

Ver. 1, 20210101/20210107

昆虫の系統と分類・生態

寺山 守

Saitama, Japan

January 2021

序

昆虫は陸上生態系において、脊椎動物と並んで最も繁栄している動物群である。取り分け種数が多く、小型であることから高い個体群密度を持っており、さまざまな環境に適応して生息している。そのため非常に身近な存在で、私達の日常生活の中で、最も普通に遭遇し、生活に関わりをもつ生き物である。

昆虫類に興味を持つ方々の中には、より積極的に昆虫の世界に踏み込みたいと思っておられる方も多い。そのような方にとっては、いくつかある大学用の昆虫学の教科書では物足りないようである。やや詳しい内容で、かつ昆虫世界の全体像を把握したいと言う要望を受ける。しかし、そのような書籍の紹介を依頼される際の回答は、「どうもずばりのものが日本には見当たらないなあ」と言う至って歯切れの悪いものであった。昆虫類では、特定のグループ、あるいは特定の研究分野を対象とした書物が圧倒的に多い。近年の図鑑類もその傾向が強い。全般的な内容のものとなると、やはり大学の教科書用の書物となり、かつそれらは応用面の記述が多い。今日の生物学を含めて科学全体が細密化し、専門家として研究をして行くためには特定分野に没頭せざるを得ない状況ともきつと関連していよう。しかし、いかに専門家と言えども、一般教養として広い知識を持つ努力を怠るべきではない。深淵部分は広大な大洋にしか存在しない。研究者ではなくとも、一般教養を涵養しようとする気配に欠けるのが現代の社会であろう。ITの著しい進歩に伴って、実に容易に様々な情報が手に入るようになった現代において、教養力の希薄化は皮肉である。

昆虫学の一般書籍では、海外では古くからの名著「A Text Book of Entomology」, 「Insect Morphology and Phylogeny」等があるが、日本にはそれらの翻訳本はない。私は長く大学で「昆虫系統分類学」の授業を担当したが、大学用の授業テキストはどれも情報量が少なすぎ、かつ分野に偏りが見られた。結局、自分で大学用の昆虫学のテキスト(共著)を書いておきながら、授業では一度も使わなかったし購入も勧めなかった。学生や院生達には、興味があったら本屋で眺めてごらんで終わりにしていた。さりとて、昆虫学辞典をテキスト代わりにする訳には行くまい(事典なら「昆虫大事典。朝倉書店、2003」がある)。もちろん、欧米の書籍をテキストとして使うという方法もある。この方式を採用している大学は海外では多い。ただし、英文のテキストを購入してそのまま使うことにより、国内には当該分野に関する母国語の書籍が無かったりする。使用言語を英語とする授業とリンクしている例が多いようだ。

時代背景を考慮すれば、日本ではむしろ明治期から大正期にかけての昆虫学の教科書に力作が多い気がする。日本で初めての昆虫学教科書「日本昆虫学(1898)」から始まり、「最近昆虫学(1904)」, 翻訳書の「昆虫学—特に生態学上並に応用上の見地より論ず(1910)」, 「昆虫学汎論(上・下)(1917, 1919)」等がある。欧米との大きな違いは、日本の場合は増刷があっても、改訂がなされずに一度の出版物で終わることである。若干の改定版が出されたとしても、少なくとも寿命の長い出版物はない。欧米でその分野のテキストとなるような書籍は、時代に合わせつつ改訂を繰

り返して出版されて行く。知的資源の継承，有効利用が実現されている。

圧倒的な多様性の高さを誇る昆虫類の概要を，網羅的に説明しようとするれば，それは事典的な厚さになってしまう。比較的多くの昆虫関連の書籍が出ている中で，ありそうでない位置づけのものが，標準的にかつ広範に昆虫類について記述され，短い時間で昆虫世界を概観できる書物である。もちろん，上述の英文書籍を推薦することは可能である。しかし，英文で書かれた本など誰も読まないから，分かりやすく日本語でまとめ上げた一般書籍があるべきだとの声も上がっている。英文で書かれる学術論文は，その分野の専門家しか読まない(私の書く学術論文などは，世界の何人が読んでいるだろうかといってしまう)。そのため，社会に広く伝播すべき情報は，日本語に翻訳されて伝えられる。国際化と言いながら，英語は文化を構成する一部でしかなく，時としてはそれが障壁となる場合もあるのだ。

なければどうするか。作るしかないだろう。良く出来た英文書籍の翻訳でも良いのであるが，自分で書いてしまった方が早そうである。20年以上に渡った授業風景を思い出し，唐突に一念を発起して老体に鞭を打った。やらねばならないことがまだ残っていると，自身に暗示をかけて作業を進めたのが本書である。結構疲れたので，もうこれで最後にしよう。

本書は，昆虫学の窓口として，世界にどのような昆虫がいて，それはどのような特徴や生態を持つのか，昆虫に広範に興味を持つ方々が，昆虫世界の概要を容易に把握できることを目的に作成を試みたものである。昆虫の系統を柱にして書き上げており，そのため特に望まれている昆虫類各グループの概要については網羅出来ていると思う。ただし，昆虫類の生理，生化学，遺伝学等のミクロ生物学領域は基本的に把握できていない。

目次

序	2
昆虫とは	9
第1章 昆虫の高次系統関係	
1.1 動物の高次系統分類.....	13
1.1.1 ユートロコゾア仮説と脱皮動物群.....	15
1.1.2 ユニラミア仮説と六脚類.....	17
1.2 六脚上綱の系統.....	19
1.2.1 節足動物内の高次系統.....	20
1.2.2 六脚類の系統と昆虫綱の目間の系統.....	24
1.2.3 側昆虫綱 (カマアシムシ目, トビムシ目).....	25
カマアシムシ目.....	25
トビムシ目.....	26
1.2.4 コムシ綱(内顎綱) (コムシ目).....	27
1.2.5 昆虫綱.....	28
第2章 昆虫概説	
2.1 昆虫の多様性.....	34
2.1.1 地球上の生物種数.....	34
2.1.2 昆虫の種多様性のパターン.....	38
種多様度の測定 1) 多様度指数	41
種多様度の測定 2) β -多様度指数	45
2.1.3 種数・個体数関係.....	47
2.1.4 種数・面積関係.....	48
2.2 地理的分布と生態分布.....	55
2.2.1 生物地理区と大陸の歴史.....	55
2.2.2 動物地理区.....	56
2.2.3 生態分布.....	63
2.2.4 遷移と昆虫の分布.....	68
2.3 昆虫の形態.....	72
2.3.1 基本形態.....	72
2.3.2 外部形態.....	73
表皮.....	73
頭部.....	74

胸部.....	75
脚.....	75
翅.....	76
腹部.....	78
感覚器官.....	79
2.3.3 内部形態.....	79
消化系.....	80
神経系.....	80
循環系.....	81
呼吸系.....	81
筋肉系.....	82
排出系.....	82
分泌器官・分泌腺.....	82
2.3.4 変態.....	83
無変態.....	84
不完全変態.....	84
完全変態.....	84
2.3.5 卵, 幼虫, 蛹の形態.....	85
卵.....	85
幼虫.....	86
蛹.....	86
第3章 分類と系統	
3.1 分類・系統.....	88
3.1.1 自然分類と人為分類.....	86
3.1.2 生物分類.....	89
学名.....	91
分類階級.....	92
3.1.3 系統推定.....	93
3.1.4 これからの分類学.....	96
3.2 種と種分化.....	99
3.2.1 種の認識.....	99
3.2.2 形態的変異の存在.....	99
個体変異.....	99
地理的変異.....	101
多型現象.....	101
3.2.3 隠蔽種(同胞種)の存在.....	104

3.2.4 種分化.....	107
3.2.5 属, 亜属, 種群.....	109
第4章 昆虫の系統と分類	
4.1 昆虫綱の目の概要.....	110
4.2 昆虫綱の各目の概説.....	114
4.2.1 単丘亜綱 (イシノミ目).....	114
4.2.2 双丘亜綱・総尾下綱 (シミ目).....	115
4.2.3 有翅下綱・旧翅節 (カゲロウ目, トンボ目).....	116
カゲロウ目.....	116
トンボ目.....	117
4.2.4 新翅節.....	120
4.2.5 多新翅亜節.....	120
4.2.6 革翅系昆虫類 (ハサミムシ目, ジュズヒゲムシ目)	121
ハサミムシ目.....	121
ジュズヒゲムシ目.....	124
4.2.7 襠翅系昆虫類 (カワゲラ目).....	124
4.2.8 直翅系昆虫類 (ガロアムシ目, カカトアルキ目, ゴキブリ目, カマキリ目, ナナフシ目, バッタ目, シロアリモドキ目).....	126
ゴキブリ目.....	127
カマキリ目.....	130
ナナフシ目.....	132
バッタ目.....	134
ガロアムシ目.....	136
カカトアルキ目.....	137
シロアリモドキ目.....	138
4.2.9 新性亜節.....	139
4.2.10 準新翅下節.....	139
4.2.11 有吻系昆虫類 (カメムシ目, アザミウマ目).....	139
アザミウマ目.....	140
カメムシ目.....	141
4.2.12 嚙虫系昆虫類 (カジリムシ目).....	145
4.2.13 完全変態下節.....	148
4.2.14 脈翅系昆虫類 (アミメカゲロウ目, ヘビトンボ目, ラクダムシ目, コウチュウ目, ネジレバネ目).....	148
脈翅群(脈翅上目)	
アミメカゲロウ目.....	149

ヘビトンボ目.....	151
ラクダムシ目.....	152
鞘翅群(鞘翅上目)	
コウチュウ目.....	152
ネジレバネ目.....	157
4.2.15 長翅系昆虫類 (シリアゲムシ目, ハエ目, ノミ目, トビケラ目, チョウ目).....	159
長翅群(注管類)	
ハエ目.....	159
ノミ目.....	162
シリアゲムシ目.....	164
毛翅群(飾翅類)	
トビケラ目.....	165
チョウ目.....	166
4.2.16 膜翅系昆虫類 (ハチ目).....	171
4.3 化石昆虫類.....	176
4.3.1 昆虫の出現.....	176
4.3.2 昆虫の大量絶滅.....	178
4.3.3 翅の起源と進化.....	180
第5章 環境と昆虫	
5.1 生態系の概念と構造.....	182
5.2 環境への適応.....	184
5.3 地球温暖化と昆虫.....	188
5.4 熱帯の多様性と多様性の緯度傾斜.....	196
5.5 特殊環境の昆虫.....	120
5.5.1 高山・極地の昆虫.....	120
5.5.2 砂漠の昆虫.....	203
5.5.3 洞窟の昆虫.....	205
5.6 海岸・海の昆虫.....	209
5.7 島と昆虫.....	211
2 タイプの島.....	211
種数・面積関係.....	211
侵入と絶滅.....	212
島の固有種.....	213
非調和なファウナ.....	214
島と動物の色彩, 形態, 体サイズ.....	215

島嶼生物地理学と保全生物学.....	216
5.8 水生昆虫類.....	221
5.9 土壌性六脚類.....	223
5.10 都市の昆虫.....	226
第6章 昆虫の行動・生態	
6.1 生活史.....	228
食性.....	228
食性と栄養段階.....	230
配偶者の選択.....	230
個体群動態.....	232
6.2 共進化.....	236
種間関係.....	236
捕食－被食関係.....	237
共生と寄生.....	238
擬態と警戒色.....	241
被子植物と昆虫の共進化.....	244
6.3 孤独性昆虫と家族性昆虫.....	246
6.4 社会性昆虫.....	250
第7章 人と昆虫	
7.1 家屋・衛生害虫.....	255
病原体媒介昆虫.....	255
吸血昆虫.....	256
アレルギー動物.....	257
有毒動物.....	257
家屋害虫.....	259
貯蔵食品害虫.....	258
7.2 外来種問題.....	261
侵入する医動物.....	262
侵略的外来アリ.....	263
7.3 暮らしの中の昆虫.....	269
7.3.1. 昆虫のいる風景.....	270
7.3.2. 文化と昆虫.....	273
7.3.3. 有益昆虫.....	274
養蜂.....	275
養蚕.....	275
食糧昆虫.....	276

インセクトセラピーと昆虫兵器.....	277
7.3.4. 生物多様性と環境教育.....	278
生物多様性への理解.....	279
環境教育.....	280
昆虫から世界へ.....	283
付 1. 昆虫類の目(Order)の検索表.....	284
付 2. 昆虫の採集法と標本作製法.....	304
採集法.....	304
標本作製法.....	316
おわりに	327
参考文献	328

昆虫とは

六脚類(六脚虫類)あるいは昆虫類は、外骨格で特徴づけられる節足動物門に位置づけられる。節足動物門は現在、鋏角亜門、多足亜門、汎甲殻亜門、そして絶滅群である三葉虫亜門に大別され、汎甲殻亜門に異論も多いが 11 の綱が認められ、それらの内の 3 綱が六脚類と呼ばれる側昆虫綱、コムシ綱、昆虫綱である。従来はカマアシムシ目、トビムシ目、コムシ目も含めて昆虫綱とみなしていたが、系統関係に即した分類体系により、今日カマアシムシ目とトビムシ目を側昆虫綱とし、コムシ目をコムシ綱、その他の 28 目を昆虫綱とする体系が採られている。

節足動物は最も多様性に富んだグループである。現在地球上で知られている全生物約 203 万種の中の約 153 万種が動物であるが、それらの内の約 125 万種が節足動物となり、かつ 109 万種は六脚類である。つまり、全動物の約 71%は六脚類であることになり、地球上の生物の中で、並外れて多様性の高い存在と言える。一方、分類研究は進んでおらず、地球上での実在種数は一般的に 300 万種から 1 億種までの見解がある(真核生物の総種数を 500 万±300 万種とする推定結果もある(Costello et al., 2013))。これらの六脚類は現在 31 目前後に区分されている。ただし、六脚類内の内訳を見ると、昆虫綱の完全変態類に位置付けられるコウチュウ目、チョウ目、ハチ目、ハエ目の種数がとり分け多く(88 万種)、六脚類全体の約 81%をも示す。

六脚虫類は基本的に陸上で繁栄しており、地表面の到るところに生息するほか、多くの種で翅を発達させており、空中をも生活場所としている。その他、陸水や海へ進出したものや、洞窟や砂漠の生活に適応したものまで見られる。また、高山ではヒマラヤの 5,000m 以上の高地の氷河や極地にも生活している。一定面積の土壤中や植物上で棲息する個体数から、地球上に棲息する昆虫の個体数を単純計算すると 1.5×10^{19} 個体となる。ヒト 1 人につき 30 億匹の昆虫が見られる計算となる。

六脚類の中で、取り分け昆虫類が多様性を高めることに成功した理由の一つは、何と言っても翅を獲得し、空中を生活圏にすることが出来たことであろう。このように自力で飛翔(滑空を除く)できる動物は、昆虫以外では脊椎動物の鳥類、過去のハ虫類(翼竜)、そして哺乳類のコウモリぐらいであろう。また、体のサイズが小さくさまざまな環境に適応し、生活出来たことも、空を飛べる事と並んで、多様性を増大させることに成功した要因であろう。現存のもので最小の昆虫は体長 0.139mm のホソハネコバチの一種 *Dicopomorpha echmepterygis* のオスである。本種は翅を待たず、体重はおそらく 0.0002mg 以下で、50 万頭を集めて 1 円玉と同一の 1g となる重さである。有翅で最小の種はタマゴコバチ科の *Kikiki* 属の一種で、体長は小型個体で 0.16mm である。日本でも体長 0.17 mm のアザミウマタマゴバチ *Megaphragma* sp.が知られている。最大の昆虫は、中国の四川省から 2017 年に記録された体長 38.2 cm (前脚と後脚を伸ばせば 64.0 cm) の巨大ナナフシ *Pheganystris chinensis* である。体重では、アフリカのゴライアスオオツノハナムグリ *Goliathus goliatus* が 115 g を越える。しかし、動物類全般から見れば、昆虫類の体サイズは 小型であると言える。

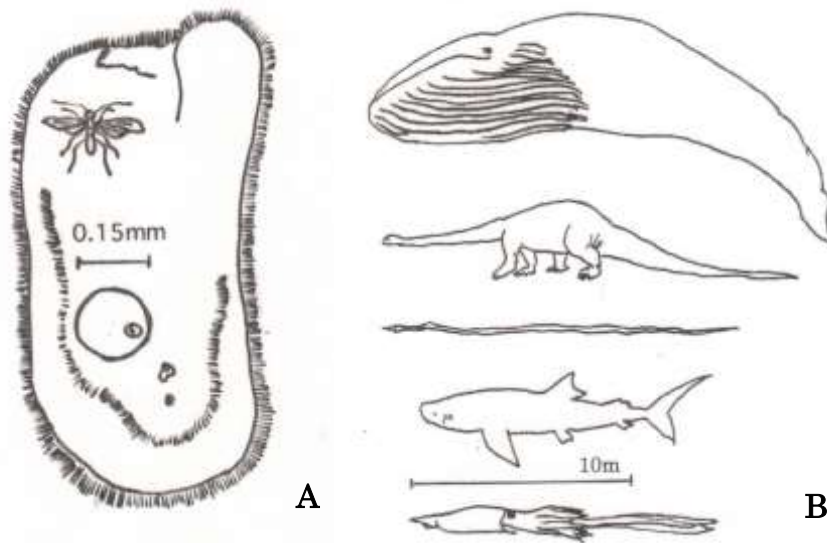


図 1. 世界最小クラスの昆虫 (A) と大型動物 (B). A: 図の上方に最小クラスの飛翔動物(ハチの 1 種)を描いた. 円形のはヒトの卵(0.16mm 程度), 繊毛虫(ゾウリムシ)は原生生物最大の種を描いた. B: 体サイズの大きな動物の例. 大型のヘビ(アミメニシキヘビ)は体長 12 m を越え, ナガスクジラで体長 20m (現生の最大のホ乳類はシロナガスクジラで体長 25 m)となる. 他に, 下から軟体動物のダイオウイカ, 軟骨魚類のジンベイザメ, 大型恐竜のプロントザウルスを描いた. ここに昆虫は登場しない. (Augros & Stanciu (1987)より略写; 原典, Wells, Huxley & Wells (1929-1930)).

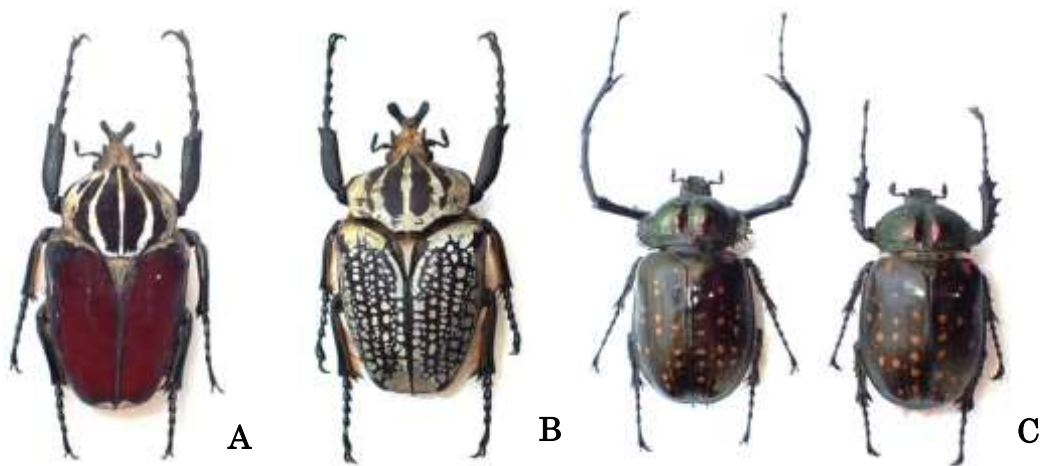


図 2. 大型の昆虫 (1). A, 昆虫で世界最大の体重をもつゴライアスオオツノハナムグリ *Goliathus goliatus*, 体長は 11.5 cm; B, シラフオオツノハナムグリ *Goliathus orientalis*, ゴライアスオオツノハナムグリとほぼ同サイズ; C, タイワンテナガコガネ *Cheilotonus macleayi* の台湾亜種 *C. m. formosanus*, 体長は 6 cm 強; 左がオス, 右がメス. オスの前脚は特徴的に長く発達する.

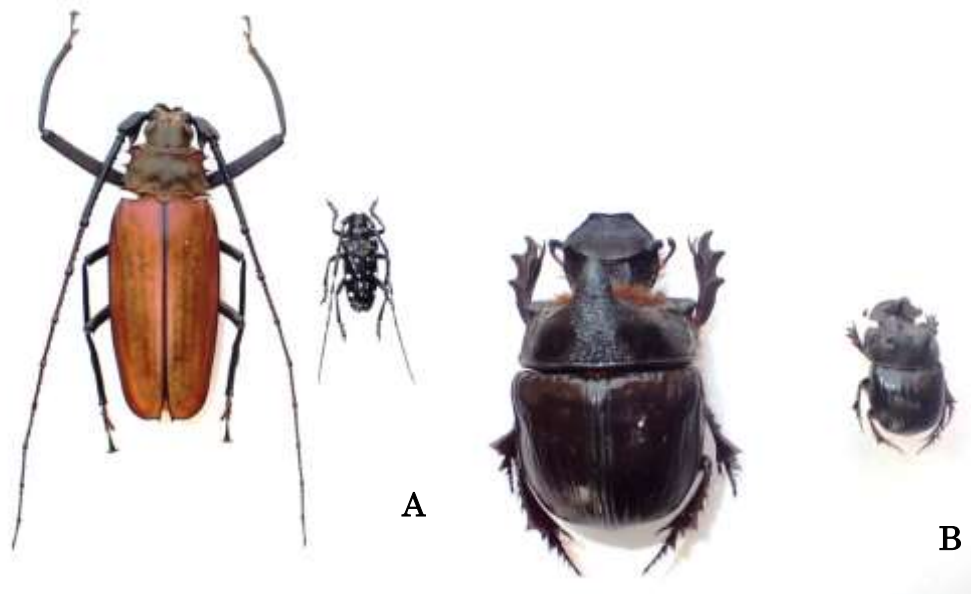


図3. 大型の昆虫(2). A, タイタンオオウスバカミキリ *Callipogon armillatus*, ブラジル産, 体長 15 cm, 右は日本産のゴマダラカミキリ; B, オウサマナンバンダイコクコガネ *Helicopri dominus*, タイ産, ゾウの糞を土中に埋め, 球状に形作り仔の餌にする. 右は日本産の食糞性コガネムシの最大種, ダイコクコガネのオス.

今日, 六脚類の高次分類はおおよそ下記のようになっている.

六脚上綱 Super Class Hexapoda

側昆虫綱 Class Parainsecta (カマアシムシ目, トビムシ目(あるいはトビムシ類4目))

コムシ綱 Class Entognatha (コムシ目)

昆虫綱 Class Insecta (イシノミ目, シミ目, 他 26 目)

従来, ここで用いている六脚上綱に昆虫綱の用語を適用し, その中で終生翅を持たない無翅亜綱と翅を持つ有翅亜綱に大別されていたが, 無翅亜綱の定義は共有祖先形質による区分で, もし派生形質のみに着目する発展分岐分類学的な視点で捉えると, この区分は系統を反映しないことになる.

どこまでのグループに対して”昆虫”の名を用いるかは, 系統樹の分岐群(クレード)を示す際に適用する言葉の運用の問題にすぎないが, かつての昆虫類をここでは六脚類と呼び, イシノミ目他のグループを昆虫類と呼んで行く. Misof et al. (2014) による 1478 個のタンパク質をコードする遺伝子座の配列による系統解析では, (((カマアシ目+トビムシ目)+コムシ目)+(イシノミ目+(シミ目 + 有翅の昆虫目)))が表示されている.

第 1 章 昆虫の高次系統関係

1.1 動物の高次系統分類

動物を大きく脊椎動物と無脊椎動物とに 2 大別する慣例的な分類区分がある。脊椎動物は、私達ヒトを含む背骨を持つ動物を総称している。一方、無脊椎動物は脊椎動物以外の動物全てを呼び、系統的な呼称にはならない。しかし、便宜性が高く日常で頻繁に用いられている。無脊椎動物の中で、陸上で最も繁栄しているグループは 125 万種が記録されている節足動物であり、その中でもとりわけ昆虫類(108 万種)である。

節足動物の系統や分類に関しては 19 世紀の後半から、さまざまな見解が提出されて来た。しかし、形態形質から系統関係を強く推定することは難しく、有力な系統仮説が提出されるようになったのは、分子系統学の進展したごく近年になってからで、現在も興味深い知見が次々と発表されている。分子系統解析による結果では、従来の節足動物と脊索動物（脊椎動物+原索動物）を頂点に置く旧口動物群と新口動物群の 2 大群に区分する分類体系は系統を反映しないことが判明している。

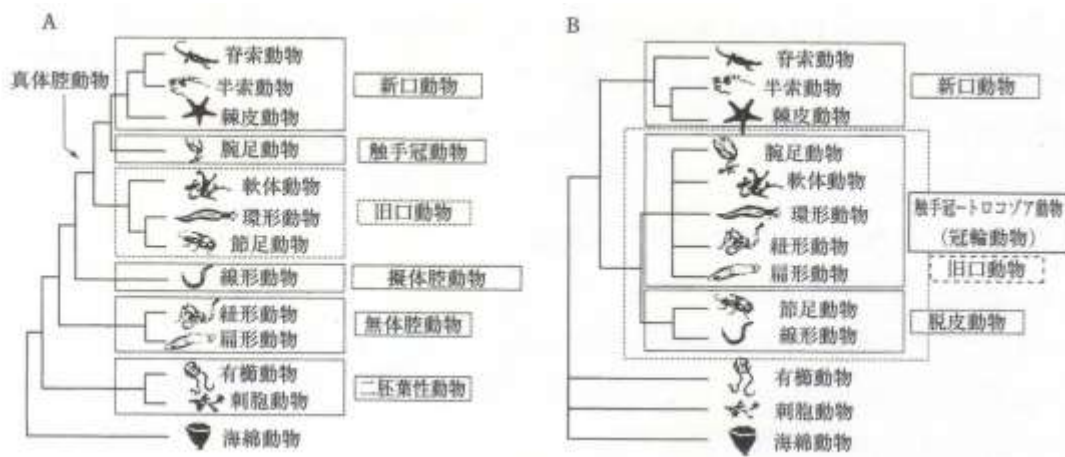


図 1.1.1. 動物界の系統. 従来の系統樹(A)と 18S rDNA を用いた分子系統解析の結果により提唱された系統樹(B). 節足動物門の位置は大きく変わった. (Adoutte et al., 1999 をもとに作成). 現在の動物界は約 35 門に区分される. かつての脊椎動物門と原索動物門を一つの門とみなして設定された脊索動物門は、近年頭索動物門、尾索動物門、脊椎動物門に区分されるようになった。

表 1.1.1. 動物界 34 門の一覧.

動物界 Animalia

(非左右相称動物)

海綿動物門 Porifera, 有櫛動物門 Ctenophora,
平板動物門 Placozoa, 刺胞動物門 Cnidaria

左右相称動物 Bilateria

珍無腸動物門 Xenacoelomorpha

前口動物 Protostomia

冠輪(らせん卵割)動物 Spiralia

外肛動物門 Beyzoa, 内肛動物門 Entoprocta,
有輪動物門 Cycliphora, 環形動物門 Annelida,
軟体動物門 Mollusca, 紐形動物門 Nemertea,
腕足動物門 Brachipoda, 帚虫動物門 Phoronida,
腹毛動物門 Gastrotricha, 扁形動物門 Platyhelminthes,
顎口動物門 Gnathostomulida, 微顎動物門 Micrognathozoa,
輪形動物門 Rotifera, 毛顎動物門 Chaetognatha,
直泳動物門 Orthonectida, 二胚動物門 Dicyemida

脱皮動物 Ecdysozoa

汎節足動物 Panarthropoda

節足動物門 Arthropoda, 有爪動物門 Onychophora,
緩歩動物門 Tardigrada

線形動物 Nematoda

線形動物門 Nematoda,
類線形動物門 Nematomorpha

有棘動物 Scalidophora

鰓曳動物門 Priapulida, 胴甲動物門 Loricifera,
動物動物門 Kinorhyncha

後口動物 Deuterostomia

水腔動物 Deuterostomia

棘皮動物門 Echinodermata, 半索動物門 Hemichordata

脊索動物 Chordata

脊椎動物門 Vertebrata, 尾索動物門 Urochordata,
頭索動物門 Cephalochordata

1.1.1 ユートロコゾア仮説と脱皮動物群

昆虫類に代表される節足動物門と環形動物門は、ともに体の構造が顕著な体節性を示すことから、体節動物群としてまとめられ、系統的に最も近縁であると古くから考えられて来た。また、両動物門をつなぐ形態を持つとされる有爪動物門の存在もあり、この節足動物と環形動物が姉妹群を形成すると言う”体節動物仮説 (Articulata hypothesis)”は半ば定説化され、多くの昆虫学の教科書に掲載されてきた。つまり、昆虫類の祖先型として体節構造を採った円筒型のミミズのような形態のものを想定し、それが脚を持ち、体を頭部、胸部、腹部に分化させ、複雑な構造の口器を形成させて昆虫類に至ったと言う進化の図式であった(図 1.1.2)。ところが、18SrRNA の部分塩基配列を用いた前口動物群の系統解析等がなされ、その結果では、環形動物は節足動物よりも軟体動物に系統的に近く、むしろ環形動物、軟体動物、紐形動物、腕足動物、箒虫動物等が姉妹群を形成する結果となった。これらの動物群は体表に細かい毛の環状列(絨毛列)を3列持つトロコフォア型の幼生をつくることから、これらの動物門をまとめてユートロコゾア Eutrochozoa と呼んだ。その後、RNA ポリメラーゼや 18SrRNA の全塩基配列による分子系統解析がなされたが、いずれの結果でも環形動物は節足動物よりも軟体動物に近縁であることが強く示唆された。

分子系統解析から提出された”ユートロコゾア仮説(Eutrochozoa hypothesis)が正しいとすると、節足動物と環形動物を結びつけていた体節性と言うボディプランの進化は2通りの可能性

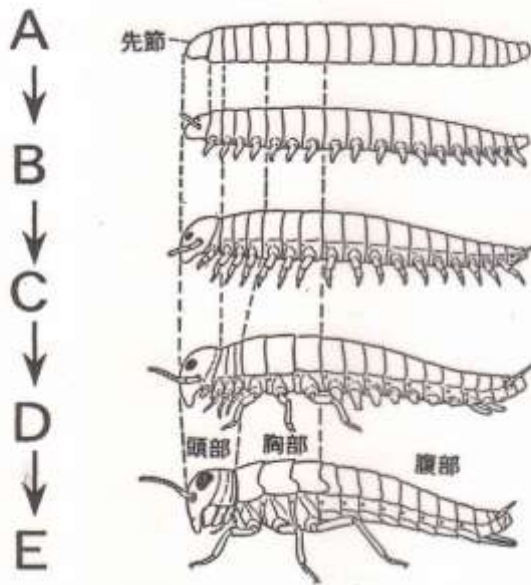


図 1.1.2. 従来の環形動物型祖先 (A) から多足類 (C) を経て昆虫類 (E) へ進化したとする過程を模式的に示す有名な図。(Snodgrass, 1935 を改変).

が考えられる。一つは、体節性が節足動物と環形動物で別々に進化したということ。もう一つは、節足動物と環形動物が分化する以前の非常に古い段階で体節性が獲得され、それぞれの動物門で引き継がれたが、軟体動物ではそれが二次的に消失したという可能性である(図 1.1.3)。

さらに近年、より広範な動物群で 18SrRNA 遺伝子の塩基配列を比較した解析がなされた。その結果、旧口動物は2つの系統群に大別された。一つは上述のユートロコゾアや扁形動物、輪形動物、そして外肛動物や腕足動物等を含む触手冠を持つ動物の系統群である。もう一方は脱皮して成長することに特徴付けられる動物群で、節足動物、緩歩動物、有爪動物、線形動物、類線形動物、動物吻動物、鰓曳動物、胴甲動物が1つの系統群を構成する。前者の群を冠輪動物群(らせん卵割動物群、触手冠-トロコゾア動物群: Spiralian, Lophotrochozoans)と呼び、後者の群を脱皮動物群 Ecdysozoans と呼んでいる。従来の系統仮説と比較すると、まず、節足動物と環形動物との類縁性は低く、系統的に大きく隔たったグループということになる。節足動物はむしろ線形動物と系統的に近く、特に有爪動物門と緩歩動物門が近縁なグループということになる。今日、節足動物門、有爪動物門、緩歩動物門をまとめて汎節足動物 Panarthropoda と呼ぶ(図 1.1.4)。一方、線形動物と輪形動物を一つにまとめて袋形動物と呼ぶ場合があるが、系統的にこれらの類縁関係は遠く、不適切な呼称となる。

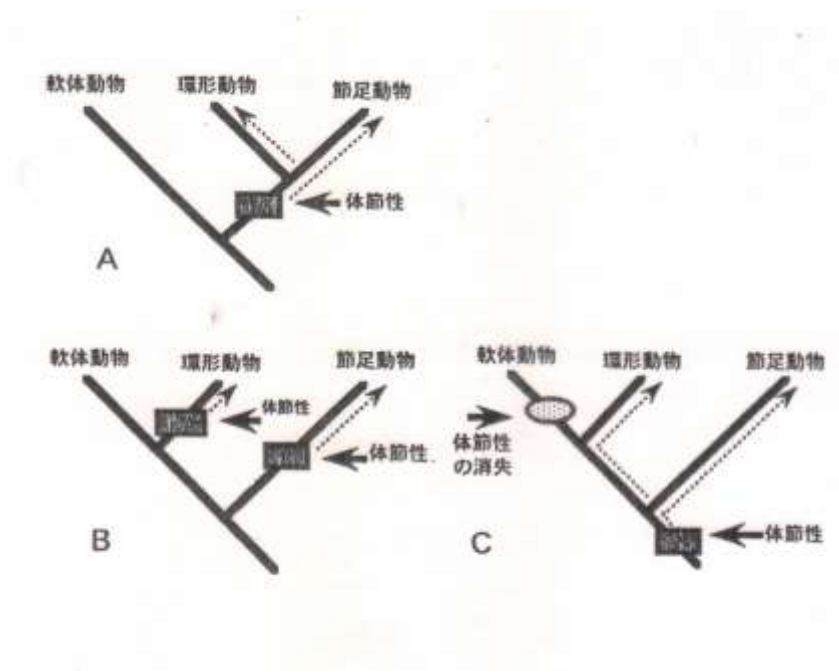


図 1.1.3. 体節性の進化モデル。A: 従来の系統関係に即した体節性の進化。B, C: 冠輪動物群を仮定した系統樹によるもの。B: 体節性は環形動物と節足動物で独立して生じた場合。C: 体節性が3つの動物門の共通祖先で生じた場合。

1.1.2 ユニラミア仮説と六脚類

節足動物は、キチン質の外骨格を持つと言う特徴で単系統群であるとされている。甲殻類のエビやカニ等では、さらにクチクラ層にカルシウム分を付加させることで、外骨格を非常に堅固にしている。これに対して、この形質は進化の過程で独立に複数回生じた形質であり、よって節足動物は系統を反映した自然群ではなく、一見類似しているが、実は系統的に無関係なグループの寄せ集めであるという見解も存在した。例えば、外部、内部両形態の比較から六脚類(広義の昆虫類)と多足類を一つの門とし、三葉虫類、甲殻類、鋏角類を別の門とみなす二系統仮説(Diphyletic theory)が提唱された。二系統仮説でも、三葉虫類、甲殻類、鋏角類を一つの門とし、有爪動物(カギムシ類)、多足類、六脚類を一つの門とみなす見解や、外骨格化(arthropodization)が独立して複数回生じたとする多系統仮説(Polyphyletic theory; この発想そのものはかなり古くからあった)があった。二系統仮説の後者や多系統仮説の中では、特に有爪動物、多足類、六脚虫類が単系統群で、一つのグループを形成すると言った見解が採られ、このグループを特に単肢動物門(ユニラミア; Uniramia)と称した。このユニラミア(単肢動物)仮説を検証するために、近年 18S や 28SrRNA の塩基配列による解析や遺伝子の配列順位による系統解析が行われた。結果は、節足動物は単系統をなし、同時に有爪動物と多足類とは直接の姉妹群関係とはならず、ユニラミア仮説は否定されることとなった。

節足動物を単系統と見なす見解に立脚した場合でも、門内の網間の系統関係はこれまでに、多くの系統仮説が提出されて来た。しかし、分子系統分類の研究の進展から、従来の昆虫の進化に関する図式は大きく書き換えられつつある。

昆虫類を含む六脚虫類の最も近縁なグループは従来多足類と一般的に考えられていたが、近年

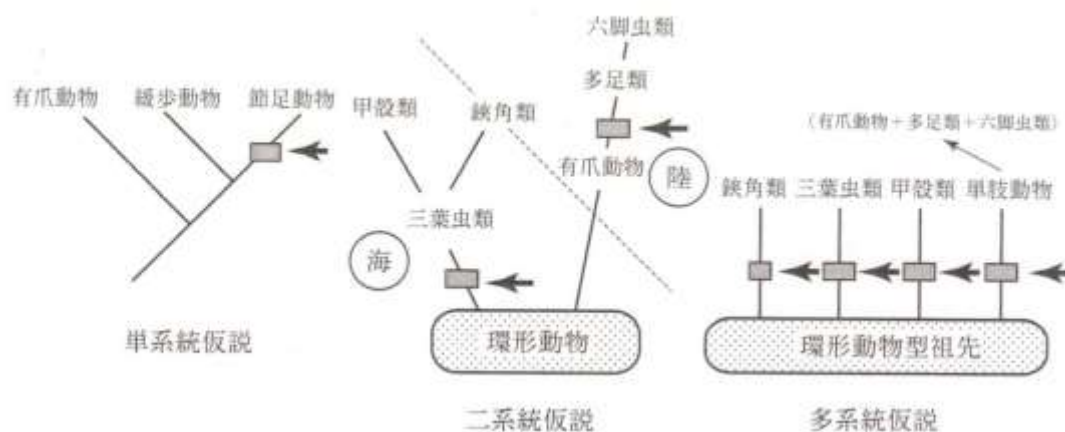


図 1.1.3. 節足動物における現行の系統仮説(単系統仮説)と従来提唱された系統仮説(二系統仮説, 多系統仮説)の比較. 各仮説に外骨格化(arthropodization)の起源を求めると、矢印の部分で外骨格化が生じたことになる。

の分子データによる解析では、まずは、六脚虫類は多足類よりもむしろ甲殻類の一群の鰓脚類 Branchiopoda により近縁である結果が得られた。同時に、甲殻類の単系統性については検討を加えるべきところが多々存在することも分かって来た。さらに、鰓脚類の脚を形成する部分の遺伝子と昆虫の翅を形成する遺伝子で共通のものが発見された。また、昆虫の翅は胸部背面が突出し、翅として発達したものではなく、脚の鰓が変化して翅となった可能性も指摘され、鰓脚類起源説が脚光を浴びた。しかしながら、その後の甲殻類を中心とした広範な系統解析の結果では、六脚類と姉妹群関係となるものは鰓脚類よりも（ムカデエビ綱 Remipedia + カシラエビ綱 Cephalocarida）の分岐群であることが指摘されて現在に至っている。

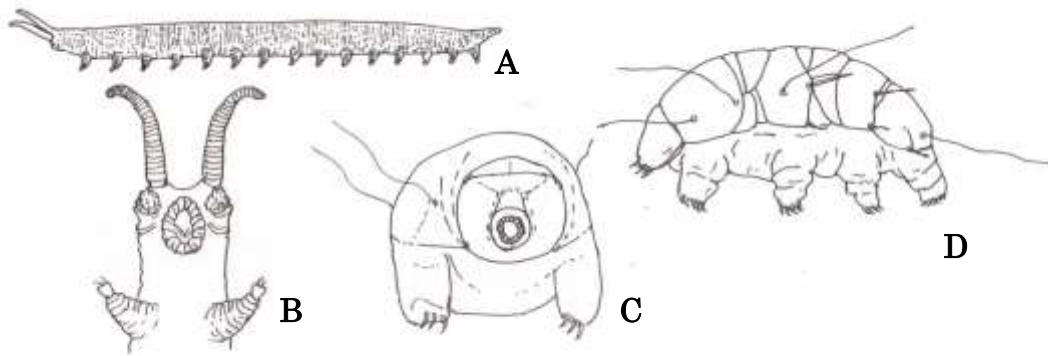


図 1.1.4. 節足動物門 Arthropoda とともに汎節足動物 Panarthropoda を構成する有爪動物門 Onychophora と緩歩動物門 Tardigrada. A, B, 有爪動物(カギムシ類); A, 側面; B, 頭部, 腹面; C, D, 緩歩動物(クマムシ類); C, 前面; D, 側面.

1.2 六脚上綱の系統

従来昆虫類は、多足類と姉妹群関係にあると長い間言われて来た。分類体系も、鋏角亜門、多足亜門、甲殻亜門、六脚亜門の4亜門を並列させる体系が長く採られて来た(表 1.2.1)。しかし近年の見解では、昆虫綱は汎甲殻亜門 Pancrustacea に位置づけられ、アルトクラスタケア節 Altocrustacea のアロトリオカリダ上綱 Allotriocarida に位置づけられるようになって来た(表 1.2.2)。

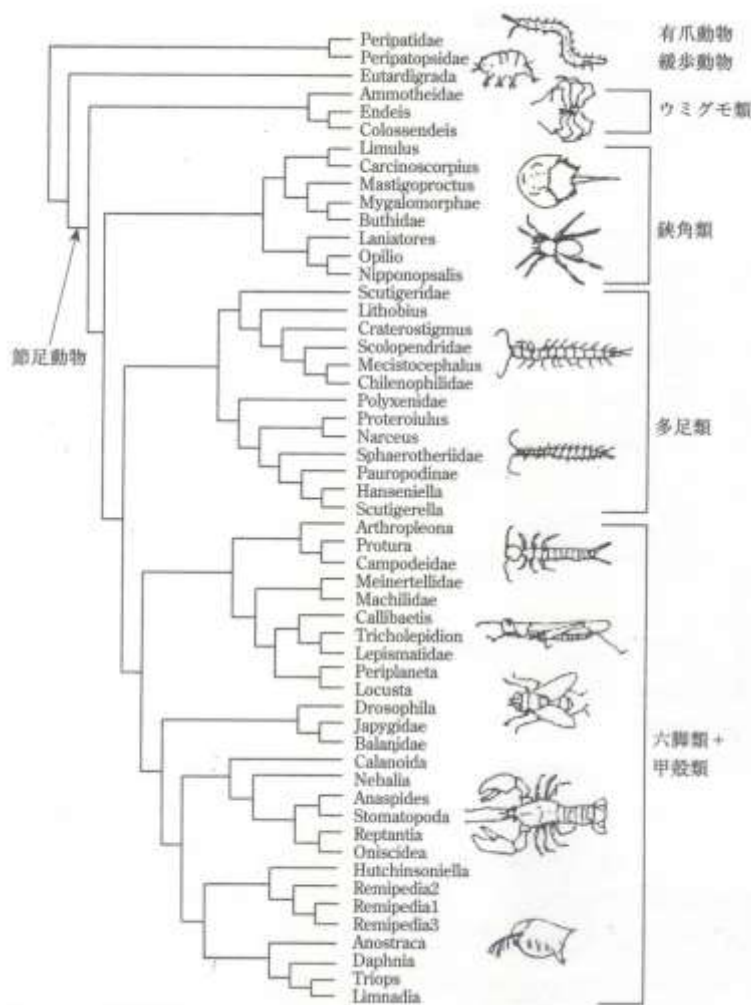


図 1.2.1. 節足動物の系統樹の例。8 遺伝子座の塩基配列(18S rDNA, 28S rDNA, Histone H3, Small nuclear rRNA U2, Elongation Factor 1 α , RNA polymerase II, Cytochrome c oxidase I, 16s rDNA) に形態学的情報を加えたデータによって解析されたもの。ここでは、ウミグモ類が節足動物の最基部で分枝している(近年の系統解析では、ウミグモ類は、カブトガニ類、クモ類と姉妹群関係となり、鋏角類を構成する結果が一般的である)。(Giribet et al., 2001 をもとに作成)。

1.2.1 節足動物内の高次系統

近年, 六脚類は甲殻類の一群から出現した可能性が複数の分子系統解析の結果から強く示唆されており, 姉妹群が鰓脚綱 Brachiopoda, カシラエビ綱 Cephalocarida, あるいはカシラエビ綱 + ムカデエビ綱 Remipeida, ムカデエビ綱 Remipeida となる仮説等が次々と提唱されている。そのため, 六脚類と甲殻類をひとまとめにした「汎甲殻類」Pancrustacea の名称も提唱されている(Zrzavy & Stys, 1997)。さらに現在, 甲殻類の単系統性に疑問が投げかけられており, 分類体系が大きく変わりつつある状況にある。ただし, 汎甲殻類内の系統関係も複数の仮説が提唱されており(例えば Carapell et al., 2007; Mallatt & Giribet, 2006; Nardi et al., 2003), 安定した系統関係を示す段階には至っていない。仮に, Regier et al. (2010), Giribet et al. (2019), Lozano-Fernandez et al. (2019)等の分子系統仮説に厳密に準拠した分類体系を採れば, 従来の分類体系は大きく変更され, おおよそ表 1.2.2 の体系となる。

表 1.2.1. 従来の節足動物門内の綱レベルまでの高次分類体系の例(Zhang, (2011)に準拠)。化石群を除く。

分類群	門 Phylum	亜門 Subphylum	上綱 Superclass	綱 Class
節足動物門 Arthropoda				
		鋏角亜門 Chelicerata		
			ウミグモ上綱 Pycnogonida	ウミグモ綱 Pycnogonida
			カブトガニ上綱 Xiphosurida	カブトガニ(剣尾)綱 Xiphosura
			クモ上綱 Cryptopneustida	クモ(蛛形)綱 Arachnida
		多足亜門 Myriapoda		
			ムカデ上綱 Opisthogoneata	ムカデ(唇脚)綱 Chilopoda
			ヤスデ上綱 Progoneata	コムカデ(結合)綱 Symphyla
				エダヒゲムシ(少脚)綱 Pauropoda
				ヤスデ(倍脚)綱 Diplopoda
		甲殻亜門 Crustacea		
				貝虫綱 Ostracoda
				囊頭綱 Thylacocephala
				エビ(軟甲)綱 Malacostraca
				アゴアシ(顎脚)綱 Maxillopoda
				ミジンコ(鰓脚)綱 Branchiopoda
				ムカデエビ綱 Remipeida
				カシラエビ綱 Cephalocarida
		六脚亜門 Hexapoda		

側昆虫綱 Parainsecta
コムシ綱 Entognatha
昆虫綱 Insecta (外顎綱 Ectognatha)

表 1.2.2. Regier et al. (2010), Oakley et al. (2013), Giribet et al. (2019), Lozano-Fernandez et al. (2019) の分子系統解析に準拠した節足動物門の分類仮説.

分類群 : 門 Phylum 亜門 Subphylum 節 Clade 上綱 Superclass 綱 Class

節足動物門 Arthropoda

鋏角亜門 Chelicerata

ウミグモ上綱 Pycnogonida

ウミグモ綱 Pycnogonida

カブトガニ上綱 Xiphosurida

カブトガニ (剣尾) 綱 Xiphosura

クモ上綱 Cryptopneustida

クモ (蛛形) 綱 Arachnida

(大顎類 Mandibulata)

多足亜門 Myriapoda

ムカデ上綱 Opisthogoneata

ムカデ (唇脚) 綱 Chilopoda

ヤスデ上綱 Progoneata

コムカデ (結合) 綱 Symphyla

エダヒゲムシ (少脚) 綱 Pauropoda

ヤスデ (倍脚) 綱 Diplopoda

汎甲殻亜門 Pancrustacea

貧甲節 Oligostracea

貝虫綱 Ostracoda

イクチオストラカ綱 Ichtyostraca

アルトクラスタケア節 Altocrustacea

多甲殻上綱 Multicrastacea

エビ (軟甲) 綱 Malacostraca

カイアシ (ギョウ脚) 綱 Copepoda

鞘甲綱 Thecostraca

アロトリオカリダ上綱 Allotriocarida

カシラエビ綱 Cephalocarida

ミジンコ (鰓脚) 綱 Branchiopoda

ムカデエビ綱 Remipeida

(六脚亜上綱 Hexapoda)*

側昆虫綱 Parainsecta

コムシ綱 Entognatha

昆虫綱 Insecta (外顎綱 Ectognatha)

* : 暫定的な措置.



図 1.2.2. 鋏角亜門 Chelicerata クモ上綱 Anachnida の動物. 1, 2, クモ(真正クモ)目 Aranea; 3, ダニ目 Acai; 4, サソリ目 Scorpiones; 5, カニムシ目 Pseudoscorpionida; 6, ウデムシ目 Amblypyga.



図 1.2.3. 多足亜門 Myriapoda の動物. 1, ムカデ (唇脚) 綱 Chilopoda; 2, ヤスデ (倍脚) 綱 Diplopoda.

汎甲殻類は、貧甲類 Oligostraca, 真甲殻類 Vericrustacea, 奇甲殻類 Miracrustacea に大別する体系が採られていたが、近年さらに、貧甲類 Oligostraca とアルトクラスタケア類 Altocrustacea に大別し、アルトクラスタケア類を多甲殻類 Multicrustacea とアロトリオカリダ類 Allotriocarida に区分する体系となっている(Oakley et al., 2013). そして、六脚類はアロトリオカリダ類から派生したとされる. Regier et al. (2010)は、ムカシエビ+カシラエビが六脚類の姉妹群となるとする説を提唱し(図 1.2.4). Giribet et al. (2019)では、奇甲殻類あるいはアロトリオカリダ類内の系統を(カシラエビ綱+(鰓脚綱+(ムカデエビ綱+六脚類)))とし、ムカデエビ類が六脚類の姉妹群とみなしている(図 1.2.5). ムカデエビ類 Remipeida+六脚類 Hexapoda の系統群に Labiocarida の名称が用いられている.



図 1.2.4. 六脚類の系統仮説 (1). ムカシエビ+カシラエビが六脚類の姉妹群となるとする説(Regier et al., 2010). 20 世紀初頭以降、長期に渡って多足類が六脚類の姉妹群とみなされて来たが、現在この見解は否定されている.

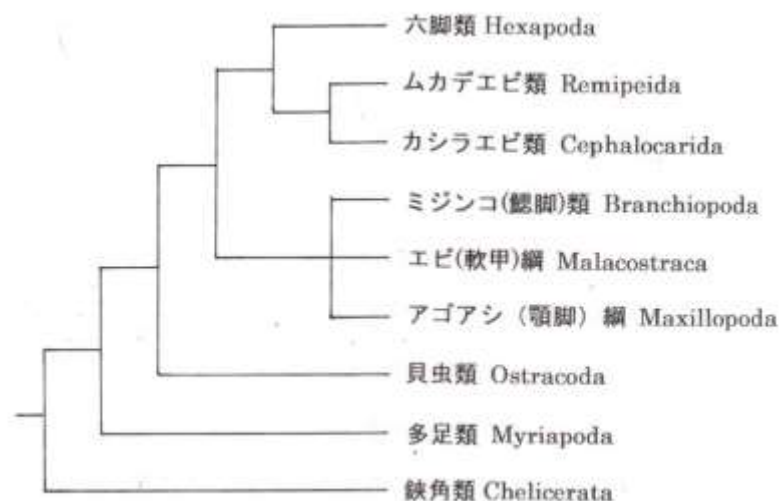


図 1.2.5. 六脚類の系統仮説 (2). (Giribet et al, 2019 を参照. 多足類の系統的位置は Mandibulata 説を採用).

1.2.2 六脚類の系統と昆虫綱の目間の系統

Misof et al. (2014)は、タンパク質をコードしている 1478 個の遺伝子座の配列による系統解析を行い、六脚類の目間の系統関係を明らかにした。これを越えたデータ量での高次系統解析はしばらく出ないものと思われる。本書では Misof et al. (2014)の分子系統解析の結果(図 1.2.7)に準拠して系統関係を示す。従来の”昆虫類”は、表 1.2.1 に示された節足動物門の六脚亜門 Hexapoda であり、表 1.2.2 における汎甲殻類のアロトリオカリダ上綱に位置づけられる”六脚亜上綱”となる。六脚類の起源は 4 億 8 千万年前のオルドビス紀初期にまで遡り、昆虫綱の起源は 4 億 5 千万年前(オルドビス紀)、翅の起源は 4.06 億年以前(デボン紀初期以前)となる。

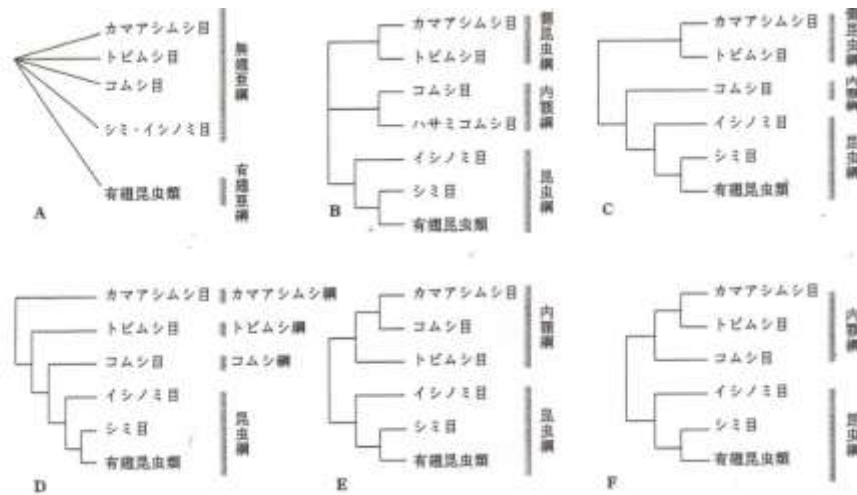


図 1.2.6. 六脚類の系統仮説と高次分類体系. A, 古典的な高次分類体系. B-F, 近年の系統仮説と分類体系 (B, Kristensen, 1991 ; C, Wheeler, et al., 2001; Misof et al., 2014 ; D, Gullan & Cranston, 2004 ; E, Kjer, 2004 ; F, Grimardi & Engel, 2005). 異論が多いのは、取り分けコムシ目の系統的位置に異論が多かったことによる。仮説 D では内顎綱が単系統でないことを主張している。(寺山, 2009 より)。

古くは、今日の側昆虫綱、コムシ綱を含めて”昆虫綱”とみなし、成虫になっても翅を生じない側昆虫類、コムシ類、イシノミ目、シミ目を一括して無翅亜綱と呼び、それ以外の昆虫類を有翅亜綱と呼んだ。しかし、今日の系統分類の理解では、無翅亜綱は側系統群として分類単位として採用せず、従来の”昆虫綱”を分割して、側昆虫綱、コムシ綱、昆虫綱あるいは内顎綱と言った分類体系が提唱されて来た。これらの間の系統関係も幾つもの仮説が提唱されて来たが(図 1.2.6.), Misof et al. (2014)では(((カマアシムシ目+トビムシ目)+コムシ目)+昆虫綱)が示された。よって、カマアシムシ目 Protura とトビムシ目 Collembola を側昆虫綱 Class Parainsecta として位置づけ、コムシ目 Dipulura をコムシ綱 Class Entognatha に位置づけ、昆虫綱 Class Insecta を加えて 3 綱を置く分類体系となる。以下に、側昆虫綱とコムシ綱の各目の概要を示す。カマアシムシ目、トビムシ目、コムシ目は土壌動物として林床で優勢なグループであり、土壌中に多

くの種と個体が生息する。昆虫綱を含む六脚類全体は 2011 年段階で 1,023,559 種の現生種が記載されており (Zhang (ed), 2011)。現在(2021 年)108 万種以上が知られている。

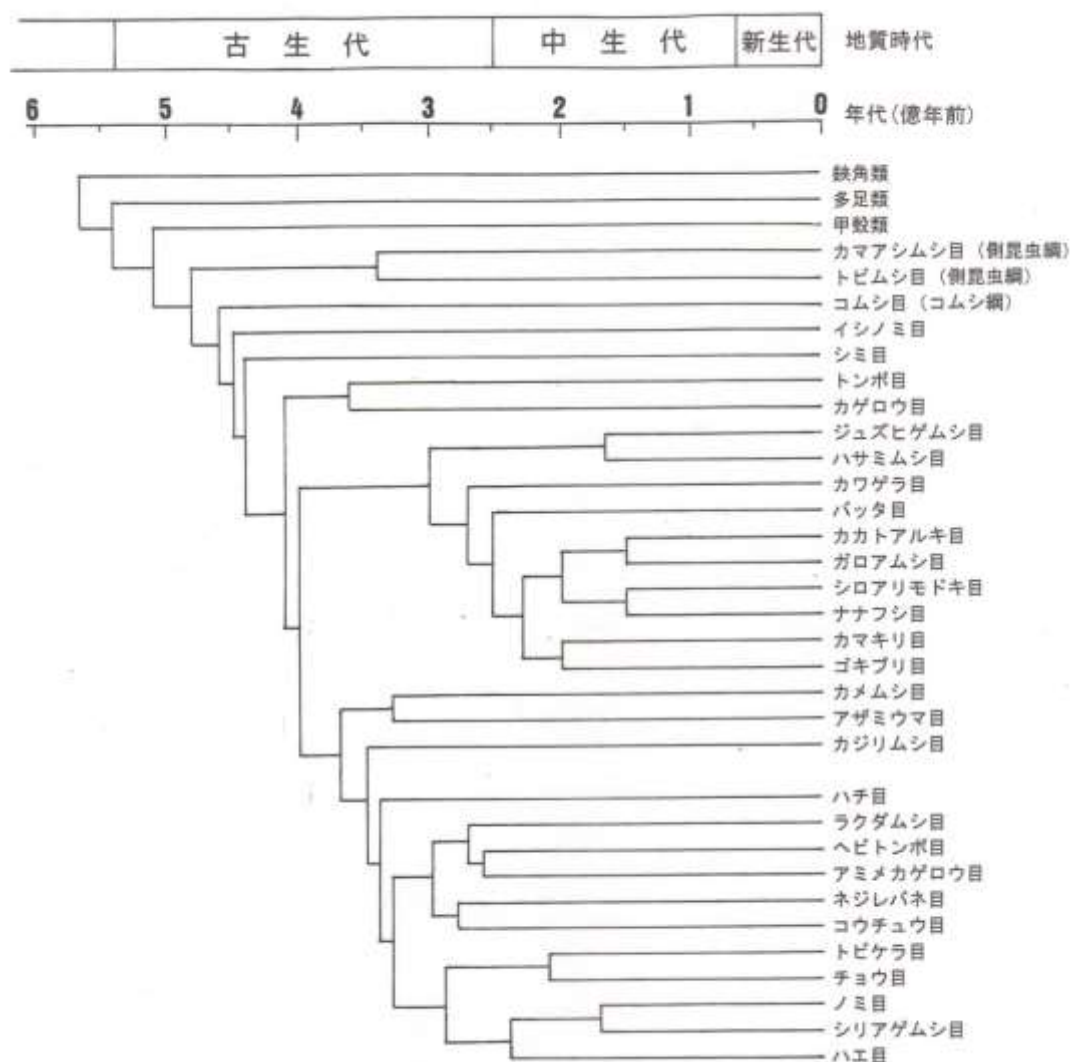


図 1.2.7. Misof et al. (2014)による昆虫類の目レベルでの高次系統仮説。

1.2.3 側昆虫綱 Parainsecta

カマアシムシ目 Protura

世界に約 800 種が記載されており、体長 1 mm 程度の小型の種。約 300 種は 1 属 1 種として記載されている。六脚類の中では例外的に触角を欠き、また眼も欠く。眼の位置には、偽眼と呼ばれる化学刺激の受容器官があり、よく眼と間違われる。腹部は 12 節からなり、第 1-3 節の腹板に腹脚と呼ばれる付属肢がある。幼虫の腹節数は 9 節であるが、次第に腹節数を増やして行

き、成虫になると 12 節に増える。これを増節変態と呼んでいる。菌根を栄養源としている。暖帯や温帯の林床では 1 m² 当たり 100 から数千個体が得られる。

トビムシ目 Collembola

世界に約 7,000 種が見られ、体長 1-3 mm の種が多い。最大種でも体長 10 mm 程度となる。複眼はないが、1-8 個の個眼を持つ。触角は通常短く、4 節が基本型であるが、より多くの節からなる触角を持つグループもある。腹部は通常 6 節から成り、第 1 節の下部に粘管があり、第 3 節下部には 1 対の保体がある。さらに第 4 節に跳躍器(叉状突起)を持ち、良く飛び跳ねる。粘管は粘液を出して他物に付着するためのもので、保体は跳躍器を留めておくための装置である。落葉土層に多く見られ、樹上で得られる種もある。さらに洞窟、氷河、極地と言った特種環境にも見られる。30-50 回の脱皮を行う。暖帯や温帯の林床では 1 m² 当たり 4 万から 10 万個体が得られる。トビムシ類には水生昆虫起源説があったが、近年の系統樹への形質配置により、トビムシの好湿性は二次的形質かつ同型現象と判断され、現在は否定されている。従来、トビムシ目とされていたものを、分子系統解析の結果(Chiara et al., 2019; Xin et al., 2020)を背景に、近年フシトビムシ目 Arthropleona, アヤトビムシ目 Entomobryomorpha, マルトビムシ目 Symphypleona, ミジントビムシ目 Neelipleona の 4 目とする分類体系が採られるようになって来た。ここでは暫定的に従来の様式で、トビムシ類をトビムシ目 Collembola 1 目としておいた。

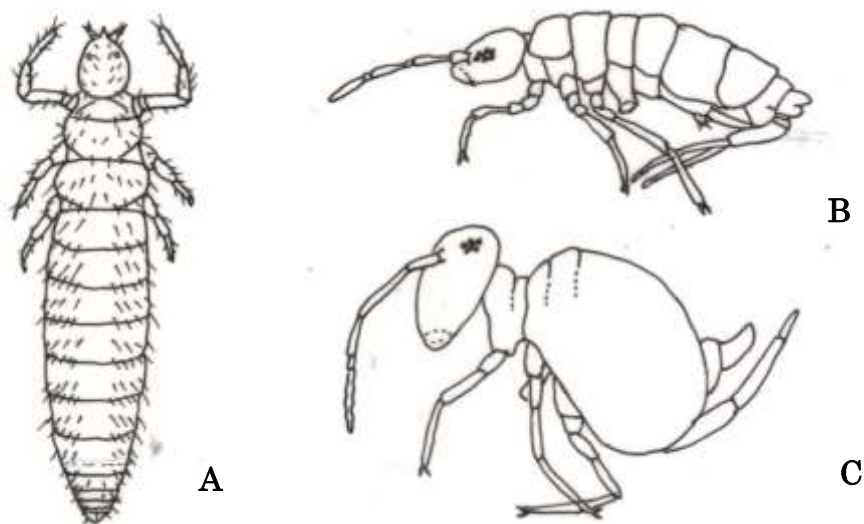


図 1.2.8. カマアシムシ目 Protula とトビムシ目 Collembola. A: カマアシムシ目 Protula, クシカマアシムシ科 Acrentomidae, *Nipponentomon* sp. B, C, トビムシ目 Collembola: B; フシトビムシ科 Isotomidae, *Isotoma* sp., C; マルトビムシ科 Sminthuridae, *Onychiurus* sp.

1.2.4 コムシ綱(内顎綱) Entognatha

コムシ目 Diplura

世界に約 800 種が知られる。コムシ亜目 *Rhabdura* とハサミコムシ亜目 *Dicellurata* の 2 亜目に分けられる。これらの出現は比較的早く、それぞれを独立した目とみなす見解もある。現在、3 上科(ナガコムシ上科 *Campodeoidea*, ミナミコムシ上科 *Projapygoidea*, ハサミコムシ上科 *Japygoidea*)に 7-10 科を置く分類様式が一般的である。翅を欠き、眼を欠く。腹部は 10 節からなる。土や落葉層に生息する。コムシ亜目では尾角が糸状となり、植食性であるが、ハサミコムシ亜目では腹端に強固な 1 対の鉗を持ち、それを使ってトビムシ等を捕えて餌とする。土壌中に生息する。

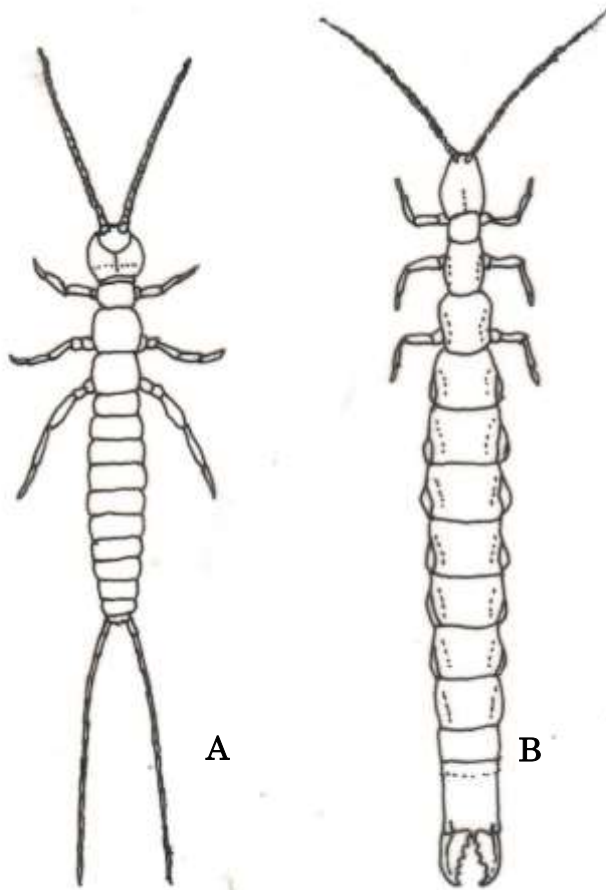


図 1.2.9. コムシ目 Diplura. A; ナガコムシ科 *Campodeidae*, *Campodea* sp., B; ハサミコムシ科 *Japygidae*, *Japyx* sp.

1.2.5 昆虫綱 Insecta

異論も多いが現在 28 目(Order)に分類される。詳細は第 4 章に解説する。現在の 28 目へ至る分類には、2000 年以上をかけた長い昆虫類の知識の歴史的集積がある。

昆虫類の分類は、動物学の父と謳われている古代ギリシアのアリストテレス(Aristoteles, 前 384-前 322)から始まる。アリストテレスの脊椎動物の分類は有名であるが、昆虫類においても、特に翅に着目して分類を行っている。アリストテレスは動物を有血類と無血類に大別したが、後者に昆虫類(Entoma)が含まれる。“Entomon”は体節をもつものの意味である。そして、昆虫類を有翅類、有翅・無翅類、無翅類に大別して分類した。同時に、口器と食性による分類も行っている。ちなみに昆虫学(Entomology)は Entoma, Entomon を語源とする。

A. Pterota 有翅類

- 1, Coleoptera (=コウチュウ目 Coleoptera)
- 2, Peditica (=バッタ目 Orthoptera)
- 3, Astomata (=カメムシ目 Hemoptera)
- 4, Psychae (=チョウ目 Lepidoptera)
- 5, Tetrapera 四翅類
 - 5-1, Majora (=広義の脈翅目 Neuroptera s. lat., バッタ目の一部 Orthoptera, part)
 - 5-2, Opistocentra (=ハチ目 Hymenoptera)
- 6, Diptera 二翅類 (=ハエ目 Diptera)

B. Pterota simul et Aptera 有翅・無翅類

- 1, Myrmex (=アリ科 Formicidae)
- 2, Pygolampis (=ホタル科 Lampyridae)

C. Aptera 無翅類

アリストテレス以降、薬用を目的とした本草学での知識の蓄積はなされつつも、一般科学としては長い暗黒時代が続いた。昆虫の分類について大きく進展が見られたのは、ルネッサンス(文芸復興)期以降である。16 世紀に入ると、ウォットン(E. Wotton, 1492-1555)が昆虫類を中心に、陸上節足動物を 6 群に分けた。

1. 営巣昆虫類(ハチ類)
2. アリ型昆虫類(アリ類は含まれない)
3. 多足虫類(多足類, ダンゴムシ等)
4. 有吻昆虫類(カメムシ類, ハエ類)
5. 有翅昆虫類(甲虫類)
6. イモムシ型幼虫の昆虫類(チョウ類, 脈翅類)

17世紀初頭には百科全書派の一人であるアルドロヴァンディ(U. Aldrovandi, 1522-1605)の分類が発表された。昆虫類を大きく、陸生昆虫と水生昆虫に分けるもので、さらに脚の有無と翅に着目して分類がなされている。アルドロヴァンディの著述は、世界初の昆虫分類学の本(「昆虫という動物について。(1602)」)とみなされる一方、内容的に科学としての分類にはなっていないと言う批判もある。中国の明朝の李時珍による本草学の集大成と言える「本草綱目(1596)」では、虫部を卵生類、化生類、そして水中又は湿気から発生する湿生類に大別している。日本の貝原益軒の「大和本草(1709)」では、虫を陸虫類と水虫類に二大別している。昆虫の変態に興味を持って研究したオランダのスワンメルダム(J. Swammerdam, 1637-1680)は、変態様式から、今日の無変態類、不完全変態類、完全変態類、囲蛹となる完全変態類に区分した。また、18世紀のレーゼル(A. J. Roesel von Rosenhof, 1705-1759)は、アルドロヴァンディと同様に陸生昆虫と水生昆虫に2大区分しつつ、スワンメルダムの変態様式による区分を取り入れ、さらに幼虫の脚数で分類した。この時代の昆虫分類は、形態の他に、変態様式や生活場所のような生態情報を用いた分類となる。

今日の動物分類学は、リネー(C. von Linné, 1707-1778)の「Systema Naturae, edition X, Tomus I(1758), Tomus II(1759)」を学名の出発点としている(クモを除く)。リネーは翅を重視して昆虫類を7つの目に分類した。

1. Coleoptera コウチュウ目(ハサミムシ目, ゴキブリ目, バッタ目を含む)
2. Hemiptera カメムシ目(アザミウマ目を含む)
3. Lepidoptera チョウ目
4. Neuroptera 脈翅目(トンボ目等を含む)
5. Hymenoptera ハチ目
6. Diptera ハエ目
7. Aptera (ノミ目, シラミ類, クモ類, 甲殻類, 多足類を含む)

リネーは外部形態による分類を行っている。設定した7目の内、チョウ目、ハチ目、ハエ目は、今日も用いられている自然群である。リネーによる昆虫綱は7目74属2,097種が記載されており、この内、真正の六脚類は7目65属1,924種となる。第12版(1767)では、真正の六脚類は77属2,208種となる。

リネーの後、ファブリキウス(J. C. Fabricius, 1745-1808)が口器による分類を提唱し、8目に区分し(1775)、後に改訂して13目とした(1792)。ファブリキウスは生涯に渡って約1万種もの新種を記載したことでよく知られている。ラトレイユ(P. A. Latreille, 1762-1833)は、特に高次の分類単位を対象とした大分類を志向した。「昆虫の属の特徴(1796)」は、節足動物の自然分類に関する著作で、リネーやファブリキウスの分類に対して、クモ類、甲殻類、多足類を別群として認識している。昆虫類は10目に区分されている。

19世紀の段階で、今日の分類体系に近づいてくる。リーチ(E. Leach, 1790-1830)は、昆虫類

を無変態亜綱と変態亜綱に大別し、15目を認めた(1817).

無変態亜綱(Ametabola)

- 1. Thysanura (無翅亜綱昆虫, 六脚類), 2. Anoplura (シラミ類)

変態亜綱(Metabola)

- 3. Coleoptera (コウチュウ目), 4. Dermaptera (ハサミムシ目), 5. Orthoptera (バッタ目), 6. Dictyoptera (ゴキブリ類+カマキリ類), 7. Hemiptera (カメムシ目), 8. Omaloptera (ハエ目の一部), 9. Apterata (ノミ類), 10. Lepidoptera (チョウ目), 11. Trichoptera (トビケラ目), 12. Neuroptera (脈翅目), 13. Hymenoptera (ハチ目), 14. Rhipiptera (ネジレバネ類), 15. Diptera (ハエ目)

この時代にダーウィン(C. R. Darwin, 1809-1882)の「種の起源」が1859年に出版され、その後も増刷、改訂が繰り返され、進化的発想が急速に広まって行った。生物学が科学としての体制を整えつつある時代である。ヘッケル(E. Haeckel, 1834-1919)はいち早く、系統樹的な生物進化の発想を取り入れ、系統樹を組み入れて昆虫類の分類体系を1866年に構築した。さらに30年後に、再度検討を加えたものを系統樹とともに発表した(1896)。それは15目を5群に大別する分類体系であった。

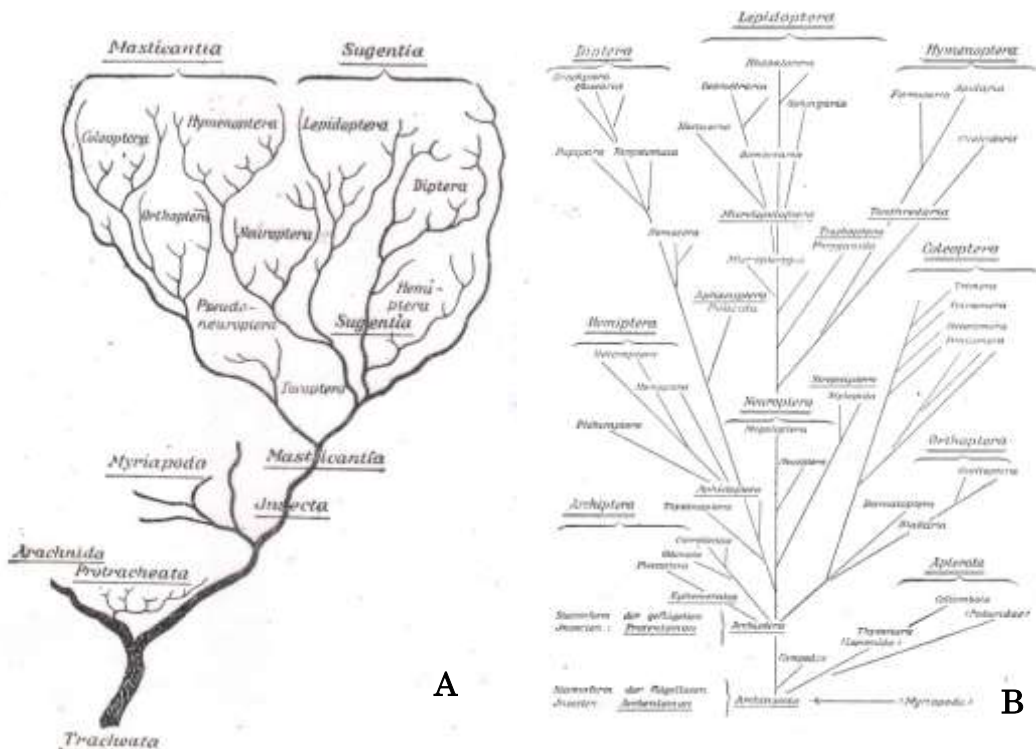


図 1. 2. 10. ヘッケルの昆虫類の系統樹. A: 1866年に発表された本図は、昆虫類で示された初の系統樹となる. B: ヘッケルは1896年に、より詳細な昆虫類の系統樹を発表している.

Apterygota 無翅類

1. Archinsecta (原昆虫類：コムシ類), 2. Tysanura (イシノミ類+シミ類), 3. Collembola (トビムシ目)

Mordentia 咀齒類

4. Archiptera (原翅類：カゲロウ目, トンボ目, カワゲラ目, ハジラミ類), 5. Orthoptera (バッタ目+ハサミムシ目), 6. Neuroptera (脈翅目+シリアゲムシ目), 7. Strepsiptera (ネジレバネ目), 8. Coleoptera (コウチュウ目)

Lambentia 硬薄膜類

9. Hymenoptera (ハチ目)

Pungentia 針刺類

10. Hemiptera (カメムシ目+アザミウマ目), 11. Phthiraptera (シラミ目), 12. Diptera (ハエ目), 13. Siphonaptera (ノミ目)

Sorbentia 短扁毛類

14. Thichoptera (トビケラ目), 15. Lepidoptera (チョウ目)

ヘッケルは昆虫類の祖先を多足類に置き, 多足類から翅を持たない原昆虫類 Archinsecta が出現し, 原昆虫類は他の無翅類を派生させるとともに, ここから原始的な翅を持つ原翅類 Archiptera が出現したと考えた. そして原翅類から咀齒類 Mordentia, 針刺類 Pungentia が出現し, さらに咀齒類の一部から硬薄膜類 Lambentia のハチ目 Hymenoptera が出現した, とした. シャープ(D. Sharp, 1840-1922)は, 19 世紀末に今日の分類体系に近い体系を提示した(1899).

1. Apterygota(無翅類: 無翅亜綱に相当)

2. Anapterygota(隠翅類: 二次的に翅は退化, 消失した昆虫. ケジラミ類, ハジラミ類, ノミ類)

3. Exopterygota (内翅類: 不完全変態昆虫類)

4. Endopterygota (外翅類: 完全変態類)

以上, ダーウィン以降, 昆虫類においても系統樹を背景に置く分類体系の構築が試みられるようになり, 20 世紀初頭の段階で, およそ今日の分類体系近い形が整って来ている. 表 1.2.3 に Immus (1925), Comstock (1925), Handirsch (1930)による体系を示した.

表 1. 2. 3. 1900 年代初頭の目レベルでの分類例. 現行の体系と異なる目は太字で示した.

分類群	Immus (1925)	Comstock(1925)	Handirsch(1930)
側昆虫綱 Parainsecta	有翅亜綱 Apterygota	Apterygota	Apterygota
カマアシムシ目 Protura	1. Protura	(Myrientomata)	1. Protura
トビムシ目 Collembola	2. Collembolla	1. Collembolla	2. Collembolla
コムシ綱 Entognatha			
コムシ目 Dipulura	3. Thysanura	2. Thysanura	3. Entotrophi
昆虫綱 Insecta			
単丘亜綱 Monocondyla			
イシノミ目 Archeognatha	3. Thysanura	2. Thysanura	4. Thysanura
双丘亜綱 Dicondyla			
総尾下綱 Zygentoma			
シミ目 Thysanura	3. Thysanura	2. Thysanura	4. Thysanura
有翅下綱 Pterygota	無翅亜綱 Pterygota	Pterygota	Pterygota
旧翅節 Palaeoptera			
カゲロウ目 Ephemeroptera	4. Ephemeroptera	3. Ephemerida	5. Ephemerida
トンボ目 Odonata	5. Odonata	4. Odonata	6. Odonata
新翅節 Neoptera			
多新翅亜節 Polyneoptera			
ハサミムシ目 Dermaptera	6. Dermaptera	5. Dermaptera	7. Dermaptera 8. Diploglossata
ジュズヒゲムシ目 Zoraptera	7. Psocoptera	6. Zoraptera	9. Zoraptera
カワゲラ目 Plecoptera	8. Plecoptera	7. Plecoptera	10. Perlariae
ゴキブリ目 Blattodea	9. Orthoptera	8. Orthoptera	11. Blattariae 12. Isoptera
	10. Isoptera	9. Isoptera	
カマキリ目 Mantodea	9. Orthoptera	8. Orthoptera	13. Mantodea
ナナフシ目 Phasmatodea	9. Orthoptera	8. Orthoptera	14. Phasmida
バッタ目 Orthoptera	9. Orthoptera	8. Orthoptera	15. Saltatoria
ガロアムシ目 Grylloblattodea	-	-	-
カカトアルキ目 Mantophasmatodea	-	-	-
シロアリモドキ目 Embioptera	11. Embioptera	10. Embiidina	16. Embiodea
新性亜節 Eumetabola			
準新翅下節 Paraneoptera			
アザミウマ目 Thysanoptera	12. Thysanoptera	11. Thysanoptera	17. Thysanoptera

(表 1.2.3. 続き)

分類群	Immus (1925)	Comstock(1925)	Handirsch(1930)
カメムシ目 Hemiptera	13. Hemiptera	12. Hemiptera	18. Hemiptera
		13. Homoptera	19. Homoptera
カジリムシ目 Psocodea	7. Psocoptera	14. Corrodentia	20. Corrodentia
	14. Anopleura	15. Anopleura	21. Siphunculata
		16. Mallophaga	22. Mallophaga
完全変態下節 Holometabola			
アミメカゲロウ目 Neuroptera	15. Neuroptera	17. Neuroptera	23. Neuroptera
ヘビトンボ目 Megaloptera	15. Neuroptera	17. Neuroptera	24. Megaloptera
ラクダムシ目 Raphidioptera	15. Neuroptera	17. Neuroptera	25. Rhaphididea
コウチュウ目 Coleoptera	16. Coleoptera	18. Coleoptera	26. Coleoptera
ネジレバネ目 Strepsiptera	17. Strepsiptera	19. Strepsiptera	27. Strepsiptera
ハエ目 Diptera	18. Diptera	20. Diptera	28. Diptera
ノミ目 Siphonaptera	19. Aphaniptera	21. Siphonaptera	29. Suctria
シリアゲムシ目 Mecoptera	20. Mecoptera	22. Mecoptera	30. Panorpatae
トビケラ目 Trichoptera	21. Trichoptera	23. Trichoptera	31. Trichoptera
チョウ目 Lepidoptera	22. Lepidoptera	24. Lepidoptera	32. Lepidoptera
ハチ目 Hymenoptera	23. Hymenoptera	25. Hymenoptera	33. Hymenoptera

第2章 昆虫概説

2.1 昆虫の多様性

2.1.1 地球上の生物種数

これまでに知られている地球上の生物の総種数は、約 203 万種となる。地球の生物は種レベルで非常に高い多様性を持っていると判断されよう。内訳を見ると、植物が約 32 万種、動物が 153 万種で、その他が菌類、プロチスタ（原生生物）、細菌類・古細菌類からなるモネラ（原核生物）である。また、地球上の生物の過半数の約 108 万種は節足動物の昆虫類で、いかに昆虫類が陸上で繁栄しているかがこの数字で分かり得る。陸上に適応したもう一つの動物群、脊椎動物では、哺乳類が約 5,700 種、鳥類を含めたハ虫類で 21,300 種（ただし、11,300 種が記録されている鳥類では、形態的に識別が困難な同胞種が多く存在する可能性から、実数はこの 2 倍の約 2 万種になる可能性も指摘されている(Martin, 1996)。他のハ虫類でも同様であろう）、両生類が 8,100 種、硬骨魚類が約 3 万種、そして軟骨魚類が 900 種となっている。

ところでこの約 203 万種と言う数値は、これまでに分類学者によって報告されたものの総計にすぎず、実際にははるかに多くの種が地球の熱帯多雨林を中心に生息しているであろうことが判明しつつある。意外なことに、熱帯林の生物学的な本格的調査は比較的近年に始まったばかりである。そして調査が始まると、そこには生物学者の想像をはるかに超えて圧倒的に多数の生物が生息している可能性の高いことが分かって来た。例えば、米国の Erwin (1982) はパナマの熱帯多雨林で、燻蒸剤を用いて 19 本の高木を徹底的に調べたところ、1 本の木に平均 1,200 種の甲虫が生息しており、しかもそれらの 80 パーセントは新種であった。甲虫類を広食性、狭食性、単食性に分け、1 種の植物に対応する単食性の甲虫を調べると、1 種の樹木につき 163 種が認められた。南米の樹木種数が約 5 万種であることから $5 \text{万} \times 163 \times 3/2$ (樹上性種 : 地表性種 = 2 : 1) により、南米の甲虫だけで 1,200 万種が生息すると推定した。この結果から、多くは昆虫類となる熱帯の節足動物種数を 3,000 万種と推定した。

R. May (1988) は、動物の体サイズと種数の関係が両対数に変換して $S \sim L^{-2}$ の関係式で表されることを示した(図 2.1.1)。この関係式に従うと、小型の動物は、膨大な種数が地球上に生息することになる。しかしその当時の実際の既記載種数は、体長 3.1-10 mm のゾーンを最大値として、それよりも小さなものの概記載種数は減少して居る。これらの小型の動物は、小さいために分類研究が進まず、圧倒的に記載されていないことによると考えた。

このような例が次々と報告されるに至って、地球上に生息する生物種数は少なく見積もって 500 万種と推定され、数千万種の可能性があると言われられた。中には地球上の種数を 1 億種以上と見積る研究者さえもいた。推定種数 1 億種は多すぎると言う意見も散見するが、海産自由生活性の線虫類のみで 1 億種と言う推定値が出ている(Lambshhead, 1993)。線虫類は、ほとんど全ての植物と昆虫に種特異的に寄生するとも考えられていることから、あながち極端な数値ではない

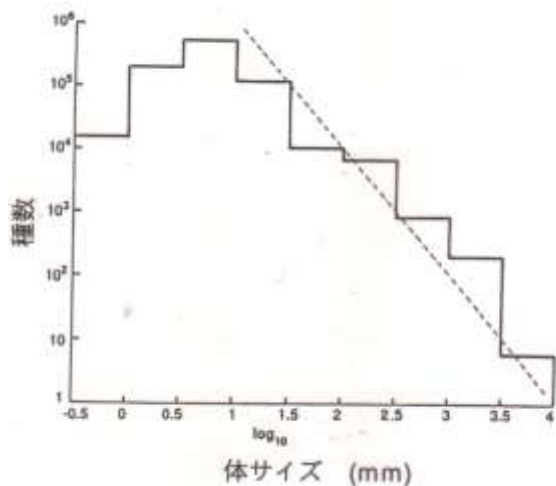


図 2.1.1. 陸上動物の体サイズ(体長; L)と種数(S)の関係. 両対数に変換して $S \sim L^{-2}$ の関係式が示される. この関係式に従うと, 小型の動物は, 膨大な種数が地球上に生息することになり, かつ圧倒的に記載されていないことになる. (May, 1988 による).

表 2.1.1. 地球上に生息する生物種数. Wilson, 1992; Systematic Agenda 2000, 1994; Heywood & Watson, 1995; Chapman, 2009; Zhang, 2013 等を参照して作成した.

生物群	既知種数	推定種数	注記
全生物	203 万* ¹	500 万- >1 億	
動物	153 万	500 万- >1 億	
脊椎動物	6 万 6,000	8 万 6,900	[原索類, 頭索類を除く]
哺乳類	5,700	5,700	[単弓類 Synapsida]
ハ虫類	21,300	25,000	[竜弓類 Sauropsida. 鳥類を含める. いわゆるハ虫類 10,000 種, 鳥類 11,300 種]
両生類	8,100	15,000	
硬骨魚類	3 万	4 万	
軟骨魚類	900	1,200	
節足動物	125 万	300 万-1 億	
昆虫類	108 万	300 万-1 億	
側昆虫類・コムシ類	9,000	5 万 - 10 万	
甲殻類	4 万 7,000	15 万	
クモ形類	10 万	75 万-100 万	

多足類	1万6,000	9万-10万	
軟体動物	8万5,000	20万	
線虫類	2万5,000	50万-1億	
その他	11万	40万-50万	
植物	32万	40万-50万	
菌類	12万	100万-150万	
プロチスタ	5万3,000	10万-20万	
細菌・古細菌類	7,600	40万-300万	
[ウイルス	2,100	40万-50万]	生物とは見なし難い

*1: Chapman (2009)では189万種とし、“Catalogue of Life” 2020年3月段階の数値では180万種として
いる。

との指摘もある。その一方で、特定地域の既知種の数から全体数を見積る方法は、過大な推定値を導く可能性があるとの指摘もある。もしこの数字が正しければ、種多様性の高い昆虫類の種数を仮に3,000万種として、海産自由生活性線虫類1億種、昆虫寄生性線虫類3,000万種として、動物だけで1億6,000万種以上が地球に生息することになる。ただし、線虫類の推定未記載種数は50万種から1億種までの意見が有り、実情は桁数すら定かではない。しかし、そうとう多数の未記載種が存在するのは事実である。線虫類では、学名の与えられている種を採集することの方が困難との事である。研究の良く進んでいる脊椎動物においても、まだ少なからずの未記載種が存在し、例えば南米アマゾンの魚類は現在約2,000種が知られているが、6,000種が現存する可能性が指摘されている。



図 2.1.2. 地球の生物相の解明率。地球上の推定総種数を1000万種とした場合。

仮に地球上の生物種数を少なく見積もって 1,000 万種としても、現在私達が発見し、人類の知識として把握している種は、地球上に生息しているであろう全種のせいぜい 20 パーセント程度とすることである(図 2.1.2)。しかも、その多様性の高さに私達は気づいたばかりでもあり、解明への具体的な対策のめどすら立っていない状況にある。かくして、ゲノムで 30 億対のヒトの DNA 塩基配列の素読は終了しても、地球上に生息している生物種数はその桁数さえはつきりせず、地球の生物の全貌がほぼ解明されるのは一体いつになるのか分からない。地球上の全生物種を、人類は滅ぶ前に解明できるだろうかとの皮肉な研究者さえいる。

日本の生物の総種数推定

前述のように、海産自由生活性の線虫類で 1 億種と言う推定値があるが、この数字を用いた場合、日本の経済水域を全海洋の 1% として単純に計算すると、日本の海には 100 万種の海産自由生活型線虫類が生息していることになる。ところが現在記録されている種数はわずかに 70 種程度である(白山, 1996, 2000)。線虫分類学者は、今後 90 万種以上を発見し、記載して行く必要があることになる。

地域の生物種数を推定する場合、特定の生物群を精査し、それから得られた数値をもとに比率によって全種数を推定する方法もある。この方法を用いる場合、精査され、基準となる動物群の数値がある場合に適用可能であり、基準値から調査不足の地域の動物数を推定することになる。このような比率による地域生物相の種数推定法により、日本の動物の所産種数を比較すると、日本の動物種数は世界の種数の 2% 程度のようなものである(表 2.1.2)。ここで用いた動物群は世界で最も良く調査されていると判断した昆虫類のチョウとトンボ、脊椎動物の哺乳類、鳥類、鳥類を除くハ虫類、両生類である。鳥類の数値が 5.6 と高く示されているが、鳥では渡りによって長距離

表 2.1.2. 日本及び世界で良く調べられている動物の種数.

日本には世界の約 2% に当たる種が生息する。*) : 長距離移動者の多い鳥類を除く。

	種数		日本の所産種数の割合
	日本	世界	
昆虫類			
トンボ	185	6,000	3.1
チョウ	296	20,000	1.5
脊椎動物			
哺乳類	130	5,700	2.2
鳥類	633	11,300	5.6
ハ虫類	85	10,000	0.9
両生類	76	8,100	0.9

を移動する種が少なくなく、そのために世界の総種数に対する日本の所産種数の割合が高く示されたのであろうと推察している。もし、地球上に 1,000 万種の生物が存在するとすれば、日本の生物はその 2%で 20 万種、1 億種存在するとすれば 200 万種が生息することになる。現在、動物界での日本の既知種数は約 60,000 種であるが(柘原, 2004), 未記録種数は線形動物では少なくとも 10 万種、クモ類で約 8,000 種が存在すると推定されており、既知種数の約半数になる昆虫類では未記録種数の全体的な推定はなされていない。植物や菌類等も含めた日本産全生物種数で見ると、今日約 9 万種が知られており、未記録種数はその 3 倍から 30 倍と言われている。一方、日本の推定生物種数を 30 万種から 300 万種と取り、2 パーセントの係数を適用すると、世界の生物種数は 1,500 万種から 1 億 5,000 万種と言う事になる。表 5 には、日本のハチ目(膜翅目)の種数から、世界のハチ目の種数を推定する結果を示した。日本からは 1989 年段階で 4,359 種のハチ類が知られているが、少なくとも 3 万種は生息するだろうと推定されている。例えば、8 つの科が含まれる寄生蜂類 *Parasitica* だけでも、これらの既知種数約 2,100 種に対して推定所産種数約 20,000 種の値が示されている(松村, 1990)。

表 2.1.3. ハチ目の地球上での推定種数。M は 100 万を示す。

日本の動物種数が世界の所産種数の 2%であり、日本でのハチ目の種数が 3 万種ならば世界に 150 万種のハチが生息し、4 万種ならば 200 万種が生息することになる。

日本での推定種数	日本の所産種数の世界における種数の割合 (%)		
	1	2	3
10,000	1.0 M	0.5 M	0.3 M
20,000	2.0 M	1.0 M	0.7 M
30,000	3.0 M	1.5 M	1.0 M
40,000	4.0 M	2.0 M	1.3 M

2.1.2 昆虫の種多様性のパターン

生物の多様性とは、地球上に生息する全ての生物種の多様な存在様式を指し、動物、植物から細菌類に至るまで全ての生命現象を言う。生物多様性そのものは、遺伝的多様性から個体群あるいは種、群集、生態系、そして生息地全般の景観(ランドスケープ)レベルの多様性まで、幾層もの階層構造を持ち、互いに関連しあう。遺伝子、種、生物群集、生態系がどれも多様でありさまざまな関係により生物多様性を作り出している。

地球規模で種レベルでの多様性のパターンを見ると、基本的に高緯度地域では所産種数が少なく、熱帯地方では著しく高い多様性を示し、緯度に即した多様性の変化を多様性の緯度傾斜 (Latitudinal diversity gradient) と呼んでいる(第5章で解説する)。生物多様性はどの地域でも一定ではなく、地域ごとに異なった多様性を示す。

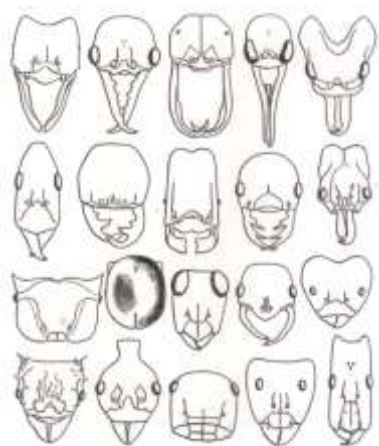


図 2.1.3. アリの頭部. 正面観からの図. ここに描かれた 20 種のアリは現存するアリ類 13,835 種(2020 年 10 月)のわずか 700 分の 1 の数でしかない. (Wheeler, 1910 より).

多くの動物や植物は熱帯地域で最も高い種多様性を示している. このパターンの例外を示すものは一部のグループに限られる. 例えば昆虫類やクモ類に捕食寄生するヒメバチ類では温帯域で最も多くの種が見られる. 南北に細長い日本で見ると、緯度による種多様度の違いは劇的に変化する. 図 2.1.4 は、アリを例に緯度と所産種数を示したもので、これまでのアリの分布記録をま

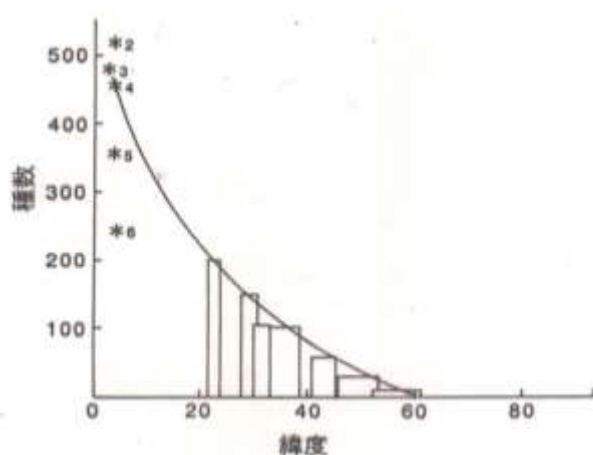


図 2.1.4. アリ類の緯度と所産種数との関係. アジア地域(カムチャッカから熱帯アジア)における多様性の緯度傾斜. *2~*6: マレー半島およびボルネオ島の各熱帯多雨林での種数.

とめると、北海道には 62 種が分布している。それに対して、四国では約 100 種が、九州では 130 種が、そして南西諸島では 190 種が記録されている。さらに九州とはほぼ同じ面積である台湾では約 200 種ものアリが記録されている。これが熱帯地域へ行くと種数はさらに著しく増加する。熱帯での調査はまだ始まったばかりと言えるが、Wilson (1987) による南米ペルーの有名な例では、たった 1 本のマメ科植物の木から何と 26 属 43 種ものアリが採集されている。この数字は英国全土に生息するアリの全種数と等しい。また同様に、ペルーの熱帯多雨林での記録では、わずか 2.5 ha(100m x 250m)の林床に 250 種以上、同じく 8 ha を調べて 300 種以上が得られたと言った記録がある(Cover et al., 1990)。熱帯では、日本産のアリ全種数に匹敵する種がわずか 8 ha の中に見られるのである。東南アジアの熱帯多雨林でも高い種多様性を示す。例えばボルネオのサバの樹林 0.06 km²で 524 種、マレー半島のパソ林 0.25 km²で 467 種が得られたと言った報告が見られる(山根, 2002)。

生物群集の多様性を解析するにあたっては、群集の同質性(あるいは異質性)と群集の空間スケールとを把握することはとりわけ重要である。例えば南北に細長い日本では、平野部において亜寒帯から亜熱帯までが存在する。そのため動物相では動物地理区上の旧北区と東洋区が区分され、旧北区系種と東洋区系種が混在した地域も広範に見られる。中規模から大規模地域レベルでの生物群集の構造や分類は、生態学や環境保全研究を行う際に、取り扱う地域や比較の妥当性等についての重要な枠組みを提供する。異質な生物相を示す地域間であるにも拘わらず、同質との仮定のもとに地域間の資料の比較を行ったのでは、その結果は妥当性を欠くものとなろう。

群集の空間構造を考えると最小の単位としてパッチ群集(patch community)がある。群集を構成する全ての種が直接相互作用できる程度のサイズを言う。さらには局所群集(local community)があり、さらに大きなスケールで地域群集(regional community)が存在する(図 2.1.5)。これは地域群集が複数の局所群集を含み、局所群集が複数のパッチ群集を含むと言った階層構造をなす。

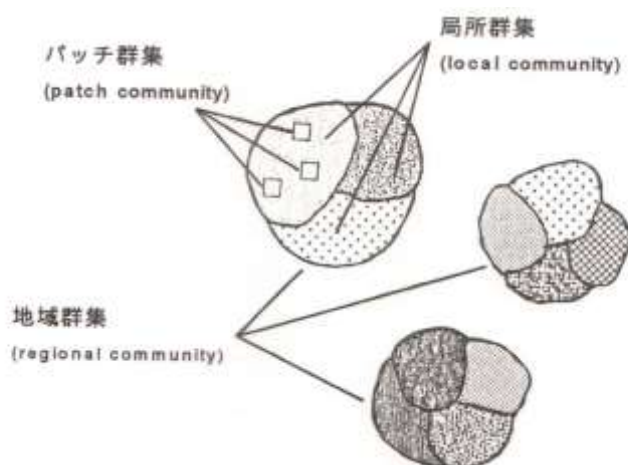


図 2.1.5. 生物群集の階層構造。地域群集が複数の局所群集を含み、局所群集が複数のパッチ群集を含むと言った階層構造をなす。

た階層構造をなしている. このような空間構造に合わせて種多様度を階層的に理解することが可能となる. ここでも多様性を理解する際に, 生物の組成の地域や階層ごとの相互作用を持つ種の集合体としてのまとまりを単位とした群集を切り出す作業が必要となって来る.

種多様度の測定 1) 多様度指数

生物群集の多様性を表現する際には, 種数の豊富さ(species richness)と各種の間の個体数における均等性あるいは均衡度(個体群構成; evenness または equitability と呼ぶ)を組み込んで数値として反映させる多様度指数(diversity index)を用いることが多い (図 2.1.6). 種数の豊富さを測定するならば, 得られた総種数を比較することも考えられ, 実際にそのような報文も多い. しかし, 生物種数は調査面積のサイズと強く相関することから, もし地域間の比較を行うのであれば, 調査面積を同一のサイズに揃えなければ比較にならない. また, 均衡度は単独での使用により多様性を表現することはできない. 生物多様性を測定することの重要性から, 今日まで多くの多様度指数が提案され, さまざまな生物群集間の比較に用いられて来た. Peet (1974)は, これらの多様度指数を 1)種数を直接的に評価する species richness indices と, 2)種数と均衡度を組み入れた heterogeneity indices に分け, 2)をさらに群集中の稀な種の数の変化に良く反応するタイプ I 型と, 優占種の個体数変化に良く反応するタイプ II 型とに区分した. Magurran (1988)では, 1)種数を表示する指数 species richness indices, 2)個体数を考慮し, 個体数が一定の分布型となることを仮定する指数 species abundance models, 3)種数と均衡度による指数

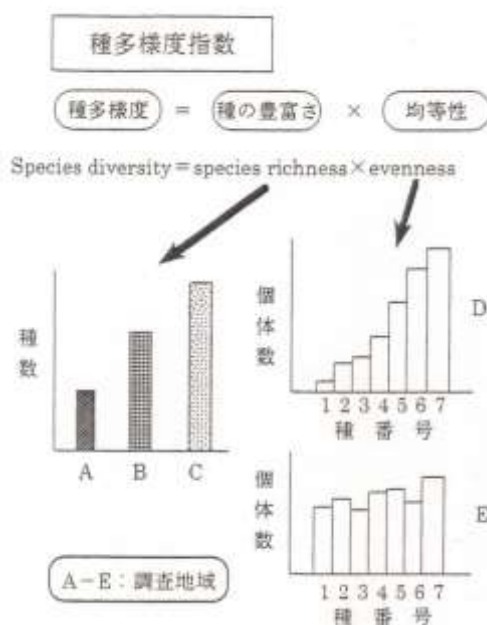


図 2.1.6. 種多様度指数の概念. 種多様性は, 基本的に群の中の種の豊富さ(species richness)と各種の間の均等性(evenness)とを結合させた統計量である. A-C 地域を種数で比較した場合, 種数の多い C 地域の多様性が最も高いと判断される. また, D 地域と E 地域との比較では, 種数と個体数関係における均等性の高い E 地域の方が異なった種との遭遇確率が高く, より多様であると判断される.

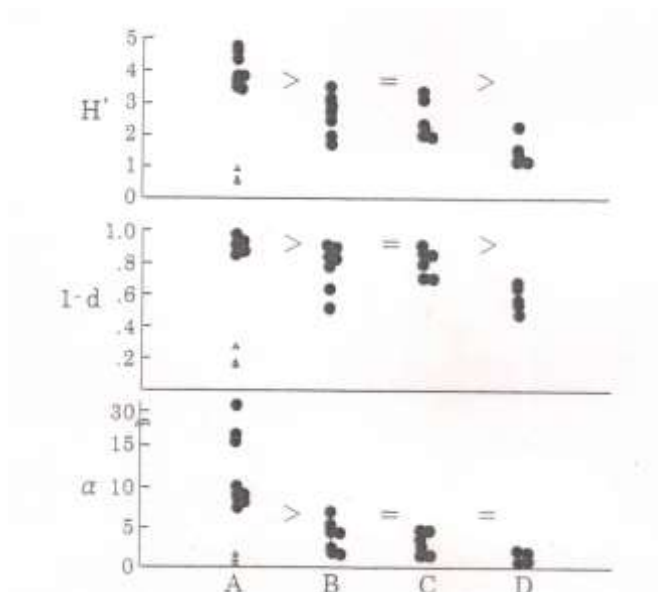


図 2.1.7. 日本、台湾の 5 タイプの樹林におけるアリ群集の種多様度. H' : シャノン-ウィーナー (Shannon-Wiener) 関数, $1-d$: シンプソン(Simpson)多様度, α : フィシャー(Fisher)の多様度 α .
 A: 亜熱帯多雨林 (台湾, 琉球列島), B: 暖温帯照葉樹林 (本州), C: 冷温帯夏緑樹林 (本州, 北海道), D: 寒温帯(亜寒帯)針葉樹林 (本州). Δ : マングローブ林 (琉球列島). $>$: 有意差あり, $=$: 有意差なし.

indices based on the proportional abundance of species とに区分している. しかしながら, いずれにせよ異なった多様度指数を用いると異なる結果が得られる場合が多く, 生物群集の種多様度の研究を前進させるためにも, より有効な多様度指数を選定しておく必要が生じている.

図 2.1.7 は日本と台湾の亜熱帯から寒温帯 (亜寒帯) までの樹林 38 ケ所で測定したアリの種数と巢数 (通常の昆虫類では個体数になる) の関係を 3 つの多様度指数, つまりシャノン・ウィーナー関数 (H' ; シャノン・ウィーナー関数とも呼ばれる; 表 2.1.4 の 21)), シンプソンの多様度指数 ($1-d$; 表 2.1.4 の 13)), フィシャーの多様度指数 (α ; 表 2.1.4 の 45)) によって計算した結果である (寺山, 1999).

図 2.1.7 から, 自然林あるいは準自然林に見られるアリ群集の種多様性が亜熱帯, 暖帯, 温帯, 亜寒帯の順に低下していることが分かる. ただし, 分散分析 (ANOVA) の結果 (H' ; $F = 27.12$, $df = 3$, $P < 0.01$; d' ; $F = 21.12$, $df = 3$, $P < 0.01$; α ; $F = 9.38$, $df = 3$, $P < 0.01$) を受けて, 各自然林の多様度の平均値間の有意差を Turkey-Kramer 法により検定した結果は, 用いた指数によって有意差の有無に違いが生じている. これらは多様度の判別力の相違を示していると言えよう.

表 2.1.4 に代表的な多様度指数を示した. 多様度指数の適格性としては, 1) サンプル・サイズによる数値の変動が出にくいこと, 2) 指数の意味が適正で分かり易いこと, 3) 判別力が高く, かつ相違が適正に表現されることで, かつ 1)-3) の多様度指数そのものの性質とは別のもの

であるが、4) 広範に用いられており、比較のための資料が多いこと、さらには1)-3)が全く同じであれば、5)より単純な式の方が優れたものと言えるであろう(伊藤, 1990; Magurran, 1988; 森下, 1996)。さらにLande (1996)は数理的にノンパラメトリックであることと凹関数であることを挙げている。表 2.1.4 中の 1)-6)は総個体数に対する標本種数の割合でいずれも類似の指数であり、かつ種の豊富性要素にバイアスがかかった指数である。これらはサンプル・サイズの影響を大きく受ける。種数を用いて地域間の比較を行うのであれば、多様度の尺度としては問題が多いが面積あたりの種数、つまり種密度(species density; number of species/area)で表すべきであろう。一方、表 2.1.4 中の 44)-57)は均等度に重みのかかっている指数で、生物群集の多様性を表現する目的で使う場合は、それ単独での使用は不適切であろう(Peet, 1974; Kobayashi, 1981)。また、基本的に $1/A$ や $1-A$ の形にしたものは数値が 1 から 0 の間をとることから、判別力が低下するものと思われる。

上記の4つの条件の内、重要な 1)-3)の基準に基本的の適合しており、4)や 5)を参照することによって、適用が勧められると判断されるものは、シンプソン多様度の系列の $\ln(1/d)$, $(1-d)$, あるいはこれと同類の $1/d$ や $\sqrt{1/d}$, 森下の提案した H' (およびこれと同類の H'_h , $\text{Exp}H'$, $\text{Exp}H'_h$ など)、および希釈法(rerefaction method)の一つである $S(100)$, $S'(n)$ (およびこれらに関連する b , b') あたりであろう。

シンプソン多様度の系列では、森下(1996)は $1/d$ を、Lande (1996)は $1-d$ を、伊藤・佐藤(2002)は $\ln(1/d)$ をそれぞれ勧めている。Lande は $1-d$ がサンプル・サイズの影響を受けず、信頼限界の幅も小さく最も良い多様度指数であると結論を下した。一方、森下は最大値 1 を取ることから検出力に劣り、実用には適切でないとしている。一方、Lande(1996)は $1/d$ は凹関数ではない事から、群集間の多様度の貢献が負になる場合があると言ったおかしな挙動を示す場合があるとしている。伊藤・佐藤(2002)によると、 $\ln(1/d)$ は凹関数で、かつ 1 以上の値を取り、検出力も比較的良形で最も良い指数であるとしている。一方で、森下(1996)は $\ln(1/d)$ は総種数の大きさを良く反映しないとしている。

多くの書籍に紹介されており、多様度測定に頻繁に用いられて来た Shannon-Wiener 関数(情報理論の教科書 Shannon & Weaver (1949)で良く知られるようになった事から Shannon-Weaver 関数と呼ばれて来た。しかし、式そのものは Shannon と Wiener が独立に提唱したものである) H' は、サンプル・サイズにさうとう大きく影響を受ける事が森下(1996)によって判明し、実用には不適切とした(ただし、 H' は Kobayashi (1981)の解析では、 $1-d$ よりもサンプル・サイズによる影響が小さく表れており、サンプル・サイズによる影響は小さいと言う異論もある)。Peet (1974)が最も良い指数とした指数型 H' (表 2.1.4 中の 26)も同様であろう。森下の見解を採用するのならば、 H' は推奨されず、用いるのであるならば、森下(1996)の Shannon-Wiener 関数を補正した H' の系列の指数であろう。さらに、これまで多用されて来た Fisher の多様度指数 α (表 2.1.4 中の 45)は、サンプル・サイズの影響が強くなるとともに、種の豊富性へのバイアスが強く出る指数である。しかし、森下(1996)は小サンプルに限るのならば、多様度指数として用いる事が可能との見解を示している。本指数は理論的に、サンプルから 1

表 2.1.4. 多様度指数の例. Q: 群集内総種数 (取りうる最大値), S: 標本種数, Sn: 標本中の個体数 n をもつ種の数. S₁: 標本中に 1 個体のみ出現した種数, N(=Σni): 総個体数, ni: 標本中の第 i 番目の種の個体数, Z: 個体数による順位. a, b, c, m, n, α, β, λ, A: パラメーター. (モデル式の出典は寺山(2006)を参照).

モデル式の略号	モデル式	出典	適格性
1) P	S/N	Motomura, 1943	#1, \$1
2) D _{GL}	S/logN	Gleason, 1922; Odum et al., 1960	#1, \$1
3) D _{MG}	(S-1)/lnN	Margalef, 1968	#1, \$1
4) D _M	logS/lnN	Menhinick, 1964	#1, \$1
5) D _{MS}	S/√N	Menhinick, 1964	#1, \$1
6) K _K	√S/lnN	Kobayashi & Kimura, 1994	#1, \$1
7) β	$[N(N-1)]/[\sum xi(xi-1)]$, ($=1/[\sum xi(xi-1)/N(N-1)]$)	Morisita, 1962, 1967	(#1), +
8) Nβ	$N[N(N-1)]/[\sum xi(xi-1)]$	Brillouin, 1951; Margalef, 1957, 1958; Morisita, 1967 (Nβ ≈ NH' ≈ Margalef's index I)	#1
9) lnβ	$\ln[N(N-1)]/[\sum xi(xi-1)]$	Morisita, 1996	
10) √1/d	$\sqrt{[N(N-1)]/[\sum xi(xi-1)]}$	Morisita, 1996	
11) kβ	$S=[1-\beta(N/k\beta-1)^{-k}]$	Brian, 1953	#2, 3
12) 1/d	$1/\sum (xi/N)^2$	Simpson, 1949; Kimoto, 1975; Krebs, 1978	+
13) 1-d	$1-\sum (xi/N)^2$	Berger & Parker, 1970	#2, +
14) D'	$1-[\sum xi(xi-1)]/N(N-1)$	Pielou, 1969	#2
15) D''	$1-\sqrt{\sum (xi/N)^2}$	MacIntosh, 1967; Auclair & Goff, 1971	#2
16) D _{max}	$[1-\sum (xi/N)^2]/[1-\sum (xi/N)^2]_{\max}$, ($=1-\sum (xi/N)^2/N)/(1-1/s)$)	Itow, 1990	#1
17) Δ1	$[N/(N-1)] \cdot [1-\sum (xi/N)^2]$	Hurlbert, 1971	#1, 2
18) λ(v)	$\lambda(v) \cdot \ln[1+(e^{v\lambda}-1)N]$	Kobayashi, 1979, 1980, 1981	#1, 3
19) D _K	$Q[1-(Q/(Q-1))^{1/A}N]^{-A}$	Kobayashi, 1981	#1, 3
20) K _r	$(1/2X_n + \sum_i + 1/2X_m)/[\ln(R_2/R_1)]$	Kempton & Taylor, 1976	#1, 3
21) H'	$-\sum (xi/N) \ln(xi/N)$	Shannon, 1949; Wiener, 1949	#1, +
22) NH'	$-(Q-1/2N)[\sum (xi/N) \ln(xi/N)]$	Pielou, 1966	#1
23) H'	$-\sum (xi/N) [\ln(xi/N)] + A/[2N + (A/3.3)]$, A=S+S _{1}[S/S-S₁], (≈ logβ + 0.45)}	Morisita, 1996	#3
24) H' _s	$-\sum (xi/N) \ln(xi/N) + S-1/N[1+[(S-1)/N]^2]$	Morisita, 1996	#3
25) H' _s	logβ + 0.45	Morisita, 1996	
26) ExpH'	e ^{tr}	Sheldon, 1969	#1
27) ExpH'	e ^{tr}	Morisita, 1996	#3
28) ExpH'h	e ^{tr}	Morisita, 1996	#3
29) ExpH'β	e ^{trβ}	Morisita, 1996	#3
30) Exp1/2H'	e ^{1/2tr}	Morisita, 1996	#3
31) Exp1/2H'h	e ^{1/2tr}	Morisita, 1996	#3
32) Exp1/2H'β	e ^{1/2trβ}	Morisita, 1996	#3

(表の続き)

33) Ec	$S/(\ln xi - \ln xs)$	Whittaker, 1972	#1
34) E'c	$S/[4\sqrt{\Sigma(\ln xi - \ln x)^2}/S]$	Whittaker, 1972	#1
35) M.D	$(N - \sqrt{\Sigma xi^2})/(N - \sqrt{N})$	MacIntosh, 1967	#1, 2
36) N*	N_{max}/N	Berger & Parker, 1970	#1, 2
37) S(n)	$\Sigma \left[1 - \left[\frac{(N-xi)}{n} \right] \left[\frac{N}{n} \right] \right]$	Hurlbert, 1971	
38) S(100)	$\Sigma \left[1 - \left[\frac{(N-xi)}{100} \right] \left[\frac{N}{100} \right] \right]$	Itow, 1984 (モデル式37)を n=100で固定したもの)	
39) S'(n)	$\Sigma [1 - (1 - n/N)^n]$	Morisita, 1996	
40) b	$(S(100) - S(50)) / (\log 100 - \log 50)$	Itow, 1984	
41) b'	$(S'(100) - S'(50)) / (\log 100 - \log 50)$, $S'(100) = \Sigma [1 - (1 - 100/N)^n]$	Morisita, 1996	
42) H _B	$(\log N! - \Sigma \log ni!) / N$	Brillouin, 1962	(#1, 2), #3
43) 1/a	$a_x = b + \ln n$ (1/a が多様度を表す)	Motomura, 1932	#1, (\$1)
44) c	$S_x = c/n^c$ (c が多様度を表す)	Corbert in Fisher et al., 1943	#1, (\$1)
45) α	$S = \alpha \ln(1 + N/\alpha)$ (α が多様度を表す)	Fisher et al., 1943	#1, (\$1) +
46) 1/L	$1/Q \cdot [\Sigma xi(xi-1)/N(N-1)]$	Morisita, 1996	#1, \$2
47) √1/L	$\sqrt{1/Q \cdot [\Sigma xi(xi-1)/N(N-1)]}$	Morisita, 1996	#1, \$2
48) Dw	$[S(S-1)/N] (1 - n/N)^{n-1}$	Webb, 1974; May, 1975	\$2
49) J'	$[-\Sigma (xi/N) \ln(xi/N)] / \ln S$	Pielou, 1966	#1, 2, \$2
50) J'	$H'/\ln Q$	Morisita, 1996	#1, \$2
51) E	eH'/S	Buzas & Gibson, 1969	#1, 2, \$2
52) E'	eH'/Q	Morisita, 1996	(#1), \$2
53) H _{BE}	$[(\ln xi - \Sigma \ln xi!) / N] / [(\ln xi - \Sigma \ln xi!) / N]_{max}$	Pielou, 1969	#1, 3, \$2
54) ε	H'/Q	Loyd & Ghelardi, 1964	#1, \$2
55) V	$\Delta l / \Delta max$	Hurlbert & Ghelardi, 1964	#1, \$2
56) H'r	$1/18[S'(100) + 1.45]$	Morisita, 1996	\$2
57) E'(100)	$S'(100)/Q(1 - e^{-100/Q})$	Morisita, 1996	\$2

#1: サンプルサイズの影響が大きく表れる. #2: 判別能力が低い. #3: 計算が煩雑. \$1: 種の豊富性要素のバイアスが高い (1-6). \$2: 均衡度要素のバイアスが高い(46-57). 同物異名: 7=12, 13=14. 43≐44 ≐45. +: 広範に用いられている(資料間の比較が容易となり, 好適な特徴).

個体で見い出される種数の理論値を示すものである. 多様度指数の吟味, 評価についての研究はまだ不十分で, 意見が異なるものは多いし, さらに本格的な検討を受けていない指数も存在する.

種多様度の測定 2) β-多様度指数

Whittaker (1960, 1972)は階層構造を持つ生物群集には幾つかの多様性のタイプが存在すると言う重要な事に気づき, 一つの生息地内の群集の多様性を α-多様度(α-diversity), 生息地間あるいは環境傾度に沿っての多様度の違いを表す, β-多様度(β-diversity), 複数の生息地が集

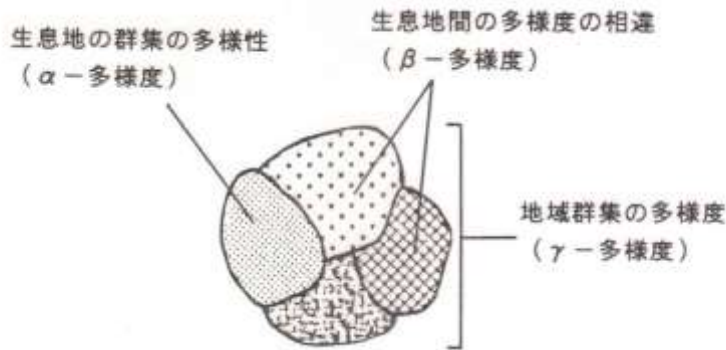


図 2.1.8. 生物群集における多様性の区分. α -, β -, γ -多様度.

まった地域群集の多様性を γ -多様度(γ -diversity)と呼んだ. これらの多様度間関係は $\gamma = \alpha + \beta$ で表現することができる(Lande, 1996).

群集構成の差異の程度を表す同様な考え方は MacArthur (1965)にも見られ, 1つの生息地内の種多様性は生息地(ハビタット)内多様性(within-habitat diversity)と呼び, 異なる生息地間の種組成の差異を生息地(ハビタット)間多様性(between-habitat diversity)と呼んだ.

β -多様性の最も単純な尺度は, 個体数情報がなく種組成のみの情報を用いるもので, 全サンプルの出現種数 γ と 1 サンプル当たりの平均出現種数 α の比, $\beta = \gamma / \alpha$ で示される. β -多様度は基本的に環境傾度に沿って群集構造が連続的にあるいはギャップとして変化し, そのために環境傾度の端から端までの間での種の回転の大きさによって示される. 表 12 にこれまでの章で取り上げなかった β -多様度を示す指数をまとめた. 所産種数に個体数情報が存在する場合は, Morisita (1997)の Shannon-Wiener 関数を補正した H' を利用して計算する事が可能である. $\gamma = \alpha + \beta$ である事から, $H'\beta = H'\gamma + H'\beta$ となる.

表 2.1.5. 種組成データに用いる β -多様度指数. a: 両地域(x, y)の共通種数, b: x 地域に見られる種数, c: y 地域に見られる種数. N: 方形区数. (Koleff et al., 2003a, b; Koleff & Gaston, 2001 を参照). 出典は寺山(2006)を参照.

式の略称	モデル式	出典
1) β_w	$(a+b+c)/[2a+b+c]/2]$	Whittaker, 1960
2) β_{-1}	$\beta_w - 1$	Harrison et al., 1992
3) β_c	$(b+c)/2$	Cody, 1975
4) β_t	$(b+c)/(2a+b+c)$	Wilson & Shmida, 1984
5) β_{me}	$\beta_t/(N-1)$	Mourelle & Ezcurra, 1997

6) β_j	$a/(a+b+c)$	Magurran, 1988; Southwood & Henderson, 2000
7) β_{-2}	$\min(b,c)/[\max(b,c)+a]$	Harrison et al., 1992
8) β_{rs}	$2(bc+1)/[(a+b+c)(a+b+c+1)]$	Williams et al., 1999
9) β_{sim}	$\min(b,c)/[\min(b,c)+a]$	Lennon et al., 2001 (based on Simpson, 1943)
10) β_{gl}	$2 b-c / (2a+b+c)$	Lennon et al., 2001

同物異名 : 1)=2), 4)=5). 6) Jaccard index (1901)と同一.

2.1.3 種数・個体数関係

生物種数と個体数の間に見られる関係(species-abundance relationship)も古くから研究されて来た. 種数と個体数の関係から, 生物の多様性についてアプローチをかけた研究も存在する. 特に種数・累積個体数関係(species-accumulation relationship)から生物多様性を示すことが可能であり, 植生学では調査エリアのサイズの決定に用いられたりもしている. 昆虫においても, 地域内に設置する調査エリアのサイズ決定に用いられる. さらに, 面積を使わず, サンプルとして得られた個体数から種数を推定することも可能である. ただし, 自然界における種数・個体数関係の様式について, 具体的な決着は着いておらず, 種数・個体数関係を表すいくつものモデル式が提唱されている (表 2.1.6).

表 2.1.6. 種数・累積個体数関係を示すモデル式. x : 個体数. a, b, c, d : パラメーター. (Grassle & Maciolek, 1992; Flather, 1996 を参照). 出典は寺山(2006)参照.

式の名称	モデル式	パラメーター数	出典
1) Power function	$a x^b$	2	Arrhenius, 1921
2) Exponential function	$a + b \log(x)$	2	Gleason, 1922
3) Monad function	$a(x/b + x)$	2	Clench, 1979
4) Negative exponential	$a(1 - e^{-bx})$	2	Miller & Wiegert, 1989
5) Asymptotic regression	$a - b c^x$	3	Ratkowski, 1983
6) Rational function	$(a + bx)/(1 + cx)$	3	Ratkowski, 1990
7) Chapman-Richards	$a(1 - e^{-bx})^c$	3	Ratkowski, 1990
8) Beta-P distribution	$a[1 - \{1 + (x/c)^d\}^{-b}]$	4	Mielke & Johnson, 1974
9) Weibull distribution	$a[1 - e^{-(b(x-c)^d)}$	4	Brown & Mayer, 1988

7)は 4)の変型式で, 同類のものになる.

約 9 万個体の昆虫類を無差別に採集し、種数と個体数の関係を調べた結果がある (Siemann et al., 1996). これによると、9 万個体中に 1,167 種が認められ、目ごとにまとめると、小型の個体ほど単純に多くなることはなく、それぞれのグループでサイズのピークが認められた。また、種数 (I) と個体数 (S) の関係はべき関数モデルに適合させると、 $S = 1.05 I^{0.51}$ となった。よって本式は $S = I^{0.5}$ に近似させて理解することができる (図 2.1.5)。つまり、昆虫では 100 個体中に 10 種が存在し、1 万個体中には 100 種が存在することになる。もし、この回帰式が土壌線虫類やダニ類にもあてはまるとすれば、土壌 1 m² 当たり 100 万個体が生息する線虫類は 1 m² に 1,000 種は存在することになり、数万個体が見られるダニ類でも 100 種類以上が生息することになる。

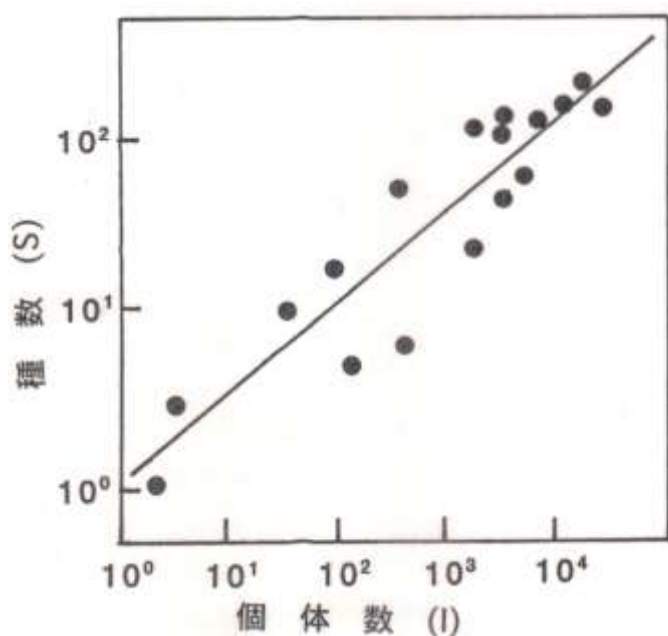


図 2.1.9. 昆虫類の種数と個体数との関係 (Siemann et al., 1996 より作成).

2.1.4 種数・面積関係

所産種数と調査面積に見られる関係

生物と地域の広がりの中に種数・面積関係が成り立つ事が判明している。面積の小さな地域と大きな地域を比較した場合、大きな地域ほどより多くの生物種数が見られることは古くから知られている。この面積の増加に伴い、そこに見られる生物種数が一定の規則性をもって増加する現象を種数・面積関係と呼び、群集生態学における包括的な規則性の一つとなる。種数・面積関係は多くの動物群が対象にされ、昆虫類を含め良く研究されて来た。

種数・面積関係は取り扱う面積の規模で、パターンが異なって来るようである。面積の規模で基本的に 3 つの段階が存在する。第一の小規模スケールでは、例えば植物群落内の面積と種数の

関係を示し、第二段階の中規模スケールでは島嶼や樹林を単位として、種数と面積の関係を論ずるものである。第三段階では大陸間レベルでの大規模スケールで、生物地理区レベルの生物進化が種数と面積の関係に関わっている可能性がある。

表 2.1.7 にこれまでに提出されている種数・面積関係のモデル式を示した。1)-3)は開放型のモデル式で、面積の増加とともに種数は増大する。ただし、面積の最大値は陸上生態系であれば陸地面積と言う事になり実質上上限が存在する。一方、4)-16)は閉鎖型のモデル式で標本面積が大きくなるとともに、標本種数は一定の上限値に収束する。面積が $10^2 - 10^7 \text{ km}^2$ 程度の中規模レベルのスケールで地域を取り扱う場合、種数と面積の関係はべき関数のモデル式 (Power function model: $S = C A^Z$ ($\log S = \log C + Z \log A$); S, 種数; A, 面積; C, Z, パラメーター)へ適合させる場合が多い(Williamson et al., 2001)。このモデル式は Preston の対数正規則 (1948, 1962)から導き出された $S = C A^{0.262}$ を近似させた4乗根則 ($S \propto C^{4\sqrt{Z}}$)により $S \approx C A^{0.25}$ の形で一般化させることもできる。ただし、種多様性には明瞭な緯度傾斜が存在することから、これを用いて地球規模で総種数を推定することは難しい。しかし、中規模レベルの地域を対象とする場合は、多くの研究例で高い相関が得られていることから、地域生物相の調査結果で示された種数が、そこに実在するであろう総種数のどのくらいをカバーしているかという種数の解明率を推定する方法としては利用可能であろう。対象とする生物群の標準化された種数・面積関係 (生物群によってパラメーターの値 C, Z が少しずつ異なる) の関係式が事前に出来ていれば、それを使って解明率、あるいは報告書の信頼度を評価することが可能であると考えている。例えば公園緑地の特定の生物相調査を実施した場合、調査の結果得られた値がその地域での標準化された回帰直線を有意に下回っていた場合には、回帰直線から示された値の差が調査の不十分さの程度を表わしているか、あるいは本当にその地点の種の豊富さが低いかのいずれかである場合が考えられるであろう。

近年、環境調査報告書や地域生物相の調査報告書等が多く印刷されるようになって来たが、これらの調査結果による種数がその調査地域の総種数、あるいは対象とする特定生物群の所産種数のどのくらいに該当するかを推定することは、調査精度を数値化し、さらに欠落している種数を推定するためにも重要な意味を持つ。ある地域の所産種数を推定する方法として、1)小面積であれば、調査面積を拡大させて行き、あるいは調査時間を増して行き、追加して得られる種数の増加を調べる累積種数曲線(species accumulation curve)や 2)種数・面積曲線(species-area curve)からの推定、3)個々の種の量的分布から種数個体数関係式 (例えば対数級数則や対数正規則、負の二項級数則への当て込み) に基づく方法、4)ジャックナイフ法やブートストラップ法を用いるノンパラメトリックな推定法等がある(Palmer, 1990; Baltarás, 1992; Gaston, 1996)。これらの内、1), 3), 4)は個体数データが必要であり、いずれも大規模な地域での種数推定は不可能である。地域の分布種リストのような種の採集データのみが存在する場合、得られた種目録から母群集中の総種数を推定する方法は、実質的には 2)の種数・面積関係(species-area relationship)を用いるのが至便となろう。

表 2.1.7. 種数・面積関係を表現するモデル式の例. a, b, c, d: パラメーター. (Tjorve, 2003; Williamson et al., 2001; Lomolino, 2001; Scheiner, 2003 を参照).

モデル式の名称	モデル式	パラメーター	漸近線の 有無	グラフの 形状
1) Power function	ax^b	2	no	convex
2) Exponential function 1	$a + b \log(x)$	2	no	convex
3) Exponential function 2	$a \exp(1 + x/b)$	2	no	convex
4) Monod	$a(x/(b+x))$	2	yes	convex
5) Negative exponential	$a(1 - \exp(-bx))$	2	yes	convex
6) Asymptotic regression	$a - bc^{-x}$	3	yes	convex
7) Rational function	$(a + bx)/(1 + cx)$	3	yes	convex
8) Logistic function	$a / (1 + \exp(-bx + c))$	3	yes	sigmoid
9) Gompertz mode	$a \exp(-\exp(bx + c))$	3	yes	sigmoid
10) Extreme value function	$a(1 - \exp(-\exp(bx + c)))$	3	yes	sigmoid
11) Morgan-Mercer-Flodin	$ax^c / (b + x^c)$	3	yes	sigmoid
12) Lomolino function	$a / (1 + (b \log(c/x)))$	3	yes	sigmoid
13) Chapman-Richards	$a(1 - \exp(-bx))^c$	3	yes	sigmoid
14) Culmative Weibull distribution	$a(1 - \exp(-bx^c))$	3	yes	sigmoid
15) Kobayashi	$a(1 - (1 + x/b)^{-c})$	3	yes	sigmoid
16) Cumulative beta-P distribution	$a(1 - (1 + (x/c)^d)^{-b})$	4	yes	sigmoid

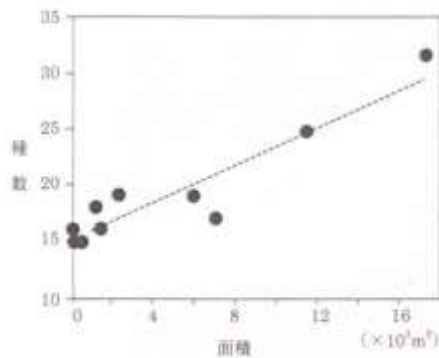


図 2.1.10. 小規模面積における種数・面積関係. 孤立林における面積とアリの所産種数. (橋本他, 1994 より).

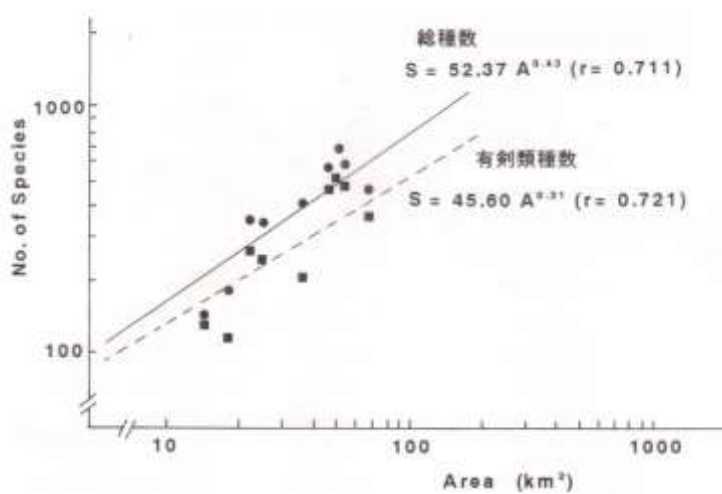


図 2.1.11. 中規模面積における種数・面積関係. 埼玉県の市町村単位での有剣ハチ類の種数(有剣類種数)ならびに有剣ハチ類+アリ類(総種数)の種数.

マッカーサーとウィルソン (MacArthur & Wilson, 1967) は、島での種数・面積関係の成立を島への生物の移入率と絶滅率によって説明を試みた. この移入・絶滅平衡仮説は、移入率が種を供給する大陸部からの距離に関連し、絶滅率は島の大きさに関連すると言う見解に立脚している. 昆虫類でも、面積が大きい島ほど、小さい島よりも多くの種数が見られ、所産種数と島面積の関係は通常ベキ関数式で表現される.

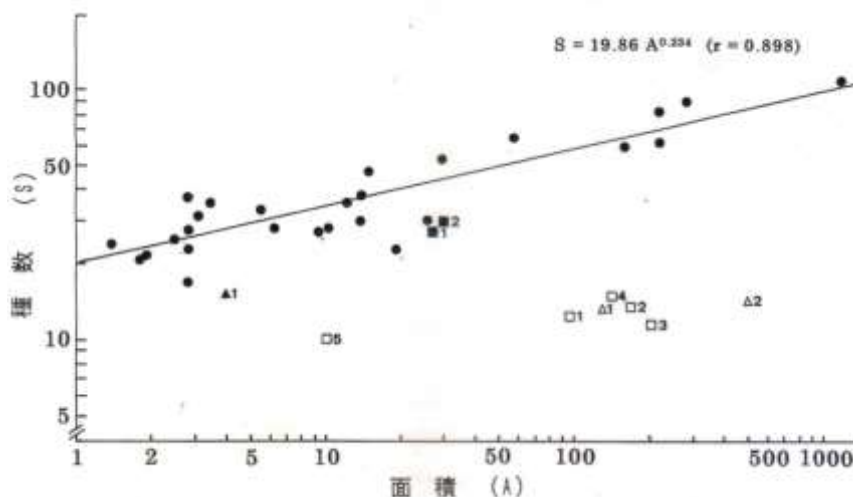


図 2.1.12. 沖縄県の島嶼におけるアリ類の種数・面積関係. ▲1: 尖閣諸島釣魚島, ■1: 大東諸島北大東島, ■2: 大東諸島南大東島. □1~□5: 北海道の島嶼, □1: 礼文島, □2: 利尻島, □3: 色丹島, □4: 奥尻島, □5: 渡島大島, △1, △2: マリアナ諸島, △1: サイパン島, △2: グラム島.

移入・絶滅平衡仮説を適用すると、小さい島は種数が少なく、大きい島では種数が少ない事
の理由は絶滅確率が小さい島ほど高いことで説明する。同一面積でも大陸部から近い島ほど種
数が多く、遠い島では種数が少ない事を、遠い島ほど島への移入率が低くなることで説明し、
島の種数はその移入率と絶滅率の平衡点で示されるとする説である。

図 2.1.12.を見ると、大陸部から遠く隔てられた海洋島(大洋島)では、面積当たりの種数が低
下している。例えば本土から約 1,000km 離れた小笠原諸島から、さらにそこから 1,000km も
隔てられて洋上に浮かぶマリアナ諸島では、大陸部と繋がったことのある陸橋島の南西諸島と
比べると、面積当たりの動物の種数は明らかに低い数値を示している。また、面積当たりの種
数の低下は、高緯度地域の島嶼でも顕著である。また、北海道周辺の島嶼では南西諸島の値に
比べて、面積当たりの種数は低下する。これは多様性の緯度傾斜の効果と判断される。

ただし、移入・絶滅平衡仮説だけが、島の種数・面積関係を説明するモデルではなく、他に
も現象を説明するいくつかの仮説が提唱されている。幾つかを紹介する。

生息地多様性仮説(Habitat diversity hypothesis)

環境の異質性の高さが生物の種数を決定するとする仮説である。特定の生息場所にしか生息できない種
は多く存在する。特に動物の種数は植物の多様性に依存する可能性がある。大きな島ほど多様な生息場所
が含まれ、より多くの種が生息できるとする。

種分化 - 面積関係(Speciation-area relationship)

大陸や隔離された島では、移入よりも種分化がより重要となって来る可能性がある。大きな島ほど種分
化が生じやすいであろう。

攪乱仮説(Disturbance hypothesis)

小さな島の方がより頻繁に攪乱を受ける可能性があり、頻繁な攪乱を受けることによって種数が限られ
て来るとする説。

種数 - エネルギー関係(Species-energy relationship)

種数は単純に島面積よりも、島の生産性(年間純一次生産量)に相関すると言う関係。ある場所での利用
可能なエネルギー量が多ければ、それだけ多くの個体数が生息可能となり、生息種数も増大するとしてい
る。

所産種数の支配要因の探索例

以上に示した仮説が複数あるように、動物種数を決定する要因が面積以外のものに支配されて
いる可能性は十分考えられる。面積的にはそれほど変りなくとも、平坦な種子島と山岳地域を持
つ屋久島とでは後者により多くの種が見られるように、環境と生物の関連、あるいは生物間の相
互作用を連想すれば、単純に面積のみで生物種数が決定されるとは思えないことにもうなずける

であろう。トカラ列島の島の面積、植物種数とアリの所産種数比較でも島の面積よりも植物種数にアリの種多様性が影響を受けているように思える調査結果が出ている。さらに詳細な研究として、日本のアリの分布資料から、アリの所産種数とそれに影響を及ぼす主要な属性と考えられる植物種数、島面積、標高、雨量指数、陸塊からの距離との関係を重回帰分析によって解析した研究例がある(図 2.1.13)。その結果、アリの所産種数は、複数の要因が関連しつつ決定されると同時に、種数に最も影響を与えると思われる要因は、面積そのものよりも、むしろ植物種数によって決定されることが示された。ただし、植物種数は面積の影響を強く受けて決定されていることから、面積はアリの所産種数を間接的に決定する要因であるとも言えよう。また、植物種数においては、島の面積の他に標高も種数に大きな影響を与えると言う結果が示された。植物における標高の効果は重要であると考えられる。アリは植食性昆虫ではないが、現存量が大きくかつ広範に生物群集の食物網に関与している。その中には直接的、間接的なアリと植物との相互作用も大きな割合を占めて存在しているであろう。植物種数をアリにとっての住み場所や餌資源の量、質に関わる環境の多様度を表わす尺度と捉えると、アリの所産種数は、そのような環境の複数の要因から構成される多様性に反応して決定されていると言った解釈も成り立つ。生物群集のさまざまな種間関係の存在を仮定すれば、それらの関わりにおいて2つの生物群の多様性が強く相関していても不思議ではない。植物種数は面積の影響を強く受け、かつ標高にも影響を受けて決定されていることから、島面積はアリの所産種数を生息場所の多様性などの複数の要因を挟んで、間接的に決定する要因ではあるとも言えよう。

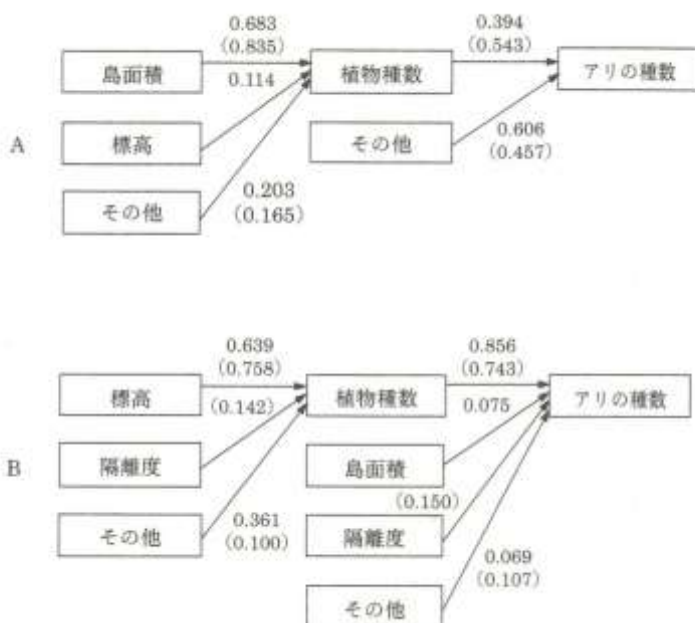


図 2.1.13. 重回帰分析によるパス・ダイアグラム。A：本州，四国，九州周辺の島嶼(n=14) B：琉球列島(n=10)。数字は寄与率を表し，括弧なしのものが無変換データによるもので，括弧中のものが対数変換データによるものである。

図 2.1.14.に琉球列島でのスズメバチ科(ドロバチ・アシナガバチ・スズメバチ類)の種数・面積関係を示した。1 km²程度の小面積の島にも生息しているが、面積が 30km²程度以下の小島での記録は全てドロバチ類とアシナガバチ類である。大型で、巣を造り、多くの個体が社会生活を行うスズメバチ類の分布を見ると、島の面積が 200km²を超すと 2, 3 種が生息可能で、面積が 30km²程度以下の小島では、おそらく餌資源の量的関係から生息不可能であることが示されている。生物によって一定面積以下の島では生息が不可能となる。そのため面積の小さい島では、種数・面積関係がしばしば崩れる。これを小面積効果(Small-island effect)と呼んでいる。

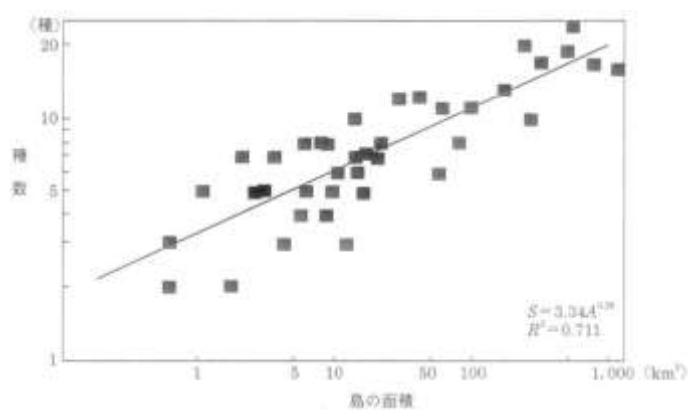


図 2.1.14. 琉球列島におけるスズメバチ科の種数と島の面積の関係。面積 30km²以下の島からの記録は全てドロバチ類とアシナガバチ類となる。(寺山・山根, 1999 より)。

2.2 地理的分布と生態分布

地球上の生物群集の分布を見ると、類似の環境には類似の生物群集が見られることが多いことから、生物群集の分布にも規則性が存在する。生物群集の様式を支配する要因には、巨視的に2つのものが考えられる。一つは現在の各地域の気温や雨量などの環境要因によって決定されるもので、生態分布と呼ぶ。もう一つは地史的、地理的要因によって生物群集が決定されるもので、地理的分布と呼ぶ。

ある地域に生息する生物全体を生物相といい、全ての動物を言い表す時は動物相（ファウナ；fauna）、植物の場合は植物相（フロラ；flora）と呼ぶ。また、研究を進める上でより限定した動物群や植物群を言い表すこともしなしばなされる。例えば、昆虫相、ハチ相、ハナバチ相、コケ植物相などである。

大きな山脈や海洋で隔てられた2つの地域の生物相に著しい相違が認められることがある。逆に距離的の大きく離れても似たような生物相である場合もある。このようなことは、生物群集の分布に地球の歴史的影響大きく効果を及ぼして決定されることを示している。よって、区分には、種組成の相違、あるいは、属や科と言った分類階級の地域の相違を基準に地域が区分される。要するに、生物の系統関係を手がかりに、生物進化の様相を組み入れる事で、生物の分布を理解しようとする試みが地理的分布の手法である。

日本の生物相は東洋区や熱帯地域に見られる南方系の生物と、旧北区や全北区に分布の中心を持つ北方系の生物が混在し、生物地理学的に非常に興味深い地域となる。

2.2.1 生物地理区と大陸の歴史

ある地域に生息する生物種の全てを生物相と呼ぶが、その生物相の構成種は地域によって類似していたり大きく異なっていたりする、そして生物相の面から地球上の地域性の区分をおこなったものを生物地理区と呼ぶ。同一の生物地理区に属する地域は類似した生物相を示し、生物地理区が異なると生物相は大きく異なることを示す。この生物地理区の分類をおこなう研究分野を区系生物地理学と呼び、生物地理学の成立発展に重要な位置を占めてきた。区系生物地理学において、陸上動物相で考える場合を動物地理区と呼び、陸上植物で考える場合を植物地理区、あるいは植物区系と呼ぶ。さらに、海洋においても生物地理区が認められ、海洋生物地理区と呼んでい

る。生物地理区の存在は、各大陸上で起った大域的な生物進化が反映しているもので、大陸の歴史と生物進化が関連し合ったものとして理解されよう。

大陸の歴史

現在の地球上にある大陸は古生代にはひとつの大きな大陸となっており、パンゲア超大陸と呼ばれている。この超大陸は中生代に入ると次第に移動しつつ、分裂して行った。先ず、ラチ

ス海が中央を横断し、上部のアンガラ（ローラシア）大陸と下部のゴンドワナ大陸とに分かれた。アンガラ大陸は今日のユーラシア大陸と北米大陸に分裂し、他の南米、アフリカ、オーストラリア、南極大陸、そしてインド亜大陸はゴンドワナ大陸から分裂して行った。南極大陸は、かつて多くの生物が生息していたはずであるが、南極点に移動して行ったために、ほとんどの種は絶えてしまった。ユーラシア大陸と北米大陸は比較的遅く分裂したようで、その結果、両大陸の動物相も植物相も他大陸と比べると、組成面で類似の高いものとなっている。

2.2.2 動物地理区

動物地理区とは、陸上を他の地域と区別のできる特徴のある動物相をもとに、地球規模で地域区分を行なったものである。一般的には Wallace (1876)による陸上界を6つの地理区に区分する図式が長く用いられて来た。しかし近年、Holt et al. (2013a, b)により、世界の両生類、非海洋性鳥類及び陸生哺乳類の分布データの解析結果から、11界20区に区分する新体系が提出された。これによると、日本は中国・日本界の日本区に位置づけられることになる。

動物地理区の歴史概説

Buffon (1761)は、旧世界と新世界の熱帯域の哺乳類相が全く異なることに気づいた。さらに Humboldt (1816, 1820)も Buffon の見解を発展させ、鳥類、ハ虫類、昆虫類、クモ類、顕花植物においても同様であることを発表している(Cox, 2001)。しかし、世界規模での動物地理区に言及されはじめたのは、1850年代以降となる。

1) ウォレスによる動物地理区

動物地理学では、Wallace (1876)による陸上界を6つの地理区に区分する図式が長く用いられて来た。この図式には'界'の明示はなく、旧北区、エチオピア区、東洋区、新北区、新熱帯区、オーストラリア区の6区を区分し、さらに区の下に21の亜区が設定されている。例えば、旧北区は4つの亜区（ヨーロッパ(Europian)亜区、地中海(Mediterranean)亜区、シベリア(Siberian)亜区、満州(Manchurian)亜区)が示され、東洋区にも4つの亜区(インド(Indian)亜区、セイロン(Ceylonese)亜区、インドシナ(Indo-Chinese)亜区、インド・マラヤ(Indo-Malayan)亜区)が認められている。

ウォレス以前の動物相による地域性区分の研究は、1850年代からスタートした。Schmarda (1853)は21の地域を提唱し、Woodward(1851-1856)は27の陸上の地理区と18の海洋生物地理区を提唱している。Sclater (1858)は2界6区に区分する見解を示し、Huxley(1868)も同様に2界6区に区分する見解を示した、ただし、Huxleyのものとは若干異なったシステムである(表 2.2.1)。Sclater (1853)の論文は、鳥類の分類システムを主眼に置いたものであるが、分類システムを体系化させるために、地域性の区分も試みている。ウォレスの図式は、このSclaterの地域性区分に哺乳類、ハ虫類、昆虫類の研究成果を加え、拡張させたものとされている。そのため、ウォレスの図式は、Sclater-Wallace system の呼称もある。また、Trouessart

(1890)はウォレスの図式にさらに南極区と北極区を設け、計8区となる体系を提唱している。

区系動物地理学では、地域性を認識するための単位として、界(realm), 区(region), 亜区(subregion), 地方(province), 亜地方(subprovince)と言った階層区分が設けられている。Darlington (1957)は3界6区の様式を提唱した。また、Wallace (1853)が区と亜区を認定したのに対して、Darlington (1957)やSimpson (1953)では、対象とするのは区までで、亜区以下のカテゴリーを論じていない。

植物区系では、動物地理区の'区'に相当する地域を古くから'界'と呼んでおり、分類階級に動物と植物とで隔たりが見られる。そのため、近年、動物地理区の'区'を'界'に昇格させ、植物とのランクの水準を合わせる様式も行なわれつつある。Cox (2001)は植物区系の区分において、南極界(Austral Realm)とケープ界(Cape Realm)は独立した植物界の単位としては認められず、隣接の界に含めるべきとの見解を提出している。

保全生態学的視点の強い地域性区分として、動物地理区と植物区系を一つの生態系として統合させた生物地理界(Biogeographic Realms)がある。Udvardy (1975)は8つの生物地理界(旧北(Palaearctic)界, 熱帯アフリカ(Afrotropical)界, インド・マラヤ(Indomalayan)界, 新北(Nearctic)界, 新熱帯(Neotropical)界, オーストラリア(Australasian)界, オセアニア(Oceanian)界, 南極(Antarctic)界)を設定し、その下に生物群系(biome)に当たる多くの生態学的単位となる地域を認定している。WWFの図式(Olson & Dinerstein, 1998; Olson et al., 2001)も大分類として8つの生物地理界を示した。WWF(2016)では近年、'Realms'の代わりに'Ecoregions'を用いている(Olson et al., 2001; WWF, 2016)。一方、BBC Natureでは'Ecozones'の名称を用いている。旧北界と新北界は近似の生物相を呈するとし、これらを一つの生物地理界とみなす見解もある。その場合、全北界の名称を用い、合計7つの生物地理界となる(Dajoz, 1975など)。

2) 推移帯(transition zone)の存在

生物地理区間に、両区系の生物が混在する地域が存在することが指摘されて来た(Müller, 1986; Vermeij, 1991)。それらを推移帯(transition zone)と呼んでいる。動物では旧北区とエチオピア区に間に推移帯があり(Vane-Wright, 1990)、分布境界線の問題が古くから論議されて来た東洋区とオーストラリア区間は(速水, 1987)、今日ウオレシア(Wallacea)の名で推移帯として理解される地域との指摘がなされている(Simpson, 1977; Beron, 2015)。Darlington (1957)は、旧北区と東洋区の境界をつくるインド・パキスタン国境付近から中国南部に到る地域が推移帯なっている可能性を指摘した。実際、Hoffmann(2001)による哺乳類の分布についての研究で、中国が旧北区と東洋区の広い推移帯となっていることが示唆され、Chen et al. (2008)の両生類の分布研究においても、推移帯の存在が認められている。

Procheş & Ramdhani (2012)は、5つの推移帯(動物界では4つ)を示した。サハラ(サハラ・イラン)推移帯、中国・ヒマラヤ推移帯、ウオレシア、カリブ(中央アメリカ)推移帯、そして植物界が対象となるラプラタ(La Plata)推移帯である。ラプラタ推移帯は、Morrone (2015)

の南米推移帯あるいは新熱帯・アンデス推移帯におよそ対応するもので、新熱帯界と南極界との中間地帯とされる。ただし、南極界の存在を認めない見解もある(Cox (2001)等)。



図 2.2.1. ウォレス(Wallace, 1876)による動物地理区。

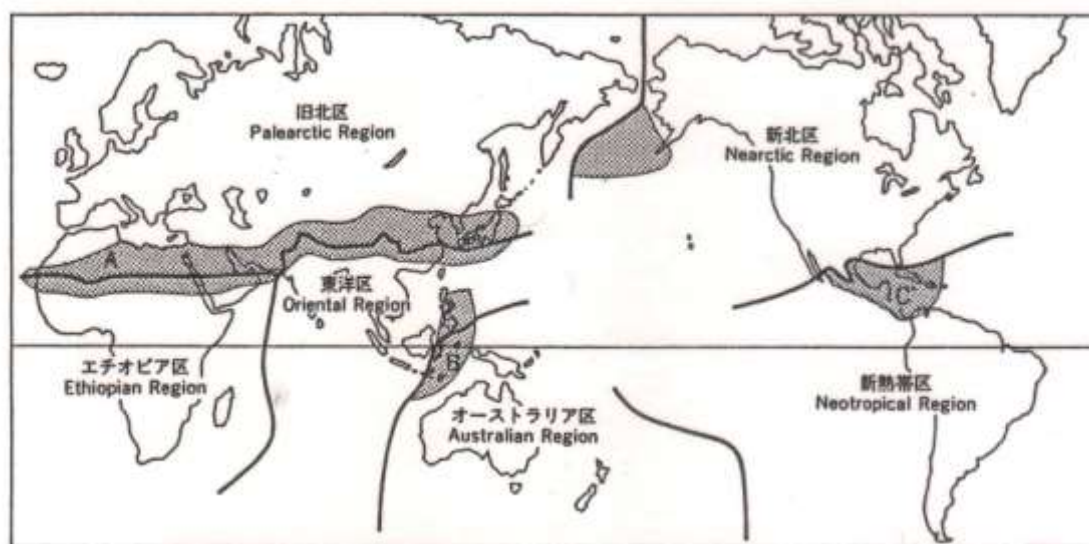


図 2.2.2. ウォレスの動物地理区に推移帯を加えた動物地理区。A, サハラ・イラン推移帯+中国・ヒマラヤ推移帯; B, ウォラシア; C, カリブ推移帯。

表 2.2.1. 提唱された動物地理区の変遷. *: 植物界により設定.

Sclater (1868)	Huxley (1876)	Wallace (1876)
旧世界	北界	旧北区
旧北区	旧北区	エチオピア区
エチオピア区	エチオピア区	東洋区
インド区 (=東洋区)	インド区 (=東洋区)	オーストラリア区
オーストラリア区	新北区	新北区
新世界	南界	新熱帯区
新北区	新熱帯区	
新熱帯区	オーストラリア区	

(表の続き)

Troussart (1890)	Darlington (1957)	Udvardy (1975)
旧北区	北界	旧北界
エチオピア区	旧北区	熱帯アフリカ界
東洋区	エチオピア区	インド・マラヤ界
オーストラリア区	東洋区	新北界
新北区	新北区	新熱帯界
新熱帯区	新界	オーストラリア界
北極区	新熱帯区	オセアニア界*
南極区	南界	南極界*
	オーストラリア区	

動物地理区の新体系

Holt et al. (2013a)は, 世界の両生類, 非海洋性鳥類及び陸生哺乳類 21,037 種の分布データと系統データの解析結果から, 11 界 20 区に区分する体系を提出した. この体系は, 格子状に設定したエリアの分布データと, 分子系統解析による系統樹上の種間の分枝数を用い, 一種の類似度

指数($p\beta$ sim: phylogenetic beta diversity. β sim = $1 - a / \min(b, c) + a$; a, 2 地域の共通種数; b, c, 各地域のみに見られた種数)を用いて類似度マトリックスを作成し, さらにクラスタ分析(UPGMA (非加重結合)法で解析)を行ない, 地域性の検出を試みた結果によるものである. β sim はいわゆる Simpson's asymmetric index (Simpson, 1943)を改良した類似度指数である (Lennon et al., 2001). クラスタリング・アルゴリズムは 9 種類のもので基礎解析を行ない, 検出力およびクラスタの表示性が最適と判断された UPGMA 法を採択している. $p\beta$ sim による類似度マトリックス(pairwise similarity matrix) は, 系統データのない種は除いて作成し, その後の各種解析を行なっている. 一方, 分布データのみを用いた地域性の解析は β sim を用いている.

図 2.2.3.に新体系の概要を示した. 従来のものと特に異なる点は, サハラ・アラビア界, 中国・日本界, パナマ界が新たに設定され, さらに植物界で認定されているオセアニア界 (Udvardy, 1975) が今回, 動物地理区でも認定された点である. さらに, マダガスカルはエチオピア区の亜区ではなく, 独立した界とみなされ, アラビア半島は全域がサハラ・アラビア界とされ(ウオレスの動物地理区では北半部は旧北区, 南半部はエチオピア区とされる), さらにニューギニアがオーストラリア区にではなく, オセアニア界に位置づけられている(Holt et al. (2013)が界, 区としている単位は, Wallace (1876)による区, 亜区におよそ対応するものであるが, ここでは表記をそれぞれの原著論文に従った).

これによると, 日本は中国・日本界(Sino-Japanese Realm)の日本区(Japanese Region)に位置づけられることになる. 中国・日本界には, チベット区(Tibetan Region), 中国区(Chinese Region), そして日本区(Japanese Region)の 3 区が認められている. Holt et al. 論文への批判として, 中国・日本界の実体は中国・ヒマラヤ推移帯であり, サハラ・アラビア界はサハラ・イラン推移帯, パナマ界はカリブ (中央アメリカ) 推移帯で, 独立した界とは見なせないのではないかと考えたものがある(Kreft & Jetz, 2013). 実際, これらの 3 界を推移帯とみなせば, Holt et al.の図式は Müller(1986)の推移帯を示した図に類似したものになる. さらに, 本論文のクラスタ分析の結果において, '界'の認定ラインを少し引き上げれば, サハラ・アラビア界は熱帯アフリカ界(Wallace のエチオピア区)に, 中国・日本界は旧北界 (旧北区) に, パナマ界は新熱帯界(新熱帯区)に包含され, 基本的に Wallace の提唱した 6 動物地理区とおよそ同じものになる.

動物地理界(区)の単位としての認定の基準を考えれば, 地域独自の動物系統群が多く見られ, それらに放散的な分布パターンが示されるとともに地域固有種・群が高い割合で見られることであろう. 以上の定義から, 推移帯であれば, 独自の系統群が多く見られる訳ではないことから, 独立した動物地理界とは見なせないであろう. 二つの系統群が混在する特別な地域と位置づけることの方が, 動物の系統と分布の実態をより良く表わしているものと判断する.

Holt et al. (2013a)の中国・日本界は, 白水(1947, 1985)がチョウ類の分布から提唱した西部支那系要素に類似した地域を示している. 西部支那系要素は, 戦前から見られる植物地理学の用語の日華区要素あるいは日華区系におよそ対応するものである. 日華区系は, 日本と中国西南部の植物相の類似性から一つの地域区分として提唱されたものである. 西部支那系あるいは日華区

系では、その範囲が日本から中国、朝鮮半島、台湾、ヒマラヤまでとされている。一方、Holt et al. (2013a)による中国・日本界には朝鮮半島と台湾は含まれていない。朝鮮半島は旧北界に位置づけられ、台湾は東洋界に位置づけられるとされている。また、中国を独立した区とみなし、同様に日本も独立性の高い一つの区と見なしている。

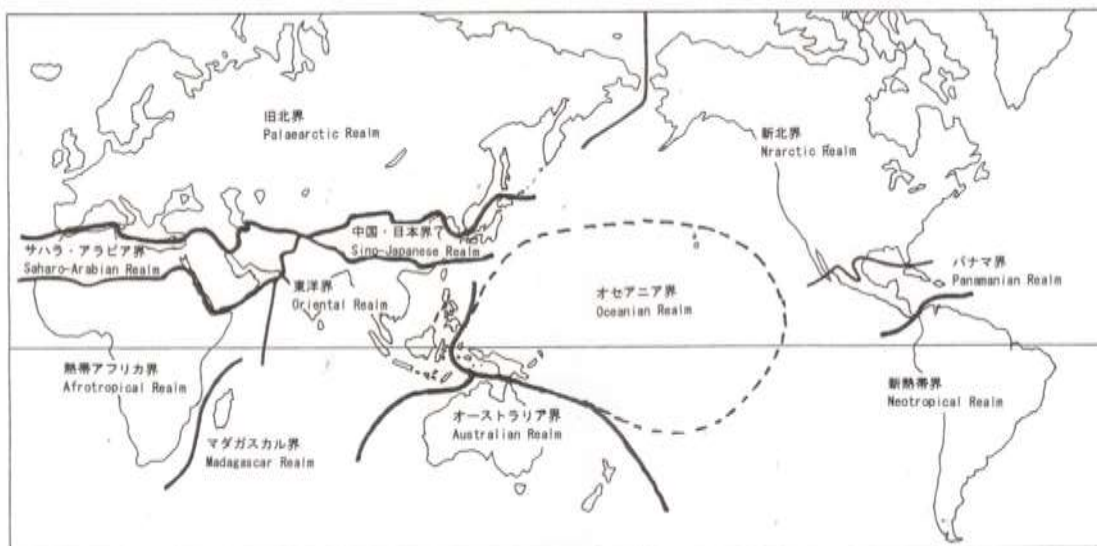


図 2.2.3. Holt, et al. (2013a)による動物地理区。世界の両生類、非海洋性鳥類及び陸生哺乳類の分布データの解析結果から、陸生動物相を 11 界 20 区に区分した。

Holt et al. (2013a)による動物地理区を以下に示す。

- 1) 旧北界 Palaeartic Realm
 - 1-1) 北極・シベリア区 Arctico-siberian Region
 - 1-2) ユーラシア区 Eurasian Region
- 2) サハラ・アラビア界 Saharo-Arabian Realm
 - 2-1) サハラ・アラビア区 Saharo-Arabian Region
- 3) 熱帯アフリカ界 Afrotropical Realm
 - 3-1) アフリカ区 African Region
 - 3-2) ギニア・コンゴ区 Guineo-Congolian Region
- 4) マダガスカル界 Madagascar Realm
 - 4-1) マダガスカル区 Madagascar Region
- 5) 中国・日本界 Sino-Japanese Realm
 - 5-1) チベット区 Tibetan Region
 - 5-2) 中国区 Chinese Region
 - 5-3) 日本区 Japanese Region

- 6) 東洋界 Oriental Realm
 - 6-1) インド・マラヤ区 Indo-Malayan Region
 - 6-2) 東洋区 Oriental Region
- 7) オーストラリア界 Australian Realm
 - 7-1) オーストラリア区 Austalian Region
 - 7-2) ニュージランド区 Novozelandic Region
- 8) 新北界 Nrarctic Realm
 - 8-1) 北米区 North American Region
 - 8-2) メキシコ区 Mexican Region
- 9) パナマ界 Panamanian Realm
 - 9-1) パナマ区 Panamanian Region
- 10) 新熱帯界 Neotropical Realm
 - 10-1) アマゾン区 Amazonian Region
 - 10-2) 南米区 South American Region
- 11) オセアニア界 Oceanian Realm
 - 11-1) ポリネシア区 Polynesian Region
 - 11-2) パプア・メラネシア区 Papua・Melanesian Region

日本の動物相の固有種率

もし、中国・日本界が独立した地域区分であるのならば、日本、中国のみに分布する種の割合が高いはずである。本来、動物地理区の定義から、Holt et al. (2013a)で行なわれているように、分布と系統関係による解析が必要であろうが、ここでは付帯定義となる地域固有種(群)の豊富さに着目し、日本に生息する各種の分布様式から、分布パターンの割合を算出し、地域独自性の高さを検定した。表 2.2.2 に、種数が多く、分類研究が進んでおり、かつ分布調査が比較的良くなされている陸上脊椎動物と昆虫類の幾つかのグループの固有種率を示した。固有種の割合は、いずれのグループでも非常に高い値であると判断される。日本列島は動物相全体で見ても、固有種の割合が非常に高い地特別な域であることがうかがえる。そのため、マダガスカルを独立した地域とみなすことと同様に、少なくとも Holt et al. (2013a)の日本区の実在を認めるべきかも知れない。なお、小笠原諸島は Holt et al. (2013a)に従えば、オセアニア界に位置づけられることになる。

膜翅目のアリ科とギングチバチ科でアリ科 Formicidae は日本に 9 亜科 65 属 298 種が、ギングチバチ科 Crabronidae は 5 亜科 41 属 274 種が記録されている。これら 2 科の分布パターンの詳細を見ると次のようになる。

アリ科では固有種の割合が約半数の 50.8%であった。日華区系となる日本、中国、朝鮮半島、台湾に生息するものの合計は 32.1%となった。しかし、中国・日本区を示す日本・中国の分布パターンを示す種の割合はわずか 3 種 (1.1%) に留まり、むしろ日本・朝鮮半島(28 種, 10.7%)

や日本・台湾（29 種， 11.1%）の分布パターンを示す種の割合の方が高く示された。旧北界を含む分布パターンのものは 9.5%を示した。一方，東南アジアにも見られる種で，東洋界を含み，熱帯・亜熱帯に分布するパターンのものは 7.6%であった。

ギングチバチ科では固有種の割合が 27.8%であった。日華区系となる日本，中国，朝鮮半島，台湾に生息するものの合計は 16.8%となった。これらの中で，中国・日本区を示す日本・中国の分布パターンを示す種の割合は 3 種(1.1%)に留まり，日本・朝鮮半島（15 種， 5.5%）や日本・台湾（13 種， 4.5%）の分布パターンを示す種の割合の方が高く示された。極東ロシアやユーラシア等の旧北界を含む分布パターンのものは 40.9%の高い値を示した。一方，東南アジアに広く分布する等の東洋区を含む分布パターンのものは 12.5%であった。

表 2.2.2. 日本の動物の固有種率. (戸田, 1990; Millien-Parra & Jaeger, 1999 をもとに作成). 陸生種のみを対象. アリ科は外来種を除く.

分類群	種数	固有種数	固有種率
両生類	52	35	67.3
ハ虫類*1	61	30	49.2
ホ乳類	90	36	40.0
昆虫類			
トンボ目	196	88	44.9
ハエ目			
ショウジョウバエ科	262	76	29.1
ハチ目			
アリ科	262*2	133	50.8
ギングチバチ科	274	75	27.4

*1: 鳥類を除く. *2: 外来種を除く.

2.2.3 生態分布

空中から地上を眺めると，植物群落は地域によって森林であったり，草原であったり，あるいは砂漠やツンドラなどの荒原であったりとまちまちである。このような植物群落の景観は自然の環境条件と密接な関係を持っており，特に植物群落では気温と降水量とが影響して決定されていることが判明している。図 2.2.4 から大量に雨の降る地域では森林が発達し，年間降雨量が少ない地域で草原となり，さらに雨量が少ない場所では砂漠となることが示される。ここで示した草原や荒原は，自然植生の極相に達したものを対象としており，植物遷移の途上にあるものや人為的影響下にある環境を除外されている。年平均気温が低すぎる環境では森林や草

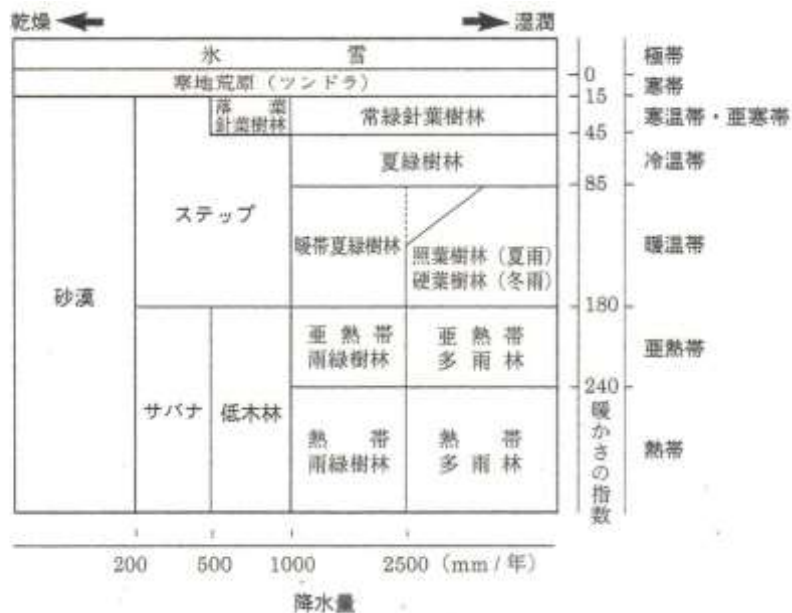


図 2.2.4. 世界の気候と植物群系の関係. (Odum, 1971; Whittaker, 1975 に基づく).

原も発達せず、ツンドラ地帯となる。また、森林は地域の年平均気温の相違によって、どのようなタイプの森林となるかが決まってくる。

さらに、このような植物群落に、動物群集も含めた巨視的な生物群集全体の区分を生物群系(バイオーム)と呼ぶ。地球上に住んでいるある地域に住む全ての生物とその地域内の非生物的環境をひとまとめにし、機能系として捉えたものを生態系と呼ぶ。生態系は生物群集と無機的(非生物的)環境に大別することが可能である。生態系を構成する生物は、機能面から生産者、消費者、分解者に区分されて理解される場合が多い。また生態系のシステムとして、主として物質循環やエネルギー流に注目するケースが多いが、これらの他に、第三の流れとして情報量の伝達および維持機能に重点をおいた考え方も存在する。

研究対象となる地域から、海洋生態系、湖沼生態系、砂漠生態系、草原生態系、森林生態系、都市生態系等の区分もあり、その広がりも数滴の水から地球を越えて宇宙生態系までいろいろである。

日本の植生の生態分布

日本列島は南北に細長く、平野部で亜熱帯から寒温帯までの気候を持つために、それに対応した変化に富んだ植生が見られる。また、日本は年間降雨量が多いことから、植生の分布は自然状態を仮定するとほとんどは森林となる。地域の相対的な暖かさを表わす温度指数 140 以上の地域は亜熱帯多雨林となり、沖縄や奄美を中心とした琉球列島と、九州や四国の一部がこれに相当する。140 から 100 の地域は暖温帯常緑樹林(照葉樹林)帯、東北地方から北海道南西部までが冷温帯落葉樹林(夏緑樹林)帯、そして北海道北東部が寒温帯(亜寒帯：植生学では亜寒帯の

名称は、温帯と寒帯の間に見られる森林ツンドラと疎生林からなる移行部分と呼ぶので注意)の針葉樹林帯となる。温量指数 (WI) は1年の内、月平均気温が5℃以上の月を選び、その平均気温から5℃を引いた値の総計で表される。5℃は植物の正常な生活活動の閾値を表す。このような年間の温度差は垂直的にも認められる。よって、高度によっても植物群落の相違が見られ、緯度的な分布の相違を水平分布と呼び、高度による相違を垂直分布と呼ぶ。

本州中部を例にとると、照葉樹林である低地帯から夏緑樹林帯が見られる。海拔約1,500mから2,000mの間を亜高山帯と呼び、気候区分の上での寒温帯(亜寒帯)に該当し、針葉樹林が発達する。さらに海拔2,500mを超えた場所を高山帯と呼び、ここでは高木が育たない厳しい気候にある。高山帯下部にはハイマツ帯がしばしば存在する。気候区分の上では寒帯で、一年の大半は雪で埋もれているか、植物が生育する上で不適な温度条件にある、そのために、雪解けとともに一斉に成長し、初夏をむかえると一斉に開花する。

高度的に環境が厳しくなり、高木の育たない地点を高木限界と呼び、樹林が途切れる地点を森林限界と呼ぶ。通常、高さが5m以上ある樹木が複数ある状態を樹林、あるいは森林と呼ぶことから、高山の厳しい環境に生息する特殊なハイマツ林は、一般的な意味での森林には入らず、森林限界はハイマツ林の生える下部の地域に存在することになる。山体の大きな山だと、

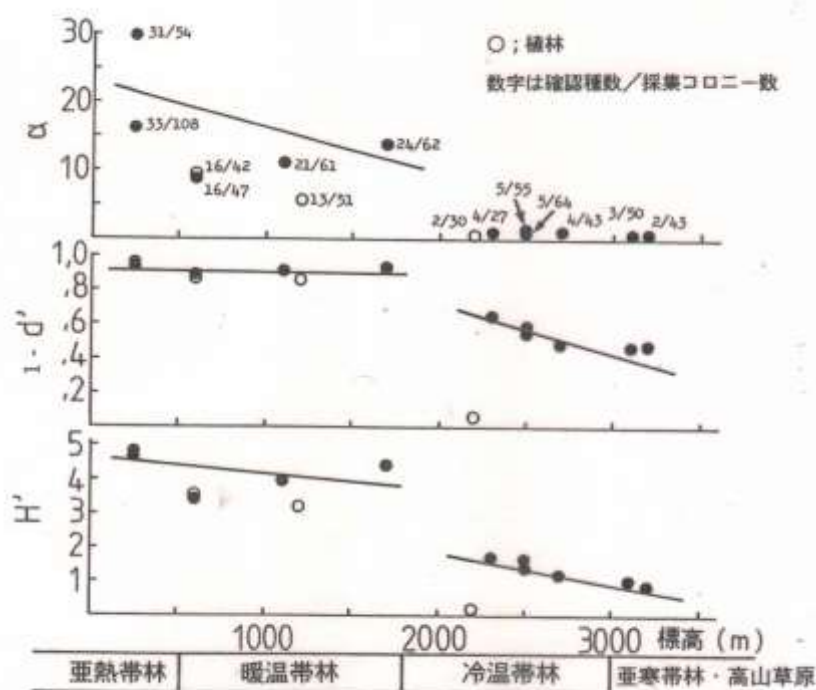


図 2.2.5. 標高に対応した植生の変化とアリ群集の多様性の比較(台湾)。暖温帯林と冷温帯林の間でアリ群集の種多様性にギャップが存在することが分かる。H'：シャノン-ウィーナー(Shannon-Wiener)関数、1-d：シンプソン(Simpson)多様度、α：フィシャー(Fisher)の多様度α。

森林限界は幾分より高いところにあり、山塊効果と呼んでいる。一方、山頂が迫っている場合、森林限界は相対的により下方に認められる場合が多く山頂効果と呼んでいる。厳密に見た場合、日本では北斜面と南斜面とで植生や森林限界の高さは異なり、また、尾根と沢筋とでも異なる。

昆虫類の生態分布

これらの植生に対応して生息する昆虫類は多い。水平的に見た場合、北海道以北を中心に生息する北方系種と、琉球列島以南に生息する南方系種が認められる。垂直的に見た場合、植生に対応して、平地性種、山地性種、亜高山性種、さらには高山帯に見られる高山性種が認められる(図 2.2.6)。また、種によって乾燥した環境を好む種と、多湿な環境を好む種とがある。乾燥

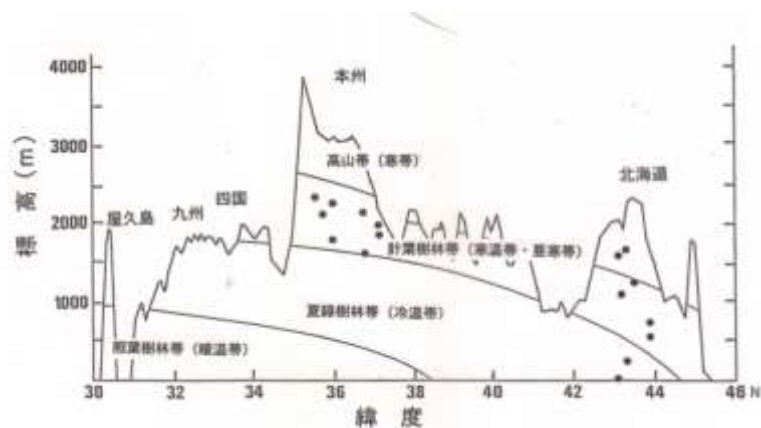


図 2.2.6. 日本の植物群系の水平分布と垂直分布。●は亜高山性の昆虫、カラフトクロオオアリ *Camponotus sachalinensis* の分布(本種の分布域が針葉樹林帯に対応している)。

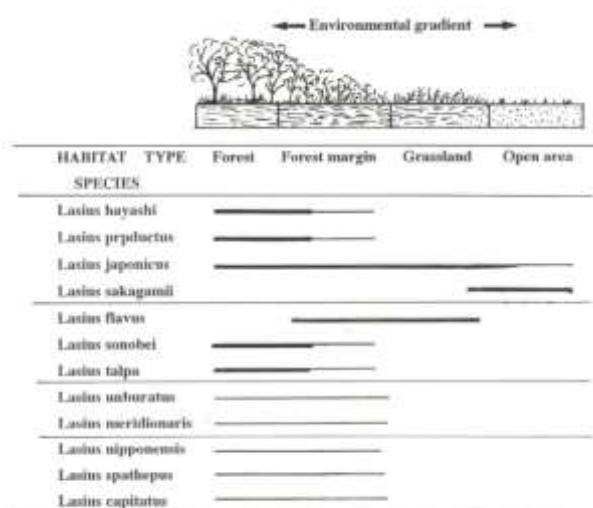


図 2.2.7. ケアリ属 *Lasius* 各種の植物群落に対応した分布例。

環境を好む種では、海岸や河川敷、さらには半裸地に生息する種や、草原性種が見られる。湿润環境を好む多くの種は森林性種である。中には、湿地のような湿度の極端に高い環境を好むものも存在し、土中深くを生息場所とするものもある。高地帯の池や湿原には、ミヤマミズスマシ、キイロマツムシ、カオジロトンボやクモマエゾトンボと言ったごく限られた分布となる種が多い。

森林には多彩な昆虫類が見られ、かつ亜熱帯林から亜寒帯林の各樹林ごとに異なった種が生息する。また、一つの樹林であっても、昆虫にとっての微環境に適応して生息する。樹林であれば、一般的に階層構造が見られ、高木層、亜高木層、低木層、草本層、コケ層が見られ、地上面は落葉土層(リター層)が見られる(図 2.2.8)。昆虫類は種によって生息場所が大体決まっている。樹上性種、地表性種、土壌性種と言った区分はこのような環境区分に対応した名称である。裸地や草地、樹林と言った生息環境と、土中や朽ち木と言った生息場所とを分けて理解すると良いだろう。

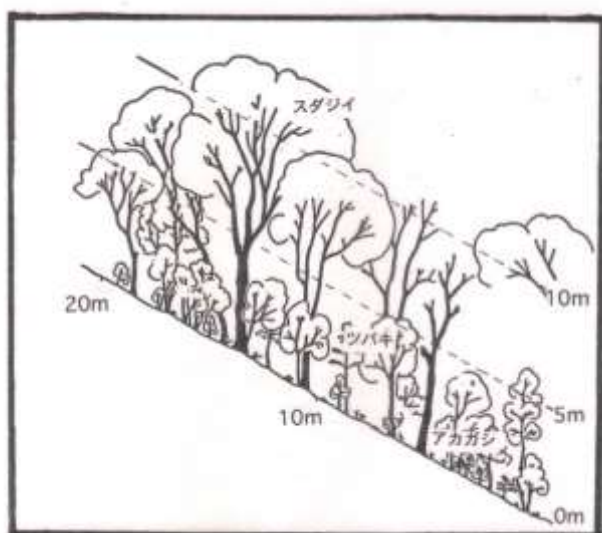


図 2.2.8. 暖帯照葉樹林の構造断面図。森林内にもさまざまな微環境があり、昆虫類はそれぞれの生息場所をもつ。一般的に、樹林内の生息場所から大きく樹上性昆虫類と地表性昆虫類に大別される。

草本植物が主体となる群落を草原と呼ぶが、日本ではススキ等のイネ科植物が多い。草食性のバッタやヨコバイ類が多く見られ、肉食性のカマキリ等も良く見られる。海外の草原地帯やサバンナ地帯では、雨季と乾季に分かれている場合が多い。そのため、昆虫類では乾季は地下に生活したり、頑丈な巣を築いて耐えるものが少なくない。雨季になると一斉に植物が生長し、それに合わせて成虫が発生するものが多い。また、草食動物が多く生息し、これらの糞に集まる昆虫が多いのも特徴である。

2.2.4 遷移と昆虫の分布

植物群落の遷移と動物群集の変化

生物群集は固定的のものではなく、時間的に変化して行く。その変化には規則性が存在する。特に植物群落が時間とともに変化し、種の交代が起こる事を遷移と呼ぶ。植物群落の遷移に伴って動物群集も当然変化する。ただし動物相全体を含めた、生態系全般の遷移の研究例は極めて少ない。非常な労力と時間を要する割に、旧式の研究と思われ、報われることが少ないことが見えているからであろう。

遷移は取り扱うスケールの大きさによって、一般的な生態遷移と微小遷移に区分して理解するのが良いだろう。生態遷移は広域から始まる一次遷移と、山火事や森林の伐採された跡、放棄された耕作地などの局所的崩壊を受けた場所から始まる二次遷移に大別される。一次遷移はさらにスタートとなる環境から乾性遷移（火山、新島の出現）、湿性遷移（湖沼や河岸）、塩性遷移（干潟や干拓地）、砂質遷移（砂丘、海岸）に分けられる。さらに取り扱う時間座標のスケールによって進化を含んだ種の交代、種の絶滅と新生の時間が含まれる地史的遷移と、せいぜい1000年以内になされる生態遷移に区分して理解することもできよう。時間座標で区分すれば、局所的な微小遷移は最も短時間でなされる小規模なものと理解される。国内では、一次遷移に対応するものとして、火山の爆発に伴った昆虫相の変化や、火山噴火後の各植物群落の昆虫相を調べ上げ、それを時系列に沿って並べることで、遷移に伴う昆虫群集の変化を推定する研究が見られる。二次遷移では、山火事や植林後の昆虫相の変化を調べる研究等が行われている。

生態遷移

乾性遷移は火山の爆発跡や島の成立跡に始まる遷移で、初めに乾燥に強い地衣類やコケ類が侵入し、次いで草原となり、やがて低木林、陽樹林、陽樹と陰樹の混交林、そして陰樹林で安定する。遷移の最終段階を極相と呼ぶ。湿性遷移では、例えば川がせき止められて湖となり（貧栄養湖）、周りから土砂や有機質の流入により富栄養化した富栄養湖となり、それは次第に埋まって行き、やがて湿原となって乾燥化し、草原となる。あとは乾性遷移と同一の経路を辿る。このようなパターンが生じるのは、土壌の生成状況と光条件が特に植物群落の形成に関連しているからであろう。関東地方に見られる草原では、イネ科やタデ科の草本を中心とした一年生草本群落ガススキ群落などの多年生草本群落に遷移し、ヤシャブシ、ノリツツギなどの低木が侵入し、やがてはアカマツ林やクロマツ林などの陽樹林となる。さらにシイ、カシ、シイなどの陰樹に置きかわり極相となる。

極相に達すると、山火事や土砂崩れなどが起こらない限り長い間その状態が保たれる。極相は地域によって異なり、北海道の道東部では常緑針葉樹林が、東北地方では夏緑樹林が、関東地方では照葉樹林が、琉球列島では亜熱帯多雨林が極相となる。極相はその地域の気候で決まるといふ単極相説(Clements & Shelford, 1939)があると同時に、気候以外に地形や地質などの違いに影響されると言った多極相説(Tansley, 1935)がある。確かに山の尾根と谷とでは植生は異なる場

合が多い。おそらく大規模な視点で判断した場合単極相説での説明が有効であるが、小規模なエリアを対象とした場合、多極相説による説明が実際のところであろう。湿原も日本において寒冷、多湿な環境には高層湿原が見られ、ここではミズゴケが分解されず酸性かつ貧栄養状態の環境となる。白馬岳の湿原や日光の尾瀬沼がこれにあたる。それに対して平野部などには低層湿原が多く見られ、日本最大の釧路湿原はこれにあたる。

インドネシアのジャワ島とスマトラ島の間にあるクラカタウ諸島は1883年に大噴火を引き起こし、生物相は壊滅した。その結果4つの島が残った。図2.2.9は、噴火後の有剣ハチ類の種数の変遷を示した。約100年後の1982年段階でも種数は飽和状態に達していないことが示されている。

生産生態学的には極相での現存量が最も大きい。生物種数は遷移の進行に伴って増加し、森林で最大となる(図2.2.10)。特に混交林で最大となるデータが見られる。ただしこれが一般則かどうかはさらにデータを増し判断する必要がある。

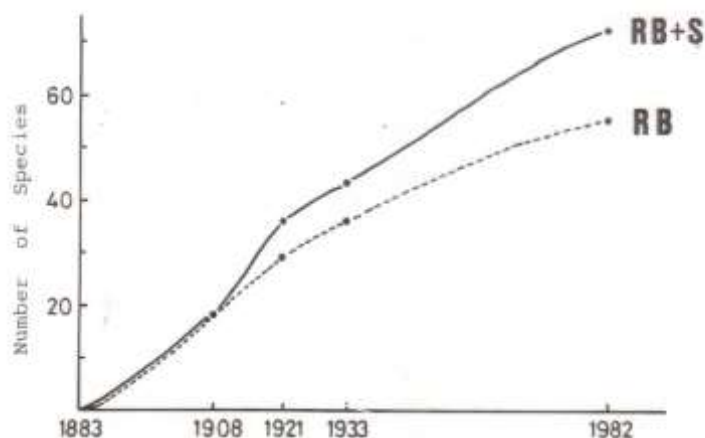


図2.2.9. インドネシアのクラカタウ諸島における有剣ハチ類の種数の変化. RB: Rakata Besar 島; RB+S, Rakata Besar 島+Sertung 島. (Yamae, 1983).

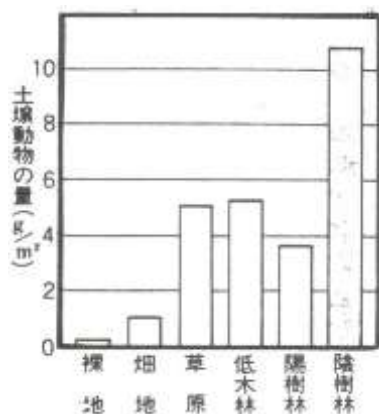


図2.2.10. 植物群落の遷移に基づく土壌動物量の変化。

二次遷移では根、種子などの群集の残存物が残っている場所から始まるために、遷移の速度は早い。人工的要素が強くなると退行遷移を起こすが、攪乱のかかった二次的な環境でも生態遷移は起こっている。日本では現在、人の生活圏周辺には純然たる自然林はほとんど存在しないだろう。また、関東平野部の里山の代表的植生であるコナラ林やクヌギ林も江戸期に陰樹林が切り倒された跡の二次植生である。厳密には一次遷移と二次遷移の境界は不明瞭である。特に熱帯多雨林のような森林は常に野火や風倒木があってギャップと呼ばれる間隙が生じ、そこが更新されている。そしてこのような攪乱現象が常に生じる事によって、種の多様性を高めている可能性も指摘されている。図 2.2.11 にアカマツ林(広島県)の山火事後のアリ相の回復過程を示した。火事前には 10 種ほどであったものが、火事直後では 5 種以下となり、10 年経過しても元の種数には戻っていない。20 年経過した段階で元の種数に戻っている。二次遷移の過程では、アリ相の回復は比較的速やかになされるようである。

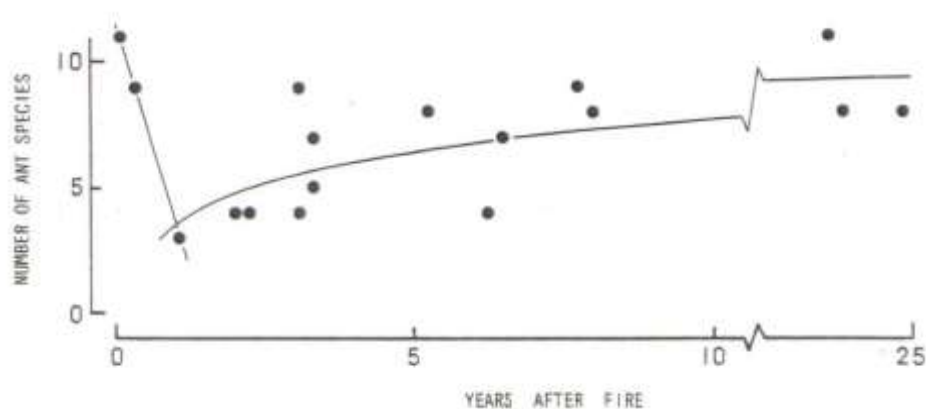


図 2.2.11. アカマツ林の山火事後のアリ類の種数の回復。(Touyama, 1996).

微小遷移

岩上に一時的に出来た水たまりの中やパンひと切れの上にも生物相の時間を追った変化、つまり遷移が見られる。糖や無機窒素を加えた水を入れたフラスコやビーカー内でも一定の規則性をもった生物群集の変化が見られる。通常、バクテリアが増殖し、後にこれを餌とするゾウリムシのような単細胞の原生物や、光合成を行うクロレラのような単細胞藻類が見られるようになる。さらに時間が経過すると、原生物を餌として生活するワムシのような捕食者も見られるようになってくる。

樹洞や茎の間、竹の切り株、ウツボカズラのつぼの中等植物体に見られる水たまりをファイトテルマータ(図 2.2.12)と呼び、そこには溜まり水生態系の遷移が見られる。昆虫によってはこのような環境をもっぱらの生活場所としている種も存在する。

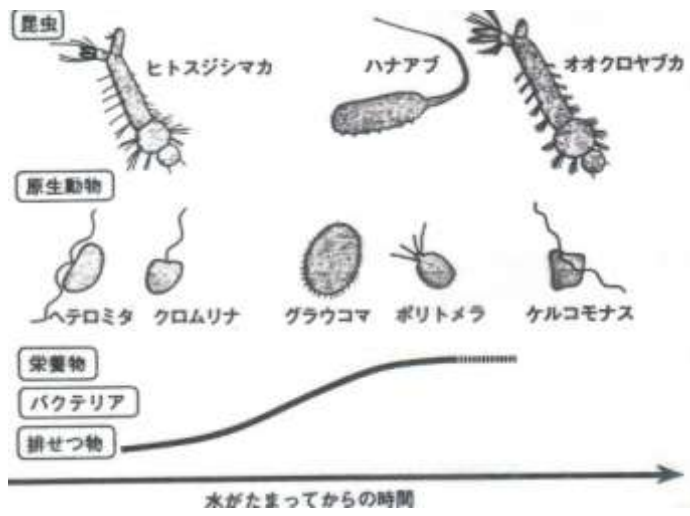


図 2.2.12. 竹の切り株のたまり水の中での微小遷移. (茂木, 1999 より).

2.3 昆虫の形態

2.3.1 基本形態

以下に昆虫の基本形態を示す。多様性に富む六脚虫類には例外が頻出する。体は頭部、胸部、腹部の3部分からなり、頭部には1対の触角、1対の複眼、3個の単眼を持つ。口器はそれぞれ1対の下唇肢(下唇鬚)と小顎肢(小顎鬚)、1対の大あご(大顎)を持つ状態が基本となるが、変化に富み、針状や吸汁型に変型するものも多い。胸部は前胸、中胸、後胸に分けられ、それぞれから前脚、中脚、後脚が生える。さらに有翅のグループでは中胸から前翅が、後胸から後翅が生える。脚は基方から基節、転節、腿節、脛節、付節からなる。腹部の各節は背板と腹板が組み合わさって出来ており、それぞれの間は節間膜で閉じられている。末端に生殖器がある。

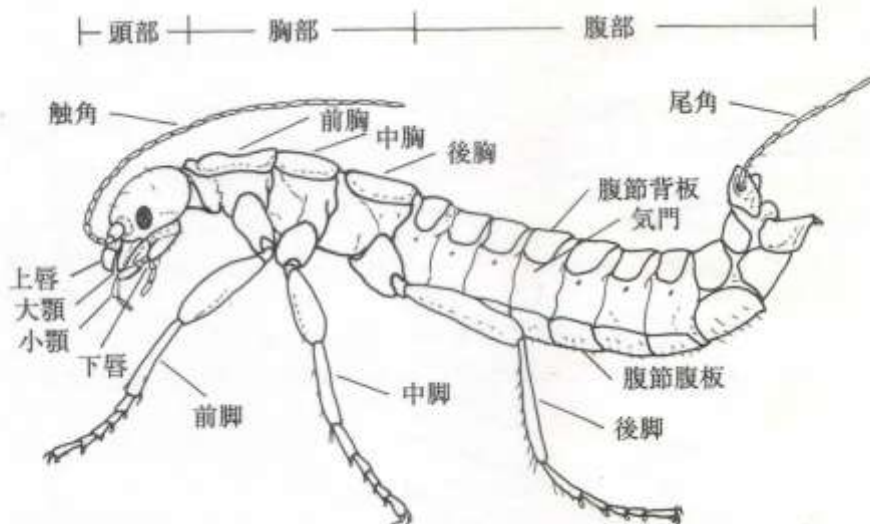


図 2.3.1. 昆虫の基本体制. ガロアムシ目. 本目の現存種の成虫は、二次的に翅が退化消失している。(Grimaldi & Engel, 2005 を参考に作図).

節足動物の中で、取り分け昆虫類が陸上で多様性を高めることに成功した理由の一つは、翅を獲得し、陸上や水中のみならず、生活圏を空中へも拡大させたことであろう。また、体のサイズが小さく、様々な環境に適応し、効率的に資源を利用して生活できたことも、多様性を増大させることに成功した要因であろう。現存の種で最小のものは、成虫で 0.138mm のホソハネコバチの一種 *Dicopomorpha echmepterygis* のオスで、最大のものは、中国の四川省から記録された体長 38.2 cm (前脚と後脚を伸ばせば 64.0 cm) の巨大ナナフシ *Pheyganistria chinensis* である。化石種でも最大のものは、体長 75 cm の石炭紀に得られたオオトンボ目 (化石群) のメガニウラ・モニ *Meganeura monyi* であろう。

化石や発生学，解剖学的所見から六脚虫類の祖先体型を推定すると，21の体節からなる基本構造が想定される．頭部は，前方の6体節と最前方にあった先節(acron; 口前葉, postominm)が融合してできあがり（先節は発生途上で退化），特に，第1節の付属肢は一つに融合して上唇となり，第2節の付属肢が触角になり，第3節の付属肢は退化した．第4-6節は口器となり，第4節が大あごに，第5節が小顎に，第6節が下唇に変化したと推定される．よって，小顎肢は第5節の付属肢が，下唇肢は第6節の付属肢が変化してできたものであろう．3節からなる胸部は第7, 8, 9体節を起源とし，脚は大きく発達した．腹部は第10体節から21体節の12節を持つものが祖先型で，付属肢は退化した．祖先型では各節に脚が備わっていたと推定される．特にムカシシミ目 (Order Monura; 化石群) の中には昆虫の祖先形質を良く表しているものがある(図2.3.2)．また，内顎綱のカマアシムシ目とコムシ目では，腹部に腹肢 (abdominal appendage; 腹脚) と呼ぶ脚の痕跡が認められ，イシノミ目とシミ目でも，腹部腹面に対をなした短い刺状の付属肢(腹刺)をもつ．



図 2.3.2. 昆虫類の祖先形態を示すと考えられる化石目，ムカシシミ目 Monura の一種の復元図．石炭紀層か得られたもので，小顎肢，下唇肢は発達し，腹部には脚を持つ．また，脚の転節は2節からなっている．(Kukalová-Peck, 1987; Daly et al., 1998 を参考に作図)．

2.3.2 外部形態

表皮 (integument)

昆虫の皮膚は，表皮 (角皮あるいはクチクラ; cuticle)，真皮(epidermis)，基底膜(basement membrane)から構成される．表皮はさらに幾つかの層に細分することができるが，大きくは上表皮(epicuticle)と原表皮(procuticle)に大別される．

上表皮ではセメント層やワックス層，リポタンパク質からなる層があり，原表皮はキチン(chitin)と呼ばれる硬化した物質を主成分に種々の硬タンパク質が含まれ，これらは真皮細胞から分泌される．これらの皮膚は硬く，体を外部から守ると同時に，体節構造を維持し，かつ筋肉の支点となり外骨格(exoskeleton)の役割を果たす．また，体表からの水分の蒸散を防ぐとともに，斑紋や色彩を表出し，さらに表皮の化学物質によって種や集団の識別やコミュニケーションを可能としている．

昆虫類は硬い表皮を持つことから，脱皮(ecdysis, moulting)によって成長し，形態を変化させ

る。脱皮の時期が近づくと、真皮細胞が肥大し、次いで真皮から表皮が離れ、その間に脱皮膜(ecdysial membrane)が形成される。その後、古い表皮が離脱して脱皮が完了する(図 2.3.3, B)。

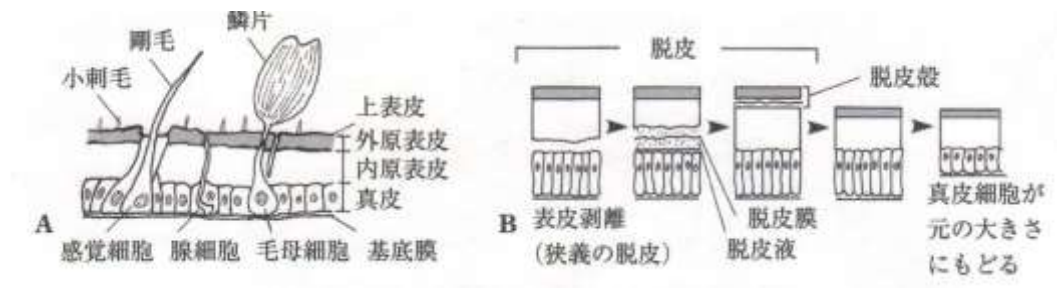


図 2.3.3. 皮膚の基本構造(A)と脱皮の過程(B). (Snodgrass, 1935; Wigglesworth, 1954; Richards & Davies, 1959; Daly et al., 1998 を参考に作図).

頭部 (head)

頭部の頭蓋(head capsule)には前頭(額; frons, front), 頭頂(vertex), 頬(gena), 後頭(occiput)の部位が認められ, 前頭の下部には頭盾(clypeus)が存在する。複眼(compound eye)は独立した光学系である個眼(ommatidium)の集合したもので, 発達の度合いは種や分類群によってさまざまである。トンボのように大きく発達し, 1万個以上の個眼からなるものから, 完全に消失したものまでが見られる。単眼(ocellus)には2個の側部単眼(lateral ocellus)と1個の中央単眼(median ocellus)があるが, 完全に消失するものも少なくない。触角(antenna)は柄節(scape), 梗節(pedicel), 鞭節(flagellum)の3節が基本数であるが, 鞭節は普通多くの節に分割され, 節数はまちまちである。また, 形態もさまざまなものが見られる(図 2.3.5)。頭盾の下には葉状の上唇(labrum)があり, その左右に大あご(大顎, mandible)がある。大あごの内縁には歯を持ち, 大きな力で破砕できる形状となるものが多い。大あごの後方には1対の小顎(maxilla)と1つの下唇(labium)があ

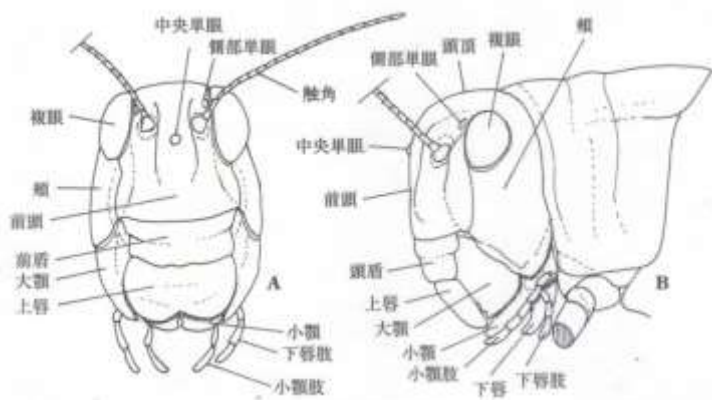


図 2.3.4. 頭部の模式図. トノサマバツタ *Locusta migratoria*; A, 正面; B, 側面.

り、それぞれに小顎肢(maxillary palpus)、下唇肢(labial palpus)がある。口器は変化に富み、さまざまな特殊化が見られ、1対の大あごを持つ昆虫類の基本型である咀嚼型のほか、チョウ目に見られる吸尿管型、セミ類やカ類に見られる針吸型、ハエ類の舐吸型等のタイプが存在する。

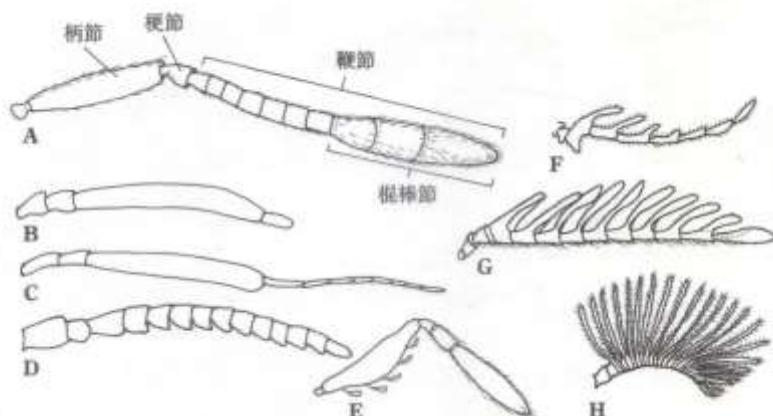


図 2.3.5. 触角の模式図. ハチ目の触角の例: A, アリ科; B, ヨフシハバチ科; C, ナギナタハバチ科; D, ハバチ科; E, アリ科; F, ハバチ科; G, アリガタバチ科; H, マツハバチ科. (F, H, Ross et al., 1982 を参照して作図).

胸部 (thorax)

前胸(prothorax)、中胸(mesothorax)、後胸(matathorax)の各節は、背板(notum)、脚の亜基節に由来する側板(pleuron)、そして腹板(sternum)からなる。背板も側板も分類群によって幾つかの部分に細分される。中胸と後胸が類似の大きさや形態を示すカワゲラ目やシロアリ目等が見られる一方、飛翔力が強く、中胸が発達するハエ類や、前胸が発達し、かつ前胸は中胸・後胸と分割されるコウチュウ目等が見られる。

脚 (leg)

脚は基方から基節(coxa)、転節(trochanter)、腿節(femur)、脛節(tibia)、付節(tarsus)からなる。チョウ目やハエ目では、基節に副基節(meron)が認められる。トンボ目は、転節が2節からなり、祖先的な形質と考えられている。付節は5節が基本数であるが、退化し、節数が減少したものが多く、通常先端に2つの爪を持つ。爪の間には爪間盤(arilium)があり、付節の先端に見られるこれらの構造を前付節(pretarsus)と呼ぶ。脚は機能によってさまざまな形態のものが見られ、カマキリやカマキリモドキ、カマバチ類の前脚は、餌となる昆虫を捕らえるために鎌状に特殊化している。カマキリとカマキリモドキでは、腿節+脛節で鎌を形成し、カマバチでは付節を変形させて鎌としている。ケラでは地中を掘るための、ゲンゴロウでは水中を遊泳するための特殊化が見られる(図 2.3.6)。

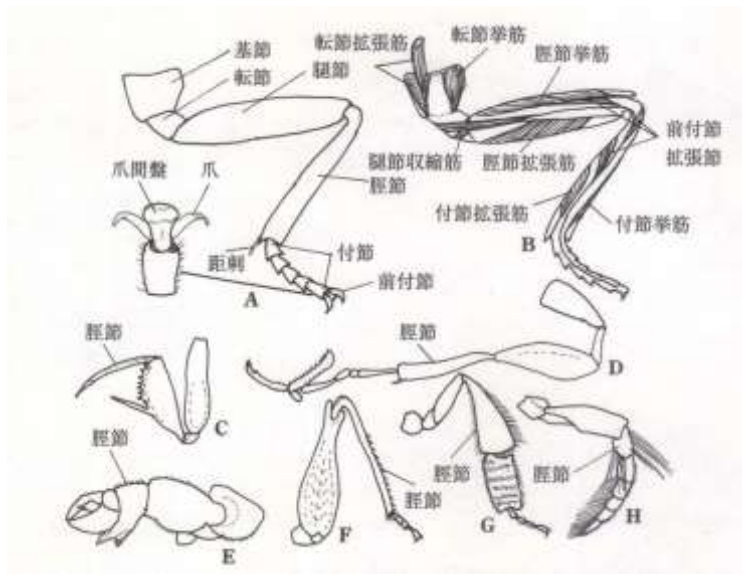


図 2.3.6. 脚の模式図. A, 外部形態; B, 筋肉系; C, カマキリモドキの前脚; D, カマバチの前脚; E, ケラの前脚; F, バッタの後脚; G, ミツバチの後脚; H, ゲンゴロウの後脚. t は脛節を示す. (B, Brusca & Brusca, 1990 を参考に作図).

翅 (wing)

多くの昆虫類は、無脊椎動物唯一の飛行の専用器官となる翅をそなえている。翅の基本数は中胸から前翅が、後胸から後翅が生えることにより 2 対であるが、ハエ目では後翅が退化し、ネジ

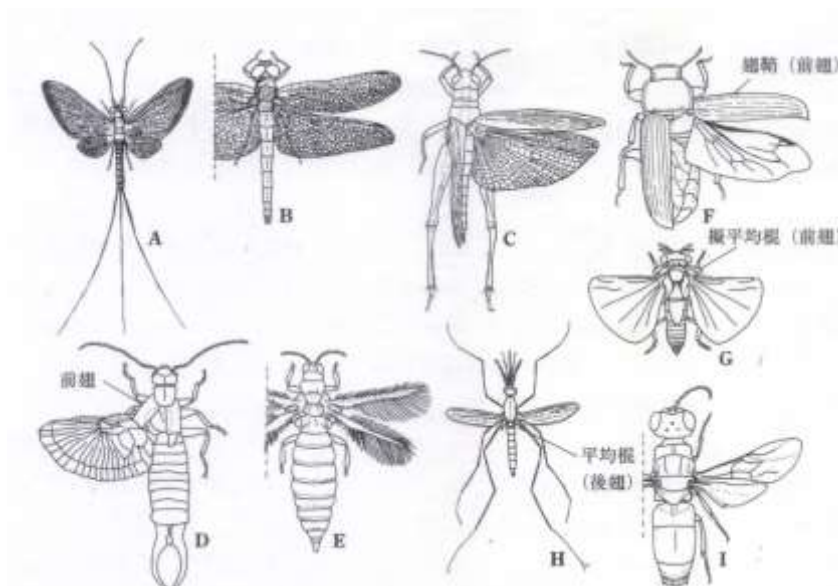


図 2.3.7. 昆虫の翅の模式図. A, カゲロウ目; B, トンボ目; C, バッタ目; D, ハサミムシ目; E, アザミウマ目; F, コウチュウ目; G, ネジレバネ目; H, ハエ目; I, ハチ目. (A, Richards & Davies, 1959; B, D, E, G, Gullan & Cranston, 2005; C, F, H, Daly et al., 1998 を参考に作図).

レバネ目では前翅が退化している。また、コウチュウ目では前翅は身を守る翅鞘となり、飛翔は後翅によるところが大きい。ハサミムシ目も堅い前翅を持つが、短く、腹部の可動性を高める構造となっている(図 2.3.7)。トンボやカゲロウのような、背中に折り畳めない構造の翅は古いタイプの形状であり、さらに翅脈が多く網目状となるものが祖先的なものである。また、トンボ目のように2対の翅が別々に動くものから、ハチ目のように前後の翅が翅鈎(hamuli)によって連結し、連動して動くものまである。ノミ目やシラミ目のように、翅を二次的に退化消失させたグループや種も多い。ナナフシ目では、有翅の種と無翅の種が見られるが、祖先種には翅があったが進化の途中で一旦失い、その後現在有翅のものは再度翅を獲得した結果によるとされている(Whiting et al., 2003)。事実であれば、再度獲得された翅は、遺伝情報の中に残っていた翅に関する遺伝子を再度発現させた可能性がある。

翅脈の名称は、学術論文では Comstock の体系(1918)が一般に用いられるが、一般書籍ではより分かりやすい Herrich-Schäffer 式が頻繁に使われている。Herrich-Schäffer による定義は 19 世紀中旬(1843-1856)の古いもので、他群との相同性は全く考慮されていないものであるが、単純な図式化がなされており、とにかく分かりやすい。本書でも分かりやすい Herrich-Schäffer 式を紹介しておく(図 2.3.8)。翅の長さを示す開張は、開翅した際の前翅翅端部からもう一方の翅の翅端部までの長さを言い、前翅長は前翅の基部の付け根から翅端部末端までの長さを言う。

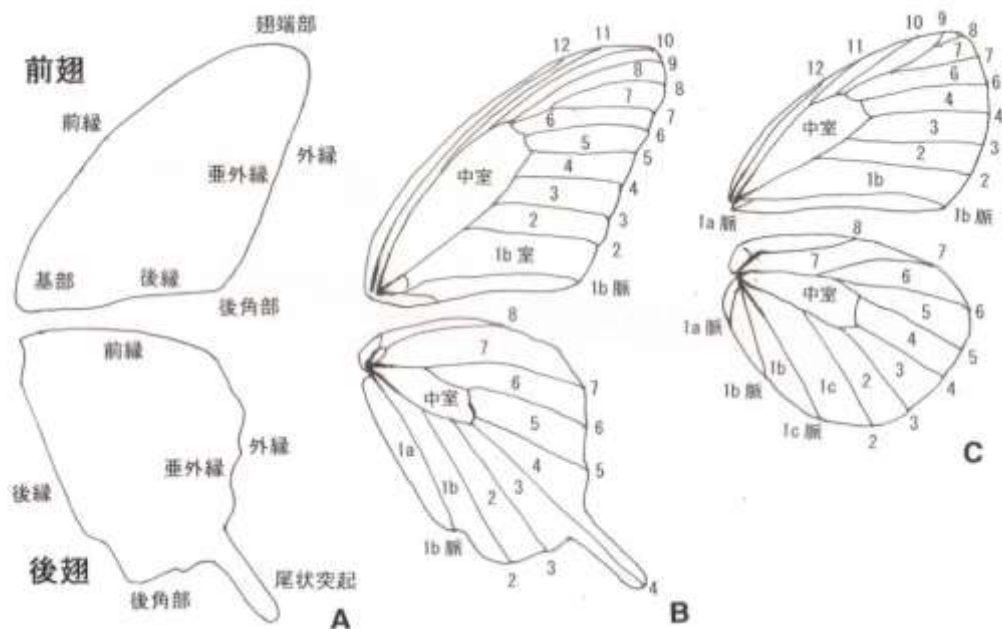


図 2.3.8. A. アゲハチョウ科の翅の部位の名称. B. アゲハチョウ科, 翅脈と翅室の名称. C. シロチョウ科, 翅脈と翅室の名称. B, C は Herrich-Schäffer 式で翅脈と翅室を示した。

表 2.3.1. Comstock の体系と Herrich-Schäffer 式の対応関係.

Herrich-Schäffer	Comstock	Herrich-Schäffer	Comstock
1b 脈	1A+2A	7	R ₅
2	Cu _{1b}	8	R ₄
3	Cu _{1a}	9	R ₃
4	M ₃	10	R ₂
5	M ₂	11	R ₁
6	M ₁	12	Sc

腹部 (abdomen)

頭部や胸部に比べると単純で、通常、背板(tergum)と腹板(sternum)からなる環状の構造となる。側板は通常退化し、膜状となり、上方に気門(spiracle)がある場合が多い。基本数は 12 節であるが、ほとんどの昆虫で、幾つかの節を退化消失させており、12 節を持つものはカマアシムシ目等一部のグループだけである。コウチュウ目ではほとんどの種で第 1 腹板が退化する。また、ハチ目の細腰類では第 1 節が後胸に密着し、一見胸部の一部のような構造となり、特にこの部位を前伸腹節(propodeum)と呼ぶ。

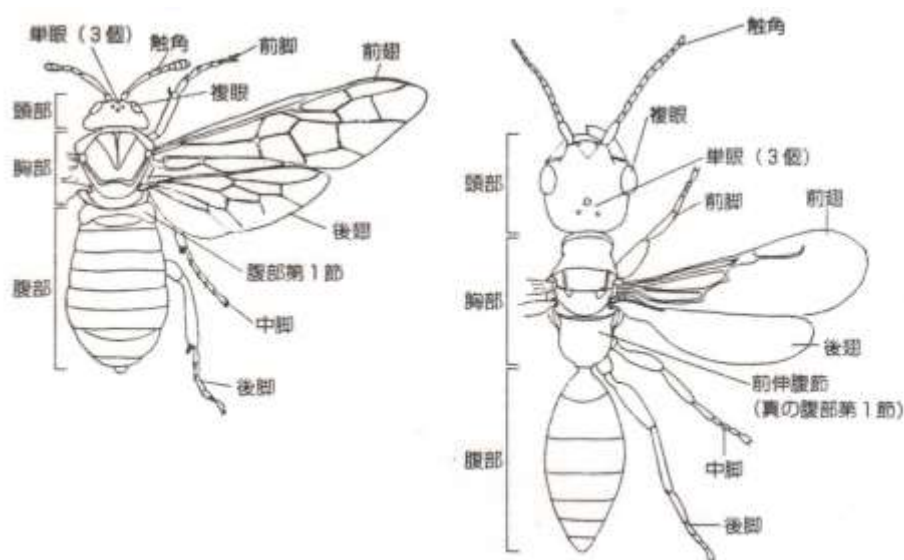


図 2.3.9. ハチ目の基本形態. 左：広腰類. 右：細腰類. (寺山, 2004 より).

腹端には生殖器がある。また、第 11 節の付属肢に由来する尾角(cercus)が見られるものが多い。メスの生殖器は比較的単純な外部形態のものが多いが、オスの生殖器はグループごとに極めて変化に富んだ構造となる。

感覚器官 (sense organ)

多くの動物では、体の外側の環境を感知し、その刺激を神経系により情報処理を行い、環境に応じた行動を取る。外部からの環境を読み取る器官を感覚器官と呼び、昆虫類では複眼や単眼等さまざまなものが発達する。とりわけ、翅、脚、触角等の表面には物体の接触、空気や水の流れ、音（空気の振動）等を受容する感覚器や感覚子が多く見られる。さらに、食物の臭い、味、フェロモンなどの化学物質を受容する感覚器官が触角、口器、脚の先端等に見られる。カイコガでは、オス成虫がメスからの性フェロモンを触角で感知し、幼虫では口器に食草の臭いをかぎ分け、さらに接触刺激を感じ取るそれぞれの感覚器がある。また、チョウやハエでは前脚付節に食物の味を感じ取る化学受容器を持つ。

光を受容する視覚器官として、昆虫類は一般に 3 個の単眼と 1 対の複眼を持つ。単眼は形の認識ができず、明暗を感知するとされているが、機能はまだ十分に解明されていない。一方、複眼は、形や色彩を感知する。チョウは腹端の交尾器付近にも光受容器を持つことが知られている。ホタルは発光器官を持ち、光を放ち、成虫では視覚器官とセットとなって個体間のコミュニケーションに使われる。

昆虫類では、音を受容する聴覚器官を持つとともに、音を発する発音器官を持つものも少なくない。これらは、個体間のコミュニケーションや集団防衛を目的としたものが多い。コミュニケーションをとるために、発音器官に聴覚器官が対応して発達する。キリギリスやコオロギ類では翅をすり合わせて音を発し、バッタ類では後脚腿節と前翅をすり合わせて音を出す。さらに、セミのオスでは腹部の基部に大きな鼓膜があり、それを振動させて大きな音を発する。

2.3.3 内部形態

昆虫類は、中枢神経系が脳を除き腹側、つまり消化管の下方を走り、背管（背脈管；血管と心臓）が背側、つまり消化管の上方に見られる。気管系は網状となり、体全体に入り組んで呼吸の役割を果たしている。また、腹部には卵巣や精巣等の内部生殖器官が見られる。

神経系は、いわゆるはしご状神経系で、中枢神経系には神経球が連なる。血管は開放血管系で、長い円筒形をした心臓が腹部背面の中央部に見られる。消化管は 1 本の長い管で、前胃、胃、中腸、直腸等の膨らんだ部分が見られる。また、排出器官としてマルピーギ管を持つ。マルピーギ管は細長いひも状の管で、体の老廃物がマルピーギ管から直腸経由で体外へ排出される。気管系では、ガス交換を行う出入り口が体表に開口しており、これを気門と呼ぶ。水生の昆虫類では、気管系を変化させた気管鰓(tracheal gill)を発達させ、これで溶存酸素を取り込むものも見られる。

消化系 (digestive system)

消化管は口腔から肛門に至る 1 本の管で、前腸(foregut)、中腸(midlegut)、後腸(hindgut)の 3 部分に大別される。所々が膨らんでおり、前からそ嚢(crop)、前胃(proventriculus)、中腸(胃)、後小腸(hind intestine; 直腸, rectum)が目立つ。そ嚢は食べた食物をためておく袋で、前胃は食物を小さく砕く働きを持つ。植物の蜜や液体成分、動物の血液を吸収する昆虫では、一般に中腸が大きく膨れる。後腸は幽門部(pyloricum)、前小腸(fore intestine)、後小腸(hind intestine)からなるが、前小腸の形状は変化に富む。シロアリ目の多くの種では、後小腸の前半が肥大し、そこに大量の原生生物を共生させることで植物体のセルロースを分解し、栄養として取り込んでいく。付属物として、口器付近には 1 対の唾液腺(salivary gland)を持ち、中腸には胃盲嚢(gastric caecum)がある。

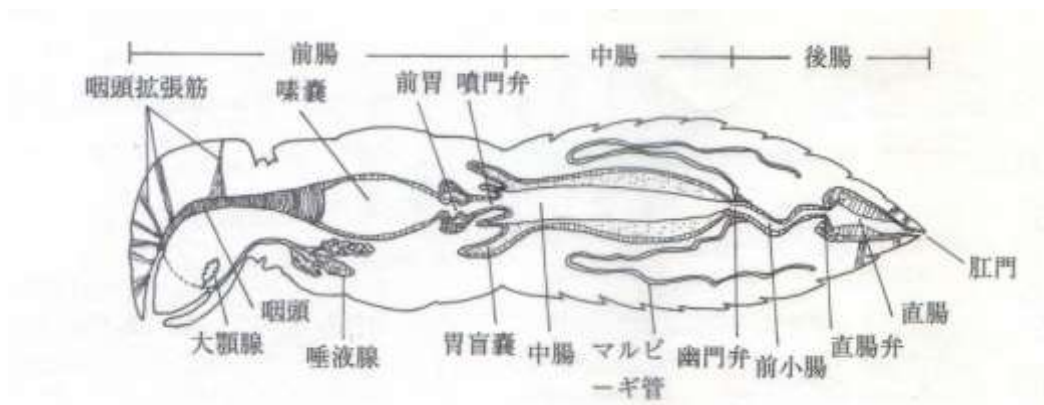


図 2.3.10. 消化器官と排出器官の模式図。(Snodgrass, 1935; Wigglesworth, 1972; Ross et al., 1982; Brusca & Brusca, 1990 を参考に作図).

神経系 (nervous system)

昆虫類の神経系は、中枢神経系(central nervous system)、末梢神経系(peripheral nervous system)、そして内臓神経系(visceral nervous system)に区分される。中枢神経系は、2本の太い神経が平行して走るはしご状をなし、脳(brain)、喉下(食道下)神経節(suboesophageal ganglion)、腹走神経索(ventral nerve cord)からなる。これらには、対になった幾つもの神経節または神経球(ganglion)が見られ、口器周辺で神経系と消化管の上下の位置が逆転し、神経球が連なる腹走神経索は腹側を走る。神経球の基本数は体節ごとに 1 対であるが、グループごとに変異が多く見られる。また、神経球からは多くの末梢神経が出ており、末梢神経系を構成する。

中枢神経系の先端には、大きく膨らんだ脳がある。脳は 3 つの神経節が融合して出来ており、最も大きな前大脳(protocerebrum)に続き、中大脳(deutocerebrum)、後大脳(tritocerebrum)が見られ、前大脳は視葉(optic lobe)、キノコ体(mushroom body)、中心体(central body)等からなる。さらに脳のすぐ後の神経索と消化管の上下の位置が逆転した部位には、やはり 3 つの神経球が合わさって出来た喉下神経節が見られる。

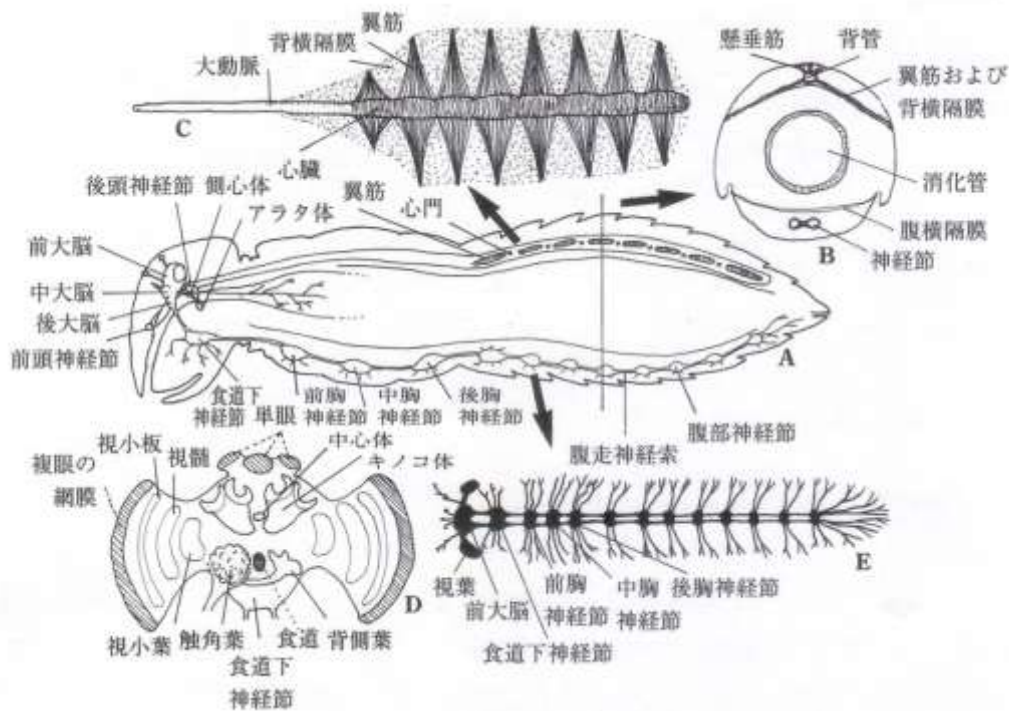


図 2.3.11. 神経系と循環器官の模式図。A, 縦断面； B, 腹部横断面； C, 心臓； D, 脳； E, 中枢神経系。（Snodgrass, 1935; Wigglesworth, 1972; Richards & Davies, 1959; Chapman, 1971; Bicker et al., 1987; Ross et al., 1982 を参考に作図）。

循環系 (circulatory system)

昆虫類の循環系は、脊椎動物等に見られる毛細血管のない、いわゆる開放血管系で、血液は体液と混じり合う。長い円筒形をした心臓が腹部背面の中央部に見られ、そこから血液は体の前方へ送りだされ、1本の管となった背管または背脈管(dorsal vessel)から体組織に出て、また背管に戻ってくる。ただし背管の後端は閉じられており、血液は心臓に複数ある心門(ostium)と呼ばれる開口部から流入する。体の背側と腹側に横隔膜(diaphragm)があり、これらの波動によって血液の循環がなされる。特に背横隔膜(dorsal diaphragm)は翼筋(aliform muscle)と合わさり、背管の下側に位置する。

呼吸系 (respiratory system)

昆虫の体は、表面が硬い表皮層でおおわれているため、空気を取り込むための穴が胸部や腹部の体側に見られる。これを気門(spiracle)と呼ぶ。気門の内側は、気管(tracheae)につながって細かく分枝し、さらに最先端は毛細気管(tracheole)となって、体のすみずみに酸素を運搬する。気管の一部は気嚢(air sac)として膨大し、空気を貯える役割を果たす。

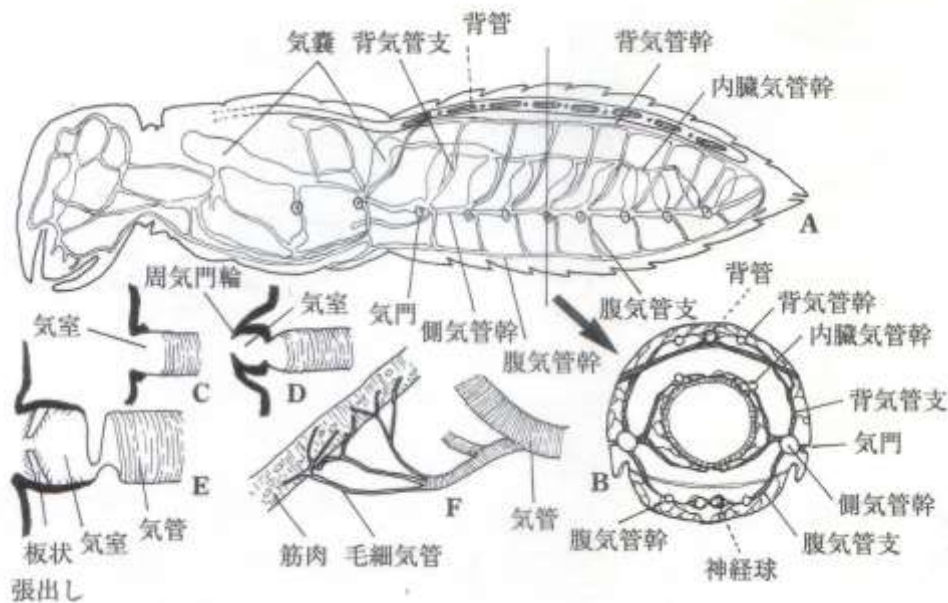


図 2.3.12. 呼吸器官の模式図. A, 縦断面; B, 腹部横断面; C-E, 各種気門; F, 毛細気管. (Packard, 1898; Snodgrass, 1935 を参考に作図).

筋肉系 (muscular system)

昆虫の体には複雑な筋肉系があり，体や内臓の運動等をつかさどっている．昆虫の筋肉は内臓筋も含めて全てが横紋筋からなり，通常 2,000 以上もの筋繊維がまとまった筋肉帯(muscle band)を持つ．機能面からは，関節帯(segmental band)，内臓筋(visceral muscle)，付属肢筋(muscle of the appendage)に分けられる．関節帯は背板や腹板等に両端が付着し，体全体の運動に関わる筋肉である．胸部では翅を動かすための間接帯が特に発達し，特に飛翔筋(flight muscle)と呼んでいる．内臓筋は消化管などの内臓の運動のための筋肉である．また，口器や触角，脚等にはそれらを滑らかに動かすための付属肢筋がある．

排出系 (excretory system)

体の老廃物を体外に捨てる排出器官として，マルピーギ管(Malpighian tubule)を持つ．マルピーギ管は細い管状のもので，一方の先は体腔内に遊離するか後小腸の基部に結合する．管の数は，数本のみを持つものから 200 本以上持つものまで種類によってまちまちである．また，アブラムシのように例外的これを欠くものも見られる．マルピーギ管に取り込まれた体内の老廃物は，後小腸(直腸)経由で体外へ排出される．

分泌器官・分泌腺 (secretory organ . gland)

昆虫類では多くの分泌器官や分泌腺が認められ，機能上，外分泌器官(腺)(exocrine organ)

と内分泌器官（腺）(endocrine organ)に分けられる。外分泌腺からは、フェロモン(pheromone)やアレロケミカル(allelochemical)を放出するものが多く見られ、特にアリやミツバチ等の社会性昆虫では、多くの種類のフェロモン物質により集団の調節がなされている(図 2.3.13)。カメムシ類の臭腺やコウチュウ類の防衛腺、シロアリ目の前額腺等からは防御物質が放出される。カイガラムシ類ではロウ腺を持ち、そこからロウ物質が分泌され体を覆う。唾液を分泌する唾液腺は、チョウ目やトビケラ目の幼虫では絹糸腺に変わっており、中にはこれが大きく発達するものもある。さらに一部のハチ類では、メスの産卵管が刺針に変化し、さらに産卵管の付属腺を毒腺に転化している。

内分泌器官（腺）はホルモン分泌に関係するものが多い。脱皮や変態を調節するホルモンを分泌するアラタ体(corpus allatum)と前胸腺(prothoracic gland)は良く知られている。

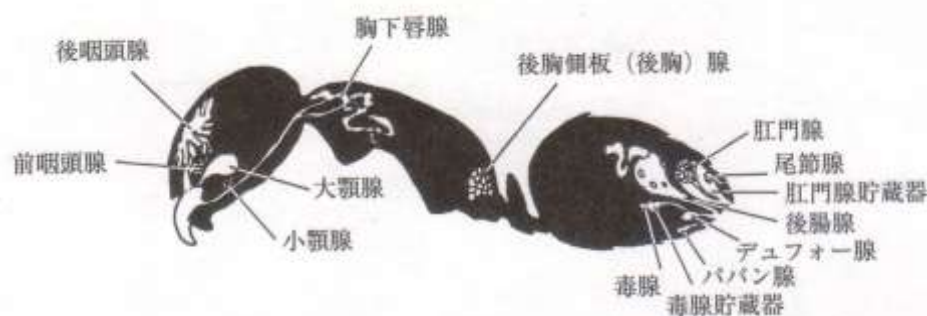


図 2.3.13. アリの外分泌腺の模式図。(Wilson, 1971 を参考に作図)。

2.3.4 変態

六脚類は脱皮して成長する。また卵から孵った後、成長に伴って段階的に形態を変える。孵化後に生じる形態の段階的な変化を変態(metamorphosis)と呼ぶ。内顎綱と昆虫綱のシミ目とイシノミ目では、幼虫と成虫の形にほとんど違いが見られず、これを無変態と呼ぶ。成長に伴って大きく姿を変える現象を変態と定義しており、この定義に従えば、無変態は文字通り変態とは見なされない。有翅の昆虫類では、顕著な形態の変化が見られ、幼虫と成虫とは形が大きく異なる。このような大きな形態差が見られるものは、蛹の段階のない不完全変態と蛹が見られる完全変態とに大きく分けられる。

昆虫の変態にはホルモン物質が大きく関わっており、脳のアラタ体から分泌される幼若ホルモンと前胸腺から分泌されるエクダイソンの作用によって引き起こされる。完全変態類の幼虫が成長し、蛹になるとその中では、神経系を含めた組織の崩壊が起こり、成虫組織の形成が行われる。

無変態 (ametaboly)

翅を持たない内顎綱と昆虫綱のシミ目、イシノミ目に見られる様式で、発育に伴う変化が非常に小さなもの。特にトビムシ目やシミ目では、成虫になっても脱皮をくりかえす。一方、側昆虫綱のカマアシムシ目は、1 齢幼虫で 9 節からなる腹部が多足類と同様に脱皮に伴い節数が増え、成虫では 12 節となる「増節変態」をする。

不完全変態 (hemimetaboly, incomplete matamorphosis)

カゲロウ目やトンボ目、カメムシ目等に見られる変態様式である。カゲロウ目では、成虫によく似た亜成虫(subimago)と呼ぶ独特の段階があり、これが脱皮して成虫となる。カマキリ目やトンボ目では、卵から最初に出て来た幼虫は、口器や脚が運動できない状態にあり、前幼虫(pronymph; 前仔虫)と呼ぶ。前幼虫は数秒から数分で脱皮して、1 齢幼虫となる。カワゲラ目やトンボ目の幼虫は水生で、良く発達した脚を持つ。一方、バッタ目やゴキブリ目、カメムシ目等は、脱皮をくり返す度に幼虫は成虫の形態に近づいて行く。アザミウマ目やカメムシ目の一部の種には、幼虫が蛹に似た基本的に不動の形態(擬蛹)となり、1~3 回の脱皮を経て成虫となる特殊な変態様式が見られ、これを特に擬蛹変態と呼ぶ場合がある。

完全変態 (holometaboly; complete metamorphosis)

昆虫綱の 11 目が蛹期を持つ完全変態を行う。幼虫は脚を持ち、盛んに動き回るものから、寄主や餌資源の中で育つ事で、脚が退化あるいは消失し、活動性の低いものまでである。内部寄生性昆虫の中には、カマキリモドキ類やネジレバネ目のように、1 齢幼虫は発達した脚を持ち盛んに動き回って寄主を探索するが、寄生に成功した後、2 齢以降は退化した脚を持つ幼虫となる等、

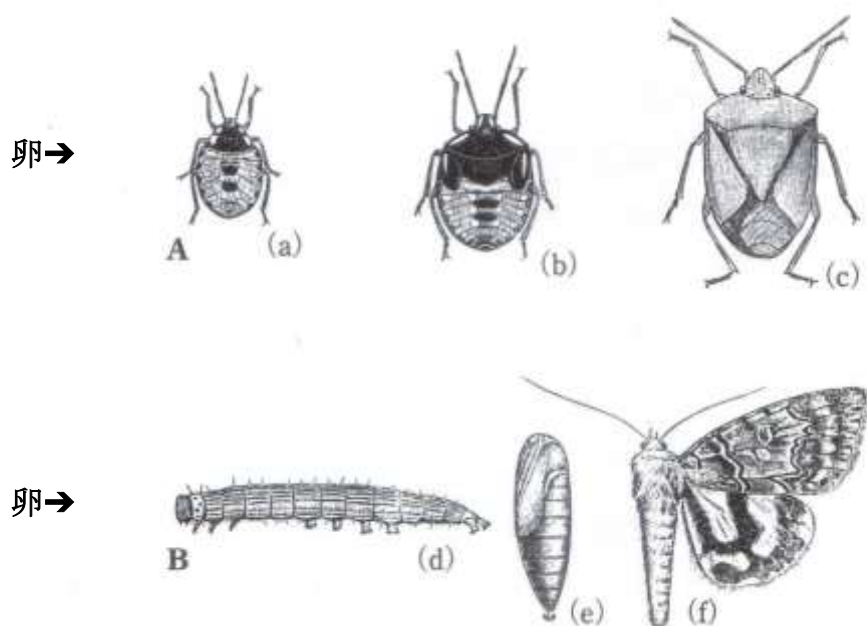


図 2.3.14. 昆虫の変態様式. A: アオクサカメムシ *Nezara antennata*(不完全変態), B: キシタバ *Catocala patala* (完全変態). a, b, 幼虫; c, 成虫; d, 幼虫; e, 蛹; f, 成虫. (三宅, 1919 より).

幼虫に明瞭な二型があるものや、ツチハンミョウやマメハンミョウのように擬蛹(pseudopupa)の段階があり、幼虫から擬蛹となるが、そこから一旦幼虫にもどり、その後蛹となる複雑な変化を見せるものもある(第6章, 図6.1.3).

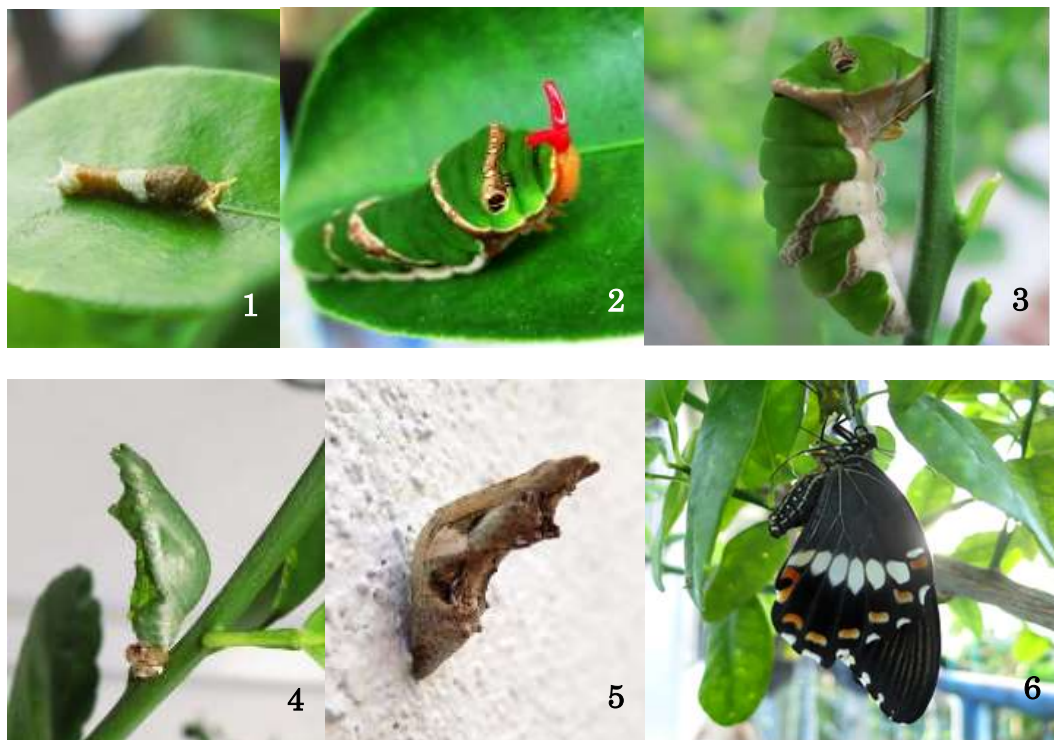


図 2.3.14. オナシシロオビアゲハ *Papilio alphenor* の成長に伴う変態(完全変態). 1: 若齢幼虫. 1-4 齢幼虫までは黒と白の色彩で、鳥の糞に擬態しているとされている. 2: 終齢(5 齢)幼虫. 終齢幼虫になると色彩が大きく変わる. アゲハチョウ科の多くは、頭部に臭角と呼ばれる、強い臭いを放つ突起を持っており、アリ等の外敵から攻撃を受けると、臭角を突き出す. 3: 前蛹. 4, 5: 蛹(帯蛹型である). 本種の蛹は蛹化する場所によって、緑色か褐色かになる. 6: 羽化した成虫.

2.3.5 卵, 幼虫, 蛹の形態

卵 (egg)

昆虫の卵は、通常、一番外側を堅い卵殻(chorion)で覆い、その内側を卵黄膜(vitelline membrane)が包み内部を乾燥から守っている. 卵のタイプ分けによれば、卵黄(yolk)が卵の中央に多くある心黄卵で、卵割は細胞質の外側から進む.

昆虫の受精は、通常、精子の卵への侵入が産卵直前に起こり、受精は産卵後なので、卵殻には精子が侵入するための精孔(micropyle)が 1 個から複数個、時には数十個見られる. 卵の形や大きさは多様である. また、産卵様式も多様で、単独に産み落とされる場合から、多数がまとめて

産卵される場合もあり、産卵場所も種によってさまざまである。

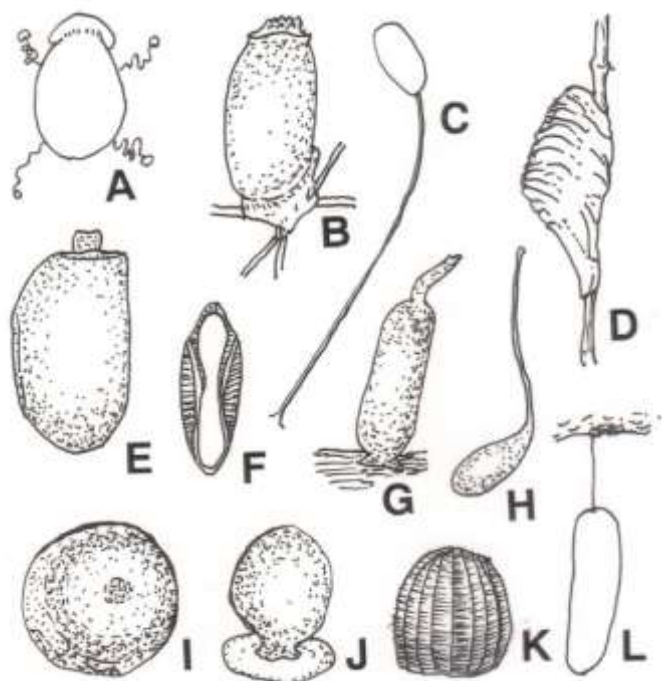


図 2.3.15. 昆虫の卵. A: カゲロウ, B: コロモジラミ(体毛に付着させて産み付けられる), C: クサカゲロウ(細い柄の先端に卵が置かれる), D: カマキリの卵のう, E: エダナナフシ, F: シナハマダラカ, G: センブリ, H: ヤドリコバチ, I: タケカレハ, J: カワゲラ, K: オオムラサキ, L: フトフタオビドロバチ(巣内の天井に吊り下げる). (石原, 1957 より略写).

幼虫 (larva)

幼虫は、ごく一部の例外を除いて、幾度かの脱皮をくり返して成長する。不完全変態の幼虫は孵化後から成虫と似た形態をしており、翅は持たないが、成虫と同様の胸脚で動き回り、特に若虫(nymph)と呼ぶ場合も多い。完全変態類の幼虫は成虫の形態とは全く異なる多様な形態を示し、脚が退化した無脚型幼虫(apod larva)や、胸脚のみを持つ寡脚型幼虫(oligopod larva)、3対の胸脚と複数の腹脚を持ち盛んに動き回る多脚型幼虫(polypod larva)等が見られる(図 2.3.16)。

蛹 (pupa)

蛹は完全変態類に見られ、移動できず、食物も全くとらない。ただし、体内では組織が一旦崩壊し、そして成虫組織への改変がなされる動的な変化が生じている。アミメカゲロウ目、ヘビトンボ目、シリアゲムシ目等の蛹は大あごを動かすことができ、可動大顎型蛹(decticous pupa)と呼ぶ。一方、大あごが固定していて動かないものを不動大顎型蛹(adecticous pupa)と呼ぶ。不動大顎型蛹はさらに、コウチュウ目やハチ目の蛹のように、脚や翅が体から離れている裸蛹

(exarate pupa)と、チョウ目や多くのハエ類の蛹のように、脚や翅が体に密着した被蛹(obtect pupa)とに区分される(図 2.3.17).

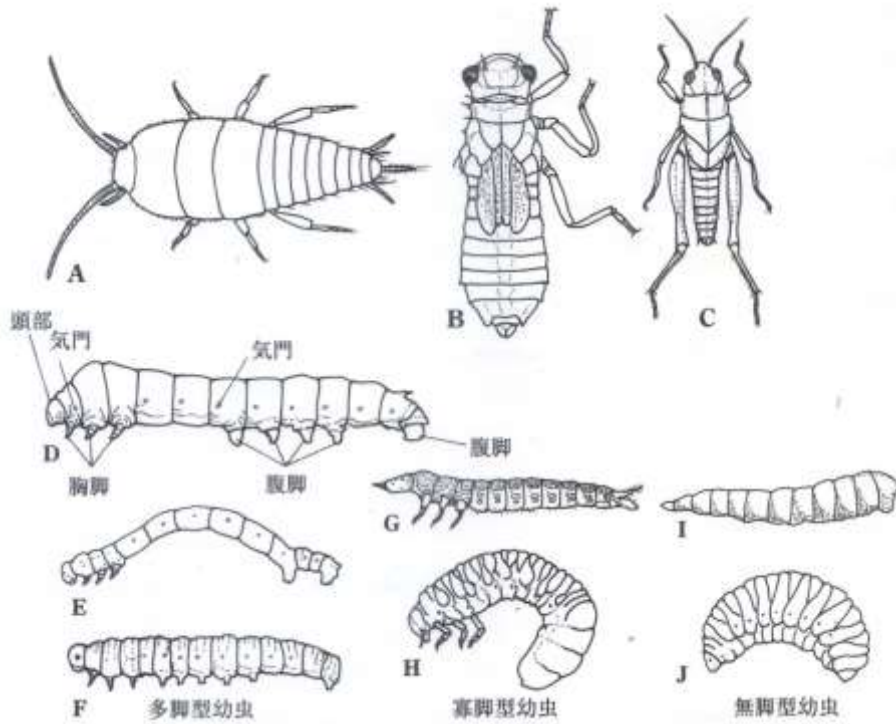


図 2.3.16. 昆虫の幼虫. A; 無変態類; B, C, 不完全変態類; D-J, 完全変態類. A, シミ; B, ムカシトンボ; C, トノサマバッタ; D, カイコガ; E, シャクトリガ; F, ハバチ; G, ゴミムシ; H, コガネムシ; I, ハエ; J, ミツバチ. (E, G, H, Gullan & Cranston, 2005 を参考に作図).

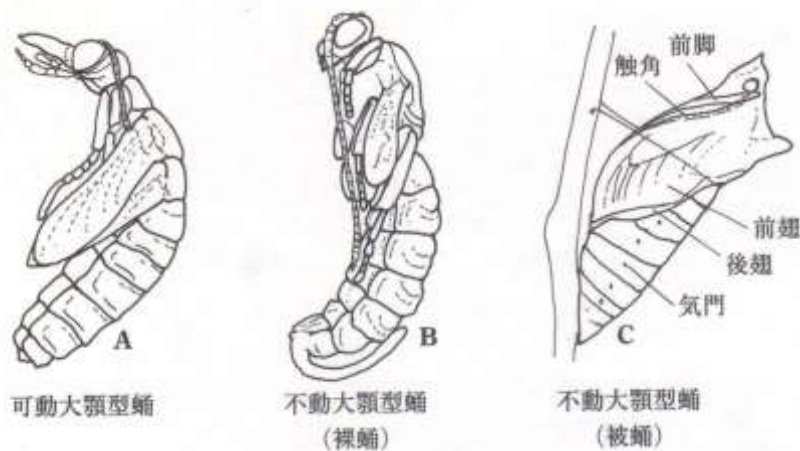


図 2.3.17. 昆虫の蛹. A, ウスバカゲロウ; B, ヒメバチ; C, アゲハ.

第3章 分類と系統

3.1. 分類・系統

3.1.1 自然分類と人為分類

‘分類’とは事物を類別する行為のことで、通常ある目的にそって類別される。事物が生物の場合、自然科学と言う土俵に立脚し、自然の現象や事物の分類整理を試みる。いかに生物を把握すれば自然に対する理解が深まるかと言った目的に沿って分類が行なわれる。そして、さまざまな角度からの分類、たとえば生態的な面からの分類、機能面からの分類、行動面からの分類等が試みられる。生態系タイプの分類や、タンパク質の分類、細胞小器官の分類等は、一般的にイメージする生物の分類とは異なった角度からの分類であるが、すべて生物の分類であることに変わりはなく、生物学自体はさまざまなタイプの分類を行なっていると言える。そのような中で、一般的に生物の分類と言った場合、多くは生物の種を基準として、系統に即して生物世界の体系化を図る試みを言う。ここではこの分類を特に‘生物分類’と呼んでおく。

地球上の生物を分類しようとする試みは、自然を中心とした私達の世界を知り、秩序立てようと言うことであろう。しかし、もともとのものを分けると言う試みは、私たちのごく日常的な行為であったと思われる。例えば、私たちは生きて行くために、古くから食用になる植物を把握したり、有効な薬草を区別したりする必要があったに違いない。それゆえ、人類が出現した太古の時代からすでにそのような生き物を識別すると言う分類がなされ、かつ洋の東西を問わず世界のいたるところで分類行為がなされて来たはずである。

1) 初期の生物分類

ギリシア時代には有名なアリストテレス(Aristoteles)が、血液や心臓の違いなどによって動物の分類を行い、テオフラストス(Theophrastos)が植物を木本と草本に区分する分類を行っている。これらは生物学の基礎として、あるいは生物学の成果を総合するものとしての評価がなされ得るものである。ところが、その約 2000 年後のリネー(リンネ)の登場まで、分類学は本草学レベルに長く留まっており、これらは人々の生活に密着した生物の分類と言うことができるが、実質的に学問としての大きな進展は見られなかった。

生物分類は、18 世紀のリネー(リンネ; K. von Linné)の分類体系以降、長く形態的特徴を基準に行なわれて来た。生物を分類し、記載して行くことは、生物学のさまざまな研究領域に関与する必須の基礎的体系を作成する作業である。そして、種の認定を容易に行ない得るものとして、外部形態による区分は何と言っても実用的でかつ応用的である。しかし、生物間の系統を推定する段階になると、外部形態には同形現象(homoplasy)が頻繁に見られると同時に、系統解析に使える有効な形態情報も限られ、類縁関係を客観的に示すことが難しい場合が多い。近年、分子生物学の発展と関連技術の著しい進歩により、分子レベルでの研究が容易に行なわれるようになり、

分子データに基づく系統解析の研究も盛んになされつつある。

分類体系は系統を反映させつつ構築すべきもの、つまり生物進化の道筋を推定しつつ、それを反映させた分類を目指すべきとの主張がある一方で、生物分類は生物世界を認知しやすく整備し、認識しやすい単位(例えば種)の設定を行ない、生物世界の一般参照体系を構築する事にあり、生物の歴史推定、つまり、生物進化の分岐の順番を推定する系統解析とは別のものとする研究者もいる。

2) リネーの研究と歴史的背景

リネーの分類学における業績は、生物の分類体系の基礎を確立するとともに、生物の世界共通名である学名を広めた点にあらう。文化的背景を考えると、中世ヨーロッパの科学の暗黒時代を終え、18世紀の段階に達してやっと文化が成熟し、身の回りの狭い世界から、地球全域への理解への熱望が生まれるような博物学的知識が蓄積されたことが考えられる。ヨーロッパが大航海時代を迎え、一挙に世界が拡大したことに対応している。そして、そのような旺盛な精神活動を背景として、新しい世界への興味が増し、人々の博物学を含む知的好奇心が高められて行ったことが考えられる。地球上の全ての生物を収集し、記載することを目的としたリネーは、その時代の自然界についての未知な部分を切り開き、その全てを掌握しようという当時の社会の象徴だったとする見方もある。

リネーは、世界各地に子弟を派遣し収集品を一手に集めようとした。このリネーの意気込みは、科学者と言うよりはどこか人間を超越しているところを感じられる。また、時代が18世紀で場面がヨーロッパであることから、リネーに従い世界に散った弟子達の姿には、異郷にてたとえ死しても使命を達成しようとする宣教師の姿がだぶってくる。実際に多くの弟子が異国で倒れている。このリネーや彼の弟子達の影響は極東の日本にまで及んでいる。リネーの弟子のツンベリー(C. P. Thunberg)は、鎖国中の日本に來日し、「日本植物誌」において800種にも及ぶ植物を記載し、その少し前のケンペル(E. Kaempfer)と並んで日本の植物学の大きな礎石となっている。

当時の世界を知ろうと言う欲求には、ヨーロッパが次第に地力をつけ世界に乗り出して言った歴史的背景があり、身近な世界から、遙か彼方の世界をも興味の幅を拡大させて行った時代にあつて、博物学が広く社会に受け入れられるゆとりが出てきた時代でもあつたと考えられる。リネーの行った研究は、博物学が広がった時代背景を受けており、その時代の博物学的知識の増加と理解の深さが、薬や食物として役に立つ、立たないと言った人為分類から、自然を体系づけようと言う自然分類へと進んで行った歴史の流れが浮かんで来る。

19世紀から20世紀の進化論の確立にともない、生物世界の秩序を系統進化の結果とみなすようになり、自然分類イコール系統分類となって行った。

3.1.2 生物分類

六脚類を含む動物分類では、基本的に‘種(species)’を類別し、分類体系を構築して行く。分類の基本単位は種に置かれ、表示手段として種の学名が与えられる。また、分類学上の生物の集合

を分類群(taxon, taxonomic unit)と呼ぶが、分類群には類縁関係にもとづいて、階層的な分類階級が設けられ、種は各分類階級のどこかに位置付けられる。

分類体系を確立させたリネーの主著は「自然の体系 Systema Naturae」であるが、この中で種を二語名で表記する学名の提示とともに、界、綱、目、属、種と言った分類の階層を確立して、文字どおり自然分類を目指している。分類階級では、後に門と科が加わった界、門、綱、目、科、属、種を、生物を体系づけるために必ず必要とされる義務カテゴリーと呼んでいる。リネーはたくさんの書物を執筆した。動物については、1758年の「Systema Naturae」10版第1巻中に312属4,378種が記載され、ここから動物の学名が有効となる。例外的にクモの学名は1857年に出版されたクラーク (Clerck) の「Aranei Svecici」から有効となるが、動物命名規約はこの出版物を1858年出版とみなし、これらの学名を有効としている。

分類体系は基本的には系統を反映させており、体系化と検索性に優れているものであろう。ただし生物の系統を完全に反映させることは不可能であり、界の設定そのものがすでに系統を反映させていない。ただし、系統を要約的に示し、生物世界を概略的に認識するものとして有効であろう。

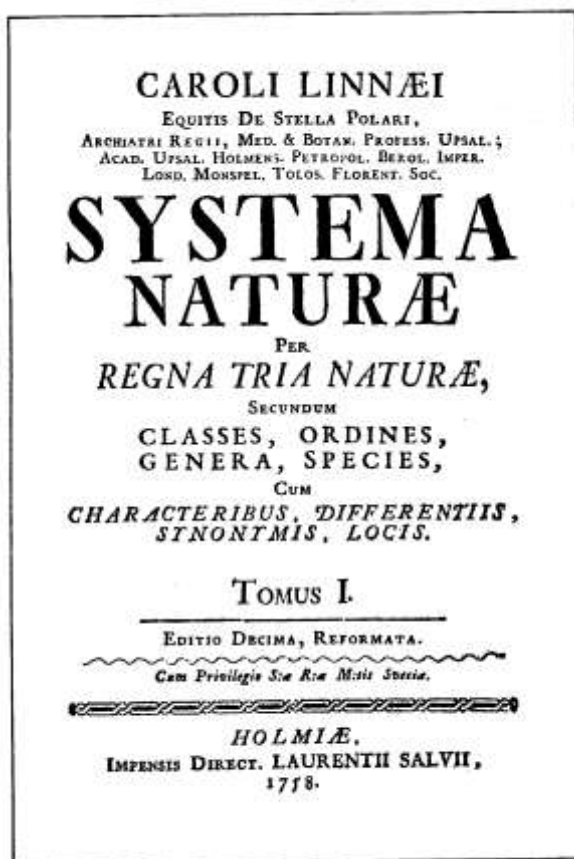


図 3.1.1. リネーの「Systema Natuae」10版第1巻, 823 pp., (1758)の表紙。正確にはタイトルは「Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, synonymis, locis」となる。

学名 (scientific name)

学名とは、国際的な命名規約に基づき分類群につけられる国際共通名で、種に与えられる学名は、動物では二語名(二名式名 ; binominal name)で表され、「属名+種小名」と言う人の名字プラス名前に類似した付け方がなされる。亜種の場合は種小名の後に亜種名を付した三語名(三名式名 ; trinominal name)で表される。属以上の分類階級に与えられる学名は、1単語の一語名式(単名式)で表現される。

命名規約には国際動物命名規約、国際植物命名規約、国際細菌命名規約、さらにこれらとは用途が異なるが、国際栽培植物命名規約がある。これらの命名規約は相互に全く、あるいはほとんど干渉しない。動物命名規約では、新種や新属を設定する必要がある場合、その学名が適用される正統性を示す基準となる担名タイプ標本(name-bearing type)の設定が必要である。学名の発効は、命名規約委員会の強権発効がないかぎり、先に発表したものが有効となる「先取権ルール」に従う。そして、出版物、学名、命名法行為が命名規約に則った適格なものであれば、記載は有効となる。

生物の正式名称である学名以外の生物の名称は、俗名(俗称 ; vernacular name)となるが、図鑑等で一般的に用いられている日本語の生物名は、特に標準和名と呼ぶ。標準和名に関する命名規約は存在せず、より適切な使い易いものが残って行くであろう。例えば「クロオオアリ」は標準和名で、学名は *Camponotus japonicus*。「クロアリ」は特定の地域に限られて使われる俗名である。本種の学名は書籍等で *Camponotus japonicus* Mayr や *Camponotus japonicus* Mayr, 1866 とも表記されるが、学名部分は *Camponotus japonicus* であって、Mayr, 1866 は命名者名と論文発表年を示す、言わばデータの表示であり、動物命名規約では省略してかまわない。

リネー以前の時代では、学問の上で用いる生物名はひどく使いづらく、かつ混乱しており、異なった国の学者間での意志や情報の伝達がひどく難しい状態にあった。例えば、ライオンのリネーよりも前の記述は *Felis cauda elongata, corpore helvova*(尾の長い体の淡黄色のネコ)や *Felis cauda elongata floccose, thrace jubato* (ふさふさした長い尾を持ち、上半身にたてがみのあるネコ)が見られるが、これでは同一の生物とは思えないであろう。現在 *Felis leo* と示せば世界中で同一の実体(種)を示すことができる。かつては、種を区別するための形態の列記がそのまま種の名称として使われていたのである。これらの付け方は1種であれば一名であるが、2種が存在すれば、それを区分するために2連名となり、種が増えるほど記述が長くなる。ヨーロッパミツバチのかつての名称は *Apis pubescens, thorace subgriseo, abdominale fusco, pedibus posticis glabris utrinque margine ciliates* とあまりに長過ぎるものとなる。学名として二命名法を採用する現在は *Apis mellifera* で事足りる。

リネーが生物の名前に学名、つまり”属名プラス種小名”と言う人の名字プラス名前と同じような付け方、つまり二語名法(二名法)を考案した業績は大きいと言われる。これによって初めて世界中のどの人に特定の生物種を示すこと、あるいは誤解なく生物種を理解することが可能になった。ただし、この二名法はリンネが考案したのではなくすでにこのような使い方を考案した人がリンネよりも前におり、リネーの業績はむしろこの二名法を改良し、かつ広く世界に広めたと

言うことになる。

今日の国際社会では英語が言わば国際共通語の役割を果たしており、これによって各国の人々が一同に会してもコミュニケーションが容易に行えるのと同じように、世界共通語として学名をこの時代に広めたことは、その後の植物学や動物学の進展に大きな利益をもたらした。

生物に学名を与える際には国際的に取り決められた命名規約に従う。これは国際動物命名規約、国際植物命名規約、国際細菌命名規約、さらにこれらとは用途異なるが、国際栽培植物命名規約がある。これらの命名規約は相互に全く干渉しない。そのために *Pieris* 属は動物ではモンシロチョウ属をさすが、植物ではアセビ属となる。その他、動物では亜種ランクまで認めているが、植物では亜種、変種、品種のランクが存在する。動物ではラテン語以外の記載が可(日本語も可)であるが、植物では記載文に必ずラテン語が含まれていなければならない。動物では *Monomorium monomorium*(アリの一種)と言った反復学名(トートニム)が可であるが植物では不可である、等相違が沢山存在する。動物命名規約では新種を設定する際に、その学名が適用される個体を示す唯一性、正統性の基準を示す基準標本の設定が必要である。類型学的思考を引きついで発想ではあるが、作業手順として非常に便利である。学名の発行は命名規約委員会の強権発動がないかぎり、際に発表したものが有効となる先取権ルールに従う。学名に対して、私達が日本語で一般的に図鑑等に用いている生物名は標準和名、あるいは特定地域で有効な俗名である。和名には命名規約は存在せず、より適切な使い易いものが残って行くであろう。

分類階級 (Linnean Hierarchy)

多くの生物を共通の特徴ごとにグルーピングして行き、階層構造として示されるものを分類階級と呼ぶ。これによって、生物種の検索が著しく容易になり、かつ類縁関係も容易に把握できるようになった。リネーが設定した分類階級は界、門、綱、目、科、属であったが、現在、表 3.1.1 に示すような詳細な階級が設定されている。これらのうち、界、門、綱、目、科、属、種は義務単位 (obligatory taxa) と呼び、動物では必ず設定する必要がある階級である。それ以外のものは必要に応じて相対的に使用されるもので、各階級を生物学的に定義づける基準は存在しない。

表 3.1.1. 動物分類階級表.

太字は義務単位を示す。他に階級を固定せず、研究者によって必要な状況下で用いられる適宜的なものとして、Clade, Legion, Phalanx, Cohort, Division, Section, Branch, Series, Group 等がある。

階級	英名	語尾	例
超界	Domain		Eucarya
界	Kingdom		Animalia
門	Phylum		Arthropoda

目階級群までは	亜門	Subphylum		Hexapoda
国際動物命名	上綱	Superclass		
規約の先取権	綱	Class		Insecta
に規定を受け	亜綱	Subclass		Dicondyla
ない階層	下綱	Infraclass		Pterygota
	上目	Superorder		
	目	Order		Hymenoptera
	亜目	Suborder		Apocrita
	下目	Infraorder		Aculeata
	亜下目	Subinfraorder		
	小目	Parvorder		

科階級群	上科	Superfamily	-oidea	Vespoidea
	亜上科	Epifamily	-oidea	
	科	Family	-idea	Formicoidea
	亜科	Subfamily	-inae	Myrmicinae
	上族	Supertribe		
	族	Tribe	-ini	Dacetini
	亜族	Subtribe		
属階級群	属	Genus		<i>Strumigenys</i>
	亜属	Subgenus		
種階級群	種	Species		<i>Strumigenys formosimonticola</i>
	亜種	Subspecies		

3.1.3 系統推定

系統推定と生物分類

多くの生物の分類の中で、生物の系統関係、つまり生物進化の道筋を推定し、それを表現する形での分類を目指すことが自然分類(natural classification)である。地球上に 40 億年前に生命が誕生し、共通の祖先から枝分かれをくりかえしつつ多様性を増してきたことは、生物学に興味を持つ者ならば容易に理解できよう。そして、そのような 40 億年前から今日に至るまでの生物

のたどって来た進化の道筋はひとりしかないとはいえない。また、これにより地球上の全ての生物が1つの巨大な系統樹のどこかに位置付けられるはずである。それゆえ、生物進化の道筋、つまり系統を反映させる分類、つまり系統分類は科学として生物世界を客観的に分類することを目指していると言える。要するに、系統分類は自然分類を目指したものであり、生物世界における歴史の推定と秩序の発見を目的として発展して来たと言えよう。ただしここでは、基本的に生物の系統推定と生物分類は別のものであるという見解を支持し、系統関係を生物分類に厳密に一致させる必要はないという立場に立っている。いずれにせよ、このような系統や分類の研究成果に立脚して組み立てられた生物分類体系は、科学の立場で生物世界に踏み込んで行くために整備された地図、今風に言えば生物学を進める上でのインターフェイスであり、マイクロ分野からマクロ分野まで生物学のさまざまな研究領域に關与する必須の基礎的体系である。

系統の推定

従来の生物分類では、共通の特徴を持つものは類縁関係が近いという前提に着目して分類が進められ、さらにこれに立脚して系統関係の組み立てがなされて来た。これらは数理的な理論に裏打ちされた解析法を用いないため、主観的に陥るものであった。そのため、より客観的なさまざまな系統解析法の確立を目指した研究が20世紀後半に進められた。この時代の六脚類の系統解析に用いられる手法は、基づく原理と方法から大きく3つに分けられて来た。つまり進化分類学、数量分類学、分岐分類学である。

進化分類学 (evolutionary taxonomy)

慣習的に行われて来た形態形質を重視した分類学の成果に基づき、さらに種々のレベルの成果を取り入れて分類を行う。言わば古典的分類学に進化概念を取り入れたものである。どのような情報を盛り込むかで結果が異なって来る場合が多い。そのため、研究者による恣意性が入り込む余地が高く、客観性を欠くとの指摘がある。

数量分類学 (numerical taxonomy)

多数の分類形質についての形質状態の分布を調べ、分類群間の全体的類似性の程度に基づいて分類する手法で、解析手法として一般的には多変量解析の群分析と座標化法が採られる。数量分類は、種や地域個体群の認識のためには有効な場合が多いが、系統推定を目的とした場合は、本手法は使えないとの主張がある。

分岐分類学と発展分岐学 (cladistic taxonomy & transformed cladistics)

分岐分類学では、系統分岐の過程と序列を追求し、系統体系の構築を試みる。系統推定の方法として共有新形質(共有派生形質; synapomorphie)のみを用い、さらに分類の表記法として単系統群のみを分類群として認める。しかしながら、分岐分類も客観性は保証されない。共通の分類形質データが与えられていても、研究者によって重要視する形質が異なると、一つの分類群でもさまざまな系統仮説が提唱されてしま

うからである。

分岐分類学から派生した発展分岐学(変形分岐学)では、系統樹の上位概念として、与えられたデータに対して可能な全ての分岐構造を抽出し、系統仮説として設定する。そして、最節約原理を理論背景に、与えられたデータから最良の系統仮説を選ぶ。

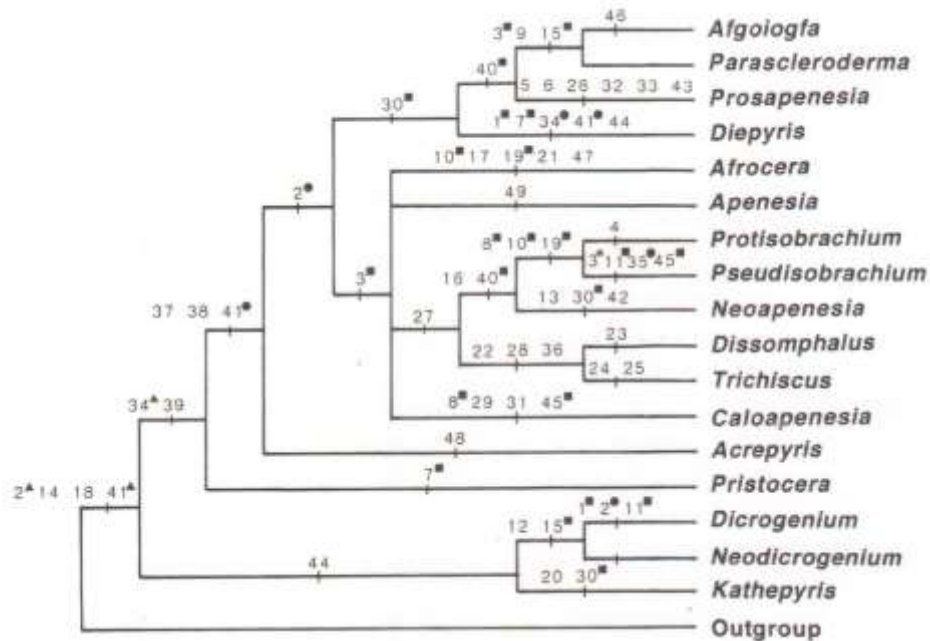


図 3.1.2. 変形分岐分類学的手法により得られた系統樹の例. ムカシアリガタバチ科 Pristocerinae の形態形質を用いて、再節約分岐図を探索することで属間の系統関係を推定している。枝上の数字は、形質の変化の推定位置(ACCTRAN 配置)を示す。(Terayama, 1996)。

分子系統解析

近年、より客観的なさまざまな系統解析法が確立され、さらにコンピュータの性能の向上によって、大量のデータを処理し、解析することが可能となって来た。また、分子生物学の著しい進展によって、分子レベルの情報に基づいた系統推定が盛んになされつつある現状にある。

地球上の全ての生物は、遺伝情報を蓄える分子として DNA を持っている(ウイルスは生物から除外する)。これらの遺伝情報は、それぞれの生物のたどった長い進化の産物であり、進化の歴史が刻まれている。DNA の塩基配列や、これにコードされたアミノ酸配列、タンパク質などの分子情報や遺伝子の配置情報等から、生物の系統進化を推定するのが分子系統学である。

分子系統解析は、最節約法系や最尤法と言った統樹推定の手法や信頼度表示と言った数理的研究も進められており、研究者の主観や、同型現象と言った系統推定を阻む要素が入りやすい従来の系統解析法に対して、客観的な基準を与えるものである。

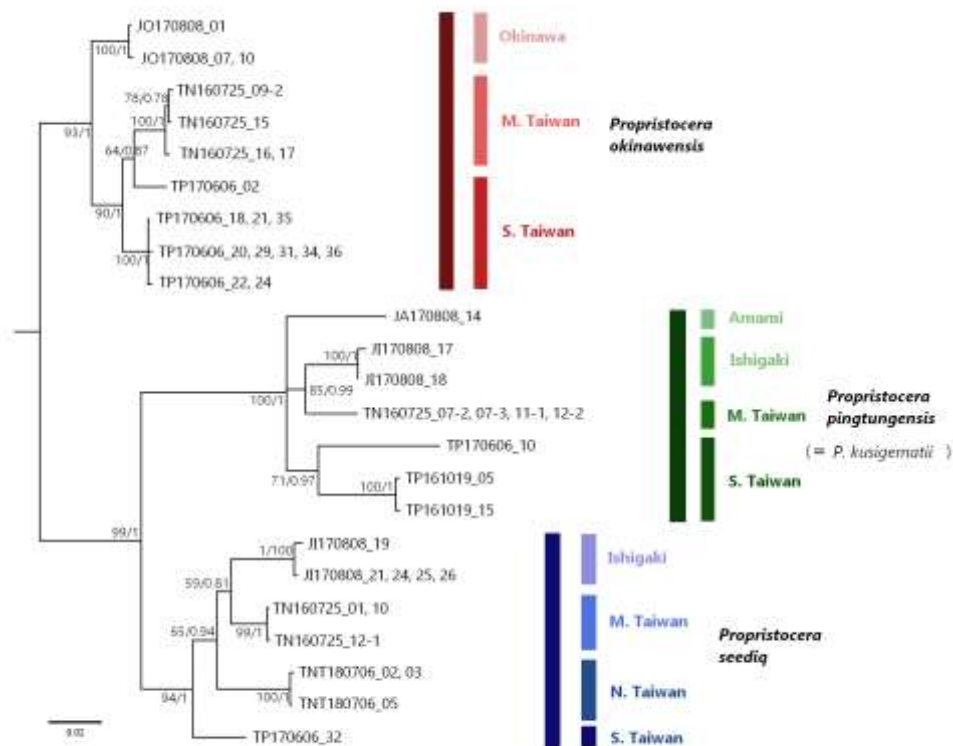


図 3.1.3. 分子系統解析により得られた系統樹の例. ムカシアリガタバチ科 *Pristocerinae* のプロアリガタバチ属 *Propristocera* を対象に, 28S および COI 遺伝子をコードする DNA 塩基配列を用いて系統解析を行った. (Liao et al., 2019).

3.1.4 これからの分類学

本書では, 生物分類と生物の系統推定は基本的に別のものとして区別すべきとの立場を取っている. 分類が目的とするものは, 生物世界の一般参照体系の構築, つまり私達が生物世界を認知しやすく整備することであり, 生物多様性の探索や認識を目指し, かつ私達が認識しやすい単位の設定を行うことにあると考える. 一方, 系統とは歴史推定であり, 生物進化の分岐の順番を推定することである. もちろん, 属や科レベルまでは, 系統に準拠した分類体系を組む方が, 分類体系に系統情報が組み込まれ, より有効と考えてはいるが, 基本的に分類と系統は一致しなくても良いと考えている. ハ虫類と鳥類との分類を, 系統関係に準拠するか否かを争った分類学論争は有名である.

形態形質を用いての系統推定は, 収斂や平行進化と言った同型現象があまりにも多く, 系統を推定にはそぐわないと考えている. そのため, 分子データと形態形質の両方を用いた系統推定の手法も不適切と考える. 系統推定のための情報量を増やす必要がある場合, 形態形質は使わず,

分子データを増やすべきである。特に、形態形質や行動の進化を推定するのならば、信頼度の高い分子系統解析によって推定された系統樹に、それらの情報を乗せて進化様式を推定して行くべきであろう。

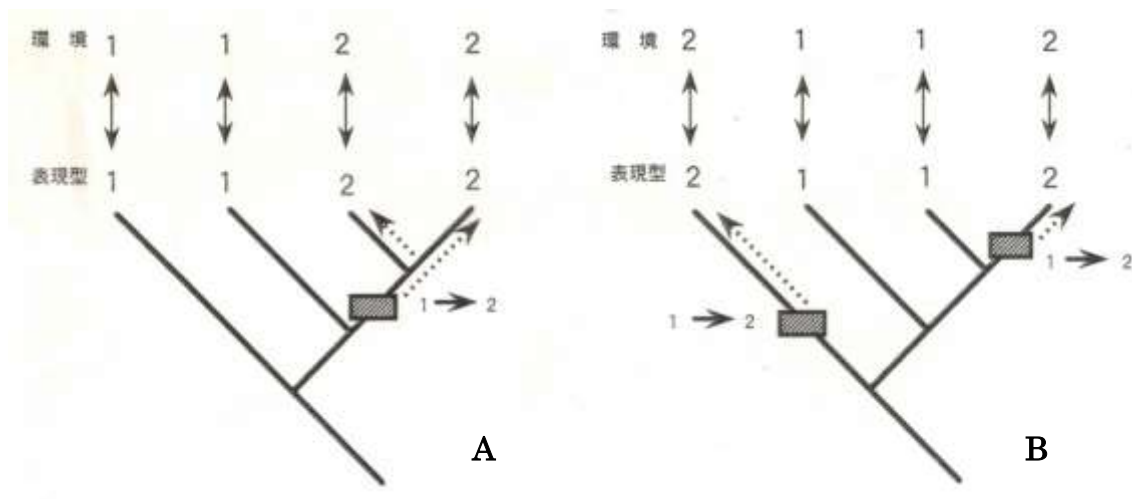


図 3.1.4. 生態比較を行うためには系統樹が必要である。環境への形態的適応を示そうとする場合、環境 1 に生息する種の表現型が 1、環境 2 に生息する種の表現型が 2 であった場合、系統関係が A であった場合、表現型 2 は、環境 2 への適応形質ではなく、系統を反映した共有派生形質としての 2 であるかも知れない。一方、系統を異にする種の間で、環境 2 に生息するものに表現型 2 が示された場合、表現型 2 は環境適応の結果である可能性がある。

従来の形態形質のみからの種認識、種の区分の試みは、予想以上に限界があることが分かって来た。形態形質のみを用いた遺伝子交流の有無の推定は、困難を伴う場合が多い。一般に、同一の種であっても生息する地域が異なれば形態的な差異がどこかに存在するのが普通である。しかし、形態が大きく異なっても別種とはならない場合がある一方で、形態的に区別不可能であっても、別種である例が少なくない。形態的に識別が困難な隠蔽種の存在によって、種の認定を誤らせる場合が多い。種の認識で難しい点は、生物の持つ変異の存在である。これらの種認定の問題は、対象とする個体群が近似の個体群と別種か、あるいは同種の地域個体群（亜種と言う呼称もある）かを判断する場合も同様の問題を提起して来る。正確な分類学的判断を下すためには、個体群を形態的にも多様性をもつ存在として捉え、個体変異や地理的変異等による形態差や多形現象を十分に把握しておくことが重要となる。

DNA の塩基配列や遺伝子座の位置等を用いる分子による系統解析は、系統推定の手法として実に有効であるが、種の認定に関しては万能ではない。ヒグマの一つの系統群から派生し、独立種となったホッキョクグマの例は有名である(図 3.1.5, C 種に相応)。また、種分化の途上にある二つの個体群が二次的に接触し、交雑帯を作ることも知られているし、種分化の間もない段階では、

遺伝子の部分的な交流が少なからず生じ得ることも近年指摘されており簡単ではない。

今後の分類学は、分子、生理・生化学的情報、形態、行動・生態学的情報と言った、生物世界のもつ階層構造を幾層にも縦断して研究を進め(multi-disciplinary approach)、多面的に各階層からの情報を抽出し、さらにこれら各階層の結果を包括させた総合的な判断(exploratory data analyze)によって、種を認識し、分類を推し進めて行くことと考えている。このような多角的アプローチによって、共通見解の採りやすい、より安定した分類体系の鳥瞰図を構築できるものと思っている。

もともと圧倒的に多くの生物種数が存在する状況で、今後必要になって来るものは、系統推定の結果であれ分類情報であれ、これらの情報の社会への提示や体系的な研究成果の提示であり、情報を利用する側に容易にそれらを手入れ出来る環境を作って行くことであろう。生物情報のデータベース化の促進が期待される。

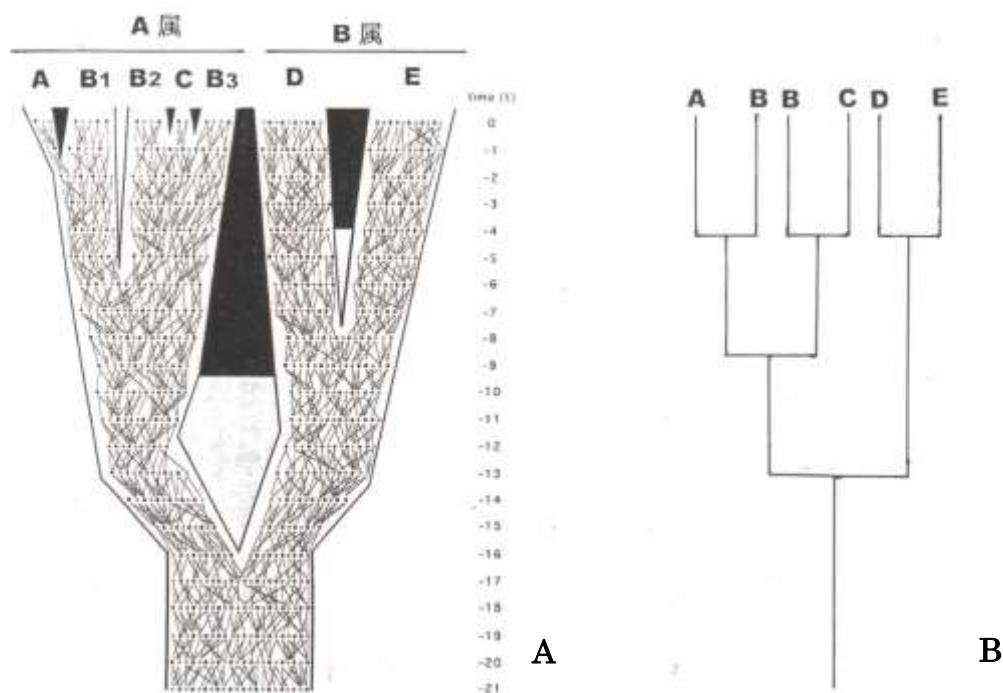


図 3.1.5. A: 現在 (t0) へ至る個体レベルの系譜と種分岐の関係を示したもの。B: A に示された系譜を系統樹として示したもの。オス(■)とメス(○)から伸びる線(2 本に限定した)は遺伝子の伝達を示す。枝間の白色部分は地理的障壁等の外部的な遺伝子流動を妨げる障壁, 黒色部分は遺伝子突然変異に由来する行動の変化等の内部的な生殖隔離機構の発生による遺伝子交流の不能性を示す。A 種は側所的種分化を示し, C 種は B 種分布域内で生殖隔離機構が生じたことによる種形成を示す。(Avice & Wollenberg, 1997 を改変)。

3.2 種と種分化

3.2.1 種の認識

種は生物分類の基本単位の一つである。しかし、種を生物学的に定義づける段階になると、多くの概念が存在し、統一的な見解は得られていない。しかし、六脚類の種認識の基準として、マイヤー(E. Mayer)の種概念である「現実には、または潜在的に、交配が可能な自然集団の全群で、他の同様な集団から生殖的に隔離されているものを種とみなす」が現在最も違和感なく受け入れられているものであろう。ただし、実際のカテゴリ分けに入ると多くの困難が伴う。交配可能性、つまり遺伝子交流の有無を逐一確認して行く作業は甚だ困難で、そのために、実際のカテゴリ分けではこれまでに蓄積されて来た情報から、主として形態形質の不連続性をもとに、別種か否かを判断する場面が圧倒的に多い。

種の認識で難しい点は、形態が大きく異なっても別種であるとは限らないし、形態的に区別不可能であっても、別種である例が少なくない点であろう。正確な分類学的判断を下すためには、個体群を形態的にも多様性をもつ存在として捉え、個体変異や地理的変異等による形態差や多形現象を十分に把握しておくことが重要である。一方、形態的に識別が困難なそれぞれの種を同胞種(sibling species)あるいは隠蔽種(cryptic species)と呼んでいる。これらが、種の認定を誤らせる場合が多い。種分化の途上にある二つの個体群が二次的に接触し、交雑帯(hybrid zone)を作ることも知られている。さらに、種分化の間もない段階では、遺伝子の部分的な交流が少なからず生じ得ることも近年指摘されている。

3.2.2 形態的変異の存在

形態的変異には、外因による環境変異と遺伝子や染色体の突然変異に基づく遺伝的変異とがあり、これらが複雑に関連する。一個体群中に認められる個体変異があると同時に、地理的な広がりの中で認められる個体群間にも変異が認められる。また、変異が相対的に大きく、不連続な場合を多型(polymorphism)と呼び、さまざまな多形現象が見られる。

個体変異

六脚類も生物の一員として、体サイズや斑紋の相違が個体ごとに異なり、全体では連続的な変異となることは当然である。遺伝的支配を受けて、幾つかの不連続な型が出現する変異の例として、ナミテントウの斑紋多型(図 3.2.1)は有名で、200 以上もの斑紋パターンが知られている。ただし、このような斑紋多型は、パニア(Pannier)と呼ばれる一つの遺伝子座によって発現することが判明している(Ando et al., 2018)。ミドリシジミのメスに見られる斑紋も基本的に遺伝形質である。斑紋には、橙色の小紋がある A 型、青色の長斑が基方にある B 型、橙色と青色両方の斑を持つ AB 型、そして地色の褐色のみで斑を持たない O 型の 4 タイプがある。これらはかつて ABO 式血液型と同様の複対立遺伝と見なされていたが、現在複対立遺伝ではないことが

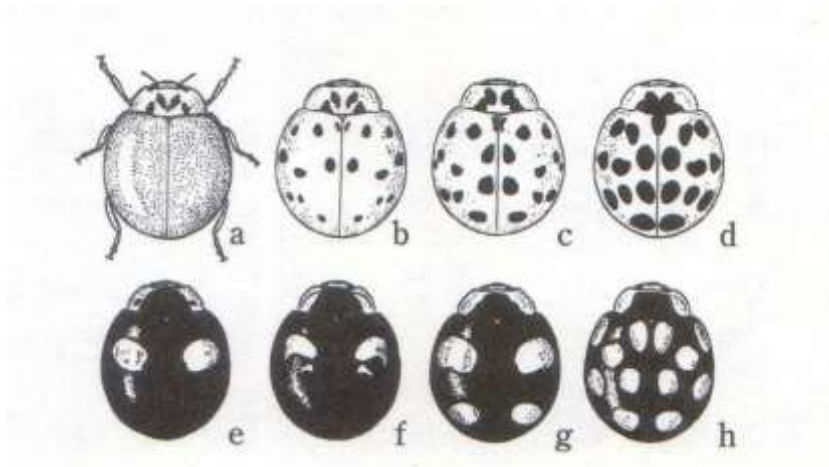


図 3.2.1. ナミテントウ *Harmonia axyridis* の斑紋の変異. 200 タイプ以上の斑紋が知られているが、これらは4つの主要型に分けられる (a-d, 赤地型; e, f, 二紋型; g, 四紋型; h, 斑紋型). (石原, 1957).

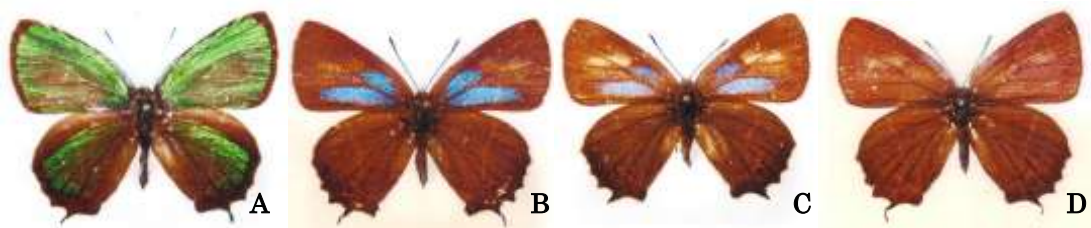


図 3.2.2. ミドリシジミ *Neozephyrus japonicus* の斑紋. A, オス; B-D, メス. B, B型; C, AB型; D, O型.



図 3.2.3. クジャクアゲハ *Papilio polyctor* の雄雌型. 左側がオス, 右側がメスの色彩となっている.

判明している。B型とO型の出現には1対の対立遺伝子が支配するが、橙色のB型、あるいはAB型の橙色部分はB型、O型を表す遺伝子とは独立した遺伝子が支配しており、かつ環境因子(特に温度)の影響を受けることも分かっている。

通常の個体変異の幅から大きく外れ、極端な形態を示すものは異常型と呼び、突然変異によるものと、発生上のトラブルによるものが主として考えられる。昆虫では、幼虫時の環境や食料事情等から、体長や体重の正規分布から外れた矮化個体が良く見られる。また、脚や触角が伸び切らなかった個体も多い。チョウやガでは色彩の異常や翅の形態の異常が見られる。図3.2.3は、形態や生理特性が正中線から左右で雌雄を示す雌雄型と呼ばれているものを示した。このように左右に雌性と雄性が分れる完全分離型は少なく、体が部分的に異性となってモザイク状となるものが割合としては多い。

地理的変異

異なった地域の個体群は、多少とも異なった形質を持つ場合が一般的である。分類学では、地域的に明確に区別できる個体群を亜種(subspecies)とみなして、分類群によっては盛んにこれらに亜種名を与える記載が行われて来た。これらは、微細な相違を示すにすぎないものから、種分化の途上にある段階のものまでさまざまな段階を含んでいる。そのため亜種を定義づける基準はない。黒色種が真っ白くなれば大きな変化に見える。白化個体(アルビノ)は、昆虫を含めさまざまな動物で知られているが、遺伝子上のただ1つの塩基置換によって引き起こされることがある。鳥の亜種の認定に75%ルール(seventy-five per cent rule for subspecies)と言うものが主張されたことがあるが(Amadon, 1949)、恣意的なものである。生息している地域が異なれば、地域個体群間で形態のどこかが異なるのは当然である。地域個体群を特定したければ、亜種名を与えるのではなく、"XX地域個体群"の名称で十分なはずである。

多型現象

雌雄間の二型: カブトムシやクワガタ類のように、雄と雌とで形態差が取り分け大きい種は少ない。また、アリバチやムカシアリガタバチ類のように雌雄で有翅、無翅と言った形態的差異

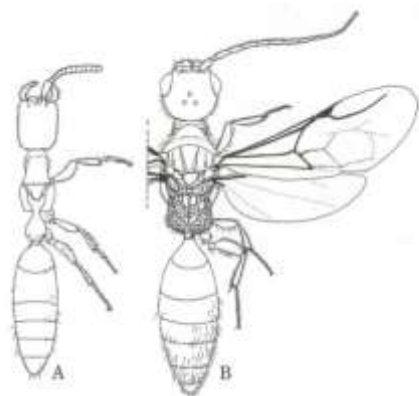


図 3.2.4. ムカシアリガタバチ *Pristepyris japonicus* の雌雄二型。A, メス; B, オス。一見別種に見える。



図 3.2.5. トリバネアゲハの雌雄. A, B, ヒレオトリバネアゲハ *Ornithoptera meridionalis* (A, オス, B, メス); C, D, ビクトリアトリバネアゲハ *Ornithoptera victoriae* (C, オス, D, メス).

を示す種も見られる(図 3.2.4), トリバネアゲハ(図 3.2.5)やミドリシジミ類(図 3.2.2)で見られるように雄と雌とで色彩が大きく異なる種も多く見られる.

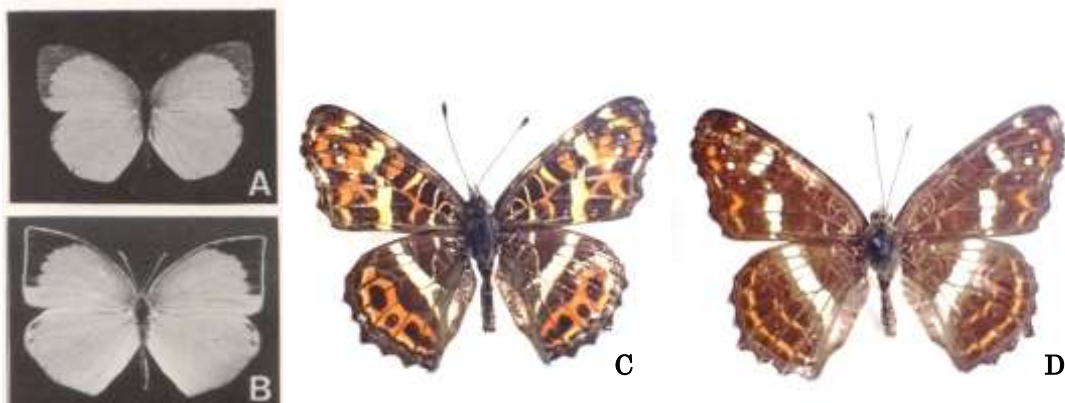


図 3.2.6. ツマグロキチョウ *Eurema laeta* とサカハチチョウ *Araschnia burejana* の季節多型. A, B, ツマグロキチョウの夏型(A)と秋型(B)のオス. 秋型は体サイズが大きく, 前翅の先端部は角ばり, 翅の黒斑はより明瞭となる. C, D, サカハチチョウの春型(C)と夏型(D)のオス.

季節多型：年に2世代以上を経過する種には，出現する季節によって，形態や色彩が異なるものがある．例えば，カラスアゲハやトラフシジミでは春と夏とで成虫の色彩が大きく異なり，それぞれ春型，夏型と呼ばれる(図 3.2.6)．秋型や冬型が認められる種もある．

社会性昆虫のカースト多型：社会性昆虫のシロアリ類では，生殖を担当するメス（女王），オス（王）と生殖に関わらず，もっぱら労働を担う働きシロアリ（職蟻），巣の防衛を主に行う兵シロアリ（兵蟻）の間で形態が大きく異なり，これらをカースト(階級)多型と呼んでいる(図 3.2.7)．さらに，働きシロアリ内でも体サイズが多型になっていて，大形の個体（大形職蟻と呼ぶ）から小形の個体（小形職蟻と呼ぶ）までが見られる場合もあり，1つの種内の形態差をさらに大きくしている．

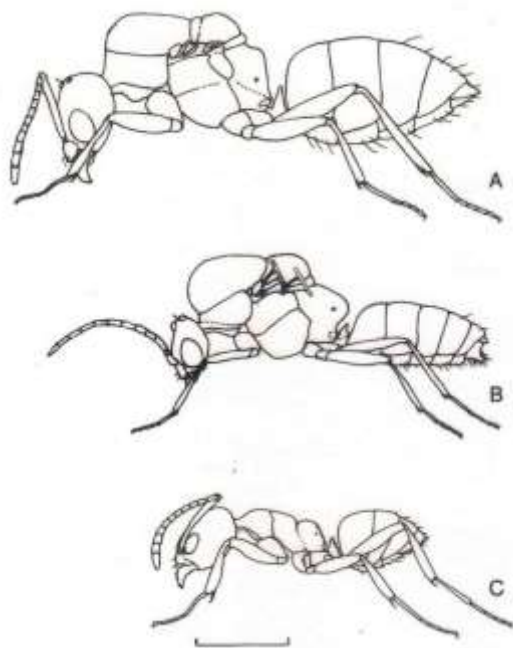


図 3.2.7.カースト多型の例. アルゼンチンアリ *Linepithema humile*. A: 女王(メス), B: オス, C: 働きアリ. 女王は脱翅状態を描き，オスの翅は省略して描いた.

生態的条件による多型：気温や日長等の生息場所の環境要因による季節的多型以外にも，寄生蜂の寄生によって，大きさや形態が異なる場合がある．さらに種によっては，個体群密度によって翅型が異なるものが出現する等も知られている(図 3.2.8)．

サバクトビバッタやトノサマバッタは古くから，大発生して，農作物に甚大な被害を及ぼす．個体群密度が低い場合は，孵化した場所からほとんど離れず習性もおとなしいが，一定の個体群密度以上になると，「相変異」を引き起こし習性も形態も変化する．群生相になると大集団を形成し，盛んに移動しつつ，食性も変わり植物なら何でも食べるようになる．2018年にアラビア半島で発生したサバクトビバッタの大群が他の中東地域のみならず，アフリカ東部や南アジアへ陸上や海を飛んで拡散し，莫大な被害をもたらした．日本ではトノサマバッタで相変異が見られ，

形態的には、孤独相は比較的翅が短く、脚が長く、頭幅が小さい等の特徴が見られ、群生相になると翅が長く、脚が短く、頭幅が大きくなる。さらに体が黒化する。体の黒化に関しては、黒化誘導因子であるコラゾニンと言う神経ペプチドが、脳で合成され側心体に輸送されるが、それが体腔内へ分泌されるか否かで制御されることが分かって来た。

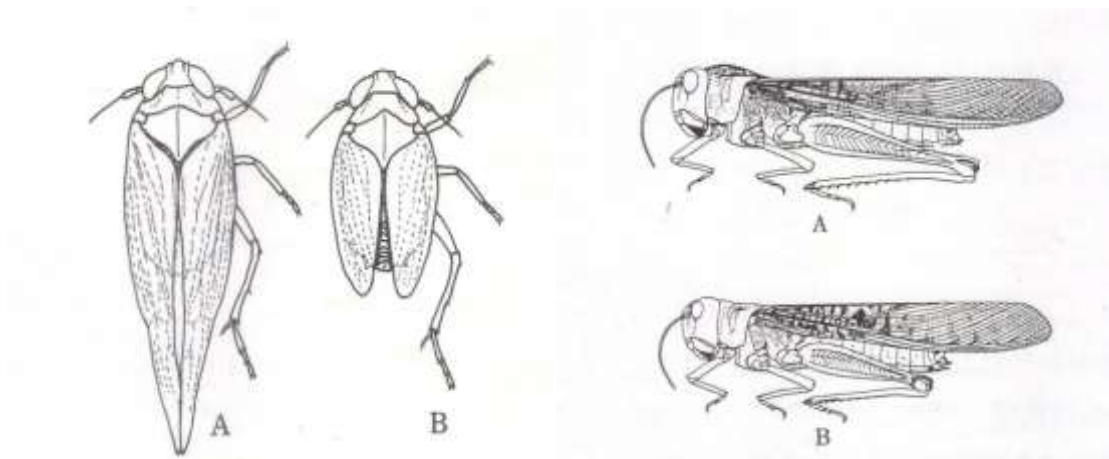


図 3.2.8(左). ヒメトビウンカ *Laodelphax striatellus* の長翅型(A)と短翅型(B). 高密度下で育つと長翅型となり、低密度下で育つと短翅型となる。(石原, 1957 をもとに作図).

図 3.2.9(右). トノサマバッタ *Locusta migratoria* の孤独相(A)と群生相(B). (Uvarov, 1966 による).

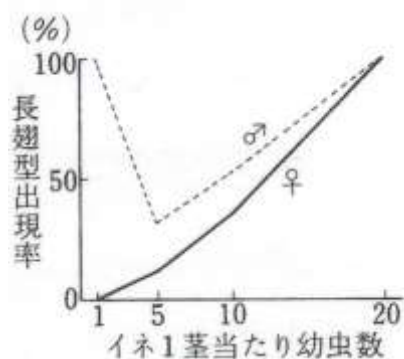


図 3.2.10. トビイロウンカ *Nilaparvata lugens* の密度の違いによる長翅型出現率. 幼虫時の密度が高くなるほど長翅型の出現率が高まる。(城野, 1963 を基に作成).

3.2.3 隠蔽種(同胞種)の存在

近年、形態形質に基づいて長い間 1 種と思われていたものが、遺伝子の構造、染色体の核型、体表炭化水素の相違のような遺伝学的、生化学的比較や、生息場所や交尾時期の相違、越冬様式の違い等の生態研究から、互いに形態差が認められない複数の種を含む例が次々と発表されている。このような、形態的に甚だ近似する、あるいは識別が不可能であるが、種を異にするものが昆虫では少なくないことが判明しつつある。これらは隠蔽種(cryptic species)あるいは同胞種(sibling species)と呼ばれている。

昆虫においても、近年隠蔽種の存在が次々と明らかとなって来ている。アリを例に挙げれば、マダガスカルのアリ類の形態形質により分類された既記載種 90 種を対象に、ミトコンドリア DNA を用いての解析(DNA バーコード法)を行ったところ、分子レベルで種と認定できるものは、形態形質による分類の 1.3 倍もの種数となったと言う報告がある(Smith et al., 2005)。ヨーロッパで普通に見られるトビイロシワアリの一種 *Tetramorium caespitum* では、ミトコンドリア DNA による分子系統解析と体表炭化水素の組成比較から 7 種からなる隠蔽種群であることが判明した(Schlick-Steiner et al., 2006)。

現在、日本のアリの分類研究も分子や生化学的レベルでの解析が行われ出した。それに伴い、少なからずの種は形態的に類似した複数種を含む隠蔽種群(種複合体)であることが判明してきた。以下に、隠蔽種群であった幾つかの例を示す。

生態情報からの隠蔽種の認識

ナワヨツボシオオアリ *Camponotus nawai*: 従来、ナワヨツボシオオアリとされていた種の中に、生態調査によって単女王性のコロニーと多女王性のコロニーが存在し、しかも単女王性コロニーは海岸を中心にした平野部に見られる一方、多女王性コロニーのものはより内陸部から山地に見られることが判明した。さらに生態調査を進めた結果、単女王性コロニーの新女王は夏に出現し、結婚飛行後、冬は働きアリを伴わず、単独で越冬することが判明した。一方、多女王性コロニーの女王は、秋に出現し、そのまま母巢で越冬する。そして春になると、女王は基本的に分巢でコロニーを拡大させる、あるいはそのまま母巢に留まる。オスは巢外に出ず、結婚飛行は行われぬ。以上から、単女王性コロニーと多女王性コロニーとでは、女王の出現時期が異なり、遺伝子交流が絶たれていると判断される。形態的には近似するが、それぞれは独立した種であると判定され、現在単女王性のものをナワヨツボシオオアリ *Camponotus nawai*, 多女王性のものをヤマヨツボシオオアリ *C. yamaokai* としている。

体表炭化水素からの隠蔽種の確認

クロヤマアリ *Formica japonica*: 平野部の路傍にごく普通に見られるクロヤマアリは、体表炭化水素の組成から 4 分類群が認められ、基本的に異所的分布を示す(Akino et al., 2002)。これらは分布が重なっている地域でも、中間的な組成を示すものは表れず、交雑帯(hybrid zone)は存在しない。よって遺伝子交流はないと判断される。これらは形態的な区別が困難でも、それぞれが独立した隠蔽種と判断された(図 3.2.11)。アリの体表炭化水素の組成は、顕著に種特異的であることが示されており(例えば Bevrille et al., 2013; Guillen et al., 2016; Martin et al., 2008)、特に Martin & Drijfhous (2009)では、78 種のアリの体表炭化水素を調べ、他種と同一の組成を示した種は 1 例も出なかったことを報じている。

分子系統解析による隠蔽種の確認

シワクシケアリ *Myrmica kotokui*: 山地に普通に見られ、シワクシケアリと呼ばれていた種

は、分子系統解析の結果、実体は少なくとも以下の 5 種を含む隠蔽種群(種複合体)であることが判明した(Ueda et al., 2012; 寺山他, 2014).

これらの種は外部形態による識別は甚だ困難で、かつ同所的に分布する。しかし、生態分布情報から、アレクシケアリは裸地から半裸地の攪乱された環境に見られ、土中や石下に営巣する。

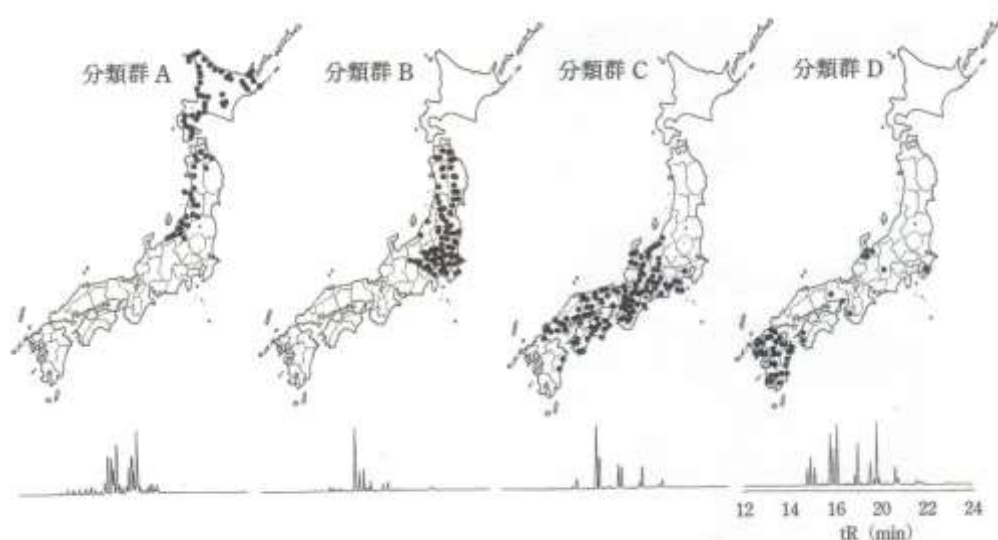


図 3.2.11. クロヤマアリ *Formica japonica* (s. l.) の隠蔽種群.

分類群 A は北海道と東北地方北部から日本海側に、分類群 B は東北地方から関東・中部地方に、分類群 C は中部から中国・四国地方に見られ、一部九州に生息する。また、分類群 D は九州に見られ、中国、四国、中部にも低密度で生息する。分布図の下は各種の体表炭化水素の組成を示すクロマトグラムを示す(アリ科における構成炭化水素の組成は種特異的である)。クロマトグラムの右方に示されるものほど基本的に炭素鎖数の多い炭化水素である。(Akino et al., 2002 をもとに作図)。

ハラクシケアリは草地に生息し、かつ土中や石下に巣が見られる。また、モリクシケアリは樹林内に生息し、倒木中に巣が見られる(Ueda et al., 2013)。生息場所が異なる事が判明したほか、本州中部山岳地方の分布調査では、モリクシケアリがより高い標高地に生息することが判明している(Ueda et al., 2013)。さらに、シワクシケアリ *M. kotokui* と必須の関係を持つとされていた好蟻性チョウ類のゴマシジミとオオゴマシジミの寄主が、ゴマシジミはハラクシケアリで、オオゴマシジミはモリクシケアリである可能性が指摘されている(Ueda et al., 2016)。

ヒヤケアリ *Cardiocondyla kagutsuchi*: ヒヤケアリとハダカアリ *C. nuda* は働きアリの形態が極めて類似しているが、オスの形態の相違からこれら 2 種が区分された(Terayama, 1999)。しかし、Seifert (2003) はこれらを一種とみなし、*C. kagutsuchi* の学名で統一した。分子系統解析の結果、これらの個体群は隠蔽種群(種複合体)であり、ヒヤケハダカアリ *C. kagutsuchi*、トゲハダカアリ *C. itsukii*、カドハダカアリ *C. strigifrons* の 3 種を認める結果となった(Okita et al., 2013, 2015; Seifert et al., 2017)。これら 3 種の働きアリの外部形態による識別は非常に難

しく、熟練を必要とする。

オオハリアリ *Brachyponera chinensis* : ごく普通に見られるハリアリ亜科のアリであるが、日本各地の個体を分子系統解析にかけたところ、2つの顕著な系統群が認められた。一方は半裸地から林縁に主に生息しており、もう一方は樹林内に生息するものであった。樹林内に生息する

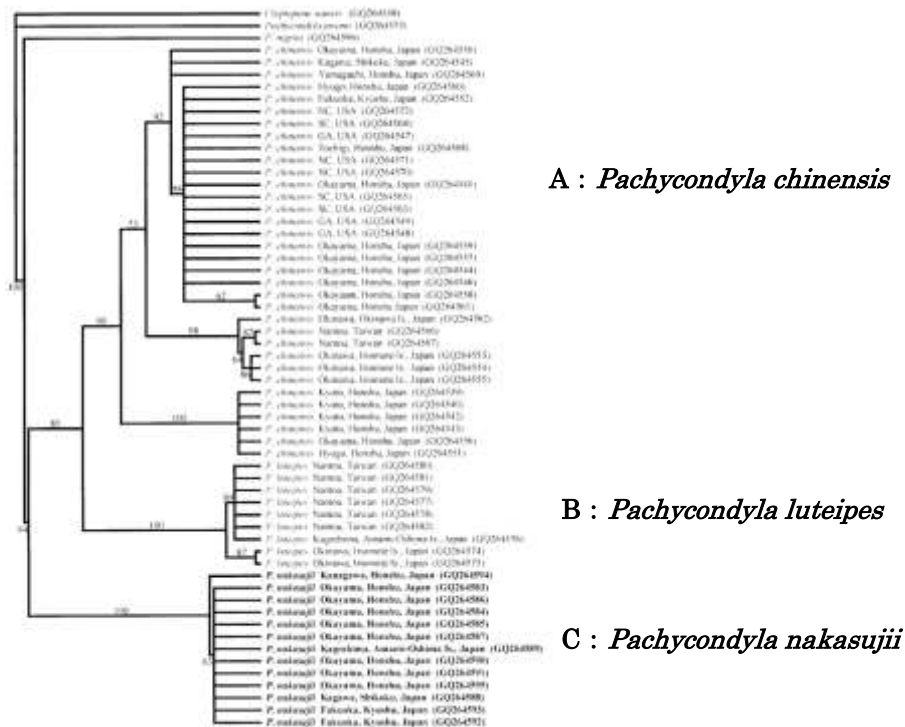


図 3.2.12. オオハリアリの隠蔽種群の発見の例。ミトコンドリアの COI 遺伝子の塩基配列の解析した結果、本種は 2つの分岐群(A, C)に区分された。分岐群 A, Cの間には、別種の *P. luteipes*(B)が入る。(Yashiro et al., 2010).

ものが新種と判明し、ナカスジハリアリ *Pachycondyla nakasujii* (現在 *Brachyponera nakasujii*)の名のもとで記載された(Yashiro et al., 2010)。

3.2.4 種分化

同じ種に属する2つの個体群間に、生殖隔離をもたらす遺伝的変化が生じることで種分化が生じる。種分化の多くが、地理的隔離が契機となって生じることは多くの生物種の分布パターンで示されている。特に島嶼において固有種が多い理由として、隔離の効果が大きく働くこと、および少数個体群によることから遺伝子浮動が生じやすくなるからだと考えられている。地理的隔離によって種形成がなされる場合、周辺型種分化も含めて異所的種分化(geographic speciation)と呼ぶ。それに対して、一つの個体群の分布域内でも種分化は生じうる。これには交尾時期が異なる

る二型が生じる、餌資源が異なる二型が生じる等、同一個体群内で生殖隔離に直結するような遺伝的変異が起こることによって生じる同所的種分化(sympatric speciation)と、分布域の環境傾度に異なった選択圧がかかった結果、集団が分かれる側所的種分化(parapatric speciation)が考えられる。同所的種分化を示唆する例は多いが、他の地域からの移動による混在の可能性を棄却することが難しく、強い証拠を示せる例は多くはない。しかし、六脚類の種分化の重要な要因の一つになっていると考えられる。

種を単位として、種の分化から絶滅までを考えた場合、新たな種が形成された段階では限られた分布を示し、特定の地域のみに見られることになる。この個体群が絶滅しなければ、分布を拡大し広域に分布する段階が見られよう。やがて、衰退期に入りパッチ状に分断された分布を示し、島諸等で、絶滅を免れた限られた個体群のみが見られるようになり、やがて種としての消滅を迎える。このような、種の一生をタクソンサイクル(taxon cycle)と呼んでいる。

このような種的一生の中で、種形成がなされたばかりの時期と絶滅直前の時期は、どちらも特定の限られた場所のみに見られ、固有種と呼ばれる。島嶼や高山のように隔離された環境ほど、固有種が多く見られる。島を例にした場合、固有種は、島で種形成がなされたばかりの新固有種と、古いタイプの種が島で生き残った結果、固有種となっている古固有種(遺存種)に分けることができる。例えば伊豆諸島には八丈島にハチジョウノコギリクワガタが、御蔵島と神津島にはミクラミヤマクワガタが固有種として生息している。しかし、前者は新固有種、後者は古固有種である。ハチジョウノコギリクワガタは分子系統解析から明らかにノコギリクワガタから種分化したばかりの種と判断される。一方、ミクラミヤマクワガタの近似種パーミヤマクワガタ *Lucanus parryi* は、遠く離れた中国奥地に限って生息している。奄美大島では、固有種としてアマミミヤマクワガタ *Lucanus ferriei* が生息しているが、本土のミヤマクワガタに系統的に近い種である。一方、奄美諸島に生息するスジブトヒラタクワガタは、特徴的な形態を持つ。世界のオオクワガタ属の中でも翅鞘に明瞭な縦走条を持つものは本種のみである(図 3.2.13, C)。本種は系統的に近縁な種が見つからず、古固有種と判断される。脊椎動物では大きな島ほど固有種率が高い。小さな島は絶滅率が高いことによる。

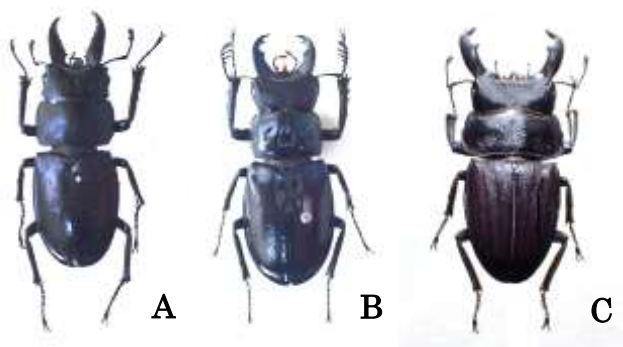


図 3.2.13. 固有種の例(クワガタムシ). A, ハチジョウノコギリクワガタ *Prosopocoilus hachijoensis*; B, ミクラミヤマクワガタ *Lucanus gamunus*; C, スジブトヒラタクワガタ *Dorcus metacostatus*.

3.2.5. 属, 亜属, 種群

分類階級の属階級群には属と亜属が認められ, さらに系統的に近縁な種同志をひとまとめにして種群(species-group)を設定する場合がある.

昆虫の種においては, 前述のとおり基本的にマイアーの生物学的種概念(biological species concept)が基準として受け入れられている. しかし属の認定は, 種の集合体同志に何らかの不連続(通常は形態的な不連続, ギャップ)を見つけ, それによって属を認定している. そのため, 研究者によって重視する形態が異なれば属の枠組みはいくらでも変わって来る. つまり, 属と言う単位は, 研究者の判断による恣意的な集団であり, 絶対的なものではない.

種群とは, 属内での系統的に近縁な種の集合体である. 属は, リンネ式分類体系の分類階級の中で義務単位であることから, 動物では必ず設定する必要がある階級である. そのため, どの種も必ず何らかの属に位置づけられている. 種群は義務単位からは外れているが, 系統的に近縁な種の集合体である点では変わりはない. 種群に非常に近い単位として亜属がある. 種群と亜属を区別する基準はなく, 分類学者が相対的に認定している. 図 3.1.5.では, A~E 種を A 属, B 属の 2 つの属に区分しているが, 研究者によってはこれらの種を一つの属と見なすかも知れない. 細分主義者(分類学者内では **splitter** と呼んでいる)では, ある系統群を独立属として認定するかも知れないが, 大別主義者は, その系統群を独立属とは認めず, むしろ周辺属と統合して一つの大きな属として位置づけるかも知れない(併合の大好きな分類学者を **lamper** と呼んでいる). この場合, 大別主義者はその系統群を亜属か, あるいは種群と位置づけるかも知れない. ただし, 亜属名は国際動物命名規約に拘束される. そのため学名の運用面では実質的に属と同格である. そのために, むしろ命名規約上の問題を発生させる場合が少なくない. 研究によって(研究者の主張によって), 亜属名が属名に昇格する場合があり, 属名が亜属名に降格する場合もある. しかも先取権が発生することから, 新属を設定するよりも, 従来の属名や亜属名を整理する事の方が, 莫大なエネルギーを費やす場合が多い.

以上, 種群も亜属も属も, 近縁種を集めた単系統群の単位としては, 絶対的な認定基準がないことから, 同一レベルのものである. 違いがあるとすれば, 包含する種の数が一般的に属の方がより大きくなる程度で, これすら分類学者の **lamper** と **splitter** とで体系が異なってくる. ただし, 昆虫では多数の種を含む大きな属が多く, 1 属に 1000 種以上が含まれるものもある. そのような 1 属に多くの種が存在するようなものでは, その属内でのより近縁な種の集合単位である種群の認定は, むしろ便宜性の高いものと思う.

第4章 昆虫綱の系統と分類

4.1 昆虫綱の目の概要

本書では、昆虫綱に28目を認める分類体系を採用する。表4.1.1に目レベルでの高次分類体系を示した。

- 1) 姉妹群関係が示されたカゲロウ目とトンボ目を旧翅節として位置づけた。
- 2) 多新翅亜節に革翅系昆虫類、襜翅系昆虫類、直翅系昆虫類の3群を置き、ジュズヒゲムシ目は革翅系昆虫類に、シロアリモドキ目は直翅系昆虫類に位置づけた。
- 3) 旧シロアリ目をゴキブリ目に含め、シロアリ亜上科 Epyfamily Termitoidae として位置づけた。
- 4) ガロアムシ目とカカトアルキ目は、一つの目(Notoptera)とする分類様式も見られるが(Arillo & Engel, 2006)、ここではそれぞれを独立した目とみなした。
- 5) Beutel et al., (2014)や Stümpel (2005)は、カメムシ目とせず、腹吻群(Sternorrhyncha)、頸吻群(Auchenorrhyncha)、鞘吻群(Coleorrhyncha)、異翅半翅群(Heteroptera)をそれぞれ独立した目と見なしている。ここでは、カメムシ目(Hrmiptera)1目を認める扱いとした。
- 6) 旧シラミ目、あるいは旧ケジラミ目と旧ハジラミ目をチャタテムシ目に統合し、これらをカジリムシ目(咀顎目)として扱った。
- 7) Misof et al. (2014)の系統樹では、新生亜節の系統関係が((カメムシ目+アザミウマ目)+(カジリムシ目+完全変態類)となり、カジリムシ目が準新翅類から外れている。しかし、カジリムシ目+完全変態類の枝の支持率は、アザミウマ目+カメムシ目の枝との関係において、高い信頼度が得られていない。そのため、系統関係の未解決部分と捉えるべき部分となることから、ここではカジリムシ目をそのまま従来の準新翅類に位置づけておく。
- 8) ラクダムシ類ならびにヘビトンボ類をアミメカゲロウ目と独立させ、ラクダムシ目ならびにヘビトンボ目として扱った。
- 9) 完全変態下節には、脈翅系昆虫類、長翅系昆虫類、膜翅系昆虫類(ハチ目のみを含む)の3群を置いた。
- 10) シリアゲムシ目は側系統群の可能性が高く、ユキシリアゲムシ亜目 Boreidae がノミ目と姉妹群関係となることが示されている(Whiting, 2002; Carcraft & Donoghue, 2004; Kjer et al., 2006)。ユキシリアゲムシ亜目+ノミ目の系統的位から、ノミ目をシリアゲムシ目に包含させる分類体系が現実的と判断するが、本報では、従来のままシリアゲムシ目とノミ目を独立目として扱った。

表 4.1.1. 昆虫綱の高次分類体系.

綱 Class, 亜綱 Subclass, 下綱 Infraclass, 節 Section, 亜節 Subsection, 下節 Infrasection, 目群 Order group・目 Order

昆虫綱 Insecta (=外顎綱 Ectognatha)

単丘亜綱 Monocondyla (=単関節丘亜綱, =旧顎亜綱 Archaeognatha)

イシノミ(古顎)目 Archaeognatha

双丘亜綱 Dicondyla (=双関節丘亜綱)

総尾下綱 Zygentoma

シミ(総尾)目 Thysanura

有翅下綱 Pterygota

旧翅節 Palaeoptera

カゲロウ(蜉蝣)目 Ephemeroptera, トンボ(蜻蛉)目 Odonata

新翅節 Neoptera

多新翅亜節 Polyneoptera (=直翅系昆虫類 Orthopteromorpha)

革翅系昆虫類 Dermapteroid orders

ハサミムシ(革翅)目 Dermaptera, ジュズヒゲムシ(絶翅)目 Zoraptera

襍翅系昆虫類 Plecopteroid order (=襍翅上目 Plecopterida)

カワゲラ(襍翅)目 Plecoptera,

直翅系昆虫類 Orthopteroid orders (=直翅上目 Orthopterida+網翅上目

Dyctyoptera)

ゴキブリ(蜚廉)目 Blattodea, カマキリ(蟷螂)目 Mantodea, ナナフシ(竹節虫)目

Phasmatodea, バッタ(直翅)目 Orthoptera, ガロアムシ(擬蟋蟀)目

Grylloblattodea, カカトアルキ(踵行)目 Mantophasmatodea, シロアリモドキ(紡

脚)目 Embioptera

新性亜節 Eumetabola (=Phalloneoptera)

準新翅下節 Paraneoptera(=外翅類 Exopterygota, =無尾角類 Acercaria)

有吻系昆虫類 Hemopteroid orders (=節顎上目 Condylgnatha)

アザミウマ(総翅)目 Thysanoptera, カメムシ(半翅)目 Hemiptera

嚙虫系昆虫類 Psocoid order (咀嚼上目 Psocodea)

カジリムシ(咀嚼)目 Psocodea

完全変態下節 Holometabola (=内翅下節 Endopterygota, =貧新翅下節 Oligoneoptera)

脈翅系昆虫類 Neuropteroid orders (脈翅上目 Neuropterida+鞘翅上目

Coleopterida)

アミメカゲロウ(脈翅)目 Neuroptera, ヘビトンボ(広翅)目 Megaloptera,
 ラクダムシ(駱駝虫)目 Raphidioptera, コウチュウ(鞘翅)目 Coleoptera,
 ネジレバネ(撚翅)目 Strepsiptera

長翅系昆虫類 Mecopteroid orders (長翅上目 Mecopterida, =Panorpida)

ハエ(双翅)目 Diptera, ノミ(隠翅)目 Siphonaptera, シリアゲムシ(長翅)目
 Mecoptera, トビケラ(毛翅)目 Trichoptera, チョウ(鱗翅)目 Lepidoptera

膜翅系昆虫類 Hymenopteroid order (膜翅上目 Hymenopterida)

ハチ(膜翅)目 Hymenoptera

表 4.1.2. 各目における種数. (): Zhang(2011)による種数. 世界のおよその所産種数と日本の種数. 日本
 の種数は「日本昆虫目録(2013-2020)」のものを用い, 本目録で未発表の目については, 次の資料を用い
 た. *1: 日本昆虫総目録(1989-1990). *2: 日本産トンボ大図鑑(2005). *3: 日本産直翅類標準図鑑(2016). *4:
 バッタ・コオロギ・キリギリス大図鑑(2006). *5: 日本の鱗翅類一系統と多様性(2011).

分類階級	目	世界の種数		日本の種数		
		(2020)		科数	属数	種数
昆虫綱 Insecta (外顎綱 Ectognata)						
単丘亜綱 Monocondyla	イシノミ(古顎)目	(513)	500	1	4	14*1
双丘亜綱 Dicondyla						
総尾下綱 Zygentoma	シミ(総尾)目	(560)	560	2	6	9*1
有翅下綱 Pterygota						
旧翅節 Palaeoptera						
	カゲロウ(蜉蝣)目	(3,240)	2,500	9	4	102*1
	トンボ(蜻蛉)目	(5,899)	5,600	14	85	186*2
新翅節 Neoptera						
多新翅亜節 Polyneoptera						
革翅系昆虫類 Dermapteroid orders						
	ハサミムシ(革翅)目	(1,773)	2,200	7	20	30*3
	ジュズヒゲムシ(絶翅)目(37)		45	0	0	0
積翅系昆虫類 Plecopteroid order						
	カワゲラ(積翅)目	(3,743)	3,500	9	49	162*1
直翅系昆虫類 Orthopteroid orders						
	ゴキブリ(蜚廉)目	(7,314)	7,600	9	38	79*3,6

カマキリ(螳螂)目	(2,400)	2,400	2	6	13*3
ナナフシ(竹節虫)目	(3,014)	3,000	3	8	29*3
バッタ(直翅)目	(23,855)	28,000	19	154	445*4
ガロアムシ(擬蟋蟀)目	(34)	32	1	1	12*3
カカトアルキ(踵行)目	(21)	21	0	0	0
シロアリモドキ(紡脚)目(463)		400	1	2	3*3

新性亜節 Phalloneoptera

準新翅下節 Paraneoptera

有吻系昆虫類 Ondylognathidoid oeders

アザミウマ(総翅)目	(5,864)	6,000	4	138	405
カメムシ(半翅)目	(103,590)	101,400	147	1,667	3,785

嚙虫系昆虫類 Psocoid order

カジリムシ(咀嚼)目	(10,822)	11,000	39	137	350
------------	----------	--------	----	-----	-----

完全変態下節 Holometabola (内翅下節, Endopterygota)

脈翅系昆虫類 Neuropteroid orders

アミメカゲロウ(脈翅)目(5,868)	6,000	12	57	350	
ヘビトンボ(広翅)目	(354)	260	2	4	26
ラクダムシ(駱駝虫)目	(254)	300	2	2	3
コウチュウ(鞘翅)目	(386,500)	400,000	129	2,643	9,083*1
ネジレバナネ(撚翅)目	(609)	600	6	12	51

長翅系昆虫類 Mecopteroid orders

ハエ(双翅)目	(155,477)	157,000	124	1,668	7,658
ノミ(隠翅)目	(2,075)	2,600	8	36	78
シリアゲムシ(長翅)目	(757)	550	4	5	48
トビケラ(毛翅)目	(14,391)	14,500	28	108	546
チョウ(鱗翅)目	(157,338)	175,000	82	1,956	6,399*5, 7

膜翅系昆虫類 Hymenopteroid order

ハチ(膜翅)目	(116,861)	150,000	70	1,521	6,399
---------	-----------	---------	----	-------	-------

合計 (1,013,825) 1,082,000 725 10,361 35,550*8

*6: 旧シロアリ目を含む。*7: ガ類 6,071 種, チョウ類 328 種(偶産種を含む), 属数は「日本昆虫総目録(1989)のもの チョウの土着種はおよそ 237 種(常連迷蝶を除き, ホシミスジ類を 1 種とする)となる。*8: 目によって, 偶産種や学名を伴わずに報告された未記載種の記録も含まれる。

4.2 昆虫綱の各目の概説

各目において，基本形態や生態を「概要」に示し，系統情報と高次分類体系を「系統・分類」欄に示した。

昆虫綱 Insecta

4.2.1 短丘(旧顎，単関節丘)亜綱 Monocondyla

イシノミ目 Archaeognatha

概要：世界に約 500 種が知られる。体長 2 cm 以下の小型の昆虫で，終生翅を持たない。体表は鱗粉でおおわれており，周囲と同様の保護色の効果を発揮する色彩となっている。複眼は大きく発達し，頭部背面で相互に接する。また，小あごひげは 7 節からなる。腹部腹面に対をなした短い刺状の附属肢(腹刺)をもつ。尾端に中央の尾糸と 1 対の尾毛の 3 本の尾を持つ。

寿命は 2～3 年で，乾燥した場所を好み，岩の表面に付いた緑藻や落葉を食べて生活する。終生脱皮を繰り返す。日本では梅雨時にふ化し，幼虫で越冬し，翌年成虫となる生活様式を持つ。メスとオスが会おうと婚姻ダンスを開始しする。メスは体内に精子を導入する交尾器を持たず，

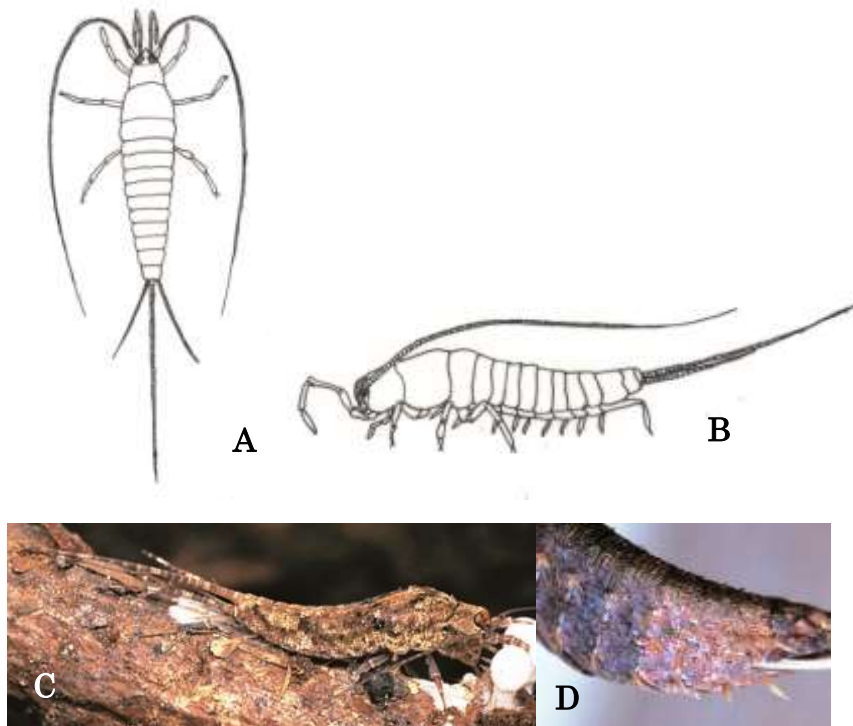


図 4.2.1. A, イシノミ目，背面；B, 側面。C, ヤマトイシノミ *Pedetontus nipponicus*；D, 腹部に見られる腹刺。

オスは精子滴を出し、これを糸に乗せてメスの産卵管まで運び、これによって受精が成立する。

系統・分類：イシノミ科 Machilidae と主に南半球に生息するメイネルテラ科 Meinertellidae の 2 科に区分される。最も原始的な形態を多く有していると考えられる昆虫で、大あごの基部が 1 ケ所のみで関節接合している（他の昆虫はすべて 2 ケ所の関節接合部をもつ）。

4.2.2 双丘(双関節丘)亜綱 Dicondyla 総尾下綱 Zygentoma

シミ目 Tysanura

概要：世界に約 560 種が記録されており、体長 1-10 mm 程度の小型の昆虫である。原始的な形態を留める無翅の昆虫である。体は鱗粉でおおわれ、一見イシノミと類似した形態となる。複眼は退化しており数個の個眼からなる、あるいは欠き、小あごひげは 5 節からなる。好蟻性で、アリの巣内で生活する種も見られる。

寿命は複数年で、7-8 年もある種も報告されており、成虫になっても脱皮を繰り返す。屋内に生活する種は繊維質、乾物、書籍を好み食害する。紙の上を銀鱗を輝かせて泳ぐような姿を魚に見たてて紙魚(しみ)と呼んだ。オスとメスが会おうと婚姻ダンスが行なわれ、オスは精子のつまった精包をメスに渡す。メスはこの精包を産卵管で受け取り、受精を行なう。

分類・系統：イシノミに次いで昆虫類の系統樹の根元から分枝し、一見イシノミと類似した形態であるが、系統に関わる重要な形態は大きく異なっており、一步有翅昆虫類に近付いたところに位置する。特にイシノミと異なり、大あごの基部は 2 ケ所で関節接合する。イシノミ目と同様に尾端に 3 本の尾毛をもつ。シミ科 Lepismatidae, ムカシシミ科 Lepidotrichidae, メナシシミ科 Nicoletiidae, Maindroniidae の 4 科に区分される。

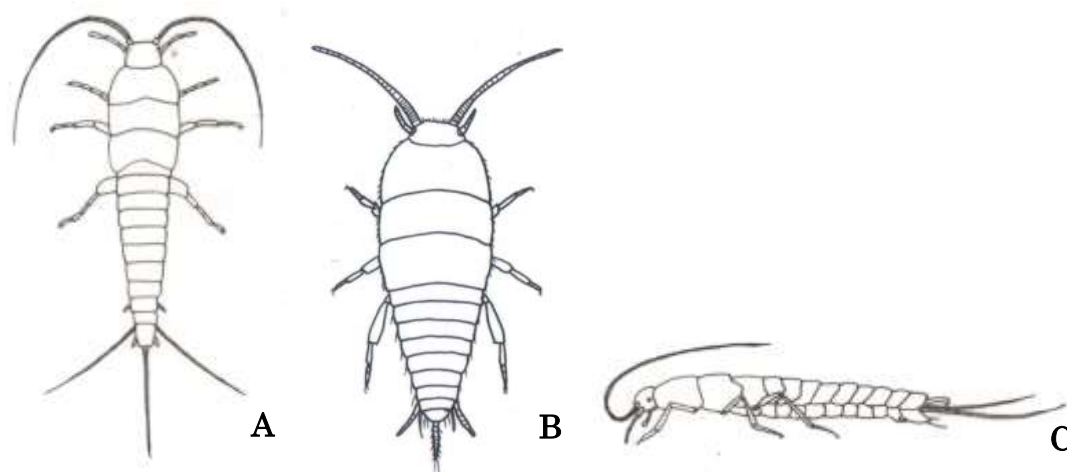


図 4.2.2. シミ目. A, 背面, C, 側面. B, シロウズアリシミ *Nipponatelura shirozui* (アリの巣内から得られる好蟻性のシミ).

4.2.3 有翅下綱 Pterygota・旧翅節 Palaeoptera

昆虫類の内、翅を持つ有翅下綱の中で、最も系統的に古いと考えられているグループが旧翅類のカゲロウ類とトンボ類である。これらは特に翅脈の多い古い形態の翅を持ち、かつその翅は翅底骨が一行に並ぶことから、折り畳むことの出来ない形状である。系統的にはカゲロウ目、トンボ目の順に出現したとする考えもあるが、Misof et al. (2014)では、トンボ目とカゲロウ目が姉妹群関係となる結果が示された。

カゲロウ目 Ephemeroptera

概要：世界に約 2,500 種、日本に約 110 種が生息する。脚も含め体は弱らかく、小さい。最大の種でも体長が 10 cm (尾毛を除く) 程度である。化石では石炭紀の層から開張 45 cm の種が発見されている。前翅は大きく網目状で、後翅は前翅よりも顕著に小型で、種によっては退化消失するものもある。複眼が発達し、特に雄の複眼は上下の 2 部分に分かれ、上複眼をターバン眼と呼ぶ。大あごは痕跡的かあるいは消失し、小あごも非常に小さく、摂食機能を欠く。腹部は 10 節からなり、尾端に 2 本あるいは 3 本の細長い尾毛を持つ。

幼虫は水中に棲み、川底に穴を掘って生息したり、川底の石の表面に見られたりする。表石の上に付着する藻などを食べて生活するもの、植物遺骸や有機物を食べるもの、捕食性のもの等が見られる。幼虫は 10 回以上の脱皮を繰り返して成長し、半年から 1 年程度で成虫になる。変態様式が変わっており、卵、幼虫、亜成虫、成虫となる。亜成虫(subimago)が見られるものは本目のみで、このような様式を特に半変態と呼ぶ。亜成虫とは一見成虫のような形態をなすが、より弱々しく見え、これがもう一回羽化して成虫となる。成虫は「かげろうの命」と言う言葉があるくらい成虫の寿命は短く、短いもので数十分、長くても 1 週間程度である。メスは上流に向かって飛び、200-3000 個の卵を産む。多くの種で、水の表面に直接卵を落とす。カゲロウ類は英名で'May fly'と呼ばれるが、羽化期は春から秋まで見られる。

系統・分類：現在、暫定的にマダラカゲロウ亜目 Pannota とヒラタカゲロウ亜目 Schistonota の 2 亜目に大きく区分され、23 科約 310 属が位置付けられる。Grimald & Engel (2005)の系統解析では、安定した亜目、上科間の系統は示されなかった。特に Pannota は Schistonota の中から分枝している。Ogden & Whiting (2005)の解析ではコカゲロウ科 Baetidae が根幹部から派生し、Ogden & Whiting (2005)ではフタオカゲロウ科 Siphonuridae の Siphuriscus が根幹部から派生する結果が示されている。現状では安定した系統関係は示されていない状態にあり、特に高次レベルでの再分類を必要としている。以下に Peters & Campbell (1991)に準拠した標準的な分類体系を示す。()は科数。

マダラカゲロウ亜目 Suborder Pannota (7)

マダラカゲロウ上科 Superfamily Ephemeroelloidea (3): Ephemeroellidae, Leptohephidae, Tricorythidae

ヒメカゲロウ上科 **Superfamily Caenoidea** (4): Neophemeridae, Baetiscidae, Caenidae, Prosopistomatidae

ヒラタカゲロウ亜目 **Suborder Schistonota** (16)

コカゲロウ上科 **Superfamily Baetoidea** (5): Siphonuridae, Baetidae, Oniscigastridae, Ameletopsidae, Ametropodidae

ヒラタカゲロウ上科 **Superfamily Heptagenioidea**(4): Coloburiscidae, Oligoneuriidae, Isonychiidae, Heptageniidae

トビイロカゲロウ上科 **Superfamily Leptophlebioidea** (1): Leptophlebiidae

モンカゲロウ上科 **Superfamily Ephemeroidea** (6): Behningiidae, Potamanthidae, Euthyplociidae, Polymitarcyidae, Ephemeridae, Palingeniidae

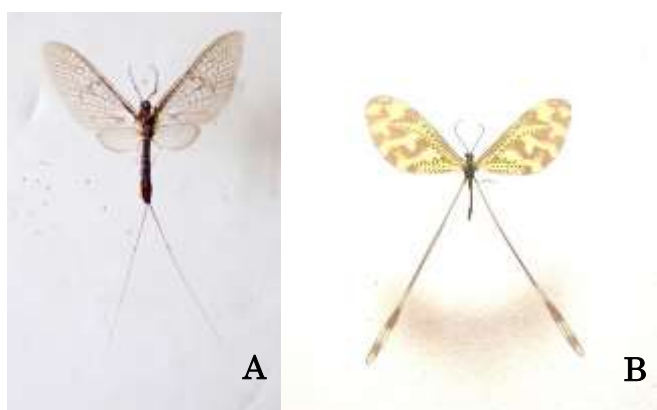


図 4.2.3. カゲロウ目. A. チラカゲロウ *Isdonychia japonica*; B. リボンカゲロウ *Nemoptera sinuatus*.

トンボ目 Odonata

概要: 世界に 5,600 種以上が生息する。細長い体に 4 枚の発達した翅を持ち、翅は細かい網目状となっており祖先的な形態を示す。頭部が自由に動き、通常 1 万個以上の個眼からなる大きな複眼をもつ。動態視力は抜群で、飛翔する小昆虫を捕らえて餌とする。触角は短く、発達した強い大あごを持つ。捕食性で飛翔昆虫を空中で捕えて餌とする。脚にはとげの列があり、かご状になり餌をかごの中に封じ込む。

飛翔力があり、前翅と後翅をたがいちがいに打ち下しながら飛び、飛翔中は脚を体につける。また、翅を上手に動かして、空中の一定の場所に留まるホバーリングもできる。雄の第 9 腹節に 1 対の生殖弁があり、第 2, 3 腹節に副性器がある。副性器は実質的な交尾器で、本来第 9 腹節にあった交尾器の大部分は副性器に移っている。雄は把握器で雌の首の根元を飲み込み、三日月型となって飛翔する様子がよく見られる。

幼虫を「やご」と呼び水中生活を行なう。折り畳み式の下あごを持ち、小昆虫や魚類を捕らえて餌とする。通常 10 数回の脱皮をくりかえして成虫になる。幼虫は 1 ヶ月ほどで成虫となるものから、数年をかけて成虫となるものまで見られる。

系統・分類：従来，トンボ亜目 Anisoptera，イトトンボ亜目 Zygoptera，ムカシトンボ亜目 Anisozygoptera の3亜目に分けられて来た。しかし，生きた化石として有名なムカシトンボ亜目は，16S と 28SrDNA 配列を用いた解析結果から，トンボ亜目と姉妹群関係となる結果が得られている(Hasegawa & Kasuya, 2006)。本群は，ヨーロッパのジュラ紀の地層から多数の化石が発見されており，現生種は日本のムカシトンボ *Epiophlebia superstes* とネパールから得られたヒマラヤムカシトンボ *E. laidlawi* 並びに 2012 年に中国北東部で発見された *E. sinensis* の3種のみが知られている。今日，ムカシトンボ類は，トンボ亜目 Epiprocta のムカシトンボ下目 Epiophlebioptera に位置づけられている。

Saux et al.(2003)による 12s rRNA 遺伝子の系統解析では，イトトンボ亜目+ (アオイトトンボ科+トンボ亜目) となり，イトトンボ亜目が側系統群となり，アオイトトンボ科 Lestidae がイトトンボ亜目に含まれない結果が示された。一方，Bybee et al.(2008)や Dumont et al.(2009)ではアオイトトンボ科+ムカシイトトンボ科が示されている。近年の分子系統解析の結果では，イトトンボ科は側系統群とされている。現状では，系統関係と分類体系の間に不整合が多く見られる状態で，今後の研究の進展を必要としている。本報では Dijkstra et al. (2012, 2013)に準拠し，トンボ目をトンボ亜目 Anisoptera とイトトンボ亜目 Zygoptera に区分し，かつトンボ亜目にムカシトンボ下目とトンボ下目を区分し，トンボ下目に 3 上科 11 科を置き，イトトンボ亜目は従来 27 科程度あったものを，分子系統解析の結果から整理し，4 上科 18 科を置いた。

イトトンボ亜目 Suborder Zygoptera

ムカシイトトンボ上科 Superfamily Hemiphlebioidea: Family Hemiphlebiidae

イトトンボ上科 Superfamily Coenagrionoidea: Families Coenagrionidae,

Isostictidae, Platynemididae, Platystictidae, Protoneuridae*,

Pseudostigmatidae

アオイトトンボ上科 Superfamily Lestoidea: Families Lestidae, Lestoideidae,

Megapodagrionidae*, Perilestidae, Synlestidae

カワトンボ上科 Superfamily Calopterygoidea: Families Amphipterygidae*,

Calopterygidae, Chlorocyphidae, Dicteriadidae, Euphaeidae,

Polythoridae

トンボ亜目 Epiprocta (=Epiproctaphora)

ムカシトンボ下目 Epiophlebioptera: Family Epiophlebiidae

トンボ下目 Anisoptera

ヤンマ上科 Superfamily Aeshnoidea: Families Aeshnidae, Austropetaliidae,

Gomphidae, Petaluridae

オニヤンマ上科 Superfamily Cordulegastroidea: Families Chlorogomphidae,

Cordulegastridae,

Neopetaliidae

トンボ上科 Superfamilies Libelluloidea: Families Corduliidae*, Libellulidae,
 Macromiidae,
 Synthemistidae

* : 側系統群と考えられる.

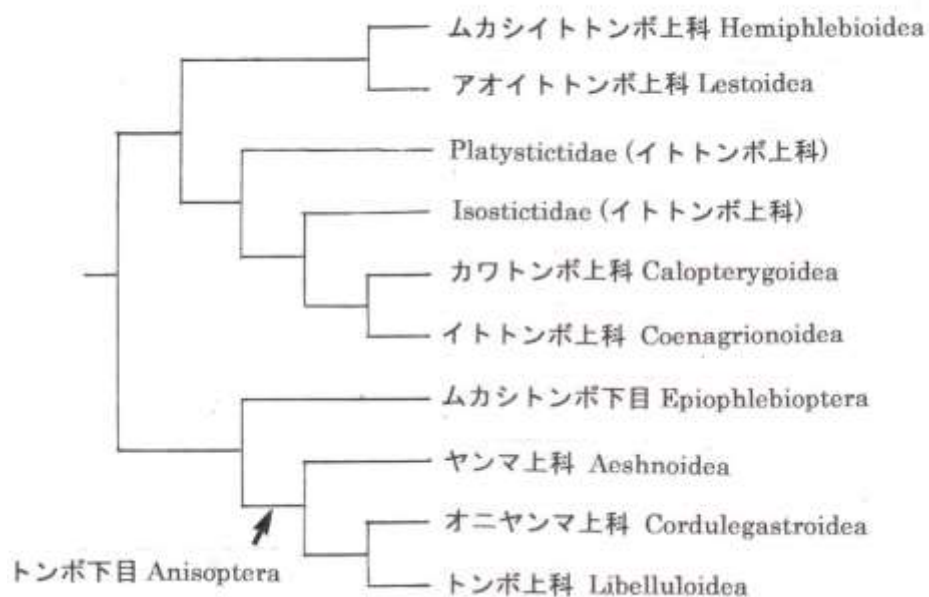


図 4.2.4. トンボ目の系統関係. (Bechly, 2002, Rehn, 2003; Dijkstra et al., 2013 を参照).

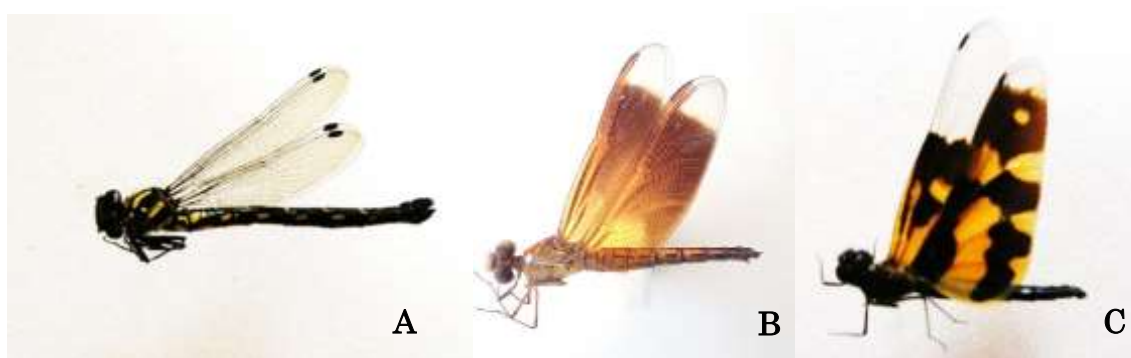


図 4.2.5. トンボ目. A, ムカシトンボ *Eipophlebia superstes*; B, ナンヨウベッコウトンボ(アカスジベッコウトンボ) *Neurothemis terminate*, メス; C, オキナワチョウトンボ(ベッコウチョウトンボ) *Rhyothemis variegata*.



図 4.2.6. コフキヒメイトトンボ *Agriocnemus femina*. 1, オス, 未成熟個体; 2, オス, 成熟個体; 3, メス, 未成熟個体; 4, メス, 成熟個体. トンボ類では雌雄で色彩が異なり, かつ未成熟個体と成熟個体で色彩が異なる種が多い. 本種では, おのおのが一見別種のように見える.

4.2.4 新翅節 Neoptera

第3翅底骨の位置が変化することで, 羽が旋回し, 背に折り畳めるグループが新翅類である. 新翅類は, 多新翅類(多新翅亜節)と新性類(新性亜節)に二大別される. 多新翅類は, 革翅系昆虫類, 襍翅系昆虫類, 直翅系昆虫類に大別され, 新性類は不完全変態の準新翅類と完全変態類に大別される.

4.2.5 多新翅亜節 Polyneoptera

革翅系昆虫類, 襍翅系昆虫類, 直翅系昆虫類が含まれる. 革翅系昆虫類にはハサミムシ目とジュズヒゲムシ目が位置づけられ, 襍翅系昆虫類にはカワゲラ目が, 直翅系昆虫類にバッタ目, カマキリ目等の7目が含まれる. これらの中で, カワゲラ目とハサミムシ目は取り分け系統的位置に異論が多く示された目である. シロアリモドキ目は, カワゲラ目の姉妹群となる可能性が指摘されることがあるが, 今日直翅系昆虫類に含まれるとされる.

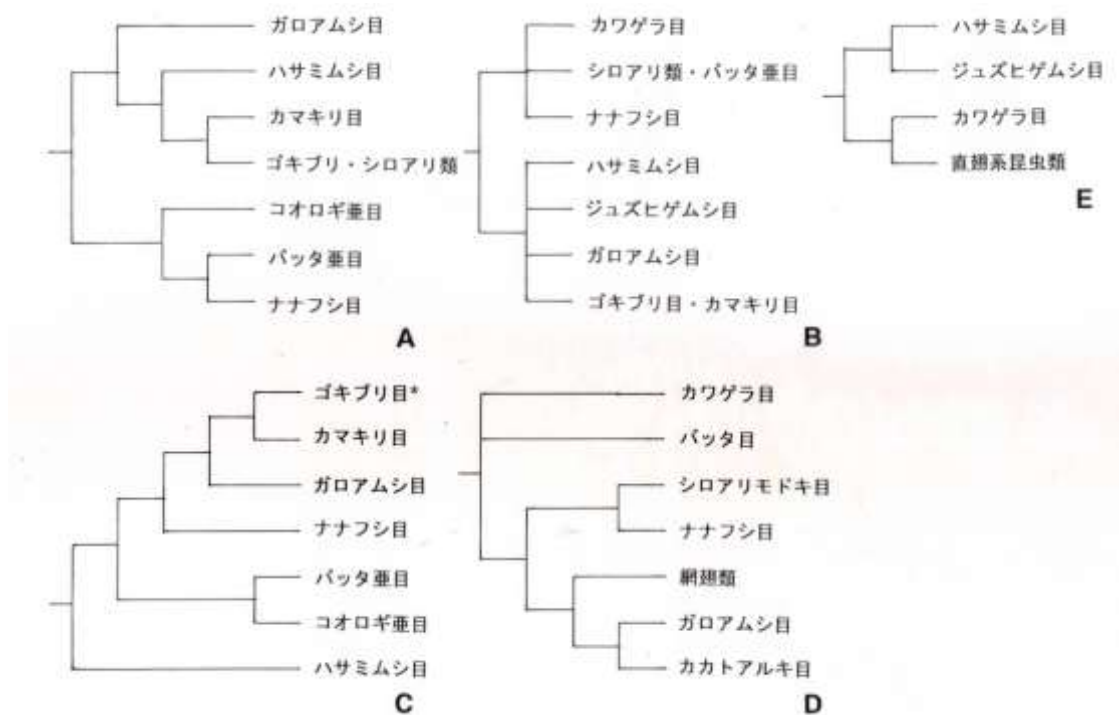


図 4.2.7. ハサミムシ目並びにカワゲラ目の系統的位置. A, B, 形態形質による系統仮説; C-E, 分子系統解析による系統仮説. A, Hennig, 1969, 1981; B, Kukalova-Peck, 1992, 1993; C, Maekawa et al. 1999; D, Terry & Whiting, 2005, Cameron et al., 2006; E, Misof et al., 2014. *: シロアリ目を含む COII 遺伝子による解析.

4.2.6 革翅系昆虫類 Dermapteroid orders

ハサミムシ目とジュズヒゲムシ目が革翅系昆虫類に位置づけられる。ハサミムシ目が翅を折り畳める新翅類の中で最も起源が古い昆虫と判断される。形態的には特殊化が見られ、前翅は革質化して固く、かつ小さくなり、その中に後翅を三つ折りに折り畳んで収納している。後翅の翅脈は多く複雑である。触角は長く、脚は良く発達し、腹部末端に2本の尾毛は鉗に変化している。

ジュズヒゲムシ目は、準新翅類やシロアリモドキ目等これまでに様々な目との類縁性が示唆されて来た系統的位置が不明のグループで、「ジュズヒゲムシ問題 Zoraptera problem」と呼ばれて来た。Misof et al. (2014)による分子系統解析の結果では、ハサミムシ目と姉妹群関係にあることが示された。小型化に伴う退化的な形態変化が、系統関係を推定するための形態情報を少なくさせていたようである。

ハサミムシ目 Dermaptera

概要：世界に約 2,200 種が知られている。体は細長くへん平で、腹部の末端に大きく発達した鉗（尾角の変化したもの）をもつ。このはさみは種によってさまざまな形態となる。触角は長く、

目はよく発達する。成虫では有翅のものと無翅のものがあり、有翅の場合、前翅は堅い革質で短く、後翅は前翅の下に折り畳まれている。よって腹部が翅の先端から裸出する。

夜行性の種が多く、石、倒木、落葉の下などに見られる。雑食性であるが、動物食の傾向が強く、はさみを使って小型の昆虫などを捕らえる。メスは卵を産んだ後もその場所から離れず、卵を外敵から保護し、カビが生えないように掃除をしたり、場所を移動させたりする。孵化直後の幼虫へ給餌を行う種も見られる。中には母親が孵化した幼虫に栄養としてみずから食べられる種もあり、特に春先に幼虫が孵化する種で見られる。

系統・分類：高次系統に異論が多く、分類体系が定まっていない。Engel & Haas (2007)並びに Hopkins et al. (2019)の体系を用いれば、本目は化石種の2亜目を含め、3亜目で構成され、現生種はネオハサミムシ亜目の下にプロトハサミムシ下目とエピハサミムシ下目の2下目を置き、7上科に12科を認める体系を採っている。インドネシアから記録され、コウモリに寄生するコウモリヤドリハサミムシ(ヤドリハサミムシ)類と、アフリカに生息し、オニネズミに寄生するネズミハサミムシ(ハサミムシモドキ)類は、その特異な形態と生態から独立目あるいはハサミムシ目の亜目(ヤドリハサミムシ亜目とハサミムシモドキ亜目)に位置づけられていたが、近年の研究では、寄生生活による形態の特殊化であることが判明し、かつこれらは異なった系統群であることが推定され、コウモリヤドリハサミムシ類はクギヌキハサミムシ科と同群のエトハサミムシ亜目群に位置づけられ、ネズミハサミムシ類はパラハサミムシ亜目群に位置づけられている。

ネオハサミムシ亜目 **Suborder Neodermaptera**

プロトハサミムシ下目 **Infraorder Protodermaptera**

Superfamily Karschielloidea : Family Kraschielloidea

Superfamily Pygidicranoidea : Families Pygidicranoidea, Diplatyidae,

Haplodiplatyidae

エピハサミムシ下目 **Infraorder Epidermaptera**

パラハサミムシ亜目群 **Subinfraordinal group Paradermaptera**

Superfamily Hemimeroidea : Family Hemimeridae

Superfamily Apachyoidea : Family Apachyidae

メタハサミムシ亜目群 **Subinfraordinal group Metadermaptera**

Superfamily Anisolabioidea: Family Anisolabididae

エトハサミムシ亜目群 **Subinfraordinal group Etodermaptera**

ユーハサミムシ上科群 Superfamily group Eudermaptera

Superfamily Forficuloidea: Families Arixeniidae, Chelisochidae, Forficuloidea,

Spongiphoridae

プレシオハサミムシ上科群 Superfamily group Plesidermaptera

Superfamily Labiduroidea: Family Labiduridae



図 4.2.8. ハサミムシ目. オオハサミムシ科: 1, オオハサミムシ *Labidula riparia*. ハサミムシ科: 2, コヒゲジロハサミムシ *Euborellia annulipes*. クギヌキハサミムシ科: 3, *Marava arachidis*. テブクロハサミムシ科: 4, *Chelisoches morio*.

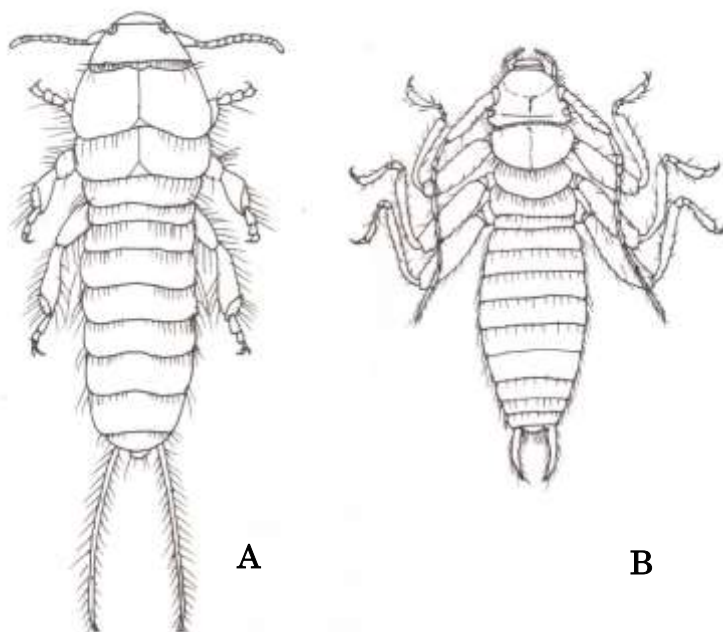


図 4.2.9. ハサミムシ目の寄生性種. A: ネズミハサミムシ *Hemimerus hansenii*; パラハサミムシ亜下目群の Hemimeridae 科に位置づけられている. B: コウモリヤドリハサミムシ *Arixenia esau*; エトハサミムシ亜下目群の Arexiniina 科に位置づけられる.

(wikipedia.org/wiki/Earwig より略写 : 原典: Jordan, 1909; Sharp, 1895).

ジュズヒゲムシ目 Zoraptera

概要：体長 3 mm 以下の小型の種で，触角は数珠状で 9 節からなり(若齢幼虫では 8 節)，翅脈も単純である．付節は 2 節からなり，尾角は単節からなる．後脚脛節は膨らむ．熱帯・亜熱帯を中心に世界に広く分布し，化石種を除き 1 科 1 属約 45 種が知られる．朽ち木や樹皮の中，あるいは落葉土層に集団で生活しており，菌類や有機物等を餌としている．成虫には有翅型と無翅型があることが知られ，有翅型では発達した複眼と単眼を持ち，無翅型では基本的に複眼も単眼も持たない(一部の種で眼点が見られる)．

前述のとおり本目は，長らく系統的位置が不明のグループで，準新翅類やシロアリモドキ目等これまでに様々な目との類縁性が示唆され，「ジュズヒゲムシ問題 Zoraptera problem」とまで呼ばれて来た(Engel & Grimaldi, 2002; Yashizawa, 2007; Yoshizawa & Johnson, 2005; Ishiwata et al., 2011; Wang et al., 2013)．Misof et al. (2014)の分子系統解析の結果では，ハサミムシ目と姉妹群関係にあることが示され，ここではこれに従った．小型化に伴う退化的な形態変化が，系統関係を推定するための形態情報を少なくさせていたと判断される．現在属は *Zorotypus* のみで，他に化石属で *Xenozorotypus* が知られるにすぎない．

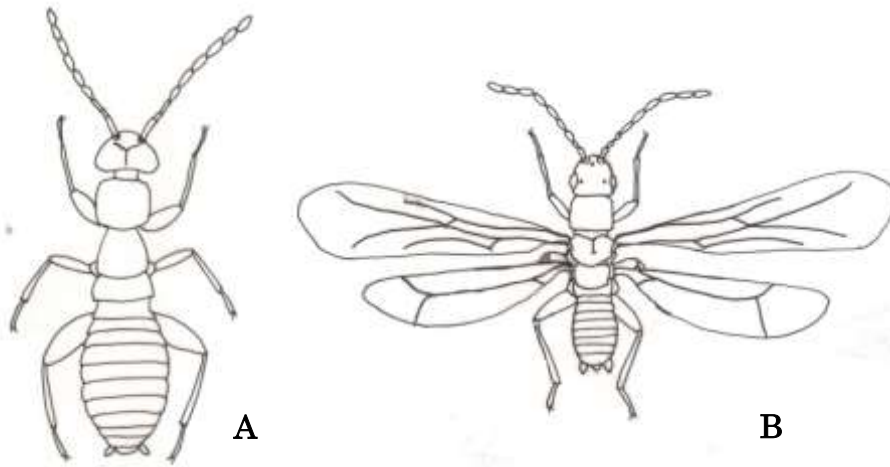


図 4.2.10. ジュズヒゲムシ目. A, 無翅型 ; B, 有翅型.

4.2.7 積翅系昆虫類

カワゲラ目 1 目のみが位置付けられる．

カワゲラ目 Plecoptera

概要：世界に 3,500 種以上，日本では 160 種が記録されている．翅を折り畳めるグループ(新翅節)の中で，現存のものとしては最も起源が古い昆虫と判断される．翅脈は多く複雑で，後翅

は前翅よりも大きく発達している。触角は長く、脚は良く発達する。腹部は10節からなり、末端に2本の尾毛をもつ。セッケイカワゲラやトワダカワゲラのように成虫となっても翅を欠く種も存在する。

幼虫は全て水生で、きれいな川の比較的流れのゆるい場所に多く見られる。川底の石や堆積物の下などに生息し、他の水生昆虫を捕食する。1年で羽化するものから幼虫期間が2-4年のものまであり、脱皮回数は多く、12-36回もおこなわれる。

カワゲラとカゲロウは幼虫も成虫もよく間違われるが、カワゲラの幼虫は体が長く、気管えらが腹部の背面に並んでいない。一方、カゲロウの幼虫では体は平たいものと細長いものがあるが、気管えらが腹部の背面に対となって並んでいる。また、カワゲラの脚付節の先端には2本の爪をもつ(カゲロウでは1本)。成虫では、カワゲラの後翅は大きく、カゲロウでは顕著に小さいことで区別は容易である。

成虫は静止する時には後翅を折り畳み、その上に前翅を重ねる。また、灯りにもよく集まる。寿命は10日ほどで、その間に複数回の産卵を行う。卵は合計で1000個以上生まれ、メスは通常水面を飛びながら水面に卵を直接落として行く。

系統・分類: 本目の系統的関係にはかつて諸説があり、産卵管を欠くことから全新翅群と姉妹群関係になる、翅脈の基本構造からバツタ類の姉妹群関係になる、後翅の肛葉は大きく、肛脈は5本以上あることから少なくとも多新翅群に含まれる等の見解があった。近年の分子系統解析の結果を参照すると、直翅系昆虫類との姉妹群ということになる。

従来、ミナミカワゲラ亜目 *Antarctoperlaria* とキタカワゲラ亜目 *Arctoperlaria* の2亜目に大別され、16科が認められて来た。しかし、現在ミナミカワゲラ亜目は側系統群であることが判明している。キタカワゲラ亜目は2つの下目に区分されているが、成虫でも翅を持たないトワダカワゲラ科 *Scopuridae* は本亜科の最基幹部から派生するとされている。以上、高次レベルでの分類学的な再編成を必要としている。

ミナミカワゲラ亜目 **Superorder Antarctoperlaria**¹⁾

ニシキカワゲラ亜科 **Superfamily Eusthenioidea**: *Diamphipnoidae*, *Eustheniidae*

ツリカワゲラ上科 **Superfamily Leptoperloidea**: *Austroperlidae*, *Gripopterygidae*

キタカワゲラ亜目 **Arctoperlaria**

(Basal family): *Scopuridae*²⁾

カンゼツ下目(完舌下目) **Infraorder Euholognatha**: *Capniidae*, *Leuctridae*, *Nemouridae*, *Notonemouridae*, *Taeniopterygidae*

ドウゼツ下目(同舌下目) **Infraorder Systellognatha**: *Chloroperlidae*, *Perlidae*, *Perlodidae*, *Peltoperlidae*, *Styloperlidae*, *Pteronarcyidae*

1): 側系統群の可能性が高い。

2): 2下目のいずれにも含まれず、*Arctoperlaria* の最基幹部から派生した可能性がある。従来はカンゼツ下目 *Euholognatha* に位置付けられていた。

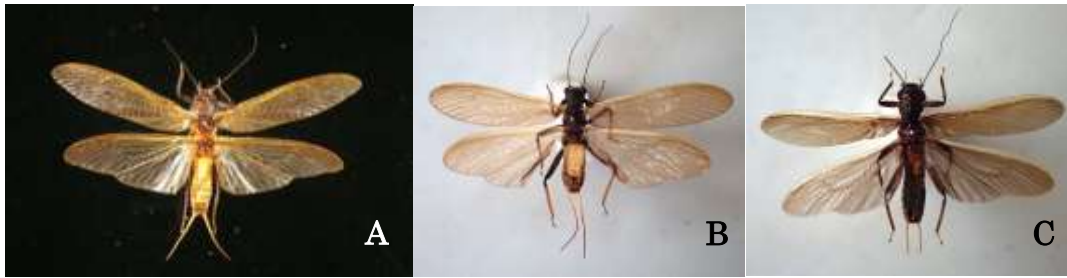


図 4.2.11. カワゲラ目. A, オオクラカケカワゲラ *Paragnetina tinctipennis*; B, ジョウクリカワゲラ *Acroneuria joukli*; C, キベリトウゴウカワゲラ *Togoperia limbata*.

4.2.8 直翅系昆虫類 Orthopteroid orders

従来、7-10 目が直翅系昆虫類として位置づけられていたが、ハサミムシ目が本群から外れ革翅系昆虫類を構成し、カワゲラ目も襍翅系昆虫類を構成し、さらにシロアリ目がゴキブリ目に統合された。その一方で今世紀に入り、六脚類の中でガロアムシ目以降、88 年降りにカカトアルキ目（マントファスマ目, *Mantophasmatodea*）が新目として発表され(2002 年)、直翅系昆虫類に位置づけられた。現在 7 目が直翅系昆虫類 Orthopteroid orders (Orthopteromorpha ではない)として位置づけられる。

古典的分類では、コオロギ型群 *Grylliformida* とゴキブリ型群 *Blattiformida* にしばしば大別されて来た。Hennig (1969, 1981)は直翅系昆虫類をコオロギ型群とゴキブリ型群に大別し、コオロギ型群にナナフシ目、コオロギ亜目、バッタ亜目を、ゴキブリ型群にガロアムシ目、ハサミムシ目、シロアリ目、ゴキブリ目、カマキリ目を所属せしめた。一方、Kukalova-Peck (1992, 1993)による分類では、コオロギ型群に、ナナフシ目、シロアリ目・バッタ亜目、カワゲラ目を、ゴキブリ型群にジュズヒゲムシ目、ガロアムシ目、ハサミムシ目、ゴキブリ・カマキリ目が位置づけられた。さらに、カワゲラ目、ジュズヒゲムシ目、シロアリモドキ目を単系統群と見なす見解 (Arillo & Engel, 2006)もあった。

このような古典的分類仮説に対して、分子系統解析を主体とした**現行の直翅系昆虫類の系統仮説**では、従来の問題点に対する解答として以下の結果が提示されている。

- 1) コオロギ型群 *Blattoformida* もゴキブリ型群 *Blattiformida* も系統的には成立せず、(革翅系昆虫類+(襍翅系昆虫類+直翅系昆虫類))の系統関係が示された。
- 2) 網翅群 *Dictyoptera* は単系統群((ゴキブリ類+シロアリ類)+カマキリ目)でかつ、シロアリ目はゴキブリ目に包含された。
- 3) バッタ目は単系統群で、バッタ類とコオロギ類が別系統であるという仮説は棄却される。
- 4) ガロアムシ目はカカトアルキ目と姉妹群を構成する。研究者(Arillo & Engel (2006)等)によっては両目を統合し、一つの目 *Notoptera*(非翅目)と見なす場合もある。
- 5) ハサミムシ目は直翅系昆虫類から外れる。
- 6) ナナフシ目はシロアリモドキ目の姉妹群となり、これらの枝は(ガロアムシ目+カカトアルキ目)と姉妹群関係となる。

ゴキブリ目 Blattodea

概要：ゴキブリ類とシロアリ類が本目に位置づけられ、ゴキブリ類が 4600 種、シロアリ類が 3000 種の計 7600 種が記録されている。

ゴキブリ類の体は平たく、頭部は前胸部の下に隠れる。触角は長く空気の流れを敏感に感じ取ることができる。翅は古生代からそれほど変化しない翅脈相となっている。ゴキブリ類は、家屋害虫としてとにかく有名だが、家屋に生息する種はその内のごく一部で、残りは森林等の野外に生息する。室内に生息するものは、強い脚力と素早い動きで、夜間に活動する。雑食性で何でも食べる事から、細菌類を体に付け、室内にまき散らす衛生害虫となる。集合フェロモンを分泌し、物陰に集団で集まる種も見られる。野外では、多くの種が森林生活を行い、樹木の洞や樹皮のすき間、岩のわれ目、石や落葉の下などに見られる。中には朽ちた倒木や切り株の中に生息し、親と子が一緒にいる家族生活を行う種もある。

シロアリ類は、全ての種が真社会性で、女王(実体はメス)、オス(王と呼ぶ時もある)、兵シロアリ、働きシロアリと言った階級を持ち、巣を中心に集団で生活する。アリとは全く系統的に異なったグループで、アリがハチの仲間(ハチ目)であるのに対して、シロアリはゴキブリに最も近いグループとなる。アリは完全変態類なので、蛹の段階があり、かつ幼虫には脚がなく、動けない。一方、シロアリは不完全変態類で、蛹の段階がなく、幼虫(しばしばニンフ nymph と呼ぶ)は脚を持ち、動き回る。働きアリや兵アリでは、産卵能力はないが、性的には全てメスある。一方、働きシロアリや兵シロアリは性的にオス、メスが半数ずつ存在する。また、アリではオスアリが年間を通して巣の中にいることはありませんが、シロアリでは女王のわきに必ずオスがいる。女王の腹部は著しく肥大し、その中に卵巣がつまっている。その腹部から産み出す卵の数は膨大で、中には一日に数千個の卵を産むものもいる。

シロアリは木材を食害することで良く知られている。これらの種では、木材中の主成分となるセルロースを分解するために、腸内に原生物や細菌類を多く持っている。これらの微生物に分解させて、その生成物を吸収する。高等なシロアリではセルロースを分解する酵素を分泌し、自分で分解、吸収している。土を固めて作った巨大な塚を作る種も多く、アフリカやオーストラリアでは高さ 5 メートルを越すものも見られる。

系統・分類：シロアリ類は、長くシロアリ目として位置づけられていた。しかし、近年の分子系統解析の結果、ゴキブリ類の食材性のキゴキブリ科 *Cryptocercidae* から派生した一群であることが判明した(Inward et al., 2007)。これにより、暫定的にゴキブリ下目とシロアリ下目 *Infraorder Isoptera* (Beccaloni & Eggleton, 2013)とされたが、系統関係を反映しない暫定的な処置であり、今日、系統関係を反映させ、シロアリ類全体をシロアリ科とすべきであるとか、シロアリ上科とすべきであるとか分類階級には異論がある。Beccaloni (2019)は、シロアリ類を *Blattoidea* 上科に位置づけ、*Epifamily Termitoidae* とする分類案を提出した。ここでは、ゴキブリ類には 3 上科に 5 科を置き、シロアリ類は 11 科 16 亜科に区分する見解を採用し、以下の体系とした(Beccaloni, 2019; Krishna et al., 2013)。

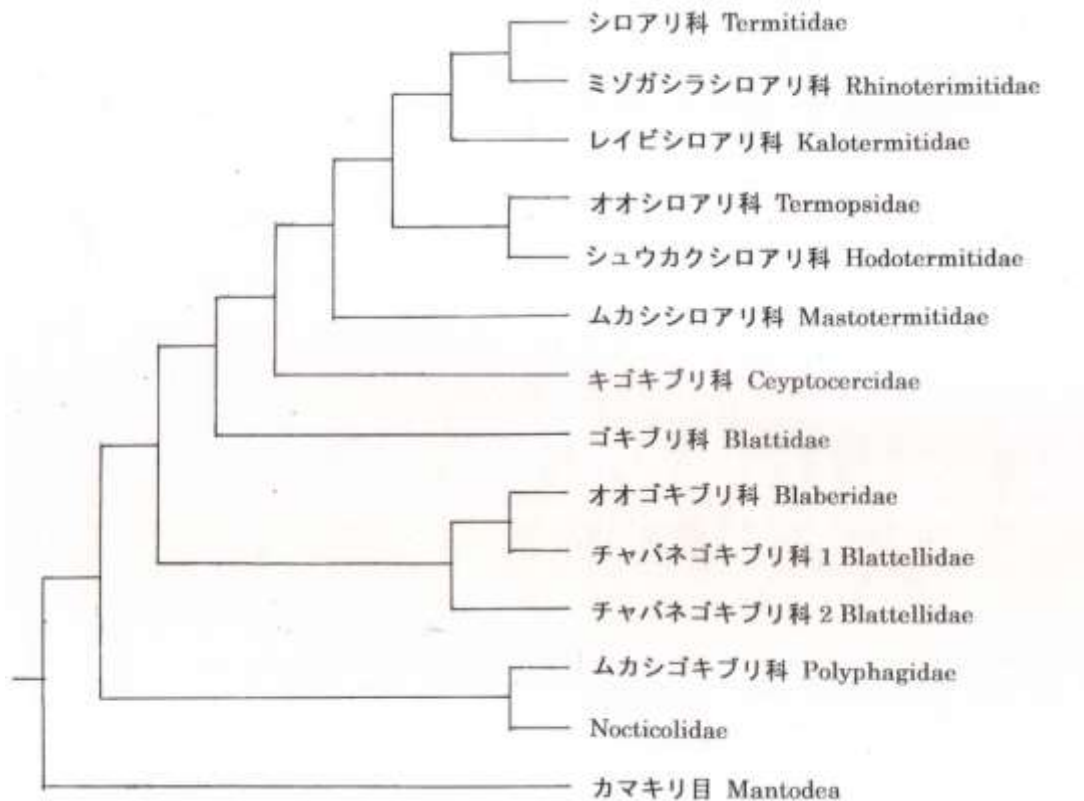


図 4.2.12. ゴキブリ目とシロアリ類の系統関係(Inward et al., 2007). シロアリ類はキゴキブリ科 Ceyptocercidae と姉妹群関係になる.

オオゴキブリ上科 **Superfamily Blaberoidea**: Families Blaberidae, Ectobiidae,

ゴキブリ上科 **Superfamily Blattoidea**

ゴキブリ亜上科 Epifamily Blattoidea: Family Blattidae

クチキゴキブリ亜上科 Epifamily Cryptocercoidea: Family Cryptocercidae

シロアリ亜上科 Epifamily Termitoidea: Families Cratomastotermitidae,

Mastotermitidae, Termopsidae, Archotermopsisae, Hodotermitidae,

Stolotermitidae, Kalotermitidae, Archeorhinotermitidae,

Stylostermitidae, Rhinotermitidae, Termitidae

ムカシゴキブリ上科 **Superfamily Corydioidea**: Family Corydiidae

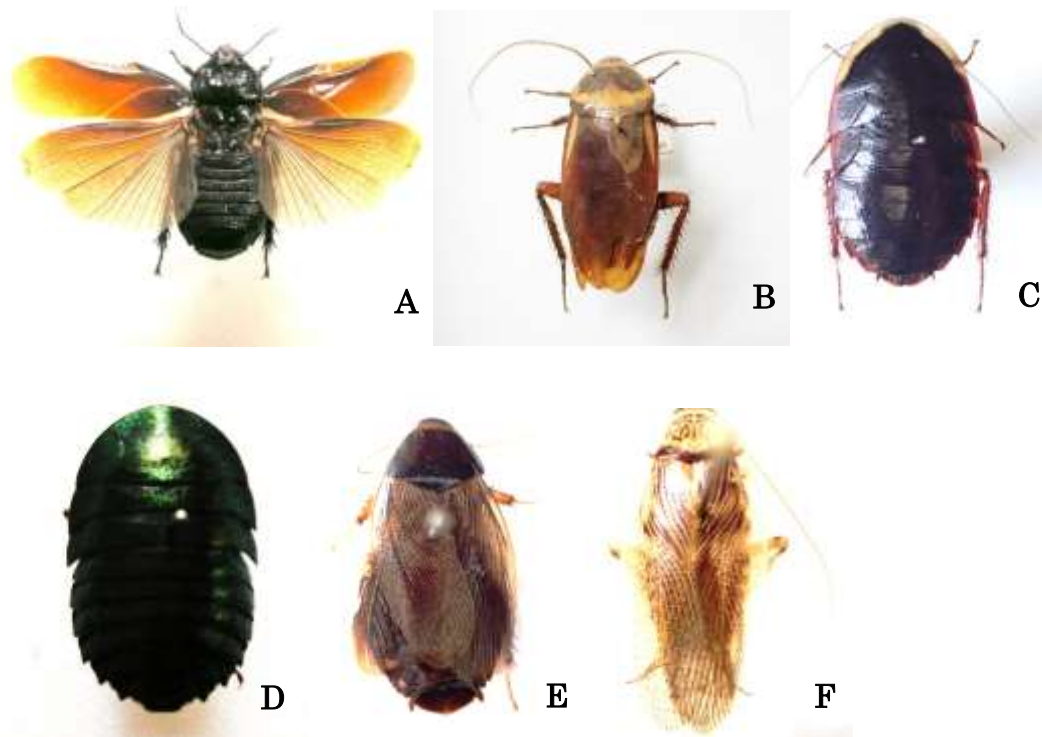


図 4.2.13. ゴキブリ目(ゴキブリ類). A, オオゴキブリ *Panesthia angustipennis*; B, ワモンゴキブリ *Periplaneta americana*; C, サツマゴキブリ *Opisthopteria orientalis*; D, ニジゴキブリの一種; E, オガサワラゴキブリ *Pycnoscelus surinamensis*; F, アミメヒラタゴキブリ *Balta notulata*. C, D は成虫において無翅の形態となる.

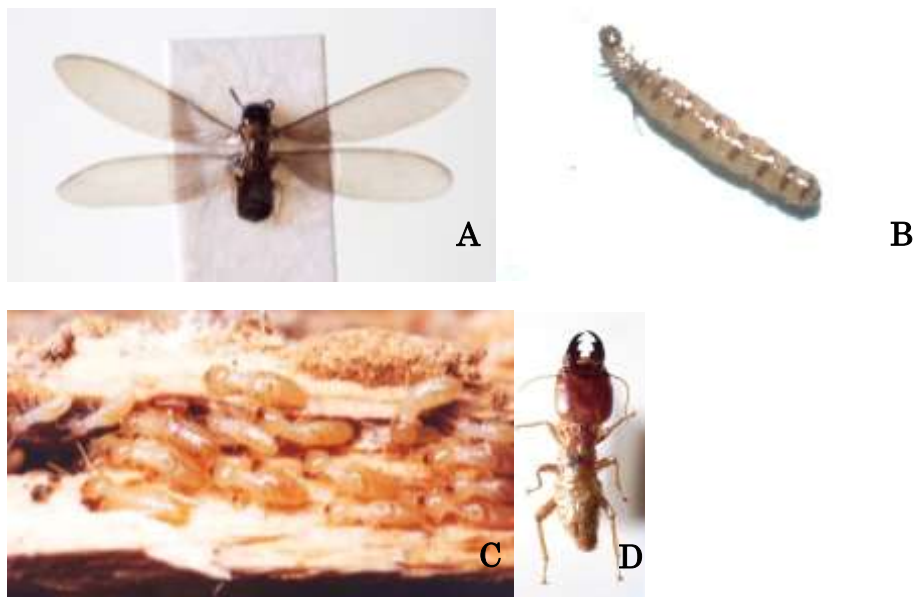


図 4.2.14. ゴキブリ目(シロアリ類). A-C, ヤマトシロアリ *Reticulitermes speratus* (A, 有翅虫; B, 女王; C, 巢中の働きシロアリ); D, オオシロアリ *Hodotermopsis sjoestedti*, 兵シロアリ.



図 4.2.15. シロアリの巣 (オーストラリア). A, 扁平で, 南北の方向を示すジシャクシロアリ *Amiterimes meridionalis* の巣. 昼間は強い日差しを避け, 朝夕は日を受けることで巣内の温度を調節している. B, 頻繁に生じる野火により, シロアリ塚が容易に確認できる状況.

カマキリ目 Mantodea

概要: 体の細長い大形の昆虫である。頭部は逆三角形で、前胸でおおわれず、良く動き、180度回転させることができる。触角は糸状で短く、複眼は大きく発達する。肉食性で前脚がかま状に特殊化し、幼虫も成虫もかまを使って昆虫などを狩って餌とする。時にはカエルやトカゲが捕らえられて餌となることもある。待ち伏せ型の餌の取り方で、動くものを捕らえる。成虫を驚かせると、前脚のかまをかまえ、翅を広げる行動をとる。温帯や暖帯に生息する種ではたくさんの卵を含ませた卵鞘で越冬する。

世界に約 2400 種が生息する。熱帯に特に多くの種が見られ、しかも、落葉や花、枝に擬態するなど、複雑な形態や色彩を持つものも少なくない。一方、北方では少なく、例えば日本の北海道では 1 種のみが生息する。

系統・分類: ゴキブリ目と姉妹群を形成する。カマキリ目は捕食性に特殊化し、一見形態は大きく異なって見えるが、翅や翅脈の構造は非常に類似している。以下の 15 科(あるいは 16 科)に区分される:

Families: Acanthopidae, Acontistidae, Amorphoscelididae, Angelidae, Chaeteessidae, Coptopterygidae, Empusidae, Epaphroditidae, Eremiaphilidae, Galinthiidae, Hymenopodidae (includes the Sibyllidae), Iridopterygidae, Liturgusidae, Mantidae, Mantoididae, Mellyticidae, Photinidae, Stenophyllidae, Tarachodidae, Thespiidae, Toxoderidae.

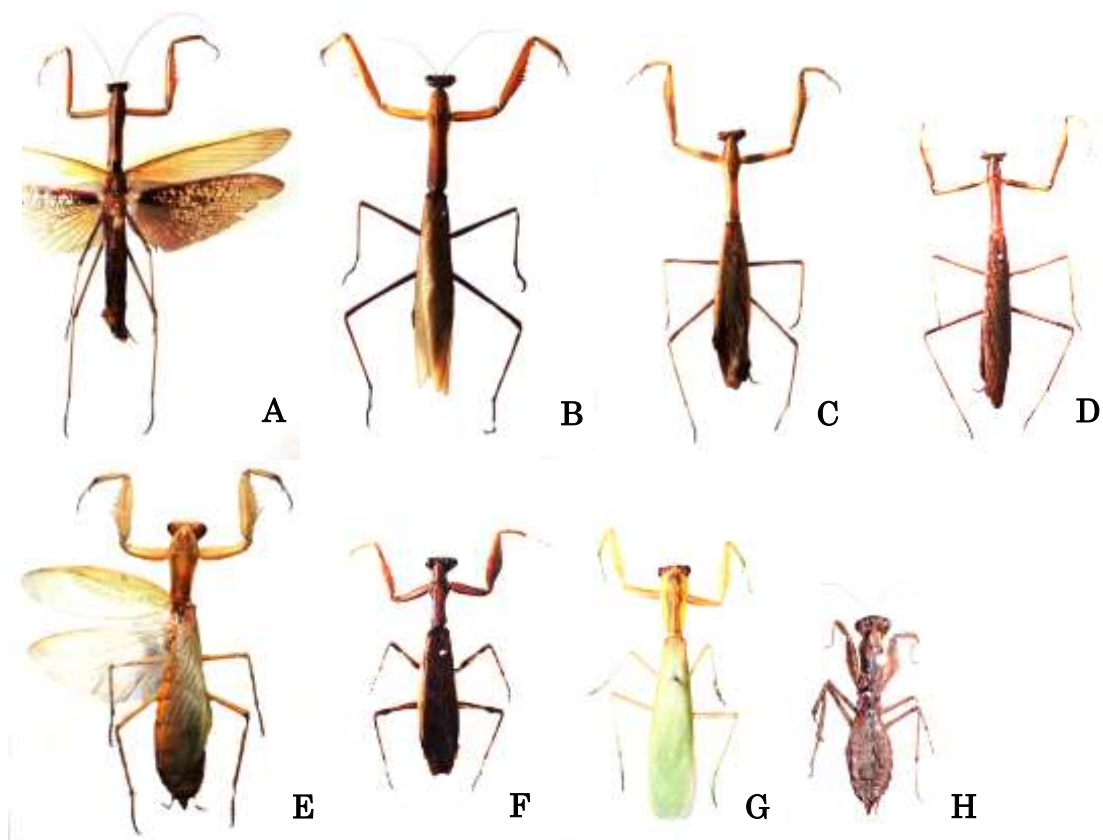


図 4.2.16. カマキリ目. A, オオカマキリ *Tenodera sinensis*; B, カマキリ *Tenodera angustipennis*; C, ウスバカマキリ *Mantis religiosa*; D, コカマキリ *Statilia maculata*; E, ハラビロカマキリ *Hierodula patellifera*; F, ヒメカマキリ *Acromantis japonica*; G, ナンヨウカマキリ *Orthodera ministralis*; H, ヒナカマキリ *Amantis nawai*.



図 4.2.17. カマキリ目. A, B, ハラビロカマキリ *Hierodula patellifera*; C, 餌を捕えるナンヨウカマキリ *Orthodera ministralis*.

ナナフシ目 Phasmatodea

概要：世界に約 3000 種が知られる。木の枝や葉に擬態することで良く知られており、体が細長く、脚も長いナナフシ類のほか、体がへん平で、葉の形をしたコノハムシ類もこの仲間になる。夜行性のものが多く、幼虫、成虫ともに樹木の葉を食べて生活する。成虫では翅を持たないものと持つ種とがある。メスしか見つかっていない種も多く、これらは受精せずに卵が発生する単為生殖を行っていると思われる。ナナフシ類を手でつかむと、腹部の先端を持ち上げて、刺すふりをする行動が良く見られる。幼虫段階で切断された脚は、脱皮の度に再生させて行くことが出来る。

卵は樹上からばらまきように産卵され、産み落された卵からかえった幼虫はすぐに木に登り生活をはじめ。卵は植物の種子そっくりで、種子に擬態しているとされる。かつ種によってまちまちな形をしている。

系統・分類：以前は系統関係の不明なグループとして、ゴキブリ目、カマキリ目、カワゲラ目、あるいはハサミムシ目との関係が論じられ、バッタ目に含まれるとみなす見解もあった。今日、シロアリモドキ目が姉妹群とされており、かつガロアムシ目+カカトアルキ目に近縁となる。

古典的には 2 亜目に区分する様式や、3 亜目に区分する様式が採られて来た。2 亜目に区分する場合、ナナフシ亜目とチビナナフシ亜目に大別するか、ナナフシ亜目とコブナナフシ亜目に大別された。3 亜目に区分する場合、ナナフシ亜目 *Verophasmatodea* の他、1 属のみからなるチビナナフシ亜目 *Timematodea*、同じく 1 属のみからなる *Agathemroidea* 亜目を認める。近年の分類体系では、ナナフシ亜目とチビナナフシ亜目の 2 亜目に分け、ナナフシ亜目にとナナフシ下目とコブナナフシ下目を置く様式が一般に使われている。ただし、近年分子系統解析も盛んに進められており、現行の分類体系を支持する結果に至っていないことから(Thomas et al., 2009; Bradler et al., 2014)、今後分類体系が大きく変わる可能性がある。

ナナフシ亜目が圧倒的に大きく約 470 属 3000 種を含み、チビナナフシ亜目は、北米の東部の山岳地帯のみに見られ、1 属(*Timema*)21 種のみからなる小さなグループである。本亜目は、ナナフシ目よりもむしろハサミムシ目に近いとの見解もあったが、今日、ナナフシ目の中で、根幹部分で分枝した系統群とされている。

チビナナフシ亜目 Suborder Timematodea

ナナフシ亜目 Suborder Verophasmatodea

コブナナフシ下目 Infraorder Areolatae

ナナフシ下目 Infraorder Anareolatae

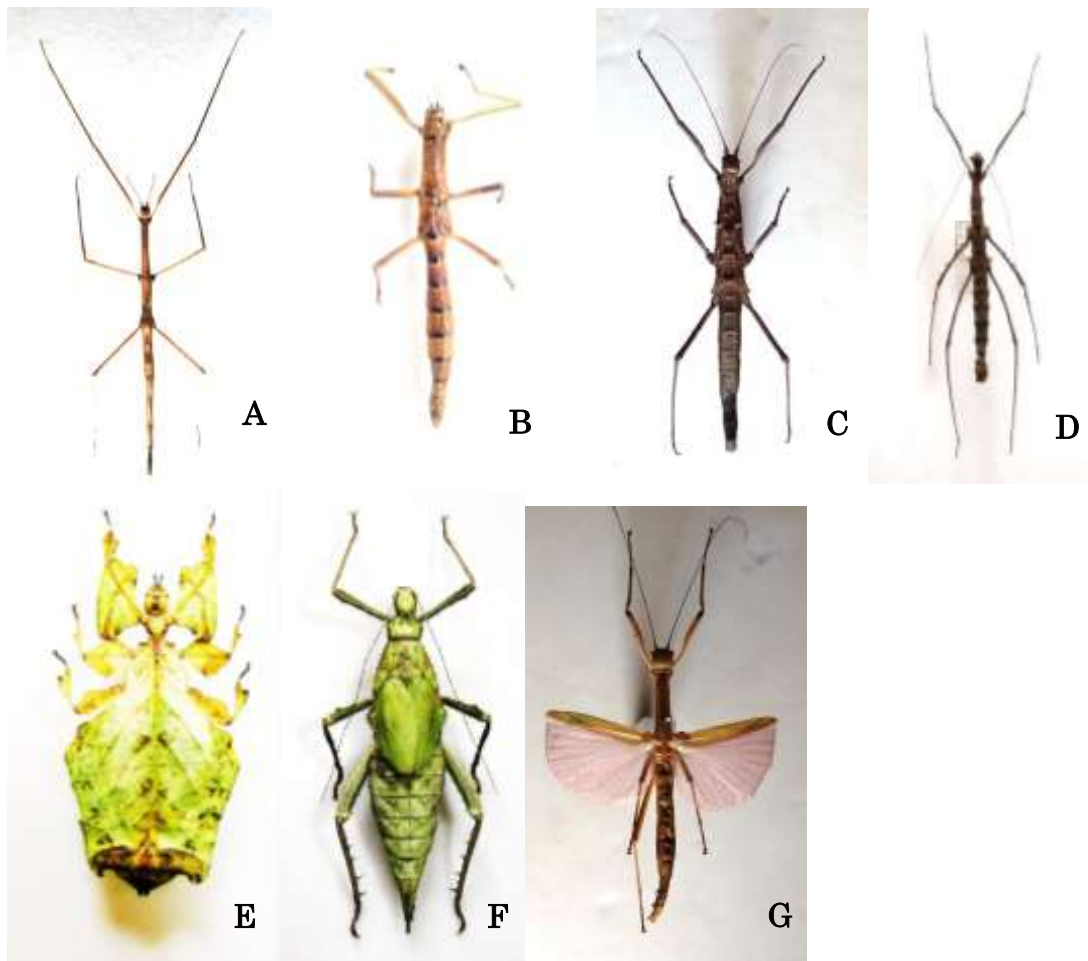


図 4.2.18. ナナフシ目. A, ナナフシモドキ *Ramulus mikadoi*; B, パラオツダナナフシ *Megacrania batesii*; C, トゲナナフシ *Neohirasea japonica*; D, トゲナナフシの一種; E, オオコノハムシ *Phyllium giganteum*; F, サカダチコノハナナフシ *Heteropteryx dilatata*; G, ヤスマツトビナナフシ *Micadina yasumatsui*.



図 4.2.19. ナナフシ目. パラオコノハムシ *Chitoniscus brachysoma* (1, 2; 幼虫, 3; 成虫).

バッタ目 Orthoptera

概要: 2019年段階で、世界に約60科2万8000種を擁する大きなグループである。後脚が長く跳躍に優れており、眼は基本的に良く発達する。後翅は前翅よりも大きく、臀部が発達する。

コオロギ(キリギリス)亜目には、鳴く虫が多く含まれる。耳の役目をする鼓膜が前脚の脛節にあり、音を聞くことができる。夜行性のものが多く、秋の夜に盛んに鳴く。夏にはケラが土中から鳴き声を発する。みみずの鳴き声と呼ばれるものは、実はケラの鳴き声である。翅を欠く種も見られる。アリと共生するアリヅカコオロギは体長5mm以下の小形のコオロギで、成虫となっても翅が全くない。森林内から家屋の薄暗い場所にまで見られるカマドウマや、森林の朽ち木中や樹皮下などに見られるクチキウマ等も翅を欠く。

バッタ亜目は、体が縦長で、昼行性のものが多く、胸と腹の間に鳴く音を感知する器官がある。一般にオスよりもメスの方の体が大きい。フキバッタ類では、翅が退化して短くなっている。

系統・分類: コオロギ亜目とバッタ亜目に大別される。これらの姉妹群関係に疑問を持ち、独立した目とみなす見解(例えば Hennig, 1969, 1981)は、近年の分子系統解析の結果から支持されなくなった。現在、これらの亜目が姉妹群関係であり、かつそれぞれが単系統群であることが示されている。コオロギ亜目では触角が糸状に長く、30節以上で構成される。一方、バッタ亜目では触角は短く、腹部中央に達しない。コオロギ亜目に5上科が置かれ、バッタ亜目に2下目8上科が置かれている。

コオロギ亜目 Suborder Ensifera

Superfamilies: Grylloidea, Hagloidea, Rhabdophoroidea, Schizodactyloidea,
Stenopelmatoidea, Tettigonioidae

バッタ亜目 Suborder Caelifera

バッタ下目 Infraorder Acrididea

Superfamilies: Acridoidea, Eumastacoidea, Pneumoroidea, Pyrgomorphoidea,
Tanaoceroidea, Tetrigoidea, Trigonopterygoidea

ノミバッタ下目 Infraorder Tridactylidea

Superfamily: Tridactyloidea

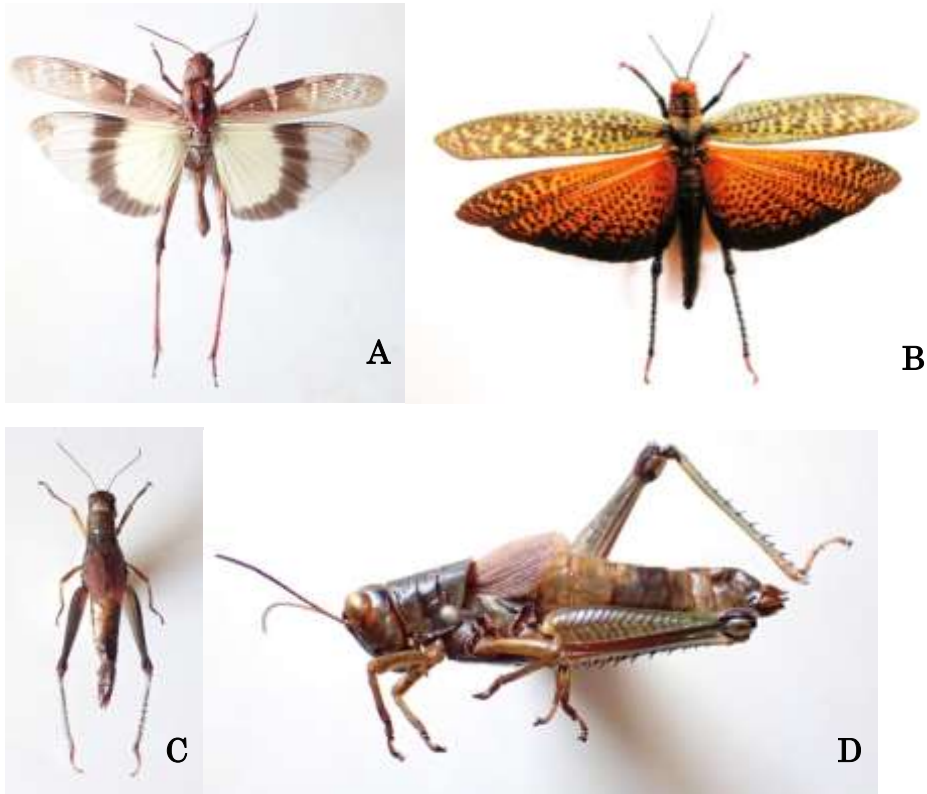


図 4.2.20. バッタ目(バッタ亜目 Caefifera). バッタ上科: A, クルマバッタモドキ *Oedaleus infernalis*; B, シタバニナンベイオオバッタ *Tropidacris dux*, 開長 18 cm の大型種; C, D, ミカドフキバッタ *Parapodisma mikado*, 成虫(短翅).

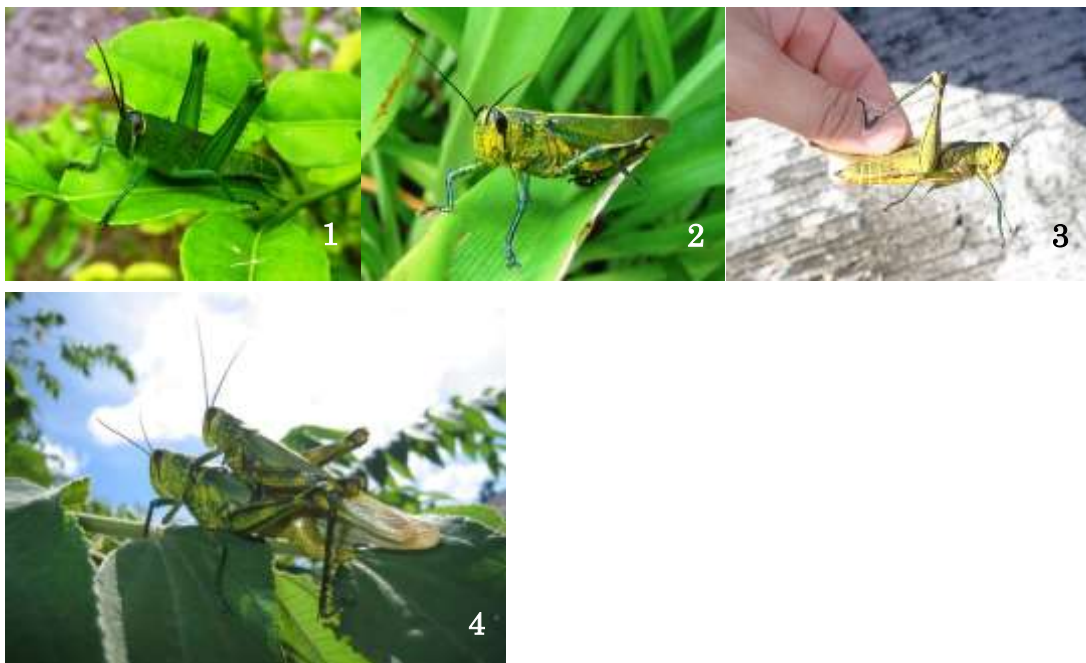


図 4.2.21. バッタ目(バッタ亜目 Caefifera). バッタ科: *Valanga nigricornis* (1, 幼虫; 2-4, 成虫).

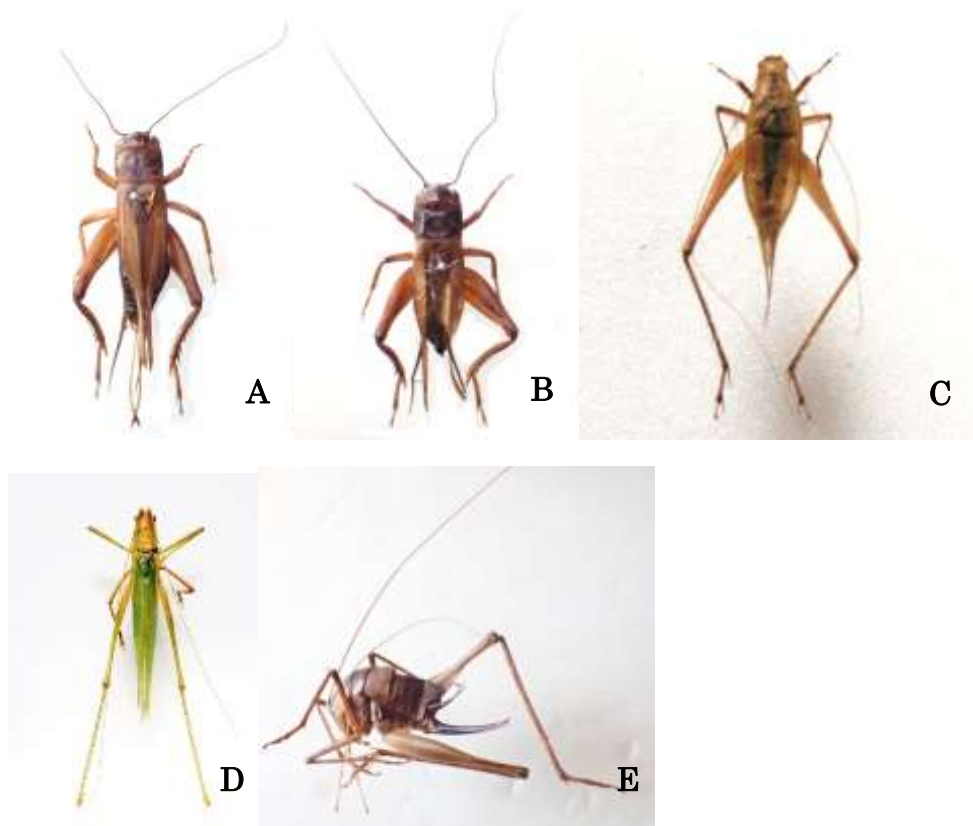


図 4.2.22. バッタ目(コオロギ亜目 Ensifera). コオロギ上科: A, B, ナンヨウエンマコオロギ *Teleogryllus oceanicus* (A; メス, B; オス); C, マツムシ, *Xenogryllus marmoratus*. キリギリス上科: D, *Segestes unicolor*. カマドウマ上科: E, カマドウマ *Atachycines apicalis*.

ガロアムシ目 Geylloblattidae

概要: 昆虫の目としてはカクトアルキ目に次いで新しく、1932年に創設された。最初に記載された種はカナダからの *Grylloblatta campodeiformis* で Walker によって1914年に新科新属として記載された。日本ではフランス外交官のガロアによって、1915年に日光の中禅寺湖畔で発見されたガロアムシ *Galloisiana nipponensis* が有名である。新種としての記載は1924年である。

体はややへん平で、体長は15-25 mm程度(朝鮮半島から体長40 mmを越える種が得られている)。眼は小さく退化し、一部の種では眼を欠く。触角は糸状で長く、23-45節からなる。現生種では翅が退化消失している。腹端に5-8節からなる1対の長い尾毛を持つ。

世界的に珍しい昆虫であるが、日本では山地の溪流沿いの湿度の高い土中や石下などで採集され、それほど稀れでもない。幼虫期間は長く、少なくとも5年をかけ、成熟個体になるまでに8年程度もかかる。主に冷温帯に分布域があり、高温耐性が低く、気温が10度を越えると死んでしまうと言う報告がある。雑食性であるが、節足動物の死骸等を多く餌としている。化石種では

大あごが発達したものがあり、小型動物を襲って餌とする捕食者もかつては存在したようである。
系統・分類：本目は北米北西部と東アジア(シベリア, 中国, 朝鮮半島, 日本)に局所的な分布を示し、生きている化石として注目を受けてきた昆虫である。世界に1科5属に恐らく32種が記載されている。日本からは6種が記載されており、さらに未記載種が同数程度存在することから、実在種数は10種を越える。化石では、古生代石炭紀から中生代白亜紀にかけて49科もが記載されており、かつては繁栄していた分類群と考えられる。化石では有翅のものも多い。

系統関係に異論が多く提出されて来た目でもあるが、現在カカアルキ目と姉妹群を構成することが判明している。本目とカカトアルキ目を一つの目とみなし(Notoptera), ガロアムシ亜目(Grylloblattodea)とカカトアルキ亜目(Mantophasmatodea)を位置付ける研究者もいる(Arillo & Engel, 2006)。

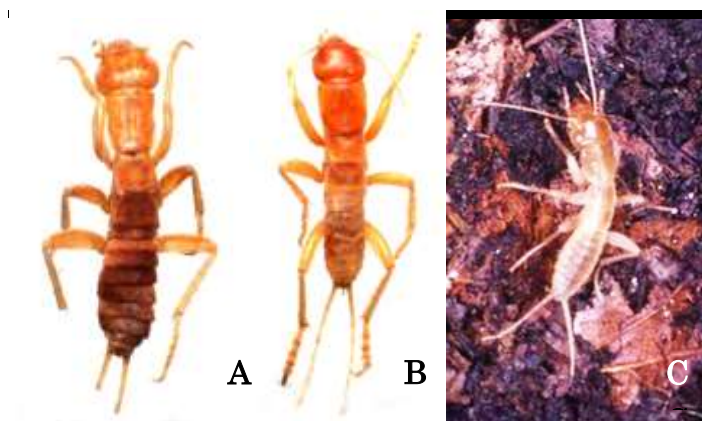


図 4.2.23. ガロアムシ目. A, オオガロアムシ *Galloisiana kiyosawai*; B, ヒメガロアムシ *Galloisiana yuasai*; C, ガロアムシ *Galloisiana nipponensis*, 沢沿いやがれ場のような、石の多い多湿な場所に生息する。

カカトアルキ目 Mantophasmatodea

概要：南アフリカとナミビアの乾燥地帯, 半乾燥地帯・半乾燥地帯を中心に、一部タンザニアからも得られ、現在化石群を除き2科15属21種が記載されている。今世紀に入ってからの新目の発表で(2002年), 昆虫類の中では、ガロアムシ目以来88年降りに新しい目となり、世界的に話題になった昆虫である。

一見するとカマキリとナナフシとの中間的な形をしており、足先の付節の先端部を浮かせて歩行する習性から「カカトアルキ」の名が付けられた。体長は1.5~3cm程度で、翅を欠き、体色は褐色から緑色までが見られる。

生息地では6月から9月にわずかな雨が降り、この時期に卵からふ化、成長し、成虫となり産卵を終える。肉食性で小型の昆虫類を餌として生活する。餌に敏しょうに飛びついて口と前脚で押さえ込んで捕える。

系統・分類：系統的には、ガロアムシ目との類縁性がいくつかの研究から指摘されており、ガ

ロアムシ目とともに *Notoptera* 目として位置づけ、本群を亜目として位置づける研究者もいる (Arillo & Engel, 2006). その場合 2 亜科を認める体系を採るが、カカとアルキを独立した目として位置づける場合は、*Tanzaniophasmatidae* と *Mantophasmatidae* の 2 科を認めている (Wipfler et al., 2018). 前者に 1 属 1 種が位置付けられ、後者に 3 族 14 属 20 種が位置付けられる.



図 4.2.24. カカトアルキ目. (ケープタウン博物館所蔵標本).

シロアリモドキ目 *Embioptera*

概説: 世界に約 400 種が知られる小さな群グループで、熱帯・亜熱帯を中心に分布する。前脚に紡績器と呼ばれる膨らんだ顕著な器官がある。紡績器には紡糸腺があり、そこから糸を出し、その糸でトンネル状の巣を作り巣中で生活する。オスは大概有翅であるが、メスは無翅である。体は細長く、筒状で体長は 15-20 mm 程度。触角は糸状で 16-32 節からなり、単眼はなく、複眼は小さい。脚付節は 3 節からなる。翅は、前翅と後翅が同様の形態をしており、シロアリの翅に似る。

絹糸性の巣は、種によって樹皮上、石の上、あるいは落葉層の間に作られる。メスはこれらの巣内で卵を孵化させ、卵並びに子の保護を行なう。卵から孵った仔には、メスが給餌を行い育てる。中には、一つの巣を複数のメス個体が共有しつつ共同生活を行う種もある。幼虫は 4 回の脱皮を行い成虫となる。成虫となったオス個体は摂食することなく、寿命も短い。羽化するとメスを探し出すために直ちに母巣を離れる。メスは植物質やコケ、地衣類等を餌とする。

20 世紀初頭の研究者は、シロアリモドキ類をシロアリ類、あるいは脈翅目の一群と考えた。その後、ジュズヒゲムシ目の姉妹群となる可能性、あるいはカワゲラ目の姉妹群となる可能性が指摘され、さらに近年の分子系統解析の結果では、ナナフシ目に最も近縁となる結果が得られている (Javis & Whiting, 2003; Matthew & Whiting, 2005; Romano et al., 2007; Misof, B. et al., 2014).

現在次の 11 科に区分されている。

Andesembiidae, Anisembiidae, Archembiidae, Australembiidae, Clothodidae, Embiidae, Notoligotomidae, Oligotomidae, Ptilocerembiidae, Scelembiidae, Teratembiidae

Miller et al. (2012)による解析では、これらの内のAnisembiidae, Clothodidae, Oligotomidae, Teratembiidae の4科では強い単系統性が示された。また、Clothodidae か Australembiidae 科が系統樹の基部から分枝する可能性が示されたが、基本的に科間の系統関係を示す段階には至っていない。

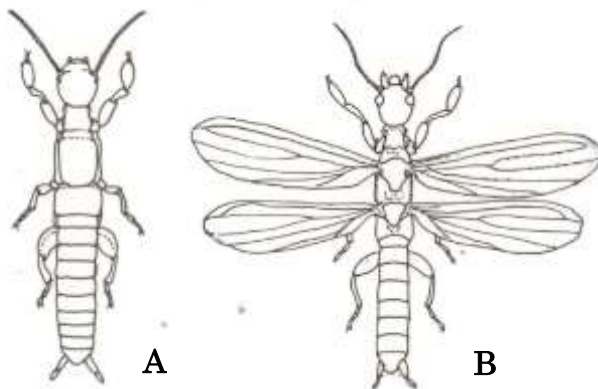


図 4.2.25. シロアリモドキ目. A, メス; B, オス.

4.2.9 新性亜節 Eumetabola (=Phalloneoptera)

準新翅類 Paraneoptera と完全変態類(内翅類)Endopterygota をまとめて新性類 Eumetabola と呼ぶ。新性類は、オスの第10腹板の腹節から出来た派生的な交尾器を持つ。特に多新翅類に見られる交尾節が陰茎に変化している。

4.2.10 準新翅下節 Paraneoptera

外翅類 Exopterygota あるいは無尾角類 Acercaria と呼ばれ、口器が特殊化し、尾角を欠く群である。有吻系昆虫類(節顎類)と嚙虫系昆虫類に大別される。準新翅類の固有派生形質としては、尾角が消失する、後頭盾 postclypeus と口蓋拡張筋 cibarial dilator が拡大する、蝶咬節 stips から内葉 lacina が遊離する、腹部神経節は1つ、マルピーギ管は4本からなる、多栄養室型の卵小管をもつ等が挙げられる。

Misof et al. (2014)による系統解析の結果では、新生亜節の系統関係が((カメムシ目+アザミウマ目)+(カジリムシ目+完全変態類)となり、系統樹に即せばカジリムシ目が準新翅類から外れている。しかし、カジリムシ目+完全変態類の分枝の支持率は、アザミウマ目+カメムシ目の分枝との関係において、高い信頼度が得られておらず、そのため、系統関係の未解決部分と捉えるべき部分となり、ここではカジリムシ目をそのまま従来の準新翅類に位置づけておく。有吻系昆虫類(節顎類)と嚙虫系昆虫類の2群に区分する。

4.2.11 有吻系昆虫類 Hemipteroid orders

節顎類 Condylgnatha の呼称もある。アザミウマ目とカメムシ目が位置付けられる。アザミウマ目は、完成度の比較的低い吸収型の口器を持ち、かつそれは左右非対称となる面白い形態となっている。一方、カメムシ目は、針状の高い完成度の吸収型の口器を持ち、それを使って植物や動物の体液を取り込み生活している。

アザミウマ目 Thysanoptera

概要: 世界に 6,000 種が生息する。体長 0.5mm から 6mm 程で、2-3 mm の小型のものが多い。体は細長く、頭部も長く前方に伸びている。口器は左右非対称の部位が円錐状に組み合わさって出来ている。翅は棒状の本体にフリンジ fling と呼ぶ長い毛が総(ふさ)のように密に生えている。翅脈はほぼ退化している。自力での飛行能力は弱いが、容易に風に乗って遠方へ運ばれる。植物の組織や花粉を食べて生活し、一部肉食性の種が存在する。

系統・分類: アザミウマ亜目 Terebrantia とクダアザミウマ亜目 Tubulifera の 2 亜目に区分される。これらの亜目は分子系統解析の結果、それぞれの単系統性が示された(Buckman et al., 2012; Mound, 2011)。

成長過程には蛹(擬蛹)の段階が存在し、これを不完全変態から完全変態昆虫への移行段階と考える研究者もいたが、むしろ、完全変態類とは独立に派生した形質と考えるべきである。この変態様式を、擬蛹変態(新変態)と特に呼ぶことがある。他に、カメムシ目のカイガラムシ類やコナジラミ類でも擬蛹を経る種が存在することが知られている。アザミウマ亜目では、卵から孵った幼虫は 2 齢を経て、1 齢擬蛹、2 齢擬蛹となり成虫となる。一方、クダアザミウマ亜目では 2 齢幼虫の後、3 齢擬蛹までが見られる。蛹の細胞学的特徴として、一旦組織崩壊した後に組織改変がなされる動的な変化が見られ、かつ成虫原基の細胞数の増大が見られる。これらの変化は、アザミウマの擬蛹の中でも認められる。

Buckman et al. (2012)並びに Mound (2011)は、アザミウマ亜目に 8 科を、クダアザミウマ亜目に 1 科を置いた。アザミウマ亜目ではアザミウマ科 Thripidae が大きく約 290 属を含み、クダアザミウマ亜目のクダアザミウマ科 Phlaeothripidae も約 250 属を含む。

アザミウマ亜目 Suborder Terebrantia

Families: Adiheterothripidae, Aeolothripidae, Fauriellidae, Heterothripidae, Melanthripidae, Merothripidae, Thripidae, Uzelothripidae

クダアザミウマ亜目 Suborder Tubulifera

Family: Phlaeothripidae



図 4.2.26. アザミウマ目. 翅は棒状に細い本体にフリンジ fling と呼ぶ長い毛が密に生えており，揚力を生じさせている.

カメムシ目 Hemiptera

概要：世界で 10 万 1400 種以上が知られている大きな群である。カメムシ目は，口器が針状に尖った形状をし，それで植物の液体成分を吸い餌としている。一部の種では動物の体液を吸うものも見られる。従来，カメムシ(異翅，異翅半翅)亜目とヨコバイ(同翅，同翅半翅)亜目に大別されて来た。カメムシ亜目は前翅の基半部が革質化し，後半の膜質の部分は折り畳まれた際に左右に重なる。口吻はより前方から出ている。一方，ヨコバイ亜目では翅は屋根型に畳まれ，口吻は頭盾の後方から伸びている。カメムシ亜目ではタガメやミズカマキリ，コオイムシ，アメンボ等の水生半翅類が見られ，卵や幼虫の保護を行なう行動が見られる種も存在する。陸生のサシガメ類は，他の昆虫類を捕らえて吸汁する肉食性である。

アリと同翅半翅類の食的共生関係 trophobiosis は良く知られており，アブラムシやカイガラムシ，ツノゼミ類の出す植物由来の排出物(甘露と呼ぶ)をアリが食べに来ることが知られている。アリ類と食的共生関係を結んだグループを，同翅類の系統と対応させて比較すると，アリとの食的關係は色々な系統群で生じていることが分かり，それぞれの系統群でアリとの関係を進化させて行ったことが推定される。アブラムシやカイガラムシの中にはアリが巣内に運び込み，もっぱらアリの巣内で生活する種も多く存在する。

系統・分類：上述のように従来，本目はカメムシ(異翅)亜目とヨコバイ(同翅)亜目に大別されて来た。さらに，これらはそれぞれが独立の目とされる場合もあった。しかし，近年の幾つかの系統解析の結果では，いずれもヨコバイ亜目の単系統性が示されていない。一方，異翅半翅類は単系統であることが示されている。古くは，Schuh (1979)が，形態形質により腹吻群，頸吻群，鞘吻群 Coleorrhyncha，異翅群の 4 群を認め，頸吻群にセミ型群とハゴロモ型群を所属せしめた。一方，Sorensen et al. (1995)では，ヨコバイ亜目の群として腹吻群，セミ型群，ハゴロモ型群(頸吻群)，鞘吻群 Peloridiomorpha(=Coleorrhyncha)の 4 群を認め，さらに異翅群を認

めている。異翅群は鞘吻群と姉妹群間系を形成し、(異翅群 + 鞘吻群)をまとめて Prosorrhyncha 亜目としている。



図 4.2.27. カメムシ目の高次系統仮説(Wang et al., 2017 を参照). A, Le et al., 2017, Kuznetsova et al., 2015; Wang et al., 2017; B, Sørensen et al., 1995; C, Xie et al., 2008; D, Song et al., 2016; E, Misof et al., 2014.

18s rRNA 遺伝子による解析 (von Dohlen & Moran, 1995) では (腹吻群 + (頸吻群 + 異翅群)) となった。腹吻群にはアブラムシ、カイガラムシ、コナジラミ、キジラミ類が含まれ、頸吻群にはセミ、ヨコバイ、アワフキ、ハゴロモ類が含まれる。腹吻群では (((アブラムシ上科 + カイガラムシ上科) + コナジラミ上科) + キジラミ上科) が示されたが、頸吻群内の系統関係は明示されていない。本目の高次レベルの系統解析では、特に頸吻群(ハゴロモ型群 + セミ型群)の単系統性と、鞘吻群の系統的位置が問題となっていた。頸吻群は単系統群とする結果がある一方、単系統群とはならないとする結果もある。近年の Cryan & Urban (2012) や Song et al. (2012) による分子系統解析の結果では(腹吻群 + (ハゴロモ型群 + セミ型群) + (鞘翅群+異翅半翅群)) が示された。また、Beutel et al. (2014) や Stümpel (2005) はカメムシ目の 1 目とせず、腹吻群 (Sternorrhyncha, 16,400 種)、頸吻群(Auchenorrhyncha, 45,000 種)、鞘吻群(Coleorrhyncha, 36 種)、異翅半翅群(Heteroptera, 40,000 種)をそれぞれ独立した目と見なしている。

Wang (2017) の 3102 遺伝子座を用いた分子系統解析の結果では、(腹吻群 + (異翅群+(鞘翅群 + (ハゴロモ型群 + セミ型群)))) という結果が示された。また、異翅群は大きく 7 群を認めた。本

報では、各群をカメムシ目の亜目として位置づけ、Wang (2017)に準拠し、腹吻亜目、セミ亜目、ビワハゴロモ亜目、鞘吻亜目、カメムシ(異翅)亜目の5亜目に区分する体系を採った。

腹吻亜目 Sternorrhyncha

Superfamilies: Aleyrodoidea, Aphidoidea, Coccoidea, Phylloxeroidea,
Psylloidea

セミ亜目 Cicadomorpha

Superfamilies: Cercopoidea, Cicadoidea, Membracoidea

ビワハゴロモ亜目 Fulgoromorpha

Superfamily: Fulgoroidea

鞘吻亜目 Coleorrhyncha (=Peloridiomorpha)

カメムシ(異翅)亜目 Heteroptera

Infraorders: Cimicomorpha, Dipsocoromorpha,
Enicocephalomorpha, Gerromorpha, Leptopodomorpha, Nepomorpha,
Pentatomomorpha

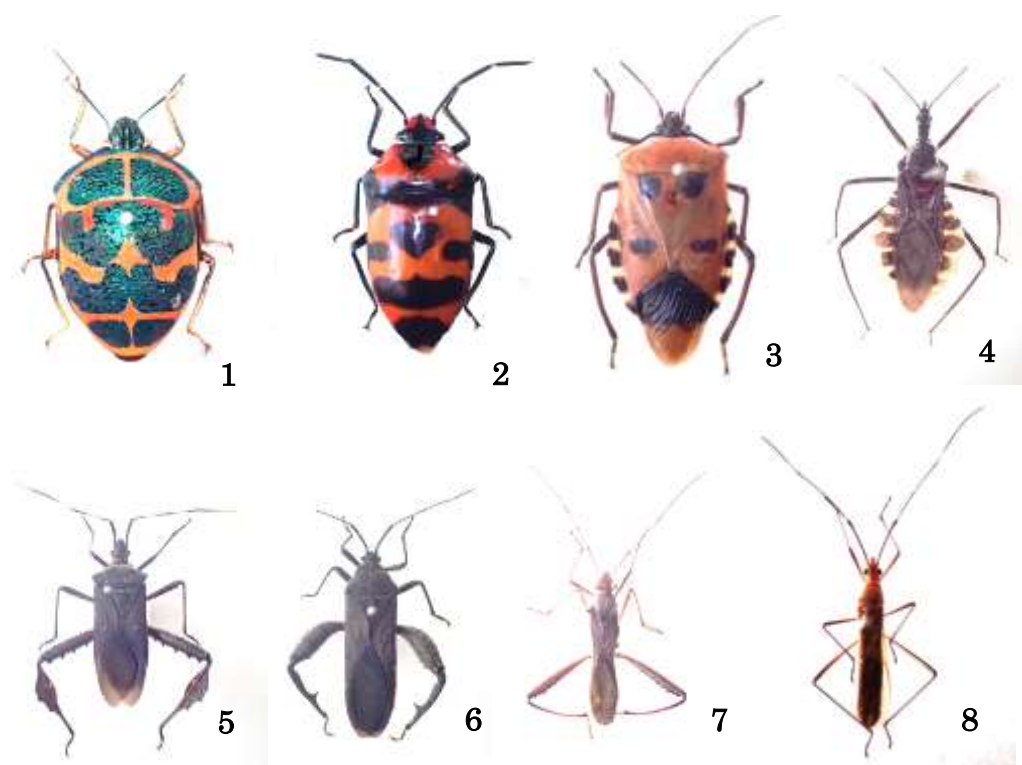


図 4.2.28. カメムシ目(カメムシ亜目). キンカメムシ科: 1, アカスジキンカメムシ *Poecilocoris lewisii*; 2, オオキンカメムシ *Eucorysses grandis*. カメムシ科: 3, ジンメンカメムシ *Catacanthus incamatus*. サシガメ科: 4, ヨコヅナサシガメ *Agriosphodrus dohrni*. ヘリカメムシ科: 5 アシビロヘリカメムシ *Leptoglossus gonagra*; 6 *Physomerus grossipes*; 7 *Riptortus macleani*; 8 *Leptocorisa acuta*.



図 4.2.29. カメムシ目(カメムシ亜目). キンカメムシ科: 1, *Calliphara munda*. カメムシ科: 2, ジンメンカメムシ *Catacanthus incamatus*. ヘリカメムシ科: アシビロヘリカメムシ *Leptoglossus gonagra*. ホシカメムシ科: 4, *Leptocoris* sp.

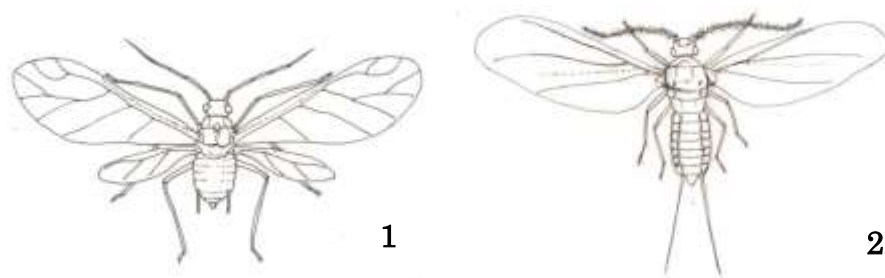


図 4.2.30. カメムシ目(腹吻亜目). 1, アブラムシ, 有翅個体; 2, カイガラムシ, オス, 2枚のみの翅を持つ; 3, ヤノクチナガオオアブラムシ *Stomaphis yanosis* (クロクサアリ類と食的共生関係を結ぶ).



図 4.2.31. カメムシ目(セミ亜目). ツノゼミ科: 1, *Gargera* sp. ハゴロモ科: 2, *Armacia clara*. テングスケバ科: 3, *Doryphorina sobrina*. セミ科: 4, コシアキニイニイ *Hamza uchiyamae*.

4.2.11 嚙虫系昆虫類 Psocoid order

従来、嚙虫系昆虫類として、チャタテムシ目 Psocoptera, シラミ目 Mallophaga, ハジラミ目 Anoplura の 3 目が認められ、研究者によってはハジラミ目とシラミ目を一つの目にまとめてシラミ目 Phthiraptera とみなす見解もあった。チャタテムシ目に対してシラミ目及びハジラミ目は、形態的に大きく異なって見える。しかしシラミ目、ハジラミ目は寄生生活による形態の特殊化によるもので、今日の系統解析の結果から、シラミ目昆虫もハジラミ目昆虫もチャタテムシ目の一部のグループが、恒温動物への寄生生活を行なうように特殊化したものであることが判明している。そのため、今日これらを一つの目に統合し、カジリムシ(咀嚼)目 Psocodea と呼ぶ。

カジリムシ(咀嚼)目 Psocodea

世界に約 11,000 種が知られる。チャタテムシ類は機能的な大あごを持つが、内葉が細長く伸びて、咬口型と吸収型の間間的な形態となる。シラミ類は恒温動物に寄生し、ハジラミ類は主に鳥類に、シラミ類は哺乳類に寄生する。ハジラミ類では大あごが認められるが、シラミ類では退化している。

寄生性種を除く本目の種をチャタテムシと呼び、通常体長が 2-3 mm の小型の昆虫で体は柔らかく、カビ、キノコ、動植物の破片等を餌として生活する。多くは野外に生息するが、室内に生息するものもあり、特に無翅のコナチャタテは乾物や標本を食害する害虫として有名である。ま

た、口器を他物に擦り付けて音を出す習性が知られている。チャタテの由来は、この音が茶を立てている音に似ていることによる。この発音は、交尾期の行動と考えられているが、小型の昆虫であることから音のみが室内で聞こえる場合が多い。

シラミ類は、小型の平たい吸血性の昆虫で、ホ乳類に外部寄生し、咀嚼型の口器を使って体液を吸う。毛をつかむのに適した形態の爪など寄生生活に適応した形態を持ち、翅はない。寄主特異性が強く、ホ乳類の各種に特有の種が見られる。世界に約 500 種が知られている。

衛生害虫として問題視される種を含み、コロモジラミ *Pediculus humanus* は発疹チフスや回帰熱の病原微生物を媒介し、アタマジラミ *Pediculus capitis* やケジラミ *Pthirus pubis* がヒトの体表で生活する。世界に約 500 種が記録されている。

ハジラミ類は、体長 1 mm 弱から数 mm ほどの小型の昆虫で、シラミ類と同様に翅を持たない。主に鳥に寄生するが、一部の種ではホ乳類にも寄生する。たとえばイヌやネコに寄生するイヌハジラミやネコハジラミが存在する。羽毛や毛等を食べ、傷口から血液や体液をなめることもある。種数は多く、世界に約 4,400 種が記録されている。南極に生息する昆虫類約 50 種の内、半分は南極の鳥とアザラシに寄生するハジラミ類昆虫である。

系統・分類: ケジラミ類、ハジラミ類の分類学的位置づけが確立しておらず、安定した分類体系が出来上がっていない。系統関係から、ここでは本目をコチャタテ亜目、コナチャタテ亜目、チャタテ亜目の 3 亜目に区分した。ケジラミ類、ハジラミ類は、コナチャタテ亜目のフトチャタテ下目 *Nanopsocetae* に内包されることが示され(吉澤, 2016)、コナチャタテ亜目の中に含まれた。ただし、シラミ類は現在 4 亜目に分類されるが、分類階級に不整合が生じることから、それらを特定の分類階級を示さない“群”として暫定的に表記した。近年の分子系統解析の結果から、シラミ類そのものは単系統性が示されており、ケジラミ類が側系統群であることが示されている(Wei et al., 2012; Johnson et al., 2013)。

準新翅類の単系統性は、分子データからは十分には支持されていない未解決部分で、さらにカジリムシ目が完全変態類の姉妹群となる可能性も残している。ただし、本目の単系統性そのものは、分子系統解析や幾つかの形態形質の共通性から強く支持されている。

コチャタテ亜目 **Suborder Trogomorpha**

Infraorders: Atropetae, Psocathropetae

コナチャタテ亜目 **Suborder Troctomorpha**

Infraorders: Amphientometae, Nanopsocetae(includes **Phthiraptera**)

チャタテ亜目 **Suborder Psocomorpha**

Infraorders: Archipsocetae, Epipsocetae, Caeciliusetae, Homilopsocidea,
Philotarsetae, Psocetae

シラミ類 **Phthiraptera** の分類

マルツノハジラミ群 *Amblycera* (6 科): Families: Boopidae, Gyropidae, Laemobothriidae,

Menoponidae, Ricinidae, Trimenoponidae

ホソツノハジラミ群 Ischnocera (4 科): Families; Heptapsogasteridae, Gonioididae,
 Philopteridae*, Trichodectidae

チョウフンハジラミ群 Rhynchophthirina (1 科): Family Haematomyzidae

シラミ群 Anoplura (15 科): Families; Echinophthiriidae, Enderleinellidae,
 Haematopinidae, Hamophthiriidae, Hoplopleuridae, Hybophthiridae,
 Linognathidae, Microthoraciidae, Neolinognathidae, Pecarocidae,
 Pediciniidae, Pediculidae, Pthiridae, Polyplacidae, Ratemiidae

*: ホソツノハジラミ群 Ischnocera は4科からなるが、チョウカクハジラミ科 Philopteridae は側系統群となる (吉澤, 2016).

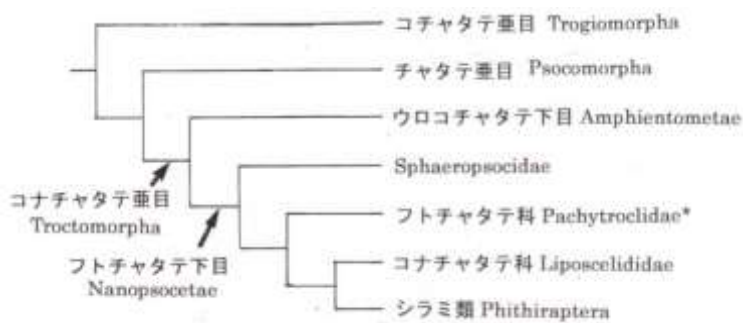


図 4.2.32. カジリムシ目の高次系統関係(Yoshizawa et al., 2014 より). シラミ類並びにケジラミ類はコナチャタテ亜目から派生し、恒温動物への寄生生活に特殊化した一群であることが推定される.

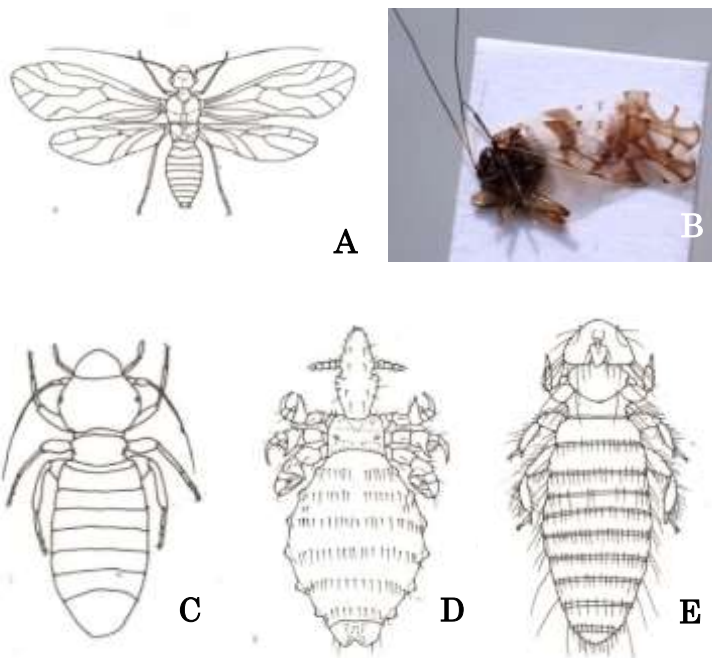


図 4.2.33. カジリムシ目. A, チャタテムシの基本形態; B, チャタテムシの一種; C, ヒラタチャタテ *Liposcelis bostrychophilus*; D, ブタジラミ *Haematopinus suis*; E, ハジラミ類の一種.

4.2.10 完全変態下節（内翅類，貧新翅類）Holometabola

完全変態昆虫類は，全世界の昆虫の85%，動物種の半分以上を占めるほど多様性に富んでいるグループである．昆虫類の中で最も派生的なグループとされている本群は，成長過程に蛹の時期を持つグループである．各目が形態的に高度に多様化しているが，現在，完全変態昆虫類の単系統性や本群に属する各目の単系統性は確かであると考えられている．完全変態類の出現は3億5千万年前の石炭紀と推定されており，その放散の時期は二畳紀にまで遡る。

完全変態類の共有派生形質(Hennig, 1981; Kristensen, 1991)は以下のように示される：

- 1) 幼虫の単眼（側単眼）は齢が進んでも数は増えず，成虫では消失．成虫は複眼が新たに形成される（幼虫の眼と成虫の眼は別由来のもの）．
- 2) 翅原基と外部交接器原基が腹部末端近くの第2節の体表下に形成される．この原基は，終齢幼虫から蛹期に伸長する．
- 3) 最終の未成熟齢（蛹のこと）は不活性（蛹の時期を持つ）．
- 4) 体幹-脚基節の関節は3つの内節丘を持つ．

完全変態類内での各目間の系統関係については歴史的に多くの仮説が提出されて来た．従来の系統仮説として有力であったものは，完全変態類を5群に大別するもの，脈翅系昆虫類と長翅系昆虫類の大別し，長翅系昆虫類をさらに長翅上目，毛翅上目，ハチ上目の3群に区分するもの，脈翅系昆虫類，長翅系昆虫類，そして膜翅系昆虫類の3群に大別する見解等である．また，寄生生活に適応して形態が高度に特殊化したネジレバネ目やノミ目の系統的位置づけには，特に異論が多く見られた．例えばネジレバネ目は，目レベルの系統関係を論じる中でも最も不可解なものとされ，ネジレバネ問題(Strepsiptera problem)として有名であった．本書では近年の見解(Misof, et al., 2014)を採用し，11目あるこれらの完全変態類の内，脈翅系昆虫類に5目を，長翅系昆虫類に5目を，膜翅系昆虫類にハチ目の1目を位置付けた．ネジレバネ目はコウチュウ目の姉妹群に位置づけ，ノミ目はシリアゲムシ目の姉妹群，あるいはシリアゲムシ目に内包される(Whiting, 2002)と判断した．ハチ目の系統的関係については，論議が多くなされて来たが，今日”膜翅目最基部仮説”が有力である．

4.2.11 脈翅系昆虫類 Neuropteroid orders

ネジレバネ目がコウチュウ目の姉妹群と見なされ，さらにアミメカゲロウ目，ラクダムシ目，ヘビトンボ目を加えた5目から構成される．ネジレバネ目は，ペルム紀にコウチュウ目から派生したと考えられており(Nichuris et al., 2012; Mekenna et al., 2015)，コウチュウ目+ネジレバネ目が他の3目と姉妹群関係にあると推定されることから，それらを鞘翅群(=鞘翅上目 Coleopterida)と脈翅群(=脈翅上目 Neuropterida)の名称で分けることができる．鞘翅群にコウチュウ目とネジレバネ目を位置づけ，脈翅群にはアミメカゲロウ目，ラクダムシ目，ヘビトンボ目を位置づける．これらの脈翅系昆虫類の蛹は動顎蛹と呼ばれ，大あごを動かせる形態となっている．

脈翅群 (脈翅上目 Neuroptera)

アミメカゲロウ目, ラクダムシ目, ヘビトンボ目の 3 目から構成される。

アミメカゲロウ目 Neuroptera

概要: 世界に 6,000 種が知られる。総じて、柔らかい体をしている。翅も頑丈ではなく、翅脈は網目状に緻密になっているが、中には翅脈数が少なくなった種も見られる。大あごはよく発達し、中胸と後胸が発達し、かつ類似のサイズと形態になっている。完全変態類の中では祖先的な形質を多く持っている。



図 4. 2. 34. 脈翅群の高次系統関係(Yan et al., 2014; Yue et al., 2018). アミメカゲロウ目では、ヒロバカゲロウ上科が根幹部から分枝する。

幼虫は捕食性でかつ陸生で、ヒロバカゲロウ科のように一部で水生のものがある。カマキリモドキ科では成虫の前脚が鎌状に特殊化し、卵から孵った 1 齢幼虫は脚が発達し、クモの体に移り、その後クモの卵嚢に入り卵の捕食寄生者となる。

系統・分類: ヘビトンボ目 Megaptera とラクダムシ目 Rhabdioptera は、以前はアミメカゲロウ目に含まれていたグループで、系統的にも姉妹群関係を形成する近縁なグループである。近年これらの 2 群をそれぞれ独立した目として位置づけることが多くなり、ここでもその見解を用いた。ただし、現在でもヘビトンボ目をアミメカゲロウ目に包含させる見解もある。これらの成虫の基本形態は比較的類似するが、幼虫の形態や生態は大きく異なる。ヘビトンボ目は水生であるが、ラクダムシ目は陸生で、扁平な形態を持ち樹皮下で捕食者として生活している。いずれも小さな目で、ヘビトンボ目は世界に約 300 種、ラクダムシ目は北半球に 150 種が見られる。近年の系統解析の結果から、系統関係は (ラクダムシ目+(ヘビトンボ目+アミメカゲロウ目)) となる(Misof et al., 2014; Yue et al., 2018)。

アミメカゲロウ目は、従来ヒメカゲロウ上科、コナカゲロウ上科、カマキリモドキ上科、ツノトンボ上科、ウスバカゲロウ上科の 5 上科に大別される見解が一般的であったが、ここでは Yue et al. (2018) の分子系統解析の結果並びに Jones (2019) による分類体系に準拠し、系統樹の根元から分枝し、分類階級として新亜目名を必要とするヒロバカゲロウ科 Osmylidae を除き、ヒメカゲロウ亜目とウスバカゲロウ亜目に大別し、ヒメカゲロウ亜目に 5 上科を置き、ウスバカゲロウ亜目に 2 上科を置く分類体系とした。

ヒロバカゲロウ上科 **Superfamily Osmyoidea** (亜目へ昇格させる必要がある)

Family Osmylidae

ヒメカゲロウ亜目 **Suborder Hemerobiiformia**

オオアミカゲロウ上科 Superfamily Ithonioidea

Families: Ithonidae (includes Rapismatidae), Polystoechotidae
(formerly in Hemerobioidea)

クサカゲロウ上科 Superfamily Chrysopoidea

Family: Chrysopidae (formerly in Hemerobioidea)

ヒメカゲロウ上科 Superfamily Hemerobioidea

Family: Hemerobiidae

コナカゲロウ上科 Superfamily Coniopterygoidea

Families: Coniopterygidae, Sisyridae (formerly in Osmyoidea)

カマキリモドキ上科 Superfamily Mantispoidea

Families: Dilaridae (formerly in Hemerobioidea), Mantispidae,
Rhachiberothidae, Berothidae

ウスバカゲロウ亜目 **Suborder Myrmeleontiformia**

リボンカゲロウ上科 Superfamily Nemopteroidea

Family Psychopsidae (formerly in Hemerobioidea), Nemopteridae
(formerly in Myrmeleontoidea)

ウスバカゲロウ上科 Superfamily Myrmeleontoidea

Families: Nymphidae (includes Myiodactylidae), Myrmeleontidae
(includes Palaeoleontidae), Ascalaphidae

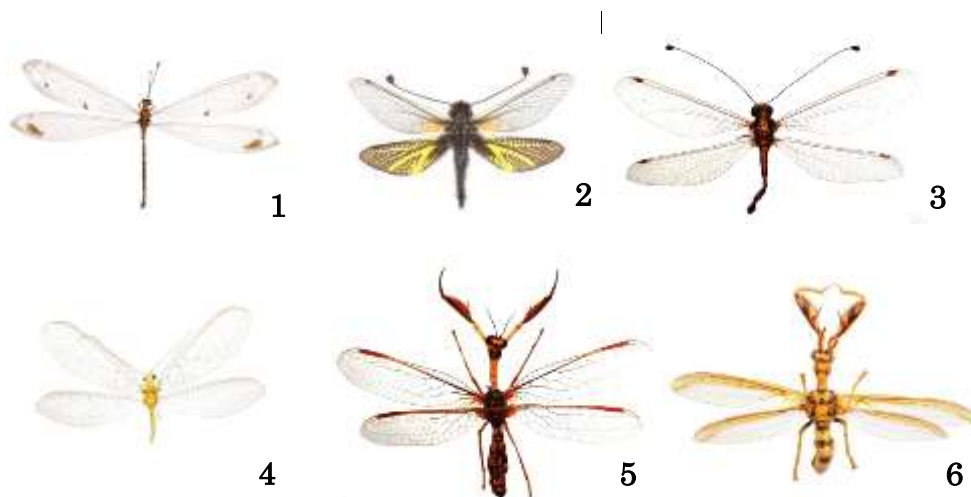


図 4.2.35. アミメカゲロウ目. 1, ホシウスバカゲロウ *Glenuroides japonica*; 2, キバネツノトンボ *Libelloides ramburi*; 3, ツノトンボ *Hynris subjacens*; 4, ヨツボシクサカゲロウ *Chrysopa pallens*; 5, オオカマキリモドキ *Climaciella magna*; 6, オオイクビカマキリモドキ *Euclimacia badia*.

ヘビトンボ目 Megaloptera

概要：ヘビトンボ類とセンブリ類からなる目である。世界に約 300 種、日本で 20 種が生息する。ヘビトンボは大型の昆虫で、翅を開くと 10 cm ほどにもなる種が多い。アジアの大型ヘビトンボ *Acanthacorydalis fruhstorferi* では、開張 20 cm を越える。

成虫は大きな翅を持ち、前翅と後翅をおよそ同じ形となる。眼は発達し、単眼も持つ種も存在する。大あごが発達し、中にはサーベルのように前方に突出した種もある。ただし成虫ではほとんどの種で食物を摂らず、寿命も短く、数日から数時間となる。

成虫は初夏に多く見られ、灯火にも良く飛来する。オスはメスを見つけると、精子入りの大きなゼリー状の物質をメスの腹端に付着させる。そして、メスは腹部を曲げてそのゼリーを食べる。その間に精子がメスの体内に入って行き、受精がなされる。卵は水際の石や植物上に産みつけられ、数千個が産み出される。

ヘビトンボの幼虫は水生でマゴタロウムシ（孫太郎虫）と呼ばれ、漢方薬として古くから用いられている。発達した脚と大あごをもち、捕食性で小型の動物を捕えて餌とする。幼虫は 2～3 年をかけて成長し、成虫となる。種によっては 5 年をかけて成虫となる。蛹は陸地で小室の中に見られる。顎動蛹で蛹に咬まれることがある。

センブリ類は比較的小型の種からなり、幼虫は水生。春先に成虫が川辺に見られる。

系統・分類：アミメカゲロウ目と姉妹群関係を構成する。古くは脈翅目としてアミメカゲロウ類と同じ目となっていた。

ヘビトンボ科 *Corydalidae* とセンブリ科 *Sialidae* の 2 科から構成される。

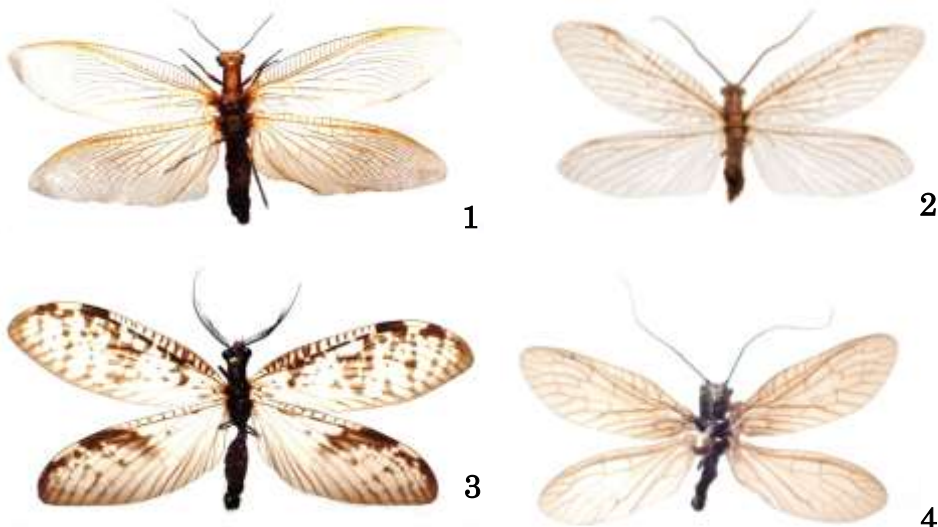


図 4.2.36. ヘビトンボ目. 1, ヘビトンボ *Protohermes grandis*; 2, ヤマトクロスジヘビトンボ *Parachauliodes japonicus*; 3, ヤエヤマモンヘビトンボ *Neochauliodes azumai*; 4, クメセンブリ *Sialis sibirica*.

ラクダムシ目 Raphidioptera

概要：小型の昆虫で，前胸が細長く前方に突き出ており，頭部は可動性が高い．またメスの腹端には糸状の長い産卵管が見られる．*Rhaphidiodea* は本目の同物異名とされる．

卵は細長く，長い産卵管を使って針葉樹の樹皮下に産みつけられる．幼虫は陸生で，樹皮下に生息し，他の昆虫類を捕食して生活する．樹皮下に生活するために，幼虫の体は平たい．通常2-3年をかけて羽化し，中には6年をかけて成虫となるものもある．蛹化は春から初夏にかけて行われ，晩夏に行われた場合，10か月を蛹で過ごし，翌年に羽化する例がある．日本では春先に松林等に成虫が出現する．

北半球の温帯域を中心に260種が見られ，日本に2種が記録されている．化石資料からかつては，広く分布していたようであるが，現在熱帯地方には生息しない．

系統・分類：アミメカゲロウ目，ヘビトンボ目とともに脈翅群を構成する．系統関係は(ラクダムシ目+(ヘビトンボ目+アミメカゲロウ目))となる．Engel (2002)は，本目を化石種からなる *Priscaenigmatomorpha* 亜目と *Raphidiomorpha* 亜目に大別した．*Raphidiomorpha* 亜目に現生種を含むキスジラクダムシ科 *Raphidiidae* とラクダムシ科 *Inocelliidae* が位置付けられる．



図 4.2.37. ラクダムシ目. ラクダムシ *Inocellia japonica*.

鞘翅群 (=鞘翅上目 Coleopterida)

コウチュウ目とネジレバネ目がここに位置付けられる．

コウチュウ目 Coleoptera

概要：世界に約40万種が記録されており，4亜目に16上科に約170科が認められる世界最大のグループである(Bouchard et al., 2011)．全生物の4分の1の種は甲虫(コウチュウ)と言うことになり，昆虫類の40%を占める．

最も大きな特徴は前翅が鞘のように硬くなった点で，静止の際には中胸から腹部全体をおおい，

体を保護する。ただし、ハネカクシやアリズカムシのように前翅が小さく、腹部がまる見えのものも少なくない。後翅は膜質で硬い前翅の下に折り畳まれる。飛ぶ時は、折り畳んでいた後翅を広げて飛び立つ。背側から見ると、通常小さい頭部と発達した前胸が前翅の前に見られる。中胸と後胸は腹部に合着して、背側からは見えない。触角の形はさまざま。口器は大あごをもつタイプが一般的だが、コガネムシやクワガタムシ類のように特殊化したものも見られる。

幼虫もさまざまな形態をしているが、基本的に胸部に3対の脚を持ち、チョウやガの幼虫とは異なり腹脚をもたない。蛹の段階がある完全変態で、一部の種でツチハンミョウのように過変態をするものがある。蛹は大あごが動く可動顎型で、触角や翅、脚も蛹に明瞭に認められる。

乾燥した場所から湿潤環境、そして水中等さまざまな生活場所に進出して生活する。幼虫も生活に適応し、素早く動き回り、他の小動物を捕食して生活するものから植物の内部や土中に生息し、ほとんど動かないものまでさまざまなものが見られる。本目の出現は、約2.9億年前と推定され、初めは腐食性群が主体であったものが、古生代ペルム期紀-三畳紀の大量絶滅期後は植食性、肉食性群が急速に多様化して行ったことが分かる。

系統・分類：オサムシ亜目、ナガヒラタムシ亜目、ツブミズムシ亜目、カブトムシ亜目の4つのグループに大別される。亜目間の系統には幾つもの仮説が提出されて来たが(図4.2.38)、近年の分子系統解析の結果(McKenna et al., 2015)では(カブトムシ亜目+(オサムシ亜目+(ナガヒラタムシ亜目+ツブミズムシ亜目)))となる。Bouchard et al. (2011)並びにMcKenna et al. (2015)に準拠すると、ナガヒラタムシ亜目は祖先的な形態を多く持つグループとされ、5科からなり、姉妹群となるツブミズムシ亜目は2上科4科からなる。どちらの亜目も100種以下から構成される小さいグループである。オサムシ亜目は水生のグループ(水生類; Hydradephaga)と陸生のグループ(陸生類; Geadephaga)に大別され、10科(Spangler & Steiner (2005)のMeruidaeを加えれば11科)からなる。これらの3亜目に対して、カブトムシ亜目は非常に多くの科や種が含まれ、4下目に18上科約156科からなる。科単位で見ると、ゾウムシ科が最も種数が多く、約83,000種を数え、次いでハネカクシ科の63,000種、ハムシ科の35,000種となる。

ナガヒラタムシ亜目 Suborder Archostemata (5科)

ツブミズムシ亜目 Suborder Myxophaga (4科)

Superfamilies: Lepiceoidea(1科), Sphaenusoidea(3科)

オサムシ亜目 Suborder Adephaga (11科)

カブトムシ亜目 Suborder Polyphaga (18上科 150科)

ハネカクシ下目 Infraorder Staphyliniformia(4上科 17科)

Superfamilies: Histeroidea(3), Hydrophiloidea(1), Scarabaeoidea(12),
Staphylinioidea(1)

コメツキムシ下目 Infraorder Elateriformia(5上科 39科)

Superfamilies: Buprestoidea(2), Byrrhoidea(13), Dascilloidea(2),
Elateroidea(16), (Scirtoidea(4))*¹

ナガシクイムシ下目 Infraorder Bostrichiformia(2 上科 7 科)

Superfamilies: Bostrichoidea(4)^{*2}, (Derodontoidea(3))^{*3}

ヒラタムシ下目 Infraorder Cucujiformia(7 上科 93 科)

Superfamilies: Cleroidea(11), Cucujoidea(35), Coccinelloidea(1),

Tenebrioidea(29)^{*4}, Chrysomeloidea(7), Curculionoidea(9)

*1: カブトムシ亜目の基部から分岐し、ナガシクイムシ下目のナガシクイムシ上科 Deroclontoidea と姉妹群を形成する。

*2: Nosoderolidae 科はコメツクムシ科目のクレードに含まれた(Mckenna et al., 2015).

*3: カブトムシ亜目の基部から分岐し、コメツクムシ下目の Scirtoidea と姉妹群を形成する。

*4: Lymexyloidea は Tenebrioidea に包含された(Mckenna et al., 2015).

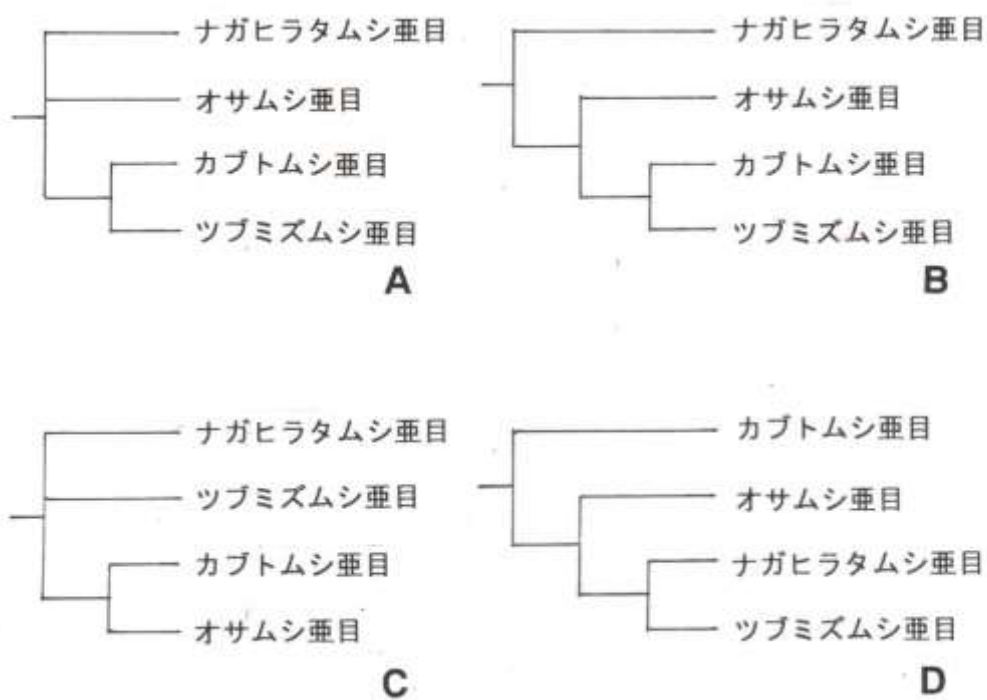


図 4.2.38. コウチュウ目の亜目間の系統仮説. A, B, 形態形質による系統仮説; C, D, 分子系統解析による系統仮説. A, Beutel, 1997; B, Hansen, 1997; C, Shull et al., 2001; D, Mckenna et al., 2015. ナガヒラタムシ亜目 =Arohrstema, ツブミズムシ亜目 =Myxophaga, オサムシ亜目 =Adephaga, カブトムシ亜目 =Polyphaga.

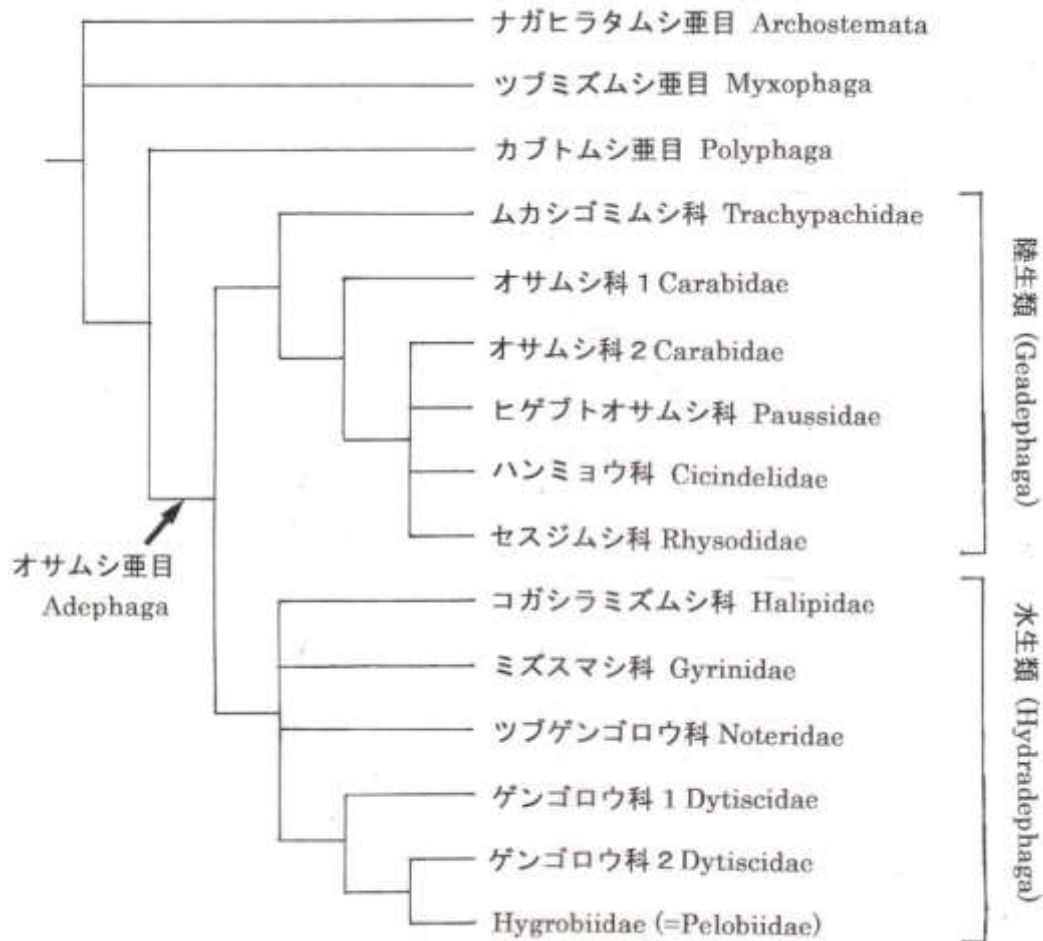


図 4.2.39. 18s rDNA によるオサムシ亜目の科の系統関係。水生甲虫類は単系統群となり、水生甲虫類 (Hydradephaga) と陸生甲虫類 (Geadephaga) に大別される。

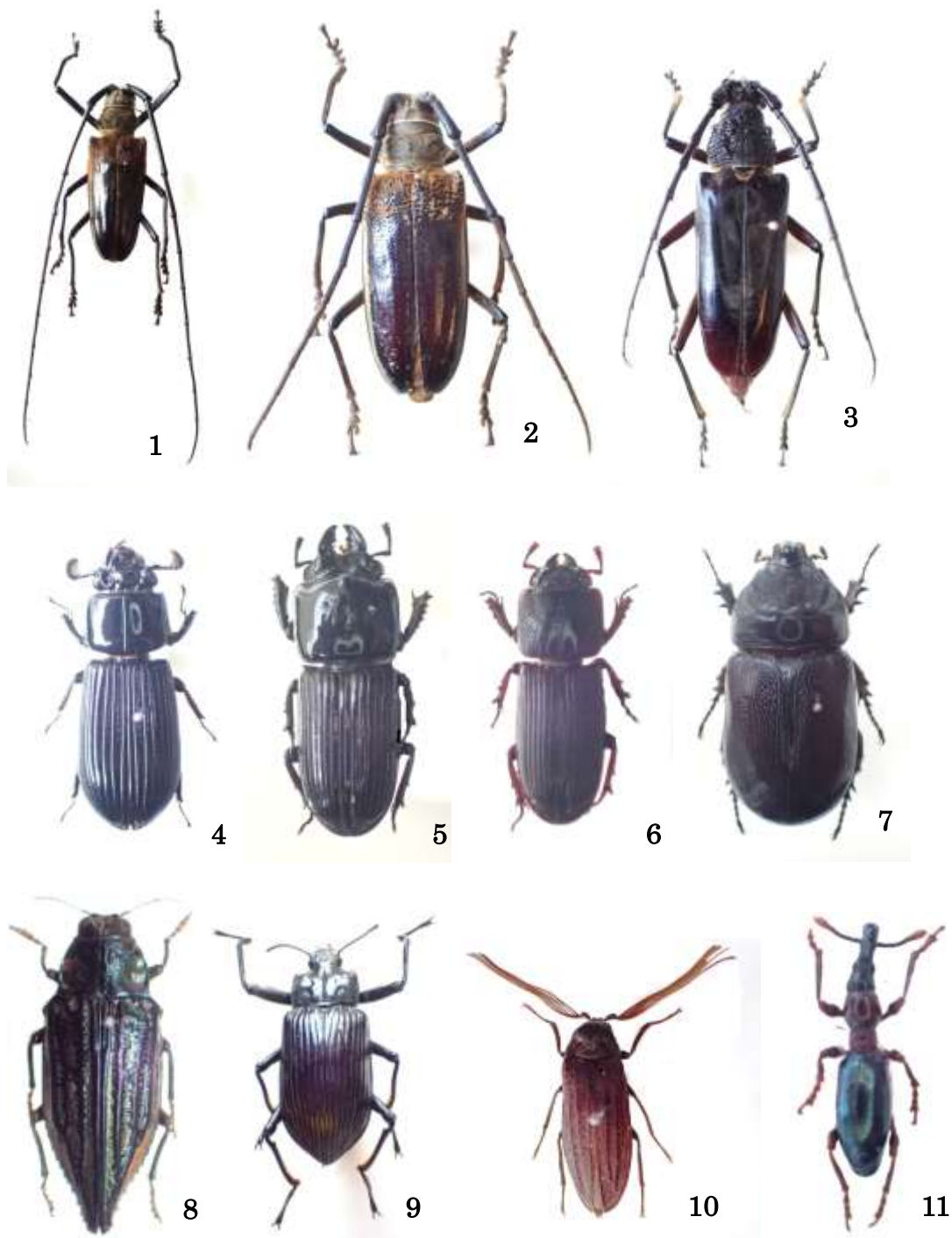


図 4.2.40. コウチュウ目. カミキリムシ科: 1, 2, *Batocera oceanica* (1, オス; 2, メス); 3, *Aeolesthes inhirsuta*; クロツヤムシ科: 4, *Cetejus* sp. クワガタムシ科: 5, パラオチビクワガタ *Figulus sulcicollis*; 6, アンガウルマメクワガタ *Figulus lupines*. タمامシ科: 9, *Chrysodema schmeltzii*; ゴミムシダマシ科: 11, *Stenis sulcigera*. クシヒゲムシ科: 1, *Callirhipis devasa*. ミツギリゾウムシ科: 10, アリモドキゾウムシ *Cylas formicarius*.



図 4.2.41. コウチュウ目. ゴミムシ科: 1, ムナビロアトボシアオゴミムシ *Chlaenius tetragonoderus*. タマムシ科: 2, *Chrysodema schmelzii*. ハムシ科: 3, *Metriona circumdata*. コガネムシ科: 4, *Adoretus sinicus*; 5, 6, サイカブトムシ(タイワンカブトムシ)*Oryctese ehinoceros*, (5, 成虫; 6, 幼虫).

ネジレバネ(撚翅)目 Strepsiptera

概要：世界に約 600 種が知られている。形態や生活史は寄生生活に適応して高度に特種化している。一生を通じて寄生生活を行ない、メスとオスは形態が全く異なる。シミネジレバネ科 *Mengenillidae* を除き、メスは寄主の体から一生出ずに生活し、成虫でも外形は幼虫の形態のまま、卵巣が成熟する。触角や眼もなく、内部を調べると、消化管と心臓等の循環器、生殖器しか見られない。オスは羽化して成虫になると翅や脚、複眼、触角等を持ち、メスを探して交尾する。翅は特異で、前翅は退化し擬平均棍となり、大きく広がった後翅で飛翔する。口器は機能せず摂食はできない。体長は 3mm 以下で非常に小さく、マレーズトラップ等で採集される。オス成虫の寿命はわずか数時間と言われる。

スズメバチやドロバチ類を採集すると、腹部の節と節の間から本種が頭をのぞかせている様子に出会うことがある(図 4.2.42 の 3)。スズメバチ類に寄生するスズメバチネジレバネでは、寄主個体をコントロールし、働きバチが翌年まで越冬し、その後オス個体が羽化し、寄主個体から脱出してメスを探し飛び回るとされている。メス個体は性フェロモンを放出し、オスを引き寄せる。中にはオスとメスとで寄主が異なるものもあり、例えばアリネジレバネ科 *Myrmecolacidae* の種では、メスは直翅類やカマキリ類に寄生し、オスはアリ類に寄生することが知られている。メス 1 個体の産卵数は多く、種によって 1000 から 75 万個にも及ぶ(通常数十万個)。卵は母親の体内から出ず、体内で幼虫が孵化する。孵った 1 齢幼虫は活動的で三爪幼虫と呼ばれ、ハチに寄生する種では植物体に登り花等で寄主の飛来を待つ。寄主が来ると乗り移り、体内に入り寄生生

活を始める。寄主はハチ類や直翅類、カマキリ類の他、シミ、ヨコバイ、ゴキブリ、ハエ類が知られている。

系統・分類：本目は、目レベルの系統関係を論じる中でも最も不可解なものとして有名であった。古くは、Rossi (1793)がハチ目のヒメバチ科に分類し、Latreille (1809)はハエ目に分類した。その後、Kirby (1815)が独立目と見なし、ネジレバネ目を提唱した。その後の仮説として、コウチュウ目に内包（三爪型幼虫のステージを持つことを論拠）、コウチュウ目の姉妹群（後翅で飛翔）、ハエ目の姉妹群、完全変態類から除外（2齢幼虫に翅芽が見られる）等があった(Whiting et al., 1998)。ここでは、近年の分子系統解析によるコウチュウ目の姉妹群とする結果を採用した。

本目は、2亜科9科に区分される。シミネジレバネ科 Megenillidae は単系統群ではない可能性がある(Bravo et al., 2009)。

シミネジレバネ亜目 Megenillidia (2科)

シミネジレバネ科 Megenillidae

Bahiaxenidae

ネジレバネ亜目 Stylopidia (7科)

カメムシネジレバネ科 Corioxenidae

ボハートネジレバネ科 Bothartillidae

クシヒゲネジレバネ科 Halictophagidae

アリネジレバネ科 Myrmecolacidae

エダヒゲネジレバネ科 Elenchidae

ネジレバネ(ハチネジレバネ)科 Stylopidae

Callipharixenidae

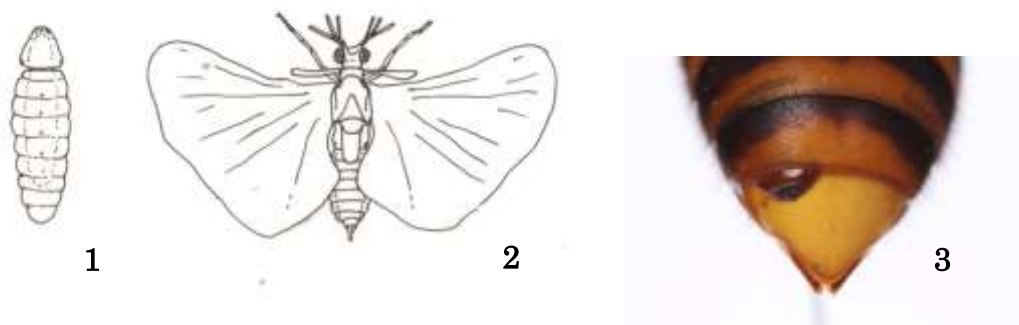


図 4.2.42. ネジレバネ目。1, メス, 成虫; 2, オス, 成虫; 3, スズメバチネジレバネ *Xenos moutoni*, メス, ハチの腹部の節間から頭部だけを覗かせる。

4. 2. 12 長翅系昆虫類 Mecopteroid orders (=Mecopterida =Panorpida)

本群には、シリアゲムシ目、ハエ目、ノミ目、トビケラ目及びチョウ目の5目が含まれ、長翅群(=注管類 *Antiphora*)と毛翅群(=飾翅類 *Amphiesmenoptera*)に区分される。長翅群にシリアゲムシ目、ハエ目、ノミ目が位置づけられ、毛翅群にトビケラ目、チョウ目が位置づけられる。従来、長翅系昆虫類にハチ目も含め、長翅上目、毛翅上目、膜翅上目の3群に大別し、長翅上目にシリアゲムシ目、ハエ目、ネジレバネ目、ノミ目が、毛翅上目にトビケラ目とチョウ目が位置付けられ、膜翅上目にはハチ目を置く分類体系が良く採とられていたが、今日、ハチ目は完全変態類の系統で、最基部から分枝することから、膜翅系昆虫類として独立させる取り扱いがなされている。またネジレバネ目は、今日脈翅系昆虫類のコウチュウ目と姉妹群関係となることが判明している。

今日、シリアゲムシ目が側系統群であることが示されている。*Nannochoristidae* 科を本目から外す見解があり、さらにユキシリアゲムシ亜目(*Boreidae* 科)がノミ目と姉妹群関係となる結果が示されている。ユキシリアゲムシ亜目+ノミ目の単系統性を否定する結果(Wiegmann, et al., 2009)がある一方で、18S rDNAによる解析では、単系統性が強く支持されている。現在提出されている系統樹は、まだ十分に信頼できる水準ではないと判断することから、ここでは従来通りノミ目を独立させて解説した。また、シリアゲムシ目とは独立目として提唱された *Nannomecoptera* 目(*Nannochoristidae* 科)については、目の認定について保留としておく。

長翅群(=注管類 *Antiphora*)

ハエ目、シリアゲムシ目、ノミ目の3目が位置付けられる。

ハエ(双翅)目 *Diptera*

概要: 世界に約15万7000種が記録されている大きいグループであるが、100万種は存在するであろうと言われている。後翅が小さく退化して平均棍となり、そのために翅が2枚となっている。飛行能力に長けており、ハナアブなどでは空中で翅を動かしたまま静止するホバーリングが上手い種も多く見られる。また、口器は吸汁型や針状に特殊化するものが多く見られる。カやアブの仲間ではヒトやホ乳類の血液や体液を餌として吸う種類や、ハエのような衛生害虫もいるが、これらは全体の種数から見るとごく一部である。中にはシラミバエやコウモリバエ(図4.2.45の2, 3)のようにホ乳類の体表で寄生生活を行い、翅を完全に退化消失させたものもいる。幼虫は陸上のみならず、水中にも見られ腐食質を餌とするものが多い。ユスリカでは特種環境に適応している種も見られ、南極やヒマラヤの氷河、海や砂漠に生息するものもある。合衆国のセキユバエは、幼虫が原油プールの表面を泳ぎながら生息し、そこに落下した昆虫類を餌として食べて育つ。

系統・分類: 本目は長くカ亜目(長角亜目) *Nematocera* と、ハエ亜目(短角亜目) *Brachycera* に大別されて来た。カ亜目は、糸状で長く12節以上からなり、かつ各節はほぼ同等の長さである触角を持つ群で、ハエ亜目では触角が短く、基本的に形の異なる3節から構成される。また、

カ亜目の幼虫はほとんどの種が水生で、3 齢以上の幼虫では体節が 13 節以上からなる。ハエ亜目の種でもハナアブの一部やアブ科、アシナガバエ等幼虫期に水生生活を送るものがあるが、これらの種では体節が 12 節以下となっている。ハエ亜目は、羽化の際に蛹の背面が縦に割れて成虫が脱出する直縫群 *Orthorrhaphous* と、蛹化の際、終齢 (3 齢) 幼虫の外皮が硬化してその中で蛹となり (囲蛹と呼ぶ)、羽化成虫は囲蛹殻を環状に割って脱出する環縫群 *Cyclorrhapha* に区分され、環縫群はさらに無額囊系列 *Aschiza* と有額囊系列 *Schizoptera* に区分されて来た。しかし、近年の分子系統解析の結果では、カ亜目は側系統群であることが判明し、直縫群も側系統群であることが判明した (Wiegmann et al., 2011; Yeates et al., 2016)。従来の環縫群は、現在のハエ下目 *Muscomorpha* の中に位置づけられる一群となる。ただし、本目の圧倒的に多くの種がここに位置づけられる。以上の結果から、ここでは単系統群とならない“カ亜目 *Nematocera*”並びに“直縫群 *Orthorrhaphous*”を設置せず、カ亜目に位置づけられていた 9 下目 (Savage et al., 2019; Pape et al., 2011) を、分類階級未決定として暫定的に下目のままで並列させた。系統関係に即して分類階級を設定し、ハエ亜目の分類階級を変更しないのならば、これらは亜目以上の階級にしなければならない。

ケバエ下目 **Infraorder Bibionomorpha**

アミカ下目 **Infraorder Blephariceromorpha**

カ下目 **Infraorder Culicomorpha**

Infraorder Deuterophlebiomorpha

Infraorder Nymphomyiomorpha

Infraorder Perissommatomorpha

チョウバエ下目 **Infraorder Psychodomorpha**

コシボソガガンボ下目 **Infraorder Ptychopteromorpha**

ガガンボ下目 **Infraorder Tipulomorpha**

ハエ(短角)亜目 **Suborder Brachycera**

ミズアブ下目 **Infraorder Stratiomyomorpha** -

アブ下目 **Infraorder Tabanomorpha** -

キアブ下目 **Infraorder Xylophagomorpha** -

Infraorder Vemileonomarpha

ハエ下目 **Infraorder Muscomorpha** (ムシヒキアブ下目 *Asilomorpha* を含む)

ツリアブモドキ上科 *Nemestrinoidea*

ムシヒキアブ上科 *Asiloidea*

オドリバエ上科 *Empidoidea*

(環縫(環縫短角)群 *Cyclorrhapha*)

無額囊節 *Section Aschiza*

ヒラタアシバエ上科 *Platyezoidea*

ハナアブ上科 Syrphoidea

額囊節 Section Schizophora

無弁翅亜節 Subsection Acalyptratae : アシナガヤセバエ上科 Nerioidae,
 シュモクバエ上科 Diopsoidea, メバエ上科 Conopoidea, ミバエ上科
 Tephritoidea, シマバエ上科 Lauxanioidea, ヤチバエ上科
 Sciomyzoidea, ヒメコバエ上科 Opomyzoidea, キモグリバエ上科
 Carnoidea, ハヤトビバエ上科 Sphaeroceroidea, ミギワバエ上科
 Ephydroidea

弁翅亜節 Subsection Calyptratae : イエバエ上科 Muscoidea, ヒツジバエ上
 科 Oestroidea, シラミバエ上科 Hippoboscoidea

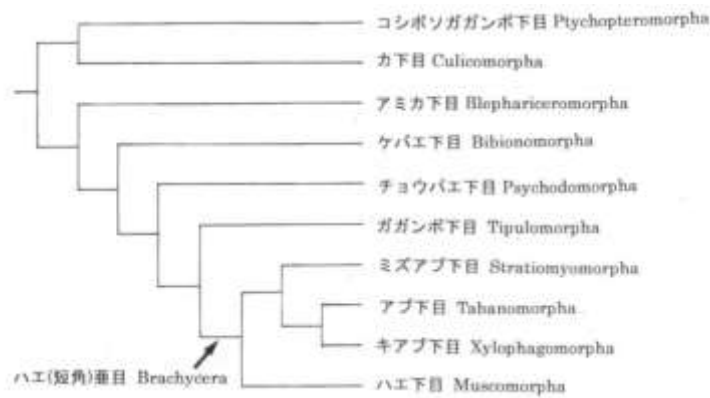


図 4. 2. 43. ハエ目の高次系統関係(Wiegmann, 2011; Yeater et al, 2019 (Flytree, 2019)に準拠).



図 4. 2. 44. ハエ目. 1, オオイシアブ *Laphria mitsukurii*; 2, クロバネツリアブ *Ligyra tantalus*; 3, シロスジベッコウハナアブ *Volucella tabanoides*; 4, クロショウジョウバエ *Drosophila virilis*; 5, 6, ブラコンヤドリバエ *Exorista japonica*.

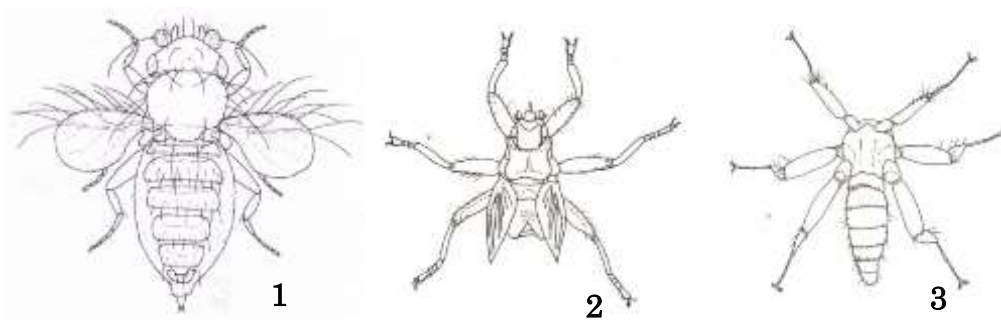


図 4.2.45. ハエ目(翅を退化させた種). 1, ノミバエの一種 *Hypogeophora macrothrix*, アズマオオズアリに寄生する; 2, シラミバエ科の一種, ウマ, ウシ, イヌ等を吸血する; 3, クモバエ科の一種, コウモリに寄生し体表に生活する.

ノミ目 (隠翅目) Siphonaptera

概要: 体長 1-8mm ほどの小さな昆虫. 体は左右に著しくへん平で, 翅を欠く. 成虫は全ての種で恒温動物(鳥類, ホ乳類)に外部寄生するほか, 巣や通路などの生息圏に見られる. 口器は細長く, これで皮膚を刺し通して吸血する. 触角は著しく短くなっており, 後脚が特に発達し, 大きく跳躍する.

幼虫は通常淡黄色の細長いウジ状の体型で, 鳥の巣やホ乳類の生活する地表面において, 有機質を含むごみなどを食べて育つ. 2 回の脱皮で終齢幼虫となる. 終齢幼虫は糸を吐くことができ, 砂粒などを集めて繭をつくり, その中で蛹になる. ケオプスネズミノミはペストの媒介者として良く知られて来た. また, スナノミではヒトの皮膚下に潜り込んで生活する. 世界に 2,600 種が知られ, 94%がホ乳類に, 6%が鳥類に寄生する.

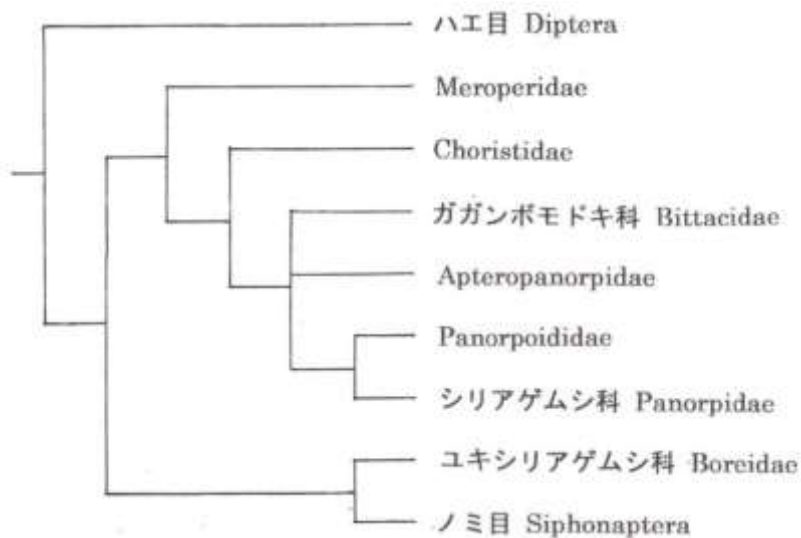


図 4.2.46. ノミ目とシリアゲムシ目の系統仮説(Whiting, 2002; Cracraft & Donoghue, 2004; Kjer et al., 2006).

系統・分類: 最も古い化石でも中生代白亜紀からのもので、新しいグループと判断される。これまでハエ目が姉妹群となると考えられて来たが、現在、シリアゲムシ目から派生し、進化してきたものと推定される。分子系統解析では、中生代ジュラ紀にシリアゲムシ目の一群から派生した結果が示されている。今日、シリアゲムシ目が側系統群であることが示され、ノミ目は 30 種程から構成されるユキシリアゲムシ亜科 Neomecoptera と姉妹群関係となるとされている。

従来、4 亜目(Ceratophyllomorpha, Hystrichopsyllomorpha, Pulicomorpha, Pygiopsyllomorpha)に大別する分類様式が採られて来た。近年の分子系統解析の結果では、Pygiopsyllomorpha と Ceratophyllomorpha が単系統群であったが、他は側系統群で少なくとも亜目の再配置が必要となる。また、スナノミ科 Hectopsyllidae(=Tungidae)が最基部から分枝する。以上の状況にあるため、ここでは亜目階級を設置せず上科名のみを示しておく。

Superfamilies: Anecistropsylloidea, Ceratophyoidea, Coptopsylloidea, Hystrichopsylloidea, Macropsylloidea, Malacopsylloidea, Pulicoidea, Pygiopsylloidea, Stephanocircidoidea, Vermipsylloidea.

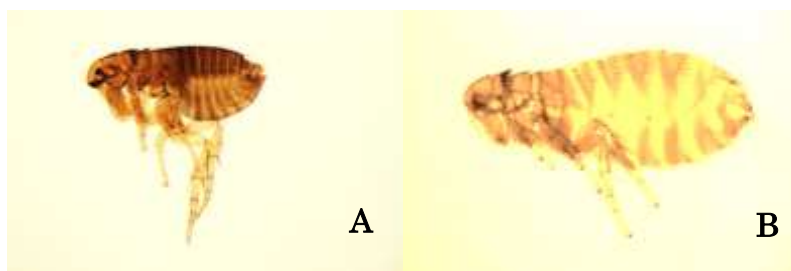


図 4.2.47. ノミ目. A, ネコノミ *Ctenocephalides felis*; B, ケブカノミの一種.

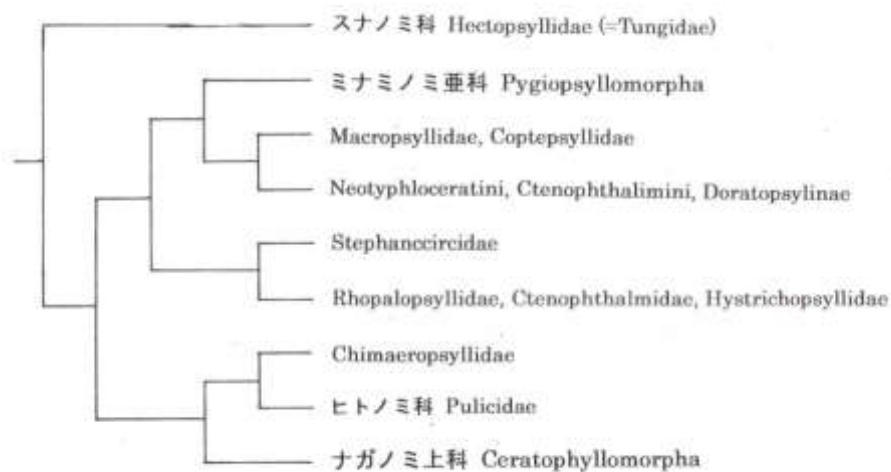


図 4.2.48. ノミ目の高次系統関係(Whiting et al., 2008).

シリアゲムシ目（長翅目）

概要：世界に 550 種以上，日本で約 40 種が知られている．細長い体の昆虫で，特に頭部が下方に細長く伸びている．「シリアゲムシ」の名は，オスの腹部の後方の数節が細長く伸び，かつサソリの尾のように背方で反転して先端が前方を向くことから名づけられた．翅は膜状で前翅と後翅はほぼ同じ形をしている．触角は長い糸状．

基本的に肉食性で，小型の昆虫類を餌とするが，昆虫や動物の死骸を主に摂食する種もある．中にはクモの巣掛かった昆虫を横取りするものもある．さらに種によっては花粉や花蜜のような植物質を摂食する．日本のシリアゲムシではキイチゴ等の果実も食べる．ガガンボモドキ類は飛翔しているハエやアブなどの小昆虫を捕らえて餌とする．シリアゲムシやガガンボモドキでは，オスがメスに自分が捕った餌を差し出し，その間に交尾を行う「婚姻贈呈」と呼ばれる行動が見られる．

卵は湿った場所に産み落とされる．幼虫は脚と腹脚を持ち，例外的に複眼を持つ．幼虫で複眼を持つ特徴は本目のみに見られる．植物や動物の死骸を食べて育つものが多いが，中には捕食性で，土中に穴を掘って棲み，餌を探す時に地表に表れる種もある．

系統・分類：今日，シリアゲムシ目が側系統群であることが示されている．Cracraft & Donoghue (2004)は，シリアゲ亜目 Eumecoptera とムカシシリアゲ亜目 Protomecoptera に対して，ナノシリアゲムシ科 Nannochoristidae が他の科よりも大きく基幹部で分枝するとして，シリアゲムシ目とは独立した Nannomecoptera 目を提唱した．一方，30 種程から構成されるユキシリアゲムシ亜目 Neomecoptera がノミ目と姉妹群関係となる結果が示されている．系統関係として(ハエ目+(シリアゲムシ目[ユキシリアゲムシ亜目を除く]+(ユキシリアゲムシ亜目+ノミ目)))が提示されている(Whiting, 2002; Kjer et al., 2006)．さらに，Nannomecoptera をシリアゲムシ目とは別系統群とすべきとする見解では，(ハエ目+(Nannomecoptera 目+シリアゲムシ目[シリアゲ亜目+ムカシシリアゲ亜目]+(ユキシリアゲムシ亜目+ノミ目)))となる．さらに，(Meropeidae+(Choristidae+シリアゲ亜目))となる系統解析の結果があり，ムカシシリアゲ亜目の単系統性についても今後の検討を必要としている．もし系統関係に即し，かつ分類体系としてノミ目を残すのならば，現在のシリアゲムシ目は 2-4 目に分割する必要がある．そうでなければ，ノミ目をシリアゲムシ目に包含させて一つの目とする必要がある．

現状として，シリアゲ亜目 Eumecoptera に 5 科，ムカシシリアゲ亜目 Protomecoptera に 2 科，ユキシリアゲムシ亜目 Neomecoptera に 1 科が位置づけられ，Nannomecoptera の 1 科を加えると 9 科が認められることになる．

ムカシシリアゲ亜目 Protomecoptera： Eomeropidae, Meropeidae

シリアゲ亜目 Eumecoptera: Choristidae, Bittacidae, Panorpididae, Panorpidae,

Apteropanopidae

(ユキシリアゲムシ亜目 Neomecoptera: Boreidae)

(ナノシリアゲムシ亜目 *Nannomecoptera* : *Nannochorristidae*)

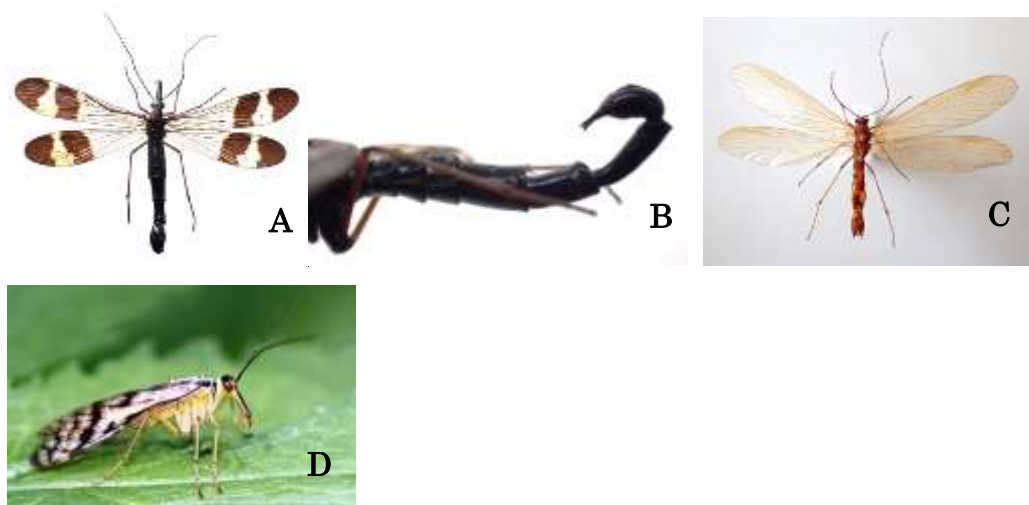


図 4.2.49. シリアゲムシ目. A, B, ヤマトシリアゲ *Panorpa japonica*, オス, (A, 背面; B, 腹部, 側面); C, スカシシリアゲモドキ *Panorpodes paradoxus*; D, プライアシリアゲ *Panorpa pryeri*.

毛翅群 (=飾翅類 *Amphiesmenoptera*)

トビケラ目とチョウ目が位置付けられる. チョウ目の中には, 一見トビケラに見間違えるような種も見られ, その逆もある.

トビケラ目 (毛翅目) *Trichoptera*

概要: 世界に約 1 万 4,500 種が知られ, 昆虫の目の中では 7 番目に多い種類となる. 成虫の触角は糸状で長く, 体は一見ガに類似するが翅に鱗粉はない. 翅を含めて体全体が刺毛と呼ばれる細かい毛でおおわれており, 口器は多くの種で退化する.

幼虫は全て水生で, 河川や池, 湖に生息する. 細長く円筒形のイモムシ状で, 胸部に発達した歩脚をもつ. また, 腹部に器官鰓をもつ種が多い. 糸を出して葉, 枝, 小石をつづって筒巢を作り, 川底の石に付着して生活する. 筒巢は種によって特徴があり, その形で種の判別ができるものもある. 植物質を餌とするものが一般的である. ただし, ナガレトビケラ科(*Rhyacophilidae*)では, 巢を造らず, 幼虫はそのまま水中で動きながら生活する. 捕食性で, 小昆虫などを捕らえて餌とする. 幼虫は成長すると巢の中でまゆをつくり, 蛹になる. 羽化の際には蛹が巢を切り開き, 水面にまで上がり, 水面や水面に突き出た石の上等で成虫になる. 汽水域のみに生息する種その他, 海産や陸生の種も少ないながら知られている.

成虫の寿命は短いようで, しばしば灯火にやって来くる. 交尾したメスは潜水して産卵する.

系統・分類: 鱗翅目と姉妹群関係にあり, 本目と鱗翅目を合わせて飾翅類(*Amphiesmenoptera*)と言う呼称もある. 前期ペルム期(三疊紀; 2.3 億年前)の地層から本種の化石が得られており, 分子系統解析も, このあたりに鱗翅目と分岐した結果が得られている. トンボ目, カゲロウ目,

カワゲラ目も同様とされているが, 器官鰓の存在から本目の幼虫はかつては陸生であった可能性も指摘されている.

本目は口器の形態から, エグリトビケラ亜目(Integripalpia), シマトビケラ亜目(Annulipalpia), ナガレトビケラ亜目(Spicipalpia)の3つの亜目に区分され, 44科が認められる. 亜目間の系統関係は Annulipalpia + (Integripalpia + Spicipalpia)が示されているが, ナガレトビケラ亜目(Spicipalpia)は側系統群である可能性が高い.

エグリトビケラ亜目 Integripalpia (32科)

Superfamilies: Tasmioidea(1科), Leptoceroodea(7科), Limnephiloidea(9科),
Sericostomatoidea(12科), Phryganeoida(3科)

シマトビケラ亜目 Annulipalpia (9科)

Superfamilies: Hydropsychoidea(7科), Philopotamoidea(2科)

ナガレトビケラ亜目 Spicipalpia (3科)

Superfamilies: Rhyacophiloidea(2科), Hydroptiloidea(1科)

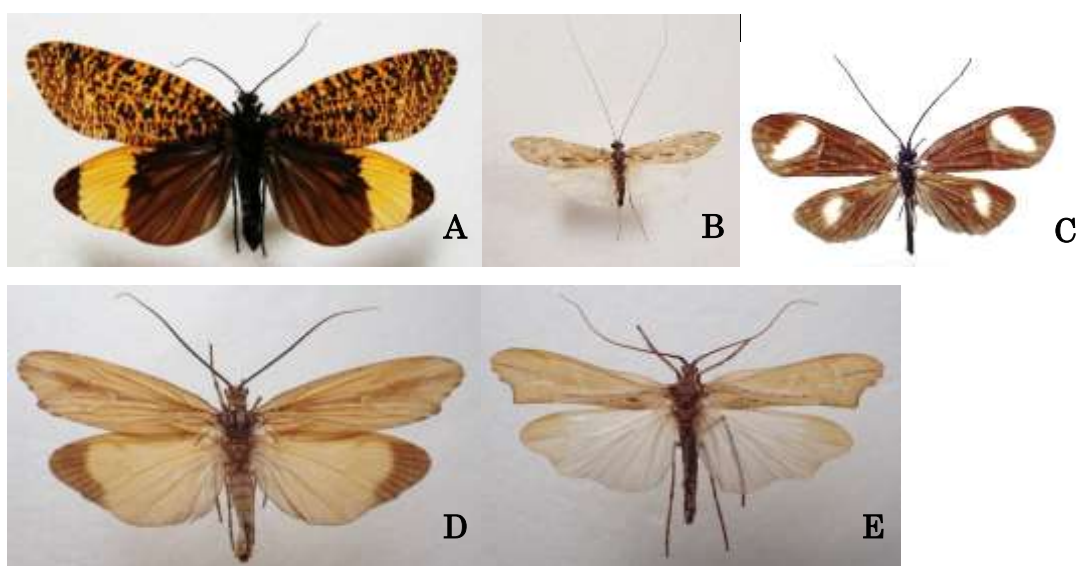


図 4.2.50. トビケラ目. 1, ムラサキトビケラ *Eubasilissa regina*; 2, ヒゲナガカワトビケラ *Stenopsyche marmorata*; C, ヨツメトビケラ *Perissoneura paradoxa*; D, ツマグロトビケラ *Phryganes japonica*; E, エグリトビケラ *Nemotaulius admorsus*.

チョウ目 (鱗翅目) Lepidoptera

概要: 世界に約 17 万 5,000 種が知られる大きな群である. 日常的に, チョウとガに区分して理解されているが, これらを区別する決定的な特徴はない. 系統関係に準拠するならば, シャクガモドキ上科のシャクガモドキ科(Hedylidae)をチョウ類の系統群の中に位置付け, 昼行性の一群を文化的にチョウと呼んでいることになる.

鱗粉でおおわれた翅が発達し、独特の色彩や斑紋が見られる。翅の開張 2 mm ほどの微少なものから 30cm もある大形のものまで見られる。中にはフユシヤクのように翅を退化させた種もいる。体は円筒型で柔らかく、翅に比べて小さいものが多い一方で、中にはスズメガ類のように腹部の大きいものも見られる。触角は細長く、先端がこん棒状となったもの、糸状、櫛葉状のものと色々な形のものがある。口器は大あごが退化し、小あごが変型した長い管をもち、これを口吻と呼ぶ。口吻は、チョウ目にしか見られない独特の器官である。これで花蜜などの液体成分を吸い取って餌としている。使わない時はぜんまい状に巻いて口の中に収められている。原始的と言われるコバネガ類では大あごが機能し、歯で噛むことができる。またヤママユガ科のガでは口吻が退化消失している。

幼虫は一般にイモムシやケムシと呼ばれているもので、ハワイに生息する肉食性のシヤクガ幼虫等、一部の例外を除いて植物を食べて成長する。ハチ目のハバチ類の幼虫もイモムシ型で一見よく似ているが、チョウ目の幼虫は胸部の 3 対の脚の他、腹部に 5 対の脚を持つことで区別できる。ハバチの幼虫では腹部の脚が 6 対から 8 対見られる。蛹はまゆを作ものと作らないものがある。

系統・分類：従来、チョウ目は交尾口と産卵口が共通である単門亜目と交尾口と産卵口が別々にある二門亜目に大別する分類様式が採られて来たが、今日、分子系統解析の結果では、(((コバネガ亜目+アガチファガ亜目)+ヘテロバスマリア亜目)+グロッサータ亜目)が示され(Regier et al., 2013), この系統関係を反映させて、4 亜科に 21 上科を置く体系が示されている(Mutaren et al., 2010; Regier et al., 2013)。

コバネガ亜目 **Suborder Zeugloptera** (1 上科 1 科)

アガチファガ亜目 **Suborder Aglossata** (1 上科 1 科)

ヘテロバスマリア亜目 **Suborder Heterobathmiina** (1 上科 1 科)

グロッサータ亜目 **Suborder Glossata** (5 下目 18 上科)

Dacnonypha 下目 Eriocranioidea 上科

Lophcoronina 下目 Lophocoronoidea 上科

Exoporia 下目 コウモリガ上科 Hepialidae

Neopseustina 下目 Neopseustoidea 上科

Heteroneura 下目(14 上科)

単門節 Division Monortysia

二門節 Division Ditrysia (=Eulepidoptera)

本分類体系で、98%の種が二門節に含まれる。また、単門節は側系統群であることが指摘されている。

いわゆる”チョウ”と呼ばれているグループには、前述のとおり系統的には、以前はシヤクガ科の Hedylicae 族とされていたグループ (現在、ガチョウ上科あるいはシヤクガモドキ上科

Hedyloidea と呼ばれる) が含まれる。また、以前テングチョウ科、マダラチョウ科、ジャノメチョウ科、モルフォチョウ科とされていたものは、現在、タテハチョウ科の亜科として位置づけられている。チョウ類の現在の所産種数は約 1 万 5000 種ほどであるから、チョウ目の中のおよそ 8% を占めるにすぎない。

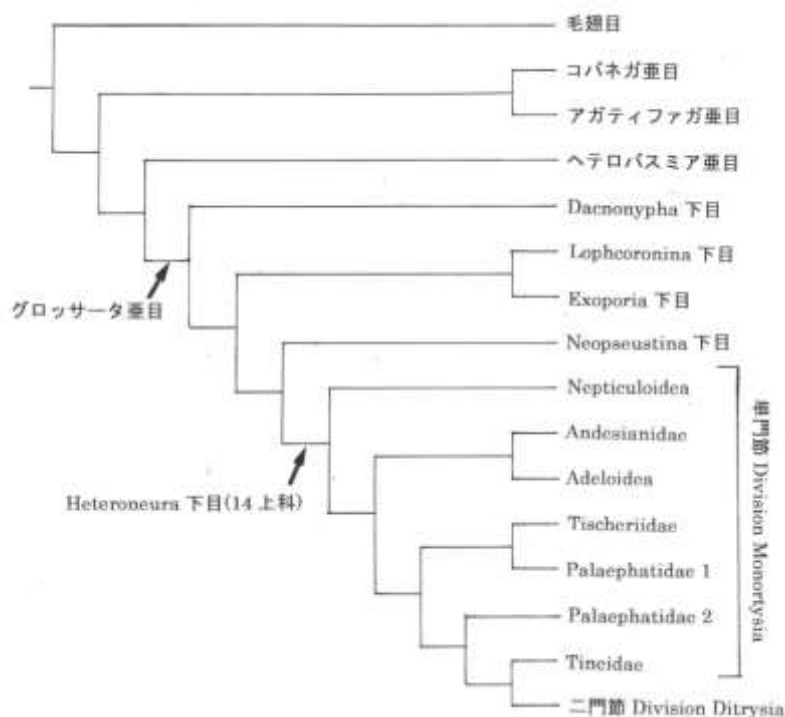


図 4.2.51. チョウ目の高次系統関係概要(Regier et al., 2013 を改変). 単門類は側系統群となる. 98%の種が二門類に含まれる.

“チョウ類”の分類

いわゆる“チョウ”と呼ばれているグループには、前述のとおり系統的には、以前はシャクガ科の Hedylicae 族とされていたグループ（現在、ガチョウ上科あるいはシャクガモドキ上科 Hedyloidea と呼ばれる）が含まれる。また、以前テングチョウ科、マダラチョウ科、ジャノメチョウ科、モルフォチョウ科とされていたものは、現在、タテハチョウ科の亜科として位置づけられている。

チョウ類の現在の所産種数は約 1 万 5000 種ほどであるから、チョウ目の中の、およそ 8% を占めるにすぎない。現在の体系では、セセリチョウ科に 7 亜科、アゲハチョウ科に 3 亜科、シジミチョウ科に 8 亜科、タテハチョウ科に 12 亜科が設置されている。ただし、取り分けシジミチョウ科の亜種区分には異論が多い。本科を 6-8 亜科に区分する機会が多い事からここでは 8 亜科の区分とした。

シャクガモドキ上科 Superfamily Hedyloidea

シャクガモドキ科 Hedyllidae(1 亜科)

セセリチョウ上科 Superfamily Hesperioidea

セセリチョウ科 Hesperiiidae (7 亜科); アオバセセリ亜科 Coeliadinae, オナガセセリ亜科

Eudaminae, ラッフルズセセリ亜科 Euschemoninae, セセリチョウ亜科 Hesperinae, チョウセンキボシセセリ亜科 Heteropterinae, チャマダラセセリ亜科 Pyrginae, キマドセセリ亜科 Trapezitinae

アゲハチョウ上科 Superfamily Papilionoidea

アゲハチョウ科 Papilionidae(3 亜科): ウラギンアゲハ亜科 Baroniinae, ウスバアゲハ亜科

Parnassiinae, アゲハチョウ亜科 Papilioninae

シロチョウ科 Pieridae(1 亜科)

シジミチョウ科 Riodinidae(8 亜科): ウラギンシジミ亜科 Curetinae, コケシジミ亜科

Lipteninae, ベニシジミ亜科 Lycaeninae, アリノスシジミ亜科 Lyphyrinae, アシナガシジミ亜科 Miletinae, ミドリシジミ亜科 Theclinae, ヒメシジミ亜科 Polyommatainae, ホウセキシジミ Poritiinae

シジミタテハ科 Lycaenidae(1 亜科)

タテハチョウ科 Nymphalidae(12 亜科): コムラサキ亜科 Apaturinae, カバタテハ亜科

Biblidinae, クビワチョウ亜科 Calinaginae, フタオチョウ亜科 Charaxinae, イシガケチョウ亜科 Cyrestinae, マダラチョウ亜科 Danainae, ドクチョウ亜科 Heliconiinae, テングチョウ亜科 Libytheinae, イチモンジチョウ亜科 Limenitidinae, モルフォチョウ亜科 Morphinae, タテハチョウ亜科 Nymphalinae, ジャノメチョウ亜科 Satyrinae

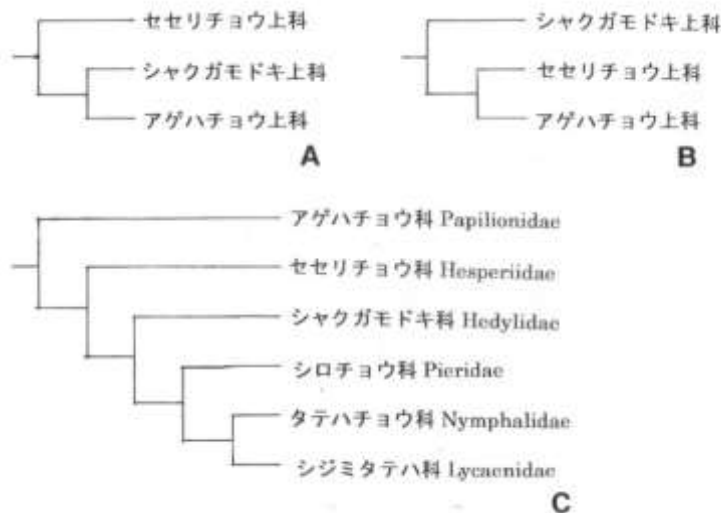


図 4.2.52. シャクガモドキ上科, セセリチョウ上科, アゲハチョウ上科間の系統関係. A, Scoble, 1986; B, Wahlberg et al., 2005; C, Regier et al., 2013.

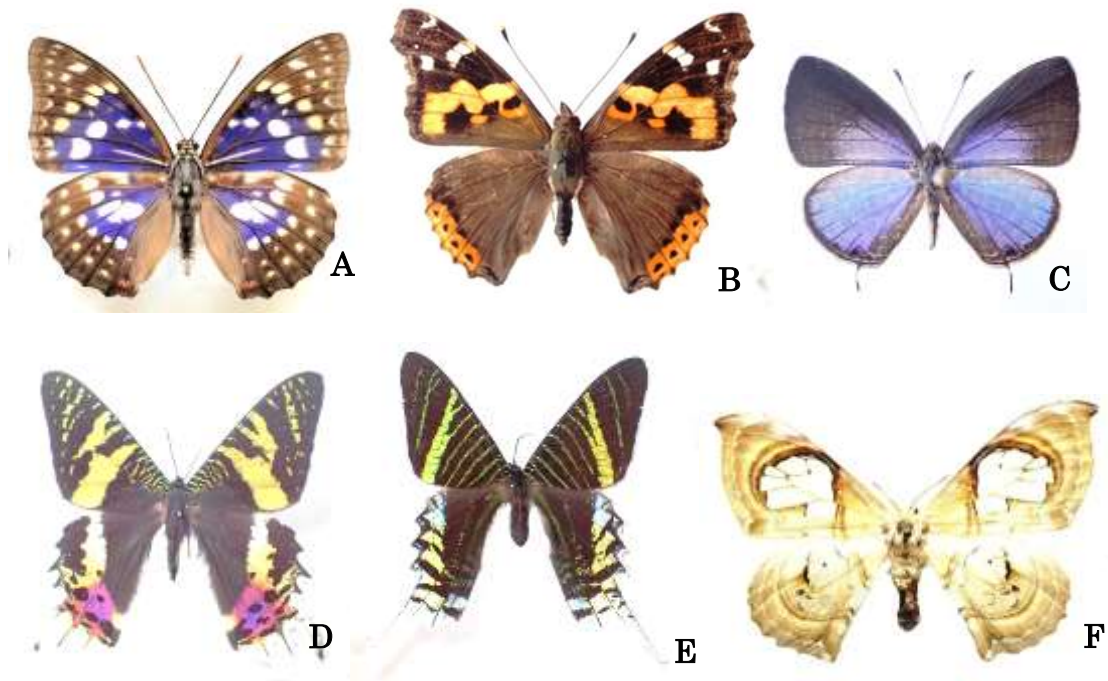


図 4.2.53. チョウ目. A, オオムラサキ *Sasakia charonda*; B, アカタテハ *Vanessa indica*; C, ルリウラナ
ミシジミ *Jamides bochus*; D, ニシキオオツバメガ *Chrysidia rhipheus*; E, *Urania leilus*; F, スカ
シカギバ *Macrauzata maxima*.



図 4.2.54. チョウ目. A, B, リュウキュウムラサキ *Hypolimnas bolina*, (1, メス; 2,オス); C, キアゲハ
Papilio machaon; D, オオゴマダラ *Idea leuconoe*.

4.2.13 膜翅系昆虫類 Hymenopteroid order

ハチ目から構成される。従来長翅系昆虫類に位置づける見解等があった中で、膜翅目が完全変態類の中で、基方から分岐したとする「膜翅目基部仮説」が提唱され、現在それが支持されている(Schulmeister et al., 2002; Song, 2016)。Misof et al. (2014)の分子系統解析の結果は(ハチ目+(脈翅系昆虫類+長翅系昆虫類))で、完全変態類の中でも独特の位置にある目となる。

ハチ(膜翅)目 Hymenoptera

概要: ハチやアリ類を分類学的にハチ(膜翅)目と呼ぶ。今日、世界に約 106 万種が記録されている昆虫類の中で、コウチュウ目、チョウ目に続いて多くの種を含み、現在約 15 万種が知られている。大きさも体長 0.2 mm から 5 cm 程度とさまざまであるが、昆虫類の中では概して小型の種が多い。また、他の昆虫類と同様に多くの種が生息していると思われる熱帯や亜熱帯圏での調査が特に遅れていることもあり、これまでに記録された種数に対して、地球上での実在種数は少なく見積もっても 30 万種、中には 100 万から 300 万種は存在するであろうという見解もある。

ハチ目の特徴としてまず挙げられる点は、膜状の 4 枚の翅を持つことである(ただし二次的に退化させた種がハチ目の多くのグループで見られる)。この翅は、前翅が後翅よりも大きく、かつ後翅の前縁には小さな上向きの鈎(翅鈎)が並んでおり、これを前翅の後縁にかけて後翅が一体となって動くようになっている。また、翅脈が単純化する傾向にあり、翅脈数が少なくなる種が多く見られる。他に、口器は左右の大あごを持つそしゃく型であることや(ハナバチ類では液体状の食物を取り込めるように特殊化している)、メスにおいて腹部の第 8、9 節の付属肢が変化して産卵管となっていること(一部のアリ類やハリナシバチ類等では二次的に退化している)等が挙げられる。この産卵管は有剣類ではさらに特殊化して、攻撃や防衛を目的とする毒針となっている。

腹部は背板と腹板が環節をつくる。腹部第 1 節は柄状や結節状に変形する場合が少なくない。腹部末端部には交尾器や産卵管を持ち、変化に富む。細腰類では真の腹部第 1 節は前伸腹節として胸部の一部となり、真の腹部第 2 節、種によっては真の第 3 節が見かけの腹部第 1 節となる。書籍によって、見かけの腹部第 1 節を、そのまま腹部第 1 節と表記する場合と、真の腹部の節数として表記する場合があるので注意が必要である。

系統・分類: 古くから、腹部が後胸に幅広く密着するハバチ亜目(広腰亜目; Suborder Symphyta)と、腹部第 1 節(前伸腹節と呼ぶ)が後胸に密着し、かつ腹部第 1 節と第 2 節との間が著しくくびれる、あるいは第 2 節が著しく縮小した結果、第 3 節との間が著しくくびれるハチ亜目(細腰亜目; Suborder Apocrita)に大別し、ハチ亜目をさらに寄生蜂下目(有錐下目あるいはヤドリバチ下目; Infraorder Parasitica)と有剣下目(Infraorder Aculeata)の二群に区分する様式が長く用いられてきた。しかし近年の上科レベルの系統解析の結果をまとめると、従来用いられて来た分類体系は、ハチ類の系統関係(分岐のパターン)を反映していないと判断される。今日、ハバチ亜目と寄生蜂類は側系統群を多く含み、単系統性は支持されていない。特に寄生蜂類は有剣類

以外のハチ亜目のものを便宜上、寄生蜂類として一括して扱ってきた経緯がある。その一方で、有剣類 *Aculeata* は単系統群と考えられる。ここでは、近年の核遺伝子やミトコンドリア遺伝子を用いた分子系統解析の結果(Klopfstein et al., 2013)に即して、以下の高次分類体系を提示した。“ハバチ亜目”は、無効の階級名として使わない。ただし、与えられた分子系統樹に即して、厳密に高次分類体系を作成しようとするならば、目階級で多くの階級を設定しなければならず、目階級を示す分類群(亜目, 下目, 亜下目, 小目, 亜小目, 節, 亜節等)を駆使せざるを得ない。あるいは、目より下の単位を大きく変更させなければならない。系統群(クレード)の命名に主眼を置くファイロコード(PhloCode (ISPN, 2020))による表示であれば、リンネ式分類階級による階級不足の問題は回避できる。ファイロコードは、2020年からクレードへの具体的命名が始まっているが、系統群や枝を記号化して表示する本手法には反論も多い。さらに、系統関係を厳密に分類に反映させるべきかと言った、大きく意見の分かれる問題が存在する。時間軸を設定し、分岐のパターンを解明しようとする系統推定に対して、地球上の多くの生物を認識しやすい体系として構築しようとする生物分類は別のもので、生物分類に必ずしも系統を反映させる必要はないという意見も根強く存在する現状にある(第3章 3.1.3.系統推定を参照)。

以上の問題を踏まえて、側系統群のハバチ亜目は、ここでは分類階級未決定として、暫定的に上科のままで並列させた。系統関係に即して分類階級を設定するならば、ハチ亜目を変更しない前提では、これらは亜目以上の階級にしなければならない(注記2参照)。一方、食植性のハバチ類に対して、寄生蜂等の肉食性ハチ類は、形態的には広腰で以前のハバチ亜目となるヤドリキバチ類からであり、ヤドリキバチ上科+細腰類は単系統群としてまとまっている(Dowton & Austin, 2001; Scumeister et al., 2002; Klopfstein et al., 2013)。細腰類の出現は食性の転換の後に生じたことが窺える。Wheeler et al. (2002)は、クビナガキバチ上科 *Xiphydrioidea*, クキバチ上科 *Cephoidea*, キバチ上科 *Siricoidea* が(ヤドリキバチ上科+細腰類)の姉妹群関係となることを示し、これらの分類群に *Unicalcarida* の名称を提唱した。以下の高次分類体系では *Unicalcarida* 並びに *Euhymenoptera*(=*Vespina*)の名称を採用した。有剣類 *Aculeata* は本体系のスズメバチ型上科群 *Vespomorpha* に該当する。

ナギナタハバチ上科 *Xyeloidea*^{*1)}

ハバチ上科 *Tenthredinoidea*

ヒラタハバチ上科 *Pamphilioidea*(=*Megalodontoidea*)

短距ハチ亜目 Suborder *Unicalcarida*

キバチ下目 *Infraorder Siricomorpha*^{*2)}

クビナガキバチ上科 *Xiphydrioidea*, クキバチ上科 *Cephoidea*,

キバチ上科 *Siricoidea*

食肉ハチ下目 *Infraorder Euhymenoptera* (= *Vespina*)

食肉広腰節 Section *Orussomorpha*

ヤドリキバチ上科 *Orussoidea*

細腰節 Section Apocrita

ツノヤセバチ上科群 Superfamily group Stephanomorpha: ツノヤセバチ上科

Stephanoidea, ヒゲナガクロバチ上科 Ceraphronoidea

ヤセバチ上科群 Superfamily group Evaniomorpha : ヤセバチ上科 Evanioidea

カギバラバチ上科群 Superfamily group Trigonalomorpha : カギバラバチ上科

Trigonaloidea, ミゾツノヤセバチ上科 Megalyroidea

クロバチ上科群 Superfamily group Proctotrupomorpha : クロバチ上科

Proctotrupoidea

ヒメバチ上科群 Superfamily group Ichneumonomorpha : ヒメバチ上科

Ichneumonoidea

タマバチ上科群 Superfamily group Cynipomorpha : タマバチ上科 Cynipoidea,

タマゴクロバチ上科 Platygastroidea(=Scelionoidea)

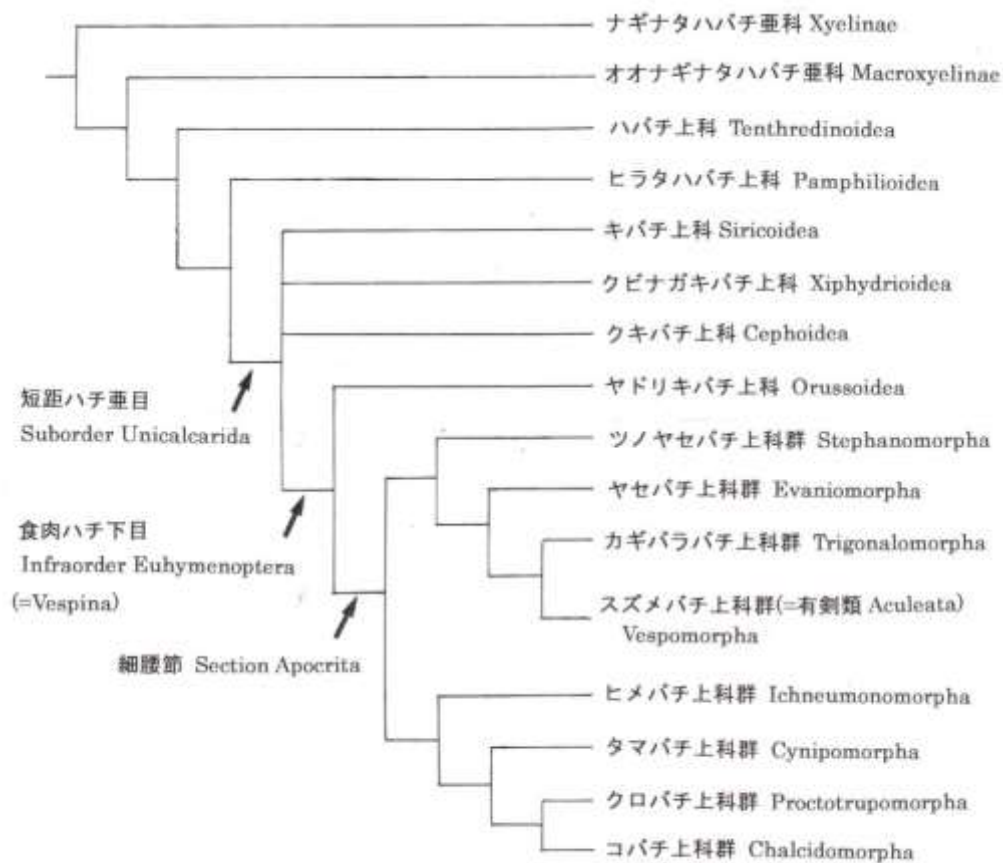


図 4.2.55. ハチ目の系統樹 (Klopfstein et al., 2013 を改変). 本解析結果では, ナギナタハバチ上科 (Xyeloidea; ナギナタハバチ亜科 Xyelinae+オオナギナタハバチ亜科 Macroxyelinae)は単系統群と ならない.

コバチ上科群 Superfamily group Chalcidomorpha : コバチ上科 Chalcidoidea,
 ハエヤドリクロバチ上科 Diaprioidea, ムカシホソハネコバチ上科
 Myrmarommatoidea

スズメバチ上科群 Superfamily group Vespomorpha (=有刺類 Aculeata) :
 セイボウ上科 Chryridoidea, スズメバチ上科 Vespoidea, アゴバチ上科
 Thynnoidea, クモバチ上科 Pompiloidea, コツチバチ上科 Tiphioidea,
 アリ上科 Formicoidea, ツチバチ上科 Scolioidea, ミツバチ上科 Apoidea

*1): ナギナタハバチ亜科 Xyelinae とオオナギナタハバチ亜科 Macroxyelinae が単系統群にならない可能性
 がある(Klopfstein et al., 2013).

*2): 3 上科間の系統関係は未確定(Klopfstein et al., 2013).

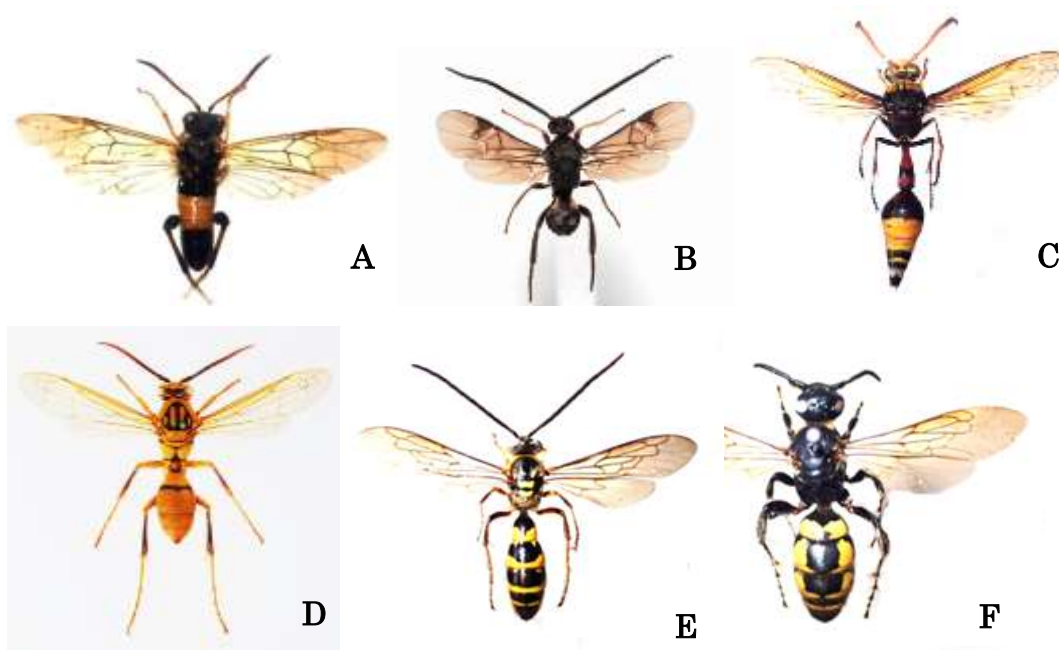


図 4.2.56. ハチ目. ハバチ科 : 1, ツマグロコシアカハバチ *Siobla pulchra*. コマユバチ科 : 2, スズメ
 ヤドリコマユバチ *Snellenius theretrae*. 3, スズメバチ科: 13, *Delta pyriforme*; 4, タイワンアシナ
 ガバチ *Polistes formosanus*. ツチバチ科 : 5, 6, *Campsomeris palauensis*, (5; オス, 6; メス).

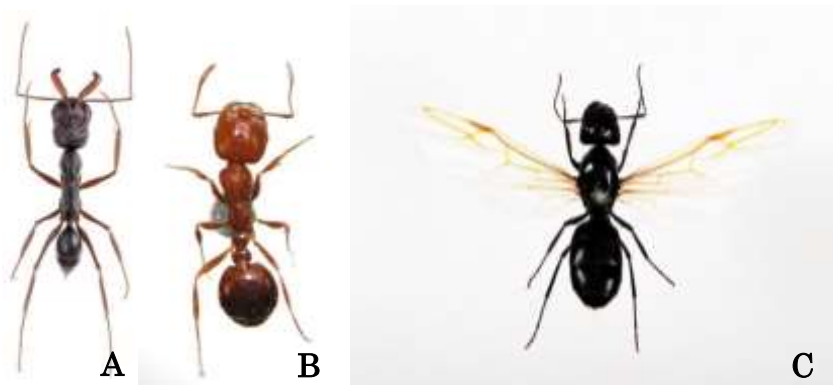


図 4.2.57. ハチ目(アリ科). A, アギトアリ *Odontomachus monticola*; B, アカヒアリ(ヒアリ) *Solenopsis invicta*; C, クロオオアリ *Camponotus japonicus*, 有翅女王.



図 4.2.58. ハチ目. セイボウ科: 1, ツマアカセイボウ *Chrysis rubripyga*, スジドロバチ類に寄生する.
 スズメバチ科: 2, クロスジスズバチ *Delta esuriense*, 泥で巣を造り, 幼虫の餌としてチョウやガの幼虫を狩り, 巣に運び込む; 3, ムモントックリバチ, 泥で半球状の巣を造り, ガの幼虫を狩って巣に蓄える; 4, ヒメホソアシナガバチ *Parapolybia varia*, 細い木の枝や葉裏にバルブ製の細長い巣を造り, 社会生活をする. ギングチバチ科: 34, *Trigona clypearis*, 体長 2-3 mmほどの小型のミツバチ類. 木の洞等に巣を造る.

4.3 化石昆虫類

4.3.1 昆虫の出現

今日、目レベルで化石のみで知られているものが14–15目存在する。最も祖先的形質を多く残す昆虫類として、ムカシシミ目 *Monura* が良く知られている(図 2.3.2)。翅を持つ昆虫としては、3億2千万年前の地層(石炭紀初期)から発見され、*Delitzschala bitterfeldensis* という名のついた体長2.5 cmほどのゴキブリ類に類似した化石が最古のものである(約4億年前の地層から、カゲロウに似た昆虫と推定されたものの大あごのみが発見された例がある)。最古の六脚虫類化石としては、以前からトビムシ目の一種が約3億8000万年前の古生代デボン期の地層から発見されていた。昆虫類では、約3億7000万年前の地層から発見された双丘亜綱に位置づけられるシミに類似した *Strudiella devonica* が最古のものになる。体長8 mmほどの無翅昆虫類である(Garrouste et al., 2021)。六脚類の分子系統解析の結果からは、六脚類の起源は4億8千万年前のオルドビス紀初期にまで遡り、昆虫綱の起源は4億5千万年前(オルドビス紀)と言う数字が出ている。

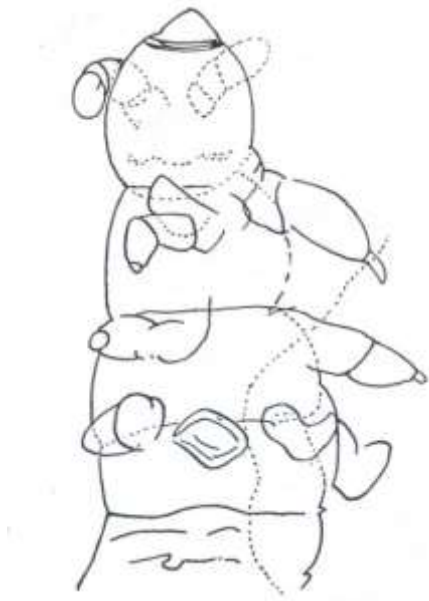


図 4.3.1. 最古の六脚虫化石(復元図)。トビムシ目、リニエラトビムシ *Rhyniella praecursor*。デボン紀前期のライン-チャート中に保存(スコットランド)。



図 4.3.2. 昆虫化石の例(アリ). A, 女王化石(塩原層群中部更新統(約 30 万年前)); B, 有翅女王化石; C, コハクに封じ込められた働きアリ(ロシア産).

表 4.3.1. 絶滅した昆虫の目.

単丘亜綱

ムカシシミ目 Monura

双丘亜綱 Dicondylia

有翅下綱 Pterygota

ムカシアミバネ節 Palaeodictyoptera

ムカシアミバネムシ目 Palaeodictyoptera

ムカシカゲロウ目 Megasecoptera

ディクリプテラ目 Dicliptera

アケボノスケバムシ目 Diaphanopteroidea

トンボ節 Odonatoptera

ゲロプテラ目 Geroptera

オオトンボ目 Protodonota

新翅節 Neoptera

原翅亜節 Protoptera

パオリダ目 Paoliidae

多新翅亜節 Polyneoptera

ムカシギス目 Protorhoptera

積翅上目 Plecoptera

ムカシカワゲラ目 Paraplecoptera

アケボノカワゲラ目 Protoplecoptera

直翅上目 Orthoptera

カロネウラ目 Caloneurodea

オオバッタ目 Titanoptera

ムカシサヤバネムシ目 Protelytroptera

新性亜節 Eumetabola

ムカシチビ目 Miomoptera(所属上目不明)

オオサヤバネムシ目 Glosselytrodea(所属上目不明)

4.3.2 昆虫の大量絶滅

化石資料を整理して行くと、古生代から現在まで、少なくとも生物世界は5回の大量絶滅を被っていることが分かる(図 4.2.3)。最も有名なものは白亜紀末期の恐竜の大量絶滅であろうが、大量絶滅を招いた理由は分かっていないものが多い。ただし、天変地異的な異変がある程度一定の時間スケールで地球を襲うと考えて良からう。

第1回目のものはオルドビス紀末のもので、海産生物の57%の属が絶滅した。原因は不明である。2億5000万年前のペルム(二疊)紀から三疊紀にかけて、地球上の生物は最も激しい打撃を被った。海洋では80-95%の種が減り、陸上では78%のハ虫類の科、67%の両生類の科が絶滅している。昆虫類は小形でかつ移動能力に長けており、大量絶滅の影響をほとんど受けていないが、その昆虫類ですらここでは30%の目が減っている。ペルム紀に27目が存在し、うち8目が絶滅、4目が激しく消滅し、3目はかろうじて三疊紀まで生き残り、その後絶滅したとされている(図 4.2.4)。昆虫の中で翅を折り畳める種の出現や、幼生期に水中生活を送り、成体で空中生活を送る種の出現が、厳しい季節的変動と気候的不安定性に対する適応様式の可能性があり、昆虫類が経験した唯一の大量絶滅に関して、環境を乗り切るための形態変化である可能性がある。大量絶滅を引き起こした直接的な原因は不明であるが、少なくとも海水面の低下がおこり、かつ約1000年の間海洋が酸素欠乏状態となったことと、現在の大陸の原形であるパンゲア超大陸が存在し、陸上では火山活動が活発化したことが判明している。小惑星の地球への衝突による可能性もある。この大量絶滅を境に地質区分は古生代から中生代へ変わるが、大量絶滅はその後すぐに起こり、結果として2度のパルスとなっている。現在の生物はこの大量絶滅をかいくぐっ

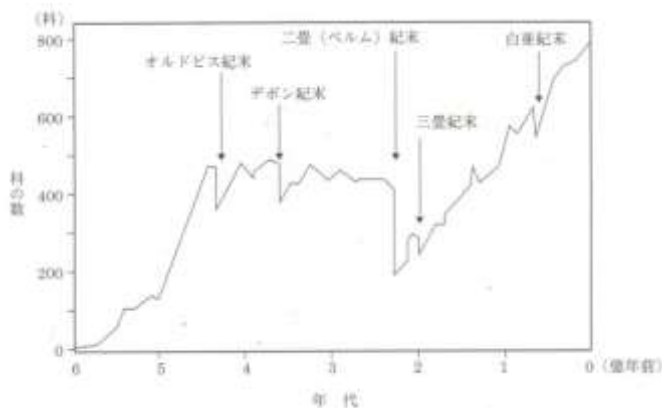


図 4.2.3. 過去の大量絶滅。各年代で得られたハ虫類の科数を示す。科数の減少している部分は大量絶滅があった所を示す。(Erwin et al. (1987)を改写)。

たものの子孫になり、このような大異変が生じた際は、適者が生存するというよりは、単に運の良いものが生き残るようにも思えてくる。

白亜紀末期に起こった約 6500 万年前の大量絶滅では、海洋では 47%の属が減った。陸上では恐竜が絶滅している。約 1 兆トン (10¹⁵ kg)、つまり直径約 10km の小惑星が中米のメキシコ東岸、ユカタン半島、フロリダ半島を囲む部分に衝突したことによる。直径 10km の小惑星が地球に衝突すると、小惑星本体は地下 30km の地殻を突き抜け、マントル層まで達してしまう。衝突の際に地球の地表面は高温状態になり、まず、その急激な変動で多くの生物が死に絶えたに違いない。さらに、衝突によって生じたちりは成層圏を突き抜けて、地上 40km の高さに達し、これらが数年から 10 年程も太陽光を遮ると判断される。このために植物の光合成能力は著しく低下し、また地表の温度の低下ももたらす。生産者の現存量が急激に減少することによって、生物群集は著しく縮小されたものになり、もともと個体数の少ない、多くの食糧を必要とする恐竜のような大形動物ほど減ったのであろうと言う推定が成り立つ。ただし、恐竜は減ったが、昆虫は目レベルでは絶滅したものはなかった。

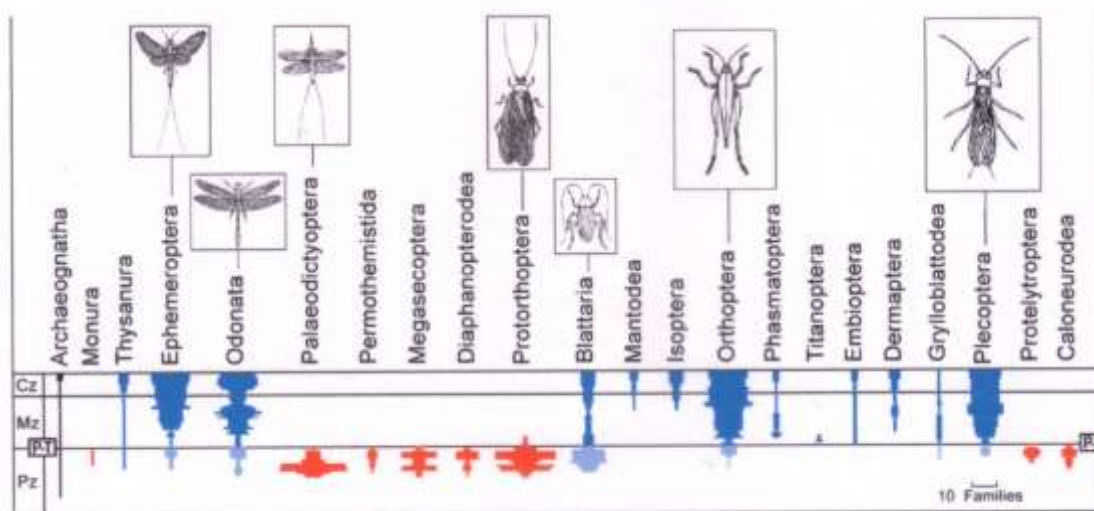


図 4.2.4. 昆虫類の大量絶滅。赤で示したものはペルム紀末期に絶滅した目を示す。(Labandera & Sepkoski, 1993; Labandera, 2005).

4.3.3 翅の起源と進化

従来、昆虫類の翅の起源については、古くから形態学において「側背板仮説(paranotal theory)」と「気管鰓仮説(gill theory)」があり、前者による説明が一般的であった。今日、六脚虫類と甲殻類の鰓脚類が系統的に近縁であることを背景に、鰓脚類の副肢(epipod)と昆虫類の翅を形成する遺伝子で相同なもの(pdm, ap)が複数発見されたことから、昆虫類の翅の起源は甲殻類時代の鰓脚類様祖先種の鰓肢であった可能性が示された。また、生態学的見解から「樹上滑空仮説」と「水面滑走仮説」が見られる。「樹上滑空仮説」は「側背板仮説」に準拠し、「水面滑走仮説」は

「気管鰓仮説」を念頭に置いたものである(図 4.2.5).

さらに近年, 「側背板仮説」と「気管鰓仮説」を融合させて説明しようとする研究成果が出ている(Niwa et al., 2010). 翅形成に重要な役割を果たす *wg*, *vg*, *ap* の 3 遺伝子が, イシノミの腹刺, カゲロウの気管鰓形成にも働き, 機能する位置が可変であることが示唆された. ただし *wg*, *vg* は体節側方で発現し, *ap* は背板の縁の部分で発現する. よって, *ap* によって縁が決められ, 「原基」が誘導され, *wg* と *vg* により原基がシート状に伸ばされることで翅が形成される可能性を持つことになる. 翅の進化の問題については, 鳥類も同様であるが, 翅の形態が出来始めるが, 飛翔には使えない段階をいかに機能面で説明するかが, 大きな問題であった. しかし, 昆虫の翅の発現において, この様式での翅の獲得であれば, 翅が中間的な段階を得ずに急速に形成されることも推測される.

分子系統解析の結果によると, 昆虫の翅の獲得は 4.06 億年以前(デボン紀初期以前)となる. を獲得した昆虫の祖先の化石記録で, 最も古いものは古生代石炭紀(約 3 億年前)のムカシアミバネムシ目 *Palaeodictyoptera* である(図 4.2.6). この時代の昆虫は, 現代の昆虫に比べ非常に巨大なものも多く, オオトンボ目 *Protodonota* の開張 70 cm のメガニウラ属 *Meganeura* トンボや巨大なゴキブリ目の種が化石で得られている. 当時は酸素濃度が高かったことが巨大化の理由として考えられる他に, 天敵が非常に少なかったことも理由として考えられる. ムカシアミバネムシ目には現代の昆虫のように 4 枚翅ではなく, 前胸背板にさらに短めの 1 対の翅を持ち, 合計 6 枚

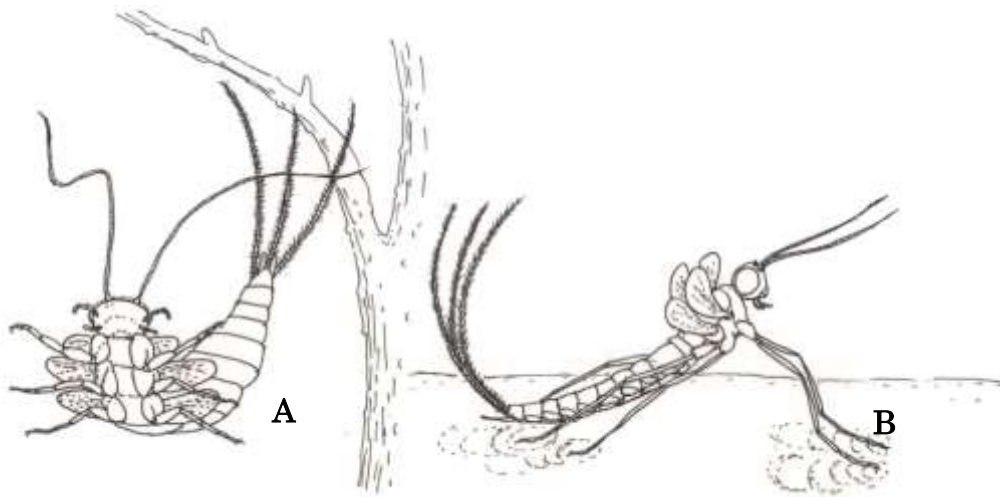


図 4.2.5. 昆虫の翅の進化についての初期状態を示す仮説. A: 樹上滑空仮説, B: 水面滑走仮説.

「樹上滑空仮説」は, 胸部背板側面から翅の基となる構造物が発達したとする「側背板仮説」に準拠し,

「水面滑走仮説」は, 水生昆虫の気管鰓が翅に変化したとする「気管鰓仮説」が念頭に置かれている.

(Grimaldi & Engel (2005)を略写).

翅となっていたグループが存在する(4枚翅のグループも存在する. 大型のものでは開張 40 cm 以上のものが知られている). 短い前翅 2枚は流体力学的な数値解析の結果, 後に続く 4枚の翅の揚力, 抗力を減少させ, 翅全体の滑空性能を悪化させることが推測された. そのため, この最前翅の存在意義は飛翔以外に役立つ可能性がある. ムカシアミバネムシ類は絶滅し, 昆虫類の翅は 4枚, さらに 2枚へと変化して行った.

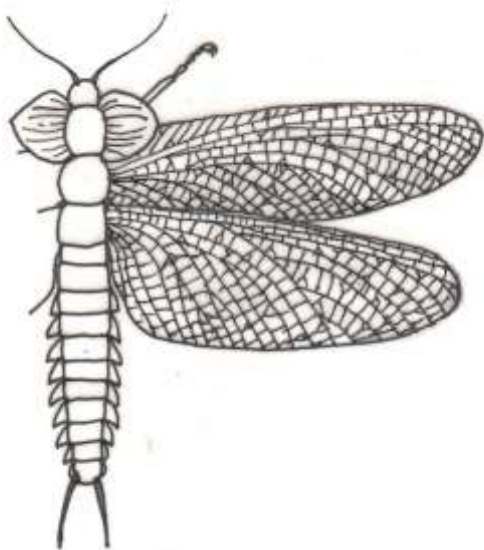


図 4. 2. 6. 六枚翅を持つムカシアミバネムシ類の化石からの復元図(Palaeodictyoptera, Dictyoneuridae).

第5章 環境と昆虫

5.1 生態系の概念と構造

ある地域に住む全ての生物と、その地域内の非生物的環境をひとまとめにし、機能系として捉えたものを生態系と呼ぶ。鳥瞰的に表記するならば、生態系は生物群集と無機的（非生物的）環境に大別することが可能であると言う事になる。生態系を構成する生物群集は、機能面から生産者、消費者、分解者に区分して理解される場合が多い。また生態系のシステムとして、主として物質循環やエネルギー流に注目するケースが多いが、これらの他に、第三の流れとして情報量の伝達および維持機能に重点をおいた考え方も存在する。

研究対象となる地域から、海洋生態系、湖沼生態系、砂漠生態系、草原生態系、森林生態系、都市生態系等の区分もあり、その広がりも数滴の水から地球大気圏を越えて宇宙生態系までさまざまである。

概念

生態系”Ecosystem”という用語は、タンズレー(A. G. Tansley, 1935)の造語で、植物と動物が共同体的な関係を持っているとするクレメンツ(F. E. Clements)らの生物群集の概念を否定し、それよりはバイオーム（生物群系）に環境を加えた力学系を考えるべきだとして提唱されたものである。しかし、その後の使用法はさまざまで、ほかに、生物は環境無しには生存できないことを強調する意味で使用する場合や、個体群とその主体的環境を合せた系(生活系, life system もこれに近い)とする場合等もある。近年では種間の繋がり的重要性を評価し、共生系という言葉も作られている。

歴史的に見ると、植物群集の研究からスタートし、やがて動物群集をも取り込む形で発展して来た。さらにはそれらに物理的（無機的）環境を加え、システムを重視する系として理解されるに至っている。

生物群集の構造

生物は日照、気温、土壌と言った周りの無機的環境条件の影響を受けて生息していると同時に、生物間でも互いに関わりを持ちながら生活している。生態系の中で生物に機能する力として、作用、反作用、相互作用が認められている。無機的環境要因が生物に与える影響のことを作用と呼び、生物が環境に働きかけて影響を与えることを反作用（環境形成作用）と言う。また、生物どうしが互いに影響を与えあうことを相互作用と呼んでいる。

生物間の相互作用にはさまざまな形のものが存在する。これらはまず同種個体群内に見られる種内相互作用と、異種個体群間に見られる種間相互作用に大別される。種内相互作用は言わ

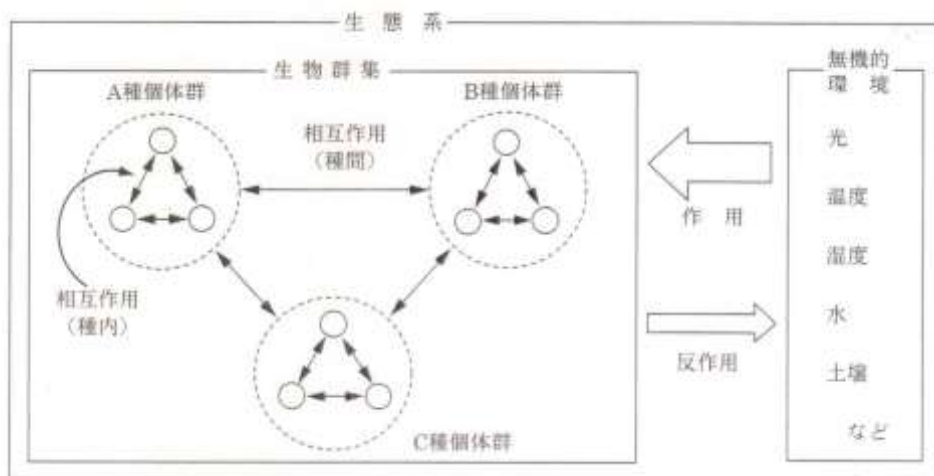


図 5.1.1. 生態系の概念.

ば個体群の内部構造を示すもので、順位制，なわばり制，リーダー制あるいは社会制と言ったものが見られ，雌雄の関わりや家族形成もそのような内部構造の基本単位の一つであろう．種間の相互作用は生物群集を構成する非常に重要な関係である．特に捕食-被食関係は生物群集の構成に大きく影響を及ぼしているものと思われる．

食物連鎖

生物群集を構成する生物個体群は，栄養の取り方を基準に区分すると，無機物を有機物に合成して生活する生産者，他の生物体を栄養分として取り込み生活する消費者，生物遺体や排泄物から栄養分を取り込み生活する分解者（還元者）に大別される．分解者は有機物を無機物の段階にまで分解する菌類や細菌類を指すが，消費者と分解者の明瞭な区別点は存在しない．消費者は生産者を食物としている第一次消費者（草食動物）と，他の動物を食物としている第二次以上の高次消費者（肉食動物）とに分けることが可能である．

食う，食われると言った関係の連鎖を食物連鎖と呼ぶ．実際の生物群集の中には多くの生物種が存在し，これらの捕食，被食関係は複雑な網目状に入り組んだ状態にある．このことを食物網と呼ぶ．生産者から高次消費者までの量的な関係は正ピラミッド状となり，生態ピラミッドと呼ぶ．また，通常，陸上生態系では緑色植物が食物連鎖の起点となり，通常食物連鎖（生食連鎖）と同時に，落葉からスタートし，土壌動物が多く関与する腐食連鎖に区分される．一方，海や池沼の生態系では量的に植物プランクトンが生産者の役割を果たしている．

5.2 環境への適応

生物はさまざまな環境に生息している。100℃の温泉，地下 3,000m の岩盤，石油の中と言った場所にも細菌類であれば見られる。どのような環境であれ，そのような環境に適応的な形態や生態を獲得してきたものが生き残ってきた生物進化の結果であると言える。

生物の生活様式に特に強く影響を与える要因は，一般的には温度や湿度と言った気候であろう。日本では緯度が1度上がると気温は1℃低下する。距離で示すと 100km 北上すると1℃下がることになる。垂直的には 1,000m 登ると約6℃下がり，湿潤断熱減率と呼ばれる。日本のような四季のある気候にすむ動物では，しばしば季節によって形態に変化が見られる。哺乳類では春と秋に体毛が抜け変わり，夏毛は短く冬毛は長めに生えて体温調節に役立てる。ノウサギやオコジョでは，夏は褐色で冬は白色となり，色彩まで大きく変わる。昆虫類のチョウでは春に出現する個体と夏に出現する個体とで，体の大きさや色彩が異なり，中には同じ種とは思えないほど色彩が異なるものもいる。動物は形態も含めて気候にうまく適応させて生きているようだ，ここでは環境条件の中で，温度を主軸とした気候が昆虫を中心に生物に与える影響を見て行く。

ベルクマンの規則

鳥や哺乳類と言った恒温動物では，近縁な種間で寒冷地に住む動物ほど大型化する傾向が認められることが 18 世紀の中ごろにベルクマン (C. Bergmann) によって主張された。緯度に伴うトラ，ノウサギ，シカ，クマ類などの体の大きさの変化の例が有名である。この現象を「ベルクマンの規則」と呼んでいる。

ベルクマンは，体が大型化するほど単位重量（容積）あたりの表面積の割合が減少し，体温が奪われにくく，よって体温を保持する必要性の高い北方ほど，放熱量が小さくなる表面積の割合の小さくさせ，かつ脂肪を大量に蓄えることのできる大型の個体になるという説明をしている(体温保持仮説)。数理的に球の表面積と容積の関係を図 5.1.1 に示した。体のサイズ（ここでは球の半径）が大きくなるほど，表面積の割合を示す S/V は急激に小さくなる。この傾向は系統的に近縁な種間で有効とされる。ただし，非常に有名な規則である割には具体的な研究があまり行われておらず，近年，生物地理学で注目されている研究領域の一つである。

ベルクマンの規則は、例えばシカの仲間とかウサギの仲間と言った系統的に近縁な種間を対象としたものである。一つの種の中でも南方に棲むものは体が小さく，北方にすむものほど体が大きくなるという現象も知られている。こちらは「ジェームスの規則」と呼ばれており，ベルクマンの規則とは別個に考えるべきである。変温動物の昆虫類でも，ベルクマンの規則が当てはまる例がいくつも知られているが，現象の説明は体温保持仮説とは別に考える必要がある。

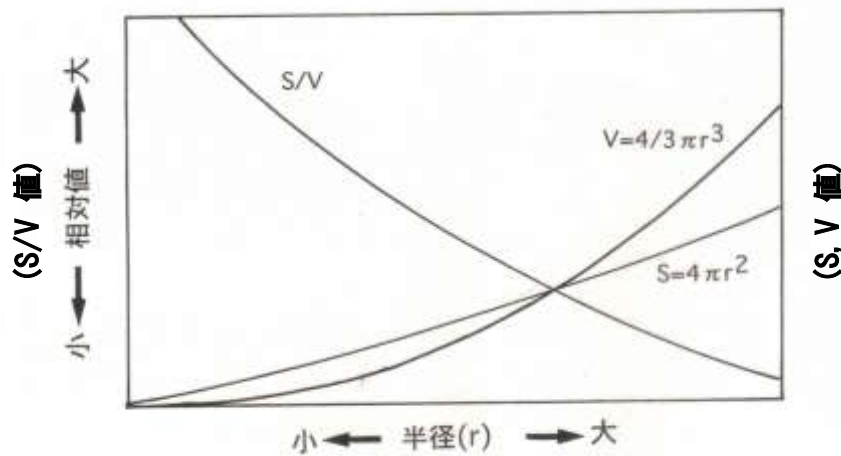


図 5.2.1. 球体での表面積と体積の関係.

生物体を半径 r の球と仮定すると、表面積/体積(S/V)は大型化に伴って減少して行く。計算上は、 $S=V$ となる半径(r)値は 3.0 で、その時の S 値, V 値は ca.113.0973, $r=4.0$ の場合 $S=201$, $V=268$ となる。 $S/V=3/r$ であるから、 $r=3.0$ の時の S/V 値は 1.0 となる。

ジェームスの規則

体のサイズが寒冷地に住むものほど大きくなる傾向が、同一種内の個体群間でも認められ、系統内での規則性と種内に見られる規則性を区分すべきとの指摘があり (James, 1970; Blackburn et al., 1999) 種内に見られる規則性を近年ジェームスの規則と呼ぶことが提唱されている。例えば、高温動物では日本のカワラヒワが北海道、本州、九州と南の個体群ほど体のサイズが小さくなり、変温動物の昆虫では、キスジノミハムシが高緯度地域のものほど体サイズが大きくなることが知られている。

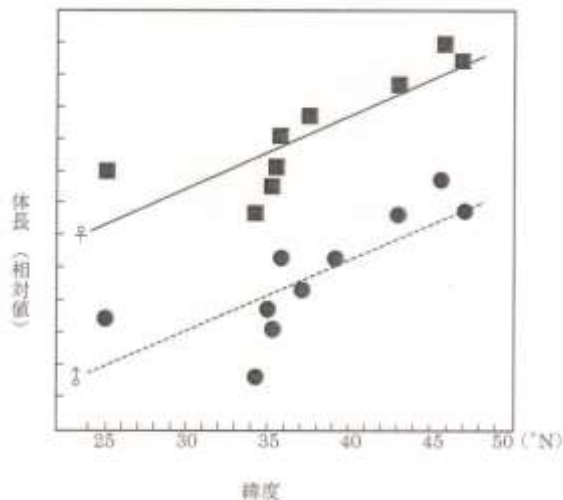


図 5.2.2. キスジノミハムシ *Phyllotreta striolota* における緯度と翅長の関係. (Masaki, 1967 より作成).

変温動物の温度に対する適応

変温動物の昆虫類においてもベルクマンの規則やジェームスの規則が成り立つものがあることが知られており、前者にはチョウの一部の科、ヨーロッパのアリ類の例があり、後者では北米のアリジゴク的一种や日本のキスジノミハムシの例(図 5.2.2)が存在するが、具体例は非常に少ないと言えよう。

これらの現象を説明する仮説として次のものがある。ベルクマンの規則を説明しようとする仮説は、体温保持仮説の他にも、以下のように大型の種ほど移動能力が高くより北方に侵入できたとするもの(移動能力仮説)、冬の食糧不足を乗り越えるためには小型種は栄養を十分に貯えることができず、大型種ほど冬を乗り越りやすいとするもの(越冬仮説)、北方ほど食物の量が季節によって大きく変動し、餌不足の時期を乗り越るために体を大きくさせている(資源変動仮説)等色々あり、実際には研究例も少なくほとんど決着がついていない。

体温保持仮説 (Heat conservation hypothesis)

体温を保持するために北方のものが大型化した。恒温動物での大型化を説明するものであるが、昆虫のような変温動物では該当しない。

系統-競争仮説 (Phylogenetic hypothesis)

体の大きい種が競争上有利で生き残り、それが種分化をとげた。ベルクマンの規則を説明しようとするもの。

移動能力仮説 (Migration ability hypothesis)

大型の種ほど移動能力が高くより北方に侵入できたとするもの。

越冬仮説 (Starvation ability hypothesis)

冬の食糧不足を乗り越るためには小型種は栄養を十分に貯えることが出来ず、よって小型のサイズの種は冬期のある環境には不適で、大型種ほど冬を乗り越りやすい。

資源変動仮説 (Resource availability hypothesis)

食糧の変動性が季節によって大きく異なり、このことが体のサイズを大きくさせている。越冬仮説に類似の仮説。

その他に、日照時間や温度に対する遺伝的応答によるとするもの、餌のサイズに対応したとするもの、競争種に対する形質置換によるとするもの、細胞の大きさが北方ほど大きくなることによるとするものなどがある。特に最後のものは誤りで、北方のものほど細胞が大きくなるという事実はない。

昆虫類では大型の種は熱帯・亜熱帯地方に見られる。熱帯域に近づくほど大型化する現象を「逆

ベルクマンの規則」と称する場合があるが、多くは熱帯域の大型種のみに着目し、体サイズが緯度や温度に沿ったクラインが示されるかの検証を欠くものが圧倒的に多い。熱帯域では同一の系統群の中で大型種が見られるのみならず、小型の種も多い実感を持つ。昆虫類では、熱帯域ほど種多様性が高く、体サイズのバリエーションが大きいと理解した方が良いように思える。

アレンの規則

寒冷地にすむ恒温動物ほど、耳、吻、首、肢、尾などの突出部分が短くなる傾向が認められアレンの規則(Allen's rule)と呼ばれている。突出部が少ないと、体表面積が少なくなり、体表からの熱の発散を防ぐことができるので、寒冷地に対する適応と考えられている。

ベルクマンの規則とアレンの規則を組み合わせると、寒冷地の恒温動物ほど大型化し、かつ突出部分が小さく丸みを帯びた形になると言うことになる。

グロージャーの規則

鳥、哺乳類において、乾燥、冷涼な気候下で生活するものは、湿潤、温暖な気候下で生活するものよりもメラニン色素が少なく、明るい色彩を呈すると言う規則で、昆虫類でもこの傾向が認められるとされる。ただしこのグロージャー(Gloger)による規則に添わない場合も多く、規則としての有効性について検討の余地が多く存在する。

5.3 地球温暖化と昆虫

近年、地球温暖化の影響により、世界各地で異常気象が生じている。日本列島も近年、夏は酷暑の連続で、熱中症患者が各地で多発している。さらに数度に渡る台風の直撃により、酷い風水害までもが広がっている。ここでは、温暖化現象に関連した昆虫類の動向について見て行く。

北上する南方系昆虫類

急速に進んでいる温暖化を実感するのに、従来見られなかった南方系のチョウが、身近に多く見られるようになった変化に注目すると分かり易いだろう。例えば、本州では西日本にだけ見られたツマグロヒョウモンが、今日関東地方一円の市街地に多く見られ、東北地方北部にまで分布が広まっている。このチョウはオスとメスとで色彩が異なる。メスの前ばねの先は黒く、体に有毒成分を持っているため鳥が嫌うチョウのカバマダラに擬態したものとされている。現在、多くの場所で最普通種の一つとなっていることから、目にすることも多いはずである。本種の擬態のモデルとされているカバマダラも、琉球列島から分布を北上させ、現在九州本土に生息している。

ナガサキアゲハも関東地方において多く見られるようになった。名前からも分かるように南方系の種で、1940年代までは九州および四国南部までの分布であった。しかし、1970年代になると、顕著な分布の北上が見られ、1980年代には近畿地方に到達し、東海地方を経て1999年には関東地方で発見された。その後、関東地方では密度を増し、今では住宅地で見かける大型の黒いチョウは本種である場合が多くなってしまった。

ヤクシマルリシジミは、1950年代の段階では本土では鹿児島や紀伊半島の南端を分布の北限としていたものであるが、関西地方、近畿地方へと次第に分布を広げ、2008年には東京で発見されるに至った。ナガサキアゲハもヤクシマルリシジミも約60年をかけて関東地方に到達している。

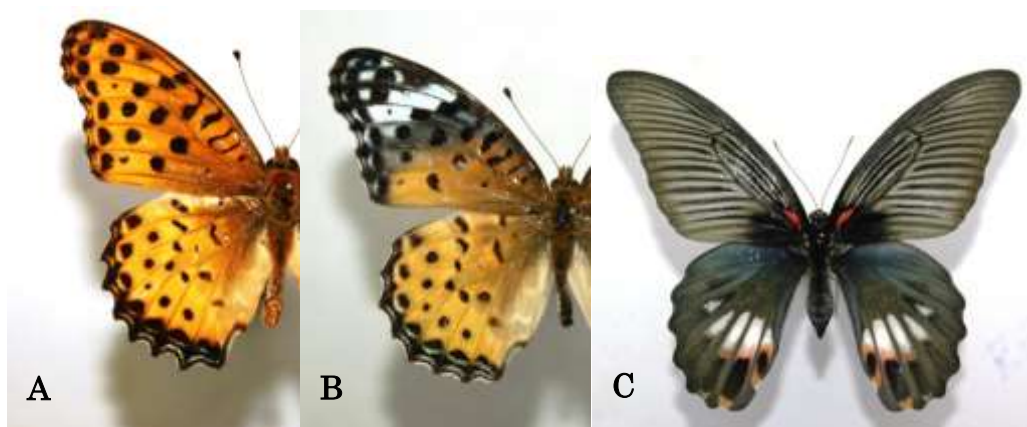


図 5.3.1. 分布を北進させるチョウ類. A, B, 関東地方で普通種となったツマグロヒョウモン *Argyreus hyperbius*, (A, オス; B, メス). C, 60年をかけて九州から関東地方に分布を拡大させたナガサキアゲハ *Papilio Memnon* (メス).

このように分布を北上させたことにより、以前は見られなかったが、今日近畿や関東地方で普通に見られるようになった種は多く、クロコノマチョウやムラサキツバメ、イシガケチョウなど 10 種を越える。東北地方においてもウラギンシジミやムラサキシジミ等が分布を北に広げており、秋田県を分布の北限としていたクロアゲハとヤマトシジミは本州北端の青森県に到達した。温暖化が主要因と推定されるこのような急速な生物相の変化は、さまざまな形で地域の生態系に思いもよらぬ影響を与える可能性がある。

野外で、見つけやすいチョウ類では、分布の北上化が把握しやすい。しかし、それ以外のさまざまな昆虫類でも北進現象が知られている。カメムシ類では、ヨコヅナサシガメ、オオキンカメムシ、キマダラカメムシ、シロクチブトカメムシなど 20 種以上もの種で北進現象が知られている。甲虫類では、ラミーカミキリ、アルファルフアタコゾウムシ等 30 種以上が知られている。

キマダラカメムシやシロクチブトカメムシは従来、九州以南で知られていた種であるが、急速に分布域を北方に拡大させている。ヨコヅナサシガメも九州に生息していたものが、1970 年代に関西地方に分布を広げ、1990 年代に関東地方に侵入した。現在、関東地方では公園等の樹木で普通に見かける種となっており、さらに東北地方に分布を広げつつある。キマダラカメムシは多種多様な植物を加害する。ヨコヅナサシガメは強力な捕食者であることから、生態系に大きな影響を与える可能性があると考えられている。

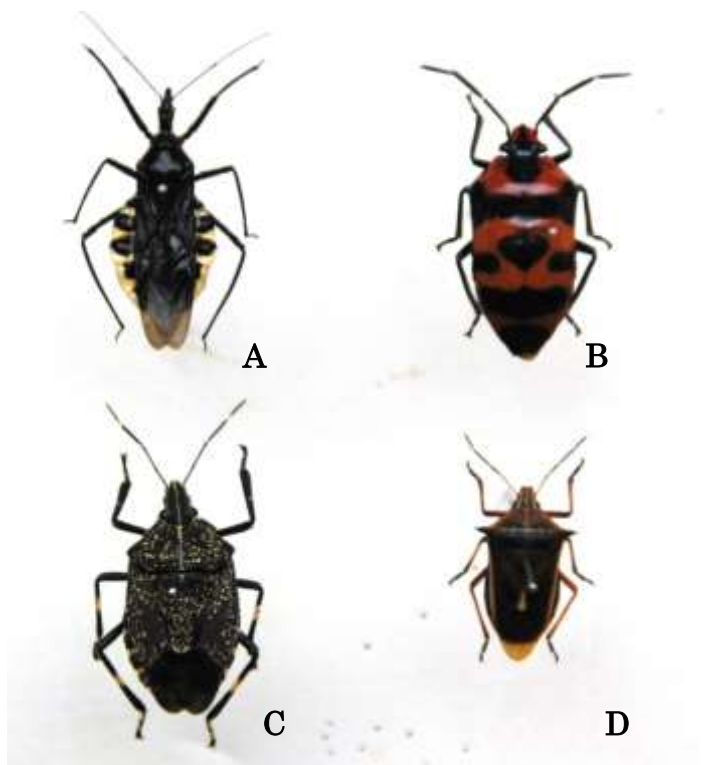


図 5.3.2. 分布を北上させる南方系カメムシ類. 1; ヨコヅナサシガメ *Agriosphodrus dohrni*; 2, オオキンカメムシ *Eucorysses grandis*; 3: キマダラカメムシ *Erthesina fullo*; 4, シロヘリクチブトカメムシ *Andrallus spinidens*.

ハチ類では、イラガセイボウやアメリカジガバチの分布の北上が激しい。イラガのマユに寄生するイラガセイボウ(図 5.3.4)は、1930年代までは九州のみに知られていたが、1940年代に入ると兵庫や大阪で生息が確認され、1960年代初頭に関東地方で生息が確認された。日本海側で、1年に約5kmずつ北上して行くことが確かめられている。さらに、1980年代には東北地方に侵入している(図 5.3.3)。関東地方では今日、イラガへの本種の寄生率は50%を越えており、イラガ個体群は影響を受けているであろう。本種は侵入後およそ5年後には寄生率50%を超えるようになる。一方、クマゼミの分布の北限は、神奈川県箱根山麓と三浦半島の城ヶ島で、長い間分布は留まっていた。しかし、近年本種は北上をし始め、現在関東地方一円で鳴き声が聞かれるようになった。本種は、早朝から大音響で鳴くために生息を認識しやすい。また、以前から生息していた西日本では、都市域で大発生を繰り返すようになり、ヒートアイランド効果を受けている可能性があると言われている。

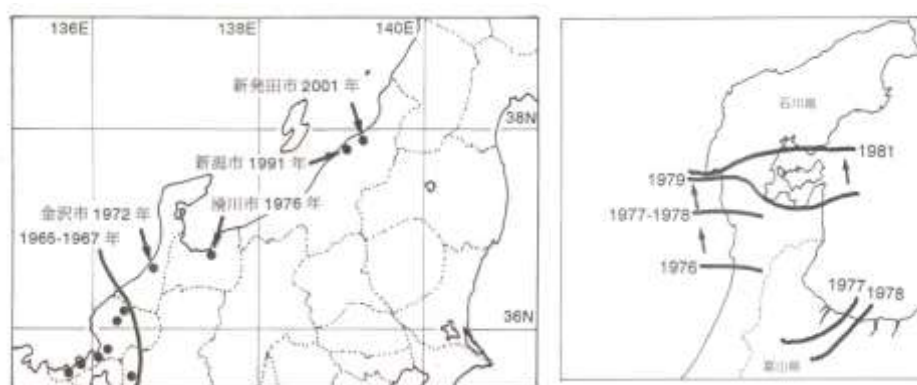


図 5.3.3. 日本海側でのイラガセイボウ *Chrysis shanghaiensis* の北進状況。(寺山, 2005).

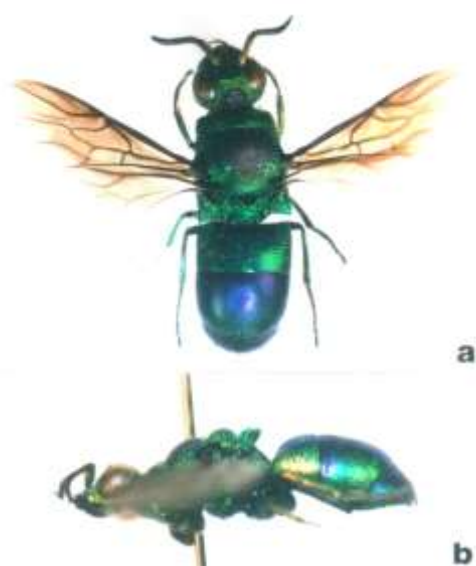


図 5.3.4. イラガセイボウ *Chrysis shanghaiensis*, (a; 背面; b, 側面).

昆虫の北進現象は、特定のグループに見られるものではなく、多くのグループに見られる現象であることを示している。このような北進現象を説明するのに、地球温暖化に加え、交通網による人為的分布拡大、餌資源の拡大等を引き起こす物流の移動、都市域のヒートアイランド化など、複数の人為的要因が関わって多変量的に引き起こされている可能性が高い。いずれにせよ多くの昆虫類で、これまでにない急激な変化を見せている。

害虫類の北進

北進現象は南方系の昆虫類が分布をより高緯度地域に広げて行く現象である。同時に農業害虫やヒトに被害を与える衛生害虫は南方系の昆虫に多い。近年、幾つかの重要な農業害虫でも北進化が見られる。また医動物学の観点から、ハマダラカやヒトスジシマカの北進に伴い、マラリアやデング熱が世界に蔓延する危険性が言われている。

フタテンチビヨコバイ、ミカンキジラミ、アリモドキゾウムシ等分布を拡大させつつある農業害虫が報告されている。また海外からの侵入も多く、昨年、世界的な大害虫のツマジロクサヨトウが日本で発見され、当初沖縄と九州から見つかったものが、一気に高知、茨城で発見されている。

農業害虫では、農作物や園芸植物が広く栽培されるようになることで、その植物を利用する昆虫も分布を広げやすい。そして、温暖化が進むことで、より北方の地域で発生が見られ、密度を増すことになる。日本ではビニールハウス栽培が盛んに行われている。ビニール栽培では、冬期も温度が高く保たれ、そのために害虫類が越冬可能となりやすい。ハウスの害虫を調べると、オンシツコナジラミやミナミキイロアザミウマ等多くは熱帯や亜熱帯性の冬眠習性を持たない外来害虫である。

ウリミバエやミカンコミバエは果実の大害虫である。琉球列島において、莫大な予算と人員を導入して根絶させた経緯がある。沖縄県ではウリミバエの根絶に 20 年をかけ、延べ人員 32 万人、費用 170 億円をかけて根絶させている。しかし、沖縄県では近年頻繁に侵入事例が確認されている。ミバエ類の場合、温度が上がることで、生存確率が高まることが知られており、さらに生息可能地域も本州にまで広がり、農業被害が増すことになる。

ヒトスジシマカは、本来亜熱帯以南に生息する蚊であるが、新興感染症のデング熱やジカ熱を媒介する衛生害虫である。デング熱は世界で年間約 1 億人が発症していると推定されている。2014 年に東京都内で、国内感染者 100 名以上の患者を出し注目されが、国内感染者はその後も生じている。1950 年頃までのヒトスジシマカの生息域は栃木県が北限であったが、その後分布を北上させ、2016 年に青森市にまで到達している。温暖化の進行で、病原微生物の運び屋となる昆虫が生息域を増大させている(図 5.3.5)。

現在、世界人口約 77 億人の 6-10%の人が毎年マラリアに感染していると言われている。死亡率は高く、毎年 250 万人もが命を落としている。マラリアはハマダラカが媒介するのであるが、温暖化が進めばマラリアの流行危険地域が増加し、感染者の割合も増加する。年平均気温 1 度上昇によるハマダラカの分布の北上により、1-2 億人以上の感染リスクが増えると言われている。

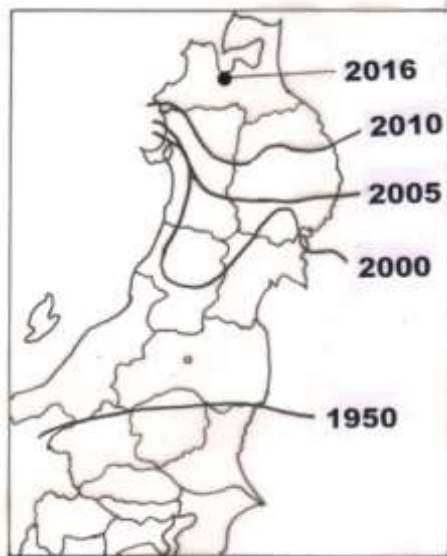


図 5.3.5. ヒトスジシマカ *Aedes albopictus* の東北地方における分布拡大.

日本では時間をかけて一度マラリア病原虫の根絶に成功している。しかし冬期の気温が 3-5 度上昇すると、日本もマラリア流行可能地帯に入り、マラリア流行の危険が生じて来る。

北進現象の要因

昆虫の北進現象について、その要因として大きく 2 つの仮説が上げられている。一つは、外的環境である気温の上昇そのものが北へ分布を押し上げているという外因説である。もう一つは、北上の原因は環境の変化そのものよりも、むしろ休眠性の変化や食物の転換など、昆虫自身の適応によると言う内因説である。内因説を採用すると、適応性の低い種は分布を北上させにくく、種によって顕著に北進している種とそうでない種が存在することの説明が容易となる。

ナガサキアゲハでは、蛹が休眠に入るかどうかは光周性に支配されており、主に幼虫期の日長（1日の昼間の長さ）で決まる。本来の生息地の個体群と、北進によって新たに分布するようになった地域の個体群の間では、卵期間、幼虫期間、日長差による休眠率のいずれも差がないことが示された。昆虫の休眠性を表す指標にさらに休眠深度がある。高緯度地域になるほど冬が早く到来し、長く続く。もし休眠が浅く、短期の内に羽化すればその個体の生存は不可能となる。この休眠の深さでも地域による差異は認められなかった。以上から、ナガサキアゲハは、体内の生理的な変化は伴わずに北進を続けて来たと判断される。ナガサキアゲハの北進を制限する要因は、恐らく気温で、かつ夏期の気温よりも冬期の温度条件が重要なようだ。冬期の最低気温が -3.8 度以上で、かつ最低気温 0 度以下の日数が 52 日以下の地域では約半数の個体が生き残り、冬を越せるという結果が出ている。

南方系昆虫にとっては、冬期を越せるかどうか、そこに定着できるかどうかの最も重要な要因となる可能性がある。ミナミアオカメムシでは1月の平均気温5度が分布の北限になっており、温暖化に伴いこの等温線が北上することに沿って分布を北進させている。しかし、8月の酷暑の条件下では、死亡率の増大や発育の遅延と言った明らかな高温障害を引き起こすことが判明した。熱帯性の昆虫であっても単純に高温条件が有利とはならないのである。

寒地適応性の昆虫が温暖化により、より高緯度地域や高標高地域に追いやられ、絶滅の危機に瀕することは十分に想像可能である。しかし、南方系昆虫類も温度適応の幅が狭く、動植物には環境の変化に適応する能力が備わっており、生き残って行くとされている。しかし、今日の地球温暖化による急激な環境の変動には対応できない種が多く存在するだろう。生物の適応には限界があり、急速に生理的特性を変化させるとは限らない。

生物間の相互作用に生じるミスマッチ

近年、ソメイヨシノの他多くの植物の開花日が年々早まる状況にある。英国でも同様で、約400種の植物の開花資料から、ここ10年間で平均4.5日も開花が早まっていることが判明している。昆虫でも出現時期に変化が生じている例が出ている。今日、クマゼミやアブラゼミ、あるいはコオロギ類の初見日が顕著に早期化している。その一方で、モンシロチョウやアキアカネでは初見日がむしろ遅くなっている。単純に平均気温のみで出現時期が決定されているものでもなさそうで、夏期の降水パターンや梅雨、冬期の状態等の気候変動が昆虫類の出現時期を攪乱させている可能性がある。

温暖化により、生物の出現時期が異なって来ると、どのようなことが生じるだろうか。ヨーロッパでは、鳥がヒナを育てる時期に餌が確保出来なくなった例が幾つも知られている。例えば、渡り鳥が春先に渡って来て、巣を造り、ガの幼虫を雛に与えて育てる。従来、雛を育てる時期に餌であるガの幼虫を大量に得ることが出来ていたのだが、温暖化により植物の開葉時期と生育が早まり、ガの幼虫の成長も早まった。そのために雛に与える餌を多く必要とする時期に、餌であるガの幼虫は蛹となり得られなくなってしまったのである。渡り鳥の渡りのタイミングは、既年リズムにより遺伝的に決定されているので、植物の成長のタイミングに合わせる事が出来ない。植物、ガの幼虫、鳥と言う食物連鎖が温暖化により断ち切られてしまった。

日本でも春に植物の開花が早まっている。北海道において、訪花昆虫のマルハナバチ類は、冬眠から覚めるとさまざまな花を訪れるのであるが、植物の開花時期がマルハナバチの出現と合わなくなり、そのために植物の受粉率が低下し、早春に開花する植物の個体数が減少するという報告が出ている。クスノキ科のシロダモは、宮城県および山形県以南に生育している。このシロダモの新葉に虫こぶを造って成長するシロダモタマバエが、九州では新葉に出現に合わせて出現し、産卵する。しかし、東北地方では、シロダモの葉の伸長時期とタマバエの羽化時期が合わず、タマバエは生息しない。温暖化が進めばさらに2種間の生態的な同調性が崩れ、生息域が変化するだろう。

このような種間関係のミスマッチは海洋でも起こっている。近年、マイワシの量が1980年代

の1%にまで激減していると言う驚くべき数字になっている。原因は植物プランクトンの発生時期が変わったためにイワシやニシンの稚魚が成長しにくくなったことによるらしい。地球温暖化により生物間の相互作用のバランスが見えないところで急速に崩れて行き、ひいては広域な生物群集全体の攪乱を引き起こす事態が危惧される。

山地生態系の攪乱

年平均気温が2度上昇すると、現在の平均気温を維持するためには高緯度地方に200 km移動する必要がある。山岳部では300 m上方へ移動する必要がある。現在、ヨーロッパアルプスの高山植物が温暖化を感じ取り、さらに高い場所へ移動していることが明らかとなっている。これらの植物が最終的に山頂にたどり着いてしまったら、もはや逃げ場はなく、絶滅するしかない。山頂にたどり着かなくとも、円錐形の面積計算から、高地へ上がるほど生息面積が極端に狭められて行くことになり、絶滅確率は非常に高くなって行く。温暖化が北方系の植物の分布を高緯度地域や山の上方へ追いやめることは、動物にも当然当てはまる。日本のチョウ類では、高山チョウを中心に、日本のチョウの約1割に当たる少なくとも22種の高地性のチョウが、このまま温暖化が続けば絶滅する危険性がある。南方系種の北進現象は多く取り上げられているが、北方系種の分布南限の北上化についての研究は少なく、報告例は非常に少ない。



図 5.3.6. 北方系のチョウ類. A, クジャクチョウ *Inachis io*; B, タカネキマダラセセリ *Carterocephalus palaemon*. クジャクチョウは、近年日本の分布の南限付近での記録が見られなくなっている。タカネキマダラセセリはユーラシア大陸北部に分布し、日本では本州中部山岳地帯の標高 2000m程度の高地に生息する。

国連の気候変動に関する政府間パネル(IPCC)は、2100年頃には現在より4.3度平均気温が上がり、平均気温が4度上がると、現在標高1000-1500 mの範囲に見られる日本のブナ林の生息に適した土地は1/10に減少する。また、気温上昇の乾燥化によって、多くの山地性の植物が生息しにくくなると考えられている。

今日、ブナ林の昆虫類に異変が起こっている。ブナアオシャチホコやブナハバチ等の昆虫類が、近年各地で大発生を繰り返している。この原因として温暖化による積雪量の変化が推定されてお

り、消雪速度の変化がブナの開葉時期を変化させ、その影響を食植性昆虫類が受けた可能性がある。

温暖化現象については、夏期の暑さが話題となりがちであるが、気候温暖化に伴う冬期の気温の上昇が多くの生物に影響を与えているだろう。尾瀬ヶ原では近年の異常気象により積雪量が少なく、植物の成長が不十分となり、それがシカの餌不足を招き、シカが湿生植物群落を食べ荒らす結果となっている。琵琶湖では、山からの雪解けの水が入らなくなり、これによって春先の湖の水の回転が起こらなくなって、貧酸素水塊が出現するようになった。そのために魚類の大量死が起こっている。

生態系レベルで考えると、急速な環境に変化により、本来の生物同士の関係が寸断され、これによって多くの種が危機に瀕する可能性が出て来よう。平均気温 4 度の上昇で、地球上の全生物種の 40%におよぶ大絶滅の危険性があるとの予測結果すら存在する(IPCC 報告書)。

5.4 熱帯の多様性と多様性の緯度傾斜

熱帯、特に熱帯多雨林での生物多様性の高さは傑出している。植物で見ると、マレーシアのパソ林での調査では50haに何と814種もの高木が見られる。カリマンタンでは1haに700種が見られ、これはアメリカ合衆国とカナダの高木種数のほぼ等しい。スマトラの多雨林では0.37haに276種の高木が見られている。日本の落葉広葉樹林での高木の種数はせいぜい20種程度である。また、日本全土の高木種数であっても400種程である。

動物でも昆虫類の多様性は取り分け注目に値する。19世紀に南米で採集調査を行ったベーツが1時間の散歩で700種ものチョウを採集した話は真偽の程はともかくとして有名である。インドネシアの熱帯多雨林では、わずか13km²に約850種のカミキリムシが確認された。日本全土に生息するカミキリ、あるいは北米大陸のカミキリの総種数とほぼ等しい。

脊椎動物を例に挙げると、マレーシアの約20haを3日間探索し、鳥144種、哺乳類64種を確認した例や、ボルネオのサラワクの一つの森で53種ものカエル、31種のヘビ、31種のトカゲが見られたと言う例がある。

海洋においても熱帯での多様性が高い。特にサンゴ礁での多様性の高さが指摘されている。オーストラリアの東側にあるグレートバリアリーフの3m x 1.5mのサンゴ塊に75種の魚が見られた例がある。亜熱帯であるが、日本の琉球列島でも30分程のサンゴ礁での潜水で40種以上の魚を見る事が可能である。

植物と動物の種多様性は基本的に相関する。植物種数が多ければそれに専門化した動物の種数も多くなる。従って、植物の種多様性の高さを説明できれば、熱帯での動物の多様性も説明可能であると言う論理がある。1970年代までに熱帯の植物多様性を説明する仮説として、種子捕食説(Janzen, 1970: 種子の捕食が激しいので親樹のまわりに幼木が生えにくい)、攪乱説(Connell, 1977: 頻繁な攪乱が競争的排除を中断させ種を共存させる)、栄養モザイク説(Aston, 1969: 親樹の下の土壌はその種に必要な微量元素が枯渇している。循環網目説(Pianka, 1978: 競争の強さの回路が終わりのない競争を導く。ただしこれを支持するデータはないようである)等が提出された。また、Ehrlich & Roughgarden (1987)は種多様性を説明する仮説として、資源分割説、交互平衡説、非平衡説と言う3つの仮説を提出している。資源分割説は、安定な群集では長期間共存している種類が利用できる資源を細かく分割しあい、これによって多くの種の共存が可能になると言う説である。交互平衡説は、植物は親樹のまわりでは、種子の捕食が激しい、その種に必要な微量元素が枯渇しているなどの理由により幼木が育ちにくいことにより、その場所には他の種が侵入するので多様性が維持されるとする説である。さらに、非平衡説は、熱帯多雨林は攪乱によって平衡状態には達しておらず、かつ中規模の攪乱がかかり非平衡となっている場所の方が多くの種が含まれると考えている。

近年、一般に高緯度地域ほど動物の多様性が低く、熱帯に向かうほど多様性が高まると言う「多様性の緯度傾斜: Latitudinal diversity gradient」を説明しようとする幾つもの仮説が提出され

ている。このメカニズムとして、生物種間の関係(相互作用)が強く複雑なほど種分化を促進すると考えるもの(Biotic hypotheses)、生物地理学的な歴史やの進化学的な要因が強く関係するとする仮説(Historical/Evolutionary hypotheses)、無機的環境要因が強く関係するとする仮説(Spatial/Area hypotheses)とに区分することも出来る。また、これらの仮説の一部は、標高の高い地域ほど多様性が減る現象(Elevational diversity gradient)にも同時に適用できるとされている。ここでは、無機的環境要因を多様性の緯度傾斜の主要因とみなす仮説の幾つか紹介しておく。



図 5.4.1. 熱帯多雨林。階層構造が発達し、高木は 80m に達するものもある。樹木には多くの着生植物やつる植物が付着する。

1) 種数-生産力仮説(Species-productivity hypothesis)

種の多様性は生態ピラミッドの大きさによって引き起こされるものとする仮説。植物の一次生産力が大きければ、生物の現存量も大きくなり、量が大きくなれば局所的絶滅率が減少し(Abundance-extinction mechanism)、また個体数が増せば新たな種が得られやすくなるだろうとする(Sampling mechanism)。熱帯はより大きな生物群系を構成しており、その分、より多くの生物種を保持することが可能となるとしている(Geographical area hypothesis)。

2) 種数-温度仮説(Species-temperature hypothesis)

生物種数は、年間の照射エネルギー量(温度)に正相関することが知られている(Species-energy relationship)。地域の温度条件が植物の一次生産力に影響すると同時に、動物の生理活性や行動の幅に影響を与え(Metabolic theory of Ecology (MTE))、これらが種分化率に影響を与えるとする説。

3) 幾何学的制約仮説(Geometric constraints hypothesis)

環境要因や生物の持つ特性を無視しても、多様性の緯度傾斜を説明できるという仮説である。球体表面の「角度」と「距離」の両方を二次元座標で正確に表現することは不可能である。一般に良く目にする世

界地図はメルカトル図である。この地図は、地球球面の「角度」を正確に表現することによって「距離」の要素を捨てている図である。そのため、面積のゆがみが極点に近づくほど大きくなる。実際の陸上面積は高緯度地域へ行けば小さくなり、低緯度地域ほど大きくなる。種数 - 面積関係が示すように、小面積では生息種数は少なく面積が大きくなればなるほど生息種数が多くなる。よって面積の小さな北方ほど所産種数は少なく、面積の大きな熱帯地域ほど所産種数は大きくなる、という仮説である。しかし、北半球における陸地面積は、実際は北緯 40 度から 50 度付近で最大で、熱帯域は最大にはなっていない(図 5.3.3)。またこの仮説に類似するものとして、中位置効果(Mid-domain effect (MDE))が挙げられる。分布範囲が異

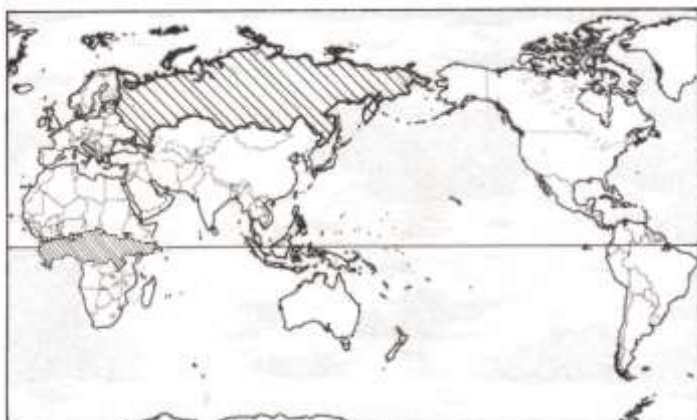


図 5.4.2. メルカトル図形と陸地面積. 図はロシア共和国の実位置と赤道上に移動した際の面積を表示したもので、実際の面積は赤道上に示したものが近似する。グリーンランドはオーストラリア大陸よりも大きくなっているが、実際の面積はオーストラリア大陸の 29%分ではない。

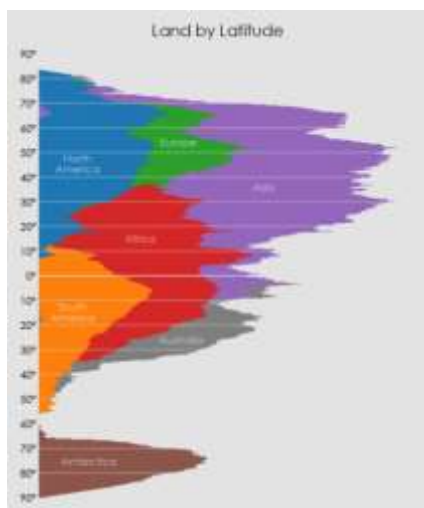


図 5.4.3. 緯度と各緯度における陸地面積. 北半球における陸地面積は北緯 40 度から 50 度付近で最大で ($16.46 \times 10^6 \text{ km}^2$), 次いで 50 度から 60 度, 30 度から 40 度となり、熱帯域は最大にはなっていない。(出典 : <http://andywoodruff.com/blog/land-by-latitude-and-longitude-or-a-pile-of-continents/>).

なる種を、細長い容器の中にランダムに配置すると、周辺部に比べて中央部で最も種数が多くなる、と言うものである。つまり、周辺部となる極地よりも、中央部となる熱帯の方が種数が多くなるというものである。

その他、生物的仮説 **Biotic hypotheses** では、熱帯地域ほど競争、捕食、共生、寄生と言った生物種間の関係が強く複雑で、これによって急速な適応や種分化を引き起こして多様性を高めて来たとする仮説である。歴史的・進化的仮説では、例えば地域によって種分化を十分に遂げる時間が異なることによる差、地域によって進化速度が異なることによる差が生物多様性の差として表れているとする仮説である。また、高緯度地域の動物ほど分布域が広くなるとするラポポートの規則(**Rapoport's Rule**)がある。ラポポートの規則を適用すると、熱帯ほど分布域の小さな種が多く共存していることになり、その分所産種数が多くなるという予測が成り立つ。多くの動物、植物の分類群の緯度に沿った分布を調べた研究があるが(**Gaston, 1998**)、ラポポートの規則を支持する分布パターンは、ほとんど検出されないと言う結果であった。

5.5 特殊環境の昆虫

生物は地球のさまざまな環境に見られる。極端な環境であれば海底火山の噴気孔や、地下3000mの岩盤にも生物の存在が知られている。特に古細菌類では極限微生物(Extremophiles)と呼ばれ、100℃以上の熱水、ソーダ湖のようなpH9以上の強アルカリ性の環境、pH1を示す強酸性の硫黄泉、塩湖のような高塩性環境に好んで生息するものが見られる。このような古細菌ほどではないにしろ、昆虫においても、原油プールの中や50℃の温泉中に生息する種が知られている。米国カリフォルニアのセキユバエの幼虫は、原油プールの表面を泳ぎながら生活し、原油プールに落ちて来る昆虫類を餌としている。成虫は原油プールに直接産卵する。日本では、温泉中にオンセンアブやオンセンバエ、ズグロユスリカが生息することが知られている。オンセンアブでは幼虫が49℃、pH5.8-8.7の環境に生息する。米国のオンセンアブの一種では、pH3.6の温泉中に生息することが報告されている。温泉中の藻類を食べて育つズグロユスリカの幼虫では、42℃、pH3の環境でも平気で生息する。

生物が環境に適応して生活していることを示すのに、極端な環境に住む生物の例を見れば分かり易いであろう。ここでは深海を除く、洞窟、高山・両極、砂漠と言った特殊な環境に住んでいる生物を、昆虫を中心に環境と関連させて見てみる。

5.5.1 高山・極地の昆虫

1) 高山

温度要因の制約が強くなる厳しい環境にある。しかし、ヒマラヤの5000m地点を越えた氷河上にも、翅を欠くユスリカなどが生息している。これらの昆虫では数度で体内の酵素が最も良く働くようになっている。また、年間でごく限られた時期に活動、成長が可能な状況にある。日本では気候区分で寒帯に該当する所を高山帯と呼び、本州中部では標高2500m以上の高地、北海道では標高1600m以上の場所にあたる。温度が低すぎるために森林が発達せず、同調的に育った高山植物が短い夏期に一斉に開花し、いわゆる高山のお花畑が見られる。これらの植物には氷河時代の遺存種が多い。成長期間に限られるため、高山チョウでは成虫になるのに時間がかかり、例えばウスバキチョウでは高山植物のコマクサを食草とし、足掛け3年をかけて成虫となる。高山帯に限って生活している真高山性の昆虫は少なく、高山チョウと呼ばれているものでも、真高山性の種は日本ではタカネヒカゲ、ダイセツタカネヒカゲ、ウスバキチョウの3種だけで、あとは好高山性動物の範疇に含まれる。そのほか、夏場の特定の時期には山頂附近に上がって来た外来動物が良く見られる。中にはアキアカネのように定期的に山地と平地を行き来する種も見られる。日本では高山帯下部、森林限界の上部にはハイマツ林が見られ、タカネクロヤマアリやアルプスヤガ、タカネトウ、ハイマツを食草とするタカムクカレハなどがハイマツ帯に限って見られる。高山や雪上では低温のなめ飛翔力が落ちるので、歩行に頼る方向に進化して行った種が見られる。クモガタガンボやセッケイカワゲラでは無翅となる。高山の雪渓上に見られるセツ



図 5.5.1. 高山チョウの例. A, ウ斯巴キチョウ(キイロウスバアゲハ) *Parnassius evermanni*; B, ダイセツタカネヒカゲ *Oeneis melissa*; C, アサヒヒョウモン *Clossiana freija*. いずれもユーラシア北部に分布し(アサヒヒョウモンではカナダにも分布), 日本では北海道中央部の標高 1500m 以上の高山地帯に限って分布する. ウ斯巴キチョウの幼虫はコマクサを食草とし, ダイセツタカネヒカゲはダイセツイワスゲ, ミヤマクロスゲ等のカヤツリグサ科を食草とする. 両種ともに足掛け 3 年(満 2 年)をかけて成虫となる.

ケイカワゲラは 0°C 残後でも活発に活動する. 環境への適応様式と判断される.

ヒマラヤの標高 5300m から 5000m 地点の氷河には, ヒョウガユスリカ等数種類のユスリカが生息している. 耐低温性を獲得し, 0°C でも氷河の上を歩き回り, 餌のラン藻類(シアノバクテリア)やバクテリアを食べて生活する. -16°C であってもゆっくりではあるが歩き回ることが出来る.

2) 極地

南極と北極では地理的な相違が見られる. 南極は大陸でかつ他の陸地とは隔離されているが, 北極では生態系が連続的で, シベリアのタイガ林から寒さに強いコケや地衣植物が見られるツンドラが続き, そして雪と氷の極地となる. 一般に森林限界を越えた北方を極地と呼んでいる. 極地でも場所によっては, ごく短い夏の間植物が急速に成長し, 花を咲かせ実をつける. 北緯 80 度を越えると植物の種数が極端に減少し, 地衣類やイネ科, カヤツリグサ科の植物が見られる程度になる. ただし, 植物が存在すれば六脚類は生息する. このような環境においては, 植物に合わせて発生サイクルを速めているか, 一年のほとんどを動かさずじっとして, 数年をかけて成虫になる種等が見られる. これらの地域にマルハナバチや甲虫, 周極性のチョウ等が見られる. グリーンランド等の北極圏に生息するガの一種 *Gynaephora groenlandica* は, -60°C 以下でも生存できる. 北極圏は連続的な生態系であることから, 周辺からやってくる動物や周期的に南北を移動する動物が見られる. 脊椎動物ではホッキョクグマやホッキョクギツネが見られ, アザラシなども生息する.

南極では, 顕花植物としてナンキョクコメススキとナンキョクミドリナデシコの 2 種のみが, 南極半島に限って生育する. いずれも一年の生育期間は夏の 2-3 週間に限り, 地表面にへばりつくようにして生える. それ以外の場所では周辺部分に, 地衣類やコケ類の群落地が点在して見ら

れるのみである。そのような植生下に 40 種ほどの六脚類やダニ類が見られる他、緩歩動物のクマムシや輪型動物のワムシ等が知られている。六脚類のほとんどはトビムシ類で、南極のトビムシは -70°C でも生き残ることが知られている。昆虫類では、翅を完全に退化させたナンキョクユスリカ一種のみが知られている(図 5.4.2., B)。翅を失ったのは、ブリザードが吹き荒れる厳しい環境下で、生活圏から吹き飛ばされないためのものであろう。体長 2-6 mm で、南極大陸の純粋な陸生動物としては最大である。幼虫は土壤藻類やコケ群落の中で生活し、成虫になるまでに 2 年かかる。体液が凍っても生存できる。羽化後は 10 日ほどで一生を終える。本種はゲノムが 9,900 万塩基対しかなく、昆虫類の中で最も小さいゲノムサイズであることが知られている。

南極の海岸にはペンギンが 8 種、アザラシが 5 種生息しており、これらからは寄生性のシラミ類が得られている。ペンギンから 15 種類のハジラミが得られている。ミナミゾウアザラシの後脚の体表に取りつくカイジュウジラミ科のシラミの一種は、水深 2000 m 近い深海でも死なないことが判明している。ミナミゾウアザラシは、餌を求めて 2 時間近くも海中を泳ぎ、水深 2000 m 近くの深さにまで潜る。南極周辺に生息するフルマカモメのヒナからは、ナンキョクノミ(図 5.4.2., A)が得られている。

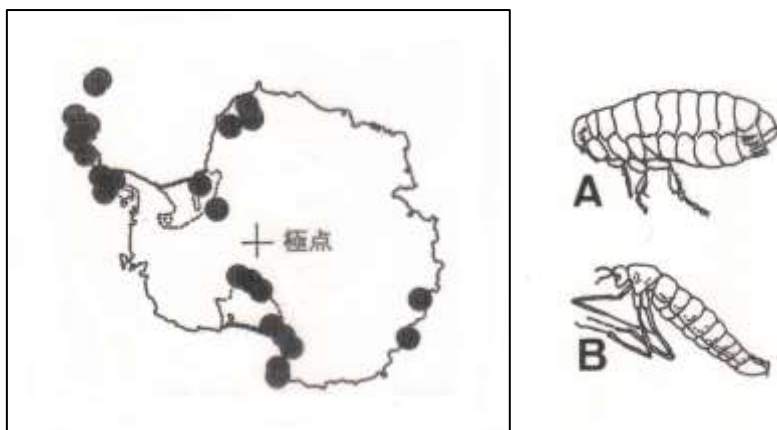


図 5.5.2. 南極で節足動物(寄生性のものを除く)が採集された地点と南極圏に生息する昆虫類。A：南極周辺の生息するフルマカモメのひなから見つかったノミの一種 *Glaciopsyllus antarcticus*; 南極ノミ(Antarctic flea)と呼ばれている; B：寄生性種を除いた南極大陸の昆虫は、本種ナンキョクユスリカ *Belgica antarctica* 一種のみである; 体長 2-6 mm, 翅が完全に退化している。(Gressitt, 1967 より描く)。

南極は、陸上に比べて海中の方がむしろ環境的に安定しており、陸上では -89°C の記録があるが、海中では -1.9°C 以下にはならない。南極圏に適応した魚類は 200 種ほどが数えられ、これらの魚類は -2°C でも凍らない生理機能を備えている。概して成長は遅く、長生きのようである。ほかの動物も代謝が不活発なためか成長が遅く、長生きのようで、20 年も生きるヒトデなどが見られる。また成長は遅いが大型になる種が多い。植物相の貧弱な南極にペンギンやアザラシのような大型動物が生息出来るのは、南極の海中から餌を獲得していることによる。

5.5.2 砂漠の生物

年間降水量が少なく(通常年間降雨量 250 mm 以下), 非常に乾燥した環境にある土地を砂漠と言う。また, 日較差が大きく昼間は暑く 50-60°Cになる場合もあるが, 夜は急激に冷え込み, 生物にとって過酷な環境にある。砂漠は大陸内部に発達し, 土壌環境から砂砂漠, 礫の多い礫砂漠, 土地や粘土質で覆われた土砂漠, 土壌がほとんど存在しない岩石砂漠とに区分される。水分量が少ないことから植物が少なく, 場所によっては存在しない。基本的に植物の存在する場所に昆虫類が生息する。動物も植物も乾燥に対する適応様式を持っており, ホ乳類では尿量が少なく, 昆虫類では水分を集める溝を上翅に持つなど効果的に水分を入手する形態を持つものがある。植物では, メキシコ砂漠に多く見られるサボテンのように蒸散を防ぐために葉を退化させ, かつ刺に変化させ, 水分を体内に貯える構造に変わっている。オーストラリアのサンデー砂漠ではサボテンのような多肉植物はほとんど見られないが, 根を地中深く張る深根性の種が多い。

砂漠では CAM 植物と呼ばれる植物が多い。サボテンやベンケイソウの仲間の多くは CAM 植物である。CAM 植物は光合成に C4 回路をそなえ, 光合成効率を高めているいわゆる C4 植物



図 5.5.3. 砂砂漠。砂砂漠から礫砂漠, 土砂漠, 岩石砂漠までが見られるが, 砂漠の 8 割は岩石砂漠である。このような砂砂漠は, 岩石砂漠の周囲に見られる場合が多い。

であるが, 特に昼間は水分の損失を防ぐために気孔を閉じる。ただし昼間に気孔を閉じると二酸化炭素を取り込めないことになり光合成を行うことが出来ない。この矛盾する部分を, CAM 植物は夜に気孔を開き二酸化炭素をリンゴ酸やオキザロ酢酸の形で体内に貯え, 昼間は気孔を閉じるが体内の有機酸からまた二酸化炭素を取り出し, 光合成に使うことで水分の損失と二酸化炭素の取り込みの問題を解決している。砂漠の環境に対する生理的適応様式と言える。

砂漠に棲む動物は, 昼間は砂中や物陰に潜んでいる場合が多い。そして朝, 夕の好適な気温になると活動を始める。夜間に活動を行う種も少なくない。素早く走行するのに適した構造をもち, ジェルボアやサバクカンガルーネズミなどのホ乳類やトカゲなどのハ虫類では脚が長く発達し

ている。サバクギツネでは耳や鼻などの突出部分が発達し、体内に入って来る熱を効果的に体外に放散していると言われている。

昆虫類でも砂漠に見られる種は、脚の長いものが多く、素早く動き回る。アフリカ南西部のナミビア砂漠に見られるゴムシダマシ科のキリアツメ属 *Onymacris* や *Stenocara* 属の種では、砂丘を長い脚を使ってものすごい速さで動き回る。さらに、朝霧が出ると地面の高くなった場所に上り、そこで逆立ち姿勢を取る。すると、霧が体表に付き、体の表面に水滴ができて翅から胸部、頭部に向かって流れ、口元に流れて来た水を飲み込む。種によっては、上翅から前胸、頭部にかけて溝があり、そこを水が流れて行く構造を持つ種もいる。全ての種がこのような行動を取るわけではない。*Stenocara* 属の体表を調べると、小さな隆起が沢山あり、隆起の頂上部は水を引き寄せる親水性で、側方は疎水性となっていることが分かった。これで空気中の水津ンを取り込み濃縮し、しずくとしていることが判明した。この機構を利用して、大気から水分を取り出し、液化して自動的に水を収集する水筒の開発研究が行われている。

アフリカの半乾燥地帯の水たまりに生息するネムリユスリカでは、水たまりが干上がると体を完全に脱水させて、ミイラのように干乾びる。しかし、水につければ生き返り、動き出す。乾燥状態となった幼虫は 17 年間の休眠の後に元に戻った例がある他、200℃の高温にも、マイナス 270℃の低温にも耐えられるとされる。このレベルの耐性を持つ動物として、クマムシが挙げられる。クマムシは宇宙空間に放り出しても樽型の耐性モードであれば死なずに宇宙空間を漂うことが出来るであろうとさえ言われている。ネムリユスリカの場合、体内のグリコーゲンを使ってトレハロースを大量に合成し、これによって体内にガラス化と呼ばれる安定した固形状体にし、体内のタンパク質や細胞膜等が保護される。水を加えるとトレハロースは急速に分解されてグリコーゲンに戻り、体内が元の状態に戻り、言わば生き返る。



図 5.5.4. アフガニスタンの砂漠地帯(レギスタン砂漠)で得られたサソリ *Buthus eupeus*. 本種は植物がほとんど見られない乾燥地帯に生息し、コオロギ等の小型の昆虫類を捕えて餌としている。

サハラ砂漠に生息する *Cataglyphis* 属のアリは脚が長く、限られた活動時間の中で素早く動き回り、餌を探し巣に持ち帰る。サハラギンアリは昆虫全体でもトップクラスの速さを持つ。1秒間で約 1 m を動き、体長の約 108 倍の距離を移動する。これをヒトに当てはめると、1秒間で 200m 近くを走り、時速 640 km 以上もの速さとなる。サハラサバクアリは、太陽の光の方向と自身の歩数を覚えており、これを頼りに巣から外に出て活動し、確実に巣に戻って来る。通常のアリでは、道しるべフェロモンを使って巣までたどり着くものが多いが、砂漠ではこのような化学物質は使えない。そのため、ミツバチと同様に太陽の光の方向(偏光受容能と呼ぶ)を見極めて巣の方向を読み取る。偏光受容能はヒトにはないもので分かりにくいものであるが、このアリは、線が引かれているように光の進行方向が分かり、それによって巣の方角が分かる。巣までの距離は、巣からの歩数で把握する。巣から 100 歩歩いたのならば、100 歩戻れば巣口があるはずである。驚くべき習性をこのアリは獲得している。また、これらのアリは昆虫の中で最も高温に耐性を持つ種でもあり、外部気温 55°C の状況でも 10 分近く活動することができる。機構はまだ明らかになっていないが、優れた耐熱システムを備えているはずである。

5.5.3 洞窟の昆虫

特に石灰岩地帯に見られる鍾乳洞を中心とした洞窟内では、暗黒、多湿で温度変化の少ない環境にある。暗黒環境であることから昼夜の区別はなく、湿度は通常 95-100%、温度は日較差、年較差ともに小さく、年間を通じて 10-14°C で季節性はない。そのために日本では洞窟に入ると夏は涼しく、冬は暖かく感じられる。暗黒の環境にあることから光合成を行う植物は不在であり、よって草食動物も不在である。にもかかわらず、洞窟内には目のないトビムシやゴミムシ、アリヅカムシ、ヤスデなどが生息しており、しばしば洞窟と繋がっている地下水には、目のないゲンゴロウ、ミジンコ、ヨコエビ等が見られる。ゲンゴロウ科のメクラゲンゴロウやコツブゲンゴロウ科のムカシゲンゴロウは、複眼や後翅が退化しており、井戸水の中から稀に採集されていたが、近年井戸の減少によりさらに得られにくくなり、今日ほとんど記録されなくなっている。

洞窟の生態系は単純で、高次消費者の個体数は非常に少なく、大型の動物では体長 30cm のユーゴスラビアのホライモリや、体長 10cm 程の中国の洞窟から得られた目のない魚が最大級のものであろう。生産者不在のこのような環境で、これらの生物は何を食糧源としているのだろうか。洞窟生物の餌資源を調べてみると、洞窟と外界を行き来するコウモリの糞(グアノと呼ぶ)と、外から地下水を通じて流れ込んで来る有機物が軟泥に含まれ、洞窟の動物はこれらを餌資源として生活している。いずれも外部由来の有機物と言うことになる。よって、それらを餌とする、腐食性、糞食性の動物が多く、さらにそれらを餌としている肉食性のクモやカニムシなどが見られる系となっている。

洞窟動物では眼が退化し、皮膚が薄くなり色彩が淡色化した種が多く、こられは暗黒の環境が作用したものであろう。その他、触角や脚は長くなり、長い立毛を持つものが多い。洞窟性のカニムシでははさみ(触肢)が非常に長くなる。昆虫では平均産卵数が少なく、幼虫齢期が長く、成虫になるのに数年を要する場合もある。これらは洞窟の栄養源が限られた環境条件に適応した結



図 5.5.5. 洞窟の入り口.



図 5.5.6. 地下水面とさまざまな地形. (佐藤他, 1994).

果であろう。フランスの洞窟性のチビシデムシでは、粘土の中に大きな卵を一つだけ産み、ここから孵化した幼虫は何も食べず、全く動かない。1年近くたって蛹となり、羽化するまで粘土の中から動かない。つまり、幼虫から成虫になるまでの栄養分が全て卵の中に蓄えられているのである。その一方で、捕食性種の中には盛んに動きまわり、得ることが出来る個体は何でも捕えて餌とする種がある。

これらの洞窟性動物の起源は地中を生活の場としている地中性動物で、特に昆虫類ではこれら地中に広く生息している動物の一部の個体が洞窟内に入り込み生息している可能性が高い。

洞窟動物は洞窟への適応度によって次のように区分されている。

真洞窟性動物

一生を洞窟の中で過ごし、形態的、生理的、生態的に高度に洞窟環境に適応しているもの。表皮は薄く、色素がなくなり、眼は退化し、触角や感覚毛が長くなる。物質代謝は緩慢で、そのため寿命も長い。産卵数は少なく、大型の卵を産む。甲虫類では幼虫が脱皮しないものや、摂食せずに蛹となり成虫になるものもある。

好洞窟性動物

洞窟内で得られるが、洞窟外の暗く湿度の高い場所でも正常な生活を行うことの出来るもの。今日、洞窟に生息するものは、土中の深部を生活場所とする種であることが分かって来た。そのため、真洞窟性動物と好洞窟性動物との境界はない。洞窟環境を主体とすれば、これらを合わせて洞窟動物と呼ぶべきであろうし、生息環境から表現すれば、深土中性動物と呼ぶべきであろう。

周期性洞窟動物

カマドウマやホラズミウマ、あるいはコウモリのように、昼間は洞内にいて、夕方や夜間に洞外で活動するものを言う。ただし、洞窟内のコウモリの糞であるグアノは、洞窟動物の栄養源として非常に重要である。

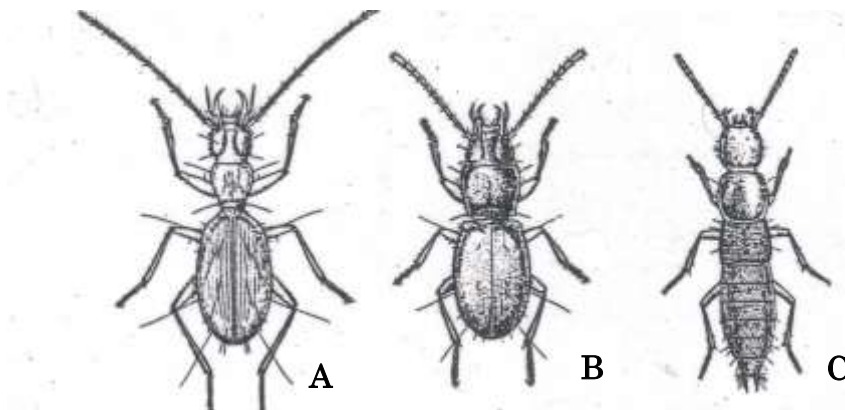


図 5.5.7. 洞窟や地下層に生息する昆虫. A: キバナガメクラチビゴミムシ *Allotrechiana mandibularis*, B: ミノオメクラチビゴミムシ *Trechiana nagahinis*, C: ウエノツヤムネハネカクシ *Quedius uenoi*.

キバナガメクラチビゴミムシは熊本県の球泉洞で得られたものが記載されたが、採集後約 50 年に渡って追加記録がない。ミノオメクラチビゴミムシは、地下浅層に生息してる種のように、最初は大阪府のマンガン廃坑で得られ、後にダム試掘溝等からも得られている。ウエノツヤムネハネカクシを含むツヤムネハネカクシ属 *Quedius* の種は鍾乳洞から溶岩洞窟、廃坑から多く得られている。(描図は佐藤他, 1994 より略写)。



図 5.5.8. 地下水に生息するメクラゲンゴロウ *Morimotoa phreatica*. B, 兵庫県地下水より得られた個体. 体長 3 mm. (描図は佐藤他, 1994 より略写; 原典, Ueno, 1957).

外来性洞窟動物

本来、洞外で生活している動物が、偶然洞窟に迷い込んだもので、洞窟内での生活は出来ない種。薄暗い環境を好む昆虫類は、洞窟の入り口周辺で良く見かける。コケやシダ等の植物も入り口周辺では生育する。

洞窟は一つの島として捉えることが可能である。そのため、動物進化を研究するのに好適である。また、安定した環境に長く生活してきた洞窟生物は、温度要因が大きく変わると、大きな影響を受ける可能性がある。最近の洞窟生物の分子系統解析の結果、気候変動によって多くの洞窟動物が影響を受けたことが推定されている。クモ類の種分化の速度はどのグループでもほぼ一定であることが分かっている。真洞窟性のクモの各グループの系統関係を調べた結果、北方のものほど種分化の時間が新しいものが多いことが判明した。さらにこの現象は、1500-1400 万年前 (mid-miocene) の時間軸に大きなギャップがあり、北方のものではそれよりも前に分化した種が急激に少なくなる。この時期は厳しい氷河期と推定されている。洞窟のような環境でも、気候変動の影響を受け、かつ島である洞窟からは移動の手立てはなく、多くの種が絶滅したものと推定される。

5.6 海岸・海の昆虫

昆虫類は陸上のさまざまな環境に進出して繁栄しているが、海に生活するものは非常に少ない。二次的に陸水に進出した種や群は少なくないが、海への進出はわずかである。外洋性の種に至っては水面生活者のウミアメンボ類程度である。昆虫類で完全な海中生活者は存在しない。ただし、ミナミゾウアザラシの後脚の体表に付着し、寄生生活を送るカイジュウジラミ科のシラミの一種は、水深 2000 m 近い深海でも死なずにいることが判明している(5.5.1 高山・極地の昆虫参照)。

海岸は陸地の端であることから、陸と海との影響を受ける。海に近づくほど生息できる昆虫の種類は決まっており、特徴的な海浜昆虫群集が出来上がる。海から若干離れた沿岸帯では比較的多くの昆虫が生息し、イソカネタタキやハマベスズ、ハマベハサミムシ等が見られ、ハラナガツチバチも海岸に多い。砂質環境となる海岸を主な生活場所としているものも少なくない。ハマベサビキコリ、スナゴミムシダマシ、イカリモンハンミョウ、ルイスハンミョウやハラビロハンミョウ、オオヒョウタンゴミムシ、オオズウミハネカクシ等が見られる。波打ち際は海藻等が打ち寄せられるが、多くのハマベトビムシに混じってツヤハマベエンマムシ、ハマベゾウムシ、ハマベバエ等が見られる。礫石の多い場所や岩礁にはウミコオロギ(ナギサスズ)が見られ、海に近い波しぶきを受ける場所にまで生息する。さらに海との境界に近づく岩礁地帯は汀線となり、干潮と満潮の間に存在する。このような環境にもウミハネカクシやサンゴミズギワカメムシが岩礁の隙間に生息し、キイロウミハネカクシ、ツツイキバナガミズギワゴミムシが汀線の石の下に生息する。これらの種では満潮時には海水面下で過ごすことになる。マングローブ林に巣を造って生活するウミトゲアリや、潮間帯に生息するウミアギトアリも、満潮時に巣は海面下になる。これらのアリは、干潮時に巣口を開き探餌活動を行う。また、海中を泳ぎ巣に戻ることが出来るとされている。

カメムシ目やハエ目では海での生活に適応した種もあり、ウミアメンボ、サンゴアメンボ、オヨギユスリカが知られ、外洋性のウミアメンボ類は陸からはるかに隔たった洋上でも発見されている。オヨギユスリカではメスは有翅であるが、オスの前翅は退化して枝状に短く、海面をアメンボのように滑走して生活する。ハエ目では陸貝や淡水産の貝類を食べるヤチバエ類がおり、フジツボベッコウバエやキタイソアシナガバエの幼虫は潮間帯のフジツボ帯に生息する。フジツボベッコウバエの幼虫はフジツボを食べて成長する。キタイソアシナガバエは、卵を密集するフジツボの間に産み付けられる。孵化した幼虫は、主に同じく岩礁の潮間帯に生息するイソユスリカやウミユスリカを食べて成長する。

脊椎動物の四肢動物類と昆虫類はいずれも陸上で繁栄しているが、一方は二次的に海中にも進出し、さまざまな系統群で海中生活者が出現しているが、昆虫類では海中生活者は皆無である。起源が海中にある脊椎動物と、陸上を起源とする昆虫類との体の基本設計の相違が影響しているのかも知れない。

今日、港湾の整備や護岸堤防の建設により、海浜植物の減少とともに、海岸性昆虫類の減少が

著しく、多くの絶滅危惧種が出ている。イカリモンハンミョウでは分布は九州と本州のなり、かつ本州での分布は能登半島の一カ所のみとなっている。生活を守るための建設は必要であるが、同時に地域環境の保全も視野に入れ、バランスを取れた事業の推進の必要が出ている。

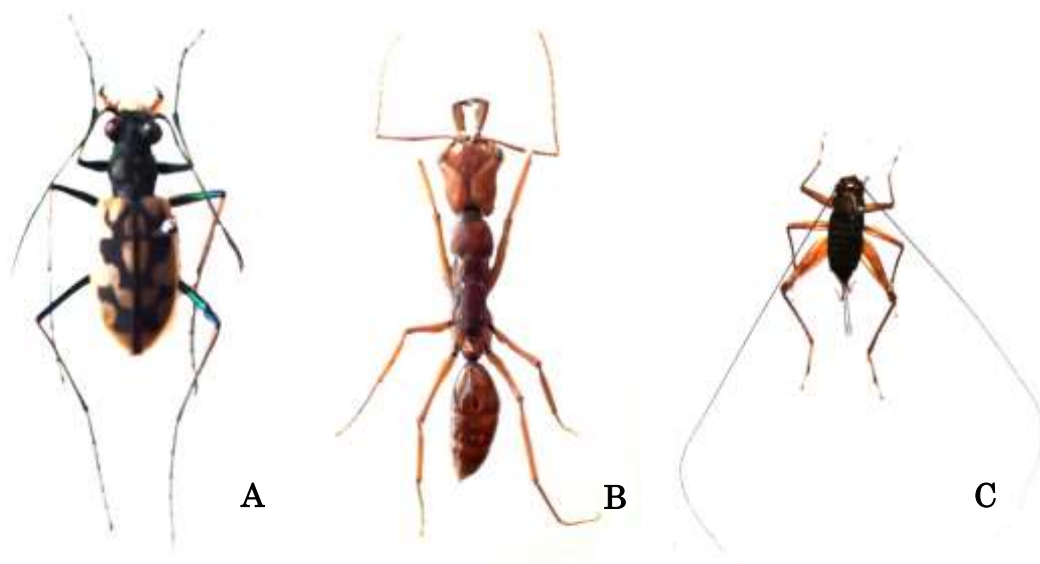


図 5.6.1. 海浜性昆虫類. A, 海岸や河川の砂地に見られるカワラハンミョウ *Chaetodera laetescripta*; B, 潮間帯に生息するウミアギトアリ *Odontomachus malignus*; C, 海岸の石の多い場所や岩場に生息するウミコオロギ(ナギサスズ) *Caconemobius sazanami*.



図 5.6.2. 外洋性昆虫のコガタウミアメンボ *Halobates sericeus*. 沿岸部では見られず、外洋の海面上で生活する。季節風や台風等によって海岸に漂着する場合もある。

5.7 島と昆虫

島は周りが海によって隔絶されていることから、独立した生態的単位と見なすことが可能であり、島を単位として生物や生物相を比較することが容易である。また各島での環境条件の違いや生物への自然選択のかかり方の違いに着目して、生物種の生態や生活史がどのような環境要因に影響されて進化して来たのかを探るためにも、好適な研究の場を提供している。島を舞台にさまざまな研究、例えば環境と生物群集、生物の移入、絶滅の問題、生物相の変化や安定性、種分化の問題などの研究が可能であり、島嶼生物地理学として発展して来た。日本は島国であり、南北に細長く、かつ北海道、本州、四国、九州の周辺にも大小さまざまな多くの島があり、大規模なスケールを持つ好適な自然の実験場を提供し、島嶼生物地理学を研究するには好適な環境にある。島の生物の理解は同時に日本の生物の理解へ繋がる。

2 タイプの島

島は大陸周辺に存在し、大陸部と連結したことがある大陸島(Land-bridge islands or continental islands)と大陸部と一度もつながった事がなく、洋上に存在する大洋島(海洋島; oceanic islands)に生態学的に区分される。種数・面積関係を求めると、大洋島は面積に比して、所産種数が少ないことが分かる。その一方で、固有種が多いことや、特定の生物群が多く見られると言った特徴も認められる。例えば代表的な大洋島であるハワイ諸島は30程の島々からなるが、それらの多くは第三紀の終わりに生じた火山島である。最も古いカウアイ島でも誕生して600万年しか経っていない。在来のハ虫類は4種のトカゲのみで、ヘビは生息せず、両生類のカエルもない。ホ乳類ではコウモリが1種いるだけである。その一方で、鳥のハワイミツスイの仲間は多く見られ、ショウジョウバエ類ではハワイ特産種が500種以上も存在する。また、船舶等に伴って人為的に移入して来た昆虫類が多く見られる。

種数・面積関係

面積の増加に伴い、そこに見られる生物種数が一定の規則性をもって増加する現象を種数・面積関係と呼び、今日では群集生態学における包括的な規則性の一つとなっている。この種数・面積関係をマッカーサーとウィルソン(MacArthur & Wilson, 1967)が島への移入率と絶滅率で説明を試みたことが、島嶼生物地理学の果たした大きい成果の一つとして挙げられる。この移入・絶滅平衡仮説は、移入率が種を供給する大陸部からの距離に関連し、絶滅率は島の大きさに関連すると言う見解に立脚している(種数・面積関係の詳細は「第2章 2.1.4. 種数・面積関係」を参照)。

昆虫類でも、面積が大きい島ほど、小さい島よりも多くの種数が見られ、所産種数と島面積の関係は通常ベキ関数式で表現される(図5.7.1)。移入・絶滅平衡仮説を適用すると、小さい島は種数が少なく、大きい島では種数が少ない事の理由は絶滅確率が小さい島ほど高いことで説

明する。同一面積でも大陸部から近い島ほど種数が多く、遠い島では種数が少ない事を、遠い島ほど島への移入率が低くなることで説明し、島の種数はその移入率と絶滅率の平衡点で示されるとする。

表 5.7.1. 太平洋の大洋島における昆虫類の所産種数. (寺山, 2020).

島嶼名	面積(km ²)	総種数	アリの種数
小笠原諸島 Ogasawara Isls.	106	1380	49
ハワイ諸島 Hawaii Isls.	16,630	7982	47
ガラパゴス諸島 Galapagos Isls.	7,910	2059	22
サモア島 Samoa is.	2,841	2523	33
グアム島 Guam is.	544	ca.2000	28
コスラエ島 Kosrae is.	109	704	30
パラオ諸島 Palau Isls.	488	1702	62

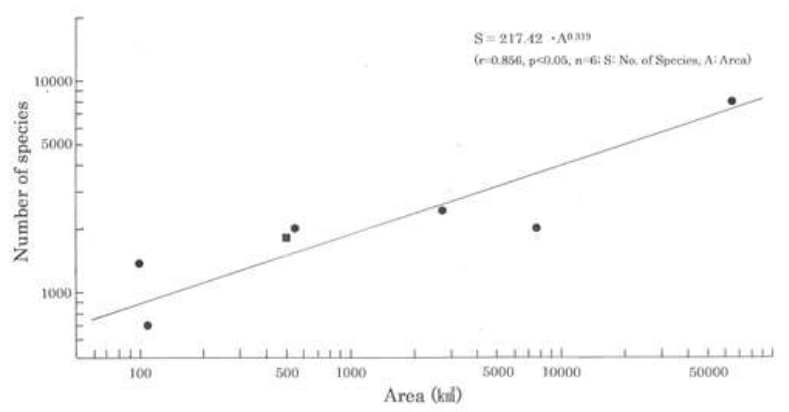


図 5.7.1. 太平洋諸島の大洋島の昆虫類における種数・面積関係.

侵入と絶滅

島ではマッカーサーとウィルソンが言うような侵入と絶滅が生じているのであろうか。それを示す好適な研究例がカリフォルニア沖にあるチャネル諸島の鳥相で調べられている (Diamond, 1969)。結果として、1) 50年間で約 1/3 の種は消失した。2) 本土と比較すると島に住む鳥の種数は少なく、いても良さそうな種がないケースが多々ある。3) 島での種数そのものはほぼ一定であった。以上の事から、絶滅した分だけの種が新たに侵入定着しており、絶滅と移入のバランスが取れていることが推定された。実験的に小さな島の動物(主に昆虫)を全て取り除

き、種の侵入を調べたシンバーロフとウィルソン (Simberloff & Wilson, 1969) の実験では、約 5 カ月でもとの生息種数に近付いた。

小型の昆虫類は、多くの個体が風に乗って外洋に飛ばされていることが判明しており、これらの昆虫を空中プランクトンと表現することもある。昆虫類では、脊椎動物と異なり、海峡が地理的障壁にならない場合が多い。そのため、分布を地理的障壁で説明できないケースが少なくない。容易に風に飛ばされて遠方にまでたどり着ける昆虫類の分散能力は高く、そのため生息可能な環境条件にある場所には、一定の確率でたどり着いている可能性がある。

島の固有種

島では固有種の割合が高い傾向が見られ、特にこの傾向は大洋島で顕著である。大洋島では所産種数が少ないことから、生態的地位が空きやすい環境にある。逆に一旦このような環境に生物の侵入・定着がなされた場合、そこで適応放散を引き起こし、多くの種に分化し易いであろう。その一方で、これらの島は人為的攪乱を受けやすい脆弱な環境でもある。ハワイ諸島の昆虫で在来種の 91% は固有種である。同時に他地域からの侵入種も多い。ハワイでは、有史以前にアリ類は全く存在しなかったと考えられている。よって、現在ハワイで見られるアリ 40 種は全て人為的移入種である。日本の大洋島である小笠原諸島での固有率も高く、同時に外来種の侵入種も多い。

適応放散の例として、ハワイのショウジョウバエ類の例が有名である。2000 種以上が知られるショウジョウバエ類の約 25%、500 種がハワイ特産種で、ハワイに侵入した祖先種が、ハワイで爆発的にかつ短期間の内に種分化を引き起こした結果と考えられている。他にマドリガタバチ属 (*Sierola*) の種は世界に約 130 種が知られるが、その内の 100 種がハワイに集中して見られる。ハチ目では他に、ナガコバチ科やドロバチ亜科、ギングチバチやハナバチ類の一群にこのような適応放散が見られる。昆虫ではないが、ハワイで谷ごとに種分化した陸産貝類のオアフマイマイ類も有名である。ポリネシアのパラオ諸島では、朽木性の昆虫が多く見られ、コウチュウ類ではゴミムシダマシ科、キクイムシ類等の種数が多く、ゾウムシ類でも朽木性の種が主体である。半翅目では朽木に生息するヒラタカメムシ類が非常に多い。これらの祖先種は、海流によって流木とともにパラオに到着し、さらに種分化を促進させたものと推定される。

一方、大陸島は大洋島に比べると一般的に低い固有率を示すが、それでも大陸部に比べれば高い固有率と言える。南西諸島は大陸島であっても固有率は低くない。それでも、ハ虫類の 50%、ホ乳類、両生類の 40% は固有種・亜種である。昆虫類でも 25% は固有種である。固有種は、島で種形成がなされたばかりの新固有と、古いタイプの種が島で生き残った結果固有種となっている古固有に分けることができる (第 3 章 3.2.4. 種分化参照)。脊椎動物では大きな島ほど固有種率が高い。小さな島は絶滅率が高いことによる。

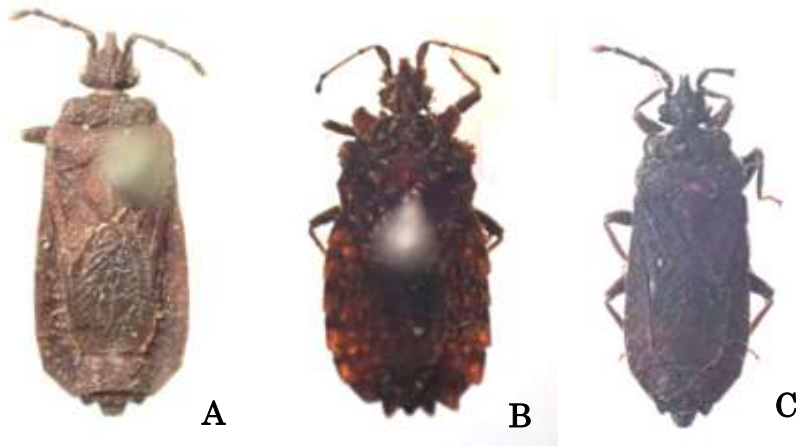


図 5.7.2. ヒラタカメムシ科 Aradidae. A: *Mezira membranacea*; B, *Mezira angularis*; C, *Mezira mumbanacea*. 朽木に生息する。パラオ諸島ではヒラタカメムシ科で 11 属 33 種が記録されており、翅が退化している種も見られる。

非調和なファウナ

昆虫の目レベルで見た場合、太平洋諸島では、幼虫が水生であるカゲロウ目、カワゲラ目、トビケラ目、並びに水生甲虫類が欠落、あるいは非常に少ない点が特徴的である。取り分け、目レベルでのカゲロウ目(Ephemeroptera)、カワゲラ目(Plecoptera)、トビケラ目(Trichoptera)の欠落はファウナの構成要素を考える上で大きな特徴となる(EPT 問題)。大きな島では河川が存在しトンボ目やガガンボ科、ユスリカ科、ヌカカ科等の水生双翅類は、地域によってはむしろ高い種多様性を示すほどである。そのため、水生昆虫類全体が少ないあるいは生息しない訳ではないことに注意したい。なぜ、このような共通の生態を持つ 3 目の昆虫が完全に欠落、あるいはほぼ欠落しているのか、興味深い生態学的課題である。ハワイ諸島でも、外来種を除きこららの 3 目が欠如している。日本の大洋島の小笠原諸島は、約 1400 種の昆虫が記録されているが(固有種率は 28%)、カゲロウ目、カワゲラ目は存在せず、トビケラ目では 2 種のみが記録されているのにすぎない。可能性として、これらの目の分散能力の低さ、水域が関係した新しい環境への適応性の低さ、あるいは攪乱環境への適応性の低さ等が今のところ考えられる。

ミクロネシアに着目した場合、僅かながら記録のあるトビケラ目は、パラオからの記録された *Triaenodes esakii*(コロール島とバベルダオブ島から記録)と、カロリン諸島のポンペイ島(旧ポナペ島)から近年記載された *Oecetis mackenziei* と *O. squamifera* の 2 属 3 種のみである(Oliver, 2012; Tsuda, 1941)。同じカロリン諸島でも、コスラエ島では詳細な水生昆虫相の調査が行われたが、カゲロウ目、カワゲラ目、トビケラ目は完全に欠落していることが判明している(Benstead et al., 2009)。ミクロネシアで最大の島面積を持つグアム島でもトビケラ目の記録はない。ミクロネシア周辺の大洋島では、前述の小笠原諸島でオガサワラニンギョウトビケラ *Goera ogasawarensis* とオガサワラヒメトビケラ *Hydroptila ogasawarensis* の 2 種の固有種が生息している。ハワイ諸島からは 4 種のトビケラ類が知られているが、全て 1965 年以降に発見

された外来種で、以前はトビケラ目は存在しなかったと考えられている。



図 5.7.3. パラオ諸島に生息するトビケラ目. パラオの固有種となる *Triaenodes esakii*.

島と動物の色彩, 形態, 体サイズ

島単位で擬態の見られる例が知られている. 琉球列島におけるキアシナガバチ, ヤマトアシナガバチ, オオフタオビドロバチ, フカイドロバチは南琉球, 中琉球, 北琉球のそれぞれの地域の個体群どうしで互いに類似した色彩となっている. 南琉球に生息する個体群では, それらの種全てで体色の黄色味が強く, 中琉球では赤色味が強い. そして北琉球では, 黄色と黒色の混ざった色彩パターンとなり, それぞれの地域でミュラー型擬態を構成しているものと思われる.

大洋島や山岳地帯の高地, 砂漠等では, 翅を退化させた昆虫類の割合が多いと古くから言われて来た(Brues, 1903). ハワイでは, ハワイハネナシクワガタやホワイトバズキリギリスのように, 翅を退化させた特徴的な昆虫類が見られる. 近年, 南硫黄島の固有種のアリで, オスが

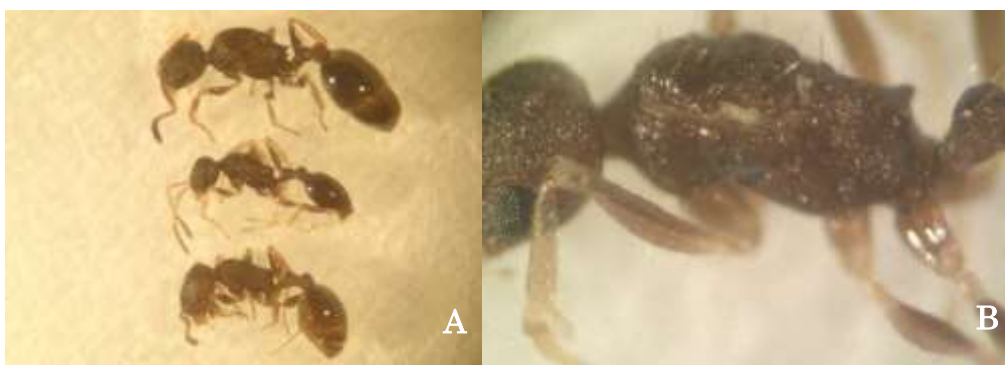


図 5.7.4. 南硫黄島特産種のミナミイオウムネボソアリ *Temnothorax mekira*. オス個体は翅を退化させ, 痕跡的に小さな突起物として残っている. A, 上から, 脱翅女王, オス, 働きアリ; B, オスの胸部, 背側面.

翅を欠くことが判明した(図 5.7.4)。隔絶された孤島では、翅を持ち飛び回することで、風で吹き飛ばされる危険性の方が大きい可能性がある。ただし、統計的な解析では、大洋島で翅を退化させた昆虫が有意に多いとは言えないという結果もある(Roff, 1990)。どのような環境条件に生息するか、あるいは生活様式を獲得すると飛行能力を捨て去るような進化傾向が見られるのか、島嶼を実験場として研究を進めることが出来るであろう。

大型の脊椎動物では、島嶼において体サイズ異なって来る例が多く知られている。一方、もともとサイズの小さい昆虫類では、体サイズの問題はほとんど注目されなかった。一般に島の昆虫類は小型化する印象が持たれている。ただし、研究例はほとんどなく(特に詳細な研究例)、今後の研究課題となる。一方、脊椎動物では注目され、多く論じられて来た研究テーマである。

大きな哺乳類は島では小型化し、小さな哺乳類は大型化すると言われていた。島の哺乳類の体サイズは大きいか小さいか、単純そうな問題であるが厳密には未解決である。幾つかのグループで、大陸のものと島のものとを比較した結果、食肉目は小型化し、グッ菌目は大型化すると言った結果が得られた。大陸に比べて、小さな島だと大型獣は食物量の限定がかかり小型化し、小型獣では捕食者や競争者を欠きやすいので、大型化するという説明が考えられている(島の規則あるいはフォスターの規則と呼ばれている)。また、密度、体重、基礎代謝量との関係からの説明も試みられている。

ハ虫類の研究例を2例挙げておく。カリブ海の小アンチル諸島でトカゲの棲む15の島を調べた結果、トカゲが1種いる島と2種がいる島とに分けられた。3種以上生息するためには島のサイズがより大きくなる必要があった。そして、島に2種以上のトカゲが生息する場合、種間でサイズに規則的な相違が見られた。サイズを変えることによって島の中で共存を可能にしている可能性がある。

日本の伊豆諸島のシマヘビは、島ごとにサイズに違いが見られる。伊豆大島ではオカダトカゲが主な餌となっており、シマヘビの体のサイズは諸島内で最小である。神津島ではアオダイショウと共存しており、オカダトカゲ、ネズミ類、鳥の卵、ヒナ、アオダイショウの幼体を餌としており、サイズはアオダイショウと同程度である。この神津島の東にある祇苗島(きなえじま)は通称ヘビ島と呼ばれ、シマヘビのみが生息する。ここでは、大形で2m以上の大きなシマヘビの集団となっている。餌は本島に多い海鳥の卵やヒナで、競争者不在でかつ、豊富な餌資源により長命となっていることが推定される。

島嶼生物学と保全生物学

島嶼生物地理学の理論は陸地の環境においても適用可能である。例えば、高山や公園も孤立した島とみなすことが出来る。特に緑地は都市化が進んだ地域ほど分断化が進んでいる。そして、島の生物地理学の理論や研究成果は、現在の生活環境や自然環境の保全や保護に有効であり、応用生物地理学、あるいは保全生物学と言う形でさらに発展して来た。例えば島の生物地理学が明らかにした種数・面積関係は、自然保護区設定の問題などの重要な礎石となっている。

残された自然環境や野生動物、あるいは緑地を保護するための保護区を設定する際に、まず大

きな問題となるのは、保護区の面積や形状、配置の問題であろう（図 5.7.5）。これらの保護区の最適な形態を明らかにする目的での研究は、種数・面積理論を応用する形で活発になされて来た。

(1) 保護区の形態の問題

種数・面積関係から、面積が大きいほど所産種数は多くなる事により、生物多様性の最大化を計るとなれば面積を最大にした方が好適と思われる。しかし、複数のサイズの小さい面積に分割した方が伝染病などの蔓延から逃れる可能性が高くなるし、山火事からも一部が逃れられる可能性も考えられる。もし、保護区として複数面積に分割した方が好適であれば、道路を沢山つくる口実にもなり得る。保護区の形状は正円に近いほど好適とされている。細長い形状ほど半島効果 (Peninsula effect) が表れてくる可能性があるし、保護区の周辺は波状に入り組んだ形態ほど境界効果 (Edge effect) が表れる可能性がある。ただし、半島効果、境界効果ともに種数に影響を与えると断言する結果と与えないと断言する結果が混在し、結論に至る段階には達していない。孤立性の問題も存在する。回廊 (corridor) の効果や生息地間の連結性についても、環境設計の上での重要な観点である。

この種数・面積関係を利用する事によって、与えられた地域に生息する総種数 (種多様性) を推定することも可能である。そこに実在するであろう総種数のどのくらいをカバーしているであろうかという種数の解明率を推定する方法として、代表的な生物群の標準化された種数・面積関

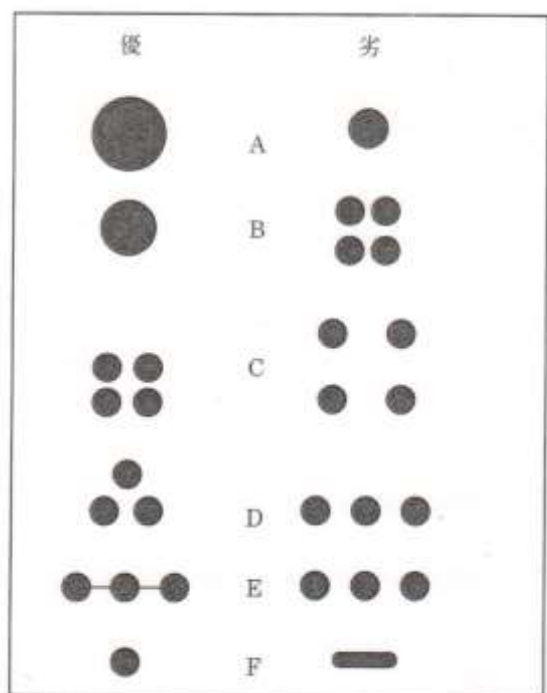


図 5.7.5. 保護区のサイズや形状の関係。島嶼生物地理学の研究成果を保護区設定に応用すると、保護区
の大きさや位置の関係に多くの示唆が得られる

係（生物群によってパラメーターの値 C , Z が少しずつ異なる）の関係式が出来ていれば、それを使って解明率、あるいは報告書などの信頼度を評価することも可能である。調査の結果、得られた値がそのスタンダード化された回帰直線を有意に下回っていた場合、回帰直線からプロットされた値の差が調査の不十分さの程度を表わしているか、あるいは本当にその地域の種の豊富さが低いかのいずれかであろう。

(2) SLOSS 問題

残された自然環境や野生動物、あるいは緑地を保護するための保護区を設定する際の保護区の最適な形態を明らかにする事を目的とする研究は、種数・面積理論を応用すると言うような島嶼生物地理学的視点から先ずは理論面で活発になされて来た。その中で特に重要な課題の一つに SLOSS 問題があげられる。SLOSS とは「Single Large or Several Small Reserves ?」を意味する。つまり、保護区を設定する際に種の保存の上で、総面積がなどしいならば単一の大保護区が好適か、複数の小保護区に分割した方が好適かと言う問題である。理論的な論議や研究が先行する中で、これらについての実証的な研究はまだ少ない。

シンバーロフとアベレ (Simberloff & Abele, 1976) は面積が同じ場合に単一の大保護区が好適か、複数の小保護区が好適か、という最適保護区の問題に数理的なアプローチをかけた。

単一大面積(x_1)に見られる種数を S_1 と置き、その半分の面積 $x_2 (= x_1/2)$ に出現する種数を S_2 とする。移住源 T からの移住率を S_2/T と置くと $1 - S_2/T$ の割合に相当する部分は他方の島に出現した S_2 種と組成が異なる。小面積の 2 つの島の合計種数は

$$ST = S_2 + S_2 (1 - S_2/T) = 2 S_2 - S_2^2/T \dots\dots (1)$$

種数・面積関係をべき関数で表現すれば

$$S_1 = k x_1^z \quad (k, z \text{ は定数}) \dots\dots (2)$$

$$S_2 = k x_2^z \dots\dots (3)$$

(2), (3)式から

$$S_1 = k (2 x_2)^z = 2^z \cdot S_2 \dots\dots (4)$$

プレストン (Preston) の 4 乗根則 (fourth power law) が主張する $z = 0.262$ を (4) に代入すると

$$S_1 = 1.2 S_2 \dots\dots (5)$$

[プレストンは種数と個体数の関係が対数正規則に従うことを仮定して、 $S = c A^{0.262}$ を導きだした。0.262 はほぼ 1/4 なので、 $S \propto c 4\sqrt{z}$ と近似される.]

(5) を (1) に代入すると

$$\begin{aligned} ST &= 2(S_1 / 1.2) - (S_1 / 1.2)^2 T \\ &= S_1 [(2 / 1.2) - (1 / 1.44) (S_1 / T)] \dots\dots (6) \end{aligned}$$

(6)から $S_1 < ST$ となる条件を求めると、 $S_1 / T < 0.960$ の場合のみである。

$S_1 / T = 1$ は移住源の種全てが移住する場合であり、 $S_1 / T \geq 0.960$ で $S_1 > ST$ であり、 S_1

$I/T < 0.960$ の条件下で $S1 < ST$ となる。 $S1/T < 0.960$ と言った値は実質あり得ないであろう。よって総面積が等しいなら、単一の大きな島よりも複数の小さな島の方が出現種数は多くなるという結論が導き出される。これに対して、小面積にも出現する種は保護を必要としない普通種ばかりであり、保護を必要としている栄養段階の上の動物は大面積を必要としていると言う反論も上がっている。

伊豆諸島式根島の自然植生であるマサキトベラ群集（クロマツ林）でのアリ類の調査では、大面積で残されている林を単一大保護区に、人間活動により分断された小面積の林 10ヶ所を複数小保護区に見立てて実験が行われた（図 5.7.6）。林の面積が減少すると、林床性種が急激に減少するとともに、林の周辺部に生息する草地や裸地性の種の侵入を受ける事が示された。サイズの小さい林ほど環境部分の劣化がおこり、これによって通常ならば林内に生息しない草地や裸地性の種が侵入するようである。

保護すべき生物や地域を考慮すると、裸地に生息するものよりも、残された自然林やそこに生息する種が圧倒的に多い。式根島での実験結果は、面積の減少が林床性種を減少させることから、地域の分割は可能な限り行わない方策を支持している。また、面積の減少は周辺域の種の侵入を容易にしており、これによって林内の生態系が影響を受ける可能性も示唆され、保護区周辺の環境にも十分な配慮が必要であることを警告している。ただし、都市の環境が生物の生存にとって厳しいものである現在、都市域における緑地の存在は、生物、環境保全の拠点として重要なものである。しかし、都市域に広い面積の緑地を確保することは容易ではない。したがって、面積的には狭くとも多様な生物の生存に好適な緑地の確保が都市域では重要であろう。

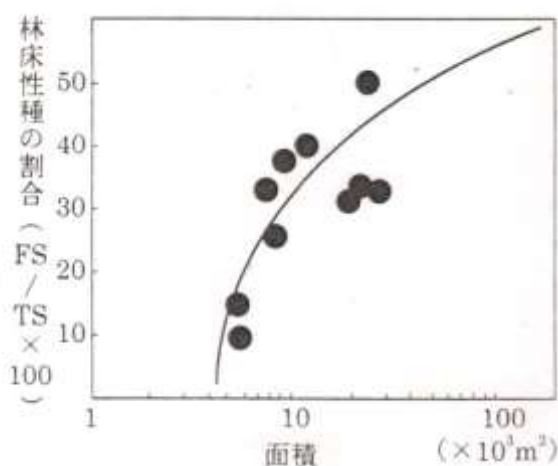


図 5.7.6 伊豆諸島式根島の調査林（クロマツ林）を用いた種数と面積の関係。調査林の面積と調査林の総種数(TS)に対する林床性種(FS)の割合(FS / TS x 100)を示す。林床性種は樹林面積が小さくなると急激に減少する。一方、樹林面積が小さくなると、草地や裸地生息性の種が多く侵入してくる。

(3) 最少生存可能個体数 (MVP)

個体群を維持するのに必要な臨界個体数で, 1000 年間 99%の確率で生存が可能な個体数を最少生存可能個体数(MVP: minimum viable population)と言う。脊椎動物では MVP は 500–1,000 頭と言われており, 一般則として MVP は 5000 個体と言う数字が挙げられて来た。実際は分類群や環境条件, メタ個体群の状態等によって異なって来るであろう(Flather et al., 2011)。哺乳類や鳥類, 爬虫類, 両生類等の脊椎動物では多くの研究例があるが, 昆虫類ではまだ数例の研究例しかないようで, 昆虫類の MVP は 2000 個体程度とされている(Trails et al., 2007)。

最少生存可能個体数を支えることのできる面積を最少必要面積(MDA: minimum dynamic area)と呼ぶ。小型哺乳類で 1 万-10 万 ha が必要とされている。それ故, 例えばハイイログマ 50 頭の個体群が維持されるためには 4 万 9,000km²の面積が必要とされ, 1,000 頭の個体群が維持されるためには 242 万 km²が必要とされる事になる。最少生存可能個体数や最少必要面積を明らかにすることは生物種の保護のための環境設計を行う際の重要な資料となってくる。

5.8 水生昆虫類

幼虫が全て水生生活を送る完全水生昆虫は、カゲロウ目、トンボ目、カワゲラ目、トビケラ目、ヘビトンボ目の5目が挙げられる。また、コウチュウ目、カメムシ目の一部でも水中生活に適応し、成虫でも水中で生活を送るものが見られる。その他、チョウ目やハエ目、ハチ目にも水生生活を送るものが存在する。水中は地上よりも温度変化が小さく、昆虫寄生性の天敵も少ない。陸水においても、雪解け水から、溪流、流れの緩やかな河川、水たまりのような止水や湖沼まで、それぞれの種が環境に応じて生息する。

カメムシ目では、コオイムシ科に含まれるタイコウチやタガメ等が水中生活を送る。タガメやタイコウチ、ミズカマキリ、マツモムシは岸辺に多く見られる。水面のすぐ下を泳ぎながら生活するマツモムシでは、水面に落ちてきた昆虫を食べ、タガメやタイコウチでは、水中の小魚、オタマジャクシ、時にはカエルまでを捕えて体液を吸う。特にタガメ、タイコウチ、ミズカマキリは食べ物をしっかりと捕えて放さないよう、カマ型の前脚を持っている。また、腹部先端に呼吸管というシュノーケルのような器官を持っており、これを水面上に出して呼吸を行なう。アメンボ類は水面で生活し、すばやく水面を滑走しながら生活する。コオイムシやコバンムシは陸から少し離れたところに生息し、水中の小動物をとらえて食べる。コバンムシは特殊な呼吸方法で水中の溶存酸素を取り込むことができ、ほとんど水面で空気を補充することなく水中に潜ることができる。

コウチュウ目では、水生のものがゲンゴロウ科、ミズスマシ科、ガムシ科、ヒラタドロムシ科等約8科に見られる。前3者は一生水中生活を行ない、ゲンゴロウではオール状の後脚を持ち、上翅の下に空気を蓄える。概してガムシよりも水中生活により適応的な形態を持っている。ヒラタドロムシでは幼虫のみが水生で、岩に付着している藻類を食べて成長する。系統的にこれらの科は単系統の可能性があり、水中生活の中で分化して行った可能性がある。一方、日本ではヘイケボタル、ゲンジボタルの幼虫が水生で、かつ淡水産の巻き貝を餌とする肉食性であることが良く知られているが、ホタル科の種は陸上生活者が圧倒的に多い。ヘイケボタルやゲンジボタルは、ゲンゴロウ類とは祖先を異にしており、ゲンゴロウ類とは別に二次的に水生生活を行なうようになったものである。

チョウ目ではツトガ科(以前のメイガ科)のミズメイガ亜科の一群は、スイレンやコウホネ、ジューンサイ等の水生植物を食草とする。幼虫は筒巢を作りその中で生活する。

水生昆虫への寄生者として、ニンギョウトビケラの前蛹や蛹に寄生するヒメバチ科のミズバチが知られている。本種は、寄主にたどり着くために水中に潜る。また、アメンボの卵に寄生するタマゴクロバチ科のアメンボヤドリバチも水中を泳ぐことが観察されている。

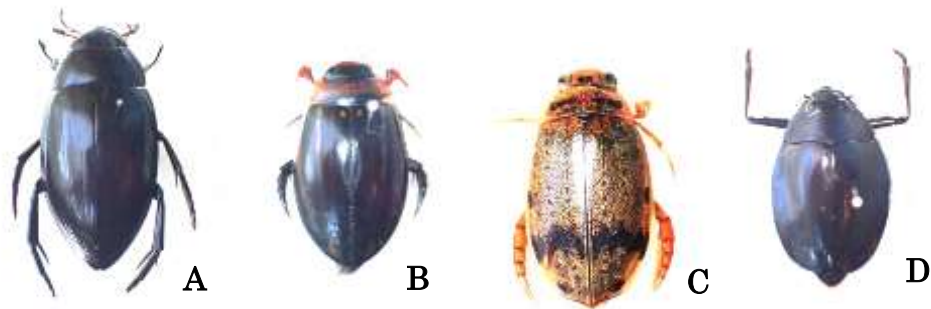


図 5.8.1. 水生甲虫類. A, ガムシ *Hydrophilus acuminatus*; B, シマゲンゴロウ *Hydaticus bowringii*; C, ハイイロゲンゴロウ *Eretes sticticus*; D, タイワンオオミズスマシ *Dineutus mellyi*.

水生昆虫類は全て二次的な生活様式の獲得と考えられている。目レベルでの系統と関連させると、有翅昆虫類で最も起源の古い、カゲロウ目とトンボ目の幼虫が全て水生である点は興味深い。さらに挙げるのならそれに次ぐ起源の古さをもつ可能性のあるカワゲラ目も同様である。これらの目で、幼虫が水生生活を送るようになった生活様式の獲得は、ペルム紀末期の大量絶滅に関連するかも知れない。これらの幼虫の生活様式に進化については2つの仮説が提出されており、幼虫は陸棲で二次的に水中に戻った可能性と、水生の生物から昆虫あるいは六脚虫類が進化した、幼虫は水から大きく離れられないでいる、との仮説である。ペルム紀末期の天変地異の際に、移動能力に乏しい幼虫は、より安全な水中生活に戻り厳しい時代を乗り越えたのかも知れない。



図 5.8.2. 水生半翅類の標本. タガメ, タイコウチ, ミズカマキリ, マツモムシ等.

5.9 土壌性六脚類

土壌の中に生息する六脚類は非常に多い。取り分け森林内の落葉土層には多くの種と個体数が生息する。このような森林内で、毎年地上に落下する枝や葉、あるいは動物の死骸や排泄物は大変な量になる。これらを分解する重要な役割を持つものが菌類や細菌類と並んで土壌動物になる。土壌動物の定義は、土壌環境に永続的にあるいは一時的に生息し、そこで何らかの活動を行っている動物群を指す(青木, 1973)。そのため、腐食者でなくとも土壌動物に含まれ、むしろ土壌を中心とした動物群集を構成するものとした方が分かりやすいだろう。

土壌中の滞在期間と活動タイプにより、土壌動物は大きく真正土壌動物と土壌から得られるが、土壌生態系の中での役割を持たず、土壌動物とは見なされない仮土壌動物の2タイプに区分することができる。

真正土壌動物：土壌環境への滞在期間により永住土壌動物と幼期土壌動物に大別される。

永住土壌動物

生活史の全てを土壌中で過ごすもの。トビムシ、カマアシムシ、アリ、シロアリ等。

幼期土壌動物

生活史の一時期を土壌中で過ごすもの。セミ、ウスバカゲロウ、コガネムシ、ハンミョウ等。

仮土壌動物：蛹等の休止期を土壌中で過ごすものや、寒期、暑期、乾期等に土壌中に避難して来るものが含まれる。

その他、偶発的に土壌に迷入する種が存在するであろう。また、土壌外に生息しつつ土壌に影響を与える種、例えばマツカレハの幼虫集団が樹上から大量に糞を落とす等の事例もあろう。

個体数から見ると、森林内の落葉土層に、通常トビムシ目で1 m²当たり数万から十数万個体が生息し、カマアシムシ目で1000個体から数千個体程度は生息する(図 5.9.1)。これらは、土壌性ダニ類と並んで体長0.2-2 mm程度で中型土壌動物に分類される。多くの昆虫類は体長2-20 mmの大型土壌動物に位置付けられる。巣を造って集団で生活するアリ類は現存量の大きなグループで、個体数は暖帯や亜熱帯林で1 m²当たり数百個体から数千個体で、多い場合1万個体近くが得られる場合もある。

土壌中に出現する昆虫類は極めて多岐に渡り、少なくとも15目で土壌生活者が見られる。表 5.9.1は熱帯多雨林(シンガポール)の1 m²当たりの土壌六脚類を調べた結果を一例として示した。ここでは、わずか1 m²の落葉土層で13目の六脚類が得られ、昆虫類でも10目が見られている。

表 5.9.1. シンガポールの熱帯多雨林土壌(地表下 10cm まで)の土壌六脚類の個体数. (青木(1973)を改変).

分類群	個体数	分類群	個体数
側昆虫綱		アザミウマ目	94
トビムシ目	12,073	バッタ目	13
カマアシムシ目	770	ハサミムシ目	5
コムシ綱		ハチ目 (アリ科)	2,030
コムシ目	201	(その他)	18
昆虫綱		甲虫目	460
シミ目	3	チョウ目	2
シロアリ目	585	昆虫幼虫	309
カメムシ目	172	昆虫蛹	5
チャタテムシ目	108		

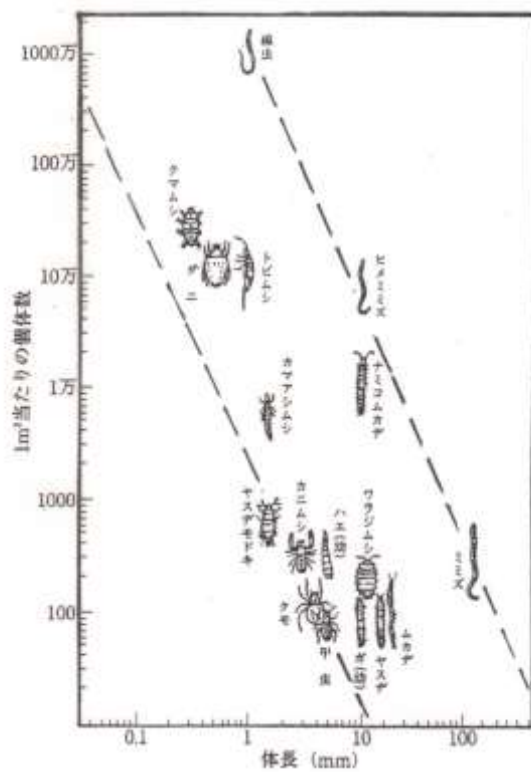


図 5.9.1. 節足動物を中心とした土壌動物の 1 m²あたりの個体数. (和田(2006)を改変).

熱帯圏では、シロアリ類の種数と現存量が大きい。その一方で、温帯域ではミミズ類が多い事が19世紀より知られており、気候区分によって土壤生成作用に大きな影響を与える動物群が異なることが指摘されている。熱帯多雨林では物質生産が盛んであるが、分解も盛んなため、地表に落ちた枝や葉はすぐ分解されてしまう。その結果、土壤中に含まれる有機物の割合は少なくなる。針葉樹林では土壤に葉や枝を中心とした有機物が地表表面を被うが、熱帯多雨林では落葉土層は以外と薄い。実験的に落葉を置いておくと1週間で約2%が土壤動物に食べられてしまう。特にシロアリの影響が大きく、全体の99%はシロアリによる摂食であった例が報じられている。

昆虫類の中でも種数の多い甲虫類は、土壤動物としても多くの種が見られる。ハネカクシやアリヅカムシのように、生涯を通じて土壤中に生息するものから、コガネムシやコメツキムシのように幼虫が土壤中で植物の根食者となるもの、シテムシ類のような動物の死体に集まる屍食者、食糞性コガネムシ類のような排泄物に集まる糞食者等さまざまなものが見られる。ハエ目では、幼虫が落葉や落枝等を食べる枯食者が多く見られ、屍食者や糞食者も多い。キノコバエ類の幼虫は菌食者でキノコを摂食する。チョウ目では、ヨトウガ類の幼虫等が土壤中を生活場所としている。

5.10 都市の昆虫

都市はあくまでも人間中心に作り上げた人工環境あるが、その中には緑地も造る。19世紀に出現した大型都市は、巨大化するほど多くの動植物を排除して行ったが、一部の生物は生息可能であり、さらに一部の生物はより積極的に個体数を増している。これによって、都市における独自の生態系が出来ている。ただし、都市は一般自然よりもはるかに変化の速度が大きく、かつ不規則で、政治や経済の動向で幾らでも変わり得る性格を持つ。そのため、変化の度合いは自然生態系に比べて圧倒的に早いであろう。都市の生物を要約すると、ヒトが積極的に持ち込んだ導入生物群、非意図的に都市に侵入し、生息する侵入生物群、古くから生息していた残存生物群に大別されよう。

大都市では高速に進む都市化の進展に対応して、多くの昆虫類が姿を消しており、所産種数は減少して行く。これには、緑地面積の減少と、乾燥化、不透水地域の増加、土壌音構造的諸性質の変化等の無機的环境条件の質的な劣悪化が大きく影響していよう。同じ面積の公園であっても、頻繁に掃除が行われ、落葉土層のない整備された公園ほど、アリや甲虫などの土壌性の昆虫の種数が少ないことが知られている。都市化の進行によって、クロマルエンマコガネやセンチョコガネ等の食糞性コガネムシ類が減少することが報じられている。餌の獲得が困難になることによるとされている。一方、ニクバエ類が増えて来ている。放置された犬や猫の糞が発生源である。都市化の進行は、昆虫類の多様性を現象させるのが一般的である。

一方、特定の種にとって都市は生存に不利な環境とはならない。関東地方の都市域では、アオスジアゲハが多く見られる。幼虫の食物であるクスノキが公園に多く植栽されていることによる。ドクガやチャドクガも多く見られる。スジグロシロチョウが多く見られることも、都市域で食草が多く生育していることによる。外来種が多く見られることも特徴の一つである。これらの種はもともと、乾燥した環境に好んで生息するものが多く、むしろ自然林では生息できないものが一般的である。恐らく苗木とともに中国から持ち込まれたアオマツムシが街路樹に多く見られ、中国由来のアカボシゴマダラも良く目にする。

分布を北進させているナガサキアゲハやツマグロヒョウモンも都市域で良く見かけられる。昆虫の中には、交通網に便乗し、分布を拡大させる種も良く見られ、物資の流入量の大きい都市ほどこれらの種の侵入確率は高まる。

人の生活環境に適応した昆虫は、都市域でも多く見られる。家屋の中にも少なからずの昆虫が見られる。もともと自然の中で生活していた昆虫の中で、人類の出現に伴って人間生活の中へ入り込んだ種である。イエバエ、ヒロズキンバエ、オオイエバエは人家周辺に多く見られる。人社会の中での生ごみを中心とした廃棄物に依存しており、時として大発生も見られる。一方、キンバエは、人為的環境には少なく自然環境に生息する。台所の穀類にはノシマダラメイガ、コクゾウムシ、アズキゾウムシ等、現在貯穀食品害虫と呼ばれる種が見られる。野生から転化して、家屋の害虫となった種である。トコジラミは、おそらくコウモリ等の哺乳類から吸血して生活して

いたものが、寄主転換をし、人の家屋に生息するようになった。ゴキブリも多く見かけるが、家屋内中心に生活する種はゴキブリ全体の種数から見ると非常に少なく、クロゴキブリやチャバネゴキブリ、ワモンゴキブリ等各地域で数種にすぎない。ヒトスジシマカ、アカイエカ等も都市域での生息が可能な生態を持つ種である。これらの昆虫は目にする機会が多く、生き物を知る良いきっかけにもなる。家屋害虫であっても、家屋内を主体に生息する昆虫の種は少なく、屋内と屋外との両方で見られる種が多い。その他、アリ類やカメムシ、あるいは灯りに集まる昆虫のような周辺に生息しているものが屋内に入り込む事が多い。これらの昆虫は人の居住空間に生息するか家屋周辺に生息する種で、人との関り(親人間性)が特に強い種と言える。

都市域では緑地は島状に点在するが、中心地から離れば農村地帯、田園地帯となる。雑木林が多く残っていれば昆虫も多く種が見られる。さらに山地に面した里山地帯になれば自然環境が多くなり、森林開拓地も見られ、森林性の種が多く生息しているはずである。もちろん、都市を含めてそれぞれの環境によってそれぞれの多様性がある。動植物の繋がりが、本来そこにあるべき状態で存続していることが、自然の豊かさである。

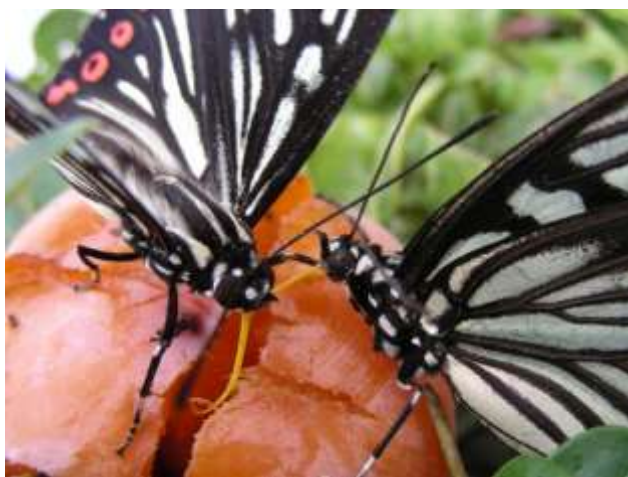


図 5.10.1. 大学構内で見られた外来種アカボシゴマダラ *Hestina assimilis*. 中国原産で日本に定着し、都市域を中心に個体群密度を増している。特定外来生物に指定されており、飼育や生体の移動が禁止されている。奄美大島に生息する日本の個体群とは、色彩が異なる。

第6章 昆虫の行動・生態

6.1 生活史

昆虫類は固い外骨格を持つこともあり、脱皮して成長する。また成長に伴って大きく形態を変える変態が見られる。シミとイシノミでは幼虫と成虫の形にほとんど違いが見られないが、翅を持つトンボ、カゲロウ類からは変態が見られ、卵から孵った幼虫と成虫とで形が大きく異なる(第2章参照)。

昆虫類はさまざまな食性を持ち、植食性、肉食性、雑食性、あるいは腐食性と種によってまちまちである。寿命は1年以内のものが多いが、中にはある種のアリの女王のように20年以上を生きるものもある。種間の関わりも、相利共生から寄生、競争までさまざまなものがある。住みわけや食いわけと言った行動様式が見られ、さらには擬態や保護色、警戒色と言ったものも進化させている。

食性

昆虫類はさまざまな食性を進化させて来た。幼虫と成虫とで食性が異なる種は多く、さらに草食性でも色々な植物を幅広く食べるものがある一方で、特定の植物しか食べないものもある。

昆虫の食性の区分は色々な観点からの区分が出来るが、一般的にカゲロウのように成虫が全く摂取しないものを無食性と呼び、特定のもののみを餌とするものは単食性、アゲハがミカン科植物のみを餌とするように限定されたものを餌とするものを狭食性、幅広く餌と出来るものを多食性あるいは広食性と呼ぶ。さらに、ゴキブリのように有機物であれば何でも摂取する場合、雑食性と呼ぶ。

餌のタイプで食性を分けた場合、大きく動物食性、植物食性、腐食性とに分けることが出来る。植物食性(植食性)では、食蜜性、食花粉性、食実性、食根性、食材性、食枯木性、食菌性、食藻性、食葉性、食朽木性が含まれ、動物食性(肉食性)では捕食性、吸血性、食腐性(腐敗した動物質の摂取)、食糞性、寄生性が含まれる。

植物体の葉や芽などを食べる性質を、草食性と呼ぶ。さらに朽ち木や落葉を食べるものが見られる。またカビやキノコは菌類に位置づけられ、厳密には植物ではないが(菌食性と特に呼ぶ)、菌食性も含めて、植物質を食べる性質を植物食性と総称し、多くの昆虫がこれに該当する。

動物質を食物としている場合を動物食性と呼ぶ。生きている動物を捕らえて餌とする捕食性のものや、死がい集まる腐食性のもがある。他の生物の体内の成分を少しずつ利用する様子を寄生と呼ぶ。ノミやカが動物の血を吸って栄養分とすることも寄生で、動物食性になる。さらに多くの寄生蜂や寄生バエでは、幼虫は最終的に寄主を食べつくしてしまう。この場合を特に捕食寄生と呼ぶ。

そのほか、動物のフンを餌とする場合を、特に糞食性と呼ぶ。ダイコクコガネやセンチコガネ、

ハエの幼虫などが該当する。昆虫では、動物質も植物質も餌とするような雑食性のものも多く見られる。

表 6.1.1. 目単位で見た昆虫の口器の基本構造と食性. (松村, 1997).

口器(成虫) : A: 咀嚼型, B: 吸収型, C: 咀嚼・吸収型, D: 退化.

目	口器	動物食	植物食	菌食	腐食	花粉蜜食	糞食	寄生性
イシノミ目	A		○		○			
シミ目	A	○	◎		○			
カゲロウ目	D		◎(幼虫)					
トンボ目	A	◎						
カワゲラ目	A		◎					
シロアリモドキ目	A		◎	○				
バッタ目	A	○	○					
ナナフシ目	A		◎					
ガロアムシ目	A	◎			○			
ハサミムシ目	A	◎	○		○			○
カマキリ目	A	◎						
ゴキブリ目	A	○	○	○	○			
カジリムシ目	A, B	○	○	○				○
カメムシ目	B	◎	◎			○		○
アザミウマ目	B	○	◎	○	○	○		
アミメカゲロウ目	A	◎	○					○
コウチュウ目	A	○	○	○	○	○	○	○
ネジレバネ目	D	◎(幼虫)						◎
シリアゲムシ目	A	◎	○					
ノミ目	B	◎						◎
ハエ目	B	○	○	○	○	○	○	○
チョウ目	B	○	◎	○	○	○		○
トビケラ目	A	○	○					
ハチ目	A, C	◎	◎				○	○

食性と栄養段階

生態系システムの中で昆虫類を見て行くと、昆虫類は、種数も個体数も多く、生物群集の中で大きな役割を果たし、食物連鎖のさまざまな場所に関わっている。消費者は、生産者を食物としている第一次消費者と、他の動物を食物としている第二消費者以上の高次消費者（肉食動物）とに分けることができる。前者は一般に草食動物と呼ばれ、ここにハムシやコガネムシ、ゾウムシ、チョウ・ガの幼虫など多くの昆虫が見られる。また、後者は肉食動物とも呼ばれ、オサムシ、ハンミョウ、トンボなどやはり多くの種が見られる。植物が食物連鎖の出発点となる、一般的な食物連鎖のことを特に生食連鎖と呼んでいる。一方、森林の土壌では、落葉から食物連鎖がスタートし、多くの土壌動物が関係して来る。落葉はトビムシやササラダニに食べられ、トビムシやササラダニがハネカクシに食べられ、ハネカクシがゴミムシに食べられると言った食物連鎖が見られ、特に腐食連鎖と呼ぶ。

分解者は一般的には、生物遺体や排泄物中の栄養分を完全に消費してしまうカビ・キノコ類や細菌類を指すが、実際には消費者と分解者を明瞭に区別することはできない。動物の死がいや食物とするシデムシやエンマムシ、動物の排泄物を食物としている食糞性コガネムシやハエの幼虫などは、消費者と分解者の中間に位置する生物で、デトリタス食者（死骸・腐食者）と呼んでいる。デトリタス食者を含めた分解者や落葉食の動物達は、目立たないが、生態系を維持する上で、なくてはならない重要な役割を担っている。これらの生物がたくさん存在して、初めて落葉や動物の死骸が土に帰って行く。

配偶者の選択

チョウ類は鮮やかな斑紋を持っているものが多いが、それらの中には配偶者選択に用いられているものもある。シロチョウ科のある種のメスでは、前翅の斑紋がより明瞭なオス個体を好んで選択することが知られている。モンシロチョウやオオアメリカモンキチョウでは、オスとメスの翅の紫外線の反射が異なっており、雌雄の認知に役立っている。この紫外線反射は、時間が経つにつれて、鱗粉の喪失により減少し、メスへの誘引性も減少する。マダラチョウ科では、オスが腹端にヘアペンシルと呼ばれるブラシ状の器官を持っている。ここからフェロモン物質が放出され、同種のメスがこれに反応する。

動物の雌雄の関係で最も注目すべき点は、配偶者となる異性をどのように選んでいるかであろう。自然界の雌雄を観察して行くと、一般にオスは派手な色彩が多いが、メスは地味な色彩が多いことが分かる。また、オス同士はしばしば争うが、メス同士は争わないことも一般的な傾向として言えよう。また、雌雄で形態差の大きい種も少なくない。クワガタムシのオスの大あごやクジャクのオスの羽は、オス間競争やメスによる選り好みで進化して来た性選択形質であると言われている。性的な武器や装飾は“誇張形質 *exaggerated trait*”と呼ばれ、とにかくその大きさや美麗さに目が奪われる。このような形質にはサイズや形状に種内で著しい多型性が見られる場合が多い。オス間競争が関与する場合、オスは大型になり、角や牙、トゲなどが発達するものが

多い。このような武器となる形態の多くは、基本的にメスを確保するためのオス間の闘争のために発達して来たものである。クワガタのようにオスの大あごが大きく発達したり、カブトムシのように角が発達する種も多い(図 6.1.1)。これらのオスの持つ武器は、他種にも向けられるが、同種のオスどうしの闘争にも頻繁に用いられる。しかし、メスは受動的なもので、闘争で勝ち残ったオスと結ばれ、子孫を残すと言う理解は誤りである。今日、メスはさまざまな指標を用いてオスを選択していることが分かりつつある。

シリアゲムシ科のツマグロガガンボモドキは婚姻贈呈と呼ばれる面白い行動を示す。つまり、オスはメスに餌であるハエ等の昆虫を差し出すのである。贈呈物が小さいとオスは見向きもされないが、大きいとそのサイズに比例して交尾できる時間が長くなり、受精確率が高まるのである(図 6.1.2)。

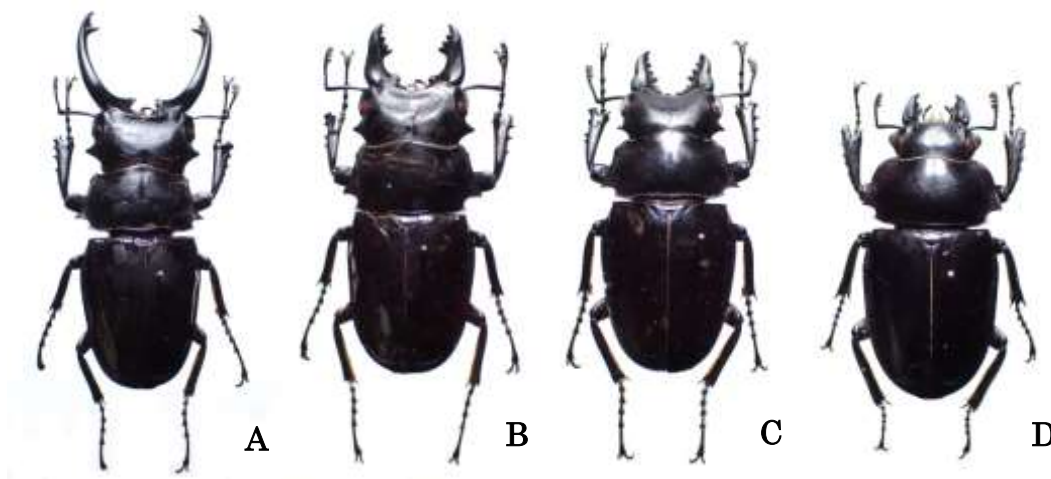


図 6.1.1. オニツヤクワガタ *Odontolabis siva* のオス (A-C) とメス (D)。オスの大あごに 3 型がある。

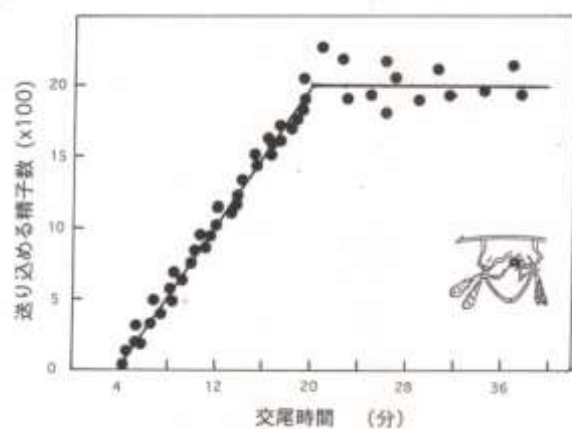


図 6.1.2. ツマグロガガンボモドキの交尾時間と送り込める精子数。メスに贈呈する餌のサイズが長いほど交尾時間は長くなる。(Thornhill, 1976 より作成)。

オスによるオスの他個体に対抗する戦術として、ウスバシロチョウやギフチョウでは交尾終了後にメスの腹端に交尾栓を作り、他のオスの交尾を妨げるものがある。カワトンボでは、交尾後メス個体を警護し、自己の精子と卵との受精確率を高めようとする行動が見られる。また、トンボの中には交尾器にへら状の特別な構造物が形成され、前のオスの精子をこれで一旦掻き出し、自己の精子をメスの貯精のうに残すものなどが見られ、精子レベルでのオス間のさまざまな競争が見られる。

昆虫でもオスの色彩が派手で、メスは地味で目立たない種が多く見られる。ミドリシジミ(図 3.2.2)やトリバネアゲハ(図 3.2.5)はその典型であろう。昆虫類にどこまで適用されるか不明であるが、哺乳類や鳥類、魚類のオスの派手な色彩や一見無駄に見える極端な形質進化について、メスによるオスの選択と言う観点から、幾つかの仮説が提唱されている。ここでは長い尾をもつ鳥を例に代表的なものを3つ紹介しておく。

ランナウェイ仮説 (Fisher, 1930)

長い尾を持つオスほど、個体の生存力において優れており有利な遺伝子を持っている。これに長い尾を好む遺伝子がメスに生じると集団中にこの遺伝子が広まり、生存上の不利益とつり合うところまで長くなる。

ハンディキャップ仮説 (Zahavi, 1975, 1977)

長い尾は生存上不利で、言わばハンディキャップである。しかしそのような個体が生存していることは、その個体はその長い尾を補うだけの生存上有利な遺伝子を持っていて、メスは長い尾を指標にして強いオスを選択している。

寄生虫説 (Hamilton & Zuk, 1982)

長く立派な尾や派手な色彩は寄生虫への抵抗性の強さの程度を示し、メスは寄生虫に抵抗力のある強いオスを選んでいる。

ランナウェイ仮説はメスの指標となる長い尾は有利と言う視点にあり、ハンディキャップ仮説では長い尾は生存上不利でハンディキャップ形質となるが真に選ばれる有利な形質と関連していると言う視点にある。寄生虫に抵抗性の高いオスを選んでいると言う寄生虫説は、有性生殖を行うための性の進化は、次々とやって来る寄生虫に対抗するためのものであるという考えにも関連している。その他、優良遺伝子仮説、感覚便乗仮説、つり合い仮説などがある。

いずれの仮説にせよ。オスの持つ遺伝子の質が形態に反映し、その形態を見て選り好みをしていると考えるのである。生存、繁殖上有利な遺伝子を持つオスを選び、その遺伝子を自分の子に伝えるようにメスはしていると予測される。現在のところ、何が有利であるかはまだはっきりしないが、可能性として免疫力の強さ、病原菌や寄生虫に対する抵抗性の強さ等は考えられ得ることである。

個体群動態

生物群集における個体数の変動に着目してみる。生物のメス一個体は多くの産卵を行う。もしこれらの個体のほとんどが成長し成熟すると、個体数は指数関数的に増殖し、膨大な個体数となる。しかし、自然界では個体数の増加を抑制する要因が存在し、これを環境抵抗と呼んでいる。例えば食物や生息場所の制限、伝染病や捕食者の増加、内在的な出生率の低下や死亡率の減少等である。そのために、もしある環境に少数個体を放した際の個体数の増加は、個体数が増加するほど、環境抵抗が大きくなっていくため、ロジスティック曲線と呼ばれる増加曲線を示す場合が多い。一般には

$$dN/dt = rN(1 - N/K) = rN(K - N)/K$$

で表される。この式によると個体群の振る舞いは、個体群密度が高まるほど増加率が下がり、一定密度に達すると、ほとんど増減を示さない安定状態に達することになる。

表 6.1.1 は生命表と呼ばれ、各成長段階の生存率を示したものである。チョウ目では、一般的に成体になれるのは産卵された個体のごく一部のみである。アメリカシロヒトリの場合、卵塊から孵化した幼虫は糸を吐いて巣網を張り、その中で 5 齢まで集団生活を行う。巣網に守られているためこの間の死亡率は比較的低い。捕食者は主にクモ類で、大型になると鳥に頻繁に襲われる。終齢幼虫の死亡率は高く、鳥やアシナガバチ類に捕食される。蛹の段階では寄生バエの寄生を受ける。卵から成虫になれる個体はわずかに 0.2%となる。さらに、9,528 卵から本種の生命表が作成されているが、結果はやはり卵から成虫への生存率は 0.1%であった(伊藤・桐谷, 1971)。イワサキクサゼミでは卵から羽化した直後の死亡率が著しく高く、幼虫が土中生活に入

表 6.1.1. アメリカシロヒトリ *Hyphantria cunea* の生命表。(伊藤, 1972 を改変)。

発育段階	始めの生存数	期間内の死亡数	生存率
卵	4287	134	1,000
1 齢幼虫	4153	1943	0,969
2 齢幼虫	2210	333	0,516
3 齢幼虫	1877	463	0,438
4-6 齢幼虫	1414	1373	0,330
7 齢(終齢)幼虫	41	29	0,010
蛹	12	5	0,003
成虫	7		0,002

表 6.1.2. 昆虫類の発育に伴う生存率の例. 表中の 0.0%は, 実験では羽化個体がなかった状況を示す. (伊藤, 1972; 山中他, 1972; 佐藤・牧野, 1996 を改変).

種名・学名	卵から成虫までの生存率
ヨトウガ <i>Mamestra brassicae</i>	2%
マツカレハ <i>Dendrolimus spectabilis</i>	0.6-0.9%
オビカレハ <i>Malacosoma neustria</i>	2.5%
マイマイガ <i>Lymantria dispar</i>	0.3-0.0%
ハスモンヨトウ <i>Spodoptera litura</i>	0.2-0.0%*
ヒノキカワモグリガ <i>Epinotia granitalis</i>	4.5%

* : 1 齢幼虫から成虫の生存率.

ってしまうと, 死亡率は低くなる. 同様に幼虫が樹木を食草とする穿孔性の昆虫類では, 捕食者から発見されにくく, 死亡率は低くなると推定される.

昆虫の産卵数は種によってまちまちであるが, 概して多くの卵が産み出される. 一般に一個体のメスが生涯に数百から数千の卵を産む. 仔に食物と外敵から身を守るための巣を準備するドロバチや管住性のギングチバチ類では数十卵程度である一方, ネジレバネで最大 75 万個もの卵を産むことが知られている. 寄生性のネジレバネは, 1 齢幼虫が三爪型幼虫と呼ばれる脚の発達した幼虫で, 盛んに動き回り植物体に登り, 寄主を待つ. ただし, 幼虫は飛来するものに機械的にしがみつく. ハナバチに寄生する種では寄主となるハチに乗り移らない限り, 次の段階へは進めない. 成功する確率は非常に低く, そのために多くの卵を産みだしているものと考えられる. 餌となる寄主の幼虫にたどり着いた個体は, 無肢型の 2 齢幼虫となり, そこで移動せずに育って行く. 三爪型幼虫を持つ昆虫として, 他にツチハンミョウとカマキリモドキが挙げられる(図 6.1.3). ヒメツチハンミョウは 4000-5000 卵を産むとされている. 卵から孵った三爪型の幼虫は, まず土中のコハナバチの巣に入り, 羽化したコハナバチの体にしがみつき花に運んでもらう. 花に移った幼虫はそこで本来の寄主であるウツギヒメハナバチの飛来を待つ. ネジレバネ同様に運よく寄手のヒメハナバチが飛来し, その体に移れた個体のみが, 生き残る可能性を持つ(舘野, 2016). カマキリモドキでは, 羽化した三爪型の 1 齢幼虫がクモの体に取り付き, その後にクモの卵のうに入り込み, 卵を摂取して育つ. カマキリモドキの産卵数は 100 程度から数千個とされている.

昆虫の産卵はバッタのように一度限りのものがある一方, ゴキブリのように幾度も産卵するものもある. 社会性昆虫のハチやシロアリのメス(女王)では, 寿命が長く 10 年以上に渡って産卵し続けることも稀ではない. そのため一生に産卵する数は, 種によっては 1000 万個を超える.

体サイズの小さな昆虫類の各種の個体群密度は、脊椎動物と比べれば圧倒的に高く示される。サバクトビバッタのように、爆発的に異常発生を引き起こすものもいるが、種の個体群密度がロジスチック曲線に従うのならば、捕食圧等の環境抵抗が働き、密度の増加を抑え一定状態に調節されるはずである。また、温度や湿度等の無機的环境要因も個体群密度の調節に関わっていると思われる。

昆虫類は大量に産卵するが、死亡率は高く、多くは捕食者や寄生者等の天敵によって摂取されて行く。一方、体サイズが小さいこともあり、個体群密度は高い。そのため、ほ乳類や鳥等の脊椎動物とは異なり、ヒトが採集する程度では、ごく限られた場所に生息する特別なものを除いて、個体群密度が減じることはない。

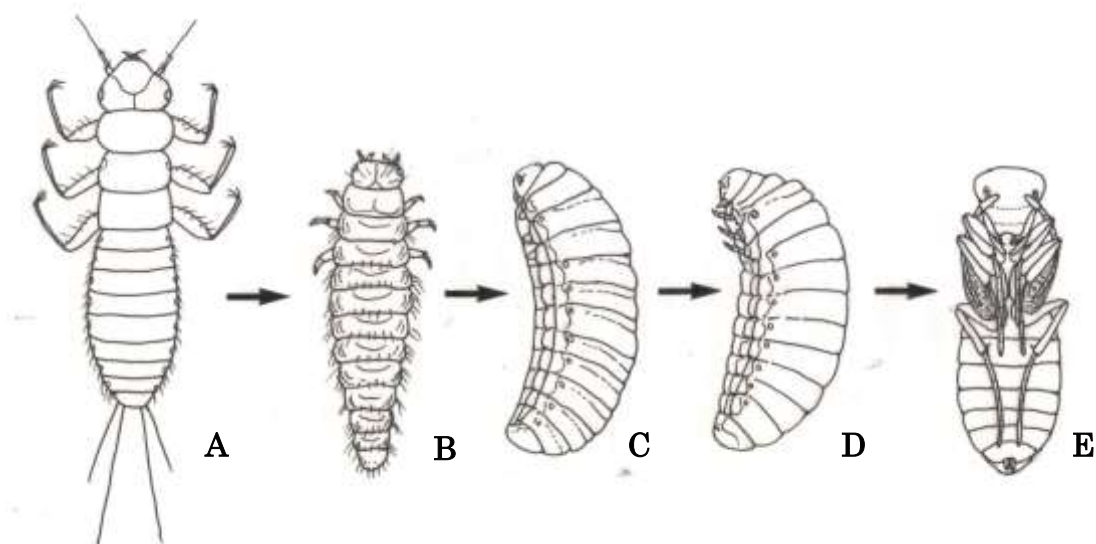


図 6.1.3. ツチハンミョウの変態様式。1 齢幼虫は移動性の高い三爪型幼虫で、さらに前蛹から幼虫に一旦戻る過変態と呼ばれる変態様式を採る。A: 1 齢幼虫，脚の発達した三爪型幼虫，体は固い；B, 2 齢幼虫，脚の短いコガネムシ型の幼虫。2 齢から 5 齢までがこの形態で，体は柔らかい。ハナバチの巣の花粉団子を食べ続ける；C, 6 齢は「擬蛹」となり，体は固くなる；D, 「擬蛹」が脱皮すると 7 齢幼虫となる；E, 7 齢幼虫が脱皮して蛹となる。

6.2 共進化

種間の関係を生態的、形態的、生理的な適応の面からとらえると、実に巧みにできた相互依存的な適応関係が見られる。生物がその環境へ長い時間をかけて適応し生息して来たことを示すものとして、これらを共進化(coevolution)とか相互適応とか呼んでいる。例えば、ある生物群集の中で種間関係が生じる。競争関係が生じ、進化学的時間が二者間で生じると互いに競争を回避するように、住みわけ、食いわけと言った様式を進化させ、共存関係となる。共生関係や寄生関係にあるものは、やがて相手がいなければ生きていけない必須の依存関係に至る場合がある。このように十分長い時間をかけて生物が変化しうる状況から、生物の適応の様式が分かり得る。

種間関係

生物群集内で特に密接な関係を持つ2種以上の個体群どうしの関係を表現する場合、その関係を利害関係の形で表現すると理解しやすい。表 6.2.1 では他種と関係することによって利益を受ける場合を+、被害をこうむる場合を-、特に利害に関係しない場合を0で表記したものである。表から生物世界には+、-、0を使った全ての組み合わせの種間関係が存在することが分かる。ただし、それらの関係は、自然界において頻繁に見られる関係から稀にしか見られないものまであり、その頻度やその関係が生物群集に及ぼす影響の強さはさまざまである。

表 6.2.1. 2 種間の相互作用の分類。(Odum, 1979 より)。

相互作用のタイプ	種		相互作用の特徴
	A	B	
競争	-	-	両者が害を与え合う
捕食	+	-	捕食者が餌種の個体を殺す
寄生 ベーツ型擬態	+	-	寄生者が寄主個体を利用し、 寄主は害を受ける
中立	0	0	互いに影響を及ぼさない
相利共生 ミュラー型擬態	+	+	両者共に利益を受ける
片利共生	+	0	一方だけ利益を受けるが、他 方は影響を受けない
片害作用	-	0	一方だけ害を被るが、他方は 影響を受けない

捕食-被食関係

食物連鎖の関係は生態系の構造を決定する重要な要素であるように、捕食-被食関係は生態系において最も普遍的に見られる関係である。2者間の関係で見ると食うか食われるであるが、3者以上の関係で考えると2者間では見えなかった関係が見えてくる。図 6.2.1 の a ではA種とB種との間に捕食-被食関係があり、B種とC種との間に競争関係がある場合である。A種がB種を多く捕食してくれるほどC種はB種との競争に有利に立てると言う間接効果が現われてくる。図 6.2.1 の b はA種とB種とC種との間に直線的な捕食-被食関係が成り立つ場合である。

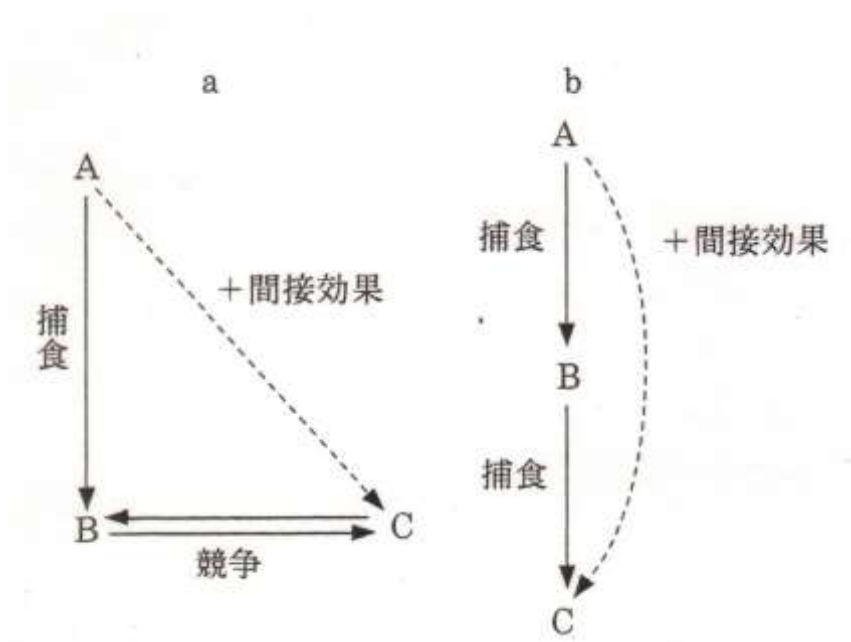


図 6.2.1. 間接効果. a: 捕食-被食関係, 競争関係にある3種間に見られる間接効果. b: 捕食-被食関係における間接効果. 3種間で種間関係を見ると, 2種間の関係のみでは見えて来なかった間接効果の存在が分かるようになる.

栄養段階が上位にあるA種が盛んにB種を捕食してくれるほどC種はB種からの捕食を免れやすくなる。要するに敵の敵は味方だと言う図式が示されている。最近植物において、積極的に敵の敵を引き寄せて捕食者を撃退してもらうと言う振る舞いをするものが知られるようになって来た。例えば、トウモロコシはヨトウガやアワヨトウの幼虫に摂食され始めると、かじられた部分からある種の化学物質を出し、それがヨトウガやアワヨトウの寄生蜂であるカリヤコマムバチを誘因している (図 6.2.2, a)。リママメにおいてもナミハダニに対して同様に、ナミハダニの捕食者であるチリカブリダニを呼び寄せている (図 6.2.2, b)。これらの捕食者や寄生者を呼び寄せる物質は SOS 物質と名付けられている。植物が食植性動物から身を守るための防衛メカニズムは、毒物質を体内に蓄えるとか刺で武装すると言ったものが多いが、それらの防衛はいずれは食植性動物に破られてしまい、さらに強力なものにしないと防御できなくなる。



図 6.2.2. 植物の SOS 物質による間接的防衛の例.

これが軍拡競争のようにエスカレートして行くと、これに莫大なコストがかかって来てしまう。もし国家であれば、二大軍事強国が軍拡競争を引き起こし、際限なく軍拡競争がエスカレートして行き、最後には両国ともに疲弊、没落の途をたどることにも似ていよう。言わばボディガードを雇い SOS 物質でボディガードと連絡を取りつつ身を守る術を見ると、植物もなかなかしたたかなものだと思う。

従来、高次捕食者が餌となる下次の動物の個体数に影響を及ぼすのか、あるいはそのような効果はなく、餌の個体数によって個体数が影響を受けているのかが問題となっていた。言わば、トップダウン効果とボトムアップ効果の有無、あるいは効果の大きさが問題となっていた。岩礁の動物群集やクモ類に着目した研究例では、トップダウン効果は顕著であった。さらに、生物群集の構成に大きく影響を与える種を、キーストン種 (key stone species) と呼んでいる。

寄生と共生

寄生関係は、取り付く側が取り付かれる側からエネルギーを奪い取る形をとる。かつて北米大陸に大量にいたリョコウバトは乱獲が原因で絶滅したが、このリョコウバトのみに寄生するダニが少なくとも2種は知られていた。これらのダニはリョコウバトのみに見られる事から、これらの間には必須の依存関係成立していたことが分かる。そして、リョコウバトが絶滅した事によって、これらのダニも同時に絶滅したであろう。地球上で1種が減れば、単純に1種のみが生態系で減ることはない。必須の関係を持つ複数の種が減っているはずである。

昆虫類では寄生生活を行う種が多い。特にハエ目とハチ目に多く見られる。また、ノミ目、ネジレバネ目、さらにはカジリムシ目のケジラミ類やハジラミ類は全ての種で寄生生活を送る。昆虫類で寄主に致命的な打撃を与えないタイプの寄生例はそれほど多くない。ただし、カヤナンキンムシはこれに当たり、身近な印象を受ける。寄生者の割合として、圧倒的に多くは取り付いた

寄種を死に至らしめる捕食寄生である。寄生の様式は、寄主の体外に産卵され、孵化した幼虫が体外から食いついて行く**外部寄生**と、幼虫が寄主の内部に入り込み、体内で栄養分を摂取する**内部寄生**とに分けられる。この場合、寄主が昆虫であれば、生体防御機構が存在することから、食細胞等を回避する手立てが必要となって来る。さらに寄主と寄生者との数的関係から次のような区分もある。

単寄生: 寄主 1 頭に寄生者 1 頭が取り付き、成虫となる。

多寄生: 寄主 1 頭に複数個体の寄生者が取り付き、複数個体が成虫となる。

過寄生: 寄主 1 頭に同種の複数個体の寄生者が取り付くが、1 頭のみが成虫となる。

共寄生: 寄主 1 頭に種の異なる複数個体の寄生者が取り付く様式。通常、寄主体内で寄生者間の種間競争が生じ、1 頭のみが成虫となる。

その他、寄生者に寄生する高次寄生(重寄生)と呼ばれる現象も知られている。寄生者に取り付く寄生者を 2 次寄生者、2 次寄生者に寄生する寄生者を 3 次寄生者と呼ぶ。例えばモンシロチョウの幼虫に寄生するアオムシサムライコマユバチに、アオムシコバチが 2 次寄生蜂として寄生する。高次寄生では、4 次寄生者まで知られている例がある。寄生バチは取り分け種数が多く、多くの昆虫のグループに寄生する。イギリスの集計では、イギリス国内の全昆虫の内、70%の種が捕食寄生性か寄生性で、多くは寄生バチとなる。典型的な捕食者は 4%の種のみであった。

典型的な寄生に対して、捕食寄生が捕食-被食関係の間に位置付けられるが、捕食寄生は、さらに寄主を直ぐには殺さず、寄生者が十分に成長した段階で死に至らしめるもの(飼い殺し寄生, *koinobiont*)と、寄生者の摂食により直ぐに死に至らしめるもの(殺傷寄生, *idiobiont*)があり、これらを並べれば寄生と捕食-被食関係は連続した概念であると判断することも可能である。エネルギーの奪取の観点から、労働力を搾取する労働寄生を寄生の一様式と見なすのであれば、片利共生との境界も、片利と言いつつも実質的に被害の程度の測定が甚だ困難であることから、不明瞭である。

トガリハナバチやハラアカハキリバチヤドリでは、ハキリバチの巣にうまく侵入、産卵し、孵った幼虫は、ハキリバチの親が本来自分の子に食べさせるために集めてきた花粉団子を食べて育つ。ツチハンミョウでは幼虫もハナバチの巣に侵入し、花粉団子を食べて育つ。これらの種は、生物の体に取り付くわけではないが、相手の労働力をうまく奪い取ることで育ち、一種の寄生と判断され、特に労働寄生と呼んでいる。

相利関係は互いが利益を得る関係で、アリとアブラムシ、アリとクシケアリやゴマシジミの関係などが知られている。アリはアブラムシが出す甘露(植物体由来の栄養分を多く含む液体)をもらい受ける。かわりに外敵からアブラムシを守る。アブラムシから見ると、外敵から身を守ってもらっているかわりに甘露をアリに与えている、ということになる。アリではアブラムシのほかに、カイガラムシやツノゼミ、シジミチョウの幼虫と相利共生の関係を結んでいる。さらに、植物の中にアリと関わりをもつものもある。スマレヤカンアオイでは、アリが餌とし

て食べられる部分を種子の表面の一部につけ、これによってアリに種子を運ばせる。アリにとっては食べ物が手に入り、植物にとってはアリに種子を散布してもらうことになる。海外では、アリ植物と特に呼び、植物が茎や葉に中空の部分を作り、そこにわざとアリをすまわせ、アリに葉を食い荒らす外敵を防除してもらうものまである。

ミツバアリとアリノタカラカイガラムシの関係は相利共生の関係の中でも、相手がいなくてはもはや生きて行けない必須の依存関係の段階にまで達している。アリノタカラカイガラムシはミツバアリの巣の中に限って生息する。ミツバアリは、巣の中に植物の根をわざと出すように巣を作り、その植物の根にアリノカイガラムシが付き植物体液を吸収する。アリノタカラカイガラムシは、頭部と胸部が融合して一つになって球状となり、2節のみからなる短い触角を持ち、脚も短く、先端の爪は鋭く尖っている（図 6.2.3）。脚は短い先端は鋭く、食物の根にしがみついたため機能を有している。アリは始終このカイガラムシの面倒を見ており、しばしばアリがカイガラムシを運んで元気な根の方に移動させている。ミツバアリの方も巣から外に出て餌を探すことはなく、もっぱらカイガラムシの出す甘露を餌に生活している。そして、新女王アリが春に母巣から旅立つ際には、先祖代々伝わる宝物であるかのようにこのカイガラムシ一個体をあごでくわえて新しい世界へと飛び立って行く。このカイガラムシは単為生殖で増殖する事から、一個体を連れて行けば、そこからカイガラムシを増殖させる事ができる。これらのあたかもミツバアリとカイガラムシが一つの個体であるかのような振舞いは、相利共生の究極の姿の一例を示していると言えよう。

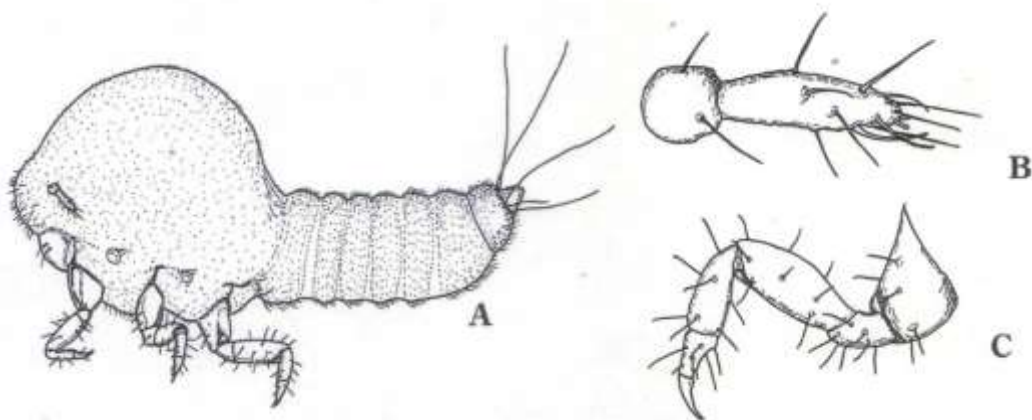


図 6.2.3. 外部形態の特殊化が著しい例。カメムシ目のアリノタカラカイガラムシ *Eumyrmococcus smithi* (A, 体側面; B, 触角; C, 中脚)。頭部と胸部は例外的に融合して、1つの球状の構造となっている。触角は2節のみからなり、複眼も単眼も完全に消失している。脚は短く、付節は1節のみからなるが、その先端に発達した爪をそなえている。ミツバアリの巣内に限って発見され、それ以外の場所では得られない。



図 6.2.4. トビイロシワアリ *Tetramorium stsushimae* の巣内に生息するサトアリヅカコオロギ *Myrmecophilus tetramorii*. 成虫でも無翅で、体長 2.5 mm ほどの微小なコオロギ。自身の体表にアリのもつ体表成分を付け(化学擬態)、同時に素早い動きでアリからの攻撃をかわして生息する。

擬態と警戒色

生物の環境適応の例として擬態がしばしば登場する。擬態とは生物が他の生物を含めてあるものに似せて他者の目を欺くものを呼ぶ。他の動物に似せるもの、植物に似せるもの、石や糞のような非生物に似せるものがある。擬態と類似の概念としてカモフラージュや保護色が挙げられる。これらは色彩を環境に合わせて似せる場合に良く用いる。擬態の概念は基本的に、攻撃性を持つ種類の派手な警戒色に似せて身を守る「標識的擬態(ミミクリー)」と色彩、形、動きなどを背景に似せて外敵に見つからないようにする「隠蔽的擬態(ミメシス)」に区別して理解される。

隠蔽的擬態の例として良く知られているものとして、葉に擬態するコノハムシやコノハチョウ、木の枝に似せるナナフシ、花に似せるハナカマキリ(餌を採るための擬態であることから、特に攻撃擬態と呼ぶことがある)などがある。隠蔽的擬態は、植物に似せたものを特に隠蔽的植物擬態と呼び、他種の動物に似せた場合を隠蔽的動物擬態と呼ぶ。例えば、アリやシロアリの巣に入り込み生活するハネカクシ等が寄主のアリやハネカクシに似せて(好蟻性、好白蟻性虫の場合、特にワスマン型擬態と言う呼称がある)生活することが該当する。その他鳥の糞や石等に似せた場合を、隠蔽的異物擬態と呼ぶ場合がある。いずれにせよ、これらの擬態の例は、生物がその環境の中で、進化的時間スケールで長い間生息して来たことを意味している。

他者にわざと目立たせる警告色あるいは警戒色は、単独で効果を見せる場合も多い。通常、派手な色彩の生物には、それなりの理由がある。刺される、触ると腫れる、毒を持っているなどで、名前が分からない目立つ生物は、触らない方が無難と言えよう。昼行性の派手な色彩を持つガでは体内に有毒物質を持つものが多い。ニシキオオツバメガ(図 4.2.53, D)では有毒のユーフォルビアが食草で、食草の毒を体内に溜めこむ。ベニモンマダラでは体内で青酸を作ることが知られている。多くは捕食者の鳥に対する防御と考えられている。

生態様式から、「標識的擬態」はベーツ型擬態とミュラー型擬態に区分される。例えば、攻撃力のないハナアブやトラカミキリが毒針を持ち高い攻撃力をもつミツバチや、アシナガバチ、スズメバチに似せている例がベーツ型擬態であり、攻撃力をもつミツバチ、アシナガバチ、スズメ

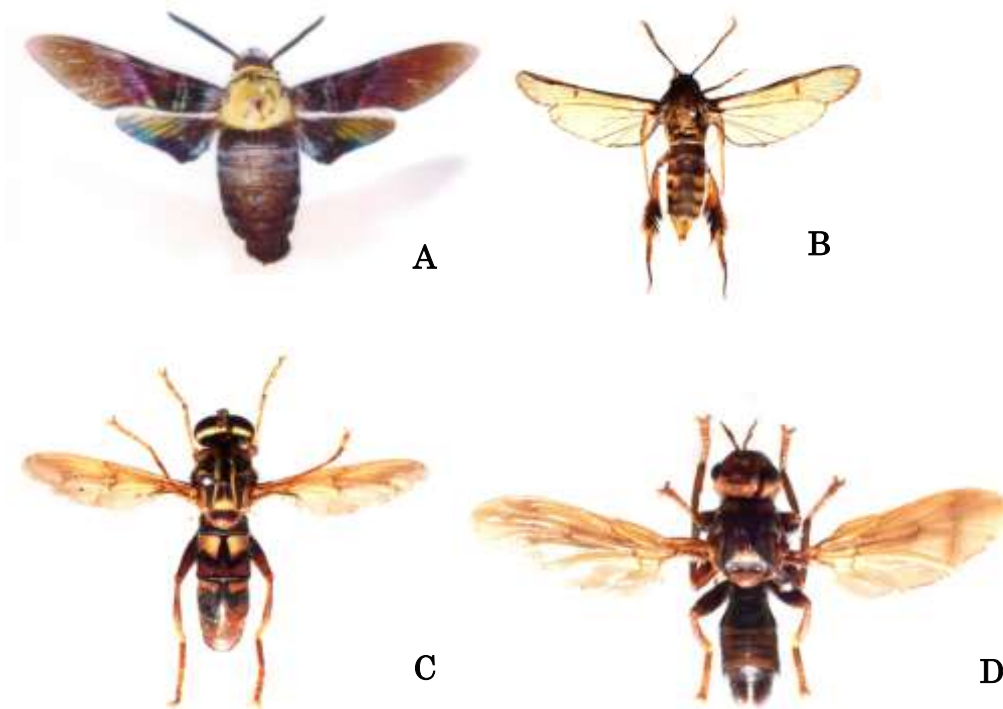


図 6.2.5. ベーツ型擬態の例. ハチに擬態するガ(A, B), アブ(C, D). A, クマバチに擬態するクマバチモドキ *Sataspes infernalis* (スズメガ科). B, コシアカスカシバ *Scasiba scribai*, 飛翔時はスズメバチそっくりに見える. C, シロスジナガハナアブ *Milesia undulata*; D, オオハチモドキバエ *Eupyrgota fusca*.

バチが互いに色彩を似せ合せて、さらにその効果を高めていることをミュラー型擬態と呼ぶ。これらのハチはいずれも黄色と黒のまだらで模様で、最も目立つ色彩パターンである。線路の踏切など特に注意を要するところに使われているのでその効果はよくお判りであろう。これらは、自分の存在を他者にアピールするような色彩で、警戒色である。ベーツ型擬態を利害関係で考えると、まねるものはプラス、まねされるものはマイナスとなりこれは一種の寄生と言える。一方、ミュラー型擬態はプラス、プラスの関係で相利共生の一形態として位置づけられよう。このような例は、社会性ハチ類の他にマダラチョウ類や南米のドクチョウ類の例が特に有名である。これらは、植物の有毒物質であるアルカロイド、タンニン等を体に貯えたまま成虫になってしまう。それを鳥が食べると鳥は中毒症状を引き起こし、このことを学習するので、以後類似の色彩のものを食べなくなる。いずれも、ミュラー型擬態の関係を持つ種が見られると同時に、他の科に属する毒を持たないチョウが擬態し、類似した色彩を見せている。

擬態の効果を考えると、数的に模倣する方の個体数が多くなりすぎると、効果が薄れてしまうことから、似せる方の個体数はモデル(model)の個体数よりも少ないことが予想される。似る側(mimic)が多くなるほど擬態の効果は弱まる。逆に似る側の個体数が少なければモデルの中に紛れ込み、擬態の効果が高まる。例えば、擬態のモデルとなるミツバチがいなくなると、ミミッ



図 6.2.6. 色彩豊かな昼行性ガ類. A, サツマニシキ *Erasmia pulchella*; B, *Campylotes burmanus*. このような派手な色彩は警告色である場合が多い. サツマニシキは, 捕まえると胸部から黄色の泡を吹き出す. 毒性もかなり強い.

クであるハナアブはただ目立っているだけである事から, まっ先に捕食者に狙われて, 生きて行けない. 理屈の上では, モデルが生態系内にいなければ, ミミックは存在しないことになる. また, 警告色, 警戒色の段階的進化は考えにくく, 中間的段階を飛ばして急速に警告色を持つに至る, という結果も出ている.

擬態の様式も色々なものがある. ある種のカマキリが餌を捉えるために花に似せたり, 魚のオコゼが餌を捉えるために周りのサンゴに似せる擬態があり, このようなものを特に攻撃擬態(ペッカム型擬態)と呼んでいる. 社会性昆虫のアリやシロアリの巣中には好蟻性動物や好白蟻性動物が見られるが, ホストと形態的に類似するものも少なくない. これを特にワスマン型擬態と呼んでおり, 巣の個体を欺こうとする目的であるとの仮説と巣外の捕食者に対する擬態であるとの仮説がある.

昆虫では, 幼虫や成虫に眼球紋を持つものが多い. 眼球紋があると目立つことから, 単純には淘汰されてしまいそうである. この眼球紋は, 節足動物の眼に似せて進化させたとされている. チョウの翅に眼球紋が多いが, 最大の捕食者である鳥が, 眼球紋を目指してつついて来るため, 捕食から逃れる効果があるとされている. また, 種によっては, 驚かすと急に眼球紋を見せるものがある. 鳥や哺乳類では, 眼の大きさを体全体の大きさをイメージすることができる. 大型の眼球紋は大型の動物がそこにいることをイメージさせ, たじろがせることができ, おどし戦術(scare tactics)と呼ばれている. チョウやガの幼虫に大きな眼球紋を持つものが多く, ユカタンピワハゴロモの後翅にも眼球紋がある他(図 6.2.8), 中にはカエルの一種で, 背中に1対の眼球紋を持つものもいる.

その他の擬態として, 行動の擬態を示すものがある. 昆虫ではないが, シロチドリ(河原に巣を作る)は, 巣のある近くに捕食者が来ると母親がその前に行き, 羽をばたばたさせ, 飛べないふりをして注意をそっちに向ける. 巣に注意が背けた段階で, 母鳥は飛び上がる. 化学物質による擬態も存在する. ナゲナワグモは, 先端に球をもつ糸を飛んでいる餌であるガを目がけて投げつけて捕らえる. 捕らえられるガのほとんどがオスである状況から, ナゲナワグモがガの性フェ

ロモン類似の物質を放出し、これに引き寄せされてくるオス個体が狩られていることが判明した。チョウチンアンコウやイザリウオの頭の先端にある突起は疑似餌の役割を示し、これに引き付けられた小魚が食べられる。一種の擬態と見なせよう。



図 6.2.7. 眼球紋を持つクロウチョウ *Caligo placidianus*. A, 表面; B, 裏面. 裏面の下半分(前翅)を覆い隠すと、眼球紋を眼とした大型の動物のように見える。



図 6.2.8. ユカタンビワハゴロモ *Fulgorala ternaria*. 体長 8-9 cm. 攻撃を受けると翅を広げ、後翅の眼球模様を見せつける。頭部(写真では下方)は前方へ大きく伸張する。トカゲやヘビの頭部に擬態しているという見解もあるが、真偽は不明。中は中空である。

被子植物と昆虫の共進化

裸子植物が繁栄していた中生代から新生代になると、花を咲かせ実を实らせる被子植物が陸上を席卷し、そして今日に至っている。被子植物が裸子植物との競争に圧倒的に勝り、今日の繁栄を得る事ができた主な理由は、被子植物が飛翔能力を持ち、移動性に長けた昆虫類および鳥類とギブ・アンド・テイクの関係を結び相互適応してきたからだと言われている。被子植物は、蜜腺と花蜜を準備し、かつその位置が容易にわかるための信号の役割を果たす花弁を、コストをかけて作った。これによって昆虫類を呼び寄せ、効率良く受粉が行なえるようにした。また、同様

に少なからずの樹木では多大なコストをかけて果実を作り、これを鳥に食べさせて遠方まで種子を運搬させる関係を結んだ。このようにして、移動能力のない植物の大きな弱点であった受粉効率と種子運搬能力を著しく高め、これによって裸子植物との競争に優位に立ち、その結果、植物にとって好適な熱帯や亜熱帯の環境はことごとく被子植物が占拠してしまった。一方、裸子植物は光合成効率の悪い亜寒帯にまで追いやられ、シベリアのタイガのように亜寒帯針葉樹林として残り現在に至っている。逆に、種子植物と共進化してきた昆虫類と鳥類は被子植物とともにやはり陸上生態系で特に栄えていると言えよう。特に被子植物と強く関係を結んだ、チョウ類では、ストロー状の口器になっており、ハナアブやハナバチ類でも液体のみを吸い込める口器に特殊化している。これらの種では花蜜がなければ生存不可能であろうから、やはり被子植物とは一蓮托生の関係にあり、被子植物が絶滅すれば、これらも生きては行けないことになる。

植物による擬態の見事な例として、昆虫のメスに似せる性的擬態が挙げられる。地中海沿岸に見られるフタバラン属 *Ophrys* のランは、花の姿がスズメバチやハナバチ、ツチバチのメスに似せており(どの昆虫に似せるかはランの種によって異なる)、オスが飛来し、交尾しようとする、オスの頭部等の体に花粉塊が付く、これによって花粉を運ばせる。これらの植物は花蜜を分泌しない。そのため、花蜜と受粉効率をそれぞれ提供しあう植物と昆虫との双利共生の関係が崩れている。オーストラリアのハンマーオーキッドと呼ばれるランは、コツチバチのメスに擬態してオスをおびき寄せる。オスが偽のメスに触れると花粉塊が回転し、丁度オスの背中にぶつかり花粉を付着させる。スズメガ類は長いストロー状の口吻を持つものが多く、口吻の長さによって、吸蜜が可能な特定の植物の花を訪れる。口吻の長いものではマダガスカルのカサントパンズズメのように口吻が 30cm 近くある種も見られる。ガが特定の植物を訪れば、植物にとっては効率良く受粉できるようになる。

6.3 孤独性昆虫と家族性昆虫

生物の親は、子(仔)作りを行い、種によっては子育てをする。子を育てる場合、餌を確保し子に与え、外敵からの防衛を行うことが親の主な仕事となる。生物学的には生殖とは自己の遺伝子の伝達・拡大を行うためと説明される。ただし、親による子の保護の程度は、種によってまちまちであり、また子に保護を加えない生物も多い。このような孤独性であるものから長く子の保護を行うもの、さらには兄弟姉妹に育てられる家族制のものまである。これらの相違は何によるものであろうか。自己の遺伝子を残そうとする試みは、子作りのための配偶者選択の段階からすでに始まっている。

子作り

昆虫の親は産卵のみで、親子の関係は成立しないものが圧倒的に多い。しかし、それでも親は、子供のことを思っているごとく振る舞う様式を示す、例えば、卵を物陰や窪み等の安全度の高い所の産む、多くのチョウ類が行うように卵を仔の食物の中に産む。卵から孵った幼虫はその場で食草にあれつける。卵を保護物質で包み込むものも見られ、甲虫類のムシクソハムシでは、糞で自分の卵を包み込み外敵に見つからないようカモフラージュを行う。

アブラムシ(アリマキ)ではマムシと同様に、卵胎生と呼び、卵を体内にとどめ、体内で孵化させる。そのために、これらの動物では一見、子が直接母体から生まれてくるように見える。これによって、動けない卵と異なり捕食者から免れることが可能となる。

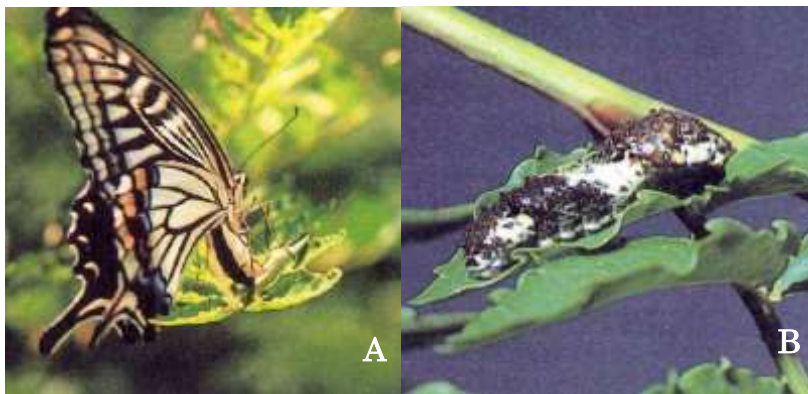


図 6.3.1. ナミアゲハ *Papilio xuthus* の産卵(A)と単独で育って行く幼虫(B).

子の養育

動物の中で親と子が同居する様式を家族性と呼び、親子の関係が成立する。子育てには母親のみが行うもの、父親が行うもの、両親によって行われるものがあり、社会性昆虫では兄弟姉妹が子を育てる。

母親による仔の保護は、ツノカメムシ(卵)、ハサミムシ(卵)等で見られる。卵から幼虫の段階までコブハサミムシやキバネハサミムシは春先に産卵し、卵が孵るまで母親は全く何も食わずに卵を守る。幼虫は肉食性で、卵から孵ると母親を食べて最初の栄養源とする。一方、ヒゲジロハサミムシでは、産卵後母親は外敵から卵を守ると同時に卵を順番になめてカビから守る。さらに母親は、孵化した仔に口移しで10日間ほど餌を与え続ける。ツノカメムシ類では、母親が卵塊の上に体を載せ、卵から仔が孵化するまで卵から離れず守り続ける。クロシデムシやモンシデムシ類では、卵から幼虫の段階まで仔の保護を行う。鳥やホ乳類の死骸から肉を削ぎ、土中に運び肉団子を作る。その肉団子で仔を育てる。仔が成長するまで母親が肉団子の周りにおいて、仔の保護を行う。

その一方で、父親による保護の例は非常に少ない。水生昆虫のコオイムシはオスの背中に卵が産み落とされ、オス個体と卵が行動を共にすることになる。また、タガメのオスは卵塊から離れずに卵保護を行う。魚類では、オスによる口腔養育の例が良く知られており、イトヨやテラピアなどがこれを行う。またタツノオトシゴではオスの腹部に育児のうと呼ばれる袋があり、この中で卵が孵る。よって、タツノオトシゴでは、一見オスから子が生まれてくるように見える。



図 6.3.2. 肉団子で仔を育てるモンシデムシの一種 *Necrophorus vespillo*. (Wilson (1971)を略写).

両親による仔の保護が見られる例は、ヨロイモグラゴキブリやクチキゴキブリ、甲虫のクロツヤムシ等で見られる。これは、親子の関係の強い動物と一般的に言えよう。脊椎動物の鳥類は通常一夫一妻制をとり、雌雄共同で巣を作り、卵を抱卵、ヒナに給餌する。ホ乳類は胎盤を持ち、生まれた後には子に乳を与え、外敵からの保護を加える。しかし、両親で子育てを行う種は少なく、わずかに5%程度である。また両親が子育てを行う種の中では一夫多妻制のものが多い。夫婦で子育てをす一夫一妻制のタヌキはホ乳類では少数派に属する。

ミツバチやアリ、シロアリなどの社会性昆虫では、女王と呼ばれるメス個体は産卵のみに従事し、それ以外の仕事は働きバチ、働きアリが行っている。卵から孵った子の面倒をみる働きバチ、働きアリは子から見ると姉、兄にあたる。真社会性の進化については後述するが(6.4 社会性昆虫)、いずれにせよこれらは家族制の形成後に派生した様式と推定される。



図 6.3.3. 家族性のタイワンクチキゴキブリ *Salganea taiwanensis*. 夫婦で朽ち木中に棲み、仔も大きくなるまで同居する。

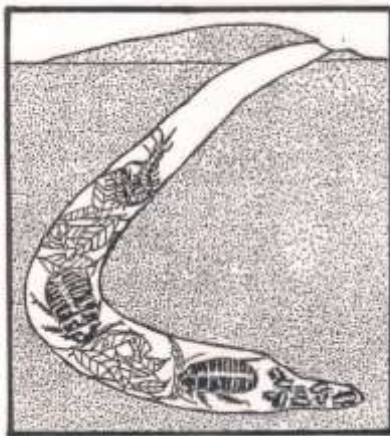


図 6.3.4. ヨロイモグラゴキブリ *Macropanesthia rhinoceros*. ヨロイモグラゴキブリは夫婦で土中に棲み、落葉を餌とする。ゴキブリ類で最大の種の一つで、体重が 33 g ほどにもなる。体長は 10 cm 程度。(描図は Matsumoto (1992)より略写)。

多産・無保護と少産・有保護

以上のような子作りと子育ての様々な様式の間にはどのような関係が存在するのだろうか。ラック(Lack)の理論(1954)によると、産卵(仔)数と親による子(仔)の保護の程度の大きさは、総エネルギー量をどのように利用するかの問題として捉えることができるとする。子作りに費やすエネルギーと子育てに費やすエネルギーの和を考えた際に、各々の生物は総和の最大限まで利用しているが、エネルギーの投資の仕方が種によって異なる説明される。つまり、親が子を養育しない動物では、卵はその生体重において親が生理的に作り出さう限界近くまで産まれる。しかし、親が子を養育する動物では、産卵(仔)数は、養育の度合いと反比例し、養育期間、つまり

親の子に対するエネルギー投資量の短い種では比較的多くの子を一回で産み、養育期間の長い種ほど一回で産卵される子の数は少なくなる。卵においても、産卵個数の多いものほど、一つの卵は小さく、栄養分に欠き、栄養分の多い卵を産むものは、産卵個数は少ない。一般則として、多産のものは無保護であり親による子の保護が強く加わるものほど、少産ということになる。

6.4 社会性昆虫

「真社会性 (Eusociality)」というヒトの社会のさらに上に行くような言葉が存在する。アリ、シロアリ、アシナガバチやスズメバチ、そしてミツバチやマルハナバチを社会性昆虫とか真社会性昆虫と呼んでいる。これらの昆虫は強大な巣を作って生活し、巣の中には女王がおり、多数の働きアリ（バチ）や兵アリ（バチ）と言った労働階級が存在し、あたかも一つの巣が一つの国家のように見受けられる生態様式を持つ。また、馴染み薄であろうが兵隊を持つ社会性アブラムシの他に、社会性アザミウマや社会性ナガキクイムシ等も発見されている。一般に、真社会性とは、親と子が共存し、複数個体が共同して子を育て、生殖を行なう個体と（メス、この個体をしばしば女王と呼ぶ）行なわない個体（労働個体）とに分かれている生態様式を言う。

まずはアリの社会を覗いてみる。女王は働きアリから餌をもらい受け、もっぱら産卵のみを行っている。女王は1頭しかいないように思われがちだが、近年アリの世界では一つの巣中に複数の女王がいる種類が結構多いことが分かって来た。そして働きアリは探餌、幼虫の世話、巣の掃除や防衛と言った産卵以外の一切の仕事を行っている。働きア리를詳しく見ると、種によっては頭部が発達してがっしりした個体が混ざっている。これを特に兵アリと呼んでいる。これらの働きアリや兵アリは全て女王が産んだ卵から育ったものである。しかも兵アリも含めてこれらは全てメスである。女王アリは雄雌を産み分ける能力を持っており、通常はメスのみを産んでいる。大量に産み出される産卵能力のないメス個体を働きアリと呼んでいる。さらに、

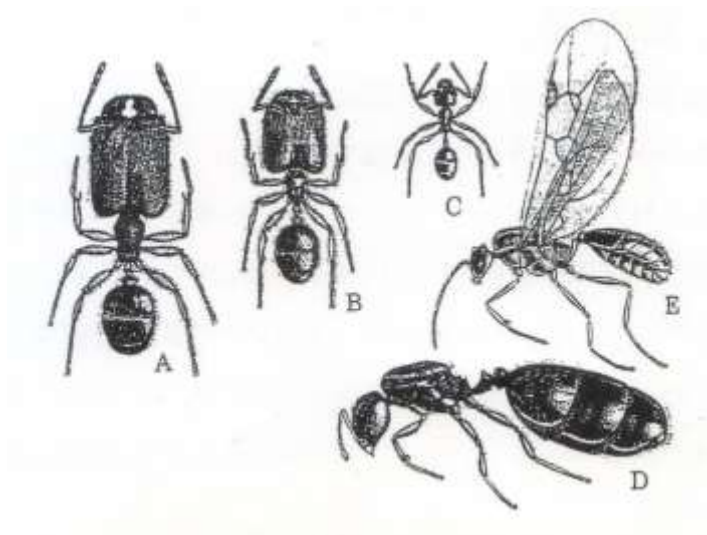


図 6.4.1. 社会性昆虫であるアリ（オオズアリ属 *Pheidole* の一種）のカースト(階級)。A, 大型働きアリ（兵アリ）；B, 中型働きアリ；C, 小型働きアリ；D, メス（女王）；E, オス。労働階級となる働きアリは、ここではさらに大型働きアリ、中型働きアリ、小型働きアリとサブカーストに分かれている。（Wheeler, 1910 より）。



図 6.4.2. 社会生活を営むハチとアリ. A, ナンヨウチビアシナガバチ *Rhopalidia marginata*, カートン製の巣を造り集団で生活する. B, テラニシケアリ *Lasius orientalis* とキイロケアリ *Lasius flavus*, テラニシケアリの女王はキイロケアリの巣に入り込み, キイロケアリの女王を殺し, 巣を乗っ取る一時的社会寄生を行う. 乗っ取られた巣のキイロケアリの働きアリはテラニシケアリの労働力となるが, 寿命によりどんどん減って行き, やがてはテラニシケアリのみの巣となる.

女王は長命である. 室内飼育の記録では, 女王アリの寿命の現在の世界記録はヨーロッパトビイロケアリ (*Lasius niger*) の 29 年, これに次ぐものがキイロケアリ (*Lasius flavus*) の 22.5 年である. 働きアリの寿命は通常半年程度で長くて 1-2 年である. 以上のことから女王と働きアリの関係は母親とその娘の関係にある.

これがシロアリになると, 一つの巣中に数百万個体が生息していることさえあるが, それでもこれらは全て女王の子供で, しかもシロアリの方は働きシロアリ, 兵シロアリにオスもメスも存在する. つまり女王と労働階級の関係は母親と息子, 娘の関係になる.

働きアリや働きバチには生殖能力がない一方で, 女王はこれらの労働階級なしでは生きて行けない. それ故, 働きアリや働きバチは, 個体として独立した形態をしてはいるが, 言わば女王の細胞や組織に該当するもので, いかに巨大なものであっても一つの巣がわれわれ一個体に相当する言う見方も成り立とう. そのような事から, 真社会性昆虫のことを超有機体とか超個体的個体 (Superorganism) ともしばしば呼ばれている. かつて「青い鳥」の作者メーテルリンク (M. Maeterlinck) は, これらのアリやハチの社会に人間の理想の社会を投影させたが, 実際はヒトやホ乳類の社会とは大きく次元の異なるもので, これらの昆虫の社会はどれほど個体数が多くてもせいぜいヒトの 1 家族, 見方によっては一個体に該当するものである. 子供を産まない働きアリ (バチ) がいかに進化して来たかは社会生物学上の大きな研究課題の一つである. 古くは「進化論」のダーウィン (C. R. Dawin) をも悩ませた問題でもある. 社会性昆虫がこの世に存在することによって, 彼の打ち立てた進化論は誤りであるかも知れないと言うほどに影響を与え, 逆に言えば進化論の正当性を証明するためには是非とも解決せねばならない最大の難問の一つであった. ダーウィンの進化論では生存上有利な形質がより多く子孫に伝わって行かねばならない. しかし, 働きアリは通常, 子を産まないのだから, 働きアリの真面目に働く遺伝子

は子孫に伝わらないのである。にもかかわらず働かない女王アリは過去も、そして今もひたすら働く働きアリを大量に生み出している。

ホ乳類の社会と社会性昆虫の社会を比較すると、ホ乳類の社会では、集団を構成する個体の形態は基本的に同じで、かつ、生殖能力を持つ。また、個体の果たす役割は年齢とともに変化する。一方、社会性昆虫の社会では、集団を形成する個体間に極端な形態文化や役割の分業化が見られ、基本的に女王個体のみが生殖能力を持つ。ただし、女王単独での生活は出来ない。同じ「社会」と言う言葉が用いられていても両者は著しく異なったものである。

社会性昆虫の進化

社会性昆虫は、一般的には高度に組織化された集団（コロニー）を構成する、構成個体にカースト（階級）がある、と言った特徴で示される。社会性への進化は系統樹と対応させると、シロアリでは1回進化であろうが、膜翅目では少なくとも12-13系統で独自に社会性を進化させている。

キクイムシやアザミウマでは、これまでのところ社会性の種は1種から数種のみしか知られていないが、アブラムシではヒラタアブラムシ亜科とタマアブラムシ亜科に30種以上で兵隊アブラムシを持つものが知られており、少なくとも複数カ所で社会性の進化が生じたと考えられている。ウィルソン（E. O. Wilson, 1971）は社会性に次の定義を与えた。

- 1) 世代の共存： 親世代の成体と子世代の成体の共存
- 2) 共同育児： 複数の成体が共同してその集団の子を育てる
- 3) 生殖分業： 生殖階級と非生殖階級が見られる

この条件に照合させると、社会性キクイムシのミナミナガキクイムシや兵隊アザミウマは1)から3)の全てを満たし、兵隊アブラムシは1)と3)の条件を満たしていることになる。よって、社会性昆虫を厳しく定義づけている人は兵隊アブラムシには2)が見られない事からこれらを社会性昆虫に含めない。

コバチ科トビコバチ亜科に含まれる *Copidosomopsis tanytmenus* では条件3)を満たしている。この寄生性の種は多胚生殖を行い、幼虫の体内に著しい数の胚ができ、それらの胚が幼虫となって、幼虫の体内から出現する。これらはクローンの関係にあり、これらの幼虫の中に成虫にならず防衛、攻撃に専念する兵隊カーストに相当する個体が見られる。

社会性への進化には以下の進化の道筋が示されている。一つは孤独性から前社会性、そして亜社会性を経た後に真社会性に達したもの。前社会性、亜社会性の用語は、ともにいわゆる家族制である。前社会性は親子の単純な共存段階を持つもので、亜社会性は親子間に造巢や給餌を通じた親密な関係を持つ段階である。もう一つは亜社会性（家族性）から共同巣性、疑似社会性、半社会性を経て真社会性への進化の道である。

社会性進化の仮説

真社会性への進化を説明するものとして幾つかの仮説が提唱されている。

血縁選択説 (Hamilton, 1964)

遺伝子共有確率で進化を説明しようとする説。血縁関係のAとBがある時、AがBを助けることでBが沢山子孫を残せるなら、A自身は子供を作らなくとも共有する遺伝子を次世代に残せるような行動が進化する、としている。特に「3/4 仮説」と呼ばれ、オスは染色体が半数しかない単数体で、メスは $2n$ の倍数体、つまり単数・倍数性の膜翅目ではメスが非生殖階級として進化しやすいと説明される。アザミウマ目も単数・倍数性であり、兵隊アブラムシでは最初は1個体から集団がスタートすることから血縁度1のクローンである。

近親交配説 (Hamilton, 1964)

シロアリ目では雌雄ともに倍数性であることから3/4 仮説は適用されない。シロアリでは王、女王が死ぬと巣内で補充生殖虫が育つ。この補充生殖虫は生き残っている方の親と交配する。このようなことが起こると、血縁度が高まり、血縁選択説と同様の効果が期待できるとされる。

親による子の操作説 (Alexander, 1974)

親が自分自身の利益に基づいて、子供の成長を操作して労働個体を作ったとする説。

双利的共同説 (Lin & Michener, 1972)

環境が非常に厳しく創巣雌が1頭では子育てを行なえない状況ならば、血縁度が低くても生殖雌が集まった方が有利なら共同する、という説。社会性昆虫全てには適用され得ないが、アシナガバチの多雌性(多女王制)などの説明には重要であると思われる。

真社会性の進化で最も興味深いことは、働き手や兵隊と言った非生殖階級が生まれることだろう。本来生物は自分の子孫を、いかに多く残すかと言う究極の目的を持ちつつ生きている。にもかかわらず、非生殖階級の個体は自分の属する集団(巣や家族)のためにせっせと働き、自分の直接の子孫は全く残さない。もっともこれらの個体にとってみれば女王は自分の母親であり、集団は他人の寄せ集めではなく血縁関係の強い集団である。よって、この血縁集団であるということが重要な生物学的意味を持つことが考えられよう。ヒトを除く動物の世界で、血縁関係のない全くの他者のために労働奉仕をすることはありえないようだが、血縁者である自分の家族のためならば苦勞をいとわないように見受けるケースがしばしば存在する。真社会性を獲得するに至った進化の道筋には色々な可能性が考えられるが、いずれにせよ、家族生活をしてきたアリやシロアリの祖先に何らかの特殊な生態的圧力が加わり、例えば天敵の蔓延とか食糧事情など、その圧力から脱却する術として、家族集団中に非生殖階級を作り出して切り抜けたことが真社会性進化の一つの仮説として考えられ得るだろう。

兵隊アブラムシの系統進化

アブラムシ類の中には、自らは生殖に関わらず、捕食者からの血縁者の防衛を専ら行なう兵隊カーストを持つ種が存在する。これらの兵隊カーストは、ヒラタアブラムシ亜科で少なくとも10回、タマワタムシ亜科で少なくとも7回独立に進化したと考えられている。他に、繁殖を終えたメス個体が虫こぶの巣口に集まり、兵隊として巣を守るものも発見されている。

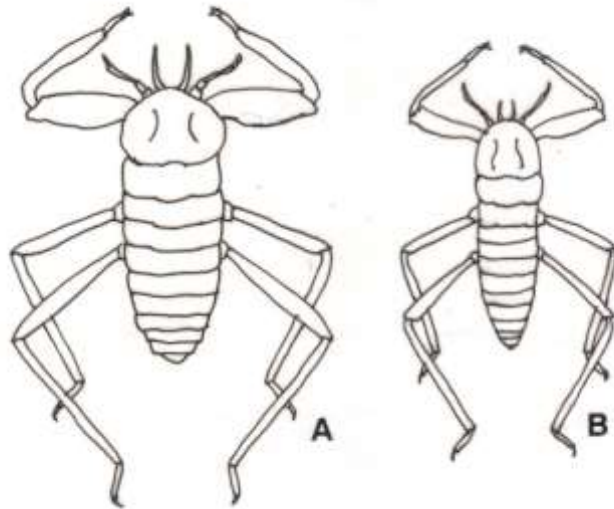


図 6. 4. 3. 社会性アブラムシ(アレキサンダーツノアブラムシ *Pseudoregma alexanderi*). A: 兵隊型幼虫, B: 普通幼虫.

第7章 人と昆虫

7.1 家屋・衛生害虫

医学，衛生学面で人との関わりが強い昆虫類が存在する．これらを特に衛生動物，あるいは医動物と呼び，一般に病原微生物を媒介するもの，吸血動物，外部寄生動物，有毒動物，アレルギーとなる動物に整理することができる．ただし衛生動物には，疫病と直接関わらないものも含め，心理的不快感・嫌悪感を与え，心理的に悪影響をもたらす不快動物(nuisance and disgusting pest)や，衣類，家具，住居の害虫(household pest; 家屋害虫) と貯蔵食品害虫(stored-product pests)も含めて取り扱う場合もある．これらの他に，アメリカシロヒトリのような，景観を損なう緑地害虫や，ユスリカ，ハエ，アリなどの工業製品への異物混入となり経済的被害を与える産業害虫も存在する．

病原体媒介昆虫

カ，ハエ，ゴキブリ等は，病原微生物を運搬し，伝染病を広げる重要な衛生害虫として位置付けられている．

日本では戦後しばらくの間，カによる日本脳炎が流行したため，カの駆除が政府挙げての課題であったが，ごみ処理施設や下水道の整備によりハエやカは以前に比べれば随分と減り，ゴキブリに関心が移った感がある．それでも，吸血昆虫として羽音がするアカイエカ，冬でも刺されるチカイエカ，コガタアカイエカ等が見られ，家屋の蓄熱効果により，最近では冬でもヒトスジシマカが発生するようになった．また，ハエも一定頻度で家屋に侵入してくる．

以前は汲み取り式便所であった日本では，そこを歩くゴキブリの病原微生物の媒介が問題となっていたが，今日の下水道事情の変化により，ゴキブリの体表の方が，ヒトの体表よりも細菌数が少ないと言う結果まで出ている．しかし，病原性大腸菌やサルモネラ菌等による集団食中毒の原因として，ゴキブリの可能性が指摘される場合もある．これらの食中毒は7月をピークに，6-9月が多い．本州で家屋性のゴキブリは，クロゴキブリ，チャバネゴキブリが中心で，他に在来種のヤマトゴキブリが見られる程度である．沖縄ではワモンゴキブリやコワモンゴキブリ等が見られる．

チャバネゴキブリでは一年中活動し，成虫の寿命は130日前後．20-40日間隔で3-10回の産卵を行い，一生の内に1,000個以上の卵を産む．卵は3-4週間で孵化し，2ヶ月前後の間に5回の脱皮を行って羽化し，成虫となる．クロゴキブリでは，成虫の寿命は4-5ヶ月．メスは2-7日おきに平均17回程産卵し，1回の産卵で300個程の卵を産むことから，一生の内に5,000個もの卵を産む．

イエバエ，ヒロズキンバエ，オオイエバエ等が人家周辺に多く見られる．人社会の中での生ごみを中心とした廃棄物に依存しており，時として大発生も見られる．ゴキブリやハエは，細菌類

を運ぶことで古くから衛生害虫として身近な存在だが、駆除は難しい。今日のゴキブリもハエも、殺虫剤に強い抵抗性を持つ薬剤耐性を身につけているからである。

世界に目を向けると、今日地球温暖化によって、マラリア感染地域が拡大することが危惧されている。マラリアはハマダラカ属 *Anopheles* のカによって媒介される。ハマダラカ属は、世界におよそ 460 種が知られている。そのうちおよそ 100 種がヒトにマラリアを媒介できるが、一般にマラリア原虫をヒトに媒介しているのは、その内の 30-40 種である。大気の CO₂ 濃度が 2 倍になり温暖化が促進された場合、マラリアが流行可能な地域は地球全体の 10-30% 増加し、流行危険地域の居住人口は約 5 億人増加し、5000 万~8000 万人も感染者が増加すると予測されている。日本でもマラリア流行の危険が生じる。ツェツェバエが媒介する睡眠病やデング熱ウイルスを運ぶネッタイシマカにおいても同様である。近年、地球温暖化でツェツェバエがアフリカ南部にも生息域を広げるため、睡眠病患者が新たに数千万人増える恐れがあるとする研究効果が報じられている。デング熱では、海外で感染して帰国後に発症する例が、年々増えて来ており、2010 年には 200 件余りが報告された。予防ワクチンや治療薬は今のところない。また、ウイルスの運搬者（キャリアあるいはベクター）であるネッタイシマカを駆逐する試みも行われているが有効な手だてはない。

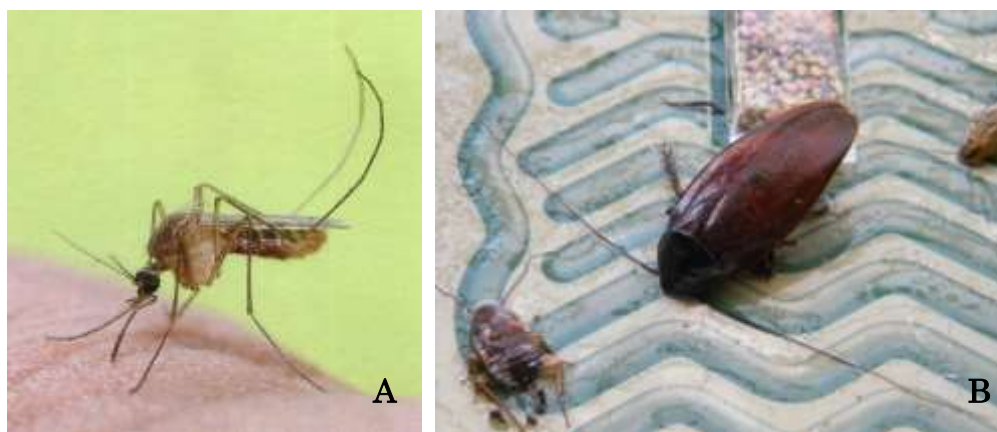


図 7.1.1. A, マラリアを媒介するハマダラカ *Anopheles* の一種; B, 家屋に生息するクロゴキブリ *Periplaneta fuliginosa*. 右隅には世界共通種のチャバネゴキブリ *Blattella germanica* が見られる。

吸血昆虫

カによる被害が多く、近年では、都市域の蓄熱効果のためヒトスジシマカやチカイエカのように冬でも成虫の活動が見られ刺される被害が出るようになった。

ノミでは、昔はヒトノミやイヌノミが多く見られた。しかし、衛生環境の著しい改善により日本ではヒトノミは全く見られなくなり、また、野良犬の淘汰によりイヌノミもほとんど見られなくなっている。現在のノミの被害のほとんどがネコノミによるノミ刺症となっている。スナノミは年米起源のノミで、例外的にヒト及びブタやイヌ等の皮下に潜り込んで生活する。通常時の体長は 1mm ほどで、オスは吸血するとヒトの体から離れるが、メスは交尾後、足の裏や爪の下等に

潜り込む。吸血したメスの腹部は膨大化し、直径 6 mm ほどの豆粒状となり、その後産卵を行う。現在、アフリカからインドにかけて分布を広げ、さらに海外旅行先で本種の寄生を受けるヒトも出ている。

アタマジラミの被害は、戦後の衛生環境の向上によって、減って行ったが、1980 年代を最小値として、その後増えて行き、現在に至っている。海外への旅行者の増加と対応しており、海外で感染を受け、国内に持ち込むことが頻発していることによる可能性が高い。「ナンキンムシ」の名で知られたトコジラミも近年被害が増えつつある。日本では 1964 年頃を境に被害が減少をたどり、1970 年代以降はほとんど見かけなくなっていた。ところが、近年になり発生例が相次いでいる。ホテルや旅館で宿泊客が刺される被害があり、保健所への相談も急増している。昼間は室内の物陰に潜み、夜になると活動し人の体液を吸い取る。刺された後は非常に痒い。

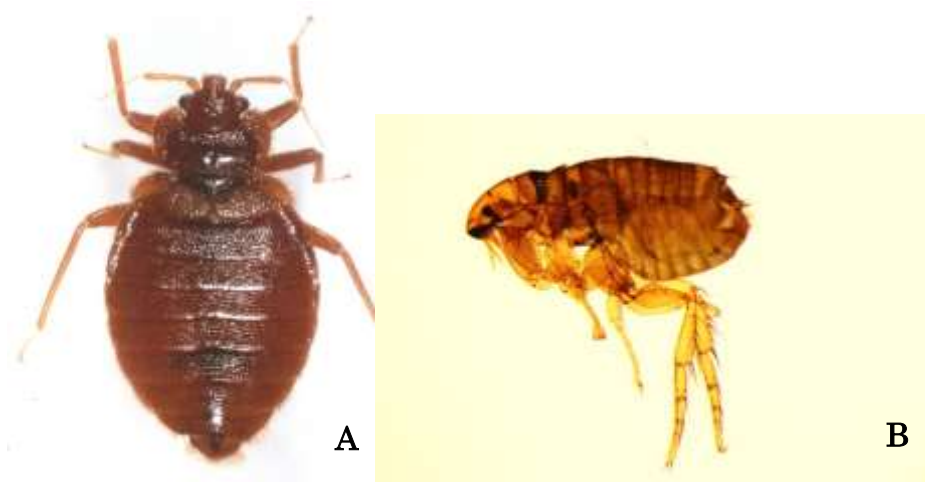


図 7.1.3. A, トコジラミ *Cimex lectularius*. B, ヒトノミ *Pulex irritans*; 日本では絶滅危惧種となっている。ヒト以外の哺乳類や鳥類からも吸血する。

アレルギー動物

家屋のアレルゲンとして最も問題となるのが、ダニである。アレルギー疾患との関連では、ハウスダストのダニがアレルゲンとなることが多い。ダニは家屋のどこにでもおり、特に絨毯や布団等に多い。平均的な家庭で 1g 中のチリの中に 1000 匹ほどのダニが見られ、布団の中に 8,000 - 1 万匹もいると言われている。これが、ダニの被害のある家では、1g のチリ中に 3000 - 1 万匹のダニが検出される。気管支ぜんそくやアレルギー性鼻炎患者の 3/4 はハウスダストによるものとされ、アトピー性皮膚炎との関連も高い。その他、家屋のダニでは、イエダニやツメダニによる刺症が見られる。畳が発生源である場合が多く、かつ築後 2 - 3 年目の新しい住宅に多い。畳に含水量が多く、ダニが増えるからである。

昆虫類でアレルゲンとなりやすいものとして、ユスリカとゴキブリが挙げられる。小児喘息の 1/3 はゴキブリがアレルゲンとなっているとする報告がある。

有毒昆虫

有毒動物として、毒針を持つアシナガバチやスズメバチの他、体に有毒物質を持つアオバアリガタハネカクシ、イラガ、ドクガ、カミキリモドキやツチハンミョウ等が挙げられる。

アオバアリガタハネカクシはペーデリンと言う有毒成分を体内に持ち、つぶすとペーデリンにより「線状皮膚炎」が生じる。ツチハンミョウやマメハンミョウ、アオカミキリモドキ類ではカンタリジンと言う有毒成分（マメハンミョウは漢方では薬として用いられ、微量であればイボ取り、膿出しなどの外用薬や、利尿剤などの内服薬として用いる）を持ち、体液が皮膚に付くとやけどのような「水疱性皮膚炎」を起こし、ひりひりと痛む。

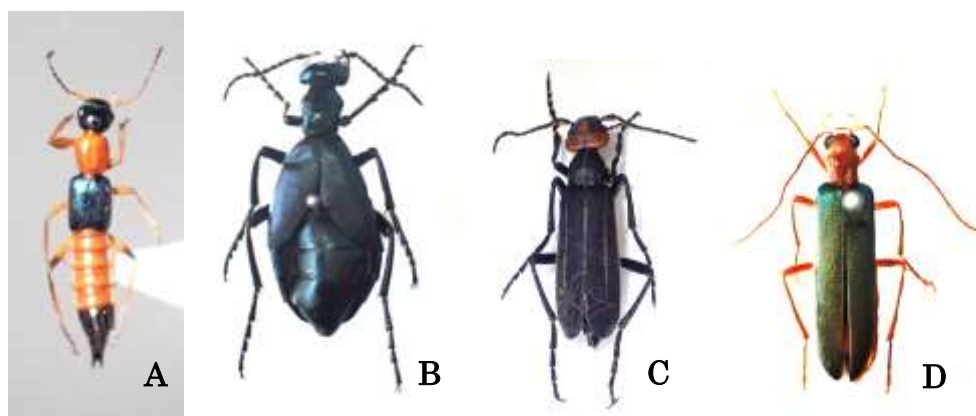


図 7.1.4. 有毒昆虫の例. A, アオバアリガタハネカクシ *Paederus fuscipes*; B, ヒメツチハンミョウ *Meloe coarctatus*; C, マメハンミョウ *Epicauta gorhami*; D, アオカミキリモドキ *Xanthochroa waterhousei*.

ハチ刺症により毎年、30–50名の死者が日本に出ている。毒へびのママシに咬まれて命を落とす人は年間10名程度(4-18人/年, 平均12人/年)であるから、スズメバチやアシナガバチによる被害は侮れない。亡くなった方はほとんどの場合、ハチ毒に対するアレルギー体質であり、アレルギー反応によりアナフィラキシーショックを引き起こしたことが原因である。特にスズメバチは毒量が多く、アレルギー体質でなくとも刺されると数日は刺された場所周辺が腫れる。巣が近くにある場合は、巣の防護のため、攻撃性が高く危険である。特に黒色部分に反応することが知られており、頭部周辺の頸動脈を刺されないためにも、低い姿勢を保ち、早く巣から離れた安全な場所へ避難するべきである。ハチ毒に対するアレルギー体質のヒトの頻度はおよそ5%である。自身の体質を把握したい場合、医院に申し出てハチ毒に対する抗体検査（ハチ毒アレルギー検査）が可能で、アシナガバチ、スズメバチ、ミツバチの3群の検査が可能である（RAST法：放射性アレルギー吸着試験による特異的IgE検査）。さらに、これらのハチ毒に対するアレルギー体質のヒトは、ハチのいる可能性のある野外に出かける時には、アナフィラキシー症状に対する第一選択薬であるアドレナリン（エピネフリン）筋肉注射が自身で可能なエピペン（エピネフリン（アドレナリン）自己注射剤）を携帯すると良い。

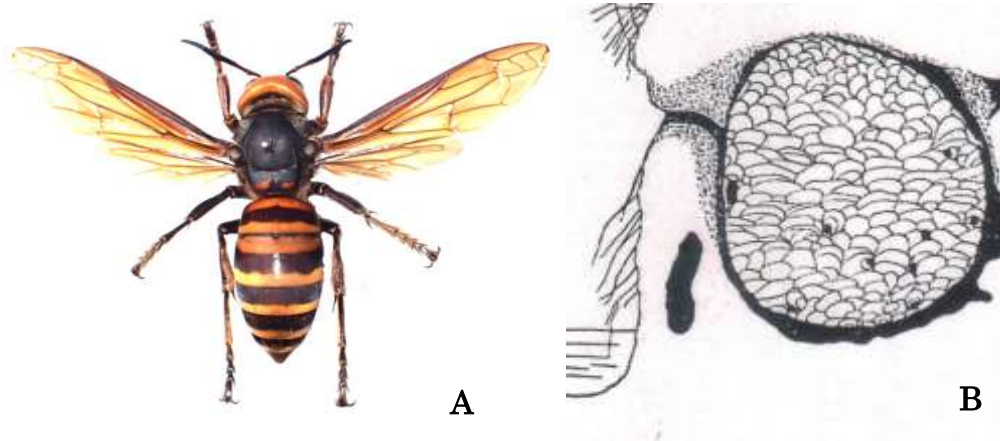


図 7.1.5. スズメバチ. A, オオスズメバチ *Vespa mandarinia*, (女王); スズメバチ類の中で世界最大種; B, クロスズメバチ *Vaspula lewisi* の巣; 土中に巣を造る.

家屋害虫

家屋や家財に被害を与えるシロアリや衣類に被害を与えるイガ等が存在する. シロアリは熱帯地域種数が多く, 熱帯での被害は特に甚大である. シロアリの食害により木造建築物の柱脚, 小屋裏, 基礎などに被害を与える. 日本では畳にも被害が及ぶ. また, 文化財建造物の柱や壁, 調度品などに対しても蟻道を作ったり, 木材の隙間などにシロアリが土を詰めたり, 盛り上げたりして汚染する. 日本に棲む 18 種のシロアリの内, 建築物の建材を加害するのはヤマトシロアリ, イエシロアリ, アメリカカンザイシロアリ, ダイコクシロアリ, タイワンシロアリの 5 種で, 特にヤマトシロアリとイエシロアリが大きな被害を与える.

食品工場や倉庫, 一般家庭にも発生し, 食品害虫・貯穀害虫として被害が多く問題になる種として, タバコシバンムシやジンサンシバンムシが挙げられる. シバンムシ類では, 食品以外に発生するタイプも存在し, フルホンシバンムシやザウテルシバンムシは書物を穿通し, 孔だらけ

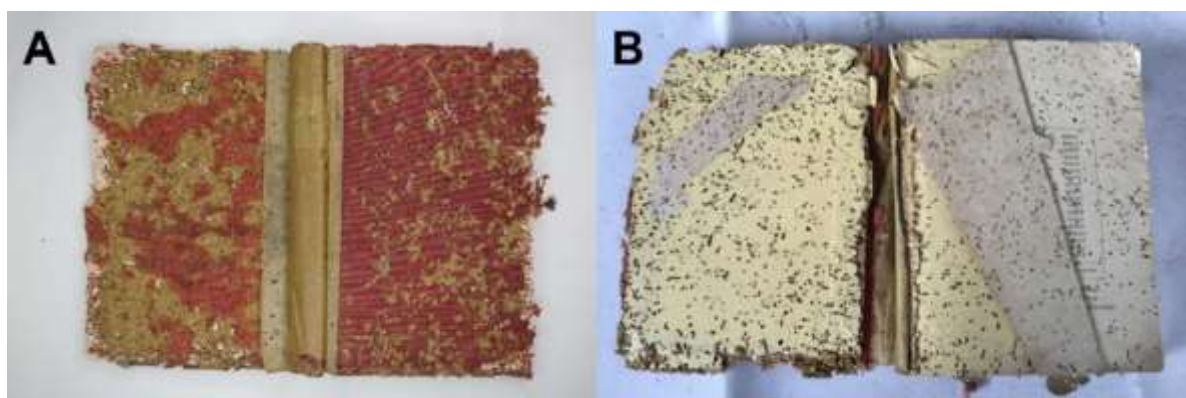


図 7.1.6. ザウテルシバンムシ *Falsogastr allus* によって孔だらけにされた書籍. (Ho et al., 2020 より).

にする。ケブカシバンムシでは、絵画や屏風等を加害する。書籍害虫としてシミ、シバンムシ、ゴキブリ等が挙げられる。ヤマトシミは古い書籍の表面を地図状にかじり取る被害を与える。小麦類やパンにも集まる。

貯蔵食品害虫

以前は貯蔵動植物に集まる昆虫類は多く見られたが、梱包の厳密化によって近年少なくなった。米に集まるコクゾウムシ、豆に集まるアズキゾウムシ、乾麺に集まるヒョウホンムシ類やシバンムシ類が見られる。ヒョウホンムシは雑食性であるが、シバンムシ類は基本的に植食性である。ヒョウホンムシは名の示す通り、昆虫や動植物標本を食い荒らす害虫でもあり、博物館や大学、その他の標本所蔵施設で特に留意すべき害虫である。食品工場でのこれらの昆虫の混入は、製品の回収が生じる場合があり、混入物防止のために厳重な体制が採られている。

7.2 外来種問題

生物種絶滅の最大の要因は、何と言っても生息地の破壊にある。熱帯林の破壊や海洋汚染、さまざまな開発行為等により環境が攪乱され生物多様性が危機に陥っている。私達の身近な環境も大きく変わり、単純な生物相へと変化して行った。今日、保護地域の面積は増加しつつあるが、それでも世界の陸地面積の6%強と言うところである。

さらに、外来種問題がここ十数年来クローズアップされて来た。これまで動物の分布を規定していた地理的障壁が、現在の高速かつ大量輸送と言う人間活動の前では障壁ではなくなり、世界規模で多くの生物の人為的移入が見られるようになってきている。貿易の自由化、輸送手段の規模拡大と高速化、さらに人口増加による攪乱環境の増大により、外来動物がますます増大して行く事が危惧されている。そして、生物多様性を損なう最大の要因は、今世紀では外来生物の侵入が環境破壊に代わって重要化するであろうとまで言われるようになって来た。これらの生物の侵入は世界的な生物相の均質化と多くの土着種の絶滅による多様性の貧困化を引き起こすことが予測されている。従来、侵入害虫による農作物や森林資源に対する経済的被害のみが注目されていたが、侵入害虫の生物多様性への負の影響も甚大であり、憂慮すべき問題である。

日本においても、北海道から鹿児島、そして小笠原諸島にまで分布を広げて被害を与えているアメリカシロヒトリや、マツ枯れの原因でマツノマダラカミキリが媒介するマツノザイセンチュウ等、日本への侵入種の著しい被害例も少なくない。明治(1868)以降、日本に入った外来昆虫は420種以上も挙げられている。外来の脊椎動物では、ホ乳類で28種、鳥類39種、ハ虫類13種、両生類3種と言った数字が掲げられている。

近年になっても、外来種の侵入、定着が止まらない。タイワンタケクマバチは2006年に愛知県で発見され、その後急速に各地に分布を拡大し、現在(2021年)兵庫県や京都府、石川県、長野県等から報告されており、2020年には埼玉県からも報告され、各地で急速に分布を拡大している。本種は、枯竹に営巣する黒色のクマバチで、竹材か竹製品に付帯して日本に侵入したと推定されている。インドから中国南部、台湾にかけて広く分布する種であるが、分子系統解析の結果、日本に侵入したものは中国個体群であることが判明している。2012年に対馬で発見されたツマアカスズメバチは、壱岐、九州本土、本州と次々と発見されている。巨大な巣を高木の10m以上の場所に造り、秋には一つの巣から1000個体以上の新女王が生産される。クビアカツヤカミキリは、2012年に愛知県で最初の被害が確認された外来のカミキリである。ただし、成虫は2011年に埼玉県で得られている。高い繁殖力を持ち、サクラやウメ、モモなどに寄生し、幼虫が木の中を食い荒らし、樹木を弱らせ枯死させる。現在、特定外来生物に指定されているが、現在、北関東や近畿地方等で分布を急速に拡大させており、11都府県に分布を拡大させている。ムネアカハラビロカマキリも、2010年に国内で初めて確認されたカマキリで、中国原産の外来種と考えられる。当初は岐阜県、愛知県、兵庫県と言った関西から報告されていたが、国内では最初に2010年に福井県で確認され、2016年に東京都と神奈川県で記録され、2017年には埼玉

県でも報告された。本種は、種の学名が決定されていない。在来の同属種に対して強い侵略性を有することが明らかになっている。また、中国やベトナム原産の外来種のセミが、2016年頃から埼玉県川口市で見られるようになった。幼虫は竹から栄養分を摂取して育ち、成虫も竹林に多いことからタケオオツクツクの和名が与えられている。埼玉県の他、神奈川県や愛知県でも得られている。日の暮れる30分ほど前になると竹林から一斉に鳴き出す。

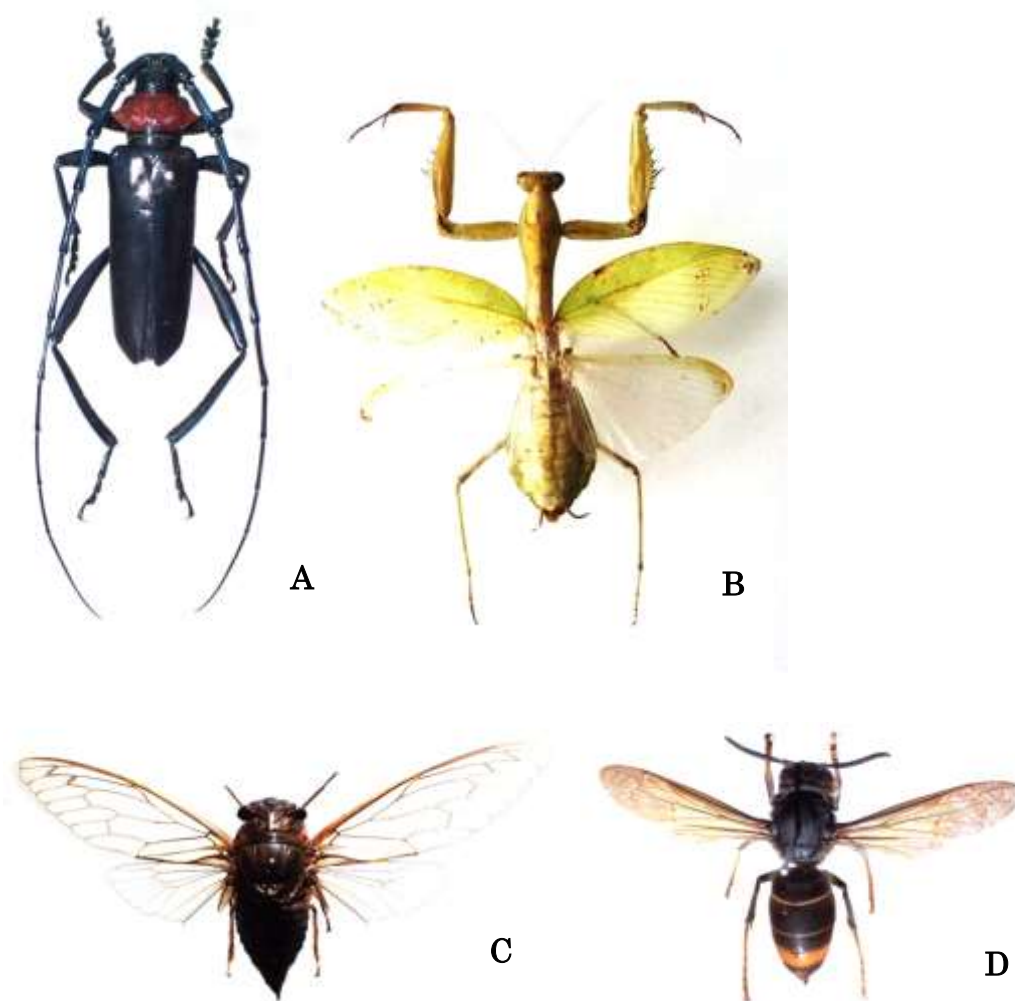


図 7.2.1. 近年日本に侵入した外来昆虫. A, クビアカツヤカミキリ *Aromia bungii*; B, ムネアカハラビロカマキリ *Hierodula* sp.; C, タケオオツクツク *Platylocma pieli*. D, ツマアカスズメバチ *Vespa velutina*.

侵入する医動物

医動物では、人類の交易の発達に伴って世界中に分布を拡げたチャバネゴキブリやワモンゴキブリは著名である。地球規模での物質の移動は、その国には生息しない多くの生物の存在をゆるすことになり、ワニやカミツキガメ、大型のサソリ、毒ヘビ等が次々と野外で発見され、医療従事者を困惑させる事にもなっている。

ヒトに直接被害を与える猛毒のセアカゴケグモやハイイロゴケグモが国内に定着し、セアカゴケグモに至ってはほとんどの県から報告されている。台湾や中国南部に侵入し、被害を与えているアカヒアリは、もともと南米の熱帯・亜熱帯に生息する種である。北米ではファイアーアント（火アリ）と呼ばれ恐れられている。1920年代に船により北米に侵入し、以降ヒトや家畜を攻撃し、重度のアナフィラキシーショックを起こさせる。北米では、本種の刺咬被害により年間8万人が病院で手当を受けている。日本への侵入が激しく、定着も時間の問題となっている。アカヒアリの近似種であるアカカミアリは、すでに硫黄島に侵入、増殖し、被害を与えている。

侵略的外来アリ

アリ類は、物資に付帯した移動が頻繁になされる動物群の一つである。日本国内でも40種以上もの外来アリが生息している。毎年、日本初記録となる種が港湾部を中心に発見されており、今後も海外からの侵入種が得られて行くものと思われる。

外来種の中で、我々の生活に直接被害をもたらす、生態系を大きく破壊する種を特に「侵略的外来種」と呼んでいる。国際自然保護連合（IUCN）による「世界の侵略的外来種ワースト100」にはアリ類が5種も入っており、アカヒアリ（ヒアリ）の他にコカミアリ、アルゼンチンアリ、ツヤオオズアリ、アシナガキアリが掲載されている。Holway et al.(2002)による「世界の侵略的外来アリワースト6」では、前5種にアカカミアリ（ネッタヒアリ）を加えた6種がとりわけ侵略性が高いとされている。これら6種の内、アカヒアリとコカミアリを除いた4種は日本にすでに定着しており、アカヒアリも定着の危機的状況にある。

2005年6月に施行された「特定外来生物による生態系に係る被害の防止に関する法律（通称：特定外来生物防止法あるいは外来生物法）」では、アカヒアリ、アカカミアリ、コカミアリ、アルゼンチンアリの4種が特定外来生物に指定されており、さらに国内に定着しているアカカミアリとアルゼンチンアリの2種は、2015年に「緊急対策外来種」に指定されている。2020年には、アカヒアリとアカカミアリを含むヒアリ類23種の全てと、生態系攪乱を引き起こし、家屋害虫ともなりうるハヤトゲフシアリが特定外来生物に加わった。世界的に見た場合、これらの侵略的外来アリの中でも、アカヒアリの被害は格別に大きく取り分け注意すべき種であろう。

アルゼンチンアリ

「世界の侵略的外来種ワースト100」の他、「世界の侵略的外来アリワースト6」、日本生態学会による「日本の侵略的外来種ワースト100」にも掲載されている世界的害虫である。多女王制で高い増殖力を持ち、盛んに行列を作って地表活動を行う。また、数多くの分巢を作って巣を広げ、巨大なコロニーとなる。

アルゼンチンアリはその名の示すとおり、南米原産のアリであるが、ここ100年の間に人類の交易に付帯して分布を拡大し、すでに北米、ハワイ、南アフリカ、オーストラリア、ヨーロッパの地中海地方に侵入、定着を果たしている。各国で侵入害虫として様々な問題を引き起こしている。本種は農業害虫、家屋侵入・衛生害虫であるとともに環境攪乱を引き起こし、侵入地域の

生物相を大きく変えてしまうことが報告されている。農業害虫としては農作物の害虫であるアブラムシやカイガラムシを保護することや、果実を含む植物体を傷つける、果実に来襲する、さらには種子を盗み取ることが知られている。また、頻繁に家屋へ侵入し食品に群がる等の不快昆虫となっていると同時に、病原微生物（特に細菌類）の人への媒介者ともなり、特に病院内への本種の侵入は院内感染を引き起こす危険性を持ち問題とされる。さらに、本種が侵入すると、そこに生息していた昆虫やクモ等の無脊椎動物の種数が著しく減少すると言った生態系の攪乱が引き起こされる。

日本では1993年に広島県廿日市市で最初に発見され、近年、広島県の他地域や、山口県、兵庫県、さらには愛知県での生息が認められている。確実に本土での分布が広がりつつある。本種による侵入地域の生態系への影響は重大で、在来の動物相は甚大な影響を受けると同時に、捕食者や送粉者、種子運搬者の減少により植物への影響も危惧される。

国内においても、本種による生態系攪乱の実態の一部が幾つかの調査で示されている。本種が優占する場所では、ほとんどの在来のアリの種が駆逐され消失していた。本種の侵入により、土着生物に著しい被害が及ぶ事は海外でも多く報告されており、その影響は植物から鳥や小形哺乳類にまで及んでいる。



図 7.2.3. アブラムシに集まるアルゼンチンアリ *Linepithema humeli*.

アカヒアリ

最悪の侵略的外来種である。そのため、水際で侵入、定着を食い止めるための動植物検疫の強化や港湾でのモニタリングシステムの設置が必要である。また、法制上の整備も重要課題である。

本種は、ピペリデン・アルカロイド系の猛毒を持ち、人や家畜への刺咬被害が著しい南米原産の侵略的外来種である。本種の被害は衛生害虫、畜産害虫に留まらず、農業害虫、生態系攪乱者、そして機械故障を引き起こす有害生物としてさまざまな被害を北米各地で与えて来た。アカヒアリの最大の被害国のアメリカ合衆国では現在、年間 6000-7000 億円の被害が生じている。オー

ストラリアのアカヒアリによる被害額は年間 1400 億円とされ、近年の対策費は年間約 25 億円で、15 年間で約 270 億円の国費が投入されている。中国では広東省のみでも年間 150 億円以上の対策費用が捻出されていると聞いている。台湾でも十数年間で約 36 億 5000 万円の防除費用をかけたが、根絶はおろか封じ込めにさえ成功していない。そのために、“白花(無駄な出費)”という行政判断が下り、2004年の防除対策費が5.8億円であったものが、2017年は7700万円(1922万台湾元)で、わずかに約 1/10 の予算にまで減じられてしまった。

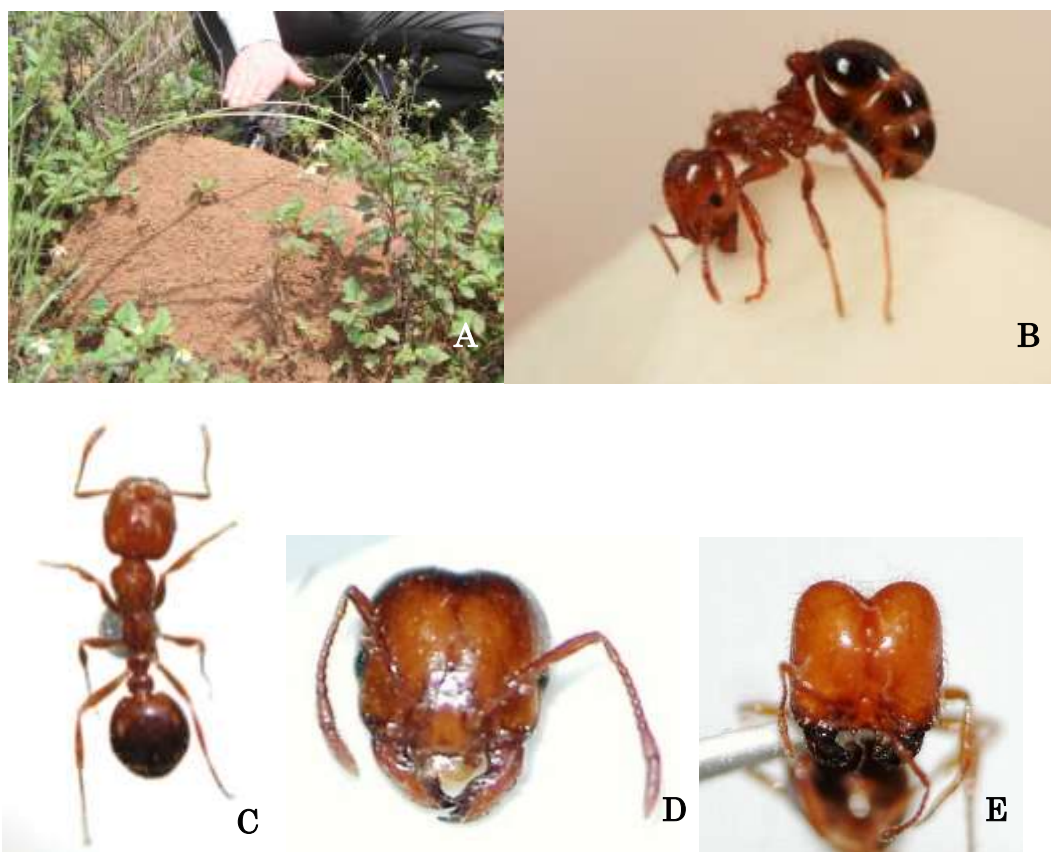


図 7.2.4. アカヒアリ *Solenopsis invicta* とアカカミアリ *S. geminata*. A, アカヒアリの巣; B, アカヒアリ; ホ乳類を刺す場合、まず大あご噛みつき体を固定させ、その後刺針を突き刺す; C, アカヒアリ, 大型職蟻, 背面; D, アカヒアリ, 大型職蟻, 頭部; E, アカカミアリ, 大型職蟻, 頭部

本種の世界各地への分布拡大は、主に船舶貨物に附随してのものである。木材や植物、食料品コンテナ、建築材、家内製品などに紛れ込んでの侵入である。それらに加えて、航空貨物が運搬媒体として重要視されている。実際に、台湾への侵入やニュージーランドへの侵入は航空貨物経由である。そして、侵入・定着先を起点にして、さらに地域内の交通網に付帯することで、二次的、三次的に分布を拡大し、著しく生息域を広めて行く。この分散様式を人為的長距離移動(Long-distance jump dispersal)、あるいは跳躍的分散(Jump dispersal)と特に呼んでいる。

合衆国ではとりわけ南部を中心とした各地で刺咬被害が多く出ており、毎年8万人以上もの人

が病院で手当を受けている。そのため日本では現在、アカヒアリに刺された際の人体への直接的な被害に焦点が行きがちである。しかし、人への直接的な被害に加えて、その危険性により、多くの施設や敷地が使えなくなることによる被害も甚大である。さらに、農畜産業への被害や、電化機器への被害等の経済的被害や生態系攪乱者としての問題も大きい。観光地でアカヒアリが蔓延した場合の被害総額の試算がある。ハワイでは、年間 253 億円(2007 年資料)の被害が予想され、沖縄では年間 438 億円(2019 年資料)もの被害が予想されている。

アカヒアリの侵入・定着は、我々の日常生活を著しく不便にさせ、アカヒアリに対応した生活様式を採らざるを得なくなる。アカヒアリは、我々の社会の様々な部分に入り込んで広範に被害を与える生活破壊者、社会破壊者である。



図 7.2.5. アカヒアリによる刺咬被害. A, アカヒアリによる刺咬後に生じた全身症状(30 分後); B, 24-72 時間後に見られる大紅斑(個人差あり).

アカカミアリ

北米南部から中米、南米北部が原産地であるアカカミアリの分布拡大は古く、16 世紀から、船舶の物資の輸送に便乗し広く世界の熱帯・亜熱帯に分布を広げて来た。現在、北米から南米、オセアニア、東南アジア、南アジア、西アジア、ヨーロッパ南部、フリカ、マダガスカル、オーストラリアと広く生息し、農畜産害虫、衛生害虫、そして生態系攪乱者としてさまざまな被害を各地で与えている。

日本では、火山列島の硫黄島(中硫黄島)、南鳥島、そして琉球列島の沖縄島と伊江島(現在は確認できず)に侵入している。いずれも、米軍の輸送物資に紛れての日本への侵入と思われる。特に硫黄島では現在、本種がアリ類の最普通種となっており、硫黄島基地の多くの自衛隊員が刺咬被害を被っている。沖縄島では個体群密度の増加は見られないが、1996 年に本種に刺された米兵が致命的に近い強度のアナフィラキシーショックを引き起こし、合衆国のアレルギー疾患に対応できる陸軍医療センターに緊急輸送されるという事件が発生している。

刺咬による症状は、アレルギー体質でなければ本種よりも後述のアカヒアリの方がより強く出る。一方、生態系攪乱の強さは Holway et al. (2002)の指摘のとおり、世界に分布を広げたアカカミアリの方が大きいであろう。



図 7.2.6. アカカミアリ *Solenopsis geminata* (大型働きアリ).

ハヤトゲフシアリ

本種は“Browsing ant”と呼ばれ、小型であるが攻撃性が高く、在来アリを集団で次々と襲う“アリ食いアリ”である。アリのみならず、他の昆虫類や節足動物も襲い、重大な生態系攪乱者とみなされることから、オーストラリアでは侵略的外来アリとして厳重な注意がなされている。日本では 2017 年 7 月に名古屋港から最初に発見された。その後、東京港、大阪港、博多港、鹿児島県志布志港と次々に侵入が確認され、2019 年には横浜港から発見され、2020 年には沖縄の那覇港でも巣が発見された。2020 年に特定外来生物の対象種に指定された。

本種は、ヒアリ類のようなヒトへの直接的な被害はないが、日本に定着し、分布を拡大させた場合、アルゼンチンアリのような強力な生態系攪乱者となる可能性がある。同時に、農作物への影響も考えられ、農業害虫としても位置づけられ得る。とりわけ本種は、アブラムシやカイガラムシを強く保護し、そのために増殖したアブラムシ等により農作物や園芸植物、さらに自然植生に影響が出て来る。生態的にアルゼンチンアリに類似していることから、本種が住宅地で発生した場合、頻繁に家屋への侵入を受けることも考えられ、家屋害虫としても注意すべきであろう。



図 7.2.7. ハヤトゲフシアリ。働きアリ。

ツヤオオズアリ

学名が *Pheidole megacephala* で、種限定語は兵アリの大きな頭部に由来する。英名を **big-headed ant** と呼び、アフリカ原産(特にマダガスカル)と言われている放浪種で、人類の交流に伴って分布を拡大し、現在では世界中の熱帯、亜熱帯に分布している。18世紀から19世紀中に船荷に付帯して世界に分布を広げた模様で、ハワイへは19世紀中には侵入している。働きアリに大小二型があり、兵アリ(大形働きアリ)の頭部はつやつやと黒光りをしている。多女王制で分巢で増える。19世紀中に船荷に付帯して世界に分布を広げた模様で、ハワイへは19世紀中には侵入している。

日本では1973年の沖縄瀬底島からの記録が初出となる。1970年代では分布は沖縄本島までで、奄美諸島には見られなかった。奄美諸島への侵入は本種の分布状況から近年と推定され、奄美大島、徳之島、沖永良部島ともに局所的分布している。ただし与論島では海岸で優占種となっている。本種は、乾燥した場所に多く見られ、海岸付近や都市域の公園等で他のアリの撃退し、生態攪乱が危惧されている。多くの昆虫やクモ類等の無脊椎動物を襲い、生態系に深刻な影響をもたらす。本種の侵入によって、絶滅したあるいは個体群密度を著しく低めた動物の例は多い。在来の他種アリとも競合し、排除、駆逐する。また、本種は雑食性で、種子を餌として運ぶ直接的効果や、アブラムシやカイガラムシ類を保護することによる間接的な効果により、農作物へ被害をもたらす。2000年に小笠原群島の父島(清瀬)から初めて報告されたが、その後著しく分布を拡大させ、さらに母島にも侵入した。母島の自然林では、小型の陸産貝類が本種の捕食により甚大な被害を受けていることが判明している。さらに、南大東島にも侵入し、増殖している。これらの地域には、島固有種も見られ、かつぜい弱な大洋島である事からも、生態系への影響が心配される。



図 7.2.8. ツヤオオズアリ *Pheidole megacephala*.

アシナガキアリ

英名を *crazy ant* と呼び、頻繁に家屋に侵入し、長い脚で素早く動き回る。 *Anoplolepis* 属はアフリカの属であることから、本種は熱帯アフリカ起源が主張されていた。近年の分子系統解析の結果では、熱帯アジア起源の可能性が高い。ハワイへの侵入は太平洋戦争後で、戦前は生息していなかった事が判明している。現在、太平洋の島々に広く生息しており、農業害虫、家屋害虫となっている。本種は侵入地で多くの無脊椎動物を襲う他、鳥、ハ虫類、トガリネズミのような小型哺乳類をも攻撃し、個体群密度を減じさせている。1972年頃に本種が侵入したアフリカのセーシェル諸島では、鳥類やハ虫類の生息が本種によって大きく妨害されている。ハワイの本種の侵入地域では、クモ類が捕食等により駆逐され全く見られなくなっている。本種はアシダカグモのような大型のクモでも平気で襲う。インドネシアのスマトラ島の南方にあるクリスマス島(オーストラリア領)では、本種がカニに群がり、カニの個体群を激しく減少させてしまった。さらに、カニが少なくなった事で、植生が大きく変化してしまった。日本での初出は1929年で沖縄島からの記録である。沖縄では現在、道路脇の草むら等にごく普通に見られる。近年、四国からも発見され、名古屋の動物園内にも生息が確認されている。さらに、港湾部では鹿児島港と東京港で発見されている。



図 7.2.9. アシナガキアリ *Anoplolepis gracilipes*, (1, 働きアリ; 2, 女王).

7.3 暮らしの中の昆虫

7.3.1 昆虫のいる風景

市街地はあくまでも人間中心に造り上げた人工環境であるが、人と自然との調和の中での生活が望まれ、自然の残された市街地に、色々な昆虫類が生息している。このような環境でも、セミ、コオロギ、アリ、チョウ、バッタ、ハムシやテントウムシ等色々な昆虫を目にすることが出来る。これらの人の生活環境でも生息する昆虫類の中で、人に被害を与えるものは害虫として特に注目される。スズメバチやアシナガバチ類は人を刺す衛生害虫として登場し、アブラムシやチョウ、ガの幼虫は街路樹や家屋の植栽、家庭菜園を食い荒らす樹木害虫、農業害虫となる。昆虫類の多くは植物を餌とする第一次消費者であることから、食害の程度で害虫と目されるか、さほど気に留められないかであろう。概して、都市域ほど、感覚的に人と他の生物との共存を拒否する空間を形成し、野生の生物の存在を許さない感覚を湧き立たせる地域性があるようだ。人への直接的な被害が生じなくとも、存在そのものが迷惑であるとする不快害虫 *nuisance pest* という呼び名まで存在する。もちろん不快害虫であっても、ホテルや飲食店では経済的被害が生じる可能性はある。アフリカや東南アジアの農村地を訪れば、ハエがたかる中で食事をし、アリやゴキブリが室内を動き回っていても一向に気にしない。国家や地域によって、人の生活と関わる昆虫への意識の度合いは異なって来る。とにかく、注目度に差こそあれ、人と関わる昆虫はほとんどが

表 7.3.1. 都心に生息するハエ類の例。東京都内の2カ所で、1日のみベイトトラップを仕掛けて採集した結果。(篠永(1999)より)。

ハナバエ科 Anthomyiidae

クロオビハナバエ *Anthomyia illocata*

イエバエ科 Muscidae

オオイエバエ *Muscina stabulans*, ヒメクロバエ *Hydrotaea ignava*, チャバネヒメク

ロバエ *H. chalcogaster*

クロバエ科

ホホグロオビキンバエ *Chrysomya pinguis*, ホホアクロバエ *Calliphora vicina*,

トウキョウキンバエ *Hemipyrellia ligurriens*, ヒロズキンバエ *Lucilia sericata*,

ミドリキンバエ *L. illustris*, スネアカキンバエ *L. porphyrina*

ニクバエ科 Sarcophagidae

センチニクバエ *Sarcophaga peregrina*, ナミニクバエ *S. similis*, ゲンロクニクバエ

S. albiceps, ミセラニクバエ *S. misera*, シリグロニクバエ *S. melanura*

表 7.3.2. 東京都内の緑地に生息するアリの種数. 都市域でも多くのアリの種が生息していることが分かる.

皇居 (千代田区, 23 属 49 種)
明治神宮 (渋谷区, 26 属 50 種)
東京大学本郷・弥生構内 (文京区, 16 属 27 種)
上野動物園 (台東区, 11 属 15 種)
国立科学博物館附属自然教育園 (港区, 20 属 36 種)
赤坂御用地 (港区, 22 属 35 種)
旧芝離宮御暢庭園 (港区, 11 属 15 種)
哲学堂公園 (中野区, 16 属 21 種)
東京大学駒場構内 (目黒区, 18 属 25 種)
常磐松御用邸 (渋谷区, 16 属 20 種)
新宿御苑 (新宿区・渋谷区, 12 属 20 種)
おとめ山公園 (新宿区, 18 属 23 種)
東京湾野鳥公園 (大田区, 17 属 31 種)



図 7.3.1. 庭先を飛び回るベニモンアゲハ *Pachliopta aristolochiae*. (台湾).

害虫と呼ばれている. それは私達が狩猟・採取の生活から, 集落を形成し農耕生活へ移行するところからすでに存在したのも達である. それらの昆虫でも少し調べてみると, いろいろな種が人の生活圏内で生息していることが分かる(表 7.3.1, 7.3.2). 都市域でも, 近くに河川敷や公園, 社寺林等の比較的緑地の多い場所では, 500 種以上の昆虫類が生息しているはずである. 昆虫類は

真冬でも、石下や土中、朽ち木等を探せば越冬中の多くの種を見つけることが出来る。さらに、公園の植樹には、真冬に活動するガのフユシヤクやフユハマキを見つけることも出来る。

家屋害虫に対して、家屋へほとんど侵入しない昆虫では、むしろ好意を持って迎えられよう。花壇を訪れるさまざまなチョウは目を楽しませてくれる。炎天下に季節を感じるクマゼミやアブラゼミの合唱を聞き、夏の長い一日の終わりを告げるヒグラシやケラの鳴き声に耳をそば立て、秋には庭の片隅からエンマコオロギやオカメコオロギの美しい鳴き声を聞くことができる。それらは私達の生活をより充実させてくれよう。

表 7.3.3 のアンケート結果では、好まれる昆虫は、身近に見られ、かつ家屋・衛生害虫とならない“ただのムシ”が選ばれている。第1位となったトンボは、日本での文化的背景が強く表れている可能性がある。日本は古くから、国土を秋津洲(トンボの国を意味する)と呼称するくらいトンボへの注目度が高い。欧米においてトンボ(dragonfly)は、それほど好まれる昆虫ではない。2位のカブトムシは、都市部の野外では見つけることは困難であろう。ただし今日、デパートやペットショップで普通にお目にかかることが出来る。家庭では子供の注目度も大きいであろう。嫌いなムシの中に、ハエとカが入って来なかったのは意外である。これらは、概して体の大きい目立つ昆虫類(クモは昆虫ではないが)である。視覚的印象の強さが大きく関係しているのかも知れない。嫌いなムシの第3位に大型昆虫のカマキリが入っているが、捕食者であり独特の動作の見られるこの昆虫は、好感や興味よりもむしろ心理的に注意を喚起するようである。

表 7.3.3. 昆虫への注目度. 大人(ビジネスパーソン)1000人へのアンケート結果(日本経済新聞).

	好きなムシ	嫌いなムシ
第1位	トンボ(31.0%)	ゴキブリ(28.0%)
第2位	カブトムシ(21.0%)	ガ(13.9%)
第3位	チョウ(20.2%)	カマキリ(8.3%)
第4位	テントウムシ(5.4%)	毛虫一般(7.0%)
第5位	セミ(3.8%)	クモ(5.7%)

7.3.2 文化と昆虫

人の生活を取り巻く環境にはさまざまな昆虫が生息し、歴史的に見ても人はさまざまな形で昆虫と関わって来た。人の食糧や薬用に関連する昆虫類への注目は当然の事と思われるが、それ以外でも美術、文学、民俗、宗教、遊戯と言った人の知的営みの中にも昆虫は非常に多く登場し、私達の創造活動のモチーフともなって来た。さらには、装飾品や日用品、娯楽として日常生活の中にも多くの昆虫類を見出すことが出来る。このような分野を体系的に扱う分野として Hogue (1987)は「文化昆虫学 Cultural entomology」を提唱している。

文化昆虫学は、私達の文化的側面から昆虫との関りを見て行こうとするものである。ここには、ヒト対昆虫と言う応用昆虫学的な、あるいは二項対立的な見方ではなく、関わり合いを生み出す自然環境と社会環境、さらには民族性や伝統と結びついた地域性との関り合いの中で昆虫を見て行こうとする。私達の昆虫類との関りは、科学としての昆虫学だけではない。しかし、文化と関連づけると、その枠組みは勢い大きく広がり、かつ不鮮明となる。そのため、文化昆虫学と銘打つのならば、仮説検証型の科学であり、文化への社会的な洞察を必要とすると考えがある。その一方で、趣味の昆虫切手や昆虫グッズ収集等も含めた精神的側面に及ぶ人々の営みも、立派な文化の一環であるとする人もいる。

地球上に多くの民族が生活しており、それぞれの地域において独自の文化を形成して来たこと



図 7.3.2. さまざまなアリコレクション.

に着目すれば、個々の民族における昆虫に対する民族意識を引き出すことができるかも知れない。通常昆虫学と言えば、自然科学の土俵に乗った基礎昆虫学か応用昆虫学である。これらは、昆虫が主体であるが、文化昆虫学の主体はヒトである。

ペットと放虫問題

侵略的外来種により世界各地で地域固有の生物相が脅威に見舞われ、経済的打撃を受けている。外来種は非意図的に運ばれたものが多いが、中には意図的に導入されたものもある。

日本では、1990年代にクワガタムシやカブトムシの飼育ブームが起り、さらに1999年以降、法規制が緩和され、世界の外国産昆虫類がペットとして大量に輸入され、販売されるようになった。しかしその結果、不要になった飼育個体が生きのまま野外に放逐される例が頻発し、「放虫問題」と言われる社会問題にまで発展した。外国産のクワガタやカブトムシが野外で得られることが頻発している。ペットとして飼うのは構わない。ただし、イヌやネコと同様に最後まで責任をもって飼うべきである。

オオクワガタ *Dorcus hopei* は大型で、取り分け人気の高いクワガタである。本種は日本、韓半島、中国に分布し、日本と韓国の個体群は *D. h. binodulosus*、中国の個体群は *D. h. hopei* (名義タイプ亜種) とされている。ところが、中国の個体が大量に日本に輸入され、飼育・養殖されたものが野外に放たれ、それらの個体が日本の在来個体群と交配し、広範に遺伝子汚染を引き起こしたとされている。愛好家があえて交配を行う場合もあったと言われている。このため、現在の日本の個体群は、本来の日本個体群(1992年以前のもの)とは形態が変わってしまっていると言われている。

チョウでは、中国大陸原産のアカボシゴマダラ(要注意外来生物)や韓国原産のホソオチョウ(要注意外来生物)は、意図的に放たれたものが定着したものとされている。これらの種は、現在も分布を拡大させており、勢いが止まらない状況にある。国外種のみならず、国内種であって



図 7.3.3. 飼育中のクロオオアリ *Camponotus japonicus*. 大型の個体がメス(女王)で、乳白色の幼虫も見られる。左上の房室では、口移しで栄養分を他個体に渡す栄養交換が行われている。左個体の腹部が大きく膨れ上がっていることから、栄養分を運んできた個体であることが分かる。

も、野外の捕獲した場所へ再度放つのなら基本的には問題ないと考えるが、違う場所に放す場合は問題が発生する。同一種であっても、地域個体群の長い進化的歴史があり、地域ごとに特徴的な遺伝子組成が形作られている。それらを混入させることは、立派な生態系攪乱である。例えば、同じゲンジボタルであっても、関東の個体群と関西の個体群とでは発光パターンが異なっており、地域の固有性を示している。本来生息していない場所に放つと、時としては爆発的に増殖してその地域の生態系を攪乱させることもある。現代社会の中で、国内外来種と呼ばれている問題も見逃すことは出来ない。

7.3.3. 有益昆虫

害虫と益虫は、ヒトとの関りを端的に表現したものである。害虫については、ヒトに直接的な被害を与える衛生害虫から、精神的不快感を与えるもので、ヒトによってその感じ方は個人差大となる不快害虫まで多くの例を挙げることが出来た。ここで、有益な昆虫の例を幾つか挙げておく。

養蜂

紀元前 7000 年頃のものとして推定されるスペインのアラーニャ洞窟壁画には、ヒトがハチミツを採集している図が示されている。しかし、雑食性である人類は、アフリカの地に登場した時から昆虫も捕えて食していたに違いないのである。かつては野外で巣を見つけ、そこからハチミツを採取していたであろうが、ミツバチも家畜化がなされ、少なくとも紀元前 3000 年頃には巣箱を用いる養蜂が始められていた。動物学の父と呼ばれる古代ギリシャのアリストテレスも、ミツバチの生態を詳しく描写している。ハチミツ採取のみならず、蜜蝋も利用されている。日本では日本書紀に 643 年にミツバチの飼育の記載がある。10 世紀には近畿、中国、中部地方と養蜂が広く行われていたようである。これは在来のニホンミツバチである。江戸時代には各地で、ニホンミツバチによる養蜂が盛んに行われていた。飼いややすく、蜜の収集能力を高めるよう品種改良されたセイヨウミツバチは、1876 年(明治 9 年)に米国から導入され、その後はもっぱら本種により養蜂が行われるようになった。

今日、蜂蜜の採取の他、農作物の花粉媒介用に用いられ、女王となる幼虫の食物であるローヤルゼリーが医療・健康食品として用いられている。その他、巣作りに用いる蜂蝋は、古くは寺院や教会等のロウソクに使われていたが、今日、プラスチックの型抜き剤や食品・薬品の添加剤、精密機器の絶縁剤等、近代産業に貢献している。

養蚕

カイコから絹糸を取る養蚕は中国が起源で、紀元前 4000 年頃に始められたとされ、後に日本にもこの技術がもたらされた。紀元 195 年に中国の功満王が、日本に帰化した時に蚕種を持参し、養蚕技術を伝えたとされている。カイコの祖先種はクワコと呼ぶ茶褐色の種であることが推定されている(図 7.3.4, B)。カイコとクワコの類縁性は、19 世紀末に形態、生態的特徴の比

較から推定された。今日、rDNA や転移因子様配列 (MLE) による比較解析が行われている。長い期間の品種改良の結果、カイコは飛ぶことが出来なくなっている。明治維新後の日本では、富岡製糸工場に代表されるヨーロッパからの技術移転により、生糸の大量生産が可能となり、1910年から1970年代までの60年以上に渡って生糸生産量が世界第一位を占めた。しかし、製糸業はその後急速に衰退し、至る所にあった桑畑は姿を消した。同様に、大学の養蚕学研究室も消失した。科学技術の進歩によって家畜の位置づけが大きく変わったのである。ウマやロバのような輸送や軍事力の担い手であった家畜は不要になってしまった。電子技術の発達も、伝書バトを不要にした。カイコでは化学繊維の発達により需要は激減し、現在は高級繊維として細々と寿命を保っている。

カイコ以外で繊維材料として利用されて来た昆虫として、ヤマムユガ、サクサン、エリサン、タサールサン、ムガサンと言ったヤマムユガ科の昆虫がある。



図 7.3.4. A: カイコの飼育の様子. B: カイコの祖先種と考えられるクワコ *Bombyx mandarina*. 幼虫はクワを食べて育つ.

食糧昆虫

昆虫は古代からヒトに食糧として用いられて来た。先史時代の物的証拠は少ないが、昆虫の混じった人糞の化石が得られており、ミツバチの巣を採る様子が描かれた洞窟壁画(前出)等がある。有史時代になると昆虫食についての記述が見られるようになり、アリストテレスやヘロドトスの著書から紀元前 4 世紀のギリシアでは好んで昆虫が食べられていたことが分かる。古代ローマ人や古代西アジアのパルティア人、東方民族も昆虫を食べていた。さらに「コーラン」や「聖書」の中にも昆虫食が紹介されている。

日本での昆虫食として、養蜂による蜂蜜の他、佃煮にするイナゴ、ザザムシ(水生昆虫の幼虫)、カイコの蛹、蜂の子(クロスズメバチの幼虫)が有名である。昆虫類は高タンパク質の副食としては好適な食材である。にもかかわらず昆虫食が今日一般化しない理由の一つとして、見た目が昆虫であると言う心理的効果があるとされている。そのため、上手に加工して食品とする工夫も研究が進められている。さらには、今日の発展途上国を中心に人口が爆発的に増加し、食糧の慢性的な不足が現実起こっている。そのため今日、昆虫類の増殖率の高さを利用して昆虫食の開発

研究が盛んである。特に大発生して、農作物の食害を繰り返すサバクトビバッタのような昆虫の食品化が期待されている。その一方、法的整備がなされていない今日、昆虫の大量採取のために樹木や植物、他の動物をも採取し、生態系を攪乱することが生じ得ないか危うい部分も存在する。



図 7.3.5. 市場で売られるゲンゴロウ(中国, 広東省). 油で丸ごと揚げて食べる.

インセクトセラピーと昆虫兵器

昆虫類は有望な食材となり得るが、医療面でも役に立つ。ハエの幼虫を用いて膿を綺麗に取り除く手法があり、漢方薬として、クマバチ、ゴキブリ、マゴタロウムシ(ヘビトンボの幼虫)等が用いられている。他に医療面への利用法として、アフリカでは、グンタイアリの発達した大あごを使い、ホッチキスの針のようにして端から傷口を止めて行く縫合方法がある。

足や手などの壊死した部分を放っておくと、命の危険に関わることもある。処置が遅れて症状が重くなった場合、外科的に切断することになるが、マゴットセラピー(ウジ虫療法)と呼ぶ壊死した組織をハエの幼虫に食べさせる治療法が開発されている。一般的には無菌状態で育てたヒロズキンバエの幼虫を用いる。この治療法により、身体への負荷や失う部分を最小に留めることが可能となる。

近年、昆虫のペット化が進んでいる。以前ではあり得なかった南米の巨大なカブトムシや熱帯アジアのクワガタムシの実物が、デパートやペットショップで販売されている。イヌやネコ等の愛玩動物のヒトの精神面への効果は無視できないものがあり、状況によっては大きな効果が期待できるとされている。今後、昆虫であってもヒトを元気づけることもあるだろう。

昆虫の機能的特徴を応用し、安定した6脚で歩行する小型ロボットや小型の飛行ロボット、昆虫の感覚システムを応用した匂い源探索ロボット等の昆虫ロボットの開発が盛んに行われている。カの口器の構造をヒントに、痛みの少ない注射針が開発される等、昆虫を使つての私達の生活に直接貢献する研究は多い。医療面では、カブトムシの幼虫が持つ優れた抗菌システムから、従来の抗生物質とは異なるこれまでにない抗菌開発や、吸血性オオサシガメの唾液から発見された、血液凝固阻害成分の血液疾患への応用研究等が進められている。工学分野では、小型ロボットの他に、昆虫の複眼の機能を応用した極薄センサーやディスプレイの開発、カイコの絹タンパ

ク質を使った化粧品、ノミの並外れた跳躍力を作り出す「レシリン」を使った、弾性に富んだスーパーゴムの開発、モルフォチョウ等の光の干渉により発色する構造色(図 7.3.6)を再現した糸の開発等がある。新幹線や航空機にすでに用いられている、ミツバチの巣を応用したハニカム構造は良く知られている。

しかしその一方で、昆虫の特徴を応用して、小型の偵察兵器や無人の破壊用兵器の開発が進められているとも聞く。使い方次第で、平和利用が出来るとともに殺戮兵器にもなり得ることは原子力利用と変わらない。科学そのものに善も悪もない。我々がどう使うかで、善にも悪にもなるのだ。

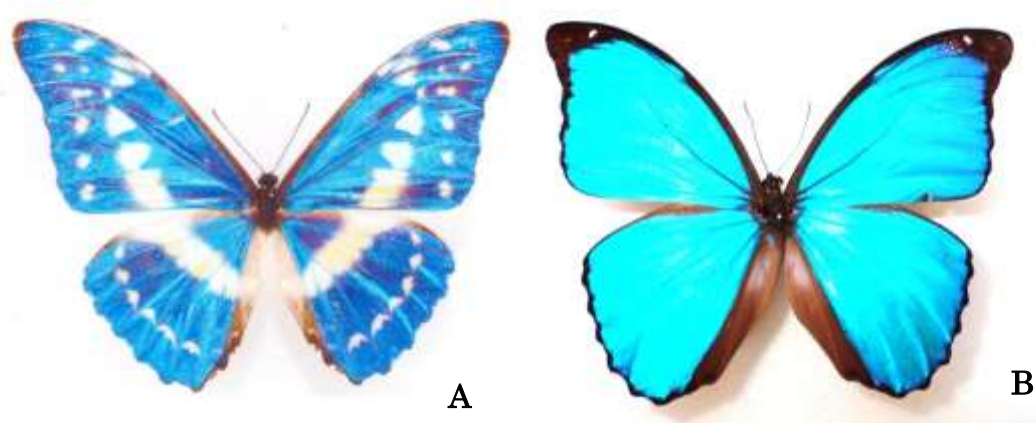


図 7.3.6. キプロスモルフォ *Moprpho cypris*(A)とメネラウスモルフォ *Morpho menelaus*(B). 金属光沢の青色は光の干渉による構造色であることから、色素によって発色する通常のチョウの翅の色彩と異なり、経年劣化が起こらない。

7.3.4. 生物多様性と環境教育

今日の社会の中で「生物多様性(biodiversity)」あるいは「生物学的多様性(biological diversity)」という言葉に触れる機会が多くなった。環境破壊が加速度的に進む中で、貴重な自然環境を保護して行くべきだと言う機運が世界的に高まっているからである。この生物の多様性が注目され始めたのは「生態学の基礎」の著者で有名な Odum の論文(1969)以降であろう。そして野生生物保護の国際的な動きの中で用語として定着したのは新しく、1980年代に入ってからである。「Biodiversity」という言葉そのものは米国の W. G. Rosen の造語で、1986年にワシントンで行われたフォーラム”National forum on BioDiversity”において初めて使われたものである(Hywood et al., 1995; Sarkar, 2002)。そして、Wilson & Peter 編集による著書「Biodiversity(1988)」が本用語の地位を確定的なものにした。

日本においても、「生物多様性」という言葉に触れる機会が多くなったことは、環境破壊が加速度的に進む中で、貴重な自然環境を保護して行くべきだと言う気運の高まりを示すものと判断され、やはり、非常に最近の動向と言えよう。

今日、地球環境問題の一つに位置付けられる生物多様性減少の問題は、熱帯林の減少、地域の

自然保護や環境保全の問題を包含し、かつ他の環境問題と同様に関連分野の実に多い複合研究領域に該当する。ヒトが住みよい環境を模索し実現するために、自然科学の分野のみならず、政治や法律、経済、社会、教育と言ったさまざまな分野からの総合的な解決を図って行かなければならない高難度の問題である。その中で、自然科学の役割は、基本的に正確なデータの提出であろう。もちろん、現状が正確に把握されたことが単純に問題の解決には繋がらない。しかも、社会の中に多様な価値観や倫理観の相違、生活様式の相違が見られ、最大公約数を見つけ出す事は難しい。都市域と都市近郊、そして農村部であっても各地域の住み良い生活環境の設計は異なって来よう。しかし、先ず生態系の機能や動態を把握することは、具体的な環境保全の方策が計られるための必須の基礎資料である。にもかかわらず、現状はこのような生物学が率先して取り扱うべき領域の知見や情報は決して多くない。例えば、ヒトの活動と生物的環境との関連やある環境の中での生物の挙動、生態系のシステムそのものの動態等未解明な部分は実に多い。さらに現在、「生物多様性の保全」と言う言葉が新聞や雑誌紙上を賑わせている中で、生物学分野ではさまざまな制約もあり生物多様性そのものを十分に把握できずにいる状況にある。

現在、環境問題は南北問題であり、貧困から来る食糧問題と関連し、実質人口問題であると考えている人は少なくない。環境問題が、南北問題であれば政治的解決が必須であると言った論調も紙上で多く見かける。その一方で、生態系の基礎データの集積と言ったような基本的部分が、あまりにもなおざりにされている不安感を同時に抱く。前述したが、地球規模で進行する生物多様性の減少は現実であり、重要な地球環境問題の一つである。もちろん、政治的・社会的分野の参入なしには具体的解決はありえないのが、しかし、多くの基礎科学分野が強く関与して正確な資料を提出するべき問題であり、それと同時に、私達のあるべき生活を問う問題でもある。多くの解決すべき重要な課題を抱えている。

生態系の中で生物群集を構成する種間には、さまざまな様式の相互作用が存在し、そのような複雑な関連の中で、ヒトによっては共生系と呼ぶような有機的、立体的な関係が群集の中に組み立てられ、維持されている。それゆえ、生物多様性を維持することは健全な環境保全のために欠くことのできない重要な視点の一つであろう。そして、このような生態系機能を支える生物多様性の研究からのアプローチは、純然たる自然環境のみならず、里山や農村、そして人為の影響の高い都市的環境においても適用される。近年、特に地域生態系を保護の単位として考え、その評価基準として生物多様性を重視する発想が少しずつ社会に浸透しつつあるように思われる。

生物多様性への理解

生物の多様性とは、地球上に生息する全ての生物種の多様な存在様式を指し、動・植物から細菌類に至るまで全ての生命現象を言う。生物多様性そのものは、遺伝的多様性から個体群あるいは種、群集、生態系、そして生息地全般の景観（ランドスケープ）レベルの多様性まで、幾層もの階層構造を持つ。例えば、以下に示すように遺伝子レベルでの多様性から始まり、群集や生態系と言った段階の多様性まで示すことが可能である。

種内の多様性：遺伝子多様性，表現型多様性，品種や地域個体群多様性

群集の多様性：種の多様性，生活形多様性，生育形多様性，ギルド多様性，群落構造の多様性

生態系の多様性：群集の多様性，生態系の多様性

これらの中で特に群集レベルでの多様性に着目した場合，多彩な生物が織りなす複雑で均衡のとれた生態系を単位に保全しようと言うことである．これまでの特定の生物種や生物群のみに着目してきた野性生物保護の考え方は，少しずつ，生態系を単位とした生物多様性の保護と言った視点でのアプローチに変わりつつあると思われる．生態系を構成する種の間にはさまざまな様式の生物間相互作用が存在し，そのような複雑な関連の中で，生物群集には共生系とでも呼ぶべき有機的關係が長い進化的時間の中で組み立てられ維持されて来たことから，多様性を維持することは健全な環境保全のために欠くことができない重要な視点であろう．

このような生態系機能を支える生物多様性研究の重要性は，今日，世界の共通見解になりつつあると思われる．近年，特に熱帯多雨林の多様性の高さと重要性が注目され，研究が進められるようになって来た．それと平行して，純然たる自然林ではなくとも，人と共生的な様式が採られて来た里山や緑地と言った身近な環境の理解と，人と日常的な生活面のみならず，精神面をも強調した保護の動きも高まっている．つまり，自然保護の観点として，人類の共有財産かつ遺伝子資源と言った物質的価値のみを主張することから，美的価値，倫理的価値，教育的価値と言った資源としての価値を超える価値の認識がなされるようになりつつあるようだ

もちろん，リオデジャネイロでの「地球環境サミット(1992)」以降良く言われるように，生物多様性の減少は将来利用可能性を持つ生物を絶やしてしまい，将来，恩恵をもたらす得る遺伝子資源を絶やしてしまう可能性がある．しかし同時に，「持続可能な開発」をスローガンにした「地球環境サミット」には，経済的側面のみが強調され，自然を資源としてのみ見立てた政治的駆け引き，基本的には南北問題の調整と言った意味合いを強く感じざるを得ないのも事実である．近年，前述のような価値観が芽生えるに至った理由は，まず素直に身近な周りの自然の多さを考えるだけでも，それが人間性の豊かさを支えてくれようと思われるからだろう．土や緑，そして生物のにぎわいは私達の充実した精神生活に欠かすことのできないものと考えられよう．その一方で，都市部での自然の失われた環境は，人間性そのものが危険なものになりはしないかと危惧感を抱く人も少なくない．さらには，歴史的な事実存在そのものに価値を見いだす考えも存在する．言わば歴史的・自然史的価値を強調しているものである．ヒトが関与することによって維持されてきた日本の里山のような環境においても，ヒト-自然共生系としての長い歴史的価値を見出せよう．さらには，身の回りの多くの生物種の存在は，35億年以上もの長い時間をかけてなされてきた唯一無二の生物進化の歴史であり，今日の生態系を再現させることは全く不可能である．当然，今日の私達人間の存在も多種多様な野生の生物種によって，つまり生物多様性によって人類が発生し，進化して来た結果である．二度と起こり得えないものである．このような長い歴史の中で築かれ維持されてきた生物間の共生関係の上に成り立つ生物多様性から導きだされるものは，やはり，自然を資源としてのみ捉えるのではなく，長い歴史を持つ自然の多様性そのもの

に対する価値を理解することであると思う。

環境教育

「昆虫採集禁止論」と言うのがある。背景として、生物愛護精神の養成と自然保護の視点から昆虫採集禁止が問われている。道徳的観点から、生命を奪う行為は悪であり、昆虫を含めて生き物を殺すことを行うべきではない。必要であれば、殺さずに観察すれば十分に事足りるというのが骨子である。また、今日の環境論では、生態系保全の観点から環境を破壊する行為となる昆虫採集の禁止が問われると主張する。

教育論への応答

家でも、学校でも虫を採ってはいけないと教える。「観察」だけにしなさいと言う。そしてさらに生き物の命を大切にしなさいと言う。ただし、害虫であるゴキブリやカはいくら殺しても良いらしい。今日、野外に出て虫を追う子供達の姿は以前に増して少なくなった。昆虫少年は今や絶滅危惧種らしい。

昆虫採集には、自ら探し、虫に触れると言う自発性がある。そして、そのような実体験の有無が生命に対する理解に決定的な差を生むと考えている。生き物に触れることなく、せいぜい遠くから観察しているのみでは、そもそも生き物に興味を持つようにはならない。それゆえ、生命に対して掘り下げて行くこともないであろう。

生命尊重を理解させるために、昆虫採集の禁止を解く教育論は、むしろ人格形成に逆の結果をもたらすことを危惧する。社会の中で立ち振る舞う健全な精神の発達にも関わって来よう。生き物に触れて、初めて生き物の感覚が分かるのだ。もし生き物に触れず、興味の対象外として子供が育てば、その欠落分はやがて虫から人に向けられるようになる。他者の痛みを感じ取れることもなく、加減の仕方すら分からなくなる。虫を採り、虫に親しむからこそ、やがて生命へ共感が生まれて来るだろう。

昆虫類は、飼育を行いやすく、生態観察や行動研究も大変面白い。これらの知識は貴重であるし、学校教育の場においても有効なものであろう。しかし、昆虫を探し、捕え、持ち帰り、標本にすることによって得られるものは、昆虫標本だけではないし、観察のみによって得られる知識とは別の実体験であることに留意すべきである。「生きているもの」、裏返せば「死ぬもの」をリアルに感じ取ることで、多くの価値ある物を得ることになる。もちろん、単純に生き物を殺すことを目的とすることを勧めるべきではない。私達が通常、生き物を殺す時は、自らが生きるためである。ヒトは生態学的な消費者であり、生物界最強かつ屈指の雑食生物である。ヒトは植物であれ動物であれ、他の生物を捕えて食わなければ生命を維持できない宿命を背負っている。その宿命故、なおさら無益な殺生を禁じようとする。昆虫採集は無益な殺生では無く、生命を理解し、私達がより良く生きて行くために必要な行為であることを主張する。人は生きるために生命を消費せねばならないことを理解すべきである。そのためにも、生命を実体験してほしい。命は単純ものではない。我々の世界には、同じ魚であっても食糧としての魚もあれば、大切なペット

としての魚もあって良いのだ。

その他、昆虫採集は科学への理解を促すであろう。科学的な側面から見ると、昆虫類の研究や調査を行う際に、採集した個体を標本にして保存する必要性が生じて来る。標本は、存在の証拠である。同時に研究によって、標本からさまざまな情報を引き出すことが出来る。さらに、標本を蓄積して行くことは、分類研究のみならず、さまざまな生物研究を進め、地域の生物相を理解して行くためにも重要である。科学研究でなくても良い。自然物の見事な形態や色彩は驚きである。このようなさまざまなものが身の回りに、大きく言えば地球上に存在することの驚きや感情は、数値で表すことのできない貴重な体験である。

環境保護論への応答

悪化した環境の中で、貴重な自然に目を向け保護して行く機運が続いている。そのような中で、自然を保護するために虫を採るなどと言われる。ここにおいても実体験の重要性を主張する。繰り返すが、直接的に昆虫を探し、捕え、さらに標本し、いろいろと調べる体験こそが生物そのものや生物が生活している環境を理解する最短距離である。子供の場合、もし採集により、直接に生物に触れることがなければ、そもそも生物に対する興味は沸かず、周りの環境がさまざまな関わりを持って存在することも分らずに育って行くだろう。そのため、生態系保全の重要性を理解することは出来ないであろう。生命の尊さ、自然の巧みさを体で感じる事が自然保護の思想の土台となるはずである。人は知ることによって初めて愛護の気持ちが芽生える。深く知れば知るほど、その対象に対する愛護の心も深まる。これはかけがえのなさを、実感として理解できて来るということである。

野外で虫を探すには、いろいろと工夫を凝らさねばならない。目的の虫のいる環境を知り、虫の習性を理解して行く。同時に周りに潜むさまざまな危険を回避する知識や経験も備わって来る。昆虫採集はただ虫を採るのではない。知識や経験、時にはカンをも総動員して虫を探し、採る。標本にすれば、その後、自分の目で幾度も良く見るし、図鑑や文献でその虫を調べる。科学的思考を持つ第一歩になる。いずれにせよ、昆虫を採集して標本にして良いし、採集して飼育に取り組んでも良い。

ちなみに人が虫を採る程度で、昆虫は減らない。哺乳類や鳥類はそうでもないが、昆虫は圧倒的に高い増殖率を持つ。昆虫側から見れば、捕虫網を持つ人間は、発見能力、捕獲能力の最低に位置する最も無能な天敵である。一羽のシジユカラが1日に捕る昆虫の数は、私が1年をかけて採集する昆虫数を軽く越える。生息環境を著しく減らす開発行為こそが、昆虫類を含め多くの動物を絶滅の危機に追いやっている主要因である。

昆虫の世界に入り込んだ人物は、やがて自然保護や動物愛護に心を向けるはずだ。しかも、これらは上から押し付けられたものではない。自ら理解し、納得し、自発的に形成されるものであり、これこそが精神であるはずだ。

昆虫から世界へ

子供の好奇心は、その対象が人工物であれ自然であれ眺めるだけでは飽き足りない。追いつめ、手で触れ、そして自分のものにしようとする。このような自然への接し方を‘人間本位’だとする批判もある。しかし子供の反応は大人の理性を越え、野生的で正直である。子供は本能的に生きようとしている。もし、好奇心を抑えると、対象から興味を失い自然への親しみや大切にしたいと感じる心も失われる。やがて、自然というものが存在することにすら無関心になってしまう。子供は遊びの中で昆虫を中心に多くの生命を犠牲にする。しかし、そのような遊びの中で、本やテレビ、パソコン画像を通して接する自然とは全く異なる感性で生物と接していたに違いない。昆虫達は子供のまわりに棲み、生と死と驚きと悲しみを感じさせる。驚きも悲しみも身近にある。このような風景と自然がヒトを作っていく。自然が最後まで生き抜こうとすることを望むように、生きようとする子供に、大人こそが少しでも手助けするべきであろう。

さまざまな研究分野の少なからずの研究者が、幼少時に昆虫採集を体験している。その時の体験がその後の人間形成の核の一つとなっていよう。科学者にならなくとも、昆虫採集の原体験が有ることで有意義な人生を楽しんでいる人は多い。昆虫を介して自然に直接触れ、親しむことにより、さらに周りに興味が広がって行き、さまざまな世界を知る喜びが得られる。

採集と言う行為は、まずは博物学の入り口の扉を開くことである。その意味で子供達の採集に対する興味を押しえつけるべきではない。入口の博物学から入った視野はさらに広がり、やがて地域の社会、伝統、文化と言った我々の社会が、各自の視野で見えてくるはずである。地域の社会、文化、伝統、歴史を尊重し、我々の多様な文化そのものに理解や価値を見出すようになって行くことが期待できよう。さらには世界への興味も広がり、ひいては自身の生き方を外から見ることにつながり、一層豊かな人生が送れるものと期待する。

私が昆虫採集を勧める一番の理由は、そこを入り口として、やがては私達が世界のいたるところで脈々と生を営んで来た、地域の文化や歴史を反映する、ヒトと自然をも含めた地域の固有性の貴重さに気付いてもらえるからである。



付 1. 昆虫類の目(Order)の検索表

以下に昆虫綱の 28 目の検索表を示す. 多様な形態を示す昆虫類では, 特殊化した形態を持つものも多く, 例外が至るところで現れる. そのため, 本検索表から外れるものも存在する前提で用いて頂きたい. 成虫を対象としている.

1a. 発達した翅を持つ.

..... 2

1aa. 翅を持たない, あるいは退化的な翅を持つ. さらには, 翅を持つが交尾後すぐに翅を脱落させる.

..... 23

<<成虫で翅を持つ種>>

2a. 膜状の広がりのある前翅を持つ.

..... 3

2aa. 変形した前翅を持つ, あるいは前翅は硬くなり(セミやコオロギ等のやや硬い翅はこちらに入れる), 後翅を覆う.

..... 16

3a. 前翅と後翅の 4 枚の翅を持つ. 後翅が小さいものがある.

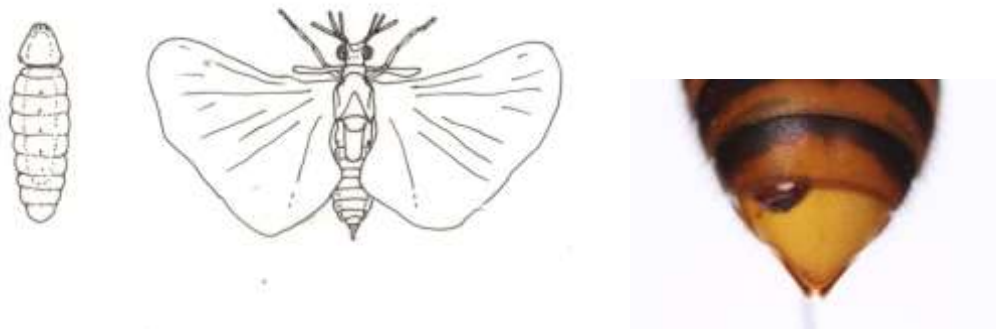
..... 4

3aa. 2 枚の翅を持つ. 後翅は退化して小さな平均棍となる.

..... 15

3aaa. 2 枚の翅を持つ. 前翅は小さく縮小し, 偽平均棍として存在する (翅を持つのはオスのみで, メスは成熟してもウジムシ型: 体長 5mm 以下の小型の寄生性昆虫).

..... ネジレバネ目 **Strepsiptera**



左: メス成虫. 中: オス成虫. 右: 寄主から頭部を覗かせるメス.

4a. 翅は鱗粉で覆われている.

4b. 口器は細長い管状.

..... チョウ目 *Lepidoptera*



4aa. 翅は短毛で覆われている

4bb. 口器は管状とはならない.

..... トビケラ目 *Trichoptera*



4aaa. 翅は鱗粉あるいは短毛で覆われない.

4bbb. 口器は管状とはならない.

..... 5

5a. 腹部末端に 2 本か 3 本の細い長毛(中央の尾糸と 1 対の尾毛)を持つ.

5b. 後翅は非常に小さい(欠く種もある).

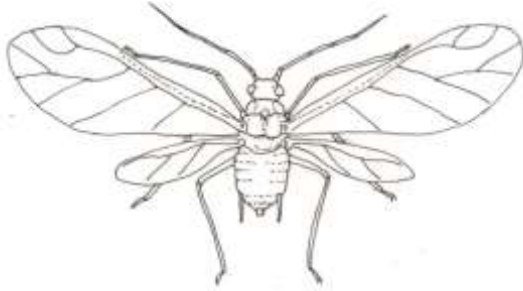
..... カゲロウ目 *Ephemeroptera*



5aa. 腹部後方の背面に短い管状の構造物を持つ.

5bb. 後翅は極端に小さくはない.

..... カメムシ目(アブラムシ類) Hemiptera (Aphids)



5aaa. 腹部に長毛や管状構造物を持たない(やや長い尾毛をもつものがある).

5bbb. 後翅は極端に小さくはない.

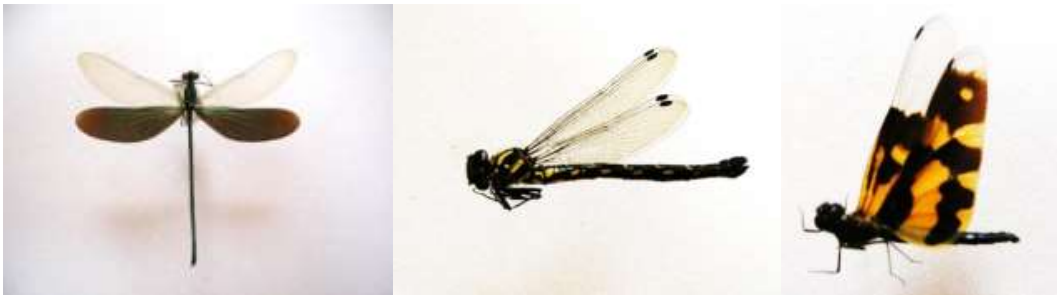
..... 6

6a. 触角は非常に短く剛毛状.

6b. 複眼は非常に大きく発達する.

6c. 腹部は棒状に細長い.

..... トンボ目 Odonata



6aa. 触角はより長く, 短い剛毛状とはならない.

6bb. 複眼は極端に大きくなる.

6cc. 腹部は極端な棒状とはならない.

..... 7

7a. 後翅は前翅よりも幅が広い.

7b. 腹端に顕著な尾毛(Cerci)を持つ.

..... カワゲラ目 Plecoptera



7aa. 後翅は前翅よりも小さい.

7bb. 尾毛は短いか, あるいはない.

..... 8

7aaa. 後翅と前翅はほぼ同様の大きさ.

7bbb. 尾毛は短いか, あるいはない.

..... 10

8a. 脚の付節は 5 節からなる.

8b. メスでは腹端に産卵鞘, 産卵管, 刺針を持つ.

..... ハチ目 Hymenoptera



8aa. 脚の付節は 2 節か 3 節からなる.

8bb. メスの腹端に産卵管のような特殊化した構造物はない.

..... 9

9a. 腹端に尾毛(Cerci)はない.

9b. 触角は細く糸状で, 13 節以上からなる.

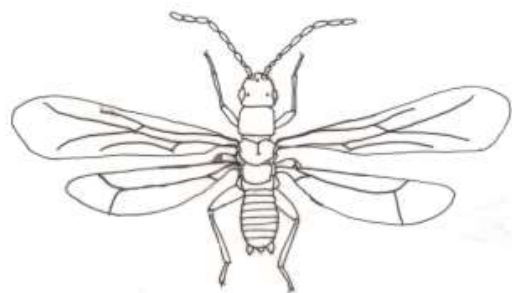
..... カジリムシ目 Psocodea



9aa. 腹端に尾毛を持つ.

9bb. 触角はじゅず状で, 9 節からなる.

..... ジュズヒゲムシ目 Zoraptera



10a. 頭部の複眼よりも下の部分が腹面側へ顕著に長く伸び, 側方から見てくちばし状となる.

10b. オスの腹端はサソリのように背方から前方へ向き, 先端節は膨らむ種が多い.

..... シリアゲムシ目 Mecoptera



10aa. 頭部が腹面側へ顕著に長く伸びることはない.

10bb. オスの腹端は変形しない.

..... 11

11a. 翅には横脈がほとんどない.

11b. 付節は 4 節からなる.

..... 12

11aa. 翅には多数の横脈があり, 網目状となる.

11bb. 付節は 5 節からなる.

..... 13

12a. 前脚付節は変形しない.

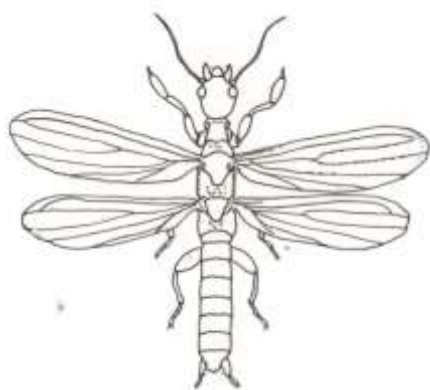
..... ゴキブリ目(シロアリ類) Blattodea (Termites)



左：有翅新女王，中：腹部を膨大させた巢中の女王．右：働きシロアリ．

12aa. 前脚付節は大きく膨らみ, 紡績器となる.

..... シロアリモドキ目 Embioptea



13a. 前胸の長さはほぼ幅と同じ長さ.

13b. 前胸は長いが前脚がカマキリのようにカマ状となる.

..... アミメカゲロウ目 Neuroptera





13aa. 前胸は明らかに幅よりも長さが長い.

13bb. 前脚はカマ状になることはない.

..... 14

14a. 頭部は卵形で、触角は長い(大型種が多い. センブリ科 Sialidae は小型).

..... ヘビトンボ目 Megaloptera



14aa. 頭部は前方に突き出た長卵形、触角は短い(体長 10mm 程度).

..... ラクダムシ目 Raphidioptera



15a. 前翅には複数の翅脈を持つ.

15b. 触角は小さく、先端節は針状のものが多い.

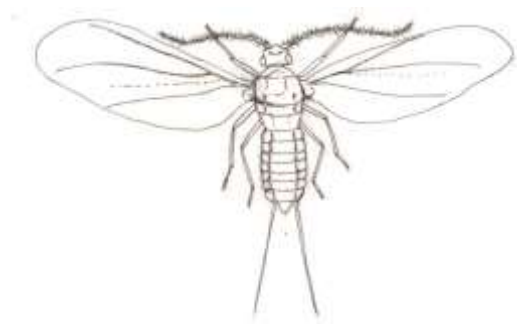
.....ハエ目 Diptera



15aa. 前翅の翅脈は大きく退化し、Y字型をした翅脈のみが見られる。

15bb. 触角の各節は管状。

..... カメムシ目(カイガラムシ類のオス) Hemiptera (male scale insects)



16a. 翅は棒状で細く、翅の周囲にフリンジ(fling)と呼ぶ長い毛が多く生える(チョウ目の小型種で、翅の後縁に長毛を生やす種が見られる)。

..... アザミウマ目 Thysanoptera



16aa. 翅は上記とは異なる.

..... 17

17a. 腹部末端に、はさみ状に発達した硬い尾毛を持つ.

17b. 翅は短く、腹部の多くの節が背面から見える.

17c. 後翅は3つ折りに折り畳まれて、前翅の下に収納される.

..... ハサミムシ目 Dermaptera



17aa. 腹部末端にはさみ状の硬い尾毛はない.

17bb. 翅は短く、腹部の多くの節が背面から見える(コウチュウのハネカクシ等例外が多い).

17cc. 後翅は折り畳まれないか、2つ折りに折り畳まれて、前翅の下に収納される.

..... 18

18a. 口器は針状で、吸汁型.

18b. 前翅は基半部が固くなり、前半部は膜状のタイプのもとの、全体的に均質でやや硬いタイプのものが見られる.

..... カメムシ目 Hemiptera



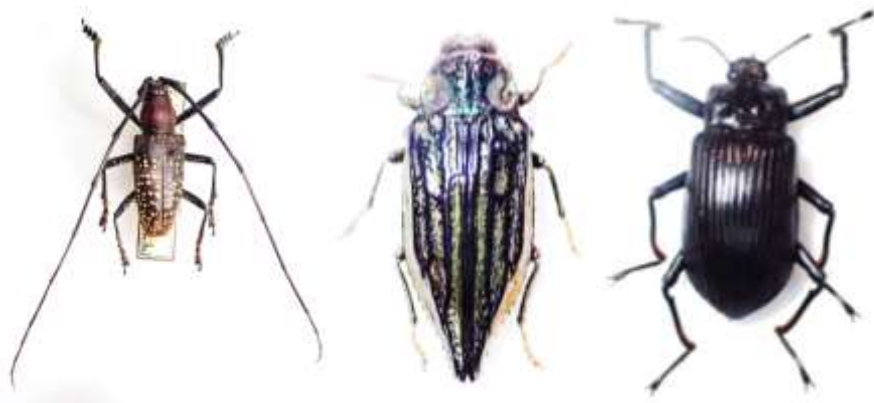
18aa. 口器は左右に大あごが発達し、咀嚼型.

18bb. 前翅は全体的に鞘状に硬いか、やや硬い.

..... 19

19a. 前翅は全体的に鞘状に硬く、翅脈はなく、静止時に左右の翅が上下に重ならない.

..... コウチュウ目 Coleoptera



19aa. 前翅は全体的にやや硬く、翅脈があり、静止時に左右の翅が上下に重なる.

..... 20

20a. 前翅は餌を捕獲するため、カマ状に変形している.

..... カマキリ目 Mantodea



20aa. 前翅はカマ状に変形しない.

..... 21

21a. 前胸は横に幅広く発達し、頭部は背方から見て前胸の下に隠れる.

..... ゴキブリ目 Blattodea



21aa. 前胸は横に広がらない. 頭部は背方から見て前胸の前に位置する.

..... 22

22a. 後脚が前脚, 中脚よりも長く, 大きく発達し, 後脚を使って飛び跳ねることができる.

22b. 胸部, 腹部は棒状に細長くはならない.

..... バッタ目 Orthoptera



22aa. 後脚は通常大きく発達しない. 後脚を使って飛び跳ねることはしない.

22bb. 胸部, 腹部は棒状に細長くなる種が多い(コノハムシやサカダチナナフシ等では腹部が幅広く横に広がる).

..... ナナフシ目 Phasmida



<<成虫で翅を持たない種>>

23a. 胸部と腹部の間が著しくくびれる. 前方の腹節が小さく結節状となる場合もある(アリ科).

..... ハチ目 Hymenoptera



23aa. 胸部と腹部の間に著しくくびれはない.

..... 24

24a. 体が左右に著しくへん平となり, 発達した後脚を持ち, よく跳ねる.

..... ノミ目 Siphonaptera



24aa. 体が左右に著しくへん平とはならない.

..... 25

25a. 体は背腹面に著しくへん平となる. 恒温動物(鳥, ホ乳類)の体表に寄生する.

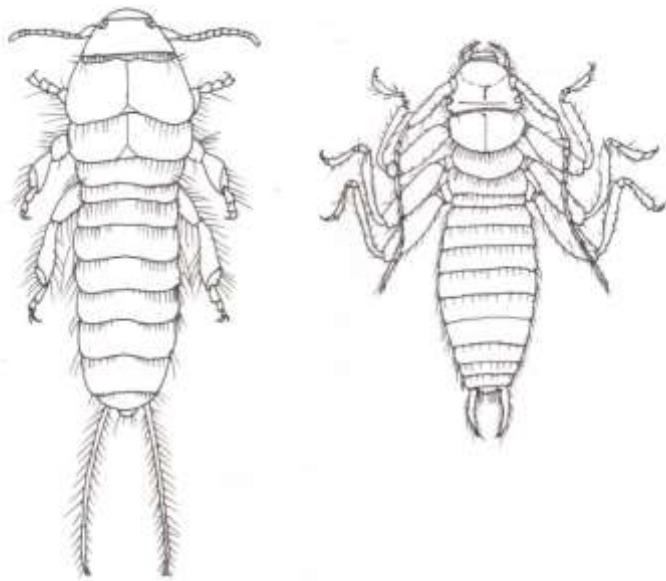
..... 26

25aa. 体は背腹面に著しくへん平とはならない.

..... 28

26a. 腹端に顕著な尾毛を持つ.

..... ハサミムシ目 Dermaptera (ネズミハサミムシ及
びコウモリヤドリハサミムシ)



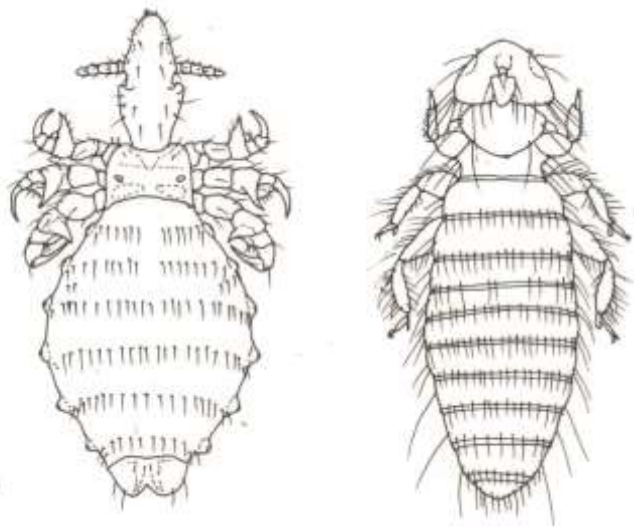
26a. 腹端到尾毛はない.

..... 27

27a. 触角は短いが裸出し，触角を収める小孔はない.

27b. 脚の付節は 2 節か 3 節からなる.

..... カジリムシ目(シラミ類, ハジラミ類) Psocodea(lice and sucking lice)

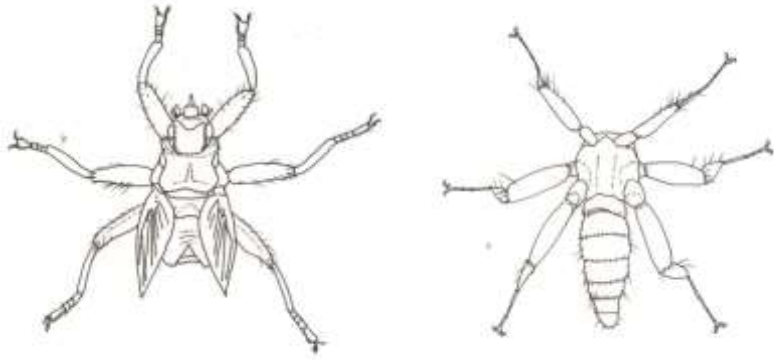


27aa. 触角は小孔の中に納まり，背面からは見えない.

27bb. 脚の付節は 5 節からなる.

..... ハエ目(シラミバエ類, クモバエ類) Diptera

(Hippoboscidae, Nycteribiidae (Bat fly))



28a. 腹端に糸状の長い尾(中央の尾糸と 2 対の尾毛)が 3 本ある.

..... 29

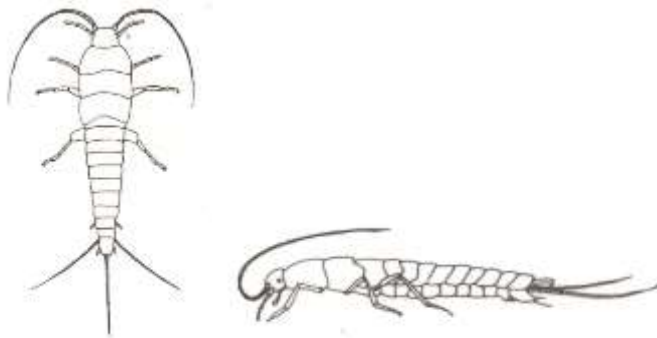
28aa. 腹端に 3 本の糸状の長い尾はない.

..... 30

29a. 複眼は小さく, 互いに離れる.

29b. 小あごひげは 5 節からなる.

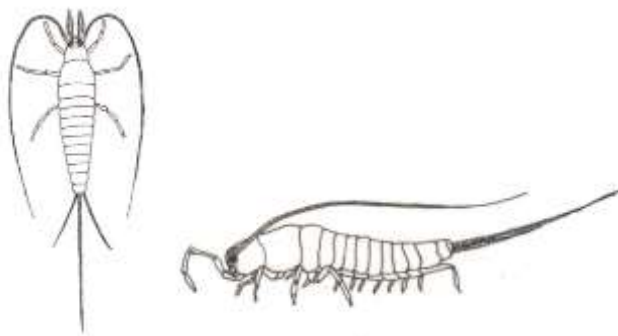
..... シミ目 Thysanura



29aa. 複眼は大きく, 頭部背面で互いに近づく.

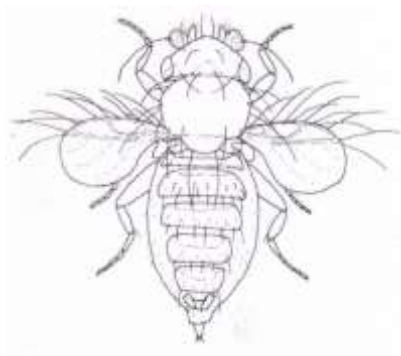
29bb. 小あごひげは 7 節からなる.

..... イシノミ目 Archeognatha



30a. 前胸は小さく，背面からは隠れて見えない．一方，後胸は大きく発達する．

..... ハエ目 Diptera



30aa. 上記とは異なる．

..... 31

31a. 口器は針状で，吸汁型(カイガラムシ類では体全体が蠟状物質で覆われている)．

..... カメムシ目 Hemiptera



31aa. 口器は左右に大あごが発達し，咀嚼型．

..... 32

32a. 前翅は餌を捕獲するため，カマ状に変形している．

..... カマキリ目 Mantodea



32aa. 前翅はカマ状に変形しない.

..... 33

33a. 前胸は横に幅広く発達し, 頭部は背方から見て前胸の下に隠れる.

..... ゴキブリ目 Blattodea



33aa. 前胸は横に広がらない. 頭部は背方から見て前胸の前に位置する.

..... 34

34a. 後脚が前脚, 中脚よりも長く, 大きく発達し, 後脚を使って飛び跳ねることができる.

..... バッタ目 Orthoptera



34aa. 後脚は通常大きく発達しない. 後脚を使って飛び跳ねることはしない.

..... 35

35a. 胸部，腹部は棒状に細長くなる種が多い.

..... ナナフシ目 Phasmida



35aa. 胸部，腹部は棒状に細長くはならない.

..... 36

36a. 脚付節は 5 節からなる.

..... 37

36aa. 脚付節は 4 節以下からなる.

..... 38

37a. 眼は小さく，退化的.

37b. 尾毛は長く糸状.

..... ガロアムシ目 Grylloblattodea



37aa. 眼は大きく発達する.

37bb. 尾毛は短い(アフリカの砂漠地帯のみに生息する).

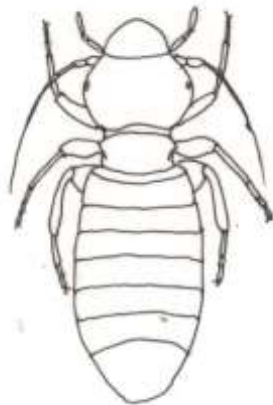
..... カトアルキ目 Mantophasmatodea



38a. 触角は細く糸状で, 13 節以上からなる.

38b. 腹端に尾毛(Cerci)はない.

..... カジリムシ目 Psocodea



38aa. 触角は細く糸状で, 13 節以上からなる.

38bb. 腹端に長い尾毛を持つ.

..... 9

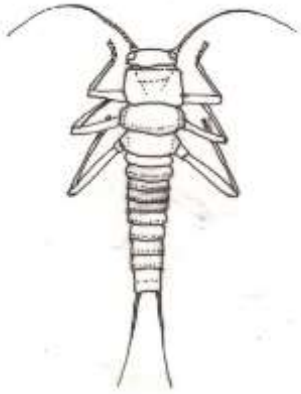
38aaa. 触角はじゅず状.

38bbb. 腹端に尾毛を持つ.

..... 40

39a. 脚付節は 3 節からなる.

..... カワゲラ目 Plecoptera



39aa. 脚付節は4節からなる.

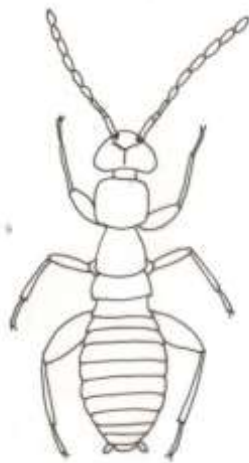
..... シロアリモドキ目 Embioptera



40a. 触角は9節からなる.

40b. 脚の付節は2節か3節からなる.

..... ジュズヒゲムシ目 Zoraptera



40aa. 触角は 10 節以上からなる.

40bb. 脚の付節は 4 節からなる.

..... ゴキブリ目(シロアリ類) Blattodea (Termeites)



昆虫の採集法と標本作製法

採集法

採集法の概略

野外に出るとさまざまな昆虫に出くわす。素手で捕まえるのが最も初歩的な採集方法であろうが、少し用具を使うだけで採集効率は格段に上がる。まずは、誰でもすぐに始めることができる必要最低限の基礎的な採集方法を説明したい。続いて、より工夫を加えた採集方法を紹介する。上級編とした特殊環境に生息する昆虫類の探索は、ごく参考程度のものである。

基礎編

服装

昆虫を探す場合、道路から外れて草原や樹林に入ったり、水辺で採集したりすることが多くなる。そのため、昆虫採集に行く時には、けがをしないように相応の準備をして出かけるのが良い。

服は皮膚をかくす長そでのシャツ、長ズボンが良いだろう。虫刺されや植物かぶれ、けがを防ぎ、強い日差しから皮膚を守るためである。熱中症を防ぐために帽子をかぶろう。長く歩く場合が多いので、靴ずれをしない履きなれたくつを履こう。また、石や草等で手を切らないように軍手を付けるのも良い。これに捕虫網や虫かご、採集等の採集用具を持つ。その他、タオル、水筒、筆記具、防虫スプレー、虫刺され薬等をリュックサックに入れて携帯すると良い。

採集用具

昆虫採集の初歩的な用具を紹介する。捕虫網と生かして持ち帰るための虫かごが最も基本となる。虫かごの中に昆虫をどんどん入れると、中の昆虫類は翅が破れたり、脚が取れたりして原型を維持しない。採集後に、標本作製の実施を考えた場合、以下の用具が基本となる。

・ 捕虫網

一般的な採集に是非必要なもので、網の部分と、柄の部分から出来ている。網の部分は直径40-50 cm、深さは直径の2倍強のものが使いやすい(図3)。柄は普通1-2 mの長さだが、高い樹上に生活する昆虫を採集する場合はつなぎざおを用いる。

一般に、チョウやトンボは捕虫網に三角紙、甲虫やカメムシ類は捕虫網に毒ビンの組み合わせによる採集となる。

・ 毒ビン(毒管・毒つぼ)

甲虫やカメムシ等を採集し、持ち帰るためのもので、ふたを持つ管に、底に殺虫剤をしみ込ませ

せた脱脂綿を入れたものである(図 5-b). 複数持ち歩くのが良い. 大型の昆虫用には直径 8-10 cm ほどの大型の毒つぼを用いる. 殺虫薬は安全で使いやすい酢酸エチルが最も良いが, ない場合はアルコールかアンモニアで代用すると良い. 薬の容器やインスタントコーヒーの瓶等で代用できるが, ガラス製の容器は落とすと割れてしまうのであまり勧めない.

・三角缶および三角紙

チョウやガ, トンボ, カゲロウ, カワゲラ等の翅の発達した昆虫類は, 採集した後, 三角紙にくるんで持ち帰る. 三角紙は三角缶に入れる. 三角紙へ入れるのは, これらの昆虫の翅の表面を傷つけず, 特にチョウやガでは鱗粉が取れないようにして持ち帰る必要があるからである. そのため, 表面が平滑な紙質のもので作る必要がある. パラフィン紙が最適である. 三角缶は三角である必要はなく, 簡単なものを自作したい場合, 四角いボール紙製容器の一方を上になるようにし, ひもをつければ出来上がる.



図 1. 三角缶(右)と三角紙(左). 三角紙はここでは小, 中, 大の 3 種類があり, 昆虫のサイズに合わせて使い分ける.



図 2. 三角紙の作り方. 1) パラフィン紙を長方形に切る(左). 2) 斜めに折り, 三角形にする(中). 3) へりのはみ出しを折りたたむ(右).

・ピンセット

直接手ではつまみにくい昆虫を採集する時に用いる。ただし、ほとんどの昆虫は指でつまめるので、刺し針を持つハチやアオカミキリモドキ等の有毒昆虫の採集時や指の入らない樹皮の間にいる昆虫、指ではつまみにくい小型の昆虫を採集する時等に使う。先の尖ったもの、平らなもの等色々ある。ピンセットは採集中に忘失しやすく、それ故、赤いリボン等を付けておくとともに、常時2、3本を用意しておく安全である。

基礎的な採集法

昆虫の採集には、出現時期、場所、昆虫の習性を知るなど、昆虫に出会うための知識や経験が必要である。昆虫類は直接目で確認できなくとも、多くの種が身近に生息している。スウィーピング(すくい採り採集)やビーティング(たたき網採集)を積極的に行ってみると良い。

・ルッキング(見つけ採り)

最も一般的な採集方法で、昆虫を目で探しながら道を歩き、発見した昆虫を採集する。カブトムシやクワガタムシは素手で採れるが、チョウやトンボは捕虫網を用いて採集する。地上に止まっているチョウは網を素早く上からかぶせて採る。花や葉に止まっているものは、それごとすくい取るようにして採集する。木の幹に止まっているものは下から上に向かって網を動かし採集する。チョウの場合は網の上から5秒ほど胸部を押し、呼吸を止め、その後網から取り出し三角紙に包み込む。チョウやガは翅の鱗粉が剥げやすいので、取り出す際には胸部を掴み、決して翅を掴まない。トンボの場合、そのまま網から取り出し、生きていた状態で三角紙に包み込む。体の柔らかなアブやハエは、採集後他の昆虫が入っていない毒管の中に入れ、動かなくなってから取り出して三角紙に包み込む。



図3. 捕虫網を用いての見つけ採り採集。腰に三角缶を装着している。

特にガガンボは脚が取れやすしので、極力虫体に触れないようにして、毒ツボに入れ動かなくなったら三角紙に包み、三角缶に入れて持ち帰る。

目視での採集は、各種植物に着目するほか、枯れ木、倒木、石下等を探す。薪が積み上げられている場所は、甲虫類等の好採集地である。キノコを探せばそれのみに着くキノコムシ等の昆虫が得られ、糞中、あるいはその下の土中では、珍しい食糞性コガネムシやハネカクシ等が採集できる。

・スウィーピング(すくい採り採集)

草原等で捕虫網で植物をさらい、採集する方法である。10回程度左右にさらった後に、網の中を確認すると良い。甲虫やカメムシ、バッタ等多くの昆虫類が採集される。小さい花が密集して咲く樹木には多くの昆虫が集まる。これらの花を網ですくい取ると成果が上がる。

・ビーティング(たたき網採集)

樹上性種や木に登って来た種を対象とする。木の枝や灌木を叩いて揺らし、下に落ちる昆虫を道具で受けて採集する方法である。捕虫網を使って昆虫類を受けても良いが、ビーティングネット(たたき網)に吸虫管(後述)を組み合わせると、小型の昆虫を容易に捕らえることができ、採集効率が上がる。

ビーティングネットは、四角い布を十文字に組んだ棒で広げたもので、一片の長さが70-100cm程度のもので使いやすい。持ち運びに便利な、折り畳み式の簡易ビーティングネットも作成可能である(図8)。さらには、折り畳み式の傘でも十分に機能する。

・石起こし、朽ち木崩し、がけ崩し

土中や朽ち木中に生息する昆虫類を採集する方法である。採集道具として、根ほりやシャベルが必要となる。根掘りは頑丈なものを選ばないとすぐに使えなくなる。スコップは、2つ折り式や3つ折り式の携帯用のものがザックにコンパクトに収まり便利である。

冬季にゴミムシやオサムシ類は、道の切り通し等に集まって越冬する。そのため、冬季に崖状となっている場所を崩して採集を行う。良い場所に出会うと、多くの種や個体を得ることが出来る。昆虫類の採集は年間を通して可能である。起こした石や崩した場所は、元に戻しておこう。

中級編

採集目的や昆虫が棲んでいる場所によって、採集する方法や用具が異なって来る。これらの採集用具を全て準備すると、どこかに探検に出かけるような重装備となる。それぞれの目的に沿って、自分で工夫し、改良して行くと良い。

調査や採集目的によって持参する道具は異なって来ようが、一般的な採集では、登山用のアタック・ザック等に、必要な採集用具を入れて持ち歩くと良いであろう。採集時には、ポケットの

多い上着や作業用ズボンを用いると便利である。上着は長袖のものを着用し、靴は底の厚いものを履く方が安全であるし、作業もしやすい。人によっては腕カバーやスパッツを着け袖口や足元からのムシやダニの侵入を防ぐ。それでも長時間の採集を行えば、カや他の吸血性昆虫の餌食になるので、多少の事には動じない鍛錬のつもりでいよう。湿地の調査では長靴の使用が無難である。薄暗い森林の中で採集する時には、ヘッドライトか携帯用の蛍光灯のような光源を使用した方がよい。昼間でも森林の中はかなり暗く、微小種は、補助光源なしでは見落としやすい。一方、炎天下での採集や調査では熱射病に十分留意すべく、調査地域の状況によって帽子やヘルメットを携帯したい。

・ サンプル管 (ビン)

採集した小型の昆虫を投入するもので、これらにはあらかじめ 70~80%のエチルアルコールを瓶の半分ほど入れておく(図 5-a)。サイズの異なる 2~3 種類を用意しておく方がよい。サンプル管はズボンのポケットや小物入れに入れ、未使用と使用済みの瓶の入れ場所を決めておくとうまい。土壌動物の採集では、基本的にアルコール入りのサンプル管を使う。また、小型の珍しい昆虫を採集した場合、毒管に入れずに、別に用意したサンプル管に入れて持ち帰った方がよい。

・ 吸虫管

動きの速い昆虫や小さな昆虫を吸い込んで採集するための道具である。片口式と両口式の二種類がある(図 5-B, C)。ゴム管(ビニール管)を口にくわえ、ガラス管の先を昆虫に近づけ、息を吸い込むとそれによって昆虫が管の中に入り込む。簡便なものとして、適当な長さのガラス管の一端に、ナイロンストッキングや昆虫採集用の網の小片をあてがい、これをビニール管に押し込むと簡易吸虫管ができて上がる(図 5-A)。この吸虫管はアルコールの入ったサンプル管と一緒に使う。まず、これで昆虫を吸入し、サンプル管の中へ直接吹き出す。ボールペンのしんを取り除き、ガラス管がわりにボールペンの本体を使って簡単に作成することも可能である。

携帯用の電気掃除器を改良した吸虫管(吸虫機?)もある(図 6)。生かしたまま昆虫を持ち帰る目的の場合、片口式吸虫管に大型の試験管(径 3cm、長さ 20cm 程の大型肉厚の試験管)で自作することもできる(図 5-D)。昆虫を採り終えたら口栓をはずし、試験管の口を脱脂綿等で栓をする。

・ ビニールシート

落葉土層や土塊をこの上でほぐし、土壌中の昆虫を採集したり、枯れ枝中の昆虫をここへ叩き落とすために用いる。2 枚を携帯し、内 1 枚は腰を下ろす時の敷布として使っても良いだろう。白色でも問題ないが、薄い灰色のものが小昆虫を識別しやすく最も機能的に思える。

・ 吸血昆虫忌避剤・虫さされ薬

特に夏場、樹林内で採集をする時には極力持参することを勧める。長時間の探索、採集には、

腰に取り付けるタイプの野外作業用の蚊取り線香を用いている。スプレー式や塗布式の忌避剤は簡便ではあるが、汗をかくと流れやすく、長時間の採集や調査には不適である。

・目的によって、のこぎり、ドライバー、ビニール袋、プラスチックケース、ループ、野帳、マジック、軍手、剪定ばさみ、ものさし、ビニールテープ、筆記具、カメラ等の携帯。

のこぎりは枯れ枝等に営巣する種の採集に用いられる。ドライバーは、樹皮下の昆虫を探し出す時に樹皮をはがすために用いる。定ばさみは比較的小さい竹や枝を割る時、あるいは土中の根を切り除く時に便利である。ビニール袋やプラスチックケースは、生かしたまま昆虫を持ち帰る時に用いる。長時間プラスチックケースに入れておくと、蒸れて死にやすくなるため、プラスチックケースの一部に窓を空け、そこに網をかけ、蒸れないように工夫したものも作れる。ビニー



図 4. 採集用具の例。アリ採集を目的とした場合に準備する用具一式。採集や調査の目的によっては捕虫網は含まれない。用具の下の白色の敷布はビニールシートでこれも調査用の道具である。

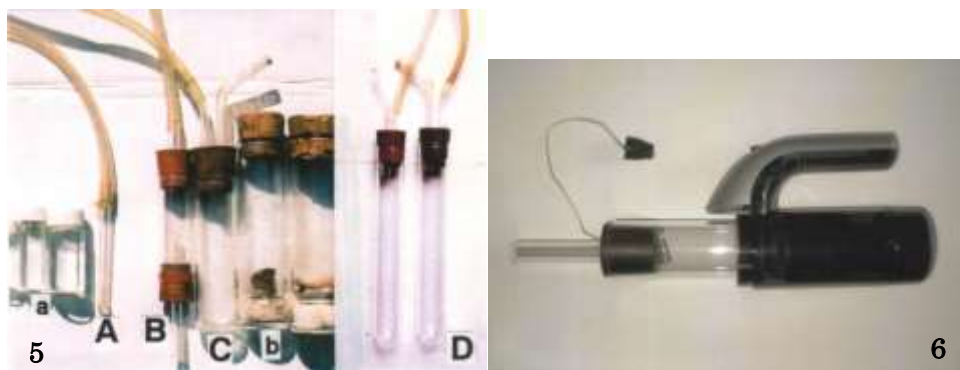


図 5. 吸虫管。A, 簡易吸虫管；B, 両口式吸虫管；C, 片口式吸虫管, D, 生体持ち帰り用吸虫管(管の長さ 20cm)。a, サンプル管(中に 80%アルコールが入っている)；b, 毒ビン(毒管)。

図 6. 電動式吸虫管。電池式の卓上クリーナーを改良したもの。右半分が卓上クリーナーの本体。

ルテープは、アリやハチの営巣場所等をマークしておく時や、トラップ(わな)を仕掛けた際にトラップの位置を示すために用いる。箸にあらかじめ赤色ビニールテープを旗状に添付したものを準備しておいても良い。特にベイトトラップやピットホールトラップを設置した場所に、同時にこれを立て、設置場所が分るようにしておくためにも便利に使える。

各種採集方法

1) 灯火採集(ライトトラップ)

灯火に飛来するさまざまな昆虫類の採集を目的とする。居住区域では、灯火のある場所を回るだけでも多くの昆虫を採集することが出来るが、光源のない場所では、携帯用の蛍光灯と白色シートを持参して採集することができる。ガを採集する場合、毒ツボを用い、毒ツボ内で死んだ個体を次々と三角紙に移しつつ採集を行う。毒管は体の固い甲虫用と、柔らかいカゲロウ、カワゲラ等用とに使い分ける。温度や湿度、天候等の気象条件によって異なるが、通常 21 時から 22 時頃に昆虫の飛来数がピークとなる。

2) 水生昆虫類の採集

捕虫網の代わりに水網を準備する。外枠や網の部分が丈夫に作られており、水生昆虫を採集するのに都合がよい。水草ごとすくい取ると、目視できなかった水生昆虫が多く入る。魚用のたも網は網目が荒すぎて昆虫の採集には不適である。流れのある川では、水網を下流側に置き、そのすぐ上流れ、川底の石を起こすと、カゲロウ、カワゲラ、トビケラ、トンボの幼虫等さまざまな昆虫が網に入る。

3) 土壌中の昆虫類の採集

土壌中に生息し活動する昆虫類を効率良く採集できる最も簡便な採集方法は、ふるいとトレイを用いて落葉土層をふるう「土壌ふるい法」であろう。また、ツルグレン装置やウインクラーサックを用いると、なかなか採集できない微少な珍しい種類を抽出することができる。

・土壌ふるい法（ざるふるい法）

ざるのようなふるいと白色あるいは淡色のトレイを用いて落葉土層をふるい、林床に棲んでいる昆虫を採集する。道具としては簡単なものであるが、非常に採集効率が良い。

・ツルグレン装置・ウインクラーサック

林床性及び土中性の種の採集に有効で、希少種の採集効率も良い。特にウインクラーサックは大きな荷物とならず、現地の調査中に実施できる機動性を持っている。落葉層を中に入れ、壁にかけておき、昆虫が下に落ちるのを待つ。

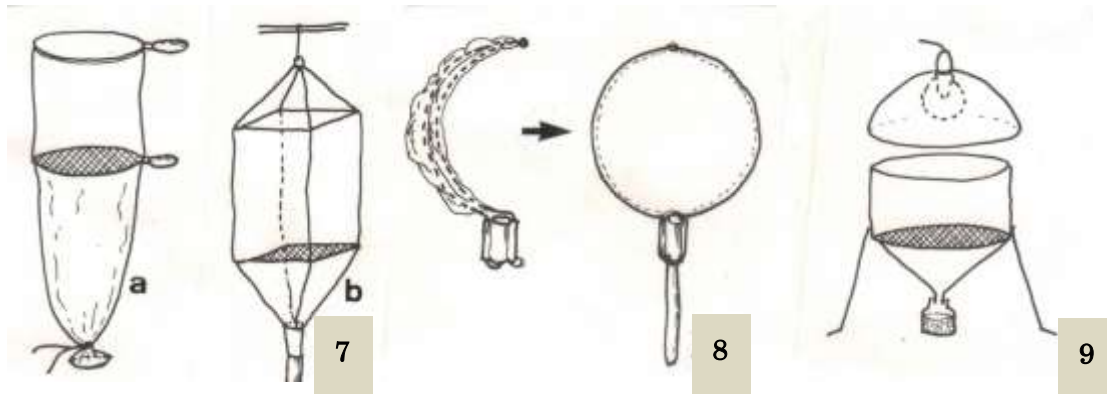


図 7. ウインクラーサック. リターシフト(a)を用いて、葉や枝を取り除いた落葉土成分をウインクラーサック(b)に入れる. ウインクラーサックは壁等に吊るしておき、土壌動物の落下を待つ. 図 8. 簡易ビーティングネット. 二折式捕虫網の枠を利用して作成する. 図 9. ツルグレン装置. 上から光を当て、その光と熱で土壌動物を抽出する. 温水に装置を入れて土壌動物を抽出する方式のものはベルレーゼ装置と呼ぶ.

トラップ(わな)による採集法

・ベイトトラップ

餌を置き、それに昆虫を誘き寄せて採集する方法. 地上のトラップを置く場合、餌としては、液体食を主要な餌源としている種を引き寄せるためのハチミツや、肉食性種を引き寄せることを狙ったソーセージやツナが良く用いられる. スイカの皮やモモ、リンゴの皮を草むらや林内に設置する方法もある. 樹林で良く用いられるものとして、ペット容器を木の幹に巻き付け、中に餌を入れて昆虫を集めると効率が良い. 特に容器を用いない簡便な方法として、樹幹に蜂蜜を塗る糖蜜採集法がある. ハチ類の採集のために、砂糖水を灌木に吹き付けて飛来を待つ方法や、灼熱の熱帯域では、水を撒いてチョウの飛来を待つ採集方法等もあり、いろいろと工夫が出来る採集法である.

・バタフライトトラップ

チョウ採集を目的としたベイトトラップである. 薄い布で外面を覆い、下端にチョウの入り口を作っておく. 容器の中にバナナやパイナップルを置き、これにつられて飛来したチョウを採集する方法である. チョウは容易にトラップの中に入るが、外へはなかなか出られない.

・落とし穴トラップ (ピットホールトラップ)

コップ等の容器を、地表面すれすれまで埋め込み、そこに落ち込んだ昆虫を採集する方法. 地表面で活動する昆虫の採集を目的とする. 落とし穴に落ち込んだ昆虫は、容器の壁が滑るため上

へ這い上がれないことを利用している。通常はベイトトラップとの組み合わせで、容器の中に肉(腐肉採集法)を入れたり、酢やアルコール、カルピス等の液体誘因物質を入れたりして効率的に昆虫類を集める。大型の洗面器を埋め込み、中にベイトの入った容器を置いてみるのも良い。容器は通常翌日に回収に回るが、野犬や野ネズミに荒らされるものが少なくないのが弱点である。また、夜に雨が降る可能性がある場合、紙皿等に串を刺し、雨除けとして容器の上に設置することもある。

・歩行トラップ

地表活動個体を採集するトラップである。例えば四方に登り口を作り、地表活動個体がここから中に入るようにしてある。トラップの中には捕虫器があり、ここで捕獲される。



図 10. 土壌ふるい用のざるとトレイ。落葉層をざるでふるい、昆虫他の土壌動物をトレイに落下させる。

図 11. 落とし穴トラップ(ピットホールトラップ)。図 12. 歩行トラップ。

・倒木トラップ

薪置き場は多くの昆虫類が集まる、好最終地点である。樹林内で、あらかじめ倒木を一カ所に集め、そこに集まる昆虫を採集する方法である。倒木を自宅に持ち帰り、そこから羽化する昆虫を採集する方法もある。

好蟻性昆虫を効率よく採集するためのものとして、植木鉢トラップがある。アリの巣口に素焼

きの植木鉢をひっくり返しにして置くだけのものであるが、これによって巣中の好蟻性昆虫が植木鉢の中に上がり、通常の方法ではなかなか採れない珍しい種が容易に採集できる。

・マレーズトラップ

飛翔中の昆虫が、壁等の障害物に当たると上方へ上がる性質を利用したテント型の捕虫トラップである。長期間設置したままにでき、大量の昆虫類の採集が可能。

・衝突板トラップ (FIT)

プラスチック板(透明ビニールシートでも可)を立てておき、それに当たった昆虫が下に落ち、捕獲されるトラップ。板の下には防腐剤(ホルマリンかエチレングリコールが簡便)を加えたパットを置いておく。マレーズトラップも衝突板トラップも、昆虫の飛翔を利用した広義のインターセプトトラップである。

・羽化トラップ (エマーゼンストラップ)

布やブリキ板等でピラミッド型の本体を作り、これを地表に設置し、土中から羽化して出て来た個体を捕獲する。本体に頂上に捕虫器をつける。



図 13. マレーズトラップ。障害物に当たった飛翔昆虫は、写真では左方に上がって行く。左端の上部に捕虫器が設置されている。図 14. 黄色水盤トラップ(イエローパントラップ)。膜翅目、双翅目、半翅目等の飛翔昆虫が水盤に落ち込む。

・黄色水盤トラップ (イエローパントラップ)

黄色の平たい容器に水を張っただけの単純なものであるが、様々な昆虫がその中に落ち込む。容器に張った水には中性洗剤を僅かに入れる。数日間放置する場合は、さらに防腐剤(ホルマリンかエチレングリコールで良い)を加えておく。母巢を飛び立ったアリの有翅メスやオス個体も採集できる。

上級編(特殊環境に棲む昆虫類の採集)

昆虫は地球のさまざまな環境に見られる。極端な環境を挙げれば、油田の中や、ヒマラヤの標高 5000m を超える山岳氷河、年間を雪と氷で覆われた南極にも昆虫が生息している。このような過酷な環境に棲む昆虫類の姿は鮮烈である。生物学的には、昆虫が環境に良く適応して生活していることを理解するのに、これらは最適な例となる。これらの昆虫に出会うためには、その環境へ行かなければならない。もちろん、特殊な環境へ向かうことから、高い技術と知識、強靱な体力を身に着けるための修練が必要にもなってくる。

・洞窟の昆虫

特に石灰岩地帯に見られる鍾乳洞を中心とした洞窟内では、暗黒、多湿で温度変化の少ない環境にある。湿度はほぼ 100%、温度は日較差、年較差ともに小さい。暗黒の環境にあることから光合成を行う植物は不在であり、よって草食性動物も不在である。にもかかわらず、洞窟内には目のないトビムシやゴミムシ、ヤスデなどが生息しており、しばしば洞窟とつながっている地下水には、目のないゲンゴロウ等が見られる。このような洞窟の中へ向かうためには、岩壁登攀の技術が必要である。

近年、これらの洞窟性昆虫は洞窟の中のみで暮らしているのではなく、本来土中の深い場所を生活の場としている生物であることが判明している。そのために、洞窟に行かなくとも、高い切り通しの一番下の部分を掘り取ることで、運が良ければこれらの昆虫類を採集できることが分かって来た。

・高山の昆虫

温度要因の制約が強くなる厳しい環境にある。ヒマラヤの 5000m 地点の氷河上にも翅を欠くヒョウガユスリカ等が生息している。これらの昆虫では 0℃ 付近でも体内の酵素が最も良く働くようになっている。一般に高山性の昆虫類は年間で特定の時期に限って活動し、成長が可能な状況にある。調査のためには積雪期を含む登山技術の他、岩壁登攀技術が必要である。

・極地の昆虫

南極と北極では地理的な相違が見られる。南極は大陸で、かつ他の陸地とは隔絶されているが、北極では生態系が連続的で、シベリアのタイガ林から寒さに強いコケや地衣植物が見られるツンドラ、そして雪と氷の極地となる。

南極では高等植物は 2 種のみが知られ、大陸の周辺部分に地衣、コケ類がパッチ状に見られるのみである。そのような植生下に 40 種ほどのトビムシ類やダニ類が見られる。南極のトビムシは -70℃ でも生き残ることが知られている。昆虫類では、翅を完全に退化させたナンキョクユスリカ一種のみが知られている。これはブリザードが吹き荒れる厳しい環境下で、生活圏から吹

き飛ばされないためのものであろう。他に、ペンギンやアザラシに寄生するシラミ類が数十種類知られている。南極にせよ北極にせよ、知識と耐寒訓練、サバイバル技術の修得が必須の環境である。

・ 砂漠の昆虫

年間降水量が少なく、非常に乾燥した環境にある。また、日較差が大きく昼間は暑く、夜は冷え込む生物にとって過酷な環境にある。砂漠は大陸内部に発達し、土壌環境から砂質砂漠や岩石砂漠等に区分される。動物も植物も乾燥に対する適応様式を持っており、昆虫類では水分を集める溝を上翅に持つなど効果的に水分を入手する形態を持つものがある。温度条件から、砂漠の昆虫の活動時間は早朝と夕方、あるいは夜に限られる。砂漠への探査で、単独行はあり得ない。1台がタイヤを溝には取られた場合、単独での脱出は不可能で、調査用車両は2台以上でチームを組んで行われる。



図 15, 16. 砂漠地帯での調査.



図 17. 洞窟での調査. 入り口では、ザイルや簡易はしごを使って洞窟内へ降下する。図 18. 岩壁登攀の訓練. 岩壁登攀技術は山岳での調査の他に、洞窟での調査や無人島等の困難な島嶼での調査の際に必要となる。図 19. 積雪期の高山帯での調査.

・熱帯雨林の昆虫

熱帯や亜熱帯では樹上性の昆虫を採集するために、岩壁登攀用具を用いて木に登り、採集を試みる方法がある。樹上には多くの昆虫が棲んでおり、地上部と樹上部での種の割合はおよそ1:2であると言われる。しかし、これまでの多くの調査は、熱帯多雨林の地上部で行われており、樹冠を含む樹上部の昆虫相はあまり調べられずに残された状態にある。熱帯・亜熱帯に多く見られるオオタニワタリ等の、樹木の高い場所に付着して生育する着生植物の根元にも独特の動物群集が形成され、そのみで得られる昆虫類も少なくない。地上部から馬力のある機械を使い燻蒸剤を噴き上げて、樹冠の昆虫を地上に落として採集する(フォギング法)研究者もいる。

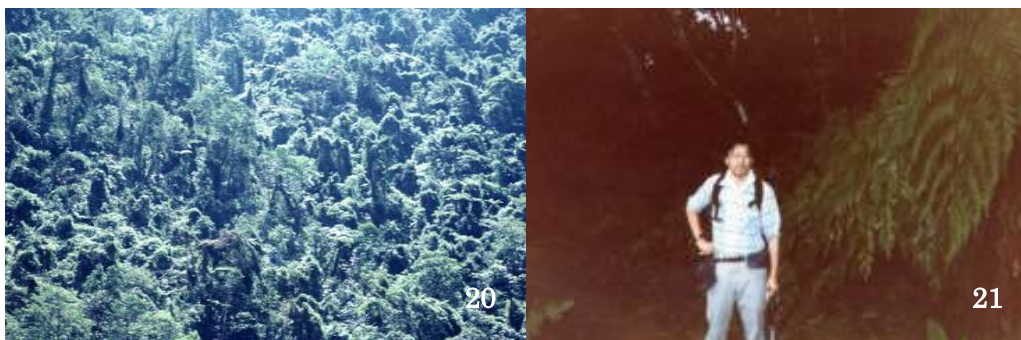


図 20, 21. 熱帯多雨林での調査. 熱帯多雨林は、高木が数十mの高さとなり、樹木部分の階層構造が発達する。樹木に取り着くつる植物や着生植物が非常に多い。

標本作製法

持ち帰った採集品は基本的に乾燥標本とする。ただし、研究によっては大量の個体で保管する必要が生じ、証拠標本や後の研究に役立てるためにも、液浸標本で保管する必要もある。基本的には大型の個体は、採集個体を一本の昆虫針に留め、採集データラベルを添付する。小型個体の場合、台紙に採集個体を貼り、その台紙を昆虫針に留め、採集データラベルを添付する。採集データラベルは小さいほど、後の作業の際に扱いやすくて良い。

標本作製用具

・展翅板

チョウ、ガ、ハチ、トンボ、バッタ、クサカゲロウ等の翅を広げた状態の標本を作製するための板である。腹部が入る中央の溝は大きさが異なる何タイプかがあり、体の大きさに合ったものを使う。発泡スチロール板を使って自作もできる。広げた翅を押さえるために展翅テープ、留め針とともに使う。

・展足板(乾燥板)

甲虫、カメムシ、開翅をしないセミ、トンボ、バッタ等の脚や触角をそろえ、乾燥させる時に使う。市販のものは、長方形の箱型の台の上にコルク板が貼ってあるが、発泡スチロールで自作しても良い。

・昆虫針

長さ 40 mm のさびにくいステンレス製の針で、太さに数種類がある(図 22, 左)。頭部のある有頭針とない無頭針があるが、無頭針はけがをしやすく、有頭針の使用を勧める。昆虫の大きさに合わせて針の太さを選んで使う。100 本で 300 円程度。

・三角台紙・四角台紙

厚手の紙を小さく切ったもの。体の小さな昆虫をのりで台紙に貼りつけ、台紙に昆虫針を刺して使う(図 22, 中)。名刺やはがき程度の厚紙で、自作することができる。標本の貼付に使うのりは、一般には水溶性の木工用ボンドが良い(長期の標本保存を考えた場合、にかわで接着することが最良ではある)。

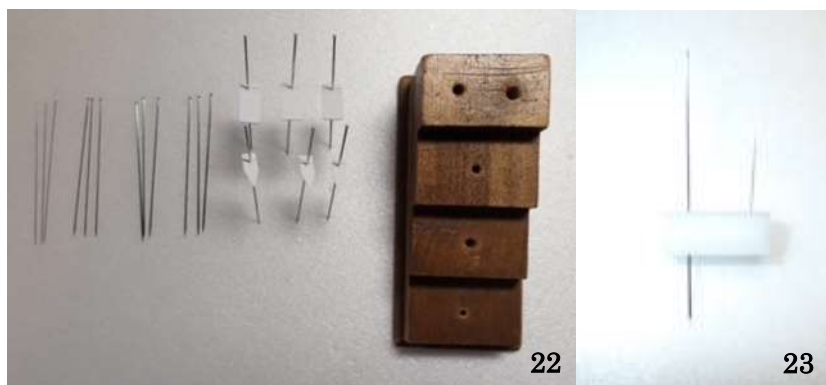


図 22. 左から昆虫針、昆虫針に取りつけた台紙、平均台。昆虫針は左から 00 号、2 号、4 号、5 号と呼ばれ、針の太さを表す。台紙に用いる昆虫針は太い 4 号か 5 号針が良い。

図 23. ダブルピン。昆虫針を 2 本使って作成する二重式標本用のもの。細い方の針を微針と呼ぶ。微針の上に昆虫の体を刺し込んで標本とする。

・平均台

虫体や台紙、データラベルを針に刺す時に高さをそろえるために使う(図 22, 右)。通常 3 段と 4 段のものがあ、それぞれ 3 段階、4 段階の所で標本個体や標本台紙の高さを揃えることができる。

その他の道具

まち針(留め針)、ピンセット、柄つき針、脱脂綿、解剖ばさみ等。

乾燥標本の作成

以下に、一般的な標本作製の要領を示す。標本は、後に写真撮影がなされたり、必要によっては走査電子顕微鏡が使用される場合もあるので、標本に付着するごみやよごれは事前に取り除いておく。大型甲虫等で汚れがひどい場合、熱湯に浸して汚れを取り除いた方が良い。

1. 大型個体

1-1. 展翅板を使い開翅標本にする場合

以下にチョウやガの開翅標本の作製手順を示す。

- 1) 翅や体の大きさに応じた太さの昆虫針を背面の中央から垂直に刺す。
- 2) 昆虫針の1/3の長さが、体の上に残るように虫体の位置を調整する。
- 3) 体に合ったサイズの展翅板を選び、昆虫針が前後左右から見て展翅板の板と直角となるようにする。
- 4) 展翅板よりやや長めの細いテープを溝に沿って両側に置き、左右の翅をそろえて留め針で留める。
- 5) 先に右か左の一方の翅を整える。テープの下方を手で押さえ、もう一方の手に留め針を持ち、その留め針で前翅の太い翅脈をひっかけて、前翅の後縁が溝と直角以上になるように引き上げて行く(鱗粉が取れ、傷とならないように慎重に作業する)。
- 6) もう一方の翅も同様に引き上げて行き、左右の翅が対象となるように整える。
- 7) 後ろ翅を整え、テープでしっかりと留める。
- 8) 外側に出ている翅の部分を幅の広いテープで覆い、留め針で留める。
- 9) 留め針を使って触角や腹部の形を整える。触角は先端までが直線状となるように留め針で留めるとより美しい標本となる。腹部が下がらないように、腹部の下には脱脂綿を丸めて置く。
- 10) 標本データを記入したラベルを標本のそばに留めておく。
- 11) 一週間以上置き、完全に乾燥したら留め針と展翅テープを外し、標本を取り外す。触角を留めている留め針を外す際には、触角を折らないように特に注意して取り外す。

ハチ、トンボ、バッタ、セミ、ナナフシ、カマキリ、カゲロウ、シリアゲムシ、クサカゲロウ、ヘビトンボ、トビケラ等の翅を広げた状態の標本作製する場合、鱗粉で覆われているチョウやガと異なり、翅を展翅板に広げる際に、翅に留め針による傷が付きにくく、作業がやり易いが、触角の長いものは触角を整え、さらに脚を左右対称となるように整える必要がある。

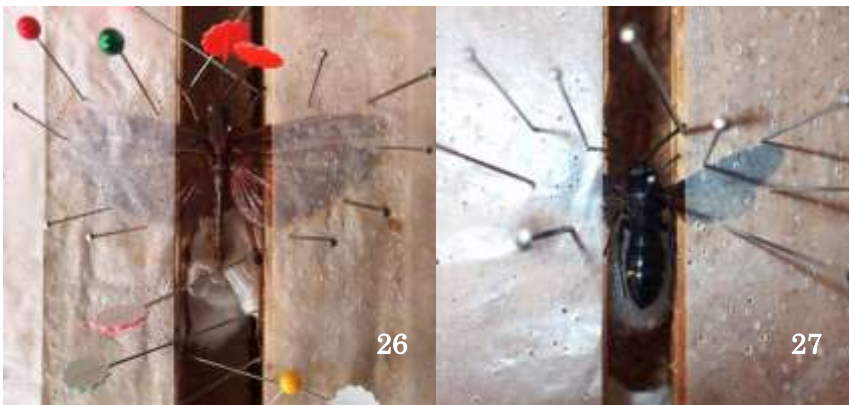


図 24-27. 展翅板での展翅状況. 24: チョウ. 25: トンボ. 26: バッタ. 27: ハチ.

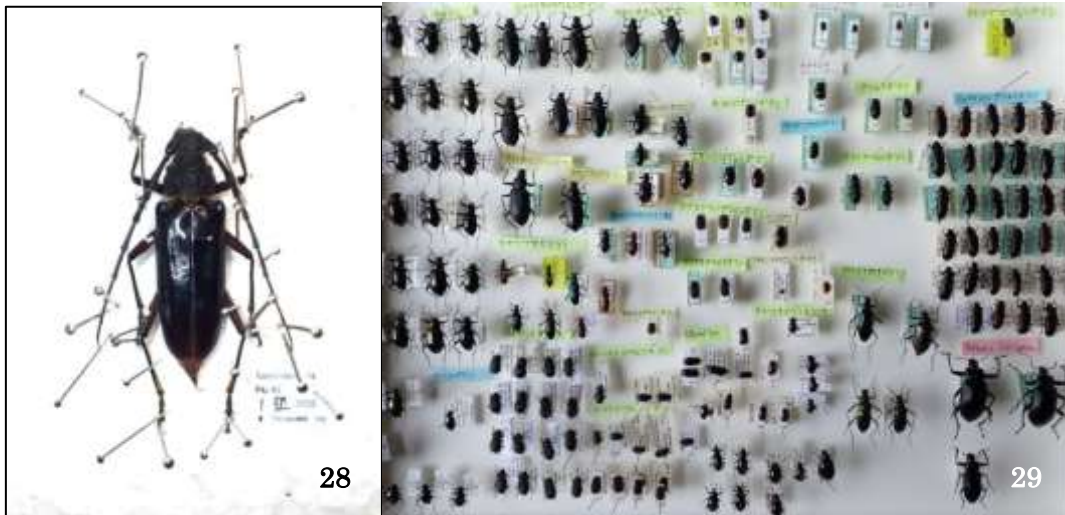


図 28. 展足の様子. 展足板として発泡スチロールを用いている. 図 29. 展足されたゴミムシダマシ類の標本.

1-2. 展足板(乾燥板)を使う場合

大型甲虫類, 半翅類, 開翅しないハチ, トンボ, バッタ, ナナフシ, カマキリ等の標本.

- 1) 昆虫針を体に刺し，虫体がコルク板に着くまで展足板に深く刺しこむ。
- 2) 留め針で触角や脚を整えて乾燥させる．脚の付節がまっすぐに伸び，先端の爪が上方を向くように留め針で整えると美しい標本となる．触角も直線状となるように留め針で整える．トンボの横刺し標本の場合，翅が開かないように，テープで留める。
- 3) 標本データを記入したラベルを標本のそばに留めておく。
- 4) 十分に乾燥したら，留め針を外し，標本を取り出す。

2. 小型個体

虫体に針を刺せない小型の昆虫は，三角台紙あるいは四角台紙に貼りつけ，その台紙に昆虫針を通して標本とする．同一場所で同一種が多く採集された場合，1本の昆虫針に2-4枚の台紙を刺す場合もある．ハチやアリ等の研究目的の標本では，胸部側面の状態を調べやすくするために，あえて脚を下方に伸ばす標本を作製する場合が多い．目的によって適切な標本を作製する必要がある。

- 1) 採集品を，腹面を上にして台の上に乗せ，留め針や柄つき針，ピンセットを使い触角や脚を伸ばす．採集してすぐに作業を行うよりも，多少時間が経ち，死後硬直が解けたタイミングの時に最も作業しやすい。
- 2) 針を刺した台紙の先端にノリを着け，これを上下に反転させ，虫体の胸部に貼りつける．ノリは多く着け過ぎないように注意する。
- 3) 標本によっては，触角や脚を台紙に着いた状態で再度整形する。
- 4) 標本データラベルを付ける。

その他，小型の昆虫用として，長短2本の昆虫針を用いて作成する二重式標本もある．使用する短い針は，微針と呼ばれる取り分け細い針である(図 23)．二重式標本とすると，標本の腹側の観察も容易となる。



図 30, 31. 台紙を用いて作成されたハムシ類の標本.

3. 特別な処置が必要な昆虫

甲虫類では、大型のものでもそのまま乾燥させることができる。しかし、トンボ、バッタ、コオロギ、キリギリス、カマキリ類では、内臓が腐敗しやすく、そのため標本作成時に内臓の取り出しが必要となって来る。さらに、トンボ類では、腹部が折れやすいため、標本作成時に体の支えとなる植物の茎を体内に挿入することが必要である。

・トンボ類

イトトンボを除くトンボ類では、採集してすぐに殺すと色がひどく変わってしまうため、一晚三角紙に入れたままにして、脱糞させる。その後、胸部腹面から腹部をハサミで切り開いて内臓を取り出す。トンボの内臓は死後、直ちに腐敗が始まるため、その前に取り出す。取り出した後、腹部が折れないようにイネ科植物の乾燥させた茎を体内に挿入する。この茎は頭部から腹部末端まで支えるようにする。茎の一方を斜めに切り、そこを頭部に刺しこむと良い。その後に開翅標本、あるいは横刺し標本として整える。イネ科植物の茎は、イトトンボ用からヤンマ用まで太さの異なるものをあらかじめ乾燥させて用意しておく。

・バッタ・コオロギ・キリギリス、カマキリ

これらの昆虫では、死後内臓の腐敗が始まるため、その前に内臓(消化管)を取り出しておく必要がある。バッタ・コオロギでは、頭部と胸部の境目の背面を切り開き、そこからピンセットを挿入して消化器官を取り出すことができる。カマキリの場合、腹部を腹面からハサミで切り開き消化管を取り出す。バッタ・コオロギでもこの方法で消化管を取り出しても良い。内臓を取り出した後、腹部に脱脂綿を入れて腹部の形を整える。他に、腹部にホルマリンを注射して腐敗を抑える方法もある。

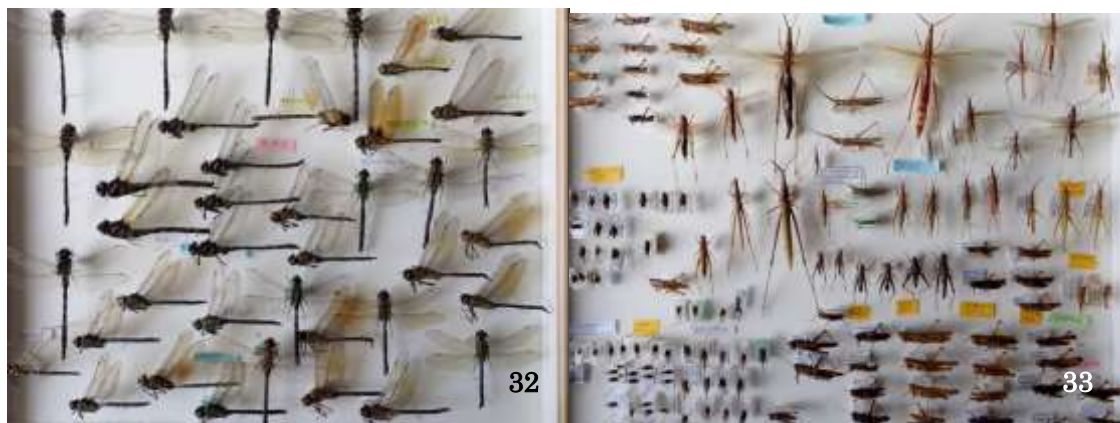


図 32. トンボ類の標本。開翅標本と横刺し標本が含まれている。図 33. バッタ類の標本。

4. 標本データラベル

標本に添付するデータラベルは、無くてはならない重要なものである。これのない標本は学術標本とはみなせない。せっかく採集し、標本としたものであるから、将来に渡って参照可能な科学的価値のあるものにしておきたい。最低限の必須となる情報は、採集場所と採集年月日である。

データラベルは、三角台紙と同様になるべく小さく作成する。そのため普通に市販されているラベルの2/3から1/2程度の幅ものが良い。海外の研究者へ標本が渡る事も多いので、**国内で採集したものであっても**、採集地に国名までを記しておく方が良いであろう。また、標本には生態情報、標高、位置情報(GPS データ)等を盛り込んだ補助ラベルを添えることも多い。データラベルを針に刺す時には、書いた文字が針でつぶれないように注意したい。しばしば訪れる採集地や、大規模な調査を行なう時の分や補助ラベル等は予め印刷しておく方が良い。種名が分かった場合、同定ラベルも添付しておくが良い。また、標本台帳を準備している場合、標本番号も添付する。



図 34. データラベルの例. 図 35. 三角台紙を用いた乾燥標本. 2 枚の標本データラベルの他、水色の同定ラベルが貼付されている. 図 36. 大型個体の乾燥標本.

5. 乾燥標本以外の標本作製

液浸標本の作成

乾燥標本になりにくい、シロアリ、アブラムシ(アリマキ)やカイガラムシ、体の柔らかい幼虫等は液浸標本として保管する。また、多くの個体が得られた場合も液浸標本とする時がある。液浸標本保存用のふたがしっかりと閉まる管に、通常 80%程度のエチルアルコールを入れ保管する。イソプロピルアルコールあるいはプロピレングリコールでも構わない。脊椎動物の液浸標本に使われるホルマリンは虫体を固くさせ、色を脱色させるので好ましくない。採集データ(鉛筆書き不可、時間が経つと読めなくなる;製図用インクで記入)をサンプルごとに忘れずに入れる。

持ち帰った標本を、液浸で保存用の小さいクダ管に入れ、それをさらに大きな瓶に入れる二重瓶式標本にして保存しても良く、この方がむしろ余計なスペースを取らなくて良い。99%アルコ

ールで保存した方が後に取り出して乾燥標本にする際に、脚や体が良く動かせ、後に標本からDNAを取り出すことも可能なので、より好ましいと言う見解もある。液浸標本は退色し易いので、必ず暗所に保存し、必要な時以外には光にさらさないようにする。

プレパラート標本の作成

研究目的によっては、プレパラート標本を作製する。体長1 mmもないようなとり分け小型の昆虫や、体の柔らかいアブラムシ等はこの方式で保管される。さらに、触角や脚等の微細な構造を調べる場合も、プレパラート標本にする。組織標本を作成する場合は固定、脱水、染色等の処理が必要となるが、交尾器や口器、脚等を標本とする時は、通常、軟化、脱色を行い封入する。圧平されると具合の悪いものには、浅いホールスライドグラスを用いると良い。プレパラートには、どの標本個体のものであるのか対応できるようにデータラベルを貼付しておく。簡便な方法として、封入剤のユーパラルとマウント用小型カバーグラスを使い、針刺しプレパラート標本とする手法がある。



図 37. 液浸標本. 図 38. 二重瓶式標本. 図 39. ユニットボックスを用いて整理された標本箱. 図 40. プレパラート標本.

標本の保管

昆虫標本は、そのままにしておいてはカビが生え、虫に食われてしまう。必ず標本箱の中に入れて保管する。標本箱の中には防虫剤としてパラゾールを入れておき、一年に一回新しいものと入れ替えるようにする(以前はナフタリンが良く用いられたが、発癌性があることが分かり、勧められない)。標本箱は日の当たらない湿度の低い場所に保管する。標本が多くなって来た場合、小型の標本小箱(ユニットボックス)に種、あるいは属や科単位で並べ、その標本小箱を大型標本箱の中に配置して保管する方が、移動や整理の際に圧倒的に便利である。博物館での研究用昆虫標本は、およそこの方式で保管されている。

人によっては、標本台帳を作製している。所蔵している種や標本情報がすぐに分かるようにするためである。その場合は標本に標本番号(ID-code ; 例えば MT-HY-0001)を添付し、標本台帳の項目は標本番号で対応するようしておく。乾燥標本と液浸標本の2系列、さらにはプレパラート標本の3系列の標本がある場合、標本番号により対応関係が分かるようにすることができる。以前は台帳、またはカードを用いて登録・整理していたが、今日ではデータベースソフトを用いてパソコンで管理するのが一般的であろう。



図 41. 標本箱に収められたトリバネアゲハ類の標本。(ワシントン条約に抵触しない標本である)。

検鏡

乾燥標本の小型の種は、ルーペか双眼実体顕微鏡で観察する。多くの個体は 10 倍から 40 倍程度で観察することができる。双眼実体顕微鏡で観察する際は、小型標本支持台(Insect holder)を用いると便利である。この支持台は直交する二つの回転軸をもつが、支持台そのものを回転することと併せ、双眼実体顕微鏡下で短時間に虫体を必要な方向に固定できる。このため乾燥標本は、支持台で検鏡し易いように三角台紙や標本ラベル等のサイズを考えて作製する必要がある。また、そのことが標本収納のスペースを節約し、標本取り扱い中の破損の防止にもなる。プレパレート標本は通常の光学顕微鏡を用いて観察を行う。

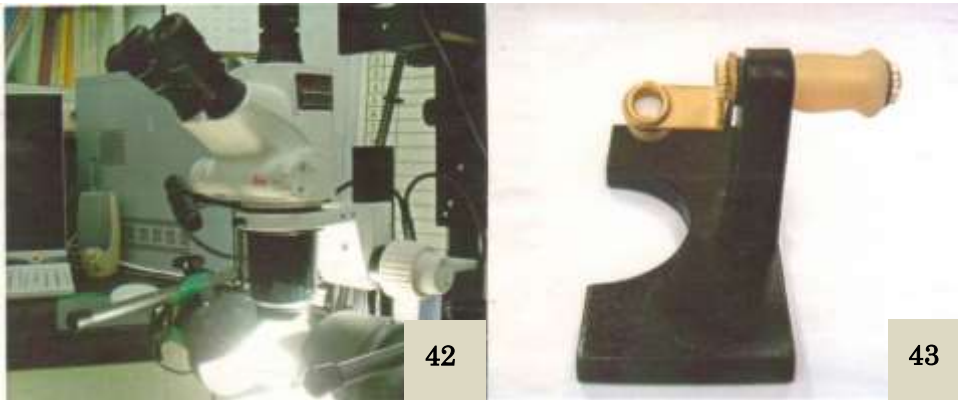


図 42. 双眼実体顕微鏡. 図 43. 小型標本支持台.

同定依頼

研究成果を発表する等の正確な名前を知る必要がある時に、専門家に標本を送って調べてもらうことができる。ただし、研究者は、本来の業務や研究により、多忙を極めている場合が普通である。そのような中で、研究者に同定作業に時間を裂いてもらう訳であるから、標本の点検や発送時の手間を極力かけさせないことが最低限のマナーと判断している(青木, 2005, 2011; 寺山他, 2014)。

1) 同定依頼文の発信

研究目的や標本の量、標本の状態、同定期限、さらにどのような方法で調査を行ったか、どのような発表を考えているかも含めて、書面で依頼を行なう(最初のコンタクトが電子メールであっても構わないが、正式な依頼文として書面を出すべきである)。特に研究者にとっては、研究目的は重要であり、その目的によって同定時間を裂く、裂かないを決める人も多い。博物館等の公共機関が教育目的により、標本の種の確定を求めるケースも少なくない。

同定者の同意が得られれば、標本を発送する。標本は返送を求めないことが基本であるが、事情があり、標本の返却を希望する場合は、事前に申し述べ、了承を得ておく必要がある。

2) 標本送付の留意点

1. 標本は、あらかじめ同一種、あるいは近似種と思われるものをまとめる程度の整理を事前に行い、それを送る事.
2. データラベルのついた完全な標本を送る事. 脱脂綿の上に採集個体を並べ、それを簡易的に紙で包んだもの(‘たとう紙’の中に押し込んだままの標本)や、仮に標本となっても事前の整理が全くなされておらず、名前の分からない個体を標本箱の中に詰め込んだものは拒絶される可能性が高い. ただし、事前の説明を受け、同定者が同意した場合は、正式な標本の状態になっていなくとも同定を引き受ける場合も少なくない.
3. 標本送付の際に、同定者が同定結果を書き込めば良いように、あらかじめ記入用の用紙を準備、同封すること. たとえば、標本や分類された種ごとに番号や記号をつけ、その番号や記号を記入用の用紙に書き込んでおくこと.
4. 標本の返却を求めない事. 分類研究者は、時間は何よりも貴重で、標本返却の手間さえ惜しい人が多い. 基本的に標本は譲渡し、切手と宛名を書いた返信用の封筒と同定結果を記入する用紙を同封すべきである. 事前の了解が得られていれば、電子メールのやり取りで同定結果を受け取ることも可能である.

ただし、何らかの事情により、標本の返送を希望する場合は、前述のとおり同定依頼文の中で理由を述べて頼んで見ると良い.

通常は同一種と思われる個体を手元に置き、さらに一部を同定用に送付するが、一個体のみが送付されて来た場合、同定に困難が伴う場合がある. 生物には必ず変異があり、一個体だけの標本を点検しなければならない場合、それが、ある種の個体変異や地理的変異の範疇なのか、あるいは別種なのか判定不能となる場合がある. 貴重な標本に、正しい分類学的位置づけがなされるためにも、可能な範囲で複数個体を送付されることを勧める.

おわりに

昆虫は、陸上でもっとも繁栄している動物である。そのため、同じ陸上で生活する私達にとって、最も身近に見られる生き物である。日常の生活の中にも多くの昆虫が、さまざまな形で関わって来る。

日本は、小さい国であるが、南北に細長く、平野部は沖縄の亜熱帯から北海道東部の寒温带までの気候が見られる。海に囲まれており、多くの島々を持つと同時に山国でもあり、丘陵帯から高山帯までである。さらに、北方系の生物と南方系の生物の両方が見られる絶妙な位置にあり、多様な生態系が存在する。そのため、国土は世界の陸地面積のわずかに 0.25% であるにもかかわらず、昆虫を含めて実に多くの動植物が見られる。豊かな生物相を持ち、かつ固有な生物の多い地域を指定し、かつ多様性保全の必要性を主張する「生物多様性ホットスポット」に日本列島が選ばれてもいる。いわゆる先進国で、これだけ生物多様性が豊かな国があることは驚くべきことと思う。

現在、日本では約 3 万 5,000 種類もの昆虫が記録されている。しかし、実際にはその 2 倍以上の昆虫が生活していると推定されている。実際に毎年多くの種が新種として発表されている。

私達が日常的に目にする昆虫は、ごく一部の種である。けれども、少し注意を払って目を凝らせば、身の周りでも、多様に富んだ昆虫の世界が大きく広がって行く。土や緑、そして生物の賑わいは、私達の充実した生活に欠かすことの出来ないものと思う。さらに、願わくば、昆虫の世界を入り口として、自然を含めた私達の生活する文化や歴史を反映する、豊かな地域性の理解へと視界が広がって行くことを願っている。

参考文献

昆虫とは

- Augros, R. & G. Stanciu 1987. *The New Biology: discovering the wisdom in nature*. Shambhala Publication Inc. 274 pp.
- Costello, M. J., P. M. May & N. E. Stork, 2013. Can we name Earth's species before they go extinct? *Science*, 339: 413-416.
- Hennemann, F. & O. V. Conle, 2008. Revision of Oriental Phasmatodea: The tribe Pharnaciini Günther, 1953, including the description of the world's longest insect, and a survey of the family Phasmatidae Gray, 1835 with keys to the subfamilies and tribes (Phasmatodea: "Anareolatae": Phasmatidae). *Zootaxa*, 1906: 1-316.
- Misof, B., S. Liu, K. Meusemann, R. S. Peters, A. Donath, C. Mayer, P. B. Frandsen, J. Ware, T. Flouri, R. G. Beutel, O. Niehuis, M. Petersen, F. Izquierdo-Carrasco, T. Wappler, J. Rust, A. J. Aberer, U. Aspöck, H. Aspöck, D. Bartel, A. Blanke, S. Berger, A. Böhm, T. R. Buckley, B. Calcott, J. Chen, F. Friedrich, M. Fukui, M. Fujita, C. Greve, P. Grobe, S. Gu, Y. Huang, L. S. Jermini, A. Y. Kawahara, L. Krogmann, M. Kubiak, R. Lanfear, H. Letsch, Y. Li, Z. Li, J. Li, H. Lu, R. Machida, Y. Mashimo, P. Kapli, D. D. McKenna, G. Meng, Y. Nakagaki, J. L. Navarrete-Heredia, M. Ott, Y. Ou, G. Pass, L. Podsiadlowski, H. Pohl, B. M. Reumont von, K. Schütte, K. Sekiya, S. Shimizu, A. Slipinski, A. Stamatakis, W. Song, X. Su, N. U. Szucsich, M. Tan, X. Tan, M. Tang, J. Tang, G. Timelthaler, S. Tomizuka, M. Trautwein, X. Tong, T. Uchifune, M. G. Walz, B. M. Wiegmann, J. Wilbrandt, B. Wipar, T. K. F. Wong, Q. Wu, G. Wu, Y. Xie, S. Yang, Q. Yang, D. K. Yeates, K. Yoshizawa, Q. Zhang, R. Zhang, W. Zhang, Y. Zhang, J. Zhao, C. Zhou, L. Zhou, T. Ziesmann, S. Zou, Y. Li, X. Xu, Y. Zhang, H. Yang, J. Wang, J. Wang, K. M. Kjer, X. Zhou, 2014. Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. *Science*, 346: 763-767.
- Mockford, F. L., 1997. A new of *Dicopomorpha* (Hymenoptera: Mymaridae) with diminutive apterous males. *Ann. Ent. Soc. Am.*, 90: 115-120.
- 梅谷献二, 1999. 世界でいちばん小さい虫. *インセクタリウム*, 36(7): 17.
- 梅谷献二, 1999. 世界でいちばん大きい虫. *インセクタリウム*, 36(8): 19.
- Wells, H. G., J. Huxley & G. P. Wells, 1929-1930. *The science of life*, (1-9). Waverley Publishing Company, 1515 pp.

第1章

- Adoutte, A., G. Balavoine, N. Lartillot & R. de Rosa, 1999. The end of the intermediate taxa. *Animal Evolution*, 15: 104-108.
- Carapelli A, P. Liò, F. Nardi, E. van der Wath & F. Frati, 2007. Phylogenetic analysis of mitochondrial

- protein coding genes confirms the reciprocal paraphyly of Hexapoda and Crustacea. *BMC Evol. Biol.*, 7 (Suppl 2): S8.
- Comstock, J. H., 1888. *An introduction to Entomology*. Ithaca. 234 pp.
- Comstock, J. H., 1924. *An introduction to Entomology*. Ithaca. 1044 pp.
- D'Haese, C. A., 2002. Were the first springtails semi-aquatic? A phylogenetic approach by means of 28S rDNA and optimization alignment. *Proc. R. Soc. B*, 269: 1143–1151.
- Eggleton, P., 2001. Termites and trees: a review of recent advances in termite phylogenetics. *Ins. Soc.*, 48: 187-193.
- Essig, E. O., 1942. *College Entomology*, Macmillan Company. 900 pp.
- Folsom, J. W., 1906. *Entomology, with special reference to its biological and economic aspects*. P. Blackiston's Son, 502 pp. (Reprint: 2010, Kessinger Publication.)
- Gai, Y.-H., D.-X. Song, H.-Y. Sun & K.-Y. Zhou, 2006. Myriapod morphology and relationships among Myriapod classes based on nearly complete 28S and 18S rDNA sequences. *Zool. Sci.*, 23: 1101-1108.
- Gao, Y., Y. Bu & Y.-X. Luan, 2008. Phylogenetic relationships of basal Hexapods reconstructed from nearly complete 18s and 28S rRNA gene sequences. *Zool. Sci.*, 25: 1139-1145.
- Giribet, G., S. Carranza, J. Baguná, M. Riutort & C. Ribera, 1996. First molecular evidence for the existence of a Tardigrada + Arthropoda clade. *Mol. Biol. Evol.*, 13: 76-84.
- Giribet G., G. D. Edgecombe & W. C. Wheeler, 2001. Arthropod phylogeny based on eight molecular loci. *Nature*, 413: 157-161.
- Giribet, G. & G. D. Edgecombe, 2019. The phylogeny and evolutionary history of Arthropods. *Curr. Biol.*, 29: R592-R602.
- Giribet, G. & C. Ribera, 1998. The position of Arthropods in the animal kingdom: A search for a reliable outgroup for internal Arthropod phylogeny. *Molec. Phyl. & Evol.*, 9: 481-488.
- Haeckel, E., 1866. *Generelle Morphologie der Organismen: allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie*. G. Reimer.
- Haeckel, E., 1894. *Die Systematische Phylogenie*. G. Reimer.
- Haeckel, E., 1895-1896. *Die Welträthsel*. G. Reimer.
- Handirsch, A., 1930. *Allgemeine Einleitung in die Maturgeschichte der Insecta*. W. Kükenthal und T. Krumbach's Handbuch der Zoologie, 4, I: 403-584.
- Hwang, U. W., M. Friedrich, D. Tautz, C. J. Park & W. Kim, 2001. Mitochondrial protein phylogeny joins myriapods with chelicerates. *Nature*, 413: 154-160.
- Imms, A. D., 1925. *A general textbook of Entomology: Including the anatomy, physiology, development and classification of insects*. Methuen. 575 pp. (1977: A.D. Imms, O. W. Richards & R.G. Davies (Eds.), 10th ed.)

- Immus, A. D., 1931. Recent advances in Entomology. J. and A. Churchill. 374 pp.
- Kjer, K. M., 2004. Aligned 18S and insect phylogeny. *Syst. Biol.*, 53: 506-514.
- Kjer, K. M., F. L. Carle, J. Litman & J. Ware, 2006. A molecular phylogeny of Hexapoda. *Arthropod Syst. & Phyl.*, 64: 35-44.
- Kinzelbach, R., 1990. The systematic position of Strepsiptera (Insecta). *Am. Ent.*, 35: 292-303.
- 小西正泰, 2000. 昆虫学の歩み—西洋編. *インセクタリウム*, 37(10): 10-16.
- Kristensen, N. P., 1981. Phylogeny of insect orders. *Ann. Rev. Ent.*, 26: 135-157.
- Lo, N., G. Tokuda, H. Watanabe, H. Rose, M. Slaytor, K. Maekawa, C. Bandi & H. Noda, 2000. Evidence from multiple gene sequences indicates that termites evolved from wood-feeding cockroaches. *Current Biol.*, 10: 801-804.
- Lozano-Fernandez, J., A. R. Tanner, M. Giacomelli, R. Carton, J. Vinther, G. D. Edgecombe & D. Pisani, 2019. Increasing species sampling in chelicerate genomic-scale datasets provides support for monophyly of Acari and Arachnida. *Nature Communications*, 10: article number 2295.
- Luan, Y.-X., J. M. Mallatt, R.-D. Xie, Y.-M. Yang & W.-Y. Yin, 2005. The Phylogenetic Positions of Three Basal-Hexapod Groups (Protura, Diplura, and Collembola) Based on Ribosomal RNA Gene Sequences. *Molec. Biol. & Evol.*, 22: 1579-1592.
- Mallatt, J. & G. Giribet, 2006. Further use of nearly complete 28S and 18S rRNA genes to classify Ecdysozoa: 37 more arthropods and a kinorhynch. *Mol Phylogenet Evol* 40: 772-794.
- 松村 雄, 1990. 国内における農林昆虫の分類研究と標本保存の現状. *農業技術*, 45: 13-17.
- Min, G.-S., S.-H. Kim & W. Kim, 1998. Molecular phylogeny of Aethropods and their relatives: Polyphyletic origin of Arthropodization. *Molecules & Cells*, 8: 75-83.
- Misof, B., S. Liu, K. Meusemann, R. S. Peters, A. Donath, C. Mayer, P. B. Frandsen, J. Ware, T. Flouri, R. G. Beutel, O. Niehuis, M. Petersen, F. Izquierdo-Carrasco, T. Wappler, J. Rust, A. J. Aberer, U. Aspöck, H. Aspöck, D. Bartel, A. Blanke, S. Berger, A. Böhm, T. R. Buckley, B. Calcott, J. Chen, F. Friedrich, M. Fukui, M. Fujita, C. Greve, P. Grobe, S. Gu, Y. Huang, L. S. Jermini, A. Y. Kawahara, L. Krogmann, M. Kubiak, R. Lanfear, H. Letsch, Y. Li, Z. Li, J. Li, H. Lu, R. Machida, Y. Mashimo, P. Kapli, D. D. McKenna, G. Meng, Y. Nakagaki, J. L. Navarrete-Heredia, M. Ott, Y. Ou, G. Pass, L. Podsiadlowski, H. Pohl, B. M. Reumont von, K. Schütte, K. Sekiya, S. Shimizu, A. Slipinski, A. Stamatakis, W. Song, X. Su, N. U. Szucsich, M. Tan, X. Tan, M. Tang, J. Tang, G. Timelthaler, S. Tomizuka, M. Trautwein, X. Tong, T. Uchifune, M. G. Walz, B. M. Wiegmann, J. Wilbrandt, B. Wipar, T. K. F. Wong, Q. Wu, G. Wu, Y. Xie, S. Yang, Q. Yang, D. K. Yeates, K. Yoshizawa, Q. Zhang, R. Zhang, W. Zhang, Y. Zhang, J. Zhao, C. Zhou, L. Zhou, T. Ziesmann, S. Zou, Y. Li, X. Xu, Y. Zhang, H. Yang, J. Wang, J. Wang, K. M. Kjer, X. Zhou, 2014. Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. *Science*, 346: 763-767.
- Miyazaki, H., C. Ueda, K. Yahata & Z.-H. Su, 2014. Molecular phylogeny of Myriapoda provides insight into evolutionary pattern of the mode in post-embryonic development. *Scientific Report*,

4(4127): doi.10.1038/srep04127

- Nardi, F., G. Spinsanti, J. L. Boore, A. Carapelli, R. Dallai & F. Frati, 2003. Hexapoda origins: monophyletic or paraphyletic? *Science* 299: 1887–1889.
- Oakley, T. H., J. M. Wolfe, A. R. Lindgren & A. K. Zaharoff, 2013. Phylotranscriptomics to bring the understudied into the fold: Monophyletic Ostracoda, fossil placement, and Pancrustacean phylogeny. *Molecl. Biol. & Evol.*, 30: 215-233.
- 岡西政典, 2020. 新種の発見. 中央公論社, 252 pp.
- Packard, A. S., 1898. A text-book of Entomology : Including the Anatomy, Physiology, Embryology and Metamorphoses of Insects. Macmillan, 729 pp.
- Regier, J. C. & J. W. Shultz, 1997. Molecular phylogeny of the major arthropod groups for indicates polyphyly of Crustaceans and a new hypothesis the origin of Hexapods. *Molec. Biol. & Evol.*, 14: 902-913.
- Regier, J. C., J. W. Shultz, A. Zwick, A. Hussey, B. Ball, R. Wetzer, J. W. Martin & C. W. Cunningham, 2010. Arthropod relationships revealed by phylogenomic analysis of nuclear protein-coding sequences. *Nature*, 463: 1079-1083.
- Ross, H. H., 1948. A textbook of Entomology. Wiley. 532 pp.
- Snodgrass, R. E., 1935. Principles of insect morphology. McGraw-Hill Book Company. 667 pp. (Reprint: 1993. Principles of insect morphology. Cornell University Press, Ithaca and London. 667 pp.).
- 寺山 守, 2009. 分類・系統. 田付貞洋・河野義明(編), 最新応用昆虫学. 朝倉書店, 41-62.
- Zhang, Z.-Q., 2011. Phylum Arthropoda von Siebold, 1848. *In* Zhang Z.-Q. (ed.), Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness (Addenda 2013). *Zootaxa*, 3148: 99-103.
- Zhang, Z.-Q., 2013. Animal biodiversity: An update of classification and diversity in 2013. *In* Zhang Z.-Q. (ed.), Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness (Addenda 2013). *Zootaxa*, 3703: 5-11.
- Zrzavy, J. & P. Stys, 1997. The basic body plan of arthropods: insights from evolutionary morphology and developmental biology. *Jour. Evol. Biol.*, 10: 353-367.

第2章

- Baltanás, A., 1992. On the use of some methods for the estimation of species richness. *Oikos*, 65: 484-492.
- Böhning-Gaese, K., 1997. Determinants of avian species richness at different spatial scales. *Jour. Biogeogr.*, 24: 49-60.
- Bicker, G., S. Schäfer & V. Rehder, 1987. Chemical neuroanatomy of the honeybee brain. *In* *Neurobiology and Behavior of Honeybees* (R. Menzel and A. R. Mercer eds.). Springer-Verlag, Berlin. pp. 202-224.

- Brusca, R. C. & G. J. Brusca, 1990. Invertebrates. Sinauer Associates Inc., Massachusetts. 922 pp.
- Buffon, C. de, 1761. Histoire naturelle, générale et particulière. Vol. 9. Paris, Imprimerie Royale.
- Chiara, L., F. Nardi, F. Frati, P. P. Fanciull, C. Cucini, M. Vitale, C. Brunetti & A. Carapelli, 2019. The mitogenome of the jumping bristletail *Trigoniophthalmus alternatus* (Insecta, Microcoryphia) and the phylogeny of insect early-divergent lineages. Mitochondrial DNA Part B, Resources, 4: 2855-2856.
- Chapman, R. F., 1982. The Insects Structure and Function. 3rd ed. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 919 pp.
- Chapman, 2009. Number of living species in Australia and the World (2nd ed.)
- Chen, L., Y. Song & S. Xu, 2008. The boundary of palaeartic and oriental realms in western China. Progress in Natural Science, 18: 833-841.
- Clements, F. E. & V. E. Shelford, 1939. Bio-ecology. John Wiley & Sons. 425 pp.
- Comstock, J. H., 1918. The wing of insects. Comstock Publishing Company, New York, 430 pp.
- Cover, S. P., J. E. Tobin & E. O. Wilson, 1990. The ant community of a tropical lowland rainforest site in Peruvian Amazonia. In Veeresh, G. K.; Mallik, B.; Viraktamath, C. A. (eds.) 1990. Social insects and the environment. Proceedings of the 11th International Congress of IUSI, 1990. New Delhi: Oxford & IBH Publishing Co., 699-700.
- Cox, C. B., 2001. The biogeographic regions reconsidered. Jour. Biogeogr., 28: 511-123.
- Crawley, M. J. & J. E. Herral, 2001. Scale dependence in plant biodiversity. Science, 291: 864-868.
- Daly, H. V., Doyen, J. T. & A. H. Purchell, 1998. Introduction to Insect Biology and Diversity. University of California Press. (2012: Whitfield, J. & A. H. Purcell III, Daly and Doyen's Introduction to Insect Biology and Diversity (3rd ed.). 752 pp.)
- Darlington, P. J., Jr., 1957. Zoogeography: The geographical distribution of animals. John Wiley & Sons, New York, 675 pp.
- Diamond, M., 1975. In M. L. Cody & J. M. diamond (eds.), Ecology and evolution of communities. The Belknap Press of Harvard University Press, 342-444.
- Digby, P. G. N. & R. A. Kempton, 1987. Multivariate Analysis of Ecological communities. Chapman & Hall. 206 pp.
- Daly, H. V., J. T. Doyen & A. H. Purcell, 1998. Introduction to Insect Biology and Diversity. Oxford University Press, New York., 680 pp.
- 江崎悌三, 1933. 昆虫類—系統学—. 岩波書店. 65 pp.
- Erwin, T. L., 1982. Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species. Coleopterist's Bull. 36: 74-75.
- Erwin, T. L., 1983. Ecology and management. In Tropical Rain Forest. Blackwell Sci. Publ., 59-75.
- Fisher, A. G., 1960. Latitudinal variations in organic diversity. Evolution 14: 64-81.
- Flather, C. H., 1996, Fitting species-accumulation functions and assessing regional land use impacts

- on avian diversity. *Jour. Biogeogr.*, 23: 155-168.
- 藤田敏彦, 2010, 動物の系統分類と進化. 裳華房. 206 pp.
- Gaston, K. J., 1996. Species richness: measure and measurement. *In* Gaston, K. J. et al. (eds.), *Biodiversity: A Biology of numbers and differences*. Blackwell Science, 77-113.
- Gaston, K. J., 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405: 220-226.
- Gaston, K. J. & T. M. Blackburn, 2000. *Pattern and process in Macroecology*. Blackwell Science.
- Gaston, K. J. & J. H. Lawton, 1998. Patterns in the distribution and abundance of insect populations. *Nature*, 331: 709-712.
- Gaston, K. J., R. M. Quinn, T. M. Blackburn & B. C. Eversham, 1998. Species-range size distribution in Britain. *Ecology*, 21: 361-370.
- Grassle, J. F. & M. J. Maciolek, 1992. Deep-sea species richness: regional and local diversity estimates from quantitative bottom samples. *Am. Nat.*, 139: 313-341.
- Grimaldi, D. & M. S. Engel, 2005. *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press, Cambridge. 755 pp.
- Gullan, P. J. & P. S. Cranston, 2005. *The Insects: An Outline of Entomology*. 3rd ed. Blackwell Science Ltd., London. 505 pp.
- 橋本佳明・上甫木昭春・服部 保, 1994. アリ相を通して見たニュータウン内孤立林の節足動物相の現状と孤立林の保全について. *造園雑誌*, 57: 223-228.
- 速水 格, 1987. ワラス線-その地史的背景. *遺伝*, 41: 23-29.
- Hennemann, F. & O. V. Conle, 2008. Revision of Oriental Phasmatodea: The tribe Pharnaciini Günther, 1953, including the description of the world's longest insect, and a survey of the family Phasmatidae Gray, 1835 with keys to the subfamilies and tribes (Phasmatodea: "Anareolatae": Phasmatidae). *Zootaxa*, 1906: 1-316.
- Herrich-Schäffer, G. A. W., 1843-1856. *Systematische Bearbeitung der Schmetterlinge von Europa, Zugleich als Taxt, Revision und Supplement zu Jacob Hubner's Sammlung europäischer Schmetterlinge*. (6 volumes, 1843-1856).
- Heywood, V. H. (ed.), 1995. *Global Biodiversity Assessment*. Cambridge University Press. 1140 pp.
- 平嶋義宏・森本 桂・多田内修, 1989 *昆虫分類学*. 川島書店, 597 pp.
- Holt, B. G., J.-P. Lessard, M. K. Borregaard, S. A. Fritz, M. B. Araújo, D. Dimitrov, P.-H. Fabre, C. H. Graham, G. R. Graves, K. A. Jönsson, D. Nogués-Bravo, Z. Wang, R. J. Whittaker, J. Fjeldså & C. Rahbek, 2013a. An update of Wallace's zoogeographic regions of the world. *Science*, 339: 74-78.
- Holt, B. G., J.-P. Lessard, M. K. Borregaard, S. A. Fritz, M. B. Araújo, D. Dimitrov, P.-H. Fabre, C. H. Graham, G. R. Graves, K. A. Jönsson, D. Nogués-Bravo, Z. Wang, R. J. Whittaker, J. Fjeldså & C. Rahbek, 2013b. Response to comment on "An update of Wallace's zoogeographic regions of the world". *Science*, 341: 343-c, d.
- Humboldt, A., de, 1816. Sur les lois que l'on observe dans la distribution des formes végétales. *Annals*

- of Chim Physical, Series, 2: 234.
- Humboldt, A., de, 1820. Nouvelles enquêtes sur les lois que l'on observe dans la distribution des formes végétales. Dict. Sci. Nat., 18: 422.
- Huxley, T. H., 1868. On the classification and distribution of the Alectoromorphae and Heteromirpha. Proc. Zool. Soc. London, 1868: 294-315.
- 石原 保, 1957. 系統農業昆虫学. 養賢堂, 480 pp.
- 伊藤秀三, 1990. 多様度指数間の相関関係—各種の指数値は何を表すか—. 日生態会誌 40, 187-196.
- 伊藤嘉昭・佐藤一憲, 2002. 種の多様性比較のための指数の問題点—不適切な指数の使用例も多い—. 生物科学, 53: 204-220.
- Johnston, D. W. & E. P. Odum, 1956. Breeding bird populations in relation to plant succession on the Piedmoun of Georgia. Ecology, 37: 50-62.
- Kjer, K. M., 2004. Aligned 18s and insect phylogeny. Systematic Biology, 53: 506-514,
- Kobayashi, S., 1981. Diversity indices: relations to sample size and spatial distribution. Jpn. Jour. Ecol., 31, 231-236.
- 小林四郎, 1995. 生物群集の多変量解析. 蒼樹書房, 194 pp.
- Koleff, P., J. J. Eennon & K. J. Gaston, 2003. Are there latitudinal gradients in species turnover? Glabal Ecol. & Biogeogr. 12: 483-498.
- Koleff, P. J. & K. J. Gaston, 2001. Latitudinal gradients in diversity: real patterns and random models. Ecography, 24: 341-351.
- Koleff, P. J., K. J. Gaston & J. J. Lennon, 2001. Measuring bata diversity for presence-absence data. Jour. Anim. Ecol., 72: 367-382.
- Kristensen, N. P., 1991. Phylogeny of extant Hexapods. *The Insects of Australia* (CSIRO ed.). Melbourne University Press, pp. 125-140.
- Kukalová-Peck, J., 1987. New carboniferous Diplura, Monura and Thysanura, the hexapod ground plan, and the role of thoracic side lobes in the origin of wings (Insecta). Can. Jour. Zool., 65: 2327-2345.
- Lamshead, P. J. D., 1993. Recent developments in marine benthic biodiversity research. Oceanis, 19: 5-24.
- Lande, R., 1996. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. Oikos, 76: 5-13.
- Linnaeus, C., 1758. Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, synonymis, locis, edition X, Tomus I, 823 pp. (Reprint: 1956. Printed by Unwin Brothers Limited by order of the Trustees British Museum (Natural History)).
- Lomolino, M. V., 2001. The species-area relationship: new challenges for an old pattern. Prog. Phys. Geogr., 25: 1-21.
- MacArthur, R. H., 1965. Patterns of species diversity. Biol. Rev., 40: 510-533.

- MacArthur, R. H. & E. O. Wilson, 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, 215 pp.
- Magurran, A., 1988. *Ecological Diversity and its Measurement*. Croom. Helm, London. 179 pp.
- Martin, G. 1996. Birds in double trouble. *Nature*, 380: 666-667.
- 松本忠夫, 1993. *生態と環境*. 岩波書店, 183 pp.
- May, R. M., 1988. How many species are there on Earth? *Science*, 241: 1441-1449.
- Millien-Parra, V. & J. J. Jaeger, 1999. Island biogeography of the Japanese terrestrial mammal assemblages: an example of a relict faun. *Jour. Biogeogr.*, 26: 959-972.
- 三宅恒方, 1917, 1919. *昆虫学汎論 (上・下巻)*. 裳華房, 東京. 672 pp.
- 茂木幹義, 1999. *ファイトテルマータ 生物多様性を支える小さなすみ場所*. 海游舎, 213 pp.
- 森 圭一, 1997. *動物の生態*. 京都大学学術出版会, 582 pp.
- 森下正明, 1996. 種多様性指数値に対するサンプルの大きさの影響. *日生態会誌*, 46: 269-289.
- Müller, P., 1986. *Die Verbreitung der Tiere: Grzimeks Tierleben*. P. Müller (ed.), *Bopgeography*. Harper & Row, New York, 16: 18-20.
- Nee, S. J. & H. Lawton, 1996. Body size and biodiversity. *Nature*, 380: 672-673.
- Odum, E. P., 1971. *Fundamentals Ecology (3rd ed.)*. W. S. Saunders Co. 574 pp.
- Olson, D. M. & E. Dinerstein, 1998. The global 200: A representation approach to conserving the Earth's most biologically valuable ecoregions. *Cons. Biol.*, 12: 502-515.
- Olson, D. M., E. Dinerstein, E. D. Wikramanayake, N. D. Burgess, G. V. N. Powell, E. C. Underwood, J. A. D'Amico, I. Itoua, H. E. Strand, J. C. Morrison, C. J. Loucks, T. F. Allnutt, T. H. Ricketts, Y. Kura, J. F. Lamoreux, W. W. Wettengel, P. Hedao, & K. R. Kassem, 2001. *Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth*. *Bioscience*, 51: 933-938.
- Packard, A. S., 1898. *A Text-book of Entomology*. The MacMillan Co., New York, London. 729 pp.
- Palmer, M. W., 1990. The estimation of species richness by extrapolation. *Ecology*, 71: 1195-1198.
- Palmer, M. W., 1991. Estimating species richness: The second-order jackknife reconsidered. *Ecology*, 72: 1512-1513.
- Peet, R. K., 1974. The measurements of species diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 5: 285-307.
- Preston, F. W., 1948. The commonness and rarity of species. *Ecology*, 29: 254-283.
- Preston, F. W., 1962. The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology*, 43: 185-215.
- Richards, O. W. & R. G. Davies, 1959. *Outlines of Entomology*. 5th ed. Methuen, London. 224 pp.
- Ross, H. H., C. A. Ross & J. R. P. Ross, 1982. *A Text book of Entomology*. 4th ed. John Wiley & Sons, Yew York. 666 pp.
- 佐藤宏明・山本智子・安田宏法(編著), 2001. *群集生態学の現在*. 京都大学学術出版会, 427 pp.
- Scheiner, S. M., 2003. Six types of species-area curves. *Global Ecol. & Biogeogr.* 12: 444-447.
- Slater, P. L., 1858. On the general geographical distribution of the members of the class Aves. *J. Proc. Linnean Soc. Zool.*, 2: 130-145.

- Schmarda, L. K., 1853. Die geographische Verbreitung der Tiere. Wien. Gerold und Son.
- Shannon, C. E. & W. Weaver, 1949. The mathematical theory of communication. Univ. Illinois Press.
- 白水 隆, 1947. 従来の日本蝶相の生物地理学的方法の批判, 及びその構成分子たる西部支那系要素の重要性に就いて. 松虫, 2: 1-8.
- 白水 隆, 1985. 蝶類の分布からみた日本およびその近隣地区の生物地理学的問題の 2~3 について. 白水隆著作集, 1: 10.
- Simpson, G. G., 1943. Mammals and the nature of continents. Am. Jour. Sci., 241: 1-31.
- Simpson, G. G., 1953. Evolution and Geographys. Oregon System of Hyiger Education, Eugene.
- 白山義久, 1996. 未知の動物の宝庫: メイオフアウナ. タクサ(日本動物分類学会) 1: 3-9.
- 白山義久, 2000. 総合的観点からみた無脊椎動物の多様性と系統. 岩槻邦男・馬渡峻輔(監修), 無脊椎動物の多様性と系統, 2-46.
- Siemann, E., D. Tilman & J. Haarstad, 1996. Insect species diversity abundance and body size relationships. Nature 380: 704-706.
- Snodgrass, R. E., 1935. Principles of insect morphology. McGraw-Hill Book Company. 667 pp. (Reprint: 1993. Principles of insect morphology. Cornell University Press, Ithaca and London. 667 pp.).
- Stork, N. E., 2018. How many species of insects and other terrestrial arthropods are there on Earth? Amm. Rev. Ent., 63: 31-45.
- Tansley, A. G., 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. Ecology, 16: 284-307.
- Tjorve, E., 2003. Shape and functions of species-area curves; a review of possible models. Jour. Biogeogr. 30: 827-835.
- 寺山 守, 1992. 東アジアにおけるアリの群集構造. I. 地域性および種多様性. Bull. Biogeogr. Soc. Japan., 47: 1-31.
- 寺山 守, 2004. ハチの検索表. 千葉県立中央博物館(監修), あっ!ハチがいる!世界のハチとハチの巣とハチの生活. 晶文社, 123-135.
- 寺山 守, 2006. 生物多様性の測定. Liberal Arts, Bull. Kanto Gakuen Univ., 14: 29-72.
- 寺山 守, 2009. 分類・系統. 田付貞洋・河野義明(編), 最新応用昆虫学. 朝倉書店, 41-62.
- 寺山 守, 2017. 動物地理区の新体系: アリ相およびギングチバチ相を用いた中国・日本界の検証. つねきばち, 31: 1-14.
- 寺山守・山根正気 1999. 山根正気・幾留修一・寺山守 (共著), 南西諸島産有剣ハチ・アリ類図説. 北海道大学出版会, pp. 41-59.
- Tjorve, E., 2003. Shape and functions of species-area curves; a review of possible models. Jour. Biogeogr., 30: 827-835.
- 戸田正憲, 1990. 温帯性ショウジョウバエの起源をたずねて. 2. 中国大陸へ. 化学と生物, 28(9): 606-613.
- Touyama, Y., 1996. Myrmecofaunal change under fire disturbance. Edaphologia, 56: 25-30.
- Triantis, K. A., M. Mylonas, K. Lika & K. Vardinoyannis, 2003. A model for the species-area-habitat relationship. Jour. Biogeogr., 30: 19-27.

- Udvardy, M. D. F., 1975. A classification of the biogeographical provinces of the world. IUCN Occasional Paper, 18.
- 梅谷献二, 1999. 昆虫は何種いるのだろうか. インセクトリウム, 36: 333.
- Vane-Wright, R. I., 1990. The Philippines-key to the biogeography of Wallacea? In W. J. Knight & J. D. Holloway (eds.), *Insects and the rain forests of South East Asia (Wallacea)*, Royal Ent. Soc. London, 19-34.
- Vermeij, G. J., 1991. When biotas meet: understanding biotic interchange. *Science*, 253: 1099-1104.
- Wallace, A. R., 1876. *The geographical distribution of animals; with a study of the relations of living and extinct faunas as elucidating the past changes of the Earth's surface*. London, Macmillan & Co., Vol. 1, 2.
- Wheeler, W. M., 1910. *Ants: their structure, development and behavior*. Columbia University Press. 663 pp.
- Wheeler, W. C., M. Whiting, Q. D. Wheeler and J. M. Carpenter (2001) The phylogeny of the extant hexapod orders. *Cladistics*, 17: 113-169.
- Whiting, M. F., S. Bradler & T. Maxwell, 2003. Loss and recovery of wings in stick insects. *Nature*, 421: 264-267.
- Whittaker, R. H., 1960. Vegetation of the Sikiyou Mountains, Oregon and California. *Ecol. Monogr.*, 30: 279-338.
- Whittaker, R. H., 1972. Evolution and measurements of species diversity. *Taxon*, 21: 213-251.
- Whittaker, R. H., 1975. *Communities and ecosystems* (2nd ed.). Macmillan Co. 352 pp.
- Wigglesworth, V. B., 1972. *The principles of insect physiology*. 7th ed. Chapman & Hall, London, 827 pp.
- Wigglesworth, V. B., 1954. *The physiology of insect metamorphosis*. Cambridge University Press, Cambridge. 152 pp.
- Williamson, M., K. J. Gaston & W. M. Lonsdale, 2001. The species-area relationship does not have an asymptote! *Jour. Biogeogr.*, 28: 827-830.
- Wilson, E. O., 1971. *The Insect Societies*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, and London. 548 pp.
- Wilson, E. O., 1987. The arboreal fauna of Peruvian Amazon forest: a first assessment. *Biotropica*, 19, 245-251.
- Wilson, E. O., 1988. Introduction. In E. O. Wilson & F. M. Peter (eds.), *Biodiversity*. Natural Academy Press, 3-8.
- Wilson, E. O., 1992. Biodiversity: challenge, science, opportunity. *Am. Zool.* 32: 1-7.
- Wilson, E. O. & F. M. Peter (eds.), 1988. *Biodiversity*. Natural Academy Press. 521 pp.
- Woodward, S. P., 1851-1856. *A manual of the Mollusca; or a Rudimentary treatise of recent and fossil shells*. 3 parts. London.

- WWF, 2016. Role of the global ecoregions and how they are selected. http://wwf.panda.org/about_our_earth/ecoregions/about/role/
- Xin S., D. Yu, Z. Xie, J. Dong, Y. Ding, H. Yao & P. Greenslade, 2020. Phylomitogenomic analyses on collembolan higher taxa with enhanced taxon sampling and discussion on method selection. PLoS ONE, 2020, 15(4): e0230827.
- Yamane, S., 1983. The aculeate fauna of the Krakatau Islands (Insecta, Hymenoptera). Rep. Fac. Sci. Kagoshima Univ. (Earth Sci. & Biol.), 16: 75-107.
- 山根正気, 2002. 東南アジアにおけるアリの分布と多様性. 杉浦直人・伊藤文紀・前田泰生編, ハチとアリの自然史 -本能の進化学-. 北海道大学図書刊行会, 179-193.
- Zhang, Z.-Q., 2011. Phylum Arthropoda von Siebold, 1848. In Zhang Z.-Q. (ed.), Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness (Addenda 2013). Zootaxa, 3148: 99-103.
- Zhang, Z.-Q., 2013. Animal biodiversity: An update of classification and diversity in 2013. In Zhang Z.-Q. (ed.), Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness (Addenda 2013). Zootaxa, 3703: 5-11.

第3章

- Adoutte, A., G. Balavoine, N. Lartillot & R. de Rosa, 1999. The end of the intermediata taxa? Animal Evolution, 15: 104-108.
- Akino, T., M. Terayama, S. Wakamura & R. Yamaoka, 2002. Intraspecific variation of cuticular hydrocarbon composition in *Formica japonica* Motschoulsky (Hymenoptera: Formicidae). Zool. Sci., 19: 1155-1165.
- Amadon, D., 1949. The seventy-five per cent rule for subspecies. Condor, 51: 250-258.
- Amadon, D., 1950. The species-then and now. Auk, 67: 492-498.
- Ando, T., Matsuda, T., Goto, K., Hara, K., Ito, A., Hirata, J., Yatomi, J., Kajitani, R., Okuno, M., Yamaguchi, K., Kobayashi, M., Takano, T., Minakuchi, Y., Seki, M., Suzuki, Y., Yano, K., Itoh, T., Shigenobu, S., Toyoda, A., Niimi, T., 2018. Repeated inversions within a *pannie* intron drive diversification of intraspecific colour patterns of ladybird beetles. Nat. Commun., 9: 3843.
- 荒谷邦雄, 2004. 遺存固有の系統生物地理学—クワガタムシを題材に—. 昆虫と自然, 39(1): 4-8.
- Avise, J. C., 2000. Phylogeography: The history and formation of species. Harvard Univ. Press, (2008: 西田 睦・武藤文人(監訳), 生物系統地理学 種の進化を探る. 東京大学出版会, 303 pp.)
- Avise, J. C. & K. Wollenberg, 1997. Phylogenetic and the origin of species. Proc. Natl. Acad. Sci., USA, 94: 7748-7755.
- Bevrille, L., A. Hefetz, X. Espadaler, A. Lenoir, M. Renucci, O. Blight & E. Provost, 2013. Differentiation of the ant genus *Tapinoma* (Hymenoptera: Formicidae) from the Mediterranean Basin by species-specific cuticular hydrocarbon profiles. Myrmecol. News, 18: 77-92.

- Bitsch, C. & J. Bitsch, 2000. The phylogenetic interrelationships of the higher taxa of apterytote hexapods. *Zoologica Scripta*, 29: 131-156.
- Brusca, R. C. and G. J. Brusca, 1990. *Invertebrates*. Sinauer Associates Inc., Massachusetts. 922 pp.
- Giribet, G., G. D. Edgecombe & W. C. Wheeler, 2001. Arthropod phylogeny based on eight molecular loci and morphology. *Nature*, 413: 157-161.
- Guillen, R. M., F. P. Drijfhout & S. J. Martin, 2016. Species-specific cuticular hydrocarbon stability within European *Myrmica* ants. *Jour. Chem. Ecol.*, 42: 1052-1062.
- Gullan, P. J. & P. S. Cranston, 2005. *The Insects: An Outline of Entomology*. 3rd ed. Blackwell Science Ltd., London. 505 pp.
- Grimaldi, D. & M. S. Engel, 2005. *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press, Cambridge. 755 pp.
- 石原 保, 1957. 系統農業昆虫学. 養賢堂, 東京. 480 pp.
- 岩槻邦男・馬渡俊輔(監修), 2008. 節足動物の多様性と系統 (石川良輔編集). 裳華房, 東京, 495 pp.
- 長谷川雅実・岸野洋久, 1996. 分子系統学, 岩波書店, 257 pp.
- 城野 晋, 1963. トビイロウンカの翅型決定に関する密度効果の分析. 応動昆, 7: 45-48.
- Kjer, K. M., 2004. Aligned 18s and insect phylogeny. *Systematic Biology*, 53: 506-514,
- Kristensen, N. P., 1991. Phylogeny of extant Hexapods. *The Insects of Australia* (CSIRO ed.). Melbourne University Press, pp. 125-140.
- Liao, H., M. Terayama & K. Eguchi, 2019. Revision of Taiwanese and Ryukyuan species of *Propristocera* (Hymenoptera: Bethyridae), with description of a new species. *Zootaxa*, 4668: 451-474.
- Linnaeus, C., 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, synonymis, locis, edition X, Tomus I*, 823 pp. (Reprint: 1956. Printed by Unwin Brothers Limited by order of the Trustees British Museum (Natural History)).
- Maekawa, K., O. Kitade and T. Matsumoto, 1999. Molecular phylogeny of orthopteroid insects based on the mitochondrial cytochrome oxidase II gene. *Zool. Sci.*, 16: 175-184.
- Martin, S. J., H. Helanterä & F. P. Drijfhout, 2008. Evolution of species-specific cuticular hydrocarbon patterns in *Formica* ants. *Biol. Jour. Linn. Soc.*, 95: 131-140.
- Martin, S. & F. Drijfhout, 2009. A review of ant cuticular hydrocarbons. *Jour. Chem. Ecol.*, 35: 1151-1161.
- 三中信宏, 1997. 生物系統学. 東京大学出版会, 458 pp.
- 直海俊一郎, 2002. 生物体系学. 東京大学出版会, 337 pp.
- 西田 誠, 1983. 系統と進化. 東海大学出版会, 258 pp.
- Okita, I., K. Murase, T. Sato, T. Kato, A. Hosoda, M. Terayama & K. Masuko, 2013. The spatial distribution of mtDNA and phylogeographic analysis of the ant *Cardiocondyla kagutschi* (Hymenoptera: Formicidae) in Japan. *Sociobiology*, 60: 129-134.

- Okita, I., M. Terayama & K. Tsuchida, 2015. Cryptic lineages in the *Cardiocondyla* sl. *kagutschi* Terayama (Hymenoptera: Formicidae) discovered by phylogenetic and morphological approaches. *Sociobiology*, 62: 401-411.
- Schlik-Steiner B. C., F. M. Steiner, K. Moder, B. Seifert, M. Santra, E. Dyreson, C. Stauffer & E. Christian, 2006. A multidisciplinary approach reveals cryptic diversity in Western Palearctic Tetramorium ant (Hymenoptera: Formicidae). *Mol. Phylo. & Evol.*, 40: 259-273.
- Seifert, B., 2003. The ant genus *Cardiocondyla* (Insecta: Hymenoptera: Formicidae) – a taxonomic revision of the *C. elegans*, *C. bulgarica*, *C. batesii*, *C. nuda*, *C. shuckardi*, *C. stambuloffii*, *C. wroughtonii*, *C. emeryi* and *C. minutior* species groups. *Ann. Nat. Hist. Mus. Wien*, 104(B): 203-338.
- Seifert, B., I. Okita & J. Heinze, 2017. A taxonomic revision of the *Cardiocondyla nuda* group (Hymenoptera: Formicidae). *Zootaxa*, 4290: 324-356.
- Terry, M. D. & M. F. Whiting, 2005. Mantophasmatodea and phylogeny of the lower neopterous insects. *Cladistics*, 21: 240-257.
- Terayama, M., 1996. The phylogeny of the bethylid wasp subfamily Pristocerinae (Hymenoptera, Bethyloidea). *Jpn. J. Ent.*, 64: 587-601.
- 寺山 守, 2009. 分類・系統. 田付貞洋・河野義明(編), 最新応用昆虫学. 朝倉書店, pp. 41-62.
- 寺山 守・久保田敏・江口克之, 2014. 日本産アリ類図鑑. 朝倉書店, 278 pp.
- Ueda, S., T. Nozawa, T. Matsuzaki, R. Seki, S. Shimamoto & T. Itino, 2012. Phylogeny and phylogeography of *Myrmica rubra* complex (Myrmicinae) in the Japanese Alps. *Psyche*, 2012: Article ID 319097. Doi:10.1155/2012/319097
- Ueda, S., T. Ando, H. Sakamoto, T. Yamamoto, T. Matsuzaki & T. Itino, 2013. Ecological and morphological differentiation between two cryptic DNA clades in the red ant *Myrmica kotokui* Forel 1911 (Formicidae, Myrmicinae). *New Entomol.*, 62: 1-10.
- Ueda, S., T. Komatsu, T. Itino, R. Arai & H. Sakamoto, 2016. Host-ant specificity of endangered large blue butterflies (*Phengaris* spp., Lepidoptera: Lycaenidae) in Japan. *Scientific Reports*, 6: 36364. Doi:10.1038/srep36364
- Uvarov, B., 1966. Grasshoppers and locusts. Vol. 1. Cambridge Univ. Press. 481 pp.
- Wheeler, W. C., M. Whiting, Q. D. Wheeler and J. M. Carpenter, 2001. The phylogeny of the extant hexapod orders. *Cladistics*, 17: 113-169.
- 山崎柄根, 2000. 六脚類 (=昆虫類). 動物系統分類学追補版. 中山書店, 東京, pp. 244-278.
- Yashiro, T., K. Matsuura, B. Guénard, M. Terayama & R. R. Dunn, 2010. On the evolution of the species complex *Pachycondyla chinensis* (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae), including the origin of its invasive form and description of a new species. *Zootaxa*, 2685: 39-50.

第 4 章

- Alexander, P. A., R. D. Andrew, M. S. Engel, M. Forshage, J. T. Huber, J. T. Jennings, N. Johnson, F. Norman, A. S. Lelej, J. T. Longino, V. Lohrmann, I. Mikó, M. Ohl, C. Rasmussen, A. Y. Taeger & K. D. Sick, 2013. Order Hymenoptera Linnaeus, 1758. *In* Zhang Z.-Q. (ed.), *Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness* (Addenda 2013). *Zootaxa*, 3703: 51-62.
- Arillo, A. & M. S. Engel, 2006. Rock crawlers in Baltic amber (Notoptera: Mantophasmatodea). *Amer. Mus. Nov.*, 3539: 1-9.
- Beccaloni, G. W. & Eggleton, 2013. Order Blattodea Brunner von Wettewyl, 1882. *In* Zhang (ed.). *Zootaxa*, 3147: 199-200.
- Beutel, R. G., 1997. Phylogenese und evolution der Coleoptera (Insecta), insbeson dere der Adephaga. *Abt. Naturwiss. Ver. Hambueg.*, 31: 1-164.
- Beutel, R. G., F. Friedrich, X.-K. Yang & S.-Q. Ge, 2014. *Insect morphology and phylogeny. A taxt book for students of Entomology*, De Gruyter, 516 pp.
- Bouchard, P., Y. Bousquet, A. Davies, M. Alonso-Zara Zaga, J. Silpinski & A. Smith, 2011. Family group-names in Coleoptera. *Zookeys*, 88: 1-972.
- Bradler, S., 2018. Biodiversity of Phasmatodea. *In* *Insect Biodivrtidity*, 281-313.
- Bradler, S., J. A. Robertson & M. F. Whiting, 2014. A molecular phylogeny of Phasmatodea with emphasis on Necrosiinae, the most species-rich subfamily of stic insects. *Syst. Entomol.*, 39: 205-222.
- Branstetter, M. G., B. N. Danforth, J. P. Pitts, B. C. Faircloth, P. S. Ward, M. L. Buffington, M. W. Gates, R. R. Kula & S. G. Brady, 2017. Phylogenomic insights into the evolution of stinging wasps and the origins of ants and bees. *Curr. Biol.*, 27: 1019-1025.
- Bravo, H. Pohl, Silva-Neto & R. G. Beutel, 2009. “Bahiaxenidae”, “living fossil” and a new family of Strepsiptera (Hexapoda) discovered in Brazil. *Cladistics*, 25: 614-623.
- Buekman, R. S., L. A. Mound & M. F. Whiting, 2012. Phylogeny of thrips (Insecta: Thysanoptera) based on five molecular loci. *Syst. Entomol.*, 38: 123-133.
- Bybee, S. M., T. H. Ogden, M. A. Branham & M. F. Whiting, 2008. Molecules, morphology and fossils: a comprehensive approach to odonate phylogeny and the evolution of the odonate wing. *Cladistics*, 24, 477-514.
- Cameron, S. L., S. C. Barker & M. F. Whiting, 2006. Mitochondria genomics and the new insect order Mantophasmatodea. *Molecul. Phyl. & Evol.*, 38: 274-279.
- Carol D. von Dohlen & N. A. Moran, 1995. Molecular phylogeny of the homoptera: a paraphyletic taxon. *Jour. Molecular Evol.*, 41: 211-223.
- Cracraft, J. & M. J. Donoghue, 2004. *Assembling the tree of life*. Oxford University Press, p. 355.
- Cryan, J. R. & J. M. Urban, 2012. Higher level phylogeny of the insect order Hemiptera: Is

- Auchenorrhyncha really paraphyletic. *Syst. Ent.*, 37: 7-31.
- CSIRO (ed.), 1991. *The insects of Australia* (2nd ed.), Melbourne Univ. Press, 1160 pp.
- Damgaard, J. & K.-D. Klass (東城幸治訳・編集), 2005. カクトアルキ目の分子系統解析. *生物科学*, 57: 40-44.
- Dijkstra, K.-D. B., V. J. Kalokman, R. A. Dow, F. R. Stokvis & J. van Tol, 2013. Redefining the damselfly families: A comprehensive molecular phylogeny of Zygoptera (Odonata). *Syst. Entomol.*, 39: 68-96.
- Dohlen, C. D. & N. A. Moran, 1995. Molecular phylogeny of the Homoptera: a paraphyletic taxon. *Jour. Mol. Evol.*, 41: 211-223.
- Donoghue, M. J. & J. Cracraft (eds.), 2004. *Assembling the tree of life*. Oxford University Press, 576 pp.
- Dowton, M. & A. D. Austin, 1994. Molecular phylogeny of the insect order Hymenoptera: apocritan relationships. *Proc. Nat. Sci.*, 91: 9911-9915.
- Dumont, H.J., A. Vierstraete & J. R. Vanfleteren, 2010. A molecular phylogeny of the Odonata (Insecta). *Syst. Entomol.*, 35, 6-18.
- Engel, M. S., & F. Haas, 2007. Family-group names for earwigs (Dermaptera). *Am. Mus. Nov.*, 3567: 1-20.
- Engel, M. S. & D. A. Grimaldi, 2002. The first mesozoic Zoraptera (Insecta). *American Museum Novitates*. 3362: 1-20.
- Erwin, D. H., 1994. The Permo-Triassic extinction. *Nature*, 367: 231-236.
- Erwin, D. H., J. W. Valentine & J. J. Sepkoski, 1987. A comparative study of diversification events: The early Paleozoic versus the Mesozoic. *Evolution*, 41: 1177-1186.
- Forty, R., 2001. The Cambrian explosion exploded? *Science*, 293: 438-439.
- Friedemann, K. & R. G. Beutel, 2014. Morphology of arolia in Auchenorrhyncha (Insecta Hemiptera). *Jour. Morphology*, 2014: DOI:10.1002/jmor.20290
- Garrison, A. C. Rehn, G. Theischinger, J. W. H. Trueman, J. van Tol, N. von Ellenrieder & J. Ware, 2013. The classification and diversity of dragonflies and damselflies (Odonata). *In* Zhang Z.-Q. (ed.), *Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness* (Addenda 2013). *Zootaxa*, 3703: 36-45.
- Garrouste, R., G. Clemente, P. Nel, M. S. Engel, P. Grandcolas, C. D'Haese, L. Lagebro, J. Denayer, P. Gueriau, P. Lafaite, S. Olive, C. Prestianni & A. Nel, 2012. A complete insect from the Late Devonian period. *Nature*, 488: 82-85.
- Grimaldi, D. & M. S. Engel, 2005. *Evolution of the insects*. Cambridge Univ. Press, 755 pp.
- 平嶋義宏・森本 桂・多田内修, 1989. *昆虫分類学*. 川島書店, 597 pp.
- Hansen, M., 1997. Phylogeny and classification of the Staphyliniform beetle families. *Biologiske Skifter*, 48. Kongl. Danske Viedensk. Selskab., Copenhagen, 339 pp.

- Hasegawa, E. & E. Kasuya, 2006. Phylogenetic analysis of the insect order Odonata using 28S and 16S rDNA sequences: a comparison between data sets with different evolutionary rates. *Entomol. Sci.*, 9: 55-66.
- Hennig, W., 1969. *Die Stammesgeschichte der Insecten*. Frankfurt am Main, Kramer, 436 pp.
- Hennig, W., 1981. *Insect phylogeny* (translated and edited by A. C. Pont; revisionary notes by D. Schlee). John Wiley and Sons, 536 pp.
- Inward, D., G. Beccaloni & P. Eggleton, 2007. Death of an order: a comprehensive molecular phylogenetic study confirms that termites are eusocial cockroaches. *Biol. Lett.*, 3: 331-335.
- 石川良輔, 1996. *昆虫の誕生*. 中央公論社, 210 pp.
- Ishiwata, K., G. Sasaki, J. Ogawa, T. Miyata & Z. H. Su, 2011. Phylogenetic relationships among insect orders based on three nuclear protein-coding gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 58 (2): 169-180.
- Jarvis K. J., F. Haas & M. F. Whiting, 2003. Phylogeny of earwigs (Insecta: Dermaptera) based on molecular and morphological evidence: reconsidering the classification of Dermaptera: Phylogeny of Dermaptera. *Systematic Entomology* 30(3): 442-453.
- Jarvis, K. J., & M. F. Whiting, 2006. Phylogeny and biogeography of ice crawlers (Insecta: Grylloblattodea) based on six molecular loci: Designating conservation status for Grylloblattodea species. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 41: 222-237.
- Johnson, K. P., K. K. O. Walden & H. M. Robertson, 2013. Next generation phylogenomics using a target restricted assembly method. *Molec. Phylo. & Evol.*, 66: 417-422.
- Jones, J. R., 2019. The owlflies (Newroptera, Ascalaphidae) supports a new higher-level classification. *Zool. Scripta*, 48: 761-782.
- Jordan, K., 1909. Description of a new kind of apterous earwig, apparently parasitic on a bat. *Novit. Zool.*, 16: 313-326.
- Kathirithamby, J., 1989. REview of the orded Strepsiptera. *Syst. Ent.*, 14: 41-92.
- Kluge, N., 2004. *The phylogenetic system of Ephemeroptera*. Kluwer, 456 pp.
- Kirby, W., 1815. XXI. Addendum to Strepsiptera. *Trans. Linnean soc. London*, 11: 233-234.
- Kjer, K. M., F. L. Carle, J. Litman & J. Ware, 2006. A molecular phylogeny of Hexapoda. *Arthropod Syst. & Phyl.*, 64: 35-44.
- Klaas-Douwe B. D., G. Bechly, S. M. Bybee, R. A. Dow, H. J. Dumont, G. Fleck, R. W. Garrison, M. Hämäläinen, V. J. Kalkman, H. Karube, M. L. May, A. G. Orr, D. R. Paulson, A. C. Rehn, G. Theischinger, J. W. H. Trueman, J. van Tol, N. von Ellenrieder & J. Ware, 2014. The classification and diversity of dragonflies and damselflies (Odonata). *In* Zhang, Z.-Q. (ed.) *Animal Biodiversity: An Outline of Higher-level Classification and Survey of Taxonomic Richness* (Addenda 2013). *Zootaxa*, 3703: DOI: <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3703.1.9>
- Klass, K.-D., O. Zompro, N. P. Kridtensen & J. Adis, 2002. Mantophasmatodea: A new insect order with

- extant members in the Afrotropics. *Science*, 296: 1356-1459.
- Klopfstein, S., L. Vilhelmsen, J.M. Heraty, M. Sharkey & F. Ronquist, 2013. The hymenopteran tree of life: evidence from protein-coding genes and objectively aligned ribosomal data. *PLoSone*, 8 (2013): p. e69344
- Komoto, N., 2017. Molecular Phylogeny of Polyneoptera Based on the Mitochondrial Genome and Focused on Phasmatodea *Proc. Arthropod. Embryol. Soc. Jpn.* 48: 13–18. Krishna, K., D. A. Grimaldi, V. Krishna & M. S. Engel., 2013. Treatise on the Isoptera of the world. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 377: 1-2704.
- Kristensen, N. P., 1975. The phylogeny of hexapod “orders”. A critical review of recent accounts. *Z. Zool. Syst. Evol.-forsch.*, 13: 1-44.
- Kristensen, N. P., 1991. Phelogeny of extant hexapods. In CSIRI, *The insects of Australia*, vol. 2, Melbourne Univ., Press, 125-140.
- Kristensen, N. P., 1995. Forty years’ insect phylogenetic systematics. *Zool. Beitr.*, (N. F.), 36: 83-124.
- Kukalová-Peck, J. & C. Brauckmann, 1992. Most Paleozoic Protorthoptera are ancestral hemipteroids: major wing braces as clues to a new phylogeny of Neoptera (Insecta). *Can. Jour. Zool.*, 70: 2452-2473.
- Kukalová-Peck, J. & J. F. Lawrence, 1993. Evolution of the hind wing in Coleoptera. *Canad. Entomol.*, 125: 181-258.
- Kukalová-Peck, J. & S. B. Peck, 1993. Zoraptera wing structures: evidence for new genera and relationship with the blattoid orders (Insecta: Blattoneoptera). *Syst. Entomol.*, 18: 333-350.
- Kuznetsova, V. G., S. M. Grozeva, V. Hartung & B. A. Anokhin, 2015. First evidence for (TTAGG)_n telomere sequence and sex chromosome post-reduction in Coleorrhyncha (Insecta, Hemiptera). *Comp. Cytogenet.*, 9: 523-532.
- Labandeira, C. C., 2005. The fossil record of insect extinction: new approaches and future directions. *American Entomologist* 51: 14–29.
- Labandeira, C. C., 2011. Evidence for an Earliest Late Carboniferous Divergence Time and the Early Larval Ecology and Diversification of Major Holometabola Lineages. *Ent. Amer.*, 117: 9-21.
- Labandera, C. C. & J. J. Sepkoski, Jr., 1993. Insect diversity in the fossil record. *Science*, 261: 310-315.
- Latreille, P. A., 1809. *Genera Crusaceorum et Insectorum secundum ordinem naturalem in familias disposita, iccnibus, exemplisque plurimis explicata*. 4. Parisiis et Argentorati, 399 pp.
- Le, H., J. M. Leavengood, E.G. Chapman, D. Burkhardt, F. Song, P. Jiang, J. Liu, X. Chou & W. Cai, 2017. Mitochondrial phylogenomics of Hemiptera reveals adaptive innovations driving the diversification of true bugs. *Proc. R. Soc.*, B284: 20171223.
- Longhorn, S. J., H. W. Pohl & A. P. Vogler, 2010. Ribosomal protein genes of holometabolan insects reject the Halteria, insetead revealing a close affinity of Strepsiptera with Coleoptera/ *Molec.*

- Phylo. & Evol., 55: 846-859.
- Maekawa, K., O. Kitade & T. Matsumoto, 1999. Molecular phylogeny of orthopteroid insects based on the mitochondrial cytochrome oxidase II gene. *Zool. Sci.*, 16: 175-184.
- Mao, M., T. Gibson & M. Dowton, 2015. Higher-level phylogeny of the Hymenoptera inferred from mitochondrial genomes. *Molecul. Phylogene. & Evol.*, 84: 34-43.
- Matthew, D. T. & M. F. Whiting, 2005. Mantophasmatodea and phylogeny of the lower neopterous insects. *Cladistics*, 21: 247-257.
- 松本忠夫, 2006. 昆虫類の適応放散. 松本忠夫・西田治文・二河成男(共著), 生物界の変遷 新しい進化生物学入門. 放送大学教育振興会, 79-90.
- McKenna, D. D., L. W. Alexander, K. Kanda, C. L. Bellamy, R. G. Beutel, M. S. Caterino, C. W. Farnum, D. C. Hawks, M. A. Ivie, M. L. Jameson, R. A. B. Leschen, A. E. Marvaldi, J. V. Mchugh, A. F. Newton, J. A. Robertson, M. K. Thayer, M. F. Whiting, J. F. Lawrence, A. Ślopinski, D. R. Maddison & B. D. Farrell, 2015. The beetle tree of life reveals that Coleoptera survived end-Permian mass extinction to diversity during the Cretaceous terrestrial revolution. *Syst. Entomol.*, 40: 835-880.
- Miller, J. S., 1987. Phylogenetic studies in the Papilioninae (Lepidoptera: Papilionidae). *Bull. Amer. Mus. Nat. hist.*, 186: 365-512.
- Miller, K. B., C. Hayashi, M. F. Whiting, G. J. Svenson & J. S. Edgely, 2012. The phylogeny and classification of Embioptera (Insecta). *Syst. Entomol.*, 37: 550-570.
- Misof, B., S. Liu, K. Meusemann, R. S. Peters, A. Donath, C. Mayer, P. B. Frandsen, J. Ware, T. Flouri, R. G. Beutel, O. Niehuis, M. Petersen, F. Izquierdo-Carrasco, T. Wappler, J. Rust, A. J. Aberer, U. Aspöck, H. Aspöck, D. Bartel, A. Blanke, S. Berger, A. Böhm, T. R. Buckley, B. Calcott, J. Chen, F. Friedrich, M. Fukui, M. Fujita, C. Greve, P. Grobe, S. Gu, Y. Huang, L. S. Jermiin, A. Y. Kawahara, L. Krogmann, M. Kubiak, R. Lanfear, H. Letsch, Y. Li, Z. Li, J. Li, H. Lu, R. Machida, Y. Mashimo, P. Kapli, D. D. McKenna, G. Meng, Y. Nakagaki, J. L. Navarrete-Heredia, M. Ott, Y. Ou, G. Pass, L. Podsiadlowski, H. Pohl, B. M. Reumont von, K. Schütte, K. Sekiya, S. Shimizu, A. Slipinski, A. Stamatakis, W. Song, X. Su, N. U. Szucsich, M. Tan, X. Tan, M. Tang, J. Tang, G. Timelthaler, S. Tomizuka, M. Trautwein, X. Tong, T. Uchifune, M. G. Walz, B. M. Wiegmann, J. Wilbrandt, B. Wipar, T. K. F. Wong, Q. Wu, G. Wu, Y. Xie, S. Yang, Q. Yang, D. K. Yeates, K. Yoshizawa, Q. Zhang, R. Zhang, W. Zhang, Y. Zhang, J. Zhao, C. Zhou, L. Zhou, T. Ziesmann, S. Zou, Y. Li, X. Xu, Y. Zhang, H. Yang, J. Wang, J. Wang, K. M. Kjer, X. Zhou, 2014. Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. *Science*, 346: 763-767.
- 森本 桂, 2004. 甲虫分類学の方法と分類体系. 昆虫と自然, 39(3): 4-9.
- Mound, L. A., 2011. Order Thysanoptera Haliday 1836. *In* Zhang Z.-Q. (ed.), *Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness* (Addenda 2013). *Zootaxa*, 3148: 201-202.

- Mutanen, M., N. Wahlberg & L. Laila, 2010. Comprehensive gene and taxon coverage elucidates radiation patterns in moths and butterflies. *Proc. R. Soc., B*(2010), 277: 2839-2848.
- 長島孝行, 2004. ガロアムシの生物学. *昆虫と自然*, 39(1): 23-27.
- Niehuis, O., G. Hartig, S. Grath, O. Niehuis, G. Hartig, S. Grath, H. Pohl, J. Lehmann, H. Tafer, A. Donath, V. Krauss, C. Eisenhardt, J. Hertel, M. Petersen, C. Mayer, K. Meusemann, R. S. Peters, P. F. Stadler, R. G. Beutel, E. Bornberg-Bauer, D. D. McKenna & B. Misof, 2012. Genomic and morphological evidence converge to resolve the enigma of Strepsiptera. *Current Biol.*, 22: 1309-1313.
- 新村太朗, 1951. ガロアムシについて. *自然科学と博物館*, 18: 25-43.
- Niwa, N., A. Akimoto-Kato, T. Niimi, K. Tojo, R. Machida & S. Hayashi, 2010. Evolutionary origin of the insect wing via integration of two developmental modules. *Evol. Dev.*, 12: 168-176.
- Panizzi, A. R. & J. Grazia (eds.), 2015. True bugs (Heteroptera) of the Neotropics. Springer, 901 pp.
- Pape, T., D. S. John & M. Rudolf, 2009. *Diptera diversity: Status, challenges and tools*. Brill, 459 pp.
- Peters, R. S., L. Krogmann, C. Mayer, A. Donath, S. Gunkel, K. Meusemann, A. Kozlov, L. Podsiadlowski, M. Petersen, R. Lanfear, P. A. Diez, J. Heraty, K. M. Kjer, S. Klopstein, R. Meier, C. Polidori, T. Schmitt, S. Liu & O. Niehuis, 2017. Evolutionary History of the Hymenoptera. *Current Biology*, 27: 1013-1018.
- Pohl, H. & R. G. Beutel, 2005. The phylogeny of Strepsiptera (Hexapoda). *Cladistics*: <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2005.00074>
- Raup, D. M. & J. J. Sepkoski, Jr., 1984. Periodicity of extinctions in the geologic past. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 81: 801-805.
- Rehn, A. C., 2003. Phylogenetic analysis of higher-level relationships of Odonata. *Syst. Entomol.*, 28: 81-240.
- Reiger, J. C., C. Mittler, A. Zwick, A. L. Michael, P. Cummings, A. Y. Kawahara, J.-C. Sohn, D. J. Zwick, S. Cho, D. R. Davis, J. Baxixeras, J. Brown, C. Parr, S. Weller, D. C. Lees & K. T. Miller, 2013. A large-scale, higher-level, molecular phylogenetic study of the insect order Lepidoptera (moths & butterflies). *Plos One*, 8: e58568. (DOI:10.1371/journal.pone.0058568)
- Riek, E. F., 1991. Fossil history. In CSIRO (ed.), *The insects of Australia* (vols. 1 & 2). Melbourne Univ. Press, 168-186.
- Ronquist, F., A. P. Rasnitsyn, A. Roy, K. Eriksson & M. Lindgren, 1999. Phylogeny of the Hymenoptera: A cladistics realysis of Rasnitsyn's (1988) data. *Zool. Scripta*, 28: 13-50.
- Romano, D., R. Machida, Y. Jintsu, F. Francesco & P. Lupetti, 2007. The sperm structure of Embioptera (Insecta) and phylogenetic considerations. *Zoomorphology*, 126: 53-59.
- Rossi, P., 1793. Observation de M. Rossi sur un nouveau genre d'insecte, voisin des Ichneumons. *Bull. Soc. Philomathique de Paris*, 1: 1-49.
- Saux, C., C. M. Simon & G. S. Spicer, 2003. Phylogeny of the dragonfly and damselfly order Odonata at

- inferred by mitochondrial 12S ribosomal RNA sequences. *An. Entomol. Soc. Amer.*, 90: 93-99.
- Schuh, R. T., 1979. Evolutionary trends of Heteroptera. Part II. Mouthpart-structures and feeding strategies. *Syst. Zool.*, 28: 653-656.
- Schulmeister, S., 2003. Simultaneous analysis of basal Hymenoptera (Insecta) introducing robust-choice sensitivity analysis. *Biol. Jour. Linnean Soc.*, 79: 245-275.
- Schulmeister, S., W. C. Wheeler & J. M. Carpenter, 2002. Simultaneous analysis of the basal lineages of Hymenoptera (Insecta) using sensitivity analysis. *Cladistics*, 18: 455-484.
- Scoble, M. J., 1986. The structure and affinities of the Hedyloidea: a new concept of the butterflies. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Entomol.)*, 53: 251-286.
- Sharkey, M. J., 2007. Phylogeny and Classification of Hymenoptera. *Zootaxa*, 1668: 521-548.
- Sharkey, M. J., J. M. Carpenter, L. Vilhelmsen, J. Heraty, J. Liljeblad, A. P. G. Dowling, S. Schulmeister, D. Murray, A. R. Deans, F. Ronquist, L. Krogmann & W. C. Wheeler, 2012. Phylogenetic relationships among superfamilies of Hymenoptera. *Cladistics*. 28: 80-112.
- Sharp, D., 1895. Chapter VIII Orthoptera. *The Cambridge Natural History*, Macmillan and Co., Limited, 202-219.
- Shull, V. L., A. P. Voger, M. D. Baker, D. R. Maddison & P. M. Hammond, 2001. Sequence alignment of 18S ribosomal RNA and the basal relationships of aedepteran beetles: evidence for monophyly of aquatic families and the placement of Trachypachidae. *Syst. Biol.*, 50: 945-969.
- Song, N., S.-H. An, X.-M. Yin, W.-Z. Cai & H. Li, 2016. Application of RNA-seq for mitogenome reconstruction, and reconsideration of long-branch artifacts in Hemiptera phylogeny. *Sci. Rep.*, 6: 33465.
- Song, N., A. P. Liang & C. P. Bu, 2012. A molecular phylogeny of Hemiptera inferred from mitochondrial genome sequences. *PlosOne*, 7: e48778.
- Song, S.-N., P. Tang, S.-J. Wei & X.-X. Chen, 2016. Comparative and phylogenetic analysis of the mitochondrial genomes in basal hymenopterans. *Sci. Rep.*, 6: 20972.
- Sorensen [sic.], J. T., B. C. Campbell, J. G. Raymonda & J. D. Steffen-Campbell, 1995. Non-monophyly of Auchenorrhyncha ("Homoptera") based upon 18s rDNA phylogeny: eco-evolutionary and cladistics implications within pre Heteropteroidea Hemiptera (S. L.) and proposal for new monophyletic suborders. *Pan-Pacif. Entomol.*, 71: 31-60.
- Spargler, P. J. & W. E. Steiner, Jr., 2005. A new aquatic beetle family, Meruidae, from Venezuela (Coleoptera: Aedeoidea). *Syst. Entomol.*, 30: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2005.00288.x>
- Stümpel, H., 2005. Hemiptera (Rhynchota), Schnabelkerfe. *In* Dathe, H. H. (ed.), *Lehrbuch der Speziellen Zoologie, begründet von A. Kaestner, 2. Aufl. Bd. I: Wirbellose Tiere. 5. Teil: Insecta*. Spektrum, Gustav Fischer, Heidelberg, 343-425.
- Terry, M. D. & M. F. Whiting, 2005. Mantophasmatodea and phylogeny of the lower neopterous insects. *Cladistics*, 21: 240-257.

- Thorne, B. L. & J. M. Carpenter, 1992. Phylogeny of the Dictyoptera. *Syst. Ent.*, 17: 253-268.
- 上田恭一郎, 2001. 昆虫の分類表. (世界珍中図鑑付録). 人類文化社, 22 pp.
- Wang, Y.-H., H.-Y. Wu, D. Rédei, Q. Xie, Y. Chen, P.-P. Chen, Z.-E. Dong, K. Dang, J. Damgaard, P. Štys, Y.-Z. Wu, J.-Y. Luo, X.-Y. Sun, V. Hartung, S. M. Kuechler, Y. Liu, H.-X. Liu & W.-J. Bu, 2017. When did the ancestor of true bugs become stinky? Disentangling the phylogenomics of Hemiptera–Heteroptera. *Cladistics* (2017): 1-25. 10.1111/cla.122.32
- Wang, X., M. S. Engel, J. A. Rafael, K. Dang, H. Wu, Y. Wang, Q. Xie & W. Bu, 2013. A unique box in 28S rRNA is shared by the enigmatic insect order Zoraptera and Dictyoptera. *PLoS ONE*. 8 (1): e53679.
- Wei, D.-D., R. Shao, M.-L. Yuan, W. Dou, S. C. Barker & J.-J. Wang, 2012. The multipartite mitochondrial genome of *Liposcelis bostrychophila*: insights into the evolution of mitochondrial genomes in bilateral animals. *PLoS ONE*, 7: e33973.
- Weller, S. J., D. P. Pashley & J. A. Martin. 1996. Reassessment of butterfly family relationships using independent genes and morphology. *Ent. Soc. Amer.*, 89: 184-192.
- Whahlberg, N., M. F. Braby, A. V. Z. Brower, R. de Jong, M.-M. Lee, S. Nylin, N. E. Pierce, F. A.H. Sperling, R. Vila, A. D. Warren and E. Zakharov, 2005. Synergistic effects of combining morphological and molecular data in resolving the phylogeny of butterflies and skippers. *Proc. R. Soc.*, B272: 1577-1586.
- Wheeler, W. C., R. T. Schuh & R. Bang, 1993. Cladistic relationships among higher groups of Heteroptera: Congruence between morphological and molecular data sets. *Ent. Scand.*, 24: 121-137.
- Wheeler, W. C., M. Whiting, Q. D. Wheeler & J. M. Carpenter, 2001. The phylogeny of the extant hexapod orders. *Cladistics*, 17: 113-169.
- Whitfield, J. b., 1998. Phylogeny and evolution of host-parasitoid interactions in Hymenoptera. *Ann. Rev. Ent.*, 43: 129-151.
- Whiting, M. F., 2002. Mecoptera is paraphyletic: multiple genes and phylogeny of Mecoptera and Siphonaptera. *Zool. Scripta*, 31: 93-104.
- Whiting, M. F., 2002. Phylogeny of the holometabolous insect orders: molecular evidence. *Zool. Scripta*, 31: 3-15.
- Whiting, M., J. C. Carpenter, Q. D. Wheeler & W. C. Wheeler, 1997. The Strepsiptera problem: phylogeny of the holometabolous insect orders inferred from 18S and 25S ribosomal DNA sequences and morphology. *Syst. Biol.*, 46: 1-69.
- Whiting, M. F., A. S. Whiting, M. A. Hastriter & K. Dittmar, 2008. A molecular phylogeny of fleas (Insecta: Siphonaptera): origins and host associations. *Cladistics*, 24 (5): 677–707.
- Wiegmann, B. M., M. D. Trautwein, J.-W. Kim, B. C. Cassel, M. A. Bertone, S. L. Winterton & D. K. Yeates, 2009. Single-copy nuclear genes resolve the phylogeny of the holometabolous insects. *BMC*

- biology, 7: 34.
- Wiegmann, B. M., M. D. Trantwein, I. S. Winkler, N. B. Barr, J.-W. Kim, C. Lambkin, M. A. Bertone, B. K. Cassel, K. M. Bayless, A. M. Heimberg, B. M. Wheeler, K. J. Peterson, T. Pape, B. J. Sinclair, J. H. Skevington, V. Blagoderov, J. Caravas, S. N. Kutty, U. Schmidt-Otto, G. E. Kampmeier, F. C. Thompson, D. A. Grimaldi, A. T. Beckenbach, G. W. Courtney, M. Friedrich, R. Meier & D. K. Yeates, 2011. Episodic radiations in the fly tree of life. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 108: 5690-5695.
- Vilhelmsen, L., 1997. The phylogeny of lower Hymenoptera (Insecta), with a summary of the early evolutionary history of the order. *Jour. Zool. Syst. Evol., Res.*, 35: 49-70.
- Villmann, R., 1987. The phylogenetic system of the Mecoptera. *Syst. Ent.*, 12: 519-524.
- Xie, Q., Y. Tian, L. Zheng & W. Bu, 2008. 18S rRNA hyper-elongation and the phylogeny of Euhemiptera (Insecta: Hemiptera). *Mol. Phylogenet. Evol.*, 47(2): 463-471.
- Yan, Y., Y. Wang, X. Liu, S. L. Winterlon & D. Yang, 2014. The first mitochondrial genomes of antlion (Neuroptera: Myrmeleontiforma). *Int. Jour. Biol. Sci.*, 10: 895-908.
- 安松京三, 1954. ナナフシの生活. 日本昆虫記 V. キリギリスの生活. 講談社, 7-49. [日本昆虫記 III. キリギリスの生活(1967), 講談社, 12-57. に再録]
- Yeater, D. K., M. Rudolf & B. Wiegmann, 2019. Phylogeny of tree flies (Diptera): A 250 million year old success story in terrestrial diversification. *In Fly tree*: <http://www.inhs.illinois.edu/research/flytree/flyphylogeny/>
- Yue, B.-S., N. Song, A. Lin, & X. Zhao, 2018. Insight into higher-level phylogeny of Neuropterida: evidence from secondary structures of mitochondrial r RNA genes and mitogenomic data. *PlosOne*, 13: e0191826. doi:10.1371/journal.pone.0191826
- 吉澤和徳, 2008. 六脚亜門. (岩槻邦男・馬渡俊輔(監修), 石川良輔編集) 節足動物の多様性と系統. 裳華房, 297-394.
- 吉澤和徳, 2016. 昆虫学概論各目解説(1). 咀嚼目(カジリムシ目)の系統的位置と高次体系. *昆虫(N. S.)*, 19: 112-120.
- Yoshizawa, K., 2007. The Zoraptera problem: evidence for Zoraptera + Emniodea from the wing base. *Syst. Entomol.*, 32:197-204.
- Yoshizawa, K. & K. P. Johnson, 2005. Aligned 18S for Zoraptera (Insecta): Phylogenetic position and molecular evolution". *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 37: 572-580.
- Yoshizawa, K. & K. P. Johnson, 2006. Morphology of male genitalia in lice and their relatives and phylogenetic implications. *Syst. Entomol.*, 31: 350-361.
- Yoshizawa, K., E. L. Mockford & K. P. Johnson, 2014. Molecular systematics of the bark lice infraorder Caeciliusetae (Insecta: Psocodea). *Syst. Entomol.*, 39: 279-285.
- Zhou, Z., H. Ye, Y. Huang & F. Shi, 2010. The phylogeny of Orthoptera inferred from mt DNA and description of *Elimaia cheni* (Tettigoniidae: Phaneopterinae) mitogenome. *Jour. Genet. Genomics*, 37: 315-324.

Zompro, O., J. Adis & W. Weitschat, 2002. A review of the order Mantophasmatodea (Insecta). *Zool. Anz.*, 241: 255-267.

第5章

青木淳一, 1973. 土壤動物学. 北隆館, 814 pp.

青木淳一(編著), 1999. 日本産土壤動物. 東海大学出版会, 159 pp. [2015: 第2版, 1969 pp.]

浅見崇比呂 1995. 島のルール: 大陸島哺乳類の適応進化. *遺伝*, 49(6): 28-33.

Benstead, J. P., J. G. March, C. M. Pringle, K. C. Ewe & J. W. Short, 2009. Biodiversity and ecosystem function in species-poor communities: structure and leaf litter breakdown in a Pacific island stream. *Jour. N. Amer. Benthol. Soc.*, 28: 454-465.

Bergmann, C. 1847. Ueber die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. *Göttinger Studien*, 3: 595-708.

Blackburn, T. M., K. J. Gaston & N. Loder, 2008. Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. *Diversity and Distributions*, 5: 165-174.

Brues, C. T., 1903. The structure and significance of vestigial wings among insects. *Biol. Bull.*, 4: 179-190.

Connell, J. H. & R. O. Slater, 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am. Nat.*, 111: 1119-1144.

Diamond, J. M., 1969. Avifaunal equilibria and species turnover rates on the Channel Islands of California. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 64: 57-63.

Esaki, T., E. H. Bryan, Jr. & J. L. Gressitt, 1955. Bibliography. *Insects of Micronesia*, 2: 1-68.

江崎悌三, 1940. 南洋諸島の動物学探検小史. 南洋群島・自然と資源. 太平洋協会, 97-145. [上野益三・長谷川仁・小西正泰(編), 1986. 江崎悌三著作集. 第一巻, 思索社, 71-110 に再録]

江崎悌三, 1943. 内南洋の害虫相 (一) - (十二). *植物及動物*, 11(3): 269-274, 11(4): 357-361; 11(5): 437-440; 11(6): 515-521; 11(7): 587-591; (8): 675-678; 11(9): 753-757; 11(10): 837-843; 11(11): 927-931; 11(12): 1015-1020.

Ehrlich P. R. & J. Roughgarden, 1987. *The science of ecology*. Macmillan Publishing, 710 pp.

江崎悌三, 1944. 太平洋諸島の作物害虫と防除. 南太平洋叢書2, 日本評論社, 100 pp.

Flather C. H., G. D. Hayward, S. R. Beissinger & P. A. Stephens, 2011. Minimum viable populations: is there a 'magic number' for conservation practitioners. *Trends. Ecol. Evol.*, 26: 307-316.

Gaston, K. J., 1998. Biodiversity – The road to an atlas. *Progr. Phys. Geogr.*, 22: 269-281.

Gressitt, J. L. (ed.), 1967. *Entomology of Antarctica*. American Geophysical Union. 395 pp.

平嶋義宏・広渡俊哉(編著), 2017. 教養のための生物学. 東海大学出版部, 227 pp.

Hirashima, Y., M. Inokuchi & K. Yamagishi, 1999. Do you believe a “swimming wasp?”. *Esakia*, 39: 9-11.

James, F. C., 1970. Geographic size variation in birds and its relationship to climate. *Ecology*, 51:

365-390.

- Janzen, D. H., 1970. Herbivores and the number of species in tropical forest. *Am. Nat.*, 104: 940.
- 桐谷圭治・湯川淳一(編), 2010. 地球温暖化と昆虫. 全国農村教育協会, 347 pp.
- Traill, L. W., C. J. A. Bradshaw & B. W. Brook, 2007. Minimum viable population size: A meta-analysis of 30 years of published estimates. *Biol. Cons.*, 139: 159-166.
- Masaki, S., 1967. Geographic variation and climatic adaptation in a field cricket (Orthoptera: Gryllidae). *Evolution*, 21: 725-741.
- 松本忠夫, 2003. 集団と環境の生物学. 放送大学教育振興会, 260 pp.
- MacArthur & E. O. Wilson, 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, 215 pp.
- Mueller, U. R., 1990. Insect sting allergy. Gustav Fisher, 183 pp.
- 小川原辰雄, 1991. 蜂刺症. 桜華書林, 90 pp.
- Oliver, S. F., 2012. Two new *Oecetis* of the *reticulata* group from Micronesia (Trichoptera: Leptoceridae). *Pan-Pacific Ent.*, 88: 299-303.
- Pianka, F., 1978. *Evolutionary Ecology* (2nd ed.). Harper and Row, 397 pp.
- Roff, D.A., 1990. The evolution of flightlessness in insects. *Ecological Monographs*, 60:389-421.
- 佐藤正孝(編著), 1994. 種の生物学. 建帛社, 227 pp.
- 巢瀬 司・佐藤雅彦, 1994. 潮間帯にすむキタイソアシナガバエの生態. *インセクタリウム*, 1994.10: 334-340.
- Simberloff, D. S. & Wilson, E. O. 1969. Experimental zoogeography of islands: The colonization of empty islands. *Ecology*, 50: 278-296.
- Tansley, A. G., 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, 16: 284-307.
- 寺山 守, 2005. イラガセイボウの太平洋における北進現象. つねきばち, (6): 43-49.
- 寺山 守, 2020. パラオの昆虫類概説. 165 pp. (<https://terayama.jimdofree.com>)
- 寺山 守, 2020. 地球温暖化に翻弄される昆虫たち (2-6). *地球温暖化*, 65: 56; 66: 56; 67: 56; 68: 56; 69: 56.
- Traill, L. W., C. J. A. Bradshaw & B. W. Brook, 2007. Minimum viable population size: A meta-analysis of 30 years of published estimates. *Biol. Cons.*, 139: 159-166.
- Tsuda, M., 1941. Eine neue Köcherfliege, *Triaenodes esakii* von den Paalau-Inseln. *Annot. Zool. Japan*, 20: 121-122.
- Tsuda, M., 1942. Japanische Trichoptera. I. Systematik. *Mem. Coll. Sci., Kyoto Imp. University, Ser. B17*: 239-339.
- 積木久明(編), 2011. 地球温暖化と南方性害虫. 北隆館, 236 pp.
- Ueno, S., 1957. Blind aquatic beetles of Japan, with some accounts of the fauna of Japanese subterranean waters. *Arch. Fur. Hydrobiol.*, 53: 250-296.
- 和田秀徳, 2006. 土壌資源保全における土壌生物と有機物. *農業*, 1483: 22-41.
- Yoshimoto, C. M. & J. L. Gressitt, 1959-1961. Trapping of air-borne insects on ships on the Pacific. *Proc.*

Hawaiian Entomol. Soc., 17:150-155; Pacific Insects, 2: 239-558; 3: 556-558.

第6章

- Alexander, R. D., 1974. The evolution of social behavior. *Ann. Rev. Ecol. & Syst.*, 5: 325-383.
- Fisher, R. A., 1930. *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press. 260 pp.
- Hamilton, W. D., 1964. The genetic evolution of social behavior, II. *Jour. Theor. Biol.*, 7: 17-51.
- Hamilton, W. D. & M. Zuk, 1982. Heritable true fitness and bright bird: A role for parasites? *Science*, 218: 384-387.
- 平田慎一郎, 1999. カマキリモドキの幼虫の生活. *インセクタリアム*, 36: 4-10.
- Hölldobler, B. & E. O. Wilson, 1990. *The ants*. The Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge. 732 pp.
- Hölldobler, B. & E. O. Wilson, 1994. *Journey to the ants. A history of scientific exploration*. The Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge. 304 pp.
- 伊藤嘉昭(編), 1972. アメリカシロヒトリ. 中央公論社, 184 pp.
- 伊藤嘉昭, 1982. *社会生態学入門*. 東京大学出版, 210 pp.
- 伊藤嘉昭, 1994. *生態学と社会*. 東海大学出版会, 185 pp.
- 伊藤嘉昭・桐谷圭治, 1971. 動物の数は何でできるか. 日本放送出版協会, 260 pp.
- 伊藤嘉昭・山村則男・嶋田正和, 1992. *動物生態学*. 蒼樹書房, 507 pp.
- Lack, D., 1954. The evolution of reproductive rates. *In* Huxley, J., A. C. Hardy & E. Ford (eds.), *Evolution as process*. Allen & Unwin, 143-156.
- Lin, N. & C. D. Michener, 1972. Evolution of sociality in insects. *Quar. Rev. Biol.*, 47: 131-159.
- 榊田 長, 1959. ツチハンミョウ物語. 岩田久二雄・古川晴男・安松京三(編), *日本昆虫記 IV 甲虫の生活*. 講談社, 7-40. (日本昆虫記 I ハチの生活. 講談社, (1969), 207-244. に再録).
- Matsumoto, T. 1992. Familial association, nymphal development and population density in the Australian giant burrowing cockroach, *Macropaneshia rhinoceros* (Blattaria: Blaberidae). *Zoological Science*, 9: 835-842.
- 松村 雄, 1995-2001. 昆虫分類学入門(1-10). *農薬時代*, 171: 1-6; 172: 1-6; 173: 1-4; 174: 1-7; 175: 1-5; 176: 1-5; 178: 1-5.
- Odum, E. P., 1971. *Fundamentals Ecology* (3rd ed.), W. S. Saunders Co. 574 pp.
- 佐藤重徳・牧野俊一, 1996. ヒノキカワモグリガの生命表の作成と密度変動. (<https://www.ffpri.affric.go.jp/labs/kouho/seika/1996/96-99.html>)
- 館野 鴻, 2016. ヒメツチハンミョウの生態(1, 2). *月刊むし*, 540: 10-19; 541: 28-39.
- Thornhill, R., 1976. Sexual selection and paternal investment in insects. *Am. Nat.*, 110: 529-548.
- Trivers, R. L., 1974. Parent-offspring conflict. *Integ. & Comp. Biol.*, 14: 249-264.
- Trivers, R. L., 1985. *Social evolution*. The Benjamin Cumming Publishing Company. 479 pp.
- Wheeler, W. M. 1910. *Ants, their structure, development and behavior*. Columbia University Press.

663 pp.

Wilson, E. O., 1971. *The Insect Societies*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, and London. 548 pp.

山中久明・中筋房夫・桐谷圭治, 1972. ハスモンヨトウの生命表と生物的死亡要因. 応動昆, 16: 205-214.

Zahavi, A., 1975. Mate selection - a selection for a handicap. *Jour. Theor. Biol.*, 53: 205-214.

Zahavi, A., 1977. The cost of honesty (further remarks on the handicap principle). *Jour. Theor. Biol.*, 67: 603-605.

第7章

荒谷邦雄, 2002. クワガタムシ科における侵入種問題. 昆虫と自然, 37: 4-7.

荒谷邦雄, 2017. クワガタムシ愛好が推進したクワガタムシ研究. 生物の科学 遺伝, 72 : 330-336.

五箇公一, 2002. 輸入昆虫が投げかけた問題-農業用マルハナバチとペット用クワガタムシをめぐって. 昆虫と自然, 37: 8-11.

五箇公一, 2010. クワガタムシが語る生物多様性. 集英社, 東京. 208 pp.

Heywood, V. H., I. Baste & K. A. Gardner (lead authors), 1995. Introduction. *In* Heywood, V. H., R. T. Watson & I. Baste (eds), *Global Biodiversity Assessment*. Cambridge University Press, 1-19.

Ho, Y.-H., Hsiao, Y., M. Terayama & M.-L. Chan, 2020. Ultramorphological characteristics of *Falsogastrallus sauteri* Pic (Coleoptera: Ptinidae) and a new species of *Cephalonomia* Westwood (Hymenoptera: Bathylidae): A book-boring beetle and its natural enemy in Taiwan. *Insects*, 2020, 11, 223; doi:10.3390/insects11040223

Holway, D. A., L. Lach, A. V. Suarez, N. D. Tsutsui & F. J. Case, 2002. The causes and consequences of ant invasion. *Ann. Rev. Ecol. & Syst.*, 33: 181-233.

Hosaka T, M. Kurimoto, & S. Numata, 2016. An overview of insect-related events in modern Japan. *Am. Ent.*, 62: 228-234.

保坂哲朗・栗本実咲・沼田真也, 2017. 日本の昆虫文化と昆虫ツーリズム. 観光科学研究, 10 : 57-64.

Houge, C. L., 1980. Commentaries in Cultural Entomology 1. Definition of Cultural Entomology. *Ent. News*, 91: 33-36.

Houge, C. L., 1981. Commentaries in Cultural Entomology 2. The Myth of the louse line. *Ent. News*, 92: 53-55.

Houge, C. L., 1987. *Cultural Entomology*. *Ann. Rev. Ent.*, 32: 181-199.

伊藤嘉昭, 1994. 生態学と社会. 東海大学出版会, 185 pp.

川上祐司, 2019. アレルゲン害虫のはなし. 朝倉書店, 149 pp.

加納六郎・篠永 哲, 2003. 日本の有害節足動物. 東海大学出版会, 397 pp.

木村欣二, 1998. 身近にいる昆虫を調べてみよう. *インセクタリアム*, 35: 157.

小西正泰, 1992. 虫の分化誌. 朝日新聞社, 286 pp.

前田 琢, 1997. 失われゆく生物多様性と人間の責務. *科学*, 67: 732-739.

- 三橋 淳, 2008. 世界昆虫食大全. 八坂書房, 403 pp.
- 三橋 淳, 2010. 昆虫食古今東西. 工業調査会, 291 pp.
- 三橋 淳, 2012. 昆虫食文化事典. 八坂書房, 395 pp.
- 森 達也, 2010. 首都圏生きもの記. 学習研究社, 237 pp.
- 野中健一, 2006. 民族昆虫学—昆虫食の自然誌. 東京大学出版会, 202 pp.
- Odum, E. P., 1969. The strategy of ecosystem development. *Science*, 164: 262-270.
- Odum, E. P. 1971. *Fundamentals Ecology* (3rd ed.). W. S. Saunders Co. 574 pp.
- Renault D, M. Laparie, S. J. McCauley, & D. Bonte, 2018. Environmental adaptations, ecological filtering, and dispersal central to insect invasions. *Ann. Rev. Ent.*, 63: 345–368.
- 佐藤信治, 1997. 庭にきた虫. 農山漁村文化協会, 189 pp.
- Sarkar, S., 2002. Defining “Biodiversity”; Assessing biodiversity. *The Monist*, 85: 131-155.
- 篠永 哲, 1999. 都市のハエ. *インセクタリアム*, 36: 30-32.
- 寺山 守, 2005. 生命の科学—人・自然・進化. 大学教育出版, 221 pp.
- 寺山 守, 2021. 外来アリ同定・解説マニュアル. 154 pp. (<https://terayama.jimdofree.com>.)
- Waldbauer, G. (屋代通子訳), 2012. 虫と文明. 築地書館, 281 pp.
- Waltner-Toews, D. (片岡夏実訳), 2019. 昆虫食と文明. 築地書館, 366 pp.
- Ward, N.L., & G. J. Masters, 2007. Linking climate change and species invasion: an illustration using insect herbivores. *Glob. Change Biol.*, 13: 1605–1615.
- Wilson E. O. & F. M. Peter (eds.), 1988. *Biodiversity*. Natural Academy Press.

昆虫類の目の検索表

- Gibb, T. J. & C. Y. Oseto, 2006. *Arthropod collection and identification*. Academic Press, 311 pp.
- Gullan, P. J. & P. S. Cranston, 2005. *The insects. An outline of Entomology* (3rd ed.). Blackwell Science, 505 pp.
- 大原昌宏・澤田義弘, 2012. パラタクソノミスト養成講座：昆虫(初級) 目までの分類同定編. パラタクソノミスト養成講座・ガイドブックシリーズ 11: 63 pp. (<http://creativecommons.org/licenses/by-sa/5.0/deed.ja>)

昆虫の採集法と標本作製法

- 青木淳一, 2011. むし学. 東海大学出版会, 210 pp.
- 青木淳一, 2005. だれでもできるやさしい土壌動物のしらべかた 採集・標本・分類の基礎知識. 合同出版社, 102 pp.
- 青木 良・橋本健一, 1974. 昆虫の採集と標本の作り方. ニュー・サイエンス社, 70 pp.
- 馬場金太郎・平嶋義宏, 2000. 新版昆虫採集学. 九州大学出版会, 812 pp. (馬場金太郎・平嶋義宏, 1991. 昆虫採集学. 九州大学出版会, 666 pp.)
- 福田晴夫・山下秋厚・福田輝彦・江平憲治・二町一成・大坪修一・中峯浩司・塚田 拓, 2009. 昆虫の図鑑 採

- 集と標本の作り方. 南方新社, 262 pp.
- 本田正次・牧野晩成・古川晴男・中山周平, 1959. 採集と標本の図鑑. 小学館, 157 pp.
- 加藤正世, 1930. 趣味の昆虫採集. 三省堂, 201 pp.
- 曲直瀬愛, 1883, 採虫指南. 東京書肆(出版者: 穴山篤太郎), 76 pp.
- 松沢 寛・近木英哉, 1971. 昆虫の採集法と標本の作り方. 東洋館出版社, 177 pp.
- 中武雅周, 1978. 昆虫の採集と観察. さらえ書房, 190 pp.
- 大原昌宏・澤田義弘, 2009. パラタクソノミスト養成講座. 昆虫(初級)採集・標本作製編. 北海道大学総合博物館, 15 pp.
- 大阪市立自然史博物館(編), 2007. 標本の作り方 自然を記録に残そう. 東海大学出版会, 190 pp.
- 寺山 守, 久保田敏, 江口克之, 2014. 日本産アリ類図鑑. 朝倉書店, 東京, 278 pp.
- 全教図(編), 1976. 原色図解 理科実験大事典 [5]生物編. 全教図書, 312 pp.

昆虫の系統と分類・生態

2021年1月1日発行 オンライン出版物

著者：寺山 守

発行者：ケロ書房

339-0054 さいたま市岩槻区仲町 2-12-29

Access to: <https://terayama.jimdofree.com/>
