

回遊・渡り・帰巢（全 12 回）

第 2 回 無脊椎動物たちの「回遊・渡り・帰巢」

浦野明央（北海道大学名誉教授）

春の大潮は、大きく潮が引くのが昼頃なので、磯の生物を観察するにはもってこいである。先日の大潮の折、東大・三崎臨海実験所近くの磯を歩いていて鮮やかな黄色の海そうめん（アメフラシの卵塊）を見かけたが、成体の姿はなかった。実験所の無脊椎動物の専門家、伊勢優史博士の話では、アメフラシの親は産卵すると死ぬのだという。夏から冬にかけては、磯でアメフラシを見ない。この時期は深い所（潮下帯）にいて、春の繁殖期になると、アオサ類の多い磯に回帰してくる¹⁾と考えられる（植田一二三 1987 参照）。海産動物の繁殖にともなうこのような行動パターン、すなわち、沿岸、時には磯や砂浜への回帰を示す動物は、脊椎動物、無脊椎動物を問わず少なくない。しかし、アメフラシも含めて、多くの海産動物種の回帰行動は、標識を付けにくいことや水中での調査が困難であることから、その実体がなかなか見えてこない。

海産の無脊椎動物に比べると、目に見えるということもあり、陸生の甲殻類や昆虫の「回遊・渡り・帰巢」については、多くのことが分かっている。初夏に羽化したアキアカネ（赤トンボの正式な和名）が、夏の間は暑さを避けて高原や山岳地帯、時に 3,000m の高山、に移動し、秋になり涼しくなると低地に戻って繁殖活動をするのは、よく知られている例である。動物によっては、こんなところまで研究が進んでいるのかと、筆者が驚かされたこともあった。しかし、それらの研究のほとんどは、私たち日本人にとって身近ではない動物を対象にしているので、本稿では、身近な動物の話も取り込むよう努めた。

淡水生・陸生の甲殻類の回遊

エビやカニの仲間の中には、河川に生息する淡水生の種や陸上生活に適応した陸生の種がいる。これら淡水生・陸生のエビやカニの多くは、海に降って産卵あるいは放仔²⁾するが、幼生が変態・成長し稚エビあるいは稚ガニになると、淡水生の種は河川をさかのぼり、陸生の種は上陸して成体になる。このような移動のうち、川と海にまたがる移動は通し回遊³⁾とよばれている。通し回遊が

よく調べられているものにイワガニ科のモクズガニがいる。一方、陸生でありながら海での放仔で知られているのは、ベンケイガニ科のアカテガニである。モクズガニ 日本各地に分布するカニで食用になるが、乱獲と河川環境の悪化により、個体数の減少が心配されている。それもあってか、山口県などでは種苗を生産し放流するための試験研究が行われている（浜野龍夫 2006）。

自然界で天然産卵しているモクズガニの九州での調査研究では、8月から9月にかけて未成熟個体が成熟脱皮して、繁殖が可能な成熟個体になる。成熟個体は、9月から翌年の1月にかけて川を降り、主に10月から12月にかけて汽水域で繁殖する（図1）が、雌は何回か産卵し翌春に死亡すると報告されている（小林，松浦 1993）。

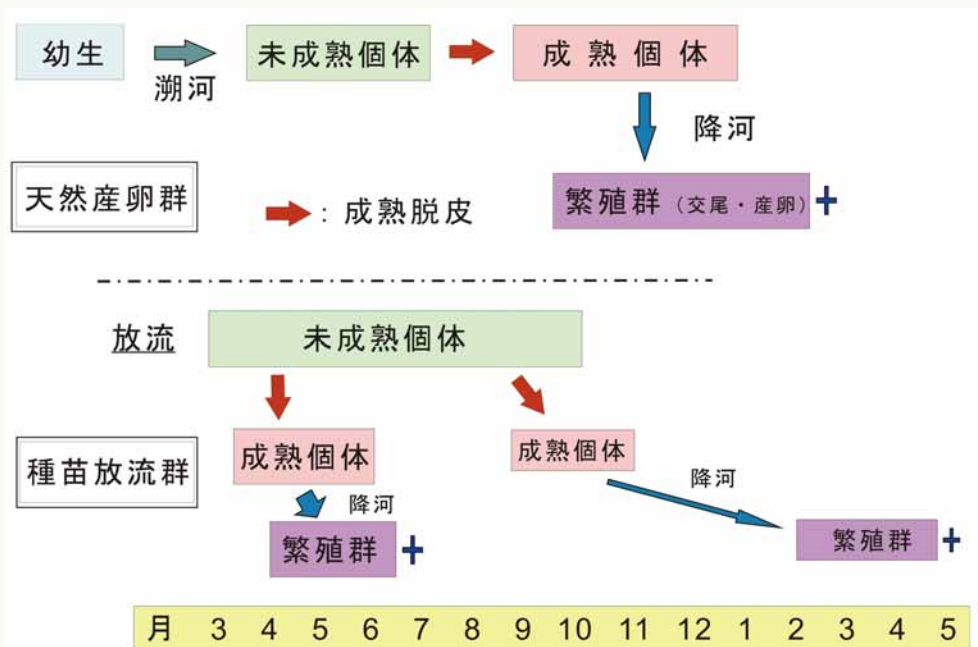


図1 モクズガニのライフサイクル。本文中で述べた九州における天然産卵群および山口県における種苗放流郡の調査研究の結果を、月を追って図にしてある。なお、+の印は、繁殖を終わった成体が死んでいくことを示している。

上に紹介した報告では、繁殖を開始する年齢等が不明であるが、山口県で行われた種苗放流後の追跡調査では、成長速度に大きな個体差があり、放流の1年半後に川を降ったものが出現したが、多くは放流の3年以降に川を降った、と報告されている。降河は春、とくに4月の増水期に集中して起きていた。降河したのは、雌雄とも成熟個体で、春に降海したものは夏までに産卵して死亡したが、秋に降海した個体（数は少ない）は海で冬を越し、翌年の春に産卵し夏

までに死亡するようである、という（浜野龍夫，2006）。

天然産卵集団と種苗放流集団に見られた調査結果の違いが、どのような原因によるものか現時点では分からないが、環境要因による成熟脱皮の開始時期の違いが、深く関わっているのかもしれない。

アカテガニ 三浦半島の先端近く、相模湾に面して小網代湾がある。この湾の湾奥は生物相が豊かな干潟で、その後背部には水と緑に恵まれた豊かな自然森がある。その森の一画にアカテガニが生息している。春から夏にかけて交尾した雌は、産卵した受精卵を腹部に抱えて保護しているが、7月から8月にかけて、大潮の夜に海岸に集まり、一斉に放仔する。しかし、干満の潮の差が少ない日本海側では、放仔行動のパターンに違いがある（北見，本間 1981）。

20年余り前であるが、マスコミに取り上げられたこともあり、心ない観察者によって小網代のアカテガニの生息環境が悪化したため、毎夏、保全活動が行われるようになった。その一助として、放仔行動についての行動生態学的な調査が行われた（矢部，岸 2001）。その調査の結果によれば、小網代湾で放仔が見られるのは6月下旬から10月中旬にかけての大潮の日で、8月中旬に大きなピークが認められた。なお、放仔活動は、日没の20分ほど前に始まり、日没後に活動個体数が急激に増え、日没後30分でピークに達するが、その30分後には終息する。これらの結果を考慮して、保全活動が行われているという。

蝶の渡り

アサギマダラ 蝶の渡りというと、安西冬衛の「てふてふが一匹韃靼海峡を渡っていった」という詩を思い出す。それほど北ではないが、日本では海を渡る蝶としてアサギマダラが知られている（図2）。この蝶が、海を越えて、長距離の移動をするのが確認されたのは30年ほど前、種子島でマーキング⁴⁾された個体が、福島県と三重県で見つかったのである。それ以降、昆虫研究者だけでなく、愛好家から子供まで巻き込んだマーキング調査が繰り返されてきた。

これまでのマーキング調査の結果から、本州各地で羽化したアサギマダラの成虫は、夏から秋にかけて、東日本から東海地方を経て紀伊半島や四国を通り、喜界島や沖縄、さらには台湾や中国大陸へと移動すると考えられる。中国地方から九州を経て台湾に至るルートも考えられている。一方、台湾や沖縄で生まれ羽化した成虫は、春から夏にかけて北東に移動し、夏の間は、標高1,000m

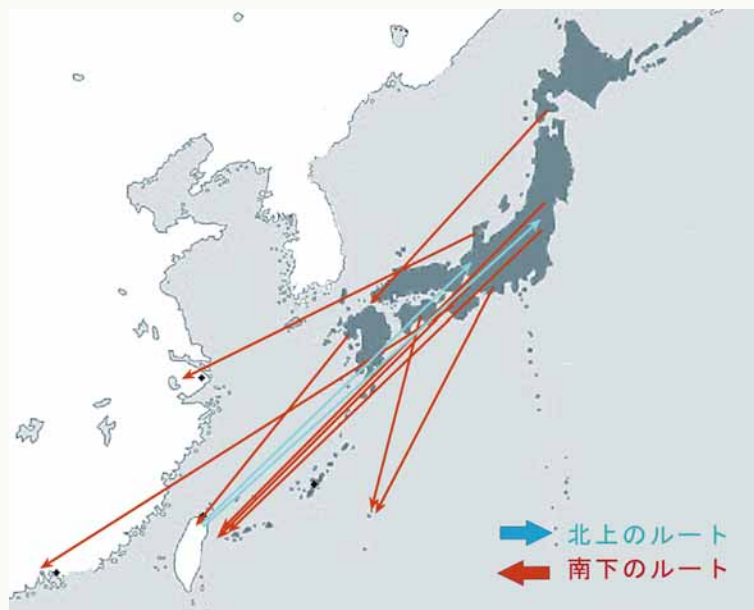


図2 アサギマダラの渡りの経路。宮崎健（2012）に記載されている渡りの例を、地図上に書き込んでみた。北上した個体の例数が少ないのは、日本各地でマーキングされ放蝶された個体数に比べ、南の方で放蝶された個体数が圧倒的に少ないためであろう。

以上の高地を移動しつつ産卵するという（窪田宣和，2007）。

最近、南から北に向けてのアサギマダラの移動の時期が早まっているだけでなく、移動の北限が、東北地方から津軽海峡を越えて函館山あたりになったという。昨年8月に、函館の近郊から放された個体が、2ヶ月後に下関で捕獲されたという報道（産経 10月30日）もある。交尾し産卵しているかどうかは不明であるが、利尻島、さらにはロシアの沿海州でも、アサギマダラが観察されたという（宮崎健，2012）。アサギマダラが、韃靼海峡を渡っていくほどに、温暖化は進んでしまったのであろうか。

オオカバマダラ 北アメリカに生息するオオカバマダラは、アサギマダラと同じマダラチョウの仲間であるが、春から夏の間は世代を交代しながら北上する。夏の終わりになると、北で羽化した世代が、3,000km余りの長距離を、メキシコ中部の山岳地帯にある越冬地に向けて、一気に南下するという（図3）。それでは、知らない土地に向かって旅立つオオカバマダラは、何によって旅立つ時期を知り、どのようにして飛翔する方向を知るのだろうか？

上にあげた疑問に、多少ではあるが光を当てる研究が、マサチューセッツ大学の医学部で行われている（Reppert 他，2010）。オオカバマダラが、夏の間生息しているカナダの東南部やアメリカ合衆国北東部では、秋になると目立っ

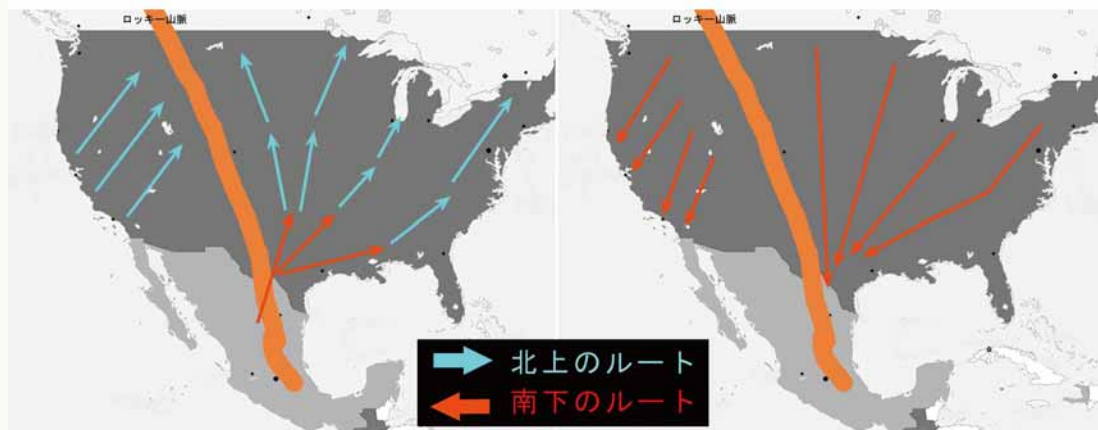


図3 オオカバマダラの北上（左側）と南下（右側）。北アメリカのオオカバマダラは、ロッキー山脈で、東部の集団と西部の集団に分けられており、それぞれが違う移動経路をもつ。東部の集団の春の北上は、南下し越冬した個体から始まる。そのため、北上経路を示す左側の図中では、その移動経路を、南下した個体群と同じ黄色の矢印で示した。また、この集団は、世代を代えながら北上するので、北上の経路も不連続な矢印で示した。（移動経路は Reppert 他, 2010 によった。）

て日が短くなり、気温が低くなる。それとともに、食草であるトウワタも食物としては不適當になる。こういったことが刺激になり、南下する世代の移動行動の引き金が引かれるという。

一般的に、動物が移動する方向を決める、すなわち定位するためには、地図とコンパス（磁石のようなもの）が必要になるとされているが、オオカバマダラが目的地までの明確な地図を持っているとは考えられない。一方、南に向かって定位するためのコンパスは持っているのだという。それは太陽の方向を感知する太陽コンパスであるが、太陽は時刻によって位置が変わるので、触角にある体内時計で太陽の位置を補正し、南に向かって移動することができるそうである。それに加えて、クリプトクロームというタンパク質を持っているので、磁気コンパスも利用していることが考えられるという。

なお、南の越冬地に向かって移動しているオオカバマダラは群生相であり、夏の孤独相の個体とは、幼若ホルモンを分泌していない、あるいは群れを作るなど、生理的に大きく異なっている⁵⁾。現在、そういった違いを分子レベルで調べ、渡りの機構を明らかにしようとする研究が進められている。

ミツバチと帰巢

上に述べたアサギマダラやオオカバマダラなどは、渡りのための明確な地図を持っていない、と考えた方がよさそうである。それに対して、社会性の昆虫

であるミツバチやアリなどは、よく知っている行動範囲（熟知の地域）の地図を持っているという。

階級制を持つミツバチの社会で、蜜や花粉を集めているのは働きバチであるが、働きバチは、孵化後1週間もすると、定位飛行とよばれる行動を見せる。この行動によって、巣の周囲の光景を熟知の地域として記憶し、地図を作っていると考えられる。この地図があるため、未知の地域に蜜を探しに行っても、帰巣することができるし、学習と記憶の結果として、探査した地域を地図に加えることができるのである（Menzel 他, 2005）。

素早く動く小さな働きバチの行動を追いかけるのは、至難の技と言ってもいい。その問題を解決したのは、餌を集めたことのない若いハチの背中に、12mg という超軽量のレーダートランスポンダ（レーダーの電波に応答して返信する装置）を取り付け、移動経路を記録した研究である（Capaldi 他, 2000）。この研究によれば、トランスポンダを取り付けたハチは、巣箱から出ると10m から300m ほど遠ざかり、Uターンして戻るということを繰り返すが、経験を積むにつれて飛行時間はおよそ5分と一定になる。一方で、飛ぶ速度は速くなるので、より広い範囲の空間が記憶できるようになる。また、巣箱に戻る時には、いろいろな方向から巣箱と周囲の光景を見るので、帰り道を覚えることにもなるという。このような学習を経て熟知の地域の地図を形成した後、実際に餌を集めに出ていくのであろう。

無脊椎動物といっても節足動物が対象になってしまった。しかも、「回遊・渡り・帰巣」の現象面の話がほとんどということになってしまった。しかし、オオカバマダラでは、その機構に踏み込む研究が着々と進められつつある。今回は紹介できなかったが、ミツバチでも遺伝子レベルの研究が進んでいるし、フェロモンを使ったアリの帰巣は、数理モデルを作る題材になっている。筆者の認識不足で、無脊椎動物の話を1回分に押し込んでしまい、十分な情報を提供できなかったことをお詫び申し上げる。

註

- 1) 私立堺女子高等学校・理化クラブが、クラブ員の調査等から取りまとめた報告によれば、アメフランが居る場所は、遠浅でゴロゴロ石の海であり、アオアオサなどの海藻が豊富に

生えているところで産卵している、という（うみうし通信 26 号，2000）。筆者が海そうめんを見かけたのも、まさにこのような場所であった。

- 2) 放仔：本稿で紹介するアカテガニなどは、交尾の終わった雌が、受精卵を産卵し、それを腹脚に抱えて、すなわち抱卵して孵化するまで保護する。親の腹部で孵化するまでに育った幼生は、卵殻から水中にゾエア幼生として放出（放仔）され、プランクトン生活を開始する。
- 3) 通し回遊：通し回遊にはいくつかのパターンがある。甲殻類に見られるもののうち、モクズガニのように、川で生活している親が海に降って産卵し、海中で孵化した幼生（多くのカニは腹部に抱卵し、孵化した幼生を放仔する）が、成長すると河川をさかのぼるタイプは降河回遊という。また、ヌマエビやテナガエビのように、親の生活も産卵・孵化も川で行われるが、幼生はいったん川を降り、汽水域である程度成長すると川をさかのぼるタイプは両側回遊とよばれる。
- 4) マーキング：アサギマダラの場合、羽に、マジックなどの油性ペンで、放蝶する場所と日付、担当者の名前などを書き込み、マーキングすることができる。
- 5) 群生相・孤独相：蝗害を引き起こすトノサマバッタやサバクトビバッタでよく知られている相変化で、孤独相の個体群から生じた群生相の個体群が大きな集団を作って移動する。メキシコ中部の越冬地に向かう群生相のオオカバマダラも、群れになる、交尾・産卵をせずひたすらに移動するなど、バッタの群生相に共通する性質を持っている。

参考文献

植田一二三：個体標識による海産底生軟体動物アメフラシの現場での成長調査. 筑波大学技術報告 7：111-115（1987）

北見健彦，本間義治：佐渡島（日本海）におけるアカテガニの習性. Researches on Crustacea 11：113-123（1981）

窪田宣和：海を渡る蝶 アサギマダラ. ナショナルジオグラフィック 2007 年 5 月号（2007）

小林哲, 松浦修平: 繁殖し「海のモクズ」かモクズガニ. うみうし通信, 1: 7-9 (1993)

浜野龍夫: モクズガニの成長と回遊—種苗放流後6年間の追跡調査—. うみうし通信, 23: 4-7 (2006)

宮崎健: 驚異の飛翔 2500 キロ アサギマダラの神秘. HP「[八ヶ岳の東から](#)」(2012)

矢部和弘, 岸 由二: 小網代におけるアカテガニの放仔活動の時間特性. 慶應義塾大学日吉紀要・自然科学, 30: 75-82 (2001)

Capaldi, E., Smith, A.D., Osborne, J.L., et al.: Ontogeny of orientation flight in the honeybee revealed by harmonic radar. *Nature* 403: 537-539 (2000)

Menzel, R., Greggers, U., Smith, A., et al.: Honey bees navigate according to a map-like spatial memory. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102: 3040-3045 (2005)

Reppert, S.M., Gegear, R.J., Merlin, C.: Navigational mechanisms of migrating monarch butterflies. *Trends in Neurosciences* 33:399-406 (2010)

本稿へのコメント・質問は aurano@sci.hokudai.ac.jp でお待ちしています。