

(17)

流水におけるシマアメンボの移動傾向と局所集団間の表型的差異

Dispersal Tendency and Phenetic Differences among Local Populations of the Water-Strider, *Metrocoris hystro* (Hemiptera: Gerridae), in the Streamlet

中尾史郎*, 姫野 平*, 松本勝正**, 養父志乃夫*, 中島敦司*, 山田宏之*
Shiro NAKAO*, Taira HIMENO*, Katsumasa MATSUMOTO**,
Shinobu YABU*, Atsushi NAKASHIMA*, Hiroyuki YAMADA*

ABSTRACT; Dispersal tendency of the adults of the water strider, *Metrocoris hystro*, was clarified along a stream by the mark-recapture method, over a two-month's period. Phenetic differences among members of 6 local populations from 6 streams within 3 rivers was estimated using the apterous males by multivariate morphometrics. Although the adult water striders generally seemed to be sedentary within a pool, the migrants showed a downstream bias in dispersal distance and in numbers of insects moving. Discrimination analysis showed that 67%-100% of the local group members were correctly classified into the original groups, and misclassification only occurred among members sampled within a radius of 8-km. Thus the present result indicated that morphological similarity among members sampled from neighbor streams was higher than that among members sampled from the distant streams in a same river. Based on these results, patterns of dispersal and phenetic differentiation of *M. hystro* were discussed.

KEYWORDS; Stream; *Metrocoris hystro*; Dispersal; Mark-recapture; Multivariate morphometrics; phenetic difference.

1. はじめに

近年、生物の生息に配慮した河川整備の必要性が広く認識され、魚類および両生類の移動や繁殖と環境条件との関係が詳細に調査されている。その結果、生息場所として具備すべき環境条件を満たした河川環境の整備が積極的に行われつつある^{1) 2) 3)}。しかし、これら魚類や両生類の餌となることで重要であり、また生物多様性の点ではこれら大型脊椎動物をしのぐ昆虫類に対しては十分な配慮がなされているとはいえない。昆虫類では、トンボやホタルなど一部の分類群で同様の試みがなされつつあるが^{1) 4) 5)}、それら昆虫類は、幼虫が水中で生活すること、生活環の一部を陸空域で経過すること、成虫期に空中を自由飛翔することなどの共通点をもつものばかりである。よって、水面や水中を主たる生活場所とする流水棲昆虫の保全を念頭に置いた研究はわが国においてほとんど行われていないのが実情であり、保全指針も皆無といえる。特に水面生活者は曇天、雨天時であっても観察が容易なこと、水生網による水中の物理・生物的な攪乱なしにその生息状況や行動をみてとれることから、環境教育や自然公園での観察会、そして環境指標として特異の利用価値を持つ。このため、水域の生物および環境の総合的保全、ならびにその啓蒙活動において流水水面を主たる生活の場とする生物に関する情報の集積は不可避免的な課題と位置づけられる。

シマアメンボ *Metrocoris hystro* は、わが国の溪流環境を代表する昆虫で、日本本土の流水水面に生活するアメンボであり⁶⁾、生物多様性保全の観点から極めて重要な種である。生活環の一部を流水中で生息する昆虫には、一般に「定着のサイクル：Colonization Cycle」^{7) 8)}のあることが指摘され、様々な水生

* 和歌山大学システム工学部

(Department of Environmental Systems, Faculty of Systems Engineering, Wakayama University)

** 和歌山大学地域共同研究センター

(Center for Joint Research and Development, Wakayama University)

昆虫類で実証されている^{9) 10) 11)}。これに対し、流水面に生息する昆虫では、カナダの河川において、水面に生活するアメンボの一種 (*Gerris remigis* Say) で移動距離の点において「定着のサイクル」とみなされる上流方向への補償移動が見られることが報告されている¹²⁾。しかし、落差が大きく、急流が多いわが国の溪流部に生息するシマアメンボについては、果たしてどの程度の上流方向への移動が可能であるかは疑問視される。ただし、急流を下流方向に押し流されるばかりでは、本種が選好する渓流域への定着や安定した発生は不可能となる可能性が高い。トンボやホタルなど成虫が比較的高い飛翔能力をもつ水辺の昆虫種と比較して、飛翔能力に劣る本種は環境悪化からの回避が困難と思われる。また、その低い移動能力のため、各集団ごとの遺伝的な分化水準が比較的高いことが推察される。実際に昆虫類では、同一種であっても局所集団ごとに高い遺伝的分化を遂げているものが多数存在し、これらには移動能力の比較的高いトンボ類や甲虫類さえも含まれている¹³⁾。これらの保全は、一定の属性をもつ局所集団とその生息環境を単位として遂行する必要がある。シマアメンボにおいても、生物多様性保全の観点から、各局所集団とその遺伝的属性を維持することが保全上の必要事項である可能性が極めて高い。しかしながら、本種においてはそのような観点からの研究は一切行われていない。そこで、本研究はその初歩的研究として、シマアメンボの移動状況を標識再捕法で、局所集団の固有性を形態形質の多変量解析手法で把握することを試みた。なお、本種の成虫および幼虫は通常無翅であり飛翔不可能であるが、秋季には翅を備えた有翅型成虫が出現するといわれている¹⁴⁾。無翅型と有翅型では移動能力や行動に顕著な分化が生じている可能性が高いため^{15) 16)}、本研究ではこれらを別個に調査した。

2. 材料および方法

2. 1 野外調査概要

和歌山県海草郡野上町の貴志川支流の全長約60mの流路を調査範囲とし、シマアメンボが高密度で生息するプールを4区画設定した(図1)。本河川はStrahler¹⁷⁾の次数区分における1次河川であった。1999年8月から10月の約2か月間、3～7日おきに各区画において標識、再捕獲を行った。シマアメンボ成虫の採集は水生網を用い、各区画当たり20分間実施した。原則として、各調査日に捕獲したシマアメンボ成虫は、捕獲日および捕獲区画の識別が可能となるように油性ペイント(三菱ペイントマーカー)で標識を施し、これを放逐、再捕獲してそのデータを分析した。2回目以降の調査では同様の操作を既存標識の確認後に行った。捕獲したシマアメンボ成虫は性および翅型の別を記録し、捕獲した区画内に放逐した。ただし、全調査日(8月9, 12, 16, 19, 24, 31日, 9月6, 13, 17, 21日, 10月2日)のうち、9月21日および10月2日には初採集個体に標識は施さず、再捕獲個体の標識のみを確認した。また、第1

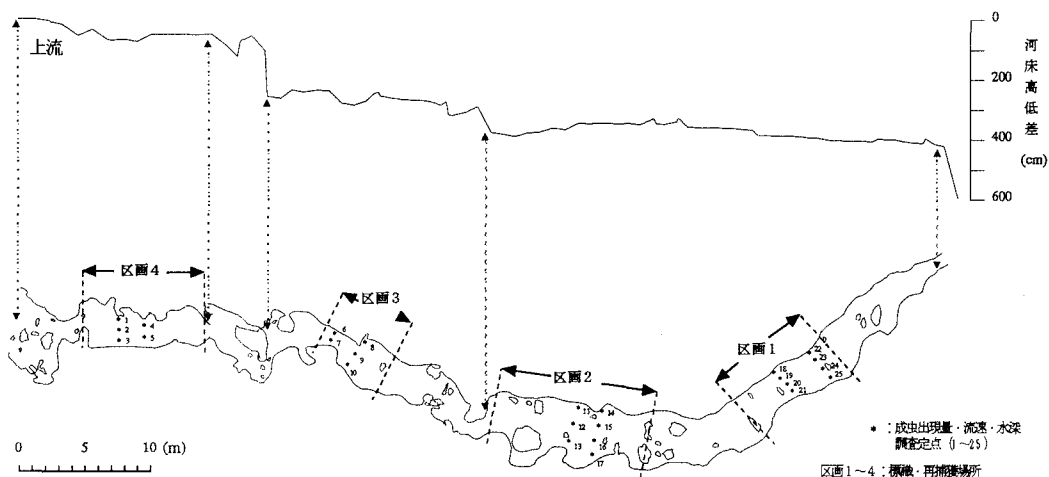


図1. 野外調査場所の流路平面・断面概略模式図(和歌山県野上町)

回目の捕獲は区画4を除く3区画で実施した。標識再捕獲は午前10時から午後2時の間に実施した。

なお、調査範囲の流路定点（1～25；図1）における水深と表層流速を8月31日、9月13日および21日に測定して、常法¹⁸⁾により流量を算出するとともに、定点を中心とする半径10cmの円内に50秒間に出現するのべ成虫数（出現率とする）を9月13日に計測した。これら水象および出現率の調査は、午後2時から午後4時の間に実施した。さらに、調査範囲の流路の勾配を測量調査し（図1）、野上町の1999年8月から10月の降雨量データを照会することによって、調査地におけるシマアメンボ成虫の移動傾向、ならびに移動と降雨、流路勾配との関係を検討した。

2. 2 外部形態解析

生物の表現型の分散は、環境分散と遺伝分散の相加および相乗効果によって決定される^{19) 20)}。ある生物の複数の局所集団はそれぞれ集合体としての異なる遺伝的性質をもち、さらに相互に異なる環境下において発育するため、局所集団ごとに異なる表型学的特徴を表現型としていることが期待できる。この表型学的特徴の変異を指標として局所集団やその構成個体を明確化できれば、種集団内における遺伝的分化水準や局所集団間の個体の移出入の状況を、間接的ではあるが、比較的容易にモニタリングすることが可能と考えられる。特に昆虫類は外骨格をもつ生物であるため、複数個体の特定発育段階の外部形態を相互に比較することによって特有の表現型を示す個体および集団を判別することは原理的に容易である。なお、シマアメンボには顕著なアロメトリー現象や、翅型以外に多型現象のあることは知られていない。そこで本研究では、シマアメンボ外部形態の多変量解析による遠隔地集団の相互判別を試み、その結果と標識再捕法によって得られた結果とを比較し、外部形態による集団判別の利用可能性を検討するとともに、本種の移動、ならびにその帰着としての局所集団の固有性の成立と維持の機構について考察することとした。

多変量解析には表1に示した

表1. 判別分析に供した無翅型雄の採集地、地点および標本数

6集団の無翅雄成虫を供試した。各集団個体の採集範囲は全長70mの流路内とした。シマアメンボの採集は、1998年9月下旬から10月上旬にかけて、表1に示した和歌山県の5地点および京都府の1地点で行った。これら計6地点の相互の直線距離は表

採集地 (集団)	水系	海拔 (ca.: m)	緯度	経度	標本数	採集日
柵	有田川	280	N 34° 06′	E 135° 22′	9	1998年9月28日
高野山	有田川	810	N 34° 13′	E 135° 36′	6	1998年10月7日
美里	紀ノ川（貴志川）	190	N 34° 08′	E 135° 26′	4	1998年10月7日
桂瀬	紀ノ川（貴志川）	150	N 34° 08′	E 135° 24′	6	1998年10月7日
野上	紀ノ川（貴志川）	80	N 34° 08′	E 135° 18′	10	1998年10月7日
西賀茂	賀茂川（淀川）	200	N 35° 13′	E 135° 44′	4	1998年10月10日

2の通りである。柵および高野山の個体は有田川水系、美里、桂瀬および野上の個体は紀ノ川水系、そして西賀茂の個体は淀川水系に生息するものであった。柵、高野山、桂瀬、野上および西賀茂の調査河川はStrahler¹⁷⁾の次数区分における1次河川であり、美里の調査河川のみがStrahler¹⁷⁾の次数区分における2次河川であった。採集は水生網を用いた見つけ捕り法で行い、採集したシマアメンボは

表2. 各採集地点間の直線距離 (km)

	柵	高野山	美里	桂瀬	野上	西賀茂
柵	-					
高野山	26	-				
美里	7	19	-			
桂瀬	6	21	2	-		
野上	7	27	10	8	-	
西賀茂	113	95	108	110	110	-

直ちに99.5%エチルアルコールを満たしたサンプル瓶に収容して実験室に持ち帰って、風乾させ測定に供した。測定形質は図2に示した25形質とした。6集団がどの程度形態的に独自性を有し、どの程度の重なり合いがあるのかを明らかにするために判別分析を行った。この方法では、各個体群間のマハラノビスの汎距離に基づいて判別式を求め、これにしたがって各標本がどの既知の集団に属するかを決定した。集団間で形質間の分散・共分散行列の同質性を確認し、判別分析では群間でこみにされた分散・共分散行列を用いた。もし、各集団が形質空間の中で完全に独自性を保っていれば、ある集団からの標本は正しくその集団に判別される。集団間で形態の重なり合いが大きくなるほど、誤判別率が増加することになる。さら

に、集団間の表型的な分化にどのような変異性を持つ各形質がどの程度寄与しているかを検討するために、標準化された正準判別係数を算出するとともに、一元配置分散分析によって集団間の平均値の有意な差を確認した後、集団内の分散成分と集団間の分散成分を各形質について求めた。

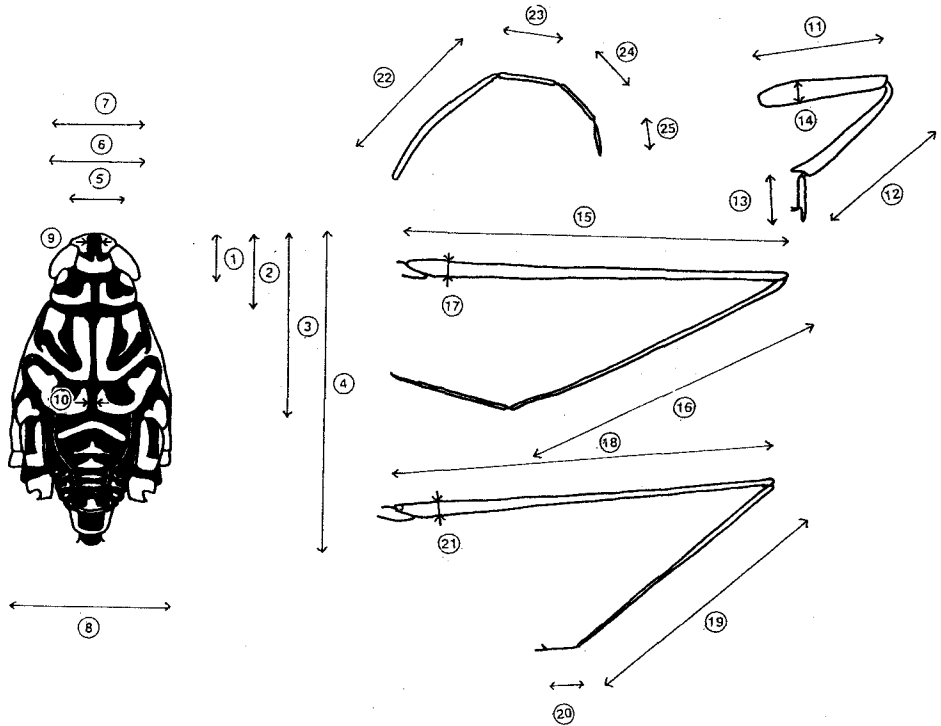


図2. 外部形態測定部位とその名称

1. 頭長, 2. 頭部-前胸長, 3. 頭部-胸部長, 4. 体長, 5. 頭頂部幅, 6. 前胸前縁幅, 7. 前胸後縁幅, 8. 体幅, 9. 頭部斑紋幅, 10. 胸部斑紋幅, 11. 前脚腿節長, 12. 前脚脛節長, 13. 前脚ふ節長, 14. 前脚腿節幅, 15. 中脚腿節長, 16. 中脚脛節長, 17. 中脚腿節幅, 18. 後脚腿節長, 19. 後脚脛節幅, 20. 後脚ふ節長, 21. 後脚腿節幅, 22. 触角第1節長, 23. 触角第2節長, 24. 触角第3節長, 25. 触角第4節長.

3. 結果

3. 1 野外における有翅型成虫出現比率

8月9日から9月17日までに標識を施した純個体数は無翅雄86匹, 無翅雌99匹, 有翅雄5匹, 有翅雌26匹であった(表4)。したがって, 本調査期間を通じての本種の有翅型出現比率は14.4% (雄5.5%, 雌20.8%)であり, 当地における出現個体の大部分は無翅であったことが判明した。なお, 有翅型成虫の出現は8月16日から9月21日まで認められた。

3. 2 野外における移動率と移動方向の推定

まず, 8月9日から9月21日(標識は17日まで実施)までの連続した2回の調査において, 新鮮な標識個体を放逐した区画と, これを再捕獲した区画の位置関係に基づき移動方向の一般傾向を把握した。表3に示したように, 連続した2回の調査における再捕獲個体数は無翅型雄で59匹, 無翅型雌で72匹であり, 再捕獲率はそれぞれ68.6%, 72.7%となった。同様に, 有翅型の再捕獲個体数は雄が0匹, 雌が10匹であ

り、再捕獲率はそれぞれ0%，38.5%であった。

このうち、無翅型成虫で上流方向への移動が確認された個体は、雄では再捕獲個体の3.4%，雌では2.8%であった。一方、下流方向への移動が確認された無翅型成虫は、雄では再捕獲個体の10.2%，雌では13.9%であった。したがって、雌雄ともに再捕獲個体の約85%が区画内に定住していたことが判明した。

表3. 8月9日から9月21日までの連続した2回の調査によって把握した成虫の移動率と移動方向

標識個体数*	総数	再捕獲個体数**		
		-	0	+
無翅雄	86	59 [68.6]	6 (10.2)	51 (86.4)
無翅雌	99	72 [72.7]	10 (13.9)	60 (83.3)
有翅雄	5	0 [0]	0 (-)	0 (-)
有翅雌	26	10 [38.5]	2 (20.0)	8 (80.0)

* 8月9日から9月17日までの区画1～3における9回の調査、および区画4における8回の調査で初めて標識された個体の総数（純個体数であり、のべ数ではない）。

** 標識を施した調査回（全9回）の次回調査時（3～7日後）に再捕獲された個体の数。
-は標識放逐区画より下流区画での再捕獲、+は標識放逐区画より上流区画での再捕獲、0は標識放逐区画での再捕獲を示す。
[]は再捕獲率（%）、()は再捕獲個体に占める比率（%）。

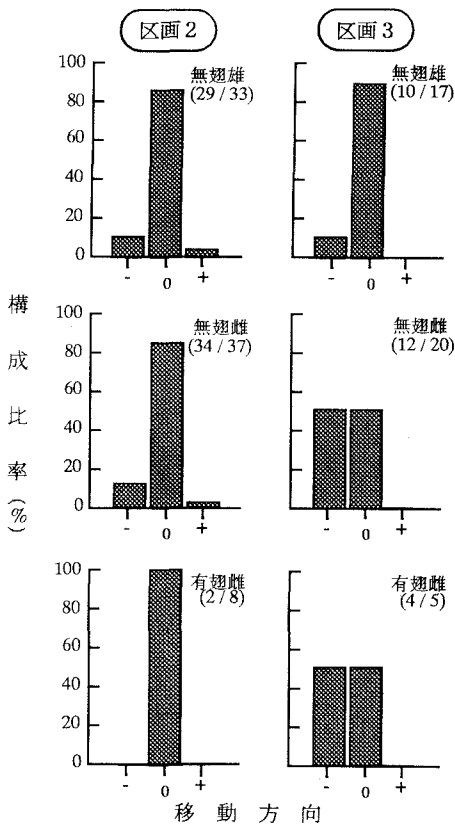


図3. 再捕獲した成虫の移動方向別の構成比率

上流方向への移動を+，下流方向への移動を-とする。
()は再捕獲個体数／標識個体数。

無翅型成虫においては再捕獲できなかった全個体（雄27匹，雌27匹）が調査区画外への移動を達成したと仮定しても、雌雄ともに全体の約60%が定住していたこととなる。雄の有翅型雌成虫では下流方向への移動だけが確認され、その比率は再捕獲個体の20%であった。よって再捕獲された有翅型雌の80%は区画内に定住していたこととなる。有翅型成虫においては再捕獲できなかった全個体（雄5匹，雌16匹）が調査区画外への移動を達成したと仮定した場合、

雄で100%，雌で約70%の個体が区画外へ移動したことになる。ただし、再捕獲されなかった全個体が区画外への移動を達成したと仮定した場合であっても、有翅型の出現率は低いため、本種では雄で56.0%，雌で54.4%と、雌雄ともに過半数の個体が区画内に定住していることが示された。実際には死亡個体が存在するため、本種の移動率はこれよりも低いと考えられた。

次に、隣接する上下流方向のプールへの移動を実際に確認可能であった区画2と3について、上記と同様の方法で再捕獲個体に占める移動個体の方向性と相対的な構成比率を算出した。図3に示したように、その結果に見られる傾向は区画1と4を含めた既述の結果と概ね一致しており、既述の結果は区画4および区画1の上下流方向への地形的要因や、これら2区画では片側方向への移動個体しか確認できない点を勘案しても、調査域における本種の移動傾向を示していると考えてよいと思われた。

3. 3 降雨、河川勾配と移動との関係

図4に調査期間中の調査域近傍における降水量を示した。日当たり降水量の推移から8月と9月の多雨期間および少雨期間をそれぞれ選定し、図4に示した4期の移動状況を各区間ごとに比較することによって降雨、河川勾配と移動との関係を検討した。降水量は8月少雨期間で1mm，8月多雨期間で164mm，9月少雨期間で19mm，9月多雨期間

で113mmであった（図4）．8月少雨期（31日），ならびに9月少雨期（13日）および9月多雨期（21日）末期の河川流量および定点における流速を表4に示した．

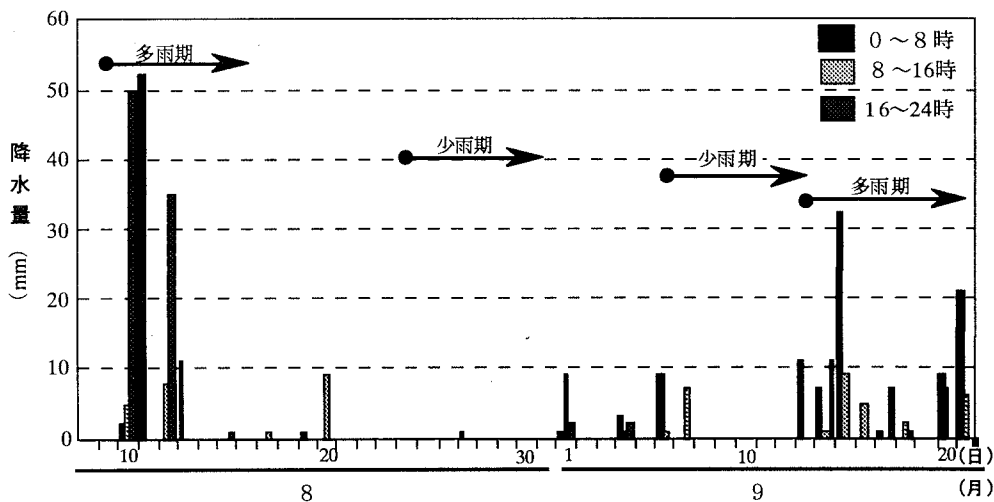


図4. 和歌山県野上町における調査期間中の降水量

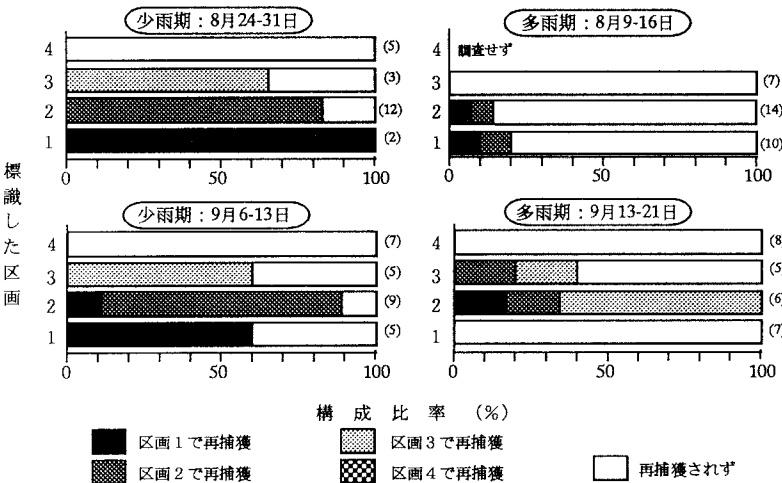


図5. 少雨期および多雨期における標識虫放逐区画ごとの再捕獲区画別の成虫構成比率 () は標識虫数.

の相関関係が認められた (Kendallの順位相関係数 $\tau = -1.0$, $z = -2.04$, $p = 0.04$) . ただし, その他の2区画においても降雨量と同区画における再捕獲率との間に負の相関係数が得られたが, 有意な相関関係とは認められなかった (ともに Kendallの順位相関係数 $\tau = -0.67$, $z = -1.36$, $p = 0.17$) . また, 少雨期に確認できた移動は区画2から区画1への下流方向への1個体の移動だけであったが, 多雨期には区画1と区画2, 区画2と区画3の間で上流方向と下流方向の両方向への移動個体が比較的高頻度で認められた.

表4に示したように多雨期には河川の増水が著しく, 流速が顕著に増加した. また, 少雨期には, 成虫の出現頻度は流速が4.0cm/秒以下で安定した, 緩やかな流れで高かった.

多雨期後の最終調査時 (10月2日) に各区画に生息していた個体に占める放逐区画別の個体数比率と初

図5に各調査期間における移動状況をまとめた. 区画4を除く3区画において, 少雨期には放逐区画で再捕獲される個体数比率が60%以上であったのに対し, 多雨期にはこれが20%以下であった. したがって, 多雨期には移動または死亡の頻度が高くなることが判明した. 少雨期および多雨期とも各2回の調査を行った区画1～3について個別に検討したところ, 区画3では降雨量と同区画における再捕獲率との間に強い負

表4. 少雨期と多雨期の流速、水深、および流量、
ならびに少雨期の成虫出現率

測点 ¹⁾	出現率 ²⁾	少雨期：8月31日	少雨期：9月13日	多雨期：9月21日
		流速 ³⁾ (水深) ⁴⁾	流速(水深)	流速(水深)
1	×	9.2 (15)	9.2 (19)	・ (42)
2	##	4.0 (20)	4.3 (20)	・ (38)
3	###	- (9)	- (12)	・ (29)
4	×	9.2 (9)	12.8 (11)	33.9 (48)
5	×	4.0 (6)	14.5 (7)	33.0 (41)
6	×	11.0 (13)	17.2 (13)	・ (36)
7	×	20.7 (15)	19.8 (15)	・ (26)
8	###	- (20)	- (14)	13.6 (48)
9	×	10.1 (23)	6.6 (25)	・ (47)
10	###	3.1 (9)	- (9)	10.6 (27)
11	×	- (9)	- (12)	40.0 (34)
12	###	- (20)	- (28)	50.6 (55)
13	×	- (24)	- (24)	34.8 (43)
14	##	- (9)	- (9)	- (28)
15	×	9.2 (13)	5.7 (9)	47.1 (14)
16	×	7.5 (13)	8.4 (19)	・ (36)
17	##	- (5)	- (7)	27.7 (28)
18	×	- (4)	- (3)	・ (18)
19	×	7.5 (12)	6.6 (10)	11.0 (20)
20	#	- (4)	5.9 (6)	40.0 (29)
21	×	11.0 (16)	8.4 (16)	・ (35)
22	×	5.2 (15)	5.9 (14)	50.6 (30)
23	×	10.1 (16)	11.0 (16)	49.7 (26)
24	×	- (11)	5.9 (10)	45.3 (19)
25	##	- (6)	- (6)	43.6 (13)
流量 (m ³ /sec.)		0.01	0.02	0.21

¹⁾ 図1に標記

²⁾ 測点を中心とする半径10cmの範囲に出現するのべ成虫個体数を50秒間調査
(×：0～1匹、#：2～3匹、##：4～6匹、###：7匹以上)。

³⁾ cm/sec. (*は55.5cm/sec.以上、-は2.4cm/sec.以下) ⁴⁾ cm

うな上流方向への移動は多雨期に比較的高頻度で見られることが示された。これに対し、いずれの区画でも下流方向への移動は達成可能であると考えられること、また、上流方向への移動が確認された個体よりも、下流方向への移動が確認された個体の方が多かったことから(表3)、本種成虫は集団全体として下流方向への移動傾向のあることが示唆された。しかし、1週間以下の短期間では、再捕獲個体の80%程度が放逐区画に定住していることが確認され、本種成虫が水の流れを利用して積極的に流下しているとは認められなかった。

3. 4 判別分析

各供試集団の判別結果を表5に示した。判別分析では、高野山および西賀茂の集団は誤判別されることがなかった。ここで、有田川水系の高野山と柵の集団が相互に誤判別されなかったことは注目し値する。その他の4個体群(柵, 美里, 桂瀬,

表5. マハラノビスの距離による判別分析での各個体群への判別率(%)

	柵	高野山	美里	桂瀬	野上	西賀茂
柵	89	0	0	11	0	0
高野山	0	100	0	0	0	0
美里	0	0	75	25	0	0
桂瀬	0	0	33	67	0	0
野上	0	0	0	10	90	0
西賀茂	0	0	0	0	0	100

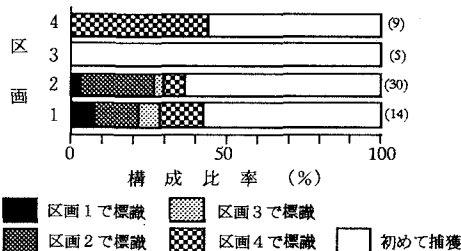


図6. 発生期末期の各区画で捕獲した成虫の
標識・放逐区画別の構成比率
() は捕獲虫数。

捕獲個体の比率を図6に示した。区画1と2では全生息個体の約40%が標識虫であり、全4区画で放逐された個体を含むことが確認された。区画3では過去に放逐された個体の確認はできなかった。区画4の再捕獲虫は全体の約半数で、これらはすべて区画4で放逐された個体であった。なお、区画4においては、8月と9月の少雨期間と多雨期間のいずれでも、同区画で放逐した個体とその他の区画で放逐した個体のいずれもが再捕獲されていなかった(図5)。これは、おそらく、区画4から上流方向への移動が可能であったためと思われる。

これらのことから、調査域内で高低差が1.5～2mと最大となっている区画3から区画4への本種成虫の移動が困難である状況が示されたといえる。一方、高低差が1m以下の区画1から区画2、および区画2から区画3などへの移動は可能であることが確認された。また、このよ

野上) では、各個体群の67%から90%の標本が正しく本来の集団として判別された。誤判別の内訳は、柵および野上の標本が桂瀬集団と誤判別されたこと、ならびに美里と桂瀬の標本が相互に誤判別されたことであった。本結果では、概ね70%以上の集団構成個体が正しく本来の集団に判別されていることから、各集団の形態は重複しあっているものの、形態的な独自性をかなりの程度保有することを示すと理解できる。

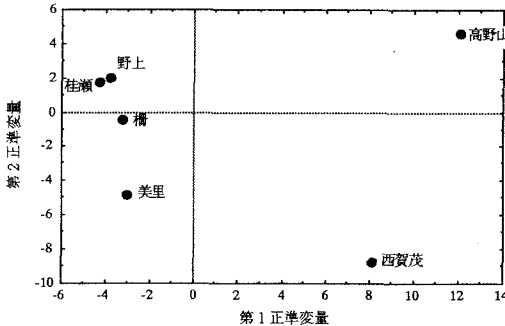


図7. 6地点から採集したシマアメンボ雄の25形態形質を用いた正準判別分析によって算出された第1, 2正準変量の散点図

表6. 6地点から採集した無翅雄における標準化された正準判別係数と寄与率

	正準変量	
	第1	第2
頭長	2.720	-1.571
頭部・前胸長	-0.810	2.212
頭部・胸部長	-1.270	-0.191
体長	2.060	-0.290
頭頂部幅	0.217	-0.414
前胸前縁幅	-1.142	-1.309
前胸後縁幅	2.088	0.188
体幅	1.489	-0.967
頭部斑紋幅	-0.873	1.727
胸部斑紋幅	1.163	0.108
前脚脛節長	-0.213	0.503
前脚脛節長	-1.131	0.135
前脚ふ節長	-1.144	-2.412
前脚脛節幅	1.220	1.002
中脚脛節長	0.367	-0.449
中脚脛節長	-1.333	-0.438
中脚脛節幅	-1.039	1.541
後脚脛節長	1.439	-1.439
後脚脛節長	0.405	-0.510
後脚ふ節長	1.819	0.389
後脚脛節幅	-0.693	0.873
触角第1節長	-1.265	0.783
触角第2節長	-0.414	0.246
触角第3節長	0.969	0.872
触角第4節長	-1.284	0.223
寄与率(%)	59.4	22.8

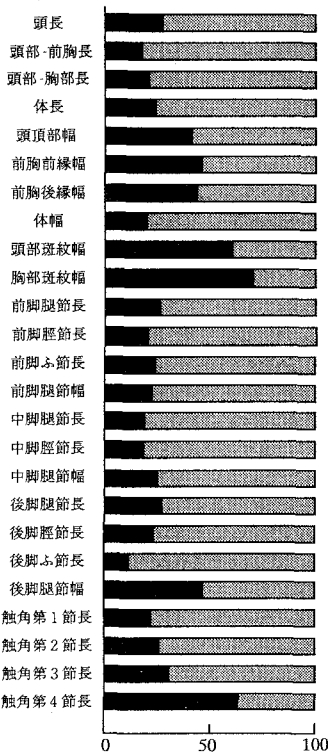


図8. 6地点から採集した無翅雄の25形態形質における群内分散成分と群間分散成分の相対比率(%)

長, 前脚ふ節長) では、いずれも群内分散成分に対する群間分散成分の比が比較的大きく(図8)、集団

る。さらに、同一水系に生息する個体間には、異なる水系に生息する個体間よりも、必ずしも高い表型的類似性があるとは言えないこと、そして、直線距離が近い(8 km以下; 図3) 集団間では誤判別率が比較的高くなることが示唆された。また、桂瀬集団と美里集団は(直線距離、地形および水系の観点から) 起源を共有している可能性が最も高いと推察されるが、実際にこれら相互の誤判別率が相対的に高かった点は注目された。

6 集団の第1, 2 正準変量の平均値の散点図を図7に示した。第1 正準変量は集団を最も分離する座標軸であり、第2 正準変量は第1 正準変量で説明できなかったばらつきから求められたものである。第1, 2 正準変量で全体の分散の82.2%が説明された(表6)。第1 正準変量の数値では大きく2つのグループを区別できた(図7)。1つは高野山および西賀茂の集団で形成されるグループであり、もう1つはその他の4 集団で形成された。柵は高野山と同一の水系であるうえ、緯度、経度、および海拔の点からも西賀茂よりも高野山に類似しているが、柵と高野山の集団は異なるグループであったことは注目された。なお、表6に示したように、第1 正準変量で区別されたグループは相対的に長い頭長をもつグループ(高野山、西賀茂)と、相対的に長い中脚脛節をもつグループ(その他の4 集団)の別であると考えられた。第2 正準変量の数値は、表6に示したように、頭部・前胸長と前脚ふ節長のそれぞれの相対的な長さを反映すると見なされたが、桂瀬と野上の集団のほかは、明確なグルーピングが困難であった(図7)。ただし、第1 正準変量の数値では同一グループと見なされた高野山と西賀茂の集団は、第2 正準変量によって明確に区分された。これら第1, 2 正準変量への寄与が特に大きかった(係数の絶対値が大きかった) 各形態形質(頭長, 中脚脛節長, 頭部・前胸

間での分化の程度を示すと理解することに問題があるとは見なせなかった。これに対し、頭部および胸部の斑紋幅、ならびに触角第4節長では相対的に大きな群内分散成分を示したことから（図8）、これらの形質は集団間での分化の程度が低いと考えられた。

4. 考察

標識再捕法を用いたシマアメンボ成虫に関する調査から、本種成虫の大部分は単一のプールに留まる傾向の強いことが明らかになった。水面は水の流れにしたがって概ね全体として下流方向への移動をすることから、本種成虫は総じて上流方向への移動運動（movement, locomotion）を積極的に行っていると解釈できる。そして、プールに留まらない個体では、より上流の地点に移動する個体よりも、より下流の地点へ移動する個体の比率が高いことが明らかになった。また、移動距離の点においても、上流方向への移動距離よりも、下流方向への移動距離が相対的に長いことが示された。これらのことは、本種は基本的に水の流れに逆らって運動するものの、水流によって下流方向への移動を余儀なくされる個体が、上流方向への移動を達成する個体よりも多く、より長距離を移動することを示唆している。本研究において本種の定住性の高いことが示唆されたことは、止水において本種がなわばり構造をもつこと²¹⁾と矛盾しない。下流方向への移動は、本調査区画2～4のいずれの区画で放逐した個体にも認められ、隣接した調査区域外まで到達するものが確認されたが、上流方向への移動は調査区画1および2で放逐した個体がそれぞれ隣接する調査区画に移動しただけであった。特に、区画3で放逐した個体が区画4で再捕獲されることはなかった。上流方向への移動のあった区画1と2、ならびに2と3の間の高低差は最大でも1m程度であったのに対し、上流方向への移動が確認されなかった区画4と3の間の高低差は1.5～2.0mであり、勾配も急でほぼ垂直に切り立っていた。シュート・アンド・プール構造の連続であるわが国の溪流部における本種の生息環境では、このような滝状の河川構造の存在により、下流から上流への個体の移動は制限されているものと考えることができる。また、多雨期と少雨期における標識再捕の結果から、上流地点への移動は、多雨期に比較的多いことが示唆された。水面においては、飛翔によらないアメンボ類の移動運動は、主として滑走（gliding）と跳躍（leaping）によって行われる²²⁾。本種が、増水時に流速を増した河川水面上を滑走して落差1mの流路を移動するとは考えにくい。比較的大きな落差のある流路での上流地点への移動は、跳躍によるものと考えられる。しかし、本種の平時の跳躍能力は1mには到底およばない。多雨期の増水によって水面が上昇すること、通常乾燥している場所にできる水溜まりを一時的に利用すること、雨滴や飛沫による水の不規則な3次元的な運動を利用すること、そして陸域での歩行などによって、雨天時や増水時、またはその直後に積極的な上流地点への移動を達成していると推察できる。実際に、本種が上流方向への移動に際し、どのような河川の物質的構造を利用しているのかを明らかにすることは、本種の局所集団の保全にかかわる重要な今後の研究課題として本研究で明確になった点といえる。また、出現成虫に占める構成比率および再捕獲率ともに低かった有翅型成虫の移動状況の詳細とその機能の解明も今後の課題である。

本種は、一般に、上流方向への運動および移動習性を持つものの、結果として単一のプールに留まるか、あるいは下流方向への連続した移動を行っており、地形的条件および水象的条件が整った場合にのみ上流地点への移動を達成していると考えられた。そして、実際に上流方向への移動を確認できた個体は極く少数であった。このことは、本種の大部分の個体が陸上を主たる移動経路として分水界を越えたり、異なる流路へ移動する可能性が低いか、またはそれが普遍的でないことを示唆している。さらに、本研究によって、本種は緩やかな流れの、穏やかな水面を選好すること、ならびに高さが1.5mを越える急勾配の流路を上流に向かって越えることが困難であることが示された。したがって、本種の繁殖集団としてのまとまりは、一般に同一次数区分の個別の流路に生息する集団単位であり、種内の遺伝的分化はそれぞれの流路単位で生じる可能性が高いと推察できる。特に、本研究において、本種の局所集団としてのまとまりが水系単位でないことが示唆された点は重要であろう。近年、団地内の緑地やプール・バールなどに、本種の生

息するような河川溪流の水を引き込んで小川を創出し、親水空間を整備する事例が増加しつつある²³⁾が、これら親水機能を担う水路を、水源とした河川流路とは異なる河川流路、ならびに同一河川の上位次数区分流路や異なる同次数区分流路に連結しないことが、本種の多様性保全上においては留意されるべきかも知れない。今後は、柵个体群と高野山个体群のように、同一河川上で近距離にありながら、標高の大きく異なる地点に生息する局所集団間に固有性の顕著な相違をもたらす要因を追及する必要があるだろう。

数理分類学的手法による判別結果から、本種雄成虫の表型的類似性は、生息場所の直線距離が近い（8 km以下）個体間で比較的高いことが示され、同じ水系の異なる河川流路に生息する個体間でこれが必ずしも高いという傾向は見られなかった。また、外部形態（表現型）の分散は遺伝分散ばかりでなく環境分散の相加・相乗効果として表現されるものの^{19) 20)}、少なくとも本実験において誤判別されることのなかった集団については、その他の集団との間に個体レベルでの移出入が皆無であることが証明されたと捉えられる。特に、桂瀬集団と美里集団は（直線距離および地形から考えて）それぞれの起源が共通集団に属しており、相互の遺伝的類似性が最も高いと推察されるほか、個体の相互移動の可能性も最も高いと推察できるが、実際にこれら相互の誤判別率が相対的に高かった点は注目に値する。これらの結果は、標識再捕法の結果から推察された本種の繁殖集団単位 の存在を支持するものと考えられる。したがって、外部形態の多変量解析は本種の個体群構造や地域固有集団のモニタリングに有効な手法として利用できる可能性が高いといえる。さらに、正準変量への寄与が大きい形質として、第1変量でも第2変量でも、測定値が必ずしも大きくない付属肢長と付属肢ではない身体一部の形質長が抽出されたこと、そして特に、付属肢においては前脚ふ節長と中脚脛節長の寄与度が高かった点は意義深い。すなわち、このことから、本解析の結果は、幼生期の発育期間中の温度や栄養摂取量の相違を単純に反映している可能性が低いこと、そして、配偶者や餌の獲得、および水面での流水水面での定位や移動といった生存や繁殖に直接的に関与する形質において集団間での分化水準が高いことを示唆すると理解できる（アメンボ類では、前脚ふ節は餌や配偶者の確保や水面定位において、中脚長は水面での高い移動速度達成やなわばり防衛の点で特に重要な機能を担う⁶⁾）。

今後、集団の表現型の異質性に寄与する遺伝分散の相対荷重を量的に評価することによって遺伝的類似度を数値化し、広範な生息域における生態ネットワークの状況を正確に把握できるものと思われる。さらに、本研究の成果を踏まえ、表型学的類似性の地理的パターン検出に自己相関分析を導入することによって詳細な情報を集積^{19) 20)}し、より簡便に地域集団の固有性とそのパターン形成要因を検出できる展望が拓かれたといえる。

5. 謝辞

本研究は平成11年度 文部省科学研究費（奨励研究A 課題番号 11780402）の交付を受けて行った。現地調査および図版作成にあたっては筒井貴子氏、山尾あゆみ氏をはじめ和歌山大学システム工学部 環境システム学科の学生諸氏に御協力を頂いた。また、和歌山県土木部砂防課にも御協力いただいた。ここに記して感謝の意を表する。

6. 引用文献

- 1) リバーフロント整備センター (1992) まちと水辺に豊かな自然を 2 多自然型川づくりを考える。185 pp. 山海堂, 東京。
- 2) 玉井 信行・水野 信彦・中村 俊六 (1993) 河川生態環境工学 魚類生態と河川計画. 309pp. 東京大学出版会, 東京。
- 3) 応用生態工学序説編集委員会 (1997) 応用生態工学研究序説 生態学と土木工学の融合を目指して。335 pp. 信山社サイテック, 東京。

- 4) 自然環境復元研究会 (1991) 自然復元 特集 ホタルの里づくり. 135pp. 信山社サイテック, 東京.
- 5) 養父志乃夫 (1991) 生きもののすみ環境づくり トンボ編. 157pp. 環境緑化新聞社, 東京.
- 6) 宮本正一 (1961) 日本昆虫分類図説 第1集・第3部. 半翅目・アメンボ科. 39pp, 北隆館, 東京.
- 7) 大串龍一 (1981) 水生昆虫の世界～流水の生態～. 204 pp, 東海大学出版会, 東京.
- 8) Muller, M. (1982) The colonization cycle of freshwater insects. *Oecologia* 52: 202-207.
- 9) Neves, R. J. (1979) Movements of larval and adult *Pycnopsyche guttifer* (Walker) (Trichoptera: Limnephilidae) along factory brook, Massachusetts. *The American Midland Naturalist* 102: 51-58.
- 10) Bird, G. A. & H. B. N. Hynes (1981) Movements of adult aquatic insects near streams in southern ontario. *Hydrobiologia* 77: 65-69.
- 11) Adler, P. H., K. C. Kim & R. W. Light (1983) Flight patterns of the *Simulium vittatum* (Diptera: Simuliidae) complex over a stream. *Environmental Entomology* 12: 232-236.
- 12) Fairbairn, D. J. (1985) A test of the hypothesis of compensatory upstream dispersal using a stream-dwelling waterstrider, *Gerris remigis* Say. *Oecologia* 66: 147-153.
- 13) 本元新作 (1986) 日本の昆虫地理学：変異性と種分化をめぐって. 185 pp, 東海大学出版会, 東京.
- 14) 宮本正一 (1987) シマアメンボ. *インセクトリウム* 24: 16.
- 15) Harrison, R. G. (1980) Dispersal polymorphisms in insects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 95-118.
- 16) Roff, D. A. & D. J. Fairbairn (1991) Wing dimorphisms and the evolution of migratory polymorphisms among the insecta. *The American Zoologists* 31: 243-251.
- 17) Strahler, A. N. (1952) Dynamic basis of geomorphology. *Geological Society of America Bulletin* 63: 1117-1142.
- 18) 新井 正 (1994) 水環境調査の基礎. 168pp, 古今書院, 東京.
- 19) Futuyma, D. J. (1986) *Evolutionary Biology* 2nd edition. (岸 由二他訳「進化生物学 原書第2版」) 612 pp. 蒼樹書房, 東京.
- 20) 宮井俊一 (1989) 地理的変異の解析. 「現代動物学の課題7 進化学：新しい総合」(日本動物学会編). p 367-402. 学会出版センター, 東京.
- 21) 河端政一 (1958) シマアメンボのなわばり構造及び社会構造について. *動物学雑誌* 42: 107-117.
- 22) Caponigro, M. A. & C. H. Eriksen (1976) Surface film locomotion by the water strider, *Gerris remigis* Say. *The American Midland Naturalist* 95: 268-278.
- 23) 岡橋秀典 (1995) 農村と景観：ルールデザインの可能性をさぐる. 「景観のグランドデザイン」(中越信和 編著). p 128-155. 共立出版, 東京.
- 24) 立田晴記 (1993) 短翅性サッポロフキバツタ *Podisma sapporensis* の形状およびアロメトリー関係にみられる地理的変異. *Japanese Journal of Entomology* 61: 625-640.
- 25) 立田晴記・秋元信一 (1994) サッポロフキバツタ *Podisma sapporensis* の形態変異に関する分析. *Japanese Journal of Entomology* 62: 225-234.