

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

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

地理的変異

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

多型現象

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

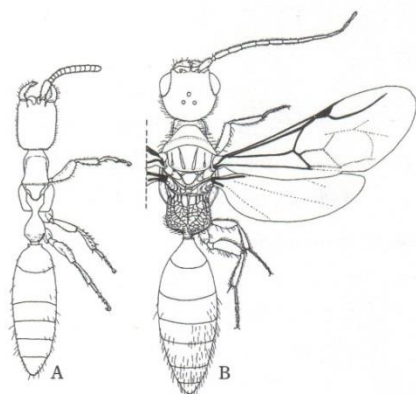


図3.2.4. ムカシアリガタバチ *Pristepyris japonicus* の雌雄二型。A, メス; B, オス。一見別種に見える。

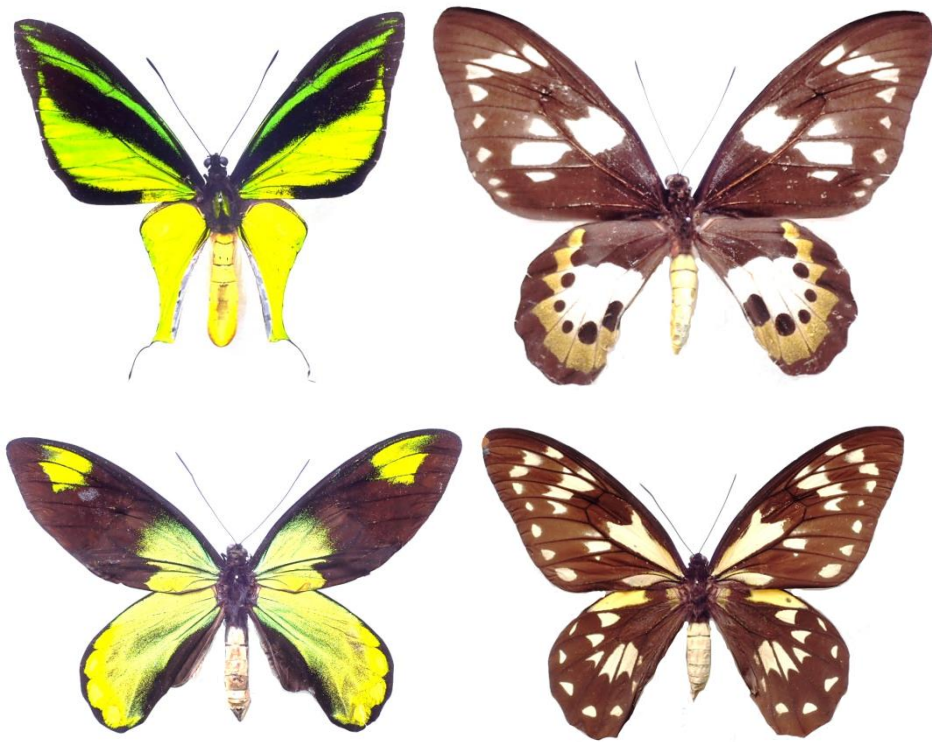


図 3.2.5. トリバネアゲハの雌雄. A, B, ヒレオトリバネアゲハ *Ornithoptera meridionalis* (A, オス, B, メス); C, D, ビクトリアトリバネアゲハ *Ornithoptera victoriae* (C, オス, D, メス).

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

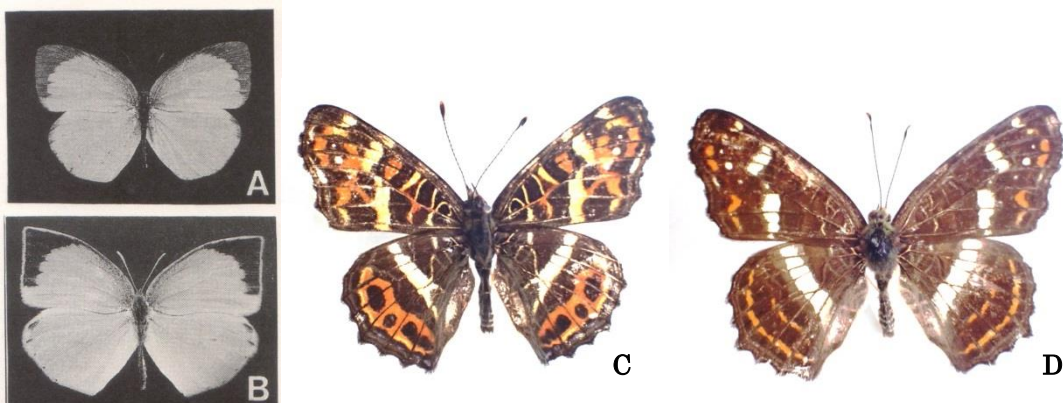


図 3.2.6. ツマグロキチョウ *Eurema laeta* とサカハチチョウ *Araschnia burejana* の季節多型. A, B, ツマグロキチョウの夏型(A)と秋型(B)のオス. 秋型は体サイズが大きく, 前翅の先端部は角ばり, 翅の黒斑はより明瞭となる. C, D, サカハチチョウの春型(C)と夏型(D)のオス.

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

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

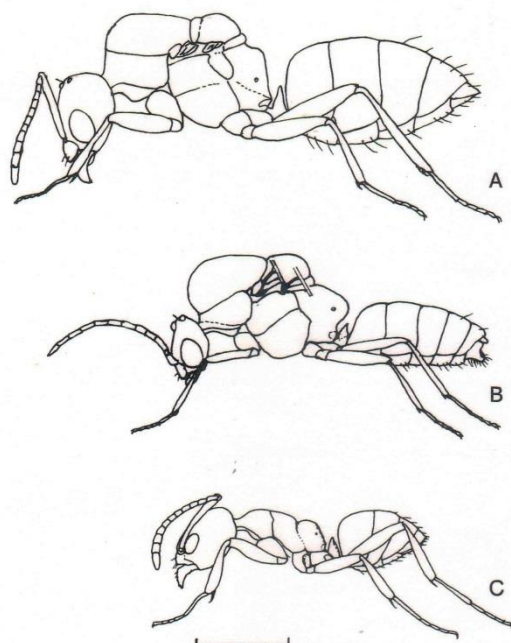


図 3.2.7.カースト多型の例. アルゼンチンアリ *Linepithema humile*. A: 女王(メス), B: オス, C: 働きアリ. 女王は脱翅状態を描き，オスの翅は省略して描いた.

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

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

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

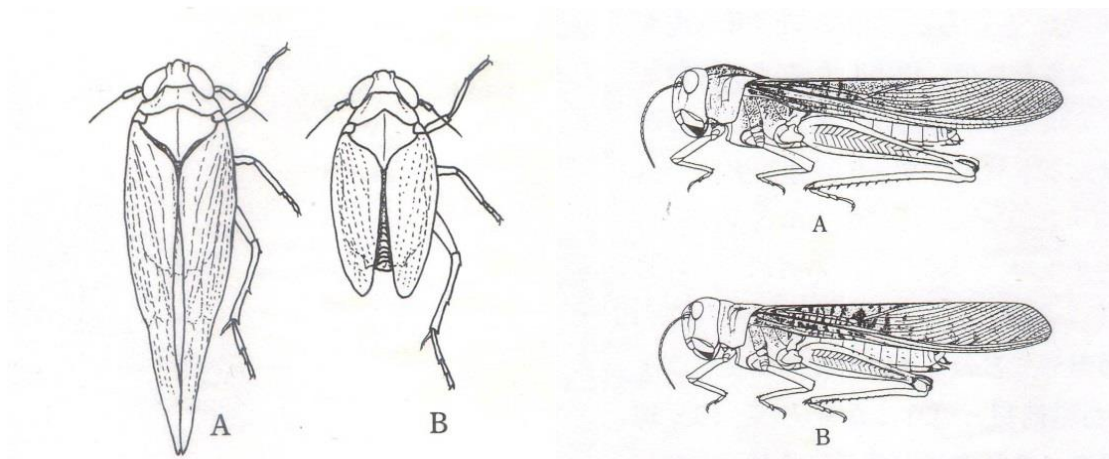


図 3.2.8(左). ヒメトビウンカ *Laodelphax striatellus* の長翅型(A)と短翅型(B). 高密度下で育つと長翅型となり、低密度下で育つと短翅型となる。(石原, 1957 をもとに作図).

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

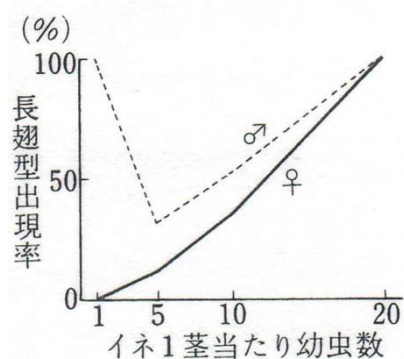


図 3.2.10. トビイロウンカ *Nilaparvata lugens* の密度の違いによる長翅型出現率. 幼虫時の密度が高くなるほど長翅型の出現率が高まる。(城野, 1963 を基に作成).

3.2.3 隠蔽種(同胞種)の存在

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

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

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

生態情報からの隠蔽種の認識

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

体表炭化水素からの隠蔽種の確認

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

分子系統解析による隠蔽種の確認

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

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

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

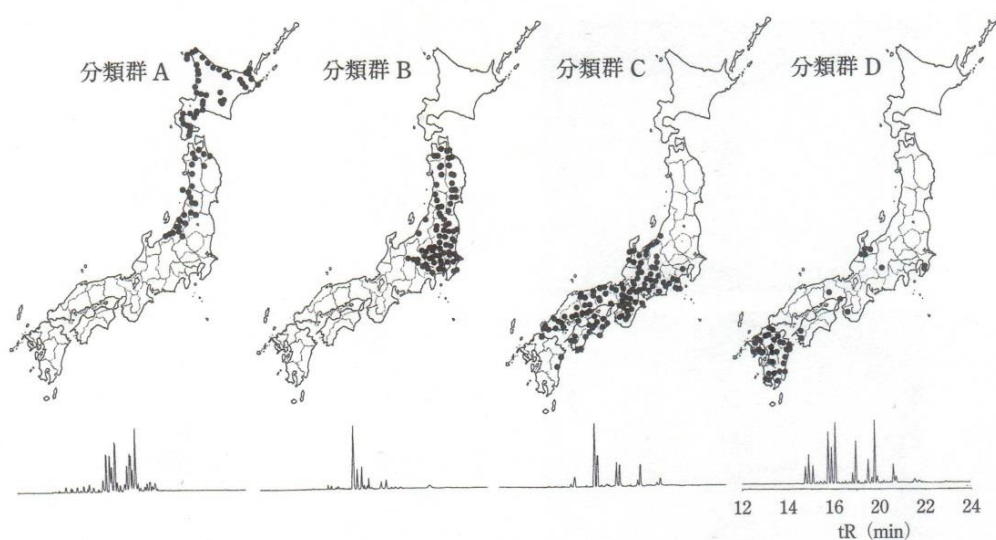


図 3.2.11. クロヤマアリ *Formica japonica* (s. l.) の隠蔽種群.

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

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

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

しく、熟練を必要とする。

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

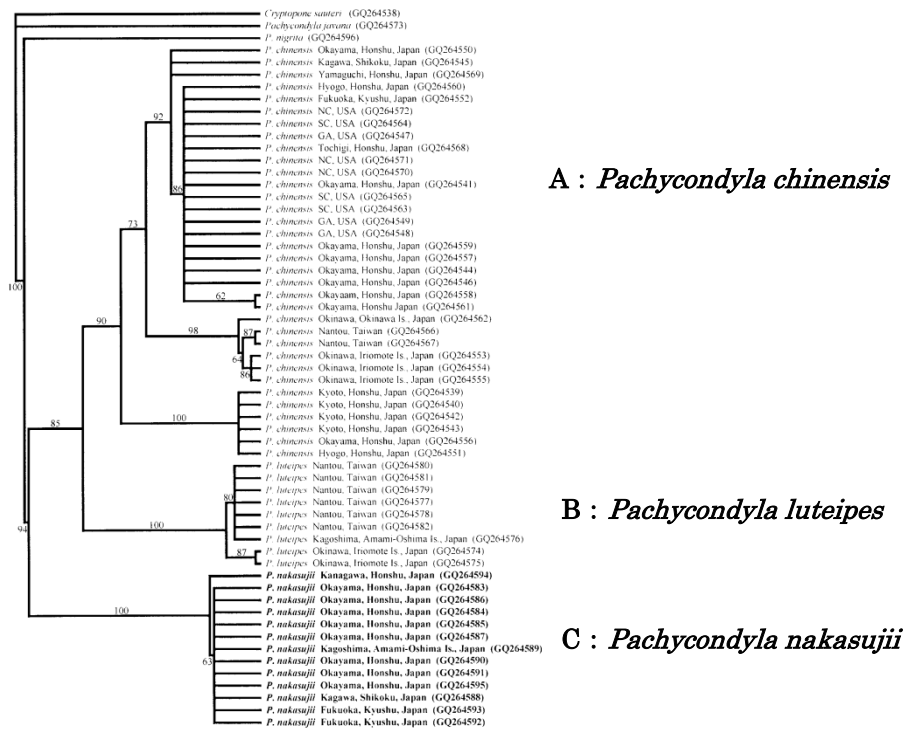


図 3.2.11. オオハリアリの隠蔽種群の発見の例. ミトコンドリアの COI 遺伝子の塩基配列の解析した結果、本種は 2つの分岐群(A, C)に区分された. 分岐群 A, Cの間には、別種の *P. luteipes*(B)が入る. (Yashiro et al., 2010).

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

3.2.4 種分化

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

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

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

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

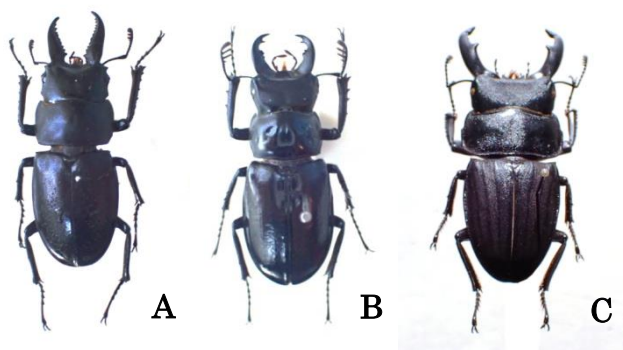


図 5.6.2. 固有種の例(クワガタムシ)．A, ハチジョウノコギリクワガタ *Prosopocoilus hachijoensis*; B, ミクラミヤマクワガタ *Lucanus gamunus*; C, スジブトヒラタクワガタ *Dorcus metacostatus*.

3.2.5. 属, 亜属, 種群

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

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

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

以上, 種群も亜属も属も, 近縁種を集めた単系統群の単位としては, 絶対的な認定基準がないことから, 同一レベルのものである. 違いがあるとすれば, 包含する種の数に一般的に属の方がより大きくなる程度で, これすら分類学者の *lamper* と *splitter* とで体系が異なってくる. ただし, 昆虫では多数の種を含む大きな属が多く, 1 属に 1000 種以上が含まれるものもある. そのような 1 属に多くの種が存在するようなものでは, その属内でのより近縁な種の集合単位である種群の認定は, むしろ便宜性の高いものと思う.

第4章 昆虫綱の系統と分類

4.1 昆虫綱の目の概要

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

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

表 4.1.1. 昆虫綱の高次分類体系.

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

昆虫綱 Insecta (=外顎綱 Ectognatha)

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

イシノミ(古顎)目 Archaeognatha

双丘亜綱 Dicondyla (=双関節丘亜綱)

総尾下綱 Zygentoma

シミ(総尾)目 Thysanura

有翅下綱 Pterygota

旧翅節 Palaeoptera

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

新翅節 Neoptera

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

革翅系昆虫類 Dermapteroid orders

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

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

カワゲラ(襍翅)目 Plecoptera,

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

Dyctyoptera)

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

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

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

脚)目 Embioptera

新性亜節 Eumetabola (=Phalloneoptera)

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

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

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

嚙虫系昆虫類 Psocoid order (咀顎上目 Psocodea)

カジリムシ(咀顎)目 Psocodea

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

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

Coleopterida)

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

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

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

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

ハチ(膜翅)目 Hymenoptera

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

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

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

新性亜節 Phalloneoptera

準新翅下節 Paraneoptera

有吻系昆虫類 **Ondylognathidoid oeders**

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

嚙虫系昆虫類 **Psocoid order**

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

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

脈翅系昆虫類 **Neuropteroid orders**

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

長翅系昆虫類 **Mecopteroid orders**

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

膜翅系昆虫類 **Hymenopteroid order**

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

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

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

4.2 昆虫綱の各目の概説

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

昆虫綱 Insecta

4.2.1 短丘(旧顎, 単関節丘)亜綱 Monocondyla

イシノミ目 Archaeognatha

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

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

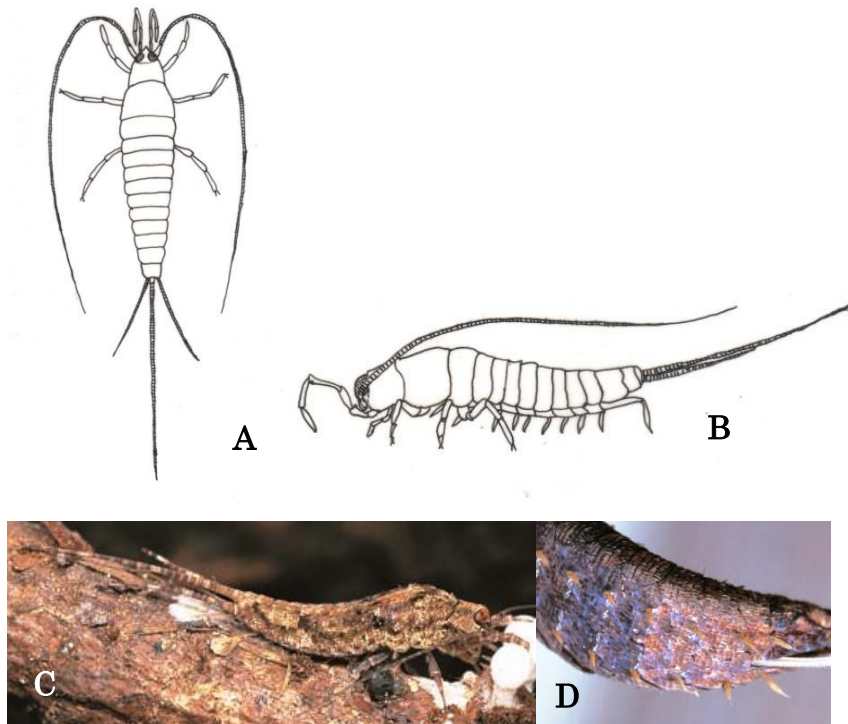


図 4.2.1. A, イシノミ目, 背面; B, 側面. C, ヤマトイシノミ *Pedetontus nipponicus*; D, 腹部に見られる腹刺.

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

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

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

シミ目 Tysanura

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

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

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

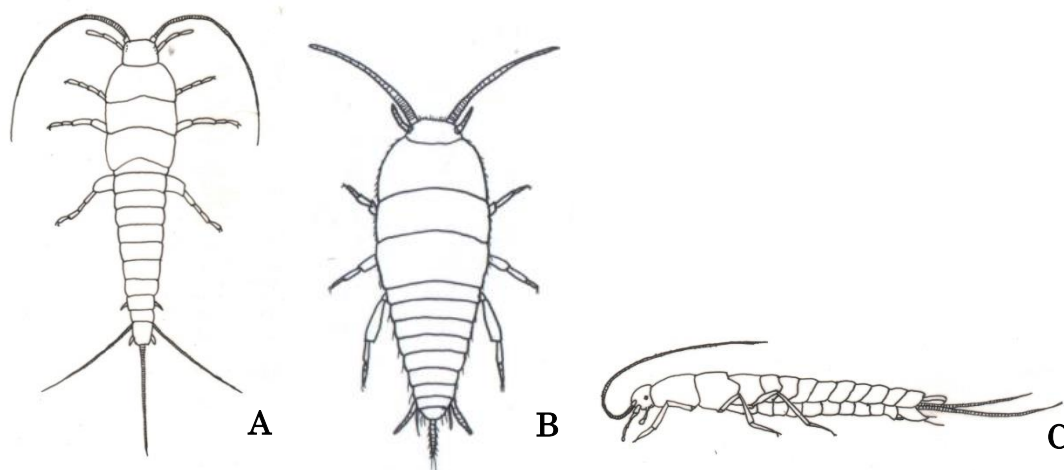


図 4.2.2. シミ目. A, 背面, C, 側面. B, シロウズアリシミ *Nipponatelura shirozui* (アリの巣内から得られる好蟻性のシミ).

4.2.3 有翅下綱 Pterygota・旧翅節 Palaeoptera

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

カゲロウ目 Ephemeroptera

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

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

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

マダラカゲロウ亜目 Suborder Pannota (7)

マダラカゲロウ上科 Superfamily Ephemeroidea (3): Ephemeroidea, Leptohyphidae, Tricorythidae

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

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

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

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

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

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

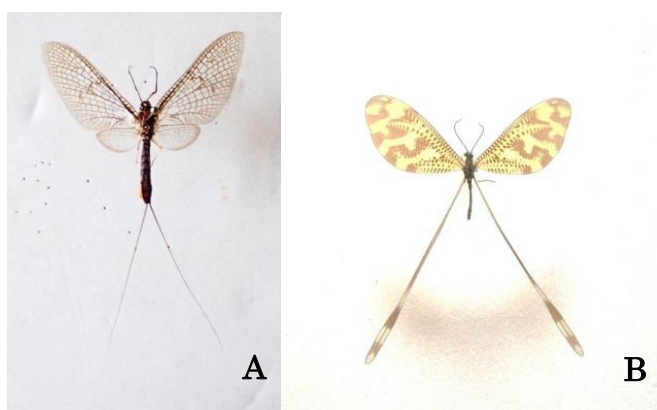


図 4.2.3. カゲロウ目. A. チラカゲロウ *Isdonychia japonica*; B. リボンカゲロウ *Nemoptera sinuatus*.

トンボ目 Odonata

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

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

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

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

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

イトトンボ亜目 Suborder Zygoptera

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

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

Isostictidae, Platynemididae, Platystictidae, Protoneuridae*,

Pseudostigmatidae

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

Megapodagrionidae*, Perilestidae, Synlestidae

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

Calopterygidae, Chlorocyphidae, Dicteriadidae, Euphaeidae,

Polythoridae

トンボ亜目 Epiprocta (=Epiproctaphora)

ムカシトンボ下目 Epiophlebioptera: Family Epiophlebiidae

トンボ下目 Anisoptera

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

Gomphidae, Petaluridae

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

Cordulegastridae,

Neopetaliidae

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

* : 側系統群と考えられる.

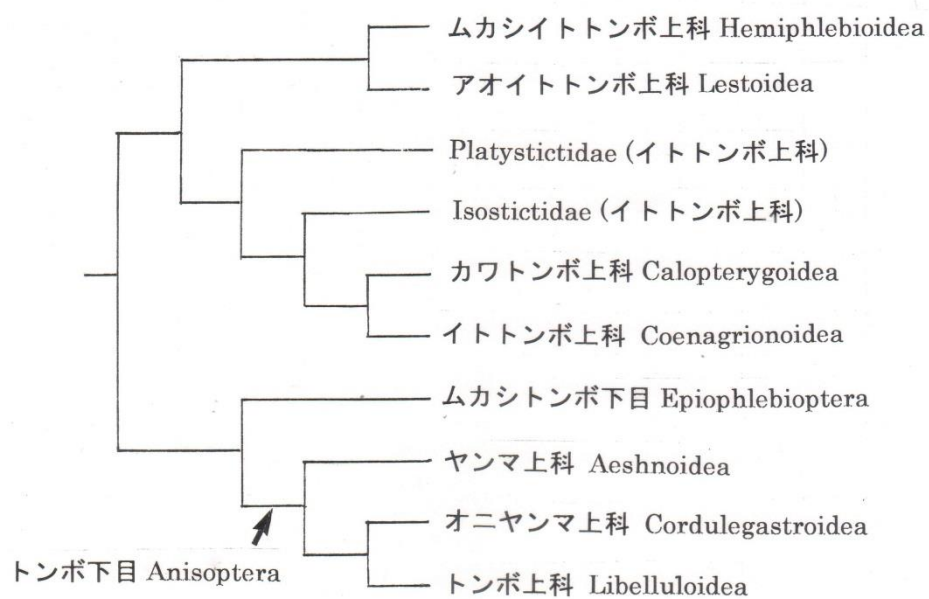


図 4.2.4. トンボ目の系統関係. (Bechly, 2002, Rehn, 2003; Dijkstra et al., 2013 を参照).

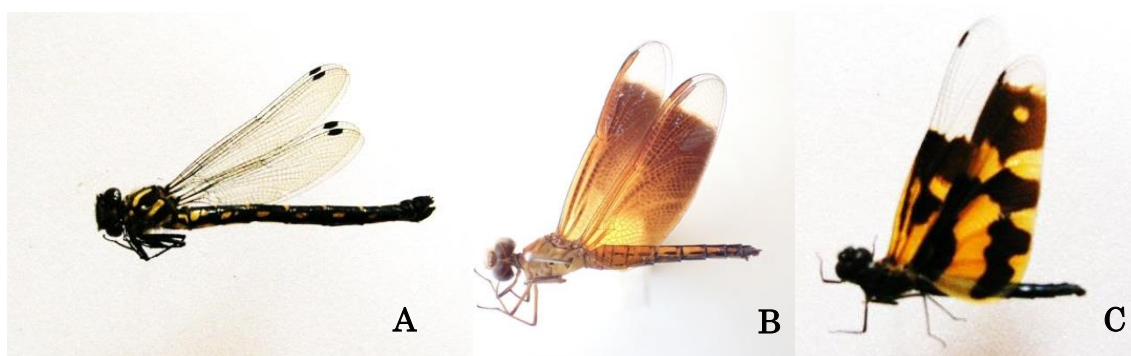


図 4.2.5. トンボ目. A, ムカシトンボ *Eipophlebia superstes*; B, ナンヨウベッコウトンボ(アカスジベッコウトンボ) *Neurothemis terminate*, メス; C, オキナワチョウトンボ(ベッコウチョウトンボ) *Rhyothemis variegata*.



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

4.2.4 新翅節 Neoptera

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

4.2.5 多新翅亜節 Polyneoptera

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

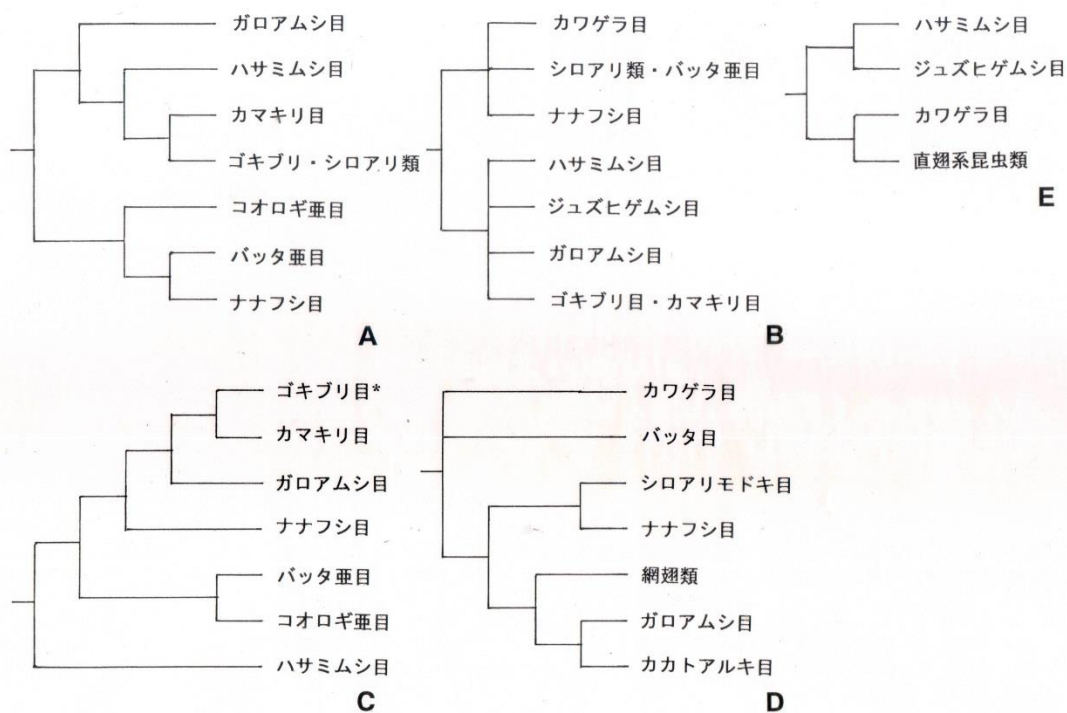


図 4.2.7. ハサミムシ目並びにカワゲラ目の系統的位置. A, B, 形態形質による系統仮説; C-E, 分子系統解析による系統仮説. A, Hennig, 1969, 1981; B, Kukalova-Peck, 1992, 1993; C, Maekawa et al. 1999; D, Terry & Whiting, 2005, Cameron et al., 2006; E, Misof et al., 2014. *: シロアリ目を含む COII 遺伝子による解析.

4.2.6 革翅系昆虫類 Dermapteroid orders

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

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

ハサミムシ目 Dermaptera

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

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

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

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

ネオハサミムシ亜目 **Suborder Neodermaptera**

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

Superfamily Karschielloidea : Family Kraschielloidea

Superfamily Pygidicranoidea : Families Pygidicranoidea, Diplatyidae,

Haplodiplatyidae

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

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

Superfamily Hemimeroidea : Family Hemimeridae

Superfamily Apachyoidea : Family Apachyidae

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

Superfamily Anisolabioidea: Family Anisolabididae

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

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

Superfamily Forficuloidea: Families Arixeniidae, Chelisochidae, Forficuloidea,

Spongiphoridae

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

Superfamily Labiduroidea: Family Labiduridae



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

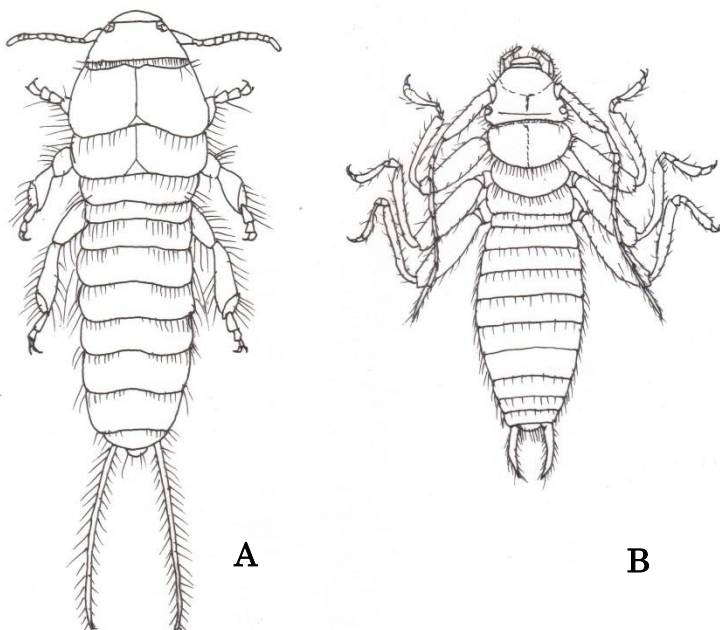


図 4.2.9. ハサミムシ目の寄生性種. A: ネズミハサミムシ *Hemimerus hansenii*; パラハサミムシ亜下目群の Hemimeridae 科に位置づけられている. B: コウモリヤドリハサミムシ *Arixenia esau*; エトハサミムシ亜下目群の Arexiniina 科に位置づけられる.

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

ジュズヒゲムシ目 Zoraptera

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

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

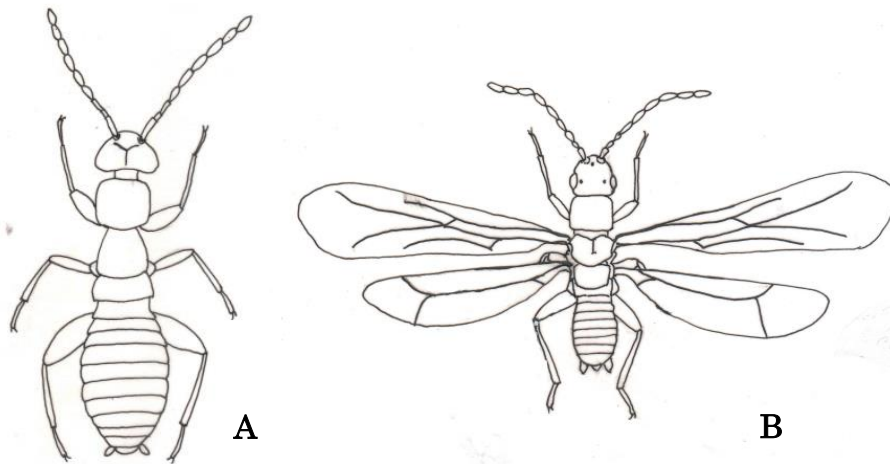


図 4.2.10. ジュズヒゲムシ目. A, 無翅型 ; B, 有翅型.

4.2.7 積翅系昆虫類

カワゲラ目 1 目のみが位置付けられる．

カワゲラ目 Plecoptera

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

キタカワゲラ亜目 **Arctoperlaria**

(Basal family): *Scopuridae*²⁾

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

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

1): 側系統群の可能性が高い。

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

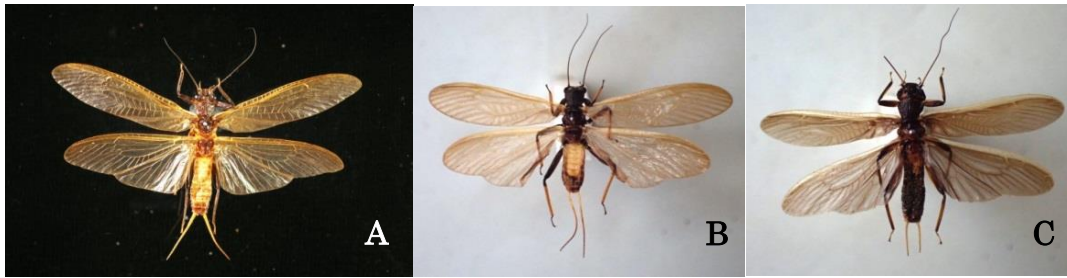


図 4.2.11. カワゲラ目. A, オオクラカケカワゲラ *Paragnetina tinctipennis*; B, ジョウクリカワゲラ *Acroneuria joukli*; C, キベリトウゴウカワゲラ *Togoperia limbata*.

4.2.8 直翅系昆虫類 Orthopteroid orders

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

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

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

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

ゴキブリ目 Blattodea

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

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

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

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

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

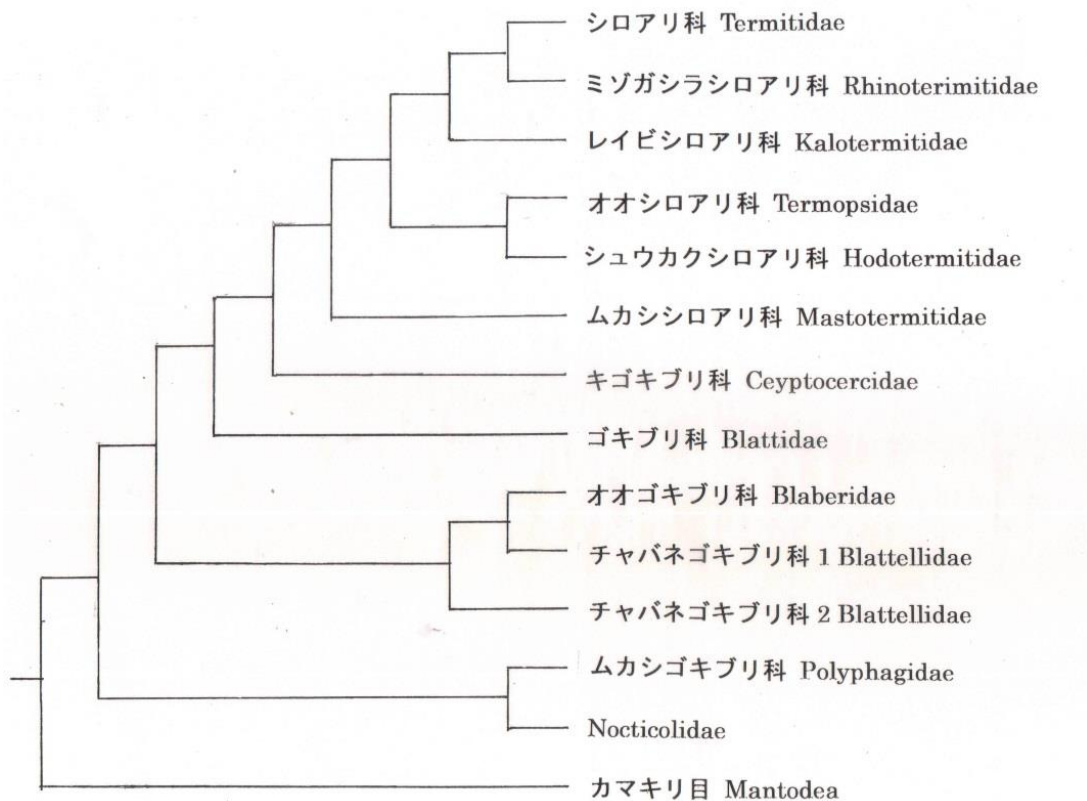


図 4.2.12. ゴキブリ目とシロアリ類の系統関係(Inward et al., 2007). シロアリ類はキゴキブリ科 Ceyptocercidae と姉妹群関係になる.

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

ゴキブリ上科 **Superfamily Blattoidea**

ゴキブリ亜上科 Epifamily Blattoidea: Family Blattidae

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

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

Mastotermitidae, Tormopsidae, Archotermopsisae, Hodotermotidae,

Stolotermotidae, Kalotermotidae, Archeorhinotermotidae,

Stylotermitidae, Rhinotermitidae, Termitidae

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

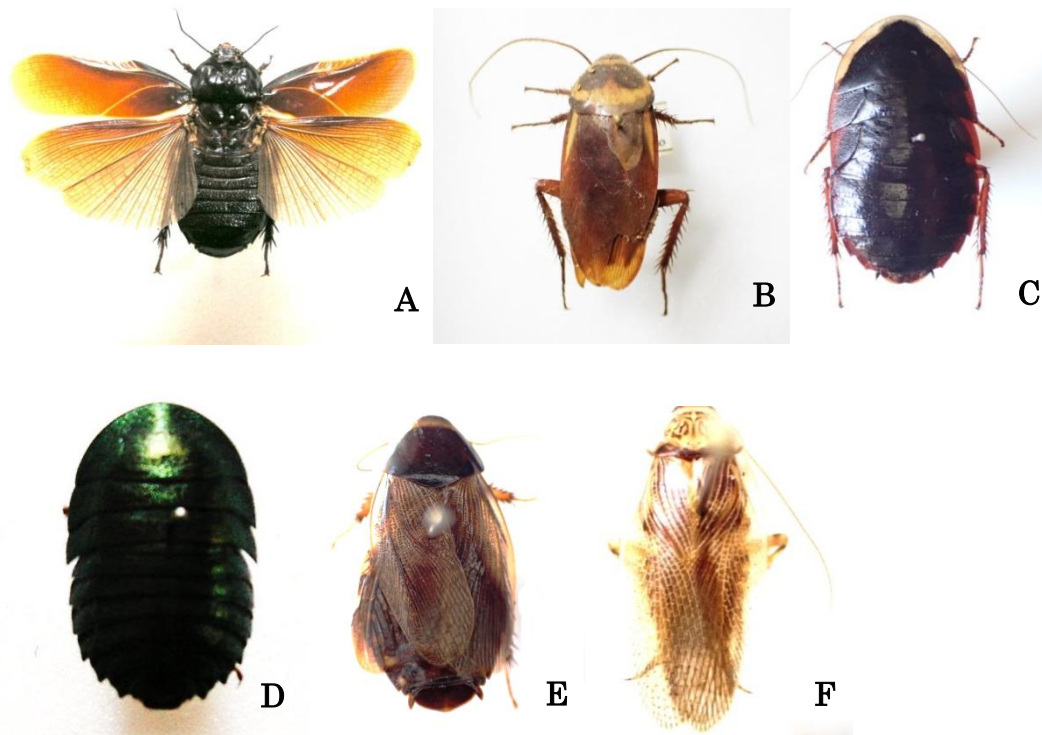


図 4.2.13. ゴキブリ目(ゴキブリ類). A, オオゴキブリ *Panesthia angustipennis*; B, ワモンゴキブリ *Periplaneta americana*; C, サツマゴキブリ *Opisthopteria orientalis*; D, ニジゴキブリの一種; E, オガサワラゴキブリ *Pycnoscelus surinamensis*; F, アミメヒラタゴキブリ *Balta notulata*. C, D は成虫において無翅の形態となる.

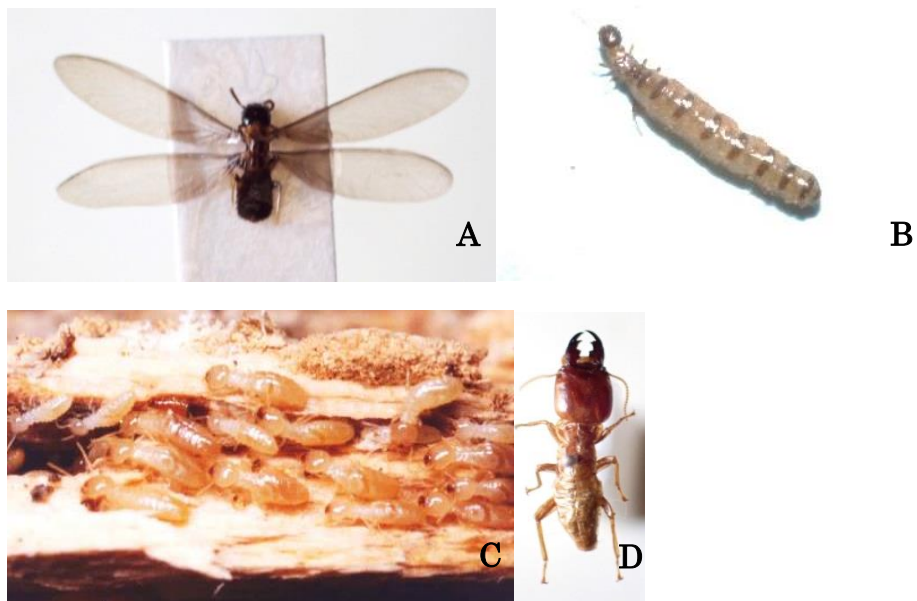


図 4.2.14. ゴキブリ目(シロアリ類). A-C, ヤマトシロアリ *Reticulitermes speratus* (A, 有翅虫; B, 女王; C, 巢中の働きシロアリ); D, オオシロアリ *Hodotermopsis sjoestedti*, 兵シロアリ.



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

カマキリ目 Mantodea

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

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

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

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

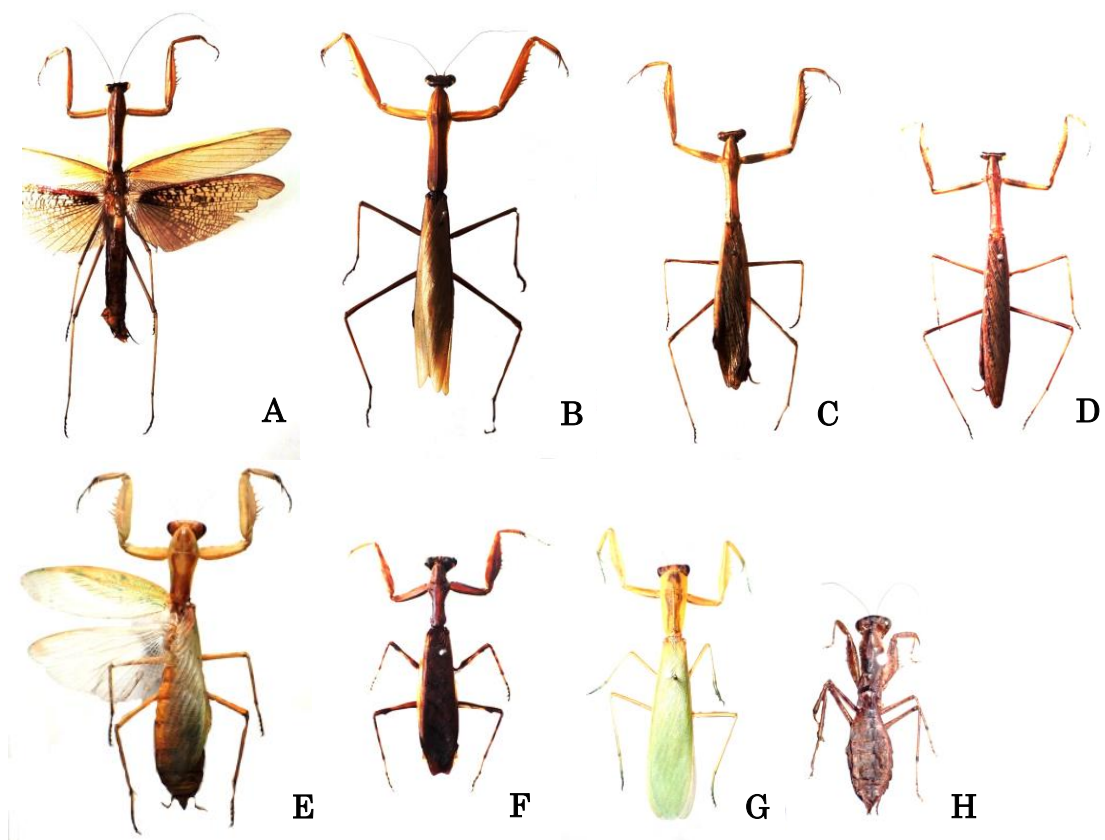


図 4.2.16. カマキリ目. A, オオカマキリ *Tenodera sinensis*; B, カマキリ *Tenodera angustipennis*; C, ウスバカマキリ *Mantis religiosa*; D, コカマキリ *Statilia maculata*; E, ハラビロカマキリ *Hierodula patellifera*; F, ヒメカマキリ *Acromantis japonica*; G, ナンヨウカマキリ *Orthodera ministralis*; H, ヒナカマキリ *Amantis nawai*.



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

ナナフシ目 Phasmatodea

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

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

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

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

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

チビナナフシ亜目 Suborder *Timematodea*

ナナフシ亜目 Suborder *Verophasmatodea*

コブナナフシ下目 Infraorder *Areolatae*

ナナフシ下目 Infraorder *Anareolatae*

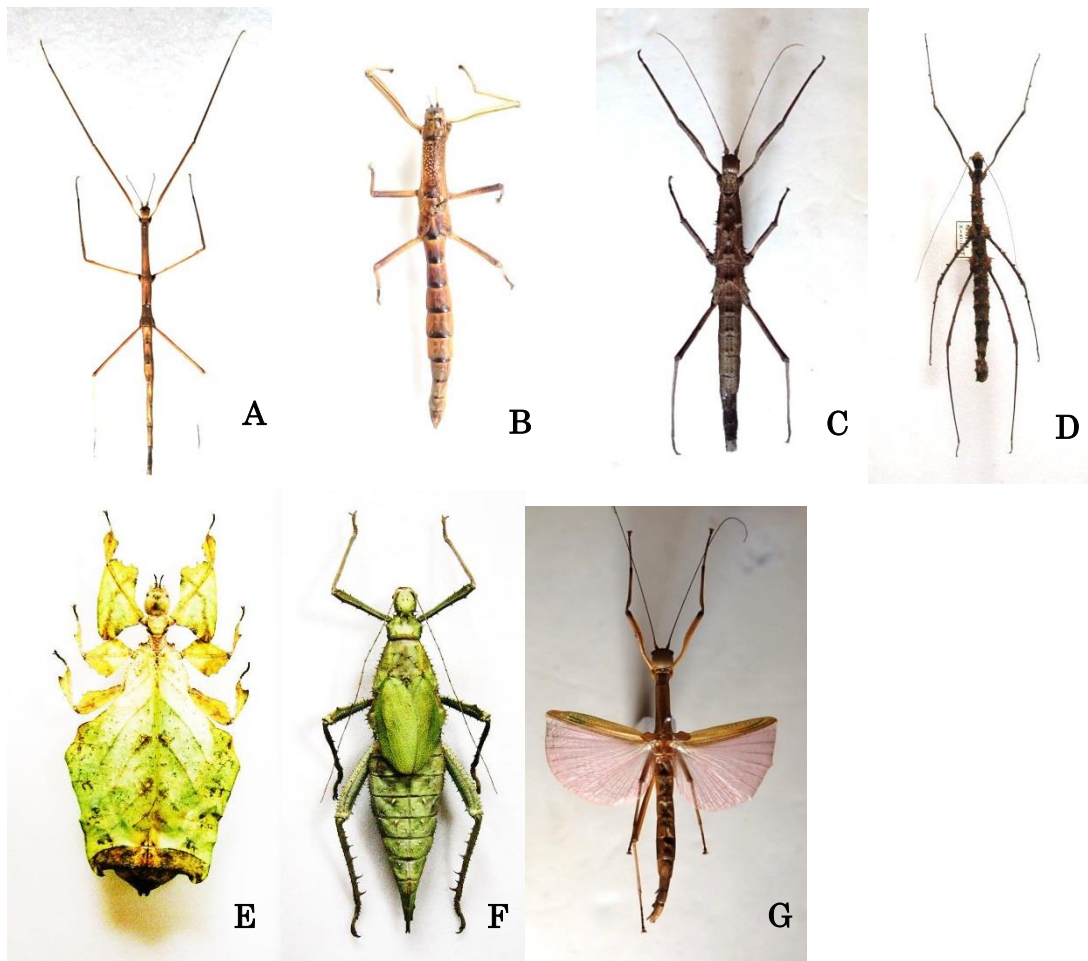


図 4.2.18. ナナフシ目. A, ナナフシモドキ *Ramulus mikado*; B, パラオツダナナフシ *Megacrania batesii*; C, トゲナナフシ *Neohirasea japonica*; D, トゲナナフシの一種; E, オオコノハムシ *Phyllium giganteum*; F, サカダチコノハナナフシ *Heteropteryx dilatata*; G, ヤスマツトビナナフシ *Micadina yasumatsui*.



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

バッタ目 Orthoptera

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

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

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

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

コオロギ亜目 Suborder Ensifera

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

バッタ亜目 Suborder Caelifera

バッタ下目 Infraorder Acrididea

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

ノミバッタ下目 Infraorder Tridactylidea

Superfamily: Tridactyloidea

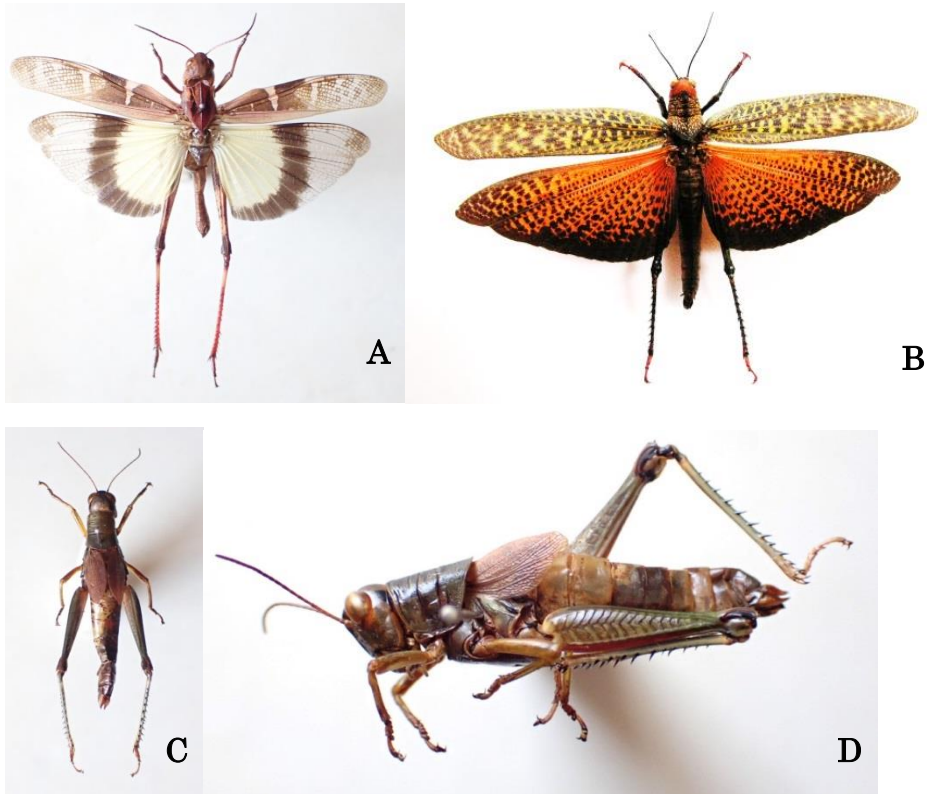


図 4.2.20. バッタ目(バッタ亜目 Caefifera). バッタ上科: A, クルマバッタモドキ *Oedaleus infernalis*; B, シタバニナンベイオオバッタ *Tropidacris dux*, 開長 18 cm の大型種; C, D, ミカドフキバッタ *Parapodisma mikado*, 成虫(短翅).



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

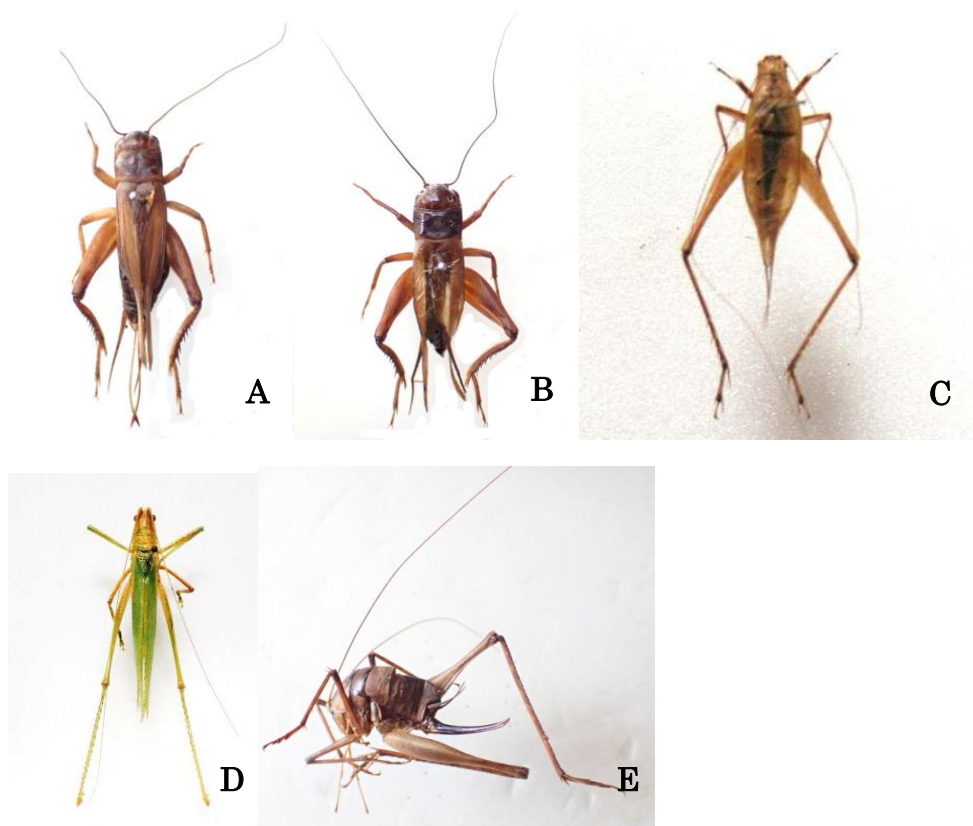


図 4.2.22. バッタ目(コオロギ亜目 Ensifera). コオロギ上科: A, B, ナンヨウエンマコオロギ *Teleogryllus oceanicus* (A; メス, B; オス); C, マツムシ, *Xenogryllus marmoratus*. キリギリス上科: D, *Segestes unicolor*. カマドウマ上科: E, カマドウマ *Atachycines apicalis*.

ガロアムシ目 Geylloblattidae

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

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

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

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

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

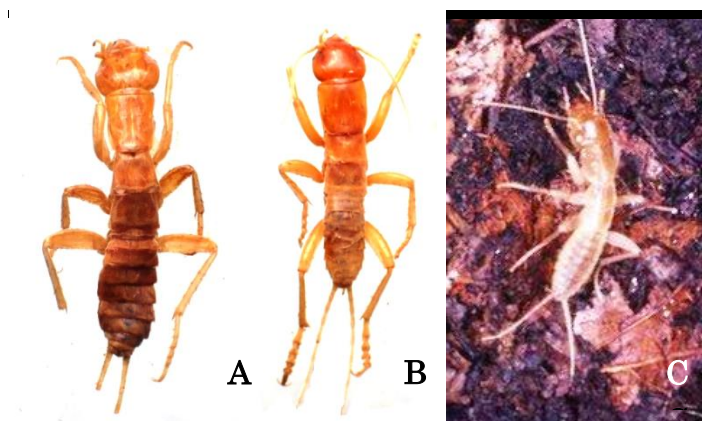


図 4.2.23. ガロアムシ目. A, オオガロアムシ *Galloisiana kiyosawai*; B, ヒメガロアムシ *Galloisiana yuasai*; C, ガロアムシ *Galloisiana nipponensis*, 沢沿いやがれ場のような、石の多い多湿な場所に生息する。

カカトアルキ目 Mantophasmatodea

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

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

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

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

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



図 4.2.24. カカトアルキ目. (ケープタウン博物館所蔵標本).

シロアリモドキ目 Embioptera

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

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

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

現在次の 11 科に区分されている。

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

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

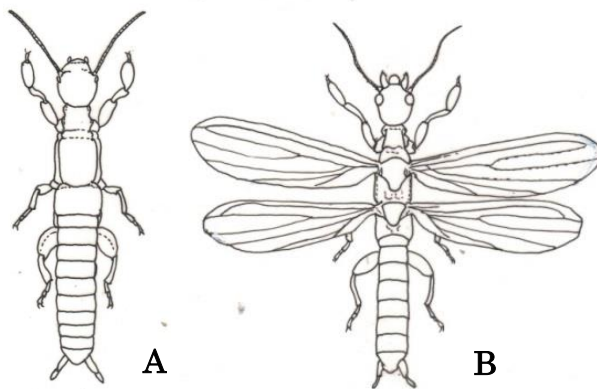


図 4.2.25. シロアリモドキ目. A, メス; B, オス.

4.2.9 新性亜節 Eumetabola (=Phalloneoptera)

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

4.2.10 準新翅下節 Paraneoptera

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

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

4.2.11 有吻系昆虫類 Hemipteroid orders

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

アザミウマ目 Thysanoptera

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

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

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

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

アザミウマ亜目 Suborder Terebrantia

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

クダアザミウマ亜目 Suborder Tubulifera

Family: Phlaeothripidae



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

カメムシ目 Hemiptera

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

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

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

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

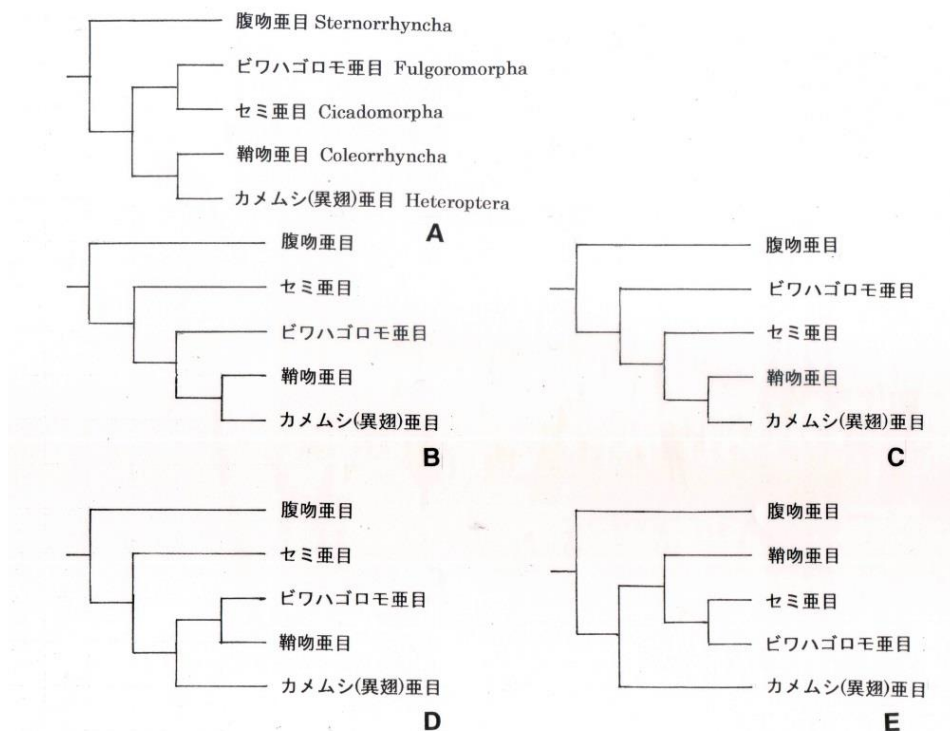


図 4.2.27. カメムシ目の高次系統仮説(Wang et al., 2017 を参照). A, Le et al., 2017, Kuznetsova et al., 2015; Wang et al., 2017; B, Sørensen et al., 1995; C, Xie et al., 2008; D, Song et al., 2016; E, Misof et al., 2014.

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

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

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

腹吻亜目 Sternorrhyncha

Superfamilies: Aleyrodoidea, Aphidoidea, Coccoidea, Phylloxeroidea,
Psylloidea

セミ亜目 Cicadomorpha

Superfamilies: Cercopoidea, Cicadoidea, Membracoidea

ピワハゴロモ亜目 Fulgoromorpha

Superfamily: Fulgoroidea

鞘吻亜目 Coleorrhyncha (=Peloridiomorpha)

カメムシ(異翅)亜目 Heteroptera

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

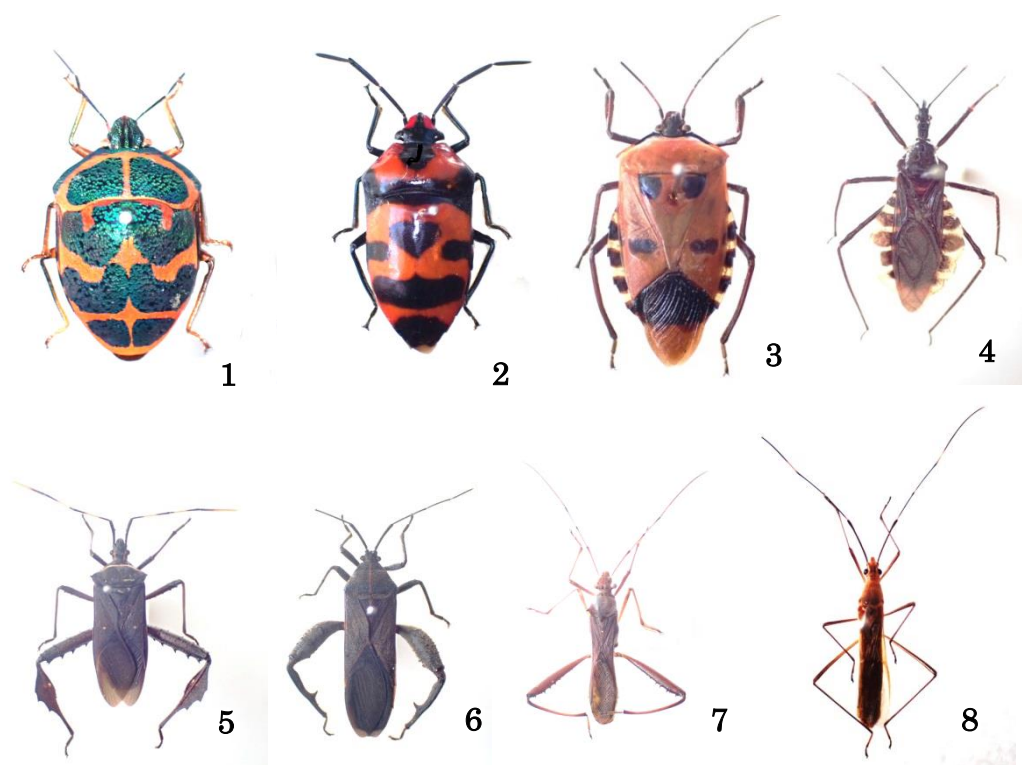


図 4.2.28. カメムシ目(カメムシ亜目). キンカメムシ科: 1, アカスジキンカメムシ *Poecilocoris lewisii*; 2, オオキンカメムシ *Eucorysses grandis*. カメムシ科: 3, ジンメンカメムシ *Catacanthus incamatus*. サシガメ科: 4, ヨコヅナサシガメ *Agriosphodrus dohrni*. ヘリカメムシ科: 5 アシビロヘリカメムシ *Leptoglossus gonagra*; 6 *Physomerus grossipes*; 7 *Riptortus macleani*; 8 *Leptocorisa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



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

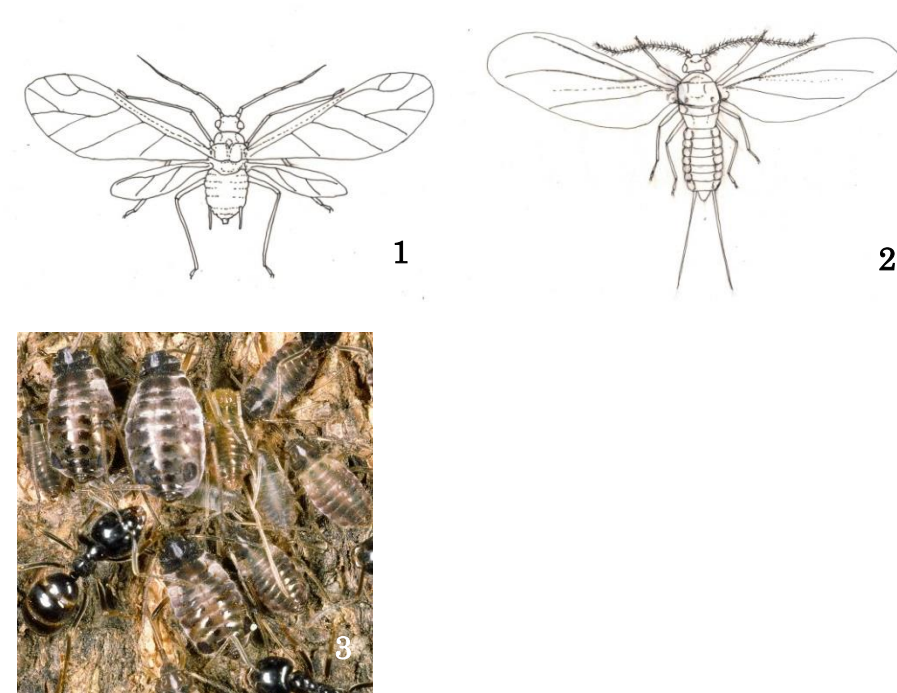


図 4.2.30. カメムシ目(腹吻亜目). 1, アブラムシ, 有翅個体; 2, カイガラムシ, オス, 2枚のみの翅を持つ; 3, ヤノクチナガオオアブラムシ *Stomaphis yanosis* (クロクサアリ類と食的共生関係を結ぶ).

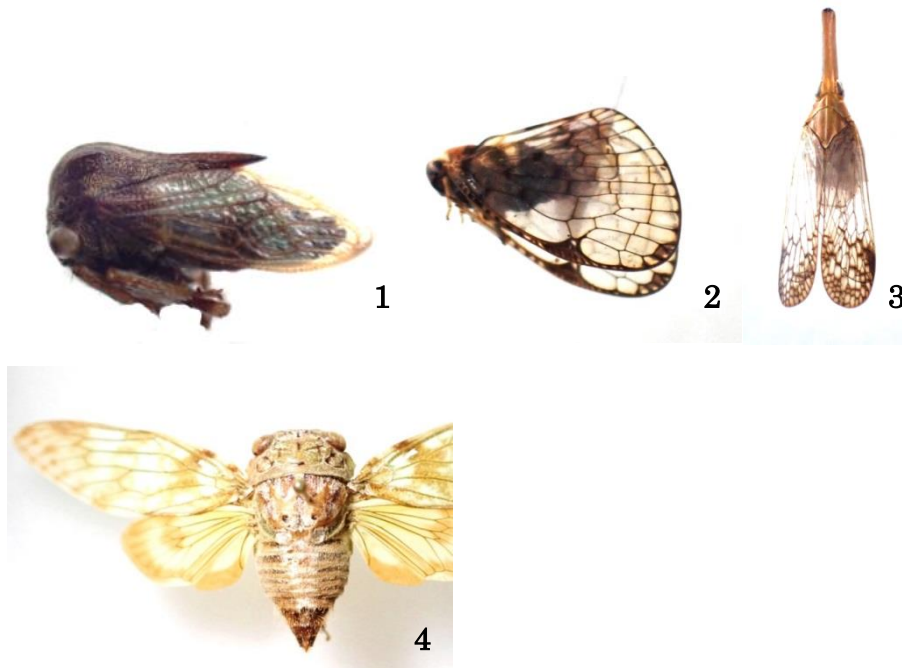


図 4.2.31. カメムシ目(セミ亜目). ツノゼミ科: 1, *Gargera* sp. ハゴロモ科: 2, *Armacia clara*. テングスケバ科: 3, *Doryphorina sobrina*. セミ科: 4, コシアキニイニイ *Hamza uchiyamae*.

4.2.11 嚙虫系昆虫類 Psocoid order

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

カジリムシ(咀嚼)目 Psocodea

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

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

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

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

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

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

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

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

コチャタテ亜目 **Suborder Trogiomorpha**

Infraorders: Atropetae, Psocathropetae

コナチャタテ亜目 **Suborder Troctomorpha**

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

チャタテ亜目 **Suborder Psocomorpha**

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

シラミ類 **Phthiraptera** の分類

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

Menoponidae, Ricinidae, Trimenoponidae

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

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

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

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

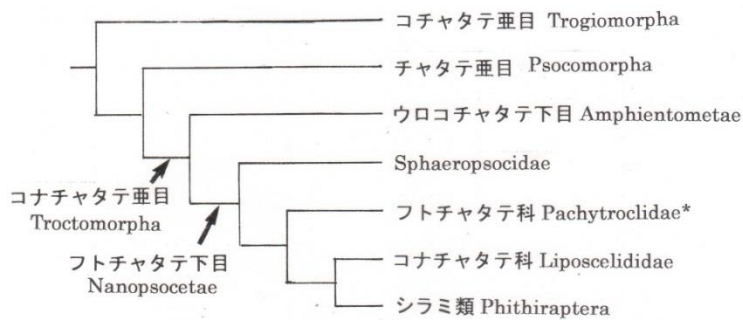


図 4.2.32. カジリムシ目の高次系統関係(Yoshizawa et al., 2014 より). シラミ類並びにケジラミ類はコナチャタテ亜目から派生し、恒温動物への寄生生活に特殊化した一群であることが推定される.

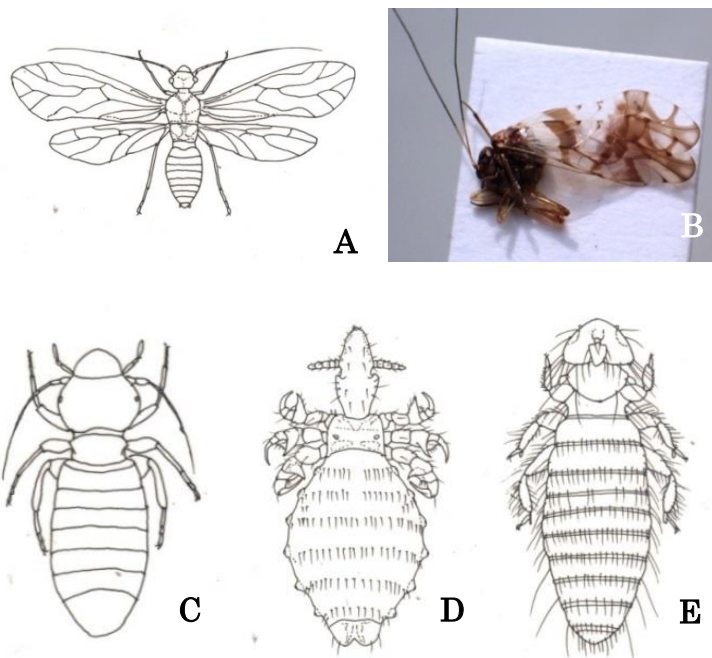


図 4.2.33. カジリムシ目. A, チャタテムシの基本形態; B, チャタテムシの一種; C, ヒラタチャタテ *Liposcelis bostrychophilus*; D, ブタジラミ *Haematopinus suis*; E, ハジラミ類の一種.

4.2.10 完全変態下節（内翅類，貧新翅類）Holometabola

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

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

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

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

4.2.11 脈翅系昆虫類 Neuropteroid orders

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

脈翅群 (脈翅上目 Neuropterida)

アミメカゲロウ目, ラクダムシ目, ヘビトンボ目の 3 目から構成される。

アミメカゲロウ目 Neuroptera

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

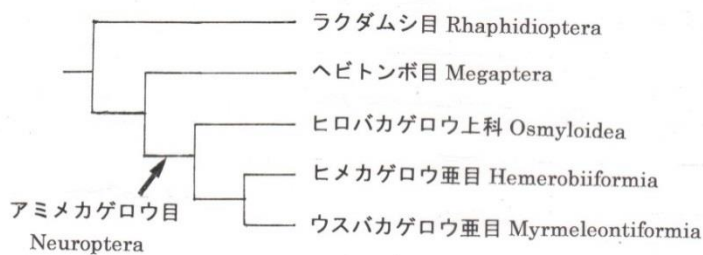


図 4. 2. 34. 脈翅群の高次系統関係(Yan et al., 2014; Yue et al., 2018). アミメカゲロウ目では、ヒロバカゲロウ上科が根幹部から分枝する。

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

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

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

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

Family Osmylidae

ヒメカゲロウ亜目 **Suborder Hemerobiiformia**

オオアミカゲロウ上科 Superfamily Ithonioidea

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

クサカゲロウ上科 Superfamily Chrysopoidea

Family: Chrysopidae (formerly in Hemerobioidea)

ヒメカゲロウ上科 Superfamily Hemerobioidea

Family: Hemerobiidae

コナカゲロウ上科 Superfamily Coniopterygoidea

Families: Coniopterygidae, Sisyridae (formerly in Osmyoidea)

カマキリモドキ上科 Superfamily Mantispoidea

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

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

リボンカゲロウ上科 Superfamily Nemopteroidea

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

ウスバカゲロウ上科 Superfamily Myrmeleontoidea

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

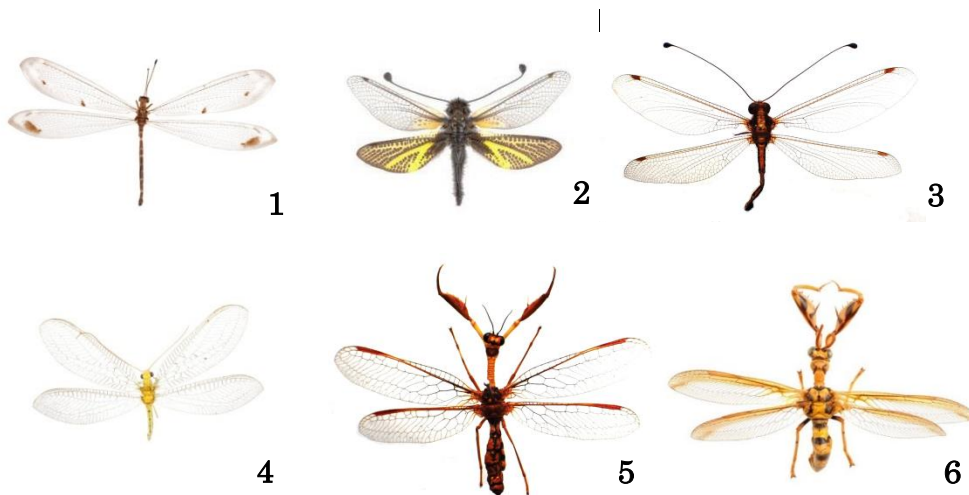


図 4.2.35. アミメカゲロウ目. 1, ホシウスバカゲロウ *Glenuroides japonica*; 2, キバネツノトンボ *Libelloides ramburi*; 3, ツノトンボ *Hynris subjacens*; 4, ヨツボシクサカゲロウ *Chrysopa pallens*; 5, オオカマキリモドキ *Climaciella magana*; 6, オオイクビカマキリモドキ *Euclimacia badia*.

ヘビトンボ目 Megaloptera

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

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

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

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

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

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

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

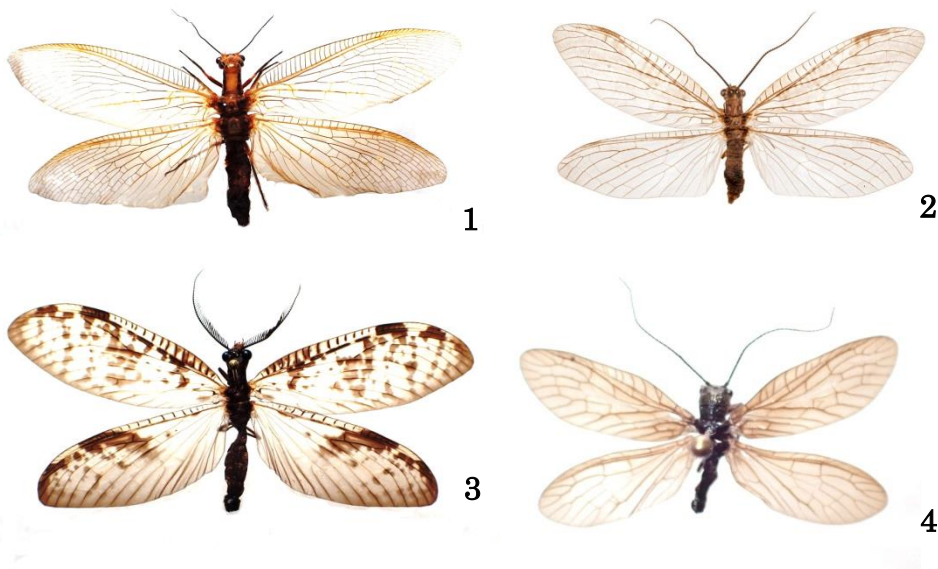


図 4.2.36. ヘビトンボ目. 1, ヘビトンボ *Protohermes grandis*; 2, ヤマトクロスジヘビトンボ *Parachauliodes japonicus*; 3, ヤエヤマモンヘビトンボ *Neochauliodes azumai*; 4, クメセンブリ *Sialis sibirica*.

ラクダムシ目 Raphidioptera

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

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

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

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



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

鞘翅群 (=鞘翅上目 Coleopterida)

コウチュウ目とネジレバネ目がここに位置付けられる．

コウチュウ目 Coleoptera

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

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

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

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

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

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

ナガヒラタムシ亜目 Suborder Archostemata (5科)

ツブミズムシ亜目 Suborder Myxophaga (4科)

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

オサムシ亜目 Suborder Adephaga (11科)

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

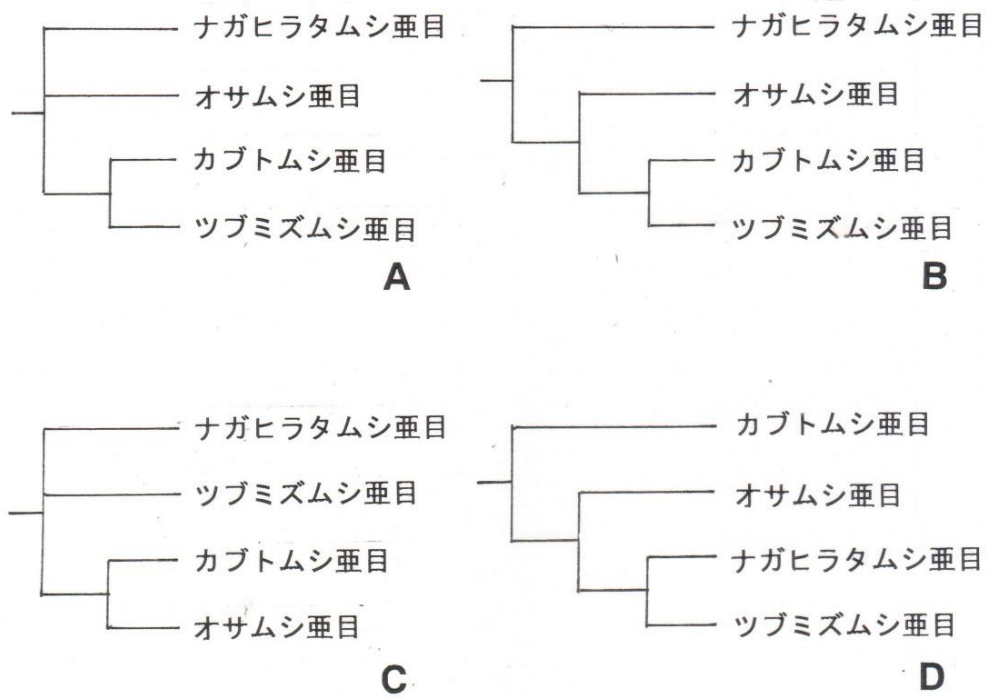


図 4.2.38. コウチュウ目の亜目間の系統仮説. A, B, 形態形質による系統仮説; C, D, 分子系統解析による系統仮説. A, Beutel, 1997; B, Hansen, 1997; C, Shull et al., 2001; D, Mckenna et al., 2015. ナガヒラタムシ亜目 =Arohrstema, ツブミズムシ亜目 =Myxophaga, オサムシ亜目 =Adephaga, カブトムシ亜目 =Polyphaga.

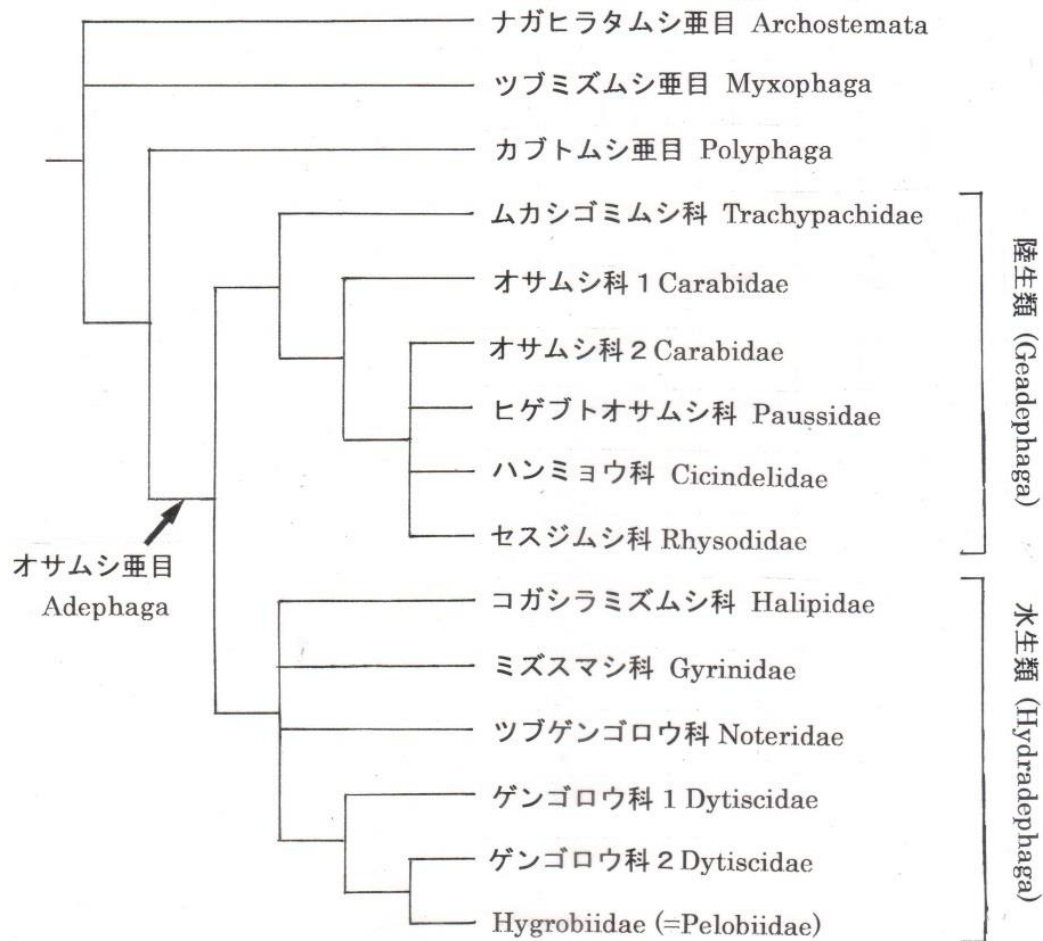


図 4.2.39. 18s rDNA によるオサムシ亜目の科の系統関係。水生甲虫類は単系統群となり、水生甲虫類 (Hydradephaga) と陸生甲虫類 (Geadephaga) に大別される。

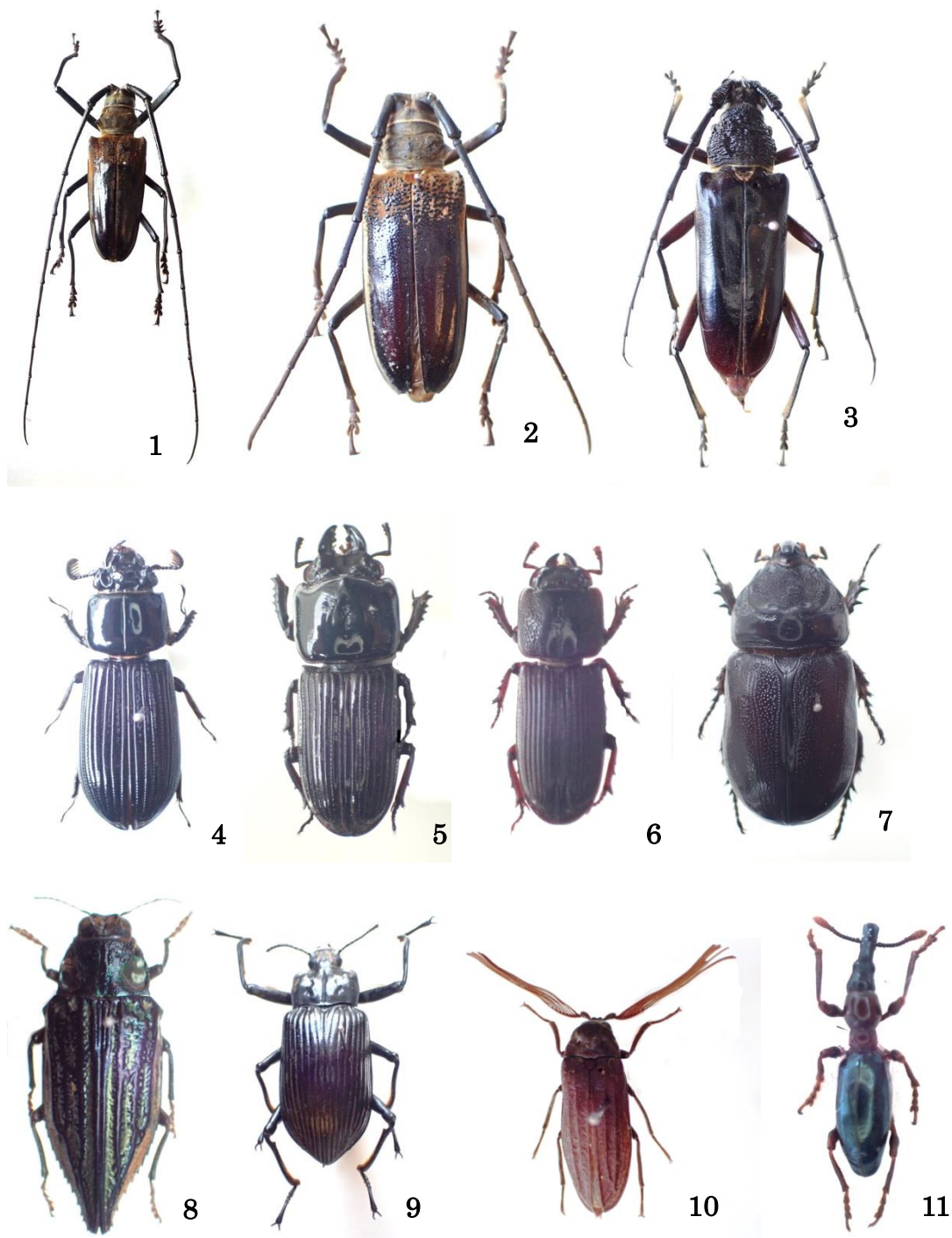


図 4.2.40. コウチュウ目. カミキリムシ科: 1, 2, *Batocera oceanica* (1, オス; 2, メス); 3, *Aeolesthes inhirsuta*; クロツヤムシ科: 4, *Cetejus* sp. クワガタムシ科: 5, パラオチビクワガタ *Figulus sulcicollis*; 6, アンガウルマメクワガタ *Figulus lupines*. タمامシ科: 9, *Chrysodema schmeltzii*; ゴミムシダマシ科: 11, *Stenis sulcigera*. クシヒゲムシ科: 1, *Callirhipis devasa*.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

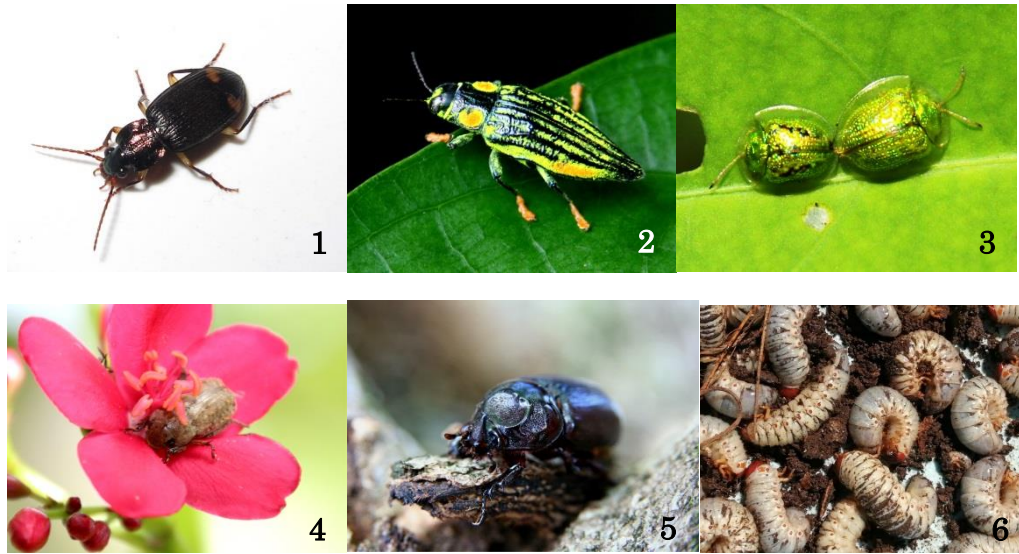


図 4.2.41. コウチュウ目. ゴミムシ科: 1, ムナビロアトボシアオゴミムシ *Chlaenius tetragonoderus*. タマムシ科: 2, *Chrysodema schmeltzii*. ハムシ科: 3, *Metriona circumdata*. コガネムシ科: 4, *Adoretus sinicus*; 5, 6, サイカブトムシ(タイワンカブトムシ)*Oryctese ehinoceros*, (5, 成虫; 6, 幼虫).

ネジレバネ(撚翅)目 Strepsiptera

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

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

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

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

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

シミネジレバネ亜目 Mengerillidia (2科)

シミネジレバネ科 Mengerillidae

Bahiaxenidae

ネジレバネ亜目 Stylopidia (7科)

カメムシネジレバネ科 Corioxenidae

ボハートネジレバネ科 Bothartillidae

クシヒゲネジレバネ科 Halictophagidae

アリネジレバネ科 Myrmecolacidae

エダヒゲネジレバネ科 Elenchidae

ネジレバネ(ハチネジレバネ)科 Stylopidae

Callipharixenidae

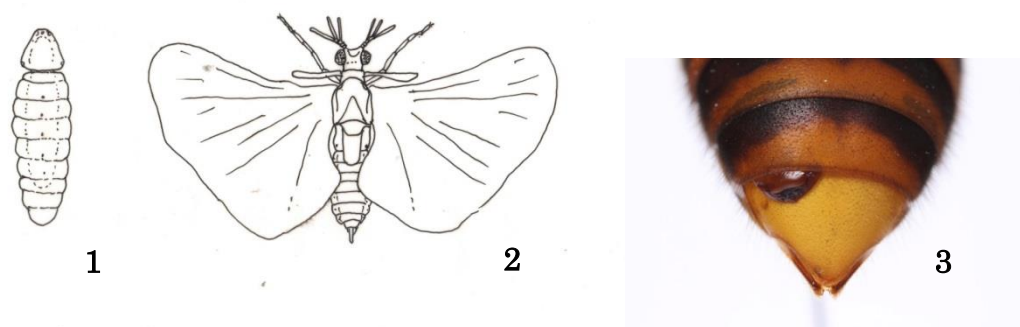


図 4.2.42. ネジレバネ目。1, メス, 成虫; 2, オス, 成虫; 3, スズメバチネジレバネ *Xenos moutoni*, メス, ハチの腹部の節間から頭部だけを覗かせる。

4.2.12 長翅系昆虫類 Mecopteroid orders (=Mecopterida =Panorpida)

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

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

長翅群(=注管類 *Antiphora*)

ハエ目、シリアゲムシ目、ノミ目の3目が位置付けられる。

ハエ(双翅)目 *Diptera*

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

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

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

ケバエ下目 **Infraorder Bibionomorpha**

アミカ下目 **Infraorder Blephariceromorpha**

カ下目 **Infraorder Culicomorpha**

Infraorder Deuterophlebiomorpha

Infraorder Nymphomyiomorpha

Infraorder Perissommatomorpha

チョウバエ下目 **Infraorder Psychodomorpha**

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

ガガンボ下目 **Infraorder Tipulomorpha**

ハエ(短角)亜目 **Suborder Brachycera**

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

アブ下目 **Infraorder Tabanomorpha** -

キアブ下目 **Infraorder Xylophagomorpha** -

Infraorder Vemileonomarpha

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

ツリアブモドキ上科 *Nemestrinoidea*

ムシヒキアブ上科 *Asiloidea*

オドリバエ上科 *Empidoidea*

(環縫(環縫短角)群 *Cyclorrhapha*)

無額囊節 *Section Aschiza*

ヒラタアシバエ上科 *Platyezoidea*

ハナアブ上科 Syrphoidea

額囊節 Section Schizophora

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

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

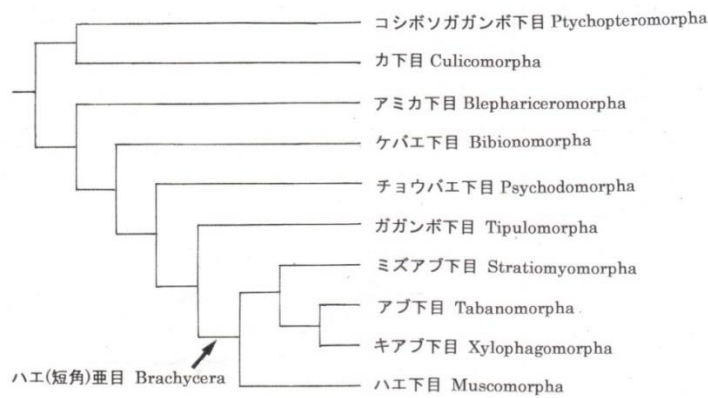


図 4. 2. 43. ハエ目の高次系統関係(Wiegmann, 2011; Yeater et al, 2019 (Flytree, 2019)に準拠).

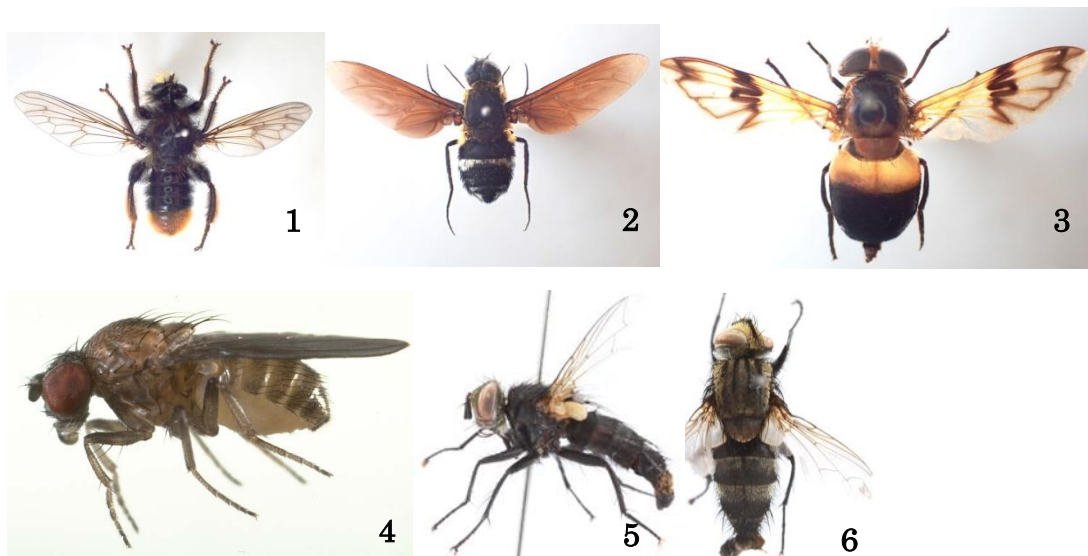


図 4. 2. 44. ハエ目. 1, オオイシアブ *Laphria mitsukurii*; 2, クロバネツリアブ *Ligyra tantalus*; 3, シロスジベッコウハナアブ *Volucella tabanoides*; 4, クロショウジョウバエ *Drosophila virilis*; 5, 6, ブラコンヤドリバエ *Exorista japonica*.

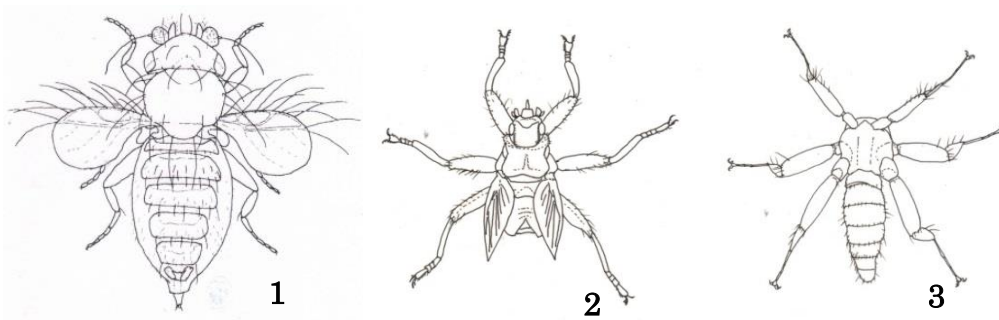


図 4.2.45. ハエ目(翅を退化させた種). 1, ノミバエの一種 *Hypogeophora macrothrix*, アズマオオズアリに寄生する; 2, シラミバエ科の一種, ウマ, ウシ, イヌ等を吸血する; 3, クモバエ科の一種, コウモリに寄生し体表に生活する.

ノミ目 (隠翅目) Siphonaptera

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

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

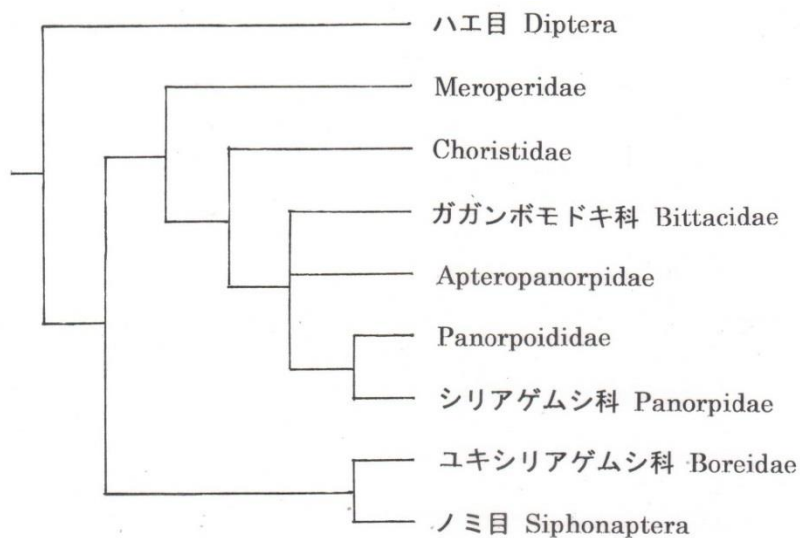


図 4.2.46. ノミ目とシリアゲムシ目の系統仮説(Whiting, 2002; Cracraft & Donoghue, 2004; Kjer et al., 2006).

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

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

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

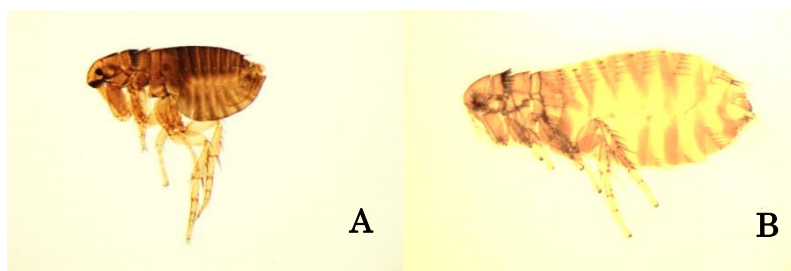


図 4.2.47. ノミ目。A, ネコノミ *Ctenocephalides felis*; B, ケブカノミの一種。

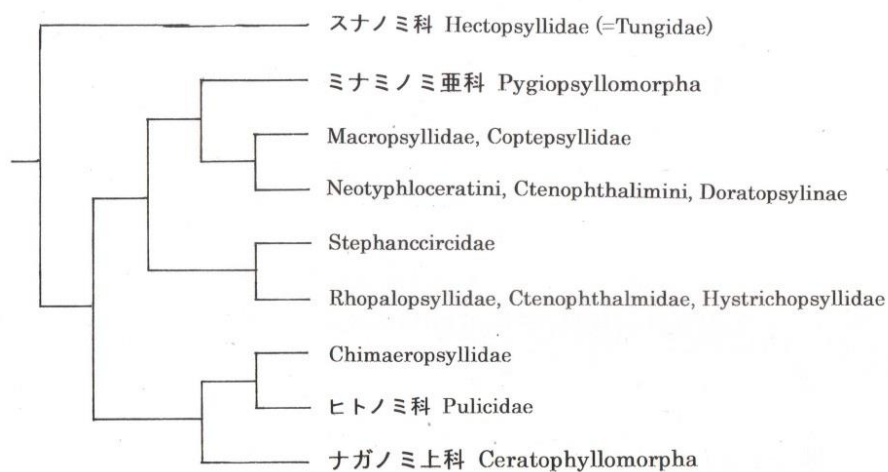


図 4.2.48. ノミ目の高次系統関係(Whiting et al., 2008).

シリアゲムシ目（長翅目）

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

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

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

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

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

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

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

Apteropanopidae

(ユキシリアゲムシ亜目 Neomecoptera: Boreidae)

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

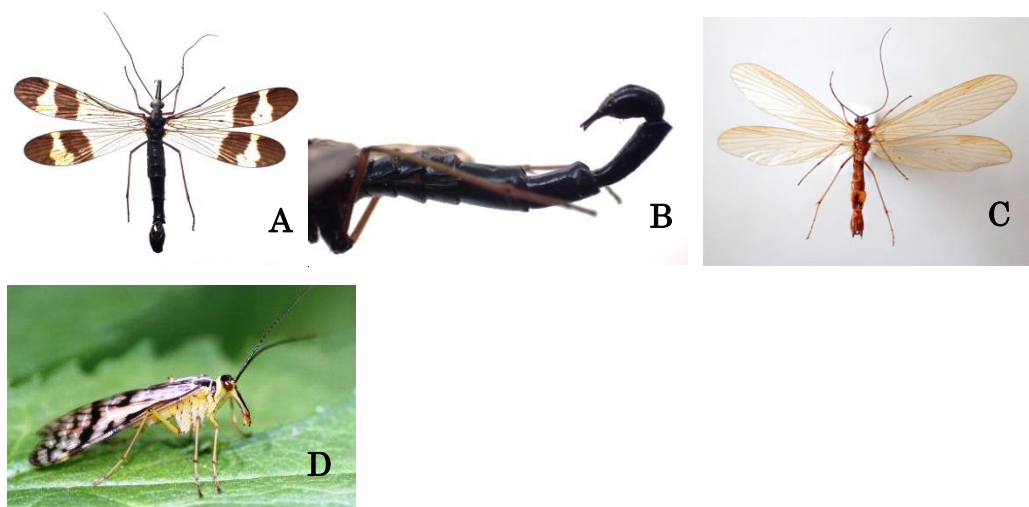


図 4.2.49. シリアゲムシ目. A, B, ヤマトシリアゲ *Panorpa japonica*, オス, (A, 背面; B, 腹部, 側面); C, スカシシリアゲモドキ *Panorpodes paradoxus*; D, プライアシリアゲ *Panorpa pryeri*.

毛翅群 (=飾翅類 *Amphiesmenoptera*)

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

トビケラ目 (毛翅目) *Trichoptera*

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

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

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

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

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

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

エグリトビケラ亜目 Integripalpia (32科)

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

シマトビケラ亜目 Annulipalpia (9科)

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

ナガレトビケラ亜目 Spicipalpia (3科)

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

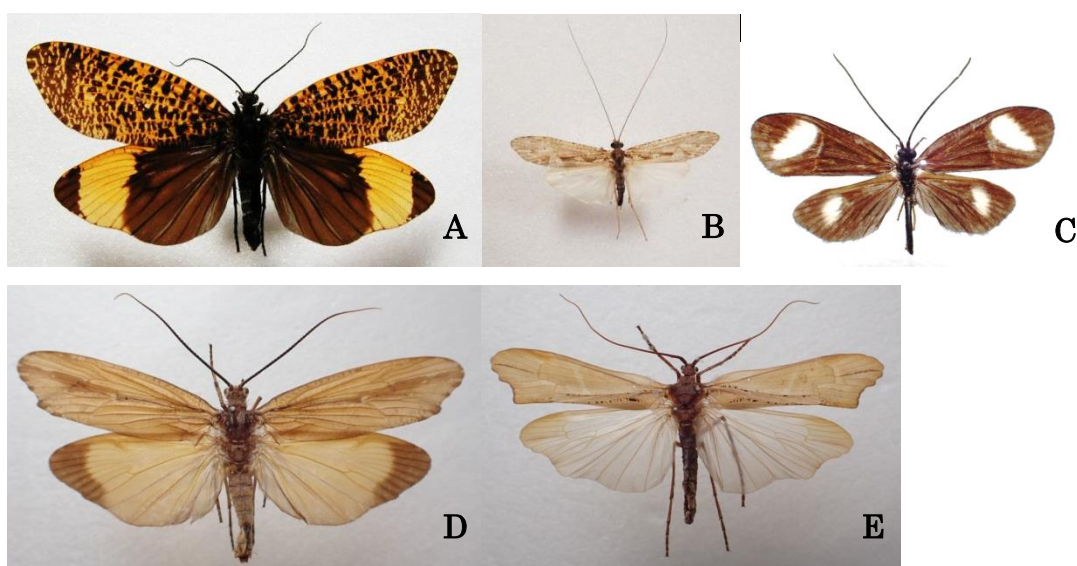


図 4.2.50. トビケラ目. 1, ムラサキトビケラ *Eubasilissa regina*; 2, ヒゲナガカワトビケラ *Stenopsyche marmorata*; C, ヨツメトビケラ *Perissoneura paradoxa*; D, ツマグロトビケラ *Phryganes japonica*; E, エグリトビケラ *Nemotaulius admorsus*.

チョウ目 (鱗翅目) Lepidoptera

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

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

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

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

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

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

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

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

Dacnonypha 下目 Eriocranioidea 上科

Lophcoronina 下目 Lophocoronoidea 上科

Exoporia 下目 コウモリガ上科 Hepialidae

Neopseustina 下目 Neopseustoidea 上科

Heteroneura 下目(14 上科)

単門節 Division Monortysia

二門節 Division Ditrysia (=Eulepidoptera)

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

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

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

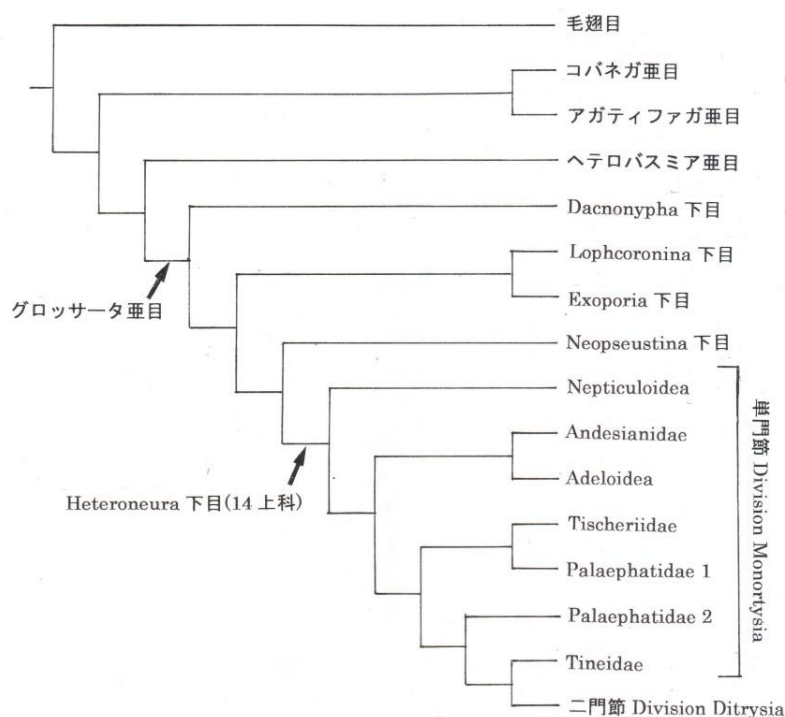


図 4.2.51. チョウ目の高次系統関係概要(Regier et al., 2013 を改変). 単門類は側系統群となる. 98%の種が二門類に含まれる.

“チョウ類”の分類

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

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

シャクガモドキ上科 Superfamily Hedyloidea

シャクガモドキ科 Hedyliidae(1 亜科)

セセリチョウ上科 Superfamily Hesperioidea

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

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

アゲハチョウ上科 Superfamily Papilionoidea

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

Parnassiinae, アゲハチョウ亜科 Papilioninae

シロチョウ科 Pieridae(1 亜科)

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

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

シジミタテハ科 Lycaenidae(1 亜科)

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

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

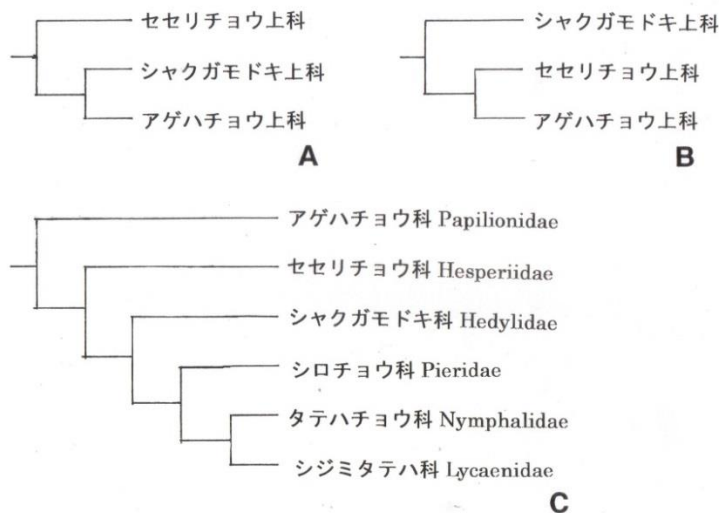


図 4.2.52. シャクガモドキ上科, セセリチョウ上科, アゲハチョウ上科間の系統関係. A, Scoble, 1986; B, Wahlberg et al., 2005; C, Regier et al., 2013.

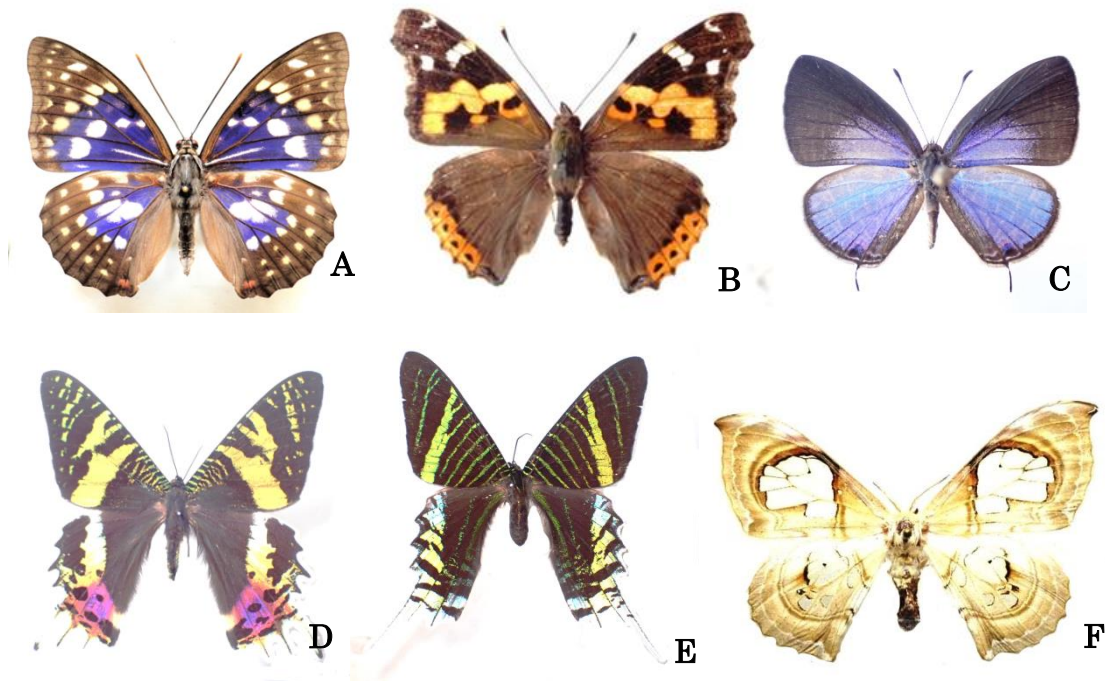


図 4.2.53. チョウ目. A, オオムラサキ *Sasakia charonda*; B, アカタテハ *Vanessa indica*; C, ルリウラナ
ミシジミ *Jamides bochus*; D, ニシキオオツバメガ *Chrysidia rhipheus*; E, *Urania leilus*; F, スカ
シカギバ *Macrauzata maxima*.



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

4.2.13 膜翅系昆虫類 Hymenopteroid order

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

ハチ(膜翅)目 Hymenoptera

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

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

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

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

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

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

ナギナタハバチ上科 ***Xyeloidea***^{*1)}

ハバチ上科 ***Tenthredinoidea***

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

短距ハチ亜目 **Suborder *Unicalcarida***

キバチ下目 **Infraorder *Siricomorpha***^{*2)}

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

キバチ上科 *Siricoidea*

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

食肉広腰節 Section *Orussomorpha*

ヤドリキバチ上科 *Orussoidea*

細腰節 Section Apocrita

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

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

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

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

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

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

Proctotrupoidea

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

Ichneumonoidea

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

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

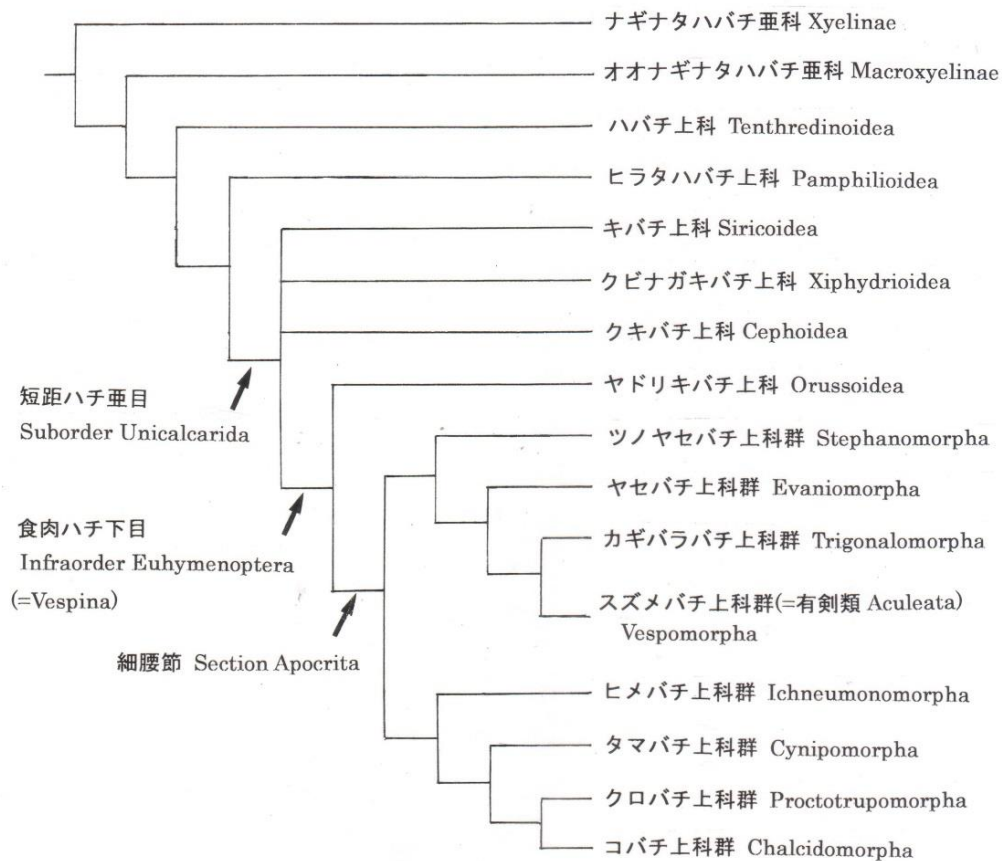


図 4.2.55. ハチ目の系統樹 (Klopfstein et al., 2013 を改変). 本解析結果では, ナギナタハバチ上科 (Xyeloidea; ナギナタハバチ亜科 Xyelinae+オオナギナタハバチ亜科 Macroxyelinae)は単系統群と ならない.

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

スズメバチ上科群 Superfamily group Vespomorpha (=有剣類 Aculeata) :
 セイボウ上科 Chrysididae, スズメバチ上科 Vespidae, アゴバチ上科
 Thynnidae, クモバチ上科 Pompilidae, コツチバチ上科 Tiphiidae,
 アリ上科 Formicidae, ツチバチ上科 Scoliidae, ミツバチ上科 Apoidea

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

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

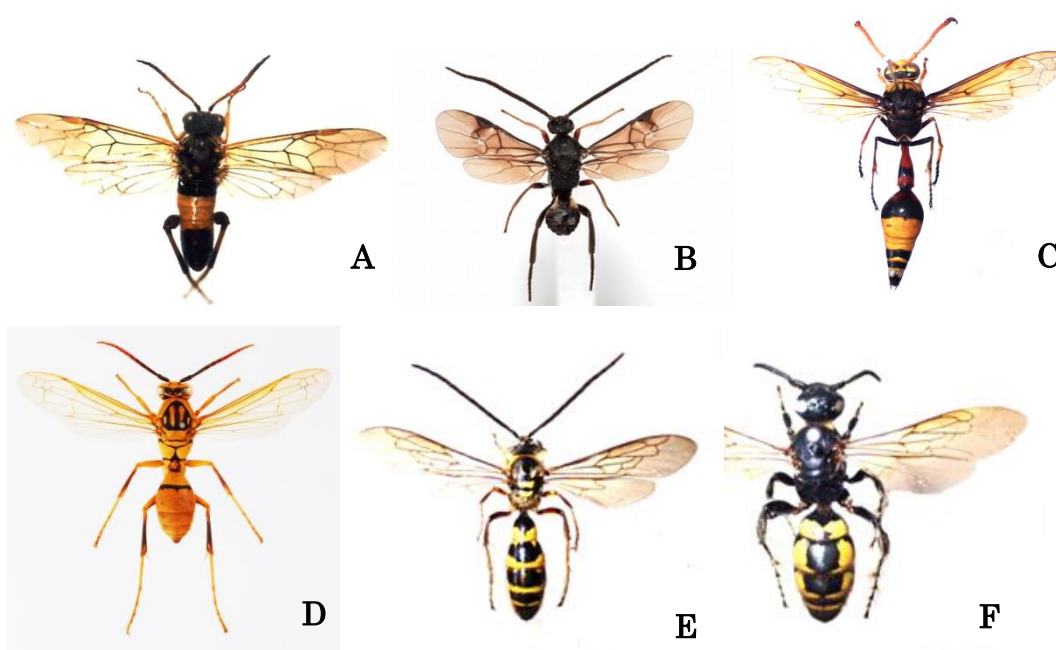


図 4.2.56. ハチ目. ハバチ科 : 1, ツマグロコシアカハバチ *Siobla pulchra*. コマユバチ科 : 2, スズメ
 ヤドリコマユバチ *Snellenius theretrae*. 3, スズメバチ科: 13, *Delta pyriforme*; 4, タイワンアシナ
 ガバチ *Polistes formosanus*. ツチバチ科 : 5, 6, *Campsomeris palauensis*, (5; オス, 6; メス).

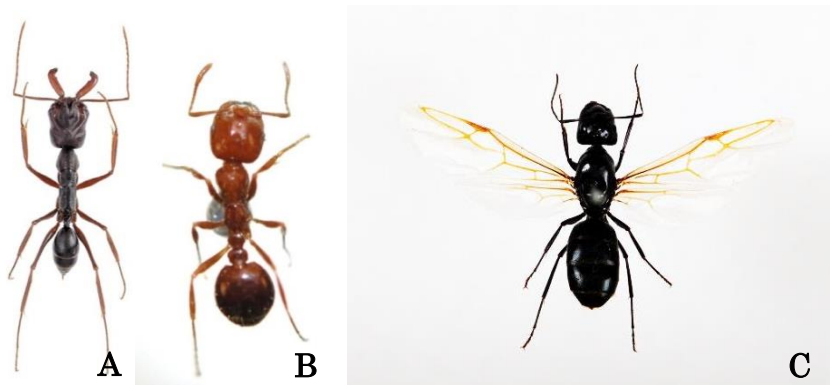


図 4.2.57. ハチ目(アリ科). A, アギトアリ *Odontomachus monticola*; B, アカヒアリ(ヒアリ) *Solenopsis invicta*; C, クロオオアリ *Camponotus japonicus*, 有翅女王.



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

4.3 化石昆虫類

4.3.1 昆虫の出現

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

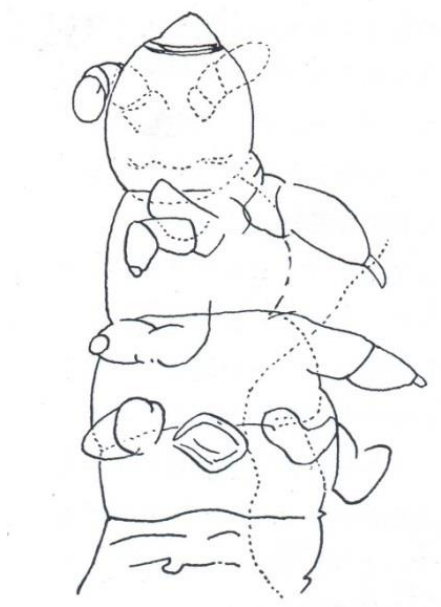


図 4.3.1. 最古の六脚虫化石(復元図)。トビムシ目、リニエラトビムシ *Rhyniella praecursor*。デボン紀前期のライン-チャート中に保存(スコットランド)。



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

表 4.3.1. 絶滅した昆虫の目.

単丘亜綱

ムカシシミ目 Monura

双丘亜綱 Dicondylia

有翅下綱 Pterygota

ムカシアミバネ節 Palaeodictyoptera

ムカシアミバネムシ目 Palaeodictyoptera

ムカシカゲロウ目 Megasecoptera

ディクリプテラ目 Dicliptera

アケボノスケバムシ目 Diaphanopteroidea

トンボ節 Odonatoptera

ゲロプテラ目 Geroptera

オオトンボ目 Protodonota

新翅節 Neoptera

原翅亜節 Protoptera

パオリダ目 Paoliidae

多新翅亜節 Polyneoptera

ムカシギス目 Protorhoptera

積翅上目 Plecoptera

ムカシカワゲラ目 Paraplecoptera

アケボノカワゲラ目 Protoplecoptera

直翅上目 Orthoptera

カロネウラ目 Caloneuroidea

オオバッタ目 Titanoptera

ムカシサヤバネムシ目 Protelytroptera

新性亜節 Eumetabola

ムカシチビ目 Miomoptera(所属上目不明)

オオサヤバネムシ目 Glosselytrodea(所属上目不明)

4.3.2 昆虫の大量絶滅

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

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

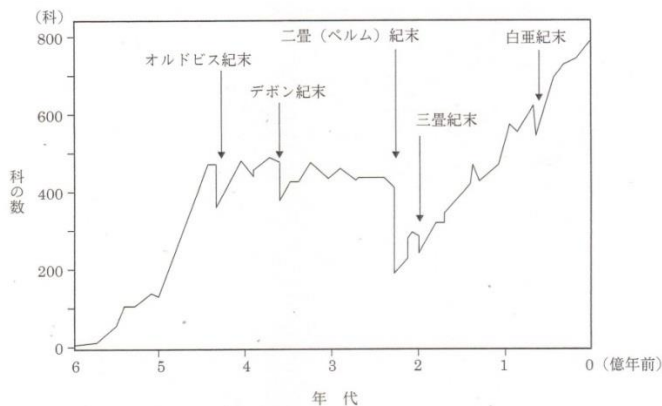


図 4.2.3. 過去の大量絶滅。各年代で得られたハ虫類の科数を示す。科数の減少している部分は大量絶滅があった所を示す。(Erwin et al. (1987)を改写)。

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

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

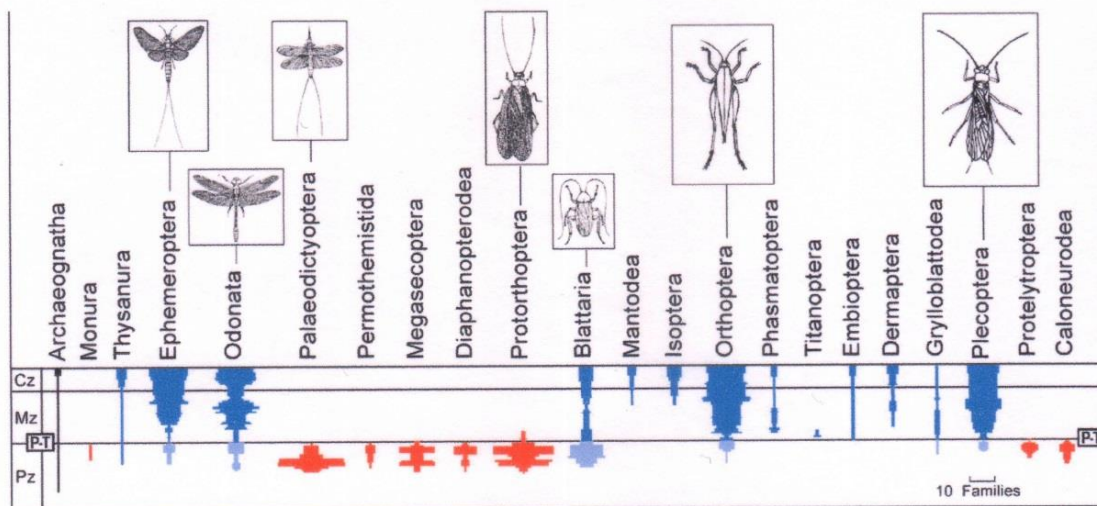


図 4.2.4. 昆虫類の大量絶滅。赤で示したものはペルム紀末期に絶滅した目を示す。(Labandera & Sepkoski, 1993; Labandera, 2005).

4.3.3 翅の起源と進化

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

「気管鰓仮説」を念頭に置いたものである(図 4.2.5).

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

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

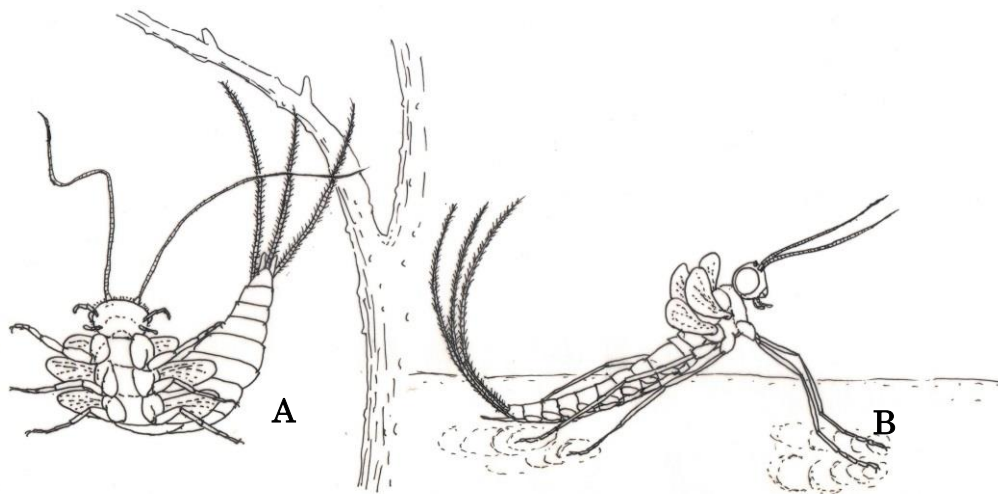


図 4.2.5. 昆虫の翅の進化についての初期状態を示す仮説. A: 樹上滑空仮説, B: 水面滑走仮説.

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

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

(Grimaldi & Engel (2005)を略写).

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

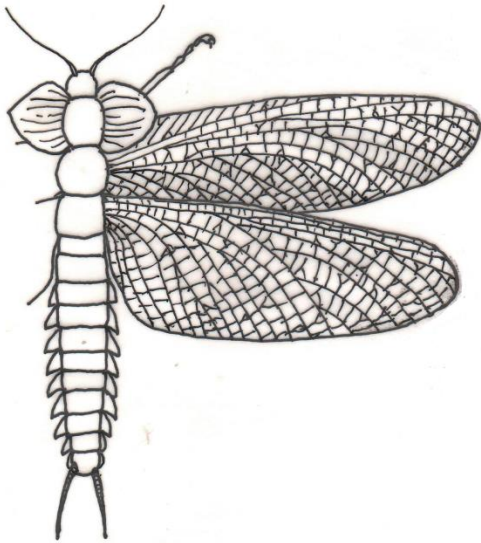


図 4. 2. 6. 六枚翅を持つムカシアミバネムシ類の化石からの復元図(Palaeodictyoptera, Dictyoneuridae).

第5章 環境と昆虫

5.1 生態系の概念と構造

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

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

概念

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

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

生物群集の構造

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

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

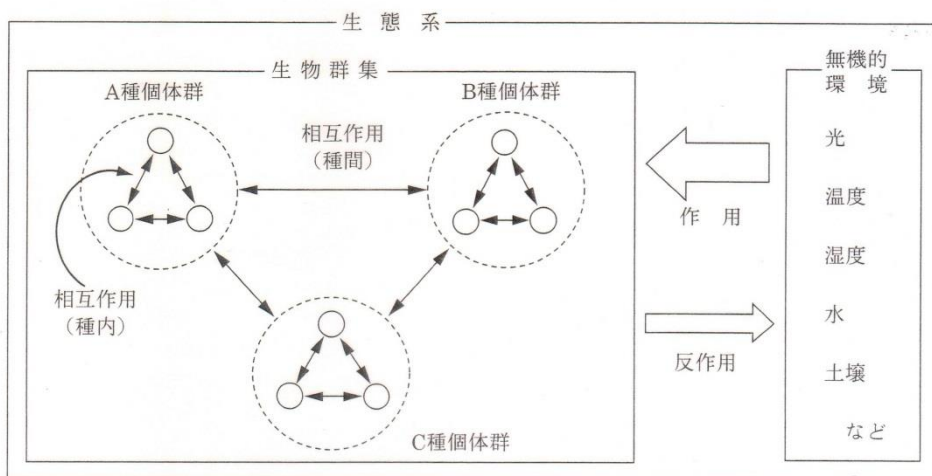


図 5.1.1. 生態系の概念.

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

食物連鎖

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

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

5.2 環境への適応

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

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

ベルクマンの規則

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

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

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

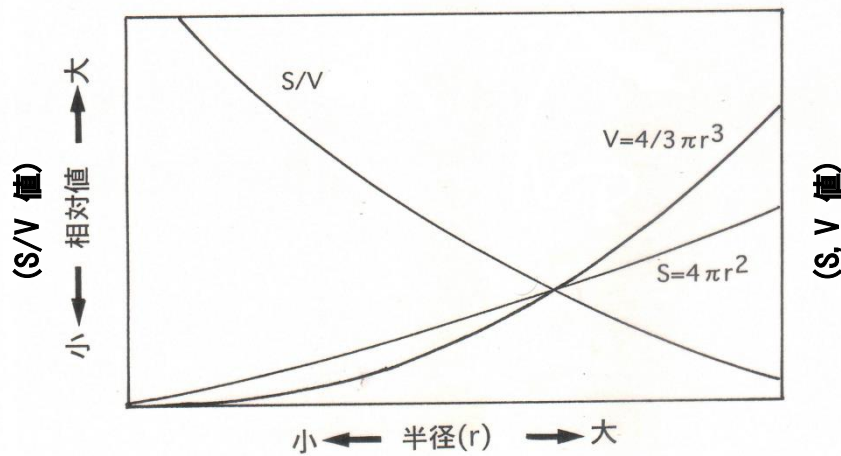


図 5.2.1. 球体での表面積と体積の関係.

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

ジェームスの規則

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

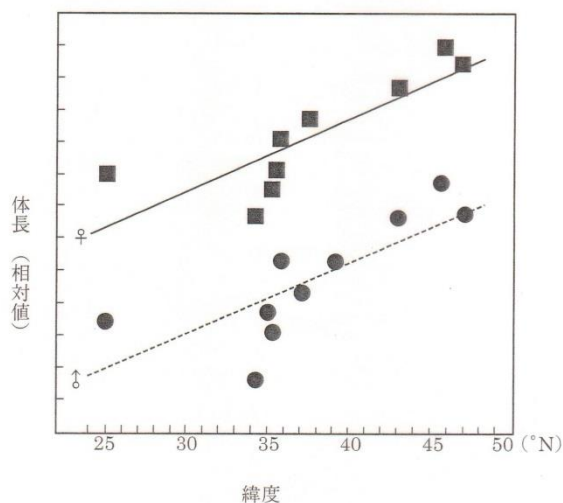


図 5.2.2. キスジノミハムシ *Phyllotreta striolata* における緯度と翅長の関係. (Masaki, 1967 より作成).

変温動物の温度に対する適応

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

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

体温保持仮説（Heat conservation hypothesis）

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

系統-競争仮説（Phylogenetic hypothesis）

体の大きい種が競争上有利で生き残り，それが種分化をとげた。ベルクマンの規則を説明しようとするもの。

移動能力仮説（Migration ability hypothesis）

大型の種ほど移動能力が高くより北方に侵入できたとするもの。

越冬仮説（Starvation ability hypothesis）

冬の食糧不足を乗り越るためには小型種は栄養を十分に貯えることが出来ず，よって小型のサイズの種は冬期のある環境には不適で，大型種ほど冬を乗り越りやすい。

資源変動仮説（Resource availability hypothesis）

食糧の変動性が季節によって大きく異なり，このことが体のサイズを大きくさせている。越冬仮説に類似の仮説。

その他に，日照時間や温度に対する遺伝的応答によるとするもの，餌のサイズに対応したとするもの，競争種に対する形質置換によるとするもの，細胞の大きさが北方ほど大きくなることによるとするものなどがある。特に最後のものは誤りで，北方のものほど細胞が大きくなるという事実はない。

昆虫類では大型の種は熱帯・亜熱帯地方に見られる。熱帯域に近づくほど大型化する現象を「逆

ベルクマンの規則」と称する場合があるが、多くは熱帯域の大型種のみに着目し、体サイズが緯度や温度に沿ったクラインが示されるかの検証を欠くものが圧倒的に多い。熱帯域では同一の系統群の中で大型種が見られるのみならず、小型の種も多い実感を持つ。昆虫類では、熱帯域ほど種多様性が高く、体サイズのバリエーションが大きいと理解した方が良いように思える。

アレンの規則

寒冷地にすむ恒温動物ほど、耳、吻、首、肢、尾などの突出部分が短くなる傾向が認められアレンの規則(Allen's rule)と呼ばれている。突出部が少ないと、体表面積が少なくなり、体表からの熱の発散を防ぐことができるので、寒冷地に対する適応と考えられている。

ベルクマンの規則とアレンの規則を組み合わせると、寒冷地の恒温動物ほど大型化し、かつ突出部分が小さく丸みを帯びた形になると言うことになる。

グロージャーの規則

鳥、哺乳類において、乾燥、冷涼な気候下で生活するものは、湿潤、温暖な気候下で生活するものよりもメラニン色素が少なく、明るい色彩を呈すると言う規則で、昆虫類でもこの傾向が認められるとされる。ただしこのグロージャー(Gloger)による規則に添わない場合も多く、規則としての有効性について検討の余地が多く存在する。

5.3 地球温暖化と昆虫

近年、地球温暖化の影響により、世界各地で異常気象が生じている。日本列島も近年、夏は酷暑の連続で、熱中症患者が各地で多発している。さらに数度に渡る台風の直撃により、酷い風水害までもが広がっている。ここでは、温暖化現象に関連した昆虫類の動向について見て行く。

北上する南方系昆虫類

急速に進んでいる温暖化を実感するのに、従来見られなかった南方系のチョウが、身近に多く見られるようになった変化に注目すると分かり易いだろう。例えば、本州では西日本にだけ見られたツマグロヒョウモンが、今日関東地方一円の市街地に多く見られ、東北地方北部にまで分布が広まっている。このチョウはオスとメスとで色彩が異なる。メスの前ばねの先は黒く、体に有毒成分を持っているため鳥が嫌うチョウのカバマダラに擬態したものとされている。現在、多くの場所で最普通種の一つとなっていることから、目にすることも多いはずである。本種の擬態のモデルとされているカバマダラも、琉球列島から分布を北上させ、現在九州本土に生息している。

ナガサキアゲハも関東地方において多く見られるようになった。名前からも分かるように南方系の種で、1940年代までは九州および四国南部までの分布であった。しかし、1970年代になると、顕著な分布の北上が見られ、1980年代には近畿地方に到達し、東海地方を経て1999年には関東地方で発見された。その後、関東地方では密度を増し、今では住宅地で見かける大型の黒いチョウは本種である場合が多くなってしまった。

ヤクシマルリシジミは、1950年代の段階では本土では鹿児島や紀伊半島の南端を分布の北限としていたものであるが、関西地方、近畿地方へと次第に分布を広げ、2008年には東京で発見されるに至った。ナガサキアゲハもヤクシマルリシジミも約60年をかけて関東地方に到達している。

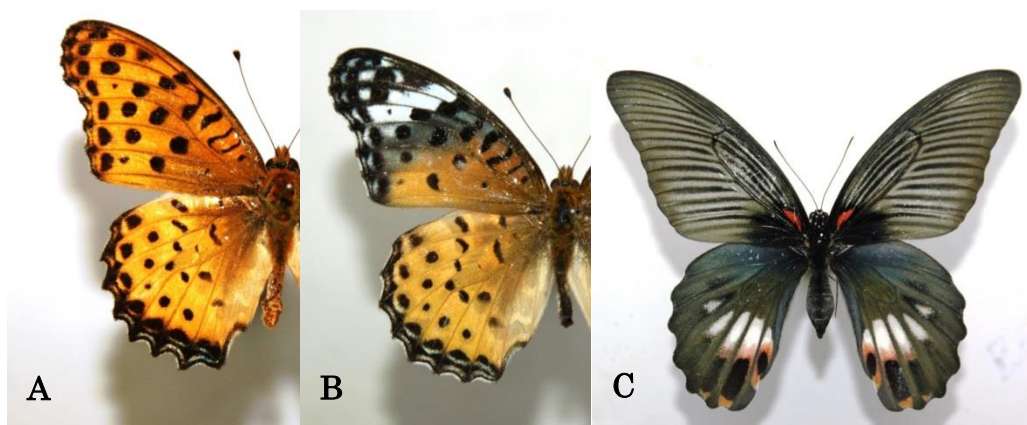


図 5.3.1. 分布を北進させるチョウ類. A, B, 関東地方で普通種となったツマグロヒョウモン *Argyreus hyperbius*, (A, オス; B, メス). C, 60年をかけて九州から関東地方に分布を拡大させたナガサキアゲハ *Papilio Memnon* (メス).

このように分布を北上させたことにより、以前は見られなかったが、今日近畿や関東地方で普通に見られるようになった種は多く、クロコノマチョウやムラサキツバメ、イシガケチョウなど 10 種を越える。東北地方においてもウラギンシジミやムラサキシジミ等が分布を北に広げており、秋田県を分布の北限としていたクロアゲハとヤマトシジミは本州北端の青森県に到達した。温暖化が主要因と推定されるこのような急速な生物相の変化は、さまざまな形で地域の生態系に思いもよらぬ影響を与える可能性がある。

野外で、見つけやすいチョウ類では、分布の北上化が把握しやすい。しかし、それ以外のさまざまな昆虫類でも北進現象が知られている。カメムシ類では、ヨコヅナサシガメ、オオキンカメムシ、キマダラカメムシ、シロクチブトカメムシなど 20 種以上もの種で北進現象が知られている。甲虫類では、ラミーカミキリ、アルファルフアタコゾウムシ等 30 種以上が知られている。

キマダラカメムシやシロクチブトカメムシは従来、九州以南で知られていた種であるが、急速に分布域を北方に拡大させている。ヨコヅナサシガメも九州に生息していたものが、1970 年代に関西地方に分布を広げ、1990 年代に関東地方に侵入した。現在、関東地方では公園等の樹木で普通に見かける種となっており、さらに東北地方に分布を広げつつある。キマダラカメムシは多種多様な植物を加害する。ヨコヅナサシガメは強力な捕食者であることから、生態系に大きな影響を与える可能性があると考えられている。

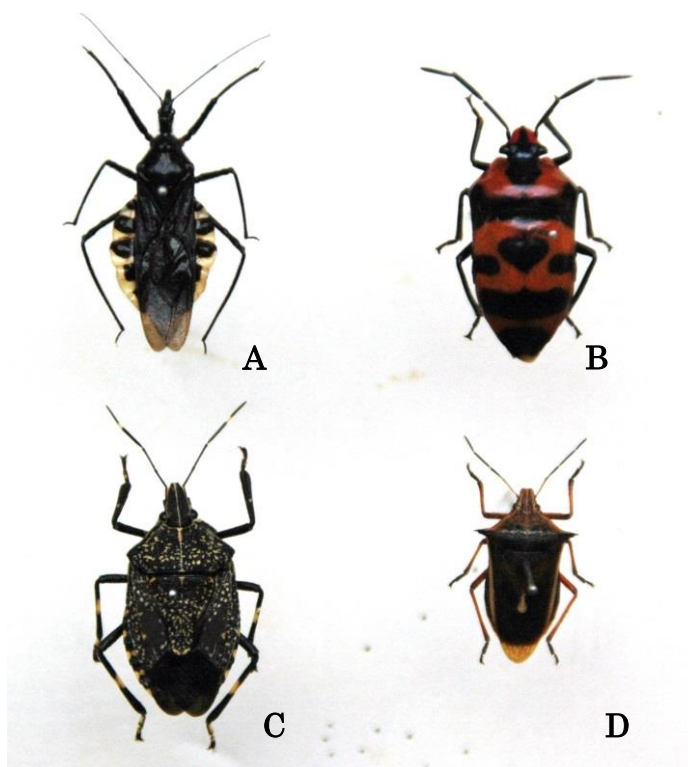


図 5.3.2. 分布を北上させる南方系カメムシ類. 1; ヨコヅナサシガメ *Agriosphodrus dohrni*; 2, オオキンカメムシ *Eucorysses grandis*; 3: キマダラカメムシ *Erthesina fullo*; 4, シロヘリクチブトカメムシ *Andrallus spinidens*.

ハチ類では、イラガセイボウやアメリカジガバチの分布の北上が激しい。イラガのマユに寄生するイラガセイボウ(図 5.3.4)は、1930年代までは九州のみに知られていたが、1940年代に入ると兵庫や大阪で生息が確認され、1960年代初頭に関東地方で生息が確認された。日本海側で、1年に約5kmずつ北上して行くことが確かめられている。さらに、1980年代には東北地方に侵入している(図 5.3.3)。関東地方では今日、イラガへの本種の寄生率は50%を越えており、イラガ個体群は影響を受けているであろう。本種は侵入後およそ5年後には寄生率50%を超えるようになる。一方、クマゼミの分布の北限は、神奈川県箱根山麓と三浦半島の城ヶ島で、長い間分布は留まっていた。しかし、近年本種は北上をし始め、現在関東地方一円で鳴き声が聞かれるようになった。本種は、早朝から大音響で鳴くために生息を認識しやすい。また、以前から生息していた西日本では、都市域で大発生を繰り返すようになり、ヒートアイランド効果を受けている可能性があると言われている。

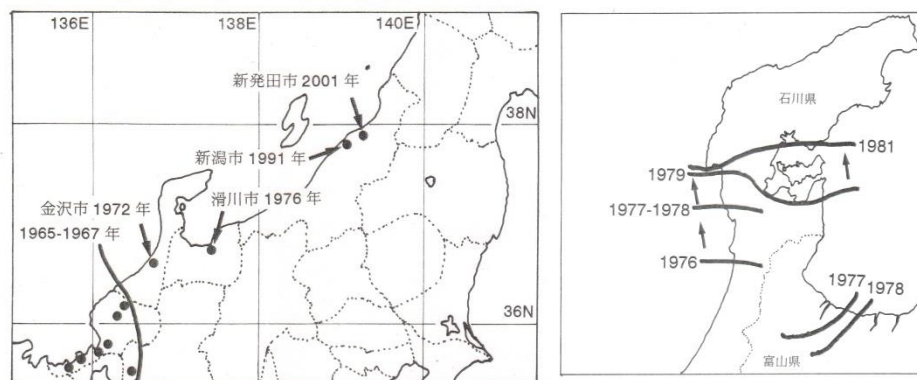


図 5.3.3. 日本海側でのイラガセイボウ *Chrysis shanghaiensis* の北進状況。(寺山, 2005).



図 5.3.4. イラガセイボウ *Chrysis shanghaiensis*, (a; 背面; b, 側面).

昆虫の北進現象は、特定のグループに見られるものではなく、多くのグループに見られる現象であることを示している。このような北進現象を説明するのに、地球温暖化に加え、交通網による人為的分布拡大、餌資源の拡大等を引き起こす物流の移動、都市域のヒートアイランド化など、複数の人為的要因が関わって多変量的に引き起こされている可能性が高い。いずれにせよ多くの昆虫類で、これまでにない急激な変化を見せている。

害虫類の北進

北進現象は南方系の昆虫類が分布をより高緯度地域に広げて行く現象である。同時に農業害虫やヒトに被害を与える衛生害虫は南方系の昆虫に多い。近年、幾つかの重要な農業害虫でも北進化が見られる。また医動物学の観点から、ハマダラカやヒトスジシマカの北進に伴い、マラリアやデング熱が世界に蔓延する危険性が言われている。

フタテンチビヨコバイ、ミカンキジラミ、アリモドキゾウムシ等分布を拡大させつつある農業害虫が報告されている。また海外からの侵入も多く、昨年、世界的な大害虫のツマジロクサヨトウが日本で発見され、当初沖縄と九州から見つかったものが、一気に高知、茨城で発見されている。

農業害虫では、農作物や園芸植物が広く栽培されるようになることで、その植物を利用する昆虫も分布を広げやすい。そして、温暖化が進むことで、より北方の地域で発生が見られ、密度を増すことになる。日本ではビニールハウス栽培が盛んに行われている。ビニール栽培では、冬期も温度が高く保たれ、そのために害虫類が越冬可能となりやすい。ハウスの害虫を調べると、オンシツコナジラミやミナミキイロアザミウマ等多くは熱帯や亜熱帯性の冬眠習性を持たない外来害虫である。

ウリミバエやミカンコミバエは果実の大害虫である。琉球列島において、莫大な予算と人員を導入して根絶させた経緯がある。沖縄県ではウリミバエの根絶に 20 年をかけ、延べ人員 32 万人、費用 170 億円をかけて根絶させている。しかし、沖縄県では近年頻繁に侵入事例が確認されている。ミバエ類の場合、温度が上がることで、生存確率が高まることが知られており、さらに生息可能地域も本州にまで広がり、農業被害が増すことになる。

ヒトスジシマカは、本来亜熱帯以南に生息する蚊であるが、新興感染症のデング熱やジカ熱を媒介する衛生害虫である。デング熱は世界で年間約 1 億人が発症していると推定されている。2014 年に東京都内で、国内感染者 100 名以上の患者を出し注目されが、国内感染者はその後も生じている。1950 年頃までのヒトスジシマカの生息域は栃木県が北限であったが、その後分布を北上させ、2016 年に青森市にまで到達している。温暖化の進行で、病原微生物の運び屋となる昆虫が生息域を増大させている(図 5.3.5)。

現在、世界人口約 77 億人の 6-10%の人が毎年マラリアに感染していると言われている。死亡率は高く、毎年 250 万人もが命を落としている。マラリアはハマダラカが媒介するのであるが、温暖化が進めばマラリアの流行危険地域が増加し、感染者の割合も増加する。年平均気温 1 度上昇によるハマダラカの分布の北上により、1-2 億人以上の感染リスクが増えると言われている。

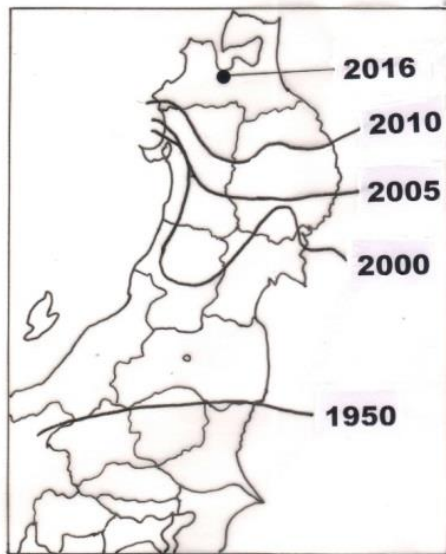


図 5.3.5. ヒトスジシマカ *Aedes albopictus* の東北地方における分布拡大.

日本では時間をかけて一度マラリア病原虫の根絶に成功している。しかし冬期の気温が 3-5 度上昇すると、日本もマラリア流行可能地帯に入り、マラリア流行の危険が生じて来る。

北進現象の要因

昆虫の北進現象について、その要因として大きく 2 つの仮説が上げられている。一つは、外的環境である気温の上昇そのものが北へ分布を押し上げているという外因説である。もう一つは、北上の原因は環境の変化そのものよりも、むしろ休眠性の変化や食物の転換など、昆虫自身の適応によると言う内因説である。内因説を採用すると、適応性の低い種は分布を北上させにくく、種によって顕著に北進している種とそうでない種が存在することの説明が容易となる。

ナガサキアゲハでは、蛹が休眠に入るかどうかは光周性に支配されており、主に幼虫期の日長（1日の昼間の長さ）で決まる。本来の生息地の個体群と、北進によって新たに分布するようになった地域の個体群の間では、卵期間、幼虫期間、日長差による休眠率のいずれも差がないことが示された。昆虫の休眠性を表す指標にさらに休眠深度がある。高緯度地域になるほど冬が早く到来し、長く続く。もし休眠が浅く、短期の内に羽化すればその個体の生存は不可能となる。この休眠の深さでも地域による差異は認められなかった。以上から、ナガサキアゲハは、体内の生理的な変化は伴わずに北進を続けて来たと判断される。ナガサキアゲハの北進を制限する要因は、恐らく気温で、かつ夏期の気温よりも冬期の温度条件が重要なようだ。冬期の最低気温が -3.8 度以上で、かつ最低気温 0 度以下の日数が 52 日以下の地域では約半数の個体が生き残り、冬を越せるという結果が出ている。

南方系昆虫にとっては、冬期を越せるかどうか、そこに定着できるかどうかの最も重要な要因となる可能性がある。ミナミアオカメムシでは1月の平均気温5度が分布の北限になっており、温暖化に伴いこの等温線が北上することに沿って分布を北進させている。しかし、8月の酷暑の条件下では、死亡率の増大や発育の遅延と言った明らかな高温障害を引き起こすことが判明した。熱帯性の昆虫であっても単純に高温条件が有利とはならないのである。

寒地適応性の昆虫が温暖化により、より高緯度地域や高標高地域に追いやられ、絶滅の危機に瀕することは十分に想像可能である。しかし、南方系昆虫類も温度適応の幅が狭く、動植物には環境の変化に適応する能力が備わっており、生き残って行くとされている。しかし、今日の地球温暖化による急激な環境の変動には対応できない種が多く存在するだろう。生物の適応には限界があり、急速に生理的特性を変化させるとは限らない。

生物間の相互作用に生じるミスマッチ

近年、ソメイヨシノの他多くの植物の開花日が年々早まる状況にある。英国でも同様で、約400種の植物の開花資料から、ここ10年間で平均4.5日も開花が早まっていることが判明している。昆虫でも出現時期に変化が生じている例が出ている。今日、クマゼミやアブラゼミ、あるいはコオロギ類の初見日が顕著に早期化している。その一方で、モンシロチョウやアキアカネでは初見日がむしろ遅くなっている。単純に平均気温のみで出現時期が決定されているものでもなさそうで、夏期の降水パターンや梅雨、冬期の状態等の気候変動が昆虫類の出現時期を撓乱させている可能性がある。

温暖化により、生物の出現時期が異なって来ると、どのようなことが生じるだろうか。ヨーロッパでは、鳥がヒナを育てる時期に餌が確保出来なくなった例が幾つも知られている。例えば、渡り鳥が春先に渡って来て、巣を造り、ガの幼虫を雛に与えて育てる。従来、雛を育てる時期に餌であるガの幼虫を大量に得ることが出来ていたのだが、温暖化により植物の開葉時期と生育が早まり、ガの幼虫の成長も早まった。そのために雛に与える餌を多く必要とする時期に、餌であるガの幼虫は蛹となり得られなくなってしまったのである。渡り鳥の渡りのタイミングは、既年リズムにより遺伝的に決定されているので、植物の成長のタイミングに合わせる事が出来ない。植物、ガの幼虫、鳥と言う食物連鎖が温暖化により断ち切られてしまった。

日本でも春に植物の開花が早まっている。北海道において、訪花昆虫のマルハナバチ類は、冬眠から覚めるとさまざまな花を訪れるのであるが、植物の開花時期がマルハナバチの出現と合わなくなり、そのために植物の受粉率が低下し、早春に開花する植物の個体数が減少するという報告が出ている。クスノキ科のシロダモは、宮城県および山形県以南に生育している。このシロダモの新葉に虫こぶを造って成長するシロダモタマバエが、九州では新葉に出現に合わせて出現し、産卵する。しかし、東北地方では、シロダモの葉の伸長時期とタマバエの羽化時期が合わず、タマバエは生息しない。温暖化が進めばさらに2種間の生態的な同調性が崩れ、生息域が変化するだろう。

このような種間関係のミスマッチは海洋でも起こっている。近年、マイワシの量が1980年代

の1%にまで激減していると言う驚くべき数字になっている。原因は植物プランクトンの発生時期が変わったためにイワシやニシンの稚魚が成長しにくくなったことによるらしい。地球温暖化により生物間の相互作用のバランスが見えないところで急速に崩れて行き、ひいては広域な生物群集全体の攪乱を引き起こす事態が危惧される。

山地生態系の攪乱

年平均気温が2度上昇すると、現在の平均気温を維持するためには高緯度地方に200 km移動する必要があり、山岳部では300 m上方へ移動する必要がある。現在、ヨーロッパアルプスの高山植物が温暖化を感じ取り、さらに高い場所へ移動していることが明らかとなっている。これらの植物が最終的に山頂にたどり着いてしまったら、もはや逃げ場はなく、絶滅するしかない。山頂にたどり着かなくとも、円錐形の面積計算から、高地へ上がるほど生息面積が極端に狭められて行くことになり、絶滅確率は非常に高くなって行く。温暖化が北方系の植物の分布を高緯度地域や山の上方へ追いやめることは、動物にも当然当てはまる。日本のチョウ類では、高山チョウを中心に、日本のチョウの約1割に当たる少なくとも22種の高地性のチョウが、このまま温暖化が続けば絶滅する危険性がある。南方系種の北進現象は多く取り上げられているが、北方系種の分布南限の北上化についての研究は少なく、報告例は非常に少ない。



図 5.3.6. 北方系のチョウ類. A, クジャクチョウ *Inachis io*; B, タカネキマダラセセリ *Carterocephalus palaemon*. クジャクチョウは、近年日本の分布の南限付近での記録が見られなくなっている。タカネキマダラセセリはユーラシア大陸北部に分布し、日本では本州中部山岳地帯の標高 2000m程度の高地に生息する。

国連の気候変動に関する政府間パネル(IPCC)は、2100年頃には現在より4.3度平均気温が上がり、平均気温が4度上がると、現在標高1000-1500 mの範囲に見られる日本のブナ林の生息に適した土地は1/10に減少する。また、気温上昇の乾燥化によって、多くの山地性の植物が生息しにくくなると考えられている。

今日、ブナ林の昆虫類に異変が起こっている。ブナアオシャチホコやブナハバチ等の昆虫類が、近年各地で大発生を繰り返している。この原因として温暖化による積雪量の変化が推定されてお

り、消雪速度の変化がブナの開葉時期を変化させ、その影響を食植性昆虫類が受けた可能性がある。

温暖化現象については、夏期の暑さが話題となりがちであるが、気候温暖化に伴う冬期の気温の上昇が多くの生物に影響を与えているだろう。尾瀬ヶ原では近年の異常気象により積雪量が少なく、植物の成長が不十分となり、それがシカの餌不足を招き、シカが湿生植物群落を食べ荒らす結果となっている。琵琶湖では、山からの雪解けの水が入らなくなり、これによって春先の湖の水の回転が起こらなくなって、貧酸素水塊が出現するようになった。そのために魚類の大量死が起こっている。

生態系レベルで考えると、急速な環境に変化により、本来の生物同士の関係が寸断され、これによって多くの種が危機に瀕する可能性が出て来よう。平均気温 4 度の上昇で、地球上の全生物種の 40%におよぶ大絶滅の危険性があるとの予測結果すら存在する(IPCC 報告書)。

5.4 熱帯の多様性と多様性の緯度傾斜

熱帯、特に熱帯多雨林での生物多様性の高さは傑出している。植物で見ると、マレーシアのパソ林での調査では50haに何と814種もの高木が見られる。カリマンタンでは1haに700種が見られ、これはアメリカ合衆国とカナダの高木種数のほぼ等しい。スマトラの多雨林では0.37haに276種の高木が見られている。日本の落葉広葉樹林での高木の種数はせいぜい20種程度である。また、日本全土の高木種数であっても400種程である。

動物でも昆虫類の多様性は取り分け注目に値する。19世紀に南米で採集調査を行ったベーツが1時間の散歩で700種ものチョウを採集した話は真偽の程はともかくとして有名である。インドネシアの熱帯多雨林では、わずか13km²に約850種のカミキリムシが確認された。日本全土に生息するカミキリ、あるいは北米大陸のカミキリの総種数とほぼ等しい。

脊椎動物を例に挙げると、マレーシアの約20haを3日間探索し、鳥144種、哺乳類64種を確認した例や、ボルネオのサラワクの一つの森で53種ものカエル、31種のヘビ、31種のトカゲが見られたと言う例がある。

海洋においても熱帯での多様性が高い。特にサンゴ礁での多様性の高さが指摘されている。オーストラリアの東側にあるグレートバリアリーフの3m x 1.5mのサンゴ塊に75種の魚が見られた例がある。亜熱帯であるが、日本の琉球列島でも30分程のサンゴ礁での潜水で40種以上の魚を見る事が可能である。

植物と動物の種多様性は基本的に相関する。植物種数が多ければそれに専門化した動物の種数も多くなる。従って、植物の種多様性の高さを説明できれば、熱帯での動物の多様性も説明可能であると言う論理がある。1970年代までに熱帯の植物多様性を説明する仮説として、種子捕食説(Janzen, 1970: 種子の捕食が激しいので親樹のまわりに幼木が生えにくい)、攪乱説(Connell, 1977: 頻繁な攪乱が競争的排除を中断させ種を共存させる)、栄養モザイク説(Aston, 1969: 親樹の下の土壌はその種に必要な微量元素が枯渇している。循環網目説(Pianka, 1978: 競争の強さの回路が終わりのない競争を導く。ただしこれを支持するデータはないようである)等が提出された。また、Ehrlich & Roughgarden (1987)は種多様性を説明する仮説として、資源分割説、交互平衡説、非平衡説と言う3つの仮説を提出している。資源分割説は、安定な群集では長期間共存している種類が利用できる資源を細かく分割しあい、これによって多くの種の共存が可能になると言う説である。交互平衡説は、植物は親樹のまわりでは、種子の捕食が激しい、その種に必要な微量元素が枯渇しているなどの理由により幼木が育ちにくいことにより、その場所には他の種が侵入するので多様性が維持されるとする説である。さらに、非平衡説は、熱帯多雨林は攪乱によって平衡状態には達しておらず、かつ中規模の攪乱がかかり非平衡となっている場所の方が多くの種が含まれると考えている。

近年、一般に高緯度地域ほど動物の多様性が低く、熱帯に向かうほど多様性が高まると言う「多様性の緯度傾斜: Latitudinal diversity gradient」を説明しようとする幾つもの仮説が提出され

ている。このメカニズムとして、生物種間の関係(相互作用)が強く複雑なほど種分化を促進すると考えるもの(Biotic hypotheses), 生物地理学的な歴史やの進化学的な要因が強く関係するとする仮説(Historical/Evolutionary hypotheses), 無機的環境要因が強く関係するとする仮説(Spatial/Area hypotheses)とに区分することも出来る。また、これらの仮説の一部は、標高の高い地域ほど多様性が減る現象(Elevational diversity gradient)にも同時に適用できるとされている。ここでは、無機的環境要因を多様性の緯度傾斜の主要因とみなす仮説の幾つか紹介しておく。

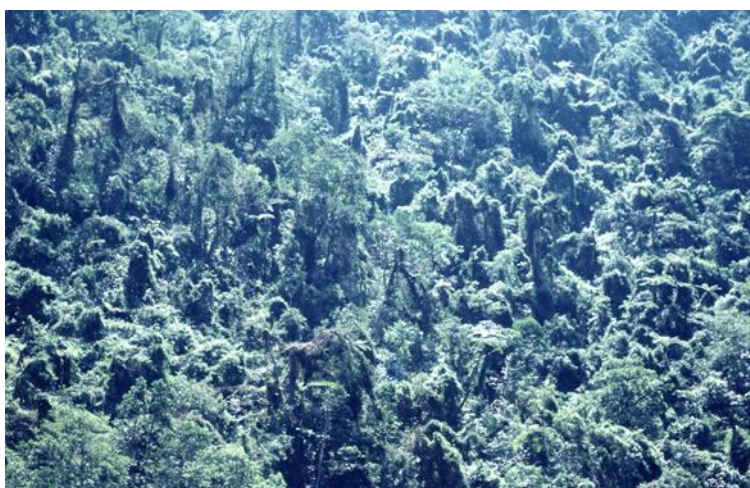


図 5.4.1. 熱帯多雨林。階層構造が発達し、高木は 80m に達するものもある。樹木には多くの着生植物やつる植物が付着する。

1) 種数-生産力仮説(Species-productivity hypothesis)

種の多様性は生態ピラミッドの大きさによって引き起こされるものとする仮説。植物の一次生産力が大きければ、生物の現存量も大きくなり、量が大きくなれば局所的絶滅率が減少し(Abundance-extinction mechanism), また個体数が増せば新たな種が得られやすくなるだろうとする(Sampling mechanism)。熱帯はより大きな生物群系を構成しており、その分、より多くの生物種を保持することが可能となっている(Geographical area hypothesis)。

2) 種数-温度仮説(Species-temperature hypothesis)

生物種数は、年間の照射エネルギー量(温度)に正相関することが知られている(Species-energy relationship)。地域の温度条件が植物の一次生産力に影響すると同時に、動物の生理活性や行動の幅に影響を与え(Metabolic theory of Ecology (MTE)), これらが種分化率に影響を与えるとする説。

3) 幾何学的制約仮説(Geometric constraints hypothesis)

環境要因や生物の持つ特性を無視しても、多様性の緯度傾斜を説明できるという仮説である。球体表面の「角度」と「距離」の両方を二次元座標で正確に表現することは不可能である。一般に良く目にする世

界地図はメルカトル図である。この地図は、地球球面の「角度」を正確に表現することによって「距離」の要素を捨てている図である。そのため、面積のゆがみが極点に近づくほど大きくなる。実際の陸上面積は高緯度地域へ行けば小さくなり、低緯度地域ほど大きくなる。種数 - 面積関係が示すように、小面積では生息種数は少なく面積が大きくなればなるほど生息種数が多くなる。よって面積の小さな北方ほど所産種数は少なく、面積の大きな熱帯地域ほど所産種数は大きくなる、という仮説である。しかし、北半球における陸地面積は、実際は北緯 40 度から 50 度付近で最大で、熱帯域は最大にはなっていない(図 5.3.3)。またこの仮説に類似するものとして、中位置効果(Mid-domain effect (MDE))が挙げられる。分布範囲が異

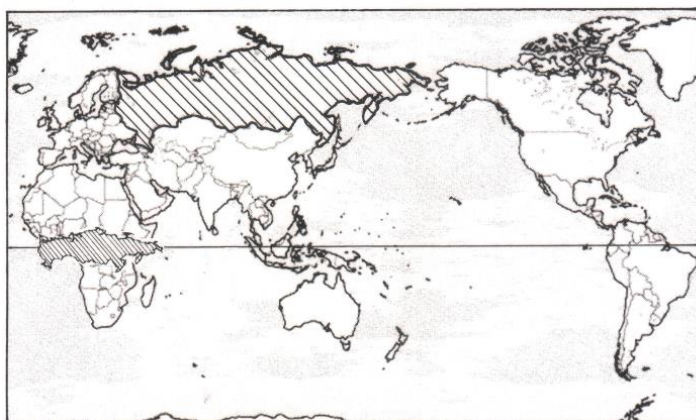


図 5.4.2. メルカトル図形と陸地面積. 図はロシア共和国の実位置と赤道上に移動した際の面積を表示したもので、実際の面積は赤道上に示したものが近似する。グリーンランドはオーストラリア大陸よりも大きくなっているが、実際の面積はオーストラリア大陸の 29%分ではない。

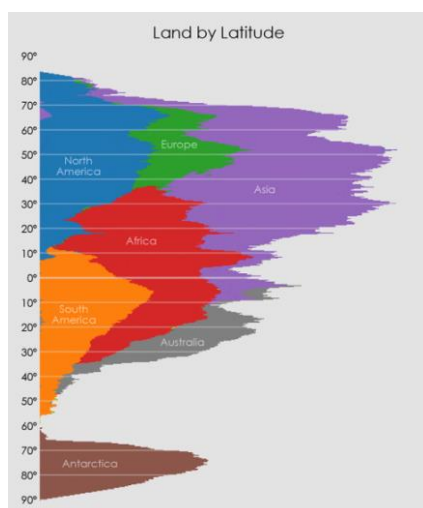


図 5.4.3. 緯度と各緯度における陸地面積. 北半球における陸地面積は北緯 40 度から 50 度付近で最大で ($16.46 \times 10^6 \text{ km}^2$), 次いで 50 度から 60 度, 30 度から 40 度となり, 熱帯域は最大にはなっていない。(出典 : <http://andywoodruff.com/blog/land-by-latitude-and-longitude-or-a-pile-of-continents/>).

なる種を、細長い容器の中にランダムに配置すると、周辺部に比べて中央部で最も種数が多くなる、と言うものである。つまり、周辺部となる極地よりも、中央部となる熱帯の方が種数が多くなるというものである。

その他、生物的仮説 **Biotic hypotheses** では、熱帯地域ほど競争、捕食、共生、寄生と言った生物種間の関係が強く複雑で、これによって急速な適応や種分化を引き起こして多様性を高めて来たとする仮説である。歴史的・進化的仮説では、例えば地域によって種分化を十分に遂げる時間が異なることによる差、地域によって進化速度が異なることによる差が生物多様性の差として表れているとする仮説である。また、高緯度地域の動物ほど分布域が広くなるとするラポポートの規則(**Rapoport's Rule**)がある。ラポポートの規則を適用すると、熱帯ほど分布域の小さな種が多く共存していることになり、その分所産種数が多くなるという予測が成り立つ。多くの動物、植物の分類群の緯度に沿った分布を調べた研究があるが(**Gaston, 1998**)、ラポポートの規則を支持する分布パターンは、ほとんど検出されないと言う結果であった。

5.5 特殊環境の昆虫

生物は地球のさまざまな環境に見られる。極端な環境であれば海底火山の噴気孔や、地下3000mの岩盤にも生物の存在が知られている。特に古細菌類では極限微生物(Extremophiles)と呼ばれ、100℃以上の熱水、ソーダ湖のようなpH9以上の強アルカリ性の環境、pH1を示す強酸性の硫黄泉、塩湖のような高塩性環境に好んで生息するものが見られる。このような古細菌ほどではないにしろ、昆虫においても、原油プールの中や50℃の温泉中に生息する種が知られている。米国カリフォルニアのセキユバエの幼虫は、原油プールの表面を泳ぎながら生活し、原油プールに落ちて来る昆虫類を餌としている。成虫は原油プールに直接産卵する。日本では、温泉中にオンセンアブやオンセンバエ、ズグロユスリカが生息することが知られている。オンセンアブでは幼虫が49℃、pH5.8-8.7の環境に生息する。米国のオンセンアブの一種では、pH3.6の温泉中に生息することが報告されている。温泉中の藻類を食べて育つズグロユスリカの幼虫では、42℃、pH3の環境でも平気で生息する。

生物が環境に適応して生活していることを示すのに、極端な環境に住む生物の例を見れば分かり易いであろう。ここでは深海を除く、洞窟、高山・両極、砂漠と言った特殊な環境に住んでいる生物を、昆虫を中心に環境と関連させて見てみる。

5.5.1 高山・極地の昆虫

1) 高山

温度要因の制約が強くなる厳しい環境にある。しかし、ヒマラヤの5000m地点を越えた氷河上にも、翅を欠くユスリカなどが生息している。これらの昆虫では数度で体内の酵素が最も良く働くようになっている。また、年間でごく限られた時期に活動、成長が可能な状況にある。日本では気候区分で寒帯に該当する所を高山帯と呼び、本州中部では標高2500m以上の高地、北海道では標高1600m以上の場所にあたる。温度が低すぎるために森林が発達せず、同調的に育った高山植物が短い夏期に一斉に開花し、いわゆる高山のお花畑が見られる。これらの植物には氷河時代の遺存種が多い。成長期間に限られるため、高山チョウでは成虫になるのに時間がかかり、例えばウスバキチョウでは高山植物のコマクサを食草とし、足掛け3年をかけて成虫となる。高山帯に限って生活している真高山性の昆虫は少なく、高山チョウと呼ばれているものでも、真高山性の種は日本ではタカネヒカゲ、ダイセツタカネヒカゲ、ウスバキチョウの3種だけで、あとは好高山性動物の範疇に含まれる。そのほか、夏場の特定の時期には山頂附近に上がって来た外来動物が良く見られる。中にはアキアカネのように定期的に山地と平地を行き来する種も見られる。日本では高山帯下部、森林限界の上部にはハイマツ林が見られ、タカネクロヤマアリやアルプスヤガ、タカネトウ、ハイマツを食草とするタカムクカレハなどがハイマツ帯に限って見られる。高山や雪上では低温のなめ飛翔力が落ちるので、歩行に頼る方向に進化して行った種が見られる。クモガタガンボやセッケイカワゲラでは無翅となる。高山の雪渓上に見られるセツ



図 5.5.1. 高山チョウの例. A, ウ斯巴キチョウ(キイロウスバアゲハ) *Parnassius evermanni*; B, ダイセツタカネヒカゲ *Oeneis melissa*; C, アサヒヒョウモン *Clossiana freija*. いずれもユーラシア北部に分布し(アサヒヒョウモンではカナダにも分布), 日本では北海道中央部の標高 1500m 以上の高山地帯に限って分布する. ウ斯巴キチョウの幼虫はコマクサを食草とし, ダイセツタカネヒカゲはダイセツイワスゲ, ミヤマクロスゲ等のカヤツリグサ科を食草とする. 両種ともに足掛け 3 年(満 2 年)をかけて成虫となる.

ケイカワゲラは 0°C 残後でも活発に活動する. 環境への適応様式と判断される.

ヒマラヤの標高 5300m から 5000m 地点の氷河には, ヒョウガユスリカ等数種類のユスリカが生息している. 耐低温性を獲得し, 0°C でも氷河の上を歩き回り, 餌のラン藻類(シアノバクテリア)やバクテリアを食べて生活する. -16°C であってもゆっくりではあるが歩き回ることが出来る.

2) 極地

南極と北極では地理的な相違が見られる. 南極は大陸でかつ他の陸地とは隔離されているが, 北極では生態系が連続的で, シベリアのタイガ林から寒さに強いコケや地衣植物が見られるツンドラが続き, そして雪と氷の極地となる. 一般に森林限界を越えた北方を極地と呼んでいる. 極地でも場所によっては, ごく短い夏の間植物が急速に成長し, 花を咲かせ実をつける. 北緯 80 度を越えると植物の種数が極端に減少し, 地衣類やイネ科, カヤツリグサ科の植物が見られる程度になる. ただし, 植物が存在すれば六脚類は生息する. このような環境においては, 植物に合わせて発生サイクルを速めているか, 一年のほとんどを動かさずじっとして, 数年をかけて成虫になる種等が見られる. これらの地域にマルハナバチや甲虫, 周極性のチョウ等が見られる. グリーンランド等の北極圏に生息するガの一種 *Gynaephora groenlandica* は, -60°C 以下でも生存できる. 北極圏は連続的な生態系であることから, 周辺からやってくる動物や周期的に南北を移動する動物が見られる. 脊椎動物ではホッキョクグマやホッキョクギツネが見られ, アザラシなども生息する.

南極では, 顕花植物としてナンキョクコメススキとナンキョクミドリナデシコの 2 種のみが, 南極半島に限って生育する. いずれも一年の生育期間は夏の 2-3 週間に限り, 地表面にへばりつくようにして生える. それ以外の場所では周辺部分に, 地衣類やコケ類の群落地が点在して見ら