Kobe University Repository : Kernel

PDF issue: 2025-07-15

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。

別紙様式３（博士論文審査等内規第２条関係）

博士論文内容の要旨

氏　　名　東川　航

専攻・講座　生命機能科学・農環境生物学

論文題目（外国語の場合は，その和訳を併記すること。）

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

指導教員　前藤　薫

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（避難的生息地）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および代かき，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，程度の差はあれ種によって異なるようである。それは，これら７種の赤とんぼにおいて，水田環境の利用の仕方が種特異的である場合があることに起因する。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。その主な原因は，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プライマーを設計し，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，幼虫と成虫の生息環境の両方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主にこ

うした氾濫原湿地に生息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赤とんぼは，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 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避難的生息地に追いやられている。こうした避難的生息地は，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，その避難地において，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水生生物と生息地を共有している。そのため，こうした避難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。

（別紙１）　　論文審査の結果の要旨

氏名	東川　航
論文題目	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

	区　分	職　名	氏　　名
審査委員	主　査	教授	前藤　薫
	副　査	教授	森　直樹
	副　査	准教授	杉浦　真治
	副　査	助教	鈴木　武志
	副　査		印

要　　旨

本研究では、分子生態学と野外実験行動学の手法を駆使して、里山のトンボ目希少昆虫種であるミヤマアカネによる生息地利用の特異性が解明されている。その結果、本種幼虫は止水から緩流へと連続的に推移する特異な水域で発育すること、成虫は丈の低い草地に生息し、そこに隣接する水際に産卵することを明らかにしている。さらに、本種を含めた水田を利用する赤とんぼ類が、本来の自然生息地である氾濫原から水田地帯に進出して繁栄したのちに、水田管理の近代化によって各地で著しく減少している現状について生態学的な過程と衰退原因を総合的に考察し、赤とんぼを含めた希少な湿地性水生生物種の保全に向けて提言を行っている。

第１章（序論）では、本研究の背景が概説され、目的が述べられている。近年、湿地環境における生物多様性の減少が世界的に注目されているが、日本国内では氾濫原等の自然湿地に生息していた多様な水生生物種は自然湿地の減少とともに水田に移り棲んだと考えられている。その中でも里山の水田地帯において「赤とんぼ」として親しまれたトンボ科アカネ属の数種（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）は、近年の農地環境や農法の変化に伴って激減し、避難的な生息地に追いやられている。赤とんぼの衰退には産卵期、卵期および幼虫期に利用される水田や周辺の環境変化が関わっていることが予想され、卵や幼虫に対する農薬の化学的な影響あるいは代かきや中干しといった物理的な影響について研究がなされてきたが、それらによると水田を利用するアカネ属の減少要因は種によって相当に異なっており、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詳細な研究が必要とされている。なかでも「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 1990 年代より約 20 年も早く全国各地で減少を始めている。兵庫県や長崎県等では本種の減少原因を突き止めるための生態調査が進められて残存生息地の維持管理が努められてはいるものの、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基礎知見はほとんど得られていなかった。そこで本研究では、本種ミヤマアカネの各成長ステージ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するとしている。

第２章（幼虫期の微小生息地利用）では、ミヤマアカネの幼虫期の生息地利用を解明している。本種の幼虫はこれまで流水性とされてきたが、その詳細な生息地環境は不明であった。それは、しばしば同所的に生息する同属近縁種である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為であった。そこで本研究では、これら２種の核 DNA の ITS 領域の差異を利用して種特異 PCR プライマーを設計し、幼虫を簡便かつ正確に識別するための分子同定手法を開発している。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することによって、孵化直後の幼虫は流れの際にある浅いたまり（止水域）に集中的に分布しており、成長とともに季節を追って緩流水域へ進出することを解明している。最先端の分子遺伝学的な識別手法を野外調査に応用することによって、本種が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」であることを初めて明らかにした。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ものだが、水田の水管理の近代化や放棄田の増加とともに激減し、それに伴って本種および同様の水環境を要求する多くの里山生物種が衰退したものと考察されている。

氏名	東川　航

第３章（成虫期の生息地利用）では、ミヤマアカネの成虫期の生息地利用を解明している。本種の成虫は、他のアカネ属とは異なり、成熟の程度に関わらず羽化水域付近の草地に留まることが知られていた。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しばしば観察されており、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、こうした微生息地の選好性を確かめるためには草地環境を操作してトンボ成虫の応答を観察する野外実験が必要であった。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証している。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、畦や小川の河川敷では伝統的に行われていた草刈の放棄によって低草地が減少している。前章で解明した幼虫期の生息環境の減少に加えて、成虫が選好する草地が里山地帯において減少していることも、本種が減少した原因のひとつであろうと考察している。

第４章（産卵場所選択）では、ミヤマアカネの成虫の産卵場所選択について解明している。第２章で明らかにされているように、本種の若齢幼虫は流れと接続した浅い止水域に集中して分布する。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そうした止水環境であることが予想されていた。また前章では本種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たことから、本研究では本種成虫が選好する交尾場所および産卵環境を詳細に調査している。その結果、本種の成虫は雌雄ペア形成のために草丈 30cm から 60cm の低草地を選好していることを明らかにし、産卵打水数（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を確かめている。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も明らかにしている。こうしたミヤマアカネの一連の配偶・産卵行動について、第３・４章で解明された成虫および幼虫の生息地選好を含めて包括的な考察がなされている。

第５章（総合考察）では、ミヤマアカネの生息地の変遷と衰退原因について他の水田性の赤とんぼ類の知見を含めて議論したのち、赤とんぼを含めた希少な湿地性水生生物の保全に向けて提言を行っている。本研究によって、本種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は極めて特異である。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には、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存在する。水田地帯が拡大する江戸時代より以前には、これらの赤とんぼは主にこうした氾濫原湿地に生息していたと考えられている。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、彼らはそこに進出して繁栄することができたが、やがて水田管理の近代化にともなって減少している。1990 年代以降に減少している多くの止水性赤とんぼ類は、同年代に使用が開始された農薬や乾田化の影響を受けて衰退した可能性があるが、それに先んじて 1970 年代から減少を始めているミヤマアカネは、本研究の結果（第２～４章）から考えて水田地域における水管理の近代化（水田と水路の分離）や半自然草原の減少によって衰退したものと推察している。

水田に棲めなくなりつつある赤とんぼ類は、小規模河川の河畔や自然湿地、保全ビオトープなどの避難的生息地に追いやられているが、こうした避難的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。各種の地域個体群が遺伝的に交流して安定したメタ個体群を形成するためには、それぞれの種の移動能力を考慮して生息地の配置計画を策定する必要がある。生息地利用と衰退原因が特異な緩流種ミヤマアカネは、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水生生物と避難的生息地を共有しているため、そうした生息地の保全および拡大はとりわけ重要であると考察されている。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に関して、その生態を詳細に理解するための研究を継続しつつ、生息環境を維持管理および拡大するための施策を講ずる必要があると結論づけている。

本研究は里山における希少な水生昆虫種であるミヤマアカネについて、その生息地利用を生態学的に解明したものであり、湿地性水生生物種の保全に寄与する重要な知見を得たものとして価値ある集積であると認める。よって、学位申請者の東川航は、博士（農学）の学位を得る資格があると認める。