swarming)を行い蚊柱を形成し、空中で雌を捉えて交尾する交配システムを有している¹³⁾⁻¹⁴⁾。しかし、エリユスリカ亜科に属するユスリカ類、例えばアカムシユスリカ(*Tokunagayusurika akamusi*)の中には、地上と空中の両方で交尾できる種類もあることが報告されている¹⁵⁾。交尾した雌は水面や岸辺の抽水植物の茎などに産卵する。卵塊は水を吸って膨張し、水底に沈み数日後に孵化して1齢幼虫が泳ぎ出る(図3)。

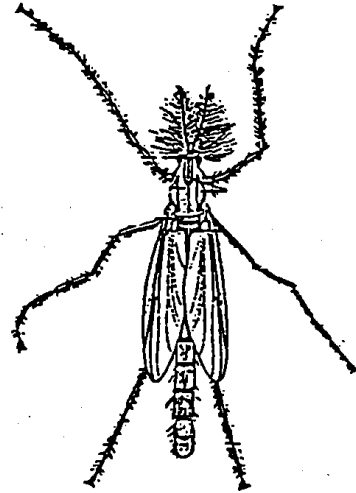


図2 ユスリカ成虫の外部形態(雄)
Pinder, L. C. V. (1978) より引用

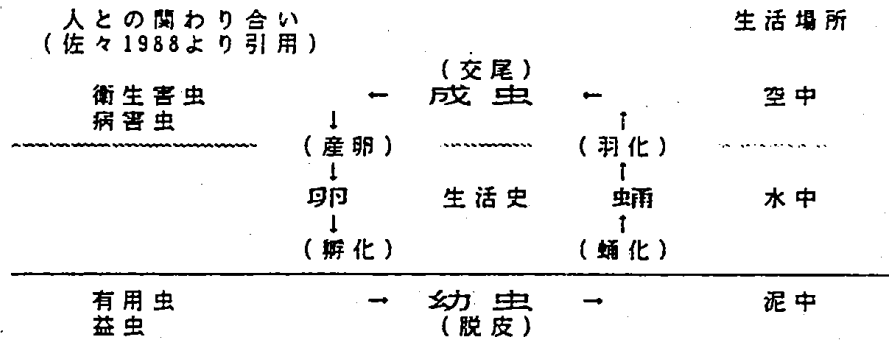


図3 ユスリカの生活史と人との関わり合い

これまで、ユスリカ類は、伝染病を伝えることもなく、また、植物の害虫¹⁶⁾としての働きもほとんどないために、応用昆虫学の立場からの研究意義は認められていなかった。そのため、分類学的な研究が遅れ、我が国では、近年、佐々が報告するまで、徳永が1933年から1965年にかけて報告した論文における160種類の記載のみであった¹²⁾。

ユスリカを佐々は、有用虫、益虫、衛生害虫、病害虫の4つの側面から検討を加えている¹⁷⁾。以下にその各々について近年の研究動向を述べる。

3. 有用虫・益虫としてのユスリカ

(1) 環境指標生物としてのユスリカ (有用虫)

水質汚染の判定には、化学試験法が主に用いられている。この方法は、測定時の水質を精度良く判断するのに適しているが、水域の総合的判定、および長期的な尺度にはなり得ない¹⁶⁾。

津田¹⁸⁾は生物学的な判定法を従来の化学的判定法と併せて検討し、水生生物の水質指標としての有用性を

示した。中でも水生昆虫の応用性が広く、ユスリカ類の幼虫もその一つで、汚染の進んだ水域に生息する指標生物の代表と見なされてきた。しかし、佐々ら¹²⁾によって、その分類体系が確立され始め、同属の内部でも水質の良い地域から、汚濁の進行した地域まで、種レベルですみわけを行っていることが明らかとなった。佐々ら²⁰⁾⁻²³⁾は、多摩川において、成虫、幼虫の双方について生息種の調査を行い、上流の汚染のない水域から下流の汚染の進んだ水域にかけて、合計82種のユスリカが確認され、各種は地理的に狭い範囲に局在し、水域の汚染状況や水の物理的な性状の判定に用い得ることを報告している。また、河合ら²⁴⁾は、太田川において総計96種のユスリカを確認し、種によってその幼虫の主たる生活場所となる河床環境が異なることを報告している。

湖沼においても、底生生物を用いて水質を判断し、湖沼型を分類しようとする動きが1920年代より始まった。安野²⁵⁾によると、表1に示すように、多くの研究者によって、ユスリカを指標とする湖沼の栄養段階の類

表1 ユスリカを指標とした湖沼類型化の研究史

	Thienemann (1925) Berg (1938)	Decksbach (1929)	Miyadi (1933)	Jarnefelt (1953)	Brundin (1949,1956)
Oligotrophic	Tanytarsus	Tanytarsus	Tanytarsus Tanytarsus, Endochironomus Ch.plumosus	Stictochironomus, Monodiamesa Stictochironomus, Sergentia, Tanytarsini Orthocladiinae	Monodiamesa ekmani, Stictochironomus rosenscholdi etc. Tanytarsus spp, Monodiamesa bathy- phila etc. Ch. anthracinus
Mesotrophic		Sergentia, Stictochironomus Sergentia, Ch.anthracinus	Tanytarsus, Endochironomus Ch.plumosus		Stictochironomus rosenscholdi, Tanytarsini Sergentia coracina
Eutrophic	Ch. anthracinus Ch. plumosus	Ch.anthracinus, Ch.plumosus Ch.plumosus	Ch.plumosus	Ch.plumosus, Polypedilum Ch.plumosus Ch.anthracinus Ch.plumosus Glyptotendipes	Ch. anthracinus Ch. plumosus Ch. tenuistylus

安野 (1983) より引用

型化が行われている。Thienemann²⁶⁾が貧栄養湖には *Tanytarsus* が、富栄養湖に *Ch. plumosus* と *Ch. anthracinus* が主に生息していることに注目し、初めて湖沼の類型化を試みた。Brundinらは種のレベルまで識別し、湖沼の類型化をすることを提唱した。

わが国においても1930年代より Miyadi が、1970年代に入って北川が湖沼の類型化を試みた。Miyadi²⁷⁾ は、わが国の湖沼を *Tanytarsus* 湖、*Tanytarsus* & *Endochironomus* 湖、*Ch. plumosus* 湖などの合計6つに類型化し、北川²⁸⁾⁻³¹⁾ は、13に類型化した。しかし、いずれも幼虫のみで分類しているために、“幼虫では区

別がつかない紛らわしい種が多い”など様々な問題が指摘され、実状と合わない部分が多い^{12),32)}。安野ら³²⁾ は、湖底より発生する成虫によって湖沼の類型化を行い、表2の様に12に分類し、従来からの混乱を解消した。

岩熊ら³³⁾ は、日本各地の21湖沼に生息するユスリカ類を調査し、3種の大型ユスリカ *Chironomus plumosus*, *Ch. nipponensis*, *Tokunagayusurika akamisi* の発生パターンにより、湖を栄養段階ごとに分類できると報告している。

このように、ユスリカ類は、河川、湖沼など流水域、止水域を問わず、あらゆる水域に生息し、すみわけを

表2 ユスリカによる日本の湖沼の類型化

Eutrophic		Eutrophic-Mesotrophic		
Tokunagayusurika akamusi	T. akamusi & Chironomus plumosus	Chironomus nipponensis & Limnochironomus	Ch. nipponensis	Ch. nipponensis & Tanytarsus
印旛沼 牛久沼 精進湖	霞ヶ浦 諏訪湖 琵琶湖 河口湖	湯ノ湖	阿寒湖 日光西ノ湖 木崎湖	日光丸沼
Mesotrophic-Oligotrophic				
Stictochironomus	Phaenopsectra			
山中湖 屈斜路湖	青木湖 日光雪沼			
Oligotrophic				
Monodiamesa, Stictochironomus & Tanytarsus	Chironomini A & Polypedilum	Chironomini C-1	Tanytarsus	Tanytarsus & Polypedilum
中禪寺湖	池田湖	パンケ湖	西湖	本栖湖

安野 (1983) より引用

行っているため、水域環境判定のための指標生物として有用である。

(2)水質浄化者としてのユスリカ (益虫)

河川や湖沼の水浄化作用は、水中・水底に生息する生物の発育、繁殖、脱出に負うところが大きい¹⁷⁾。すなわち、水中に入った汚染物質を細菌などの微生物や藻類などが取り込み、それらをユスリカ幼虫などの底生小型動物が食べ、さらに捕食性の昆虫や魚類が食べる。水生昆虫類は蛹、成虫となって水域外に多量に脱出して行くために、汚染物質の系外への除去能を有していると言われる³⁾。この様な生態系の中の食物連鎖を通じての物質循環による自然浄化能を高めることにより、水質は改善されると考えられる。

湖底には、底生動物 (生態学的には分解者として位置付けられている) として、多量のユスリカ類の幼虫が生息している。これらの幼虫は年に何回か水中から羽化し、周辺域へ飛翔し、あるいは、魚類や鳥類の餌となる。これは、水域に流入した栄養塩類の水界外への除去 (前者) と水界生態系における物質の受け渡し (固定; 後者) という面で、大きな意味を持つ³⁴⁾⁻³⁶⁾。

福原³⁷⁾は、ユスリカ幼虫の底泥内での存在が底泥内に水流を起こして、物質移動を容易にし、また、幼虫排泄物により、底泥環境が変化するなどをとらえて“底生動物効果”を提唱した。具体的には、酸化層の深さが増す、表層の含水率が増加する、栄養塩類の溶出を促進するなどが挙げられる。

岩熊ら³⁾は、霞ヶ浦において、ユスリカ類の物質循環における役割を検討し、ユスリカ類の幼虫の生育期の摂食活動 (冬または春) が底泥表層有機物を減少させ

ているために5月から6月の底泥表層有機物の分解に伴う栄養塩類 (溶存態窒素) の放出量の減少を招いていると述べている。さらに、ユスリカ (*To. akamusi* の場合) の羽化により湖内に流入した窒素、リンなどの栄養塩類が各々、780mgN/(m²・年)、78mgP/(m²・年) ずつ、湖外に除去されていると報告している。この様に、ユスリカ幼虫の生産と成虫の羽化のいずれもが生態系に負のフィードバックをかけていると結論している。

4. 衛生害虫・病害虫としてのユスリカ

(1)迷惑昆虫としてのユスリカ (衛生害虫)

近年、水環境の変化に伴い、河川・湖沼から、おびただしい量のユスリカ成虫が発生し、水域周辺に住む住民に不快害虫として被害を与えている³⁸⁾。北川³⁹⁾によると、これまでユスリカの発生をみなかった (少なかった) 水域に多量に発生するようになるのは、次の2つの方向が考えられる。1つは水質の汚濁の進行が、ユスリカの発生に適した状態に達した場合であり、他は、これまでユスリカの幼虫すら生活できないような悪化した水質であったものが水質改善が進み生活できる程度になった時点での発生である。井上³⁸⁾が神田川などの都市河川において報告した例は後者であり、BOD 値が30~20ppm 以下になった時点で成虫の大発生が起こると報告している。特に、大きな問題となる種類はある程度一定であり、富栄養化の進んだ湖沼などの止水域においては *Ch. plumosus* や *To. akamusi* が、河川や下水処理場などの水の動きのある流水域においては *Ch. yoshimastui* が大発生する³⁹⁾ (表3)。

表3 不快昆虫としてのユスリカの多発場所とその防除の可能性

発生場所	主要発生種	防除の可能性
都市河川	セスジユスリカ フチグロユスリカ トクナガユスリカ (流れの穏やかな河川) コナユスリカ	可 能
下水処理場	セスジユスリカ (トラフ、塩素混和池、排水溝) トクナガユスリカ (塩素混和池)	可 能
人工池、泉水	ヤモンユスリカ ヒシモンユスリカ セスジユスリカ (フィルター)	可 能
養鱈池	ミナミユスリカ (ハウス養鱈) カクナガユスリカ ウスイロユスリカ	可 能
湖 沼	オオユスリカ アカムシユスリカ (秋期発生)	

田原 (1986) より引用

Burrill⁴⁰⁾によると、Lake Winnebago では、1908年から *Ch. plumosus* の大発生が報告されており、Hilsenhoff⁴¹⁾によると、“Lake flies”と呼ばれ周辺住民に迷惑がられている。Provost⁴²⁾は、アメリカにおいて1950年代に水質の汚濁にともなってユスリカ問題が各地で生じたことを報告している。また、Ali⁴³⁾によると、Lake Monroe 湖岸にある Sanford 市では、ユスリカ対策のために、年間約300~400万ドルを支出していると報告している。こうした現象は、イギリス⁴⁴⁾、フランス⁴⁵⁾、ニュージーランド⁴⁶⁾、ニカラグア⁴⁷⁾、南アフリカ⁴⁶⁾、スーダン⁴⁹⁾、日本⁵⁰⁾などからも報告されている。

わが国では、1970年頃から全国各地で問題化しており、村主ら⁵¹⁾は、1989年に全国的な被害状況に関するアンケート調査を47都道府県の衛生部に対して行った。その結果、各都道府県中、衛生部のレベル29県においてユスリカ発生が問題となっており、その主な発生源は湖沼と都市河川であることが明らかとなった。都市河川における被害例は、神田川において三原ら⁵²⁾、清水ら⁵³⁾が報告しており、一方、また、自然湖沼の発生に関しては、平林⁴⁾が諏訪湖において報告している。具体的な被害内容は、住民の日常生活に密着したものが多く、被害感の強いのは、食品取扱者やホテル、旅館、商店などの接客業者が多いことを報告している。

ユスリカ成虫の発生に対する対策活動は、これまで

主に都市河川において行われてきており、殺虫剤を用いた化学的防除が中心である⁵⁰⁾。表4と表5に示したように、様々な薬剤の効果が報告されているが、化学薬品を用いた防除は、他の生物種への影響が懸念され、また、薬剤抵抗性の獲得の問題、対象範囲の広い自然湖沼などにおいては効果が期待できない、など様々な問題を抱えている⁵⁴⁾。近年、微生物 (*Bacillus thuringiensis*) の産する殺虫性の結晶タンパクを用いてユスリカ駆除をする研究が注目されている⁵⁵⁾⁻⁵⁸⁾。

湖沼での防除対策として、最も根本的なものは、湖水、ならびに底泥の浄化である。しかし、これには時間がかかるという欠点がある。そこで、対症療法的な方策ではあるが、成虫対策、ならびに幼虫対策が考えられる。前者で第一に考えられる“光を用いた成虫制御”に関する検討は、アメリカの Lake Monroe において、Ali⁵⁹⁾⁻⁶⁰⁾によって報告され、わが国では、平林⁶¹⁾が諏訪湖において手掛けたものが最初である。両者とも可視光領域において調査しており、光質、ならびに光量において成虫の走光性との関わりで検討をしている。その結果、可視光領域内の光に関しては、色よりも光の量に依存してユスリカ成虫が集中することを報告している。また、平林⁶¹⁾は実験の結果を踏まえ、その対策について、湖を取り囲む地域の街づくりと併せて、総合的に対策活動を行って行かなければならないことを提言

表4 我が国でのユスリカ幼虫防除報告例

著 者	発 表 誌	対 象 種 : コメント
下松 (1969)	衛 動 . 20 (2)	オオユスリカ : fenthion有効
井上・三原 (1975)	衛 動 . 26 (2, 3)	セスジユスリカ : temephos有効
大倉・田原 (1975)	水産増殖 . 23 (1)	養鯉池のユスリカ : temephos有効
田原 (1975)	衛 動 . 26 (4)	セスジユスリカ : temephos有効
松崎 (1976)	衛 動 . 27 (1)	セスジユスリカ : temephos有効
田原ら (1978)	衛 動 . 29 (2)	セスジユスリカ : temephos有効
佐藤・安野 (1979)	衛 動 . 30 (4)	各種ユスリカに対する効力比較
大野・岡本 (1980)	都衛研報 . 31 (1)	セスジユスリカに対する抵抗性
田原 (1981)	生活と環境 . 26 (26)	セスジユスリカ : 河川での防除法
大野・清水 (1982)	都衛研報 . 33 (1)	セスジユスリカ : temephosの有効性
亀井ら (1982)	衛 動 . 33 (4)	セスジユスリカ : methoprene SRの効果
園谷ら (1982)	用水と排水 . 24 (12)	セスジユスリカ : methoprene SRの効果
田原 (1983)	衛 動 . 34 (2)	セスジユスリカ : chlorpyrifos-methyl微効
田原・船城 (1984)	衛 動 . 35 (2)	セスジユスリカ : diflubenzuronの有効性
清水 (1985)	環境管理	セスジユスリカ : temephosの効果
田原 (1985a)	衛 動 . 36 (4)	セスジユスリカ : 各種 (11種) 薬剤の効果
田原 (1985b)	衛 動 . 36 (4)	セスジユスリカ : 下水処理場における chlorpyrifos-methyl, temephosの効果
田原 (1985c)	衛 動 . 36 (4)	セスジユスリカ : 各地の抵抗性の現状
田原 (1985d)	衛 動 . 36 (4)	セスジユスリカ : diflubenzuronと methoprene SRの効果比較
佐竹・安野 (1987)	衛 動 . 28 (4)	各種ユスリカ・魚 : diflubenzuronの効果
佐藤ら (1990)	衛 動 . 41 (2)	セスジユスリカ : 数種薬剤に対する感受性
田原ら (1990)	衛 動 . 41 (2)	セスジユスリカほか : etofenproxの有効性
田原 (1990)	衛 動 . 41 (2)	セスジユスリカ : diflubenzuronの効果

田原 (1986) より引用 : 一部改変

表5 セスジュスリカ幼虫に対する各種殺虫剤の効果

報告者	LC ₅₀ : ppm/24~48時間浸漬
大倉・田原 (1975)	temephos(0.02), ronnel(0.4)
井上・三原 (1975)	temephos > fenthion > fenitrothion > malathion
佐藤・安野 (1979)	temephos(0.015), DDT(0.023), lindane(0.090), fenthion(0.103) resmethrin(0.202), DDVP(0.224)
大野・岡本 (1980)	temephos(0.092-0.033), fenthion(5.00-5.53)
亀井ら (1982)	IC ₅₀ : methoprene 10% SR(0.0025)
田原・船城 (1984)	IC ₅₀ : diflubenzuron(0.000312)
田原 (1985a)	chlorpyrifos-methyl(0.00652), temephos(0.0112), fenthion (.0461), DDVP(0.0584), pyridafenthion(0.0702), bromphos(0.0728)
田原 (1985c)	fenthion(0.040-3.27), temephos(0.0119-0.134), chlorpyrifos-methyl(0.0031-0.015)
田原 (1990)	etofenprox(0.0045) > temephos(0.023) > M-chlorpyrifos(0.059)

田原(1986)より引用：一部改変

している。

後者の幼虫対策としては、天敵生物、特に魚類を利用した報告例が多い⁶²⁾。天敵魚類も sunfish, catfish, desert pupfish, young bass, carp (*Cyprinus carpio*), mosquito fish (*Gambusia affinis*) など、多くが報告されている。しかし、この中で、野外で有意に成虫発生量を減少させたと報告があるのは carp のみである⁶³⁾⁻⁶⁴⁾。しかも比較的狭い水域において有効であると報告されている。また、carp や goldfish (*Carassius auratus*) を 165~550kg・fish/ha の割合で放流することにより、幼虫を減少させ得るとの報告もみられる⁶⁵⁾。

これに対し、catfish の様な底生魚は、幼虫数が多くなるとそれほど効果が期待できず⁶⁵⁾、また、mosquito fish (*Gambusia affinis*) は他の栄養段階の異なった生物種 (例えば動植物プランクトンなど) に影響を与え、生態系のバランスを崩し、結果として特定生物の増殖を引き起こす可能性が指摘されている。⁶⁶⁾ *Tilapia* の様な外来性の魚種は、上記の mosquito fish 同様の問題に加えて、水温などの環境要因が生息に大きく影響を与えるために、条件が整わないと捕食しないなどの問題が指摘されている⁶⁷⁾⁻⁶⁸⁾。平林⁶¹⁾は、諏訪湖において、carp による量的な捕食効果を検討し、現在諏訪湖に生息している carp の 10 倍の生息密度で、湖からの羽

化量の約 58% を削減できると見積っている。

以上の様な魚類などを利用した生物天敵による防除対策は、他の生物種との相互関係を十分に吟味した上で、慎重に行わなければならないことは言うまでもない⁶²⁾。

(2) アレルゲンとしてのユスリカ (病害虫)

トビケラ、チョウ、ガ、ユスリカなどの昆虫の虫体成分 (鱗粉、死骸) が微粒子となって空中に飛散し、これらがアレルギー疾患の原因となることが、近年、指摘されている⁶⁹⁾。ユスリカ喘息については、佐々⁷⁰⁾、五十嵐⁷¹⁾⁻⁷²⁾、石井⁷³⁾⁻⁷⁴⁾、村上⁷⁵⁾らによる総説がある。

村上ら⁷⁵⁾によると、ユスリカ喘息とは、“ユスリカ成虫が死後気道に吸入されるほどに細かい粒子として家屋塵中に含まれ、さらに空中を浮遊し、それを吸入することにより引き起こされる喘息”としている。しかし、小さな種類では、直接成虫が眼に入ることにより、アレルギー性結膜炎、涙管を通じて鼻炎を起こし、さらに咽頭、喉頭を経由して喘息症状を起こす可能性も指摘している。

ユスリカ喘息に関する研究の歴史は浅く、ユスリカ成虫とアレルギー疾患との関係について初めて注目したのは Freeman⁴⁹⁾、Lewis⁷⁶⁾らである。ユスリカによ

って気管支喘息がおこることを証明したのは、Sudanのナイル川流域において、Kay, A. B. et al.⁷⁷⁾が報告したものが最初である。その後、西ドイツにおいて1982年にBaur, X. et al.⁷⁸⁾によってユスリカ幼虫 (*Chironomus thummi thummi*; CTT) を鑑賞魚の飼料として加工している者に、この虫体による喘息、鼻炎の発症が報告され、幼虫体内のヘモグロビンによるものと判った。五十嵐ら⁷¹⁾によると、その後、ユスリカ喘息に関する報告はなく、地方的特異現象、あるいは職業性喘息といった特殊環境下における発症と考えられている。

わが国においては、佐々⁷⁹⁾、五十嵐ら⁸⁰⁾が、ユスリカ喘息の存在を富山において初めて報告した。木野ら⁸¹⁾は、大気中、室内空気中にユスリカ抗原が浮遊することを証明し、また、村上ら⁸²⁾は、各種のユスリカ間の交叉抗原性を調べ、*Ch. plumosus*がユスリカアレルギーの指標抗原として有用であることを報告した。また、Kimura, H. et al.⁸³⁾は、ELISA - inhibition法を用いて、人の生活する環境中(家屋塵、土壌、大気中など)に、ごく普通にユスリカ抗原が発見できることを報告し、Matsuoka, H. et al.⁸⁴⁾は、ユスリカの生物学的な発生段階において、最も抗原性の強い時期を調査し、*To. akamusi*の場合、幼虫から成虫になるに従い、ヘモグロビンは消失するが、強いアレルギー性が発現することを明らかにした。さらに、雌成虫の腹部に最も強い抗原性が局在することを解明した。しかし、同時に卵そのものの抗原性の弱いことも報告している。

村上ら⁸²⁾は、ユスリカによる小児気管支喘息についての全国的(北海道から沖縄に至る全国11ヵ所)な疫学調査を行い、学童期(6~15歳)の気管支喘息児718名を対象に、*Ch. plumosus*抗原を用いたの皮肉テストを行っている。その結果、陽性率は27.9%で南高北低の傾向がみられ、年齢が10歳に到達するまでの期間、陽性率は高値となり、ダニアレルギー症よりもむしろ、花粉アレルギー症に似た戸外の抗原の性質があると指摘している。一方、成人については、*To. akamusi*の陽性率について、Ito, K. et al.⁸⁵⁾が東京において報告している。プリックテストを用い、無作為に選出した303名の成人喘息患者の内、ユスリカ抗原で感作される者が全体の30.4%、105例について行ったRASTでは陽性率が29.5%であることが報告されている。また、貴谷ら⁸⁶⁾が岡山で行った皮内反応の結果は、217名の喘息症例中、陽性率は33.2%であったと報告している。これらの結果は、従来から気管支喘息の重要なアレルギーとして知られているヒョウダニに次いで高い値で

ある。佐伯ら⁸⁷⁾は、ユスリカの陽性率に地域差が認められ、また、喘息発作に季節性がみられることに注目し、その地域に発生する主なユスリカ種が重要であることを指摘し、地域毎の調査を行うことの必要性を強調している。

現在の診断は、虫体全体から抽出したアレルギーエキスをを用い、RAST、プリックテストや皮内テスト、ヒスタミン遊離試験などを行っている⁷⁵⁾。しかし、これまで検査に用いられているアレルギーエキスはヨーロッパに生息しているCTTから作成されているものであり、日本産のものではないため、日本のユスリカ喘息に対して非常に特異性が低く、過小評価されている可能性が大きい⁷⁵⁾。近年、日本産のユスリカ成虫から作成されたアレルギーエキスが市販され、精度も上がり、また、これに伴う特異IgE抗体の検査体制の確立が期待されている⁸⁸⁾。

5. 諏訪湖におけるユスリカについて

(1) 湖の概況

諏訪湖は、長野県の中央部、北緯35度3分、東経138度5分に位置し、諏訪盆地の中心を占める湖である。地盤運動により、静岡-糸魚川構造線(フォッサマグナ)の西崖にできた断層湖で、湖面の標高759m、面積13.3km²、最大水深6.5mの東西に長い長方形をしている。湖へは大小25余りの河川が流入しているが、流出は天竜川のみである。

諏訪湖は1900年代の初期には中栄養湖に分類されていたが、その後の集水域での人間活動の活発化、人口の集中化などにより、湖を取り巻く環境は大きく変化し、現在では調和型富栄養湖(正確には過栄養湖)に分類されている²⁾。

沖野¹⁾の総説によると、1960年代の高度成長期における諏訪湖は、湖水汚濁のために、急激に透明度が低下し、また、底層では無酸素層が形成されるに至った。1970年代には、富栄養化がさらに進行し過栄養状態に達し、夏期にはランソウ類の*Microcystis spp.*が大増殖し、湖面を覆う現象が起り、夏期は窒素制限型の湖となった。1980年代からは下水道の稼働により、回復期に入っている。

湖の浄化対策としては、1966年に水の浄化が検討されはじめ、1979年には流域下水道の一部が稼働、1988年3月現在では、諏訪湖集水域から排出されるリン、窒素の各々40%、56%が下水道に収容されている¹⁾。

一方、湖と人間の生活場の間に緩衝地帯としてあったヨシ、マコモを中心とする抽水植物帯は、1970年代

前半から1980年代はじめにかけて、しゅんせつと護岸工事のために破滅した⁸⁹⁾⁻⁹⁰⁾。その結果、人間とユスリカの生活域が直接接することになった。また、湖周辺の灯火が増加し、かつ強力になり、誘蛾灯的な役割を果たしている。湖畔には、観光施設が軒をつらね、観光客数も年々増加の一途をたどっている。一方、ユスリカ幼虫は湖水内にあつては魚類の重要な餌生物であり、諏訪湖産魚類（ワカサギ、鯉など）のかん養に重要な役割を担っていることも見逃せない事実である。

(2) 湖内の幼虫に関する研究

a) 沖帯に生息するユスリカの種類

諏訪湖沖帯（湖心付近の水深6mの地点）に生息するユスリカ類は、オオユスリカ（*Chironomus plumosus*）、アカムシユスリカ（*Tokunagayusurika akamusi*）、モンユスリカ亜科の一種（*Tanypodinae*）である。本報告では発生量の多い前記2種について概説する。

【*Tokunagayusurika akamusi*（アカムシユスリカ）】

本種は、徳永⁹¹⁾によって *Spaniotoma akamusi* という学名が付けられ、新種として記載されたが、その後、*Orthocladus* という属に改訂された。しかし、成虫の交尾器の形態などの違いから、*Sasa*⁹²⁾によって *To-*

kunagayusurika という新属が設けられ現在の *Tokunagayusurika akamusi* となっている。本種は日本、中国などの比較的限られた地域に分布している。

【*Chironomus plumosus*（オオユスリカ）】

比較的古くから良く知られており、北半球に広く分布し、本邦では最大の種類である。近年まで、幼虫の形態では区別がつかなかったために混同され、*Ch. nipponensis* もオオユスリカに含められていた³²⁾。富栄養化した湖沼の湖底からは、ごく普通に採集される種である³³⁾。Burrill⁴⁰⁾の報告によると、アメリカの Winnebago 湖において、本種は1903年から湖より大発生し、迷惑昆虫として周辺住民に嫌われているという。また、Johnson & Munger⁹³⁾が Pepin 湖で、Hilsenhoff⁴¹⁾が Winnebago 湖で、各々詳細な生活史に関する研究を行っている。

b) 生活史

諏訪湖における *Ch. plumosus* と *To. akamusi* の生活史を図4に示した。

To. akamusi は年に一回、9月中旬から10月中旬にかけて成虫の発生が見られる。幼虫が成長するのは冬の間（2~15℃の間）だけで、湖底に堆積した有機物を含んだ泥を食べる。春から夏の水温の上昇する時期

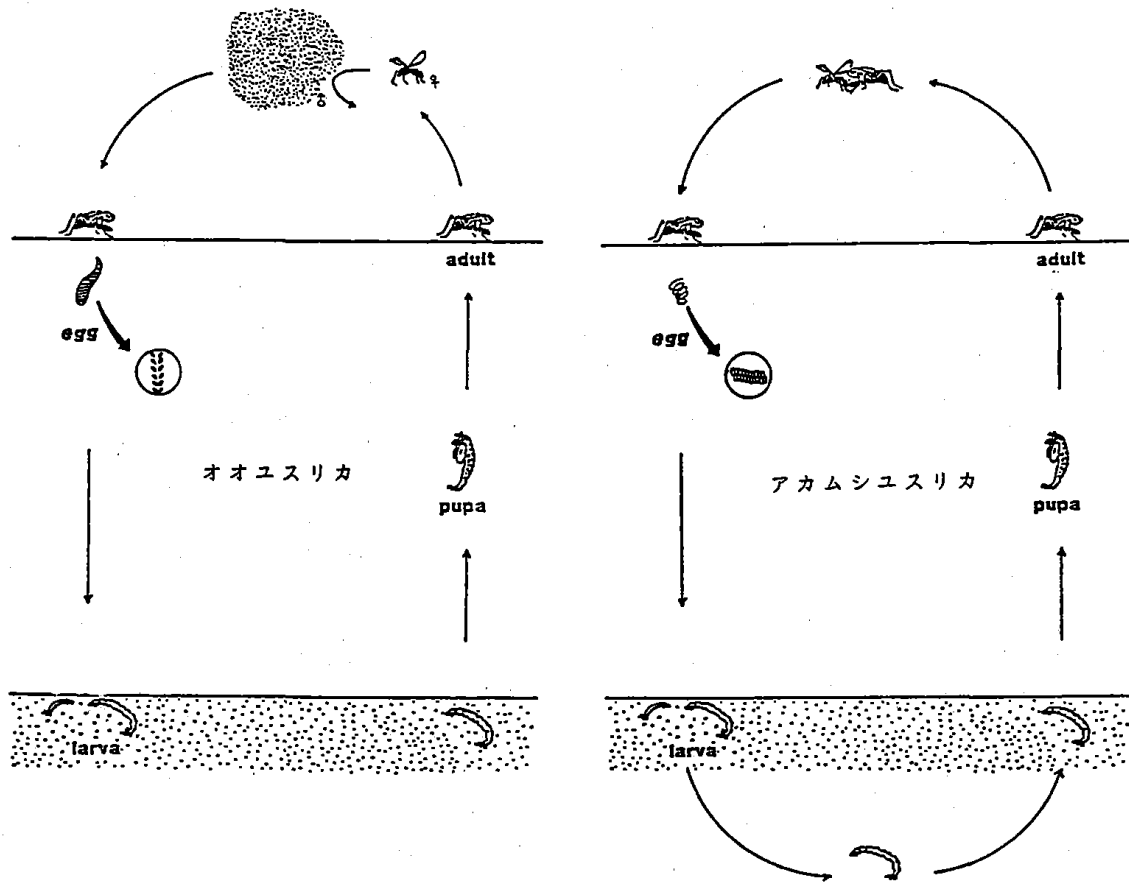


図4 オオユスリカ（左）とアカムシユスリカ（右）の生活史

には底泥深く掘潜(40~80cm)して休眠する⁹⁴⁾。秋になり、水温が低下し始めると、再び底泥表面に現れ、蛹となって湖の表面で羽化し成虫となる。しかし、多くの幼虫はその年でなく2年目に羽化する。よって本種

は、1年で1世代経過するものと2年で1世代経過するものがある⁹⁾。To. akamusiは空中で雄が群飛を行い、そこへ雌が飛び込んで交尾する方法 (swarming) と、休止している時に雄が歩き回って雌を捜し、止ま

表6 オオユスリカとアカムシユスリカの生態の比較

	オオユスリカ	アカムシユスリカ
分布	温帯域 (日本, 中国, 北米, ヨーロッパ)	日本, 中国
<成虫>		
発生回数 (羽化数)	1~3回 (日本では2~3)	1~2年に1回
発生時期 (羽化期)	春, 秋	晩秋
交尾法	群飛 (スウォーミング)	徘徊, 群飛 (スウォーミング)
1匹の卵数 (産卵数)	2000~3000	900~1500
産卵方法	後脚に挟んで飛び、 触れたものに産みつける	水面に浮かんで産卵する
体の色	薄茶~濃茶	灰黒色
体長	10mm	8~9mm
体重 (乾燥)	1. 3~3. 5mg (♂) 2. 5~7 mg (♀)	1. 3~3. 4mg (♂) 2. 5~4. 3mg (♀)
生存期間	約1週間	約1週間
<幼虫>		
発育温度	5~30度	2~15度
発育時期 (産卵期)	3~12月	12~3月
休眠性	なし	あり (夏)
生息場所	湖沼の底の泥	湖沼の底の泥
巣をつくるか?	U字形の深い巣	はっきりした巣をつくらない
餌	沈んだ藻類, 有機物	沈んだ藻類, 有機物
体の色	鮮赤色	赤色
体長	1~30mm	1~20mm
体重 (乾燥)	. 001~15mg	. 001~10mg
幼虫期間	1~5カ月	1~2年
<さなぎ>		
蛹になる場所	底の泥	底の泥
体の色	黒	黒
体重	2~4. 4mg (♂) 3~9 mg (♀)	2. 4~3. 8mg (♂) 3. 4~4. 8mg (♀)

(岩熊より引用)

ったままで交尾する方法の2タイプの交尾方法をもっている。しかし、多くは止まっていてペアを捜して交尾する方が多いようである⁹⁵⁾⁻⁹⁶⁾。成虫の寿命は7日間程度で、雌は螺旋状の卵塊を水面に産む。その卵塊にはおよそ900~1500個の卵があり、急速に水分を吸収して膨張し、湖底に沈む。

通常、湖では*Ch. plumosus*は春、秋に発生するのみであるが、諏訪湖では、春、夏、秋の3回発生する。各発生期の個体数は、年によって異なり、例えば1968年には秋が最も多く、69年には夏が、そして70年には春が最も多かった⁶⁾。近年では、夏の羽化期に発生する成虫量が減少している。また、季節によって成虫の活動時間が異なることが明らかになった(平林、未発表)。基本的には*To. akamusi*と同様な生活史を持つが、交尾方法は、群飛(swarmling)のみで、雌は後ろ足に卵を挟んで飛び、触れたものに産みつける習性を持っている⁹⁷⁾。1卵塊当りの卵数は、2000~3000と*To. akamusi*に比べて多い。幼虫は、*To. akamusi*よりも水温の高い条件(5~30℃)で良く成長し、発育時期は春から初冬にかけてである。そのため*To. akamusi*のように夏期底泥深く掘潜して夏眠することはなく、また成長速度も極めて早い³⁵⁾。

両種の形態、生理、生態学的な特徴を岩熊⁹⁸⁾より引用し表6に示した。

c) 幼虫に関する研究史

Miyadi⁹⁹⁾は、湖底に生息するユスリカ幼虫の種類とその分布について、春と冬に水深の異なる十数地点で調査を行い、湖底に生息する底生動物の42.9%が*Ch. plumosus*であることを報告している。宝月ら¹⁰⁰⁾⁻¹⁰¹⁾、Kitazawa et al.¹⁰²⁾⁻¹⁰⁴⁾は、ユスリカ幼虫を諏訪湖生態系の中で植食動物(第一次消費者)と位置付け、湖内を沿岸帯、亜沿岸部、深底部の3地域に分け、幼虫数の動態をもとに、生物生産の観点から検討した。山岸ら^{105)-107),6)}は、さらに、成虫の羽化期や世代数などの生活史について詳細な研究を行った。その結果、*Ch. plumosus*は年3回の羽化期を持ち、沿岸帯では3世代、深底部では年2世代経過すると推定している。また、*To. akamusi*については年1回の羽化期を持ち、1世代に1年あるいは1年以上経過する幼虫がいることを報告している。また、夏期には*To. akamusi*は、底泥深く掘潜するため、通常のサンプラーでは捕獲できないことも報告している。北川¹⁰⁸⁾は、湖沼分類の指標動物としてのユスリカ幼虫と湖水の溶存酸素とから湖沼の類型化を試み、諏訪湖を富栄養*Plumosus*湖とした。しかし、これは後に、安野ら³²⁾によって、*To.*

akamusi & *Ch. plumosus* 湖に訂正された。平出ら¹⁰⁹⁾は、湖内の有機物収支に及ぼすユスリカ類の役割を検討し、羽化期に水中で魚類などに捕獲されるユスリカ類の個体数が*Ch. plumosus*で蛹化した個体数の56.1%、*To. akamusi*で51.1%であると見積っている。湖全体では、159.8t(リンに換算すると1.21t)の*To. akamusi*が生息しており、その内59t(0.45t)が水中で魚類などに捕食されていると報告している。岩熊ら¹¹⁰⁾は、諏訪湖で霞ヶ浦よりも*To. akamusi*の羽化期が2週間も早いことに注目し、その違いの理由を、*To. akamusi*の羽化は、底層水温が18~10℃の範囲で起こるためであることを報告している。近年では、諏訪湖ルーチン観測グループが10日に一回湖心での幼虫数の調査を継続している。

ユスリカ幼虫の個体数変動は、以上のように1928年以来記録されており、これらのうち、水深が6~6.5の深底部(湖心付近)における*Ch. plumosus*、*To. akamusi*幼虫の数について、特に羽化期直前の最も現存量の多い時期(夏;6月、冬;12月、春;3月)にしぼって表7にまとめて示した。また、*To. akamusi*と、*Ch. plumosus*との個体数との関係を、冬季(12月)にしぼり図5に示した。*Ch. plumosus*の個体数に大き

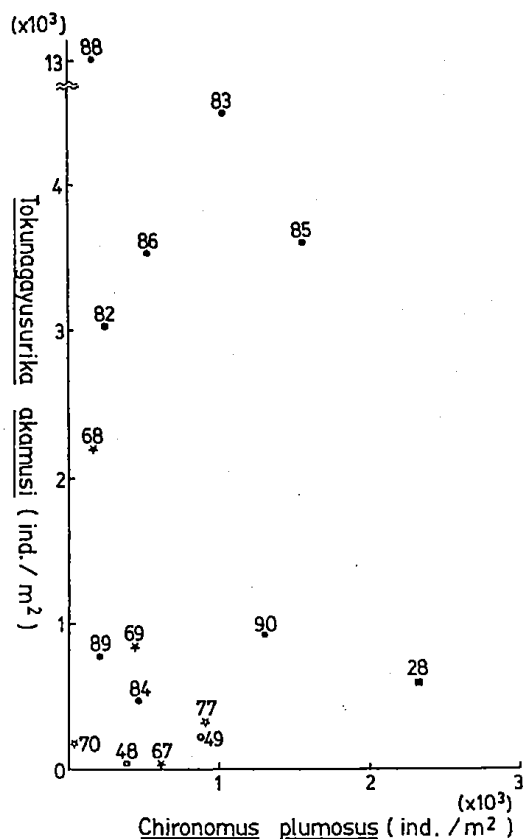


図5 湖心におけるオオユスリカ幼虫とアカムシユスリカ幼虫の年別個体数の変化(12月)

な変化がないのに対して、*To. akamusi* は増加する傾向にある。この傾向は特に1980年代に入って顕著である。湖の富栄養化は1970年代の後半に頂点を極めているという沖野らの報告があり、富栄養湖に適応した種である *To. akamusi* の増加が裏付けられる¹⁰¹⁾。

(2) 湖外の成虫に関する研究

ユスリカ成虫に関する検討は、山岸ら⁶⁾による報告が最初のもので、羽化期や、世代数などの概要を明らかにした。また、平出ら¹⁰⁹⁾は成虫個体数変動を季節ごとに調査し、湖の内から外へ移動する物質量を概算している。

近年の人々の水辺に対する関心の高まりや *To. akamusi* 成虫の大発生に伴い、迷惑昆虫として成虫が注目されはじめ、この側面から成虫発生の実態を平林^{112),4),61)}、中里¹¹³⁾らが初めて調査・検討を行い、成虫発生源としての湖内の幼虫分布、湖からの成虫発生量、周辺地域への飛翔時間帯、飛翔範囲、などを明らかにした。また、成虫による住民の被害意識や被害例などについても詳細に報告している。対策活動としては、ユスリカ成虫の発生予報の試みや、魚類による捕食実験、光による成虫誘引実験など具体的な方法論を提示しており、現在も検討中である。

表7 諏訪湖沖帯（湖心付近）におけるオオユスリカ (*Ch. plumosus*) とアカムシユスリカ (*To. akamusi*) 幼虫の個体数密度の経年変化

年代	オオユスリカ			アカムシユスリカ			著者
	春期 3.4月	夏期 6月	冬期 12月	春期 3.4月	夏期 6月	冬期 12月	
1928	746	-	2321	219	-	597	宮地 (1933)
1929	790	-	-	1404	-	-	宮地 (1933)
1948	752	11748	396	352	0	44	北沢、倉沢 (1951)
1949	880	1848	880	220	0	220	北沢、倉沢 (1952)
1966	-	2220	-	-	0	-	山岸 (unpublished)
1967	-	-	616	-	-	13	山岸、福原 (1971)
1968	150	1232	167	572	0	2209	山岸、福原 (1971)
1969	62	1980	441	4752	0	838	山岸、福原 (1971)
1970	275	3607	15	1375	0	191	山岸、福原 (1971)
1971	-	2229	-	-	0	-	福原 (unpublished)
1972	-	10170	-	-	0	-	北川 (1973)
1977	-	889	903	-	0	326	福原 (1980)
1982	173	3415	222	2768	0	3032	平出 (unpublished)
1983	99	1481	1022	556	0	4550	安田 (unpublished)
1984	370	9482	474	1007	0	444	竹内 (unpublished)
1985	495	6489	1552	873	0	3618	竹内 (unpublished)
1986	1230	1837	526	5074	0	3563	平林 (unpublished)
1988	-	-	153	-	-	13017	平林 (unpublished)
1989	148	452	207	1000	0	780	平林 (unpublished)
1990	202	524	1304	326	0	926	中里 (unpublished)

(Yamagishi & Fukuhara, 1972 沖野, 1988より一部改変して引用)

6. 今後の課題

ユスリカ成虫の大発生を根本的に抑制するためには、諏訪湖湖水・底泥の浄化が必須である。流入する栄養塩類を減少させることにより、それを利用する植物プランクトンの減少を招き、さらに、それを餌とする生物やその死骸など、ユスリカ幼虫の餌の量を相対的に少なくすることにつながる³⁾。

当面の対策活動としてユスリカ幼虫の天敵である魚

類をバランス良く放流したり、また在来の魚類を増やすなど、生態系の中で制御することが重要である。また、成虫対策としては、光による制御や本来の沿岸帯の復活、湖と人家との間に緩衝帯（並木など）を形成するなど、街づくりをも含めた総合的な対策が必要である。

以下に、湖沼におけるユスリカ大量発生に対する対策を提言する。

1. ヌスリカ羽化の事前予知体制の確立：ユスリカ

の生活環及び、成長要因解析を通じ、ユスリカ発生予報の公式を確立する。

2. 光の配置の再検討：成虫の誘引、捕獲のための強光の配置、及び住民の生活圏への飛来を防止するための光の配置を考慮した街づくりの検討。
3. 沿岸生態系の回復：近年減少傾向にあるワカサギ、コイ、フナなどの魚類の生活、繁殖の場所としての沿岸生態系を回復させ、捕食者とのバランスをとる。この事は、成虫の捕食者ともなる昆虫類、鳥類の生活圏の確保にもなり、さらに人間とユスリカの生活圏の分離のためにも役立つ。
4. 湖への栄養塩類負荷の減少：ユスリカへの餌の

供給を減少させるもので、富栄養化抑制への努力と一致する。

謝 辞

本総説をまとめるにあたり、御助言いただいた富山国際大学学長、佐々学博士に深甚なる謝意を表します。また、村上行啓医師(富山医科薬科大学医学部)、丸地信弘博士、内川公人博士(信州大学医学部)、林秀剛博士(信州大学理学部)、岩熊敏夫博士(国立環境研究所)、諏訪湖臨湖実験所の塩野崎寛技官、および定期観測グループの皆さんに深謝致します。

引用文献

- 1) 沖野外輝夫：諏訪湖の水質と生物相の変遷，日本陸水甲信越報，13-14，8-15 (1988)。
- 2) 沖野外輝夫：陸水と人間活動(多摩川・霞ヶ浦・諏訪湖・中海・三河湾・琵琶湖) 門司、高井編：東京大学出版会(東京) P103-166 (1984)。
- 3) 岩熊敏夫：水源水域における底生動物の水質に及ぼす影響，公害と対策，26，10-16 (1990)。
- 4) 平林公男：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の意識構造とその数量化の試み—，日衛誌，46(2)，(1991)。(印刷中)
- 5) Iwakuma, T. & Yasuno, M. : Chironomid population in highly eutrophic Lake Kasumigaura, Verh. Internat. Verein. Limnol., 21,664-674 (1981)。
- 6) Yamagishi, H. & Fukuhara, H. : Ecological studies on Chironomids in Lake Suwa, I. Population dynamics of two large Chironomids, *Chironomus plumosus* L. and *Spaniotoma akamusi* Tokunaga, Oecologia,7,309-327 (1971)。
- 7) 三浦正：ユスリカ主要種とその発生活長について(中海及び宍道湖の水生昆虫相に関する研究2)，島大農研報，12，41-45 (1978)。
- 8) Suguri S., M. Harada et. : A year-round survey of chironomid midges by light trap collections at Lake Kojima in Okayama Prefecture. Jpa. J. Sanit. Zool.40(1) ; 33-39 (1989)。
- 9) Sasa, M. : Chironomidae of Japan. : Checklist of species recorded, key to males and taxonomic notes., Res. Rep. Nat. Ins. Env. Stu.,125, 1-177 (1989)。
- 10) 橋本碩：日本のキロノムス，遺伝，31 (4)，78-84 (1977)。
- 11) 橋本碩：日本のアカムシ，遺伝，31 (10)，76-81 (1977)。
- 12) 佐々学：ユスリカ，富山の自然，7，2-5 (1984)。
- 13) Syrjamaki, J. : Dusk swarming of *Chironomus pseudothummi* Strenzke. (Dipt., Chironomidae) ., Ann. Zool. Fennici, 3, 20-28 (1966)。
- 14) Syrjamaki, J. : Laboratory studies on the swarming behaviour of *Chironomus strenzkei* Fittkau in litt. (Dipt., Chironomidae) . II Daily rhythm of swarming during artificially changed light intensities., Ann. Zool. Fennici, 4, 19-28 (1967)。
- 15) Kon, M. : The Mating System of Chironomid Midges-A Review-., Mem. Fac. Sci. Kyoto Unive. (Ser. Biol.), 12 : 129-134 (1987)。
- 16) 野田博明，宮崎稔，橋本碩：ユスリカ幼虫による本田でのイネ葉の食害，応用動物昆虫学雑誌，30，66-68 (1986)。
- 17) 佐々学：ユスリカ類研究の現状と将来への期待，遺伝，42，2-3 (1988)。
- 18) 松本浩一：指標生物による水質汚濁の判定，遺伝，8，32-41 (1976)。

- 19) 津田松苗：汚水生物学，北隆館（東京）（1964）
- 20) Sasa, M., M. Yasuno, M. Ito & T. Kikuchi : Studies on chironomid midges of the Tama River. Part 1. The distribution of chironomid species in a tributary in relation to the degree of population with sewage water., Res. Rep. Natl. Inst. Environ. Stud.,13 : 1-8. (1980).
- 21) Sasa, M. : Studies on chironomid midges of the Tama River. Part 3. Species of the subfamily Orthocladiine recorded at the summer survey and their distribution in relation to the pollution with sewage water., Res. Rep. Natl. Inst. Environ. Stud.,29 : 1-78. (1981).
- 22) Sasa, M. : Studies on chironomid midges of the Tama River. Part 4. Chironomidae recorded at a winter survey., Res. Rep. Natl. Inst. Environ. Stud.,29 : 79-148. (1981).
- 23) Sasa, M. : Studies on chironomid midges of the Tama River. Part 5. An observation on the distribution of Chironominae along the main stream in June, with description of 15 new species., Res. Rep. Natl. Inst. Environ. Stud.,43, 1-68 (1983).
- 24) 河合幸一郎，高橋正雄：太田川におけるユスリカ科幼虫の分布について，陸水学雑誌，47，307-314（1986）。
- 25) Yasuno M., Iwakuma T., Sugaya Y. & Sasa M. : Studies on Chironomid Midges in lake of the Nikko National Park. Research Report from the N. I. E. S.,70 (1984).
- 26) Thienemann, A. (石川文康 訳，1977)：川と湖・その自然と文化・人文書院・京都（1955）。
- 27) Miyadi, D. : X. Regional characteristics and a system of Japanese lake based on the bottom fauna. Jap. J. Zool. 4, 417-437 (1933).
- 28) 北川礼澄：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，Jap. J. Limnol.,39, 1-8 (1978)。
- 29) 北川礼澄：ユスリカ幼虫からみた湖沼の富栄養化(1)。遺伝，34，10，82-88 (1980)。
- 30) 北川礼澄：ユスリカ幼虫からみた湖沼の富栄養化(2)。遺伝，34，11，54-59 (1980)。
- 31) 北川礼澄：ユスリカ幼虫からみた湖沼の富栄養化(3)。遺伝，34，13，53-59 (1980)。
- 32) 安野正之：環境指標生物としてのユスリカ（その分類と生態）。環境科学研究報告集，B182-R12-17 (1983)。
- 33) Iwakuma, T., Yasuno, M., Sugaya, Y., & Sasa, M. : Three large species of Chironomidae (Diptera) as biological indicators of lake eutrophication., Biological monitoring of environmental pollution., 101-113, Tokai Univ. Press., Tokyo (1988).
- 34) 岩熊敏夫：霞ヶ浦の底生動物の生産と物質移行—特に底生魚類，甲殻類による補食について—，国立公害研究所報告，22，157-168 (1982)。
- 35) 岩熊敏夫，安野正之，菅谷芳雄：霞ヶ浦における底生動物の分布と二次生産及びユスリカの湖内物質移動における役割について，国立公害研究所報告，51，103-140 (1984)。
- 36) Iwakuma, T. & Yasuno, M. : The role of zoobenthos in a shallow eutrophic lake., Arch. Hydrobiol. Beih. 28, 515-524 (1987)。
- 37) 福原晴夫：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，(1988)。
- 38) 井上義郷：水域環境の変化とユスリカ，遺伝，30，25-31 (1976)。
- 39) 北川礼澄：ユスリカ，山海堂，東京，(1986)。
- 40) Burrill, A. C. : Economic and biologic notes on the giant midge, *Chironomus (Tendipes) plumosus* Meigen. Bull. Wis. Nat. Hist. Soc. 10 :124-163 (1913)。
- 41) Hilsenhoff, W. L. : The biology of *Chironomus plumosus* (Diptera : Chironomidae) in Lake Winnebago, Wisconsin., Anna. Ent. Soc. Ame.,59, 465-473 (1966)。
- 42) Provost, M. W. : Chironomids and lake nutrients in Florida, Sew. and Ind. Wastes,30, 1417-1419 (1958)。
- 43) Ali, A. & Jeffery, L. : Experimental Insect Growth Regulators against some nuisance Chironomid midges of Central Florida.,J. Econ. Entomol.73, 243-249 (1980)。
- 44) Edwards, R. W., H. Egan, M. A. Learner, & P. J. Maris. : The control of chironomid larvae in ponds,

- using TDE (DDD). J. Appl. Ecol., 1, 97-117 (1964).
- 45) Jolivet, P. : Le probleme des chironomides (Dipteres : nematoceres) dans le Languedoc - Rousillon (Note preliminaire). Vie Milieu, Ser. C. Biol., Terr.,23, 269-290 (1974).
- 46) Spiller, D. : Methods used for chironomid larva surveys of sewage oxidation ponds and natural waters at Auckland, New Zealand. Calif. Vector Views,12, 9-15 (1965).
- 47) Bay, E. C. : An analysis of the " Sayule" (Diptera : Chironomidae) nuisance at San Cerlos, Nicaragua, and recommendations for its alleviation. W. H. O. mimeogr. docum., WHO/ebl/20,18 pp. (1964) .
- 48) Meillon, B. de., & F. C. Gray : The control of a species of Chironomus Meigen(Diptera : Chironomidae: in an artificial lake by increasing the salinity. S. African Med. J.,11, 658-660 (1937).
- 49) Freeman, P. : A species of chironomid (Diptera) from the Sudan suspected causing asthma., Proc. R. Entomol. Soc. London (B),19, 55-59 (1950).
- 50) Tabaru, Y. Moriya, K. & Ali, A. : Nuisance midges (Diptera : Chironomidae) and their control in Japan, J. Amer. Mosquito Control Association, 3, 45-49 (1987).
- 51) 村主節夫, 原田正和 : ユスリカ発生に関する全国アンケート調査, 衛生動物, 40, 227, (1989).
- 52) 三原実, 井上義郷 : 我が国における不快害虫としてのユスリカに関する研究. 2. 東京神田川におけるセスジユスリカ成虫の発生消長, 衛生動物, 28, 431-437 (1977).
- 53) 清水憲一 : 神田川におけるユスリカについて, 生活と環境, 23, 25-38 (1978).
- 54) 田原雄一郎 : ユスリカの化学的防除に関する諸問題, 生活と環境, 31, 55-61 (1986).
- 55) Ali, A. : *Bacillus thuringiensis* serovar. israelensis (ABG-6108) against Chironomids and some nontarget aquatic invertebrates, J. Invertebr. Pathol.,38, 264-272 (1981).
- 56) Ali, A., Richard, D. B., & Jonas, P. S. : Susceptibility of some Florida Chironomids and Mosquitoes to various formulations of *Bacillus thuringiensis* serovar. israelensis, J. Econ. Entomol.,74, 672-677 (1981).
- 57) Krieg, A. & Laugenbruch, G. A. : Susceptibility of arthropod species to *Bacillus thuringiensis*., In " Microbial Control of Pests and Plant diseases 1970-1980" ed. by H. D. Burges, 837-896, Academic Press, New York (1981).
- 58) Ohba, M. & Aizawa, K. : Insect toxicity of *Bacillus thuringiensis* isolated from soils of Japan, J. Invertebr. Pathol.,47, 12-20 (1986).
- 59) Ali, A. Stafford, S. R. Fowler, R. C. & Stanley, B. H. : Attraction of adult Chironomidae (Diptera) to incandescent light under laboratory condition, Environ. Entomol.,13, 1004-1009 (1984).
- 60) Ali, A. Stanley, B. H. & Chaudhuri, P. K. : Attraction of some adult midges (Diptera : Chironomidae) of Florida to artificial light in the field, Florida Entomol.,69, 644-650 (1986).
- 61) 平林公男 : 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除対策の提言-, 日衛誌, 46(2), (1991). (印刷中)
- 62) Ali, A. : Nuisance Chironomids & their control : A review, bull. Entomol. Soc. Am.,26, 3-16 (1980).
- 63) Bay, E. C., & L. D. Anderson. : Chironomid control by carp and goldfish., Mosq. News 25 : 310-316 (1965). 316 (1965).
- 64) Mezger, E. G. : Insecticidal and naturalistic control of chironomid larvae in Lake Dalwigk, Vallejo, California, Proc. and Pap. Calif. Mosq. Contr. Assoc. 35 : 125-128 (1967).
- 65) Hayne, D. W. & R. C. Ball. : Benthic productivity as influenced by fish predation. Limnol. Oceanog. 1, 162-175 (1956).
- 66) Hurlbert, S. H., J. Fedler, & D. Fiarbanks. : Ecosystem alteration by mosquito fish (*Gambusia affinis*) predation. Science, 175 : 639 (1972).
- 67) Legner, E. F., & R. A. Medved. : Predation of mosquitoes and chironomid midges in ponds by *Tilapia zillii* (Gervais) and *T. missambica* (Peters) (Teleostei : Cichlidae). Proc. and Pap. Calif. Mosq. Contr. Assoc. 41, 119-121 (1973).

- 68) Murray, D. W. : *Tilapia* fish for midge control in a sewage treatment pond., Proc. and Pap. Calif. Mosq. Contr. Assoc. 44, 122 (1976).
- 69) 石井明：寄生虫・昆虫などによるアレルギー，健康と環境，4，45-47 (1989).
- 70) 佐々学：ユスリカと喘息，環境衛生，32，8-14 (1985).
- 71) 五十嵐隆夫：ユスリカアレルギーについて，生活と環境，32，34-37 (1987).
- 72) 五十嵐隆夫，村上巧啓：アレルギーとしてのユスリカとその現状，小児MOOK (小児気管支喘息診療の実際) 56, 55-67 (1989).
- 73) 石井明，宮本昭正，渋谷敏朗，五十嵐隆夫：気管支喘息などのアレルギーとしてのユスリカ類の環境における動態，日産科学振興財団研究報告書，11，79-88 (1988).
- 74) 石井明，松岡裕之，谷崎勝朗，貴谷光：ユスリカ喘息，臨床医，16，84-87 (1990).
- 75) 村上行啓，足立陽子，五十嵐隆夫：新小児医学体系年刊版—小児医学の進歩'90A—pp.175-183，中山書店，東京 (1990).
- 76) Lewis, D. J. : Chironomidae as a pest in the Northern Sudan., Acta. Trop. 13, 142-151 (1956).
- 77) Kay, A. B. Gad El Rab, M. O., Stewart, J. & Erwa H. H. : Widespread IgE - mediated hypersensitivity in Northern Sudan to the chironomid *Cladotanytarsus lewisi* (' green nimitti'), Clin. exp. Immunol. 34, 106-110 (1978).
- 78) Baur, X., Dewair, M., Fruhmann, G., Aschauer, H., Pfletschinger, J. & Braunitzer, G. : Hypersensitivity to chironomids (non - biting midges) : localization of the antigenic determinants within certain polypeptide sequences of hemoglobins (erythrocytins) of *Chironomus thummi thummi* (Diptera), J. Allergy Clin Immunol. 69, 66-76 (1982).
- 79) 佐々学：吸入抗原としてのダニとユスリカの諸問題，アレルギー，13，1-7 (1984).
- 80) 五十嵐隆夫，佐伯陽子，岡田敏夫，熊谷朗，佐々学：ユスリカ喘息の2症例，治療学，14，121-126 (1985).
- 81) Kino, T., Chihara, J., Fukuda, K., Sasaki, Y., Shogaki, Y. & Oshima, S. : Allergy to insects in Japan. III High frequency of IgE antibody responses to insects (moth, butterfly, caddis fly, and chironomid) in patients with bronchial asthma and immunochemical quantitation of the insect - related airborne particles smaller than 10 μ m in diameter., J. Allergy Clin. Immunol., 79, 857-866 (1987).
- 82) 村上行啓，五十嵐隆夫，佐伯陽子，足立雄一，松野正知，岡田敏夫，河合幸一郎，熊谷朗，佐々学：ユスリカ喘息に関する研究，第II報，ユスリカ種別間の交叉抗原性について，アレルギー，36，81-85 (1987).
- 83) Kimura, H. Matsuoka, H. & Ishii, A. : ELISA inhibition method in detection of mite and Chironomid antigens in environmental samples of dust, soil and air, Allergy, 45, 167-173 (1990).
- 84) Matsuoka, H. Ishii, A. Kimura, Y. & Noono, S. : Developmental change of Chironomid allergen during metamorphosis, Allergy, 45, 115-120 (1990).
- 85) Ito, K. Miyamoto, T. Shibuya, T. Kamei, K. Mano, K. Taniai, T. & Sasa, M. : Skin test and radioallergosorbent test with extracts of larval and adult midges of *Tokunagayusurika akamusi* T. (Diptera : Chironomidae) in asthmatic patients of the metropolitan area of Tokyo, Annals of Allergy, 57, 199-204 (1986).
- 86) 貴谷光，荒木洋行，周藤眞康，谷崎勝朗，多田慎也，高橋清，木村郁郎，松岡裕之，石井明：気管支喘息におけるユスリカ抗原の免疫，アレルギー学的検討，アレルギー，38，1-8 (1989).
- 87) 佐伯陽子，五十嵐隆夫，村上行啓，足立雄一，松野正知，岡田敏夫，鏡森定信，熊谷朗，佐々学：ユスリカ喘息の臨床的検討—ユスリカ RAST 陽性者，陰性者の居住地分布，発作の季節変動について—，アレルギー，36，1054-1060 (1987).
- 88) 村上巧啓，葦原昌子，足立陽子，松野正知，足立雄一，岡田敏夫，五十嵐隆夫，住吉昭：DPC - Specific IgE Kit (AlaSTAT)によるオオユスリカ特異 IgE 抗体の測定，アレルギー，39，2，267 (1990).
- 89) 倉沢秀夫，沖野外輝夫，林秀剛：諏訪湖大型水生植物の分布と現存量の経年変化，諏訪湖集水域生態系研究経過報告書(3)7-26 (1979).

- 90) 桜井善雄：1979年の諏訪湖における水生植物フロラ、諏訪湖集水域生態系研究経過報告書(5)65-69 (1980).
- 91) Tokunaga, M. : Chironomidae from Japan, X. New or little known midge, with description of the metamorphoses of several species., Philip. j. Sci., 65, 313-383 (1938).
- 92) Sasa, M. : Taxonomical and biological notes on *Tokunagayusurika akamusi* (Tokunaga), with description of immature stages (Diptera, Chironomidae), Jap. J. Sanit. Zool., 29, 93-101 (1978).
- 93) Johnson, M. S., and F. Munger. : Observations on the excessive abundance of the midge *Chironomus plumosus* at Lake Pepin., Ecology 11 : 110-126 (1930).
- 94) Yamagishi, H. & Fukuhara, H. : Vertical migration of *Spaniotoma akamusi* larvae (Diptera : Chironomidae) through the bottom deposits of Lake Suwa., Jap. J. Ecol. 22, 226-227 (1972).
- 95) Kon, M., Otsuka, K. & Hidaka, T. : Mating system of *Tokunagayusurika akamusi*. 1. Copulation in the Air by Swarming and on the Ground by Searching. , J. Ethol. 4, 49-58 (1986).
- 96) Otsuka, K., Kon, M. & Hidaka, T. : Mating System of *Tokunagayusurika akamusi*. 2. Experimental Analysis of Male Mating Behaviour at the Resting Place., J. Ethol. 4 : 147-152 (1986).
- 97) 近雅博 (1986) : ユスリカ類の配偶行動. インセクトリウム, 23(8)18-25.
- 98) 岩熊敏夫 (私信).
- 99) Miyadi, D. : Studies on the bottom fauna of Japanese lake. J. J. Zoology 3 : 5 (1931).
- 100) 宝月欣二, 北沢右三, 倉沢秀夫, 白石芳一 : 内水面の生産力と外圍条件及び物質循環との関係, 水産研究会報, 3, 58-82 (1950).
- 101) 宝月欣二, 北沢右三, 倉沢秀夫, 白石芳一, 市村俊英 : 内水面の生産及び物質循環に関する基礎的研究(1), 水産研究会報, 4, 41-127 (1952).
- 102) Kitazawa, Y. & Kurasawa, H. : Studies on the biological production of Lake Suwa, 1. Standing crop of herbivorous zoobenthos., Rep. Res. Ins. Natu. Resources, 24, 1-15 (1951).
- 103) Kitazawa, Y. & Kurasawa, H. : Studies on the biological production of Lake Suwa. 2. An ecological study on the microstratification of zoobenthos in the mud., Rep. Res. Ins. Natu. Resources, 25, 1-13 (1952-a).
- 104) Kitazawa, Y. & Kurasawa, H. : Studies on the biological production of Lake Suwa. 3. The horizontal stratification of zoobenthos., Rep. Res. Ins. Natu. Resources, 27, 1-6 (1952-b).
- 105) 山岸宏, 福原晴夫 : 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 (1969).
- 106) 山岸宏, 福原晴夫 : 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 (1970).
- 107) 山岸宏, 福原晴夫 : 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 (1971).
- 108) 北川礼澄 : 木崎湖, 青木湖, 中綱湖, 野尻湖並びに諏訪湖の底生動物相の役割. Jap. J. Limnol., 34, 1, 12-23 (1973).
- 109) 平出保, 沖野外輝夫 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 (1983).
- 110) Iwakuma, T. Sugaya, Y. & Yasuno, M. : Dependence of the autumn emergence of *Tokunagayusurika akamusi* (Diptera : Chironomidae) on water temperature, Jap. J. Limnol., 50, 281-288 (1989).
- 111) 岩熊敏夫 : 陸水における二次生産, 特に底生動物の生産と富栄養化の関係について, 日本生態会誌, 36, 169-187 (1986).
- 112) 平林公男 : 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I報 : アカムシユスリカ (*Tokunagayusurika akamusi*) 成虫大量飛来-, 日衛誌, 46(2), (1991). (印刷中)
- 113) 中里亮治 : 諏訪湖のユスリカ類に関する生態学的研究-成虫の飛来行動を中心にして-信州大学理学部学士論文 (1990).