総 説

水生昆虫における成熟サイズの変異とそれにかかわる要因について

林 文男

Factors Affecting the Body Size at Maturation of Aquatic Insects

Fumio HAYASHI

Abstract

Body size at maturation of aquatic insects differs individually or between populations. In this review, variations in the body size at maturity (a total of 112 examples) are classified into six categories; intra-cohort, seasonal, annual, inter-habitat, and geographic variations, and those observed under experimental conditions. Individuals exposed to lower temperature tend to mature at a larger size, but in some cases, the inverse relationship is observed. Larger adults are always obtained in conditions of increased food availability or high quality of food. Body size at maturity decreases with increasing population density in all examples dealing with the density effect on adult body size. Predation pressure, photoperiod and competition may be other important factors changing the adult body size, but there have only been a few studies in this area. Finally, the adaptive significance of the size at maturation is discussed in relation to various aspects of the life history of aquatic insects.

Key words : aquatic insects, body size at maturation, intraspecific variation, life history

1. はじめに

動物の体の大きさは、同種にもかわらず、時間的、空間的に比較すると、変異が認められることが多い。また、体の巨大化や矮小化は、動物の進化（種分化）の一側面でもある。体の大きさは、生態的に多様な意義（適応的意義）をもち、複雑な発生学的、生理学的反応過程をとおして形成される。そのため、体の大きさに言及した論文は膨大な数にのぼる。

近年、生活史の進化という観点から、出生時の体の大きさ（卵サイズなど）や変態時の体の大きさ（両生類の変態サイズなど）とともに、繁殖を開始する時の体の大きさ（成熟サイズ）に関して、

数理モデルを用いた議論が活発になってきた。（STEARNS, 1980; CALOW, 1982; STEARNS and KOELLA, 1986 など）。しかし、数理モデルによる研究と、これまでに実際の動物で観察されてきた結果との対応（総合的理解）は充分ではない。対応づけの困難さは、①数理モデルで使われる変数（死亡率など）を実際に野外で推定することが困難であること、②野外では、成熟サイズに影響を及ぼす要因が多数存在し、単純化されたモデルの予測と合致したからといって、必ずしもそのモデルが正しいことの証拠とはならない場合が多いこと、③過去の記載的研究では、成熟サイズの変異の記述は正確であっても、変異が生じる機構や成熟サイズの適応的意義についての議論を行っていない

いことによると考えられる。

本報告では、水生昆虫の成熟サイズについて、種内変異とそれにかかわる要因を調べた論文を総説し、成熟サイズに変異を生じさせる要因がいくに多様であるか、また各要因がどのような機構で成熟サイズに作用するかを考察する。最後に、水生昆虫の成熟サイズに関する適応的意義を議論し、今後の研究（数理モデル化およびその予測と野外における変異の方向性の対応づけ）の一助としたい。

2. 変異の区分

2-1. 対象

体の大きさとして、それぞれの種で特定の発育段階（終齢幼虫、前蛹、蛹、亜成虫、成虫）が測定されている。終齢幼虫や蛹の大きさは、ほぼ成虫の大きさに近似できると考え、本稿では成熟時の体の大きさを問題とする。また、トンボ類などでは、羽化殻（終齢幼虫の脱皮殻）の大きさから成虫の大きさを推定している場合もある。

2-2. 変異

変異として、便宜的に次の6つを区別した。性差は性的二型の問題として、本稿では取り扱わない。

(1) コホート内変異：コホート（同時出生集団）であるにもかかわらず、成熟サイズに個体変異がある場合。コホートであるかどうかを厳密に判定していなくても、成虫の出現期が短期間の場合の変異はここに含めた。

(2) 季節的変異：一年に数世代くりかえす場合（多化性）の世代間での変異、あるいは成虫が長期にわたって出現する場合の季節的変異。

(3) 年変異：成熟サイズが年ごとに異なる場合。

(4) 生息場所間変異：比較的狭い地理的範囲での変異。例えば、一つの川の支流と本流、あるいは上流・中流・下流のあいだでの比較、隣接する湖沼のあいだでの比較など。

(5) 地理的変異：比較的広い地理的範囲での変異。本土と島での比較や緯度的な比較。

(6) 実験下での変異：実験条件下で調べられた変異。室内に限らず、野外において密度を変化させたり、餌を添加した実験も含む。

2-3. 要因との対応

成熟サイズの変異をひきおこす要因として、水温、餌、個体群密度が重要視されている。成熟サイズと各要因との対応関係は、負の関係（-）、正の関係（+）、異なる条件下で正負両方の関係がみられる場合（±）、一定の傾向がない場合（0）の

4つに区別された。

その他、捕食圧、光周期、種間競争なども成熟サイズに影響を及ぼす要因と考えられる。これらの要因については、資料が充分ではないため、これまでの知見を一括してまとめた。

以下に、成熟サイズに変異をもたらす要因について、個別に述べる。

3. 水温

3-1. 成熟サイズと水温の対応関係

成熟サイズと水温との対応関係について、合計76例が得られた（Table 1）。生息場所間変異や地理的変異については、水温条件の異なる生息場所での比較結果から、また、実験下での変異では、飼育結果から水温との対応関係が求められている。

コホート内変異および季節的変異については、水温との対応関係が次のようにして推定されている。

Figure 1は、チラカゲロウ属の一種 *Isonychia bicolor* のコホート内変異を示す（SWEENEY, 1978）。本種は春（5～6月）に出現する第1世代において、遅く羽化した個体ほど小型となる。この場合、遅く羽化した個体は、より高い水温条件におかれたと考えられ、成熟サイズと水温のあいだには負の関係があると推定される。さらに本種では、秋（9月）に第2世代目が羽化する（年2化）。2世代目は、1世代目に比べて小型である（Fig. 1）。つまり、季節的にも変異が生じ、より高い水温条件下で育った2世代目の方が小型化する（水温と負の関係がある）。

Figure 2は、ナカハグロトンボ *Euphaea formosa* とコナカハグロトンボ *E. yayeyamana* の成虫の大きさの季節的変異を示す（HAYASHI, 1990）。両種とも幼虫期間は丸1年であるが、成虫が春から秋まで連続して出現する。春羽化の成虫（幼虫期の後半を冬の低温条件下で過ごす）に比べ、秋羽化の成虫（幼虫期の後半を夏の高温暖条件下で過ごす）の方が小型化する傾向があり、水温と成虫の大きさには負の関係があると推定される。

こうして得られた合計76例のうちわけをみると、55例（72.4%）が負の関係、つまり、多くの場合、水温が高いと成熟サイズは小型化する傾向がある。

正の関係は8例（10.5%）ある。まず、コホート内変異については、冬に成虫が出現するセッケイカワゲラ *Eocapnia nivalis* の例がある（萩原, 1977）。本種は年1化で、春から夏にかけて羽化する多くの水生昆虫とは、まったく逆の水温変化にさらされることになる。それにもかかわらず、や

Table 1. Variation in the body size at maturation of aquatic insects and factors affecting it. C : variation within a cohort. S : seasonal variation. Y : variation between years. H : variation between habitats. G : geographic variation. E : variation under experimental conditions. Relationships between body size variations and factors : negative (-), positive (+), both observed in different ranges ($\pm$), and no correlation (0).

Species	Size	Variation	Factor			Reference
			Tempe- rature	Food	Population density ¹⁾	
<i>Isonychia bicolor</i>	Subimago	C	-			SWEENEY (1978)
<i>Ephemerella</i> spp.	Imago	C	-			SWEENEY and VANNOTE (1981)
<i>E. dorothea</i>	Imago	C	-			VANNOTE (1978)
<i>Leptophlebia cupida</i>	Last larva	C	-			CLIFFORD (1970)
<i>Luciola cruciata</i>	Last larva	C	-			YUMA (1981)
<i>Coenagrion puella</i>	Imago	C	-			BANKS and THOMPSON (1985)
<i>Eocapnia nivalis</i>	Imago	C	+			HAGIWARA (1977)
<i>Isonychia bicolor</i>	Subimago	S	-			SWEENEY (1978)
<i>Heptagenia sulphurea</i>	Imago	S	-			LANGFORD (1975)
<i>Cloeon dipterum</i>	Last larva	S	-			CIANCIARA (1979)
<i>C. triangulifer</i>	Imago	S	-			SWEENEY and VANNOTE (1984)
<i>Baetis rhodani</i>	Imago	S	-			ILLIES (1979)
<i>B. vernus</i>	Imago	S	-			
<i>B. quilleri</i>	Last larva	S	-			STANLEY and SHORT (1988)
<i>Potamanthodes kamonis</i>	Subimago	S	-			WATANABE (1989)
<i>Hydropsyche betteni</i>	Last larva	S	-			FREEMAN and WALLACE (1984)
<i>H. tsudai</i>	Last larva	S	-			TANIDA (1980)
<i>Stenopsyche marmorata</i>	Imago	S	-			NISHIMURA (1966, 1987)
<i>S. marmorata</i>	Imago	S	-			AOTANI and YOKOYAMA (1987)
<i>Limnephilus lunatus</i>	Last larva	S	-			GOWER (1967)
<i>Tinodes waeneri</i>	Imago	S	-			JONES (1974)
<i>Potamophylax cingulatus</i>	Imago	S	-			SVENSSON (1975)
<i>Mystacides azurea</i>	Imago	S	-			PETERSSON (1989a)
<i>Athripsodes aterrimus</i>	Imago	S	-			
<i>Ceraclea transversa</i>	Last larva	S		+		RESII (1976)
<i>Nemurella pictetii</i>	Imago	S	-			WOLF and ZWICK (1989)
<i>Euphaea formosa</i>	Imago	S	-			HAYASHI (1990)

<i>C. ornata</i>	Exuvium	H	+			WAAGE (1979)
<i>Calopteryx maculata</i>	Imago	G	±			
<i>C. aquabilis</i>	Imago	G	—			
<i>Coenagrion puella</i>	Last larva	H			—260	BANKS and THOMPSON (1987b)
<i>Aedes sierrensis</i>	Pupa	H			—5000*	HAWLEY (1985)
<i>A. flavopictus</i>	Pupa	H			—43000*	MOGI (1984)
<i>Isonychia bicolor</i>	Subimago	E	±			SWEENEY (1978)
<i>Ephemerella subvaria</i>	Imago	E	—			SWEENEY and VANNOTE (1978, 1981)
<i>E. funeralis</i>	Imago	E	+			
<i>E. ignita</i>	Subimago	E	±			ROSILLON (1988)
<i>Leptophlebia intermedia</i>	Subimago	E	±	+		SWEENEY <i>et al.</i> (1986b)
<i>Cloeon dipterum</i>	Last larva	E		+		CIANCIARA (1980)
<i>Centropilum rufostriatum</i>	Imago	E	±			VANNOTE and SWEENEY (1980)
<i>Tricorythodes atrantus</i>	Imago	E	+			
<i>Caenis simulans</i>	Imago	E	+			
<i>Leptophlebia cupida</i>	Imago	E	—			
<i>Ameletus ludens</i>	Imago	E	—			SÖDERSTRÖM (1988)
<i>Parametetus chelififer</i>	Subimago	E	—	+		
<i>P. minor</i>	Subimago	E	—	+		
<i>Hexagenia limbata</i>	Imago	E	±			McCafferty and PEREIRA (1984)
<i>Stenacron interpunctatum</i>	Imago	E	—			
<i>Sigara alternata</i>	Imago	E	±			SWEENEY (1976), VANNOTE and SWEENEY (1980)
<i>Soyedina carolinensis</i>	Imago	E	±	+		SWEENEY and VANNOTE (1986), SWEENEY <i>et al.</i> , (1986a)
<i>Protonemura intricata</i>	Last larva	E	—			MARTEN and ZWICK (1989)
<i>Pyrrhosoma nymphula</i>	Last larva	E		+		HARVEY and CORBET (1985)
<i>Ischnura elegans</i>	Last larva	E	+			LAWTON <i>et al.</i> (1980)
<i>I. verticalis</i>	Last larva	E	+			DIXON and BAKER (1988)
<i>Libellula lydia</i>	Last larva	E	+			WISSINGER (1988)
<i>L. luctuosa</i>	Last larva	E	+			
<i>Pachydiplax longipennis</i>	Imago	E			—608	VAN BUSKIRK (1987)
<i>Clistoronia magnifica</i>	Pupa	E	+			ANDERSON and CUMMINS (1979)
<i>Chironomus imicola</i>	Imago	E			—1000000	McLACHLAN (1983, 1986)
<i>C. plumosus</i>	Imago	E	—		—11000	REIST and FISCHER (1987)
<i>C. nuditaris</i>	Imago	E	—			
<i>C. bernensis</i>	Imago	E	—			

<i>Orthocladus rivulorum</i>	Last larva	E	+	HERSHEY <i>et al.</i> (1988)
<i>Procladius culiciformis</i>	Pupa	E	+	VODOPICH and COWELL (1984)
<i>Cricotopus bicornutus</i>	Last larva	E	—	MACKEY (1977)
<i>Culex pipiens</i>	Imago	E	—	HOSOI (1954)
<i>Aedes triseriatus</i>	Pupa	E	+	CARPENTER (1983)
<i>A. triseriatus</i>	Imago	E	+	JULIANO (1989)
<i>A. aegypti</i>	Imago	E	+	WADA (1965)
<i>A. aegypti</i>	Pupa	E	—	GREENOUGH <i>et al.</i> (1971)
<i>A. albopictus</i>	Imago	E	+	MORI (1979)
<i>Anopheles stephensi</i>	Imago	E	—	REISEN (1975)
<i>Wyeomyia smithii</i>	Pupa	E	+	MOEUR and ISTOCK (1980)
<i>W. smithii</i>	Imago	E	+	FARKAS and BRUST (1985)
<i>Simulium vittatum</i>	Imago	E	+	BERNARDO <i>et al.</i> (1986)
<i>S. vittatum</i>	Imago	E	+	COLBO and PORTER (1979)
<i>S. verecundum</i>	Imago	E	+	
<i>Chaoborus flavicans</i>	Last larva	E	—	HANAZATO and YASUNO (1989)

¹⁾Maximum number of individuals per m² or per 1(*) is added.

Fig. 3. Growth curves of *Centropetium rufotrigatum* at various temperatures (SWEENEY and VANNOTE, 1978). Water temperature becomes high from a (13.0°C) to f (18.5°C). Last squares indicate the body weight of female adults.

が多いが、これは常に決まっているわけではない。

3-2. 水温の作用の仕方

水温が異なるとどうして成熟サイズが変化するのだろうか。温度は、幼虫の成長速度と成熟のタイミングという2つの反応系に、異なる影響を及ぼすだろう (SWEENEY, 1978, 1984; SWEENEY and VANNOTE, 1978)。成長と成熟は、異なる化学反応過程である。成長速度に比べて、成熟のタイミングが温度により強く依存して変化する場合 (高温ほど早くなるとする)、水温が高いほど成熟時の体の大きさは小型化するだろう。成熟を開始する温度域値と成長可能な温度域値が異なる場合にも成熟サイズは変化すると思われる。

成長と成熟だけに限らず、もっと多くの反応系に区分して、それぞれの温度反応曲線の差異から成熟サイズの変化を検証していくアプローチも可能である。VANNOTE and SWEENEY (1980) は、成長と呼吸の量的関係から、成虫の大きさの季節的変異や地理的変異の説明を試みている。成長速度と呼吸速度はともに温度に依存する。しかし、両者で温度反応曲線が違う場合 (Q_{10} の違いなど)、異なる温度条件下では、エネルギーの成長と呼吸への分配に差が生じ、大きさの異なる成虫が生じると考えられている。

また、成長と脱皮あるいは成熟と脱皮という2つの反応系の温度感受性から、成熟サイズの違い

を説明できる場合があるかもしれない。水生昆虫ではないが、PERRIN (1988) によると、オカメジンコ属の一種 *Simocephalus vetulus* において、高水温下では脱皮ごとの成長率が低下して、その累積結果として成体が小型化することが報告されている。イサザアミ *Neomysis intermedia* では、低温下で飼育すると成熟までの脱皮回数が増加して大型化することが知られている (TODA *et al.*, 1984)。

以上のような機構を想定すると、水温の変化に対して成熟サイズが大型化することも小型化することも、あるいはある温度までは大型化、それをこえると逆に小型化するという現象も理解できる。

水温による成熟サイズの差異は、また、生活史 (化性) の季節適応 (正木, 1974) に付随する結果として説明できる場合もある。例えば、ナラカツツトビケラ *Goerodes naraensis* のメス成虫では、高緯度ほど小型化する (ITO, 1985)。高緯度地方では、低温のため、成長可能な期間が短くなる。それに生活史を同調させる結果、本種のような年1化の昆虫では、成虫が小型化すると考えられている。化性の転換をとまなうと、もっと複雑な成熟サイズの地理的変異が観察される。水生昆虫ではないが、コオロギ類では、年2化から年1化に化性が切りかわる緯度で、成虫の大きさが再び大型化することが示されている (正木, 1974; MOUSSEAU and ROFF, 1989)。低温のため、幼虫期間が1年から2年に延長される場合にも、成虫の大きさが変化する。例えば、アオハダトンボ属の一種 *Calopteryx maculata* において、低緯度地帯では年1化であり、北へ行くほど発育期間が短縮されて小型化する。しかし、さらに高緯度地方になると、2年の幼虫期間をへる個体が多くなり、再び大型個体の割合が高くなることが観察されている (WAAGE, 1979)。

4. 餌

4-1. 成熟サイズと餌条件の対応関係

餌条件と成熟サイズの関係を調べた28例について、例外なく、餌条件が良いと大型化する傾向 (正の関係) があつた (Table 1)。

季節的な変異としては、わずかにヒゲナガトビケラ科の一種 *Ceraclea transversa* の例 (RESH, 1976) がある。夏から初秋にかけて淡水海綿を食べて育った個体 (前蛹で越冬し、初夏に羽化) に比べて、秋から翌年の初夏にかけて育った個体 (淡水海綿が十分に利用できず、主にデトリタスを食べる) の方が小型である。おそらく餌の質が、幼虫の成長速度に影響を与えた結果であると考えら

れている。

生息場所間変異や地理的変異では、植物食、動物食にかかわらず、餌の量が多いと大型化する。利用可能な餌の量を野外で推定することは困難な場合が多いが、これらの報告では、1次生産量 (ANDERSON and CUMMINS, 1979)、プランクトンの密度 (BOON, 1984) あるいは底生動物の密度 (HAYASHI, 1988, 1990) として測定されている。BOON (1984) および HAYASHI (1988, 1990) は、大きな餌をどれくらい利用できるかが、成熟サイズの大型化をひきおこす要因として重要であるとしている。つまり、逆に、大きな餌が充分利用できない生息場所では、成熟サイズが小型化する傾向が示唆されている。

実験条件下では、与える餌の質 (落葉のN含量など) が高いほど、また与える量が多いほど、成熟サイズが大型化している (Table 1 の文献参照)。

4-2. 餌条件の作用の仕方

餌条件は、成長速度に大きな影響を与えるため、餌条件が良いと大型化し、悪いと小型化すると考えられる。トンボ類の幼虫では、餌条件を良くすると、脱皮前後の成長率が高くなることが知られている (LAWTON *et al.*, 1980; PICKUP and THOMPSON, 1984; HARVEY and CORBET, 1985; DIXON and BAKER, 1988; WISSINGER, 1988)。また、フタバカゲロウ *Cloeon dipterum* では、餌条件が良いと、幼虫期間の脱皮回数が増加して大型化する (CIANCARA, 1980)。

5. 個体群密度

5-1. 成熟サイズに及ぼす個体群密度の影響

成熟サイズの変異と個体群密度の関係を調べたものは16例あったが、いずれも負の関係を示した (Table 1)。つまり、個体群密度が高いほど成熟サイズは小型化する傾向がある。Table 1 には、変異のみられた個体群密度の最大値が示されている。

過度に高密度にすると、死亡率が高くなって、かえって密度効果が軽減することがある (REISEN, 1975)。また、多くの個体が羽化してしまった後、残った幼虫密度が低下し、それ以後密度効果が強く作用せず、再び大型個体が得られることがある (MORI, 1979)。しかし、各個体が経験したその時々 の個体群密度を考えると、これらの例も、個体群密度と負の関係があるとみなせる。

5-2. 個体群密度の作用機構

個体群密度が高いほど、各個体の摂食速度が低下し、その結果成長が悪くなって、成熟サイズの小型化がひきおこされると考えられる。各個体の

摂食速度の低下は、他個体の摂食によって餌量の不足がおこる場合と、個体どうしの相互干渉 (interference) により摂食時間の減少や捕獲成功率の低下がおこる場合に生じるだろう。後者の場合には、また、個体どうしの相互干渉が頻繁であればあるほどエネルギー消費が大きくなり、成長が悪くなることも考えられる。

個体間に行動的干渉があることは、最近、水生昆虫でも知られるようになってきた。例えば、ヒメトビケラ科の一種 *Leucotrichia pictipes* の幼虫では、採餌テリトリーをもち、他個体を排除する行動が観察されている (McAULIFFE, 1984; HART, 1985)。ブユ属の一種 *Simulium piperi* (HART, 1986)、カワゲラ科の一種 *Dinocras cephalotes* (SJÖSTRÖM, 1985)、および数種のトンボ類 (BAKER, 1980; ROWE, 1980; HARVEY and CORBET, 1986) の幼虫でも、採餌場所をめぐる攻撃行動がみられ、採餌テリトリーをもつと考えられている。また、イワトビケラ科の *Plectrocnemia conspersa* (HILDREW and TOWNSEND, 1980; OTTO, 1989)、アミメシマトビケラ属の *Arctopsyche ladogensis* (ENGLUND and OLSSON, 1990)、シマトビケラ科の数種 JANSSON and VUORISTO, 1979)、トビケラ科の *Agrypnia pagetana* (OTTO, 1987 a) などの幼虫でも、網巢や筒巢をめぐる個体どうしの攻防がある。

このような採餌テリトリーや巢の防衛行動は、個体群密度が高いほど頻繁になり、それだけ摂食時間が減少したり、あるいは防衛行動に多くのエネルギーを費やすことになる。実際に、オナシカワゲラ科の一種 *Kogotus nonus* (WALDE and DAVIES, 1984) や、アオモンイトトンボ属の2種 *Ischnura verticalis* および *I. elegans* (McPECK and CROWLEY, 1987; CROWLEY *et al.*, 1988) の幼虫では、個体群密度が高いほど、摂食速度が低下することが知られている。

今後、高密度時の成熟サイズの小型化が、餌の相対的減少によってひきおこされたものなのか、あるいは個体間干渉の増大の結果としてひきおこされたものなのかを区別する研究が必要である。

個体群密度による成熟サイズの変異は、表現型の可塑性にすぎない場合が多いと考えられる。しかし、高密度で小型化するという反応性自体は、次のような状況では有利であるとされている (McLACHLAN, 1983)。ユスリカ属の一種 *Chironomus imicola* の幼虫は、一時的な水たまりに生息するが、乾燥耐性を有しない (CANTRELL and McLACHLAN, 1982)。水たまりは、雨がふらないと

干上ってしまう。水量が減るにつれて、相対的に幼虫密度が高くなり、その結果、小型のまま羽化する。つまり、干上ってしまう前に成虫になれる可能性が高くなる。そのため、積極的に個体群密度に応じて成熟サイズを変化される機構が発達（おそらく遺伝的に固定）したと考えられている。そうであるならば、安定な水塊と一時的な水たまりに棲む同種個体群あるいは近縁種を比較したときに、密度依存的なサイズ変異の程度に差異があることが予想される。この点、今後注意を払う必要があると思われる。

6. その他の要因

6-1. 捕食圧

より大きな餌を選択的に食べる捕食者がいる場合には成熟サイズを小型化し、少し大きくなることが捕食回避につながる場合には大型化することが適応的であると考えられる (SCHWARTZ, 1984 の総説参照)。間接的ではあるが、水生昆虫の形態に及ぼす捕食圧の影響を示したものとして以下の研究がある。HERSHEY and DODSON (1987) は、ツヤユスリカ属の一種 *Cricotopus sylvestris* の幼虫が、捕食者であるヒドラ *Hydra* sp. に対して形態変化を示すことを示した。ヒドラの密度が高い季節には、腹部の剛毛がより伸長する。実際にこの剛毛を切り取ってしまうと、切り取らないものに比べて、捕食される率が高くなる。つまり、剛毛を伸長させることによって、自分より少し大きな捕食者であるヒドラに対抗していることになる。魚類に対する捕食回避のための適応として、間接的に体を大型化させる例として、トビケラ類の幼虫をあげることができる。OTTO (1987 b) は、トビケラ科の一種 *Agrypnia pagetana* の幼虫が、より大型で硬い筒巣を見つけると、いままでの筒巣とそれを交換することを報告している。実際に、水槽内でブラウントラウトに捕食させた結果、より大型で硬い筒巣をもった個体ほど捕食されにくかった。トビケラ類の幼虫では、自分の体長より長い木の枝や草の茎をつけた筒巣を作る種がいるが、これは、間接的に体を大型化させて、魚類などに対する捕食回避の機能をもつかも知れない (OTTO and SVENSSON, 1980)。しかし、種内変異は知られていない。その他、カワゲラ類の *Taeniopteryx nebulosa* や *Dinocras cephalotes* の幼虫では、尾毛が魚に対して捕食回避の機能をはたすことが推定されている。(OTTO and SJÖSTRÖM, 1983)。後方から捕獲した場合、尾毛がじゃまになって、捕食成功率が低下する。今後、捕食圧に応じて、実際に尾毛の

長さに変異がみられるかどうか、確認する必要がある (ただし、PECKARSKY, 1987; PECKARSKY and PENTON, 1989 によると、カゲロウ類の一種 *Baetis bicaudatus* では、幼虫の尾毛は、捕食性カワゲラ類を振動刺激によって察知する器官であると考えられている)。

一方、捕食者が存在することによって、摂食時間が短縮したり、好適な採餌場所選択が行なえないために、摂食速度が低下し、その結果として成熟サイズが小型化することが考えられる。マンシュウイトトンボ *Ischnura elegans* の幼虫では、捕食者の有無によって、摂食速度が変化する (HEADS, 1985, 1986)。捕食者であるマツモムシ属の一種 *Notonecta glauca* がいると、幼虫の活動性が低下するとともに餌の多い場所で採餌する割合が下がり、摂食速度は、捕食者がいないときの 61~88 % に減少する。トンボ科の 2 種 *Tetraneuria cynosura* と *Ladona deplanata* の幼虫でも、捕食者 (ブルーギル) がいると摂食速度が低下する (PIERCE, 1988)。また、クラカケカワゲラ属の一種 *Paragnetina media* の幼虫では、ニジマスがいると、消化管内容物がニジマスのいない場合の半分にまで減少する (FELTMATE and WILLIAMS, 1989)。捕食者の存在→摂食速度の低下→成虫の小型化という機構が存在するかどうか、今後、詳細な研究が必要である。

6-2. 光周期

光周期によって、成熟サイズの季節的変異が調節されている典型的な例として、水生昆虫ではないが、アゲハチョウ *Papilio xuthus* の例がある (TANAKA and TSUBAKI, 1984)。春型 (蛹で越冬) は、夏型 (非越冬) に比べて小型である。短日条件下で飼育すると小型化するが、これは、秋 (短日) に食樹の質が悪化するための適応だと考えられている。水生昆虫では、ルリイトトンボ属の 2 種 *Enallagma hageni* と *E. aspersum* で、光周反応が知られている (INAGRAM and JENNER, 1976)。これらの幼虫 (初夏に羽化) は、長日条件下では幼虫期間を短縮させる。また、脱皮回数も減少し、終齢幼虫が小さくなる。

6-3. 種間競争

水生昆虫群集における種間競争の検出例はある (PECKARSKY, 1983; HART, 1983 の両総説参照) が、体の大きさに関して、形質置換の例や生態的解除が生じている例は知られていない。

7. 成熟サイズの適応的意義

7-1. 遺伝的背景

成熟サイズの変異は、遺伝的背景をもたない表現型の可塑性にすぎない場合と、遺伝的変異をともしなう場合がある。後者には、環境要因に反応して変異の方向性や変異の程度が遺伝的に調節される場合 (WEST-EBERHARD, 1989 参照) と、成熟サイズそのものが個体によって、あるいは個体群間で遺伝的に異なる場合が含まれる。樹洞に棲むヤブカ属の一種 *Aedes triseriatus* の成虫の大きさには地理的変異がある。これを同一条件で飼育した結果、やはり成虫の大きさに差が認められ、個体群間に遺伝的変異が生じていると推定されている (JULIANO, 1989)。

このように遺伝的背景が明らかになれば、同種個体群間でみられる成熟サイズの変異は、近縁種間で知られる成熟サイズの違いの説明に拡張できるだろう。Table 1 において、ヒメヘビトンボ *Protohermes costalis* とナカハグロトンボ *Euphaea formosa* でみられる地理的変異は、本土(台湾)と島(石垣島・西表島)の間での成虫の大きさを比較したものである (HAYASHI, 1990)。両種ともに島嶼的矮小化が生じている。台湾と島の間では、交尾器などの形態にわずかながら差異が認められて、現在の分類学では、それぞれの島嶼的矮小種としてコナカハグロトンボ *E. yayeyamana* とミナミヘビトンボ *P. sp.* を区別することができる。Figure 2 に示すように、ナカハグロトンボにみられる季節的変異 (おそらく可塑性による) 以上に大きな地理的変異がナカハグロトンボとコナカハグロトンボの間には存在する (おそらく遺伝的)。

成熟サイズに関する種分化の過程を解明するためには、今後、同種個体群間のみならず、近縁種の間で成熟サイズを比較し、その遺伝的背景や、小型化あるいは大型化を生じさせた要因の検討を行なう必要がある。

7-2. 適応的意義

成熟サイズの小型化や大型化は、他の生活史特性 (産卵数、卵サイズ、寿命、交尾成功率、移動力、競争能力、羽化期の同調、生理的耐性など) と相互に関係して、適応度に影響を与えると考えられる。

メスでは、大型個体ほど産卵数が多くなることと多くの水生昆虫で知られている (LINLEY *et al.*, 1970; SVENSSON, 1975; PRITCHARD, 1976; SWEENEY, 1978; COLBO and PORTER, 1979; MORI, 1979; VANNOTE and SWEENEY, 1980; SWEENEY

and VANNOTE, 1981, 1984; COLBO, 1982; McLACHLAN, 1983; BOON, 1984; FARKAS and BRUST, 1985; BERNARDO *et al.*, 1986; 西村, 1987; PACKER and CORBET, 1989 など)。トビイロカゲロウ科の一種 *Leptophlebia cupida* では、大型メスほど産卵数とともに卵サイズも大きくなる (CLIFFORD, 1970)。オナシカワゲラ科の一種 *Soyedina carolinensis* のメスでは、大型個体の方が相対的に繁殖投資率 (卵重/体重+卵重) が高くなる (SWEENEY *et al.*, 1986 a)。ユスリカ属の一種 *Chironomus imicola* では、大型のメスほど飛行距離が長く、産卵場 (一時的な水たまり) を発見する機会が高いと推定されている (McLACHLAN, 1983)。さらに、オドリバエ科の一種 *Empis borealis* では、大きいメスほどより頻繁にオスと交尾することができ、卵巣内の卵の発育が小さいメスに比べてよいという結果が報告されている (本種のメスは自ら餌をとることはなく、交尾と同時にオスが持ち運んでいる餌をもらう) (SVENSSON and PETERSSON, 1988)。

オスについては、大型個体ほど多くのメスと交尾できることがトンボ類で知られている (MILLER, 1983; FINCKE, 1984; HARVEY and CORBET, 1985; TSUBAKI and ONO, 1987)。ヒゲナガトビケラ科の2種 *Athripsodes cinereus* および *Mystacides azurea* でも、前翅の長い個体の方がメスとよく交尾する傾向がある (PETERSSON, 1989 b)。逆に、ユスリカ科の4種では、小型のオスの方が交尾成功率が高いとされている (McLACHLAN and ALLEN, 1987)。

水生昆虫では一般に、雌雄とも大型個体ほど寿命が長い (HAWLEY, 1985; BANKS and THOMPSON, 1985, 1987 a; MICHIELS and DHONDT, 1989; PACKER and CORBET, 1989 など)。一方、成虫の大型化にともなって幼虫期間が遅延する場合には、幼虫期の死亡率が大型個体で高くなる。その結果、幼虫期の捕食圧が高い環境では、成熟までの生存率が相対的に重要となり、小型個体の方が有利になる場合も考えられる。

個体どうしの行動的干渉においては、より大きな個体の方が有利であることが知られている。例えば、イワトビケラ科 *Plectrocnemia conspersa* の幼虫では、巣網をめぐる攻防において、相対的に大きな個体の方が防衛あるいは乗っ取る確率が高い (HILDREW and TOWNSEND, 1980; OTTO, 1989)。争いの際に傷ついたり死亡することも少なくないという。同様の傾向は、カワゲラ科 (SJÖSTRÖM, 1985) やトンボ類 (HARVEY and CORBET, 1986;

McPECK and CROWLEY, 1987; CROWLEY *et al.*, 1988) の幼虫でも示されている。このような状況では、小型個体の成長速度や生存率が低下する可能性がある。

成虫の寿命が短期間である水生昆虫では、交尾相手の発見確率を高めるように、羽化のタイミングを同調させる必要があると考えられている (CORBET, 1964)。繁殖期の後期に小型個体が出現するのは、成長の遅れた個体が、小型のままでも羽化を同調させて繁殖に参加する方が適応的であるためだと説明することができる。しかし、SWEENEY and VANNOTE (1982) は、単為生殖をする 3 種のカゲロウ類 (つまり、交尾相手を見つけない必要がない) が、同じ季節に同所的に出現する有性生殖のカゲロウ類とまったく同じように羽化を同調させることを示し、繁殖参加のための同調説に疑問を呈している。

生理的耐性が体の大きさによって異なることがある。例えば、体が大きいほど低酸素耐性が高い場合 (林, 1989 の総説参照)、低酸素状態にさらされる環境においては、大型個体の方が適応的となるだろう。また、ゲンジボタル *Luciola cruciata* では、小型の終齢幼虫ほど低温下での羽化率が低下する傾向がある。そのため、温度が高くなってから小型幼虫が上陸すると考えられている (YUMA, 1981)。

その他、生活史 (化性) の季節適応 (3-2 節後半)、一時的 (不安定) な生息場所における成熟サイズの調節能力 (5-2 節後半)、あるいは捕食回避能力 (6-1 節) なども適応的意義にかかわると考えられる。

以上のように、成熟サイズの適応的意義には、多様な生活史上の要素がかかわりをもつ、今後、数理モデルを作成して、成熟サイズの変異の方向性を予測する場合や、野外個体群における成熟サイズの適応性を議論する場合、これら多様な要素の相対的重要性を検討していく必要があるだろう。また、適応性を短期間 (例えば 1 日あたりの繁殖成功度) ではなく、長期間 (生涯の繁殖成功度) で比較すること (水生昆虫では、BANKS and THOMPSON, 1985, 1987a; FINCKE, 1988 など) も今後の重要な課題であると考えられる。

謝 辞

本稿をまとめるにあたり、宮下和喜、鈴木惟司、草野保、佐藤信太郎の各氏および編集委員の方々から有益な助言をいただいた。また、野崎隆夫氏には文献入手に協力いただいた。これらの方々に

感謝の意を表したい。本稿は、水生昆虫談話会第 49 回例会 (1986 年 6 月 4 日) で発表した内容をもとにしてまとめたものである。貴重な意見をいただいた会員の方々にも感謝したい。

摘 要

1) 水生昆虫について、成熟サイズの種内変異とそれにかかわる要因を総説した。種内変異を、コホート内変異、季節の変異、年変異、生息場所間変異、地理的変異、実験下での変異の 6 つに区分した。要因としては、水温、餌条件、個体群密度、捕食圧、光周期、種間競争をとりあげ、これらの要因と成熟サイズの変異の方向性を検討した。

2) 水温については、多くの場合、低温下で成熟サイズが大型化する傾向があった。しかし、逆に低温ほど小型化したり、ある水温までは大型化、それをこえると再び小型化する場合も少なくない。餌条件については、餌の質がよいほど、また、餌の量が多いほど大型化する傾向があった。個体群密度と成熟サイズの間には負の関係が認められた。捕食圧、光周期、種間競争と成熟サイズの関係については研究例が充分ではないが、捕食圧に関しては、その作用の仕方によって、成熟サイズが大型化することも小型化することもあり得る。

3) 最後に、水生昆虫における成熟サイズの適応的意義に関する知見をまとめた。成熟サイズに関する種内変異の研究をさらに拡張させて、近縁種間における成熟サイズを比較することが今後重要であると思われる。

文 献

- ANDERSON, N. H. and K. W. CUMMINS (1979) : Influences of diet on the life histories of aquatic insects. *J. Fish. Res. Board Can.*, 36 : 335-342.
- 青谷晃吉・横山宣雄 (1987) : 東北地方におけるヒゲナガカワトビケラ属 2 種の生活環について。陸水雑, 48 : 41-53.
- BAKER, R. L. (1980) : Use of space in relation to feeding areas by zygopteran nymphs in captivity. *Can. J. Zool.*, 58 : 1060-1065.
- BAKER, R. L. (1989) : Condition and size of damselflies : a field study of food limitation. *Oecologia*, 81 : 111-119.
- BANKS, M. J. and D. J. THOMPSON (1985) : Lifetime mating success in the damselfly *Coenagrion puella*. *Anim. Behav.*, 33 : 1175-1183.
- BANKS, M. J. and D. J. THOMPSON (1987a) : Lifetime reproductive success of females of the damselfly *Coenagrion puella*. *J. Anim. Ecol.*, 56 : 815-832.

- BANKS, M. J. and D. J. THOMPSON (1987b) : Regulation of damselfly populations : the effects of larval density on larval survival, development rate and size in the field. *Freshwater Biol.*, **17** : 357-365.
- BERNARDO, M. J., E. W. CUPP and A. E. KISZEWSKI (1986) : Rearing black flies (Diptera : Simuliidae) in the laboratory : colonization and life table statistics for *Simulium vittatum*. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **79** : 610-621.
- BOON, P. J. (1984) : Habitat exploitation by larvae of *Amphipsyche meridiana* (Trichoptera : Hydropsychidae) in Javanese lake outlet. *Freshwater Biol.*, **14** : 1-12.
- CALOW, P. (1982) : Economics of ontogeny - adaptational aspects. p. 81-104. In B. SHORROCKS (ed.), *Evolutionary Ecology*, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- CANTRELL, M. A. and A. J. MCLACHLAN (1982) : Habitat duration and dipteran larvae in tropical rain pools. *Oikos*, **38** : 343-348.
- CARPENTER, S. R. (1983) : Resource limitation of larval treehole mosquitoes subsisting on beech detritus. *Ecology*, **64** : 219-223.
- CIANCIARA, S. (1979) : Life cycles of *Cloeon dipterum* (L.) in natural environment. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, **26** : 501-513.
- CIANCIARA, S. (1980) : Food preference of *Cloeon dipterum* (L.) larvae and dependence of their development and growth on the type of food. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, **27** : 143-160.
- CLIFFORD, H. F. (1970) : Analysis of a northern mayfly (Ephemeroptera) population, with special reference to allometry of size. *Can. J. Zool.*, **48** : 305-316.
- COLBO, M. H. (1982) : Size and fecundity of adult Simuliidae (Diptera) as a function of stream habitat, year, and parasitism. *Can. J. Zool.*, **60** : 2507-2513.
- COLBO, M. H. and G. N. PORTER (1979) : Effects of the food supply on the life history of Simuliidae (Diptera). *Can. J. Zool.*, **57** : 301-306.
- CORBET, P. S. (1964) : Temporal patterns of emergence in aquatic insects. *Can. Entomol.*, **96** : 264-279.
- COTHRAN, M. L. and J. H. THORP (1982) : Emergence patterns and size variation of Odonata in a thermal reservoir. *Freshwat. Invertebr. Biol.*, **1** : 30-39.
- CROWLEY, P. H., S. GILLET and J. H. LAWTON (1988) : Contests between larval damselflies : empirical steps toward a better ESS model. *Anim. Behav.*, **36** : 1496-1510.
- DIXON, S. M. and R. L. BAKER (1988) : Effects of size on predation risk, behavioural response to fish, and cost of reduced feeding in larval *Ischnura verticalis* (Coenagrionidae : Odonata). *Oecologia*, **76** : 200-205.
- ENGLUND, G. and T. I. OLSSON (1990) : Fighting and assessment in the net-spinning caddis larva *Arctopsyche ladogensis* : a test of the sequential assessment game. *Anim. Behav.*, **39** : 55-62.
- FARKAS, M. J. and R. A. BRUST (1985) : The effect of a larval diet supplement on development in the mosquito *Wyeomyia smithii* (Coq.) under field conditions. *Can. J. Zool.*, **63** : 2110-2113.
- FELTMATE, B. W. and D. D. WILLIAMS (1989) : Influence of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) on density and feeding behaviour of a perlid stonefly. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **46** : 1575-1580.
- FINCKE, O. M. (1984) : Giant damselflies in a tropical forest : reproductive behavior of *Megalopterus coerulatus* with notes on *Mecistogaster*. *Adv. Odonatol.*, **2** : 13-27.
- FINCKE, O. M. (1988) : Sources of variation in lifetime reproductive success in a nonterritorial damselfly (Odonata : Coenagrionidae). p. 24-43. In T. H. CLUTTON-BROCK (ed.), *Reproductive Success*, The University of Chicago Press.
- FREEMAN, M. C. and J. B. WALLACE (1984) : Production of net-spinning caddisflies (Hydropsychidae) and black flies (Simuliidae) on rock outcrop substrate in a small southeastern Piedmont stream. *Hydrobiologia*, **112** : 3-15.
- GOWER, A. M. (1967) : A study of *Limnephilus lunatus* CURTIS (Trichoptera : Limnephilidae) with reference to its life cycle in watercress beds. *Trans. Roy. Ent. Soc. Lond.*, **119** : 283-302.
- GREENOUGH, N. C., T. M. PETERS and P. BARBOSA (1971) : Effects of crowding in larval *Aedes aegypti*, using proportionally reduced experimental universes. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **64** : 26-29.
- 萩原薫(1977) : 芦生演習林におけるセッケイカワゲラ *Eocapnia nivalis* (UENO) 一特に積雪期を中心に. 昆虫, **45** : 421-430.
- HANAZATO, T. and M. YASUNO (1989) : Effect of temperature in laboratory studies on growth of *Chaoborus flavicans* (Diptera : Chaoboridae). *Arch. Hydrobiol.*, **114** : 497-504.
- HART, D. D. (1983) : The importance of competitive interactions within stream populations and communities. p. 99-136. In J. R. BARNES and G. W. MINSHALL (eds.), *Stream Ecology, Application and Testing of General Ecological Theory*,

- Plenum Press, New York.
- HART, D. D. (1985) : Causes and consequences of territoriality in a grazing stream insect. *Ecol.ogy*, **66** : 404-414.
- HART, D. D. (1986) : The adaptive significance of territoriality in filter-feeding larval blackflies (Diptera : Simuliidae). *Oikos*, **46** : 88-92.
- HARVEY, I. F. and P. S. CORBET (1985) : Territorial behaviour of larvae enhances mating success of male dragonflies. *Anim. Behav.*, **33** : 561-565.
- HARVEY, I. F. and P. S. CORBET (1986) : Territorial interactions between larvae of the dragonfly *Pyrrosoma nymphula* : outcome of encounters. *Anim. Behav.*, **34** : 1550-1561.
- HAWLEY, W. A. (1985) : The effect of larval density of adult longevity of mosquito, *Aedes sierrensis* : epidemiological consequences. *J. Anim. Ecol.*, **54** : 955-964.
- HAYASHI, F. (1988) : Life history variation in a dobsonfly, *Protohermes grandis* (Megaloptera : Corydalidae) : effects of prey availability and temperature. *Freshwater Biol.*, **19** : 205-216.
- 林 文男 (1989) : 低酸素濃度に対する水生昆虫の呼吸反応. 陸水雑, **50** : 255-268.
- HAYASHI, F. (1990) : Convergence of insular dwarfism in damselflies (*Euphaea*) and dobsonflies (*Protohermes*). *Freshwater Biol.*, **23** : 219-231.
- HEADS, P. A. (1985) : The effect of invertebrate and vertebrate predators on the foraging movements of *Ischnura elegans* larvae (Odonata : Zygoptera). *Freshwater Biol.*, **15** : 559-571.
- HEADS, P. A. (1986) : The costs of reduced feeding due to predator avoidance : potential effects on growth and fitness in *Ischnura elegans* larvae (Odonata : Zygoptera). *Ecological Entomol.*, **11** : 369-377.
- HERSHEY, A. E. and S. I. DODSON (1987) : Predator avoidance by *Cricotopus* : cyclomorphosis and the importance of being big and hairy. *Ecology*, **68** : 913-920.
- HERSHEY, A. E., A. L. HILTNER, M. A. J. HULLAR, M. C. MILLER, J. R. VESTAL, M. A. LOCK, S. RUNDLE and B. J. PETERSON (1988) : Nutrient influence on a stream grazer : *Orthocladus* microcommunities respond to nutrient input. *Ecology*, **69** : 1383-1392.
- HILDREW, A. G. and C. R. TOWNSEND (1980) : Aggregation, interference and foraging by larvae of *Plectrocnemia conspersa* (Trichoptera : Polycentropodidae). *Anim. Behav.*, **28** : 553-560.
- HOSOI, T. (1954) : Egg production in *Culex pipiens pallens* COQUILLETT. IV. Influence of breeding conditions on wing length, body weight and follicle production. *Jpn. J. Med. Sci. Biol.*, **7** : 129-134.
- ILLIES, J. (1979) : Annual and seasonal variation of individual weights of adult water insects. *Aquatic Insects*, **1** : 153-163.
- INGRAM, B. R. and C. E. JENNER (1976) : Influence of photoperiod and temperature on developmental time and number of molts in nymphs of two species of Odonata. *Can. J. Zool.*, **54** : 2033-2045.
- ITO, T. (1985) : Description, geographical variation and ecology of *Goerodes naraensis* (TANI) (Trichoptera, Lepidostomatidae). *Jpn. J. Limnol.*, **46** : 199-211.
- JANSSON, A. and T. VUORISTO (1979) : Significance of stridulation in larval Hydropsychidae (Trichoptera). *Behaviour*, **71** : 167-186.
- JONES, N. V. (1974) : The Trichoptera of the stony shore of a lake with particular reference to *Tinodes waeneri* (L.) (Psychomyiidae). p. 117-130. In H. MALICKY (ed.), *Proceedings of the First International Symposium on Trichoptera*, Junk.
- JULIANO, S. A. (1989) : Geographic variation in vulnerability to predation and starvation in larval treehole mosquitoes. *Oikos*, **56** : 99-108.
- 北川礼澄 (1969) : 吉野川におけるユスリカ幼虫 *Spaniotoma* sp. A. の成長の研究. 陸水雑, **30** : 59-67.
- LANGFORD, T. E. (1975) : The emergence of insects from a British river, warmed by power station cooling-water. Part II : the emergence patterns of some species of Ephemeroptera, Trichoptera and Megaloptera in relation to water temperature and river flow, upstream and downstream of the cooling-water outfalls. *Hydrobiologia*, **47** : 91-133.
- LAWTON, J. H., B. A. THOMPSON and D. J. THOMPSON (1980) : The effects of prey density on survival and growth of damselfly larvae. *Ecol. Entomol.*, **5** : 39-51.
- LINLEY, J. R., H. T. EVANS and F. D. S. EVANS (1970) : A quantitative study of autogeny in a naturally occurring population of *Culicoides furens* (POEY) (Diptera : Ceratopogonidae). *J. Anim. Ecol.*, **39** : 169-183.
- MACKEY, A. P. (1977) : Growth and development of larval Chironomidae. *Oikos*, **28** : 270-275.
- MARTEN, M. and P. ZWICK (1989) : The temperature dependence of embryonic and larval development in *Protonemura intricata* (Plecoptera : Nemouridae). *Freshwater Biol.*, **22** : 1-14.

- 正木進三 (1974) : 昆虫の生活史と進化. 中公新書.
- McAULIFFE, J. R. (1984) : Competition for space, disturbance, and the structure of a benthic stream community. *Ecology*, **65** : 894-908.
- McCAFFERTY, W. P. and C. PEREIRA (1984) : Effects of developmental thermal regimes on two mayfly species and their taxonomic interpretation. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **77** : 69-87.
- McLACHLAN, A. (1983) : Life-history tactics of rain-pool dwellers. *J. Anim. Ecol.*, **52** : 545-561.
- McLACHLAN, A. (1986) : Sexual dimorphism in midges : strategies for flight in the rain-pool dweller *Chironomus imicola* (Diptera : Chironomidae). *J. Anim. Ecol.*, **55** : 261-267.
- McLACHLAN, A. and D. F. ALLEN (1987) : Male mating success in Diptera : advantages of small size. *Oikos*, **48** : 11-14.
- McPECK, M. A. and P. H. CROWLEY (1987) : The effects of density and relative size on the aggressive behaviour, movement and feeding of damselfly larvae (Odonata : Coenagrionidae). *Anim. Behav.*, **35** : 1051-1061.
- MICHELIS, N. K. and A. A. DHONDT (1989) : Effects of emergence characteristics on longevity and maturation in the dragonfly *Sympetrum danae* (Anisoptera : Libellulidae). *Hydrobiologia*, **171** : 149-158.
- MILLER, P. L. (1983) : The duration of copulation correlates with other aspects of mating behaviour in *Orthetrum chrysostigma* (BURMEISTER) (Anisoptera : Libellulidae). *Odonatologica*, **12** : 227-238.
- MOEUR, J. E. and C. A. ISTOCK (1980) : Ecology and evolution of the pitcher-plant mosquito. *J. Anim. Ecol.*, **49** : 775-792.
- MOGI, M. (1984) : Distribution and overcrowding effects in mosquito larvae (Diptera : Culicidae) inhabiting taro axils in the Ryukyus, Japan. *J. Med. Entomol.*, **21** : 63-68.
- MORI, A. (1979) : Effects of larval density and nutrition on some attributes of immature and adult *Aedes albopictus*. *Tropical Medicine*, **21** : 85-103.
- MOUSSEAU, T. A. and D. A. ROFF (1989) : Adaptation to seasonality in a cricket : patterns of phenotypic and genotypic variation in body size and diapause expression along a cline in season length. *Evolution*, **43** : 1483-1496.
- NISHIMURA, N. (1966) : Ecological studies on the net-spinning caddisfly, *Stenopsyche griseipennis* McLACHLAN (Trichoptera, Stenopsychidae). 1. Life history and habitat. *Mushi*, **39** : 103-114.
- 西村 登 (1987) : ヒゲナガカワトビケラ. 文一総合出版.
- OTTO, C. (1987a) : Asymmetric competition for cases in *Agrypnia pagetana* (Trichoptera) larvae. *Oikos*, **48** : 253-257.
- OTTO, C. (1987b) : Behavioural adaptations by *Agrypnia pagetana* (Trichoptera) larvae to cases of different value. *Oikos*, **50** : 191-196.
- OTTO, C. (1989) : Effects of information asymmetries in contests between net spinning caddis larvae (*Plectrocnemia conspersa*). *Oecologia*, **81** : 176-180.
- OTTO, C. and P. SJÖSTRÖM (1983) : Cerci as anti-predatory attributes in stonefly nymphs. *Oikos*, **41** : 200-204.
- OTTO, C. and B. S. SVENSSON (1980) : The significance of case material selection for the survival of caddis larvae. *J. Anim. Ecol.*, **49** : 855-865.
- PACKER, M. J. and P. S. CORBET (1989) : Size variation and reproductive success of female *Aedes punctator* (Diptera: Culicidae). *Ecological Entomol.*, **14** : 297-309.
- PEARSON, W. D. and R. H. KRAMER (1972) : Drift and production of two aquatic insects in a mountain stream. *Ecol. Monographs*, **42** : 365-385.
- PECKARSKY, B. L. (1983) : Use of behavioral experiments to test ecological theory in streams. p. 79-97. In J. R. BARNES and G. W. MINSHALL (eds.), *Stream Ecology, Application and Testing of General Ecological Theory*, Plenum Press, New York.
- PECKARSKY, B. L. (1987) : Mayfly cerci as defense against stonefly predation : deflection and detection. *Oikos*, **48** : 161-170.
- PECKARSKY, B. L. and M. A. PENTON (1989) : Early warning lowers risk of stonefly predation for a vulnerable mayfly. *Oikos*, **54** : 301-309.
- PENN, G. H. (1951) : Seasonal variation in the adult size of *Pachydiplax longipennis* (BURMEISTER) (Odonata, Libellulidae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **44** : 193-197.
- PERRIN, N. (1988) : Why are offspring born larger when it is colder ? Phenotypic plasticity for offspring size in the cladoceran *Simocephalus vetulus* (MULLER). *Functional Ecology*, **2** : 283-288.
- PETERSSON, E. (1989a) : Swarming activity patterns and seasonal decline in adult size in some caddis flies (Trichoptera : Leptoceridae). *Aquatic Insects*, **11** : 17-28.
- PETERSSON, E. (1989b) : Age-associated male mating success in three swarming caddis fly species

- (Trichoptera : Leptoceridae). Ecological Entomol., 14 : 335-340.
- PICKUP, J. and D. J. THOMPSON (1984) : The effects of prey density and temperature on the development of larvae of the damselfly *Lestes sponsa* (HANS.) (Zygoptera : Lestidae). Adv. Odonatology, 2 : 169-176.
- PIERCE, C. L. (1988) : Predator avoidance, micro-habitat shift, and risk-sensitive foraging in larval dragonflies. Oecologia, 77 : 81-90.
- PRITCHARD, G. (1976) : Growth and development of larvae and adults of *Tipula sacra* ALEXANDER (Insecta : Diptera) in a series of abandoned beaver ponds. Can. J. Zool., 54 : 266-284.
- REISEN, W. K. (1975) : Intraspecific competition in *Anopheles stephensi* LISTON. Mosquito News, 35 : 473-482.
- REIST, V. A. and J. FISCHER (1987) : Experimental investigations on the influence of temperature and population density on the development of the *Chironomus* species (Diptera). Zool. Jb. Syst., 114 : 1-13.
- RESH, V. H. (1976) : Life histories of coexisting species of *Ceraclea* caddisflies (Trichoptera : Leptoceridae) : the operation of independent functional units in a stream ecosystem. Can. Ent., 108 : 1303-1318.
- ROSILLON, D. (1988) : Food preference and relative influence of temperature and food quality on life history characteristics of a grazing mayfly, *Ephemerella ignita* (PODA). Can. J. Zool., 66 : 1474-1481.
- ROWE, R. J. (1980) : Territorial behaviour of a larval dragonfly *Xanthocnemis zealandica* (McLACHLAN) (Zygoptera : Coenagrionidae). Odonatologica, 9 : 285-292.
- SCHWARTZ, S. S. (1984) : Life history strategies in *Daphnia* : a review and predictions. Oikos, 42 : 114-122.
- 代田昭彦 (1969) : アカムシの研究. 恒星社厚生閣.
- SJÖSTRÖM, P. (1985) : Territoriality in nymphs of *Dinocras cephalotes* (Plecoptera). Oikos, 45 : 353-357.
- SÖDERSTRÖM, O. (1988) : Effects of temperature and food quality on life-history parameters in *Parameletus chelifer* and *P. minor* (Ephemeroptera) : a laboratory study. Freshwater Biol., 20 : 295-303.
- STANLEY, E. H. and R. A. SHORT (1988) : Temperature effects on warmwater stream insects : a test of the thermal equilibrium hypothesis. Oikos, 52 : 313-320.
- STEARNS, S. C. (1980) : A new view of life-history evolution. Oikos, 35 : 266-281.
- STEARNS, S. C., and J. C. KOELLA (1986) : The evolution of phenotypic plasticity in life-history traits : predictions of reaction norms for age and size at maturity. Evolution, 40 : 893-913.
- SVENSSON, B. W. (1975) : Morphometric variation of adult *Potamophylax cingulatus* (Trichoptera) reflecting environmental heterogeneity in a South Swedish stream. Oikos, 16 : 365-377.
- SVENSSON, B. G. and E. PETERSSON (1988) : Non-random mating in the dance fly *Empis borealis* : the importance of male choice. Ethology, 79 : 307-316.
- SWEENEY, B. W. (1976) : A diurnally fluctuating thermal system for studying the effect of temperature on aquatic organisms. Limnol. Oceanogr., 21 : 758-763.
- SWEENEY, B. W. (1978) : Bioenergetic and developmental response of a mayfly to thermal variation. Limnol. Oceanogr., 23 : 461-477.
- SWEENEY, B. W. (1984) : Factors influencing life-history patterns of aquatic insects. p. 56-100. In V. H. RESH and D. ROSENBERG (eds.) *Ecology of Aquatic Insects*, Praeger Scientific Publishers.
- SWEENEY, B. W. and R. L. VANNOTE (1978) : Size variation and the distribution of hemimetabolous aquatic insects : two thermal equilibrium hypotheses. Science, 200 : 444-446.
- SWEENEY, B. W. and R. L. VANNOTE (1981) : *Ephemerella* mayflies of White Clay Creek : bioenergetic and ecological relationships among six coexisting species. Ecology, 62 : 1353-1369.
- SWEENEY, B. W. and R. L. VANNOTE (1982) : Population synchrony in mayflies : a predator satiation hypothesis. Evolution, 36 : 810-821.
- SWEENEY, B. W. and R. L. VANNOTE (1984) : Influence of food quality and temperature on life history characteristics of the parthenogenetic mayfly, *Cloeon triangulifer*. Freshwater Biol., 14 : 621-630.
- SWEENEY, B. W. and R. L. VANNOTE (1986) : Growth and production of a stream stonefly : influences of diet and temperature. Ecology, 67 : 1396-1410.
- SWEENEY, B. W., R. L. VANNOTE and P. J. DODDS (1986a) : The relative importance of temperature and diet to larval development and adult size of the winter stonefly, *Soyedina carolinensis* (Plecoptera : Nemouridae). Freshwater Biol., 16 : 39-48.
- SWEENEY, B. W., R. L. VANNOTE and P. J. DODDS

- (1986b) : Effects of temperature and food quality on growth and development of a mayfly, *Leptophlebia intermedia*. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 43 : 12-18.
- TANAKA, K. and Y. TSUBAKI (1984) : Seasonal dimorphism, growth and food consumption in the swallowtail butterfly *Papilio xuthus* L. Kontyû, Tokyo, 52 : 390-398.
- 谷田一三(1980) : 貴船川におけるシマトビケラ属3種の生活史と分布, とくに生活環の変異と密度と幼虫の成長との関連について. 陸水雑, 41 : 95-111.
- TODA, H., M. TAKAHASHI and S. ICHIMURA (1984) : The effect of temperature on the post-embryonic growth of *Neomysis intermedia* CZERNIAWSKY (Crustacea, Mysidacea) under laboratory conditions. J. Plankton Research, 6 : 647-662.
- TSUBAKI, Y. and T. ONO (1987) : Effects of age and body size on the male territorial system of the dragonfly, *Nannophya pygmaea* RAMBUR (Odonata : Libellulidae). Anim. Behav., 35 : 518-525.
- VAN BUSKIRK, J. (1987) : Density-dependent population dynamics in larvae of the dragonfly *Pachydiplax longipennis* : a field experiment. Oecologia, 72 : 221-225.
- VANNOTE, R. L. (1978) : A geometric model describing a quasi-equilibrium of energy flow in populations of stream insects. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 75 : 381-384.
- VANNOTE, R. L. and B. W. SWEENEY (1980) : Geographic analysis of thermal equilibria : a conceptual model for evaluating the effect of natural and modified thermal regimes on aquatic insect communities. Am. Nat., 115 : 667-695.
- VODOPICH, D. S. and B. C. COWELL (1984) : Interaction of factors governing the distribution of a predatory aquatic insect. Ecology, 65 : 39-52.
- WAAGE, J. K. (1979) : Reproductive character displacement in *Calopteryx* (Odonata : Calopterygidae). Evolution, 33 : 104-116.
- WADA, Y. (1965) : Effect of larval density on the development of *Aedes aegypti* (L.) and the size of adults. Quaestiones Entomologicae, 1 : 223-249.
- WALDE, S. J. and R. W. DAVIES (1984) : The effect of intraspecific interference on *Kogotus nonus* (Plecoptera) foraging behaviour. Can. J. Zool., 62 : 2221-2226.
- WATANABE, N. C. (1989) : Seasonal and diurnal changes in emergence of *Potamanthodes kamonis* in a stream of central Japan (Ephemeroptera : Potamanthidae). Jpn. J. Limnol., 50 : 157-161.
- WEST-EBERHARD, M. J. (1989) : Phenotypic plasticity and the origins of diversity. Annu. Rev. Ecol. Syst., 20 : 249-278.
- WISSINGER, S. A. (1988) : Effects of food availability on larval development and inter-instar predation among larvae of *Libellula lydia* and *Libellula luctuosa* (Odonata : Anisoptera). Can. J. Zool., 66 : 543-549.
- WOLF, B. and P. ZWICK (1989) : Plurimodal emergence and plurivoltinism of Central European populations of *Nemurella pictetii* (Plecoptera : Nemouridae). Oecologia, 79 : 431-438.
- YUMA, M. (1981) : The body size variations of the climbing larvae of the firefly, *Luciola cruciata* (Coleoptera : Lampyridae). Jpn. J. Ecol., 31 : 57-66.
- (著者 : 林 文男, 都立大学理学部生物学科, 〒158 東京都世田谷区深沢2-1-1 ; Fumio HAYASHI, Department of Biology, Faculty of Science, Tokyo Metropolitan University, Fukazawa 2-1-1, Setagayaku, Tokyo 158)
- 1989年10月16日 受付
1990年3月30日 受理