

ヒラタシテムシ亜科における
食性、飛翔形質、繁殖形質の進化

東京大学大学院農学生命科学研究科森林科学専攻
森林動物学研究室

池田 紘士



*Diamesus
osculans*



*Necrodes
nigricornis*



*Thanatophilus
rugosus*



*Oiceoptoma
thoracicum*



*Necrophila
americana*



*Chrysosilpha
chloroptera*



*Calosilpha
brunnicollis*



*Eusilpha
japonica*



*Dendroxena
sexcarinata*

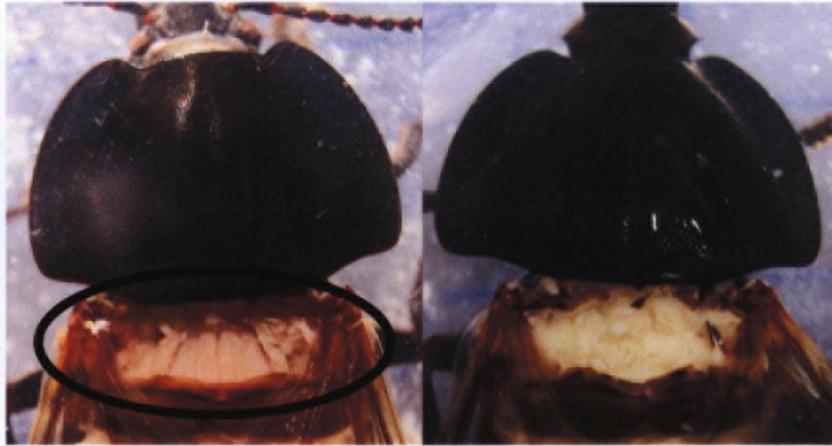


*Phosphuga
atrata*



*Silpha
longicornis*

写真1 本研究で解析に用いたヒラタシテムシ亜科の種のうち、代表的な種。



飛翔筋を持つ個体

飛翔筋を持たない個体

写真2 飛翔筋2型種であることが明らかにされた *E. japonica* の、飛翔筋を持つ個体と持たない個体。丸で囲った部分が飛翔筋。



*Necrodes
littoralis*



*Eusilpha
japonica*



*Silpha
perforata*

写真3 代表的な種の後翅。鞘翅をはずして後翅を展開した状態。



*Necrodes
littoralis*



*Eusilpha
japonica*



*Silpha
perforata*

写真4 代表的な種の卵巢。細い管が卵巢小管。

目次

1 章：序論	1
2 章：ヒラタシテムシ亜科成虫の食性と飛翔能力及びそれらの関係	7
方法	9
結果	13
考察	14
3 章：ヒラタシテムシ亜科における飛翔能力の有無と繁殖形質の関係	24
方法	26
結果	29
考察	30
4 章：ヒラタシテムシ亜科における食性、飛翔能力、繁殖形質、及びそれらの関係性の進化	36
方法	37
結果	44
考察	48
5 章：総合考察	65
謝辞	69
引用文献	72

1章 序論

現在、地球上に生息する生物には実に多様な生活史パターンがみられる。生物は、得られたエネルギーを、成長、個体の維持、及び繁殖に配分するが (Winkler and Wallin 1987; Fox and Czesak 2000)、それぞれに配分する総エネルギー量は限られているため、各形質への投資量の間にはトレードオフの関係がある。各時点、及び時点間での配分には、それぞれの生物種における様々な制約とともに、生活様式や生息環境によって最適な配分様式が存在し、それによって様々な生活史パターンの変異、及び各形質への投資配分の変異が、種間及び種内で生じる。

昆虫において飛行能力が進化したのは、デボン紀だと考えられている (Gaunt and Miles 2002; Engel and Grimaldi 2004)。その後、甲虫目、バッタ目、カメムシ目など、昆虫の様々な分類群において飛行能力の退化が生じ、現在では飛行形質の退化した種や飛行多型を示す種は少なくない (Wagner and Liebherr 1992; Roff 1990; Roff 1994)。昆虫において、飛行能力が退化後に再び獲得された可能性のある例が1例だけ報告されているが (Whiting et al. 2003)、一般的には、飛行能力を持つという形質状態は有翅昆虫類においては祖先的であると考えられる。飛行能力の退化は、飛行頻度の減少、飛行筋の退化、翅の退化の順に生じると考えられている (Roff 1986)。一般に飛行能力の退化は、ハビタットの時空間的変動とその予測性が変化することで生じると説明されてきた (Harrison 1980; Roff 1990; Wagner and Liebherr 1992)。

飛行に関わる器官の形成及び維持には、飛行筋のように特に多くのエネルギーが消費されるものがあるため (Lovei and Sunderland 1996; Zera and Denno 1997)、繁殖への投資配分に対して制約となる。そのため、一般に飛行能力が退化した種あるいは個体では、飛行形質へのエネルギー投資による制約が減少または消

失し、持つ近縁種あるいは同種個体に比べて繁殖への相対投資量は多い場合がほとんどである (Roff and Fiarbairn 1991; Zera and Denno 1997; Fox and Czesak 2000; Jonsson 2003)。

1 回繁殖の昆虫における雌の繁殖投資は、一般に 1 卵あたりへの投資と産卵数への投資との積で表され、これらの間にはトレードオフの関係がある。サイズの大きい幼虫は、一般に飢餓や乾燥への耐性は強く、また、肉食性昆虫の場合、サイズの大きい幼虫はより大きな餌を捕食しうるため、生存率は高い (Montague et al. 1981; Winkler and Wallin 1987; Stewart et al. 1991; Wallin et al. 1992; Fox 1994; Fox and Czesak 2000; Marshall et al. 2006)。雌がそのような子を得るためには、1 卵あたり投資量を大きくする必要があるが、そうするとトレードオフの下で産卵数は少なくなる。幼虫のサイズと生存率の関係は、幼虫の生活様式や生息環境に左右されるため、1 卵あたり投資量と産卵数の最適な形質値セットもこれらに規定される (Smith and Fretwell 1974; Parker and Begon 1986; Bernardo 1996; Fox and Czesak 2000; Marshall et al. 2006)。幼虫の生活様式や生息環境が親の飛翔能力の有無によって異なる場合には、飛翔能力の有無で 1 卵あたり投資量と産卵数の形質セットに対する選択圧が異なり、結果として 1 卵への相対投資が異なる可能性がある。例えば、飛翔能力を持つ親は、飛翔能力を持たない親に比べて 1 卵あたり投資量は少ない一方で大量の卵を産む事例が知られており、その理由として、飛翔能力を持つ親は、分散により幼虫を競争の少ない新しい環境にさらすことが指摘されている (Montague et al. 1981; Dixon and Howard 1986; Fox and Czesak 2000)。このように、飛翔能力の退化は、繁殖投資量の増加だけでなく、繁殖戦略の変化も生じさせる可能性がある。このように、飛翔能力の退化は、繁殖形質に種間変異をもたらす重要な要因となった可能性がある。

甲虫目シデムシ科は、モンシデムシ亜科とヒラタシデムシ亜科の 2 亜科から構成される。モンシデムシ亜科では、飛翔能力を持たない種はこれまでに知ら

れていないが、ヒラタシデムシ亜科では、*Silpha* 属において、後翅の短い種や翅2型の種が報告されている (Cho and Kwon 1999; Nishikawa 2003)。また、ヒラタシデムシ亜科の *Eusilpha* 属や *Silpha* 属の種では、これまでに成虫の飛翔行動の観察例は報告されていない。これらのことから、ヒラタシデムシ亜科において、飛翔能力を持たない種は少なくない可能性があるが、多くの種について飛翔能力を詳細に検討した研究例はない。

シデムシ科は、脊椎動物の死骸を餌資源として利用する腐肉食者であると一般に認識されている (e.g. Leschen 1993; Ratcliffe 1996; Eggert and Müller 1997)。モンシデムシ亜科の種は、成虫は脊椎動物の死骸を利用した育児行動をとることが知られており (e.g. Scott 1998; Trumbo et al. 2001)、成虫も育児の際に死骸を餌として利用する (Scott 1988; Scott and Gladstein 1993)。すなわち、モンシデムシ亜科は、幼虫、成虫とも実際に腐肉食者である。一方、ヒラタシデムシ亜科においても、野外で成虫が脊椎動物の死骸を利用する種が知られている (Balduf 1935; 黒佐 1995)。

脊椎動物の死骸は、時空間的予測性の低い希少な餌資源であり、これを利用するには、比較的高度な餌探索能力が必要とされる。そのため、ヒラタシデムシ亜科において飛翔能力を持たない種が存在するならば、それらの成虫は脊椎動物の死骸を探索して利用することは困難であると考えられる。ヒラタシデムシ亜科成虫では、飼育下において、カタツムリやミミズ等の生きた無脊椎動物の捕食行動が観察されている種がいくつか存在する (Heymons et al. 1927, 1929; Balduf 1935; Ratcliffe 1972; Crowson 1981; Anderson and Peck 1985; 黒佐 1995)。さらに、*Eusilpha* 属や *Silpha* 属の種の成虫は、森林や河川敷等の様々なハビタットの地表徘徊性甲虫群集において高い優占度を示す (Kamimura et al. 1964; Nagano and Suzuki 2003; Ikeda et al. 2005)。これらのことから、ヒラタシデムシ亜科には、成虫が飛翔能力を持たず、歩行によって土壌無脊椎動物を探索し、餌として利

用している肉食者である種が存在する可能性がある。

ヒラタシテムシ亜科では、幼虫の食性も成虫の飛翔能力と対応するものと考えられる。ヒラタシテムシ亜科の種は、1回繁殖であり、1~2ヶ月の繁殖期間を通し、地表もしくは浅い土中に産卵を行う (Balduf 1935; 黒佐 1995; 春沢 1996)。飛翔行動が確認されている種では、脊椎動物の死骸の周りで産卵することが観察されている (Sikes 2005; 池田 未発表)。これらの幼虫は、モンシテムシ亜科と同様に脊椎動物の死骸を利用する可能性が高く、実際に飛翔を行う *Thanatophilus* 属の幼虫は、死骸の摂食が野外で観察されている (池田 未発表)。一方、成虫が飛翔能力を持たない種では、脊椎動物の死骸周囲を選択して産卵することは困難である。飛翔行動がこれまでに観察されていない *Eusilpha* 属や *Silpha* 属の成虫は、飼育下では地表面もしくは浅い土中に産卵し、産卵場所は腐肉周囲に限定されない (池田 未発表)。これらの幼虫は、成虫と同様に、土壌無脊椎動物を餌とする肉食者であると考えられる。*Eusilpha* 属や *Silpha* 属の幼虫は、ハエ目幼虫やミミズを餌として成虫まで飼育可能であることが確認されている (池田 未発表)。

飛翔能力を持つ成虫が、飛翔及び歩行によって無脊椎動物を食物として探索し、利用することは可能であるが、飛翔能力を持たない成虫が歩行によって脊椎動物の死骸を探索し、利用することは難しいと考えられる。したがって、ヒラタシテムシ亜科で飛翔能力と食性に相関した進化があったならば、食性の変化が先行して生じたと考えられる。

ヒラタシテムシ亜科において飛翔能力を持たない種は、飛翔能力を持つ種に比べて繁殖への相対投資量は多いと予想される。さらに、幼虫の餌資源が、成虫の飛翔能力の有無と上述のように対応しているのであれば、雌成虫の1卵あたり投資量と産卵数の形質セットは、飛翔能力の有無によって規定される可能性がある。一般に、脊椎動物の死骸は、栄養は豊富であるが希少な餌資源であ

り、供給されると即座に多くの腐肉食者個体が集中するため、これをめぐる競争は激しい(Kneidel 1984; Kentner and Streit 1990; Ohkawara et al. 1998; Nagano and Suzuki 2003)。したがって、飛翔能力を持つ種では、競争能力の高い大型の幼虫が有利となり、繁殖形質については、大卵少産型へ進化する方向に選択圧が働くと考えられる。一方、探索型捕食者は、一般に体サイズが大きいほうがより広範囲にわたる歩行探索が可能で、飢餓耐性も強いと考えられている(Stewart et al. 1991; Fox and Czesak 2000)。また、大型の捕食者のほうが処理しうる餌サイズの範囲も大きい。したがって、飛翔能力を持たない種においても大型の幼虫が有利と考えられ、大卵少産型への選択圧が働きうる。ヒラタシテムシ亜科全体において、これらの選択圧の大小が変わらなければ、飛翔能力の有無によって繁殖戦略は異なる可能性がある。

本研究では、ヒラタシテムシ亜科における飛翔能力の退化とそれに伴う繁殖形質の進化について、以下の仮説を検討することを目的とする。

- ・成虫、幼虫ともに脊椎動物の死骸を食物としていた腐肉食の祖先種から、土壌無脊椎動物を摂食する肉食の種が進化し、それに伴って飛翔能力の退化が生じた。
- ・飛翔筋の退化に伴って、雌の繁殖投資量は増加した。
- ・飛翔筋の退化に伴って、1卵あたり投資量と産卵数の関係を決める繁殖戦略が変化した。
- ・飛翔筋の退化は、これら繁殖形質の変化の重要な要因となった。

本研究では、この仮説を検証することにより、飛翔2型種における2型間変異や、飛翔能力を持つ種とそれに近縁な持たない種間の変異のような小進化を扱うのではなく、種間変異によって、ヒラタシテムシ亜科における進化のパター

ンを検討する。

本論文の構成は以下の通りである。2章では、ヒラタシデムシ亜科各種の成虫について、飛翔能力の有無を検討するとともに、安定同位体比を用いて食性を推定する。これによって、飛翔能力の退化種を明らかにするとともに、飛翔能力を持つ種は脊椎動物の死骸を食物とする腐肉食者であるのに対し、飛翔能力の退化した種は土壌無脊椎動物を食物とする肉食者であるかどうかを検討する。3章では、ヒラタシデムシ亜科各種の繁殖投資量、卵サイズ、産卵数を明らかにし、2章の結果と合わせて、飛翔能力の有無による繁殖投資量、及び卵サイズと産卵数の関係の相違を検討する。4章では、分子系統樹を構築してヒラタシデムシ亜科の系統関係を明らかにする。この系統関係を基に、ヒラタシデムシ亜科では、成虫及び幼虫の食性変化によって飛翔能力の退化が生じたという仮説とともに、飛翔能力の退化に伴って繁殖投資量は増加し、1卵あたり投資量と産卵数の関係を決める繁殖戦略が変化したという仮説を検討する。これらの結果をふまえて、5章において総合考察を行う。

2章 ヒラタシデムシ亜科成虫の食性と飛翔能力及びそれらの関係

甲虫目シデムシ科に属する種は、脊椎動物の死骸を餌資源として利用する腐肉食者であると一般に認識されている (e.g. Leschen 1993; Ratcliffe 1996; Eggert and Müller 1997)。シデムシ科は2亜科から構成されるが、そのうちモンシデムシ亜科の種に関しては、成虫は脊椎動物の死骸を利用した育児行動をとることが知られ (e.g. Scott 1998; Trumbo et al. 2001)、成虫も、育児の際に死骸を餌として利用するため (Scott 1988; Scott and Gladstein 1993)、実際に腐肉食者であると考えられる。一方、ヒラタシデムシ亜科に属する種に関しては、脊椎動物の死骸を利用する種がいることも野外で観察されているが (Balduf 1935; 黒佐 1995; 池田 未発表)、数種においては、カタツムリやミミズ等の生きた無脊椎動物を与えれば捕食することが観察されている (Heymons et al. 1927, 1929; Balduf 1935; Ratcliffe 1972; Crowson 1981; Anderson and Peck 1985; 黒佐 1995)。また、日本では普通種である *Eusilpha japonica* は、脊椎動物の死骸が比較的豊富であると考えられる森林だけでなく、森林と比べて少ないと考えられる河川敷や水田等の環境においても非常に高密度で生息している場合が多く (Nagano and Suzuki 2003; 池田 未発表)、腐肉資源だけで高密度個体群が維持されているとは考えがたい。したがって、ヒラタシデムシ亜科には、野外で無脊椎動物を捕食している種が存在する可能性が考えられる。しかし、野外におけるヒラタシデムシ亜科個体の食性を明らかにすることは難しい。消化管内容物からの推定は、内容物が同定できないほどに分解されているため困難であり、また、多くの個体について長時間にわたる連続的な追跡観察を行うことは、実質上不可能である。

動物の炭素と窒素の安定同位体比は餌資源によって決まり、 $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ は、一般に餌資源よりもそれぞれ 0.4 ± 1.3 (SD) ‰及び 3.4 ± 1.0 ‰だけ高い値を示す (DeNiro and Epstein 1978, 1981; Minagawa and Wada 1984; Post 2002) ことから、

$\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ は様々な動物の食性推定に利用されている (e.g. Kurata et al. 2001; McNabb et al. 2001; Tayasu et al. 2002; Uchida et al. 2004)。本研究では、ヒラタシテムシ亜科の種の安定同位体比を、モンシテムシ亜科の種の値及びオサムシ科の小型種の値と比較することによって食性を推定した。モンシテムシ亜科の種は脊椎動物の死骸を餌資源として利用し (Scott 1988; Scott and Gladstein 1993)、オサムシ科の小型種は、一般的に土壌無脊椎動物を餌資源として利用する (e.g. 曾田 2000)。体サイズの類似したモンシテムシ亜科の種とヒラタシテムシ亜科の数種は、様々な環境で同所的に生息しており、同じ死骸や腐肉トラップに集まることが頻繁に観察されている (Shubeck 1983; Lingafelter 1995; Jong and Hoback 2006)。そのため、ヒラタシテムシ亜科の種が腐肉食であれば、体サイズの類似したモンシテムシ亜科の種が利用するような脊椎動物の死骸を利用すると考えられる。また、オサムシ科の小型種とヒラタシテムシ亜科の数種も、地表徘徊性甲虫を代表する分類群として様々な環境で同所的に生息することが知られている (Kamimura et al. 1964; Katakura and Fukuda 1975; Katakura and Ueno 1985; Nagano and Suzuki 2003)。したがって、ヒラタシテムシ亜科の種が肉食であるならば、体サイズの類似したオサムシ科の種が利用するような無脊椎動物を利用すると考えられる。同地点で脊椎動物と無脊椎動物の $\delta^{13}\text{C}$ 及び $\delta^{15}\text{N}$ を比較した研究からは、ネズミ ($\delta^{13}\text{C}$: -18.1 ± 2.84 (SD) ‰, $\delta^{15}\text{N}$: 14.6 ± 3.37 ‰) のほうがヤスデやカタツムリ ($\delta^{13}\text{C}$: -23.8 ± 1.27 ‰, $\delta^{15}\text{N}$: 3.7 ± 5.60 ‰) よりも、鳥 ($\delta^{13}\text{C}$: -23.1 ± 1.54 ‰, $\delta^{15}\text{N}$: 5.2 ± 1.27 ‰) のほうがチョウ目幼虫 ($\delta^{13}\text{C}$: -25.3 ± 0.54 ‰, $\delta^{15}\text{N}$: 2.2 ± 1.51 ‰) よりも $\delta^{13}\text{C}$ 及び $\delta^{15}\text{N}$ が高い傾向がみられている (Hobson 1999; Hobson et al. 1999)。したがって、脊椎動物の死骸のほうが無脊椎動物よりも $\delta^{13}\text{C}$ 及び $\delta^{15}\text{N}$ は高く、モンシテムシ亜科の種のほうがオサムシ科の種よりも $\delta^{13}\text{C}$ 及び $\delta^{15}\text{N}$ が高いと考えられる。肉食性のヒラタシテムシ亜科の種がオサムシ類自体を捕食している場合には、安定同位体比が高くなる可能性がある。しかし、

ヒラタシテムシ亜科の種の口器は発達しておらず (Blackburn 1936)、捕食能力は低いと考えられ、オサムシ類のような肉食者を捕食することは難しいと考えられる。

脊椎動物の死骸は、時空間的予測性の低い希少な餌資源であり、これを利用するには、より時空間的予測性の高い無脊椎動物を餌として利用する場合と比べ、高度な餌探索能力が必要とされる。腐肉食であるモンシテムシ亜科では、飛行能力を持たない種はこれまでに知られていないが、ヒラタシテムシ亜科では、*Silpha* 属において、後翅の短い種や翅 2 型の種が報告されており (Cho and Kwon 1999; Nishikawa 2003)、これらの種は飛行能力を持たないと考えられる。日本では普通種である *E. japonica* や *Silpha perforata* についても、これまでに飛行行動が観察された報告例は無い。したがって、ヒラタシテムシ亜科には、飛行能力を持たず肉食に依存している種が存在する可能性がある。しかし、ヒラタシテムシ亜科では、食性と同様に飛行能力についても明らかにされている種はほとんどいない。

本章の目的は、ヒラタシテムシ亜科各種の成虫について、飛行能力、食性及びそれらの関係を明らかにすることである。

方法

材料

日本の北海道から九州までの 81 地点、ロシア 1 地点、エクアドル 1 地点、カナダ 1 地点及びマレーシア 2 地点の計 78 地点から採集されたヒラタシテムシ亜科 13 属 21 種、モンシテムシ亜科 1 属 4 種、オサムシ科 3 属 6 種を、飛行筋の確認のための解剖と安定同位体分析に用いた。オサムシ科の小型種に関しては、無脊椎動物を餌として利用することが明らかにされている種を用いた (船越ら 1998; 曾田 2000; Sota and Ishikawa 2004)。採集地点の構成は、森林が 73 地点、

水田が 2 地点、河川敷が 3 地点である。羽化直後の未成熟個体は、幼虫期の餌資源によって体の安定同位体比が決まっていると考えられるため、分析には用いなかった。分析に用いた各種の個体数、及び採集地点の数を表 2-1 及び 2-2 に示した。また、ヒラタシデムシ亜科の種が肉食である場合にその餌候補として考えられる、チョウ目幼虫、カタツムリ、ナメクジ及びミミズも採集し、安定同位体分析を行った。ミミズは、地表付近に生息する個体を採集した。分析に用いたこれらの個体数、採集地点数は表 2-2 に示した。

飛翔能力の有無と安定同位体分析

本研究では、飛翔筋の有無によって飛翔能力の有無を判定した。すなわち、本研究においては、実際に飛翔行動をとるかどうかに関わらず、潜在的に飛翔可能である場合に飛翔能力を有するものとみなした。ただし、飛翔筋が確認された種のうち数種に関しては、実際の飛翔行動を調べるため、飛翔筋の有無と安定同位体比に用いるサンプルとは別のサンプルを用いて、フライトミルによって 23 時間あたりの飛翔時間（飛翔頻度）を調べた。安定同位体分析を行うため、ミミズを除く全ての個体を 72 時間以上絶食させて消化管内容物を空にした。ミミズに関しては、消化管内容物を解剖によって取り除いた。ヒラタシデムシ亜科については、各個体の飛翔筋の有無を、後胸を解剖することによって確認した。安定同位体分析のため、各サンプルを 60℃で 72 時間以上乾燥させた後、bead cell disrupter によって粉砕した。カタツムリについては、殻はヒラタシデムシ亜科成虫に餌として利用されないため、安定同位体分析の前に取り除いた。 $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ を、元素分析計 (NC2500; Thermo Electron, Bremen, Germany) と同位体比質量分析計 (MAT252; Thermo Electron, Bremen, Germany) により測定した。数サンプルの $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ に関しては、(独) 農業・食品産業技術総合研究機構において、元素分析計を接続した同位体比質量分析計 (Delta Plus XP;

ThermoFinnigen Co., Bremen, Germany) によって測定していただいた。

安定同位体比によるグループ分け

同位体比 (‰) は、国際基準値 (R_{standard}) との相対的な値として表示した:

$$\delta^{13}\text{C}, \delta^{15}\text{N} (\text{‰}) = (R_{\text{sample}} - R_{\text{standard}}) / R_{\text{standard}} \times 1000$$

本研究では、 $R = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$ もしくは ${}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}$ である。

本研究では、異なる採集地点から得られた同種個体をまとめて 1 グループとして扱った。自然条件下における安定同位体比とは異なる安定同位体比を有する生活排水の流入や (高井 2005; 和田 1997)、多湿の土壌における脱窒による土壌の窒素同位体比の上昇 (Mariotti et al. 1982; 和田 1997) などによって、そのハビタットに形成される食物連鎖系全体の同位体比が影響を受け、栄養段階が同じ生物の安定同位体比がハビタット間で異なる可能性が考えられる。そのため、異なるハビタットで採集したサンプルをまとめるには補正を行う必要があるかもしれない。よって、ハビタット間の違いを調べるため、本研究で採集を行った 3 つのハビタットにおいて、各ハビタットの $\delta^{13}\text{C}$ 及び $\delta^{15}\text{N}$ を示す値としてリターの値を測定した。多少分解された葉のリターを、地表面で 4~6 サンプル、数 m 間隔で採集した。森林数地点、河川敷及び水田の全地点で採集した。他のサンプルと同様に、60°C で 72 時間以上乾燥させ、bead cell disrupter によって粉砕し、元素分析計 (NC2500; Thermo Electron, Bremen, Germany) と同位体比質量分析計 (MAT252; Thermo Electron, Bremen, Germany) により、安定同位体比を測定した。これに対して分散分析 (ANOVA) を行ってハビタット間の違いを調べたところ、 $\delta^{13}\text{C}$ 及び $\delta^{15}\text{N}$ 共に違いがみられ ($\delta^{13}\text{C}$: $P < 0.01$, $\delta^{15}\text{N}$: $P < 0.001$)、事後比較から、リターの $\delta^{13}\text{C}$ は河川敷において他地点より有意に高く、 $\delta^{15}\text{N}$ は

河川敷及び水田のほうが森林に比べて有意に高い値を示した (図 2-1)。このことから、河川敷及び水田の地点から採集された甲虫及び餌動物サンプルの安定同位体比を以下の式によって補正し、森林の動物サンプルの安定同位体比にそろえた:

$$\delta^{13}\text{C} (\%) = \delta^{13}\text{C}_{\text{河川敷もしくは水田の動物サンプル}} - (\delta^{13}\text{C}_{\text{河川敷もしくは水田のリター}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{森林のリター}})$$

$\delta^{15}\text{N}$ に関しても同様の補正を行った。雌雄間で補正後の値に違いがみられなかったため、雌雄の値はまとめて解析に用いた。

ヒラタシデムシ亜科各種を、安定同位体比によりモンシデムシ型、オサムシ型のいずれかに分類した。ただし、 $\delta^{13}\text{C}$ は、 $\delta^{15}\text{N}$ に比べて同種内の個体変異が種間の変異に対して大きく ($\delta^{13}\text{C}$: 種間の SD=1.71, 種内の SD=0.39~5.17, $\delta^{15}\text{N}$: 種間の SD=2.42, 種内の SD=0.11~2.29)、各種の食性推定に用いるには不適當であったため、以降は $\delta^{15}\text{N}$ のみを用いて解析を行った。モンシデムシ亜科種群及びオサムシ科種群の値に関しては、それぞれの種の平均値を 1 サンプルとした。t 検定の結果、モンシデムシ亜科種群の $\delta^{15}\text{N}$ は、オサムシ科種群の $\delta^{15}\text{N}$ よりも有意に高く ($P<0.001$; 表 2-2, 図 2-2)、ヒラタシデムシ亜科の食性分類に用いても問題は無いと考えられた。モンシデムシ亜科種群、オサムシ科種群及びヒラタシデムシ亜科全種で分散分析 (ANOVA) を行い、これに有意差がみられた場合には、モンシデムシ亜科種群及びオサムシ科種群を対照にして、ヒラタシデムシ亜科の各種に関して Dunnett の事後比較の片側検定を行った。モンシデムシ亜科種群及びオサムシ科種群と比較するため、Bonferroni の補正を行った。オサムシ科種群よりも同位体比が有意に高く、モンシデムシ亜科種群とは有意差が認められなかった種をモンシデムシ型、モンシデムシ亜科種群よりも有意に低く、オサムシ科種群とは有意差が認められなかった種をオサムシ型とした。2 個

体しか同位体比を測定できなかった 3 種 (*Necrodes littoralis*, *Dendroxena sexcarinata*, *Silpha tristis*) は解析から除外した。

本研究により、*E. japonica* は飛翔筋 2 型であることが明らかにされたため (結果参照)、この種については、さらに多くの地点で採集を行い、採集された個体の飛翔筋の有無を調べ、地理的な傾向及び雌雄間での違いを検討した。

結果

飛翔能力

今回解析に用いたヒラタシデムシ亜科のうち、15 種 (*Oxelytrum discicolle*, *Diamesus osculans*, *Necrodes littoralis*, *Nd. nigricornis*, *Thanatophilus rugosus*, *T. sinuatus*, *Oiceoptoma subrufum*, *O. nigropunctatum*, *O. thoracicum*, *Necrophila americana*, *Chrysosilpha chloroptera*, *Calosilpha brunnicollis*, *Ca. kurosawai*, *Dendroxena sexcarinata*, *Eusilpha jakowlewi*) は全個体に飛翔筋が認められたが、5 種 (*Phosphuga atrata*, *Silpha tristis*, *S. longicornis*, *S. perforata*, *S. imitator*) は全個体で飛翔筋が認められなかった (表 2-1)。*E. japonica* は、調べた 212 個体のうち 52% のみで飛翔筋が認められ、飛翔筋 2 型を示した (表 2-1, 3)。飛翔筋 2 型は雌雄ともに認められ (雄: 57%, 雌: 49%)、北海道から山口県にわたる地点のうち 5 個体以上採集された 15 地点では、そのうち 13 地点で両型が出現し、飛翔筋を持たない個体の割合についての明瞭な雌雄間差異、及び地理的傾向は認められなかった。これら 2 型間では、外部形態には明瞭な差異は認められなかった。

フライトミルで飛翔頻度を調べた結果からは、*Nd. littoralis* は他の 3 種と比べて飛翔頻度が高く、23 時間のうち約 9 時間の飛翔行動を示した (図 2-2)。また、*Cal. brunnicollis* はある程度の飛翔行動を示したが、*E. jakowlewi*、及び *E. japonica* の飛翔筋を持つ個体は 1~2 しか飛翔行動を示さず、飛翔能力を持たないと考えられた。

安定同位体分析

ANOVAの結果、モンシデムシ亜科種群、オサムシ科種群とヒラタシデムシ亜科の種の間で有意差が認められた ($P < 0.001$)。 *Nd. nigricornis*, *T. rugosus*, *T. sinuatus*, *O. subrufum*, *O. nigropunctatum*, *Np. americana*, *Cal. brunnicollis* の7種は、平均 5.8~10.1‰の $\delta^{15}\text{N}$ 値を示し、モンシデムシ型に分類された。*E. jakowlewi*, *E. japonica*, *P. atrata*, *S. longicornis*, *S. perforata* の5種は、平均 2.1~4.2‰の $\delta^{15}\text{N}$ 値を示し、オサムシ型に分類された (図 2-3, 表 2-1)。オサムシ型に属する種は、餌候補よりも 1~4‰高い $\delta^{15}\text{N}$ 値を示した (図 2-3)。

考察

本研究で調べたヒラタシデムシ亜科 21 種のうち、5 種では全く飛翔筋は確認されなかった。特に *Silpha* 属の4種 (*S. tristis*, *S. longicornis*, *S. perforata*, *S. imitator*) では、いずれも飛翔筋は確認されなかった。韓国に生息する *S. koreana* では後翅が退化していることが知られている (Cho and Kwon 1999)。また、中央アジアやシベリア南部に生息する *S. carinata* と *S. obscura* に関しては翅2型を示すことが知られている (Nishikawa 2003)。したがって、*Silpha* 属では多くの種において飛翔能力が退化していることが示唆される。*E. japonica* は飛翔筋2型であることが明らかにされた。シデムシ科において飛翔筋2型が発見されたのは、本研究が初めてである。本種は、飛翔能力を持つとみなされていたが (Nagano and Suzuki 2003)、少なくとも半数近くの個体は飛翔できないといえる。また、飛翔筋を持つ個体も、フライトミルを用いた結果からは、23 時間のうち 1 分しか飛翔行動をとっておらず、飛翔筋を持つ個体でも飛翔できない可能性がある。

E. jakowlewi を含め、飛翔能力を持たないと推定される5種のうち、サンプル数の少ない *S. tristis* を除いた4種はオサムシ型に分類された。したがって、これ

らの種は土壌無脊椎動物を主食とする肉食性であると推定される。これらの種の $\delta^{15}\text{N}$ は、チョウ目幼虫、カタツムリ、ナメクジ及びミミズよりも1~4%高く、これらを餌資源とした場合に整合する値を示した。また、*P. atrata*に関しては、野外及び飼育条件下において、カタツムリを捕食することが観察されている (Heymons et al. 1927; Crowson 1981; Kurosawa 1985; 池田 未発表)。飛翔能力を持たない種は広範囲にわたる餌資源の探索を行うことができないため、時空間的に予測のできない資源である脊椎動物の死骸を利用できる機会は非常に少ないと考えられる。

飛翔筋があり飛翔能力を持つ種の大半(8種中7種)は、飛翔能力を持たない種に比べて $\delta^{15}\text{N}$ が高く、主に脊椎動物の死骸を餌資源として利用していると考えられるモンシデムシ型に分類された。*Nd. littoralis*は、飛翔筋を持ち、同属の*Nd. nigricornis*はモンシデムシ型に分類され、また、2個体の安定同位体比は高く、モンシデムシ型に分類される値を示した。したがって、この種はモンシデムシ型だと考えられる。ただし、飛翔筋を有する*D. sexcarinata*は、2個体の解析結果からは、 $\delta^{15}\text{N}$ の値がモンシデムシ亜科種群とオサムシ科種群の中間的な値を示した。この種を含む*Dendroxena*属の種の成虫は、樹上性でチョウ目幼虫を捕食することが観察されている (Heymons et al. 1928; Balduf 1935; Kurosawa 1985)。この種に関しては、食性型がモンシデムシ型とオサムシ型の中間型で、脊椎動物の死骸と無脊椎動物の両方を利用する可能性が考えられ、さらに解析個体数を増やして確かめる必要があるだろう。飛翔筋2型である*E. japonica*は、飛翔筋を持つ個体と持たない個体のいずれもがオサムシ型に分類された。*Cal. brunnicollis*との相対比較では、餌探索のためにほとんど飛翔しないことが指摘されており (Nagano and Suzuki 2003)、フライトミルを用いた実験からも、ほとんど飛翔行動をとらないことが示されている。

本研究により、飛翔筋を持たない種及び飛翔筋2型の種は、腐肉食性ではな

く土壌無脊椎動物を捕食する肉食性であると推定された。ヒラタシテムシ亜科の種は、様々なハビタットの地表性無脊椎動物群集において、オサムシ科甲虫とともに優占分類群となることが少なくない (Kamimura et al. 1964; Katakura and Fukuda 1975; Katakura and Ueno 1985; Nagano and Suzuki 2003)。そのような群集が存在する島に、アライグマやイタチのような昆虫を捕食する哺乳類が侵入した場合、オサムシ科甲虫の種数及び個体数は非常に減少するが、ヒラタシテムシ亜科の種の個体数は減少しないことが報告されている (Meinwald et al. 1985; Hori and Matoba 2001; Hori 2004)。これは、ヒラタシテムシ亜科の種は、防御物質の分泌等により哺乳類にはあまり餌として好まれないためであると考えられている (Meinwald et al. 1985; Hori and Matoba 2001; Hori 2004)。このような条件下では、ヒラタシテムシ亜科の種が土壌無脊椎動物の主要な捕食者の役割を果たしていると考えられる。

Dobler and Müller (2000) によって構築されたヒラタシテムシ亜科の系統樹から判断すると、*Thanatophilus* 属、*Necrodes* 属及び *Oiceoptoma* 属が祖先的で、*Phosphuga* 属や *Silpha* 属が派生的であり、その間に *Dendroxena* 属が位置するため、腐肉食が祖先的であり、腐肉食から肉食へと食性が分化後に飛翔筋が退化したものと推測される。そうであるならば、飛翔筋の退化は、餌資源を広範囲にわたって探索する必要性が低下したことへの適応である可能性がある。しかし、Dobler and Müller (2000) による系統樹には *Eusilpha* 属等の種が含まれておらず、いくつかの枝の信頼性が低い。ヒラタシテムシ亜科における飛翔能力と食性の適応進化を明らかにするためには、より詳細かつ信頼性の高い系統樹を構築することが必要である。

表2-1 ヒラタシデムシ亜科各種の個体数、採集地点数、飛翔筋の有無及び食性型の分類。

和名	個体数	地点数	飛翔筋の有無	各種群との差の有意性(P)		食性型
				モンシデムシ亜科の有意性	オサムシ科種群との有意性	
<i>Oxelytrum discicolle</i> §	1	1	+	—	—	—
<i>Diamesus osculans</i> §	4	1	+	—	—	—
<i>Necrodes littoralis</i> *	2	2	+	—	—	—
<i>Nd. nigricornis</i>	7	2	+	0.117	0.000	モンシデムシ型
<i>Thanatophilus rugosus</i>	8	2	+	0.999	0.000	モンシデムシ型
<i>T. sinuatus</i>	9	3	+	1.000	0.000	モンシデムシ型
<i>Oiceoptoma nigropunctatum</i>	19	6	+	0.969	0.000	モンシデムシ型
<i>O. subrufum</i>	19	7	+	0.582	0.000	モンシデムシ型
<i>O. thoracicum</i>	6	3	+	—	—	—
<i>Necrophila americana</i> §	6	1	+	0.406	0.022	モンシデムシ型
<i>Chrysoilpha chloroptera</i> §	2	1	+	—	—	—
<i>Calosilpha brunnicollis</i>	17	6	+	0.630	0.000	モンシデムシ型
<i>Ca. kurosawai</i> §	2	1	+	—	—	—
<i>Dendroxena sexcarinata</i> *	2	2	+	—	—	—
<i>Eusilpha jakowlewi</i> *	8	3	+	0.039	0.145	オサムシ型
<i>E. japonica</i> (飛翔筋有)	75	11	+/-	—	—	—
(飛翔筋無)	40	11	+	0.000	1.000	オサムシ型
	35	10	-	0.000	0.972	オサムシ型
<i>Phosphuga atrata</i> *	3	3	-	0.025	0.977	オサムシ型
<i>Silpha tristis</i> *	2	1	-	—	—	—
<i>S. longicornis</i>	8	4	-	0.000	1.000	オサムシ型
<i>S. perforata</i>	11	8	-	0.002	0.813	オサムシ型
<i>S. imitator</i> §	2	4	-	—	—	—

+: 飛翔筋有; -: 飛翔筋無。*: これら測定個体数の少ない種の飛翔筋の有無に関しては、さらに数個体調べた(*Nd. littoralis* 5個体、*D. sexcarinata* 14個体、*E. jakowlewi* 16個体、*P. atrata* 6個体、*S. tristis* 9個体)。§: これらの種に関しては、飛翔筋の有無のみを調べた。

表2-2 モンシデムシ亜科、オサムシ科の各種、及び餌候補の個体数、採集地点数及び $\delta^{15}\text{N}$ (平均値 \pm SD)。

	和名	個体数	地点数	$\delta^{15}\text{N}$
モンシデムシ亜科				
<i>Nicrophorus tenuipes</i>	ヒメクロシデムシ	6	1	6.98 \pm 0.75
<i>N. maculifrons</i>	マエモンシデムシ	10	8	7.94 \pm 1.45
<i>N. quadripunctatus</i>	ヨツボシモンシデムシ	65	26	7.49 \pm 1.36
<i>N. investigator</i>	ヒロオビモンシデムシ	3	1	7.92 \pm 0.80
オサムシ科				
<i>Leptocarabus arboreus</i>	コクロナガオサムシ	7	4	2.91 \pm 1.06
<i>L. harmandi</i>	アルマンオサムシ	8	3	3.05 \pm 0.90
<i>Carabus albrechti</i>	クロオサムシ	13	5	1.94 \pm 1.49
<i>Ca. vanvolxemi</i>	ホソアカガネオサムシ	10	3	3.67 \pm 1.27
<i>Ca. granulatus</i>	アカガネオサムシ	6	1	2.30 \pm 0.79
<i>Cychrus morawitzi</i>	セダカオサムシ	2	2	2.74 \pm 2.00
餌候補				
	チョウ目幼虫	13	10	0.35 \pm 2.47
	ミミズ	6	5	-0.09 \pm 1.54
	カタツムリ	1	1	1.01
	ナメクジ	5	2	0.36 \pm 1.41

表2-3 *E. japonica* で飛翔筋の有無を調べた個体の、地点ごとの個体数、雌雄別採集個体数及び飛翔筋の確認された個体の割合。

採集地点	全個体数	雄		雌	
		個体数	飛翔筋の確認された個体の割合(%)	個体数	飛翔筋の確認された個体の割合(%)
北海道	8	3	100	5	80
新冠市判館立森林公園	1	0	—	1	100
帯広市東九条北	6	3	100	3	100
八雲町熊石鮎川町	1	0	—	1	0
青森県	4	4	100	0	—
むつ市大畑町	4	4	100	0	—
岩手県	2	0	—	2	100
滝沢村岩手山600～700m	2	0	—	2	100
山形県	8	3	0	5	40
八幡町八幡橋	5	2	0	3	33
山形市上山家町須賀川公園	3	1	0	2	50
福島県	3	2	100	1	0
白坂市	2	2	100	0	—
西郷村甲子温泉	1	0	—	1	0
栃木県	17	7	71	10	50
湯津上村熊の神社	1	1	100	0	—
黒羽町片山	1	0	—	1	100
藤岡町渡良瀬遊水地	7	3	67	4	75
上河内町関白	1	1	100	0	—
塩屋町熊ノ木	1	1	100	0	—
那須塩原市千本松	3	0	—	3	33
三春町	1	1	0	0	—
矢板市長井	2	0	—	2	0
茨城県	9	3	100	6	83
つくば市観音台	2	1	100	1	100
つくば市ゆかりの森	6	1	100	5	80
岩井市半谷	1	1	100	0	—
千葉県	86	37	35	49	29
小見川町小見川	5	2	50	3	33
栄町布太	4	2	50	2	100
野田市上三ヶ尾	11	7	43	4	50
柏市大室	24	10	10	14	21
柏市花野井	4	2	0	2	0
柏市船戸	10	2	50	8	50
柏市こんぶくろ池	6	2	0	4	0
佐倉市上志津	6	4	25	2	0

佐倉市上座	12	6	83	6	33
習志野市藤崎森林公園	4	0	—	4	0
東京都	8	4	50	4	50
田無市田無演習林	1	1	0	0	—
羽村市羽東	6	3	67	3	33
八王子市高尾	1	0	—	1	100
神奈川県	1	1	100	0	—
秦野市ヤビツ峠	1	1	100	0	—
静岡県	19	2	100	17	76
伊東市大室山	19	2	100	17	76
山梨県	5	5	100	0	—
北杜市大泉町西井出	5	5	100	0	—
新潟県	5	2	100	3	100
佐渡市乙和池	1	0	—	1	100
佐渡市千種100m	4	2	100	2	100
富山県	12	5	20	7	14
小矢部市茅蜷橋	12	5	20	7	14
長野県	4	2	50	2	50
穂坂町三之蔵650m	1	0	—	1	100
箕輪町西箕輪権兵衛峠920m	2	2	50	0	—
諏訪市高部800m	1	0	—	1	0
京都府	5	5	67	0	—
八幡市	5	5	67	0	—
大阪府	6	2	100	4	75
柏原市石川町	2	0	—	2	50
交野市星田山手	4	2	100	2	100
山口県	7	5	60	2	50
山口市平井	7	5	60	2	50
熊本県	3	1	100	2	100
甲佐町上豊内	3	1	100	2	100
全地点の総計	212	93	57	119	49

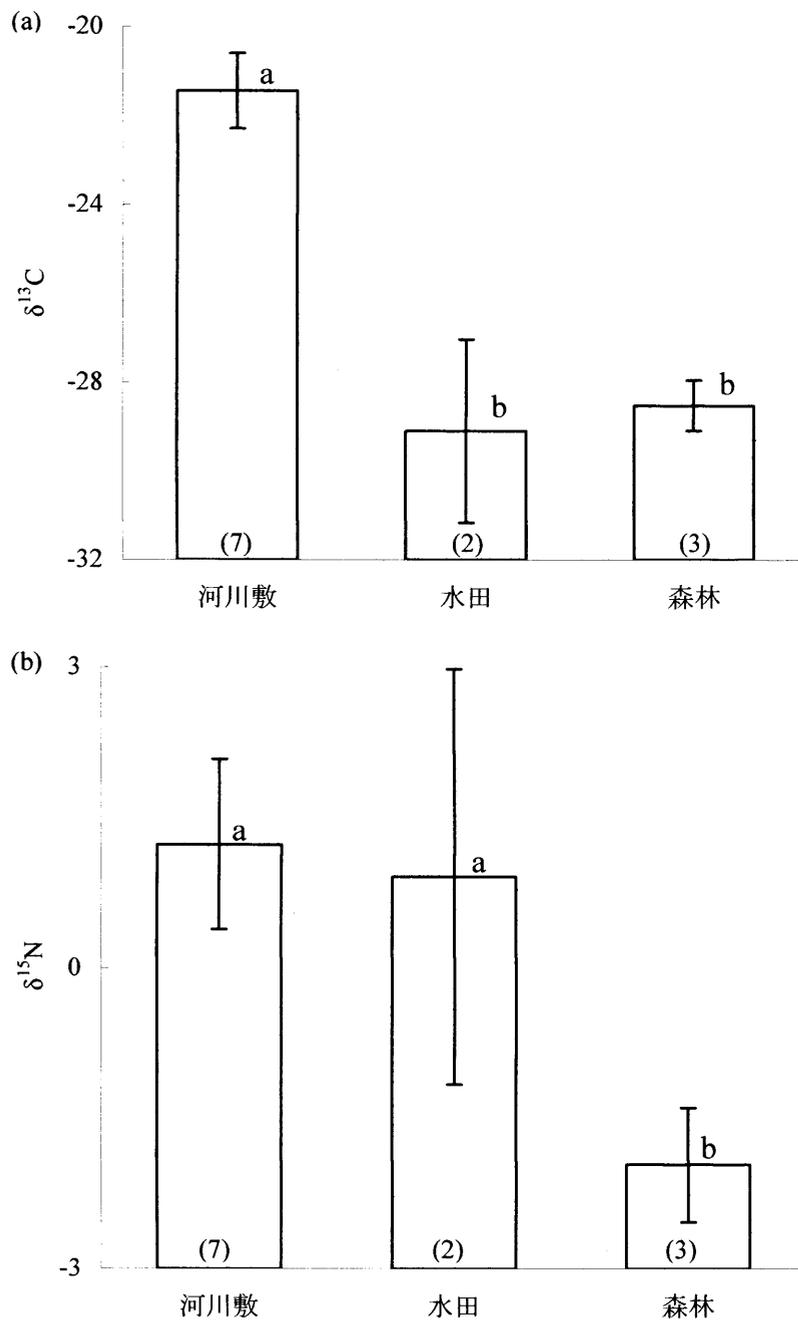


図2-1 各ハビタットにおけるリターの(a) $\delta^{13}\text{C}$ 及び(b) $\delta^{15}\text{N}$ (平均値 \pm SD)。カッコ内は測定地点数。異なるアルファベットは、安定同位体比が有意に異なることを表す($P < 0.05$)。事後比較における有意水準の判定にはTukey-Kramer法による補正を行った。

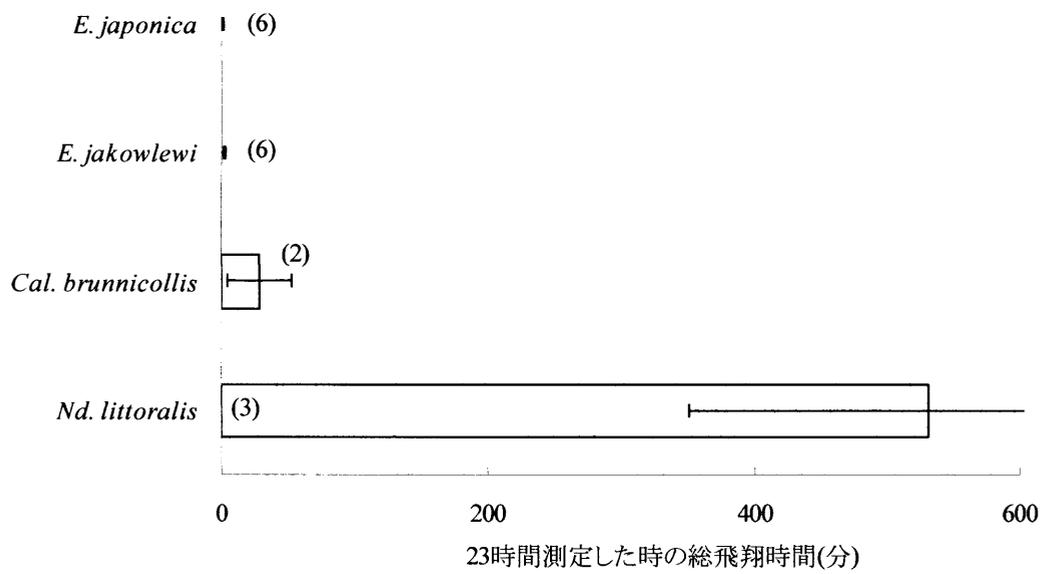


図2-2 ヒラタシデムシ亜科4種における、フライトミルを用いて測定した、23時間測定したときの総飛行時間(分)。平均値±SEを示す。*E. japonica*は飛行筋を持つ個体のみを用いて測定した結果。カッコ内の数字はサンプル数を表す。

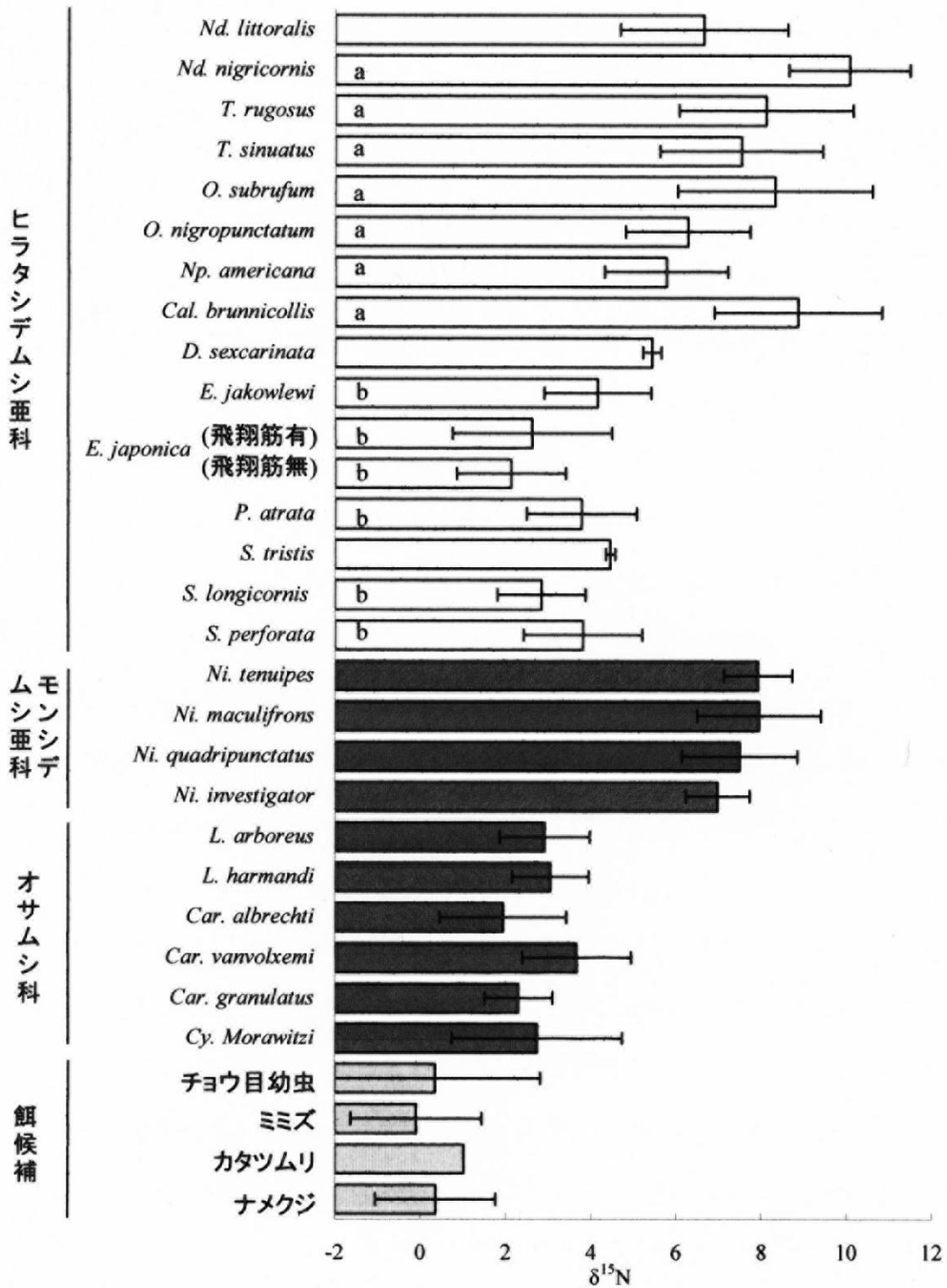


図2-3 ヒラタシテムシ亜科、モンシテムシ亜科、オサムシ科の各種、及び餌資源候補の $\delta^{15}\text{N}$ (平均値 \pm SD)。aはモンシテムシ型、bはオサムシ型に分類されたことを表す。解析に用いた全種が、モンシテムシ型かオサムシ型のどちらかに分類され、7種はモンシテムシ型に、5種はオサムシ型に分類された。

3章 ヒラタシテムシ亜科における飛行能力の有無と繁殖形質の関係

生物は、限られたエネルギーを、成長と個体の維持、及び繁殖に投資する (Winkler and Wallin 1987; Fox and Czesak 2000)。結果として最も子孫を残した投資配分が残るため、一般的には投資配分は種内ではある程度一定である (Itô and Iwasa 1981; Begon et al. 1996)。昆虫においては、繁殖への投資配分に対して、飛行形質が制約を与えることが知られている。飛行筋や翅などの飛行に関わる器官の形成及び維持には、成長と個体の維持の中でも特に多くのエネルギーが消費される (Lovei and Sunderland 1996; Zera and Denno 1997)。そのため、一般に飛行能力を持つ種では、繁殖に配分できるエネルギー量に対して飛行形質に対するエネルギー投資による制約がかかり、ほとんどの場合、持たない近縁種に比べて繁殖への相対投資量は少ない (e.g. Zera and Denno 1997; Fox and Czesak 2000)。種間ではオサムシ (e.g. Aukema 1991) 等で研究がすすめられ、種内ではコオロギ (Mole and Zera 1993)、ナガカメムシ (Solbreck 1986) やアブラムシ (Dixon 1986) 等において研究がすすめられている。

1回繁殖の昆虫における雌の繁殖投資は、一般的に、1卵あたりへの投資と産卵数への投資との積で表され、これらの間には負のトレードオフの関係がある。サイズの大きい幼虫は、一般に飢餓や乾燥への耐性は強く、より大きな餌を捕食でき、生存率は高い (Montague et al. 1981; Winkler and Wallin 1987; Stewart et al. 1991; Wallin et al. 1992; Fox 1994; Fox and Czesak 2000; Marshall et al. 2006)。そのような幼虫を得るためには1卵あたり投資量を大きくする必要があるが、繁殖に対する投資エネルギーが有限である場合には産卵数は少なくなる (e.g. Smith and Fretwell 1974)。幼虫のサイズと生存率の関係は、幼虫の生息環境に左右されるため、1卵あたり投資量と産卵数の最適な形質値セットは幼虫の生息環境に規定される (Smith and Fretwell 1974; Parker and Begon 1986; Bernardo 1996; Fox and

Czesak 2000; Marshall et al. 2006)。幼虫の生息環境が親の飛翔能力の有無によって決まる場合には、1 卵あたり投資量と産卵数の形質セットに対する選択圧に、飛翔能力の有無が影響を与える可能性がある。例えば、飛翔能力を持つ親は、分散することで、飛翔能力を持たない親に比べて卵を競争の少ない新しい環境に産下することができるため、1 卵あたりの投資量を少なくする一方で大量の卵を産むことが指摘されている (Montague et al. 1981; Dixon and Howard 1986; Fox and Czesak 2000; Jonsson 2003)。繁殖への投資量や繁殖エネルギーの投資配分は、他の形質と関係して変化し、種間で大きく異なることも多い。種間での飛翔形質の変異が、これら繁殖形質にどの程度の影響をもたらすかを調べる必要がある。

シテムシ科ヒラタシテムシ亜科の種は、1 回繁殖であり、1~2 ヶ月にわたる繁殖期間を通し、地表もしくは浅い土中に産卵を行うことが知られている (Balduf 1935; 黒佐 1995; 春沢 1996; 池田 未発表)。羽化後に卵巣が発達するが、全ての卵巣小管が同時に発達するわけではなく、個々が別々で発達し、受精卵を生産する (池田未発表)。産卵された卵は数日で孵化する (Balduf 1935; Harusawa 1996; 池田未発表)。2 章で明らかにしたように、ヒラタシテムシ亜科には、飛翔筋を持つ種と持たない種が存在する。ヒラタシテムシ亜科の種は、蛹の期間に飛翔筋が発達し、羽化後に繁殖器官の成熟が生じるため、飛翔形質の維持への投資と繁殖への相対投資の間にトレードオフが成立すると考えられる。甲虫目では、ゴミムシダマシ科 (Jonsson 2003)、マメゾウムシ科 (Chaudhuri 2005)、センチコガネ科 (Tada et al. 1991) において、より高い飛翔能力を持つ種のほうが繁殖への相対投資量は少ないことが報告されている。

2 章では、ヒラタシテムシ亜科の成虫の餌資源が飛翔筋の有無と対応していることを明らかにした。このことから、1 章で論じたように、幼虫の餌資源も成虫の飛翔筋の有無と対応しているものと考えられる。したがって、雌成虫の 1

卵あたり投資量と産卵数の形質セットは、飛翔筋の有無によって規定される可能性がある。一般に、脊椎動物の死骸は、栄養は豊富であるが希少な餌資源であり、供給されると即座に多くの腐肉食者個体が集中するため、これをめぐる競争は激しい (Kneidel 1984; Kentner and Streit 1990; Ohkawara et al. 1998; Nagano and Suzuki 2003)。したがって、飛翔能力を持つ種では、競争能力の高い大型の幼虫が有利となり、大卵少産へ進化する方向に選択圧が働くことが考えられる。一方、探索型捕食者は、一般に体サイズが大きいほうがより広範囲にわたる歩行探索が可能で、飢餓耐性も強いと考えられている (Stewart et al. 1991; Fox and Czesak 2000)。また、大型の捕食者のほうが処理しうる餌サイズの範囲も大きい。したがって、飛翔能力を持たない種においても大型の幼虫が有利と考えられ、大卵少産型への選択圧が働きうる。ヒラタシテムシ亜科全体において、一方のタイプにおける大卵少産型への選択圧が他方のタイプのそれよりも常に大きいのであれば、雌成虫の1卵あたり投資量と産卵数の形質セットにおける種間変異は、飛翔筋の有無によって説明可能と考えられる。

本研究では、ヒラタシテムシ亜科の雌成虫において、飛翔筋への投資の有無が、繁殖への投資に与える制約とともに、1卵あたり投資量と産卵数の形質セットに影響を与えている可能性について検討する。

方法

材料

北海道から九州までの72地点と、カナダのモントリオール2地点、マレーシアのSelangor 1地点の計75地点で採集されたヒラタシテムシ亜科9属15種について、飛翔筋の確認と、繁殖形質の測定を行った (表 3-1)。なお、2章で解析に用いた *Oxelytrum discicolle*, *Diamesus osculans*, *Necrodes littoralis*, *Oiceoptoma thoracicum*, *Calosilpha kurosawai*, *Necrophila americana* については、繁殖形質のデ

一タを得ることはできなかった。

飛翔筋の確認及び繁殖形質の測定

飛翔筋の有無については、2章と同様の方法で、各種2~30個体について確認した(表3-1)。本章においても、飛翔筋を有し、潜在的に飛翔可能であるものを、飛翔能力を有するものとして扱った。

1卵あたり投資量と産卵数の指標として、卵体積と卵巣小管数をそれぞれ評価、計数した。卵は、採集個体を飼育して産下させたもの、もしくは解剖によって雌の体内から取り出した受精卵を用いた。本研究において、飛翔筋の有無、卵体積、卵巣小管数を評価した個体は必ずしも一致しない。各種1~16個体について、個体あたり1~5個の卵の長径(L)及び短径(B)を測定し、卵体積を $\pi LB^2/6$ として評価した上で(e.g. Berrigan 1991; Wallin et al. 1992; Betz 2001)、各個体の平均卵体積を求めた(表3-1)。産下卵と産下前の受精卵では、卵体積に違いが生じる可能性がある。しかし、これらの両方が得られた種(*Oiceoptoma nigropunctatum*, *O. subrufum*, *Calosilpha brunnicollis*, *Eusilpha japonica*の飛翔筋を持たない個体)の卵体積について、種及び卵タイプを要因とした二元分散分析を行ったところ、いずれの種においても産下卵と産下前の受精卵の間に体積の違いは認められなかった(卵タイプ: $F_{1,36}=2.543$, $P>0.1$; 種×卵タイプ: $F_{3,33}=1.165$, $P>0.1$)。卵巣小管数は、野外で採集した各種1~69個体を解剖して計数した(表3-1)。卵巣小管数を産卵数の指標とする方法は、様々な昆虫の分類群で行われている(Price 1975; Fitt 1990; Stewart et al. 1991; R'Kha et al. 1997)。卵体積及び卵巣小管数の種内変異は、種間変異よりもずっと小さく(種内標準偏差は種間標準偏差のそれぞれ14~31%、0~25%)(表3-1)、種間比較に影響を与えるほど大きくはないと判断された。

平均卵体積と卵巣小管数の両方を測定できた個体を得られたのは一部の種の

みであったため、各種の雌における平均繁殖投資量を、卵体積の個体平均の種ごとの平均値 (\bar{V}) に卵巣小管数の種ごとの平均値 (\bar{N}) を乗じた値 ($\bar{N} \cdot \bar{V}$) として評価した。*E. japonica* に関しては、種レベルの繁殖投資量は求めず、個体レベルの値を求めた。個体レベルの繁殖投資量が求められた種について、その平均値 (\overline{NV}) と前者の値 ($\bar{N} \cdot \bar{V}$) を比較したところ、その差は $\bar{N} \cdot \bar{V}$ の種間標準偏差の 0~19% にすぎず、種内における卵体積と卵巣小管数の相関は、大半の種において低かった ($r < 0.3$)。したがって、種ごとの雌の平均繁殖投資量 (\overline{NV}) を $\bar{N} \cdot \bar{V}$ として評価することは、種間比較にほとんど影響を与えないと判断された。

繁殖エネルギーの投資配分は、1 卵あたりに投資される繁殖投資量の比 (卵体積/繁殖投資量) で表されるが、これは、本研究では卵巣小管数に等しい。よって、卵巣小管数の種ごとの平均値を種間で比較することにより、飛翔筋の有無と、繁殖エネルギーの投資配分の関係調べた。また、体サイズの種間変異が繁殖形質の種間比較に与える影響を取り除くため、雌の体長を測定して解析に用いた。

種間で相対繁殖投資を比較するうえで、単純に卵体積と卵巣小管数の積を繁殖投資量とみなすことには、いくつかの問題点がありうる。第一に、雌の繁殖へのエネルギー投資は卵以外にも存在する。様々な生殖器官の形成及び維持に対する投資が種間で大きく異なる場合には、卵形質のみでは繁殖投資量を比較できない。しかし、対象種を解剖した結果からは、生殖器官の構造における種間での明瞭な違いは認められなかった。第二に、卵のサイズは同じでも、質に対する投資は異なる可能性がある (Bernardo 1996)。本研究では卵の質に関する直接の検討は行っていないものの、ヒラタシテムシ亜科では卵サイズと 1 齢幼虫のサイズは正の相関を示す傾向がある (春沢 1996; 池田 未発表)。また、幼虫の餌探索や競争能力に関わる形質 (口器や脚) における、アロメトリーで説

明できない質的な種間変異は、観察や解剖からは認められていない（池田 未発表）。したがって、ヒラタシデムシ亜科においては、卵体積が1卵あたり投資量を反映していると考えてよいだろう。

統計解析

飛翔筋を持つ種と持たない種における雌の繁殖形質の相違を、体サイズを考慮して検討するために、各種の繁殖投資量、卵巢小管数、及び平均卵体積について、飛翔筋の有無を要因、体長を共変量とした共分散分析（ANCOVA）を行った。体長は、飛翔筋の有無間での違いはなかった（一元分散分析: $F_{1,12}=1.183$, $P>0.1$ ）。2章で2型種であることが明らかにされている *E. japonica* に関してはこの解析には含めず、これとは別に、各個体の繁殖形質について2型間の相違を同様に解析した。体長、繁殖投資量、卵巢小管数、平均卵体積は対数変換値を解析に用いた。

結果

飛翔筋2型種であることが明らかにされている *E. japonica* を除く14種のうち、9種（*Necrodes nigricornis*, *Thanatophilus rugosus*, *T. sinuatus*, *Oiceoptoma nigropunctatum*, *O. subrufum*, *Chrysosilpha chloroptera*, *Calosilpha brunnicollis*, *Eusilpha jakowlewi*, *Dendroxena sexcarinata*）は全個体に飛翔筋が認められたが、5種（*Phosphuga atrata*, *Silpha tristis*, *S. longicornis*, *S. perforata*, *S. imitator*）は全個体で飛翔筋は認められなかった（表 3-1）。各種の体長は1.29cm から2.45cm で、*E. japonica* が最も大きかった。各種の卵巢小管数は11.8本から48本で、*Necrodes nigricornis* と *Chrysosilpha chloroptera* の卵巢小管数が特に多かった。平均卵体積は0.20mm³ から2.62mm³ で、*Thanatophilus* 属が特に小さく、*Silpha perforata*, *S. imitator*, *E. japonica* が特に大きかった。

2型種の *E. japonica* では、飛翔筋を持つ個体と持たない個体の間に繁殖形質の違いは認められなかった（繁殖投資量: $F_{1,8}=1.216$, $P=0.302$; 卵巣小管数: $F_{1,22}=1.530$, $P=0.229$; 卵体積: $F_{1,8}=1.157$, $P=0.313$; 図 3-1）。

ANCOVA の結果、飛翔筋を持つ種は体長が同じである持たない種に比べて繁殖投資量は少なく ($F_{1,11}=4.262$, $P=0.063$; 図 3-2a)、卵巣小管数が多く小卵多産型であり ($F_{1,11}=3.511$, $P=0.088$; 図 3-2b)、卵体積は小さかった ($F_{1,11}=9.081$, $P=0.012$; 図 3-2c)。全ての検定において、飛翔筋の有無と体長の相互作用は有意ではなかった ($P>0.1$)。体長と繁殖投資量、体長と卵体積の回帰式から、体長が同じである場合、飛翔筋を持たない種の繁殖投資量は飛翔筋を持つ種の 1.3 倍、卵体積は 2.1 倍であると評価された（飛翔筋を持たない: $\log_{10}(\text{繁殖投資量}) = 2.45\log_{10}(\text{体長}) + 0.71$, $\log_{10}(\text{卵体積}) = 3.33\log_{10}(\text{体長}) - 0.68$, 飛翔筋を持つ種: $\log_{10}(\text{繁殖投資量}) = 3.22\log_{10}(\text{体長}) + 0.37$, $\log_{10}(\text{卵体積}) = 2.83\log_{10}(\text{体長}) - 0.89$)。飛翔能力は、体長による影響を除いた種間変異の多くを説明し、その割合は、繁殖投資量の変異の 33%、卵体積の変異の 56%であった。卵巣小管数に関しては、体長による影響は小さく、体長を含めた種間変異の 87%を説明するものであった。2型間で違いの認められなかった *E. japonica* の全個体の平均値を他種と比較した結果、飛翔筋を持たない種に近い値を示した（図 3-2）。

考察

飛翔筋を持たない種は、体長が同じである持つ種に比べて、繁殖投資量（卵サイズ×産卵数）は多かった。したがって、ヒラタシテムシ亜科では、飛翔筋の有無は繁殖に対する相対投資に制約を与えていることが示唆された。体長が同じであれば、飛翔筋を持たない種の繁殖投資量は持つ種の 1.3 倍と評価された。Jonsson (2003) の結果から算出すると、甲虫目のゴミムシダマシ科では、発達した飛翔筋を持つ個体の割合が低い種の繁殖投資量は、その割合が高い種の 1.2

倍であった。また、甲虫目マメゾウムシ科の *Callosobruchus maculatus* では、飛翔筋が小さくほとんど飛翔行動をとらない個体の産卵数は、より飛翔筋が発達し頻繁に飛翔行動をとる個体の 1.3 倍であった (Chaudhuri 2005)。

ヒラタシテムシ亜科の飛翔筋を持つ種における繁殖投資に対する制約は、実際にはより大きいものである可能性がある。これまでの観察から、飛翔筋を持たない種のほうが持つ種に比べて繁殖期間が長く、卵巣小管 1 本あたりの産卵数が多く、繁殖投資量が飛翔筋を持つ種に比べてさらに多い可能性がある。また、マレーシア産の *Chrysoilpha chloroptera* は、飛翔筋を持つ種の中で卵巣小管数及び繁殖投資量は相対的に特に多かったが、繁殖生態には不明な点が多い。この種を除いて飛翔筋を持つ種と持たない種を比較すると、体長が同じ場合、後者の繁殖投資量は前者の 1.4 倍となった。

E. japonica の 2 型間では、繁殖投資量に違いは認められなかった。ただし、飛翔多型種においても、飛翔筋を持つ個体のほうが持たない個体に比べて繁殖開始時期が遅くなる例が様々な分類群において知られており (Roff and Fairbairn 1991; Zerra and Denno 1997)、飛翔筋を持つ個体に繁殖投資への制約が生じている可能性は否定できない。

飛翔筋を持つ種の卵サイズ、及び 1 卵への相対投資は、体長が同じであれば、飛翔筋を持たない種よりも小さかった。すなわち、ヒラタシテムシ亜科において、飛翔能力の有無は 1 卵あたり投資量と産卵数の形質セットに対して影響を及ぼしており、飛翔筋を持たない種のほうが大卵少産に傾いていた。このことから、卵サイズに対する正の選択圧が存在するのであれば、幼虫が自ら餌探索を行う肉食者であると考えられる、飛翔筋を持たない種に対する選択圧のほうが、幼虫が脊椎動物の死骸食である種が大半を占める飛翔筋を持つ種よりも大きいと考えられる。Itô and Iwasa (1981) は、1 卵あたり投資量と産卵数の形質セットの違いは、子における餌の得やすさによる違いによって最もよく説明で

きると主張しており、ヒラタシテムシ亜科における今回の結果も、幼虫にとって餌が得にくい環境で、幼虫自ら餌を探索できるように大型化したと考えることによって説明できた。

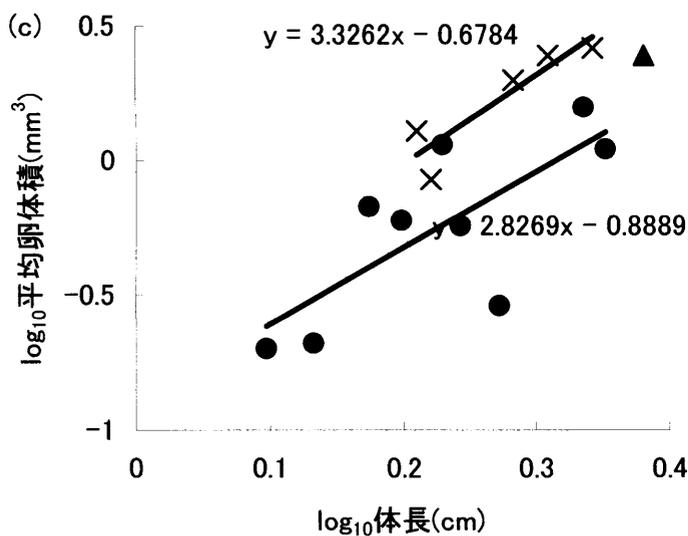
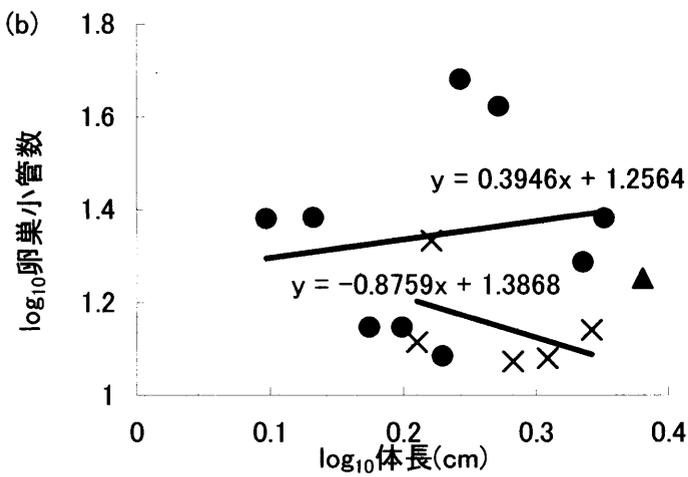
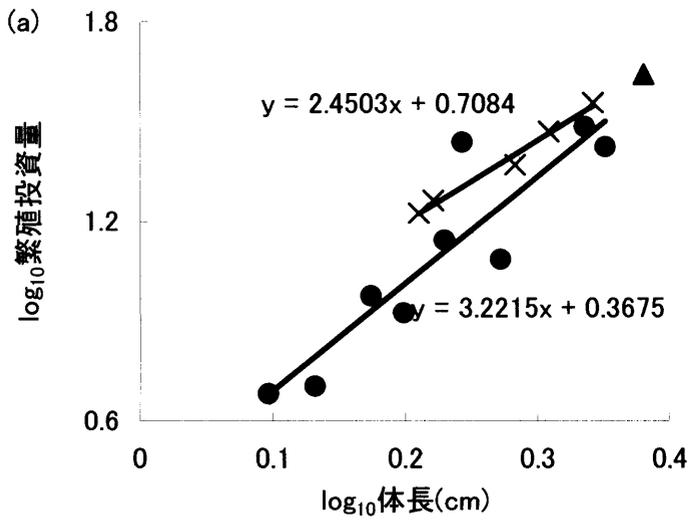
卵サイズに対する正の選択圧は、幼虫が腐肉食である種が大半を占める飛翔筋を持つ種のほうが、飛翔筋を持たない種よりも小さいと考えられた。しかし、幼虫が腐肉食である種の間でも、腐肉上での食物をめぐる競争の激しさは異なり、それによって、卵サイズに対する正の選択圧の大きさは異なる可能性がある。概して夏季の森林では、モンシテムシ亜科、ハネカクシ科、ハエ目などの脊椎動物の死骸を利用する昆虫が多く、菌による分解も速いため、腐肉食者間の競争は激しい (Tabor et al. 2004; 池田 未発表)。森林に生息し、夏繁殖である *Oiceoptoma* 属の卵サイズ及び 1 卵への相対投資は、飛翔筋を持つ種の中でも比較的大きかった (表 3-1、図 3-2b,c)。それに対し、早春、晩秋に繁殖する種や、河川敷に生息する種では、生息密度が比較的低いことが観察されており (池田 未発表)、競争種も少ないため、強い種間競争を経験しない。これらの種 (*Thanatophilus* 属、*Necrodes* 属) では、卵サイズ及び 1 卵への相対投資は、飛翔筋を持つ種の中で比較的小さかった (表 3-1、図 3-2b,c)。

系統的に独立でない種の形質について、形質間の進化的関係を種間比較から明らかにするには、形質から系統的な制約を除去する必要がある (Harvey and Pagel 1991)。これまでにヒラタシテムシ亜科の系統関係を調べた研究としては Dobler and Müller (2000) があるが、彼らの研究では解析に用いた種数が少ないため、現時点では本章で対象とした形質の進化に関しては適用できない。系統的制約を除くためには、対象種に関して遺伝子解析を行い、ヒラタシテムシ亜科の系統関係を明らかにした上で種間比較を行う必要があるだろう。

表3-1 ヒラタシデムシ亜科各種の体長、飛翔筋の有無、卵体積及び卵巣小管数。平均値±SDを示す。測定個体数をカッコ内に示す。

学名	飛翔筋の有無		
	体長(cm)	卵体積(mm ³)	卵巣小管数(本)
<i>Necrodes nigricornis</i>	1.87 ± 0.171 (7)	0.29 ± 0.043 (6)	42.0 ± 1.22 (13)
<i>Thanatophilus rugosus</i>	1.25 ± 0.057 (8)	0.20 ± 0.016 (6)	24.0 ± 0.00 (8)
<i>T. sinuatus</i>	1.36 ± 0.347 (7)	0.21 ± 0.039 (5)	24.1 ± 0.35 (8)
<i>Oiceoptoma nigropunctatum</i>	1.49 ± 0.067 (13)	0.68 ± 0.125 (10)	14.0 ± 0.00 (14)
<i>O. subrufum</i>	1.58 ± 0.086 (10)	0.60 ± 0.149 (6)	14.0 ± 0.00 (8)
<i>Chrysozilpha chloroptera</i>	1.75 ± 0.184 (2)	0.57 (1)	48.0 (1)
<i>Calosilpha brunnicollis</i>	2.25 ± 0.099 (18)	1.10 ± 0.115 (16)	24.1 ± 0.25 (16)
<i>Eusilpha jakowlewi</i>	2.17 ± 0.081 (10)	1.58 ± 0.160 (3)	19.3 ± 1.37 (6)
<i>Dendroxena sexcarinata</i>	1.70 ± 0.107 (6)	1.15 (1)	12.1 ± 0.35 (8)
<i>Phosphuga atrata</i>	1.62 ± 0.150 (3)	1.29 (1)	13.0 (1)
<i>Silpha tristis</i>	1.66 ± 0.119 (10)	0.85 ± 0.057 (6)	21.5 ± 0.71 (2)
<i>S. perforata</i>	2.20 ± 0.198 (12)	2.62 ± 0.400 (6)	13.8 ± 0.85 (30)
<i>S. longicornis</i>	1.92 ± 0.124 (9)	1.99 ± 0.219 (8)	11.8 ± 1.08 (11)
<i>S. imitator</i>	2.04 ± 0.097 (4)	2.46 ± 0.480 (2)	12.0 ± 0.00 (2)
<i>E. japonica</i> (飛翔筋有)	2.33 ± 0.126 (12)	2.55 ± 0.339 (7)	18.0 ± 1.49 (36)
<i>E. japonica</i> (飛翔筋無)	2.45 ± 0.173 (18)	2.38 ± 0.287 (9)	17.8 ± 0.73 (33)

+: 飛翔筋有; -: 飛翔筋無。



- 飛翔筋を持つ種
- × 飛翔筋を持たない種
- ▲ 飛翔筋2型の *E. japonica*

図3-2 各種の平均体長と、(a)繁殖投資量、(b)卵巢小管数、(c)平均卵体積の関係。*E. japonica* は2型間で違いが認められなかったため、全個体の平均値を図中に示す。

4章 ヒラタシデムシ亜科における食性、飛行能力、繁殖形質 及びそれらの関係性の進化

2章では、ヒラタシデムシ亜科のうち、飛行筋があり潜在的に飛行能力を持つと考えられる種の大半は、成虫及び幼虫とも主に脊椎動物の死骸を、飛行筋を持たない種と飛行筋2型の種は、成虫、幼虫とも主に無脊椎動物を食物とすると推定された。3章では、ヒラタシデムシ亜科では、飛行筋を持たない種のほうが、持つ種に比べて雌の繁殖に対する相対投資量は多く、大卵少産の傾向が強いことが明らかにされた。これらの結果は、腐肉食の祖先型から無脊椎動物食のものが進化したこと、飛行能力の退化は食性の進化的変化に相関して生じたものであること、飛行能力の退化に相関して雌の繁殖形質の進化的変化が生じたことを示唆しており、本研究の仮説と矛盾しない。しかしながら、2、3章の結果は、系統的な影響を除去せずに全ての種の形質を独立とみなした解析に基づいている。ヒラタシデムシ亜科において、このような進化が実際に生じたのかどうかを明らかにするためには、各種の系統関係に基づいて各形質の祖先復元を行い、系統的影響を除去して種間比較を行う必要がある。また、2、3章で明らかにされた種間相関のパターンに対する相関進化の貢献度を評価する上でも、系統的影響を除去した種間比較は必要である。また、飛行筋の退化と後翅長の退化は一致せず、飛行筋の退化後に後翅長の退化は生じることが、Roff (1986) によって指摘されており、本章では、飛行能力に関しては、後翅長についても検討を行う。

ヒラタシデムシ亜科の系統関係を調べた研究としては、Dobler and Müller (2000) がある。しかし、この研究において構築された系統樹の構成種数は少なく、本研究において対象とした種の多くは含まれていない。本研究の対象種を用いて系統的影響を除去した種間比較を行うためには、新たにこれらの種を

含めた系統樹を構築する必要がある。

本章では、まずヒラタシデムシ亜科の分子系統樹を構築し、各種の系統関係を明らかにする。それを基に、飛翔形質、食性、繁殖形質について祖先復元を行い、各分岐における進化的変化を推定することで、以下の点について検討を行う。

- ・飛翔筋の退化は、何回、どの分岐で生じたのか。
- ・後翅長の退化は飛翔筋の退化後に生じたか。
- ・飛翔筋の退化は、腐肉食から肉食への進化的変化に伴って生じたのか。
- ・飛翔筋の退化した種で、雌の繁殖投資配分が多いのは、飛翔筋の退化が重要な要因であったためか。
- ・飛翔筋の退化した種で大卵少産傾向が強いのは、食性の進化的変化と飛翔筋の退化による大卵少産型への変化が重要な要因であったためか。
- ・繁殖投資量の増加や大卵少産型への変化によって絶対的な大卵化が生じたか。

方法

分子系統解析の材料

ヒラタシデムシ亜科の13属21種について、分子系統解析を行った(表4-1)。これらには、Sikes et al. (2005) によって大まかに構築されたヒラタシデムシ亜科の系統樹から推定される、祖先的な種から派生的な種までを広く含んでいる。外群には、モンシデムシ亜科の2属8種とともに、シデムシ科に比較的近縁であるとされている分類群 (Caterino et al. 2005, Sikes 2005) の中から、ハネカクシ科の *Oxyporus niger* 及び *Stenus alienus* の2種と、これらの文献で指摘されておらず、より離れた外群であると推定されるハネカクシ科の *Agelosus carinatus* を用いた(表4-1)。

DNA 抽出、PCR、シーケンス

99%エタノール中に保存しておいたサンプルから DNA を抽出し、解析に用いた。サンプルから胸部の筋肉を取り出し、この筋肉のたんぱく質をプロテナーゼ K で分解し、フェノール・クロロホルム抽出法によって DNA を抽出した。

16SrDNA 領域、28SrDNA 領域、Wingless (Wg) 領域及び PepCK 領域を、それぞれ一般的な PCR の方法によって増幅した。用いたプライマーと、各プライマーのアニーリング温度を表 4-2 に示す。PCR 産物は、QIAquick PCR Purification Kit (Qiagen) を用いて精製した。

サイクルシーケンスは、BigDye Terminator Cycle Sequencing Kit (ver. 1.1) を用いて、Applied Biosystems のマニュアルに従って行った。その後、ABI377-18 DNA sequencer で泳動し、塩基配列を読んだ。

塩基配列のアラインメント及び系統解析

アラインメントは、Clustal X ver. 1.83 (Thompson et al. 1997) で、デフォルトのパラメータ・セットを用いて行った。結果を目で確認し、明らかなアラインメントミスは訂正した。系統解析において、飛翔筋 2 型種である *E. japonica* は、飛翔筋を持つ個体と持たない個体の間での遺伝的な違いは認められなかったため、2 型を区別しなかった。

系統情報の領域間における違いを調べるため、PAUP* ver. 4.0b10 を用いて、領域ごとに最尤法によって構築した樹形を SH test (Shimodaira and Hasegawa 1999) で比較した。Modeltest ver. 3.7 を用いて、領域ごとの最適モデルを階層的尤度比検定 (hLRT) により決定し、このモデル及び推定されたパラメータを最尤法の樹形探索に用いた。SH test には、fully optimized model を用い、ブートストラップ抽出を 1,000 回行った。

系統樹の構築には、ベイズ法を用いた。ベイズ法による系統樹の構築は、MrBayes ver. 3.1 (Huelsenbeck and Ronquist 2001, Ronquist and Huelsenbeck 2003) を用いて行った。MrModeltest ver. 2 (Nylander 2004) を用いて、階層的尤度比検定によって各領域ごとに最適モデルを決定した。その結果、16S 領域では GTR+I+G モデル、28S 領域では GTR+G モデル、Wg 領域では SYM+I+G モデル、PepCK 領域では GTR+I+G モデルがそれぞれ選択され、これらを用いて樹形探索を行った。タンパク質をコードする領域である Wg 及び PepCK 領域に関しては、コドンごとにパラメータを推定した。計算は 1,000,000 世代行い、100 世代ごとに樹形のサンプリングを行った。最初の 2,500 個の樹形は解析には用いず、残りの 7,500 個の樹形による多数決合意樹を構築した。各枝の信頼性は、事後確率によって評価した。ここでは、各塩基サイトの進化速度が時間によって変化することを仮定したモデル (covarion model: Tuffley and Steel 1998) と仮定しないモデルによる系統樹をともに求め、ベイズ比 (Bayes factor) により使用するモデルを判断した (Kass and Rafter 1995)。ベイズ比が 20 以上であれば、より尤度の高いモデルを支持する強い証拠であるとみなしうる (Kass and Rafter 1995)。ベイズ比は、各モデル間の尤度差であり、ここでは、それぞれのモデルによって構築した 7,500 個の系統樹における尤度の調和平均を求め、それらの差をベイズ比として用いた。

また、最尤法及び最節約法によっても樹形を構築した。最尤法による系統樹構築は、PAUP* ver. 4.0b10 (Swofford 2002) を用いて行った。全領域のデータを用い、Modeltest ver. 3.7 (Posada and Crandall 1998) により階層的尤度比検定を行い、最適モデルを決定した。その結果、GTR+I+G モデルが選択され、このモデルと推定されたパラメータを樹形探索に用いた。ブートストラップ抽出を 1,000 回行い、各枝の信頼性を評価した。最節約法による系統樹構築は、PAUP* ver. 4.0b10 を用いて発見探索法によって行った。各塩基置換に対する重み付けは全

て同一とした。各枝の信頼性を評価するため、ブートストラップ抽出を 1,000 回行った。

ギャップに関しては、塩基配列上では“missing”として扱い、simple gap coding の方法 (Simmons and Ochoterena 2000) に従って、そのギャップがある場合には 0、無い場合には 1 としてコーディングし、解析に用いた。その結果、159 個のギャップ形質がコーディングされ、ベイズ法及び最節約法による樹形探索はこれを加えて行った。ベイズ法ではこのギャップ形質は'Restriction character'として扱った。ギャップを組み込まない場合も行って結果を比較したところ、最節約法においては、ギャップを組み込むことによって多分岐から二分岐になった分岐点が認められ、樹形が改善された部分があったが、ベイズ法では樹形に違いは認められなかった。また、ベイズ法の事後確率及び最節約法のブートストラップ確率には、ギャップの有無による違いはほとんど認められなかった。

ヒラタシデムシ亜科における生態形質の祖先復元、及び各分岐における進化的変化の推定に系統樹を使用するため、ベイズ法によって構築した系統樹から外群を除き、根からそれぞれの種までの距離が等しい樹形 (ultrametric tree) を作成した。この樹形を作成するため、r8s プログラム (Sanderson 2003) を用いて、penalized likelihood approach (Sanderson 2002) によって樹形を変換した (divtime method=PL, algorithm=TN)。加法的なペナルティ関数を用い、根の年代は仮に 100 として樹形変換を行った。まず、cross-validation 法により、最適な smoothing value を 1~1000 の間で推定した (crossv=yes, cvStart=0, cvInc=0.1, cvNum=31)。その結果、最適な smoothing value は 2 であるという結果が得られたため、この結果を用いて penalized likelihood search を行った。

生態形質の測定

2,3 章で対象とした種に加え、本章では *Oxelytrum discicolle*、*Diamesus osculans*、

Oi. Thoracicum、*Ca. kurosawai* を生態形質の解析対象とした。成虫を解剖して、2章及び3章と同様に飛翔筋の有無を調べるとともに、後翅長を測定した。卵体積及び卵巣小管数を、3章と同様の方法で測定し、これらに乗じた値を繁殖投資量と定義した。食性に関しては、2章において、安定同位体比を用いて推定した2タイプ（腐肉食：主に脊椎動物の死骸を利用、肉食：主に無脊椎動物を利用）への分類結果を解析に用いた。食性タイプを確定できなかった *Silpha tristis* 及び *Dendroxena sexcarinata* は、食性に関する解析からは除外した。体サイズの進化的変化が各生態形質の進化的変化に与える影響を推定するため、及び独立比較法によって生態形質間の進化的関係を調べる際に、体サイズによる影響を除去するため、雌の体長を測定して解析に用いた。

飛翔筋2型種の *E. japonica* に関しては、2型間で飛翔筋を除く各生態形質に違いは認められなかったため（表4-3）、以下の解析では、飛翔筋を持つ個体と持たない個体の形質値を区別せず、測定した全個体の算術平均値を用いた。

本研究では、繁殖エネルギーのうち1卵あたりへの投資配分（卵体積／繁殖投資量）を、卵巣小管数によって評価した。1卵あたりへの繁殖投資配分が大きい場合、大卵少産傾向が強いものとみなした。

生態形質の祖先復元

飛翔筋2型種である *E. japonica* に関しては、2型間で飛翔筋を除く各生態形質に違いは認められなかったため（表4-3及び3章の結果を参照）、以下の解析では、飛翔筋を持つ個体と持たない個体を区別せず、本種の形質値として測定した全個体の算術平均値を用いた。

不連続形質である飛翔筋の有無及び食性タイプ（腐肉食、肉食）の祖先復元は、Mesquite ver. 1.1 (Maddison and Maddison 2006) を用いて最尤法により行った (Pagel 1994)。飛翔筋に関しては、「有」、「無」、「2型」の3つの形質状態を

設定し、飛翔筋を持たない個体が存在する種への進化、すなわち「有」から「無」へ、及び「有」から「2型」への変化をともに飛翔筋の退化として扱った。また、飛翔筋と食性の進化の、それぞれの方向性における相関の有無を検定するために、Discrete プログラム (Pagel 1994) を用い、それぞれの進化が独立であることを仮定したモデルと、相関していることを仮定したモデルの間で尤度比を求めた。この尤度比は、自由度が 4 の χ^2 分布に近似的に従う (Pagel 1994) ことから、これを用いて相関の有意性を検定した。尤度比検定によって相関を仮定したモデルが選ばれた場合には、さらに飛翔筋を持ち脊椎動物の死骸を利用する形質状態から、飛翔筋を持ち無脊椎動物を利用する形質状態への変化、及び飛翔筋を持ち無脊椎動物を利用する形質状態から、飛翔筋の退化した無脊椎動物を利用する形質状態への変化が、有意なものであるかを検定するために、それぞれの形質変化に関し、変化率を 0 と仮定したモデルと 0 以外と仮定したモデルの間で尤度比を求めた。この尤度比は、自由度が 1 の χ^2 分布に近似的に従うことから、これを用いて変化の有意性を検定した。

連続形質である体長、繁殖投資量、卵巣小管数、卵体積の各生態形質の祖先復元は、常用対数値を用いて、Mesquite ver. 1.1 の squared-change parsimony により行った。後翅長の祖先復元には、相対後翅長 (後翅長/体長) を用いた。いずれの形質の祖先復元においても、その形質データが得られなかった種は省いて行った。

独立比較法による解析

飛翔筋の退化に伴う繁殖形質の進化的変化と、繁殖形質の種間変異におけるその重要性を検討するために、独立比較法 (Felsenstein 1985) を行った。食性の進化的変化は不明瞭な部分が多かったため、これと大卵少産傾向の進化との関係は検討できなかった (結果を参照)。体長、後翅長、繁殖投資量、卵巣小管数

及び卵体積の形質値は常用対数変換値を用い、Mesquite ver. 1.1 の PDAP module (Midford et al. 2003) によって行った。Garland et al. (1992) に従い、算出した対比の値は、対比の標準偏差で除して標準化した。各形質について、標準化した対比の絶対値と対比の標準偏差の相関を調べた結果、繁殖投資量では有意な正の相関が認められ ($r = 0.574, n = 15, P = 0.025$)、その他の形質では有意な相関は認められなかった ($r < 0.402, n = 15, P > 0.1$)。したがって、繁殖投資量に関しては、全ての枝長を 2 乗して補正した系統樹を用いて対比の値を算出しておし、その他の形質についてはそのままの値を用いた (Garland et al. 1992)。

対比は、飛翔筋を持つ系統間の対比群、持たない系統間の対比群、及び飛翔筋の退化した枝を含む対比群に分類した。各分岐点における飛翔筋の祖先形質状態は、祖先復元によって確定した形質状態を用いた。体長の対比について、これらの対比群間で比較した。後翅長及び繁殖投資量の進化的変化における、飛翔筋退化の相対的重要性を評価するには、体サイズの進化的変化に関連した変化の影響を取り除く必要がある。そのため、これらの対比を体長の対比により、原点を通る直線で回帰し (Harvey and Pagel 1991)、その残差を対比群間で比較した。この残差は、体長の変化による影響を除いた、単位時間あたりのその形質の変化量を表す。

卵巣小管数を用いて独立比較法を行うことにより、繁殖エネルギーの 1 卵あたり投資配分の変化を調べた。繁殖投資量の増加による変化と、それ以外の要因による変化を区別するため、繁殖投資量の対比による、原点を通る直線回帰を行った。繁殖投資量の対比によって回帰した残差は、繁殖投資量の変化によらない、繁殖エネルギーの 1 卵あたり投資配分の変化を表すと考えられる。この残差と、飛翔筋退化の関係について検討することにより、1 卵あたり繁殖投資配分の進化的変化における飛翔筋退化の相対的重要性を評価した。また、卵体積の対比を比較することにより、卵体積の進化的変化における、飛翔筋退化の

相対的重要性を評価した。全形質のデータが揃っていない種は、全ての解析から除外した。

対比は、どちらの系統を基準とするかで値の正負は逆になる。ここでは、飛翔筋の退化前及び退化の際の系統における対比に関しては、退化とは関係のない系統を基準として対比を求めた。つまり、ある生態形質の対比の値が正ならば、飛翔筋の退化する方向にその生態形質値が増加したことを表す。

結果

系統解析

計 2,592 塩基と 159 個のギャップ形質を樹形の構築に用いた (表 4-4)。SH test の結果、Wg 領域の塩基配列によって構築された樹形の尤度は、他の領域のそれらに比べて有意に低かった ($P < 0.01$)。ただしこれは、外群の *A. carinatus* の Wg 領域が解読できなかったことによるものであると考えられたため、全ての遺伝子領域から *A. carinatus* を除いて SH test を再び行った結果、領域間の系統情報に有意差は認められなかった。したがって、これらの領域をまとめて系統樹を構築することに大きな問題はないと考えられた。

ベイズ法による構築した系統樹では、進化速度の時間変化を仮定したモデルのほうが仮定しないモデルよりも尤度は高かった (ベイズ比=65.0)。したがって、時間変化を仮定したモデルを採用した。

ベイズ法、最尤法、最節約法によって構築された系統樹は、それぞれほぼ同じ樹形を示した (図 4-1)。シテムシ科の単系統性は、全ての解析法において支持された。ヒラタシテムシ亜科とモンシテムシ亜科それぞれの単系統性は、全ての系統樹において高い確率で支持された。また、ヒラタシテムシ亜科及びモンシテムシ亜科内の属の単系統性も、全て支持された。本研究で構築したヒラタシテムシ亜科の系統樹は、Sikes et al. (2005) 及び Dobler and Müller (2000)

による系統樹とおおよそ矛盾しない結果が得られた。ベイズ法による系統樹では、*Necrodes* 属と *Diamesus* 属を含む分岐群と、*Thanatophilus* 属の位置関係に不一致が認められた。ただし、事後確率は 55%と低い値を示した。モンシデムシ亜科内の系統関係については、*Ptomascopus* 属が最も祖先的と推定される点で、Dobler and Müller (2000) と一致した。また、*Nicrophorus* 属に関しては、Peck and Anderson (1985) 及び Sikes (2006) による種群の分類を支持する結果が得られた (investigator group: *N. investigator*, *N. tomentosus*; nepalensis group: *N. maculifrons*, *N. quadripunctatus*)。

各生態形質の祖先復元及び独立比較法による解析

各種の生態形質を表 4-3 に示す。飛翔筋 2 型種であることが明らかにされている *E. japonica* を除いた 20 種中、15 種は全個体で飛翔筋が認められ、5 種は全個体で飛翔筋が認められなかった (表 4-3)。

飛翔筋の有無に関する祖先復元の結果、全ての分岐点において、3 つの可能な形質状態のうち、いずれか一つの形質状態が 90%以上の確率で支持された (図 4-2a)。飛翔筋の退化が生じたのは 2 回であり、完全な消失と飛翔筋 2 型への進化が異なる系統で 1 回ずつ生じたと推定された。以下では、飛翔筋を持つ系統間の対比群を、飛翔筋退化前の対比群 (図 4 中の②、③、④、⑧に関する対比) とそれ以外の対比群に分類した。

体長の祖先復元の結果、飛翔筋の退化前には一貫した変化傾向は認められなかった (図 4-3a : ①から⑤へ、⑤から⑥へ、⑤から⑨へ)。飛翔筋の完全な退化の際にはほとんど変化せず、2 型への進化の際には大型化したと推定された。また、飛翔筋の完全な退化後に *Silpha imitator*、*S. longicornis*、*S. perforata* の種群では大型化が進行したと推定された。独立比較法の結果、飛翔筋の退化前、退化の際、及び退化後において、体長の変化量に違いは認められなかった (図 4-4a

の横軸の値)。

後翅長の祖先復元の結果、飛翔筋の退化する方向への変化に関しては、飛翔筋退化前 (図 4-3b : ①から⑥へ) から完全な退化にかけて、一貫して短翅化が進行したと推定された。また、飛翔筋の退化後にも、*Silpha imitator*、*S. longicornis* 及び *S. perforata* の種群、及び *Phosphuga atrata* では短翅化が進行したと推定された (図 4-3b)。独立比較法により体長の対比と後翅長の対比の関係を検討した結果、体長の対比と後翅長の対比の間には有意な正の相関は認められなかった ($r = -0.05, P > 0.1$)。体長の影響を除いた後翅長の変化量 (残差の絶対値) は、飛翔筋の完全な退化の際、及び完全な退化後の一部で大きい傾向がみられ、2 型種への進化の際にはほとんど変化は認められなかった (図 4-4a)。したがって、後翅長は、飛翔筋の完全な退化の際、及び完全な退化後に、大きく退化したと推定された。

食性に関する祖先復元の結果、比較的祖先的な 3 つの分岐点において、74~80%の確率で、脊椎動物の死骸を利用する状態が支持された (図 4-2b)。このことから、脊椎動物の死骸を利用していた祖先種から、無脊椎動物を利用する種が派生したと推定された。飛翔筋の完全な退化直後の 2 つの分岐点では、無脊椎動物を利用する形質状態が 85%及び 99%の確率で支持された。したがって、飛翔筋が完全に退化した系統では、飛翔筋退化直後には肉食性に变化していたと推定されたが、*Dendroxena sexcarinata* の食性が推定できなかったことを含め、飛翔筋退化前の食性の祖先形質状態が明瞭に復元できなかったため、食性変化が飛翔筋の退化と同時であったのか、飛翔筋の退化前であったのかは区別できなかった。一方、飛翔筋 2 型を生じた分岐点では、無脊椎動物を利用する状態が 98%の確率で支持された。したがって、飛翔筋 2 型への進化は、食性の進化的変化後に生じたことが高い信頼度で推定された。飛翔筋と食性の進化における相関を検定した結果、相関を仮定したモデルが有意に支持された (尤度比

=10.65, $P < 0.05$)。しかし、飛翔筋を持つ腐肉食から飛翔筋を持つ肉食への、及び飛翔筋を持つ肉食から飛翔筋を持たない肉食への、形質状態の有意な変化は認められなかった(それぞれ、尤度比=0.01, 0.69, $P > 0.1$)。

繁殖投資量に対する祖先復元の結果、飛翔筋の退化する方向への変化に関しては、飛翔筋の退化前(図 4-3c: ①から⑤へ、⑤から⑥へ、⑤から⑨へ)には一貫した変化傾向はみられなかったが、完全な退化の際、2型への進化の直前及びその進化の際には増加したと推定された(図 4-3c)。また、完全な退化後にも、*S. imitator*、*S. longicornis*、*S. perforata* の種群では繁殖投資量の増加が進行したと推定された(図 4-3c)。独立比較法の結果、体長の対比と繁殖投資量の対比に正の相関が認められ、ヒラタシテムシ亜科全体では、体長の増加に伴って繁殖投資量も増加する傾向が認められた(図 4-4b; $r = 0.741$, $P < 0.01$)。飛翔筋の退化前、完全な退化及び2型への進化の際の、体長による影響を除いた残差は正の値を示し、特に退化の際に、比較的大きな値を示した。また、飛翔筋退化後の系統の対比(×)は、飛翔筋を持つ系統の対比(●)に比べ、残差は大きな正の値を示した(図 4-4b)。したがって、繁殖への投資配分は、飛翔筋の退化前から退化後にかけて、一貫して増加傾向のあったことが推定された。

卵巣小管数の祖先復元の結果、飛翔筋の退化する方向への変化に関しては、飛翔筋の退化前(図 4-3d: ①から⑥へ)から完全な退化にかけて、一貫して減少が進行するとともに、2型への進化の際にも減少したと推定された(図 4-3d)。したがって、飛翔筋の退化前及びその際に、退化する方向に1卵あたりへの繁殖投資配分が大卵少産型へ変化したと推定された。独立比較法の結果、繁殖投資量と卵巣小管数の対比の間では有意な相関は認められなかったが(図 4-4c; $r = 0.110$, $P > 0.1$)、回帰直線からは、繁殖投資量の増加に伴って卵巣小管数が増加、つまり1卵あたりへの繁殖投資配分が小卵多産型へ変化する傾向が認められた。完全な退化及び2型への進化の際には、対比の残差は小さく、1卵あたりへの繁

殖投資配分に変化はなかったと推定された。また、飛翔筋退化前の対比の残差は比較的大きな負の値を示しており、大卵少産型へ変化したと推定された。

祖先復元の結果、卵体積における飛翔筋の退化する方向への変化に関しては、飛翔筋の退化前（図 4-3e：①から⑥へ）から完全な退化にかけて、及び 2 型への進化の直前（図 4-3e：⑤から⑨へ）から 2 型への進化にかけて、それぞれ一貫して増加したと推定された（図 4-3d）。また、完全な退化後にも、*S. imitator*、*S. longicornis*、*S. perforata* の種群では大卵化が進行したと推定された（図 4-3c）。独立比較法によって算出した卵体積の対比を比較した結果、飛翔筋退化前、完全な退化、2 型への進化の直前及び 2 型への進化の際に大きな正の値を示したことから、これらの期間を通して大卵化したと推定された（図 4-4d）。これら祖先復元及び独立比較法の結果から、飛翔筋退化前には、1 卵あたりへの繁殖投資配分が大卵少産型へ変化したことによって大卵化し、完全な退化及び 2 型への進化の際に、繁殖投資量の増加に伴って大卵化したと推測された。

考察

系統関係

Sikes (2005) は、シテムシ科の単系統性が疑わしいことを指摘している。本研究で用いた種によって構築された系統樹からは、シテムシ科の単系統性が支持された。しかし、Sikes (2005) において指摘されている他の近縁種が含まれていないため、本研究の結果だけではシテムシ科の単系統性を結論づけることはできない。Sikes (2005) において指摘されている他の近縁種との系統関係も調べる必要があるだろう。

本研究で得られたヒラタシテムシ亜科の系統樹では、*Necrodes* 属と *Diamesus* 属を含む分岐群に比べて *Thanatophilus* 属のほうがより他の種に近縁であり、Sikes et al. (2005) 及び Dobler and Müller (2000) による系統樹とは逆の結果が

得られた。しかし、これらの研究に比べ、本研究ではより多くの遺伝子領域を用いて解析を行っており、本研究によって得られた系統樹のほうが信頼性は高いと考えられる。ただし、これらの分岐点の支持率はあまり高くなかったため、*Oxyletrum* 属に近縁であることが Sikes (2005) において指摘されている *Ptomaphila* 属を解析に加え、これらの分岐の推定に適した進化速度を有すると考えられる、*Carab1*、*Cytob*、*EF1- α* などの遺伝子領域をさらに追加し、より信頼性の高い系統樹を構築する必要があるだろう。また、*Dendroxena* 属と *Phosphuga* 属の分岐点の信頼性が低かった。この分岐点の信頼性がより高い系統樹を構築するためには、*Dendroxena* 属の他の種、及び Dobler and Müller (2000) において、*Phosphuga* 属に近縁であることが推定されている *Ablattaria* 属を解析に加えて系統樹を構築する必要があるだろう。

各生態形質の進化的方向性及び形質間の関係性の進化

ヒラタシデムシ亜科では、飛翔筋の退化が生じたのは 2 回であり、完全な消失と飛翔筋 2 型への進化が異なる系統で 1 回ずつ生じたと推定された。後翅長の退化は飛翔筋の退化とは一致せず、飛翔筋の完全な退化の際及び完全な退化後に、大きく退化したと推定された。また、食性の変化と飛翔筋の退化が相関して生じたこと、食性の変化後に飛翔筋 2 型へと進化したこと、及び食性の変化と同時もしくは変化後に飛翔筋は完全に退化したことが、高い信頼度で推定された。

従来の研究では、昆虫における飛翔能力の退化は、新しいハビタットへの侵入やハビタット自体の変化による、ハビタットの環境特性（時空間変動とその予測性や環境の厳しさ）の変化によって説明されてきた (Harrison 1980; Roff 1990; Wagner and Liebherr 1992)。環境特性としての餌資源の利用可能性と飛翔能力の関係性についての報告例はいくつかあるが (e.g. Tanaka and Wolda 1987;

Chaudhuri 2006)、本研究の結果は、ハビタットの環境特性変化による間接的な影の有無に関わらず、種の食性の進化的変化により飛行能力の退化が生じる可能性を示唆するものである。

本研究では、食性の祖先復元の結果が不明瞭であり、どの段階で食性に変化が生じたかを明らかにすることはできなかった。この原因として、2章において行った安定同位体による食性推定法では、雑食性について十分に検討できなかったことがあげられる。実際には、ヒラタシデムシ亜科における腐肉食から肉食への進化的変化においては、様々なレベルの雑食の段階が存在する可能性がある。*D. sexcarinata* は、サンプル数が少ないために食性の推定はできなかったが、測定された成虫 2 個体の安定同位体比は、両食性タイプが示す値の中間の値を示し、さらに、幼虫は、無脊椎動物のみ、もしくは腐らせた牛肉のみで飼育しても成虫になり（池田未発表）、脊椎動物の死骸と無脊椎動物の両方を餌として利用する雑食の可能性はある。食性変化と飛行能力の退化の進化的関係を明らかにするためには、これら食性の漸次的推移過程を推定する必要がある。今後は、*Dendroxena* 属など食性の進化的変化を伴うと考えられる分岐点に関わる種を、より多く含めて系統解析を行うとともに、安定同位体比分析以外の方法を併用して食性推定を行う必要があるだろう。

繁殖への投資配分は、飛行筋の退化前、飛行筋の完全な退化及び 2 型への進化の際に、退化する方向に比較的大きく増加したと推定され、その変化は、飛行筋退化の際に特に大きかった。これが、体長が同じならば、飛行筋を持つ種に比べて持たない種の繁殖投資量が大きいことの重要な要因になったと推測された。また、ヒラタシデムシ亜科全体において、体長の増加に伴って繁殖投資量が増加する傾向が認められた。飛行筋 2 型への進化の際には、体長の大型化によっても繁殖投資量が増加したと推測される。さらに、飛行筋の完全な退化後にも、体長の大型化に伴い、*S. imitator*、*S. longicornis*、*S. perforata* の種群では

繁殖投資量の増加が進行したと推測される。これらの要因により、飛翔筋の退化した種では繁殖投資量が絶対的に大きいのだと考えられる。

本研究では、飛翔能力の評価は飛翔筋の有無のみで行ったため、繁殖への投資量と飛翔への投資量の関係については、飛翔筋の完全な退化及び飛翔筋 2 型への進化との関係しかみることができなかった。2 章の結果から、飛翔筋を持つ種間における飛翔頻度の変異が明らかにされている。また、飛翔筋の退化前の祖先種において、繁殖への投資配分の増加が推定された。したがって、飛翔筋を持つ祖先種において、飛翔筋が退化する方向に飛翔への投資配分が減少し、それに伴って繁殖への投資配分が増加した可能性がある。飛翔形質と繁殖形質の相関進化をより詳細に明らかにするには、飛翔頻度や飛翔筋重といった飛翔形質の変異についても検討する必要があるだろう。

飛翔筋退化後の系統では、飛翔筋を持つ系統に比べ、体長の変化に対する繁殖投資量の変化は、より大きい傾向がみられた。飛翔筋を持つ場合には、体長が大きいほど飛翔へのエネルギー投資が大きくなることが、甲虫を含めた昆虫の様々な分類群において知られている (Marden 1987)。そのため、飛翔筋退化後の系統における、体長の増加に対する繁殖投資量の増加は、飛翔能力を持つ系統に比べて大きいのかもかもしれない。

飛翔筋退化の際には、1 卵あたりへの投資配分における変化はほとんどみられず、飛翔筋退化前に、飛翔筋が退化する方向に大卵少産型へと比較的大きく変化したと推定された。このことから、飛翔筋を持たない種が持つ種に比べてより大卵少産型の傾向を示すことの重要な要因となったのは、飛翔筋の退化前における大卵少産型への変化だったと考えられる。飛翔筋退化前の大卵少産型への変化を引き起こした要因としては、まず、腐肉食から肉食への漸次的な食性変化に伴って、幼虫が自ら餌探索を行うために、大卵少産型へ変化したことが推測される。また、腐肉をめぐる競争の激化も、要因として考えられる。

Thanatophilus 属や *Necrodes* 属は、脊椎動物の死骸をめぐる競争が比較的激しくないと考えられる時期（早春、晩秋）やハビタット（草地や河川敷）において繁殖し、*Oiceoptoma* 属は、より競争が激しく幼虫にとって餌が得にくいと考えられる夏の森林で繁殖することが観察されている（池田 未発表）。これらの分類群の系統関係から、脊椎動物の死骸をめぐる競争が比較的激しくない時期やハビタットで繁殖する祖先種から、より競争が激しく幼虫にとって餌が得にくいと考えられる夏の森林で繁殖するように進化し、このような環境では、競争に強い大型の幼虫のほうがより有利であるため、大卵少産型へ変化すると推測される。これら 2 つの要因によって大卵少産型への変化が引き起こされたならば、まず初めに、腐肉をめぐる競争の激化による変化が生じ、その後、腐肉食から肉食への食性変化に伴う変化が生じたと考えられる。

有意ではなかったが、繁殖投資量の増加に伴って卵巣小管数が増加する、つまり、1 卵あたりへの繁殖投資配分が小卵多産型へ変化する傾向が認められた。ヒラタシデムシ亜科全体において、卵サイズの大型化に対する、生理的な要因等の何らかの制約があるのかもしれない。

飛翔筋の完全な退化後、*S. tristis* においては再び小卵多産型に変化する傾向が認められた。また、*Calosilpha* 属と *Chrysoilpha chloroptera* の種群が *Eusilpha* 属と分化する際にも、再び小卵多産型へ変化する傾向がみられ、特に *Ch. chloroptera* においてその傾向が強かった。何らかの進化的要因が働いた可能性はあるが、今回は、これらの変化要因については明らかにできなかった。

今回の結果から、ヒラタシデムシ亜科における生活史進化について推測すると、祖先種は、飛翔能力を持ち、頻繁に飛翔して脊椎動物の死骸を探索し、競争の激しくない脊椎動物の死骸の周りに小さな卵を産んでいたと推測される。その後、脊椎動物の死骸をめぐる競争は激しくなり、これによって繁殖への投資配分の増加が生じ、この増加と大卵少産型への変化によって大卵化が生じた

と考えられる。腐肉をめぐる競争の激化は、脊椎動物の死骸を利用する個体より多い環境に、祖先種が進出した、もしくは他にも脊椎動物の死骸を利用する種が増え、腐肉食者の個体密度が増加した、等の要因によるかもしれない。この大卵化により、自ら餌資源を探索できるような大型の幼虫が出現し、幼虫食性における無脊椎動物への漸次的な変化を引き起こしたと考えられる。この漸次的な食性変化によって、1卵あたりへの繁殖投資配分における大卵少産型への変化と、それによる大卵化が生じたと考えられる。それに伴って産卵場所は腐肉の周りに制限されなくなり、飛翔能力が不必要となって退化し、この退化に伴って繁殖への投資配分は増加したと推測される。また、飛翔筋 2 型への進化の際には、体サイズの大型化に伴った繁殖投資量の増加も生じたと考えられる。このような繁殖投資量の増加に伴い、大卵化が生じたと推測される。さらに、飛翔筋の完全な退化後においても、体サイズの大型化による繁殖投資量の増加と、それに伴う大卵化が生じたと考えられる。

表4-1 ヒラタシデムシ亜科、及び外群として用いたモンシデムシ亜科、ハネカクシ科各種の種とその略称及び各領域の塩基配列のAccession number。

種名	略称	Accession number			
		16S	28S	Wg	Pepck
Ingroup					
Silphidae: Silphinae					
<i>Oxelytrum discicolle</i>	<i>Oed</i>	AB285552	AB285584	AB285647	AB285615
<i>Diamesus osculans</i>	<i>Dio</i>	AB285554	AB285586	AB285649	AB285617
<i>Necrodes littoralis</i>	<i>Ndl</i>	AB285536	AB285568	AB285631	AB285599
<i>Nd. nigricornis</i>	<i>Ndn</i>	AB285544	AB285576	AB285639	AB285607
<i>Thanatophilus rugosus</i>	<i>Thr</i>	AB285546	AB285578	AB285641	AB285609
<i>T. sinuatus</i>	<i>Ths</i>	AB285548	AB285580	AB285643	AB285611
<i>Oi. nigropunctatum</i>	<i>Oin</i>	AB285540	AB285572	AB285635	AB285603
<i>Oi. subrufum</i>	<i>Ois</i>	AB285537	AB285569	AB285632	AB285600
<i>Oi. thoracicum</i>	<i>Oit</i>	AB285549	AB285581	AB285644	AB285612
<i>Necrophila americana</i>	<i>Npa</i>	AB285543	AB285575	AB285638	AB285606
<i>Chrysosilpha chloroptera</i>	<i>Chc</i>	AB285553	AB285585	AB285648	AB285616
<i>Calosilpha brunnicollis</i>	<i>Cab</i>	AB285550	AB285582	AB285645	AB285613
<i>Ca. kurosawai</i>	<i>Cak</i>	AB285551	AB285583	AB285646	AB285614
<i>Eusilpha jakowlewi</i>	<i>Euk</i>	AB285547	AB285579	AB285642	AB285610
<i>E. japonica</i>	<i>Eup</i>	AB285539	AB285571	AB285634	AB285602
<i>Dendroxena sexcarinata</i>	<i>Des</i>	AB285535	AB285567	AB285630	AB285598
<i>Phosphuga atrata</i>	<i>Pha</i>	AB285541	AB285573	AB285636	AB285604
<i>Silpha tristis</i>	<i>Sit</i>	AB285542	AB285574	AB285637	AB285605
<i>S. perforata</i>	<i>Sip</i>	AB285534	AB285566	AB285629	AB285597
<i>S. longicornis</i>	<i>Sil</i>	AB285538	AB285570	AB285633	AB285601
<i>S. imitator</i>	<i>Sii</i>	AB285545	AB285577	AB285640	AB285608
Outgroup					
Silphidae: Nicrophorinae					
<i>Ptomascopus morio</i>		AB285559	AB285591	AB285654	AB285622
<i>Nicrophorus concolor</i>		AB285555	AB285587	AB285650	AB285618
<i>Ni. investigator</i>		AB285558	AB285590	AB285653	AB285621
<i>Ni. tomentosus</i>		AB285561	AB285593	AB285656	AB285624
<i>Ni. maculifrons</i>		AB285556	AB285588	AB285651	AB285619
<i>Ni. quadripunctatus</i>		AB285557	AB285589	AB285652	AB285620
<i>Ni. japonicus</i>		AB285560	AB285592	AB285655	AB285623
<i>Ni. orbicollis</i>		AB285562	AB285594	AB285657	AB285625
Staphylinidae					
<i>Oxyporus niger</i>		AB285563	AB285595	AB285658	AB285626
<i>Stenus alienus</i>		AB285565	—	AB285659	AB285628
<i>Agelosus carinatus</i>		AB285564	AB285596	—	AB285627

— : 解読不能。

表4-2 PCR及びサイクルシークエンスに用いたプライマー、その塩基配列と方向、PCRにおけるアニーリング温度及びブライマーを引用した文献。

プライマー名	シークエンス(5'→3')	方向	アニーリング温度(°C)	引用文献
16S				
LR-J-12887	CTCCGGTTTGAACCTCAGATCA	F	50	Simon et al. (1994)
LR-N-13398	CGCTGTTTATCAAAAACAT	R	50	Simon et al. (1994)
16SL	ATTCTAAATYYAWNGCACTAWTCTGCCAAA	F	50	Hosoya and Araya (2005)
16SAH	YGCCTGTTTAWYAAAAACATG	R	50	Hosoya et al. (2001) (16SAと16SHから作成)
16Sscal*	TTTAAAGATAGAAACCAACCTGGCTCA	F		Present study
16Sscal2*	GTAAATWTTAAAGGTCGAACAGA	F		Present study
28S				
Rd3.2a	AGTACGTGAAACCGTTCAGGGG	F	54-56	Whiting (2001)
Rd5b	CCACAGCGCCAGTTCTGCTTAC	R	54-56	Whiting (2001)
28Ssotec*	TCTTGAACACGACGACCAAGGAGTCTAGCAT	F		Present study
28Sastec*	ATAGTTCACCATCTTTCGGGTCCAGCAT	R		Present study
28Sscal*	TCGGCGACGCTATAGCTTT	F		Present study
28Sscal2*	TTCACTTTCATTTCCGCCAGTAGGTTT	R		Present study
W/g				
LEPWG1	GARTGYAARTGYCAYGGYATGTCTGG	F	57	Loxdale and Lushai (1998)
ModLEPWG2	ACTICGCARCAACCARTGGAATGTRCA	R	57	Loxdale and Lushai (1998)
Wgs	GAGTGTAAGTGTTCATGGTATGTCTGG	F	51	Present study
Wga	CGCAGCACCAAGTGGAAATGT	R	51	Present study
Wgnics	GTCAATCGGBGACAACTSAAGGACC	F	61	Present study
Wgnica	AGTTCGCAGCCGTCAACGCCGAT	R	61	Present study
Wgsils*	TGGATGCGTTTRCCACCRIT	F		Present study
Wgsila*	TTGCACCCGYTCGACGACGAC	R		Present study
Pepck				
18.5dF	TGTGNAARACCAAYYTGCCATG	F	46	Loxdale and Lushai (1998)
22.5drc	GAACCAARTTRACRTGRAAGATC	R	46	Loxdale and Lushai (1998)
Peps	GGAGATGATATYGCCTGGATG	F	51	Present study
Pepa	GCWGCAGCRGTAGCTTCACT	R	51	Present study
Peps2	GGAGATGATATGCTTGGATG	F	53	Present study
Pepa2	GCAGCAGCGGTAGCTTCACT	R	53	Present study
Pepnics2	GACGACATCGCYTGGATGCCGYTT	F	56	Present study
Pepnica2	CGCGCDGTDGCYTCGCT	R	56	Present study
Pepsnec2*	GGATTCTCGGTGTGCTCCAGGTA	F		Present study

F=forward; R=reverse. *で示したプライマーは、サイクルシークエンスにのみ用いた。

表4-3 ヒラタデムシ亜科各種の生態形質。それぞれの測定個体数をカッコ内に示す。平均値±SDを示す。

種名	飛翔筋	体長(cm)	後翅長(cm)	食性型	卵体積(mm ³)	卵巣小管数(本)	繁殖投資量*
<i>Oxelytrum discicollae</i>	+ (1)	2.31	2.38 (1)	—	—	—	—
<i>Diamesus osculans</i>	+ (5)	3.95	2.46 ± 0.245 (5)	—	0.77 (1)	131.0 (1)	100.9
<i>Necrodes littoralis</i>	+ (8)	2.29 ± 0.197 (4)	2.11 ± 0.185 (8)	モンシデムシ型	—	88.5 ± 4.95 (2)	—
<i>Nd. nigricornis</i>	+ (22)	1.87 ± 0.171 (7)	1.65 ± 0.136 (10)	モンシデムシ型	0.29 ± 0.043 (6)	42.0 ± 1.22 (13)	12.2
<i>Thanatophilus rugosus</i>	+ (19)	1.25 ± 0.057 (8)	1.10 ± 0.063 (14)	モンシデムシ型	0.20 ± 0.016 (6)	24.0 ± 0.00 (8)	4.8
<i>T. sinuatus</i>	+ (16)	1.36 ± 0.347 (7)	1.15 ± 0.056 (13)	モンシデムシ型	0.21 ± 0.039 (5)	24.1 ± 0.35 (8)	5.1
<i>Oi. nigropunctatum</i>	+ (31)	1.49 ± 0.067 (13)	1.35 ± 0.098 (11)	モンシデムシ型	0.68 ± 0.125 (10)	14.0 ± 0.00 (14)	9.5
<i>Oi. subrufum</i>	+ (20)	1.58 ± 0.086 (10)	1.43 ± 0.123 (14)	モンシデムシ型	0.60 ± 0.149 (6)	14.0 ± 0.00 (8)	8.4
<i>Oi. thoracicum</i>	+ (6)	1.66 ± 0.106 (5)	1.47 ± 0.062 (6)	—	—	14.0 ± 0.00 (5)	—
<i>Necrophila americana</i>	+ (4)	2.13 ± 0.101 (4)	1.81 ± 0.033 (4)	モンシデムシ型	—	14.0 ± 0.00 (3)	—
<i>Chrysozilpha chloroptera</i>	+ (2)	1.75 ± 0.184 (2)	1.39 ± 0.170 (2)	—	0.57 (1)	48.0 (1)	27.4
<i>Calosilpha brunnicollis</i>	+ (28)	2.25 ± 0.099 (18)	1.78 ± 0.087 (15)	モンシデムシ型	1.10 ± 0.115 (16)	24.1 ± 0.25 (16)	26.5
<i>Ca. kurosawai</i>	+ (2)	2.11 ± 0.141 (2)	1.86 ± 0.127 (2)	—	—	24.0 (1)	—
<i>Eusilpha jakowlewi</i>	+ (16)	2.17 ± 0.081 (10)	1.83 ± 0.091 (10)	オサムシ型	1.58 ± 0.160 (3)	19.3 ± 1.37 (6)	30.6
<i>Dendroxena sexcarinata</i>	+ (15)	1.70 ± 0.107 (6)	1.76 ± 0.112 (11)	—	1.15 (1)	12.1 ± 0.35 (8)	13.9
<i>Phosphuga atrata</i>	- (6)	1.62 ± 0.150 (3)	0.91 ± 0.174 (5)	オサムシ型	1.29 (1)	13.0 (1)	16.8
<i>Silpha tristis</i>	- (9)	1.66 ± 0.119 (10)	1.38 ± 0.181 (10)	—	0.85 ± 0.057 (6)	21.5 ± 0.71 (2)	18.3
<i>S. perforata</i>	- (13)	2.20 ± 0.198 (12)	0.25 ± 0.193 (12)	オサムシ型	2.62 ± 0.400 (6)	13.8 ± 0.85 (30)	36.1
<i>S. longicornis</i>	- (16)	1.92 ± 0.124 (9)	0.16 ± 0.051 (16)	オサムシ型	1.99 ± 0.219 (8)	11.8 ± 1.08 (11)	23.5
<i>S. imitator</i>	- (4)	2.04 ± 0.097 (4)	0.18 ± 0.038 (4)	—	2.46 ± 0.480 (2)	12.0 ± 0.00 (2)	29.5
<i>E. japonica</i> (飛翔筋有)	+ (111)	2.33 ± 0.126 (12)	1.92 ± 0.130 (17)	オサムシ型	2.55 ± 0.339 (7)	18.0 ± 1.49 (36)	45.9
(飛翔筋無)	- (101)	2.45 ± 0.173 (18)	1.94 ± 0.148 (20)	オサムシ型	2.38 ± 0.287 (9)	17.8 ± 0.73 (33)	42.3

+ : 飛翔筋有; - : 飛翔筋無。— : データ無し。*: 繁殖投資量は卵体積と卵巣小管数の積。

表4-4 各遺伝子領域の塩基数、及び変異のある塩基数、ギャップ形質数。

領域	塩基数	変異のある塩基数	ギャップ形質数
16S	566	173	38
28S	1005	375	117
Wg	500	215	3
PepCK	521	188	1

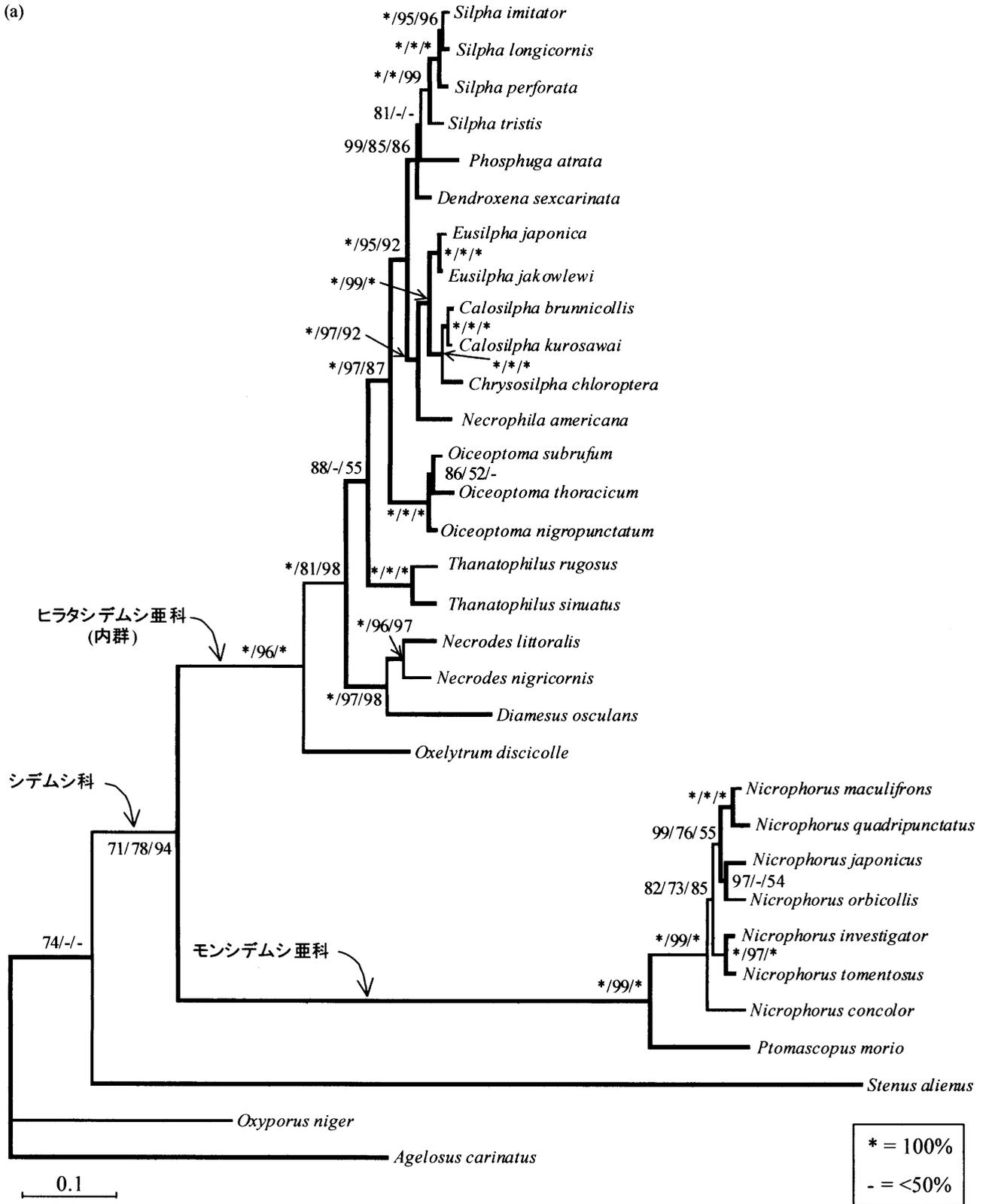
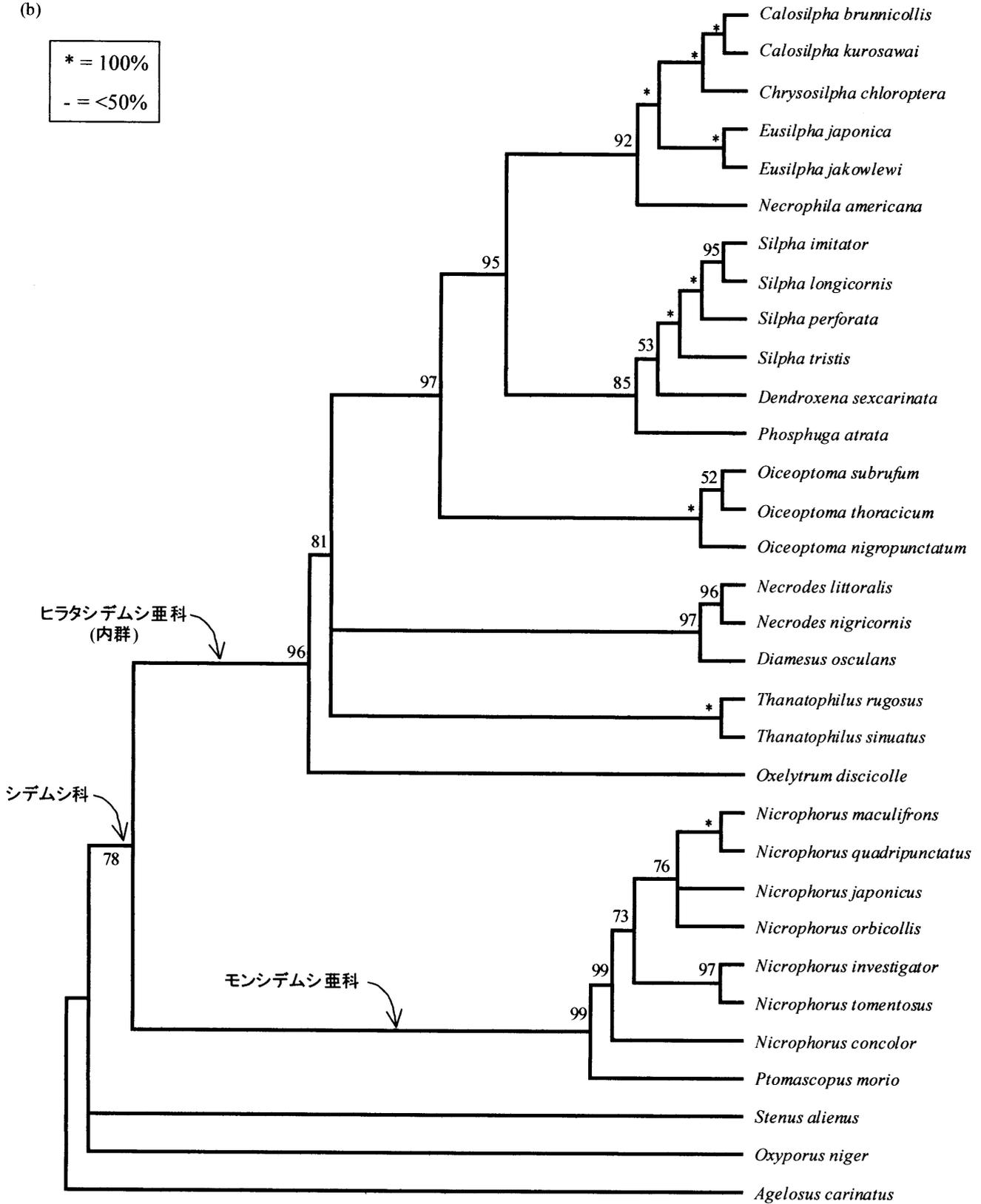


図4-1(a) 全領域を用いてベイズ法により作成されたヒラタシテムシ亜科21種、及び外群のモンシテムシ亜科8種、ハネカクシ科3種の系統樹。数字はベイズ法による事後確率/最尤法によるブートストラップ確率/最節約法によるブートストラップ確率。スケールバーは、1サイトあたりの置換数を表す。(b)全領域を用いて最尤法により作成された系統樹。数字は最尤法によるブートストラップ確率。(c)全領域を用いて最節約法により作成された系統樹。数字は最節約法によるブートストラップ確率。

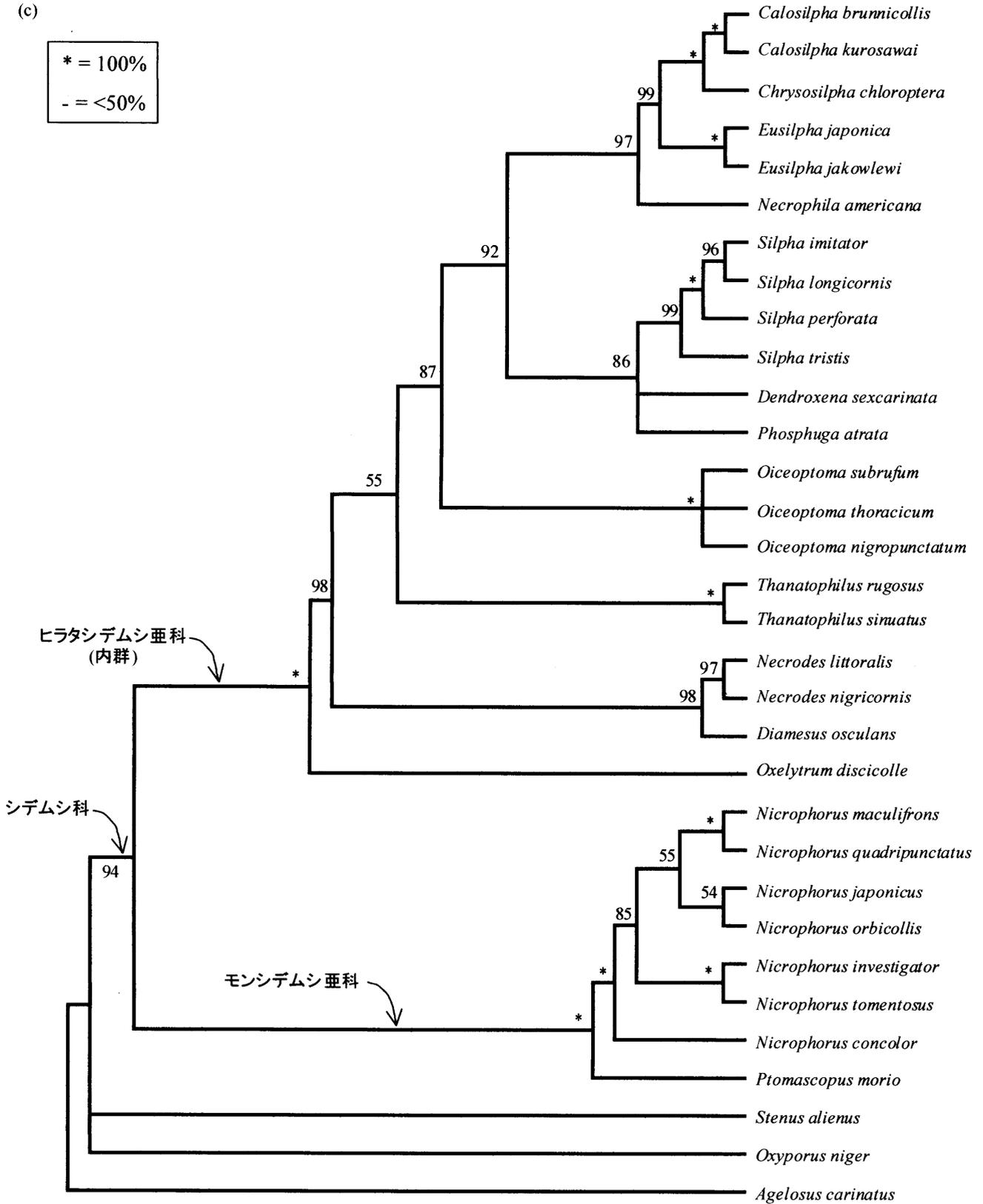
(b)

* = 100%
- = <50%



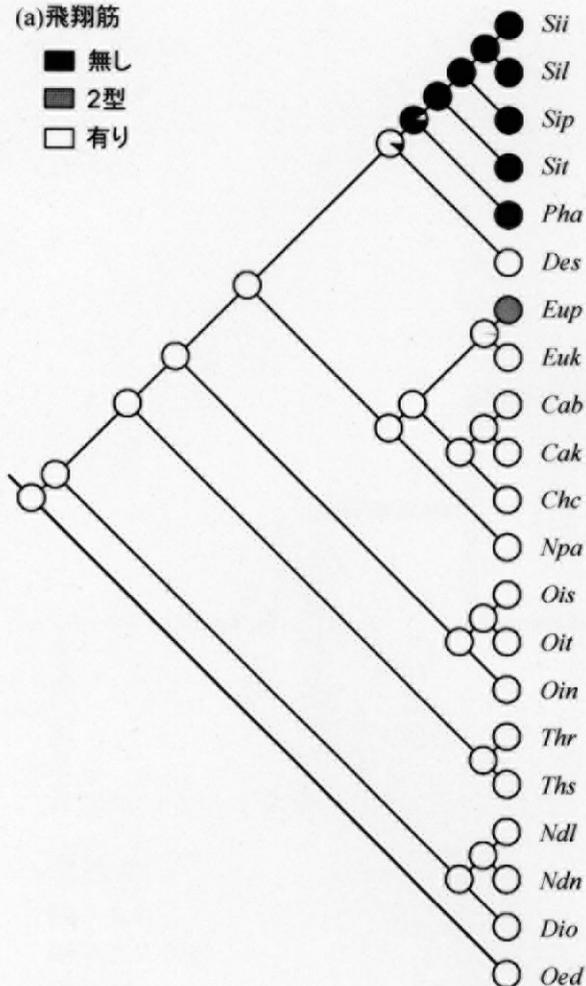
(c)

* = 100%
- = <50%



(a) 飛翔筋

- 無し
- 2型
- 有り



(b) 食性

- 無脊椎動物を利用
- 脊椎動物の死骸を利用

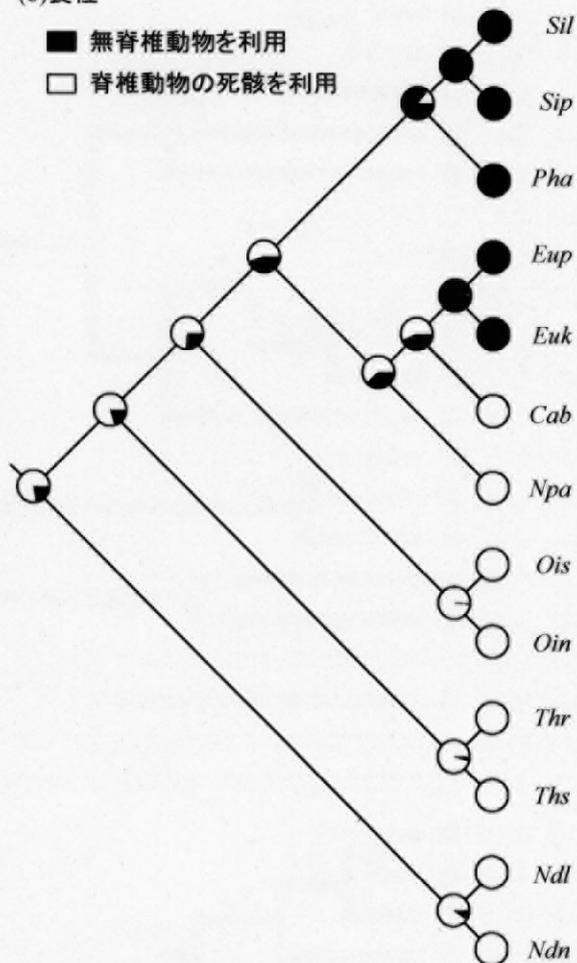
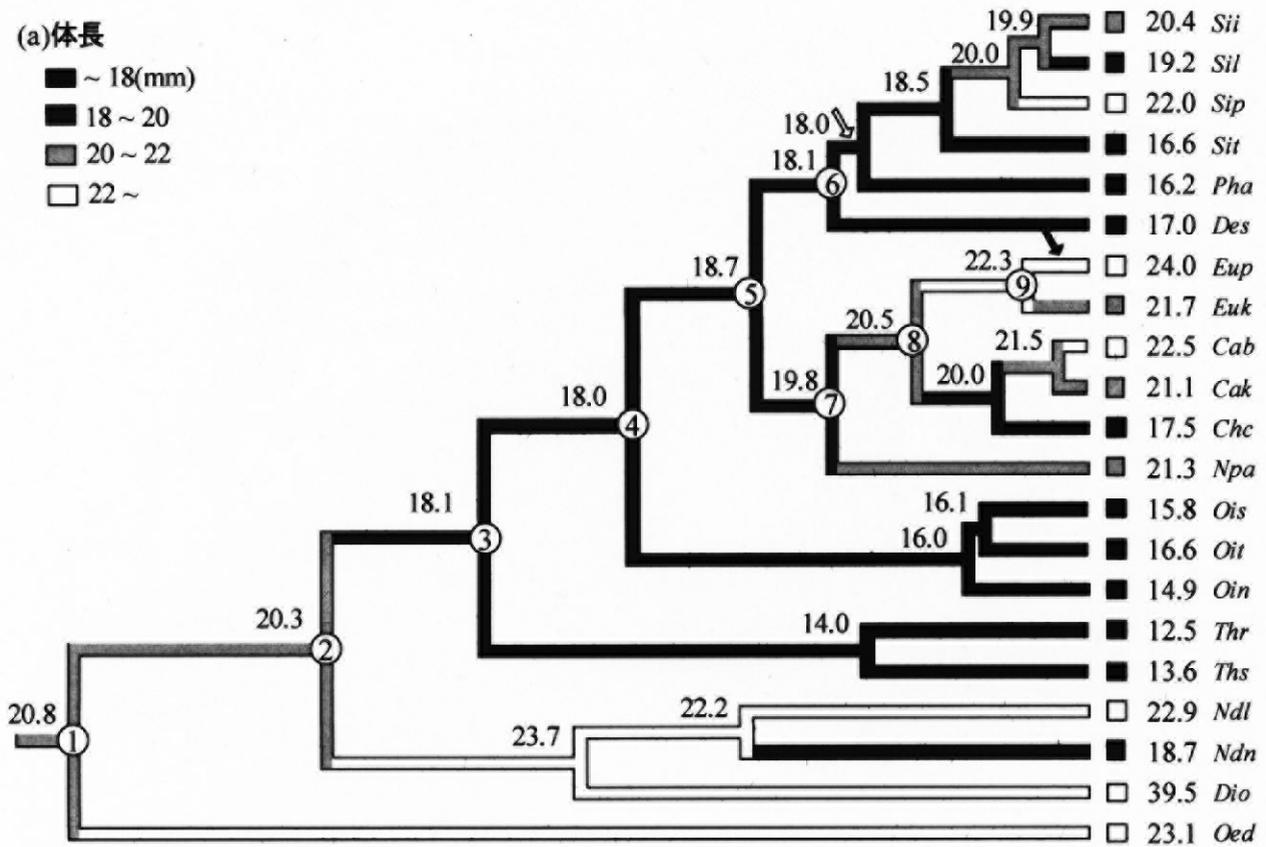


図4-2 ヒラタシデムシ亜科における(a)飛翔筋の退化、及び(b)食性の祖先復元結果。Mesquite ver. 1.1を用いて最尤法により作成。円グラフは各形質状態の確率を示す。略称は表1を参照。

(a)体長

- ~ 18(mm)
- 18 ~ 20
- 20 ~ 22
- 22 ~



(b)後翅長

- ~ 0.75
- 0.75 ~ 0.85
- 0.85 ~

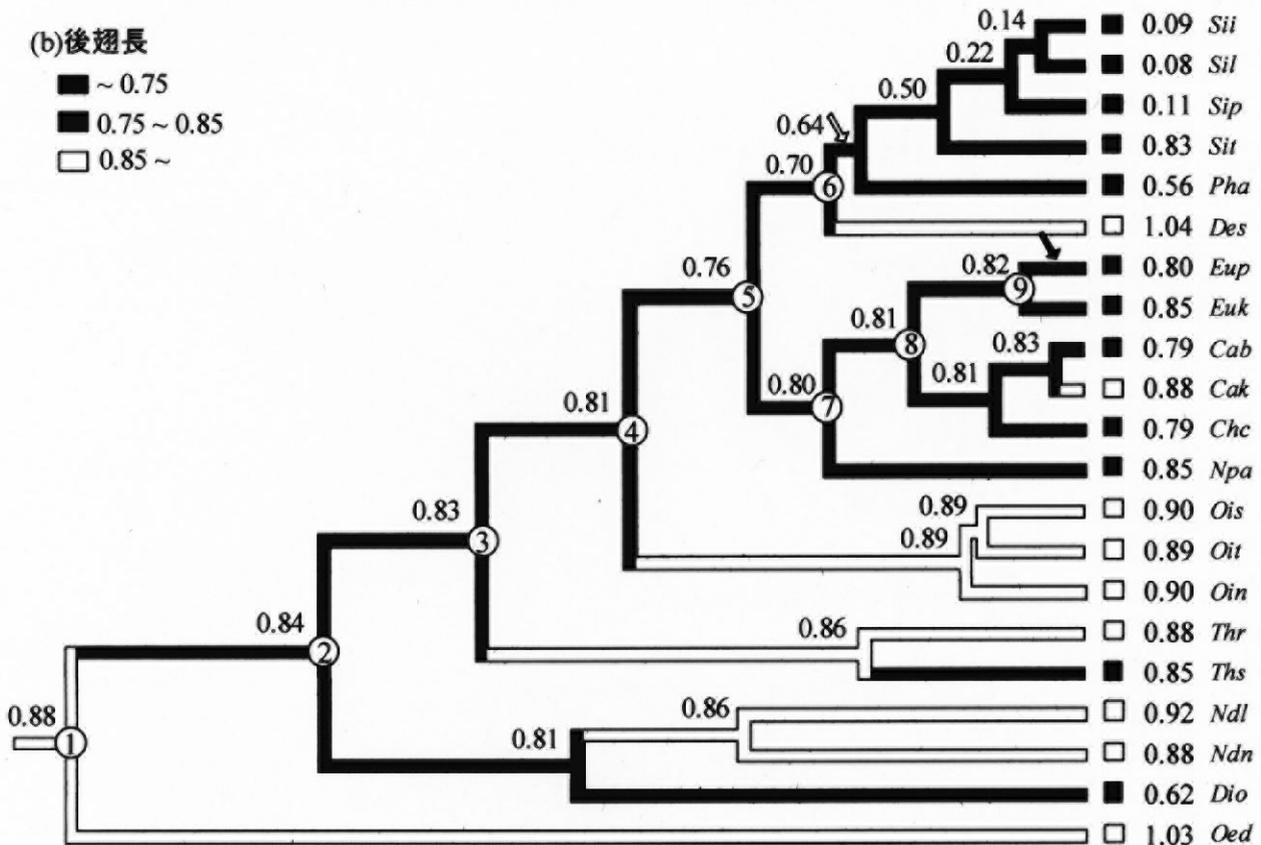
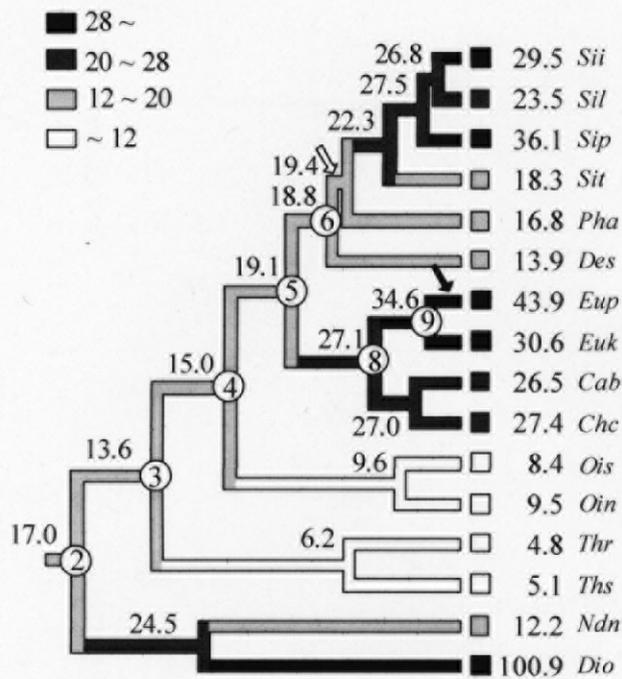
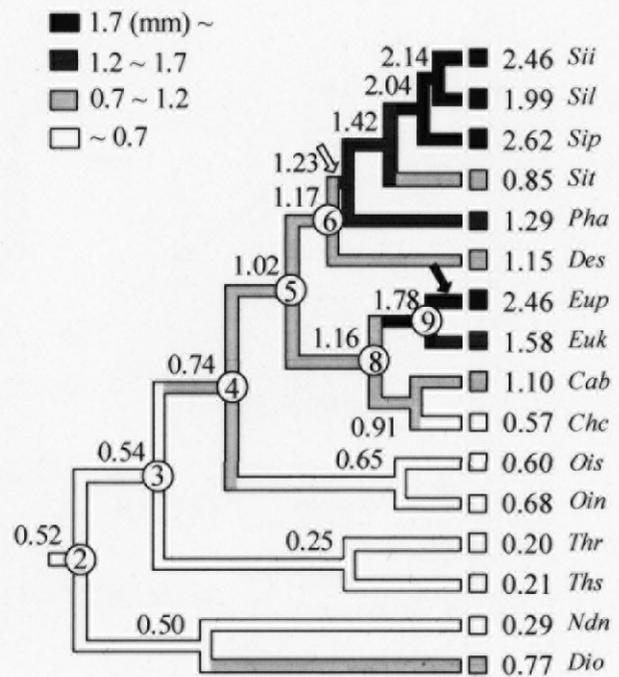


図4-3ヒラタシデムシ亜科における(a)体長、(b)相対後翅長、(c)繁殖投資量、(d)卵巣小管数、(e)卵体積の祖先復元結果。各分岐点及び各種の形質値を示す。相対後翅長は後翅長と体長の比。略称は表1を参照。○内の数字は、本文中で説明に用いた分岐点番号。白抜きの矢印は飛翔筋の完全な退化が生じた枝を、黒の矢印は飛翔筋2型への進化が生じた枝を表す。

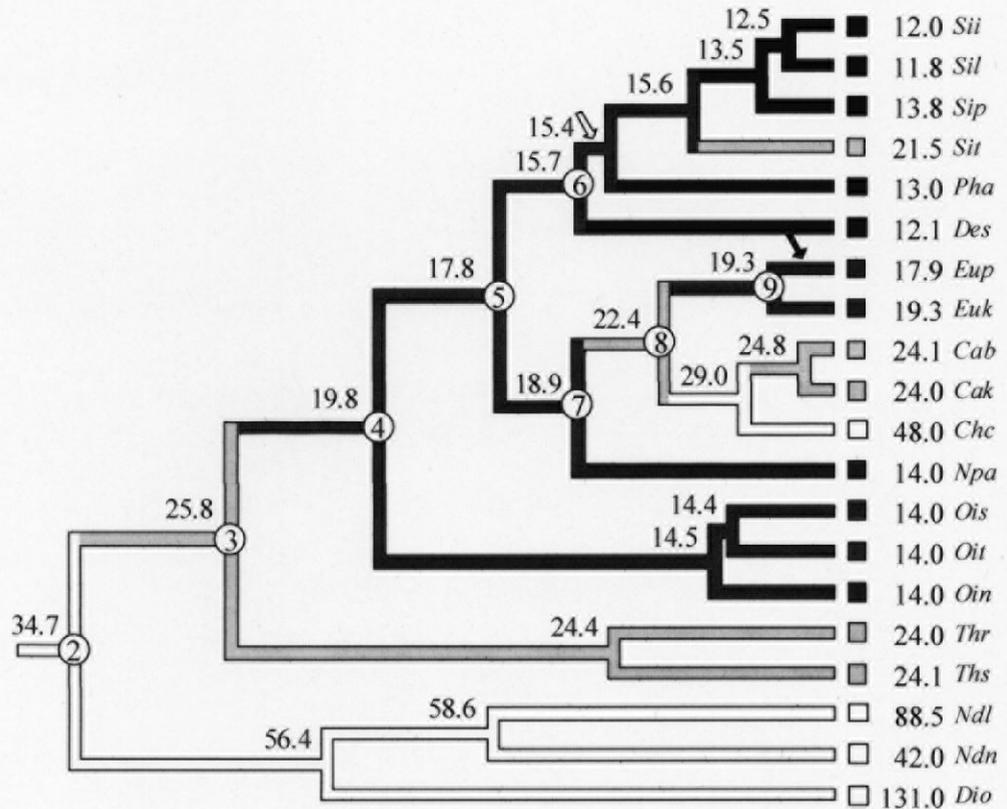
(c) 繁殖投資量

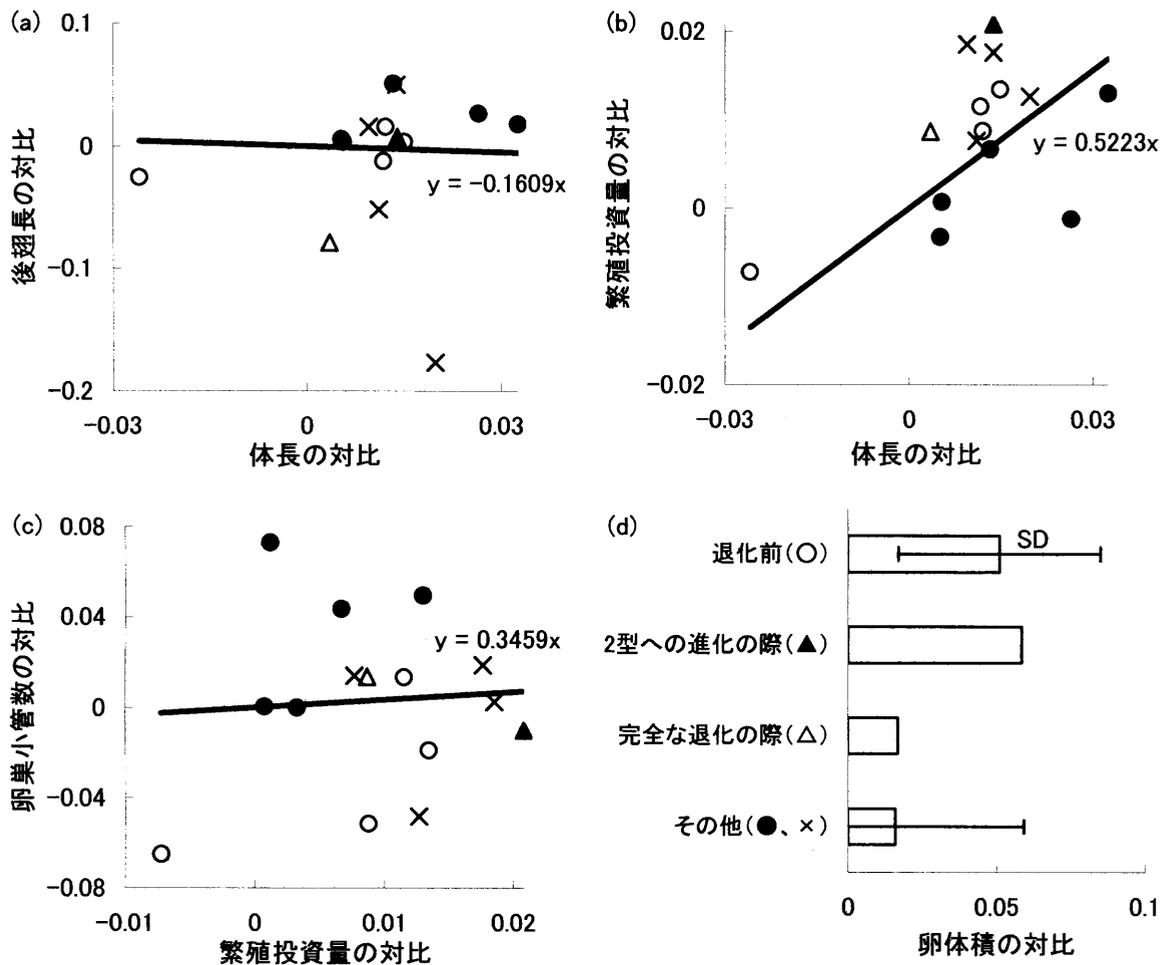


(e) 卵体積



(d) 卵巢小管数





- 飛行筋の退化前における対比(図4-3中の②、③、④、⑧の周りの対比)
- 飛行筋を持つ系統における対比のうち、○以外のもの
- △ 飛行筋の完全な退化が生じた枝を含む対比
- ▲ 飛行筋2型への進化が生じた枝を含む対比
- × 飛行筋の完全な退化後における対比

図4-4 (a)体長の対比と後翅長の対比の関係。(b)体長の対比と繁殖投資量の対比の関係。(c)繁殖投資量の対比と卵巣小管数の対比の関係。(d)飛行筋の退化と卵体積の対比の関係。(a)から(c)の図中の直線は、原点を通る回帰直線を表す。

5章 総合考察

本研究の結果を要約すると以下のとおりである：①ヒラタシデムシ亜科には、飛翔筋を持たない成虫が5種で確認され、それらは土壌無脊椎動物を摂食する肉食者であると推定された。②ヒラタシデムシ亜科では、成虫、幼虫ともに脊椎動物の死骸を食物としていた腐肉食の祖先種から、土壌無脊椎動物を食物とする種が派生したこと、この食性の変化に伴って飛翔能力の退化が生じたことが強く支持された。③飛翔能力の退化した種では、退化に伴い雌の繁殖に対するエネルギー投資配分が増加するように進化したと推定された。④飛翔能力の退化した種では、大卵少産型の繁殖戦略を示す傾向があったが、退化種を含む系統における大卵少産化は飛翔能力の退化前に生じたと推定された。明瞭な食性の祖先復元結果は得られなかったため、食性変化と大卵少産化の相関進化については検討できなかった。大卵少産化は、腐肉食から肉食への漸次的な食性変化に加え、祖先種における腐肉をめぐる競争の激化によって生じた可能性がある。

本研究において調べたヒラタシデムシ亜科21種のうち、24%に相当する5種は飛翔筋を欠いており、飛翔能力を持たない種は少なくないことが明らかにされた。また、*E. japonica*には、飛翔筋を持つ個体と持たない個体が存在し、飛翔筋2型を示した。オサムシ科では、飛翔筋や翅などが退化して飛翔能力を持たない種や、これらの形質に2型を有する種が発見され、飛翔能力の退化に関する研究が進んでいる (e.g. Aukema 1995)。また、シデムシ科に比較的近縁なセンチコガネ科やコガネムシ科についても、飛翔能力の退化した種や飛翔筋2型の種が発見されている (Tada et al. 1991; Tada et al. 1993; Suzuki et al. 2001)。しかし、シデムシ科においては翅を持たない種や翅2型種がいるという報告はあるものの (Cho and Kwon 1999; Nishikawa 2003)、その飛翔能力についてはほとんど調べ

られていなかった。分子系統解析の結果、飛翔筋の完全な消失が生じたのは、*Silpha* 属と *Phosphuga atrata* を含む系統の祖先種における 1 回のみであった。したがって、これらの種に近縁である種は飛翔能力を持たない可能性が大きく、それ以外の種で飛翔能力を欠く種が存在する確率は低いと推測できる。

本研究では、窒素の安定同位体比により、ヒラタシデムシ亜科各種の食性推定を行った。本研究における食性推定は、種の安定同位体比の平均値を基に、主に脊椎動物の死骸を食物とする腐肉食のモンシデムシ型と、主に土壌無脊椎動物を食物とする肉食のオサムシ型への二分法で行った。この方法の問題点として、脊椎動物の死骸や土壌無脊椎動物以外の餌資源を利用する種が存在し、かつその餌資源の安定同位体比が候補餌資源のそれと大きく異ならない場合、推定に誤りを生じることがあげられる。この問題を解決するためには、安定同位体分析以外の方法による食性推定を行う必要がある。ヒラタシデムシ亜科においては、消化管内で形の残る外骨殻のような餌資源は利用せず、消化管内容物からの同定は不可能であるため、内容物の形態からの推定は困難である。これに対し、近年では、消化管内容物から遺伝子を抽出し、餌資源を同定する方法が行われ始めている (e.g. Agusti et al. 2003; Juen and Traugott 2005)。ヒラタシデムシ亜科の種においても、前腸に残っているものであれば化学的に分解されておらず、この方法によって、ある程度餌資源の分類群を推定できる可能性がある。

4 章より、漸次的な食性変化が示唆されたが、安定同位体比による食性の二分法では、両方を利用する種を区別できなかった。食性の漸次的推移過程を明らかにするには、種内の安定同位体比のばらつきの評価や、安定同位体比による方法以外の推定法を、両方を利用する可能性のある分類群 (*Dendroxena* 属など) の多くの種に対して行う必要があるだろう。

腐肉食者と肉食者では、これらの種が利用する食物が化学的に同一であるた

めに、保有する酵素群が基本的に同じであり、生理的にはほとんど違いはないことが指摘されている (Begon et al. 1996)。ヒラタシデムシ亜科においても、2章において野外で無脊椎動物を利用すると推定され、幼虫に無脊椎動物のみを与えても成虫になることを確認した種 (*E. japonica*, *S. longicornis*, *S. perforata*) において、幼虫に腐らせた牛肉のみを与えても成虫になることが観察されている (池田 未発表)。また、解剖からは、内臓形態における、両食性間での明瞭な違いは認められなかった。本研究からは、ヒラタシデムシ亜科各種の成虫及び幼虫における野外での利用餌資源は、生理的な制約ではなく、行動や幼虫サイズの種間差異によってもたらされる生活様式の違いによって決定されていると推測される。

本研究では、飛翔能力の評価は飛翔筋の有無のみで行った。しかし、飛翔筋を持つ種間でも飛翔形質は異なる可能性がある。実際に、2章において、飛翔頻度が種間で異なることが明らかにされている。飛翔筋を持つ種間での飛翔形質の変異は、飛翔頻度や飛翔筋重を測定し、比較することによって明らかにできると考えられる。これによって、飛翔形質と繁殖形質の関係をより詳細に明らかにすることができるだろう。

飛翔多型種において、飛翔筋を持つ個体のほうが待たない個体に比べて繁殖開始時期は遅くなることが、様々な分類群において知られている (Roff and Fairbairn 1991; Zerra and Denno 1997)。3章において、卵体積と卵巣小管数の積として求めた繁殖投資量には、*E. japonica* の飛翔筋 2 型間で違いは認められなかったが、*E. japonica* でも飛翔筋を持たない個体は持つ個体に比べて繁殖開始時期が早い可能性がある。このような場合には、今回のような繁殖投資量の評価方法では違いは認められない。これらについては飼育によって確認する必要があるだろう。

今回の系統樹では、飛翔能力の退化が生じ、さらに食性の変化が生じた可能

性のある重要な分岐点である *Dendroxena* 属と *Phosphuga* 属の分岐の信頼性が低かった。この分岐点の信頼性がより高い系統樹を構築するためには、*Dendroxena* 属の他種、及び Dobler and Müller (2000) において、*Phosphuga* 属に近縁であることが推定されている *Ablattaria* 属を解析に加えて系統樹を構築する必要があるだろう。

これまで腐肉食者とされていたシテムシ科において、森林の地表徘徊性甲虫群集においてしばしば優占している *Eusilpha* 属や *Silpha* 属の種 (Kamimura et al. 1964; Nagano and Suzuki 2003; Ikeda et al. 2005) を含む、本研究で調べた種の半分程度は捕食者であると推定された。脊椎動物の死骸を餌として利用し分解するならば、有機物の無機化を促進させるため、ヒラタシテムシ亜科の存在は植物の成長に対して正の効果をもたらす。しかし、リターを分解するミミズ等の土壌無脊椎動物を捕食するならば、有機物の無機化を遅らせ、植物の成長に負の効果をもたらす。ヒラタシテムシ亜科において、植物の成長にとって正の効果をもたらすと考えられていた種は、実は負の影響を与えていることが、本研究により示唆された。また、植食性や菌食性の軟体動物も頻繁に捕食するならば、植物に与える影響は、ハビタットや時期に応じたヒラタシテムシ亜科の種をとりまく環境によって異なり、より複雑であると考えられる。

シテムシ科に近縁なハネカクシ科等においても、腐肉食者として分類されている種は多数存在するが、これらについても、実際は、無脊椎動物を主な餌資源とする肉食者である可能性がある。このような種が、本当に腐肉を主要な餌資源としているかを、安定同位体分析等によって確認する必要があるだろう。

謝辞

本論文の作成にあたり、東京大学森林動物学研究室の富樫一巳教授には、研究の方法及び内容に対する有意義なご指摘をいただき、研究に関連した様々な事柄についてご教示いただいた。

東京大学森林動物学研究室の久保田耕平助教授には、論文の内容及び文章表現についてご指摘いただき、実験及び調査を行うにあたり様々な方々に連絡をとっていただき、多くのサンプルをご提供いただいた。

東京大学森林動物学研究室の加賀谷隆助手には、研究の視点や話の作り方など、本論文をまとめるために必要なあらゆることを一つ一つ丁寧に指導いただいた。

東京大学森林動物学研究室前教授の古田公人博士には、研究に対する助言と激励をいただいた。

森林総合研究所の阿部俊夫博士には、安定同位体分析に関し、実験及び解析の方法についてご指導いただき、投稿論文の作成にあたってご指摘いただいた。

中央農業総合研究センター害虫生態研究室の守屋成一博士及び同研究室の皆様には、フライトミルの作成、使用、解析に関してご指導いただき、関連文献をご提供いただき、研究に関する激励と助言をいただいた。

農業・食品産業技術総合研究機構の近藤始彦博士、松下裕子氏には、安定同位体分析用のサンプルの作成方法についてご指導いただき、サンプルを測定いただいた。

東京大学森林動物学研究室の笹川幸治博士には、実験や調査に関して助言をいただき、また、多くのサンプルをご提供いただいた。

東京大学造林学研究室の益守眞也講師、大澤裕樹助手及びアジア生物資源環境研究センターの古川原聡博士には bead cell disrupter の使用を許可していただ

き、使用方法をご教示いただいた。

石川良輔博士、京都大学動物生態学研究室の曾田貞滋助教授、高見泰興博士、長太伸章氏には、研究に関する有意義な助言をいただき、また、多くのサンプルをご提供いただいた。

Field Museum of Natural History の丸山宗利博士には、非常に多くのサンプルをご提供いただき、採集方法や採集地点など、採集に関する様々な助言をいただいた。

湘北教育文化研究所の西川正明氏には、ヒラタシデムシ亜科に関する多くの論文をご紹介、ご提供いただき、また、サンプルをご提供いただいた。

東京大学応用昆虫学研究室の田付貞洋教授には、研究に関連する文献をご紹介、ご提供いただき、研究に関するご指摘をいただいた。

林木育種センターの松永孝治博士には、実験に関してご指導いただいた。

黒佐和義氏、東武百貨店商品試験室の氏家昌行氏、国立科学博物館昆虫第二研究室の野村周平博士、北海道大学教育学部の高久元助教授、宮城教育大学環境教育実践研究センターの島野智之助教授、里山科学館越後松之山「森の学校」キョロロの永野昌博博士、自然環境研究センターの岸本年郎博士、東京農業大学昆虫資源研究室の福澤卓也氏、東京大学北海道演習林の井口和信技官、東京大学森林動物学研究室の岩井紀子氏、棚橋薫彦氏、土岐和多瑠氏、山下英恵博士には、サンプルをご提供いただき、採集地点に関しご教示いただいた。

東京大学森林動物学研究室の山下英恵博士、笹川幸治博士、岩井紀子氏には、調査等で不在中の期間、昆虫の世話をしていただいた。

王子製紙の羽柴敬子氏には、論文を投稿するにあたり、英文の校閲をしていただいた。

東京大学森林動物学研究室の棚橋薫彦氏には系統樹描画用のマクロを作成していただいた。

東京大学森林植物学研究室の小松雅史氏には、検定のプログラムの使用方法についてご教示いただいた。

東京大学森林動物学研究室の皆様、森林理水及び砂防工学研究室の鈴木拓郎博士及び南光一樹博士、元森林植物学研究室の稲垣雄一郎氏、応用昆虫学研究室の福澤麻衣博士、新潟大学自然科学研究科本間研究室の金子洋平博士、横浜国立大学土壌生態学研究室の丹羽慈氏には、研究に関する僕の愚痴を聞いていただいた。上記の方々に深く感謝致します。

最後に、物分りの悪い僕に対して非常に根気強くご指導下さった東京大学森林動物学研究室の加賀谷隆助手に再度感謝致します。

引用文献

- Agusti N., Shayler S. P., Harwood J.D., Vaughan I. P., Sunderland K. D. and Symondson W. O. C. (2003) Collembola as alternative prey sustaining spiders in arable ecosystems: prey detection within predators using molecular markers. *Mol. Ecol.* 12:3467-3475
- Anderson R. S. and Peck S. B. (1985) The insects and arachnids of Canada part 13. Biosystematics Research Institute, Ottawa, Ontario. 121pp.
- Aukema B. (1991) Fecundity in relation to wing-morph of three closely related species of the melanocephalus group of the genus *Calathus* (Coleoptera: Carabidae). *Oecologia* 87: 118-126
- Aukema B. (1995) The evolutionary significance of wing dimorphism in carabid beetles (Coleoptera:Carabidae) . *Res. Popul. Ecol.* 37:105-110
- Baldur W. V. (1935) The Bionomics of Entomophagous Coleoptera. John S. Swift, Co., Inc. New York. 220pp.
- Begon M., Harper J. L. and Townsend C. R. (1996) Ecology :Individuals, Populations and Communities. Oxford Blackwell Science Ltd. Oxford. 1068pp.
- Bernardo J. (1996) The particular maternal effect of propagule size, especially egg size:patterns, models, quality of evidence and interpretations. *Amer. Zool.* 36:216-236
- Berrigan D. (1991) The allometry of egg size and number in insects. *Oikos* 60:313-321
- Betz O. and Fuhrmann S. (2001) Life history traits in different life forms of predaceous stenus beetles (Coleoptera, Staphylinidae) , living in waterside environments. *Neth. J. Zool.* 51 371-393
- Blackburn N. D. (1936) Illustrations of external anatomy *Silpha americana* Linn. (Silphidae, Coleoptera) . *Ohio J. Sci.* 37:284-299
- Blouin-Demers G. and Weatherhead P. J. (2000) A novel association between a beetle and a snake:parasitism of *Elaphe obsoleta* by *Nicrophorus pustulatus*. *Ecoscience* 7:395-397
- Caley M. J., Schwarzkopf L. and Shine R. (2001) Does total reproductive effort evolve independently of offspring size? *Evolution* 55:1245-1248
- Caterino M. S., Hunt T. and Vogler A. P. (2005) On the constitution and phylogeny of Staphyliniformia (Insecta:Coleoptera) . *Molecular Phylogenetics and Evolution* 34:655-672
- Chaudhuri B. (2005) Phenotypic variations in a seed-eating beetles:evolutionary significance of wing polymorphism in *Callosobruchus maculatus* (F.) (Coleoptera:Bruchidae) . *Oriental Ins.* 971:359-369
- Cho Y. B., Kwon Y. J. (1999) New Silphids (Coleoptera:Silphidae) from Korea. *Kor J Ent* 29:221-223
- Crowson R. A. (1981) The Biology of the Coleoptera. Academic Press, Oxford. xii+802pp.
- Czesak M. E. and Fox C. W. (2003) Evolutionary ecology of egg size and number in seed beetle:genetic trade-off differs between environments. *Evolution* 57:1121-1132
- Deniro M. J., Epstein S. (1978) Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals.

- Geochim. Cosmochim. Acta 42:495-506
- Deniro M. J., Epstein S. (1981) Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals
Geochim. Cosmochim. Acta 45:341-351
- Dixon A. F. G. and Howard M. T. (1986) Dispersal in aphids, a problem in resource allocation. In:
Insect Flight: Dispersal and Migration. ed. Danthanarayana W. Springer-Verlag, Berlin,
Heidelberg. pp. 145-151
- Dobler S., Müller J. K. (2000) Resolving phylogeny at the family level by mitochondrial cytochrome
oxidase sequences: phylogeny of carrion beetles (Coleoptera, Silphidae) . Mol. Phylogenet. Evol.
15:390-402
- Eggert A. K. and Müller J. K. (1997) Biparental and social evolution in burying beetles: lessons from
the larder. In: The evolution of social behavior in insects and arachnids. eds. Choe J. C. and Crespi
B. J. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 216-236
- Engel M. S. and Grimaldi D. A. (2004) New light shed on the oldest insect. Nature 427: 627-630
- Felsenstein J. (1985) Phylogenies and the comparative method. Amer. Natur. 125:1-15
- Fitt G. P. (1990) Variation in ovariole number and egg size of species of *Dacus* (Diptera; Tephritidae)
and their relation to host specialization. Ecol. Entomol. 15:255-264
- Fox C. W. (1994) The influence of egg size on offspring performance in the seed beetle,
Callosobruchus maculatus. Oikos 71:321-325
- Fox C. W. and Czesak M. E. (2000) Evolutionary ecology of progeny size in arthropods. Ann. Rev.
Entomol. 45:341-369
- 船越崇嗣, 高見泰興, 氏家昌行, 曾田貞滋 (1998) ホソアカガネオサムシの生活史. 昆虫と自
然 33:38-43
- Garland T. J., Harvey P. H. and Ives A. R. (1992) Procedures for the analysis of comparative data
using phylogenetically independent contrasts. Syst. Biol. 41:18-32
- Gaunt M. W. and Miles M. A. (2002) An insect molecular clock dates the origin of the insects and
accords with palaeontological and biogeographic landmarks. Mol. Biol. Evol. 19:748-761
- Harrison R. G. (1980) Dispersal polymorphisms in insects. Ann. Rev. Ecol. Syst. 11:95-118
- 春沢圭太郎 (1996) シデムシ類の飼育—ベッコウヒラタシデムシ—昆虫と自然 31:13-17
- Harvey P. H. and Pagel M. D. (1991) The Comparative Method in Evolutionary Biology. Oxford
Univ. Press. Oxford. viii+235pp.
- Heymons R., Lengerken Hv. and Bayer M. (1927) Studien über die Lebenserscheinungen der
Silphini (Coleopt.) . 2. *Phosphuga atrata* L. Z. Morph. Ökol. Tiere 9:271-312
- Heymons R., Lengerken Hv. and Bayer M. (1928) Studien über die Lebenserscheinungen der
Silphini (Coleopt.) . 3. *Xylodrepa quadripunctata* L. Z. Morph. Ökol. Tiere 10:330-352
- Heymons R., Lengerken Hv. and Bayer M. (1929) Studien über die Lebenserscheinungen der
Silphini (Coleopt.) . 4. *Blitophaga opaca* L. (Glattstreifiger Rübenaaskäfer) . Z. Morph. Ökol.
Tiere 14:234-260

- Hobson K. A. (1999) Stable-carbon and nitrogen isotope ratios of songbird feathers grown in two terrestrial biomes: implications for evaluating trophic relationships and breeding origins. *Condor* 101:799-805
- Hobson K.A., Drever M. C. and Kaiser G. W. (1999) Norway rats as predators of burrow-nesting seabirds insights from stable isotope analysis. *J. Wildl. Manage.* 63:14-25
- Hori S. (2004) The ground beetle fauna of Okushiri Island and influence of predation by raccoon dog. *Bull. Hist. Mus. Hokkaido* 32:1-20 (in Japanese with English summary)
- Hori S. and Matoba Y. (2001) Arthropods recognized from the contents in the digestive tract of racoons. *Bull. Hist. Mus. Hokkaido* 29:67-76 (in Japanese with English summary)
- Hosoya T. and Araya K. (2005) Phylogeny of Japanese stag beetles (Coleoptera:Lucanidae) inferred from 16S mtRNA gene sequences, with reference to the evolution of sexual dimorphism of mandibles. *Zool. Sci.* 22:1305-1318
- Hosoya T., Honda M. and Araya K. (2001) Genetic variations of 16S rRNA gene observed in *Ceruchus lignarius* and *Dorcus rectus* (Coleoptera:Lucanidae). *Entomol. Sci.* 4:335-344
- Huelsenbeck J. P. and Ronquist F. (2001) MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17:754-755
- Ikeda H., Homma K. and Kubota K. (2005) Biotic and abiotic factors affecting the structures of ground invertebrate communities in Japanese cedar dominant forests. *Eurasian J. For. Res.* 8:1-13
- Itô Y. and Iwasa Y. (1981) Evolution of litter size I. Conceptual reexamination. *Researches on Popul. Ecol.* 23:344-359
- Jong G. D. D. and Hoback W. W. (2006) Effect of investigator disturbance in experimental forensic entomology: succession and community composition. *Med. Vet. Entomol.* 20:248-258
- Jonsson M. (2003) Colonisation ability of the threatened tenebrionid beetle *Oplocephala haemorrhoidalis* and its common relative *Bolitophagus reticulatus*. *Ecol. Entomol.* 28:159-167
- Juen A. and Traugott M. (2005) Detecting predation and scavenging by DNA gut-content analysis: a case study using a soil insect predator-prey system. *Oecologia* 142:344-352
- Kamimura K., Nakane T and Koyama N. (1964) Seasonal and altitudinal distribution of beetles in Mt. Jonen, the Japan Alps, with descriptions of new species, I. *Sci. Rep. Kyoto Pref. Univ.* 15:17-38
- Kass R. E. and Raftery A. E. (1995) Bayes factors. *J. Amer. Stat. Assoc.* 90:773-795
- Katakura H. and Fukuda H. (1975) Faunal makeup of ground and carrion beetles in Kamiotoineppu, Hokkaido Nakagawa Experiment Forest, Northern Japan, with some notes on related problems. *Res. Bull. Hokkaido Univ. For.* 32:75-92
- Katakura H. and Ueno R. (1985) A preliminary study on the faunal make-up and spatio-temporal distribution of carrion beetles (Coleoptera:Silphidae) on the Ishikari coast, northern Japan. *Jpn. J. Ecol.* 35:461-468 (in Japanese)
- Kentner E. and Streit B. (1990) Temporal distribution and habitat preference of congeneric insect

- species found at rat carrion. *Pedobiologia* 34:347-359
- Kneidel K. A. (1984) Competition and disturbance in communities of carrion-breeding diptera. *The J. Anim. Ecol.* 53:849-865
- Kurata K., Minami H. and Kikuchi E. (2001) Stable isotope analysis of food sources for salt marsh snails. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 223:167-177
- 黒佐和義 (1995) 地表性甲虫の飼育と観察. In: 土の中の生き物 観察と飼育のしかた. 築地書館. 東京都, 築地. pp. 136-149.
- Kurosawa Y. (1985) Silphidae. In:Uéno S., Kurosawa Y., Satoh M. (eds) *The Coleoptera of Japan in color Vol. 2.* Hoikusha, Osaka, pp. 249-250 (in Japanese)
- Leschen R. A. B. (1993) Evolutionary patterns of feeding in selected Staphylinidae (Coleoptera) : shifts among food textures. In: *Functional morphology of insect feeding.* ed. Rockstein M. Entomological Society of America, Maryland, pp. 59-104
- Lingafelter S. W. (1995) Diversity, habitat preferences, and seasonality of Kansas carrion beetles (Coleoptera:Silphidae) . *J. Kans. Entomol. Soc.* 68:214-223
- Lovei G. L. and Sunderland K. D. (1996) Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera:Carabidae) *Ann. Rev. Entomol.* 41:231-256
- Loxdale H.D. and Lushai G. (1998) Molecular markers in entomology. *Bull. Entomol. Res.* 88:577-600
- Maddison W. P. and Maddison D. R. (2006) Mesquite: A modular system for evolutionary analysis. Version 1.12. <http://mesquiteproject.org>
- Marden J. H. (1987) Maximum lift production during takeoff in flying animals. *J. Exp. Biol.* 130:235-258
- Mariotti A., Germon J. C. and Leclerc A. (1982) Nitrogen isotope fractionation associated with the NO₂→N₂O step of denitrification in soils. *Can. J. Soil Sci.* 62:227-241
- Marshall D. J., Cook C. N. and Emlet R. B. (2006) Offspring size effects mediate competitive interactions in a colonial marine invertebrate. *Ecology* 87:214-225
- McNabb D.M., Halaj J. and Wise D.H. (2001) Inferring trophic positions of generalist predators and their linkage to the detrital food web in agroecosystems: a stable isotope analysis. *Pedobiologia* 45:289-297
- Meinwald J., Roach B., Hicks K., Alsop D. and Eisner T. (1985) Defensive steroids from a carrion beetle (*Silpha americana*) . *Experientia* 41:516-519
- Midford P. E., Garland T. Jr. and Maddison W. P. (2003) PDAP Package.
- Minagawa M., Wada E. (1984) Stepwise enrichment of ¹⁵N along food chains: further evidence and the relation between δ¹⁵N and animal age. *Geochim. Cosmochim. Acta* 48:1135-1140
- Mole S. and Zera A. J. (1993) Differential allocation of resources underlies the dispersal-reproduction trade-off in the wing-dimorphic cricket, *Gryllus rubens*. *Oecologia* 93: 121-127

- Mole S. and Zera A. J. (1994) Differential resource consumption obviates a potential flight-fecundity trade-off in the sand cricket (*Gryllus firmus*). *Func. Ecol.* 8: 573-580
- Montague J. R., Mangan R. L. and Starmer W. T. (1981) Reproductive allocation in the hawaiian *Drosophilidae*: egg size and number. *Amer. Natur.* 118:865-871
- Moriya S. and Miyatake T. (2001) Eradication programs of two sweetpotato pests, *Cylas formicarius* and *Euscepes postfasciatus*, in Japan with special reference to their dispersal ability. *JARQ* 35:227-234
- Nagano M. and Suzuki S. (2003) Spatio-temporal distribution and food-searching strategy differentiations between two silphid beetles, *Eusilpha japonica* and *E. brunnicollis* (Coleoptera, Silphidae). *Elytra* 31:199-208
- Nishikawa M. (2003) A silphid mandala - recent knowledges on the East Asian fauna. *Nat. Ins.* 38:19-22 (in Japanese)
- Nylander J. A. A., Ronquist F., Huelsenbeck J. P. and Nieves-Aldrey J. L. (2004) Bayesian phylogenetic analysis of combined data. *Syst. Biol.* 53:47-67
- Ohkawara K., Suzuki S. and Katakura H. (1998) Comparative interaction and niche differentiation among burying beetles (Silphidae, Nicrophorus) in northern Japan. *Entomol. Sci.* 1:551-559
- Pagel M. (1994) Detecting correlated evolution on phylogenies, a general method for the comparative analysis of discrete characters. *Proc. R. Soc. Lond. B* 255:37-45
- Parker G. A. and Begon M. (1986) Optimal egg size and clutch size: effects of environment and maternal phenotype. *Amer. Natur.* 128:573-592
- Peck S. B. and Anderson R. S. (1985) Taxonomy, phylogeny and biogeography of the carrion beetles of Latin America (Coleoptera:Silphidae). *Quaest. Entomol.* 21:247-317
- Posada D. and Crandall K. A. (1998) MODELTEST: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 14:817-818
- Post D. M. (2002) Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* 83:703-718
- Price P. W. (1975) Reproductive strategies of parasitoids. In: *Evolutionary strategies of parasitic insects and mites.* ed. Price P. W., Plenum, New York. pp. 87-111
- Ratcliffe B. C. (1972) The natural history of *Necrodes surinamensis* (Fabr.) (Coleoptera:Silphidae). *Trans. Amer. Ent. Soc.* 98:359-410
- Ratcliffe B. C. (1996) The carrion beetles of Nebraska. *Bull. Univ. Nebraska St. Mus.* 13:1-100
- R'Kha S., Moreteau B., Coyne J.A. and David J.R. (1997) Evolution of a lesser fitness trait: egg production in the specialist *Drosophila sechellia*. *Genet. Res.* 69:17-23
- Roff D. A. (1986) The evolution of wing dimorphism in insects. *Evolution* 40:1009-1020
- Roff D. A. (1990) The evolution of flightlessness in insects. *Ecol. Monogr.* 60:389-421
- Roff D. A. (1994) The evolution of flightlessness: is history important? *Evol. Ecol.* 8:639-657
- Roff D. A. and Fiarbairn D. J. (1991) Wing dimorphisms and the evolution of migratory

- polymorphisms among the insecta. *Amer. Zool.* 31:243-251
- Ronquist F. and Huelsenbeck J. P. (2003) MrBayes 3:Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19:1572-1574
- Sanderson M. J. (2003) r8s:inferring absolute rates of molecular evolution and divergence times in the absence of a molecular clock. *Bioinformatics* 19:301-302
- Sanderson M. J. (2002) Estimating absolute rates of molecular evolution and divergence times: a penalized likelihood approach. *Mol. Biol. Evol.* 19:101-109
- Scott M. P. (1998) The ecology and behavior of burying beetles. *Ann. Rev. Ent.* 43:595-618
- Scott, M. P. and Gladstein D. S. (1993) Calculating males? An empirical and theoretical examination of the duration of parental care in burying beetles. *Evol. Ecol.* 7:362-378
- Shimizu T. and Moriya S. (1996) Daily locomotor activity in the indian sweet potato weevil, *Euscepes postfasciatus* (FAIRMAIRE) (Coleoptera:Curculionidae) and sweet potato weevil, *Cylas formicarius* (FABRICIUS) (Coleoptera:Brentidae) monitored by an actograph system. *Appl. Entomol. Zool.* 31:626-628
- Shimodaira H. and Hasegawa M. (1999) Multiple comparisons of log-likelihoods with applications to phylogenetic inference. *Mol. Biol. Evol.* 16:1114-1116
- Shubeck P. P. (1983) Habitat preferences of carrion beetles in the Great Swamp National Wildlife Refuge, New Jersey (Coleoptera:Silphidae, Dermestidae, Nitidulidae, Histeridae, Scarabaeidae) . *J. New York Entomol. Soc.* 91:333-341
- Sikes D. S. (2005) Silphidae Latreille, 1807. In:Coleoptera, Beetles:Morphology and systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga Partim) eds. Beutel R. G. and Leschen R. A. B. Walter De Gruyter Inc. Berlin. pp. 288-296
- Sikes D. S., Trumbo S. T. and Peck S. B. (2005) Silphinae. Version 07 February 2005 (under construction) . <http://tolweb.org/Silphinae/26994/2005.02.07> in The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>
- Sikes D. S., Madge R. B. and Trumbo S. T. (2006) Revision of *Nicrophorus* in part:new species and inferred phylogeny of the nepalensis-group based on evidence from morphology and mitochondrial DNA (Coleoptera:Silphidae:Nicrophorinae) . *Invertebr. Syst.* 20:305-365
- Simmons M. P. and Ochoterena H. (2000) Gaps as characters in sequence-based phylogenetic analyses. *Syst. Biol.* 49:369-381
- Simon C., Frati F., Beckenbach A., Crespi B., Liu H. and Flook P. (1994) Evolution weighting and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved polymerase chain reaction primers. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 87:651-701
- Smith C. C. and Fretwell S. D. (1974) The optimal balance between size and number of offspring. *Amer. Natur.* 108:499-506
- Solbreck C. (1986) Wing and flight muscle polymorphism in a lygaeid bug, *Horvathiolus gibbicollis*: determinants and life history consequences. *Ecol. Entomol.* 11:435-444

- 曾田貞滋 (2000) オサムシの春夏秋冬. 京都大学学術出版会. 京都市左京区 x iii+248pp.
- Sota T. and Ishikawa R. (2004) Phylogeny and life-history evolution in *Carabus* (subtribe Carabina: Coleoptera, Carabidae) based on sequences of two nuclear genes Biol. J. Linn. Soc. 81:135-149
- Stewart L. A., Hemptinne J.-L. and Dixon A. F. G. (1991) Reproductive tactics of ladybird beetles: relationships between egg size, ovariole number and developmental time. Funct. Ecol. 5:380-385
- Suzuki S., Kobayashi N., Kato T. and Katakura H. (2001) Flight muscle dimorphism in *Geotrupes laevistriatus*. Entomol. Sci. 4:291-294
- Tabor K. L., Brewster C. C. and Fell R. D. (2004) Analysis of the successional patterns of insects on carrion in southwest Virginia. J. Med. Entomol. 41:785-79
- Tada S., Yamamoto A. and Nishigaki J. (1991) Flight muscle dimorphism of female adults in the yellowish elongate chafer, *Heptophylla picea* Motschulsky (Coleoptera: Scarabaeidae). Appl. Entomol. Zool. 26:515-521
- Tada S., Tsutsumi S., Hatsukade M., Honma K., Fujisaki K. and Nakasuji F. (1993) Sexual difference in flight abilities and flight muscle dimorphism in female adults of a chafer, *Anomala schonfeldti* Ohaus (Coleoptera: Scarabaeidae). Appl. Entomol. Zool. 28:333-338
- 高井則之 (2005) 瀬戸内海の生態系解析における有機物質フローの指標としての炭素・窒素安定同位体比. 日生態誌. 55:269-285
- Tanaka S. (1993) Allocation of resources to egg production and flight muscle development in a wing dimorphic cricket, *Modicogryllus confirmatus*. J. Ins. Physiol. 39:493-498
- Tanaka S., Katagiri C., Arai T. and Nakamura K. (2001) Continuous variation in wing length and flight musculature in a tropical field cricket, *Teleogryllus derelictus*: Implications for the evolution of wing dimorphism. Entomol. Sci. 4:195-208
- Tayasu I., Hyodo F., Abe T., Inoue T. and Spain A. V. (2002) Nitrogen and carbon stable isotope ratios in the sympatric Australian termites, *Amitermes laurensis* and *Drepanotermes rubriceps* (Isoptera: Termitidae) in relation to their feeding habits and the quality of their food materials. Soil Biol. Biochem. 34:297-301
- Swofford D. L. (2002) PAUP*. Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods). Version 4.0b. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts
- Thompson J. D., Gibson T. J., Plewniak F., Jeanmougin F. and Higgins D. G. (1997) The ClustalX windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. Nucl. Acids Res. 24:4876-4882
- Trumbo S. T., Kon M. and Sikes D. (2001) The reproductive biology of *Ptomascopus morio*, a brood parasite of *Nicrophorus*. J. Zool. 255:543-560
- Uchida T., Kaneko N., Ito M. T., Futagami K., Sasaki T. and Sugimoto A. (2004) Analysis of feeding ecology of earthworms (Megascolecidae) in Japanese forests using gut content fractionation and

- $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ stable isotope natural abundances. *Appl. Soil Ecol.* 27:153-164
- van Loon J. J. A. (1991) Measuring food utilization in plant-feeding insects: toward a metabolic and dynamic approach. In: *Insect-Plant Interactions*. ed. Berneys E. Boca Raton, FL, CRC Press. 3:79-125
- 和田英太郎 (1997) 同位体比法は生態学で何をめざすのか. *月刊海洋* 7:436-442
- Wagner D. L. and Liebherr J. K. (1992) Flightlessness in insects. *Trends Ecol. Evol.* 7:216-220
- Wallin H., Chiverton P. A., Ekblom B. S. and Borg A. (1992) Diet, fecundity and egg size in some polyphagous predatory carabid beetles. *Entomol. Exp. Appl.* 65:129-140
- Whiting M. F. (2002) Mecoptera is paraphyletic: multiple genes and phylogeny of Mecoptera and Siphonaptera. *Zool. Scr.* 31:93-104
- Whiting M. F., Bradler S. and Maxwell T. (2003) Loss and recovery of wings in stick insects. *Nature* 421:264-267
- Winkler D. W. and Wallin K. (1987) Offspring size and number: A life history model linking effort per offspring and total effort. *Amer. Natur.* 129:708-720
- Zera A. J. and Denno R. F. (1997) Physiology and ecology of dispersal polymorphism in insects. *Ann. Rev. Entomol.* 42:207-231