

ユスリカ

河合幸一郎

ユスリカは双翅目ユスリカ科の昆虫で、あえて漢字にすれば、「揺蚊」と書く(図1)。これは、幼虫が水底で泥から半分体を出してユラユラ揺れていることに由来する。この行動は、水中の酸素を効率良く表皮下の体液に浸透させるためと考えられる。ちなみに、宮澤賢治の詩「蠕虫舞手アンネリダ・タンツェーリン」の「アンネリダ」はAnnelida、すなわち環形動物(特にイトミミズ)ではなく、赤いユスリカ幼虫ではないかという考えもある。本稿では、この実験材料としてのユスリカを紹介したい。

人間との関わり

「ユスリカ」と言えば「唾液腺染色体」を連想させるほど、理科の実験での巨大染色体観察のための生物材料として広く用いられている。しかし、釣具店で手に入るアカムシユスリカ *Prosilocerus akamusi* (Tokunaga, 1938) は、単価が高いため、学生1人に1個体という訳にはいかないらしい(図1)。また、熱帯魚や金魚を飼っている人なら、冷凍アカムシのブロックや乾燥アカムシなどを与えたことがあるかもしれない。こちらのアカムシは釣り餌用のものよりやや小型で、おもに下水道などを棲家とするグループで、大抵 *Chironomus* 属の種が大部分を占めている。特に、高級金魚ランチュウの愛好家の中には、1か月のアカムシ代が数万円という方も珍しくないようだ。一方、ユスリカ幼虫の場合、近縁種の間で生息する水質が少しずつ異なることから、鋭敏で信頼性の高い水質汚染指標として有望である¹⁾。しかし、幼

虫の段階での分類が困難を極めるため、従来、有機汚濁の進行した水域の指標として赤いユスリカ(ヘモグロビンを持っているので酸素欠乏に耐えられる)、清澄な水域の指標として白いユスリカ(ヘモグロビンを持たず、酸素欠乏に耐えられない)として、生物学的水質判定に広く利用されてきた。

一般の方は、「蚊柱」の形でユスリカを目にすることが多いかもしれない。この蚊柱とは、蚊のような小さな昆虫が濃密な群れとなって飛行する状態をいい、この中で交尾が行われる。この「蚊柱」の形成は、蚊のみならず、ユスリカ・ヌカカ・ガガンボのような双翅目、さらにトビケラ目でも見られる。蚊柱の形成には、まず目印となる樹木や構造物(橋の欄干や看板など)が必要であるが、このような地面から突出した目印がまったく見当たらない場合、線路などが目印となることがある。畦道などでジョギングしている際に頭の周りに蚊柱がつかまとうことがよくあるが、これは目印(人の頭部)が動き回るため、しかたなくついて行っているものと考えられる。また、興味深いことに、釣り餌として賞用されるアカムシユスリカなど、蚊柱内でなく壁面などに止まった状態で交尾する種でも巨大な蚊柱を形成することがある。これについては、祖先種の持っていた性質を引き継いでいるだけで、単なる儀式だという意見もあるが、個人的にはある程度広い範囲の水域から特定の場所に同種の成虫が集まってくることによる集団内の遺伝的多様性の維持という意味があるのではないかと考えている。

ユスリカの分類

このように皆様にもなじみの深いユスリカは、日本だけでも2000種、世界では15,000種もいると推定されている²⁾。7つの亜科からなるが、日本では個体数においても種数においてもエリユスリカ亜科とユスリカ亜科が大部分を占める。しかし多くの種がいることが推定される一方で「ユスリカの分類は難しい」というのが水生昆虫研究者の中では常識になってしまっている。水生昆虫を材料とした論文や報告では、ほとんどの場合、他の分類群が種まで同定されているのに対し、底生動物群集の

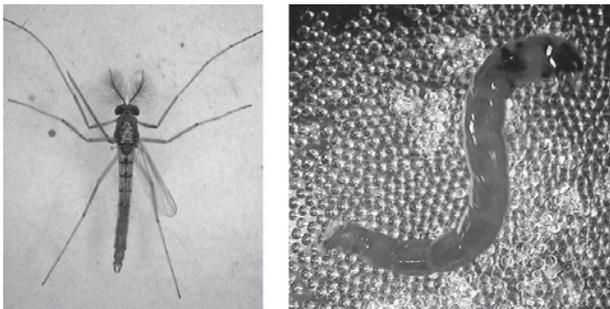


図1. タテジマミズクサユスリカの成虫(左)と、アカムシユスリカの幼虫(右)

著者紹介 広島大学大学院生物圏科学研究科(教授) E-mail: kawagogi@hiroshima-u.ac.jp

中で大部分を占めるユスリカを一括してユスリカ科と扱うか、せいぜい「赤いユスリカ」と「白いユスリカ」に分けられているにすぎなかった。近年になって幼虫の分類がだんだんと確立され、属までの同定例も散見される。しかし、何れにしてもたいへんな労力を必要とし、もちろん、種までの正確な同定が可能なものはきわめて少ない。これは幼虫の段階では形態学的な分化の程度が低いことに由来する。すなわち、幼虫の形態が系統進化ではなく生活様式に強く依存していることを示唆する。

ユスリカの生活様式

ユスリカの特徴は、まず、水生昆虫の中でも特に小さいことである。このため、採集・分類などが困難である一方、どんな小さな隙間でも潜り込むことが可能であり、棲息可能範囲が広まることになる。また、いわゆる「蠕虫状」で体制が非常に単純であることも大きな特徴であり、このことも適応範囲を広めることに大きく寄与している。

ユスリカの最大の特徴は、信じられないほどの環境適応力である。おもな棲息域である陸水域をとっても、流水・止水、源流から河口、貧栄養域から富栄養域、さらにpH 1.4という強酸性水にまで棲息域を拡げており、もちろん完全な海水域に適応した種も多い。私自身、広島県倉橋島の岩礁地帯、高知県室戸岬付近の潮だまり、沖縄県西表島のフェリー・ターミナルでも多くの種の幼虫・成虫を採集している。種によっては海水の10倍まで塩分濃度を上げて生存可能であることが報告されている³⁾。温度に関しても、氷河に棲むものから40°C以上の温泉に棲むものまで知られている。また、乾燥にもきわめて強く、1年に数度の確率レベルの増水の際にしか冠水しないようなロック・プールからも採集される。もっとも驚異的なのはアフリカ産のネムリユスリカであり、17年間も乾燥状態で生存していたことが報告されている。本種の場合、完全な乾燥状態（ガラスビーズ状になる）では、オートクレーブ・液体窒素保存・アルコール保存でも蘇生できる。この耐性メカニズムとして、乾燥刺激に対する急速なトレハロース合成（これが水の代わりになり、タンパク質などを不可逆的変性から守る）が知られている⁴⁾。さらに、完全な陸生種も知られており、公園・畑の土中や樹木の幹に生活する種まで知られている。また、巣室を作ってその中で生活するものや、他の水生昆虫に外部あるいは内部寄生して生活するものも知られている。食性についても、藻食性やデトリタス食性のものが多いが、肉食性種も少なくない。このようにユスリカの生活様式はさまざま、多くの種があらゆる

環境で生活する、実験材料として大変興味深い生物である。

飼育と採集は難しい

生物試験その他の実験材料として利用するためには、特定の種、できれば生長段階が揃ったものを大量に準備する必要がある。しかし、ユスリカの幼虫の場合、正確な種の同定は不可能に近いので、野外で採集した群集を材料としてこれを実現することは問題外である。そこで、この問題を克服するには、夜間、自動販売機の光に飛来するものなど、野外で採集した多数の雌成虫から受精卵塊を得、これから孵化してくる幼虫を卵塊ごとに容器で飼育し、最初に羽化してくる雄成虫を同定し、同じ種が羽化してきた容器に残っている幼虫を集める。これを元にして累代飼育を試み、これがうまく成功すれば大量飼育が可能になる。しかし、ここまでの道のりは気の遠くなるような長さである。まず、雌成虫はデリケートなため、クロロホルムで麻酔し、実体顕微鏡下で大まかに分類した後、もはや覚醒しないことも多く、醒めても卵塊を生み出す力を失っている個体も多い。また、卵塊が得られたとしても、採集した時間帯が日没後早い時間である場合、未受精の確率が高い（おそらく、蚊柱に飛び込んで交尾してきた後の雌でないため）。さらに、不思議なことに卵塊の半分や1/3しか受精していないことも多い。加えて、特に止水性種では、孵化直後の幼虫は、酸欠を防ぐためのエアレーションで表面に達すると、今度はもはや表面張力に抗して抜け出して底まで泳いでいくことができずに死んでしまうことが多い。さらに、もっとも深刻な問題は、若令の間は高密度でも仲良く大きくなっていくくせに、3令くらいまで成長すると、「密度効果」が現れ、長鎖の飽和脂肪酸を大量に分泌し、これがovercrowded factors⁵⁾として働き、容器の水が白く濁り始めるや否や、あっという間に底に厚い死体の層ができあがる等々、枚挙に暇がない。これが累代飼育となると、さらに人工条件下で蚊柱を作らせるための照度の変化、産卵させるための湿度などの条件の設定など、大変な労力を求められるが、貢献は大きい⁶⁾。

また一方で、ある地点に生息しているできるだけ多くの種を集めるには各種の生息場所・生活様式を知っておく必要がある。しかし、これらについて十分な情報が蓄積されている種はむしろ少ない。そこで、幼虫を含む水底材料（石礫・砂泥・水草など）のサンプリング、sweepingや建物などに静止している成虫の吸虫管による直接サンプリング（sucking）、光に集まる成虫のサンプリングの3つを組み合わせると採集すれば最大限に種数

を増やすことができる。すなわち、水底材料のサンプリングでは各種がどのようなマイクロハビタットを利用しているのかが分かる一方、ある地点にいるすべての種を把握することは不可能であり、かつ幼虫を生かしたまま実験室に持ち帰り、成虫になるまで育て上げる必要がある点が問題である。また、sweeping/suckingでは幼虫飼育が難しい種・走光性のない種が採集できる半面、すでに飛び古していることが多いため、形態上完全な成虫を得ることは難しいこと、雨天時は採集できないことなどが問題となる。さらに、灯火サンプリングではしばしば非常に希少な種が得られる半面、走光性のない種は採集不可能であり、時間帯⁷⁾・光源のピーク波長組成による違いが大きく、さらに人間も含めた“招かれざる客??”に対する対応もウンザリする。

ユスリカの多様なヘモグロビン

飼育と採集が難しい反面、その生理学は興味深い。アカムシの赤い所以、すなわち、ヘモグロビン (Hb) を持つことについて、生理学的観点から興味深い二つの事実があげられる。1点目は、細胞外Hbとして有すること、もう1点は、たった1種の幼虫が非常に多くの分子構造の異なるHb成分(最大で15種)を持つことである。一つ目については、まず、体を構成する成分中のHbの割合がきわめて高いことに注目すべきである。私の予備的実験では、日本全国のどぶ川などで大量発生しているセスジユスリカ *Chironomus yoshimatsui* Martin et Sublette を例にとると、抽出可能な水溶性タンパク質の8割以上がHbで占められていた。これは、それだけ多くのHbを有していない限り生存できないような環境にということを示唆する。しかし、問題はなぜ細胞内に閉じ込めていないかということである。脊椎動物のように細胞内Hbとして持つことのメリットは、やはり体液の浸透圧を上げることなしに多量のHbを保持できることであろう。しかし、この場合、デメリットは細胞外液とHb分子との接触効率の悪さではないかと思われる。ユスリカの場合、浸透圧調節のための膨大なエネルギーの浪費を強いられても、HbとO₂との結合効率を優先させる必要があるのかもしれない。ただ、同じように酸素欠乏に曝されやすい環境に棲むイトミミズでは、細胞外であるもののきわめて高分子の多量体構造をとっているが、両者の違いに由来するメリットはわからない。2点目の多様なHb成分を持つという事実は、幼虫虫体をホモジナイズし、遠心上清から20%程度の硫酸塩析で高分子成分を除き、粗Hbとして調製したものをnative PAGEで電気泳動すると明らかになる。たとえば、ヒトの場合、

正常な成人ではほとんどがHbAで占められ、胎児の名残のHbFがわずかに混じるのみである⁸⁾。ユスリカでは、塩基性・酸性成分に加え、それぞれに単量体と2量体が存在する。これは、どのような意味合いを持つだろうか。一つの可能性として、各種の幼虫が潜在的にかなり異なった環境に適応する能力を備えており、曝される環境に応じて、もっとも適した(その条件下での酸素運搬効率の良い)成分の遺伝子が発現されることである。これについては、すでに我々の研究で、同種の1個体の雌から生まれた幼虫(兄弟)でさえ、飼育環境の水質変化に応じて異なった成分が現れることが明らかになっている⁹⁾。

今後への期待

このHbに関する研究は、さまざまな面から今後の発展が期待される。その期待されるポイントを紹介したい。

分子進化 いろいろな水域に棲息するユスリカを用い、DNAを抽出してRAPD法で得られたバンド・パターンに基づいて遺伝子系統樹を作り、もう一方でHb粗抽出液のnative PAGEで得られたバンド・パターンに基づいてHb系統樹を作って両者を比較してみると、遺伝的な近縁度はHb組成にはまったく反映されず、むしろよく似た環境に棲息するものでクラスターが形成された¹⁰⁾。逆に、前述したように、同種の1個体の雌から生まれた兄弟でさえ、飼育水の水質変化に応じて異なったHb成分が現れる。このような現象は、まるで形態が変わりゆく環境の中で高い適応度を得るために祖先から引き継いだ形質を進化させようとする方向と、その形態を持つ個体に収容されている分子が進化する方向とは別であることを示唆するようにさえ感じる。

極限環境適応 極限環境への適応メカニズムの解明は、さまざまな発見・応用の可能性を秘めている。アカムシユスリカのように無酸素条件下で3週間以上も生き永らえるには、どのようなメカニズムが必要だろうか。まず、極端に高い酸素親和性を持つHbが必要であるが、我々のこれまでの研究では、全Hbとして(各分子レベルではなく)のアカムシユスリカHbの酸素親和性は流水性種の10倍程度であった¹¹⁾。このような酸素親和性の決定に大きく関わっているアミノ酸配列が解明されれば、生物学・生理学・医学のみならず、産業への利用も考えられる。しかし、このような無酸素条件が続く場合には、どんなに酸素親和性の高いHbがあっても好氣的代謝は不可能であるので、嫌氣的代謝経路を用いるか、代謝を止めて仮死状態で過ごす他には選択肢はないと思われる。これに加えて、嫌気条件下で発生する硫化水素

に対する耐性も要求されるであろう。

また、前述の驚異的な酸耐性の発揮には、酸耐性のタンパク質で構成される代謝系、強酸性下でO₂を運搬できる（ボーア効果は保持しているがルート効果は受けない）Hbに加え、高い濃度勾配に抗してプロトンを細胞外に汲み出せる強力なH⁺-ATP aseによる能動輸送系が必要であり、これらに関する研究もさまざまな分野に応用できる物質の存在を明らかにすることになるであろう。

水質浄化能力を利用した産業の創出 その他にも、もっと応用の可能性が高いユスリカの特長として、水質浄化能がある¹²⁾。通常、水質浄化、特に3次処理には多大な費用と設備が必要であるが、水質浄化の副産物として、さまざまな方面に利用できるユスリカ幼虫を大量に得られるのである。すなわち、生の下水から沈殿物を除去したあと、曝気して水中の高分子成分を低分子に分解し、これに強力な光（光合成に効果的な長波長の光）を当てて藻類フィルム（緑藻・藍藻など）を形成させ、これを藻食性種のユスリカ幼虫に食べさせ、フィルムが剥がれてデトリタスとなった泥はデトリタス食性の種に食べさせる。これらの幼虫は、まず生きたまま観賞魚（特に輸入直後で人工餌料に反応せず、体力を消耗した個体）の餌、あるいは冷凍品・凍結乾燥品としてそのまま魚類

餌料や人工餌料の成分、さらにユスリカ幼虫自体を水中の鉄分を集めてHbを限りなく作り続ける機械と見なし、ユスリカ⇒Hb⇒グロビンタンパク質とヘム⇒ヘムからクロロフィルと鉄、というように、「下水から鉄」を得る可能性も夢ではない。また、近年水質浄化において非常に大きな問題となっている難分解性有機物を取り込ませて幼虫虫体の形にし、前述のように利用すれば、「一石何鳥」にもなる。

文 献

- 1) Kawai, K. *et al.*: *Jpn. J. Sanit. Zool.*, **40**, 269 (1989).
- 2) 日本ユスリカ研究会：図説日本のユスリカ, p. 7, 文一総合出版 (2010).
- 3) Armitage, P. *et al.*: *The Chironomidae*, p. 131, Chapman & Hall (1995).
- 4) 奥田 隆ら：生物物理, **254**, 172 (2004).
- 5) Ikeshoji, T.: *Jpn. J. Sanit. Zool.*, **24**, 149 (1973).
- 6) Kawai, K. *et al.*: *Jpn. J. Sanit. Zool.*, **37**, 47 (1986).
- 7) Kawai, K. *et al.*: *Med. Entomol. Zool.*, **53**, 281 (2002).
- 8) 水上茂樹：赤血球の生化学, p. 63, 東京大学出版会 (1977).
- 9) Kawai, K. *et al.*: *Med. Entomol. Zool.*, **51**, 179 (2000).
- 10) Kawai, K. *et al.*: *Med. Entomol. Zool.*, **55**, 281 (2004).
- 11) 安部恭子：平成14年度広島大学大学院生物圏科学研究科修士論文 (2003).
- 12) Kawai, K. *et al.*: *Med. Entomol. Zool.*, **54**, 37 (2003).