

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思ってしまう)。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。

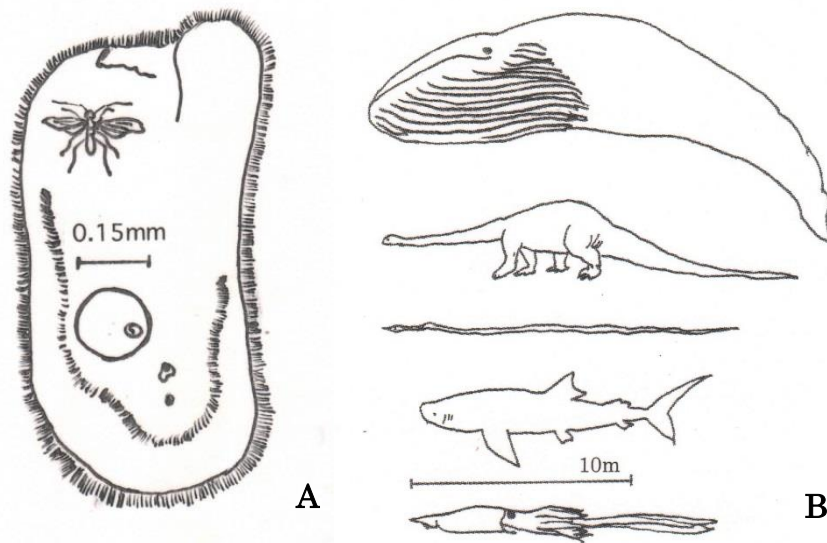


図 1. 世界最小クラスの昆虫(A)と大型動物(B). A: 図の上方に最小クラスの飛翔動物(ハチの1種)を描いた. 円形のはヒトの卵(0.16mm程度), 繊毛虫(ゾウリムシ)は原生生物最大の種を描いた. B: 体サイズの大きな動物の例. 大型のヘビ(アミメニシキヘビ)は体長 12 mを越え, ナガスクジラで体長 20m (現生の最大のホ乳類はシロナガスクジラで体長 25 m)となる. 他に, 下から軟体動物のダイオウイカ, 軟骨魚類のジンベイザメ, 大型恐竜のプロントザウルスを描いた. ここに昆虫は登場しない. (Augros & Stanciu (1987)より略写; 原典, Wells,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

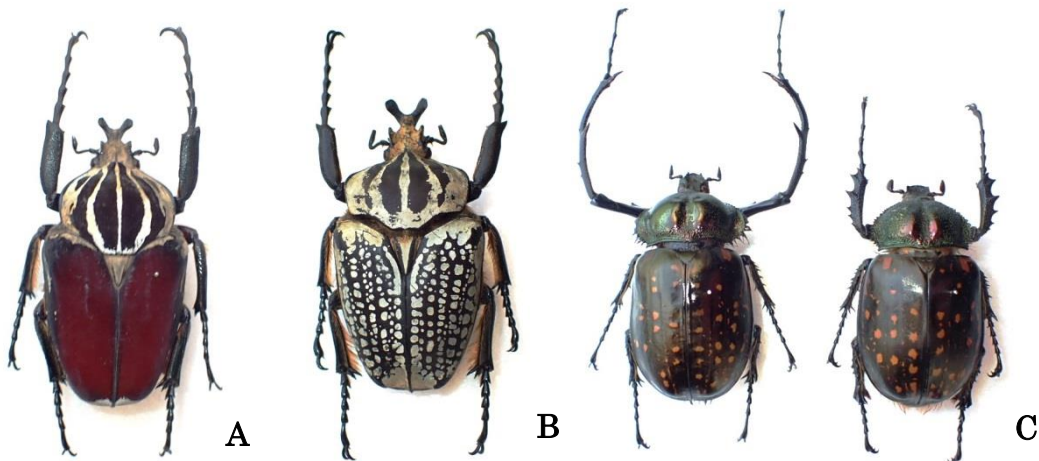


図 2. 大型の昆虫(1). A, 昆虫で世界最大の体重をもつゴライアスオオツノハナムグリ *Goliathus goliatus*, 体長は 11.5 cm; B, シラフオオツノハナムグリ *Goliathus orientalis*, ゴライアスオオツノハナムグリとほぼ同サイズ; C, タイワンテナガコガネ *Cheilotonus macleayi* の台湾亜種 *C. m. formosanus*, 体長は 6 cm 強; 左がオス, 右がメス. オスの前脚は特徴的に長く発達する.

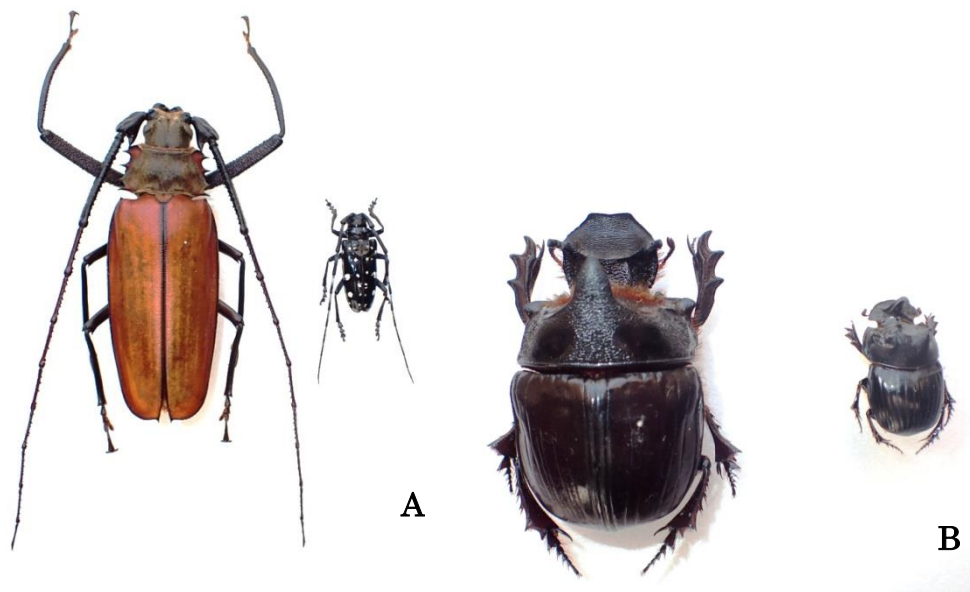


図3. 大型の昆虫(2). A, タイタンオオウスバカミキリ *Callipogon armillatus*, ブラジル産, 体長 15 cm, 右は日本産のゴマダラカミキリ; B, オウサマナンバンダイコクコガネ *Helicopri dominus*, タイ産, ゾウの糞を土中に埋め, 球状に形作り仔の餌にする. 右は日本産の食糞性コガネムシの最大種, ダイコクコガネのオス.

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。

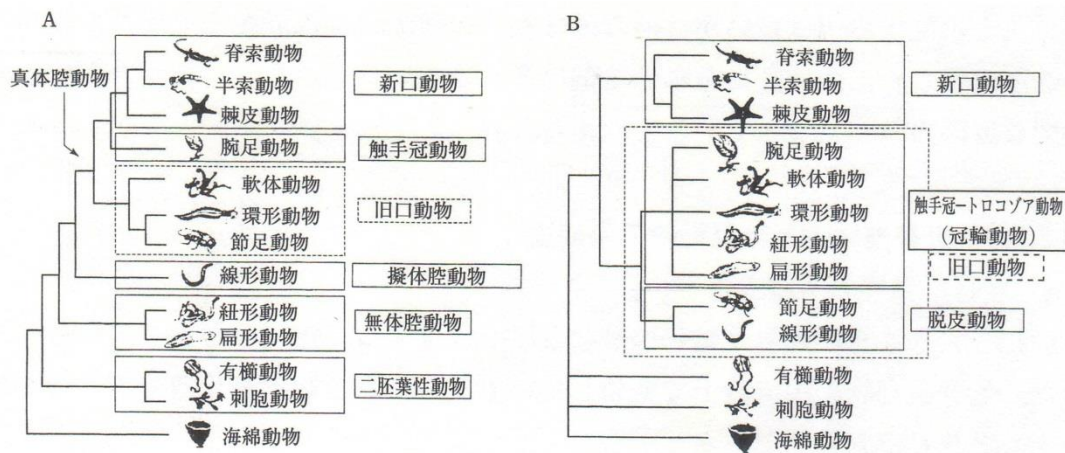


図 1.1.1. 動物界の系統. 従来の系統樹 (A) と 18S rDNA を用いた分子系統解析の結果により提唱された系統樹 (B). 節足動物門の位置は大きく変わった. (Adoutte et al., 1999 をもとに作成). 現在の動物界は約 35 門に区分される. かつての脊椎動物門と原索動物門を一つの門とみなして設定された脊索動物門は、近年頭索動物門、尾索動物門、脊椎動物門に区分されるようになった。

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

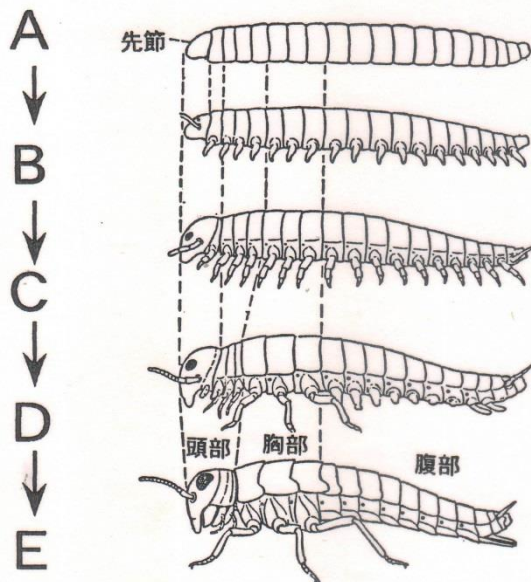


図 1.1.2. 従来の環形動物型祖先 (A) から多足類 (C) を経て昆虫類 (E) へ進化したとする過程を模式的に示す有名な図。(Snodgrass, 1935 を改変).

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。

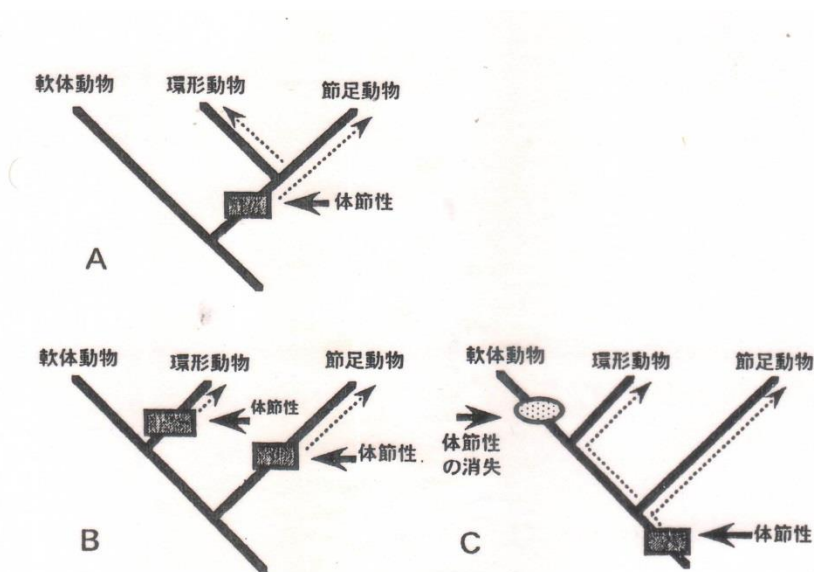


図 1.1.3. 体節性の進化モデル。A: 従来の系統関係に即した体節性の進化。B, C: 冠輪動物群を仮定した系統樹によるもの。B: 体節性は環形動物と節足動物で独立して生じた場合。C: 体節性が3つの動物門の共通祖先で生じた場合。

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、門内の綱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

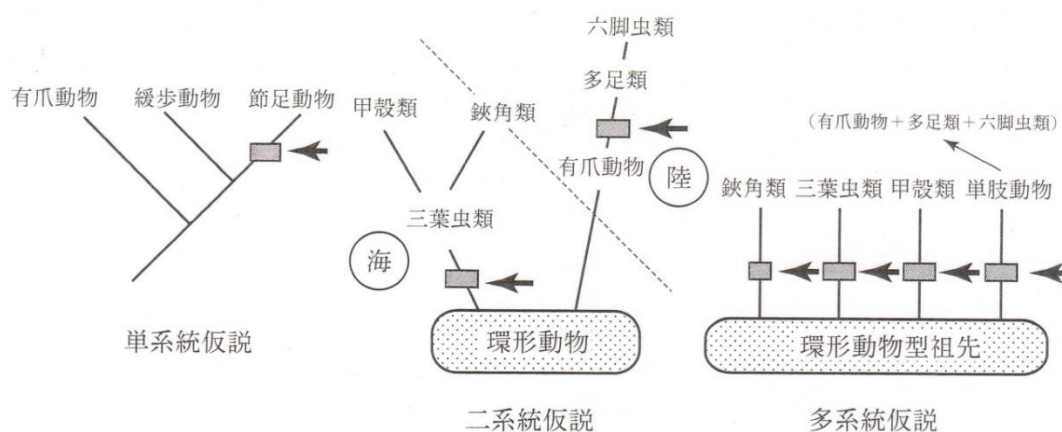


図 1.1.3. 節足動物における現行の系統仮説(単系統仮説)と従来提唱された系統仮説(二系統仮説, 多系統仮説)の比較. 各仮説に外骨格化(arthropodization)の起源を求めると、矢印の部分で外骨格化が生じたことになる。

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。

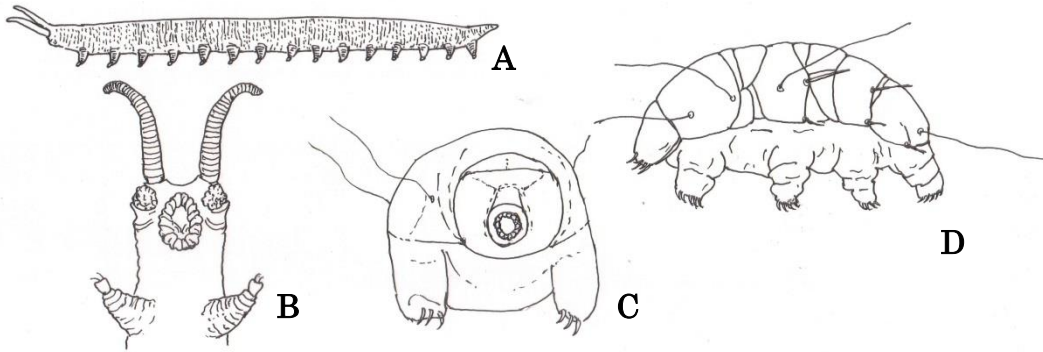


図 1.1.4. 節足動物門 Arthropoda とともに汎節足動物 Panarthropoda を構成する有爪動物門 Onychophora と緩歩動物門 Terdigrada. A, B, 有爪動物(カギムシ類); A, 側面; B, 頭部, 腹面; C, D, 緩歩動物(クマムシ類); C, 前面; D, 側面.

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亜目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)。

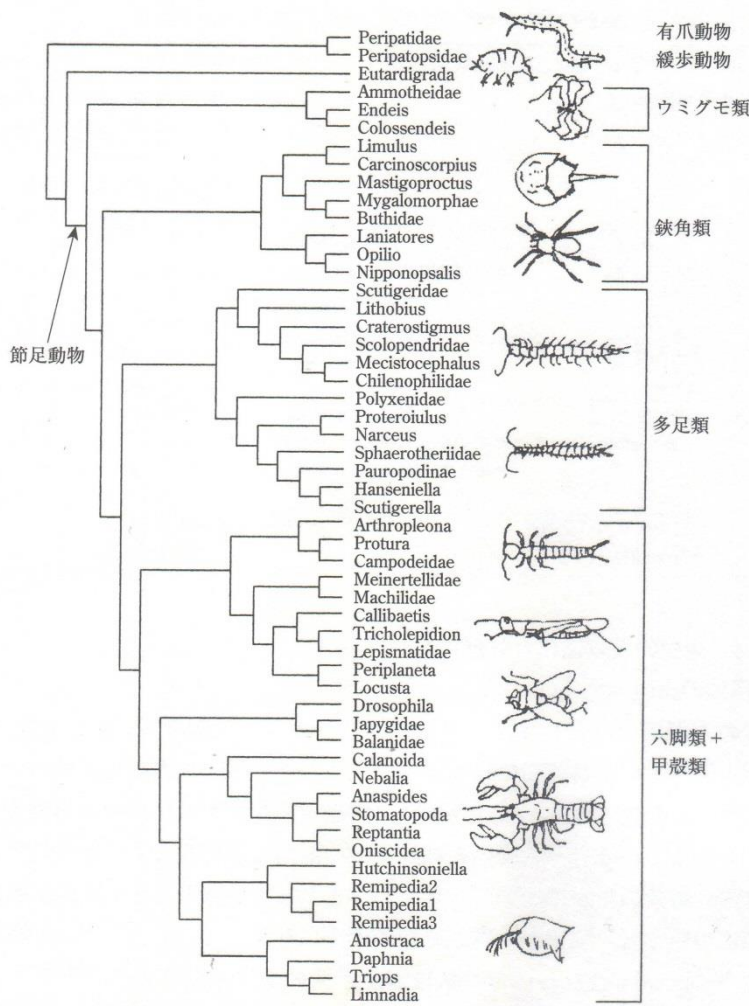


図 1.2.1. 節足動物の系統樹の例. 8 遺伝子座の塩基配列(18S rDNA, 28S rDNA, Histone H3, Small nuclear rRNA U2, Elongation Factor 1 α , RNA polymerase II, Cytochrome c oxidase I, 16s rDNA) に形態学的情報を加えたデータによって解析されたもの。ここでは、ウミグモ類が節足動物の最基部で分枝している(近年の系統解析では、ウミグモ類は、カブトガニ類、クモ類と姉妹群関係となり、鋏角類を構成する結果が一般的である)。 (Giribet et al., 2001 をもと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

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.

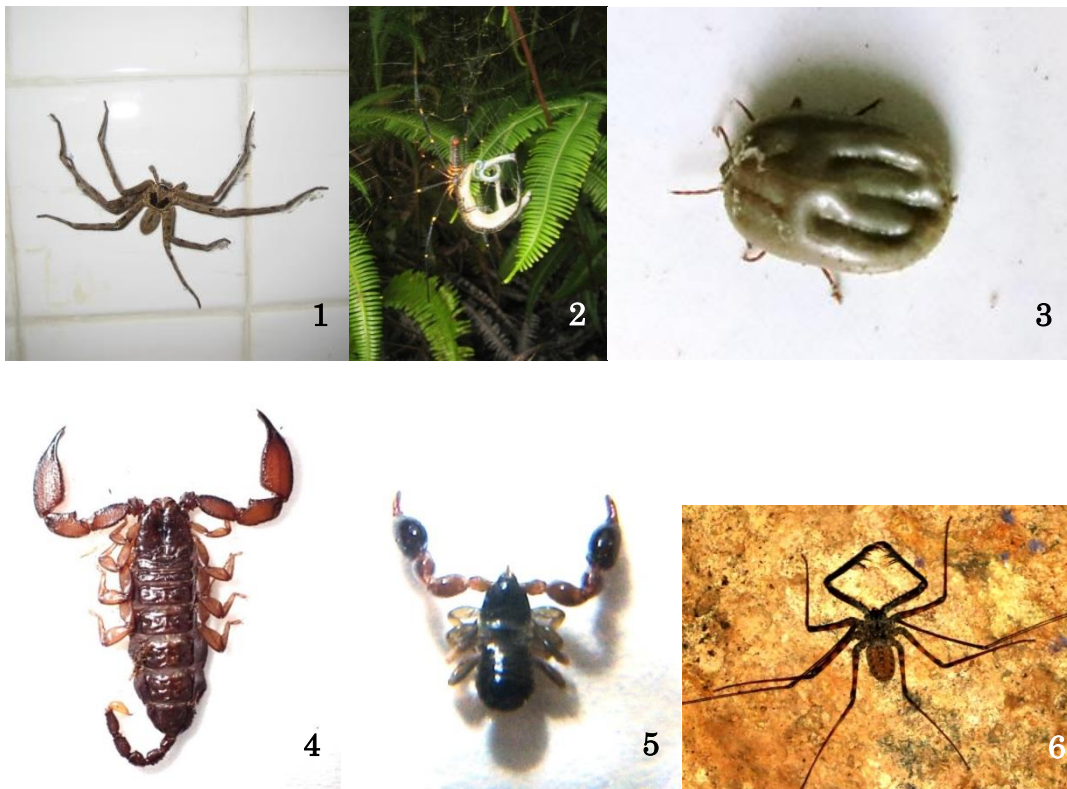


図 1.2.2. 鋏角亜門 Chelicerata クモ上綱 Anachnida の動物. 1, 2, クモ(真正クモ)目 Aranea; 3, ダニ目 Acai; 4, サソリ目 Scorpiones; 5, カニムシ目 Pseudoscorpionida; 6, ウデムシ目 Amblypyga.



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、ムカデエビ+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.

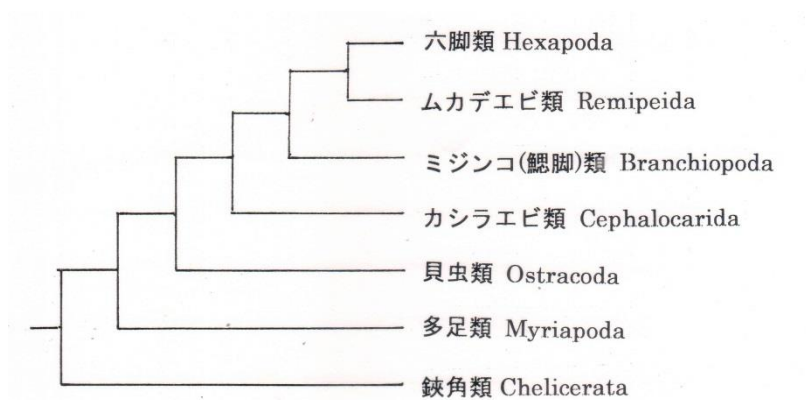


図 1.2.4. 六脚類の系統仮説 (1). ムカデエビ+カシラエビが六脚類の姉妹群となるとする説(Regier et al., 2010). 20 世紀初頭以降、長期に渡って多足類が六脚類の姉妹群とみなされて来たが、現在この見解は否定されている.

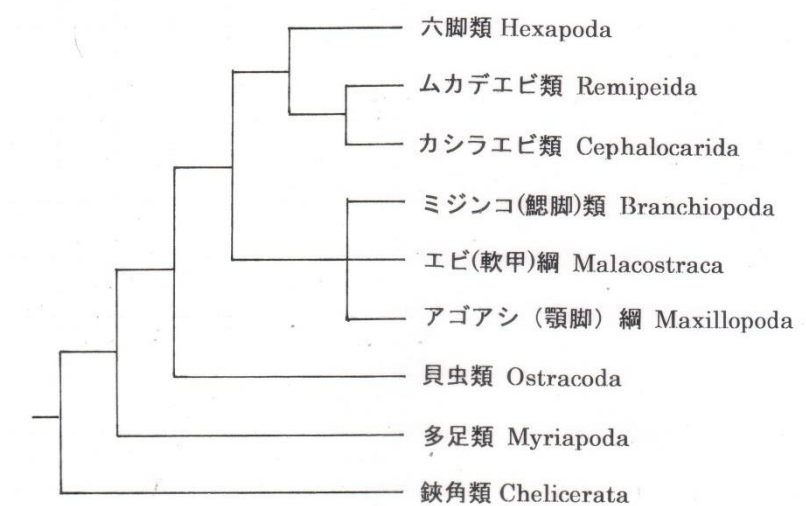


図 1.2.5. 六脚類の系統仮説 (2). (Giribet et al, 2019 を参照. 多足類の系統的位置は Mandibulata 説を採用).

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。

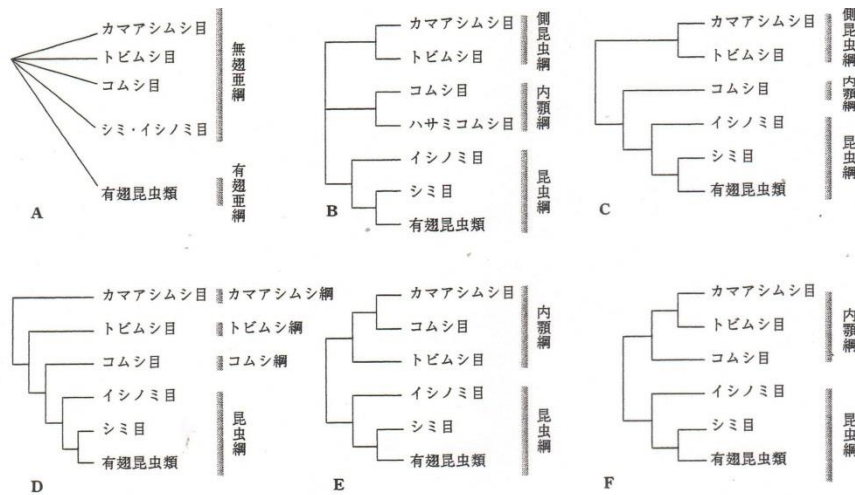


図 1.2.6. 六脚類の系統仮説と高次分類体系. A, 古典的な高次分類体系. B-F, 近年の系統仮説と分類体系 (B, Kristensen, 1991 ; C, Wheeler, et al., 2001; Misof et al., 2014 ; D, Gullan & Cranston, 2004 ; E, Kjer, 2004 ; F, Grimardi & Engel, 2005). 異論が多いのは、取り分けコムシ目の系統的位置に異論が多かったことによる。仮説 D では内顎綱が単系統でないことを主張している。(寺山, 2009 より)。

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。

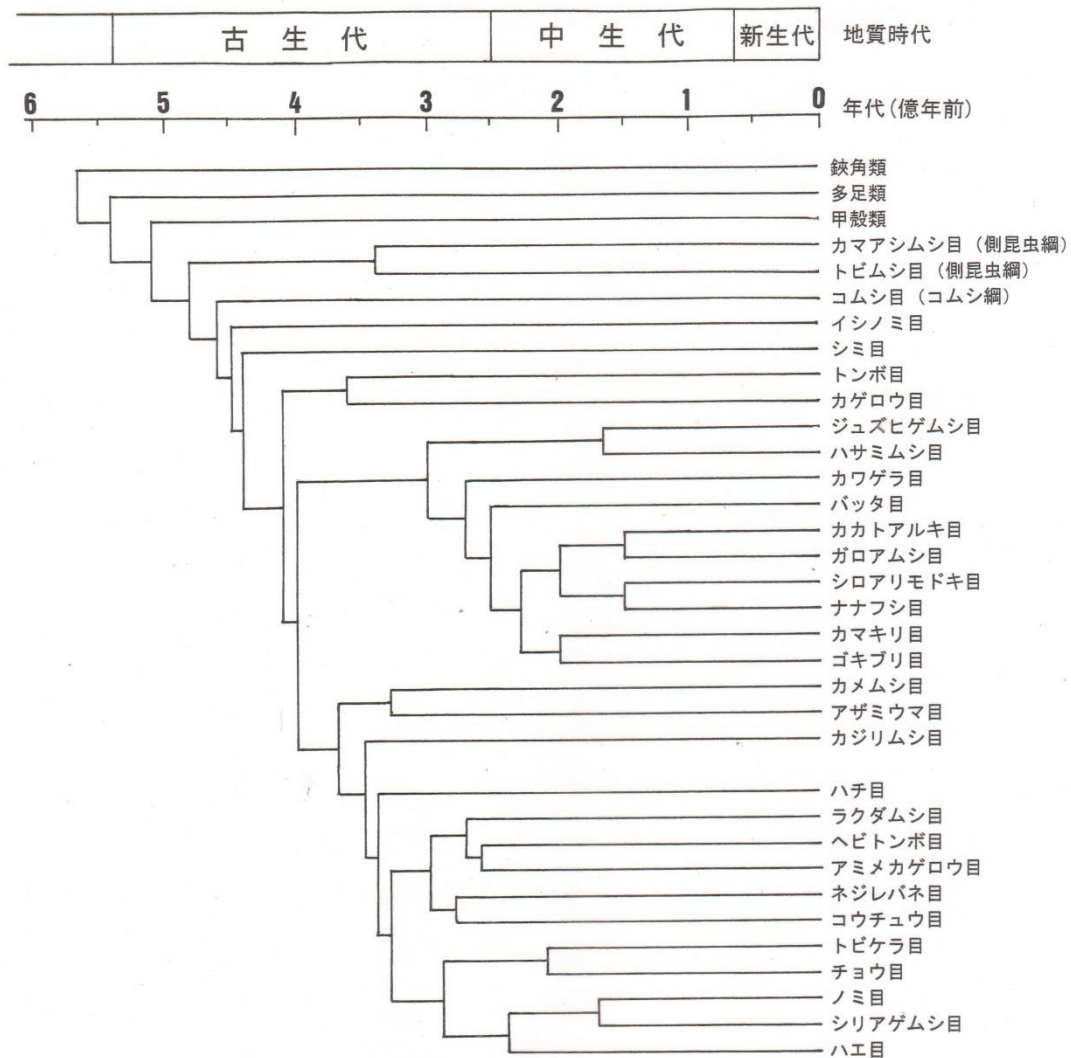


図 1.2.7. Misof et al. (2014)による昆虫類の目レベルでの高次系統仮説。

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．

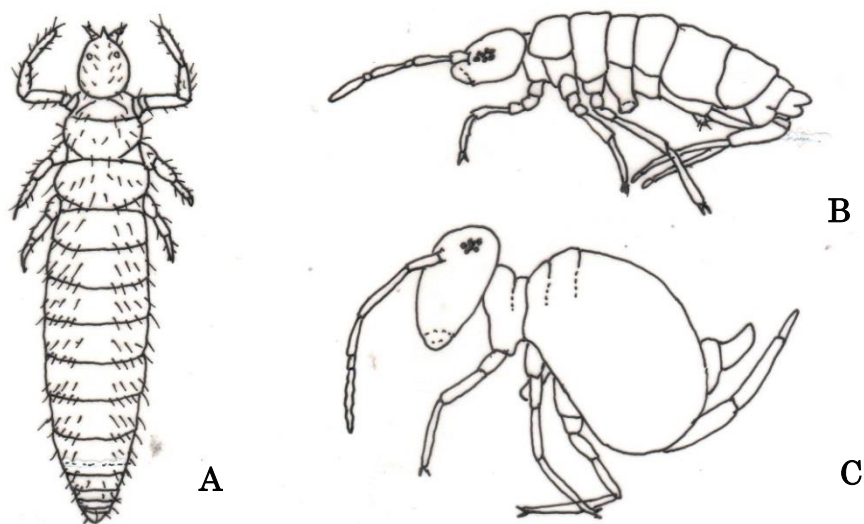


図 1.2.8. カマアシムシ目 Protula とトビムシ目 Collembola. A: カマアシムシ目 Protula, クシカマアシムシ科 Acrentomidae, *Nipponentomon* sp. B, C, トビムシ目 Collembola: B; フシトビムシ科 Isotomidae, *Isotoma* sp., C; マルトビムシ科 Sminthuridae, *Onychiurus* sp.

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。

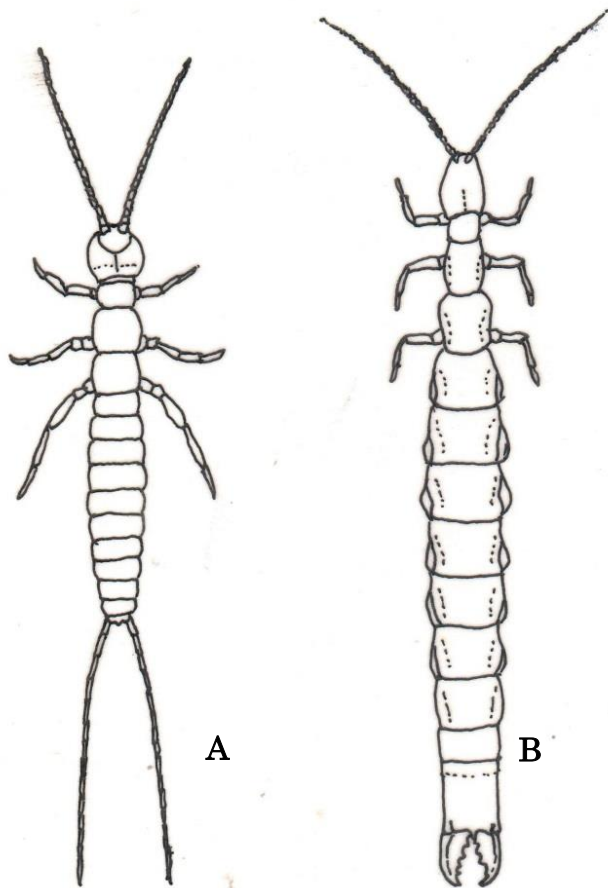


図 1.2.9. コムシ目 Diplura. A; ナガコムシ科 *Campodeidae*, *Campodea* sp., B; ハサミコムシ科 *Japygidae*, *Japyx* sp.

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 ニ翅類 (=ハエ目 Diptera)

B. Pterota simul et Apterata 有翅・無翅類

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

C. Apterata 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。

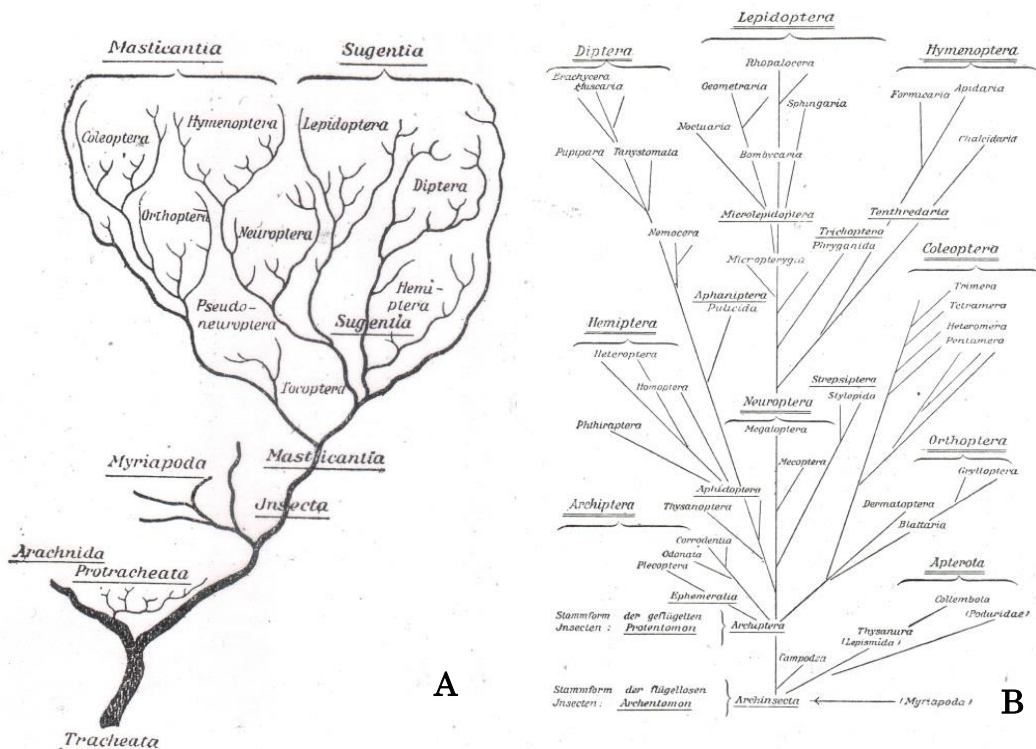


図 1. 2. 10. ヘッケルの昆虫類の系統樹. A: 1866年に発表された本図は、昆虫類で示された初の系統樹となる. B: ヘッケルは1896年に、より詳細な昆虫類の系統樹を発表している.

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既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

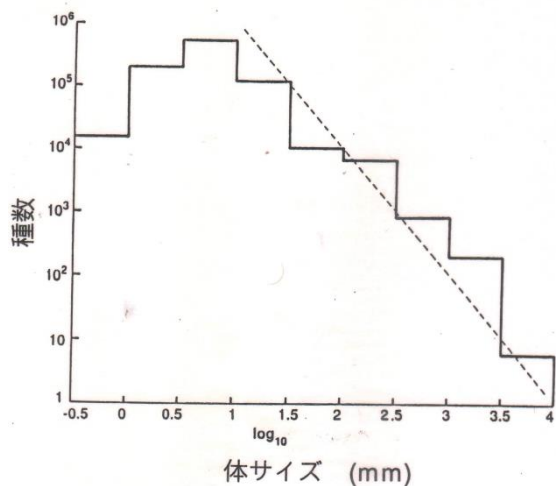


図 2.1.1. 陸上動物の体サイズ(体長; L)と種数(S)の関係. 両対数に変換して $S \sim L^{-2}$ の関係式が示される. この関係式に従うと, 小型の動物は, 膨大な種数が地球上に生息することになり, かつ圧倒的に記載されていないことになる. (May, 1988 による).

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。

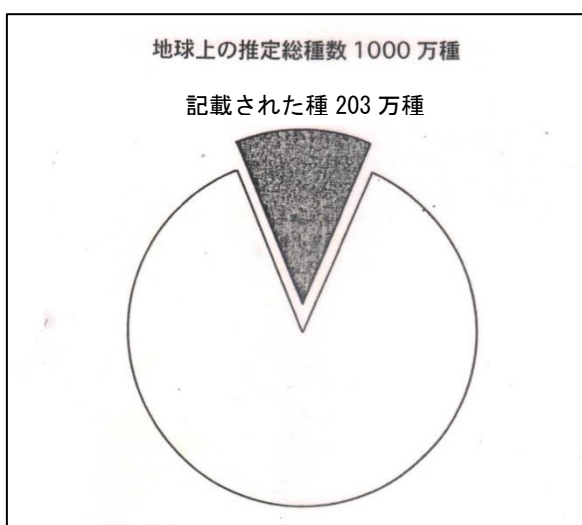


図 2.1.2. 地球の生物相の解明率。地球上の推定総種数を1000万種とした場合。

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皮肉る研究者さえいる。

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。

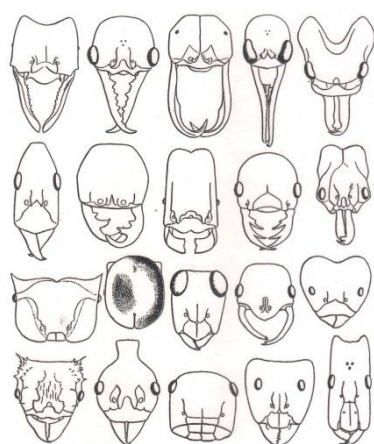


図 2.1.3. アリの頭部. 正面観からの図. ここに描かれた 20 種のアリは現存するアリ類 13,835 種(2020 年 10 月)のわずか 700 分の 1 の数でしかない. (Wheeler, 1910 より).

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

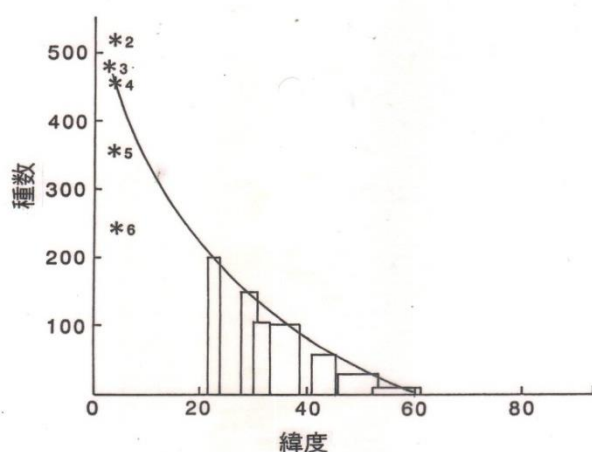


図 2.1.4. アリ類の緯度と所産種数との関係. アジア地域(カムチャッカから熱帯アジア)における多様性の緯度傾斜. *2~*6: マレー半島およびボルネオ島の各熱帯多雨林での種数.

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。

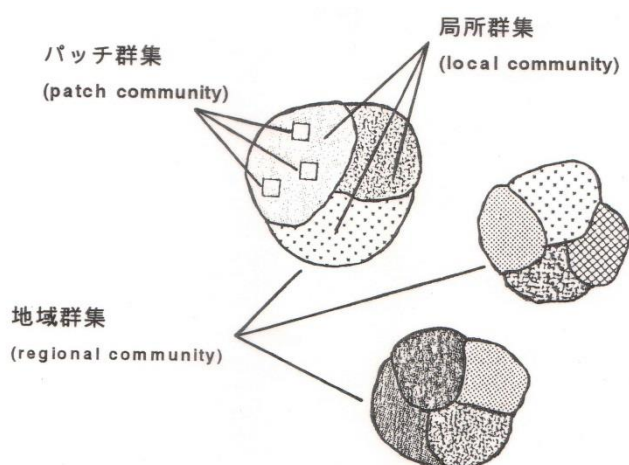


図 2.1.5. 生物群集の階層構造。地域群集が複数の局所群集を含み、局所群集が複数のパッチ群集を含むと言った階層構造をなす。

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)を用いる場合が多い (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

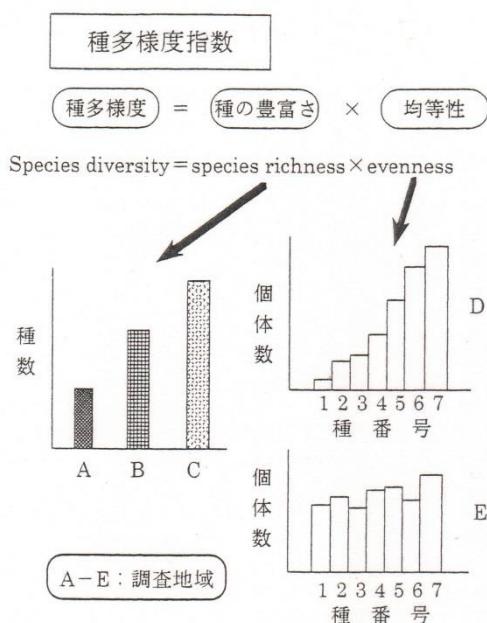


図 2.1.6. 種多様度指数の概念. 種多様性は, 基本的に群の中の種の豊富さ(species richness)と各種の間の均等性(evenness)とを結合させた統計量である. A-C 地域を種数で比較した場合, 種数の多い C 地域の多様性が最も高いと判断される. また, D 地域と E 地域との比較では, 種数と個体数関係における均等性の高い E 地域の方が異なった種との遭遇確率が高く, より多様であると判断される.

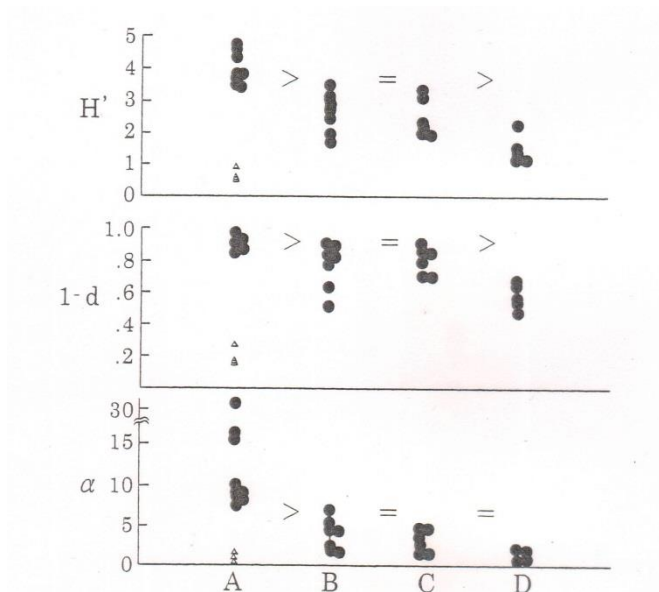


図 2.1.7. 日本、台湾の 5 タイプの樹林におけるアリ群集の種多様度. H' : シャノン-ウィーナー (Shannon-Wiener) 関数, $1-d$: シンプソン(Simpson)多様度, α : フィシャー(Fisher)の多様度 α . A: 亜熱帯多雨林 (台湾, 琉球列島), B: 暖温帯照葉樹林 (本州), C: 冷温帯夏緑樹林 (本州, 北海道), D: 寒温帯(亜寒帯)針葉樹林 (本州). Δ : マングローブ林 (琉球列島). $>$: 有意差あり, $=$: 有意差なし.

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 $S(100)$, $S'(n)$ (およびこれらと関連する 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 _{MN}	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, 1976; 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}	$[1-\sum(xi/N)^2]/[1-\sum(xi/N)^2]_{\max}, (=1-\sum(xi/N)^2/N^2/(1-1/s))$	Itow, 1990	#1
17) Δ1	$[N/(N-1)] \cdot [1-\sum(xi/N)^2]$	Hurlbert, 1971	#1, 2
18) λ(v)	$\lambda(v) \cdot \ln[1+(e^{1/\lambda(v)}-1)N]$	Kobayashi, 1979, 1980, 1981	#1, 3
19) D _K	$Q[1-\{Q/(Q-1)^{1/A(v)}N\}^{-A(v)}]$	Kobayashi, 1981	#1, 3
20) K _T	$(1/2X_{s1} + \sum x + 1/2X_{s2})/[\ln(R2/R1)]$	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' [*]	$-\sum(xi/N)[\ln(xi/N)] + A/[2N + (A/3.3)], A=S+S_1[S/S-S_1],$ (≡ logβ + 0.45)	Morisita, 1996	#3
24) H' _h [*]	$-\sum(xi/N) \ln(xi/N) + S-1/N[1+\{(S-1)/N\}^2]$	Morisita, 1996	#3
25) H' _β [*]	logβ + 0.45	Morisita, 1996	#3
26) ExpH' [*]	e ^{H'}	Sheldon, 1969	#1
27) ExpH' _h [*]	e ^{H'_h}	Morisita, 1996	#3
28) ExpH' _h [*]	e ^{H'_h}	Morisita, 1996	#3
29) ExpH' _β [*]	e ^{H'_β}	Morisita, 1996	#3
30) Exp1/2H' [*]	e ^{1/2H'}	Morisita, 1996	#3
31) Exp1/2H' _h [*]	e ^{1/2H'_h}	Morisita, 1996	#3
32) Exp1/2H' _β [*]	e ^{1/2H'_β}	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 _c 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)	$\Sigma \left\{ 1 - \left[\frac{\binom{N-xi}{n}}{\binom{N}{n}} \right] \right\}$	Hurlbert, 1971	
38) S(100)	$\Sigma \left\{ 1 - \left[\frac{\binom{N-xi}{100}}{\binom{N}{100}} \right] \right\}$	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	$a x_n = b + \ln n$ (1/a が多様度を表す)	Motomura, 1932	#1, (\$1)
44) c	$S_n = c/n^m$ (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/I _x	$1/Q \cdot [\Sigma xi(xi-1)/N(N-1)]$	Morisita, 1996	#1, \$2
47) √1/I _x	$\sqrt{1/Q \cdot [\Sigma xi(xi-1)/N(N-1)]}$	Morisita, 1996	#1, \$2
48) D _w	$[S(S-1)/N](1 - n/N)^{S-2}$	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	$\Delta 1/\Delta max$	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

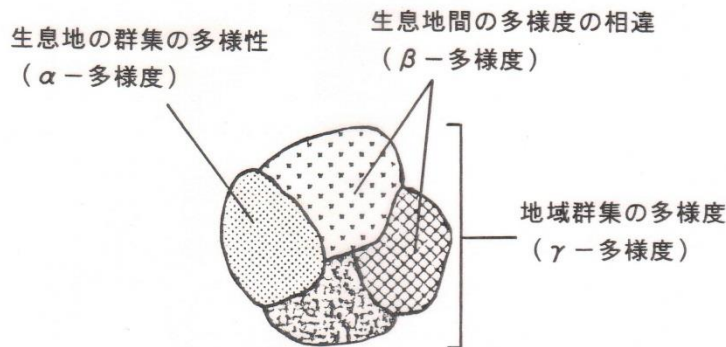


図 2.1.8. 生物群集における多様性の区分. α -, β -, γ -多様度.

まった地域群集の多様性を γ -多様度(γ -diversity)と呼んだ. これらの多様度間の関係は $\gamma = \alpha + \beta$ 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, $H'\beta = H'\gamma + H'\alpha$ 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。

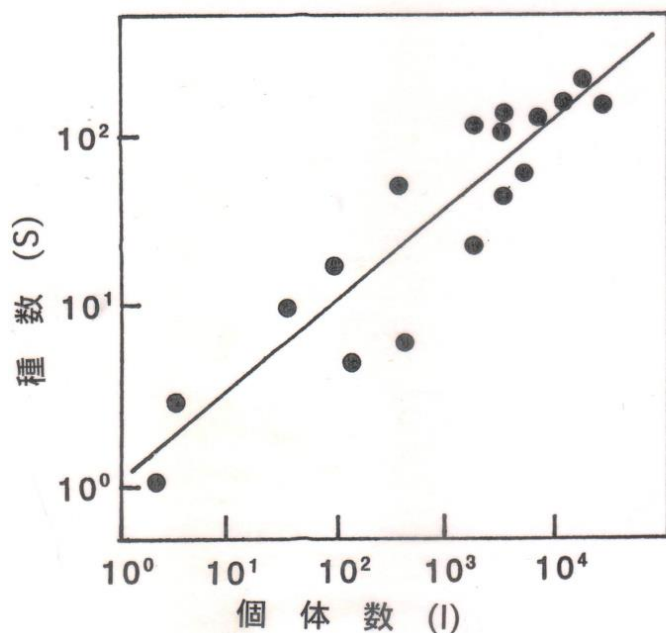


図 2.1.9. 昆虫類の種数と個体数との関係 (Siemann et al., 1996 より作成).

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言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	$a x^c / (b + x^c)$	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

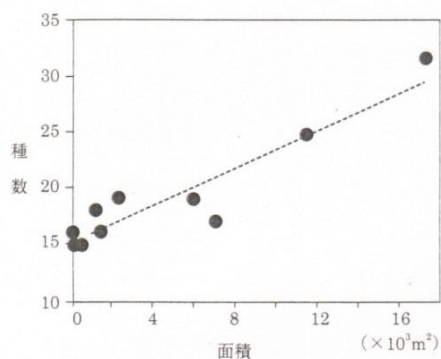


図 2.1.10. 小規模面積における種数・面積関係. 孤立林における面積とアリの所産種数. (橋本他, 1994 より).

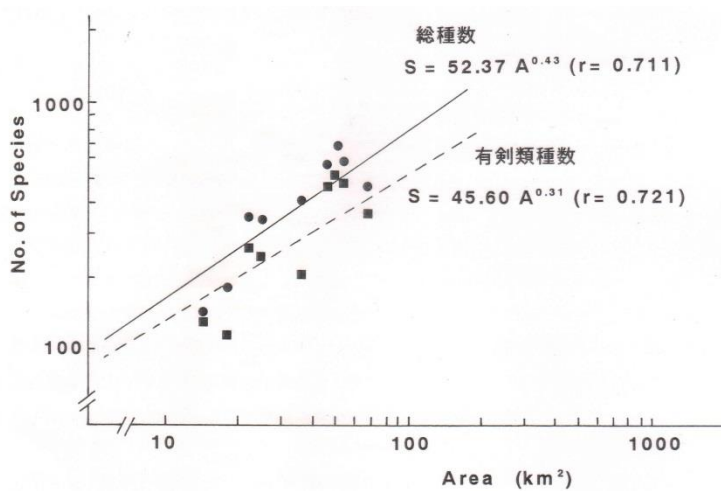


図 2.1.11. 中規模面積における種数・面積関係. 埼玉県の市町村単位での有剣ハチ類の種数(有剣類種数)ならびに有剣ハチ類+アリ類(総種数)の種数.

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.

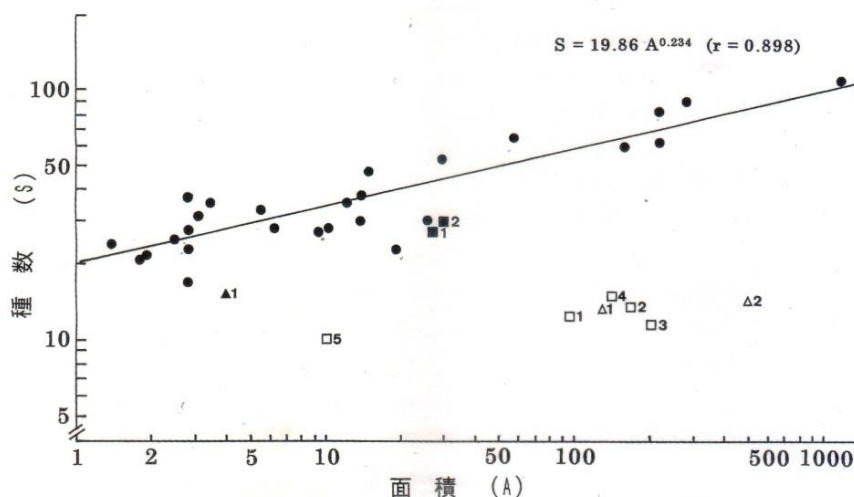


図 2.1.12. 沖縄県の島嶼におけるアリ類の種数・面積関係. ▲1: 尖閣諸島釣魚島, ■1: 大東諸島北大東島, ■2: 大東諸島南大東島. □1~□5: 北海道の島嶼, □1: 礼文島, □2: 利尻島, □3: 色丹島, □4: 奥尻島, □5: 渡島大島, △1, △2: マリアナ諸島, △1: サイパン島, △2: グラム島.

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、温量指数、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れば、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。

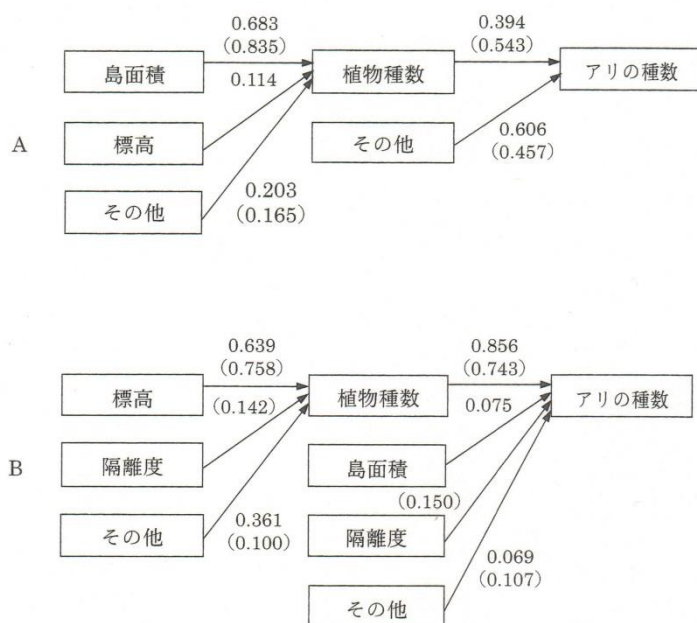


図 2.1.13. 重回帰分析によるパス・ダイアグラム。A：本州，四国，九州周辺の島嶼(n=14) B：琉球列島(n=10)。数字は寄与率を表し，括弧なしのものが無変換データによるもので，括弧中のものが対数変換データによるものである。

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。

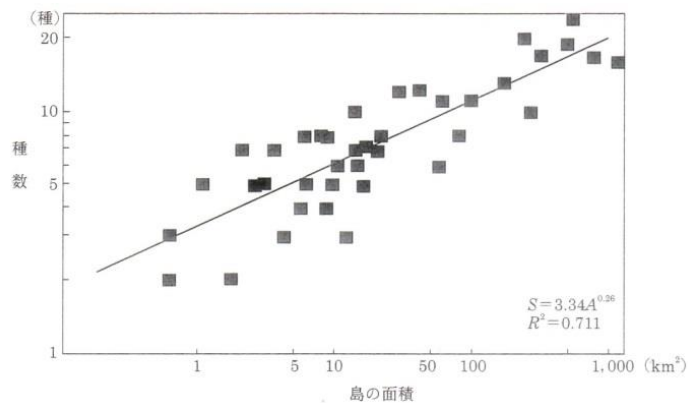


図 2.1.14. 琉球列島におけるスズメバチ科の種数と島の面積の関係。面積 30km²以下の島からの記録は全てドロバチ類とアシナガバチ類となる。(寺山・山根, 1999 より)。

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。生物地理区が存在は、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 Gondwana 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 Gondwana 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 (European) 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 Sclater 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)。

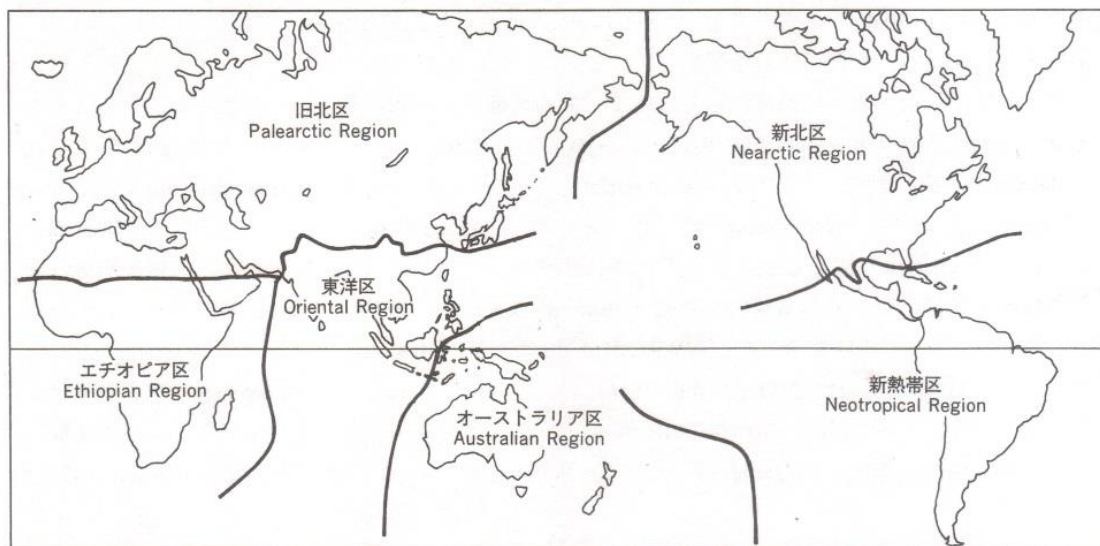


図 2.2.1. ウォレス (Wallace, 1876) による動物地理区。

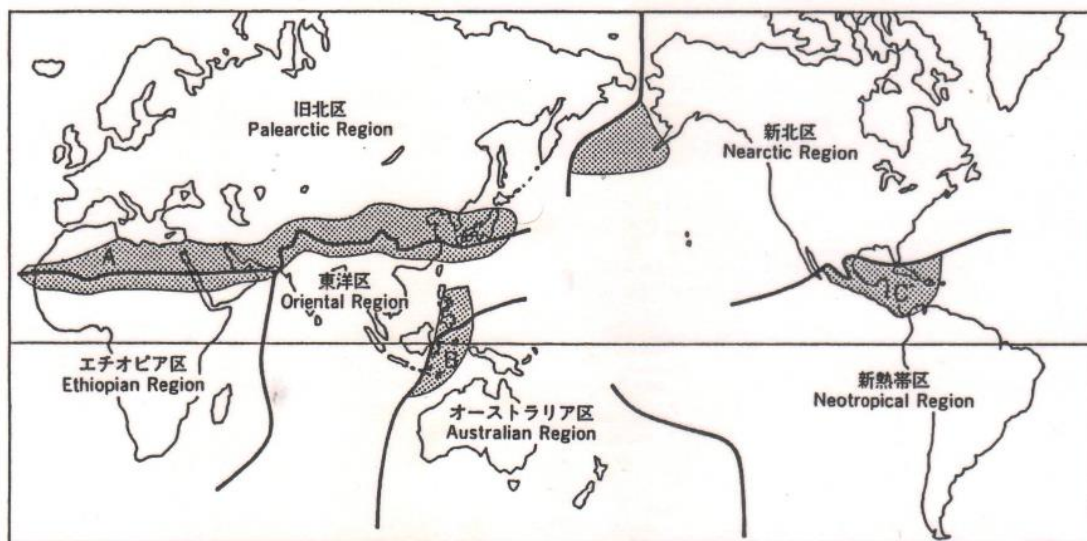


図 2.2.2. ウォレスの動物地理区に推移帯を加えた動物地理区。A, サハラ・イラン推移帯+中国・ヒマラヤ推移帯; B, ウォラシア; C, カリブ推移帯。

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。

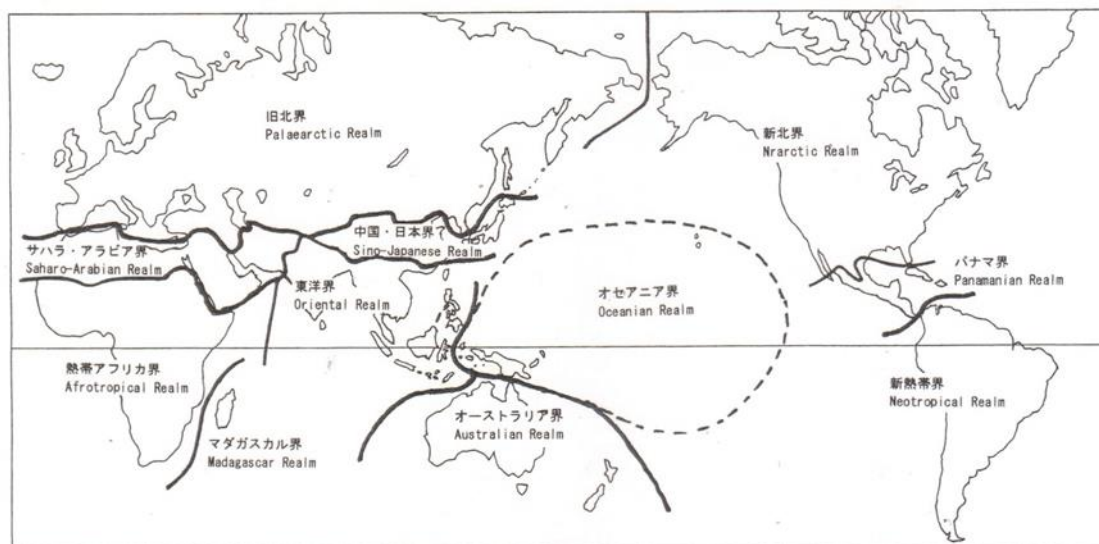


図 2.2.3. Holt, et al. (2013a)による動物地理区。世界の両生類、非海洋性鳥類及び陸生哺乳類の分布データの解析結果から、陸生動物相を 11 界 20 区に区分した。

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

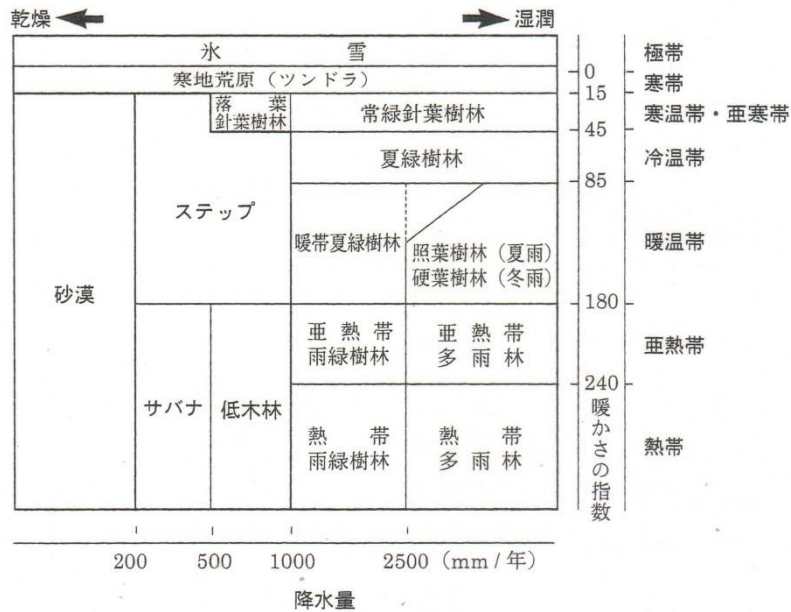


図 2.2.4. 世界の気候と植物群系の関係. (Odum, 1971; Whittaker, 1975 に基づく).

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質(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、日本は年間降水量が多いことから、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、

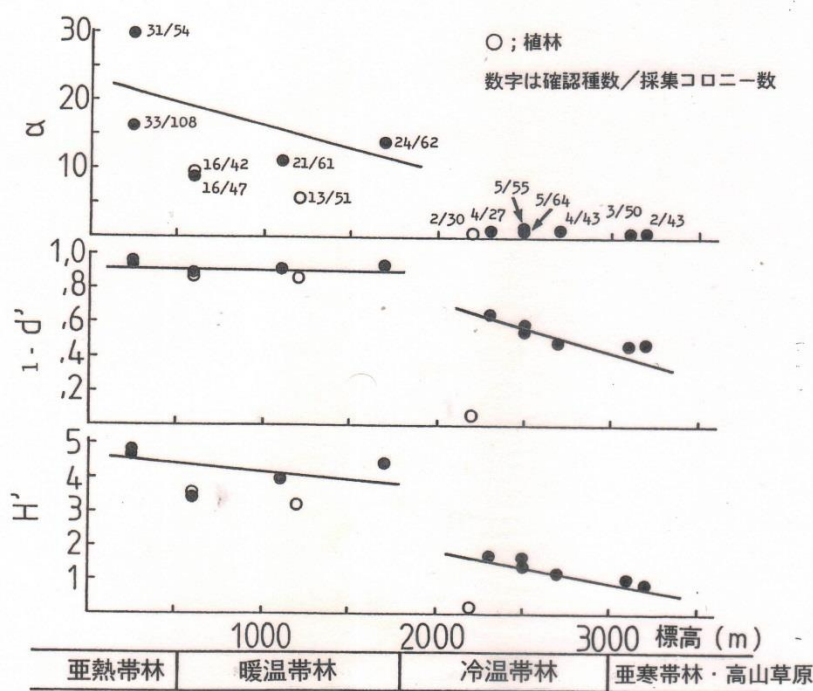


図 2.2.5. 標高に対応した植生の変化とアリ群集の多様性の比較(台湾)。暖温帯林と冷温帯林の間でアリ群集の種多様性にギャップが存在することが分かる。H' : シヤノン-ウィーナー(Shannon-Wiener)関数, $1-d$: シンプソン(Simpson)多様度, α : フィシャー(Fisher)の多様度 α 。

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

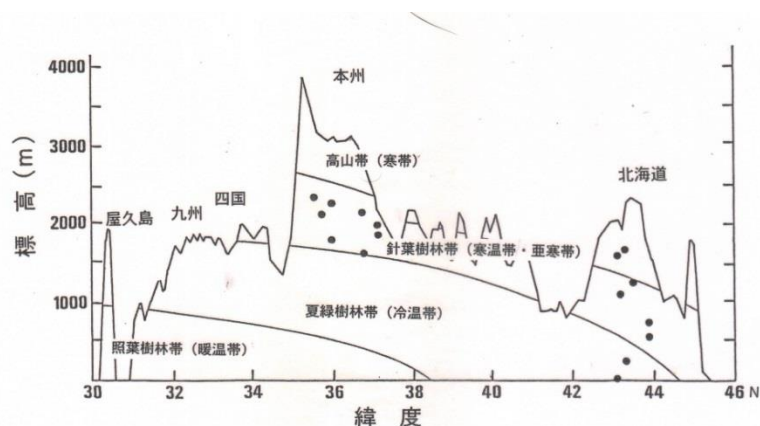


図 2.2.6. 日本の植物群系の水平分布と垂直分布。●は亜高山性の昆虫、カラフトクロオオアリ *Camponotus sachalinensis* の分布(本種の分布域が針葉樹林帯に対応している)。

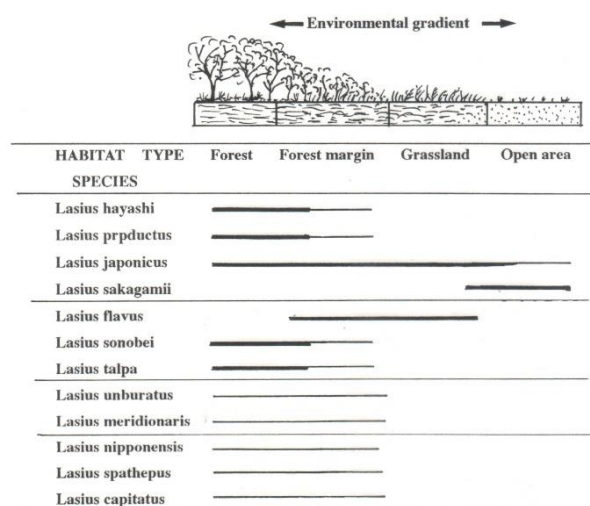


図 2.2.7. ケアリ属 *Lasius* 各種の植物群落に対応した分布例。

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。

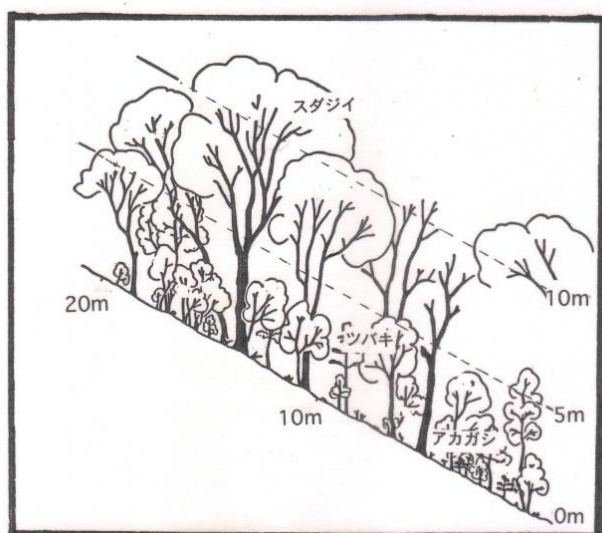


図 2.2.8. 暖帯照葉樹林の構造断面図。森林内にもさまざまな微環境があり、昆虫類はそれぞれの生息場所をもつ。一般的に、樹林内の生息場所から大きく樹上性昆虫類と地表性昆虫類に大別される。

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の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。

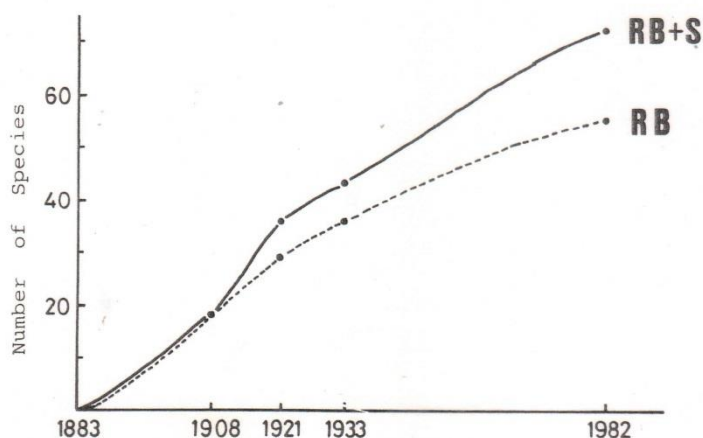


図2.2.9. インドネシアのクラカタウ諸島における有剣ハチ類の種数の変化. RB: Rakata Besar 島; RB+S, Rakata Besar 島+Sertung 島. (Yamae, 1983).

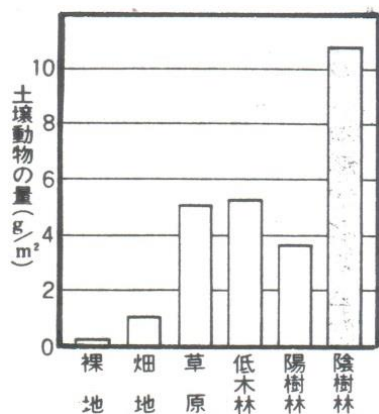


図2.2.10. 植物群落の遷移に基づく土壌動物量の変化。

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。

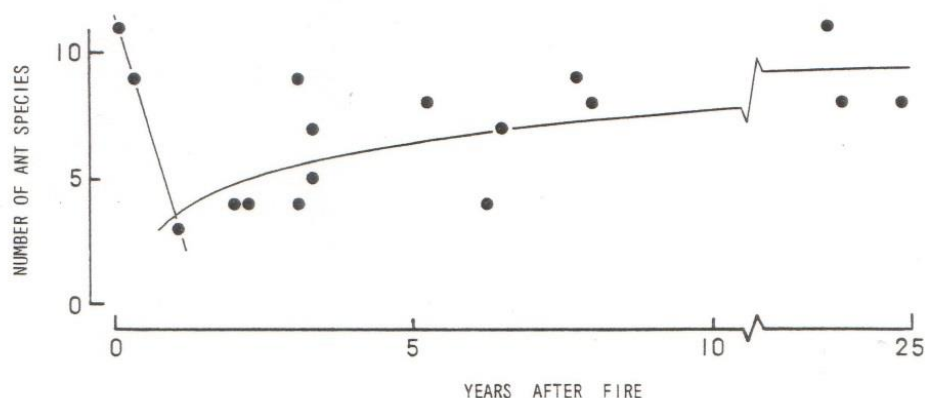


図 2.2.11. アカマツ林の山火事後のアリ類の種数の回復。(Touyama, 1996).

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。

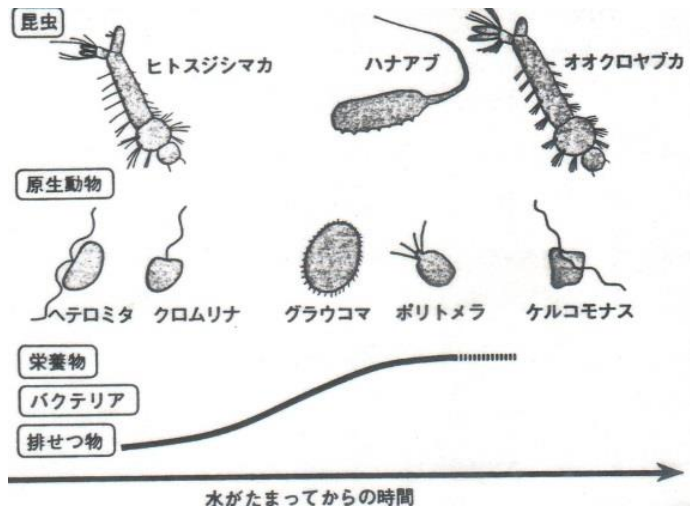


図 2.2.12. 竹の切り株のたまり水の中での微小遷移. (茂木, 1999 より).

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。

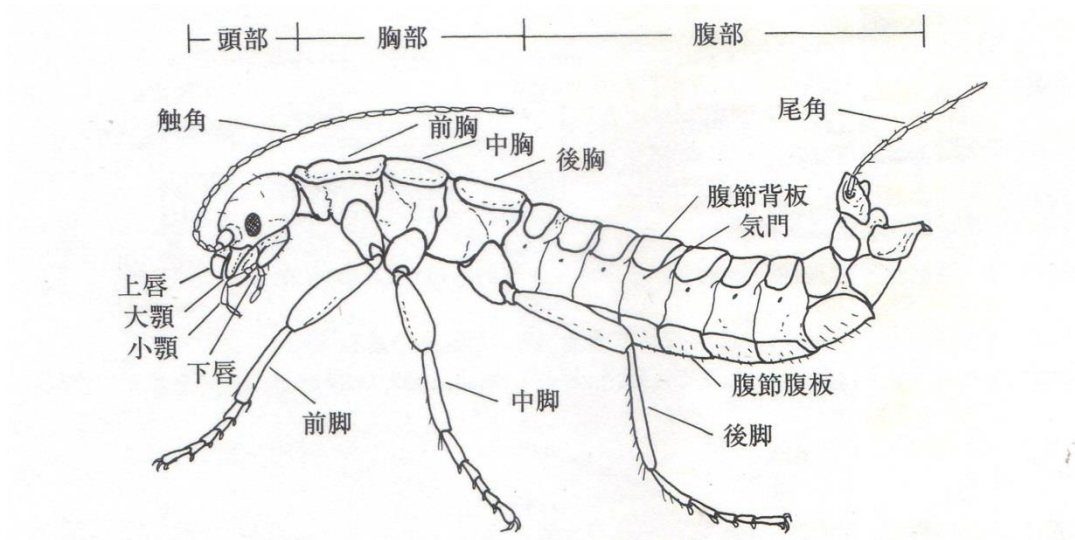


図 2.3.1. 昆虫の基本体制. ガロアムシ目. 本目の現存種の成虫は、二次的に翅が退化消失している。(Grimaldi & Engel, 2005 を参考に作図).

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 *Pheganystris 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．

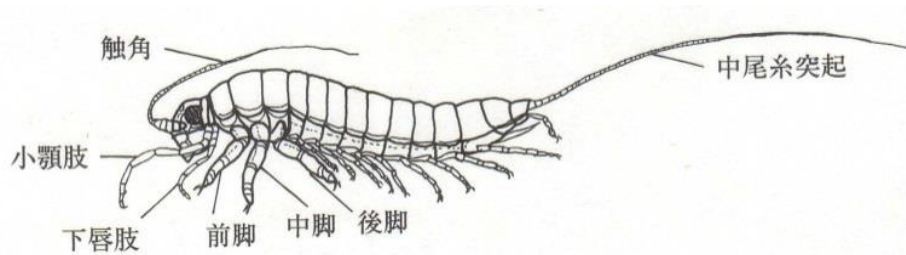


図 2.3.2. 昆虫類の祖先形態を示すと考えられる化石目，ムカシシミ目 Monura の一種の復元図．石炭紀層か得られたもので，小顎肢，下唇肢は発達し，腹部には脚を持つ．また，脚の転節は2節からなっている．(Kukalová-Peck, 1987; Daly et al., 1998 を参考に作図)．

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)。

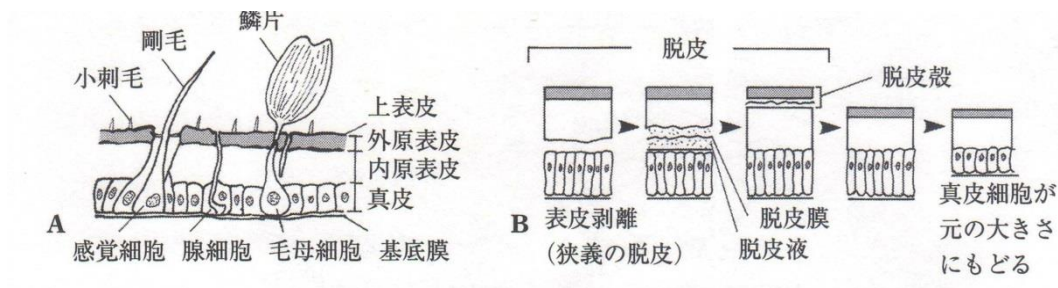


図 2.3.3. 皮膚の基本構造(A)と脱皮の過程(B). (Snodgrass, 1935; Wigglesworth, 1954; Richards & Davies, 1959; Daly et al., 1998 を参考に作図).

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

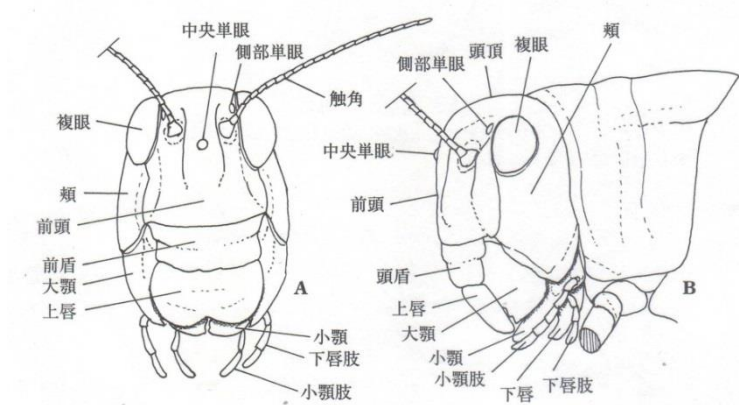


図 2.3.4. 頭部の模式図. トノサマバツタ *Locusta migratoria*; A, 正面; B, 側面.

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。

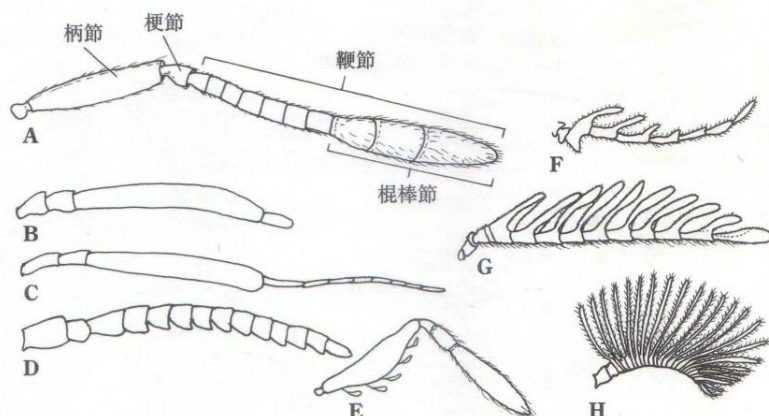


図 2.3.5. 触角の模式図. ハチ目の触角の例: A, アリ科; B, ヨフシハバチ科; C, ナギナタハバチ科; D, ハバチ科; E, アリ科; F, ハバチ科; G, アリガタバチ科; H, マツハバチ科. (F, H, Ross et al., 1982 を参照して作図).

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)。

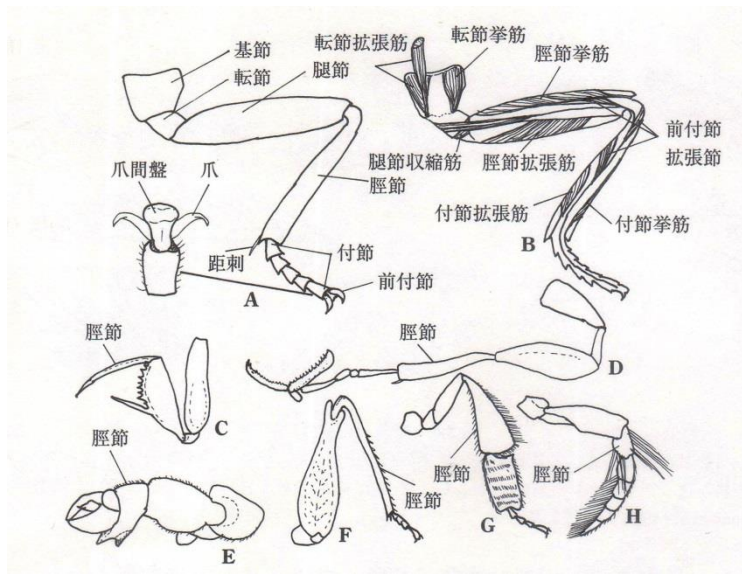


図 2.3.6. 脚の模式図. A, 外部形態; B, 筋肉系; C, カマキリモドキの前脚; D, カマバチの前脚; E, ケラの前脚; F, バッタの後脚; G, ミツバチの後脚; H, ゲンゴロウの後脚. tは脛節を示す. (B, Brusca & Brusca, 1990 を参考に作図).

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

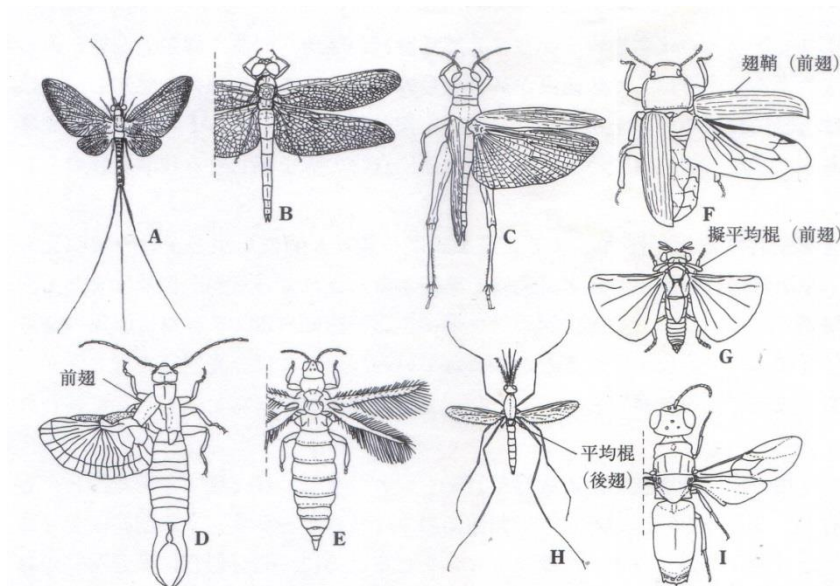


図 2.3.7. 昆虫の翅の模式図. A, カゲロウ目; B, トンボ目; C, バッタ目; D, ハサミムシ目; E, アザミウマ目; F, コウチュウ目; G, ネジレバネ目; H, ハエ目; I, ハチ目. (A, Richards & Davies, 1959; B, D, E, G, Gullan & Cranston, 2005; C, F, H, Daly et al., 1998 を参考に作図).

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。

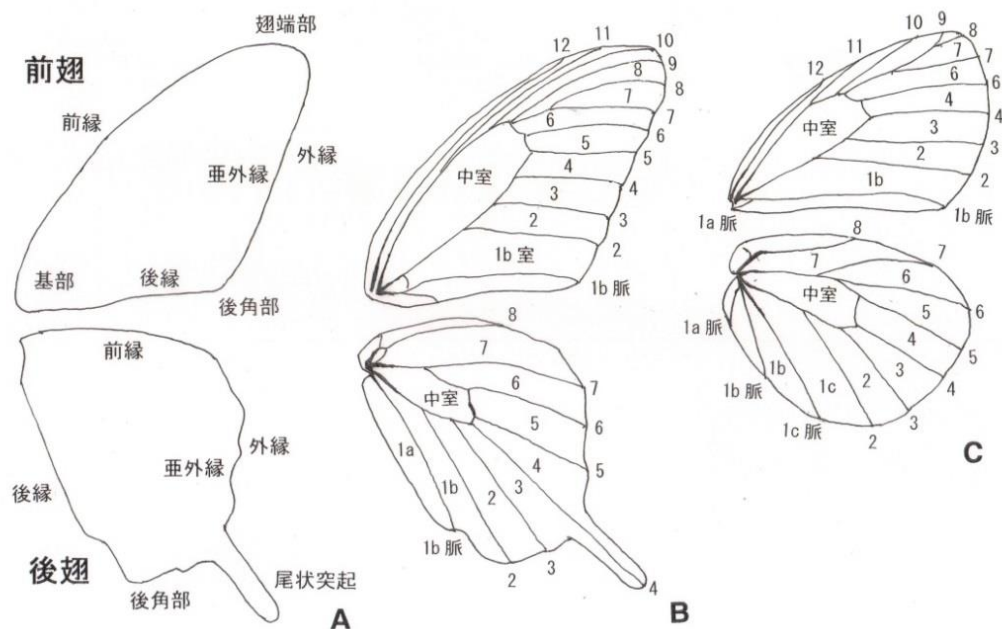


図 2.3.8. A. アゲハチョウ科の翅の部位の名称. B. アゲハチョウ科, 翅脈と翅室の名称. C. シロチョウ科, 翅脈と翅室の名称. B, C は Herrich-Schäffer 式で翅脈と翅室を示した。

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。

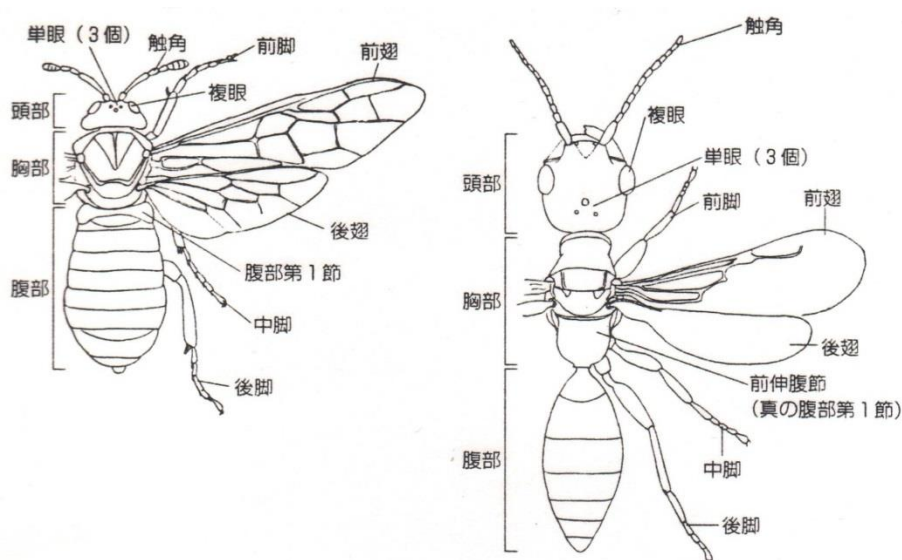


図 2.3.9. ハチ目の基本形態. 左: 広腰類. 右: 細腰類. (寺山, 2004 より).

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(middlegut)、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。

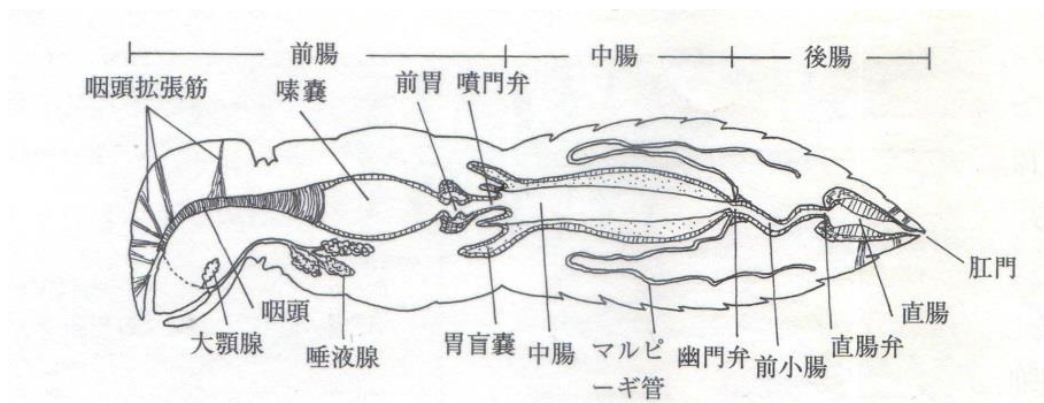


図 2.3.10. 消化器官と排出器官の模式図。(Snodgrass, 1935; Wigglesworth, 1972; Ross et al., 1982; Brusca & Brusca, 1990 を参考に作図).

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。

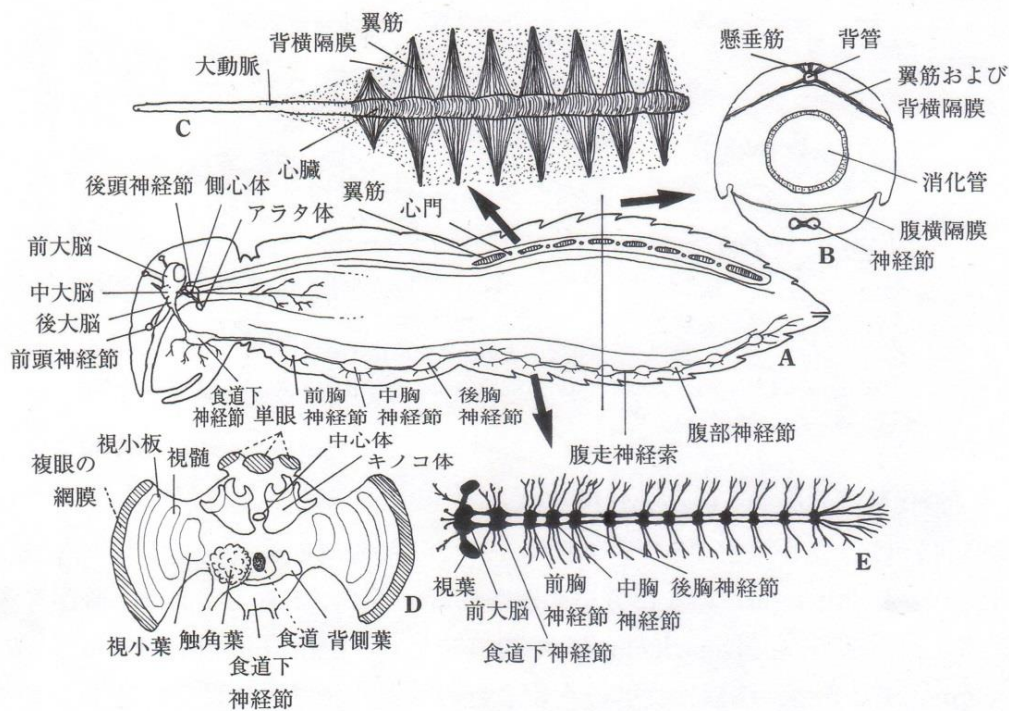


図 2.3.11. 神経系と循環器官の模式図. A, 縦断面; B, 腹部横断面; C, 心臓; D, 脳; E, 中枢神経系. (Snodgrass, 1935; Wigglesworth, 1972; Richards & Davies, 1959; Chapman, 1971; Bicker et al., 1987; Ross et al., 1982 を参考に作図).

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。

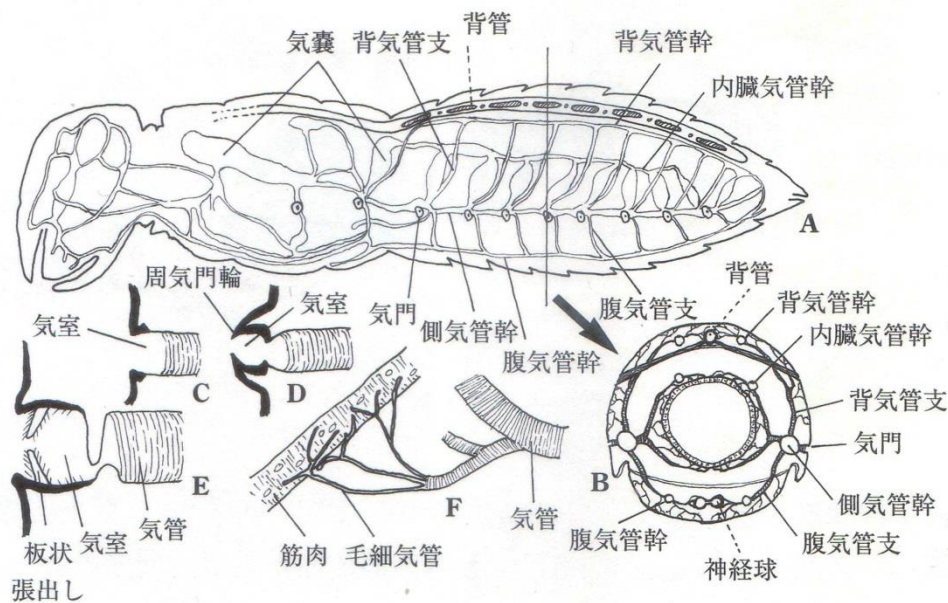


図 2.3.12. 呼吸器官の模式図. A, 縦断面; B, 腹部横断面; C-E, 各種気門; F, 毛細気管. (Packard, 1898; Snodgrass, 1935 を参考に作図).

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。

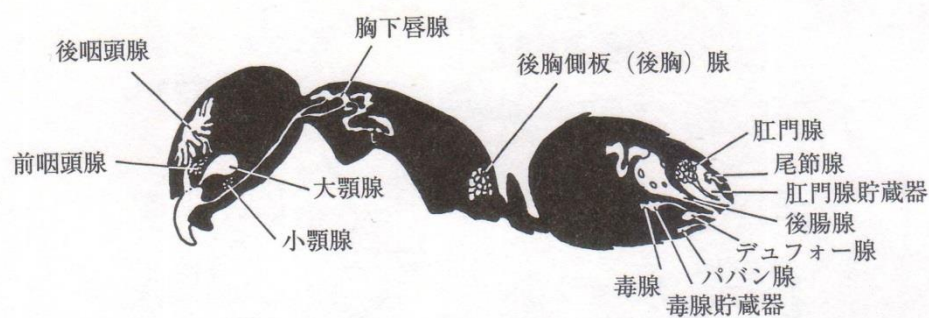


図 2.3.13. アリの外分泌腺の模式図。(Wilson, 1971 を参考に作図).

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、

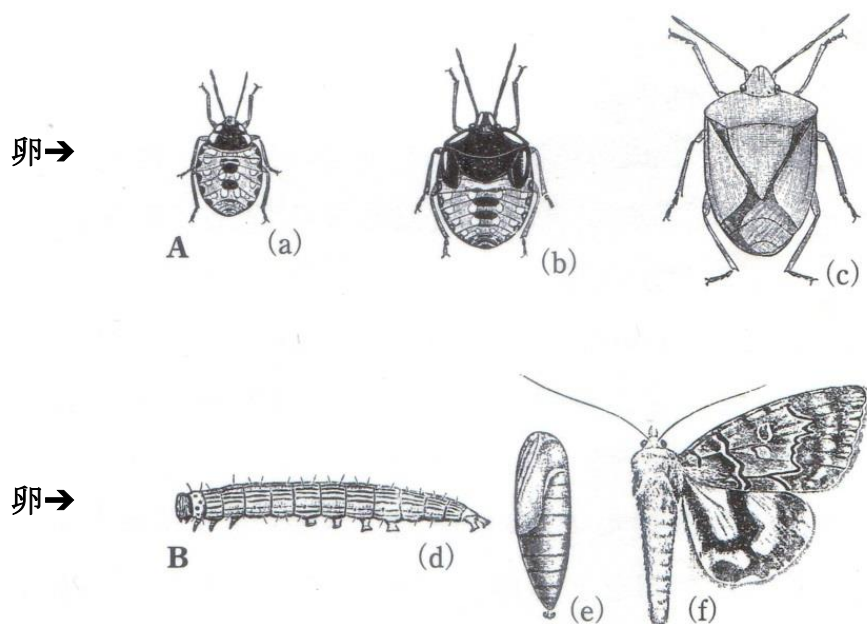


図 2.3.14. 昆虫の変態様式. A: アオクサカメムシ *Nezara antennata*(不完全変態), B: キシタバ *Catocala patala* (完全変態). a, b, 幼虫 ; c, 成虫 ; d, 幼虫 ; e, 蛹 ; f, 成虫. (三宅, 1919 より).

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).

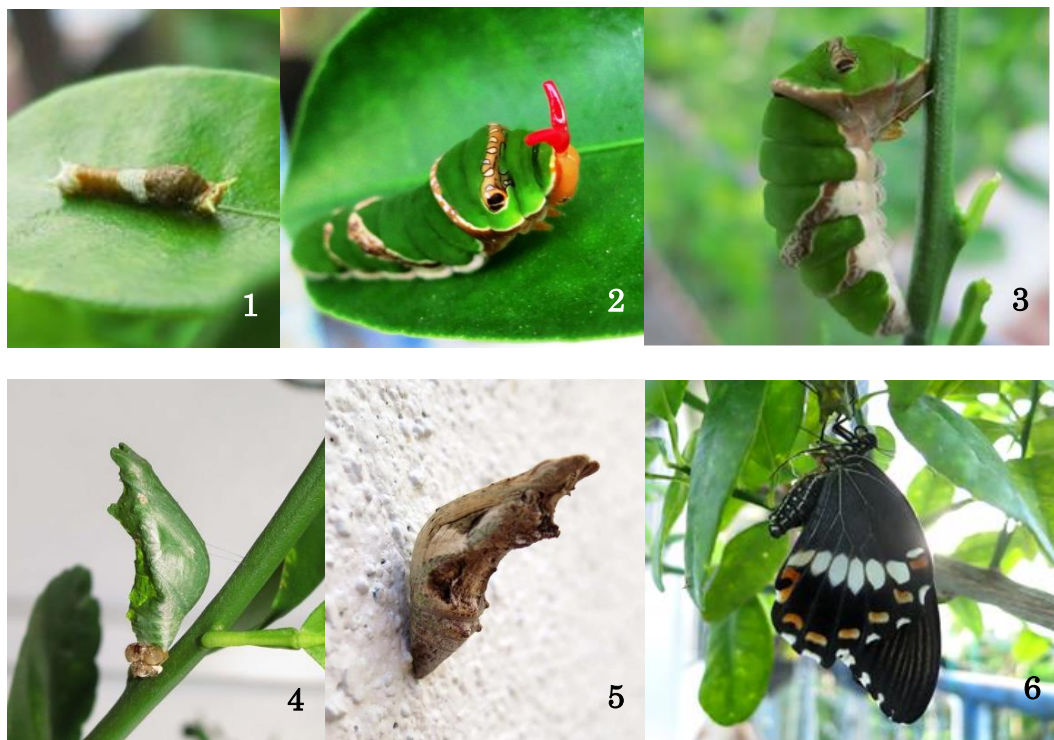


図 2.3.14. オナシシロオビアゲハ *Papilio alphenor* の成長に伴う変態(完全変態). 1: 若齢幼虫. 1-4 齢幼虫までは黒と白の色彩で、鳥の糞に擬態しているとされている. 2: 終齢(5 齢)幼虫. 終齢幼虫になると色彩が大きく変わる. アゲハチョウ科の多くは、頭部に臭角と呼ばれる、強い臭いを放つ突起を持っており、アリ等の外敵から攻撃を受けると、臭角を突き出す. 3: 前蛹. 4, 5: 蛹(帯蛹型である). 本種の蛹は蛹化する場所によって、緑色か褐色かになる. 6: 羽化した成虫.

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．

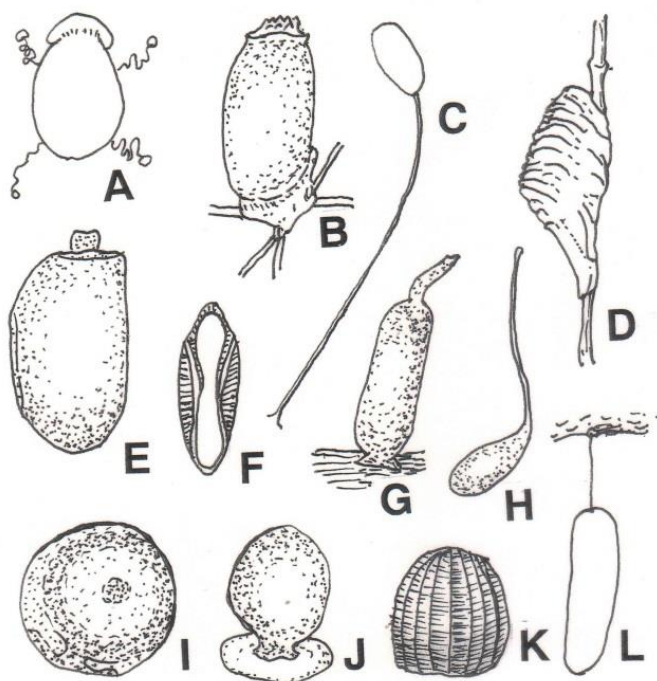


図 2.3.15. 昆虫の卵. A: カゲロウ, B: コロモジラミ(体毛に付着させて産み付けられる), C: クサカゲロウ(細い柄の先端に卵が置かれる), D: カマキリの卵のう, E: エダナナフシ, F: シナハマダラカ, G: センブリ, H: ヤドリコバチ, I: タケカレハ, J: カワゲラ, K: オオムラサキ, L: フトフタオビドロバチ(巢内の天井に吊り下げる). (石原, 1957 より略写).

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).

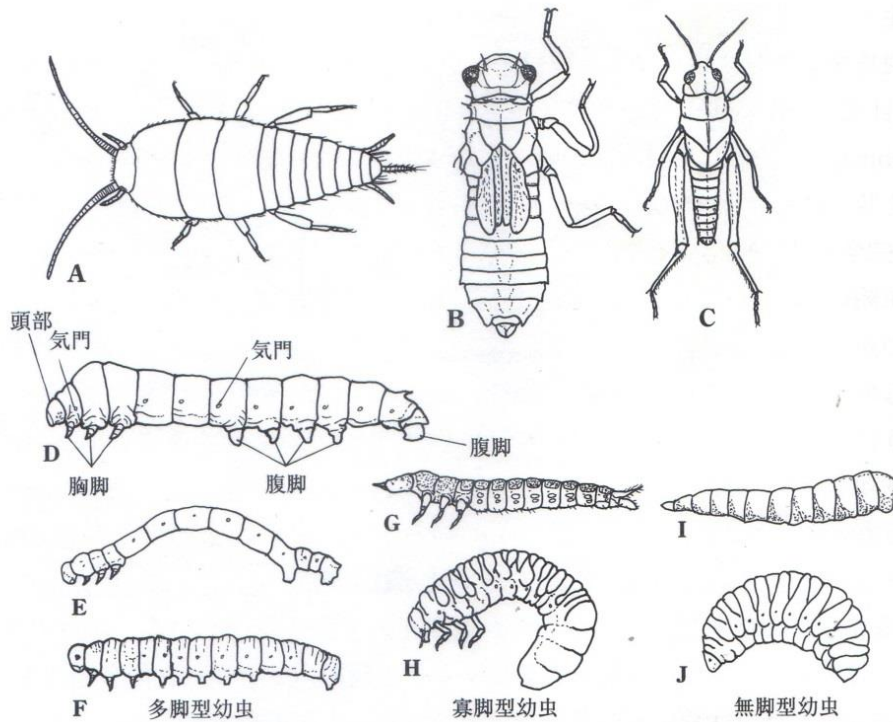


図 2.3.16. 昆虫の幼虫. A; 無変態類; B, C, 不完全変態類; D-J, 完全変態類. A, シミ; B, ムカシトンボ; C, トノサマバッタ; D, カイコガ; E, シャクトリガ; F, ハバチ; G, ゴミムシ; H, コガネムシ; I, ハエ; J, ミツバチ. (E, G, H, Gullan & Cranston, 2005 を参考に作図).

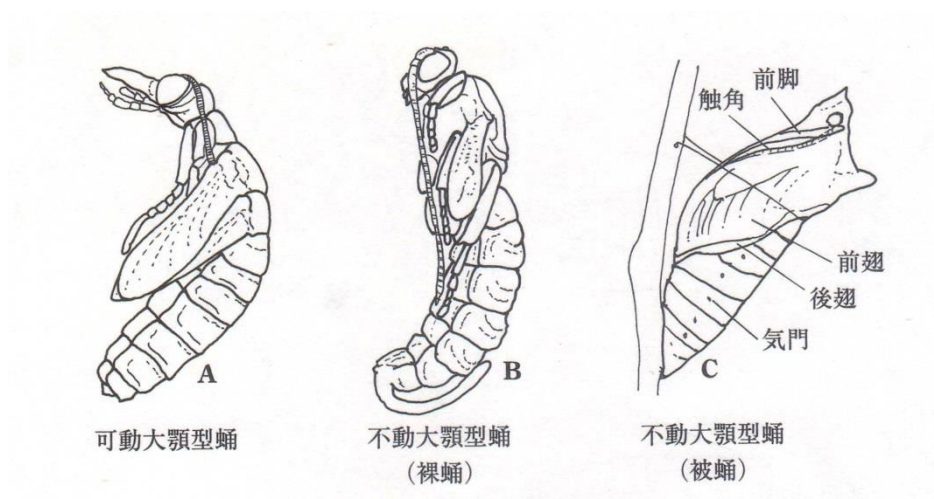


図 2.3.17. 昆虫の蛹. A, ウスバカゲロウ; B, ヒメバチ; C, アゲハ.

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が感じられる。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。

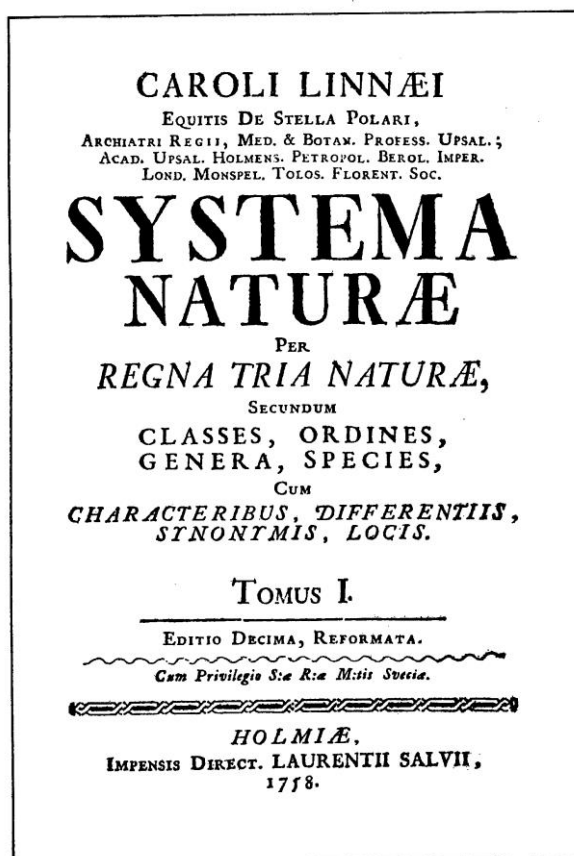


図 3.1.1. リネーの「*Systema Natuæ*」10版第1巻, 823 pp., (1758)の表紙. 正確にはタイトルは「*Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, synonymis, locis*」となる。

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。

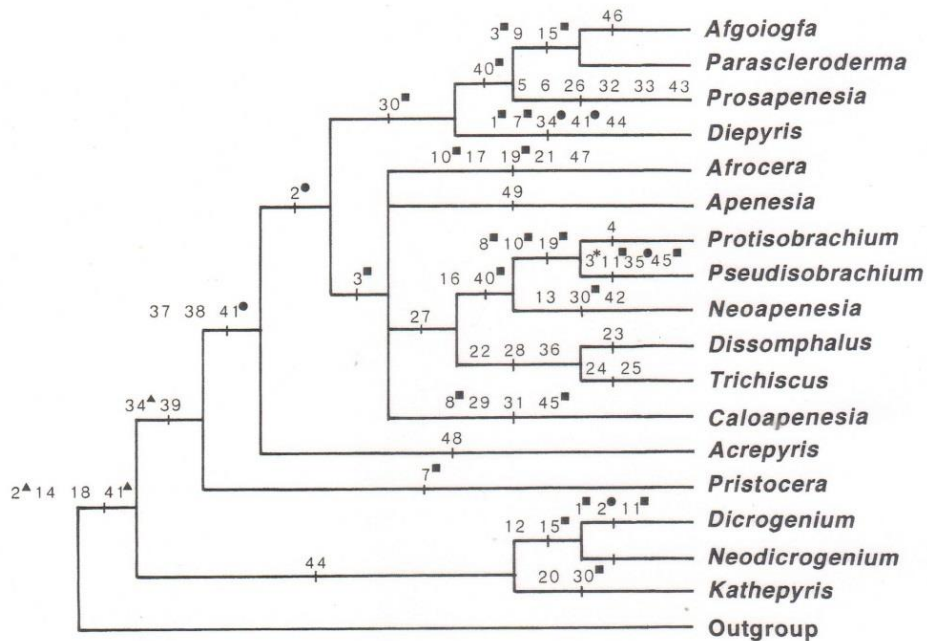


図 3.1.2. 変形分岐分類学的手法により得られた系統樹の例. ムカシアリガタバチ科 Pristocerinae の形態形質を用いて、再節約分岐図を探索することで属間の系統関係を推定している。枝上の数字は、形質の変化の推定位置(ACCTRAN 配置)を示す。(Terayama, 1996)。

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。

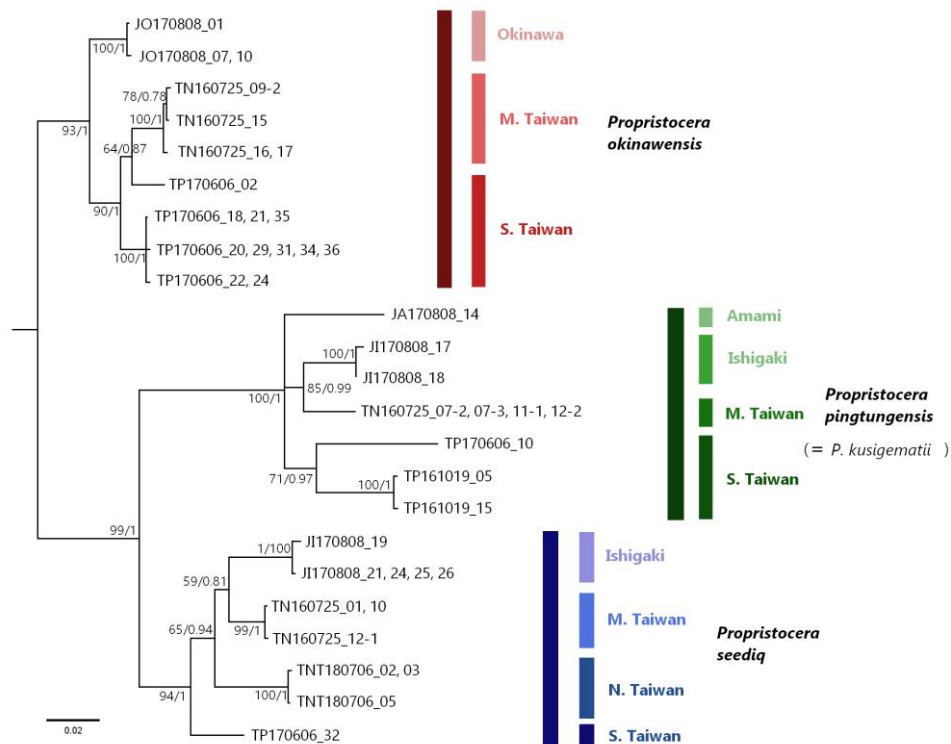


図 3.1.3. 分子系統解析により得られた系統樹の例. ムカシアリガタバチ科 *Pristocerinae* のプロアリガタバチ属 *Propristocera* を対象に, 28S および COI 遺伝子をコードする DNA 塩基配列を用いて系統解析を行った. (Liao et al., 2019).

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。

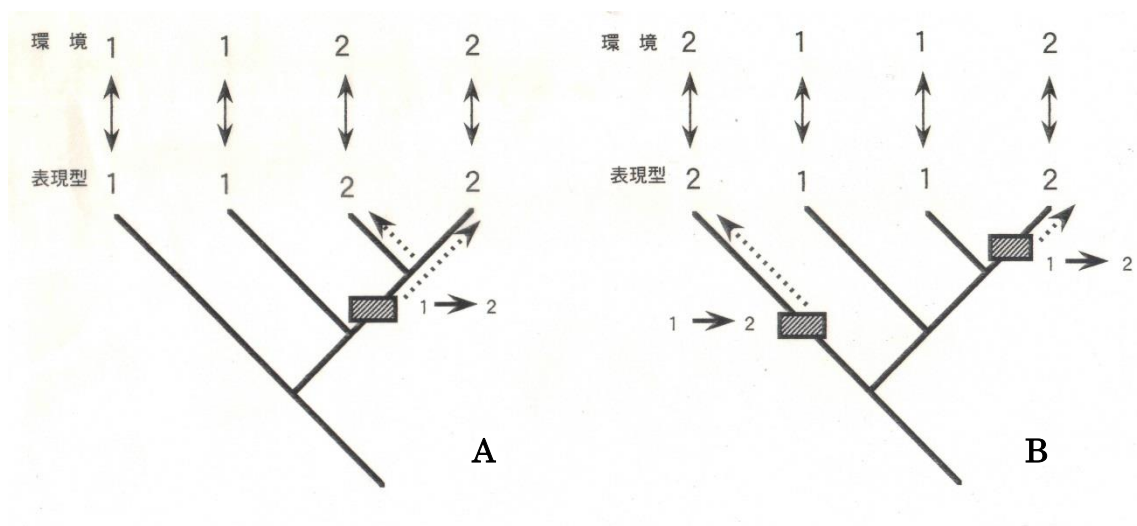


図 3.1.4. 生態比較を行うためには系統樹が必要である。環境への形態的適応を示そうとする場合、環境 1 に生息する種の表現型が 1、環境 2 に生息する種の表現型が 2 であった場合、系統関係が A であった場合、表現型 2 は、環境 2 への適応形質ではなく、系統を反映した共有派生形質としての 2 であるかも知れない。一方、系統を異にする種の間で、環境 2 に生息するものに表現型 2 が示された場合、表現型 2 は環境適応の結果である可能性がある。

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出し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。

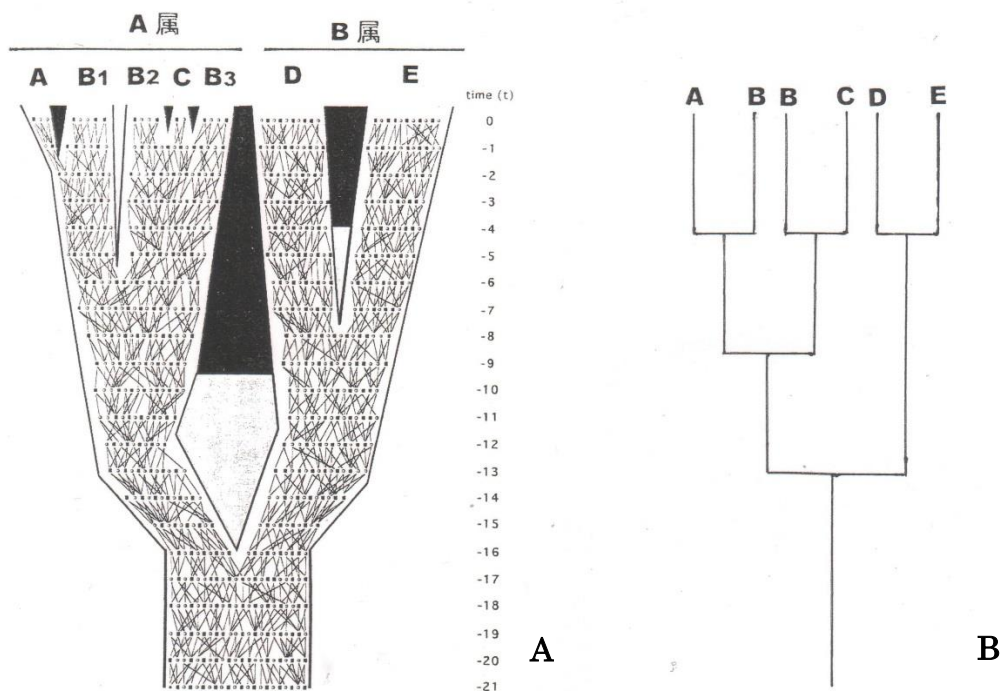


図 3.1.5. A: 現在 (t₀) へ至る個体レベルの系譜と種分岐の関係を示したもの. B: A に示された系譜を系統樹として示したもの. オス(■)とメス(○)から伸びる線(2 本に限定した)は遺伝子の伝達を示す. 枝間の白色部分は地理的障壁等の外部的な遺伝子流動を妨げる障壁, 黒色部分は遺伝子突然変異に由来する行動の変化等の内部的な生殖隔離機構の発生による遺伝子交流の不能性を示す. A 種は側所的種分化を示し, C 種は B 種分布域内で生殖隔離機構が生じたことによる種形成を示す. (Avice & Wollenberg, 1997 を改変).

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、実際の分類作業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、実際の分類作業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合が圧倒的に多い。

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、さまざまな多型現象が見られる。

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

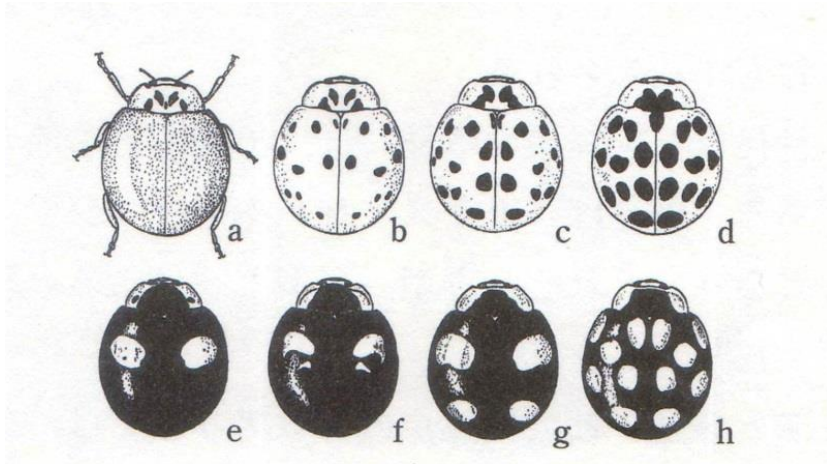


図 3.2.1. ナミテントウ *Harmonia axyridis* の斑紋の変異. 200 タイプ以上の斑紋が知られているが、これらは4つの主要型に分けられる (a-d, 赤地型; e, f, 二紋型; g, 四紋型; h, 斑紋型). (石原, 1957).

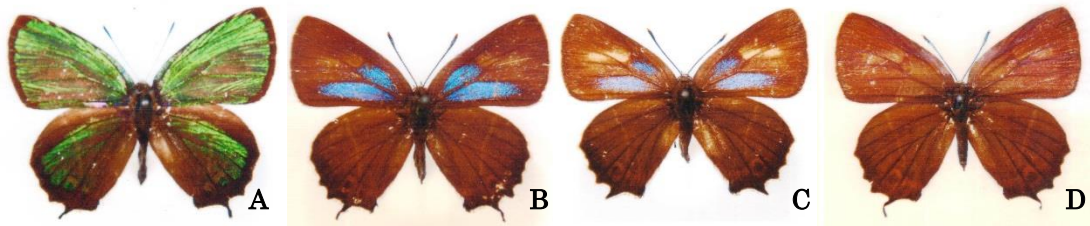


図 3.2.2. ミドリシジミ *Neozephyrus japonicus* の斑紋. A, オス; B-D, メス. B, B型; C, AB型; D, O型.



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.