Kobe University Repository : Kernel

PDF issue: 2025-07-04

里山の水田地帯で激減したミヤマアカネ(トンボ目：トンボ科)の特異な生息地利用と衰退原因および保全の重要性

東川，航

(Degree)
博士（農学）
(Date of Degree)
2019-03-25
(Date of Publication)
2021-03-25
(Resource Type)
doctoral thesis
(Report Number)
甲第7528号
(URL)
https://hdl.handle.net/20.500.14094/D1007528

※ 当コンテンツは神戸大学の学術成果です。無断複製・不正使用等を禁じます。著作権法で認められている範囲内で、適切にご利用ください。

博　士　論　文

里山の水田地帯で激減したミヤマアカネ（トンボ目：トンボ科）の特異な生息地利用と衰退原因および保全の重要性

平成 31 年 1 月

神戸大学大学院 農学研究科

東 川　航

本稿に含まれる出版論文の目録

第 2 章は次の論文からなる。

Higashikawa, W., M. Yoshimura, T. Yagi and K. Maeto (2016): Microhabitat use by larvae of the endangered dragonfly *Sympetrum pedemontanum elatum* (Selys) in Japan. Journal of Insect Conservation, 20: 407−416.

第 3 章は次の論文からなる。

Higashikawa, W., M. Yoshimura, T. Yagi and K. Maeto (2017): Short and flat grass preferred by adults of the endangered dragonfly *Sympetrum pedemontanum elatum* (Odonata: Libellulidae). Applied Entomology and Zoology, 52: 605−613.

第 4 章は次の論文からなる。

Higashikawa, W., M. Yoshimura, T. Yagi and K. Maeto (2018): Grass and water preference during oviposition by *Sympetrum pedemontanum elatum* in Japan (Odonata: Libellulidae). Odonatologica, 47: 161−178.

目次

第 1 章 序論 1

1 – 1. 水田地帯における水生昆虫類の保全 1

1 – 1 – 1. 生物多様性の保全に関する動向 1

1 – 1 – 2. 湿地環境の減少と水生生物の保全に関する認識の高まり 1

1 – 1 – 3. 里山の水田地帯における水生生物の減少 2

1 – 1 – 4. 水田における水生昆虫類の保全 3

1 – 2. 日本の水田を利用する赤とんぼの衰退 3

1 – 3. ミヤマアカネの衰退状況と保全に関する課題 6

1 – 4. 本研究の目的 7

第 2 章 幼虫期の微小生息地利用 11

2 – 1. はじめに 11

2 – 2. 材料と方法 11

2 – 2 – 1. 調査地 11

2 – 2 – 2. 幼虫の採集と分子同定 12

2 – 2 – 3. ミヤマアカネとマユタテアカネの種特異 PCR プライマーの設計 12

2 – 2 – 4. 幼虫の飼育水を用いた非侵襲的な分子同定手法の検討 15

2 – 2 – 5. 野外における幼虫の微小分布に関する統計解析 16

2 – 3. 結果 17

2 – 3 – 1. HSP および HSE プライマーの特異性 17

2 – 3 – 2. 幼虫の飼育水を用いた DNA 抽出 17

2 – 3 – 3. 幼虫の季節的な微小分布の変化 17

2－3－4. 季節間および微小生息地間における幼虫の体サイズの差異 18

2－4. 考察 19

第 3 章 成虫期の生息地利用 36

3－1. はじめに 36

3－2. 材料と方法 37

3－2－1. 調査地 37

3－2－2. 3 種類の異なる草地処理区間における成虫数の比較 37

3－2－3. 2 種類の異なる草地処理区間における静止成虫数，飛翔成虫数およびタンデム数の比較 38

3－2－4. 統計解析 39

3－3. 結果 40

3－4. 考察 41

第 4 章 産卵場所選択 55

4－1. はじめに 55

4－2. 材料と方法 56

4－2－1. 調査地 56

4－2－2. 交尾時および産卵時に利用される草原の構造および水環境の評価 56

4－2－3. 止水・流水間における産卵打水数の比較 57

4－3. 結果 57

4－4. 考察 58

第 5 章 総合考察 73

5－1. ミヤマアカネの保全単位としての重要性 73

5－2. ミヤマアカネの生息地利用の特異性 74

5－2－1. 幼虫の生息地利用の特異性 74

5－2－2. 成虫の生息地利用の特異性 74

5－2－3. 産卵場所選択の特異性 76

5－3. ミヤマアカネと止水性赤とんぼの生息地変遷 76

5－4. ミヤマアカネと止水性赤とんぼの衰退原因 78

5－4－1. 水田における環境変化 78

5－4－2. 土地利用の変化による生息地の減少と孤立化―滋賀県を例に― 82

5－5. 水田を利用する赤とんぼの保全に関する課題 84

5－5－1. 微小生息地利用を理解する必要性 84

5－5－2. 残存生息地の配置と維持管理 86

5－5－3. 赤とんぼの保全に必要な情報の整理 89

5－6. ミヤマアカネと共に保全されるであろう水生生物群 89

5－7. 湿地性水生生物の保全に関する提言 91

要約 96

SUMMARY 101

謝辞 102

引用文献 103

第1章　序論

1 – 1. 水田地帯における水生昆虫類の保全

1 – 1 – 1. 生物多様性の保全に関する動向

2012 年に開催された「国連持続可能な開発会議」（「リオ ＋ 20」会議）において，持続可能な発展目標（SDGs：Sustainable Development Goals）の構築を目指すことが合意され，これが 2015 年の国連サミットにおいて採択された。SDGs の 17 の目標には，陸域生態系の保護および回復，持続可能な利用の促進および生物多様性損失の阻止が含まれている（Griggs et al., 2013; United Nations, 2018）。それに先立ち，国連によるミレニアム生態系評価（MEA, 2005）では，生態系から得られる様々な恵み（生態系サービス，ecosystem service）を提供する生態系，生物多様性および自然資源を持続的に利用していくために，これらの保全が必須であるとされている。日本においても「生物多様性国家戦略 2012–2020」が策定されており，生物多様性の保全に関して科学的な知見の蓄積が望まれている（環境省, 2012）。

1 – 1 – 2. 湿地環境の減少と水生生物の保全に関する認識の高まり

陸域生態系のうち，多様な水生生物が生息する氾濫原や池沼および小川等の陸水環境は，水質浄化や災害リスクの縮小，湿地を利用して行われるさまざまな生業および文化的な活動への貢献といった重要な生態系サービスを提供してきた（Hansson et al., 2005; Zelder and Kercher, 2005; 鷲谷, 2007）。しかし，このように生態学的に重要な湿地環境は，近年の開発や土地利用の変化に伴って世界的に激減しており，それによって水生生物の多様性が著しく低下したことが指摘されている（Collen et al., 2014; Davidson, 2014; Miras et al., 2014; Turak et al.,

2016)。こうした状況において，1971 年には，水鳥およびその他の多様な水生生物が生息する湿地環境の保全およびその普及啓発を目的としたラムサール条約が制定され，湿地環境を保全する重要性が広く認識されるようになった。これに伴って，ここ数十年で希少な水生生物の保全研究が勢力的に行われるようになってきている（Collen et al., 2014; Davidson, 2014; Turak et al., 2016）。

1 – 1 – 3. 里山の水田地帯における水生生物の減少

日本の伝統的な農業景観である里山は，休耕地や草地，里林，水田，池および用水路といった多様な環境がモザイク的に配置された景観であり（Washitani, 2001），そこでは生物種の多様性が高く維持される（Katoh et al., 2009; Natuhara, 2013）。特に里山の水田は，かつて氾濫原や後背湿地，池沼，湧水地などの自然湿地に生息していた多くの水生生物の代替生息地として機能してきたと考えられている（守山, 1996, 1997; 大庭, 2011; Katayama et al., 2015）。

日本の水田は，主に稲の栽培のために人工的に作られた浅く一時的な湿地環境であり，代かきや冠水および収穫といった人為的な攪乱があり，周囲の土地利用および生態系とともに独特の景観を形成する環境である（Takeuchi et al., 2003; Natuhara, 2013）。こうした半自然的な湿地環境は，河川の流れの制御や，地下水位の保持，砂防，水質浄化および気候緩和といった重要な機能を担うとともに，多様な生物群の生息地としての役割を果たしてきた（桐谷, 2010; Natuhara, 2013）。しかし，このような生態系サービスの一端を担う水田の生物多様性は，耕地整備や灌漑システムの近代化，農薬の使用，放棄田の増加および侵略的外来種の侵入等の変化によって減少しており（大庭, 2011; Natuhara, 2013），その状況は，水生昆虫（西原ら, 2006; 大庭, 2018; 神宮字ら, 2006）や，魚類（端, 1998），両生類（長谷川, 1998; 門脇, 2002）および遷移初期の湿地性植物（関岡ら, 2000;

大黒ら, 2003; 日鷹ら, 2006）等に関する多くの研究によって示されている。

1 – 1 – 4. 水田における水生昆虫類の保全

保全昆虫学（Insect Conservation Biology）においても，世界的な湿地帯の減少に伴う水生昆虫類の衰退は大きく注目されている（Samways, 1994; New, 1995）。水田やため池を含む生息地としての湿地帯は近年著しく分断化されており，体サイズおよび移動能力の小さな水生昆虫類は干ばつ等の一時的な環境変化によって地域絶滅しやすい（Samways, 1994）。日本の水田に生息する水生昆虫類のうち，タガメ等のカメムシ類（大庭, 2018）や，ゲンゴロウ，ガムシおよびホタル等の甲虫類（渋江ら, 1996; 日比ら, 1998; 西原ら, 2006）およびトンボ類（上田, 1998; 神宮字ら, 2006; 河内野, 2015）に関しては，生息環境の解明や保全に向けた研究が数多く行われている。トンボ類のうち，特に赤とんぼは，以下に記すように保全的な観点からの注目度が高い。

1 – 2. 日本の水田を利用する赤とんぼの衰退

里山の水田に生息する水生昆虫の中でも，トンボ目の各種は古来より文化的に馴染み深い昆虫である。日本が古くから蜻蛉洲（あきつしま）と呼ばれてきたように，伝統的な稲作農業においてトンボは豊作・幸福の象徴とされ，戦国時代には「勝ち虫」として兜飾りに用いられていた（Asahina, 1974; 井上・谷, 2010）。現代においても，トンボは子供たちの自然学習教材として活躍しており（八木, 2004; 八木ら, 2006; 藤井ら, 2008），水辺の環境指標として利用される例も多い（例えば，長田ら, 1993; 浜口ら, 2010）。

日本の水田を利用するトンボ類（**Table 1 – 1**）の中でも，「赤とんぼ（darters, meadowhawks）」は古くから親しまれてきた（Asahina, 1974; 井上・谷, 2010）。赤

とんぼは，トンボ科アカネ属（Libellulidae: *Sympetrum*）の各種，またはこれらに加え体色の赤いウスバキトンボ *Pantala flavescens* やショウジョウトンボ *Crocothemis servilia* 等も含まれて認識される場合があるが（井上・谷, 2010），本論文においては前者の意味で捉えることとする。ほとんどが止水種であるアカネ属は, 主として北半球の温帯域から 64 種が知られており（Needham et al., 2000; Schorr, 2018），約半数の種については形態形質と分子マーカーを組み合わせた分類学的整理がなされている（二橋, 2011; Pilgrim and von Dohlen, 2012）。それらのうち，日本に分布または飛来するものは 21 種であり，水田を利用する種はナツアカネ *Sympetrum darwinianum*, ノシメトンボ *S. infuscatum*, アキアカネ *S. frequens*, コノシメトンボ *S. baccha matuinum*，マユタテアカネ *S. eroticum eroticum*，マイコアカネ *S. kunckeli*, ミヤマアカネ *S. pedemontanum elatum* の 7 種が知られている。これらはいずれも，北海道，本州，四国，九州に広く分布する（井上・谷, 2010; 尾園ら, 2013）。ヒメアカネ *S. parvulum* も日陰の水田に生息することがあるが（Watanabe and Taguchi, 1988; 上田, 1998），本種は多くの場合湿地化した休耕田を利用しているため（石田ら, 1988; 青木, 1998; 尾園ら, 2013），ここでは水田の赤とんぼに含めていない。これら 7 種の赤とんぼが日本の水田地帯で繁栄することができた理由として，その生活史が水田の水管理スケジュールに適していたことが指摘されている（上田, 1998; Natuhara, 2013; 青木, 2017）。アキアカネは日本固有種であるが，その他 6 種は国外にも分布し，マユタテアカネ，コノシメトンボ，ミヤマアカネについては国外に別亜種が分布する（石田ら, 1988; 井上・谷, 2010）。

近年，国内各地の水田地帯において赤とんぼが減少している（上田, 1998; Kadoya et al., 2009）。例えば，1990 年代から 2010 年代におけるトンボ目の分布データが良く整備されている滋賀県においては，もともと生息地が限られてい

るために数が少ないコノシメトンボを除くと，平地部の水田地帯において普通種であったナツアカネ，ノシメトンボ，アキアカネ，マユタテアカネが徐々に減少しており，マイコアカネとミヤマアカネは平地部だけでなく丘陵地の水田においても減少が著しい（琵琶湖博物館, 1998, 2018）。「赤とんぼの代表種」として名高いアキアカネの全国的な減少は，これら 7 種の中でも特に注目度が高い（神沢, 2008; 青木, 2017; 小堀, 2018）。また，「日本一美しい赤とんぼ」と称されるミヤマアカネ（**Fig. 1 - 1**）は，全国各地の水田地帯で 1970 年代頃から急速に減少しており（青木, 1998; 尾園・桜谷, 2005; 八木ら, 2006; 井上・谷, 2010; 河瀬, 2018），兵庫県や長崎県の一部地域では本種の保全活動が行われている（安達ら, 2007; 河内野, 2015）。

こうした状況において，水田における農地条件や農法の近代化による赤とんぼの衰退に焦点を当てた研究が始まっている（神宮字ら, 2006; Kadoya et al., 2009; 粟生田ら, 2013; Jinguji et al., 2013; 齋藤ら, 2017; 滋賀トンボ調査グループ, 2018）。これらによると，水田地帯における赤とんぼの主要な減少要因は，種によって異なるようである。それは，赤とんぼの種によって，水田環境の利用の仕方が異なる場合があるためと考えられる（例えば，神宮字ら, 2006）。また，水田に棲めなくなりつつある赤とんぼの分布は，種ごとに選好する環境が整った自然湿地やビオトープ等の小生息地に限られてきている（尾園・桜谷, 2005; 滋賀トンボグループ, 2018）

水田の赤とんぼおよびその生息地の保全計画を議論するためには，第一に各種の各成長段階における生息地利用を詳細に理解する必要がある。しかし，赤とんぼの生態に関する情報の蓄積および整理は十分になされてこなかった。特に，国内のアカネ属種の中で唯一流水性とされるミヤマアカネは，他の水田種よりも 20 年程早く減少を始めており，その特異な衰退原因を特定するための生態

研究は急務の課題であった。

1 – 3. ミヤマアカネの衰退状況と保全に関する課題

ミヤマアカネ *Sympetrum pedemontanum elatum*（Selys, 1872）は，ユーラシア大陸とその周辺の島々に広く分布する *S. pedemontanum*（Müller in Allioni, 1766）の極東島嶼亜種である（Popova, 2004）。西ヨーロッパから沿海州にかけて連続的に分布する大陸亜種（本名亜種）*S. p. pedemontanum* は，植生の豊富な大河川の河川敷や小川，池，湖などに生息することが知られている（Michiels and Dhondt, 1987; Kosterin et al., 2001; Waringer et al., 2005; Gonseth and Monnerat, 2003; Kosterin and Korsun, 2006; Lockwood, 2007; Kalkman, 2014; Tichanek and Tropek, 2015）。本種は IUCN レッドリストにおいて絶滅危惧度 LC（Least Concern）とされる一方で，ギリシャやルクセンブルクにおいては地域絶滅している（Kalkman, 2014; IUCN, 2017）。日本のミヤマアカネも，かつては棚田や平地の水田，農地の小川等に多産し，最普通種のひとつとされてきたが（石田ら, 1988），1970 年代以降に各地で激減し（尾園・桜谷, 2005; 八木ら, 2006; 青木, 1998; 河瀬, 2018），現在では県別レッドリストにおいて千葉県で絶滅（EX），長崎県で絶滅危惧 I 類（CR），東京都で絶滅危惧 II 類（VU），その他 12 府県で準絶滅危惧種（NT）に指定されている（野生動物調査協会, 2017）。北海道や東北地方において本種は河川の氾濫原や小川に比較的安定的に生息しているようであるが（八木, 2004），関東以西では著しく減少している（**Fig. 1 – 2**）。

里山を象徴する生物種の一つとされるミヤマアカネの減少を受け，兵庫県宝塚市において地域住民の協力を得て行われた「ミヤマアカネマーキング調査」では，本種成虫のほとんどが羽化した水域の付近にとどまり，最長でも 8 km 程

度しか飛翔移動しないことが明らかにされた（安達ら, 2007）。田口・渡辺（1985）の研究でも確かめられているように，本種は移動性の乏しい種であり，めったに生息水域の外には出ない。同属種のアキアカネが 60～70 km も飛翔移動する（井上・谷, 2010）のに比べると，その飛翔移動能力の差は歴然である。このように，他の生息地への避難が困難と考えられる本種の地域個体群の多くは，土地利用の変化等に伴う生息地の分断化によって孤立化が進行していると考えられている（滋賀トンボ調査グループ, 2018）。長崎県佐世保市では，本種の残存する数少ない生息地である棚田を「ミヤマアカネ田んぼ」として保全するとともに，本種の生態観察や保全啓蒙活動が行われている（河内野, 2015）。しかし，本種の衰退原因を突き止めるための決定的な情報である各成長段階における生息地利用については，ほとんど知見が得られていなかった。

1 – 4. 本研究の目的

以上のような背景のもと，本研究では，ミヤマアカネの幼虫期（**第 2 章**），成虫期（**第 3 章**）および産卵期（**第 4 章**）における微小生息地利用を，分子生態学および野外実験行動学の手法を用いて詳細に解明した。**第 5 章**では，これらの研究により明らかとなった本種の生息地利用および衰退原因が，水田を利用する赤とんぼの中で極めて特異であることについて，赤とんぼ各種の生態に関する既存研究を参照しながら議論した。また，これらの知見をもとに，水田を利用する赤とんぼの保全に必要な生息地利用に関する研究課題を整理した。最後に，多くの希少な河畔性生物種と生息地を同じくするミヤマアカネを保全する重要性について言及した。

Figure 1 – 1. Adult male of *Sympetrum pedemontanum elatum* (Location/ Period: the Sakasegawa River, Hyogo Prefecture, Japan/ Aug. 24th, 2004)

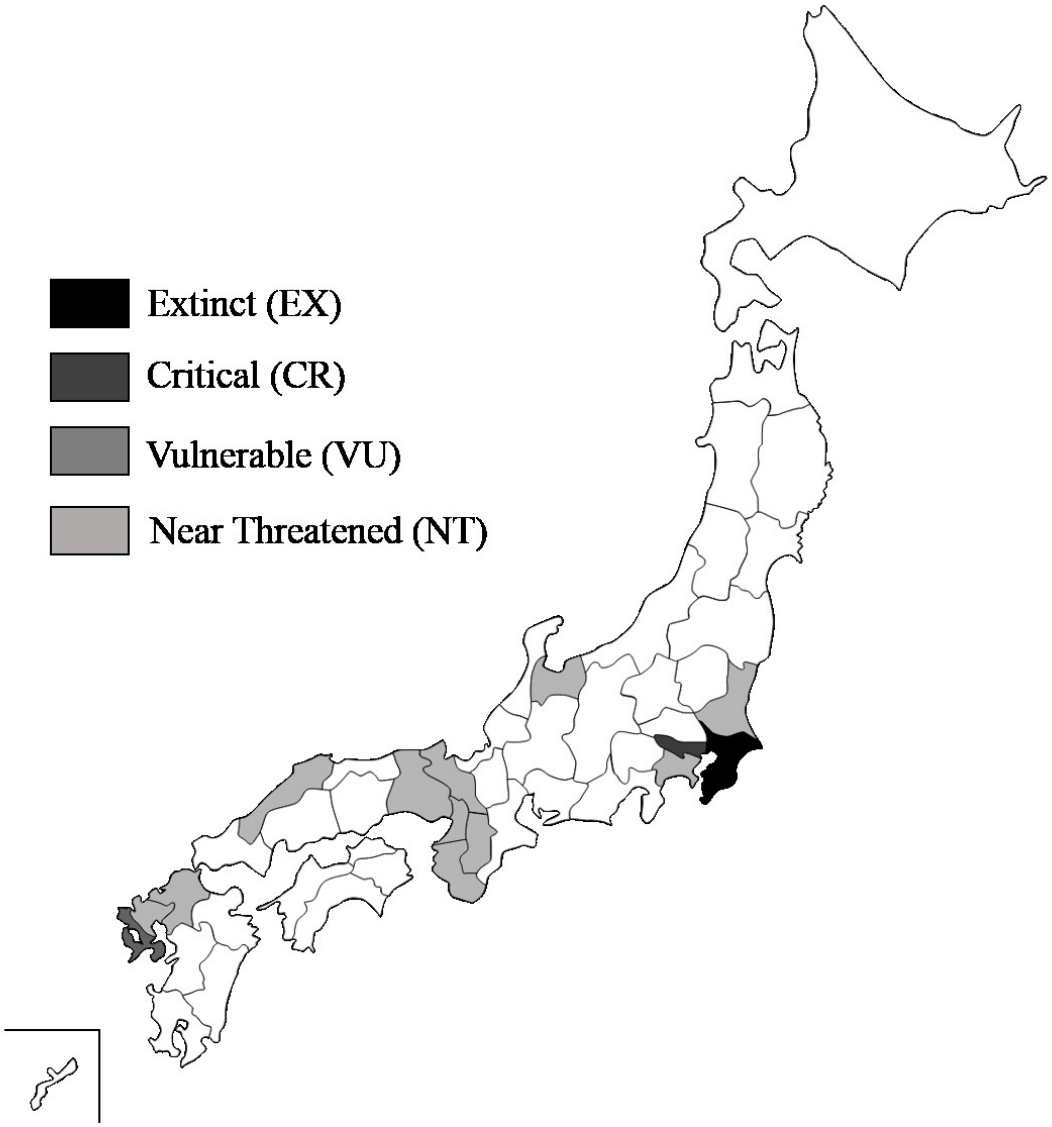


Figure 1 – 2. Prefectural Red List categories for *Sympetrum pedemontanum elatum* in Japan (Association of Wildlife Research and Envision, 2017)

Table 1 – 1. Larval habitats, overwintering stages, and oviposition of Japanese dragonflies in rice paddies

Japanese name[1)]	Family	Genus	Species	Larval habitat[2)]	Overwintering stage[3)]	Oviposition[4)]
ホソミオツネントンボ	Lestidae	*Indolestes*	*peregrinus*	S/F	A	P
オオアオイトトンボ		*Lestes*	*temporalis*	S	E	P
キイトトンボ	Coenagrionidae	*Ceriagrion*	*melanurum*	S	L	P
オオイトトンボ		*Paracercion*	*sieboldii*	S/F	L	P
ムスジイトトンボ			*melanotum*	S/F	L	P
コフキヒメイトトンボ		*Agriocnemis*	*femina oryzae*	S	L	P
モートンイトトンボ		*Mortonagrion*	*selenion*	S	L	P
ホソミイトトンボ		*Aciagrion*	*migratum*	S	A	P
アオモンイトトンボ		*Ischnura*	*senegalensis*	S	L	P
アジアイトトンボ			*asiatica*	S/F	L	P
カトリヤンマ	Aeshnidae	*Gynacantha*	*japonica*	S/F	E/L	M/D
ギンヤンマ		*Anax*	*parthenope julius*	S	L	P
タベサナエ	Gomphidae	*Trigomphus*	*citimus*	S/F	L	A
オグマサナエ			*ogumai*	S	L	A
コサナエ			*melampus*	S	L	A
フタスジサナエ			*interruptus*	S	L	A
オニヤンマ	Cordulegastridae	*Anotogaster*	*sieboldii*	S/F	L	S/F
ナツアカネ	Libellulidae	*Sympetrum*	*darwinianum*	S	E	A
ノシメトンボ			*infuscatum*	S	E	A
アキアカネ			*frequens*	S	E	S
コノシメトンボ			*baccha matuinum*	S	E	S
マユタテアカネ			*eroticum*	S	E	S
マイコアカネ			*kunckeli*	S	E	S
ミヤマアカネ			*pedemontanum elatum*	S - F	E	S
コフキトンボ		*Deielia*	*phaon*	S	L	A/S
ショウジョウトンボ		*Crocothemis*	*servilia mariannae*	S	L	S
ウスバキトンボ		*Pantala*	*flavescens*	S	—	S
ハラビロトンボ		*Lyriothemis*	*pachygastra*	S	L	S
シオカラトンボ		*Orthetrum*	*albistylum speciosum*	S	L	S
シオヤトンボ			*japonicum*	S	L	S
オオシオカラトンボ			*melania*	S	L	S

1) *Sympetrum* species are indicated in bold

2) **S**, stagnation; **F**, flowing water; **S/F**, stagnation or flowing water; **S - F**, needing both of stagnation and flowing water

3) **A**, adult; **L**, larva, **E**, egg, **E/L**, egg or larva

4) **P**, plant tissue; **M/D**, mud or decayed tree; **A**, air on wetland; **S/F**, stagnation or flowing water; **S**, stagnation; **A/S**, air on wetland or stagnation

References

Japanese name - species: Ishida et al., 1988; Ueda, 1998

2): Ishida et al., 1988; Arai, 2010; Ozono et al., 2013; Higashikawa et al., 2016

3) and 4): Ishida et al., 1988; Ozono et al., 2013

第2章　幼虫期の微小生息地利用

2 – 1. はじめに

本州において，ミヤマアカネの卵は 3 月下旬頃に孵化し，幼虫は 6 月下旬から 7 月中旬頃までに成長を終えて羽化する（八木ら, 2006）。ミヤマアカネの幼虫はこれまで流水種とされてきたが（石田ら, 1988; 青木, 1998; 近藤ら, 2005; 尾園, 2013），本種の産卵行動は流れの際にあるたまり（止水域）や，かすかに流れのある水域において観察されていたため（青木, 2017; 東川, 個人観察），幼虫は止水と流水の間の移行帯を利用することが予想されていた。しかし，本種の幼虫はしばしば同属普通種のマユタテアカネの幼虫と同所的に生息し，これら 2 種の幼虫は外部形態による識別が不可能であるため（青木, 2010），これらに関して種を特定した生態調査を行うことが出来なかった。

そこで，本研究では，ミヤマアカネとマユタテアカネの幼虫に関してポリメラーゼ連鎖反応（PCR）を用いた分子同定手法（例えば，Hoogendoorn and Heimpel, 2001; Itou et al, 2013）を開発し，国内の緩流河川におけるミヤマアカネ幼虫の季節的な微小分布の調査にこれを応用した。

2 – 2. 材料と方法

2 – 2 – 1. 調査地

ミヤマアカネは，棚田や伝統的な水田だけでなく，しばしば緩流河川にも生息する（石田ら, 1988; 青木, 2017）。兵庫県宝塚市を流れる逆瀬川（**Fig. 2 – 1**）には近年ミヤマアカネが多産し，安定的に生息している（八木ら, 2006; 安達ら,

2007)。緩やかな丘陵地を流れる本河川においては止水環境と流水環境がモザイク的に存在しており，ミヤマアカネ幼虫の微小生息地利用を調査するのに適している。本河川において， 3m 以内の範囲に接続した止水域と流水域を含む調査エリアを 5 箇所設定し（**Fig. 2 – 1**），それぞれにおいて 4 種類の採集プロットを設定した：（A）浅い止水域（水深 [WD], 3-7 cm; 水面流速 [SFV], 0 cm/s; 低質 [SED], シルト）;（B）かすかに流れる水域（WD, 5-8 cm; SFV, 4-7 cm/s; SED, ほとんどがシルト）;（C）緩流域（WD, 7-11 cm; SFV, 7-15 cm/s, SED, 砂）;（D）強流域（WD, 20-50 cm; SFV, >30 cm/s, SED, 砂礫）（**Fig. 2 – 2**）。

2 – 2 – 2. 幼虫の採集と分子同定

アカネ属幼虫のサンプリングは，2015 年の 3 月から 8 月にかけて，各月の中旬に行った。すべての採集プロットにおいて，50 cm 以上離れた 3 つの 15 cm 四方のコドラートから，1 – 3 cm の深さの低質を採集した。低質の採集には 0.5 mm メッシュの網を用い，これを流れの方向に対するように水中に設置して低質を網の中にかき入れた。次に，実体顕微鏡（SZ-2ILST; Olympus, Japan）の下で，これらの低質中からアカネ属の幼虫を取り出し，デジタルマイクロスコープ VHX – 600（Keyence, Japan）の下で各幼虫の頭幅を計測した。これらの幼虫は DNA 保存のために 100%エタノールを用いて液浸標本とし，-30℃の冷凍庫中に保管した。次に，各標本個体の中脚から DNA を抽出し，種特異 PCR プライマー（2 – 2 – 3 参照）を用いた PCR（Polymerase Chain Reaction）と電気泳動により各標本個体を分子同定した。

2 – 2 – 3. ミヤマアカネとマユタテアカネの種特異 PCR プライマーの設計

2014 年 8 月に，兵庫県においてミヤマアカネとマユタテアカネの成虫を各

種 30 個体ずつ採集した（両種の成虫は外部形態により容易に識別できる）。採集した各成虫の中脚を 20 µl の 50 mM NaOH に浸し，95 ℃で 15 分間インキュベートしたのち，それぞれに 20 µl の 200 mM Tris-HCl を加えることで，標本個体ごとに DNA を抽出した。アカネ属においては，ミトコンドリア DNA の COI 領域よりも核 DNA の ITS1 領域において塩基配列の種間差が豊富であるため（二橋, 2011），本研究の分子同定実験では後者の一部を標的とした種特異プライマーの設計を試みた。各 DNA サンプルに対して，5'-GGC CAA ACT TGA TCA TTT AG-3'（forward）および 5'-GCC CGGC CCT CAG CCA G-3'（reverse）（Palumbi et al., 1991）のプライマーセットを用いた PCR を行い，ITS1 領域を含む複合領域（約 730 bp）を増幅した。この操作は, 5 µl の 2 mM dNTPs, 12.5 µl の 2 × Buffer, 0.5 µl の forward および reverse プライマー（それぞれ 10 pM），0.5 µl の KOD FX Neo （Takara, Japan），1 µl の超純水および 5 µl の DNA 抽出液の合計 25 µl の容量において行った。DNA サンプルごとに調整したこれらの反応液について，サーマルサイクラー（T100^{TM} Thermal Cycler, BIO RAD）において 94℃の温度処理（2 本鎖 DNA の解離）を 2 分間行った直後に，94℃30 秒（DNA2 本鎖の解離），55 ℃30 秒（プライマーの鋳型 DNA への接着）および 68℃1.5 分（標的配列の増幅）の処理を 40 回繰り返し，各サンプルの目的配列を十分に増幅させた。得られた PCR 産物から，illustra GFX kit （GE Healthcare Life Sciences, UK）を用いて各サンプルの DNA を精製した。次に，両種の ITS1 領域における種内個体変異を確認するために，これらの精製 DNA を以下のようにシーケンシングした。はじめに，2 µl の Big Dye Terminator（Applied Biosystems, USA），0.4 µl の forward または reverse プライマー（10 pM），4 µl の 5 × sequencing buffer および 13.6 µl の DNA 精製液（DNA 濃度を 11 ng/µl に調整したもの）の合計 20 µl の混合液をサンプルごとに調整し，これらをサーマルサイクラーにおいて 96℃で 2 分間イ

ンキュベートした直後に，96℃10 秒，50℃5 秒，60℃4 分の処理を 25 回繰り返すサイクルシーケンシングに供試した。次に，エタノール沈殿法によって余剰な蛍光色素を排除し，それぞれのサンプルに 20 µl の Hi Di Formamide を加え 15 秒間ボルテックスしたものを 95℃で 2 分間インキュベートした。その後サンプルを急冷し，ABI3100 Genetic Analyzer（Applied Biosystems）を用いて各サンプルの塩基配列をシーケンシングした。

サンプルごとに forward と reverse プライマーのそれぞれに対応して得られた塩基配列の波形データを DNA Dynamo sequence analysis software（Blue Tractor Software, North Wales, UK）を用いて確認し，波形が乱れた部分については相補鎖の情報をもとに配列の補完を行った。これらの塩基配列データは ClustalW（clustalw.ddbj.nig.ac.jp/）を用いてアライメントし，日本の DNA データバンク（DDBJ; Accession numbers LC107001 – 107018）に登録した。

プライマーの設計

上記の操作によって得たミヤマアカネとマユタテアカネの核 ITS1 領域の一部の塩基配列と，日本に生息または飛来するアカネ属 21 種の同領域の塩基配列データ（二橋，2011）を参照しながら，ウェブツール Primer-Blast（http://www.ncbi.nlm.nih.gov/tools/primer-blast/）を用いて対象 2 種のそれぞれに種特異 PCR プライマー（それぞれ HSP，HSE）を設計した（**Table 2 – 1**）。マユタテアカネに関しては，塩基配列の種内変異を考慮して forward プライマーを 2 種類設計した（HSE-Fa/b）。

設計したプライマーの種特異性の確認

HSP と HSE のそれぞれが対象種の標的領域（ITS1 領域の一部）を正確に増幅するか否かを以下のように確認した。ミヤマアカネとマユタテアカネの成虫

標本を各種 3 個体準備し，各個体の中脚から DNA を抽出した。これらを用いてサンプルごとに 25μl の反応溶液を調整し（2 – 2 – 3 と同様），以下の PCR を行った。HSP を用いた PCR では，94℃の処理を 2 分間行った直後に，94℃15 秒，60.9℃30 秒，68℃1 分の処理を 35 回繰り返した。HSE を用いた PCR では，94℃の処理を 2 分間行った直後に，94℃15 秒，64.2℃30 秒，68℃1 分の処理を 35 回繰り返した。得られた各 PCR 産物は 2 %アガロースゲルを用いた電気泳動に供試し，標的および標的外配列の増幅状況を確認した。

2 – 2 – 4. 幼虫の飼育水を用いた非侵襲的な分子同定手法の検討

2017 年および 2018 年の 5 月から 7 月に逆瀬川において別途採集したアカネ属の幼虫（合計 30 個体）を，30 ml の蒸留水で満たした小容器に隔離飼育した（**Fig. 2 – 3**）。飼育開始後 0.5 時間，24 時間，48 時間，72 時間および 96 時間の各時点で，それぞれの飼育容器から糞等の沈殿物を含む飼育水 480 μl を採取し, 飼育容器に同量の蒸留水を補充する操作を行った。96 時間の飼育において，対象昆虫の生存率が徐々に減少したため, それ以上飼育を延長しなかった（生存率推移：100 % [飼育開始後 0.5 時間]，100 % [24 時間]，93 % [48 時間]，93 % [72 時間]，80 % [96 時間]）。

各時間に採取した飼育水に 3 M 酢酸ナトリウムを 46 μl と 100 %エタノールを 970 μl 加え，これらを 15000 rpm で 20 分間遠心した（Minamoto et al., 2012 と類似の方法）。次に，DNA を含む沈殿ペレットを吸い取らないように注意しながら上澄みをほぼすべて除去し，60℃で 5 分間乾燥させた。これらのそれぞれに超純水（milliQ）を 200 μl 加えたものから, DNeasy Blood and Tissue Kit（Qiagen）を用いて 200 μl の DNA 抽出液を得た。

得られた 200 μl の DNA 抽出液を濃縮するために，以下の操作を行った。そ

れぞれの DNA 抽出液に 3 M 酢酸ナトリウムを 20 µl と 100 %エタノールを 500 µl 加え，-30℃で 1 時間静置したのちに，これらを 15000 rpm で 30 分間遠心した。次に，DNA を含む沈殿ペレットを吸い取らないように注意しながら上澄みをほぼすべて除去したのち，それぞれに 70 %エタノールを 750 µl 加え，これらを 15000 rpm で 5 分間遠心した。再度上澄みを除去したのち，これらを 60℃で 5 分間乾燥させ，それぞれに 10 µl の Elution buffer（GE Healthcare Life Sciences, UK）を加えた。

これらの濃縮された DNA 抽出液について，HSP または HSE を用いた 20 サイクルの PCR を 2 回行い（温度設定は 2 – 2 – 3 と同様），増幅産物を得た。各飼育水サンプルから得た増幅産物を電気泳動した結果と，各飼育幼虫を 2 – 2 – 3 と同様の手法で分子同定した結果を比較した。

2 – 2 – 5. 野外における幼虫の微小分布に関する統計解析

IBM SPSS Statistics software（version 22）を用いて，2015 年の 4 月，5 月，6 月および 7 月におけるミヤマアカネの幼虫の微小分布を一般化線形混合モデル（GLMM）により解析した。3 月および 8 月のデータはサンプルサイズが小さかったため，解析から除外した。本解析の目標変数として，各月に各採集プロットで採集された幼虫数をポアソン分布と対数リンク関数によりモデリングしたものを用いた。採集した月（month）と微小生息地（A–D）およびこれらの交互作用を固定効果とし，調査エリア（1–5）を変量効果とした。また，採集月ごとの微小生息地の効果も解析し，Bonferroni の多重比較を行った。

幼虫の頭幅は，SPSS を用いて一般化線形モデル（GLM）により解析した。各月に採集した幼虫の頭幅データを，微小生息地（A–D）ごとに 5 つの調査エリアでプールし，各月の頭幅に対する微小生息地の効果を検定した。また，微小生

息地間で頭幅の平均を比較するために，Tukey–Krammer の多重比較を行った。さらに，各月において微小生息地（A）から（D）の順序と頭幅の大きさの間に相関関係が認められるか否かを，Kendall の τ 検定により解析した。

2 – 3. 結果

2 – 3 – 1. HSP および HSE プライマーの特異性

HSP または HSE プライマーを用いた PCR において，各対象種から増幅産物が得られた（**Fig. 2 – 4**）。これらの増幅産物をシーケンシングし，対象種の標的配列が正しく増幅されたことを確認した。さらに，両種を含む日本のアカネ属 12 種の DNA をそれぞれのプライマーを用いた PCR に供試したところ，HSP および HSE は対象種の標的配列のみを特異的に増幅することが確認された（**Fig. 2 – 5**）。

2 – 3 – 2. 幼虫の飼育水を用いた DNA 抽出

糞等の沈殿物が確認されなかった飼育開始後 30 分の時点に採取した飼育水 30 サンプルのうち，23 サンプルにおいて HSP および HSE の標的配列が同時に検出された（**Fig. 2 – 6**，シーケンシングによる配列確認も行った）。また，本手法による幼虫の分子同定の成功率は，ミヤマアカネで 0 %，マユタテアカネで約 23 %であった。飼育開始から 24 時間，48 時間，72 時間および 96 時間の時点に採取した飼育水を用いた場合においても，同様の結果が得られた。

2 – 3 – 3. 幼虫の季節的な微小分布の変化

2015 年に採集したミヤマアカネとマユタテアカネの幼虫数は，合計でそれ

ぞれ 184 個体と 33 個体であった。各月に各採集プロット（A–D）で採集されたミヤマアカネの幼虫数を **Fig. 2 – 7** に示した。3 月には，本種の幼虫は微小生息地（A）からのみ採集された。4 月と 5 月には，幼虫の採集個体数は（B）と（C）で増加した。6 月には，ほとんどの幼虫が微小生息地（B）と（C）から採集され，（A）と（D）においてはそれぞれ 1 個体しか採集されなかった。7 月においても同様に，ほとんどの個体が（B）と（C）から，2 個体が（D）から，1 個体が（A）から採集された。8 月には，いずれの微小生息地においても幼虫が採集されなかった。

幼虫数に対する微小生息地と月およびこれらの交互作用の効果は有意であった（**Table 2 – 2**）。特に，微小生息地の効果は，幼虫数が少なかった 7 月を除いて有意であった（**Table 2 – 3**）。それぞれの微小生息地の 1 採集プロットにおける推定平均幼虫数を **Table 2 – 4** に示した。4 月の推定平均幼虫数は（A），（B）および（C）において（D）よりも有意に多かった（微小生息地間の多重比較において，A 対 D，$p = 0.006$；B 対 D，$p = 0.008$；C 対 D，$p = 0.004$）。しかし，5 月の推定平均幼虫数は，（A）および（B）において（C）および（D）よりも有意に多かった（多重比較において，A 対 C，$p = 0.032$；A 対 D，$p = 0.013$；B 対 C，$p = 0.033$；B 対 D，$p = 0.013$）。6 月および 7 月の推定平均幼虫数は，微小生息地間で有意に異ならなかった。

2 – 3 – 4. 季節間および微小生息地間における幼虫の体サイズの差異

各月の各微小生息地におけるミヤマアカネ幼虫の平均頭幅を **Fig. 2 – 8** に示した。5 月の幼虫頭幅は，微小生息地間（A–D）で有意に異なり（$F_{2, 60} = 11.490$；$p < 0.001$），（B）および（C）において（A）よりも大きかった。一方で，4 月，6 月および 7 月の幼虫頭幅は微小生息地間で有意に異ならなかったが（4 月，$F_{2,}$

$_{93}$ = 1.232，p = 0.297 ; 6 月，$F_{3, 21}$ = 2.176，p = 0.128 ; 7 月，$F_{3, 9}$ = 0.798，p = 0.525），それぞれの月において（A）から（D）の方向に頭幅が徐々に増大していた。4 月および 5 月においては，微小生息地（A）から（D）の順序と幼虫頭幅の間に有意な正の相関が確認された（4 月，τ = 0.311, n = 83, p < 0.001 ; 5 月，τ = 0.383, n = 61，p < 0.001）。6 月および 7 月においては，これらの間に有意な相関は無かった（6 月，τ = 0.212，n = 21，p = 0.240 ; 7 月，τ = 0.267，n = 13，p = 0.255）。

2 – 4. 考察

本研究では，外部形態による識別が困難なミヤマアカネとマユタテアカネの幼虫を識別するための種特異 PCR プライマーを設計し，これらを用いて両種の幼虫を簡便に分子同定する手法を開発することに成功した。また，幼虫の組織ではなく飼育水から抽出した DNA にこれらの特異プライマーを応用して標的断片を増幅したところ，飼育水中に糞等の沈殿物が見られなかった飼育開始後 0.5 時間の水サンプルから，両種の DNA が同時に検出される現象が確認された。このことから，本手法は両種幼虫の識別に適さないことが分かった。一方で，本実験により，同所的に生息する両種が，生息環境である河川のよどみ（止水域）において互いの DNA を体表に付着させていることが示唆された。このような現象は水生昆虫ではこれまで知られていない。また，他の水生生物種の場合においても同様の現象が起こっている可能性がある。

設計した種特異 PCR プライマーを野外調査に応用した結果から，ミヤマアカネの季節的な微小生息地利用は以下のように推察される。すなわち，幼虫は 3 月下旬頃に流れと接した止水域において孵化し，若齢幼虫はそこに集中分布する。4 月および 5 月には，中齢幼虫のほとんどが緩流域に移動するが，成長の遅

い個体は止水域に留まる。6 月および 7 月には，ほとんどの幼虫が緩流域に生息する。実際に，本研究では 5 月には緩流域よりも止水域において有意に多くの幼虫が採集されたが，6 月および 7 月にはこの傾向が逆転した。緩流域においては，水深が大きい場所ほど幼虫が多く採集される傾向があった。また，本研究では注目しなかった水温や餌生物の量といった要因も，彼らのこうした微小生息地利用に関与している可能性がある。興味深いことに，本種の幼虫は強流域においてほとんど採集されなかったことから，彼らは成長過程で強い流れを必要としないと考えられる。

ミヤマアカネはこれまで流水種とされてきたが（石田ら, 1988; 青木, 1998, 近藤ら, 2005），本種の成虫はしばしば止水的な環境においても観察されていた（村木, 2010）。本種は産卵場所として流水に接した止水環境を利用するようだが（青木, 2017; 東川, 個人観察），こうした産卵特性は，幼虫が止水域と流水域の両方を必要とする性質に起因すると考えられる。トンボ目の幼虫が池沼の中（Lawton, 1970; Pierce, 1988; Duffy, 1994; Corbet, 1999; Johansson and Suhling, 2004）や流れの中（Corbet, 1999; Lancaster and Downes, 2013）で移動する習性は既に知られていたが，ミヤマアカネの幼虫のように止水域と流水域の間を移動しながら，流れの状態が異なる水域を連続的に利用するという事例はこれまで知られていなかった。

ミヤマアカネは，同属種と酷似した外部形態を有する。ほとんどが止水種であるアカネ属幼虫の体型は，止水環境において成長するのに適していると考えられる。そのため，ミヤマアカネの幼虫が緩流水域へ進出する際にはエネルギー的なコストが生じると考えられるが，流れのある生息環境には，餌生物が豊富であることや，捕食者から逃れるための隠れ場所の存在および豊富な溶存酸素といった利益があるのかも知れない。本研究の調査地である逆瀬川では，ヨシノボ

リ *Rhinogobius flumineus* の稚魚やエビ類といった餌生物は緩流水域で多く（東川, 個人観察），これらは止水域において豊富であるミズムシ *Asellus hilgendorfi* よりも質の高い餌と考えられる。捕食者は止水域と流水域の両方で多く，これらには大型のトンボであるオニヤンマ *Anotogaster sieboldii* の幼虫（止水域～緩流域）や流水性の魚類であるドンコ *Odontobutis obscura* が含まれる（東川, 個人観察）。こういった捕食者に対する隠れ場所として，ミヤマアカネの幼虫は緩流域に豊富な石や植物体の隙間を利用すると考えられる。また，流水域は止水域よりも溶存酸素が豊富であり，本種の幼虫は成長とともにより多くの酸素を求めて止水域を脱出するのかもしれない。実際に，カゲロウ類の幼虫は溶存酸素の要求量の高まりとともに強流域へ移動することが知られている（Wiley and Kohler, 1980）。ミヤマアカネの幼虫によるこうした特異な微小生息地利用は，止水域と流水域の両方に生息するとされる同属種の *Sympetrum haritonovi*（Schröter, 2010）や *S. madidum*，*S. nigrifemur*，*S. nigrocreatum* および *S. sinaiticum*（IUCN, 2017）にも共通するかもしれない。

日本では，ミヤマアカネは主に丘陵地の棚田に生息する（八木ら, 2006; 河内野, 2015）。棚田では，上段の水田から下段の水田へと水を流す「田越し灌漑」という特徴的な水管理が行われており（片野ら, 2001），水田自体が水の輸送経路として機能するために，水田内には止水と緩流水およびその間の移行帯が同時に存在する。同様に，かつてミヤマアカネが多産した平地の伝統的な水田では，周囲の用水路から直接入排水を行っており，水田と用水路の水位は同じであった（Fujioka and Lane, 1997）。これにより，水田内および水田と水路間において，田淵ら（1983）にみられるような止水域 - 移行帯 - 緩流域の連続的な流れのスペクトラムが豊富に保たれていたと考えられる。本研究の調査地である逆瀬川においても，こうした水の流れの状態が十分に再現されており（**Fig. 2 – 2**），ミ

ヤマアカネの幼虫が安定的に生息するための条件が整っていたと考えられる。

日本において絶滅危惧Ⅱ類（VU）のミナミメダカ *Oryzias latipes* は，1970 年代までは国内の水田やその周辺の水路において最普通種の一つであった（端, 1998, 1999; 近藤ら, 2005; Fukuda, 2009; 野生動物調査協会, 2017）。本種はかつて灌漑用水路を通って水田間を移動していたことが知られており，成魚は流速 4 cm/s 以下の緩流域を好んで利用するようである（Fukuda, 2009）。ミナミメダカによるこのような微小生息環境の要求性は，ミヤマアカネの場合と似ている。他にも，カトリヤンマ *Gynacantha japonica* やトノサマガエル *Rana nigromaculata*，カスミサンショウウオ *Hynobius nebulosus* およびオオイタサンショウウオ *H. dunni* 等の里山の絶滅危惧水生生物も，伝統的な水田地帯における止水域と緩流水域の混在した特異な水環境を生息地として利用していた可能性が高い。

棚田は，管理に労力を要する一方で生産性が低いため（中島, 1996; 石井・佐久間, 2008），国内においては 1960 年代頃から耕作放棄される場合が増加している（吉川, 2006）。さらに，平地の伝統的な水田においては，1970 年代頃に水管理が急速に近代化されたことにより，水田と用水路の連続性が絶たれ，水田内の止水化および用水路の急流化が顕著になった（Fujioka and Lane, 1997; 片野ら, 2001）。里山の水田におけるこうした水環境の変化は，ミヤマアカネやミナミメダカを含めた多くの水生生物の生息地を奪い，1970 年代以降における彼らの急激な衰退を引き起こしたと考えられる。

里山の水田における生息環境の消失がミヤマアカネの全国的な減少を引き起こしている一方で，逆瀬川のような緩流河川は，本種の幼虫が成長過程において必要とする止水域と流水域およびこれらの移行帯を提供しており，ミヤマアカネや生息地利用を同じくする水生生物の残存生息地として重要な役割を果たしてきたと考えられる。しかし，急傾斜な地形が多い国内では，狭い範囲に水流

のスペクトラムを提供できる緩流河川は多くない。

こうした絶滅危惧水生生物のさらなる減少を防ぐためには，現存する棚田を維持するだけでなく（例えば，河内野, 2015），かつて里山の水田において特徴的であった水環境を再生するための手法を開発する必要がある。水田地帯において希少となった魚類や節足動物の生息環境を整備した以下のような手法は，ミヤマアカネや同所的に生息する他の水生生物の保全にも有効かも知れない。すなわち，近代的な水田と用水路の間を魚類が移動するための小水路（魚道）を設置してメダカ等を保全した事例や，河川の際に人工的な止水環境を作り，流れをダム等で制御することで，ゼゼラ *Biwia zezera* やオイカワ *Opsariichthys platypus* といった緩流魚種の生息環境を回復した事例は注目すべきものである（端, 1999; 池内・金尾, 2003）。

加えて，保全活動に対する公の支援も極めて重要である。高知県の四万十市には，旅行者にも人気のある「トンボ王国」という自然公園がある（四万十川学遊館, 2017）。本施設では，多様なトンボ類の生息環境を再現するために，異なる植生環境や水環境をモザイク状に配置している。このような生息地の「Shifting Mosaic System」（浅見ら, 2001）は，湿地環境の生物多様性の保全に寄与するものとして期待されている。本事例のように，農村部や都市部の違いに関わらず，保全活動は生物多様性に関する科学的な認識のもとで，農業従事者や地域の公的機関と連携しながら行われる必要がある。

(a)

(b)

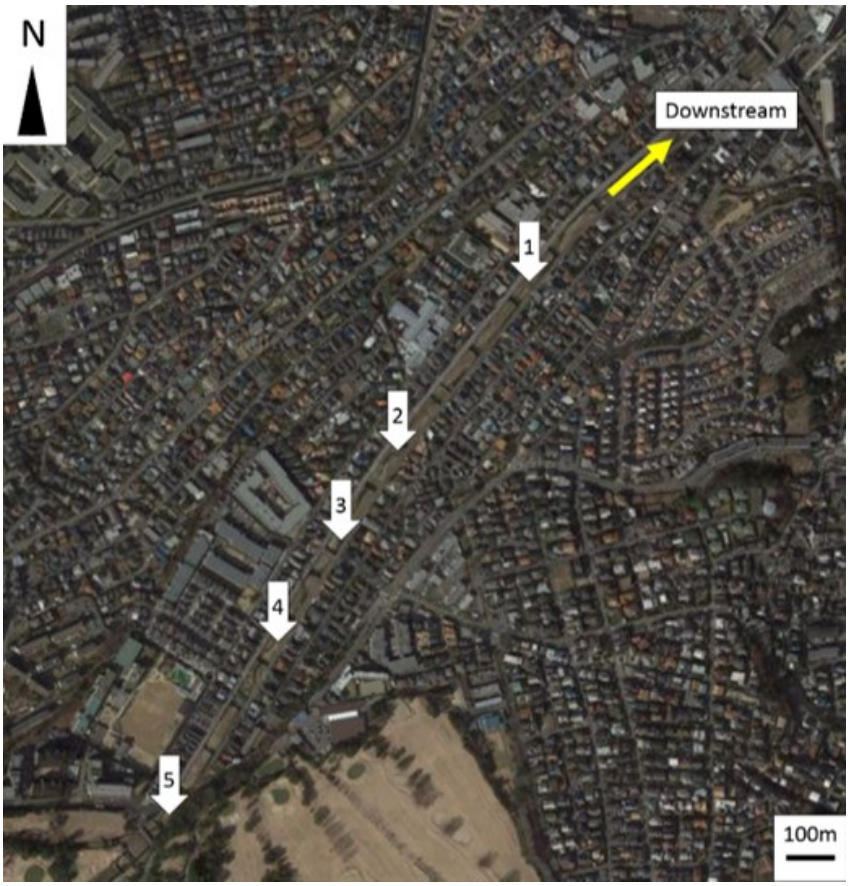


Figure 2 – 1. a Ground level view of the Sakasegawa River. **b** Location of five study sites (indicated with arrows) at Takarazuka City, Hyogo Prefecture, Japan. Latitude/longitude, 34°47´45/135°20´50; altitude, 60–90 m above sea level; average slope, 3.7 %. *Map data,* ©2015 Google Earth

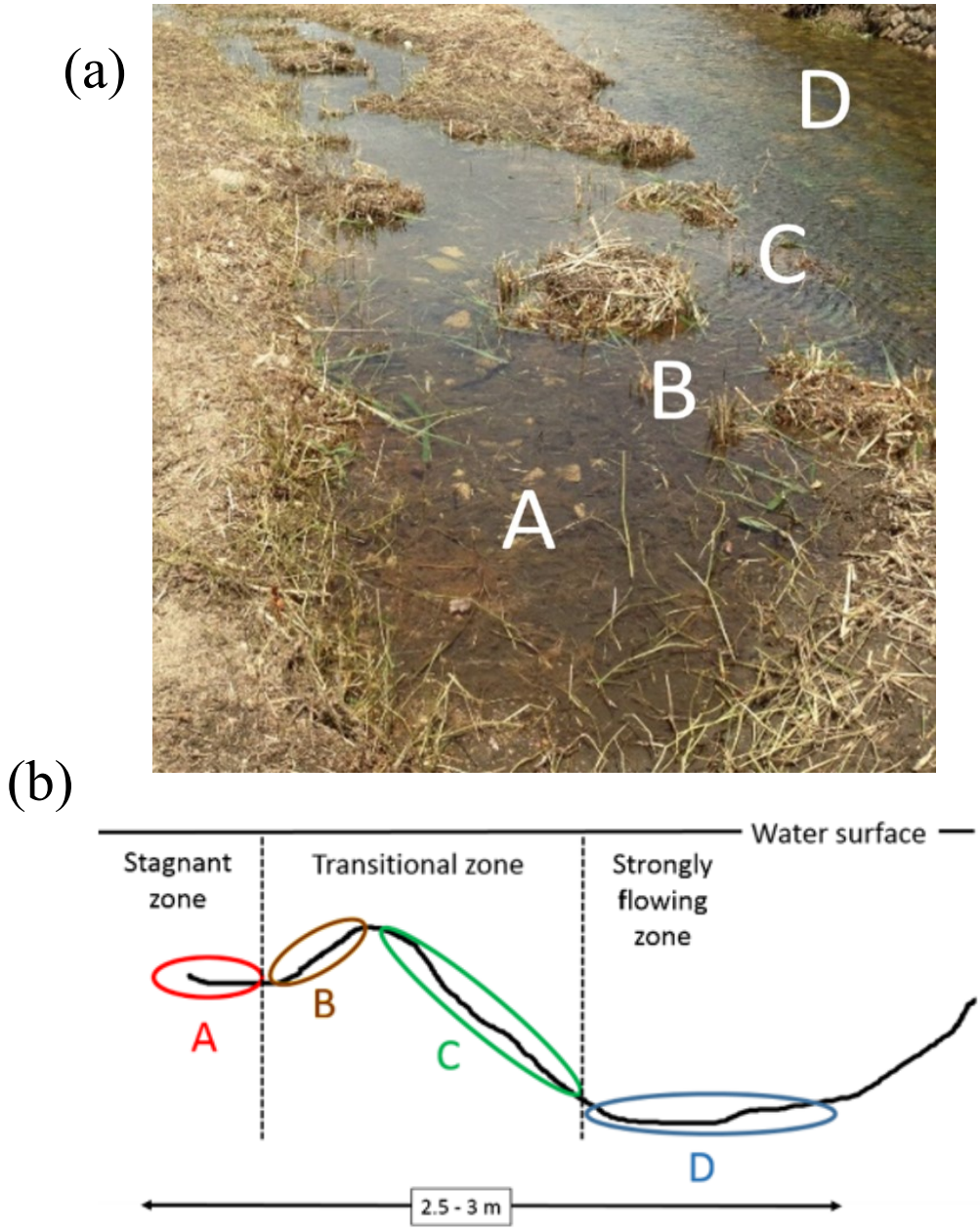
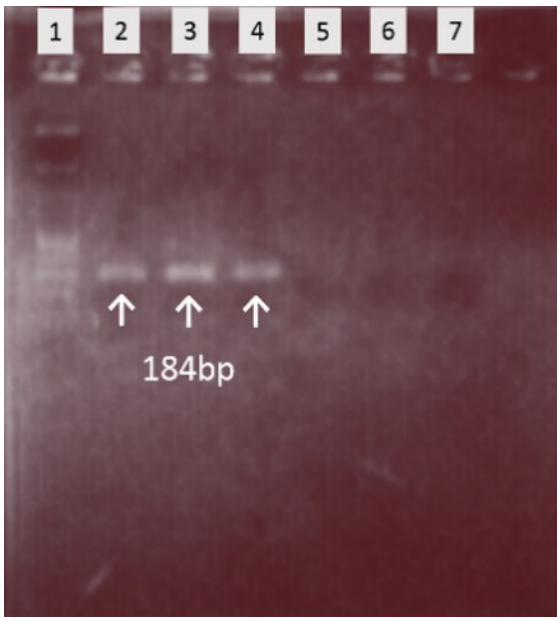


Figure 2 – 2. a Representative picture of study site 4, showing the stagnant (*A*), transitional (*B, C*), and strongly flowing (*D*) zones. **b** Schematic cross-sectional view of a study site consisting of the four microhabitats (*A–D*). The *solid curve* represents the riverbed

Figure 2 – 3. Isolated larva of *Sympetrum* species in a small rearing vial for the development of non-lethal DNA extraction method

(a)



(b)

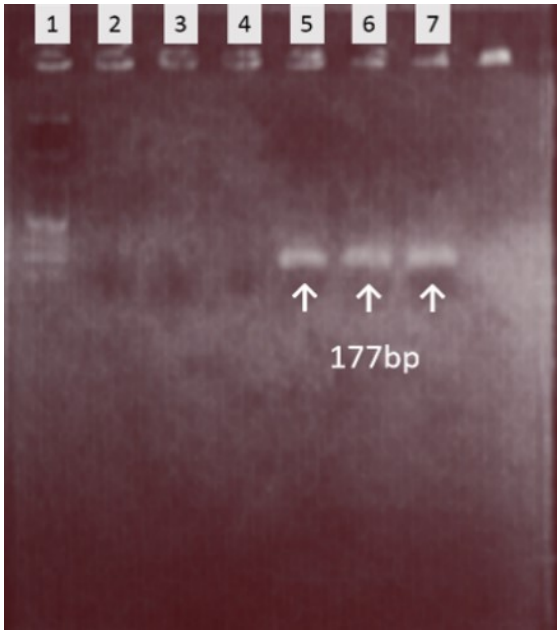
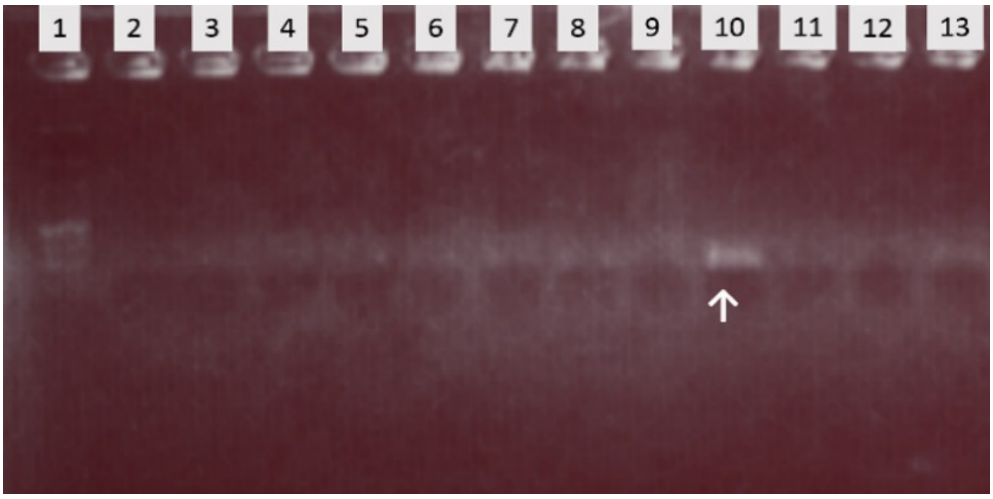


Figure 2 – 4. a Representative images of agarose gels showing amplifications products for ITS1 obtained by polymerase chain reaction (PCR) with primer sets HSP (**a**) and HSE (**b**) specific to *Sympetrum pedemontanum elatum* and *S. eroticum,* respectively. *Lane 1*, 100-bp molecular size marker; *lanes 2–4*: PCR products for *S. pedemontanum elatum*; *lanes 5–7*: PCR products for *S. eroticum*. The lack of bands for the two species in the respective gels indicates the specificities of the primer sets

(a)



(b)

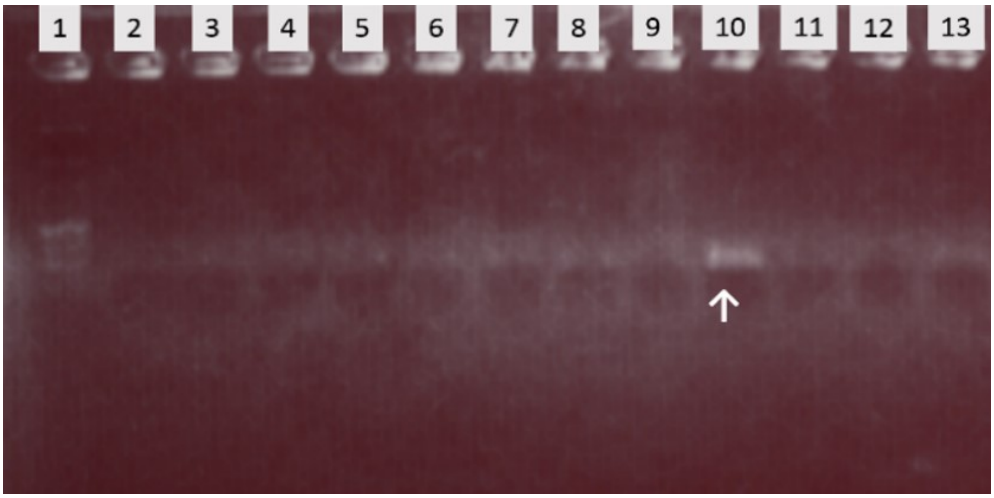


Figure 2 – 5. Representative images of agarose gels illustrating the species-specificity of primer sets HSP (**a**) and HSE (**b**) specific to *Sympetrum pedemontanum elatum* and *S. eroticum*, respectively. *Lane 1* shows the 100-bp molecular size marker. Polymerase chain reaction was performed, and the results are shown for the following species: *lane 2*, *S. darwinianum*; *lane 3*, *S. risi*; *lane 4*, *S. infuscatum*; *lane 5*, *S. frequens*; *lane 6*, *S. depressiusculum*; *lane 7*, *S. striolatum imitoides*; *lane 8*, *S. parvulum*; *lane 9*, *S. eroticum*; *lane 10*, *S. pedemontanum elatum*; *lane 11*, *S. speciosum*; *lane 12*, *S. croceolum*; and *lane 13*, *S. uniforme*

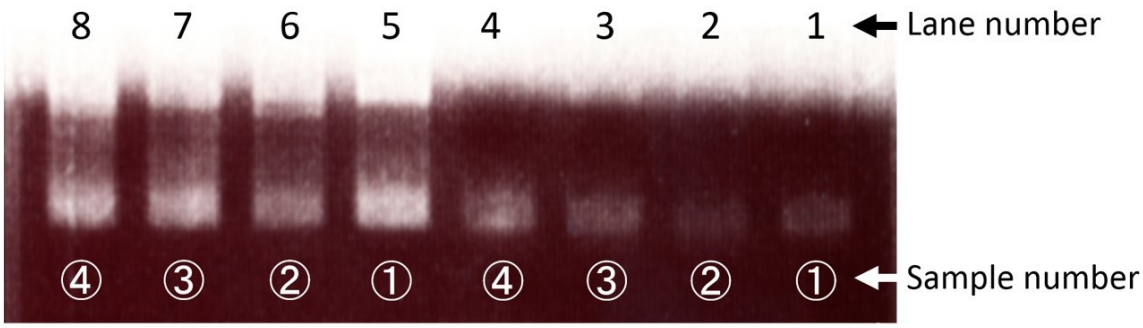


Fig. 2 – 6. Representative images of an agarose gel showing amplifications products for ITS1 obtained by polymerase chain reaction (PCR) from 480 μL rearing water including secreted materials from larvae. *Lanes 1–4*, amplified by primer set HSP; *lanes 5–8*: amplified by primer set HSE

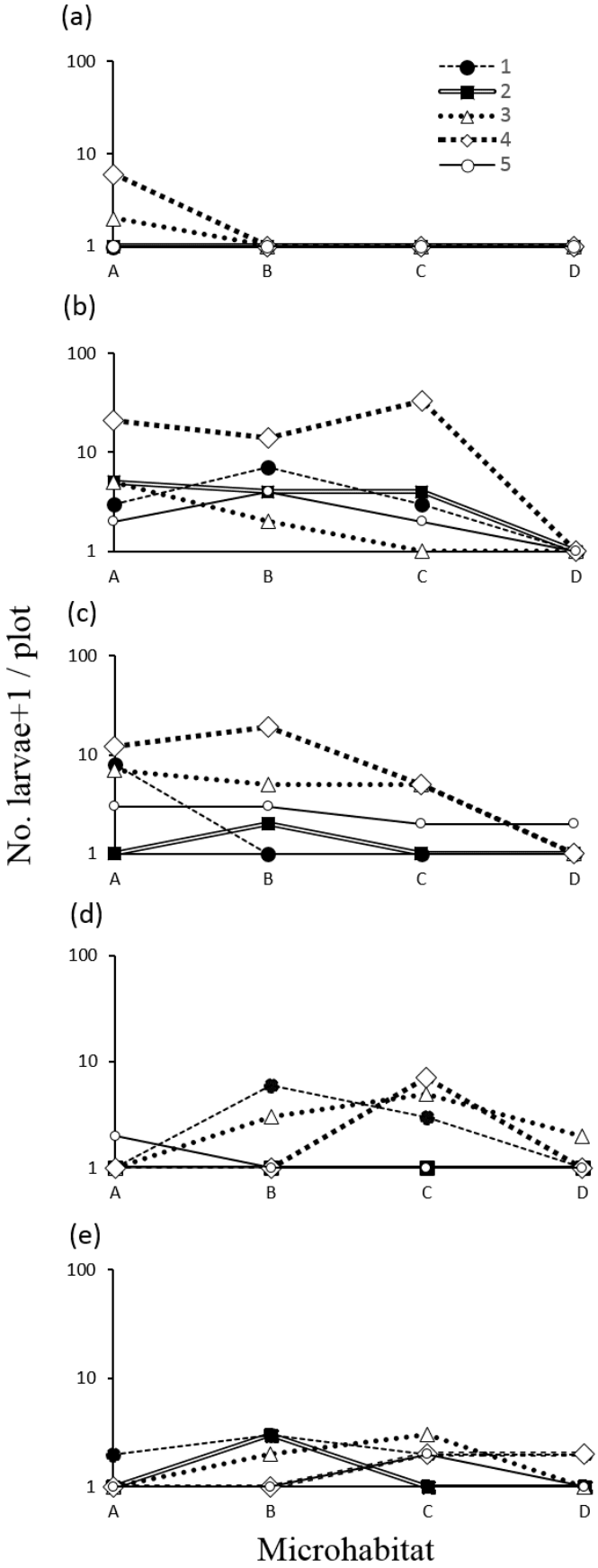


Figure 2 – 7. Number of *Sympetrum pedemontanum elatum* larvae in each plot (*three quadrats* 15 cm × 15 cm each) at the five study sites in March (**a**), April (**b**), May (**c**), June (**d**), and July (**e**) 2015. 1–5 in the key to symbols indicate the sites as shown in Fig. 2 – 1b

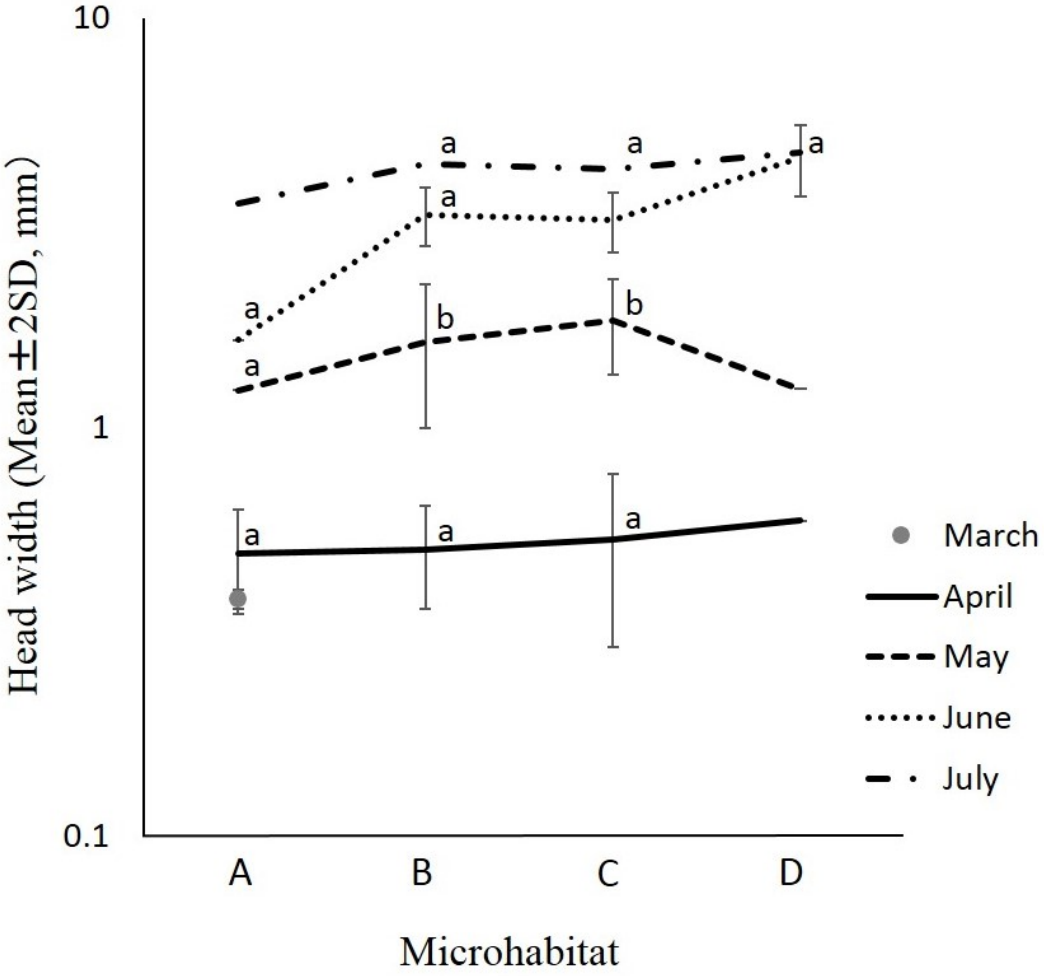


Figure 2 – 8. Mean head width (mm) of *Sympetrum pedemontanum elatum* larvae in each microhabitat (*A–D*) from March to July. The *vertical lines* indicate ± 2 SD. Means with the *same letter* are not significantly different within the same month (Tukey Kramer multiple comparison, $p > 0.05$)

Table 2 – 1. Species-specific primers designed for amplification of a partial ITS1 region from the nuclear DNA of *Sympetrum pedemontanum elatum* and *S. eroticum* by polymerase chain reaction (PCR)

Species	Primer	Sequence (5′ → 3′)	PCR product length (bp)	Optimal annealing temperature for the primer set (°C)
S. pedemontanumm elatum	HSP-F	CGTATGGAGAGAAAAACACA	184	60.9
	HSP-R	CTCTCTCGAGAATCCTCAAT		
S. eroticum	HSE-Fa	TCATTAACGAACGCTCCC	177	64.2
	HSE-Fb	TCATTAACGAACGCTCTCC		
	HSE-R	ACCGACCGGGATAAGTT		

Table 2 – 2. Results of generalized linear mixed model analysis of the effects of fixed variables on the larval abundance of *Sympetrum pedemontanum elatum*

Fixed variable	F ratio	*df*1	*df*2	Probability
Microhabitat	8.940	3	59	<0.001
Month	6.205	3	59	0.001
Microhabitat × month	2.656	9	59	0.012

Table 2 – 3. Results of generalized linear mixed model analysis of the effect of microhabitats on the larval abundance of *Sympetrum pedemontanum elatum* in each month

Month	$F_{3,\ 59}$	Probability
April	4.436	0.007
May	5.889	0.001
June	3.581	0.019
July	1.119	0.349

Table 2 – 4. Estimated means [95 % confidence interval (CI)] of larval abundance of *Sympetrum pedemontanum elatum* per plot in each microhabitat (*A–D*) from April to July 2015

Month	Microhabitat							
	A		B		C		D	
	Estimated mean number	95 % CI	Estimated mean number	95 % CI	Estimated mean number	95 % CI	Estimated mean number	95 % CI
April	3.30[a]	0.98–11.10	4.99[a]	1.40–17.69	4.04[a]	1.21–13.45	0.11[b]	0.01–1.20
May	3.59[a]	1.18–10.96	3.46[a]	11.30–10.57	1.24[b]	0.36–4.35	0.14[b]	0.01–1.46
June	0.47[a]	0.10–2.30	2.23[a]	1.08–4.63	3.19[a]	1.73–5.88	0.47[a]	0.01–2.30
July	0.45[a]	0.11–1.85	1.14[a]	0.47–2.77	1.04[a]	0.41–2.63	0.55[a]	0.15–1.97

Means with the same letter are not significantly different within the same month (sequential Bonferroni corrections, $p > 0.05$)

第3章　成虫期の生息地利用

3 – 1. はじめに

本州において，ミヤマアカネは初夏（ほとんどが 7 月上旬）に羽化し，成熟するまでの間は羽化水域付近の低草地で過ごす（石田ら, 1988; 青木, 1998, 2017; 尾園ら, 2013）。こうしたミヤマアカネの生息地利用は，未成熟期に森や林縁に飛翔移動する国内の同属種（アキアカネ，タイリクアカネ，マユタテアカネ，ナツアカネ, ノシメトンボ）とは異なる（石田ら, 1988; 青木, 1998, 2017; 尾園ら, 2013）。

田口・渡辺（1985）によれば，ミヤマアカネの雄成虫は，水田の低丈かつ平坦な稲草原の上を低空飛行しながら雌成虫を探索するようである。つがいとなった雌雄の成熟成虫は，**Fig. 3 – 1 c** のように草に止まってタンデム（生殖のために雌雄がペアリングした状態）を形成し，交尾する。交尾後は，連結した雌雄もしくは雄に警護された単独の雌が，稲の根際の浅い止水域および緩流域に打水産卵する（田口・渡辺, 1985; 青木, 2017）。本種の成虫は 11 月下旬頃まで見られ，卵は水中で越冬する（石田ら, 1988; 八木ら, 2006）。

水田を主な生息地としてきた本種の成虫は，初夏に草刈りが行われることで河川敷に低草地が広がる緩流河川にも数多く見られる（八木ら, 2006）。また，本種の成虫は低丈かつ平坦な草原において交尾相手の探索を行うことから（田口・渡辺, 1985），彼らはこうした半自然草原の構造を選好するのではないかと考えられた。しかし，本種成虫による生息地利用は実験的に確かめられていなかった。そこで，本研究では，この仮説を検証するために草刈りを取り入れた 2 種類の野外実験を行った。はじめに，草が伸びきった処理区，草を刈り揃えた処理区および草を根元から刈り取った処理区の 3 種類の小さな処理区間で本種成虫の

個体数を比較した。次に，より大きな規模で草刈りを行った場合に，本種成虫の個体数が増加するか否か，また生殖行動が活発化するかどうかを確かめた。すべての野外実験は，低地の丘陵地を流れる緩流河川において行った。

3 – 2. 材料と方法

3 – 2 – 1. 調査地

野外実験は，兵庫県宝塚市を流れる緩流河川の逆瀬川において行った（**Fig. 3 – 1 a** および **b**）。本河川では近年においてもミヤマアカネが安定的に生息しており，標識再捕獲法によって推定された年間の成虫数は 18,000 個体以上である（八木, 2004; 八木ら, 2006; 安達ら, 2007; 藤井ら, 2008）。本河川における丈の高い草本はほとんどがツルヨシ *Phragmites japonica* であった。河川敷では，河川美化のために毎年晩春頃に草刈りが行われるが，その草丈は 9 月上旬までに高く不均一になる（**Fig. 3 – 1 b**）。

3 – 2 – 2. 3 種類の異なる草地処理区間における成虫数の比較

2015 年の 9 月に，**Fig. 3 – 2 b** に示した無処理区（N），刈り揃え区（T）および全刈り区（C）（いずれも面積 6 m^2 の小規模な長方形の実験区）の間で，ミヤマアカネの成虫数を比較した。河川敷において互いに 60 m 以上離れた 4 箇所に実験場所を設定し（34°79′5059N 135°34′6486E，34°79′3679N 135°34′5054E，34°79′3014N 135°34′4507E および 34°79′1422N 135°34′3273E）（**Fig. 3 – 1 a**），それぞれにおいて草原構造が異なる 3 種類の長方形実験区（2 m × 3 m）を各種 1 つずつ準備した：（N）無処理区（草丈は約 0.6 m から約 2.0 m と変化に富み，草原の表面構造は平坦でない）；（T）刈り揃え区（草丈を約 0.6 m の高さに刈り揃

え, 草原の表面構造は平坦) ; (C) 全刈り区 (地面の高さで草を刈り取った裸地)。これらの実験区は付近の流れから 0.5 m 離して設置したため, 水域を含まなかった。それぞれの実験場所において，各実験区を互いに 8 m 以上離れたところにランダム順に配置した（**Fig. 3 – 2 a**)。(T）および（C）の草刈りは 2015 年 9 月 5 日に行った。

同年の 9 月 18 日から 23 日のうち，天候が晴れた 5 日間において，各実験区におけるミヤマアカネの成虫数をカウントした。本作業は，各観察日の朝（午前 10 時から 11 時）と昼（午後 1 時から 2 時）の 2 つの時間帯に行った。それぞれの時間帯に，各実験場所において 3 種類の実験区中のミヤマアカネの成虫数を同時に 15 分間カウントした（草に止まっている静止個体と飛翔個体は区別しなかった)。その後，成虫数のカウントデータを（N）と（T）の間で統計学的に比較した。

3 – 2 – 3. 2 種類の異なる草地処理区間における静止成虫数，飛翔成虫数およびタンデム数の比較

2016 年の 9 月に，無処理区（N）と刈り揃え区（T）の 2 種類の円形実験区（面積 25π m^2）の間で，ミヤマアカネの成虫およびタンデムの数を比較した。河川敷において互いに 60 m 以上離れた 4 箇所に実験場所を設定し(34°79′5578N 135°34′6844E，34°79′3679N 135°34′5054E，34°79′1773N 135°34′3699E および 34°79′1422N 135°34′3273E）（**Fig. 3 – 1 a**)，それぞれにおいて浅い流れおよび止水域を部分的に含む半径 5 m の円形実験区を，25 m 以上離れたところに 2 つ準備した（**Fig. 3 – 3 a**)。実験区の草刈りを行う前に，各円形実験区において円の中心と外周を結んだ線分をランダムに 3 つ設定し，各線分上において円の中心を含めた 6 箇所の草丈を 1 m 間隔に計測し，草原の表面構造を評価した（**Fig. 3**

– 4)。草はすべての実験区においてまばらに伸びきっていたが（**Fig. 3 – 3 b** の N)，2016 年 9 月 10 日に各実験場所の 2 つの実験区のうち片方の草を約 60 cm の高さに刈り揃えた（**Fig. 3 – 3 b** の T)。

草刈り前の 8 月 31 日から 9 月 9 日および草刈り後の 9 月 12 日から 19 日のそれぞれにおいて，天候の晴れた 5 日間の朝と昼（3 – 2 – 2 と同じ時間設定）に，河川の堰堤上から双眼鏡（Kepler 8 × 20, field 6.5°）を用いて，各実験区内のミヤマアカネの成虫（草に止まっている静止個体と飛翔個体を区別した）およびタンデムの数を，実験区毎に 5 分間の時間を設けてカウントした。その後，実験区（N）と（T）の間で，ミヤマアカネ成虫の静止個体数，飛翔個体数およびタンデムの数を統計学的に比較した。

3 – 2 – 4. 統計解析

ミヤマアカネの成虫数およびタンデム数は，IBM SPSS Statistics software（version 22）を用いて一般化線形混合モデル（GLMM）により解析した。2015 年の野外実験では，実験区（C）には成虫が 1 個体も飛来しなかったため，これらのゼロデータを解析から除外した。目標変数は，2015 年の野外実験については各観察日の各実験区におけるミヤマアカネの成虫数を，2016 年の野外実験については各観察日の各実験区におけるミヤマアカネの静止成虫数，飛翔成虫数およびタンデム数を，それぞれポアソン分布と対数リンク関数によりモデリングしたものを用いた。それぞれの目標変数に関して，赤池情報量基準（AIC）の値を用いてモデル選択を行った結果，固定効果は以下のように選択された。2015 年の成虫数に対しては処理（N 対 T)，成虫の性別，時間帯（朝と昼）およびこれらの 1 次および 2 次の交互作用；2016 年の成虫数（静止または飛来）に対しては処理，性別および時間帯；2016 年のタンデム数に対しては処理，時間帯お

よびこれらの交互作用；2016 年のタンデムのうち実験区内で産卵したものの数に対しては処理のみが選択された。同様に，変量効果は以下のように選択された。2015 年の成虫数，2016 年の飛翔成虫数およびタンデム数については実験場所および観察日；2016 年の静止成虫数については実験場所，観察日および各実験区内における草刈り前の合計成虫数が選択された。固定効果間における交互作用の有意性を確かめるために，各目標変数についてフルモデルによる解析も行った。

3 – 3. 結果

カウントしたミヤマアカネの成虫数は，2015 年において雄 74 個体および雌 33 個体，2016 年において雄 376 個体および雌 276 個体であった。2016 年にはタンデムが 12 ペア観察され，このうち 10 ペアが実験区内において産卵行動を示した。いずれの野外実験についても，固定効果の間に有意な交互作用は認められなかった（**Table 3 – 1, 3 – 2** および **3 – 3**）。

2015 年の草刈りは，雌雄に関わらず実験区内の成虫数に影響し（**Table 3 – 1**），成虫数は N よりも T において有意に多かった（**Fig. 3 – 5**）。また，2015 年の野外実験では成虫数に対する性別の効果が有意であったが，これは実験エリアにおいて成虫の性比が雄に偏っていたことによる影響である。実験区（C）には，1 個体も飛来しなかった。

2016 年の草刈りは，静止成虫数と飛翔成虫数に有意に影響し（**Table 3 – 2**），いずれの場合も N よりも T において個体数が有意に多かった（**Fig. 3 – 6 a**）。性別の影響は 2015 年の場合と同じく有意であった（**Table 3 – 2** および **Fig. 3 – 6 c**）。時間帯の効果も有意であったが（**Table 3 – 2**），静止成虫と飛翔成虫の場合で

効果の方向が異なり，前者は昼に多く，後者は朝に多かった（**Fig. 3 – 6 b**）。

タンデム数は，総数および産卵したものの数のどちらにおいても，N と T の間で有意に異ならなかったが（**Table 3 – 3**），午前中においては N よりも T において多い傾向にあった（**Fig. 3 – 7**）。

3 – 4. 考察

本研究により，ミヤマアカネの成虫は草丈が高くまばらな草地よりも，草丈が短く平坦な草原構造を選好することが明らかとなった。2016 年の野外実験において午前に確認された低丈・平坦な草原上における雄成虫の活発な飛翔は，田口・渡辺（1985）が観察した雄の探雌飛翔と矛盾しないものである。しかし，本研究で観察できたタンデム数は少なかったため，ミヤマアカネの生殖行動が草刈りによって活発化することは確かめられなかった。

本研究の野外実験では，草丈の短さと草原構造の平坦さという 2 つの異なる効果を区別できなかった。しかし，これらの効果が相加または相乗的に働くことで，刈り揃えられた草地にミヤマアカネが集まってくるのかもしれない。田口・渡辺（1985）は，草原構造の平坦さはミヤマアカネが視界を拡大するために重要であろうことを述べている。ミヤマアカネのような草原性のトンボ類は，採餌（Miller, 1995; Corbet, 1999）や生殖（Corbet, 1999; Takahashi and Watanabe, 2009, 2010; 渡辺, 2015）を視覚に頼るため，草によって視界が遮られないことは重要と考えられる。また，草丈が短いことによって，タンデムや雌個体が産卵に適した水域を見つけやすくもなるであろう。小川の畦や河川敷において，平坦な低草地を維持するための草刈りを継続すれば，ミヤマアカネの成虫による採餌，生殖行動および産卵の機会を増加させることが出来るかもしれない。

2015 年の野外実験では，小実験区（C）にはミヤマアカネが一頭も飛来しなかったことから，彼らは裸地を利用しないと考えられる。ミヤマアカネの成虫は飛翔能力が低く，一生のほとんどを羽化した水域付近の草地で過ごすため（田口・渡辺, 1985; 石田ら, 1988; 青木, 1998, 2017; 近藤ら, 2005; 尾園ら, 2013），地面の高さで広範囲の草を刈ることは彼らの生息環境を奪うことになり，本種の地域個体群を消失させてしまう可能性も考えられる。一方で，トンボ類にとって裸地は体温調節のための反射光を提供する環境でもあるが（Corbet, 1999），晩夏の高温な時間帯に生殖を行う種にとっては，こうした体温調節が必要ないのかもしれない。ミヤマアカネにとっては，裸地に止まることで捕食者に晒されることや，休息や採餌および生殖のための足場を欠いてしまう等のリスクが生じるのかもしれない。

本研究では，草刈りがミヤマアカネの生殖行動に貢献することを確かめるために成熟成虫を対象とした実験を行ったが，平坦な低草地は本種の未成熟成虫が休息および採餌をする際にも利用される（田口・渡辺, 1985; 尾園ら, 2013）。また，本種の成虫は成熟の度合いに関わらず一日のほとんどの時間を水田の稲草原上に静止または飛翔して過ごすことが知られている（田口・渡辺, 1985; 尾園ら, 2013）。

日本におけるほとんどのトンボ科の成虫も，しばしば水域周辺の草を止まり場として利用する（石田ら, 1988; 青木, 1998, 2017; 近藤ら, 2005; 尾園ら, 2013）。水際において，草は彼らに安全な羽化場所（石田ら, 1988; Corbet, 1999）や休息場所（Corbet, 1999），採餌場所（尾園ら, 2013），雄の縄張り（上田ら, 2004）および安全な産卵場所（Rehfeldt, 1992）を提供する。このように，草原に依存的でないトンボ類にとっても，水域に隣接する草地は重要な生息場所となりうる。

絶滅危惧種である草原性のハッチョウトンボ *Nannophya pygmaea* の雄成虫

は，縄張り行動や生殖行動において丈の低い草を止まり場として利用することが知られている（上田ら, 2004）。この先行研究は，特定の草原構造がトンボ類の生息や繁殖に大きく影響するかもしれないという本研究の示唆を支持するものである。

本研究の結果は，水田において豊富な低丈・平坦な草原と同様の草地環境を維持管理することが，緩流河川に生息するミヤマアカネの保全に不可欠であることを示している。逆瀬川のような都市河川においては，河川美化のために定期的な草刈りが継続され，ミヤマアカネが安定的に生息している。現状では，兵庫県におけるミヤマアカネの分布はこうした草地管理の行われる都市河川に限定的である（八木ら, 2006）。こうした生息地において，平坦な低草地はミヤマアカネの成虫期に維持される必要があるため，草刈りの時期および頻度は適切に計画されるべきである。

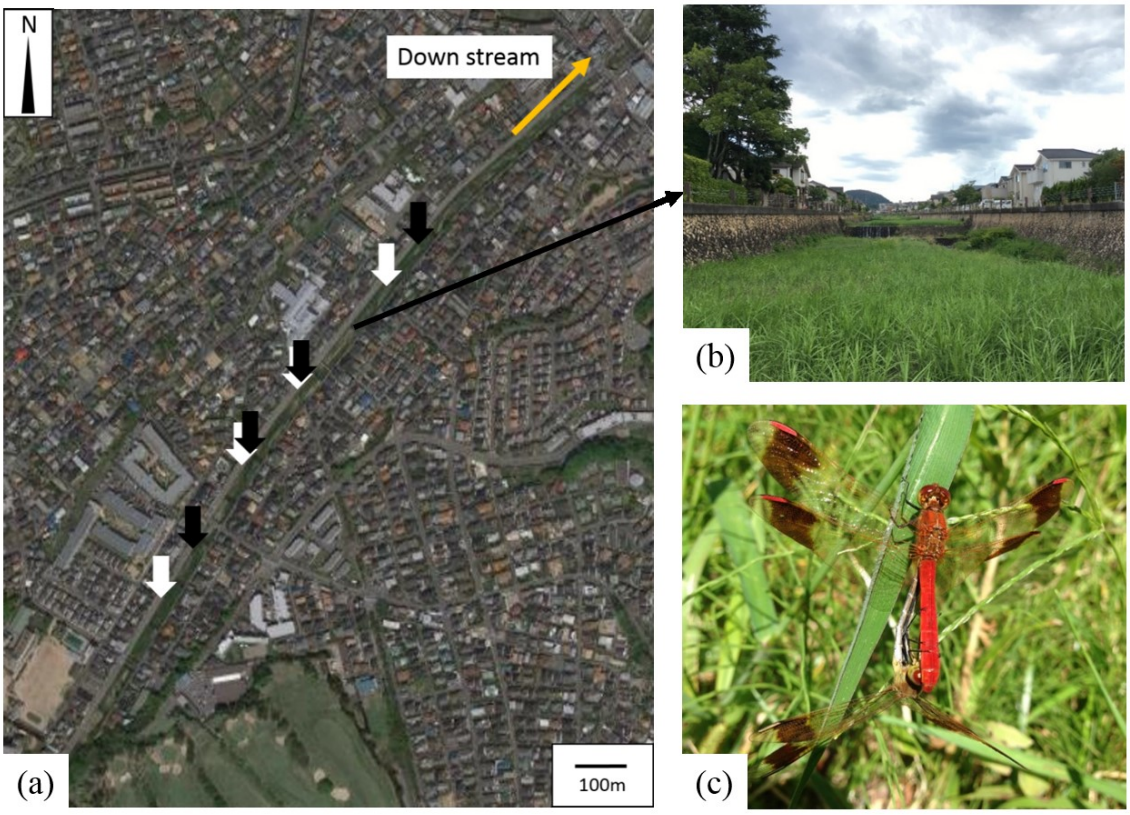


Figure 3 – 1. a Locations of the experimental sections (white arrows 2015, black arrows 2016) along the Sakasegawa River, Takarazuka City, Hyogo Prefecture, Japan. **b** Groundlevel view of the habitat of *Sympetrum pedemontanum elatum* along the river (Aug. 22th, 2016). **c** A tandem pair of *S. p. elatum*

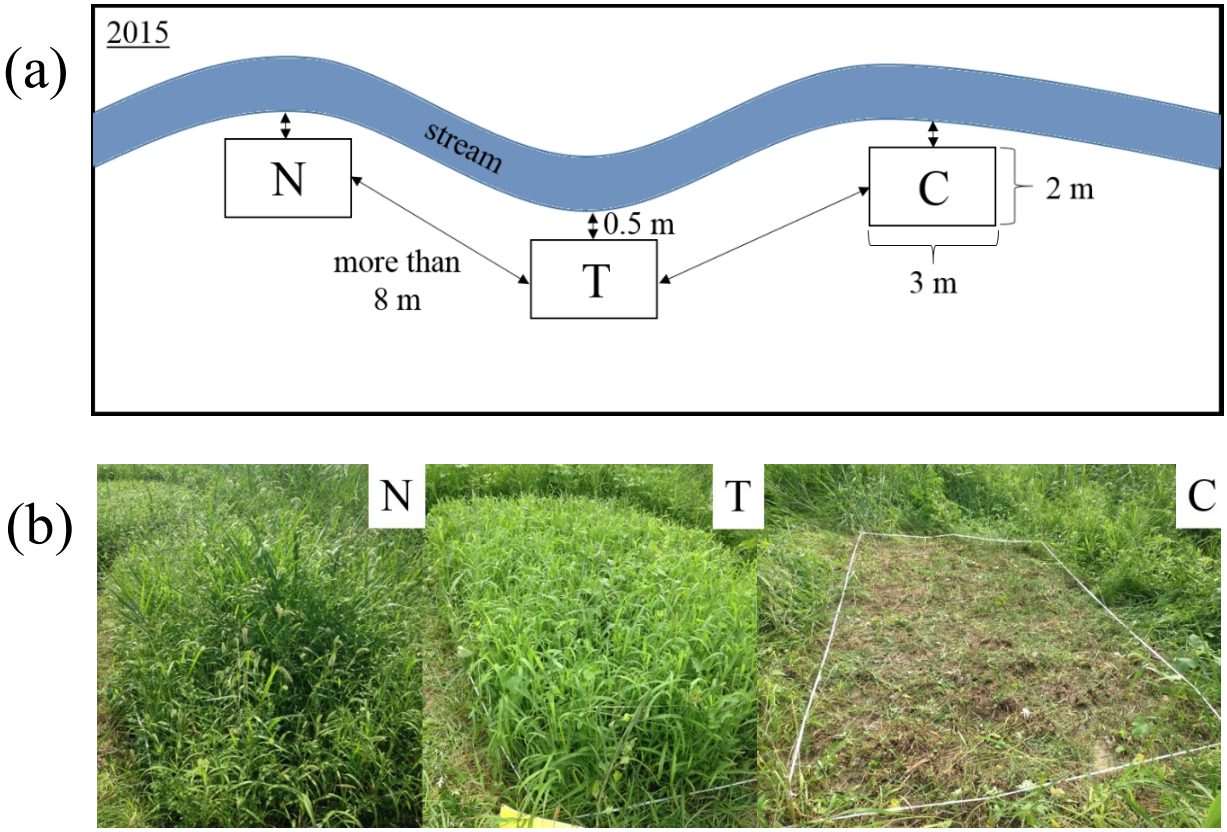


Figure 3 – 2. a Schematic map of an experimental section in 2015. Rectangles indicate plots. **b** Experimental plots of nontrimmed (*N*) and trimmed (*T*) grass, and the plot cut at ground level (*C*)

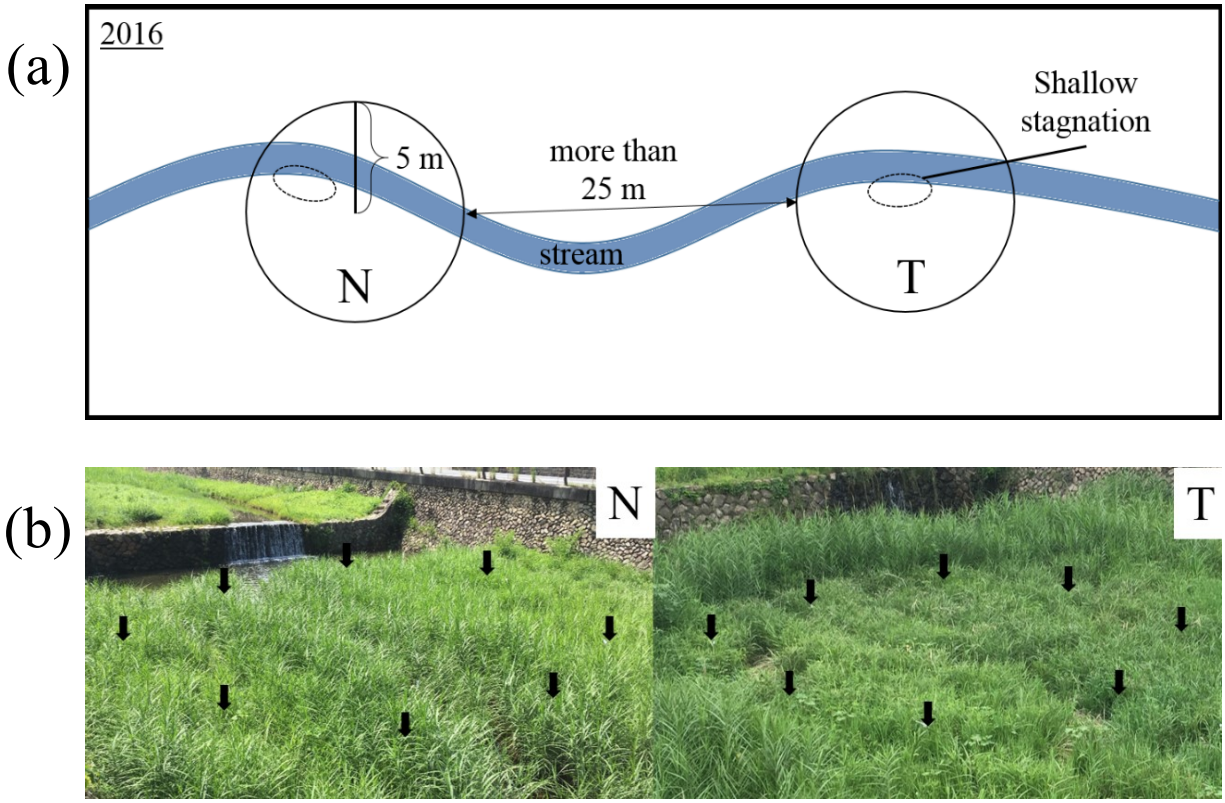


Figure 3 – 3. a Schematic map of an experimental section in 2016. Circles indicate plots. Dotted ovals indicate shallow stagnant water along the stream. **b** Experimental plots of non-trimmed (*N*) and trimmed (*T*) grass. The *arrows* indicate the peripheral marks of each circular plot

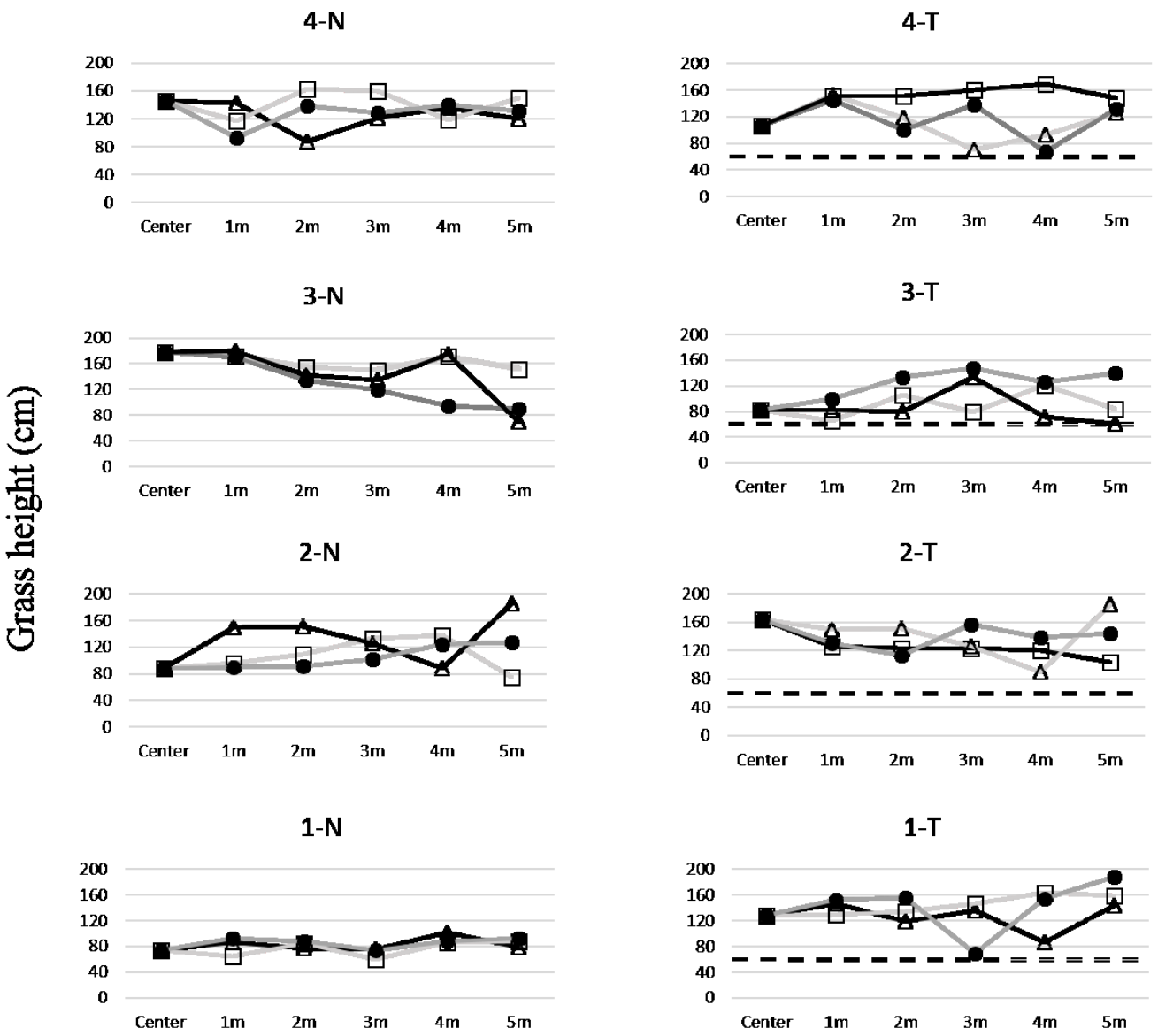


Figure 3 – 4. Surface structure of grass in each circular plot before trimming in 2016. Each symbol indicates grass height along one of three directions from the center to the periphery of a circular plot. The dotted lines in *T* plots indicate the grass height after trimming

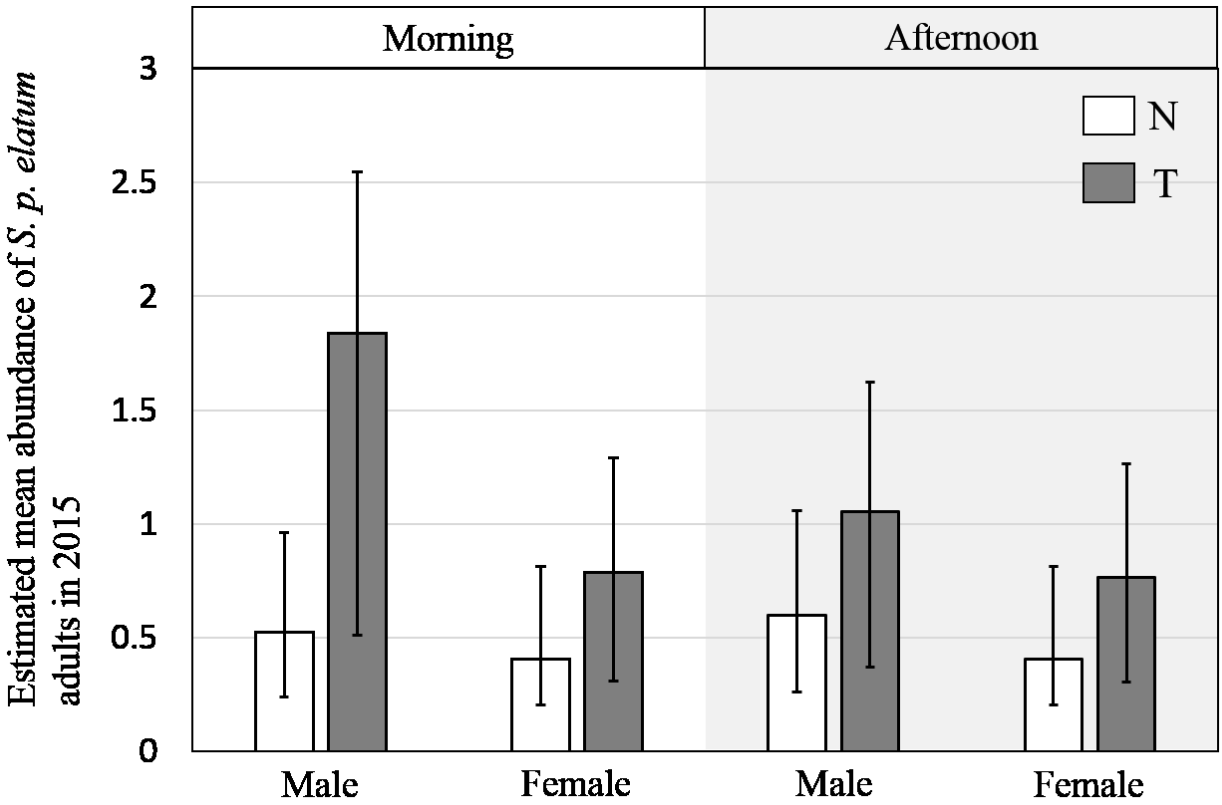
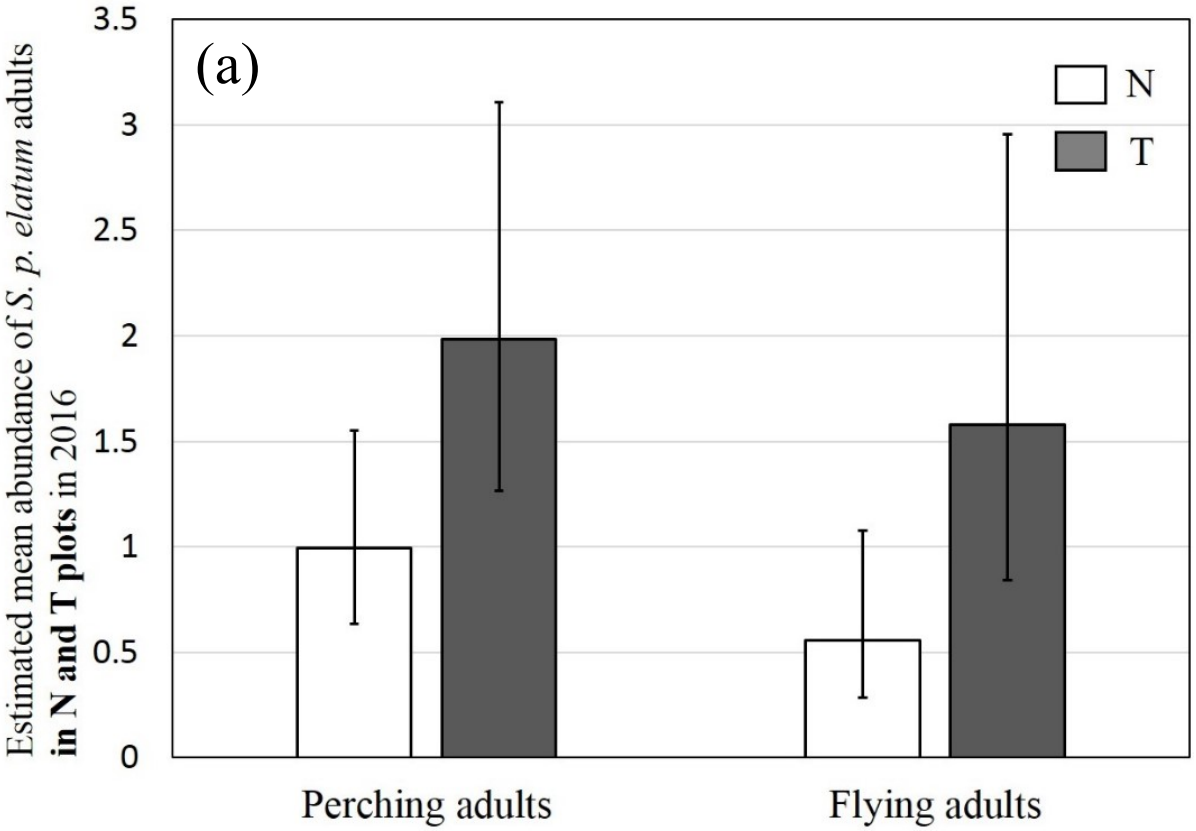
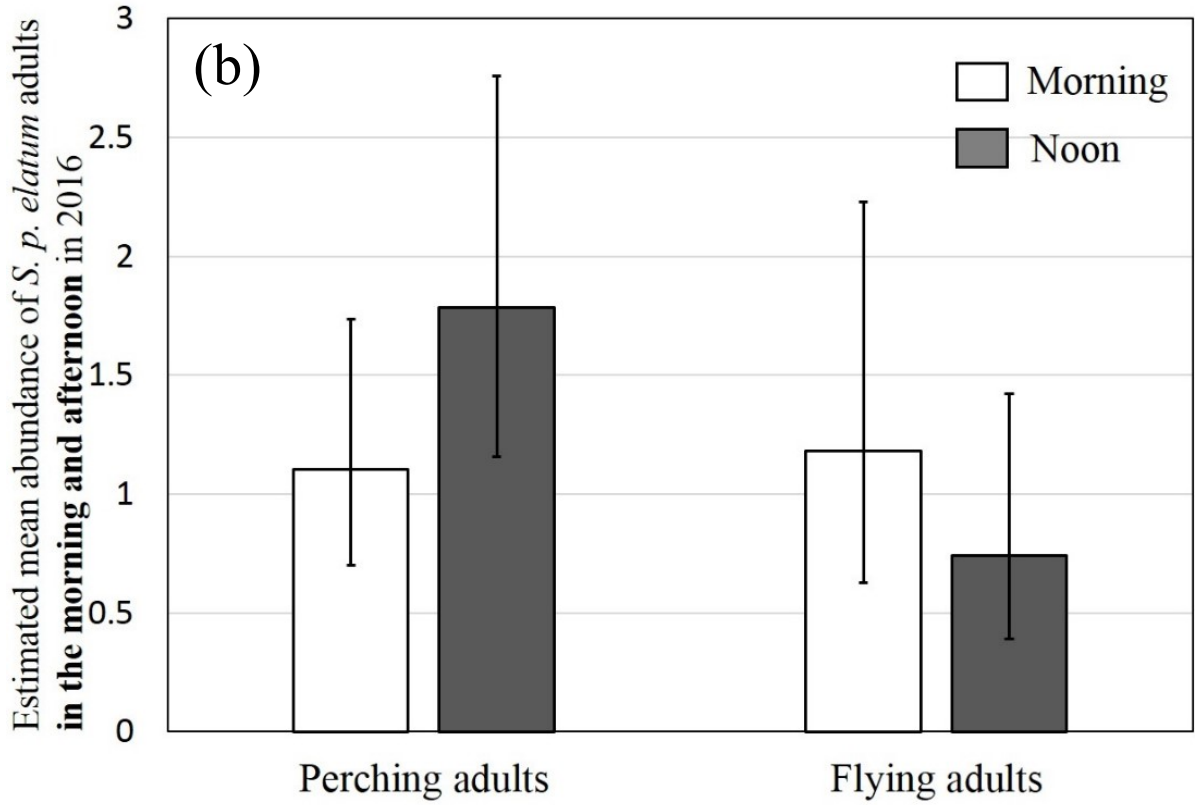


Figure 3 – 5. Estimated mean abundance of *Sympetrum pedemontanum elatum* adults in 2015. The *vertical lines* indicate 95% confidence intervals (CIs)


(a)
N
T
Estimated mean abundance of S. p. elatum adults in N and T plots in 2016
3.5
3
2.5
2
1.5
1
0.5
0
Perching adults
Flying adults


(b)
Morning
Noon
Estimated mean abundance of S. p. elatum adults in the morning and afternoon in 2016
3
2.5
2
1.5
1
0.5
0
Perching adults
Flying adults

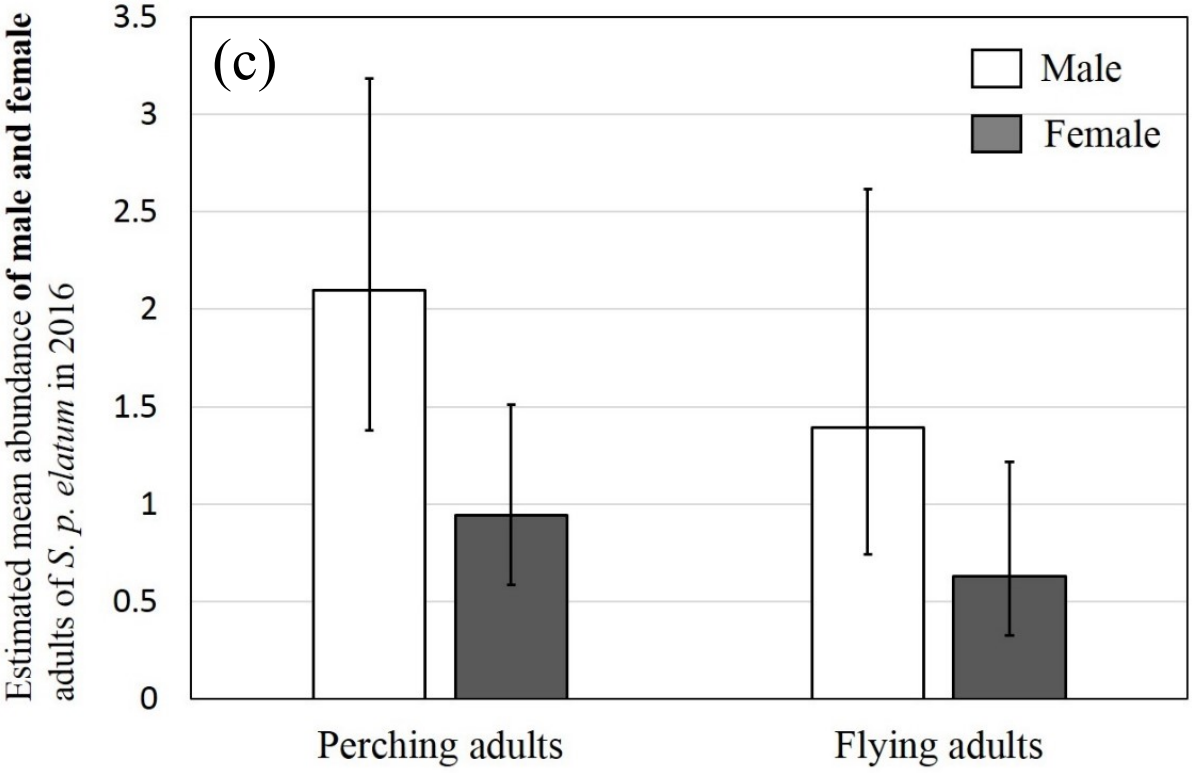


Figure 3 – 6. Estimated mean abundance in perching and flying adults of *Sympetrum pedemontanum elatum* in N and T plots (**a**), in the morning and afternoon (**b**), and of male and female (**c**) after the time of trimming in 2016. The *vertical lines* indicate 95% confidence intervals (CIs)

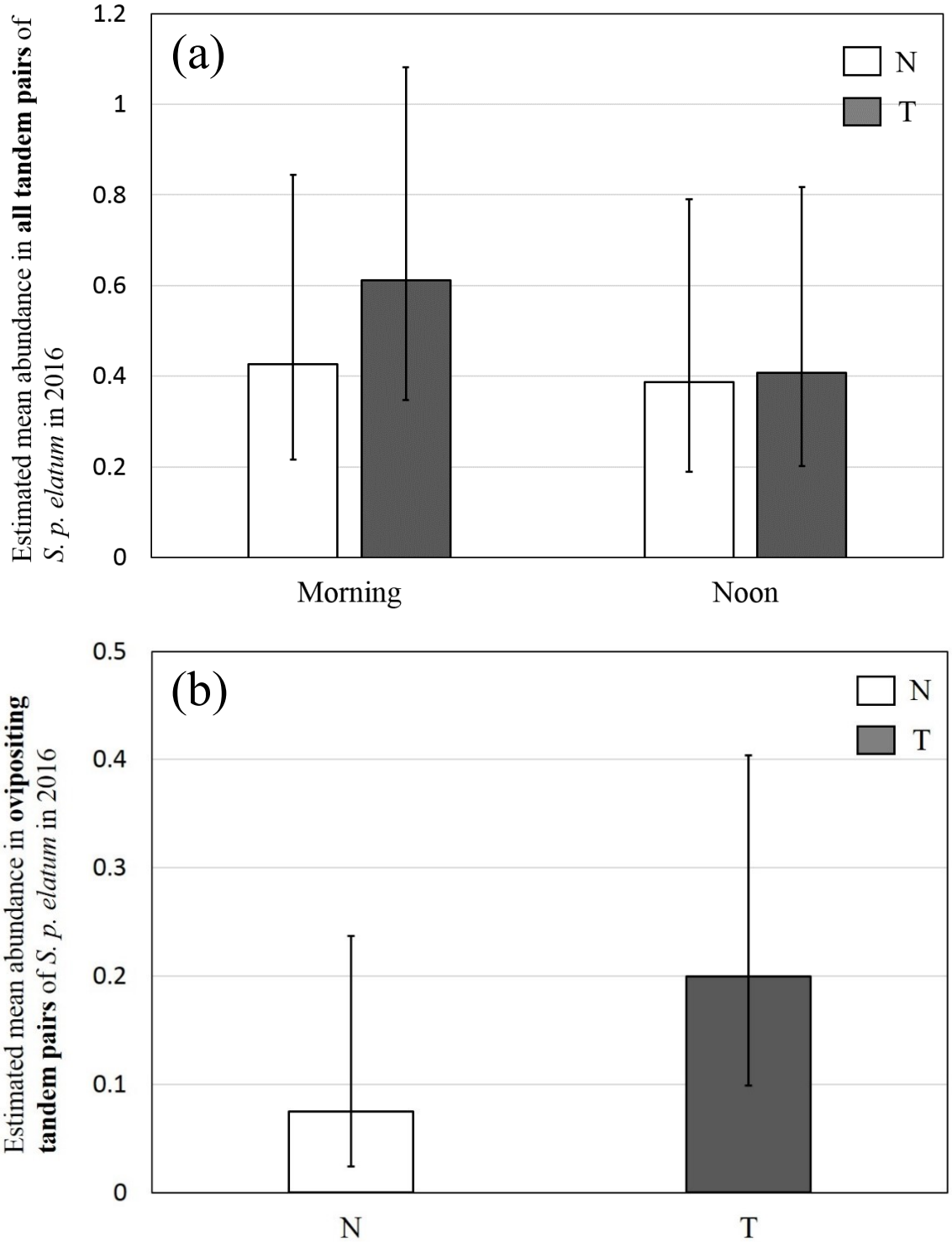


Figure 3 – 7. Estimated mean abundance in **a** all tandem pairs and **b** ovipositing tandem pairs of *Sympetrum pedemontanum elatum* after the time of trimming in 2016. The *vertical lines* indicate 95% confidence intervals (CIs)

Table 3 – 1. GLMM of the effects of fixed variables in the best model (AIC = 437.0) on the number of *Sympetrum pedemontanum elatum* adults in 2015

Fixed variables	$F_{1, 152}$	p
Grass trimming	15.415	<0.001
Time zone	0.315	0.575
Sex	5.227	0.024
Trim × sex	0.459	0.499
Time × Trim	0.827	0.365
Sex × time	0.243	0.623
Trim × sex × time	0.707	0.402

Table 3 – 2. GLMM of the effects of fixed variables in the best and the full models on the number of perching and flying adults of *Sympetrum pedemontanum elatum* in 2016

	Perching adults				Flying adults			
Model	Best		Full		Best		Full	
AIC	321.2		324.4		468.9		476	
Fixed variables	$F_{1, 156}$	p	$F_{1, 156}$	p	$F_{1, 156}$	p	$F_{1, 156}$	p
Grass trimming	34.510	<0.001	27.663	<0.001	45.100	<0.001	39.477	<0.001
Time zone	19.998	<0.001	16.635	<0.001	10.969	0.001	9.029	0.001
Sex	45.123	<0.001	41.100	<0.001	28.968	<0.001	25.199	<0.001
Trim × sex	–	–	0.407	0.524	–	–	2.018	0.157
Time × Trim	–	–	0.663	0.417	–	–	0.574	0.450
Sex × time	–	–	0.138	0.711	–	–	0.262	0.609
Trim × sex × time	–	–	2.418	0.122	–	–	0.001	0.982

Table 3 – 3. GLMM of the effects of fixed variables in the best and the full models on the number of all and ovipositing tandem pairs of *Sympetrum pedemontanum elatum* in 2016

	All tandem pairs		Ovipositing tandem pairs			
Model	Best and full		Best		Full	
AIC	240.4		67.4		69.4	
Fixed variables	$F_{1, 76}$	p	$F_{1, 78}$	p	$F_{1, 76}$	p
Grass trimming	0.372	0.544	2.099	0.151	1.482	0.227
Time zone	0.576	0.450	–	–	0.076	0.784
Time × Trimm	0.213	0.646	–	–	1.482	0.227

第4章　産卵場所選択

4 – 1. はじめに

水生昆虫を保全するためには，彼らの生息地利用を理解することが必要である（Samways, 1994; New, 1995; Sheldon et al., 2002; Hykel et al., 2017）。トンボ類は, 幼虫期（Pierce, 1988; Fincke, 1992; Fox and Cham, 1994）, 未成熟成虫期（Ubukata, 1973）, 生殖期（Ueda, 1979）, および産卵期（Buskirk and Sherman, 1985; Wildermuth, 1998）の各成長段階において生息地利用を大きく変更するために，それぞれの時期における生態を詳細に評価する必要がある。

トンボ類の産卵場所選択は，幼虫の生存率に大きく影響すると考えられている。（Buskirk and Sherman, 1985; Wildermuth, 1998; Lancaster and Downes, 2013）。しかし，希少種であるミヤマアカネの産卵場所選択は，これまで定量的に調べられていなかった。ミヤマアカネは流水種とされてきたが，本種の若齢幼虫は止水域で見つかることが多い（**第 2 章**）。本種が産卵時に選好する水環境を詳細に解明すれば，こうした現象のメカニズムを理解することが出来ると考えられる。

本研究では，低地の丘陵地を流れる緩流河川において，ミヤマアカネの交尾直前から産卵までの一連の生殖行動を記録し，各行動において本種が選好する草の高さや水辺の状態を調査した。また，本種が産卵時に示す打水行動の数を，産卵水域の水深および周囲の草丈の影響を考慮しつつ，止水域と緩流域の間で統計学的に比較した。

4 – 2. 材料と方法

4 – 2 – 1. 調査地

野外調査は，兵庫県宝塚市を流れる逆瀬川において行った（**Fig. 4 – 1 a**）。約 2.0 m の高さにまで成長するツルヨシが優占する本河川の河川敷草原は，定期的な草刈りによって夏の間は低草地に保たれる（**Fig. 4 – 1 b**）。先述のとおり，近年本河川ではミヤマアカネが安定的に生息する。河川敷において，本種の成虫による生殖行動が特に多く観察された 2 箇所において観察プロットを設定した（**Fig. 4 – 1 a**）。各観察プロット中の水域はいくつかの浅い細流に分かれており，水際には止水域が豊富に存在していた。これらの観察プロットの中では，交尾前のミヤマアカネの雌雄成虫が，地表より 10 cm から 100cm の間の高さにおいて草上に静止または飛翔しており（**Table 4 – 1**），高さ 100 cm 以上の草原（**Fig. 4 – 1 b** の左側）の中を飛翔する個体はほとんど見えなかった。

4 – 2 – 2. 交尾時および産卵時に利用される草原の構造および水環境の評価

2017 年の 9 月 9 日から 10 月 8 日までの約 1 ヶ月間のうち，天候が晴れた 7 日間において，各観察プロットにおけるミヤマアカネの生殖行動を観察した。本作業は，本種の生殖行動が最も活発に見られた午前 9 時から午前 11 時半の間に行った。各観察プロットにおいて，新たに水域に飛来したタンデムが交尾から産卵までに利用した環境について，以下の項目を記録した。はじめに，交尾継続時間および交尾時に止まった足場の高さを計測した。次に，産卵時に雌が腹部を水に打ち付ける行動（打水）の数および産卵スポットの位置を記録した。これらの産卵スポットは，目視により止水（S, 平均流速 <1.5 cm/s）と流水（F）に分類した（**Fig. 4 – 1 c, d**）。さらに，産卵スポットの水深および産卵スポットを中心とした半径 0.6 m の円周上においてランダムに選んだ 5 つの草丈を，観察時間の

制限の中で可能な限り計測した。別日に，ミヤマアカネのタンデムによる産卵が観察された 20 のスポット（打水数の計測に用いたスポットを一部含む）を目視により S と F に分類した後，それぞれのスポットにおいて流速を計測した。

4 – 2 – 3. 止水・流水間における産卵打水数の比較

ミヤマアカネが産卵時に選好する水環境を評価するために，本種の産卵打水数を S と F の間で統計学的に比較した。解析は，IBM SPSS Statistics software（version 22）を用いて一般化線形混合モデル（GLMM）により行った。目標変数は，各観察日の各産卵スポットにおける打水数をポアソン分布と対数リンク関数によりモデリングしたものを用い，観察プロットと観察日を変量効果とした。水深が 15 cm 以上の産卵スポット（n = 4）は外れ値と考えられたため（**Fig. 4 – 4**），解析から除外した。赤池情報量基準（AIC）の値をもとに，最適モデル（best model）および 2 番目に良いモデル（second-best model）を選択した。

4 – 3. 結果

各計測項目の生データとこれらの平均および標準偏差（SD）を **Table 4 – 1**, **4 – 2** および **4 – 3** に示した。観察日 7 日間の合計で 52 のタンデムが観察されたが，交尾から産卵までを通して観察できたタンデムはなかった。交尾を観察できたタンデムの数は 33 であり，交尾継続時間を計測できたタンデムの数は 21 であった。産卵が観察されたスポットの数は 34 であった。ほとんどのタンデムは，水域から 3 m 以内の距離において 10 – 60 cm の高さの草に止まり（**Fig. 4 – 2**），100 – 600 秒間交尾を継続した（**Table 4 – 2**）。交尾後のタンデムは，水深が 1 – 21 cm かつ流速が 0 – 16 cm/s の，9 – 107 cm の草に囲まれた水域において産卵した

（**Fig. 4 – 3** および **Table 4 – 2**）。産卵時の打水数は，短い草に囲まれた浅い水域において多くなる傾向が認められた（**Fig. 4 – 4** および **4 – 5**）。統計解析の最適モデル（**Table 4 – 4**）においては，止水（S）における打水数は流水（F）における場合よりも有意に多く，産卵スポットの周囲の草丈（G）は有意な負の効果を示した（**Fig. 4 – 6** および **Table 4 – 5**）。S 対 F および G の効果は 2 番目のモデル（**Table 4 – 4**）においても同様に有意であり，水深はわずかに有意な負の効果を示した（**Table 4 – 5**）。

4 – 4. 考察

すでに**第 3 章**では，ミヤマアカネの成熟成虫が交尾時に草丈のそろった低草地を選好することを示したが，本研究では，こうした低草地が本種の産卵時にも利用されることが明らかとなった。高さが 100 cm 以上にまで茂った草地では，本種の雄成虫が交尾相手を探すには視界が悪く，産卵の機会が減少してしまう可能性があることから，本種は生殖行動を効率化するために低草地を選好するのかもしれない。兵庫県におけるミヤマアカネの主要な残存生息地は，草地管理が行われる緩流河川に限定的であることから（八木ら, 2006），絶滅危惧種である本種の成虫が生息および生殖するためには，定期的な草刈りが決定的に重要であると考えられる。

トンボ類は，生殖行動の際に水面の反射光を視覚的な手掛かりとして用いる（Wildermuth, 1998; Takahashi and Watanabe, 2009, 2010; 渡辺, 2015）。したがって，ミヤマアカネの雌成虫は産卵に適した水環境を視覚的に選ぶことが出来ると考えられる。実際に，本種の雌成虫は強流域（流速 16 cm/s 以上）や深い水域（水深 21 cm 以上）には産卵しなかった（**Table 4 – 2** および **4 – 3**）。浅い止水域

においてより多く打水行動を示した本種は，多くのトンボ類と同様に触覚的な刺激も利用して水域の状態を感知しているかも知れない。例えば，*Leucorrhinia intacta* は，水に腹部を打ち付ける産卵行動によって，幼虫の孵化率が高くなる水温の高い止水域（約 28℃）を産卵場所として選好することが知られている（Wolf and Waltz, 1988）。

国内において，ほとんどのアカネ属種の幼虫が止水性とされる中で，ミヤマアカネの幼虫は唯一流水性とされてきたが（石田ら, 1988; 青木, 1998; 近藤ら, 2005; 井上・谷, 2010; 村木, 2010; 尾園, 2013），本種の若齢幼虫はしばしば緩流域に接続した浅い止水域において観察されていた（青木, 2017; 東川，個人観察）。さらに，本稿の**第 2 章**においては，本種の幼虫が止水と流水の間に連続的に広がる水流のスペクトラムを成長に必要とすることが明らかになっている。孵化直後の若齢幼虫がこのように浅い止水域に分布する過程は，成虫が選好する産卵環境を解明した本研究により説明が可能となった。

かつて国内の水田はミヤマアカネの主要な生息地であり（石田ら, 1988; 尾園ら, 2013; 河内野, 2015），そこでは，本種のタンデムは稲の隙間に入り込んで根際の止水域に産卵していた（田口・渡辺, 1985）。水田地帯における本種の主要な減少原因は，1970 年代に水田の水管理が近代化されたことによって，水田内で孵化したミヤマアカネの幼虫が緩流水域へ移動できなくなったためと考えられる（**第 2 章**）。

本研究の調査地である逆瀬川は，1900 年代に行われた砂防工事により流れが平坦で緩やかな構造になっている（兵庫県, 2009）。こうした特徴を持つ本河川では，かつての水田地帯に豊富に存在したであろう止水域，緩流域およびこれらの間に広がる移行帯が十分に提供されるために，ミヤマアカネの幼虫の生息および産卵が可能であり，本種が安定的に生息することができると考えられる。加

えて，本河川においては定期的な草刈りによって夏の間は平坦な低草地が維持されており，これが本種の成虫の生息，交尾および産卵を可能にしていると考えられる。しかし，陸水環境における著しい富栄養化が注目される近年において，河畔湿地に広がる草地は遷移が進行する傾向にあり，そこでは草原性のトンボ類が利用する遷移初期の低草地が急速に減少している（Corbet, 1999）。ミヤマアカネのみならず，他の河畔性生物を保全するためには，河川敷における草地管理を全国的に実施する必要がある。

適切な管理によって維持される低草地および止水と流水の接続性が組み合わされた環境は，ミヤマアカネの幼虫の生息環境だけでなく，成虫の産卵場所を提供する（**Fig. 4 – 7**）。水田地帯において人々の生活に寄り添ってきたミヤマアカネを保全するためには，都市河川と水田地帯の両方において適切な生息地管理を行う必要がある。

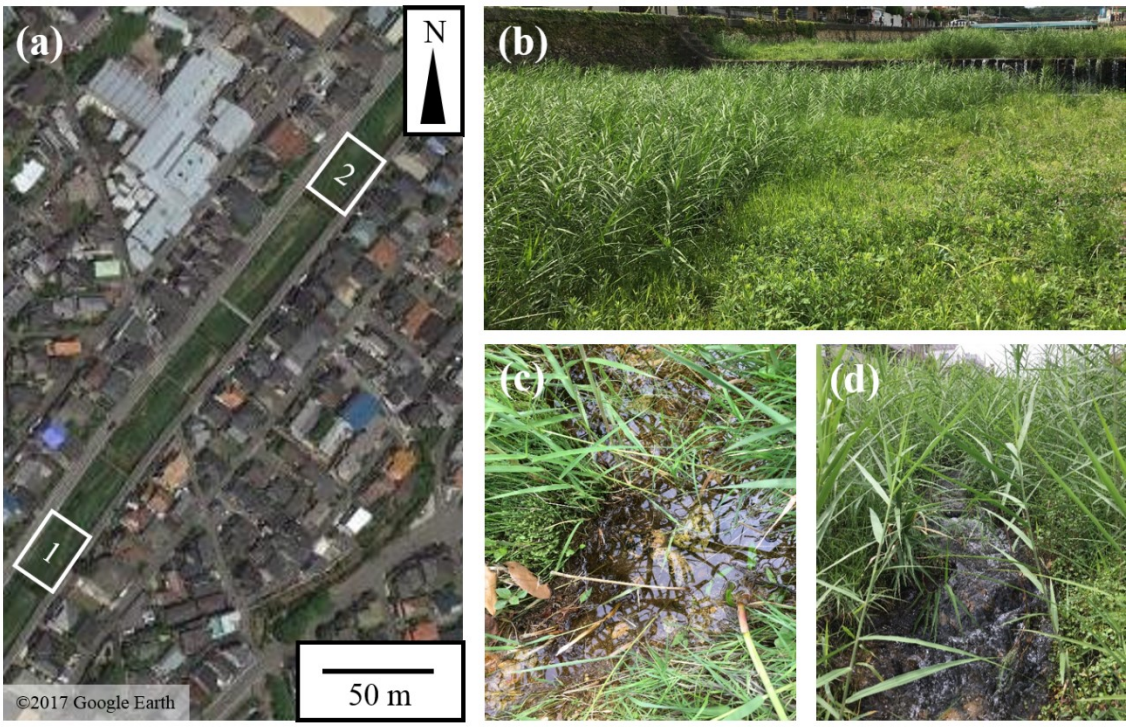


Figure 4 – 1. Location of observation plots in the Sakasegawa River, Takarazuka City, Hyogo Prefecture, Japan. (**a**) Large-scale view of the two observation plots indicated with *squares* (plot 1: 34°7930'N, 135°3447'E; plot 2: 34°7946'N, 135°3461'E). (**b**) Ground-level view of *plot 1*. Grass height is greater (100–170 cm) on the left side compared to the right side (10–40 cm) because of a better water supply. (**c**– **d**) Oviposition spots over **c** stagnant and **d** flowing water

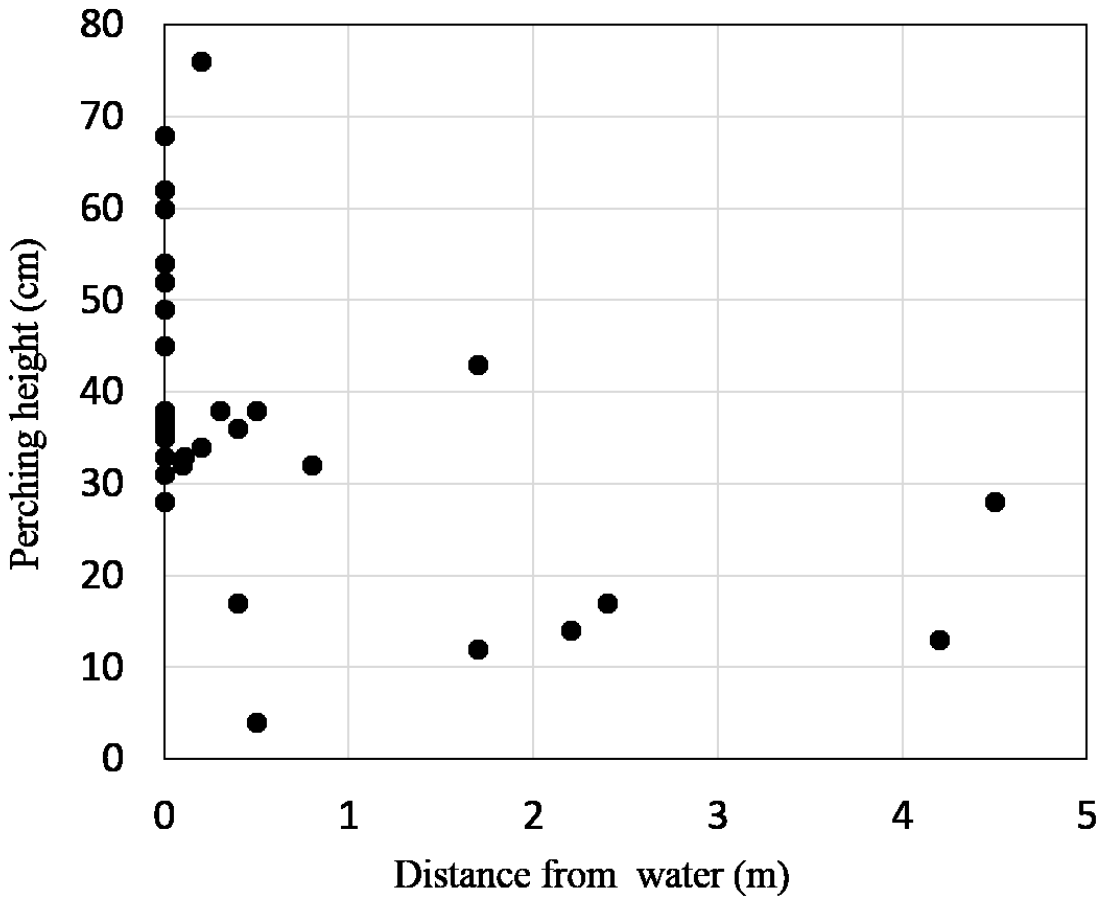


Figure 4 – 2. Perching height against distance from water for *Sympetrum pedemontanum elatum* tandem pairs during copulation in Hyogo Prefecture, Japan (n = 33). Two points are overlapping at (0.3, 38), (0, 52), and (0, 62)

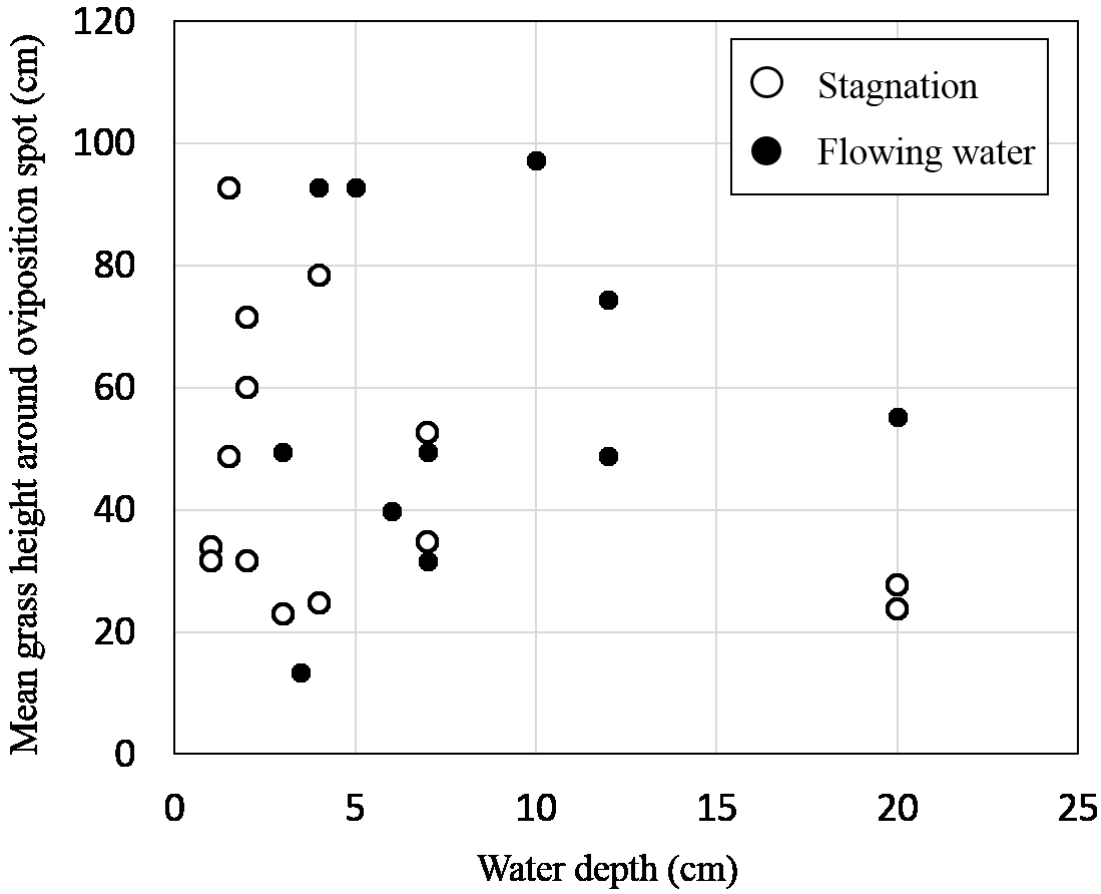


Figure 4 – 3. Mean grass height against the water depth of oviposition spots of *Sympetrum pedemontanum elatum* tandem pairs in Hyogo Prefecture, Japan

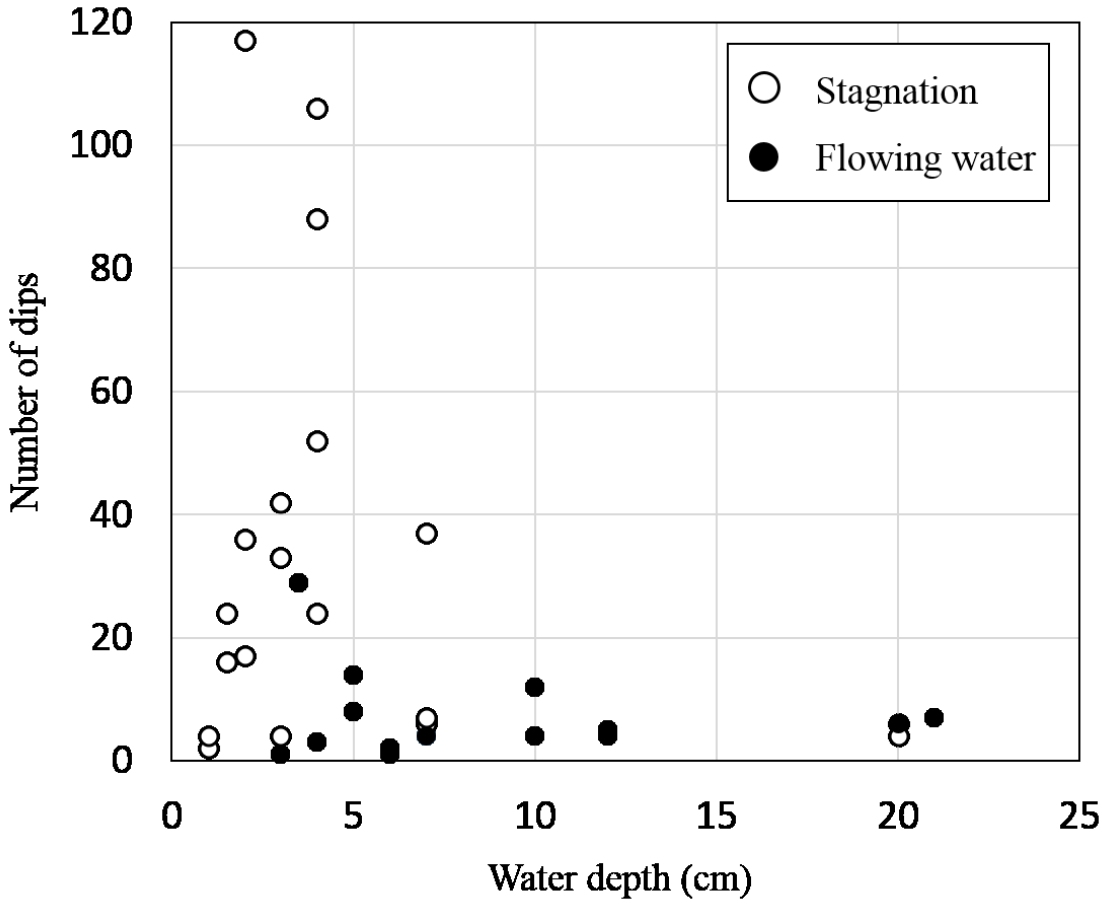


Figure 4 – 4. Number of abdominal dips into the water by *Sympetrum pedemontanum elatum* tandem pairs during oviposition against the water depth of oviposition spots in Hyogo Prefecture, Japan. There are two points overlapping at (7, 4) (both over flowing water) and (20, 6) (one over stagnant and one over flowing water)

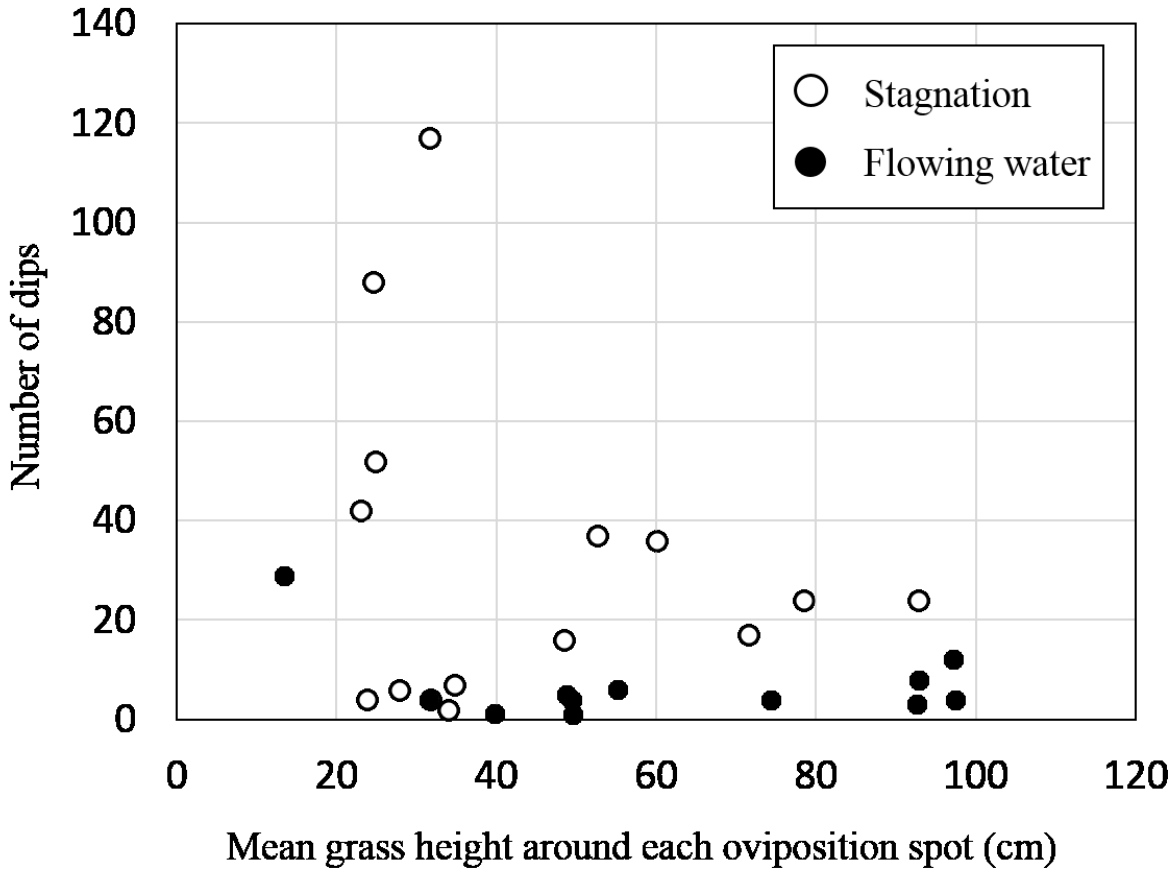


Figure 4 – 5. Number of abdominal dips into the water by *Sympetrum pedemontanum elatum* tandem pairs during oviposition against mean grass (n = 5) height around each oviposition spot in Hyogo Prefecture, Japan

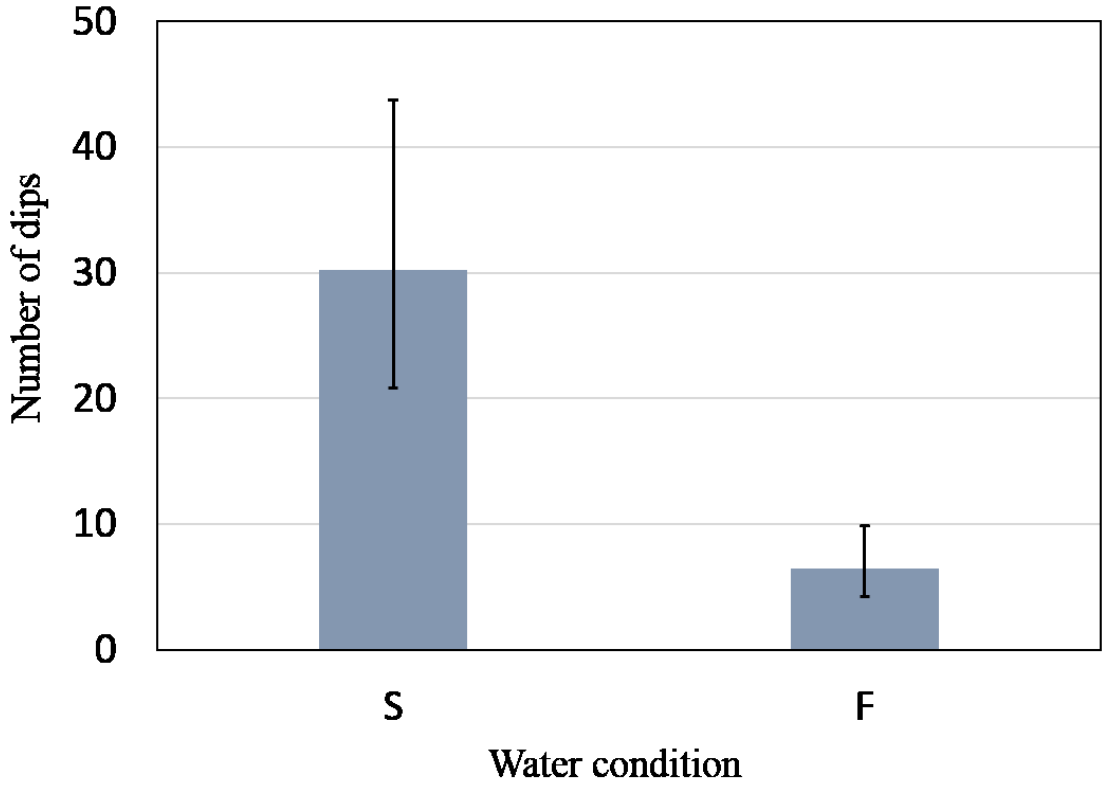


Figure 4 – 6. Estimated mean number of abdominal dips into stagnant (*S*) and flowing (*F*) water by ovipositing *Sympetrum pedemontanum elatum* tandem pairs in Hyogo Prefecture, Japan (based on the best model). The *vertical lines* indicate 95 % confidential intervals

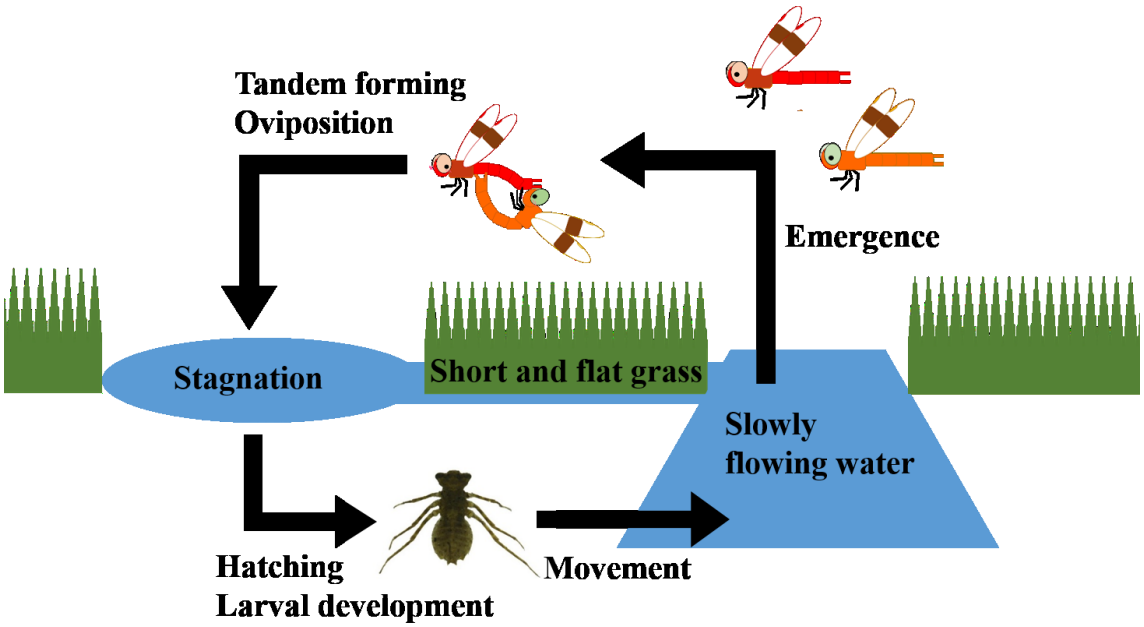


Figure 4 – 7. Microhabitat use of *Sympetrum pedemontanum elatum* during its entire life history in Hyogo Prefecture, Japan

Table 4 – 1. Perching height of **a** male and **b** female adults of *Sympetrum pedemontanum elatum* before tandem formation in the observation period (2017)

(a)

Date	Plot	Perching height of males (cm)
2017.9.15	2	36
2017.9.15	2	53
2017.9.15	2	122
2017.9.15	2	61
2017.9.15	2	65
2017.9.15	2	54
2017.9.15	2	50
2017.9.15	2	76
2017.9.15	2	60
2017.9.15	2	45
2017.9.15	2	18
2017.9.15	2	15
2017.9.15	2	12
2017.9.15	2	13
2017.9.15	2	12
2017.9.15	2	8
2017.9.15	2	15
2017.9.15	2	17
2017.9.15	2	16
2017.9.15	2	25
2017.9.18	1	111
2017.9.18	1	67
2017.9.18	1	46
2017.9.18	1	42
2017.9.18	1	70
2017.9.18	1	55
2017.9.18	1	38
2017.9.18	1	68
2017.9.18	1	73
2017.9.18	1	120
2017.9.18	1	14
2017.9.18	1	27
2017.9.18	1	9
2017.9.18	1	14
2017.9.18	1	11
2017.9.18	1	10
2017.9.18	1	10
2017.9.18	1	13
2017.9.18	1	5
2017.9.18	1	11
	Mean	39.68
	SD	31.43

(b)

Date	Plot	Perching height of females (cm)
2017.9.18	1	124
2017.9.18	1	50
2017.9.18	1	95
2017.9.18	1	54
2017.9.18	1	82
2017.9.18	1	95
2017.9.18	1	46
2017.9.18	1	47
2017.9.18	1	44
2017.9.18	1	60
2017.9.18	1	84
2017.9.18	1	59
2017.9.18	1	62
2017.9.18	1	58
2017.9.18	1	89
2017.9.18	1	6
2017.9.18	1	21
2017.9.18	1	38
2017.9.18	1	18
2017.9.18	1	9
2017.9.18	1	16
2017.9.18	1	7
2017.9.18	1	4
2017.9.18	1	7
2017.9.18	1	12
2017.9.18	1	13
2017.9.18	1	21
2017.9.18	1	14
2017.9.18	1	32
2017.9.18	1	26
2017.9.18	2	33
2017.9.18	2	24
2017.9.18	2	36
2017.9.18	2	17
2017.9.18	2	10
2017.9.18	2	61
2017.9.18	2	100
2017.9.18	2	36
2017.9.18	2	85
2017.9.18	2	72
	Mean	44.18
	SD	31.29

Table 4 – 2. Observation data of *Sympetrum pedemontanum elatum* adults from tandem formation to oviposition in 2017. Missing data was due to one of the following reasons: (i) we switched our observation from the target pair to another pair starting copulation; (ii) some tandem pairs were visibly lost during observation; (iii) some tandem pairs were observed from the middle of mating process

		Tandem formation			Copulation	Oviposition							
Date	Plot	Pair No.	Perching height (cm)	Distance from water (m)	Duration (s)	Grass height around oviposition spot (cm) *Measurement order:* 1	2	3	4	5	Water flow condition (S or F)	Water depth (cm)	Number of dippiings
2017.9.9	1	1	13	4.2									
2017.9.9	1	2	32	0.8									
2017.9.9	1	3	28	4.5									
2017.9.9	1	4	14	2.2									
2017.9.9	1	5	38	0									
2017.9.9	1	6	45	0									
2017.9.9	1	7	43	1.7	217								
2017.9.9	1	8	38	0.3	242						S	3	4
2017.9.9	1	9	17	2.4	222						F	6	2
2017.9.9	1	10	31	0		34	31	26	37	42	S	1	2
2017.9.9	1	11	32	0.1	259	32	34	46	18	29	S	1	4
2017.9.9	1	12	33	0.1	200	37	52	38	41	31	F	6	1
2017.9.9	1	13	37	0	267	30	33	49	17	29	S	2	117
2017.9.9	1	14									S	7	6
2017.9.9	1	15	34	0.2	191	46	32	18	29	33	F	7	4
2017.9.9	1	16	38	0.3	202								
2017.9.13	2	17				72	50	33	52	37	F	12	5
2017.9.13	2	18				81	70	32	83	92	S	2	17
2017.9.13	2	19	62	0	354	49	39	35	49	70	S	1.5	16
2017.9.13	2	20									S	4	106
2017.9.13	2	21	36	0.4	200								
2017.9.13	2	22	68	0	203	32	41	19	12	35	S	20	6
2017.9.13	2	23	62	0	270	15	35	20	39	10	S	20	4
2017.9.13	2	24	54	0	234	68	51	37	74	70	S	2	36
2017.9.13	2	25	49	0	161								
2017.9.13	2	26	28	0	184	84	88	74	63	63	F	12	4
2017.9.13	2	27				48	50	67	54	57	F	20	6
2017.9.13	2	28				44	41	38	29	22	S	7	7
2017.9.13	2	29	36	0							S	3	33
2017.9.14	1	30	12	1.7	158								
2017.9.14	1	31	38	0.5		48	39	48	51	61	F	7	4
2017.9.14	1	32	33	0									
2017.9.14	1	33	35	0									
2017.9.14	1	34											
2017.9.14	1	35				53	62	45	41	47	F	3	1
2017.9.14	1	36	52	0	635								
2017.9.14	1	37				92	74	68	77	81	S	4	24
2017.9.14	1	38									F	5	14
2017.9.14	1	39	60	0	237						F	21	7
2017.9.15	2	40	4	0.5									
2017.9.15	2	41	52	0	244								
2017.9.15	2	42			288	103	100	97	74	90	S	1.5	24
2017.9.15	2	43				72	101	87	105	98	F	4	3
2017.9.15	2	44				84	99	106	103	72	F	5	8
2017.9.15	2	45				28	32	17	17	21	S	3	42
2017.9.18	1	46	76	0.2		18	9	11	19	10	F	3.5	29
2017.9.18	1	47	17	0.4	568								
2017.9.18	1	48				27	19	30	22	25	S	4	88
2017.9.18	1	49				105	97	101	95	89	F	10	4
2017.9.18	1	50				55	50	56	42	60	S	7	37
2017.9.18	1	51				92	87	99	101	107	F	10	12
2017.9.18	1	52				30	26	24	21	23	S	4	52
		Mean	37.39	0.62	263.62					51.81		6.72	22.28
		SD	16.64	1.15	118.45					24.98		5.82	29.66

Table 4 – 3. Water flowing velocity at the oviposition spots of *Sympetrum pedemontanum elatum* tandem pairs in the observation period (2017)

Date	Plot	Oviposition spot No.	S or F	**Water flowing velocity (cm/s)**				
				Measurement order:				
				1	*2*	*3*	*4*	*5*
2017.9.22	1	1	S	0.6	0.7	0.6	0.6	0.6
2017.9.22	1	2	S	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7
2017.9.22	1	3	F	12	13	12	12	13
2017.9.22	1	4	F	6.0	6.0	7.0	8.0	8.0
2017.9.22	1	5	F	7.0	8.0	8.0	9.0	8.0
2017.9.22	1	6	S	0.7	0.7	0.6	0.7	0.7
2017.9.22	1	7	F	14	16	16	15	16
2017.9.22	1	8	F	6.0	5.0	5.0	5.0	5.0
2017.9.22	1	9	F	10	10	10	11	10
2017.9.22	1	10	F	7.5	7.5	7.0	7.5	7.5
2017.10.8	2	11	S	1.1	1.2	1.1	1.1	1.2
2017.10.8	2	12	F	3.5	3.7	2.2	2.1	3.9
2017.10.8	2	13	S	0	0	0	0	0
2017.10.8	2	14	S	0	0	0	0	0
2017.10.8	2	15	S	1.2	2.4	2.5	0	1.2
2017.10.8	2	16	S	1.0	0.5	0.7	0.9	0.8
2017.10.8	2	17	S	0	0	0	0	0
2017.10.8	2	18	F	6.1	6.0	5.9	4.8	6.2
2017.10.8	2	19	F	5.4	5.4	6.4	5.6	5.4
2017.10.8	2	20	F	9.6	10.4	9.8	8.2	8.4
			Mean			4.74		
			SD			4.54		

Table 4 – 4. Akaike information criteria (AICs) and delta-AICs for all possible models explaining variation in the number of abdominal dips by *Sympetrum pedemontanum elatum* at different oviposition sites in Hyogo Prefecture, Japan, using the fixed variables. Models are listed from low to high AIC. The abbreviations S, F, G, and D respectively indicate stagnation, flowing water, mean grass height around oviposition spot, and water depth.* indicates an interaction between fixed variables

Fixed variables	AIC	delta-AIC
S vs. F, G	317.53	0
S vs. F, G, D	319.75	2.22
S vs. F, G, D, S vs. F*D	324.06	6.53
S vs. F, G, S vs. F*G	327.65	10.12
S vs. F, G, D, G*D	329.28	11.75
S vs. F, G, D, S vs. F*G	329.39	11.86
S vs. F, G, D, S vs. F*D, G*D	334.20	16.67
S vs. F, G, D, S vs. F*G, S vs. F*D	334.77	17.24
S vs. F, G, D, S vs. F*G, G*D	338.14	20.61
S vs. F, G, D, S vs. F*G, S vs. F*D, G*D	343.42	25.89
G, D	459.59	142.06
G, D, G*D	474.02	156.49
G	587.06	269.53
S vs. F, D	636.65	319.12
S vs. F, D, S vs. F*D	639.47	321.94
S vs. F	667.85	350.32
D	807.47	489.94
Null model	1121.7	804.17

Table 4 – 5. Coefficients for the best and second-best models explaining variation in the number of abdominal dips by *Sympetrum pedemontanum elatum* at different oviposition sites in Hyogo Prefecture, Japan

Model	Best				Second-best			
Term	Coefficient	SE	*t*	*p*	Coefficient	SE	*t*	*p*
Constant	3.910	0.204	19.169	< 0.001	4.032	0.225	17.928	< 0.001
S	0	–	–	–	0	–	–	–
F	-1.543	0.130	-11.914	< 0.001	-1.386	0.146	-9.482	< 0.001
G	-0.009	0.002	-4.78	< 0.001	-0.008	0.002	-3.634	0.002
D	–	–	–	–	-0.056	0.026	-2.149	0.044

第 5 章　総合考察

5 – 1. ミヤマアカネの保全単位としての重要性

世界のアカネ属は, そのほとんどが止水種で占められており（Pilgrim and von Dohlen, 2012; IUCN, 2017），ミヤマアカネの大陸亜種（本名亜種）である *S. p. pedemontanum* の幼虫も，主に流水環境に産するものの，湖や池沼，一時的な水たまりといった流水と接続しない止水環境においても生息が確認されている（Michiels and Dhondt, 1987; Kosterin et al., 2001; Gonseth and Monnerat, 2003; Kosterin and Korsun, 2006; Kalkman, 2014）。一方で，少なくとも日本に産する極東島嶼亜種（Popova, 2004）の幼虫は池沼には生息せず（石田ら, 1988; 前藤ら, 2003; 河内野, 2015），止水域と流水域の移行帯という特異な環境を必須とする「不完全な流水種」であると考えられる（**第 2 章**）。このように，ミヤマアカネの日本産極東島嶼種は，閉じた止水域にも生息可能な大陸亜種とは生息地利用が多少異なっているようである。また，サハリン，千島列島，日本列島に産する極東島嶼亜種は, 西ヨーロッパから沿海州にかけて分布する大陸亜種に比べ, 体色が鮮やかで体サイズが大きく，翅の帯状模様が太いといった形態的特徴を持つ（Popova, 2004; 八木ら, 2006）。こうした生息環境の違いや外部形態の差異から，極東島嶼亜種と大陸亜種の間には種レベルにも匹敵する大きな遺伝的差異が存在する可能性がある。もしそうであれば, 日本のミヤマアカネは保全単位としての重要性がさらに大きくなるが, これについては今後, 各亜種の形態や DNA 情報を詳細に比較するとともに，遺伝的および生態的分化の程度を検討する必要がある。

5 – 2. ミヤマアカネの生息地利用の特異性

5 – 2 – 1. 幼虫の生息地利用の特異性

水田を利用する赤とんぼの中で，ミヤマアカネの生息地利用は特異である。すなわち，止水性の 6 種（ナツアカネ，ノシメトンボ，アキアカネ，コノシメトンボ，マユタテアカネおよびマイコアカネ）の幼虫は水田や池沼の浅く暖かい止水域で成長し，そこから羽化に至ることが可能であるのに対し，ミヤマアカネの幼虫は止水と流水の間に広がる水流のスペクトラムを必須とする（**第 2 章**）。発育する間に微小生息域を変更するトンボ目の幼虫は，越冬時に池内の浅場から深場へ移動するコシアキトンボ *Pseudothemis zonata*（宮川, 1969; Corbet, 1999）や，産卵場所の泥低質から開放水面の抽水植物帯へ移動するヨーロッパアカメイトトンボ *Erythromma najas*（Johansson, 1978）が知られているが，ミヤマアカネの幼虫のように成長段階に応じて接続した止水域と流水域の両方を連続的に利用するという性質はこれまで知られていない。ほとんどが止水種で占められるアカネ属（Pilgrim and von Dohlen, 2012）の中には，ミヤマアカネ以外にも *S. haritonovi*，*S. vicinum* および *S. striolatum* のように緩やかな流れを伴った浅い水域において見られる種も少数ではあるが存在する（Needham et al., 2000; Clausnitzer, 2009）。Pilgrim and von Dohlen（2012）による形態情報と分子情報を統合したアカネ属 35 種の系統解析によると，止水種としての性質が属内において祖先的と考えられる中で，少なくともミヤマアカネと *S. vicinum* の流水を必要とする性質は種ごとに独立に獲得されたようであるが，こうした種の幼虫は，ミヤマアカネの幼虫と同様の生息地利用を示す可能性がある。

5 – 2 – 2. 成虫の生息地利用の特異性

水田における赤とんぼの羽化は種ごとに一斉的であり，ミヤマアカネは止

水種よりも 1 – 2 週間ほど早く羽化する（田口・渡辺, 1984）。水田で羽化した赤とんぼの未成熟成虫は，各種が利用するねぐら（主に採餌や休息を行う場所，roosting site）まで中長距離を移動する（Corbet, 1999; 井上・谷, 2010; 加藤・渡辺, 2011）。止水種の成虫が未成熟期に利用するねぐらは，山頂付近（アキアカネ），木立や林縁（ナツアカネ，コノシメトンボ，マユタテアカネ，マイコアカネ）および林内のギャップ（ノシメトンボ）が知られているが（石田ら, 1988; 上田, 1988; 加藤・渡辺, 2011），ミヤマアカネの場合は，水田やその周辺および河川敷の低草地を利用する（田口・渡辺, 1985; 尾園, 2013）。一般に，アキアカネの未成熟成虫は初夏の高温を回避するために高所へ向かって長距離（60～70 km）を飛翔移動し（上田, 1988; 井上・谷, 2010），陽の当たる高温な条件を好むミヤマアカネの未成熟成虫は羽化場所の草地からほとんど離れないとされ（田口・渡辺, 1985），その他の種の未成熟成虫は木立に向かって短中距離を飛翔移動すると考えられている（Watanabe et al., 2004）。これら赤とんぼのうち，高温環境に留まるミヤマアカネの未成熟期は 1 – 2 週間と最も短く，冷涼な環境に移動するアキアカネの未成熟期は 2 ヶ月以上にもおよぶ（Michiels and Dhondt, 1987; Watanabe and Taguchi, 1988; 渡辺, 2015）。各種の未成熟成虫は，それぞれの羽化時期における環境条件（温度や湿度および餌の量等）およびそれに対する個々の成熟速度に従ってねぐらの環境を選択し，性成熟にかかる時間を調整している可能性がある。実際に，*S. meridionale* やタイリクアカネ *S. striolatum* では，気温の低い高地において性成熟を遅らせることにより，その生活史において産卵期および幼虫期が夏の高温乾燥期と被らないように調整していると考えられている（Samraoui et al., 1998）。

止水性種の成虫は，性的に成熟すると交尾および産卵のために水田に戻ってくるが，採餌および休息時には周辺の林縁等に移動する（石田ら, 1988;

Watanabe et al., 2004）。一方で，ミヤマアカネの成虫は，その成熟度に関わらず羽化水域付近の低草地に依存的であり（**第 3 章**および**第 4 章**），その移動性は国内の水田を利用する同属種の中で最小とされる（田口・渡辺, 1985; 加藤・渡辺, 2011）。そのため，本種は他種に比べて移動分散および他の生息地への避難が困難であり，個体数の減少の程度もとりわけ大きくなるものと考えられる。

5 – 2 – 3. 産卵場所選択の特異性

ミヤマアカネは緩流水域と接続した止水域を産卵場所として選好し，周囲の草丈が低く水深が浅いほど産卵時の打水数が増加する（**第 4 章**）。一方で，止水性の赤とんぼ各種は，産卵水域に隣接する陸環境の選好性については知見が乏しいものの，流水を伴った環境には産卵しない。これらの止水種は，浅い止水域や湿った泥に打水産卵する種（アキアカネ, コノシメトンボ, マユタテアカネ, マイコアカネ）と，ある程度乾燥した泥の上で空中から卵をばらまく打空産卵を行う種（ナツアカネ，ノシメトンボ）を含む（石田ら, 1988; 井上・谷, 2010; 尾園ら, 2013; 青木, 2017; 滋賀トンボ調査グループ, 2018）。トンボ類の雌親による産卵場所選択は，産卵された水域から動けない卵や幼虫の生存率に大きな影響を及ぼすため，彼らは幼虫の生息地利用に従って種ごとに最適な産卵場所を選ぶ行動を進させてきたと考えられている（Corbet, 1999; 渡辺, 2015; Lambret et al., 2018）。したがって，ミヤマアカネによる特異な産卵場所選択も，幼虫の生息地利用の特性（**第 2 章**）に従って獲得された産卵様式と考えられる。

5 – 3. ミヤマアカネと止水性赤とんぼの生息地変遷

止水から緩流水を連続的に利用するミヤマアカネは，河川敷に広がる氾濫

原湿地にも生息することが知られている（八木, 2004; 尾園ら, 2013）。そこでは機会的な増水と減水によって止水域（たまり）が生じやすく，止水域と流水域の混在した水環境が豊富に存在する（鷲谷, 2007）。また，流域の付近では増水攪乱によってたびたび植生が一掃され，樹木の生育が妨げられるとともに，遷移初期状態の低丈・平坦な草原構造の広がりが保たれる（鷲谷, 2007）。人が稲作農業を始める以前には，本種はおそらくこうした自然湿地を主な生息地として利用していたと考えられる。また，本種以外にも，水田を利用する止水種のナツアカネ，アキアカネ，ノシメトンボ，マイコアカネ，マユタテアカネは河川敷におけるワンドやたまりといった一時的な止水域にも生息することが知られており（黒川ら, 2009），これらは流域からある程度離れた場所に生じやすい河畔林（ハンノキ *Alnus japonica* やヤナギ科 Salicaceae の種が優占する）（崎尾・鈴木, 1997）をねぐらとして利用すると考えられる。このように，性質の異なる水環境や植生構造がモザイク状に広がる河畔環境は，赤とんぼ以外にも多様な湿地性水生生物の生息に適していたと考えられている（守山, 1996, 1997; 日鷹, 1998; Washitani, 2007; 森ら, 2008; 大庭, 2011, 齋藤ら, 2017）。水田地帯が拡大したのは稲作が盛んになり始めた江戸時代以降であり（冨田, 1999; 嶺田ら, 2009），赤とんぼはこの時期に氾濫原のような自然湿地から水田に進出し，以降全国的に繁栄したと考えられている（石田ら, 1988; 井上・谷, 2010; 齋藤ら, 2017）。

氾濫原湿地以外にも，赤とんぼ各種の生息環境として，水面の開けた明るい池（ノシメトンボ，コノシメトンボ），丘陵地の木立のある明るい池（マユタテアカネ），草丈が低く日当たりの良い湿地（アキアカネ，ナツアカネ，マイコアカネ，ノシメトンボ，コノシメトンボ），低山地，丘陵地および平地の緩やかな細流（ミヤマアカネ）が知られている（石田ら, 1988; 青木, 1998; 井上・谷, 2010）。これらの環境も，水田地帯が拡大する以前には赤とんぼの主要な（または一時的

な）生息地として機能していたのであろう。ところで，木立に囲まれ岸辺に挺水植物が繁茂するような池沼には，リスアカネ *S. risi risi*，ナニワトンボ *S. gracile*，ネキトンボ *S. speciosum speciosum* といった同属種も生息するが（石田ら, 1988; 尾園・桜谷, 2005; 井上・谷, 2010），彼らはこうした池沼に依存的であり，水田には進出しなかった。その理由として，これらの種が産卵に利用する環境は池の岸辺の浅い水域における枝や枯葉が豊富に溜まった場所，もしくは挺水植物の繁茂する岸部環境であるため（石田ら, 1988），水田のように開けた環境の泥地や水たまりは，彼らの産卵場所として適さなかったことが考えられる。また，各種の季節的な生息地利用が水田の管理スケジュールに適応的でなかった可能性も考えられる。

5 – 4. ミヤマアカネと止水性赤とんぼの衰退原因

5 – 4 – 1. 水田における環境変化

1970 年代頃から激減しているミヤマアカネの主要な減少原因は，同時期に各地の水田で水管理が近代化されたことではないかと考えられる（**第 2 章**）。かつての水田地帯では，陽寄せ（谷川の水を温めてから水田に入れるための小水路）や用水路によって繋がれた水田自体が水の輸送経路の一部として機能していた（Eyre, 1955）。こうした伝統的な水管理によって，田淵ら（1983）に見られるような微弱な水の流れが水田内のいたるところに生じていたと考えられ，こうした水田においてはミヤマアカネの幼虫が必要とする「止水域と流水域の接続性」が十分に保たれていたと考えられる。しかし，1970 年代以降には，多くの水田で入排水路のパイプ化および用水路のコンクリート化が進行し（片野ら, 2001; 森ら, 2008），水田域における水の流れの状態が大きく変化した。すなわち，水路

から直接水を引かなくなった水田内はほとんど止水化し，用水路は機能的な向上により急流化したのに加え，水路と水田間の段差は顕著に拡大した（Fujioka and Lane, 1997; 片野ら, 2001; 森ら, 2008）。このような生息地環境の改変によって，ミヤマアカネの幼虫は水田と水路の間を移動できなくなり，その成長過程を完了できなくなったと考えられる。(**第 2 章**)。一方で，閉じた止水域において卵期から幼虫期を完了できる止水性の赤とんぼ種は，水田の水管理が急速に近代化されてから 20 年程後になって減少し始めたことから，こうした影響をほとんど受けなかったと考えられる。

止水種のうち，アキアカネ，ナツアカネ，ノシメトンボの幼虫および成虫については，1990 年代以降に使用量が増加したネオニコチノイド系，ネライストキシン系，ジアミド系およびフィプロニル系の育苗箱施用殺虫剤の悪影響が指摘されている（神宮字ら, 2010; 粟生田ら, 2013; Jinguji et al., 2013; Jinguji and Ueda, 2015; Nakanishi et al., 2018）。特に，水田の入水時期に孵化する赤とんぼの若齢幼虫は，田植え直後の高濃度の薬剤に暴露することになり，これが各種の個体数の大幅な減少を引き起こすと考えられている（神宮字ら, 2006, 2010）。実際に，濃度が 25ug/l 以上のイミダクロプリドに晒されたノシメトンボの幼虫はほとんど死滅することが確かめられている（Jinguji et al., 2013）。また，フィプロニル系殺虫剤は施用後 30 日が経過しても散布量の 1/4 以上が残存し，薬剤への感受性が高いと考えられるアキアカネ幼虫の羽化率やノシメトンボの生存率を大幅に減ずることが報告されている（神宮字ら, 2010; Jinguji et al., 2013）。加えて，これらの農薬が土壌中に残留することによるトンボ類幼虫への悪影響も示唆されている（早坂ら, 2013）。しかし，漏水が多く農薬の滞留が少ない棚田に生息するミヤマアカネの幼虫に対しては，上記のような殺虫剤はほとんど毒性を示さないようである（河内野, 2015）。

EU 諸国では，ネオニコチノイド系農薬がミツバチ等の農地の生物に多大な悪影響を与えることが注目され，現在ではこれらの一部が屋外使用禁止とされている（農畜産業振興機構, 2018）。また，米国においては，ネオニコチノイド系殺虫剤に関して従来通りの使用を認めるものの，新規の使用や適用拡大は登録を停止している（EPA, 2018）。一方で，日本においてはこれらの薬剤がトンボ類等に与える悪影響が科学的に評価されているものの，その使用を控えることに関して社会的な合意が得られていないのが現状である（中村, 2015; 五箇, 2017）。

耕起および代かきによる攪拌や中干しによる乾燥等の攪乱も，アキアカネやナツアカネの卵および若齢幼虫の生存率を下げる要因として報告されている（神宮字ら, 2006; 粟生田ら, 2013; 齋藤ら, 2017）。不耕起田では，排水路付近の地下水位が低下するために春先の水田土壌表面が乾燥しやすく，それによってアキアカネやナツアカネの産卵に適した水たまりや泥地が慣行田に比べて減少するが，水のないところに打空産卵を行うノシメトンボはこうした影響をほとんど受けず，不耕起栽培が行われる地域ではノシメトンボが増加する場合もある（神宮字ら, 2006）。また，赤とんぼの幼虫が中齢程度に成長していると考えられる 5 月頃に耕起および代掻きを行った慣行水田においては, 7 月頃のアカネ属幼虫の個体数が不耕起田および無代掻き田に比べて少なくなることも確かめられており，作土層の攪拌が赤とんぼの生息に影響を与えていることが推察されている（神宮字ら, 2006）。中干しが赤とんぼの幼虫に与える影響は大きいとされており（粟生田ら, 2013），齋藤ら（2017）は，水田におけるアキアカネ幼虫が乾燥耐性を獲得する 10 齢に到達する日を予測することで，彼らの羽化率に対する乾田化の影響を極力抑えた中干しスケジュールを提案している。しかし，中干しが急速に普及し始めた時期は，止水性の赤とんぼが減少し始める時期よりも 40 年ほど早かったことから（堀川ら, 2011），中干しによる乾田化が赤とんぼに与え

た影響は農薬の場合に比べて小さかったのではないかと考えられる。

ここまで列挙してきた，水田を利用する赤とんぼの衰退原因に関する知見を **Table 5 – 1** にまとめた。水田の赤とんぼを総合的に保全するためには，こうした諸要因の更なる解明が不可欠である。

水田における水環境の変化が赤とんぼの卵や幼虫に与える影響が注目される一方で，成虫の生息環境の減少も，赤とんぼの衰退原因として考慮すべきものである。特に，ミヤマアカネの成虫は，1970 年代までの水田地帯に豊富であった小川畦畔の裾刈り草地などの低丈・平坦な半自然草原を交尾や産卵のために利用していたと考えられるが（**第 3 章**および**第 4 章**），こうした低草地は放棄田の増加に伴って遷移が進行し（楠本・山本, 2009），ミヤマアカネの成虫が利用できる状態で無くなったものと考えられる。止水性の赤とんぼ各種の成虫は，ミヤマアカネのように草原に依存的でないものの，水際の草に止まって休息や縄張り行動を示すことがしばしばある（石田ら, 1988; 青木, 1998; 井上・谷, 2010; 尾園ら, 2013）。そのため，水域付近における半自然草原の減少は，こうした種にも少なからず影響を及ぼしているものと考えられる。

加えて，近年の温暖化に伴う水田の水温上昇も，赤とんぼの幼虫の生息に大きく影響する可能性がる。大気中の二酸化炭素量が現在の 2 倍存在する気候（Doubled CO_2 Climate）を仮定したモデルでは，水田の水温は 2 度から 4 度上昇し，稲の栽培に適した期間が 25 日から 40 日程度延長されるという（Ohta et al., 1996）。温暖化に伴って変更されるであろう稲の栽培スケジュールは，赤とんぼの生育に適さないものになるかも知れない。ところで，魚類や両生類といった外来生物種による捕食圧も，アカネ属種の衰退に影響している可能性があると考えられている（尾園・桜谷, 2005; 井上・谷, 2010; Šigutová et al., 2015）。例えば，札幌市の都市緑地に生息する国内外来種トノサマガエル *Rana nigromaculata* の

胃内容物には，アキアカネおよびノシメトンボが含まれていたことが報告されている（更科ら, 2011）。トノサマガエルのような特定外来生物でない捕食性生物は，養殖や運搬に関する規制の対象とはならないため，今後各地の希少な水生生物種に影響を与える可能性が大きいとして問題視されている（更科ら, 2011）。

5 – 4 – 2. 土地利用の変化による生息地の減少と孤立化―滋賀県を例に―

都市化や圃場整備および耕作放棄等の土地利用の変化は，高度経済成長や農業従事者の高齢化に伴って，ここ数十年の間に全国各地で進行したと考えられる。こうした土地利用の変化の前後において，特定の農地環境における水生生物相が細かに記録されている例は極めて少ないものの，農地に依存的な各水生生物種の全国的な個体数の変動から見て，かつて伝統的な農地が豊富であった地域における都市化や圃場整備の進行が，そこに棲む両生類や魚類および水生昆虫類の減少要因となっていることが示唆されている。例えば，一部のカエル類は，宅地開発が進む都市近郊において分断化された水田のうち，面積の小さな水田において生息個体数が極端に少なくなり，なおかつ乾田化や水路工事等の圃場整備の影響を強く受けて減少することが報告されている（大澤・勝野, 2000; 山本・千賀, 2012）。また，アユモドキ *Leptobotia curta* は，開発に伴う河川改修や水田における水管理の近代化の影響により産卵場所を失って激減したことが示唆されている（岩田, 2006）。各都道府県の RDB 記載からゲンゴロウ類の減少状況を整理した研究では，水田の耕作放棄や大規模な建設開発による生息地の消失に伴って多くの種が減少したと考えられている（西原ら, 2006）。

トンボ類に関しても，特定の地域における各種の経年的な分布記録がまとめられた研究例は少ないが（ただし，日置ら, 2000; 尾園・桜谷, 2005），滋賀県においては，1990 年代から 2010 年代にかけてのトンボ類の分布域の推移が詳細

に調べられている（琵琶湖博物館, 1998, 2018）。そのデータを参照すれば，少なくとも滋賀県内における赤とんぼ各種の減少状況に関して，土地利用の変化を考慮して以下のように考察することができる。トンボ類に関するこうした地道な調査記録は現状において貴重であり，今後全国的に整備されることが望ましい。

滋賀県では，ミヤマアカネは 1990 年代まではまだ辛うじて県内に広く分布していたが（八木, 1998），2010 年代には生息地が数箇所にまで減少している（河瀬, 2018; 滋賀トンボ調査グループ, 2018）。特にミヤマアカネの減少が著しい琵琶湖東岸側の平野部では，ここ数十年で宅地開発等の都市化が顕著に進んだことに加え（佐藤ら, 1997），農地の区画整理によって直線的で急流な水路が張り巡らされたことで（内藤, 2012），本種の生息地の多くが消失したと考えられる。また，山地が近く傾斜部が多い西岸部には，かつて県内有数の棚田地帯が広がり，ミヤマアカネの生息が確かめられていたが（八木, 1998），近年は棚田の管理者の高齢化や獣害の増加による耕作放棄地の増加が著しく（辻ら, 2009），棚田の減少とともに本種は姿を消した（滋賀トンボ調査グループ, 2018）。一方で，止水性のアキアカネ，ナツアカネ，ノシメトンボ，マユタテアカネに関しては，平野部においてはやや減少傾向が見られるものの，ミヤマアカネほど顕著な減少は認められていない（滋賀トンボ調査グループ, 2018）。全国的に減少の著しいマイコアカネは，滋賀県においても 1990 年代以前には希少種であったが，どういうわけか 1990 年代から 2000 年初頭にかけて水田域で個体数が激増したのち，2010 年代には再び激減し，ほとんど姿が見られなくなっている（滋賀トンボ調査グループ, 2018）。

滋賀県南西部の大津市では，2012 年に市民ボランティアによる「アカトンボ調査」が行われたが，報告されたアカネ属 13 種の総計約 26,700 個体のうちほ

とんどはアキアカネとナツアカネであり，ミヤマアカネは数頭に過ぎなかった（大津市, 2013; 滋賀トンボ調査グループ, 2018）。同市の南部地域においても，1990 年代に比べて 2010 年代にはミヤマアカネが激減しており（滋賀トンボ調査グループ, 2018），これは大規模なゴルフ場の開発などによって本種の生息地が失われたことが原因と考えられている（滋賀トンボ調査グループ, 2018）。

一方で，琵琶湖の南方（湖南地域）に位置する鏡山のふもとには，トンボの生息に適したため池や緩流河川等の小生息地が比較的豊富に残っている。そこでは，県内で減少の著しいミヤマアカネとマイコアカネを含む水田の赤とんぼ種をはじめ，ネアカヨシヤンマ *Aeschnophlebia anisoptera*，ハッチョウトンボ *Nannophya pygmaea*，キトンボ *Sympetrum croceolum*（ここまで止水種），カトリヤンマ，キイロサナエ *Asiagomphus pryeri*，メガネサナエ *Stylurus oculatus*，キイロヤマトンボ *Macromia daimoji*（ここまで緩流～流水種）といった多くの希少なトンボ種の生息が継続して確認されている（滋賀トンボ調査グループ, 2018）。しかし，赤とんぼおよびその他の希少なトンボ種が残存するこうした生息地は少なく，その多くが都市化等の大規模な土地利用の変化によって著しく分断されている。特に，ミヤマアカネの残存生息地は互いに 30 km 以上も離れており，飛翔移動能力の小さな本種にとって深刻な生息地の孤立化が近年になって急速に進んでいると考えられる。

5 – 5. 水田を利用する赤とんぼの保全に関する課題

5 – 5 – 1. 微小生息地利用を理解する必要性

赤とんぼは水環境と陸環境の両方を利用するため，その保全のために維持管理すべき生息環境は幅広い。本研究によって，ミヤマアカネの生活史の全貌が

明らかとなり，生息地の保全計画を具体的に立てられる段階に至ったが，止水種の一部に関しては水田域における衰退原因がよく研究されてはいるものの，それぞれの種の各成長段階における微小生息地利用に関する情報は不十分である。水田地帯において親しまれて来た赤とんぼを総合的に保全するためには，以下に挙げる課題について知見の蓄積が望まれる。

再生湿地や保全ビオトープ等の人為的な生息地において，赤とんぼ各種が産卵できる岸部環境を維持管理するためには，彼らがどのような環境を産卵場所として選好するかを理解しなければならない。**第 4 章**では，ミヤマアカネの各産卵地点における打水数を記録しつつ，水深や流速および周囲の草丈を細かに計測することによって，より多く産卵に利用される微小環境を明らかにした。こうした調査手法は，産卵環境が明らかでない他の赤とんぼ種にも広く応用される必要がある。

アキアカネ，ナツアカネおよびノシメトンボの卵の孵化に必要な水温条件は，Jinguji et al.（2010）によって詳しく調べられている。こうした情報は，冬から春先における赤とんぼの生息水域の管理（例えば，日照条件の調節等）に必須と考えられるため，ミヤマアカネを含め他種の卵についても同様の研究が望まれる。加えて，赤とんぼ各種の孵化環境を保全するために同様に重要と考えられる卵の耐乾性や孵化時の水分要求性についてはほとんど知見がないため，各種の卵の休眠期から孵化時期の水分条件を細かく設定して孵化率を調べる実験が必要である。

赤とんぼの幼虫が，その齢期や季節に応じて生息水域の環境をどのように利用するのかを調べること無しには，彼らの生息地環境を適切に整備することができない。赤とんぼの若齢幼虫は外部形態による種の識別が困難であるが，種特異 PCR プライマーを用いた分子同定（**第 2 章**）によってこの問題を解決する

ことができ，各種幼虫の季節的な微小生息地利用を詳細に調べることも可能になるであろう。

保全ビオトープ等において，赤とんぼの羽化時期には，羽化の足場として利用可能な岸部の植生（草や枝）またはその他の構造物を整備することが必要である。そのためにはまず，赤とんぼ各種の羽化場所の選好性を理解しなければならないが，現時点においてこうした知見はほとんどない。井上・谷（2010）は，アキアカネの羽化位置の高さや足場の構造および羽化開始から終了までの時間帯等を細かに記録している。それ以外の種についても，こうした情報の蓄積に加え，羽化場所の選好性に関する定量的な調査研究が望まれる。

ミヤマアカネ（**第 3 章**および**第 4 章**）およびノシメトンボ（Watanabe et al., 2004; 岩崎ら, 2009; 加藤・渡辺, 2011）の成虫に関しては，交尾や採餌および休息時の微小生息地利用が詳細に調べられており，それに応じて，これら 2 種が利用する陸環境の整備計画を具体的に議論することが可能となった。これら以外の 5 種の赤とんぼ成虫に関しても，石田ら（1988）や尾園ら（2013）のように生息環境を大まかに知るだけではなく，行動観察や野外実験によって微小環境の選好性を詳しく理解する必要がある。

5 – 5 – 2. 残存生息地の配置と維持管理

既に説明したように，農法の近代化による水田環境の変化や，放棄水田の増加および都市化による生息地の減少によって，ミヤマアカネを含む水田の赤とんぼは全国各地で衰退している。その一方で，山麓部や丘陵部，谷の最上流部に位置する水源付近の池沼や湿地には止水性種が，棚田および河川敷に低草地が広がる小川や緩流河川等には緩流種のミヤマアカネが比較的安定して生息している例が認められている。また，アキアカネ，ナツアカネおよびコノシメトンボ

は，底に落ち葉の溜まったプールや簡易なビオトープにも産卵し，そこでは幼虫の成長および羽化も観察されている（青木, 1998; 井上・谷, 2010, 2017）。赤とんぼ各種が利用するこうした小生息地の環境を，石田ら（1988），青木（1998）および尾園ら（2013）を参照して **Table 5 – 1** にまとめた。

こうした小生息地間において赤とんぼが遺伝的に交流できるような生息地の配置を考慮することは重要である。トンボ類にとってのメタ個体群（Metapopulation, Hanskii, 1985, 1998）は，成虫の移動可能な距離および幼虫の生息場所（産卵環境でもある）の不安定さを考慮すれば，安定的な多産地を含まない中規模の生息地ネットワークであると考えられる（渡辺, 2015）。すなわち，永続的な生息水域はほとんどなく，いずれの生息地においても絶滅が起こりうるような状態であることから，各生息地の近隣に別の生息地が存在することは，トンボ類が地域個体群を維持する上で非常に重要であると考えられる。赤とんぼがメタ個体群を形成できる生息地の配置条件を理解するためには，トンボ類の飛翔能力を考慮して分散範囲を推定した研究や（安達ら, 2007; Andersen et al., 2016; Dolný et al., 2014），SSR マーカーを用いてチョウ類の個体群構造を評価した研究（Milko et al., 2012）の手法を参考にして，赤とんぼ各種の移動分散能力を確かめる必要がある。特に，飛翔移動能力が小さく他の生息地への避難が困難と考えられるミヤマアカネが利用する緩流河川は，近年増加傾向にあるゲリラ豪雨によってたびたび増水し，強く攪乱されやすいため，安定的な生息地とは言い難い。本種は，60～70 km を飛翔移動するアキアカネとは異なり，近隣に別の生息地が存在しなければ地域個体群を安定的に維持できない可能性が高い。

近年では，氾濫原湿地の激減によってもたらされた水質悪化や災害リスクの増大および生物多様性の喪失等が省みられ，自然湿地の再生事業や水田の湿地としての質の向上といった「湿地ネットワークの再生」が全国各地で行われる

ようになった（鷲谷, 2007）。こうした取り組みには，河川の蛇行化や地盤の掘り下げ工事による氾濫原湿地の作出および近代的な水田を慣行水田や冬季湛水水田に切り替える対策等が含まれ，いずれも湿地の水生生物の多様性保全機能を取り戻すために重要である（鷲谷, 2007）。このようにして再生された湿地は，近隣に生息する赤とんぼが即座に飛来する可能性が大きく，生息地として適切な維持管理がなされれば，赤とんぼの定着も望めるものと考えられる。実際に，谷津田や棚田の再生事業においては，マユタテアカネやミヤマアカネが初期定着種として確認された例がある（野村ら, 2013）。また，これまで孤立的な生息地に生息していた赤とんぼが，こうした再生湿地を架橋のように利用して別の生息地へ移動できるようになる可能性も十分に考えられる。

こうした湿地再生の取り組みの中では，湿地や水田をただ再生するだけでなく，生物多様性を可能な限り高めるようなモザイク的な環境配置が望まれる。例えば浅見ら（2001）は，遷移段階の異なる様々な植生をモザイク状に存在させることで，放棄水田における植物および昆虫の多様性が高められることを示し，カンガレイ群落およびチゴザサ群落はアキアカネ，ノシメトンボおよびマユタテアカネに，流水環境（用水路）付近の草地はミヤマアカネに利用されることを確認した。「シフティング・モザイク・システム」と呼ばれるこうした生息環境のデザインは，生息地利用の異なる水田の赤とんぼ各種を含め，多くの湿地性水生生物の保全にも寄与するものと考えられる。

世界初のトンボ保護区である高知県四万十市のトンボ王国は，トンボ類保全のために休耕田を整備したビオトープ施設であり，約 6.8ha の保護区内には 60 種以上のトンボが生息する（四万十川学遊館, 2017; 井上・谷, 2017）。ここには，止水性の赤とんぼ数種を含め，水田を利用する多くの水生昆虫が生息しており，特にトンボの多様性を可能な限り高められるように生息地配置が考慮されてい

る。しかし，現状では止水と流水の接した水環境を必要とするミヤマアカネは生息していない（近隣の生息地からの飛来は確認されている）（四万十川学遊館, 2017）。こうした休耕田ビオトープにおいても，異なる水環境・陸環境の間の接続性にまで踏み込んだ生息地の配置と維持管理の努力が継続されれば，ミヤマアカネを含め，さらに多様な生物種が定着できるものと考えられる。

5 – 5 – 3. 赤とんぼの保全に必要な情報の整理

近年，水田地帯における赤とんぼの保全は関心を集めているが，各種の保全に必要な情報の整備はこれまで不十分であった。**Fig. 5 – 1** には，ここまでに述べてきた水田の赤とんぼの保全に関する議論の概略を，**Table 5 – 1** には水田の赤とんぼ各種の衰退原因と残存生息地の環境に関する情報を簡潔にまとめた。今後は，こうした情報を活用して各種の生活史をより詳細に解明し，生息地利用の観点からそれぞれの保全対策を議論していく必要があろう。

5 – 6. ミヤマアカネと共に保全されるであろう水生生物群

ミヤマアカネの幼虫が利用する止水と緩流水が混在した特異な水環境には，水流の緩急を必要とするカトリヤンマやヘイケボタルなどの昆虫種（石田ら, 1988; 渋江ら, 1996; 村木, 2010; 井上・谷, 2017）や，ミナミメダカ，ドジョウ *Misgurnus anguillicaudatus* などの魚類（田中, 1999; Fukuda, 2009; 廣田ら, 2017），カスミサンショウウオ *Hynobius nebulosus* などの両生類（近藤ら, 2005）といった多くの希少な水生動物が生息する条件も揃っている可能性が高い。例えば，緩流用水路に生息するミナミメダカやドジョウは，産卵のために一時的に水田内の静的な水環境に移動することが知られている（端, 1998; 片野ら, 2001）。その

理由として，水深が浅く比較的水温が高い水田内においてはミジンコ等の餌生物が豊富であるため，速やかな成長が可能であることが指摘されている（田中, 1999）。稚魚の季節的な水域利用の変化を詳細に追った報告はないが，おそらくミヤマアカネの幼虫のように成長に伴って次第に止水域から緩流水域へと移動するのであろう。つまり，止水域と流水域だけでなく，その間の緩流水域に広がる流れのスペクトラムを利用していると思われる。

ところで，こうした水域の岸部に丈の高い草原が繁茂すると，水面が草に覆われることで日当たりが悪くなり，水温が低下することが知られている（例えば, 門脇, 2002）。上記の水生動物の成長に欠かせない「浅く温かい止水～緩流域」を維持するには，岸部における定期的な植生管理が重要であろう。実際に，ミヤマアカネは短い草に囲まれた浅い止水域を産卵場所として選択し（**第 4 章**），ニホンアカガエルは植生による被度の高い止水よりも開けた浅い止水を産卵に利用する（門脇, 2002）。また，草刈り等の植生管理によって形成されるこのような低草地は，水生動物のみならず，好陽性のタコノアシ *Penthorum chinense* やミズアオイ *Monochoria korsakowii*（大黒ら, 2003; 日鷹ら, 2006）といった遷移初期の希少な草本種の生息環境としても重要である。

ミヤマアカネの多産地に他の希少な水生生物が生息する場所の例として，兵庫県宝塚市の逆瀬川が挙げられる。同河川にはヘイケボタル *Luciola lateralis* が多く見られ，カトリヤンマ *Gynacantha japonica* の飛翔が確認されている（八木ら, 2006）。また，ミヤマアカネの成虫が飛び交う低草地が広がる河川敷には，カワラサイコ *Potentilla chinensis* 等の希少な先駆種が生育する（宝塚市, 2016）。同水系の上流部に位置する丸山湿原や松尾湿原にはカスミサンショウウオが生息しており, 宝塚市やボランティア団体による保全活動が行われている（宝塚市, 2016）。同市が策定した「生物多様性たからづか戦略」の中では，逆瀬川や仁川

のミヤマアカネが希少動物のシンボル種として扱われており（宝塚市, 2016），本種は多くの希少な湿地性生物が残る水辺環境の代表的な保全対象種として認識されている。一方，長崎県佐世保市においてミヤマアカネが保全される棚田地帯には，ヤマアカガエル *Rana ornativentris* やニホンアカガエル *Rana japonica*，アブノメ *Dopatrium junceum*，タカサブロウ *Eclipta prostrata* といった希少な動植物種の生息が確認されている（河内野, 2001; ふるさと自然の会, 2018）。

このように，多くの希少種と生息環境を同じくするミヤマアカネは，水田や氾濫原といった湿地環境における水生生物の多様性を保全する上で注目されるべき昆虫種の一つであると云える。

5 – 7. 湿地性水生生物の保全に関する提言

序論で述べたように，持続可能な発展目標（SDGs）では陸域生態系の保護が目標のひとつとして掲げられており，特に近年減少の著しい湿地環境の保全に関する取り組みは世界的に活発化している（Collen et al., 2014; Davidson, 2014; Miras et al., 2014; Turak et al., 2016; United Nations, 2018）。日本においても，湿地環境の豊かな生態系サービスを持続的に享受するために，湿地性水生生物の多様性の保全を目的とした研究や政策が増えてきている（角野, 1998; 関岡ら, 2000; 日鷹ら, 2006; 呉地, 2007; 阿部, 2012; 林・佐藤, 2015）。

これまで述べてきたように，希少な湿地性水生生物を保全するためには，それらの生息地利用を詳細に理解する必要がある。しかし，日本において絶滅危惧に瀕している多くの湿地性水生生物は，生息環境がおおまかに知られているものの，詳細な生息地利用および減少理由が不明である場合が少なくない（環境省, 2014）。こうした種に関しては，科学的な手法による各種の季節的な微小分布の

解明や，地域住民参加型の生態調査（例えば，安達ら, 2007）等によって，生態情報を蓄積することが極めて重要である。また，それと並行して，彼らの生息環境を全国的に維持管理するために，国土の利用計画や農薬の使用等の施業管理に関する政策の整備と見直しおよび普及がなされるべきである。

例えば，現在日本では，ラムサール条約に則って重要な自然湿地および水田を含む登録湿地の保全が行われている（林・佐藤, 2015）。しかし，保全する湿地を決定する際には主に哺乳類を保全するための鳥獣保護法および景観を保全するための自然公園法が参照されるため，湿地における生態系を保全する観点が非常に弱いことが指摘されている（林・佐藤, 2015）。こうした理由から，湿地の特徴や価値を正当に評価し，その保全を図るための「湿地保全法」の整備が必要であると考えられている（田中, 2008; 林・佐藤, 2015）。一方で， 1992 年に農水省が提示した「環境保全型農業」では，水田地帯における生物多様性の維持が図られており（嘉田, 1993; 林・佐藤, 2015），魚道の設置やふゆみずたんぼ（冬期湛水田）および減農薬による生物多様性の向上効果が評価されている（Lawler and Dritz, 2005; 佐藤ら, 2008; 西川, 2015）。湿地環境としての日本の水田は自然湿地に比べて広大であるため，こうした施策は湿地性水生生物の保全に大きく寄与することが期待される。しかし，2014 年時点では，環境保全型農業に関して国から補助金を受けた水稲栽培圃場の面積は，全国の水田面積の 5%以下であった（西川, 2015）。このように，水田を利用する湿地性水生生物の保全に大きな効果が予想される施策であっても，普及率が低い状態が続けば，保全対象各種の全国的な保全は成し得ない。

以上のように，現在では希少となってしまった湿地性水生生物およびそれらの多様性が提供する重要な生態系サービスを保全するにあたって，各種の生態の解明および生息環境の維持管理は当面の課題である。また，湿地環境におけ

る生物多様性が加速的に減少することが予想される将来において，これらの重要性はよりいっそう増していくものと考えられる。

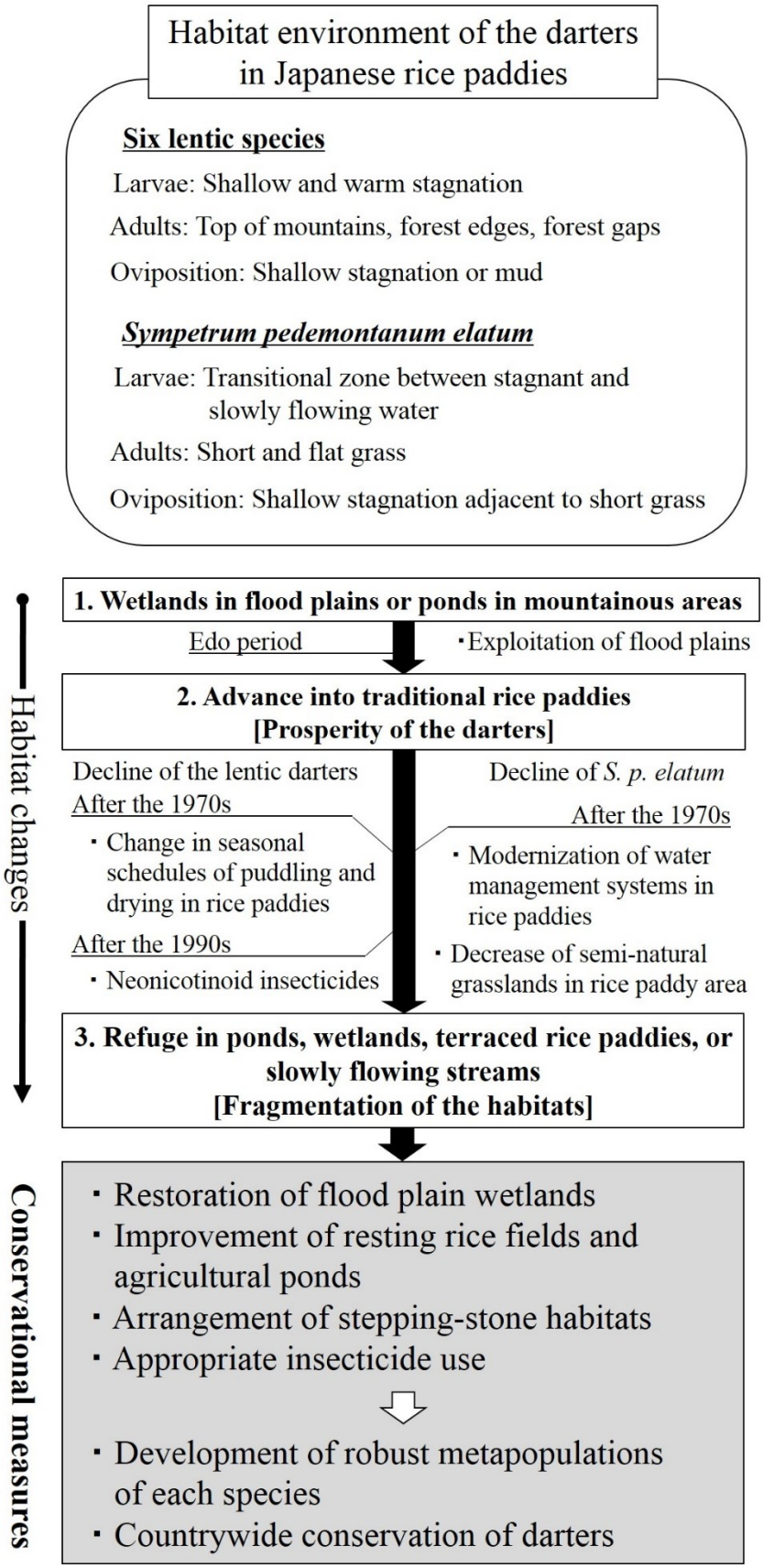


Figure 5 – 1. Habitat use, history of habitat changes, and recommendations for the conservation of *Sympetrum pedemontanum elatum* and the other *Sympetrum* species that once flourished in Japanese rice paddies

Table 5 – 1. Conditions and factors that influence population decline, and recent refuges of seven *Sympetrum* species in Japanese rice paddies. ✓and × indicate whether the factors of environmental changes for each darter species are confirmed to be effective or not effective, respectively, and ? indicates uncertainty. References are cited in the text.

Species	Declining started	Prefectural Red List Category	Causes of decline					Refuges*
			Neonicotinoid insecticides	Pudding and drying	no-till farming	Modernization of water management system	Predation by non-native species	
ナツアカネ *Sympetrum darwinianum*	in the 1990s	Hokkaidō and Ōsaka (NT)	✓ (effective)	✓	✓	× (not effective)	? (uncertain)	Aa, B
ノシメトンボ *S. infuscatum*	in the 2000s	Aichi and Ōsaka (NT)	✓	?	×	×	✓	Aa, B
アキアカネ *S. frequens*	in the 1990s	Kagoshima (CR), Tokushima and Nagasaki (VU), Mie, Ōsaka and Miyazaki (NT)	✓	✓	✓	×	✓	A, B, D
コノシメトンボ *S. baccha matuinum*	uncertain	Miyagi and Yamagata (CR), Akita, Ibaraki, Chiba, Tottori and Kagawa (NT)	?	?	?	×	?	Ab, D
マユタテアカネ *S. eroticum eroticum*	uncertain	Miyagi and Yamagata (CR), Akita, Ibaraki, Chiba, Tottori and Kagawa (NT)	?	?	?	×	?	Aa, B
マイコアカネ *S. kunckeli*	uncertain	Gunma, Tottori, Shimane and Kumamoto (CR), Aomori and 8 other prefectures (VU), Hokkaidō and 7 other prefectures (NT)	?	?	?	×	?	B, C
ミヤマアカネ *S. pedemontanum elatum*	in the 1970s	Chiba (EX), Nagasaki (CR), Tokyō (VU), Ibaraki and 12 other prefectures (NT)	×	?	?	✓	?	E, F

* **A**: ponds or wetlands in flatlands to mountain areas; **B**: pools or muddy environment along rivers; **C**: ponds which are almost wetlands in flatlands to hilly areas; **D**: artificial ponds or pools; **E**: terraced rice paddy fields in mountain areas; **F**: slowly flowing rivers; **a**: surrounded by woods and covered by emergent vegetation; **b**: open water

要約

第 1 章（序論）

近年，湿地環境における生物多様性の著しい減少が世界的に注目されている。日本において，氾濫原等の自然湿地に生息していたとされる水生生物種の多くは，自然湿地の減少とともに水田へ移り棲んだと考えられている。里山の水田地帯において「赤とんぼ」として人々に親しまれたトンボ科アカネ属の 7 種（ナツアカネ，ノシメトンボ，アキアカネ，コノシメトンボ，マユタテアカネ，マイコアカネ，ミヤマアカネ）も，こうした水生生物群のひとつと考えられる。これらの赤とんぼは，近年の農地条件や農法の変化に伴って激減し，自然湿地やビオトープ等の小生息地に分布が限られてきている。赤とんぼの衰退は，産卵期，卵期および幼虫期に利用される水田の水環境変化に強く関連していることが指摘されており，卵や幼虫に対する農薬の化学的な影響や，代かき，中干しといった物理的な影響についてよく研究がなされている。これらによると，水田を利用するアカネ属 7 種の減少要因は種によって異なるようである。それは，赤とんぼの種によって，水田環境の利用の仕方が異なる場合があるためと考えられる。そのため，個々の種の保全のためには，それぞれの生息地利用について研究が進められる必要がある。「日本一美しい赤とんぼ」として親しまれてきたミヤマアカネは，他の水田種が農薬等の影響により減少し始めた時期よりも早く 1970 年代には全国各地で減少を始めている。兵庫県や長崎県の一部地域では，本種の減少原因を突き止めるための生態調査や残存生息地の維持管理が行われているものの，本種を保全するために必須である生息地利用についての知見がほとんど得られていなかった。そこで，本研究では，里山の希少種となったミヤマアカネの各成長段階における微小生息地利用を，分子生態学および野外実験行動学の手法を用

いて詳細に解明した。

第 2 章（幼虫期の微小生息地利用）

ミヤマアカネの幼虫はこれまで流水性とされてきたが，その詳細な生息地利用は不明であった。その主な原因として，しばしば同所的に生息する同属種のマユタテアカネの幼虫と外部形態による識別が不可能であるために，種を特定した生態調査ができなかったことである。本研究では，これら 2 種の核 DNA の ITS1 領域の一部を標的とした種特異 PCR プライマーを設計することで，幼虫を簡便に識別するための分子同定手法を開発した。これを応用して，緩流河川におけるミヤマアカネ幼虫の季節的な微小生息地利用を調査した結果，孵化直後の幼虫は流れの際にある浅いたまり（止水域）に集中的に分布し，成長とともに季節を追って緩流水域へ進出することが明らかとなった。すなわち，本種は浅い止水域と緩流水域が接続した特異な水環境を利用する「不完全な流水種」であると言える。彼らが利用するこうした水環境は，伝統的な水田や棚田において豊富に存在したと考えられるが，水田の水管理の近代化や放棄田の増加とともに激減し，これに伴って本種が衰退したと考えられる。

第 3 章（成虫期の生息地利用）

ミヤマアカネの成虫は，成熟の程度に関わらず羽化水域付近の草地に留まる。本種の成虫は，水田においては稲が形成する低く平坦な草原を好んで利用することが観察されており，小川に沿った畦畔では草丈の低いところに集まる傾向が認められていたが，こうした性質を実験的に確かめた研究例は無かった。そこで，

本研究では，国内の緩流河川の河川敷において，草が伸びきった区画と草を低く刈り揃えた区画を設け，本種の成虫が後者により多く飛来および定着することを実験的に確かめた。低く平坦な草原構造は，捕食行動や繁殖行動を視覚に依存する草原性のトンボ類にとって重要であると考えられる。水田においては，稲が形成する低丈かつ平坦な草原構造が現在でも豊富に残っているが，畦や小川の河川敷においては草刈りの放棄によって低草地が減少している。幼虫の生息環境の減少（第 2 章）に加え，成虫が選好する草地がこのように水田地帯において減少していることも，本種の減少に影響していると考えられる。

第 4 章（産卵場所選択）

ミヤマアカネの若齢幼虫は，流れと接続した浅い止水域に集中分布する（第 2 章）。このことから，これまで流水性とされてきた本種の産卵場所は，実際にはこうした止水環境であることが推察された。また，本種の成虫は低草地において交尾相手の探索を行うことが観察されていた。そこで，本研究では，ミヤマアカネが選好する交尾場所および産卵環境を詳細に調査した。その結果，本種成虫は雌雄ペア形成のために草丈 30cm から 60cm の低草地を選好することが明らかとなり，これらの産卵時における打水数（産卵のために腹部を水面に打ち付ける行動）は，緩流水域よりも止水域において有意に多くなることが確かめられた。また，この打水数は，水域が浅く周囲の草丈が短いほど多くなることが明らかとなった。このように，ミヤマアカネの一連の配偶行動においては，幼虫と成虫の両方の生息環境が必要であることが確かめられた。

第 5 章（総合考察）

ミヤマアカネは，低草地に囲まれた止水と流水の接続する環境に依存的な「不完全な流水種」であることが明らかとなったが，こうした生息地利用は水田を利用する赤とんぼの中で極めて特異である。ミヤマアカネと止水性の赤とんぼが共存する氾濫原湿地等の河畔環境では，たびたび増水攪乱が起こることによって，止水と緩流水が混在した水域および低草地が豊富に保たれる。水田地帯が拡大する江戸時代以前は，これらの赤とんぼはこうした氾濫原湿地を主な生息地としていたと考えられる。氾濫原湿地が開拓されてできた水田地帯には，幸運にもミヤマアカネを含む赤とんぼ数種の生息環境が残されていたために，彼らはそこに移り棲み，繁栄することができたのだろう。1990 年代以降に減少している止水性の赤とんぼ種は，同年代に使用が開始された農薬や，乾田化等の農法の変化の影響を受けて衰退したと考えられているが，ミヤマアカネは他種よりも早く 1970 年代頃から減少を始めており，水田域における水管理の近代化や半自然草原の減少によって衰退したと考えられる（第 2 – 4 章）。このようにして水田に棲めなくなりつつある赤とんぼ各種は，それぞれの生息環境が整った残存生息地に追いやられている。こうした小生息地は，近年の土地利用の変化によって著しく分断化されている。各種が個体群間で遺伝的に交流する（地域的にメタ個体群を形成する）ためには，種ごとの移動能力を考慮して生息地の配置計画を議論する必要がある。生息地利用と衰退原因が特異な緩流種ミヤマアカネは，残存生息地において，本種と同様の原因によって衰退したと考えられる多くの希少な河畔性生物と生息地を共有している。そのため，こうした小生息地の保全および拡大はとりわけ価値の大きいものと考えられる。湿地環境における豊かな生態系サービスを持続的に享受していくためには，赤とんぼを含めた多くの希少な湿地性水生生物種の生態を詳細に理解するための努力を継続しつつ，生息環

境の維持管理および拡大に向けた政策を整備し，それを普及することが極めて重要と考えられる。

本研究では，分子生態学および野外実験行動学の手法を用いて，里山の希少種ミヤマアカネによる生息地利用の全貌を解明した。これにより，近年全国的に著しく減少している本種の保全対策を具体的に議論できる段階に至った。また，本種を含め，水田を利用する赤とんぼの生息地利用や衰退原因に関する情報を整理し，赤とんぼの総合的な保全に関して提言を行った。

Conservational study for an endangered riparian dragonfly *Sympetrum pedemontanum elatum*, once flourished in rice paddies of Japan.

Wataru Higashikawa

Laboratory of Insect Biodiversity and Ecosystem Science, Graduate School of Agricultural Science, Kobe University

Summary

Recent rapid decreases of some *Sympetrum* species (Odonata: Libellulidae) that used to flourish in Satoyama, Japan, are thought to be caused by the development of rice cropping. According to some conservational studies for darters in Japanese rice paddies, recent changes in paddy environment can have different effects for each species. To identify declining causes of darters in more detail and to conserve their habitat environment, we should understand how each darter species seasonally use their habitats. In this study, I revealed that a recent declining species *Sympetrum pedemontanum elatum* (Selys) needs stagnation connected to weakly flowing water, which is surrounded by short and flat grass, during its entire life history. Such specific aquatic environment was plentiful not only in the ancient floodplains where the flood disturbance often occurs, but also in the traditional rice paddies that was developed from the Edo period. However, *S. p. elatum* cannot live in the modernized rice paddies, while some lentic darter species barely inhabit there. In the discussion of this thesis, I compared microhabitat use and declining cause between *S. p. elatum* and some other lentic *Sympetrum* species in rice paddies to arrange several conservational prospects for them. Also, I emphasized the importance of the conservation of *S. p. elatum*, which coexists with many endangered riparian organisms.

謝辞

本研究の遂行および論文の執筆にあたり，数々の懇篤なるご指導を賜りました神戸大学大学院農学研究科の前藤薫教授に甚謝を申し上げます。また，本研究を進めていく中で多くのご助言を賜りました神戸大学大学院農学研究科の杉浦真治准教授に心から感謝を申し上げます。

本論文を校閲していただきました神戸大学大学院農学研究科の森直樹教授，鈴木武志助教に厚謝を申し上げます。また，分子実験室の使用を快く受け入れてくださいました神戸大学大学院農学研究科の坂本克彦教授に心から御礼を申し上げます。

研究課題をご提供くださいました人と自然の博物館の八木剛氏には，ミヤマアカネに関する情報の共有だけでなく，自治体への調査の交渉を仲介していただきました。また，同じく共同研究者である森林総合研究所の吉村真由美博士には，野外調査や学会発表および論文執筆に関してご指導を賜りました。両氏に心から感謝を申し上げます。

本研究の調査に快くご協力くださいました宝塚市役所都市安全部生活安全室水政課の東川優氏に感謝を申し上げます。また，調査地である逆瀬川の情報をご提供くださいました自然体験教育研究所の足立勲先生，並びに環境ボランティアグループ「宝塚エコネット」の皆様に御礼を申し上げます。

神戸大学農学部昆虫多様性生態学研究室の卒業生ならびに在学生の皆様には，研究生活を通して様々な形でお世話になりました。ここに謝意を表明致します。最後に，不自由なく研究に打ち込ませてくれた両親に感謝いたします。

※本研究は，JSPS 科研費 （17J00154, 25292034）の助成を受けたものである。

引用文献

阿部司（2012）：アユモドキ（*Parabotia curta*）の氾濫原環境への適応と繁殖場所の保全・復元．応用生態工学，15：243−248．

安達貴美子・河田真紀子・玉村佳子・玉村佳彦（2007）：熱く燃えた！ミヤマアカネマーキング調査．共生のひろば，2：62−66．

Andersen, E., B. Nilsson and G. Sahlén (2016): Survival possibilities of the dragonfly *Aeshna viridis* (Insecta, Odonata) in southern Sweden predicted from dispersal possibilities. Journal of Insect Conservation, 20: 179−188.

粟生田忠雄・片野海・遠山和成・神宮字寛（2013）：赤トンボの羽化殻を指標とした市民参加型の水田環境評価．新潟大学農学部研究報告，65（2）: 131−135.

青木典司（1998）：神戸のトンボ．神戸市スポーツ教育公社，兵庫．

青木典司（2010）：絵合わせ検索による幼虫の見分け方．改訂トンボの調べ方，日本環境動物昆虫学会（編著）：58−105．文教出版，大阪．

青木典司（2017）：神戸のトンボ．URL:　http://www.odonata.jp/（2018 年 4 月 8 日時点）

Asahina, S. (1974): The development of odonatology in the far east. Odonatologica, 3: 5−12.

浅見佳世・中尾昌弘・赤松弘治・田村和也（2001）：水生生物の保全を目的とした放棄水田の植生管理手法に関する事例研究．ランドスケープ研究，64：571−576．

琵琶湖博物館（1998）：滋賀県のトンボ（琵琶湖博物館研究調査報告 10 号）．滋賀県立琵琶湖博物館，草津．

琵琶湖博物館（2018）：滋賀県のトンボ（琵琶湖博物館研究調査報告 30 号）．

滋賀県立琵琶湖博物館，草津.

Buskirk, R. E. and K. J. Sherman (1985): The influence of larval ecology on oviposition and mating strategies in dragonflies. Florida Entomologist, 68: 39−51.

Clausnitzer, V. (2009): *Sympetrum haritonovi*. The IUCN Red List of Threatened Species 2009: e.T158697A5261939. URL: http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2009-2.RLTS.T158697A5261939.en（2018 年 7 月 10 日時点）

Collen, B., F. Whitton, E. E. Dyer, J. E. Baillie, N. Cumberlidge, W. R. Darwall, C. Pollock, N. I. Richman, A. M. Soulsby and M. Böhm (2014): Global patterns of freshwater species diversity, threat and endemism. Global Ecology and Biogeography, 23: 40−51.

Corbet, P. C. (1999): Dragonflies: behavior and ecology of Odonata. Cornell University Press, Ithaca.

Davidson, N. C. (2014): How much wetland has the world lost? Long term and recent trends in global wetland area. Marine and Freshwater Research, 65: 934−941.

Dolný, A., F. Harabiš and H. Mižičvá (2014): Home range, movement, and distribution patterns of the threatened dragonfly *Sympetrum depressiusculum* (Odonata: Libellulidae): a thousand times greater territory to protect? PLoS One, doi: 10.1371/journal.pone.0100408.

Duffy, W. G. (1994): Demographics of *Lestes disjunctus* (Odonata: Zygoptera) in a riverine wetland. Canadian Journal of Zoology, 72: 910−917.

Eyre, J. D. (1955): Water controls in a Japanese irrigation system. Geographical Review, 45: 197−216.

Fincke, O. M. (1992): Interspecific competition for tree holes: consequences for mating systems and coexistence in Neotropical damselflies. The American Naturalist, 139: 80−

101.

Fox, A. D. and S. A. Cham (1994): Status, habitat use and conservation of the scarce blue-tailed damselfly *Ischnura pumilio* (Charpenter) (Odonata: Coenagrionidae) in Britain and Ireland. Biological Conservation, 68: 115−122.

藤井優恵・三好百合子・足立勲・八木剛（2008）：ミヤマアカネ・リサーチプロジェクトを活用した環境教育の実践と効果−宝塚市の 3 小学校と博物館が連携した 4 年間の取組事例−．人と自然，19：101−113.

Fujioka, M. and S. J. Lane (1997): The impact of changing irrigation practices in rice fields on frog populations of the Kanto Plain, central Japan. Ecological Research, 12: 101−108.

Fukuda, S. (2009): Consideration of fuzziness: Is it necessary in modelling fish habitat preference of Japanese medaka (*Oryzias latipes*)? Ecoogical Modelling, 220: 2877−2884.

ふるさと自然の会（2018）：調査研究．URL: http://www5d.biglobe.ne.jp/~furusato/（2018 年 5 月 18 日時点）

二橋亮（2011）：DNA 解析から見た日本のトンボ再検討（１）．TOMBO，53：67−74.

五箇公一（2017）：メソコスム試験の最前線．日本農薬学会誌，42：119−126.

Gonseth, Y. and C. Monnerat (2003): Recent changes in distribution of dragonflies in Switzerland (Odonata). Proceedings 13th International Colloquium European Invertebrate Survey, M. Reemer (ed.): 23−31. European Invertebrate Survey, Netherlands.

Griggs, D., M. S. Smith, O. Gaffney, J. Rockström, M. C. Öhman, P. Shyamsundar, W. Steffen, G. Glaser, N. Kanie and I. Noble (2013): Sustainable development goals for

people and planet. Nature, 495: 305−307.

浜口哲一・青木雄司・石崎晶子・小口岳史・梶井公美子・小池文人・鈴木仁・樋口公平・丸山一子・美和徳子・森上義孝（2010）：茅ヶ崎市における指標種を用いた市民参画による環境評価調査．保全生態学研究，15：297−307.

Hanski, I. (1985): Single-species spatial dynamics may contribute to long-term rarity and commonness. Ecology, 66: 335−343.

Hanski, I. (1998): Metapopulation dynamics. Nature, 396: 41−49.

Hansson, L. A., C. Brönmark, P. A. Nilsson and K. Åbjörnsson (2005): Conflicting demands on wetland ecosystem services: nutrient retention, biodiversity or both? Freshwater Biology, 50: 705−714.

長谷川雅美（1998）：水田耕作に依存するカエル類群集．水辺環境の保全―生物群集の視点から―，江崎保男・田中哲夫（編著）：53−66．朝倉書店，東京.

端憲二（1998）：水田灌漑システムの魚類生息への影響と今後の展望．農業土木学会誌，66：143−148.

端憲二（1999）：小さな魚道による休耕田への魚類遡上試験．農業土木学会誌，67：497−502.

早坂大亮・鈴木一隆・是永知子・諸岡歩希・野村拓志・深澤圭太・S. B. Francisco・五箇公一（2013）：イミダクロプリドおよびフィプロニルを有効成分とする育苗箱施用殺虫剤の連続施用がトンボ類幼虫の群集に及ぼす生態影響．日本農薬学会誌，38：101−107.

林健一・佐藤寛（2015）：日本のラムサール条約湿地の特徴と課題．中央学院大学社会システム研究所紀要，15：13−29.

日比伸子・山本知巳・遊磨正秀（1998）水田周辺の人為水系における水生昆虫

の生活．水辺環境の保全―生物群集の視点から―，江崎保男・田中哲夫（編著）：111−124．朝倉書店，東京．

日鷹一雅（1998）：水田における生物多様性保全と環境修復型農法．日本生態学会誌，48：167−178．

日鷹一雅・嶺田拓也・榎本敬（2006）：湿生植物 RDB 掲載種の水田農業依存性評価―博物館等の収蔵標本における採集地記載情報を用いた一事例から―．保全生態学研究，11：124−132．

日置佳之・須田真一・百瀬浩・田中隆・松林健一・裏戸秀幸・中野隆雄・宮畑貴之・大澤浩一（2000）：ランドスケープの変化が種多様性に及ぼす影響に関する研究―東京都立石神井公園周辺を事例として―．保全生態学研究，5：43−89．

廣田峻・井尻航太朗・藤本博文（2017）：香川県丸亀市におけるミナミメダカの分布と土地利用の関係．保全生態学研究，22：151−158．

Hoogendoorn, M. and G. E. Heimpel (2001): PCR-based gut content analysis of insect predators: using ribosomal ITS-1 fragments from prey to estimate predation frequency. Molecular Ecology, 10: 2059−2067.

堀川直紀・吉田武郎・増本隆夫（2011）：中干しが灌漑地区の取水パターンへ及ぼす影響の事例分析．農村工学研究所技報，211：109−119．

Hykel, M., F. Harabiš and A. Dolný (2017): Diel changes in habitat use by dragonflies: Nocturnal roosting site selection by the threatened dragonfly *Sympetrum depressiusculum* (Odonata: Libellulidae). Entomological Science, 21: 154−163.

兵庫県（2009）：逆瀬川に関する資料．URL: https://web.pref.hyogo.lg.jp/hnk09/hn04_1_000000211.html（2018 年 10 月 21 日時点）

市川憲平（2008）：里地の水生昆虫の現状と保全．日本環境動物昆虫学会誌，19：47−50.

池内幸司・金尾健司（2003）：日本における河川環境の保全・復元の取り組みと今後の課題．応用生態工学，5：205−216.

井上清・谷幸三（2010）：赤トンボのすべて．トンボ出版，大阪.

井上清・谷幸三（2017）：トンボのすべて．トンボ出版，大阪.

International Union for Conservation of Nature and Natural Resources (IUCN) (2017): The IUCN Red List of threatened species. URL: http://www.iucnredlist.org/（2018 年 4 月 8 日時点）

石田昇三・石田勝正・小島圭三・杉村光俊（1988）：日本産トンボ幼虫・成虫検索図説．東海大学出版会，東京.

石井敦・佐久間泰一（2008）：棚田保全に必要な水利施設とその管理の実態．農業農村工学会論文集，253：79−84.

Itou, M., M. Watanabe, E. Watanabe and K. Miura (2013): Gut content analysis to study predatory efficacy of *Nesidiocoris tenuis* (Reuter) (Hemiptera: Miridae) by molecular methods. Entomological Science, 16: 145−150.

岩崎洋樹・須田大祐・渡辺守（2009）：里山林内のギャップで生活するノシメトンボ *Sympetrum infuscatum* (Selys)（トンボ目：トンボ科）の採餌活動．日本応用動物昆虫学会誌，53：165−171.

岩田明久（2006）：アユモドキの生存条件について水田農業の持つ意味．保全生態学研究，11：133−141.

神宮字寛・田代卓・佐藤照男・露崎浩・近藤正（2006）：作土層の攪拌を抑制した農法がトンボ科アカネ属の生息状況に与える影響．農業土木学会論文集，241：133−140.

Jinguji, H., D. Q. Thuyet, T. Ueda and H. Watanabe (2013): Effect of imidacloprid and fipronil pesticide application on *Sympetrum infuscatum* (Libellulidae: Odonata) larvae and adults. Paddy and Water Environment, 11: 277−284.

Jinguji, H., H. Tuyuzaki and T. Ueda (2010): Effects of temperature and light on the hatching of overwintering eggs in three Japanese *Sympetrum* species. Paddy and Water Environment, 8: 385−391.

Jinguji, H. and T. Ueda (2015): Can the use of more selective insecticides promote the conservation of *Sympetrum frequens* in Japanese rice paddy fields (Odonata: Libellulidae)? Odonatologica, 44: 63−80.

神宮字寛・上田哲行・角田真奈美・相原祥子・齋藤満保（2010）：耕作水田におけるフィプロニルを成分とする育苗箱施用殺虫剤がアカネ属に及ぼす影響．農業農村工学会論文集，267：79−86.

Johansson, F. and F. Suhling (2004): Behavior and growth of dragonfly larvae along a permanent to temporary water habitat gradient. Ecological Entomology, 29: 196−202.

Johansson, O. E. (1978): Co-existence of larval Zygoptera (Odonata) common to the Norfolk Broads (U.K.). Oecologia, 32: 303−321.

角野康郎（1998）: 中池見湿地の植物相の多様性と保全の意義. 日本生態学会誌, 48：163−166.

門脇正史（2002）：ニホンアカガエルの産卵場所の環境条件―特に産卵地点間の水温の違いについて―．保全生態学研究，7：1−8.

Kadoya, T., S. Suda and I. Washitani (2009): Dragonfly crisis in Japan: a likely consequence of recent agricultural habitat degradation. Biological Conservation, 142: 1899−1905.

Kalkman, V. J. (2014): The IUCN Red List of Threatened Species 2014: e.

T165464A19170001”. URL: http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014（2018 年 4 月 8 日時点）

環境省（2012）「生物多様性国家戦略 2012-2020」の閣議決定について．URL: http://www.env.go.jp/press/press.php?serial=15758（2018 年 11 月 9 日時点）

環境省（2014）日本の絶滅のおそれのある野生生物 2014．ぎょうせい，東京．

神沢和敬（2008）：赤とんぼなぜ減少 休耕田増加・新しい農薬…指摘も．URL: http://www.asahi.com/eco/SEB200810180006.html（2018 年 9 月 5 日時点）

嘉田良平（1993）：環境保全型農業の課題と方向．日本農薬学会誌，18：S201−S206．

片野修・細谷和海・井口恵一郎・青沼佳方（2001）：千曲川流域の 3 タイプの水田間での魚類相の比較．魚類学雑誌，48：19−25．

Katayama, N., Y. G. Baba, Y. Kushimoto and K. Tanaka (2015): A review of post-war changes in rice farming and biodiversity in Japan. Agricultural Systems, 132: 73−84.

Katoh, K., S. Sakai and T. Takahashi (2009): Factors maintaining species diversity in *satoyama*, a traditional agricultural landscape in Japan. Biological Conservation, 142: 1930−1936.

加藤賢太・渡辺守（2011）：里山のスギ林内に生じたギャップで生活するノシメトンボの採餌飛翔．昆蟲ニューシリーズ，14：177−186．

河内野善治（2001）：長崎県佐世保市と長崎県北松浦郡世知原町のヤマアカガエルとニホンアカガエルの分布について．長崎県生物学会誌，53：23−25．

河内野善治（2015）：2014 年のミヤマアカネ *Sympetrum pedemontanum elatum* (Selys) の保全状況．長崎県生物学雑誌，76：16−20．

河瀬直幹（2018）：1990 年代と 2010 年代のトンボ分布比較．滋賀県のトンボ（琵

琵湖博物館研究調査報告 30 号），河瀬直幹・牛島釈広・八尋克郎（編著）: 73−82．滋賀県立琵琶湖博物館，草津.

桐谷圭治（2010）: 田んぼの生き物全種リスト．農と自然の研究所，糸島.

小堀龍之（2018）: 赤とんぼ，秋の原風景 山口県で絶滅危惧種に． URL: https://www.asahi.com/articles/photo/AS20180904002649.html（2018 年 9 月 5 日時点）

近藤繁生・谷幸三・高崎保郎・益田芳樹（2005）: ため池と水田の生き物図鑑（動物編）．トンボ出版，大阪.

Kosterin, O. E., A. Y. Haritonov and K. Inoue (2001): Dragonflies of the part of Novosibirsk Province east of the Ob' River. Sympetrum Hyogo, 7/8: 24−49.

Kosterin, O. E. and O. V. Korsun (2006): A collection of Odonata from the Argun'(Hailar) river basin in Transbaikalia, east Siberia, Russia. Notulae Odonatologica, 6: 81−96.

呉地正行（2007）: 水田の特性を活かした湿地環境と地域循環型社会の回復：宮城県・蕪栗沼周辺での水鳥と水田農業の共生をめざす取り組み．地球環境，12：49−64.

黒川マリア・片野修・東城幸治・北野聡（2009）: 小河川におけるワンド・タマリの環境要因と水生無脊椎動物の分布．陸水学雑誌，70：67−85.

楠本良延・山本勝利（2009）: 谷津田が植物の多様性を高める仕組みを解明―水田周辺の草刈りがさまざまな植物を保全―．農環研ニュース，8：7−8.

Lambret, P., I. Rutter, P. Grillas and R. Stoks (2018): Oviposition plant choice maximizes offspring fitness in an aquatic predatory insect. Hydrobiologia, 823: 1−12.

Lancaster, J. and B. J. Downes (2013): Aquatic Entomology. Oxford University Press, Oxford.

Lawler, S. P., D. A. Dritz (2005): Straw and winter flooding benefit mosquitoes and other

insects in a rice agroecosystem. Ecological Applications, 15: 2052−2059.

Lawton, J. H. (1970): A population study on larvae of the damselfly *Pyrrhosoma nymphula* (Odonata: Zygoptera). Hydrobiologia, 36: 33−52.

Lockwood, M. (2007): Rediscovery of *Sympetrum pedemontanum* (Müller in Allioni) and *S. vulgatum* in Catalonia, NE Spain (Anisoptera: Libellulidae). Notulae Odonatologica, 6: 109−120.

前藤薫・光後圭枝・小谷英司・宮田弘明・杉村光俊（2003）：四万十川流域におけるトンボ類生息地の地理的解析．昆蟲ニューシリーズ，6：27−41.

Millennium Ecosystem Assessment (MEA) (2007): 生態系サービスと人類の将来. 横浜国立大学 21 世紀 COE 翻訳委員会（監訳），オーム社，東京.

Michiels, N. K. and A. A. Dhondt (1987): Coexistence of three *Sympetrum* species at Den Diel. Mol, Belgium. Odonatologica, 16: 347−360.

Milko, L. V., N. M. Haddad and S. L. Lance (2012): Dispersal via stream corridors structures populations of the endangered St. Francis' satyr butterfly (*Neonympha mitchellii francisci*). Journal of Insect Conservation, 16: 263−273.

Miller, P. L. (1995): Visually controlled head movements in perched anisopteran dragonflies. Odonatologica, 24: 301−310.

Minamoto, T., H. Yamanaka, T. Takahara, M. N. Honjo and Z. Kawabata (2012): Surveillance of fish species composition using environmental DNA. Limnology, 13: 193−197.

嶺田拓也・小出水規行・石田憲治（2009）：水田における冬期湛水の導入による持続的な多面的機能の発揮―宮城県大崎市伸萠地区の生物相保全機能を事例とした考察―．農村計画論文集，27：335−340.

Miras, P. Z., I. Palomo, E. G. Baggethun and B. M. López (2014): Effects of land-use

change on wetland ecosystem services: A case study in the Doñana marshes (SW Spain). Landscape and Urban Planning, 122: 160−174.

宮川幸三（1969）：コシアキトンボ *Pseudothemis zonata* (Burm.) の生活史の研究 Ⅱ．幼虫期．昆蟲，37：409−422.

森淳・水谷正一・高橋順二（2008）：水田生態系の特徴と変質—水田生態工学の視点から—．農業農村工学会論文集，254：127−137.

守山弘（1996）：生物相保全と地域環境計画・環境整備．農業土木学会誌，64：47−52.

守山弘（1997）：水田を守るとはどういうことか．農山漁村文化協会，東京.

村木明雄（2010）：トンボの生息環境と生活史．改訂トンボの調べ方，日本環境動物昆虫学会（編著）：132−139．文教出版，大阪.

長田光世・森清和・田畑貞寿（1993）：トンボの種数から見た水辺緑地計画の指標に関する予備的考察．造園雑誌，56：151−156.

内藤正明（2012）：琵琶湖ハンドブック改訂版. 滋賀県琵琶湖環境部環境政策課，大津.

中島峰広（1996）：棚田の保全．地学雑誌，105：547−568.

中村純（2015）：ネオニコチノイド系農薬の使用規制でミツバチを救えるか．日本農薬学会誌，40：191−198.

中村太士（2003）：河川・湿地における自然復元の考え方と調査・計画論—釧路湿原および標津川における湿地，氾濫原，蛇行流路の復元を事例として—．応用生態工学，5：217−232.

Nakanishi, K., H. Yokomizo and T. Hayashi (2018): Were the sharp declines of dragonfly populations in the 1990s in Japan caused by fipronil and imidacloprid? An analysis of Hill's causality for the case of *Sympetrum frequens*. Environmental

Science and Pollution Research, doi: 10.1007/s11356-018-3440-x.

Natuhara, Y. (2013): Ecosystem services by paddy fields as substitutes of natural wetlands in Japan. Ecological Engineering, 56: 97−106.

Needham, J. G., M. J. Westfall and M. L. Jr & May (2000): Dragonflies of North America. Scientific Publishers, Florida.

New, T. R. (1995): An introduction to invertebrate conservation biology. Oxford University Press, Oxford.

西原昇吾・苅部治紀・鷲谷いづみ（2006）：水田に生息するゲンゴロウ類の現状と保全．保全生態学研究，11：143−157.

西川潮（2015）：佐渡世界農業遺産における生物共生農法への取り組み効果．日本生態学会誌，65：269−277.

野村進也・笹木哲也・木村一也・中村浩二（2013）：再生した谷津田とため池における水生昆虫の初期定着状況について．日本海域研究，44：95−98.

農畜産業振興機構（2018）欧州委員会，3 種類のネオニコチノイド系農薬の屋外での使用禁止を決定．URL: https://www.alic.go.jp/chosa-c/joho01_002218.html（2018 年 11 月 7 日時点）

大庭伸也（2011）：希少種を含む水生昆虫類に関する生態学的研究：捕食者−被食者の関係から保全と応用を考える．環境動物昆虫学会誌，22：39−48.

大庭伸也（2018）：水生半翅類の生物学．北隆館，東京.

大黒俊哉・白戸康人・伊藤一幸（2003）：絶滅危惧植物タコノアシ個体群の維持に関わる放棄水田の環境特性．ランドスケープ研究，66：599−602.

Ohta, S., Z. Uchijima and H. Seino (1996): Effects of doubled CO_2-induced climatic changes on heat balance of ponded shallow water in Japan. Journal of Agricultural meteorology, 52: 1−10.

大津市（2013）：平成 24 年度身近な環境市民調査事業「アカトンボ」調査結果報告書．大津市環境政策課，大津.

大澤啓志・勝野武彦（2000）：多摩丘陵南部におけるシュレーゲルアオガエル生息の環境条件の把握と保全に関する考察. ランドスケープ研究, 63 : 495−500.

尾園暁・川島逸朗・二橋亮（2013）：日本のトンボ．文一総合出版，東京.

尾園暁・桜谷保之（2005）：奈良県のトンボ相—1998 年～2003 年の調査記録—. 近畿大学農学部紀要，38：71−155.

Palumbi, S., A. Martin, A. Romano, W. O. McMillan, L. Stice and G. Grabowski (1991): The simple fool's guide to PCR. Department of Zoology and Kewalo Marine Laboratory, University of Hawaii, Honolulu.

Pierce, C. L. (1988): Predator avoidance, microhabitat shift, and risk-sensitive foraging in larval dragonflies. Oecologia, 77: 81−90.

Pilgrim, E. M. and C. D. von Dohlen (2012): Phylogeny of the dragonfly genus *Sympetrum* (Odonata: Libellulidae). Organisms Diversity and Evolution, 12: 281−295.

Popova, O. N. (2004): Infraspecific taxonomy of *Sympetrum pedemontanum* (Müller, 1776) (Anisoptera: Libelluliade). Odonatologica, 32: 207−216.

Rehfeldt, G. E. (1992): Aggregation during oviposition and predation risk in *Sympetrum vulgatum* L. (Odonata: Libellulidae). Behavioral Ecology and Sociobiology, 30:317−322.

齋藤四海智・先崎悠介・米澤千夏・千葉克己・神宮字寛（2017）：卵と幼虫の発育ゼロ点と有効積算温度を用いたアキアカネ保全に有効な中干し実施日の検討．農業農村工学会論文集，304：I_37−I_46.

崎尾均・鈴木和次郎（1997）：水辺の森林植生（渓畔林・河畔林）の現状・構造・機能および砂防工事による影響．砂防学会誌，49：40−48.

Samraoui, B., S. Bouzid, R. Boulahbal and P. S. Corbet (1998): Postponed reproductive maturation in upland refuges maintains life-cycle continuity during the hot, dry season in Algerian dragonflies (Anisoptera). International Journal of Odonatology, 1: 119−135.

Samways, M. J. (1994): Insect Conservation Biology. Chapman & Hall, London.

更科美帆・義久侑平・吉田剛司（2011）：札幌市の都市緑地に生息する国内外来種トノサマガエル（*Rana nigromaculata*）が捕食した動物について．酪農学園大学紀要自然科学編，36：81−86.

佐藤治雄・前中久行・河原淳（1997）：土地利用の変遷から見た琵琶湖湖岸域における景観変化．ランドスケープ研究，60：515−520.

佐藤太郎・佐藤学・稲垣政則・佐藤武信・安実千智・土田一也・三沢眞一（2008）：コルゲート管を用いた水田魚道の設置条件および水田の水管理とドジョウの遡上との関係．農村計画学会誌，26：434−441.

Schorr, M. (2018): World Odonata List. URL: https://www.pugetsound.edu/academics/academic-resources/slater-museum/biodiversity-resources/dragonflies/world-odonata-list2/（2018 年 7 月 5 日時点）

Schröter, A. (2010): The Odonata of Kyrgyzstan, part I – Critical national checklist, annotated list of records and collected data of the summer half-years 2008 and 2009. International Dragonfly Fund, 28: 1−72.

関岡裕明・下田路子・中本学・水澤智・森本幸裕（2000）：水田植物および湿性植物の保全を目的とした耕作放棄水田の植生管理．ランドスケープ研究，63：491−494.

Sheldon, F., A. J. Boulton and J. T. Puckridge (2002): Conservation value of variable connectivity: aquatic invertebrate assemblages of channel and floodplain habitats of a

central Australian arid-zone river, Cooper Creek. Biological Conservation, 103: 13−31.

渋江桂子・大場信義・藤井英二郎（1996）：谷戸田を中心とするヘイケボタルの生息環境の解析．水環境学会誌，19：323−330.

滋賀トンボ調査グループ（2018）：各種の分布状況．滋賀県のトンボ（琵琶湖博物館研究調査報告 30 号），河瀬直幹・牛島釈広・八尋克郎（編著）：22−72．滋賀県立琵琶湖博物館，草津.

四万十川学遊館（2017）：いのち輝くトンボ王国．URL: http://www.gakuyukan.com/index.html（2018 年 4 月 8 日時点）

四万十川学遊館（2018）：トンボ王国とウシガエル．URL: http://gakuyukan.sakura.ne.jp/wp_sakura/2018/06/17/dash/（2018 年 7 月 10 日時点）

Šigutová, H., M. Šigut and A. Dolný (2015): Intensive fish ponds as ecological traps for dragonflies: an imminent threat to the endangered species *Sympetrum depressiusculum* (Odonata: Libellulidae). Journal of Insect Conservation, 19: 961−974.

田淵俊雄・鈴木誠治・高村義親（1983）：非稲作期の谷津田における畑地流出水中の NO_3-N の除去について．農業土木学会論文集，104：9−15.

田口正男・渡辺守（1984）：谷戸水田におけるアカネ属数種の生態学的研究 Ⅰ．成虫個体群の季節消長．三重大学環境科学研究紀要，35：69−76.

田口正男・渡辺守（1985）：谷戸水田におけるアカネ属数種の生態学的研究 Ⅱ．ミヤマアカネの日周期行動．三重大学環境科学研究紀要，10：109−116.

Takahashi, Y. and M. Watanabe (2009): Diurnal changes and frequency dependence in

male mating preference for female morphs in the damselfly *Ischnura senegalensis* (Rambur) (Odonata: Coenagrionidae). Entomological Science, 12: 219−226.

Takahashi, Y. and M. Watanabe (2010): Female reproductive success is affected by selective male harassment in the damselfly *Ischnura senegalensis*. Animal Behavior, 79: 211−216.

宝塚市（2016）：生物多様性たからづか戦略概要版．URL: http://www.city.takarazuka.hyogo.jp/_res/projects/default_project/_page_/001/019/799/02_201703seibututayousei_gaiyou.pdf.pdf（2018 年 4 月 24 日時点）

Takeuchi, K., R. D. Brown, I. Washitani, A. Tsunekawa and M. Yokohari (2003): SATOYAMA, the traditional rural landscape of Japan. Springer-Verlag, Tokyo.

田中道明（1999）：水田周辺の水環境の違いがドジョウの分布と生息密度に及ぼす影響．魚類学雑誌，46：75−81.

田中謙（2008）：湿地保全をめぐる法システムと今後の課題．長崎大学経済学部研究年報，24：51−74.

Tichanek, F. and R. Tropek (2015): Conservation value of post-mining headwaters: drainage channels at a lignite spoil heap harbour threatened stream dragonflies. Journal of Insect Conservation, 19: 975−985.

冨田正彦（1999）：国土の美しさ．学術の動向，4：21−27.

辻雄大・大西敏夫・浦出俊和・宇佐美良文（2009）：棚田保全活動における『地域通貨「仰木」』活用の意義．農林業問題研究，174：127−132.

Turak, E. et al. (2016): Essential biodiversity variables for measuring change in global freshwater biodiversity. Biological Conservation, 213: 272−279.

Ubukata, H. (1973): Life history and behavior of a corduliid dragonfly, *Cordulia aenea amurensis* Selys. I. Emergence and pre-reproductive periods. Journal of the Faculty

of Science, Hokkaido University (VI, Zoology), 19: 251−269.

Ueda, T. (1979) Plasticity of the reproductive behavior in a dragonfly, *Sympetrum parvulum* Barteneff, with reference to the social relationship of males and the density of territories. Research on Population Ecology, 21: 135−152.

上田哲行（1988）：アキアカネの生活史の多様性．石川県農業短期大学研究報告，18：98−110.

上田哲行（1998）：水田のトンボ群集．水辺環境の保全―生物群集の視点から―，江崎保男・田中哲夫（編著）：93−110．朝倉書店，東京．

上田哲行・木下栄一郎・石原一彦（2004）：丘陵湿地におけるハッチョウトンボの場所利用と生息場所の保全について．保全生態学研究，9：25−36.

United Nations (2005): Millenium ecosystem assessment. URL: https://www.millenniumassessment.org/en/index.html（2018 年 11 月 9 日時点）

United Nations (2018): Sustainable development goals. URL: https://www.un.org/sustainabledevelopment/sustainable-development-goals/（2018 年 11 月 9 日時点）

United States Environmental Protection Agency (EPA) (2018): Pollinator protection: schedule for review of Neonicotinoid Pesticides. URL: https://www.epa.gov/pollinator-protection/schedule-review-neonicotinoid-pesticides（2018 年 11 月 7 日時点）

Waringer, J., A. Chovanec, M. Straif, W. Graf, W. Reckendorfer, A. Waringer-Löschenkohl, H. Waidbacher and H. Schultz (2005): The floodplain index – habitat values and indication weights for molluscs, dragonflies, caddisflies, amphibians and fish from Australian Danube floodplain waterbodies. Lauterbornia, 54: 177−186.

Washitani, I (2001): Traditional sustainable ecosystem ‘SATOYAMA’ and biodiversity

crisis in Japan: Conservation ecological perspective. Global Environmental Research, 5: 119−133.

鷲谷いづみ（2007）：氾濫原湿地の喪失と再生：水田を湿地として活かす取り組み．地球環境，12：3−6.

Washitani, I (2007): Restoration of biologically-diverse floodplain wetlands including paddy fields. Global Environmental Research, 11: 135−140.

渡辺守（2015）：トンボの生態学．東京大学出版会，東京.

Watanabe, M., H. Matsuoka and M. Taguchi (2004): Habitat selection and population parameters of *Sympetrum infuscatum* (Selys) during sexually mature stages in a cool temperature zone of Japan (Anisoptera: Libellulidae). Odonatologica, 33: 169−179.

Watanabe, M. and M. Taguchi (1988): Community structure of coexisting *Sympetrum* species in the central Japanese paddy fields in autumn (Anisoptera: Libellulidae). Odonatologica, 17: 249−262.

Wildermuth, H. (1998): Dragonflies recognize the water of rendezvous and oviposition sites by horizontally polarized light: a behavioral field test. Naturwissenschaften, 85: 297−302.

Wiley, M. J. and S. L. Kohler (1980): Positioning changes of mayfly nymphs due to behavioral regulation of oxygen consumption. Canadian Journal of Zoology, 58: 618−622.

Wolf, L. L. and E. C. Waltz (1988): Oviposition site selection and spatial predictability of female white-faced dragonflies (*Leucorrhinia intacta*) (Odonata: Libellulidae). Ethology, 78: 306−320.

八木孝彦（1998）：種別解説．滋賀県のトンボ（琵琶湖博物館研究調査報告 10 号），蜻蛉研究会（編著）：21−120．滋賀県立琵琶湖博物館，草津.

八木剛（2004）：みやまあかね．URL:
http://www.geocities.jp/pedemontanum/index.html（2018 年 4 月 8 日時点）
八木剛・足立勲・藤井優恵・前田康子・三好百合子（2006）：みやまあかねとすてきななかまたち．共生のひろば，兵庫.
山本康仁・千賀裕太郎（2012）：都市化により分断化された水田におけるトウキョウダルマガエル *Rana porosa porosa* の分布と環境要因の関係．保全生態学研究，17：175−184.
野生動物調査協会（2017）：日本のレッドデータ検索システム．URL:
http://jpnrdb.com/（2018 年 4 月 8 日時点）
吉川日出男（2006）：棚田（景観）の保護．札幌学院法学，22：567−591.
Zelder J. B. and S. Kercher (2005): Wetland resources: status, trends, ecosystem services, and restorability. Annual Review of Environment and Resources, 30: 39−74.