

Jpn. J. Ent., 61 (3): 625-640. September 25, 1993

短翅性サッポロフキバッタ *Podisma sapporensis* の形状
およびアロメトリー関係にみられる地理的変異

秋元 信一・櫻井 洋一¹⁾・立田 晴記

北海道大学農学部昆虫体系学教室
〒060 札幌市北区北9条西9丁目

Geographic Variation in the Shape and Allometry of the Brachypterous
Grasshopper *Podisma sapporensis*

Shin-ichi AKIMOTO, Youichi SAKURAI and Haruki TATSUTA

Systematic Entomology, Faculty of Agriculture, Hokkaido University,
Sapporo, 060 Japan

Abstract We examined morphological differentiation between seven populations of *Podisma sapporensis* with vestigial wings using multivariate morphometrics. Factor analysis showed that the characters of functionless wings constitute a factor independent of 11 characters that reflect the general size factor. Discriminant analysis showed that 75%-98% of population members were correctly classified into the original populations, and that wing length contributed most to morphological differentiation between populations. Calculation of a shape discriminator (sheared principal component 2) further showed that seven populations differed significantly from one another in shape even if wing characters were not used in the calculation. These results suggest that each population has its own peculiar genetic basis. This possibility was corroborated by two other analyses. First, there were significant correlations between size-adjusted male and female characters across seven populations. Secondly, the allometric coefficients of wing length and hind femur length to the general size differed significantly between populations. Geographic variation in the allometry of hind legs that have critical functions suggests that hind legs are subjected to different natural or sexual selection between populations.

Key words: Multivariate morphometrics; geographic variation; shape; allometry; Orthoptera.

緒 言

地理的変異の研究は、従来、一見して違いが明らかであるような少数の形態や色彩に基づいて行われることが多かった。しかし、少数の形質に頼る分析は、集団の類別には役立つものの、微小地理的なレベルで生じる形態変異のパターンを十分に明らかにするものではない。微小地理的な形態

1) 現住所: 足摺宇和海国立公園竜串千尋岬管理事務所 (〒787-03 高知県土佐清水市緑ヶ丘 17-27)

的分化を明らかにできれば、次の段階として、集団間の遺伝的距離の測定や自然選択の検出へと研究を進めることもできるであろう。

生物の形態は相互に関連し合った多数の形質から成り立っている。このため、集団間の形態変異を明らかにするには、多形質間の関係を分析する技術が有効である (GOULD & JOHNSTON, 1972)。こうした目的のために、さまざまな多変量解析が用いられてきた (REYMENT *et al.*, 1984; 宮井, 1989)。多変量解析は、さらに、生物の形態をサイズ因子と形状因子 (shape factor) に分割する目的でも用いられることがある (ROHLF & BOOKSTEIN, 1987)。生物の形態の中には、環境の影響を受けやすい部分と受けにくい部分が含まれている。この中で、生物のサイズは個体発生の過程で食物・温度などの環境条件の影響を受けて変化を起しやすと考えられる。形態データだけでは遺伝分散の存在を確証はできないものの、もし生物の形態の中からサイズ因子の影響を統計的に取り除くことができれば、後に残った形状因子にはより多くの遺伝的基盤が含まれると期待できるであろう。

サップロフキバツタ *Podisma sapporensis* は、北海道の平地および山地の開けた場所に豊富にみつかると短翅性のバツタである。その翅は痕跡的で、飛翔のための機能をまったく持たない。飛翔能力の欠如という点からみて、これまで地上歩行性節足動物や陸貝類についてみいだされてきたような、多彩な地理的変異が本種にも存在している可能性がある。確かに本種の翅の長さには地理的な変異が認められてきた (加納, 1986; 保田, 1989)。しかし、それ以外の形質については地理的変異が報告されておらず、亜種に対する提案も行われていない。地理的変異が一見して明らかではないような種では、実際のところ地理的変異は存在しないのだろうか。それとも、より定量的な分析を行うことによって、地理的変異の存在が明らかになるのだろうか。こうした問いに答えるために、翅以外では顕著な地理的変異が現れない昆虫を用いて、北海道内の集団の間で多変量解析による形態の詳細な比較を行った。とりわけこの研究では、翅形質の変異パターンとその他の形質の変異パターンの違いに注目した。本種の翅は、見かけ上機能を持たないことから、適応的にみれば中立形質の可能性もある。もしこの推論が正しければ、翅の形質は他の形質よりも集団間で大きな変異性を示し、その変異の方向性もランダムだと予想することができるであろう。この論文では、こうした予測を確かめると同時に、以下の問題を明らかにすることをめざす。1) 形態は集団間で実際に異なっているのか、また異なっているとすれば、どのようなパターンを示すのか、2) 多変量からなる形態の集団間の相違にどのような形質がどの程度寄与しているのか、3) サイズ因子の影響を除いたあとの形状は集団間で有意に異なるのか、さらに、4) 形質間の関係 (アロメトリー関係) は集団間で一定か否かといった問題である。

材料及び方法

1. 採集地点

サップロフキバツタは年 1 化性で卵で越冬し、その分布は北海道に限定されている。1986 年の 7 月から 9 月にかけて北海道内の 11 ケ所で採集を行った。このうち、多変量解析は 10 頭以上の雄が得られた 7 ケ所に限定し、残りの 4 ケ所については翅形質の分析のみを行った。多くの集団で、得られた標本は雄がより多かったために、雌雄間相関の分析を除いて、分析は雄に限定した。得られた成虫は 80% エチルアルコール溶液中に保存した。成虫と同時に採集された幼虫は室内で飼育し、羽化したのち液浸標本として測定に用いた。各地点での雌雄別の標本数が図 1 に示されている。

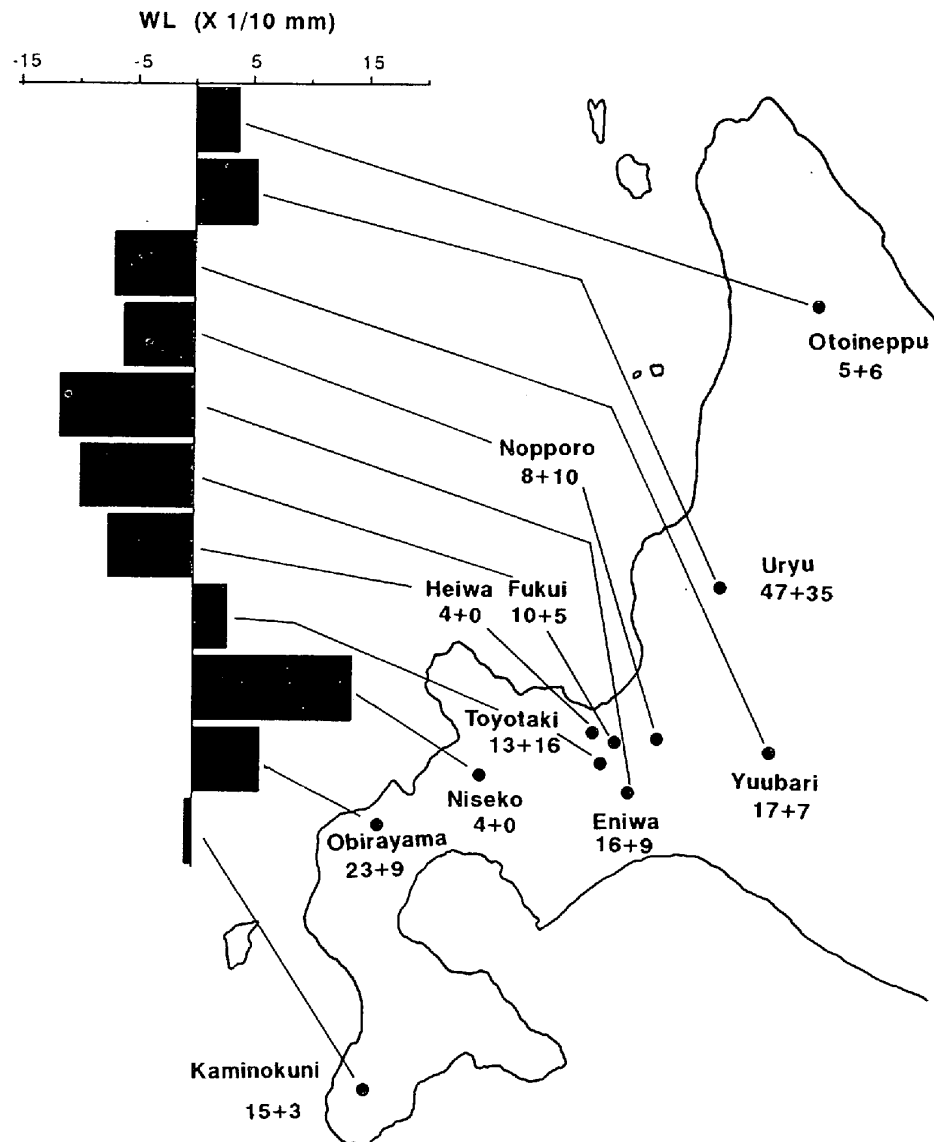


Fig. 1. Collection sites for *Podisma sapporensis* (No. of male samples + No. of female ones) and population means of the lengths of fore wings (represented as deviations from the grand mean).

2. 形質の測定法

各個体につき 14 形質を測定した。体長はノギスを用いて測定し、他の形質は双眼実体顕微鏡に設置したマイクロメーターを用いて計測した。正確を期すために、脚は体から切り離して計測を行った。形質の測定法は図 2 に示されている。以降の図表では、測定された形質に対して表 1 に示された略語を用いる。

頭部の幅 (HW)、前脚・中脚の幅 (FFW, MFW) を除いて、突出部の頂点を計測点 (landmark) として選んだ。例えば、前翅の幅であれば、緩く曲線を描く外縁部の頂点間の距離を測定した。したがって、これらの点はそれぞれ相同な計測点と見ることができる。一方、上述した形質の幅につ

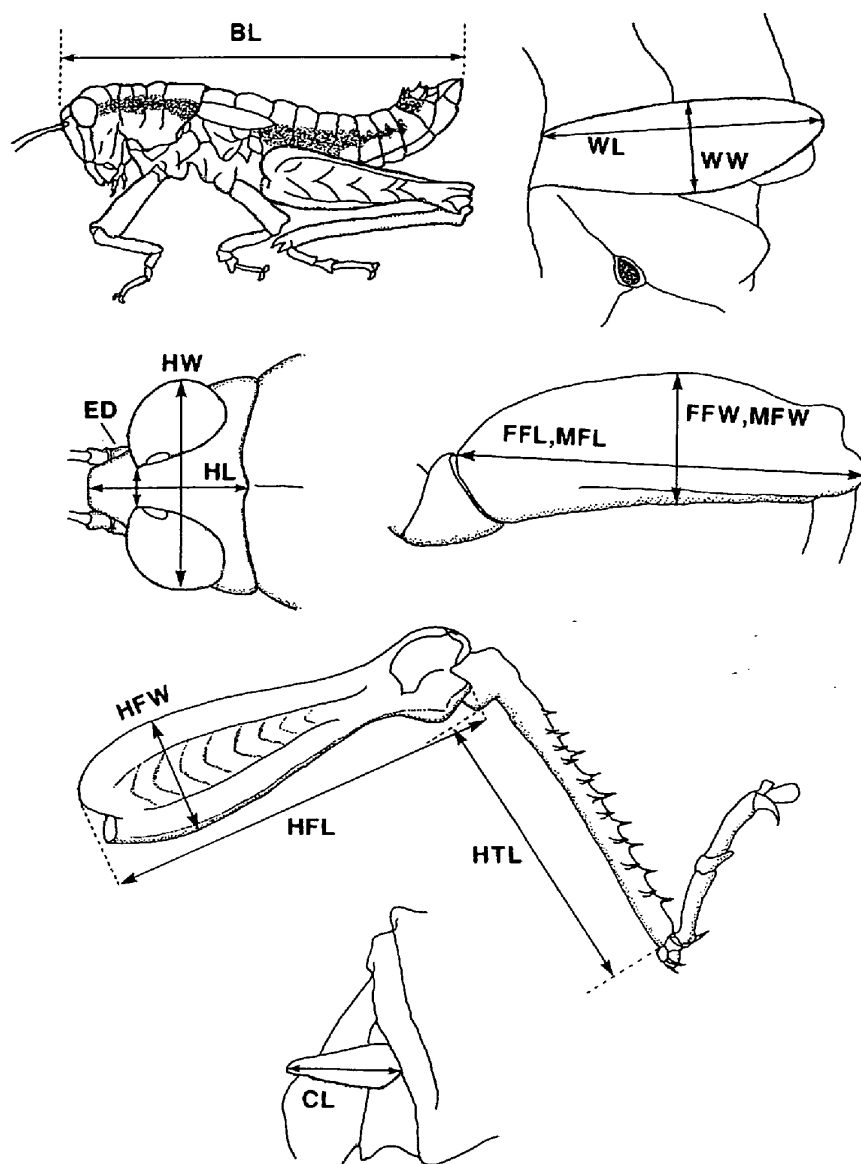


Fig. 2. Measurements of 14 characters of *Podisma sapporensis*.

いては、計測点間の距離ではなく、最大幅を測定した。一般に、最大長・最大幅を測定する場合は、その計測点は必ずしも相同とはならず、計測値の生物学的な意味が不明瞭となる (BOOKSTEIN, 1991)。しかし、サッポロフキバッタのこれらの形質においては、かなりの程度個体間で均一性を示すので、実質的に相同点間の計測が行われたと考えられる。

3. 統計解析

すべての統計解析は、北海道大学計算センターにおいて大型計算機用 SAS 統計プログラムパッケージ (SAS Institute, 1985, version 5 edition) を用いて行われた。

Table 1. Means and abbreviations of 14 characters in *Podisma sapporensis* males collected from 7 localities in Hokkaido.

Character	Abbr.	N	Mean±SD (mm)
Body length	BL	141	18.45±1.598
Hind femur length	HFL	141	10.67±0.643
Hind femur width	HFV	141	2.32±0.199
Hind tibia length	HTL	141	8.78±0.577
Fore femur length	FFL	141	4.16±0.273
Fore femur width	FFW	141	1.12±0.106
Mid femur length	MFL	141	4.33±0.258
Mid femur width	MFV	141	1.21±0.117
Head length	HL	141	2.47±0.188
Head width	HW	141	3.38±0.172
Distance between eyes	ED	141	0.79±0.077
Fore wing length	WL	141	2.37±0.771
Fore wing width	WW	141	0.90±0.170
Cercus length	CL	141	0.90±0.073

変数変換

統計解析に用いたすべての測定値は自然対数に変換した。形態形質を扱う場合に、対数変換は二つの点で不可欠である。第一に、対数化しない測定値を分析に用いると、集団間で形質のばらつき（変動係数）が同じであっても、分散値は平均値の差に影響されて異なる値を持つ。こうした性質は集団間での等分散性を要求される検定法にとって著しく不都合である。しかし、対数変換を行うことによって、各変量に対して平均値から独立した分散値を得ることができる。さらに、対数化された変量の分散は測定尺度に影響されない。第二に、対数化しないデータの場合、正および負のアロメトリー成長が生じると、形質の頻度分布はしばしば正規分布から外れる。これに対して、対数変換を行うと、頻度分布の正規分布からの歪みは解消される場合が多い (SOKAL & ROHLF, 1981)。したがって、対数変換は正規性からのずれに対して頑健ではない判別分析などにも好ましい結果をもたらす。

1 変量解析

各個体群において、対数化された各形態的変量が実際に正規分布に従うか否かを明らかにするために、対数化された98の変量（7個体群×14形質）のそれぞれに対して KOLMOGOROV-SMIRNOV の1試料検定を適用した。多くの変量で正規性が仮定できる場合には、対数化された各形質の平均値を7集団の間で一元配置分散分析によって比較した。各形質の平均が集団間で有意な差を示した場合には、各集団は潜在的に多数の集団の中からランダムに抜き出されたと仮定して (II型分散分析)、集団内の分散成分と集団間の分散成分を各形質について求めた。集団間の分散成分は、集団間平均平方と集団内平均平方の間の差を集団内の標本数で割ることによって求める（集団ごとに標本数が異なる場合には SOKAL & ROHLF, 1981 を参照）。二つの分散成分の大きさを比較することにより、各形質に対して、集団内のばらつきと集団間でのばらつきの相対的な規模を明らかにすることができる。

形質間相関に基づく形質の類別

形態形質は相互に相関し合っており、とりわけ機能的に強く結びついた形質の間には強い相関が

みられることが多い。形質間の機能的な関連性を明らかにするために、14 形質に対して因子分析（主成分分析法: Principal component analysis）を行った。この分析では、共通因子間には相関がないと仮定し、また相関行列の固有値の中で1より大きい固有値の数によって因子数を決定した。結果の解釈が容易であったために、因子軸の回転は行わなかった。因子分析では各形質に対して潜在的な共通因子を仮定し、この共通因子との関連の程度によって形質をいくつかの群に類別する。共通因子を経由することで、因子分析は形質間相関の構造を客観的に浮き彫りにすることができる。形質の類別化の結果は後の解析で利用した。

サイズ因子除去前の群間比較

7 集団がどの程度形態的に独自性を維持し、どの程度形質の重なりあいがあるかを明らかにするために、判別分析 (discriminant analysis) を用いた。この方法は、各集団間のマハラノビスの汎距離に基づいて判別式を求め、これにしたがって各サンプルがどの既知の集団に属するかを決定する。マハラノビスの汎距離を求める際には、まず集団の間で形質間の分散-共分散行列の同質性が検定され (χ^2 検定)、同質である場合に群間でこみにされた分散-共分散行列を用いた。判別式を求めるのに用いた初期サンプルを再び判別式と照らし合わせると、そのサンプルが正しく判別される場合と誤判別される場合（見かけの誤判別）が生じる。もし各集団が形質空間の中で完全に独自性を保っていれば、ある集団からのサンプルは正しくその集団に判別される。集団間で形態の重なりが大きくなるほど、誤判別率が増加することになる。したがって、正しい判別がなされた率と誤判別率を知ることで、集団間の形態の重複の程度を明らかにすることができる。さらに、こうした集団の形態の違いに、どの形質がどれだけ寄与しているかを知るために、正準判別分析 (canonical discriminant analysis) を行った。この方法では、主成分分析に類似する方法で、群内のばらつきに対する群間のばらつきを縮約する新たな変量（正準変量: canonical variates）を 14 形質を線形結合することによって作成する。こうした変量に対する各形質の標準化した係数を求めることで、集団間の形態の相違に対するそれぞれの形質の寄与度を知ることができる。

サイズ因子除去後の群間比較

これまでの生物統計学的な研究では、生物の体サイズを表す指標として主成分分析における第1主成分を用い、形状因子として第2主成分を用いることが多かった (JOLICOEUR & MOSIMANN, 1960; SHEA, 1985)。しかし、こうした方法には重大な問題が存在することが指摘されてきた (MOSIMANN, 1970; OXNARD, 1978; HUMPHRIES *et al.*, 1981)。集団間で形状因子の差が大きければ大きいほど、第1主成分はサイズ因子だけでなくより多くの形状因子を含み、さらに第2主成分はなおサイズ因子を含むという結果が生じる（異なる種が含まれる場合がそれに当たる）。こうした主成分分析の不備を補うために、いくつかの方法が用いられてきたが (BURNABY, 1966; HUMPHRIES *et al.*, 1981; SOMERS, 1986; ROHLF & BOOKSTEIN, 1987; SUNDBERG, 1989; BOOKSTEIN, 1989)。ここでは、サイズ因子の「刈り込み法」(shearing) を用いて群間の形態の違いからサイズ因子を除去した。

この手法では、群内のサイズ因子に対して第2主成分スコアの調整を行う (HUMPHRIES *et al.*, 1981; ROHLF & BOOKSTEIN, 1987)。HUMPHRIES *et al.* (1981) にしたがって骨子を述べると、相関行列ではなく分散-共分散行列に基づいた主成分分析をまず行い、各サンプルに対し第1、第2主成分スコア (PC 1, PC 2) を求める。集団ごとにこれら主成分の平均値を算出してから、集団平均値からの主成分スコアの偏差を計算する (PC 1_i, PC 2_i)。次に元の対数データを用い形質ご

とに各集団平均値からの偏差を計算し、この偏差からなるデータから作られた分散-共分散行列に対して主成分分析を行う。この第1主成分スコア (S)、すなわち群内第1主成分スコアは、群内のサイズ因子を代表し、群間の形状因子の相違には影響されない。変量 $PC 2_2$ から群内のサイズ因子の影響を除去するために、 S に対する $PC 2_2$ の回帰を計算し、回帰係数 α を求める (S と $PC 2_2$ のそれぞれの平均はゼロ)。次に、 $PC 1_2-PC 2_2$ 平面上に位置する S の推定値を求めるために、次の統計モデルを用いて重回帰分析を行う。

$$S = \beta_1 PC 1_2 + \beta_2 PC 2_2 + e$$

ここで、 β_1, β_2 は偏回帰係数、 e は誤差である。推定された偏回帰係数を用いて、($PC 1, PC 2$) スコアに対応する群内サイズ因子を推定したのち、群内サイズ因子に対する $PC 2$ の残差 (H) を次のように計算する。

$$H = PC 2 - \alpha(\beta_1 PC 1 + \beta_2 PC 2)$$

H は群内サイズ因子とは相関を持たず、群間の形状因子のばらつきをすべてを保持している。ここで H を形状識別変量 Sheared $PC 2$ と呼ぶ。 H の値は、集団間で一元配置分散分析によって比較することができる。 H の値は、著者らによって書かれた SAS プログラムに基づいて計算した。本プログラムは著者から直接入手可能である。

アロメトリー係数の群間比較

「刈り込み」は集団間での形状のばらつきを1変量 H に縮約する方法である。これに対して、体サイズの影響を除去した個別の形質の平均値を集団間で比較することも重要であろう。この目的のために共分散分析 (Analysis of covariance) を用いた (例えば CRESPI, 1988)。因子分析によって、一般サイズ因子に強く相関していることが示された形質に基づいて分散-共分散行列を計算し、これに対する第1主成分スコアを体サイズを代表する変量として用いた。共分散分析は二段階を経て実行された。第一に、各形質について、体サイズに対する形質値の回帰係数が集団の間で有意に異なっているか否かが検定された。体サイズ・個々の形質とも対数化されているので、この検定ではとりもなおさず集団間でのアロメトリー係数の差の有意性検定がなされたことになる。アロメトリー係数に有意差が存在しない場合には、第二段階として、すべての集団をこみにして、形質ごとに体サイズに対する共通回帰直線を求めたのち、体サイズの全体平均値に対して共通回帰直線に沿って調整された各形質の集団平均値を算出した。

サイズ因子除去後の雌雄間相関

もし地域集団固有の形態的特徴が存在するならば、雄において見いだされたある形質の特徴は、同じ集団の雌にも現れる可能性がある。しかし、体サイズに集団間で違いがあれば、その影響によって、雄のある形質の集団平均値と雌のそれには相関が生じてしまう。そこでサイズ因子の影響を除くために、雄に対して行われたのと同様の共分散分析が雌に対しても行われ、雌の平均体サイズに対して調整された各形質の平均値を求めた。7 集団の間で各形質について、雄の調整済みの平均値と雌のそれとの間で相関を調べた。

結 果

1. 1 変量解析

7 集団の各 14 形質に対して、KOLMOGOROV-SMIRNOV 検定を行った結果、合計 98 の変量のう

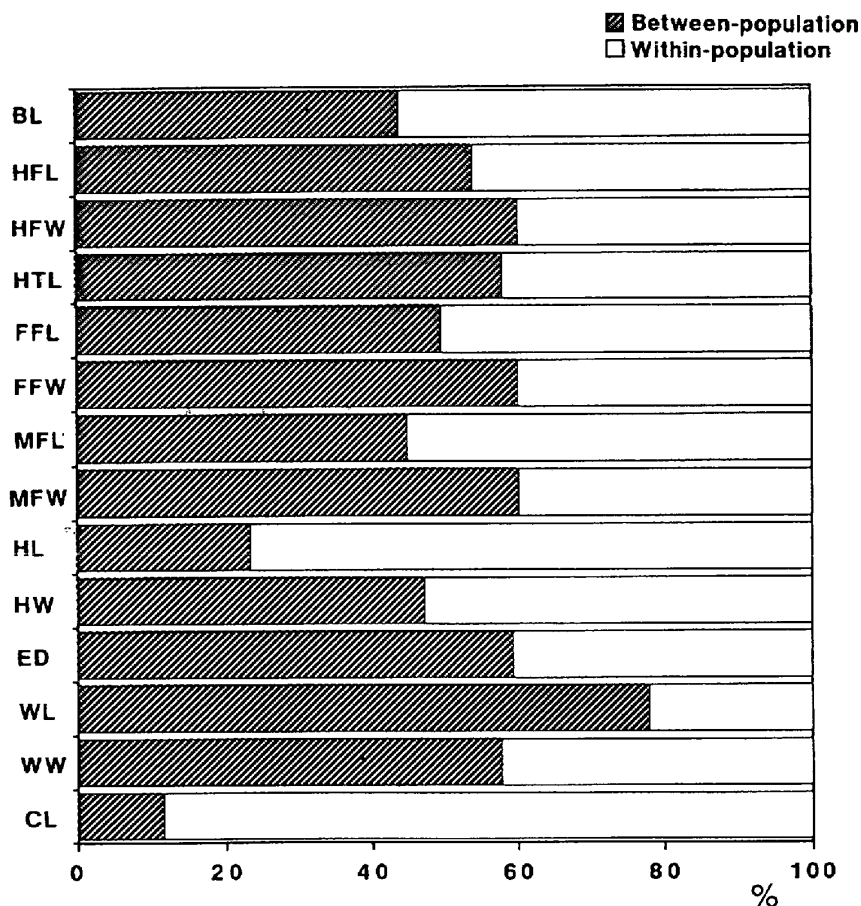


Fig. 3. Relative proportion of between-population variance component and within-population variance component.

ち, 78 変量 (79.6%) は正規分布から有意に異なることが明らかになった (有意水準 $P=0.05$). したがって, 正規分布を前提にしたいくつかの検定法は, こうしたデータに対して十分頑健性を示すと考えられる. 分散分析によると, 14 形質のすべてにおいて 7 集団の間で有意な差が見いだされた (有意水準 $P=0.05$). この結果に基づいて, 群間分散成分と群内分散成分を各形質ごとに計算し百分率で示した (図 3). 群内分散成分に対する群間分散成分の比は, 翅長 (WL) において最も大きかった. この結果は, 翅長が他の形質に比べて集団間で分化の程度がより大きいことを示している. これに対して, 尾角 (CL) および頭長 (HL) は相対的に大きな群内分散成分を示した.

2. 形質間相関に基づく形質の類別

因子 1, 2, 3 によって全体の分散値の 73% が説明できた (表 2). 因子 1 に関しては, 翅の 2 形質 (WL, WW) と尾角 (CL) を除いて, どの形質の因子負荷量も正でほぼ同じ大きさの値をとった. 因子 1 は, これら 11 形質が大きき値をとるほど増加することから, 外骨格全体の大きさを代表する因子, すなわち一般サイズ因子と解釈できる. 一方, 翅長 (WL) はこの一般サイズ因子に対して負に相関し, 翅幅 (WW) と尾角 (CL) はそれに対してほとんど相関を示さなかった. 因子 2 においては, 翅の 2 形質の因子負荷量がともにとびぬけて大きな正の値を示した. このことから, こ

Table 2. Factor loadings of the first, second and third factors calculated for 14 characters of *Podisma sapporensis* males.

	Factor 1	Factor 2	Factor 3
BL	0.628	0.064	0.272
HFL	0.898	0.079	0.213
HFV	0.859	0.021	-0.031
HTL	0.883	0.044	0.228
FFL	0.883	-0.027	0.109
FFW	0.821	-0.055	-0.274
MFL	0.896	0.015	0.149
MFV	0.809	-0.002	-0.233
HL	0.369	0.299	-0.406
HW	0.822	0.087	-0.114
ED	0.784	-0.118	-0.128
WL	-0.264	0.881	0.250
WW	0.043	0.948	-0.039
CL	0.089	-0.161	0.777
Contribution	51.1%	13.1%	8.6%

Table 3. Identification table for 7-population samples of *Podisma sapporensis* males. Identification functions based on 14 characters. The numbers and proportions (in parentheses) of correct identifications are shown in the diagonal positions.

	Group into which each individual was classified						
	Toyotaki	Fukui	Kamino-kuni	Uryu	Yuubari	Eniwa	Obirayama
Toyotaki	12 (92.3)	0	0	0	0	1	0
Fukui	0	9 (90.0)	0	0	1	0	0
Kaminokuni	0	0	13 (86.7)	0	1	0	1
Uryu	0	0	0	46 (97.9)	0	0	1
Yuubari	1	1	1	0	14 (82.4)	0	0
Eniwa	0	2	1	0	1	12 (75.0)	0
Obirayama	2	0	0	1	0	0	20 (87.0)

これらの形質は一般サイズ因子とは独立した因子、すなわち、翅因子に強く相関していると考えられる。さらに、尾角 (CL) は、因子 2 とほとんど相関しておらず、いずれの形質群にも属さない独立した形質となっていた。因子 3 は、この尾角 (CL) が大きな正の因子負荷量を持つため、尾角に関わる因子を代表していると考えられる。これらの結果は、形質の生物学的な意味とも一致する。因子 1 に正に相関する形質は、運動機能や外骨格の大きさに関わっているのに対し、因子 2 に正に強く相関する形質は機能を持たない形質である。また、雄の尾角は交尾の際に用いられるので、他形質とは異なる独自の機能を備えている。

3. サイズ因子除去前の群間比較

7 集団の間で分散-共分散行列に有意な差が認められなかったので (χ^2 検定, 有意水準 $P=0.1$),

Table 4. Standardized canonical coefficients and their population means for the first two canonical variables calculated from 7-population samples of *Podisma sapporensis* males.

	CAN 1		CAN 2	
BL	0.226	-0.033		
HFL	0.378	-0.914		
HFW	0.468	0.301		
HTL	0.035	1.582		
FFL	0.073	-0.250		
FFW	0.101	0.297		
MFL	-0.100	-0.365		
MFW	-0.006	0.566		
HL	-0.231	0.036		
HW	0.134	-0.182		
ED	0.354	0.527		
WL	-1.612	0.919		
WW	-0.283	0.171		
CL	-0.111	-0.218		
Contribution	54.5%	16.8%		

Population means							
	Toyotaki	Fukui	Kamino-kuni	Uryu	Yuubari	Eniwa	Obirayama
CAN 1	0.156	3.321	0.374	-2.635	2.078	3.603	-0.433
CAN 2	1.742	-0.225	-0.316	-0.891	-0.539	-1.088	2.294

判別分析では、こみにした分散-共分散行列が用いられた。各集団の 75% から 98% のメンバーが正しく本来の集団に判別された (表 3)。この結果は、各集団の形態がわずかに重複しあっているものの、形態的な独自性をかなりの程度保有していることを示している。

集団間の形態的な分化に各形質がどの程度寄与しているかは、標準化された正準判別係数によって示されている (表 4)。正準変量 1 と 2 を合わせると、全分散の 71% が説明された。用いた変量のうちで、翅長 (WL) が集団間の分化に最も寄与していた。群間の形質のばらつきを最もよく説明する第 1 正準軸は、主に翅形質と一般サイズ因子との相対値によって集団を区別し、一方、第 2 軸は主に後脚腿節 (HFL) と後脚脛節 (HTL) との相対値によって集団を区別する。正準変量 1 と 2 に対する各集団の平均値が表 4 に示されている。特徴的な集団だけをあげると、恵庭集団は翅形質に対して一般サイズ因子が相対的に大きく、後脚腿節 (HFL) が脛節 (HTL) に対して相対的に短い。逆に、大平山集団では、翅長 (WL) が相対的に大きく、後脚腿節 (HFL) が相対的に長かった。

4. サイズ因子除去後の群間比較

これまでの分析で、翅長 (WL) は集団間の形態の相違に最も寄与していることが明らかになった。したがって 14 形質に基づいて「刈り込み」を行えば、翅長の高い変異性ゆえに、形状識別変量スコア (Sheared PC 2) は当然集団間で有意な差を生み出すはずである。そこで、他の形質とは異なる翅形質 (WL, WW) と尾角 (CL) を除いて、残りの 11 形質に基づいて「刈り込み」を行なった。主成分分析では、全分散のうち第 1 主成分によって 63% が、第 2 主成分によって 10% が説

Table 5. Coefficients of the first two principal components and sheared principal component 2 in *Podisma sapporensis* males.

	PC 1	PC 2	Sheared PC 2
BL	0.264	0.644	0.620
HFL	0.248	0.172	0.153
HFWD	0.370	-0.063	-0.091
HTL	0.265	0.211	0.190
FFL	0.265	0.072	0.052
FFWD	0.395	-0.462	-0.489
MFL	0.247	0.081	0.062
MFW	0.403	-0.489	-0.516
HL	0.149	0.092	0.081
HW	0.197	0.066	0.051
ED	0.389	0.176	0.146
Contribution	63.3%	9.9%	

Table 6. ANOVA table and DUNCAN's multiple-range tests for sheared PC 2 scores from 7 populations of *Podisma sapporensis* males. Significant differences between populations are indicated by different letters.

Source	Df	SS	MS	F	P
Population	6	0.3274	0.05456	11.75	0.0001
Error	134	0.6221	0.00464		
Total	140	0.9495			

Population means						
Yuubari	Kaminokuni	Uryu	Fukui	Obirayama	Toyotaki	Eniwa
0.09399	0.03938	0.00997	-0.02212	-0.02833	-0.03543	-0.08276
A	B	BC	C	C	CD	D

明できた (表 5). 形状識別変量に対する係数とスコアを計算した結果, 集団間で変異しやすい翅形質を除いた場合でも, 残りの 11 形質が作る形状は集団間で有意に異なることが明らかになった (表 6).

5. アロメトリー係数の群間比較

体サイズ因子を与える第 1 主成分は, 上で用いた 11 形質に基づいて計算された. 測定された 14 形質のうち, 体長 (BL) と尾角長 (CL) はアロメトリー分析から除かれた. 体長は形状の因子とは考えにくいことと, また尾角長は大部分の集団で体サイズ因子と有意な相関を持たなかったためである. 分析された 12 形質のうち, 翅長と後脚腿節長においてアロメトリー係数の有意な違いが集団間で見いだされた (表 7). 後脚腿節長 (HTL) では, アロメトリー係数は有意水準 $P=0.05$ で有意ではなかったものの, 他の形質と比べると集団間で大きな異質性が見いだされた. 体サイズ因子に対して調整された平均値は, アロメトリー係数に有意な違いがなかった 10 形質すべてにおいて集団間で有意に異なっていた ($P<0.05$).

Table 7. Tests for homogeneity of regression slopes between populations and calculations of common slopes in *Podisma sapporensis* males. The regression coefficient of each character on the general size factor was calculated for each population, and the differences in coefficients between populations were examined by ANCOVA. The general size factor was represented by scores of principal component 1 based on 11 characters that are highly correlated with the first common factor.

	Source	DF	SS	F	P	Common slope
HFL	PRIN 1 * POPUL	6	0.009283	2.54	0.023	—
	ERROR	127	0.077212			
HFW	PRIN 1 * POPUL	6	0.007958	0.90	0.496 NS	0.358
	ERROR	127	0.186907			
HTL	PRIN 1 * POPUL	6	0.011654	2.11	0.057 NS	0.269
	ERROR	127	0.117119			
FFL	PRIN 1 * POPUL	6	0.004273	0.70	0.650 NS	0.301
	ERROR	127	0.129232			
FFW	PRIN 1 * POPUL	6	0.013596	1.14	0.340 NS	0.365
	ERROR	127	0.251391			
MFL	PRIN 1 * POPUL	6	0.004858	0.93	0.478 NS	0.293
	ERROR	127	0.110878			
MFW	PRIN 1 * POPUL	6	0.009889	0.86	0.525 NS	0.389
	ERROR	127	0.242794			
HL	PRIN 1 * POPUL	6	0.014979	0.60	0.730 NS	0.207
	ERROR	127	0.528629			
HW	PRIN 1 * POPUL	6	0.005081	0.93	0.477 NS	0.199
	ERROR	127	0.115898			
ED	PRIN 1 * POPUL	6	0.019522	1.10	0.363 NS	0.316
	ERROR	127	0.374120			
WL	PRIN 1 * POPUL	6	0.489505	2.28	0.040	—
	ERROR	127	4.540336			
WW	PRIN 1 * POPUL	6	0.070661	0.77	0.599 NS	0.391
	ERROR	127	1.954905			

PRIN 1=principal component 1 scores (general size factor).

POPUL=populations.

PRIN 1 * POPUL=interaction between PC 1 scores and populations.

NS=No significance.

6. サイズ因子除去後の雌雄間相関

雄の調整済み平均値と雌のそれとの間の相関は、アロメトリー直線の傾きが同質であった 10 形質について調べられ、このうち 6 形質において、有意な相関が見いだされた (表 8)。翅長 (WL) と後脚腿節長 (HFL) については、調整が意味を持たなかったために平均値間の単なる相関を調べた。翅長は $r=0.992$ ($P<0.001$)、後脚腿節長は $r=0.864$ ($P<0.02$) と、それぞれ有意な相関が見いだされた。これらの結果は、雄に現れた各集団の形態的特徴のいくつかが同じ集団の雌にも現れることを意味している。

考 察

いくつかの分析を通して、翅形質の特異性が浮き彫りにされた。翅形質は集団間で最も大きくば

Table 8. Correlation between population means of a size-adjusted male character and those of the corresponding size-adjusted female one across 7 populations of *Podisma sapporensis*. Values of each character were adjusted using ANCOVA for the grand mean of the general size along the common regression slope.

	N	r	P
HFW	7	0.960	0.001
HTL	7	0.924	0.003
FFL	7	0.835	0.019
FFW	7	0.822	0.023
MFL	7	0.695	0.083 NS
MFW	7	0.440	0.323 NS
HL	7	0.941	0.002
HW	7	0.474	0.283 NS
ED	7	0.750	0.052 NS
WW	7	0.957	0.001

NS=No significance.

らついており、集団を分けるもっとも重要な形質となっていた。生物の形態形質は、一般に発生の過程で相互に影響し合いながら成長する。ところが、因子分析によると、本種の退化した翅は、他の形質からは独立した形質群を作ることが示された。翅形質の変異は他の形質の発生にほとんど影響を与えないと考えられ、そのため、機能を持たないこの形質は、他の形質から独立しているという点でも中立形質と見なすことができるであろう。その翅形質で大きな群間分散が見いだされたことは、機能を持たない形態形質は分子レベルの中立形質と同様に早い速度で変化しうることを示唆している。

翅長には一貫した地理的傾斜が見いだせなかった。図1は翅長の全体平均値からの偏差を11集団について示している。札幌周辺の低地では、比較的翅の短いタイプが分布しているようにも見えるが、同じタイプは夕張岳にも分布している。また、翅をまったく欠くタイプが日高山地の幌尻岳山頂付近に分布することが知られており(保田, 1989)、生息域の高度と翅長の間に一貫した傾向は見いだせなかった。移動能力が低く集団が各地域で孤立している生物種では、その中立的な形質は、集団間で大きな変異性を示すであろうし、その結果、一貫した地理的傾斜ではなく、サッポロフキバットの翅形質に見られるような、モザイク状の変異が期待できるであろう。

この研究で明らかになったのは、サッポロフキバットのように地理的変異が明瞭ではないような昆虫においても、多変量解析を用いれば、近接した集団間で形態的分化を示すことができるということである。分析からサイズ因子の影響を除いた場合でも、また翅形質を除いた場合であっても、集団間で形態は有意に変異していた。こうした形態的分化は、集団間で遺伝的基盤が分化している可能性を強く示唆している。この可能性はさらに二つの事実によって強められた。第一は集団間で後脚腿節のアロメトリー直線の傾きが異なっていたことであり、第二は体サイズ因子の影響を除いたのちの各形質の値が雄と雌の間で正に相関していたことである。

ある形質のアロメトリー係数が集団の間で異なることは、体の成長速度に対するその形質の成長速度が集団によって異なることを意味する。翅長のアロメトリー係数が集団間で異なる値をとったことは理解しやすい。なぜならば、翅は機能を持たないことから、突然変異がランダムな方向に固定すると考えられるからである。一方、後脚腿節は生存にとって最も重要な跳躍という機能を担っ

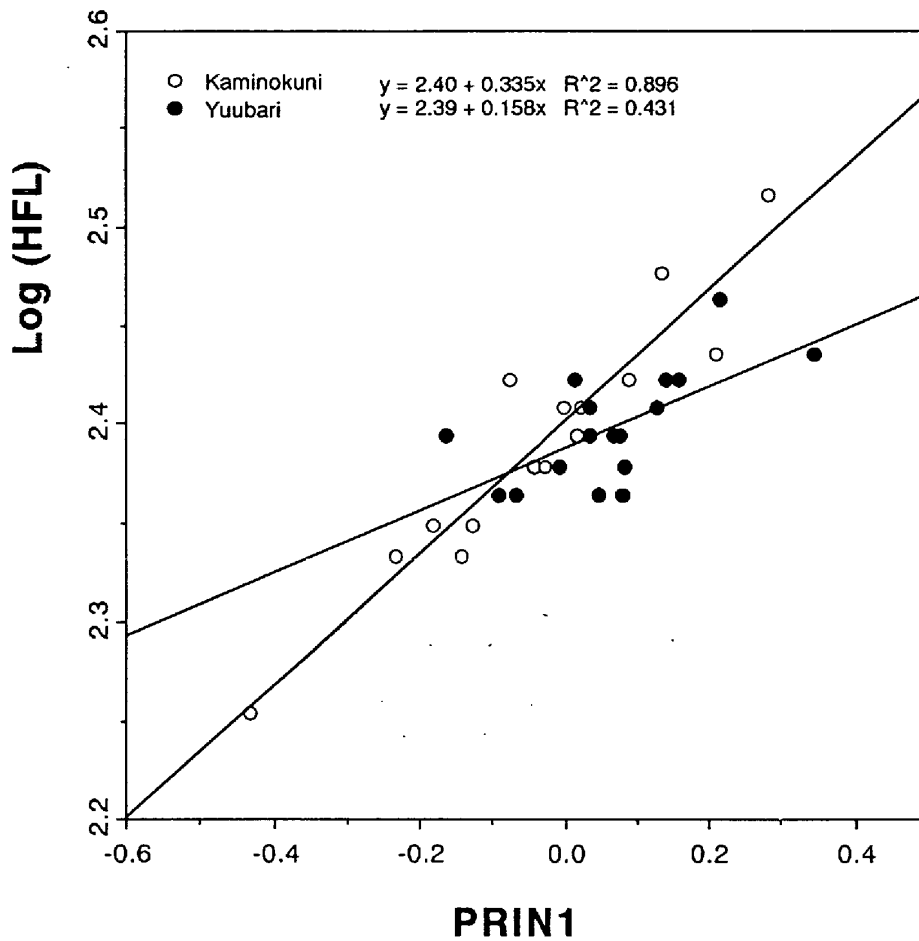


Fig. 4. Comparison of regression of log-transformed hind femur length on log-transformed general size factor (PRIN 1) between the Kaminokuni and the Yuubari populations.

ている。それにもかかわらず、後脚腿節のアロメトリー係数は集団間で有意に異なっていた。例として、上ノ国集団と夕張集団の後脚腿節のアロメトリーを図4に示した。これらの結果は抽出誤差によるものではない。1991年に別の集団からサンプリングが行われ、同様にアロメトリー係数が比較された。その結果においても、後脚の形質 (HTL) だけに集団間で有意なアロメトリー係数の違いが見いだされた。こうした地域間の変異は、1) 遺伝的浮動、あるいは2) 地域間で異なる方向に働く自然選択あるいは性選択、によって説明することができる。しかし、遺伝的浮動説では、なぜ同じ脚でも前脚・中脚のアロメトリーは同質で、後脚のそれだけが異質なのかを説明できない。いずれの説が正しいかを明らかにするには、自然選択・性選択の働き方に関して野外調査が必要となるであろう。形質の雌雄間相関の結果は、形態の変異性が遺伝的であることをさらに裏付けるものであった。雌のサンプル数は雄よりも少なく、また用いた集団数がわずか7だったにもかかわらず、多くの形質で高い相関が見いだされた。このことは、性の差を越えて、各集団に固有の遺伝因子が存在することを示唆している。

体サイズに対する各形質のアロメトリー係数は、いずれも1より小さい値となった。この結果は、相対成長則にしたがう限り、負の相対成長が生じたことを意味する。相対成長則では、体サイ

ズ (X) と形質 (Y) の関係として、次の指数モデルを想定する: $Y=bX^a$. 現実の生物がこのモデルに当てはまる場合には、アロメトリー直線の傾きおよび切片に対して相対成長則の解釈を当てはめることもできるであろう。しかし、サッポロフキバッタにおいては、指数モデルが当てはまらず、したがって、負の相対成長が起こったとは結論できなかった。対数化しないデータをプロットして調べたところ、体サイズと各形質との関係は、現実にとりうる値の範囲内では、切片をもつ次の 1 次式で近似できた: $Y=aX+b$ ($a, b > 0$). この式で表される体サイズ-形質の関係を両対数グラフ ($\log X, \log Y$) にプロットすると、両者の関係は直線ではなく、曲線で表される。したがって $\log X$ に対する $\log Y$ の回帰を行うと、 a と b がともに正のときは、回帰係数は必然的に 1 より小さい値をとり、 a が正 b が負であれば 1 より大きい値をとる。したがって、切片を持つ 1 次式で近似される体サイズ-形質の関係においては、対数グラフにおける回帰係数および切片の生物学的な意味は、単純には解釈できないことになる。形質間関係を調べる際に、無批判に対数変換を行うと解釈を誤ることがあり、また本来存在する複雑性を見失いかねないことが SMITH (1980) によって指摘されてきた。これまでに知られている成体段階でのアロメトリー係数の大多数は 1 より小さい (HARVEY & PAGEL, 1991) ことを考えると、サッポロフキバッタで示された形質間関係は、むしろ生物一般に見られるのかもしれない。したがって、アロメトリーの研究において不可欠なのは、データを対数化する前に、作図することによって指数モデルの使用が正当であるか否かの検討を行うことであろう。

摘 要

1. 短翅性のサッポロフキバッタを材料に用いて、北海道内の 7 集団間の形態分化を多変量解析によって調べた。
2. 因子分析によると、機能を持たない翅の形質は、一般サイズ因子に強く相関する 11 形質とは独立した因子を作っていた。
3. 翅長は他の形質に比べ最も大きな集団間分散成分を持ち、集団間の形態分化に最も寄与していた。
4. 判別分析によると、各集団メンバーの 75%~98% が正しく本来の集団に判別され、各集団は固有の形態的特徴を持つことが示された。
5. 群内サイズ因子に対して調整した形状識別変量 (Sheared PC 2) を計算したところ、翅形質を除いても、他の形質が作る形状は集団間で有意に異なっていることが明らかになった。これらの結果は、集団間で遺伝的な相違が存在することを示唆している。
6. 一般サイズ因子に対して調整した各形質の集団平均値を雌雄それぞれに対して計算した結果、6 形質で有意な正の相関が見いだされた。このことは、性の違いを越えて、集団固有の形態的特徴が存在することを示している。
7. 一般サイズ因子に対する各形質のアロメトリーを調べたところ、翅長と後脚腿節長で有意なアロメトリー係数の相違が集団間で見いだされた。重要な機能を持つ後脚において、集団間でアロメトリー係数が変異したことは、集団ごとに異なる自然選択あるいは性選択が働いたことを示唆している。

謝 辞

原稿を読み問題点を指摘していただいた久原直利氏および多くの点について助言を与えていただ

いた校閲者の方に感謝いたします。

引用文献

- BOOKSTEIN, F. L., 1989. "Size and shape": a comment on semantics. *Syst. Zool.*, **38**: 173-180.
- , 1991. *Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology*. 435 pp. Cambridge University Press, Cambridge.
- BURNABY, T. P., 1966. Growth-invariant discriminant functions and generalized distances. *Biometrics*, **22**: 96-110.
- CRESPI, B. J., 1988. Adaptation, compromise, and constraint: the development, morphometrics, and behavioral basis of a fighter-flier polymorphism in male *Hoplothrips karnyi* (Insecta: Thysanoptera). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **23**: 93-104.
- GOULD, S. J., & R. F. JOHNSTON, 1972. Geographic variation. *Annual Rev. Ecol. Syst.*, **23**: 518-535.
- HARVEY, P. H., & M. D. PAGEL, 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. 239 pp. Oxford Univ. Press, Oxford.
- HUMPHRIES, J. M., F. L. BOOKSTEIN, B. CHERNOFF, G. R. SMITH, R. L. ELDER & S. G. POSS, 1981. Multivariate discrimination by shape in relation to size. *Syst. Zool.*, **30**: 291-308.
- JOLICOEUR, P., & J. E. MOSIMANN, 1960. Size and shape variation in the painted turtle. A principal component analysis. *Growth*, **24**: 339-354.
- 加納康嗣, 1986. 東北地方とその付近のフキバツタ. *東北の自然* **3**: 2-9.
- 宮井俊一, 1989. 地理的変異の解析. 日本動物学会編, *進化学: 新しい総合*, pp. 367-402. 学会出版センター, 東京.
- MOSIMANN, J. E., 1970. Size allometry: size and shape variables with characterizations of the lognormal and generalized gamma distributions. *J. Am. Stat. Assoc.*, **65**: 930-945.
- OXNARD, C. E., 1978. One biologist's view of morphometrics. *Annual Rev. Ecol. Syst.*, **9**: 219-241.
- REYMENT, R. A., R. E. BLACKITH & N. A. CAMPBELL, 1984. *Multivariate Morphometrics*. 2nd Edition. 233 pp. Academic Press, London.
- ROHLF, F. J., & F. L. BOOKSTEIN, 1987. Comment on shearing as a method for "size correction". *Syst. Zool.*, **36**: 356-367.
- SAS Institute, 1985. *SAS User's Guide: Statistics*. Version 5. 956 pp. SAS Institute Inc., Cary, North Carolina.
- SHEA, B. T., 1985. Bivariate and multivariate growth allometry: statistical and biological considerations. *J. Zool. Lond.*, **206**: 367-390.
- SMITH, R. J., 1980. Rethinking allometry. *J. Theor. Biol.*, **87**: 97-111.
- SOMERS, K. M., 1986. Multivariate allometry and removal of size with principal components analysis. *Syst. Zool.*, **35**: 359-368.
- SOKAL, R. R., & F. J. ROHLF, 1981. *Biometry*. 2nd edition. 859 pp. Freeman & Company, New York.
- SUNDBERG, P., 1989. Shape and size-constrained principal components analysis. *Syst. Zool.*, **38**: 166-168.
- 保田信紀, 1989. 北海道の高山に生息する無翅および短翅型フキバツタの分布. *上川町の自然*, **14**: 47-55.

(Received August 7, 1992; Accepted August 5, 1993)