

地表徘徊性甲虫類(オサムシ科、クビホソゴミムシ科)の後翅形態と後翅長および各亜科の特徴

誌名	日本生態學會誌
ISSN	00215007
著者名	渋谷,園実 桐谷,圭治 福田,健二
発行元	日本生態学会暫定事務局
巻/号	68巻1号
掲載ページ	p. 19-41
発行年月	2018年3月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat





地表徘徊性甲虫類（オサムシ科、クビホソゴミムシ科）の後翅—形態と後翅長および各亜科の特徴

渋谷 園実^{1,2*}・桐谷 圭治³・福田 健二^{1,2}

¹ 東京大学大学院新領域創成科学研究科自然環境学専攻

² 東京大学大学院農学生命科学研究科森林科学専攻

³ 静岡県伊東市

Hind wings in ground beetles (Coleoptera: Carabidae and Brachinidae) – morphology, length, and characteristics of each subfamily

Sonomi Shibuya^{1,2*}, Keizi Kiritani³ and Kenji Fukuda^{1,2}

¹ Graduate School of Frontier Sciences, The University of Tokyo

² Graduate School of Agricultural and Life Sciences, The University of Tokyo

³ Ito, Shizuoka, Japan

要旨：地表徘徊性甲虫類（オサムシ科、クビホソゴミムシ科）は環境指標生物として認知されているが、その移動分散能力を検討するうえで重要な後翅について、オサムシ亜科に属するものや一部の種以外は明らかになっていない。そこで、各種の後翅情報を蓄積するために、千葉県の里山大青田の森（2011年～2013年）を中心に、ピットフォールトラップとマレーズ・衝突板トラップを用いて調査した。後翅の形態と後翅長に関しては72種2,925個体、体長は78種4,883個体を測定し、解剖により飛翔筋の有無を確認した。また、翅型と生息環境との関係を検討した。72種のうち、60種が長翅型、8種が短翅型、2種が翅二型、2種が翅多型を示し、無翅の種は存在しなかった。長翅型の相対後翅長（後翅長／体長）から飛翔性を検討すると、0.9以上の種はその可能性が高く、0.75以下は低いと考えられた。短翅型は、棒状短翅と均等萎縮短翅、長め短翅がみられた。これまで地表徘徊性甲虫類の翅二型については、長翅と均等萎縮短翅が混在する二型が報告されていたが、その中間の翅型が認められた。また、翅多型はほとんど報告されていなかったが、本研究では翅多型が認められた。亜科別では、後翅の短翅化が進んでいるオサムシ亜科と、後翅に様々なバリエーションがみられるナガゴミムシ亜科、飛翔性の高いマルガタゴミムシ亜科とゴモクムシ亜科、後翅先端の多型が存在したアオゴミムシ亜科と結論できた。最後に、後翅の短翅化への過程に関して以下の仮説を提案した。翅二型と翅多型に出現する短翅がすべて均等萎縮短翅か、長め短翅のみで棒状短翅は出現しなかったことから、棒状短翅を後翅短翅化の最終点と考えた。

キーワード：後翅形態、相対後翅長、短翅、翅二型・多型、飛翔性

Abstract: Ground beetles (Carabidae and Braconidae) are widely recognized as bioindicators, yet major questions about their biology remain unanswered. In particular, although hind wings are important for dispersal, few studies have examined them except in a few species of Carabinae. Here, we examined the morphology of the hind wings, flight muscles, and hind-wing-to-body-length ratio (HWBL), and the relationship between habitat and wing type. We conducted sampling in 2011–2013 using pitfall and aerial traps across a Satoyama landscape in Chiba Prefecture, central Japan. We analyzed the hind wings of 2,925 beetles belonging to 72 species and the body size of 4,883 of beetles in 78 species. We found 60 macropterous, eight brachypterous, two wing dimorphic,

2017年9月21日受付、2018年1月15日受理

*e-mail: sshibuya.77@fr.a.u-tokyo.ac.jp

and two polymorphic species, but no apterous beetles. Considering the relationship between HWBL and flight capability, we postulated that the species with $HWBL \leq 0.75$ were flightless, while those with $HWBL \geq 0.9$ could probably fly. We documented three subtypes of brachypterous morphology: stick-shaped, shrunken, and elongated brachyptery. We also revealed the presence of wing polymorphic species. Among the subfamilies studied, Carabinae appeared to be at the most advanced stage of brachyptery, Pterostichinae showed great variation in the hind wings, Zabrinae and Harpalinae are probably active fliers, and one species of Callistinae showed developmental variation in the wingtip. We consider stick-shaped brachyptery to be the most advanced stage in the evolution of ground beetle flightlessness, because no stick-shaped brachypterous individuals were found in wing dimorphic or polymorphic species.

Keywords: brachyptery, flight capability, hind wing morphology, hind-wing-to-body-length ratio, wing dimorphic/polymorphic

はじめに

地表徘徊性甲虫類（オサムシ科、クビホソゴミムシ科）は生活史が多様に分化しているため環境指標生物として世界で広く認められている（木元・保田 1995；石谷 1996；McGeoch 1998；Söderström et al. 2001；Eyre and Luff 2002；Rainio and Niemelä 2003；Koivula et al. 2004；Shibuya et al. 2011, 2014；渋谷ほか 2015, 2017a, 2017b）。また、生息地の環境変化に鋭敏に反応することから、その種組成や個体数の変化の長期的モニタリングが開始されている（e.g. Brooks et al. 2012；環境省生物多様性センター 2015）。地表徘徊性甲虫類は常習的飛翔者 habitual flier ではないが飛翔する種もいるため、飛翔する種と飛翔しない種で、環境変化への応答が異なると予想される。したがって、モニタリング調査の結果を解釈する際には、対象種の飛翔性について考慮する必要がある。また、モニタリングのみならず、群集を対象に研究する際の種の属性としても飛翔性を活用することができる。地表徘徊性甲虫類の飛翔について、欧州では開発に伴う森林の分断化や乾燥化が飛翔能力のない大形の種の減少をもたらし、飛翔性の高い小形の種に置き換わりつつあるという（Ribera et al. 2001；Kotze and O'Hara 2003；Rainio and Niemelä 2003）。このように移動能力は、生息地分断化による局所個体群の絶滅リスク、小面積化による大形種の絶滅、種の供給源からの隔離による多様性の低下に大きくかかわっている（Vermeulen 1994；Frampton et al. 1995；Charrier et al. 1997；Tischendorf et al. 1998；Tschamtko et al. 2002；Keller et al. 2004）。

後翅の情報は、移動分散を検討するために重要である（渋谷ほか 2017b）。しかし、地表徘徊性甲虫類の後翅の状態を調べるには、硬い鞘翅（前翅）の下を観察する必要がある。また研究の進んでいるオサムシ亜科の多くの種は後翅が退化しているために、オサムシ科全体が後翅

退化の分類群と誤解されるケースも多い。オサムシ科に関してはこれまで、特定の種や亜科に焦点をあてた研究はあるが（渋谷ほか 2017a, 2017b）、複数の亜科や群集全体を網羅したものは少なく、情報が交錯している。一例をあげると、コガシラナガゴミムシ（*Pterostichus microcephalus*）は、上野ほか（1985）は後翅が退化しているとし、一方 Fujita et al.（2008）は飛翔する種としている。そこで本研究では、まず各種の後翅情報を蓄積し総括することを目的とした。

地表徘徊性甲虫類のうちオサムシ亜科においては、1) 後翅が発達した長翅、2) 後翅が退化した短翅、3) 後翅が認められない無翅がある（稲泉 1966）。しかし、オサムシ亜科の種は、オサムシ科のうち約 3% 以下にすぎないため（渋谷 2016）、97% 以上を占めるオサムシ亜科以外の種の後翅の情報を得ることが必要である。

後翅の形態は上述の長翅と短翅、無翅があるが、種内でのその出現頻度によって単型と二型、多型がある。単型は種内においてすべての個体が同一の後翅形態を示し、二型は種内で異なった 2 つの後翅形態を持ち、それ以上の形態が認められる場合が多型である（e.g. 藤崎 1994a, 1994b, 1996）。多くの昆虫は単型が多いが、いくつかの目において二型或多型の種が存在する（Dixon et al. 1993；Zera and Denno 1997；Chaudhuri 2005）。地表徘徊性甲虫類の翅二型については、短翅と発達した長翅の 2 タイプが存在する二型が報告されており（e.g. Den Boer 1970；Aukema 1990, 1995；Yamashita et al. 2006）、また翅多型の報告例はほとんどない（Desender 1989）。以上のように翅型は、移動分散の情報を得るために重要であるが、一方で長翅といえども飛翔の可能性が認められない例（渋谷ほか 2017a）や飛翔する種でも時期によって飛翔しない場合がある（渋谷ほか 2017b）ので、その飛翔性や飛翔時期についても検討する必要がある。

そこで、地表徘徊性甲虫類の後翅について、千葉県

里山（柏市大青田の森）を中心に、埼玉県（武蔵丘陵森林公園）、さらに関東周辺で捕獲した種について調査した。今回調査した地表徘徊性甲虫類は、広域に生息する種も多いことから、他の地域においても今回得られた後翅情報は活用可能と考えられる。本研究では、地表徘徊性甲虫類の後翅の形態を把握し、長翅や短翅、翅二型の特徴を明らかにした。さらに、マレーズトラップや衝突板トラップにより野外での飛翔性を検討するとともに、捕獲した個体を解剖し、飛翔筋の有無を確認した。また、翅型と生息環境との関係を検討した。さらに、亜科によって特色があるのか、後翅を中心に検討した。最後に、後翅の進化的過程を検討し、後翅の短翅化への過程に関する仮説を提案した。

方法

千葉県柏市の里山、大青田の森（100 ha, 35° 54' N, 139° 55' E, 18 ~ 25 m a.s.l.）の一角で捕獲した個体を中心に、関東周辺で捕獲した個体と合わせて、後翅の形態の調査と後翅長および体長の測定を行った。大青田の森は、柏市北部の利根川の西に展開する約 100 ha の里山である。コナラやクヌギが植栽された樹林地や戦後の拡大人工造林で一部にスギやヒノキが植林された樹林地、草地、アズマネザサが優占する笹藪などが混在している。なお、対象とした種は、オサムシ科とクビホソゴミムシ科である。

捕獲方法：ピットフォールトラップ

後翅および体長を測定するために、大青田の森の樹林地に 96 個、草地に 28 個、笹藪に 72 個の合計 196 個の落とし穴式のピットフォールトラップを設置し（以下ピットフォールトラップの拡大調査という）、2010 年 10 月と 2011 年 6 月、7 月、9 月、11 月、2012 年 6 月、7 月、9 月、10 月、2013 年 10 月に実施し、設置 5 ~ 7 日後に回収した。トラップは 1 グリッド（4 トラップ）を単位として、トラップの間隔は 2 m 以上とし、各グリッドは 5 m 以上離れた。

トラップは、捕獲個体が逃げ出さないように、円筒状の塩ビ管（外径 113 mm、内径 103 mm、高さ 160 mm）を土中に埋め込み、その中にプラスチックカップ（直径 102 mm、高さ 123 mm）を設置した。カップ内には誘引物質は使用せず、雨水を抜くために、カップの底部中央に 1 箇所と底部円周ごとに 4 箇所の穴をあけた。

また、空中トラップ（後述）と比較するために、樹林地に 16 個、草地に 4 個、笹藪に 12 個の合計 32 個のピッ

トフォールトラップを一年間（2012 年 4 月 10 日から 2013 年 4 月 18 日）設置し、基本的に週に 1 回、計 44 回収して、年間を通して調査個体を捕獲した（以下ピットフォールトラップの定期調査という）。

大青田の森に加えて、埼玉県比企郡滑川町の国営武蔵丘陵森林公園（304 ha, 36° 04' N, 139° 22' E, 40 ~ 90 m a.s.l.）で捕獲した種についてもその一部を調査した。本公園は緩やかな傾斜面が連なる丘陵地帯で、武蔵丘陵を象徴する雑木林が残されている（国営武蔵丘陵森林公園 1988）。園内のコナラやアカマツが優占する森林の一角でピットフォール調査を 2004 年 ~ 2007 年に行った。

捕獲方法：空中トラップ（マレーズトラップと衝突板トラップ、灯火採集）

飛翔性を明らかにするために、大青田の森でピットフォールトラップを設置した周辺に 2012 年 10 月 25 日から同年 12 月 20 日と、2013 年 4 月 1 日から同年 12 月 25 日にかけて、マレーズトラップ（MegaView Science Co., Ltd. 製全方向型 マレーズトラップと 底部収集器）3 基と衝突板トラップ（サンケイ化学（株）製誘引器、白色）10 基を設置した。トラップの捕虫器にはプロピレングリコールを保存液として入れ、基本的に週 1 回の頻度で回収と保存液の交換を行い、合計 54 回調査した。灯火採集は、静岡県伊東市富戸で 2013 年 5 月と 6 月に行った（以下、マレーズトラップと衝突板トラップ、灯火採集をまとめて空中トラップという）。

この空中トラップの結果を週 1 回の頻度で調査したピットフォールトラップの定期調査（前述、一年間で計 44 回）の結果と比較し、種ごとの飛翔可能性を検討した。

測定供試個体

里山大青田の森の拡大調査（2011 年と 2012 年）で捕獲した個体のうち、体や翅が欠損したものを除きすべての種の全個体を測定した。但し、後翅が短翅型と判明しているカントウアオオサムシ（*Carabus insulicola kantoensis*）とクロナガオサムシ（*Leptocarabus procerulus procerulus*）の 2 種（渋谷 2014）についてはその一部個体のみを測定した。

上記に加えて、2010 年 10 月、2013 年 10 月の拡大調査、定期調査、空中トラップで新たに捕獲された種はその全個体を測定した。森林公園においては、森林公園でのみ出現した種の一部個体を測定した。さらに、静岡県伊東市富戸で 2013 年 5 月と 6 月に灯火採集にて捕獲した 3 種と埼玉県さいたま市見沼で 2014 年 10 月にピットフォー

ルトラップにて捕獲した1種も測定した。

後翅の形態

オサムシ科71種とクビホソゴミムシ科1種の合計72種について、計2,925個体(雌1,361個体、雄1,564個体)の後翅の形態と後翅長(後述)の測定を行った。

後翅を調査するために、まず前翅を除き後翅の格納状態を確認した。その後、右の後翅を後胸から取りはずし、水を張ったシャーレ内で伸展させ、白色のケント紙にボンド(コニシKK製、木工用)で貼り付け、実体顕微鏡下で観察して後翅の形態を調べた。オサムシ亜科の後翅は退化した短翅や、消失した無翅のものがあるが、発達した長翅の場合は、膜質部があり主要翅脈(径脈、中脈、後脈、肘脈)および矩形室を備えるため(中根1962)、それらの特徴を後翅の形態を観察する際に参考とした。短翅に関しては、オサムシ亜科について、棒状に退化した不均等萎縮退化型と、全体が均質に萎縮退化した均等萎縮退化型、さらにやや退化傾向のみられる後翅が報告されており(稲泉1966)、これらを参考とした。

後翅長と相対後翅長

ケント紙に貼り付けた後翅は、翅の基部から先端までの長さをデジタルノギス(0.01 mmまで測定可能)で測り後翅長とした。種毎の平均後翅長、および種内の個体間の後翅長のばらつきを比較するために変動係数(Coefficient of variation)を算出した。次に種間比較をするために、相対後翅長で標準化した。その際、個体ごとに体長との比率(後翅長/体長)を求めその平均値を相対後翅長とした。

体長

体長は、オサムシ科77種とクビホソゴミムシ科1種の78種4,883個体(雌2,278個体、雄2,605個体)を測定した。

体長は上唇前縁から翅鞘末端までの長さとし、デジタルノギスで測定した。測定した体長は、種別や雌雄別で個体の相対後翅長を算出するために用いた。

種および性別ごとに平均値と標準偏差を算出した。体長の性差を検討するために、雌雄の測定値が得られた52種について比較し、さらに雌雄ともに2個体以上を測定した37種に関しては*t*検定を行った。

亜科での体長の傾向をみるために、体長が10 mm以下の種を小型、10 mmを超え17 mm以下の種を中型、17 mmを超える種を大型として分類した。

各亜科の後翅の特徴と飛翔性

亜科については、5種以上が出現したオサムシ亜科(Carabinae)、ナガゴミムシ亜科(Pterostichinae)、マルガタゴミムシ亜科(Zabrinae)、ゴモクムシ亜科(Harpalinae)、アオゴミムシ亜科(Callistinae)の5つの亜科を対象とした。各亜科の後翅の特徴は、後翅の相対長と形態で、飛翔性は飛翔筋の有無、および空中トラップ(21種90個体捕獲)とピットフォールトラップの定期調査(46種3,732個体捕獲)との比較で検討した(表3)。その際、亜科毎に雌の相対後翅長を降順で並べ変えて検討した。

飛翔筋は後胸を解剖して、飛翔筋の有無を確認した(渋谷ほか2017b)。なお、飛翔筋の存在が確認された個体の比率を算出する際、飛翔筋有の個体を1、飛翔筋無の個体を0とし、完全な形状を保持していなかった一部の個体は0.5として数値化した。

翅型と生息環境

翅型と生息地との関係を見るために、大青田の森の拡大調査(2011年と2012年)の結果を用いて、生息地別(樹林地、草地、笹藪)に出現した種の翅型を比較した。さらに、コナラやアカマツが優占する樹林地である森林公園の出現種についても翅型を検討した。

結果

後翅の形態：長翅型と短翅型、二型・多型

72種のうち、60種が長翅型、8種が短翅型、2種が翅二型、2種が翅多型を示し、無翅の種は存在しなかった(表1)。なお、長翅型と短翅型については代表的な形態を、翅二型と多型を示した4種については種ごとに特徴を述べる。

長翅型の後翅の形態と後翅長を測定したのは、合計2,621個体(雌1,211、雄1,410個体)であった。すべての亜科に長翅型の種は存在した。前翅を除くと後胸背板から伸びた左右の後翅が一部交差して重なっており、後方で折りたたまれていた(図1-a)。膜質部があり径脈と中脈、後脈、肘脈、矩形室(中根1962)が認められ、径脈の先端部から翅先までは長かった(図1-b)。種によって多少の違いがあるものの、上記の形質は共通していた。また、同一種でも色の濃淡や硬さが異なる場合があった。

短翅型は、合計70個体(雌23、雄47個体)について後翅の形態を観察し、後翅長を測定した。後翅形態が単一の短翅型は、オサムシ亜科とナガゴミムシ亜科にのみ存在し(表1)、形態は、以下の3つのタイプがあった。

表 1. 地表徘徊性甲虫類 72 種の翅型、後翅長、相対後翅長。

Table 1. Hind wing morphology type, hind wing length, and hind wing to body length ratio in 72 ground beetles species.

Family (in Japanese)		Wing morph*	Hind wing length (mm)				Length ratio		Habitat preference			
Subfamily (in Japanese)			♀		♂		(hind wing/body)		Satoyama Oaota 2011~2012			Musashi Park 2004~7
Species	Species in Japanese		Mean	C.V.**	Mean	C.V.	♀ (N***)	♂ (N)	Grassland	Bamboo	Forest	Forest
Carabidae (オサムシ科)												
Carabinae (オサムシ亜科)												
<i>Calosoma maximowiczii</i> (MORAWITZ)	クロカタビロオサムシ	M	-	-	24.15	-	-	0.84 (1)	1	0	0	1
<i>Carabus insulicola kantoensis</i> ISHIKAWA et UJIE	カントウアオオサムシ	B (I)	10.16	-	-	-	0.33(1)	-	319	331	789	760
<i>Leptocarabus procerulus procerulus</i> (CHAUDOIR)	クロナガオサムシ	B (I)	8.99	-	14.49	-	0.29 (2)	0.47 (1)	76	67	550	39
<i>Hemicarabus tuberculatus</i> (DEJEAN et BOISDUVAL)	セアカオサムシ	B (II)	2.49	-	3.03	-	0.14 (2)	0.18 (2)	0	0	0	11
<i>Damaster blaptoides oxuroides</i> SCHAUM	ヒメマイマイカブリ	B (II)	5.95	-	-	-	0.19 (1)	-	3	6	3	1
Scaritinae (ヒョウタンゴミムシ亜科)												
<i>Clivina niponensis</i> BATES	ヒメヒョウタンゴミムシ	M	5.26	-	-	-	1.00 (1)	-	0	0	0	0
Pterostichinae (ヌレチゴミムシ亜科)												
<i>Archipatrobis flavipes</i> (MOTSCHULSKY)	キアシヌレチゴミムシ	M	9.83	-	10.10	-	0.66 (1)	0.73 (1)	1	0	0	0
Pterostichinae (ナガゴミムシ亜科)												
<i>Cosmodiscus platynotus</i> (BATES)	ヒラタマルゴミムシ	M	-	-	9.08	-	-	1.06 (2)	1	0	0	0
<i>Trigonognatha coreana</i> (TSCHITSCHÉRINE)	ムラサキオオゴミムシ	M	-	-	15.07	-	-	0.82 (2)	0	0	0	5
<i>Trigonognatha cuprescens</i> MOTSCHULSKY	アカガネオオゴミムシ	B (II)	3.49	20.45	3.43	18.55	0.17 (13)	0.17 (33)	3	16	25	34
<i>Lesticus magnus</i> (MOTSCHULSKY)	オオゴミムシ	M	15.74	5.13	15.07	5.24	0.70 (79)	0.71 (265)	57	70	251	293
<i>Trigonotoma lewisii</i> BATES	ルイスオオゴミムシ	M	13.68	5.28	13.72	5.27	0.80 (19)	0.80 (12)	2	8	20	6
<i>Pterostichus planicollis</i> (MOTSCHULSKY)	キンナガゴミムシ	M	11.05	-	-	-	0.84 (1)	-	0	1	0	1
<i>Pterostichus sulcitaris</i> MORAWITZ	アシミゾナガゴミムシ	B (III)	-	-	2.41	11.74	-	0.30 (2)	0	0	1	0
<i>Pterostichus yoritomus</i> BATES	ヨリトモナガゴミムシ	B (II)	1.30	10.64	1.27	9.86	0.10 (3)	0.10 (7)	0	4	5	1067
<i>Pterostichus fortis</i> MORAWITZ	オオナガゴミムシ	M	15.74	-	-	-	0.77 (1)	-	0	0	0	0
<i>Pterostichus prolongatus</i> MORAWITZ	オオクロナガゴミムシ	B (II)	3.23	-	3.78	-	0.19 (1)	0.23 (2)	1	0	2	0
<i>Pterostichus microcephalus</i> (MOTSCHULSKY)****	コガシラナガゴミムシ****											345
ditto	同上	B (II)	2.03	14.41	1.98	15.91	0.20 (32)	0.19 (22)	18	1	23	-
ditto	同上	B (III)	3.50	-	-	-	0.38 (1)	-	0	1	0	-
ditto	同上	M	-	-	9.26	-	-	0.90 (1)	1	0	0	-
<i>Platynus magnus</i> (BATES)	オオヒラタゴミムシ	M	15.25	-	-	-	0.96 (1)	-	0	0	0	0
<i>Colpodes japonicus</i> (MOTSCHULSKY)	ハラアカモリヒラタゴミムシ	M	12.22	-	-	-	1.06 (3)	-	0	0	0	0
<i>Colpodes elainus</i> BATES	ヤセモリヒラタゴミムシ	M	11.24	-	-	-	0.95 (1)	-	0	0	0	0
<i>Dolichus halensis</i> (SCHALLER)	セアカヒラタゴミムシ	M	14.74	7.59	13.97	8.14	0.83 (50)	0.84 (75)	123	11	4	3
<i>Synuchus nitidus</i> (MOTSCHULSKY)	オオクロットヤヒラタゴミムシ	M	9.67	8.65	9.32	7.82	0.64 (128)	0.65 (184)	26	173	229	85
<i>Synuchus cycloderus</i> (BATES)	クロットヤヒラタゴミムシ	M	10.49	6.47	10.25	5.56	0.75 (501)	0.76 (423)	53	577	294	436

表1 続き

Family (in Japanese)		Wing morph*	Hind wing length (mm)				Length ratio		Habitat preference			
Subfamily (in Japanese)			♀		♂		(hind wing/body)		Satoyama Oaota 2011~2012		Musashi Park 2004~7	
Species	Species in Japanese		Mean	C.V.**	Mean	C.V.	♀ (N***)	♂ (N)	Grassland	Bamboo	Forest	Forest
<i>Synuchus dulcigradus</i> (BATES)	ヒメツヤヒラタゴミムシ	M	6.95	13.79	7.24	5.87	0.73 (20)	0.78 (18)	10	2	26	94
<i>Synuchus arcuaticollis</i> (MOTSCHULSKY)****	マルガタツヤヒラタゴミムシ****											61
ditto	同上	Ms	5.66	11.96	5.86	9.66	0.58 (19)	0.60 (28)	23	5	4	-
ditto	同上	B (II)	0.85	-	0.59	-	0.079 (1)	0.059 (1)	1	0	1	-
Zabrinae (マルガタゴミムシ亜科)												
<i>Amara congrua</i> MORAWITZ	ニセマルガタゴミムシ	M	7.88	10.52	7.79	4.88	0.90 (10)	0.88 (7)	15	1	0	1
<i>Amara chalcites</i> DEJEAN	マルガタゴミムシ	M	7.79	4.85	8.61	-	0.90 (4)	0.91 (1)	3	1	0	1
<i>Amara simplicidens</i> MORAWITZ	コマルガタゴミムシ	M	7.82	3.76	7.73	5.26	0.86 (20)	0.91 (10)	29	0	0	0
<i>Amara macronota ovalipennis</i> JEDLIČKA	ナガマルガタゴミムシ	M	8.95	7.22	9.31	3.71	0.71 (8)	0.75 (6)	13	0	0	2
<i>Amara gigantea</i> (MOTSCHULSKY)	オオマルガタゴミムシ	M	18.68	-	16.64	-	0.93 (3)	0.91 (1)	0	0	1	0
Harpalinae (ゴモクムシ亜科)												
<i>Anisodactylus signatus</i> (PANZER)	ゴミムシ	M	11.70	2.24	11.88	-	0.94 (2)	0.94 (1)	3	0	0	0
<i>Anisodactylus punctatipennis</i> MORAWITZ	ホシボシゴミムシ	M	10.58	5.52	-	5.39	0.90 (8)	0.93 (5)	7	4	2	0
<i>Anisodactylus sadoensis</i> SCHAUBERGER	オオホシボシゴミムシ	M	9.96	5.72	10.40	11.29	0.82 (5)	0.83 (8)	6	6	0	6
<i>Anisodactylus tricuspispidatus</i> MORAWITZ	ヒメゴミムシ	M	9.87	-	-	-	0.74 (1)	-	1	0	0	2
<i>Harpalus capito</i> MORAWITZ	オオゴモクムシ	M	18.29	15.53	18.05	5.90	0.86 (11)	0.90 (19)	28	2	0	0
<i>Harpalus jureceki</i> (JELIČKA)	ヒメケゴモクムシ	M	11.15	4.40	11.05	4.75	0.98 (11)	0.99 (13)	23	0	0	0
<i>Harpalus griseus</i> (PANZER)	ケウスゴモクムシ	M	10.91	3.43	10.61	4.83	0.97 (22)	1.00 (32)	23	2	2	1
<i>Harpalus eous</i> TSCHITSCHÉRINE	オオズケゴモクムシ	M	12.55	7.54	12.34	5.92	0.93 (34)	0.96 (36)	38	3	2	2
<i>Harpalus tridens</i> MORAWITZ	コゴモクムシ	M	10.74	5.28	10.29	6.15	0.87 (56)	0.88 (101)	107	5	3	1
<i>Harpalus sinicus</i> HOPE	ウスアカクロゴモクムシ	M	12.52	7.01	12.23	8.46	0.93 (7)	0.96 (5)	12	0	0	0
<i>Harpalus niigatanus</i> SCHAUBERGER	クロゴモクムシ	M	10.90	0.74	10.85	7.90	0.87 (3)	0.87 (10)	10	2	1	0
<i>Harpalus chalcitus</i> BATES	ツヤアオゴモクムシ	M	-	-	10.58	-	-	1.04 (1)	0	0	0	0
<i>Harpalus bungii</i> CHAUDOIR	マルガタゴモクムシ	M	6.92	-	-	-	0.82 (1)	-	0	0	0	0
<i>Harpalus tinetulus</i> BATES	アカアシマルガタゴモクムシ	M	5.66	-	5.06	-	0.76 (1)	0.75 (2)	2	0	1	0
<i>Harpalus discrepans</i> MORAWITZ	ハコダテゴモクムシ	M	8.77	6.99	8.62	8.28	0.76 (56)	0.78 (38)	62	3	32	45
<i>Oxycentrus argutoroides</i> (BATES)****	クビナガゴモクムシ****	B (II)	1.76	18.18	1.91	26.73	0.22 (35)	0.25 (21)	21	7	27	6
ditto	同上	B (III)	-	-	2.71	-	-	0.32 (1)	1	0	0	0
<i>Trichotichnus lucidus</i> (MORAWITZ)	ハネグロツヤゴモクムシ	M	6.67	-	-	-	0.98 (1)	-	0	0	0	0
<i>Trichotichnus nipponicus</i> HABU	オオイクビツヤゴモクムシ	M	-	-	6.74	0.00	-	0.79 (1)	0	0	0	0
<i>Trichotichnus congruus</i> (MOTSCHULSKY)	ヒメツヤゴモクムシ	M	6.15	-	-	-	0.84 (2)	-	0	0	0	0
<i>Trichotichnus longitarsis</i> MORAWITZ	クビアカツヤゴモクムシ	M	8.64	-	-	-	0.86 (1)	-	0	0	1	0
<i>Bradycellus subditus</i> (LEWIS)	コクロヒメゴモクムシ	M	-	-	5.26	-	-	1.18 (1)	0	0	0	0

表1 続き

Family (in Japanese)	Subfamily (in Japanese)	Wing morph*	Hind wing length (mm)				Length ratio		Habitat preference			
			♀		♂		(hind wing/body)		Satoyama Oaota 2011~2012			Musashi Park 2004~7
			Mean	C.V.**	Mean	C.V.	♀ (N***)	♂ (N)	Grassland	Bamboo	Forest	Forest
	<i>Acupalpus inornatus</i> BATES	M	4.56	-	-	-	1.12 (1)	-	0	0	0	0
	<i>Stenolophus fulvicornis</i> BATES	M	-	-	4.56	-	-	0.95 (1)	0	0	0	0
	<i>Stenolophus quinquepustulatus</i> (WIEDEMANN)	M	-	-	6.73	-	-	1.11 (1)	1	0	0	0
Liciniinae (スナハラゴミムシ亜科)												
	<i>Diplocheila zealandica</i> (REDTENBACHER)	M	16.42	7.33	15.41	9.35	0.75 (10)	0.74 (10)	8	3	9	15
Callistinae (アオゴミムシ亜科)												
	<i>Haplochlaenius costiger</i> (CHAUDOIR)	M	17.07	2.97	17.44	6.32	0.76 (24)	0.75 (24)	3	11	40	106
	<i>Chlaenius deliciolus</i> BATES	M	8.33	-	-	-	0.76 (1)	-	0	0	0	3
	<i>Chlaenius variicornis</i> MORAWITZ	M	11.81	3.07	11.64	4.04	0.86 (3)	0.88 (3)	0	5	1	0
	<i>Chlaenius circumdatus</i> BRULLÉ	M	13.70	-	12.85	-	0.91 (2)	0.86 (1)	0	0	0	0
	<i>Chlaenius pallipes</i> GEBLER	M	10.33	-	11.62	-	0.73 (2)	0.82 (1)	0	3	0	1
	<i>Chlaenius tetragonoderus</i> CHAUDOIR	M	11.66	-	10.98	3.75	0.87 (1)	0.87 (4)	0	1	2	0
	<i>Chlaenius virgulifer</i> CHAUDOIR	M	12.30	4.12	12.40	4.14	0.89 (7)	0.87 (6)	6	2	6	16
	<i>Chlaenius micans</i> (FABRICIUS)	M	14.37	3.49	14.78	0.86	0.88 (5)	0.94 (3)	2	4	1	18
	<i>Chlaenius naeviger</i> MORAWITZ****	M	8.62	10.36	8.47	9.95	0.59 (39)	0.61 (33)	9	37	24	319
	<i>Chlaenius posticalis</i> MOTSCHULSKY	M	9.84	6.79	9.37	4.77	0.70 (15)	0.70 (15)	4	19	3	0
Cyclosominae (トゲアトキリゴミムシ亜科)												
	<i>Aephtidius adelioides</i> (MACLEAY)	M	5.77	6.22	5.47	5.59	0.86 (15)	0.87 (15)	29	0	1	1
Lebiinae (アトキリゴミムシ亜科)												
	<i>Pseudomenarus flavomaculatus</i> SHIBATA	M	-	-	6.41	-	-	1.07 (1)	0	0	0	0
	<i>Calleida onoha</i> BATES	M	8.06	-	7.14	-	0.99 (1)	0.96 (1)	0	0	0	0
	<i>Calleida lepida</i> REDTENBACHER	M	-	-	9.44	-	-	0.94 (1)	0	0	0	0
Zuphiinae (スジバネゴミムシ亜科)												
	<i>Planetes puncticeps</i> ANDREWES	M	10.06	-	10.55	-	0.75 (1)	0.81 (1)	0	0	0	6
Brachinidae (クビホソゴミムシ科)												
	<i>Brachinus scotomedes</i> REDTENBACHER	M	15.60	7.93	15.87	4.44	0.99 (50)	0.99 (41)	4	24	76	13
Total number of specimens examined							1,361	1,564				
Total number of catches									1,189	1,418	2,462	3,807

*Wing morphology : M - 長翅、Ms - 短め長翅、B (I) - 棒状短翅、B (II) - 均等萎縮短翅、B (III) - 長め短翅

CV : 変動係数、*N : 後翅長測定個体数、**** 翅二型・多型の種

*Wing morphology types: M - Macropterous, Ms - Macropterous (shortened type), B (I) - Brachypterous (stick-shaped type), B (II) - Brachypterous (shrunk type), B (III) - Brachypterous (elongated type)

CV: Coefficient of variation, *N : Number of individuals examined, ****wing di- or polymorphic species

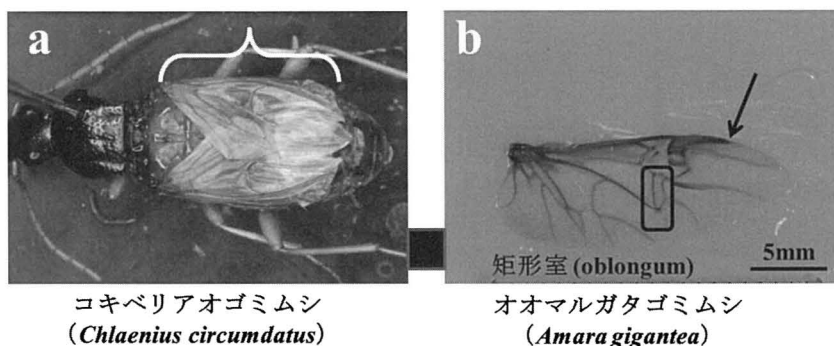


図 1. 長翅型

- a. 前翅を取り除いた状態：後胸背板から伸びた左右の後翅が一部交差して重なっており、後方で折りたたまれている。b. 後翅形態：翅脈は硬く矩形室が認められ、膜質部は厚い。矢印は径脈先端部。

Fig. 1. Macroptery

- a. After removing elytra: the left and right hind wings extended from the metanotum and crossed each other partly overlapping, and they were folded at the rear. b. Hind wing: wing veins were hard and the oblongum was clearly recognizable; membrane was thick. The arrow points to the tip of the radius vein.

短翅型 I (棒状短翅)：前翅を除くと後胸背板に細長く棒状に退化した後翅が認められ (図 2-1a)、膜質部は消失し翅脈のうち径脈のみが棒状に残っていた (図 2-1b)。

短翅型 II (均等萎縮短翅)：上記の棒状とは異なり、後胸背板には小さく短く退化した後翅が認められ (図 2-2a)、後翅全体が均等に萎縮したタイプ (図 2-2b) であった。

短翅型 III (長め短翅)：膜質部が認められ翅として認識できる状態だが折りたたまれず伸びた状態で (図 2-3a)、全体に短く、矩形室はかろうじて確認できたが主要翅脈の発達は不完全であった (図 2-3b)。

最後に、翅二型・翅多型をあわせて 234 個体 (雌 127、雄 107 個体) について後翅の形態と後翅長を測定した。マルガタツヤヒラタゴミムシ (*Synuchus arcuaticollis*) (ナガゴミムシ亜科)：長翅個体が 96% (47/49 個体) と多く、短翅個体は 4% (2/49 個体) の翅二型であった (図 3-1)。長翅個体は、長翅型の種と異なり左右の後翅が交差しておらず (図 3-1-① a)、径脈の末端部から翅先までは長翅型に比べ短い (図 3-1-① b) 「短め長翅」であった。形態は長翅型に比べ、翅脈はどの脈も末端近くで不明瞭で、翅先は丸かった。また質感は薄く軟らかかった。短翅個体の後翅は非常に短く痕跡程度で、全体が均等に萎縮した「均等萎縮短翅」であった (図 3-1-②)。

クビナガゴモクムシ (*Oxycentrus argutoroides*) (ゴモクムシ亜科)：後翅全体が萎縮した「均等萎縮短翅」(図 3-2-① a、① b) が 98% (56/57 個体)、「長め短翅」(図 3-2-②) が 2% (1/57 個体) の翅二型であった。

コガシラナガゴミムシ (*Pterostichus microcephalus*) (ナガゴミムシ亜科)：「均等萎縮短翅」(図 3-3-① a、① b) が

96% (54/56 個体)、「長め短翅」(図 3-3-② a、② b) が 2% (1/56 個体)、発達した長翅個体 (図 3-3-③ a、③ b) が 2% (1/56 個体) の翅多型であった。長翅個体は、長翅型と同様に左右の後翅が一部交差して重なり (図 3-3-③ a)、膜質部があり径脈、中脈、後脈、肘脈、矩形室が認められ、翅先も発達していて径脈の末端部から翅先までは長翅型と同様に長かった (図 3-3-③ b)。

アトボシアオゴミムシ (*Chlaenius naeviger*) (アオゴミムシ亜科)：すべての個体が長翅であり、脈は硬く色彩もほぼ一定であったが、後翅の先端部分の形態に変異が認められる翅多型であった (図 3-4)。標準型、すなわち径脈の先端部から翅先までが長い長翅型と同様の形態 (図 3-4-①)、先端が丸い形態 (図 3-4-②)、先端が切れたような形態のもの (図 3-4-③) があつた。

後翅長と相対後翅長：長翅型と短翅型、二型・多型

オサムシ科 71 種とクビホソゴミムシ科 1 種 (2,925 個体：雌 1,361、雄 1,564 個体) の翅型、後翅長とその変動係数、相対後翅長 (体長比) を表 1 に示した。長翅個体 (長翅型と翅二型および多型の長翅) の相対後翅長の範囲は、0.58 ~ 1.18 であった。短翅個体 (短翅型と翅二型および多型の短翅) は 0.06 ~ 0.47 であった (表 1)。

長翅型 60 種 (2,621 個体) の相対後翅長の平均値は、0.64 ~ 1.18 であった (表 1)。後翅長の変動係数は、多くの種が 5% 前後と低い値を示し、雌雄ともに 10% を超えた種はなかった (表 1)。

短翅型 8 種 (70 個体) の相対後翅長の平均値は、0.10 ~ 0.47 であった (表 1)。後翅長の変動係数は、「均等萎縮短翅」(図 3-3-① a、① b) が

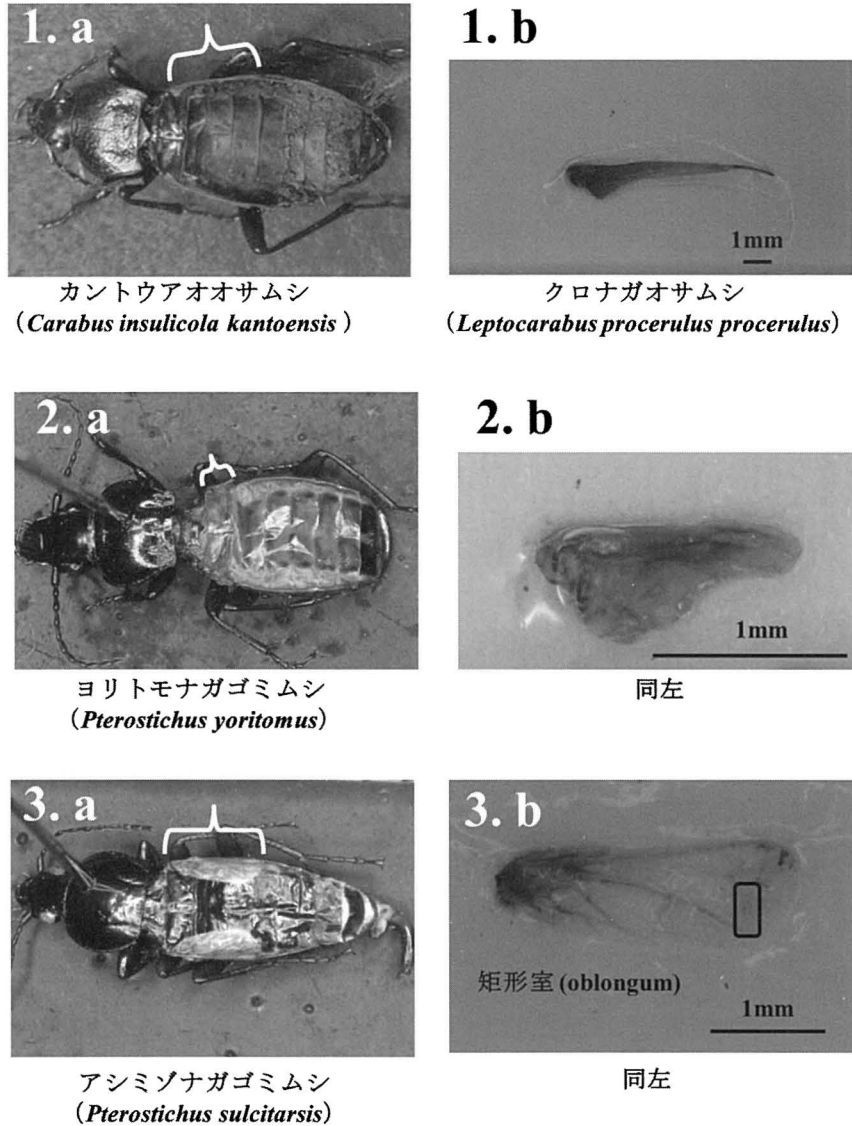


図2. 短翅型

1. 短翅型 I (棒状短翅)

a. 前翅を取り除いた状態：細長く棒状に退化した後翅。b. 後翅形態：膜質部が消失し径脈のみが残っている

2. 短翅型 II (均等萎縮短翅)

a. 前翅を取り除いた状態：小さく短く退化した後翅。b. 後翅形態：全体が均等に萎縮している。

3. 短翅型 III (長め短翅)

a. 前翅を取り除いた状態：膜質部が認められ翅として認識できる状態だが、折りたたまれず伸びた状態。b. 後翅形態：主要翅脈は不完全であったが、矩形室はかろうじて確認できる。

Fig. 2. Brachyptery

1. Brachyptery I (Stick-shaped brachyptery)

a. After removing elytra: hind wings degenerated into stick-shaped ones. b. Hind wing: no more wing membrane remained, and only radius vein remained like a stick.

2. Brachyptery II (Shrunken brachyptery)

a. After removing elytra: hind wings degenerated small and short. b. Hind wing: shrunk entirely and uniformly.

3. Brachyptery III (Elongated brachyptery)

a. After removing elytra: wing membrane was recognizable, but the wings were short and stretched without folding. b. Hind wing: wing veins underdeveloped, the oblongum can be barely recognizable.

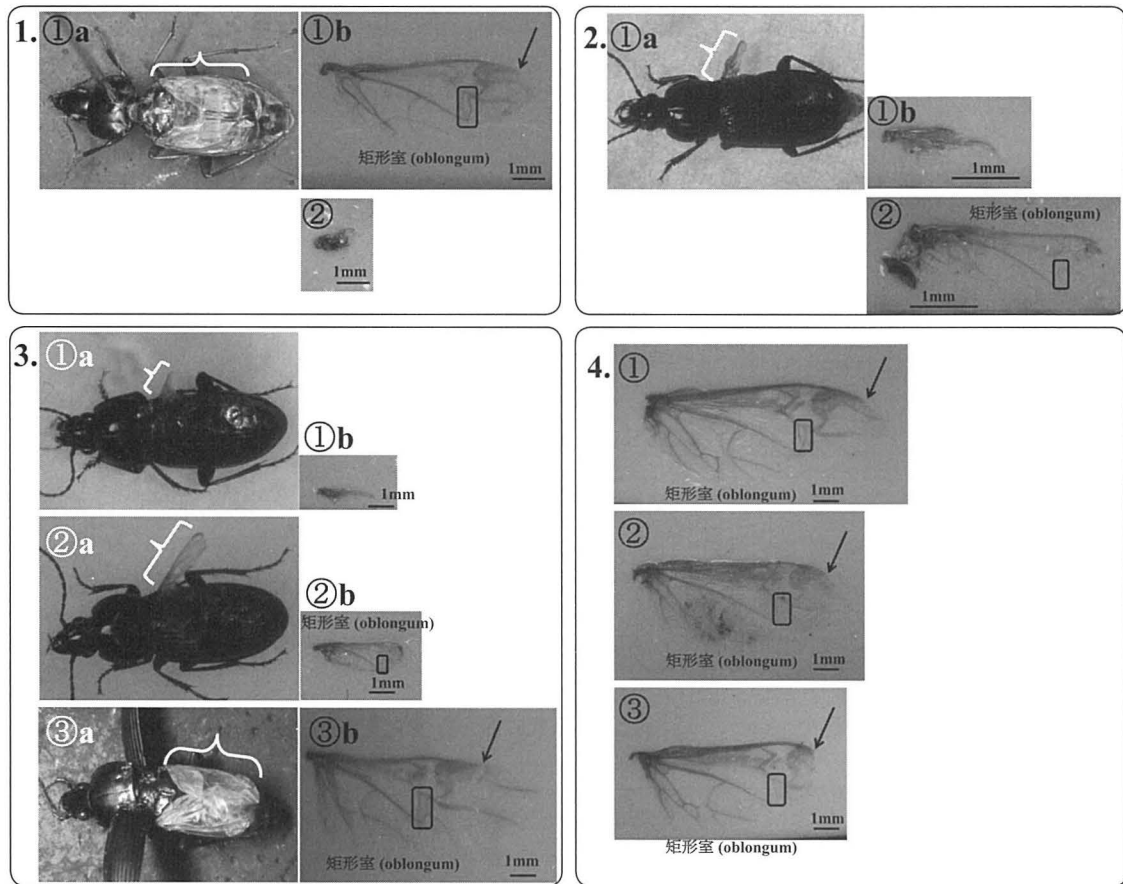


図3. 翅二型・多型

1. マルガタツヤヒラタゴミムシ (*Synuchus arcuaticollis*)。①短め長翅 (高頻度に出現)。a. 前翅を取り除いた状態：左右の後翅は重なっていない。b. 後翅形態：矩形室は認められるが、翅脈は軟らかく末端近くで不明瞭となり、色彩は薄い。膜質部は薄く、翅先は丸い。矢印は径脈先端部。②均等萎縮短翅 (低頻度に出現)。a. 後翅形態：非常に短く痕跡程度で、全体が均等に委縮している。
2. クビナガゴモクムシ (*Oxycentrus argutoroides*)。①均等萎縮短翅 (高頻度に出現)。a. b. 全体が均等に委縮している。②長め短翅 (低頻度に出現)。a. 膜質部はあるが全体に短い。主要翅脈は不完全であるが、矩形室はかろうじて確認できる。
3. コガシラナゴミムシ (*Pterostichus microcephalus*)。①均等萎縮短翅 (高頻度に出現)。a. b. 全体が均等に委縮している。②長め短翅 (低頻度に出現)。a. b. 膜質部はあるが全体に短い。主要翅脈は不完全であるが、矩形室はかろうじて確認できる。③長翅 (低頻度に出現)。a. 前翅を取り除いた状態：後胸背板から伸びた左右の後翅が一部交差して重なっており、後方で折りたたまれている。b. 後翅形態：翅脈は硬く矩形室が認められ、膜質部は厚い。矢印は径脈先端部。
4. アトボシアオゴミムシ (*Chlaenius naeviger*)。後翅先端部の形態に変異があり、①正常型 (長翅型と同様の形態)、②先端が丸い、③先端が欠ける。矢印は径脈先端部。

Fig. 3. Wing dimorphism and polymorphism

1. *Synuchus arcuaticollis*. ① Shortened macroptery (highly frequent). a. After removing elytra: hind wings did not overlap. b. Hind wing: the oblongum was clearly recognizable, however, wing veins were soft and somewhat discolored fading toward the end. Wing membrane was thin and the wingtip was rounded. The arrow points to the tip of the radius vein. ② Shrunk brachyptery (infrequent). a. Hind wings: very short, shrunk entirely and uniformly.
2. *Oxycentrus argutoroides*. ① Shrunk brachyptery (highly frequent). a. b. The wing shrunk entirely and uniformly. ② Elongated brachyptery (infrequent). a. Wing membrane was recognizable, but wing veins underdeveloped. The oblongum can be barely recognizable.
3. *Pterostichus microcephalus*. ① Shrunk brachyptery (highly frequent). a. b. The wing shrunk entirely and uniformly. ② Elongated brachyptery (infrequent). a. b. Wing membrane was recognizable, but wing veins underdeveloped. The oblongum can be barely recognizable. ③ Macroptery (infrequent). a. After removing elytra: the left and right hind wings extended from the metanotum and crossed each other partly overlapping, and they were folded at the rear. b. Hind wing: wing veins were hard and the oblongum was clearly recognizable; membrane was thick. The arrow points to the tip of the radius vein.
4. *Chlaenius naeviger*. Morphological variations observed in the apical part of hind wings. ① Normal type (morphology similar to macroptery), ② Wingtip was rounded, ③ Wingtip was missing. The arrow points to the tip of the radius vein.

縮短翅」のアカガネオオゴミムシ (*Trigonognatha cuprescens*) とヨリトモナガゴミムシ (*Pterostichus yoritomus*) が約 20% と約 10%、「長め短翅」のアシミゾナガゴミムシ (*P. sulcitaris*) が約 10% であった (表 1)。

翅二型 2 種と翅多型 2 種 (234 個体) については以下の通りであった。

マルガタツヤヒラタゴミムシ (ナガゴミムシ亜科) : 「短め長翅」が優占 (96%) するマルガタツヤヒラタゴミムシの長翅個体の相対後翅長の平均値は、0.58 であった。短翅個体は、0.079 と短翅型の種の最小値より低い値を示した (表 1)。「短め長翅」の後翅長の変動係数は、雌が 11.96、雄が 9.66 であった (表 1)。

クビナガゴモクムシ (ゴモクムシ亜科) : 「均等萎縮短翅」が優占 (98%) するクビナガゴモクムシの短翅個体の相対後翅長の平均値は、0.22 であった。膜質部が認められる「長め短翅」は、0.32 であった (表 1)。短翅の後翅長の変動係数は、雌が 18.18、雄が 26.73 であった (表 1)。

コガシラナガゴミムシ (ナガゴミムシ亜科) : 「均等萎縮短翅」が優占 (96%) するコガシラナガゴミムシの短翅個体の相対後翅長の平均値は、0.20 であった。膜質部が認められる「長め短翅」は 0.38、発達した後翅を持つ長翅個体は 0.90 であった (表 1)。短翅の後翅長の変動係数は、雌が 14.41、雄が 15.91 であった (表 1)。

アトボシアオゴミムシ (アオゴミムシ亜科) : 長翅が 100% で、後翅先端の形態に変異がみられたアトボシアオゴミムシの相対後翅長の平均値は、0.59 であった。後翅長の変動係数は、雌が 10.36、雄が 9.95 であった (表 1)。

体長

オサムシ科 77 種とクビホソゴミムシ科 1 種を測定し、雌雄それぞれの平均値を示した (表 2)。平均値の範囲は、3.80 ~ 35.47 mm であった。5 亜科別では、オサムシ亜科では 17.21 ~ 35.47 mm で 6 種とも大型、ナガゴミムシ亜科は 7.95 ~ 22.52 mm で小型が 20%、中型が 50%、大型が 30% であった。マルガタゴミムシ亜科は 8.50 ~ 20.11 mm で小型が 60% で中型と大型がそれぞれ 20%、ゴモクムシ亜科は 3.80 ~ 21.30 mm で小型と中型がそれぞれ 48%、大型が 4%、アオゴミムシ亜科は 10.93 ~ 23.21 mm で中型が 91% で大型が 9% だった (表 2)。

雌雄ともに測定値が得られた 52 種のうち、雌が雄より大きい種は 38 種 (18 種は有意、11 種は有意でない、9 種は検定せず)、雄が大きい種は 14 種 (1 種が有意、7 種が有意でない、6 種は検定せず) であった (表 2)。

各亜科の後翅の特徴と飛翔性

主要 5 亜科について、相対後翅長 (前述、表 1) を亜科ごとに降順で並べ、それぞれ後翅形質と飛翔性をみた (表 3)。

オサムシ亜科 : 5 種中 4 種が短翅型で、空中トラップで捕獲された種はなかった (表 3)。短翅 4 種のうちカントウアオオサムシとクロナガオサムシは「棒状短翅」(図 2-1) で、ヒメマイマイカブリ (*Damaster blaptoides oxuroides*) とセアカオサムシ (*Hemicarabus tuberculatus*) は「均等萎縮短翅」(図 2-2) であった。飛翔筋は、クロナガオサムシとカントウアオオサムシで調べたが、両者とも無かった (表 3)。

ナガゴミムシ亜科 : 19 種中 4 種が短翅型でそのうち 3 種がナガゴミムシ属 (*Pterostichus*) であった (表 3)。13 種が長翅型で、翅二型が 1 種 (図 3-1)、翅多型が 1 種 (図 3-3) であった。長翅種のうち、相対後翅長が大きい前半の 4 種は、空中トラップでの捕獲個体があり飛翔の可能性があった (表 3)。中間に位置するオオゴミムシ (*Lesticus magnus*) は、空中トラップでの捕獲個体はないものの解剖した 41 個体中 1 個体に飛翔筋が認められた (表 3)。翅多型を示したコガシラナガゴミムシの長翅個体は、飛翔筋が認められなかった。短翅型の 4 種のうち、アカガネオオゴミムシ (*Trigonognatha cuprescens*) とヨリトモナガゴミムシ、オオクロナガゴミムシ (*Pterostichus prolongatus*) は、全体が均等に萎縮した「均等萎縮短翅」(図 2-2) であった (表 3)。このうちアカガネオオゴミムシの後翅長の変動係数は 20 前後と高く、前翅が癒着している個体があった。「長め短翅」(図 2-3、アシミゾナガゴミムシ) も存在した (表 3)。ツヤヒラタゴミムシ属 (*Synuchus*) の 4 種のうち、翅二型を示したマルガタツヤヒラタゴミムシの「短め長翅」の翅先は丸かった (図 3-1)、他の 3 種 (オオクロツヤヒラタゴミムシ (*Synuchus nitidus*)、クロツヤヒラタゴミムシ (*S. cycloderous*)、ヒメツヤヒラタゴミムシ (*S. dulcigradus*)) は長翅型 (表 3) で翅先は丸くなかった。但し、この 3 種は、他の長翅型種が翅脈は硬く、膜質部は厚いのと比べると、翅脈は軟らかく膜質部は薄い軟弱長翅であった。この 3 種は種内での差が顕著で、翅脈が比較的硬い個体も認められた。さらに、色の濃淡も個体差が大きかった。

マルガタゴミムシ亜科 : 5 種中すべてが長翅型 (相対後翅長の平均値の範囲 0.71 ~ 0.93) であった (表 3)。5 種はマルガタゴミムシ属 (*Amara*) で、そのうち 4 種が空中トラップで捕獲された。残りの 1 種は、空中トラップでの捕獲個体はなかったが、飛翔筋が認められた (表 3)

表 2. 地表徘徊性甲虫類 78 種の雌雄の測定数、体長、標準偏差。

Table 2. Number of examined, body length and standard deviation (SD) for sex of 78 species of ground beetles.

Family (in Japanese)	Subfamily (in Japanese)	Species	Species in Japanese	No. examined		Body length (mean, mm)		Body size class †	SD		t test
				♀	♂	♀	♂		♀	♂	
Carabidae (オサムシ科)											
Carabinae (オサムシ亜科)											
		<i>Calosoma maximowiczii</i> (MORAWITZ)	クロカタビロオサムシ	0	1	-	28.74	L	-	-	
		<i>Carabus granulatus telluris</i> LEWIS	アカガネオサムシ	1	0	25.33	-	L	-	-	
		<i>Carabus insulicola kantoensis</i> ISHIKAWA et UJIIE	カントウアオオサムシ	600	715	29.08	27.70	L	1.12	1.03	♀ > ♂ ***
		<i>Leptocarabus procerulus procerulus</i> (CHAUDOIR)	クロナガオサムシ	323	324	31.31	29.84	L	1.16	1.98	♀ > ♂ ***
		<i>Hemicarabus tuberculatus</i> (DEJEAN et BOISDUVAL)	セアカオサムシ	2	2	17.87	17.21	L	-	-	NS
		<i>Damaster blaptoides oxuroides</i> SCHAUM	ヒメマイマイカブリ	2	11	32.98	35.47	L	-	1.50	NS
Scaritinae (ヒョウタンゴミムシ亜科)											
		<i>Clivina niponensis</i> BATES	ヒメヒョウタンゴミムシ	1	0	5.26	-	S	-	-	
Pterobinae (ヌレチゴミムシ亜科)											
		<i>Archipatrobus flavipes</i> (MOTSCHULSKY)	キアシヌレチゴミムシ	1	1	14.96	13.81	M	-	-	
Pterostichinae (ナガゴミムシ亜科)											
		<i>Cosmodiscus platynotus</i> (BATES)	ヒラタマルゴミムシ	1	2	8.55	8.58	S	-	-	
		<i>Trigonognatha coreana</i> (TSCHITSCHÉRINE)	ムラサキオオゴミムシ	0	2	-	18.32	L	-	-	
		<i>Trigonognatha cuprescens</i> MOTSCHULSKY	アカガネオオゴミムシ	13	33	20.80	19.77	L	0.79	0.72	♀ > ♂ ***
		<i>Lesticus magnus</i> (MOTSCHULSKY)	オオゴミムシ	79	265	22.52	21.36	L	1.01	0.96	♀ > ♂ ***
		<i>Trigonotoma lewisii</i> BATES	ルイスオオゴミムシ	19	12	17.16	17.19	L	1.00	0.59	NS
		<i>Pterostichus planicollis</i> (MOTSCHULSKY)	キンナガゴミムシ	1	0	13.09	-	M	-	-	
		<i>Pterostichus sulcitaris</i> MORAWITZ	アシミヅナガゴミムシ	0	2	-	7.95	S	-	0.28	
		<i>Pterostichus yoritomus</i> BATES	ヨリトモナガゴミムシ	3	7	12.45	12.25	M	0.25	0.53	NS
		<i>Pterostichus fortis</i> MORAWITZ	オオナガゴミムシ	1	0	20.35	-	L	-	-	
		<i>Pterostichus prolongatus</i> MORAWITZ	オオクロナガゴミムシ	1	2	16.74	16.09	M	-	-	
		<i>Pterostichus microcephalus</i> (MOTSCHULSKY)	コガシラナガゴミムシ	27	18	10.24	10.21	M	0.48	0.25	NS
		<i>Pterostichus polygenus</i> BATES	ニッコウヒメナガゴミムシ	1	1	10.20	10.18	M	-	-	
		<i>Platynus magnus</i> (BATES)	オオヒラタゴミムシ	1	0	15.87	-	M	-	-	
		<i>Colpodes japonicus</i> (MOTSCHULSKY)	ハラアカモリヒラタゴミムシ	3	0	11.96	-	M	0.42	-	
		<i>Colpodes elainus</i> BATES	ヤセモリヒラタゴミムシ	1	0	11.80	-	M	-	-	
		<i>Dolichus halensis</i> (SCHALLER)	セアカヒラタゴミムシ	50	75	17.44	16.57	L	1.31	1.28	♀ > ♂ ***
		<i>Synuchus nitidus</i> (MOTSCHULSKY)	オオクロツヤヒラタゴミムシ	128	184	14.99	14.29	M	0.80	0.71	♀ > ♂ ***
		<i>Synuchus cycloderus</i> (BATES)	クロツヤヒラタゴミムシ	501	423	14.10	13.42	M	0.60	0.51	♀ > ♂ ***
		<i>Synuchus dulcigradus</i> (BATES)	ヒメツヤヒラタゴミムシ	20	18	9.49	9.25	S	0.70	0.29	NS
		<i>Synuchus arcuaticollis</i> (MOTSCHULSKY)	マルガタツヤヒラタゴミムシ	14	20	9.72	9.82	S	0.68	0.45	NS

表2 続き

Family (in Japanese)	Subfamily (in Japanese)	Species	Species in Japanese	No. examined		Body length (mean, mm)		Body size class †	SD		t test
				♀	♂	♀	♂		♀	♂	
Zabrinae (マルガタゴミムシ亜科)											
		<i>Amara congrua</i> MORAWITZ	ニセマルガタゴミムシ	10	7	8.72	8.90	S	0.58	0.31	NS
		<i>Amara chalcites</i> DEJEAN	マルガタゴミムシ	4	1	8.69	9.48	S	0.72	-	
		<i>Amara simplicidens</i> MORAWITZ	コマルガタゴミムシ	20	10	9.07	8.50	S	0.35	0.37	♀ > ♂ ***
		<i>Amara macronota ovalipennis</i> JEDLIČKA	ナガマルガタゴミムシ	8	6	12.54	12.37	M	0.32	0.40	NS
		<i>Amara gigantea</i> (MOTSCHULSKY)	オオマルガタゴミムシ	3	1	20.11	18.31	L	-	-	
Harpalinae (ゴモクムシ亜科)											
		<i>Anisodactylus signatus</i> (PANZER)	ゴミムシ	2	1	12.45	12.66	M	0.40	-	
		<i>Anisodactylus punctatipennis</i> MORAWITZ	ホシボシゴミムシ	8	5	11.79	11.18	M	0.45	0.87	NS
		<i>Anisodactylus sadoensis</i> SCHAUBERGER	オオホシボシゴミムシ	5	8	12.16	12.50	M	0.82	0.65	NS
		<i>Anisodactylus tricuspидatus</i> MORAWITZ	ヒメゴミムシ	1	0	13.33	-	M	-	-	
		<i>Harpalus capito</i> MORAWITZ	オオゴモクムシ	11	19	21.30	20.13	L	1.40	1.03	♀ > ♂ *
		<i>Harpalus jureceki</i> (JELIČKA)	ヒメケゴモクムシ	11	13	11.42	11.05	M	0.60	0.52	NS
		<i>Harpalus griseus</i> (PANZER)	ケウスゴモクムシ	22	32	11.35	10.65	M	0.84	0.66	♀ > ♂ **
		<i>Harpalus eous</i> TSCHITSCHÉRINE	オオズケゴモクムシ	34	36	13.43	12.86	M	0.87	0.65	♀ > ♂ **
		<i>Harpalus tridens</i> MORAWITZ	コゴモクムシ	56	101	12.41	11.71	M	0.74	0.61	♀ > ♂ ***
		<i>Harpalus sinicus</i> HOPE	ウスアカクログモクムシ	7	5	13.50	12.74	M	0.94	0.61	NS
		<i>Harpalus niigatanus</i> SCHAUBERGER	クロゴモクムシ	3	10	12.61	12.45	M	0.50	0.69	NS
		<i>Harpalus chalcentus</i> BATES	ツヤアオゴモクムシ	0	1	-	10.18	M	-	-	
		<i>Harpalus crates</i> BATES	チョウセンゴモクムシ	0	1	-	13.20	M	-	-	
		<i>Harpalus bungii</i> CHAUDOIR	マルガタゴモクムシ	2	0	8.19	-	S	-	-	
		<i>Harpalus tinctulus</i> BATES	アカアシマルガタゴモクムシ	1	2	7.47	6.71	S	-	-	
		<i>Harpalus discrepans</i> MORAWITZ	ハコダテゴモクムシ	56	38	11.51	11.06	M	0.74	0.60	♀ > ♂ **
		<i>Oxycentrus argutoroides</i> (BATES)	クビナガゴモクムシ	35	22	7.97	7.88	S	0.38	0.39	NS
		<i>Trichotichnus lucidus</i> (MORAWITZ)	ハネグロツヤゴモクムシ	1	2	6.83	6.94	S	-	-	
		<i>Trichotichnus nipponicus</i> HABU	オオイクビツヤゴモクムシ	0	1	-	8.48	S	-	-	
		<i>Trichotichnus congruus</i> (MOTSCHULSKY)	ヒメツヤゴモクムシ	2	1	7.28	7.75	S	-	-	
		<i>Trichotichnus longitarsis</i> MORAWITZ	クビアカツヤゴモクムシ	1	0	10.00	-	S	-	-	
		<i>Bradycellus subditus</i> (LEWIS)	コクロヒメゴモクムシ	0	1	-	4.47	S	-	-	
		<i>Acupalpus inornatus</i> BATES	キイロチビゴモクムシ	3	0	3.80	-	S	0.44	-	
		<i>Anthracus horni</i> (ANDREWES)	ムネミゾチビゴモクムシ	1	0	4.10	-	S	-	-	
		<i>Stenolophus fulvicornis</i> BATES	マメゴモクムシ	0	1	-	4.82	S	-	-	
		<i>Stenolophus quinquepustulatus</i> (WIEDEMANN)	イツホシマメゴモクムシ	0	1	-	6.07	S	-	-	
		<i>Anoplogenus cyanescens</i> (HOPE)	キベリゴモクムシ	0	1	-	8.70	S	-	-	

表2 続き

Family (in Japanese)	Subfamily (in Japanese)	Species	Species in Japanese	No. examined		Body length (mean, mm)		Body size class †	SD		t test
				♀	♂	♀	♂		♀	♂	
Licininae (スナハラゴミムシ亜科)											
		<i>Diplocheila zeelandica</i> (REDTENBACHER)	オオスナハラゴミムシ	10	10	21.71	20.95	L	1.18	2.08	NS
Callistinae (アオゴミムシ亜科)											
		<i>Haplochlaenius costiger</i> (CHAUDOIR)	スジアオゴミムシ	24	24	22.36	23.21	L	0.76	0.82	♀ < ♂ ***
		<i>Chlaenius deliciolus</i> BATES	ヒトツメアオゴミムシ	1	0	10.93	-	M	-	-	
		<i>Chlaenius variicornis</i> MORAWITZ	コガシラアオゴミムシ	3	3	13.75	13.22	M	0.06	0.13	♀ > ♂ **
		<i>Chlaenius circumdatus</i> BRULLÉ	コキベリアオゴミムシ	2	1	15.14	14.88	M	-	-	
		<i>Chlaenius pallipes</i> GEBLER	アオゴミムシ	2	1	14.21	14.09	M	-	-	
		<i>Chlaenius abstersus</i> BATES	アカガネアオゴミムシ	1	0	14.30	-	M			
		<i>Chlaenius tetragonoderus</i> CHAUDOIR	ムナビロアトボシアオゴミムシ	1	4	13.33	12.63	M	-	0.41	
		<i>Chlaenius virgulifer</i> CHAUDOIR	アトワアオゴミムシ	7	6	13.80	14.33	M	0.56	0.43	NS
		<i>Chlaenius micans</i> (FABRICIUS)	オオアトボシアオゴミムシ	5	3	16.40	15.68	M	0.52	0.02	♀ > ♂ *
		<i>Chlaenius naeviger</i> MORAWITZ	アトボシアオゴミムシ	39	33	14.62	14.01	M	0.59	0.50	♀ > ♂ ***
		<i>Chlaenius posticalis</i> MOTSCHULSKY	キボシアオゴミムシ	15	15	13.99	13.42	M	0.67	0.41	♀ > ♂ **
Cyclosominae (トゲアトキリゴミムシ亜科)											
		<i>Aephmidius adelioides</i> (MACLEAY)	トゲアトキリゴミムシ	15	15	6.76	6.28	S	0.54	0.34	♀ > ♂ **
Lebiinae (アトキリゴミムシ亜科)											
		<i>Pseudomenarus flavomaculatus</i> SHIBATA	マルバネアトキリゴミムシ	0	1	-	5.98	S	-	-	
		<i>Calleida onoha</i> BATES	アオアトキリゴミムシ	1	1	8.18	7.45	S	-	-	
		<i>Calleida lepida</i> REDTENBACHER	キガシラアオアトキリゴミムシ	0	1	-	10.05	M	-	-	
Zuphiinae (スジバネゴミムシ亜科)											
		<i>Planetes puncticeps</i> ANDREWES	フタホシスジバネゴミムシ	1	1	13.46	12.97	M	-	-	
Brachinidae (クビホソゴミムシ科)											
		<i>Brachinus scotomedes</i> REDTENBACHER	オオホソクビゴミムシ	50	41	15.75	15.97	M	1.20	0.75	NS
Total no. of examined				2,278	2,605						

† S ≤ 10mm < M ≤ 17mm < L, *p < 0.05, **p < 0.01, ***p < 0.001, NS: non-significant

ことより、5種すべてに飛翔の可能性がある。

ゴモクムシ亜科：24種中23種が長翅型（相対後翅長の平均値の範囲0.74～1.18）で（表3）、1種が翅二型を示した（図3-2、表3）。10種が空中トラップで捕獲され、1種は空中トラップでの捕獲個体はないものの解剖した結果、飛翔筋が認められた（表3）。この飛翔可能性の高い11種のうち、ゴモクムシ属（*Harpalus*）が8種を占め、残り3種のみが他の属であった（表3）。長翅型のハコダテゴモクムシ（*Harpalus discrepans*）は、ピットフォールで264個体と多数捕獲されたが、空中トラップでの捕獲個体はなく、飛翔筋も認められなかった（表3）。

アオゴミムシ亜科：10種中9種が長翅型（相対後翅長の平均値の範囲0.59～0.94）で（表3）、アトボシアオゴミムシが後翅先端に変異を示す翅多型であった（図3-4、表3）。3種が空中トラップで捕獲され同時に飛翔筋も認められ、2種は空中トラップでの捕獲個体はないものの解剖した結果飛翔筋が認められた（表3）。この飛翔性の高い5種は、アオゴミムシ属（*Chlaenius*）であった。

翅型と生息環境

里山大青田の森の拡大調査（2011年と2012年）において、51種（5,069個体）が捕獲された。生息地別では、樹林地で35種（2,462個体）、笹藪で35種（1,418個体）、草地で43種（1,189個体）であった（表1）。短翅型の種は、樹林地で7種（本生息地での出現種の20%）、笹藪で5種（同14%）、草地で5種（同12%）となり、樹林地で比率が高かった。一方、長翅型種は、樹林地で24種（出現種の69%）、笹藪で26種（同74%）、草地で34種（同79%）となり、草地で比率が高かった（表1）。二型・多型の4種は、樹林地、笹藪、草地のすべてに出現した。コガシラナガゴミムシは、短翅型の「均等萎縮短翅」が優占する多型を示し、長翅型は草地で出現した（表1）。

森林公園では、41種（3,836個体）が捕獲された。そのうち翅型が判明した37種（3,807個体）では、短翅型種は6種（37種中16%）、長翅型種は27種（同73%）、二型・多型は4種であった。

考 察

後翅の形態：長翅型と短翅型、二型・多型

地表徘徊性甲虫類の後翅のうち、主要翅脈と矩形室を備えているものが長翅型とみなせる。一般に昆虫は長翅のものは飛翔するが、地表徘徊性甲虫類の場合、長翅型であっても必ずしも飛翔性があるとは限らない（e.g.

Thiele 1977；Matalin 2003；渋谷ほか 2017b）。また、地表徘徊性のため実際の飛翔観察や、空中トラップで捕獲できる頻度が低く飛翔性を調べるのは容易ではない。さらに、飛翔性のある種でも飛翔筋の溶解によって一時期のみしか飛翔できない種も多い（Matalin 2003；渋谷ほか 2017b）。そこで、飛翔力は相対後翅長と正の相関があるとされている（Thiele 1977；渋谷ほか 2017a, 2017b）ことから、飛翔性の指標として相対後翅長を検討した。*Pterostichus oblongopunctatus* と *P. angustatus* はともに長翅型の種であるが、前者の相対後翅長が0.68であるのに対して後者は0.94となり、実際の飛翔が確認されているのは後者のみである（Paarmann 1966；Thiele 1977）。またコゴモクムシ（*Harpalus tridens*）とクロツヤヒラタゴミムシ（*Synuchus cycloderous*）はともに長翅型だが、前者は飛翔筋を保持しており飛翔する種（渋谷ほか 2017b）、後者は飛翔しない種（渋谷ほか 2017a）と考えられている。本研究では、コゴモクムシの相対後翅長が0.87でクロツヤヒラタゴミムシが0.74であった。これらから飛翔性を検討すると、0.9以上の種はその可能性が高く、0.75以下は低いと考えられる。ただし、自力での飛翔はないとしても長翅型の種は後翅を広げて飛ばされる可能性がある（Thiele 1977；渋谷ほか 2017a）、相対後翅長だけでなく後翅形態の情報はきわめて重要である。長翅型の後翅長の変動係数は、多くの種が5%前後と低い値であった。

次に、地表徘徊性甲虫類の短翅型は、後翅が細長く棒状に退化した「棒状短翅」と、全体が均等に萎縮した「均等萎縮短翅」、そして「長め短翅」の3つのタイプに分類できることが判った。これまでの地表徘徊性甲虫類の研究においては、国内外ともに後翅が縮小退化したものは一括して短翅として扱っていた（e.g. Thiele 1977；Yamashita et al. 2006；Jelaska and Durbešić 2009；Kotze et al. 2011）が、長翅から短翅への進化の過程を明らかにするうえで、その形態は非常に重要であり、少なくとも上記の3タイプは今後区別されるべきだろう。短翅型の後翅長の変動係数は、長翅型とは異なり、約10%～20%と高くばらつきが大きかった。

最後に、翅二型・多型であるが、これまで、地表徘徊性甲虫類の翅多型はほとんど報告されておらず、また翅二型に関しては、短翅と発達した長翅が混在する二型のみが報告されていた（e.g. Den Boer 1970；Aukema 1990, 1995；Yamashita et al. 2006）。これに対して本研究では、1) 長め短翅、2) 短め長翅、3) 後翅先端の変異が認められた。コガシラナガゴミムシは、発達した長翅と「均等萎縮短翅」の他に、「長めの短翅」が出現した。クビナガゴモクムシ

表 3. 地表徘徊性甲虫類 5 亜科の後翅と飛翔形質。

Table 3. Hind wing traits and flying capabilities in five subfamilies of ground beetles.

Subfamily (in Japanese)	Species	Species in Japanese	Hind wing traits		Wing morph*	Flying traits		
			Length ratio wing/body			No. with flight muscles/no. of dissected	Number of individuals caught by aerial versus pitfall traps	
			♀	♂			Aerial	Pitfall
Carabinae (オサムシ亜科)								
	<i>Calosoma maximowiczii</i> (MORAWITZ)	クロカタビロオサムシ	-	0.84	M	Not dissected	0	0
	<i>Carabus insulicola kantoensis</i> ISHIKAWA et UJIE	カントウアオオサムシ	0.33	-	B (I)	0/10	0	1,023
	<i>Leptocarabus procerulus procerulus</i> (CHAUDOIR)	クロナガオサムシ	0.29	0.47	B (I)	0/10	0	173
	<i>Damaster blaptoides oxuroides</i> SCHAUM	ヒメマイマイカブリ	0.19	-	B (II)	Not dissected	0	6
	<i>Hemicarabus tuberculatus</i> (DEJEAN et BOISDUVAL)	セアカオサムシ	0.14	0.18	B (II)	Not dissected	0	0
Pterostichinae (ナガゴミムシ亜科)								
	<i>Colpodes japonicus</i> (MOTSCHULSKY)	ハラアカモリヒラタゴミムシ	1.06	-	M	Not dissected	3	0
	<i>Cosmodiscus platynotus</i> (BATES)	ヒラタマルゴミムシ	-	1.06	M	Not dissected	1	4
	<i>Platynus magnus</i> (BATES)	オオヒラタゴミムシ	0.96	-	M	1/1	1	0
	<i>Colpodes elainus</i> BATES	ヤセモリヒラタゴミムシ	0.95	-	M	Not dissected	1	0
	<i>Pterostichus planicollis</i> (MOTSCHULSKY)	キンナガゴミムシ	0.84	-	M	Not dissected	0	1
	<i>Dolichus halensis</i> (SCHALLER)	セアカヒラタゴミムシ	0.83	0.84	M	Not dissected	0	4
	<i>Trigonognatha coreana</i> (TSCHITSCHÉRINE)	ムラサキオオゴミムシ	-	0.82	M	Not dissected	0	0
	<i>Trigonotoma lewisii</i> BATES	ルイスオオゴミムシ	0.80	0.80	M	0/1	0	10
	<i>Pterostichus fortis</i> MORAWITZ	オオナガゴミムシ	0.77	-	M	Not dissected	0	0
	<i>Synuchus cycloderus</i> (BATES)	クロツヤヒラタゴミムシ	0.74	0.76	M	0/142	0	1,272
	<i>Synuchus dulcigradus</i> (BATES)	ヒメツヤヒラタゴミムシ	0.73	0.78	M	0/10	0	38
	<i>Lesticus magnus</i> (MOTSCHULSKY)	オオゴミムシ	0.70	0.71	M	1/41	0	172
	<i>Synuchus nitidus</i> (MOTSCHULSKY)	オオクロツヤヒラタゴミムシ	0.64	0.65	M	0/10	0	269
	<i>Pterostichus microcephalus</i> (MOTSCHULSKY)**	コガシラナガゴミムシ**	Refer to Table 1		B (II), B (III), M	0/10	0	75
	<i>Synuchus arcuaticollis</i> (MOTSCHULSKY)**	マルガタツヤヒラタゴミムシ**	Refer to Table 1		Ms, B (II)	0/10	0	22
	<i>Pterostichus sulcitaris</i> MORAWITZ	アシミゾナガゴミムシ	-	0.30	B (III)	Not dissected	0	1
	<i>Pterostichus prolongatus</i> MORAWITZ	オオクロナガゴミムシ	0.19	0.23	B (II)	Not dissected	0	0
	<i>Trigonognatha cuprescens</i> MOTSCHULSKY	アカガネオオゴミムシ	0.17	0.17	B (II)	Not dissected	0	19
	<i>Pterostichus yoritomus</i> BATES	ヨリトモナガゴミムシ	0.10	0.10	B (II)	Not dissected	0	23
Zabrinae (マルガタゴミムシ亜科)								
	<i>Amara gigantea</i> (MOTSCHULSKY)	オオマルガタゴミムシ	0.93	0.91	M	0.5/3	3	2
	<i>Amara congrua</i> MORAWITZ	ニセマルガタゴミムシ	0.90	0.88	M	1/1	0	70
	<i>Amara chalcites</i> DEJEAN	マルガタゴミムシ	0.90	0.91	M	1/3	5	6
	<i>Amara simplicidens</i> MORAWITZ	コマルガタゴミムシ	0.86	0.91	M	Not dissected	3	3
	<i>Amara macronota ovalipennis</i> JEDLIČKA	ナガマルガタゴミムシ	0.71	0.75	M	0/1	2	8
Harpalinae (ゴモクムシ亜科)								
	<i>Bradycellus subditus</i> (LEWIS)	コクロヒメゴモクムシ	-	1.18	M	Not dissected	5	0
	<i>Acupalpus inornatus</i> BATES	キイロチビゴモクムシ	1.12	-	M	Not dissected	4	0
	<i>Stenolophus quinquepustulatus</i> (WIEDEMANN)	イツホシマメゴモクムシ	-	1.11	M	Not dissected	0	0
	<i>Harpalus chalcatus</i> BATES	ツヤアオゴモクムシ	-	1.04	M	Not dissected	0	1

表3 続き

Subfamily (in Japanese)	Species	Species in Japanese	Hind wing traits		Wing morph*	Flying traits		
			Length ratio wing/body			No. with flight muscles/no. of dissected	Number of individuals caught by aerial versus pitfall traps	
			♀	♂			Aerial	Pitfall
	<i>Harpalus jureceki</i> (JELIČKA)	ヒメケゴモクムシ	0.98	0.99	M	0.5/1	9	7
	<i>Trichotichnus lucidus</i> (MORAWITZ)	ハネグロツヤゴモクムシ	0.98	-	M	Not dissected	0	3
	<i>Harpalus griseus</i> (PANZER)	ケウスゴモクムシ	0.97	1.00	M	21.5/28	19	6
	<i>Stenolophus fulvicornis</i> BATES	マメゴモクムシ	-	0.95	M	Not dissected	0	1
	<i>Anisodactylus signatus</i> (PANZER)	ゴミムシ	0.94	0.94	M	Not dissected	2	0
	<i>Harpalus eous</i> TSCHITSCHÉRINE	オオズケゴモクムシ	0.93	0.96	M	18.5/26	13	5
	<i>Harpalus sinicus</i> HOPE	ウスアカクロゴモクムシ	0.93	0.96	M	Not dissected	2	0
	<i>Anisodactylus punctatipennis</i> MORAWITZ	ホシボシゴミムシ	0.90	0.93	M	Not dissected	0	9
	<i>Harpalus tridens</i> MORAWITZ	コゴモクムシ	0.87	0.88	M	12.5/43	4	21
	<i>Harpalus niigatanus</i> SCHAUBERGER	クロゴモクムシ	0.87	0.87	M	2/2	5	4
	<i>Trichotichnus longitarsis</i> MORAWITZ	クビアカツヤゴモクムシ	0.86	-	M	Not dissected	0	0
	<i>Harpalus capito</i> MORAWITZ	オオゴモクムシ	0.86	0.90	M	Not dissected	3	3
	<i>Trichotichnus congruus</i> (MOTSCHULSKY)	ヒメツヤゴモクムシ	0.84	-	M	Not dissected	0	3
	<i>Harpalus bungii</i> CHAUDOIR	マルガタゴモクムシ	0.82	-	M	0.5/1	0	0
	<i>Anisodactylus sadoensis</i> SCHAUBERGER	オオホシボシゴミムシ	0.82	0.83	M	Not dissected	0	30
	<i>Trichotichnus nipponicus</i> HABU	オオイクビツヤゴモクムシ	-	0.79	M	Not dissected	0	1
	<i>Harpalus discrepans</i> MORAWITZ	ハコダテゴモクムシ	0.76	0.78	M	0/10	0	264
	<i>Harpalus tinctulus</i> BATES	アカアシマルガタゴモクムシ	0.76	0.75	M	Not dissected	0	3
	<i>Anisodactylus tricuspis</i> MORAWITZ	ヒメゴミムシ	0.74	-	M	Not dissected	0	1
	<i>Oxycentrus argutoroides</i> (BATES)**	クビナガゴモクムシ**	Refer to Table I		B (II), B (III)	0/1	0	35
Callistinae (アオゴミムシ亜科)								
	<i>Chlaenius circumdatus</i> BRULLÉ	コキベリアオゴミムシ	0.91	0.86	M	Not dissected	0	0
	<i>Chlaenius virgulifer</i> CHAUDOIR	アトワアオゴミムシ	0.89	0.87	M	1/6	0	6
	<i>Chlaenius micans</i> (FABRICIUS)	オオアトボシアオゴミムシ	0.88	0.94	M	1/4	1	7
	<i>Chlaenius tetragonoderus</i> CHAUDOIR	ムナビロアトボシアオゴミムシ	0.87	0.87	M	Not dissected	0	6
	<i>Chlaenius variicornis</i> MORAWITZ	コガシラアオゴミムシ	0.86	0.88	M	1/1	0	1
	<i>Haplochlaenius costiger</i> (CHAUDOIR)	スジアオゴミムシ	0.76	0.75	M	0/12	0	13
	<i>Chlaenius deliciolus</i> BATES	ヒトツメアオゴミムシ	0.76	-	M	Not dissected	0	0
	<i>Chlaenius pallipes</i> GEBLER	アオゴミムシ	0.73	0.82	M	Not dissected	0	3
	<i>Chlaenius posticalis</i> MOTSCHULSKY	キボシアオゴミムシ	0.70	0.70	M	2.5/6	3	10
	<i>Chlaenius naeviger</i> MORAWITZ**	アトボシアオゴミムシ**	0.59	0.61	M	2.5/26	1	88
Total number of catches							90	3,732

*Wing morphology: M - 長翅、Ms - 短め長翅、B (I) - 棒状短翅、B (II) - 均等萎縮短翅、B (III) - 長め短翅

** 翅二型・多型の種

*Wing morphology: M - Macropterous, Ms: Macropterous (shortened type), B (I) - Brachypterous (stick-shaped type), B (II) - Brachypterous (shrunk type), B (III) - Brachypterous (elongated type)

**wing di- or polymorphic species

は、「均等萎縮短翅」と「長め短翅」で長翅は出現しなかったが、Habu (1978) によると、まれに発達した長翅が出現する。これらから、本種もコガシラナガゴミムシ同様に3つの型が存在する翅多型と考えられる。マルガタツヤヒラタゴミムシは、「短め長翅」と「均等萎縮短翅」が認められたが、本種の長翅個体の翅脈は軟らかく末端近くで不明瞭で翅先は短く丸く(図3-1)、「発達した長翅」は1頭も認められなかった。最後に、アトボシアオゴミムシは、長翅であったが、その翅先端部に変異が認められた。既往研究では、明瞭に異なった2つのタイプ、すなわち「均等萎縮短翅」と発達した長翅が混在する翅二型が報告されているが、本研究ではその中間型が出現し、さらに翅二型だけでなく多型の種も確認できた。翅二型・多型の後翅長の変動係数は、約10%~20%と変異幅が大きく不安定であった。

今回の調査では、翅二型・多型が見つかった種は4種であったが、今後後翅形態の研究が進むに従い増加すると考えられる。実際、本研究ではクビナガゴモクムシは2つのタイプの後翅形態が認められたが、Habu (1978) によれば長翅個体もまれに出現するので、コガシラナガゴミムシ同様の翅多型である。またセアカオサムシは「均等萎縮短翅」のみ出現したが、長翅タイプもある翅二型である(Yamashita et al. 2006)。

翅型と環境要因

短翅型と長翅型について生息地別に出現した種を検討すると、短翅型の種は、樹林地で20%、笹藪で14%、草地で12%となり、樹林地で比率が高かった。一方、長翅型の種は、樹林地で69%、笹藪で74%、草地で79%となり、草地で比率が高かった。樹林地である森林公園では、短翅型の種は16%で、長翅型は73%であった。安定した環境では短翅型の種が、不安定な環境では長翅型の種が多く出現する傾向がある(e.g. Wagner and Liebherr 1992)。樹林地と草地を比較すると、地表面の温度および土壌水分量の変動幅は、樹林地に比べて草地的環境では大きい(e.g. Shibuya et al. 2008)。また、草地は季節で優占する草本の種が入れ替わり、枯死などによりバイオマス量も大きく変動するが、森林では優占する樹木の種やバイオマス量の変化が少ないため、樹林地は草地に比べ安定した環境といえる。

次に翅二型・多型について考察する。翅二型や多型は、生息環境の異質性に対応するために、移動型の長翅個体と定住型の短翅個体を種内に作り出す戦略と考えられる。

これまで、地表徘徊性甲虫類の後翅に関しては、短翅

型と長翅型、そしてその両者が混在して出現する翅二型が報告されている(e.g. Den Boer 1970; Aukema 1990, 1995)。すなわち、翅二型は短翅と発達した長翅の2つのタイプが混在するとしている(図4左)。これに対して本研究では、「長め短翅」や「翅先変異」、「短め長翅」が認められた(図4右)。これまで地表徘徊性甲虫類の後翅に関する研究は、主として長さの変異(e.g. Den Boer et al. 1980)に関するもので、形態に関する研究は少ない。日本においても、わずかにオサムシ亜科の後翅の形態報告がある程度である(稲泉 1966)。しかし、オサムシ亜科は短翅型が多いため、長翅型や翅二型・多型に関する情報が限られていた。また、本研究では後翅を分離して顕微鏡下で形態を測定したが、裸眼で観察した場合は、変異を見逃す可能性が高い。さらに、今回は測定を多数の個体で行ったことにより(72種2,925個体)、低頻度で出現する後翅タイプが発見できたと考えられる。例えば、前述のように、コガシラナガゴミムシは、後翅が退化とされている場合や(上野ほか 1985)、飛翔する種とされている場合がある(Fujita et al. 2008)。しかし、本研究の結果、後翅が均等に退化した「均等萎縮短翅」の比率が多いものの、発達した長翅や「長めの短翅」も確認されたため、本種が翅多型種であることが明らかになった。さらに、発達した長翅を保有していた個体においても、飛翔筋は確認できなかったので飛翔はしていないと考えられる。地表を主な生息場所とする地表徘徊性甲虫類の後翅は、あまり着目されてこなかったが、本研究によりさまざまな形態を保持する種が存在し、後翅の進化の過程を推測しうる可能性が示唆された。

次に、環境要因によって表現型が影響を受ける可能性を考察する。多くの翅二型性や翅多型性の昆虫では翅型の決定には遺伝的要因だけでなく環境要因が重要な役割を果たす(Roff 1986; 藤崎 1996; Zera and Denno 1997)。環境によって長翅と短翅の比率が逆転するならば、翅二型や多型種は環境指標種として有効かもしれない。Den Boer (1970) は、後翅二型の6種で長翅個体と短翅個体の比率を調査した結果、6種中5種は植林後まもない樹林地では長翅個体の比率が25~95%で、25年以上経過した樹林地では0.06~12%と減少し、1種のみが一定の出現比率であった。つまり、翅二型の5種については、生息環境によって長翅と短翅の比率が大きく変化し、安定した生息地の個体群は短翅個体が多くなった(Den Boer 1970)。

本研究の4種において、生息環境によって発現型の比率が大きく逆転するだろうか。Habu (1978) は、マルガ

タツヤヒラタゴミムシとクビナガゴモクムシについては、本研究と同様の傾向を報告している。コガシラナゴミムシは「均等萎縮短翅」が多く、まれに発達した長翅と「長め短翅」が認められた。上野ほか (1985) も本種の後翅は退化としていることより、短翅が高頻度であることがうかがえる。アトボシアオゴミムシの後翅先端の変異については報告がない。このように、4種中3種において、現時点では、既往研究でも本研究と同様の結果が報告されており、比率が逆転するほどの大きな変化はないかもしれない。但し、コガシラナゴミムシの長翅個体が、草地にのみ出現した点を考えると、今後草地的環境での調査が進むことにより、長翅個体の比率が増える可能性がある。

短翅化へのプロセス

飛翔の獲得は昆虫にとって進化的成功の大きな要因である。しかし、同時に飛翔には大きなエネルギーコストや移動に伴うリスクも代償として支払わなくてはならない。このように飛翔にコストを伴うことが、昆虫の短翅化という進化への主要な要因と考えられている。つまり、生息環境が安定し、移動の必要が減る場合に短翅化する (e.g. Roff 1986; Roff and Fairbairn 1991; 藤崎 1994a, 1996)。

翅二型や多型は多くの目にみられる広範な形質で独立に進化した普遍的な習性と考えられている (e.g. 藤崎ほか 2014)。すべての個体が短翅化せず長翅型も出現する一つの理由として生息環境が安定していても永続的ではなく、ある時点で移動することの方が適応度が高まるからだと考えられている (e.g. 藤崎 1994a)。

Den Boer et al. (1980) は地表徘徊性甲虫類の後翅の進化を長翅型を祖先型として、最終的に短翅型に至るまでの間に、まず翅多型、そして翅二型を経由するとみなしている (図5左)。これに対して、今回の結果から導いた仮説は図5右である。出発点は Den Boer et al. (1980) 同様に長翅型と考えた (図5右)。本研究では長翅型の種が83%と多く、さらにすべての亜科に出現しており、多くの種が長翅型の状態に留まっているといえよう。短翅化への過程では、翅二型や多型に出現する短翅個体は、「長め短翅」か全体が均等に退化した「均等萎縮短翅」のみで「棒状短翅」は出現しなかった。したがって「均等萎縮短翅型」は翅二型や多型と可逆的に発現する可能性があり、同じ短翅型であっても径脈のみ細長く残った棒状短翅型は不可逆的であり最終点と考えた (図5右)。この「棒状短翅」に相当する2種 (カントウアオオサムシ、クロナガオサムシ) はオサムシ亜科のみに存在し、これら

の種は不可逆的な短翅にまで到達していると考えられる。

5亜科の特徴

ここまでは、地表徘徊性甲虫類の後翅についてその種の系統を無視して横断的にみてきた。しかし、後翅退化やその関連形質は系統に依存するところも大きいと考えられるため、亜科による特徴を検討した。

オサムシ亜科: 80% (5種中4種) が短翅型で、長翅が1種おり、この長翅種は既往研究 (e.g. 鎌田 2005) から飛翔することがわかっている。短翅型のうち2種が後翅が細長く退化した「棒状短翅」で、このタイプはオサムシ亜科のみに存在した。もしこの「棒状短翅」が後翅退化の最終点であれば (前出)、オサムシ亜科には後翅に関して進化の最終点の種が存在するといえる。体長の平均値の範囲は、オサムシ亜科に属する種が最大で、すべての種が大型であり、本亜科は大型で後翅は退化している種が多いとみなせる。

ナガゴミムシ亜科: 約20% (19種中4種) が短翅型、約70% (13種) が長翅型、翅二型と多型がそれぞれ1種ずついた。アカガネオオゴミムシは「均等萎縮短翅」であったが、後翅長の変異係数が高く径脈の長さに変動が認められた。さらに前翅についても癒着した個体が存在しており、「棒状短翅」に向かっている可能性がある。ツヤヒラタゴミムシ属 *Synuchus* の4種のうち、3種は長翅型であったが、翅脈は軟らかく膜質部は薄い軟弱長翅であった。残りの1種マルガタツヤヒラタゴミムシは翅二型で、長翅個体は他の3種同様に軟弱長翅であることに加えて翅先が丸く短めで、発達した長翅個体はみられなかった。地表徘徊性甲虫類の翅二型として報告されているのは、発達した長翅個体と短翅個体が混在するタイプであるが (e.g. Den Boer 1970; Aukema 1990, 1995)、本種では発達した長翅型が出現せず、他の地域でも発達した長翅型が出現する可能性が低い (Habu 1978)。さらに他のツヤヒラタゴミムシ属の3種も現時点では長翅型としたが、後翅は軟弱であったので短翅化へ進んでいる可能性が考えられる。本亜科では、13種が長翅型であったが、そのうち相対後翅長が大きい上位4種は飛翔の可能性が高く、それ以外にも飛翔筋が認められた種が存在した。但し上述のごとくツヤヒラタゴミムシ属の長翅型3種は飛翔できない可能性がある。このように、ナガゴミムシ亜科には後翅や飛翔については様々なタイプ、すなわち長翅で飛翔する種、長翅だが飛翔が認められない種、後翅が多型の種、二型の種、そして短翅の種が存在した。唯一見られなかったのは、「棒状短翅」である。体長は、

既往研究(翅二型) Previous study (dimorphic species)	後翅の形態 Wing morphology	本研究(翅二型・多型) Our study (dimorphic/polymorphic species)		
		* <i>Pterostichus microcephalus</i> * <i>Oxycentrus argutoroides</i> *	* <i>Chlaenius naeviger</i>	* <i>Synuchus arcuaticollis</i>
●	長翅 Long wing	○	○	
	長翅(翅先丸) Long wing (wingtip round)		○	
	長翅(翅先無) Long wing (no wingtip)		○	
	長翅(短め) Long wing (shortened)			○
●	短翅(長め) Short wing (elongated)	○		
	短翅 Short wing (shrunken)	○		○
	短翅(棒状) Short wing (stick-shaped)			

図 4. 本研究での発見

左 既往研究 e.g. Den Boer 1970, Aukema 1990, 1995 での報告例：地表徘徊性甲虫類の翅二型は、均等萎縮短翅と長翅が混在する二型が報告されており (●)、翅多型はほとんど報告されていない。

右 本研究の結果：均等萎縮短翅と長翅に加え、長め短翅や翅先変異、短め長翅が認められ (○)、翅多型種の存在が明らかになった。*：クビナガゴモクムシ *Oxycentrus argutoroides* の長翅個体は Habu (1978) より。

Fig. 4. The new findings in our study

Left: Although wing dimorphism (shrunken short wing and long wing) had been already reported (e.g. Den Boer 1970, Aukema 1990, 1995) (●), there were few reports on the wing polymorphism of ground beetles.

Right: We have found elongated short wing, variations in the apical part of hind wings and the shortened long wing in addition to shrunken short wing and long wing (○); we also documented the existence of wing polymorphic species. *: Long wing individuals of *Oxycentrus argutoroides* from Habu (1978).

オサムシ亜科のように大型種だけでなく、小型、中型、大型のすべてのタイプが出現し、本亜科は5亜科の中で、飛翔性および体サイズともに最も多様性に富むといえる。マルガタゴミムシ亜科：長翅型が100%であり、さらにすべての種に飛翔の可能性があった。体長は小型の種が多かった。本亜科は小型で飛翔性のある種が多いとみなせる。

ゴモクムシ亜科：長翅型が96%で、短翅型は存在せず、翅二型が1種認められた。長翅型23種のうち11種に飛翔の可能性が高く、中でもゴモクムシ属 (*Harpalus*) のケウスゴモクムシ (*Harpalus griseus*) とオオズケゴモクムシ (*H. eous*)、コゴモクムシ (*H. tridens*) については飛翔能力が高く飛翔時期についても判明している (渋谷ほか 2017b)。ただし、おなじゴモクムシ属のハコダテゴモクムシは長翅型であるが、ピットフォールトラップで大

量に捕獲されても空中トラップでの捕獲がないことや飛翔筋が認められなかったことから、飛翔性は低いと考えられる。体長については、小型と中型の種が約50%ずつ占めており、本研究で最小の種が存在した。本亜科は小型・中型が多く飛翔性が高い種が存在するといえる。

アオゴミムシ亜科：長翅型が90% (10種中9種) で、短翅型の種は認められず、アトボシアオゴミムシに後翅先端の翅多型が認められた。体長は中型のものが多かった。地表徘徊性甲虫の色彩は一部を除き黒色や黒褐色の種が多く、夜行性の種が多い。しかし、本亜科に属する種は光沢や斑紋があるものが多く、またアトボシアオゴミムシやオオアトボシアオゴミムシ (*Chlaenius micans*) は日中も活発に活動している (渋谷 未発表)。このようにアオゴミムシ亜科の種は、その行動時間や体色において他の亜科と異なる。また、地表徘徊性甲虫類の雌雄の体長

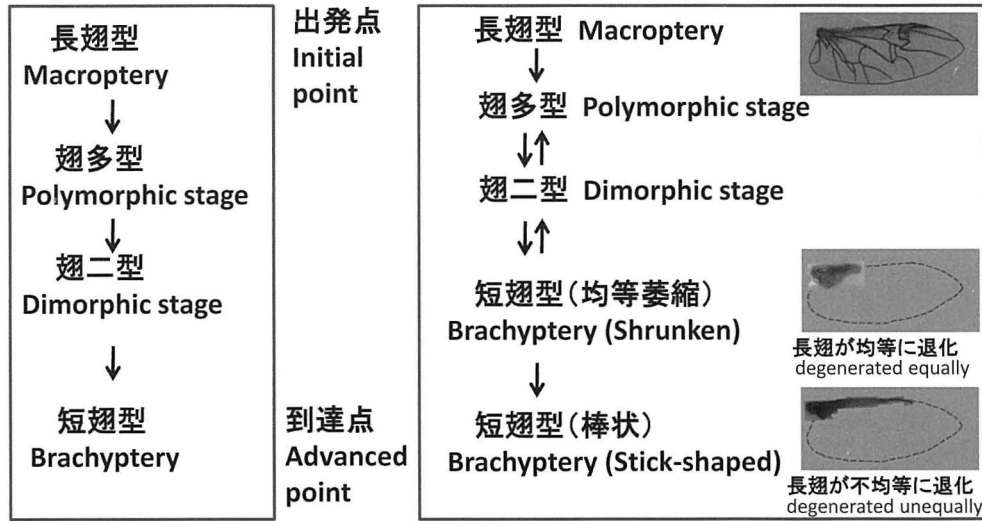


図 5. 後翅の短翅化へのプロセス

- 左 Den Boer et al. (1980) が提案している後翅退化の道筋：長翅型を祖先型として出発し、翅多型を経由し翅二型になり、最終的に短翅型に到達する。
- 右 本研究からの仮説：翅多型と二型の種では、全体が均等に退化した「均等萎縮短翅」は出現したが、「棒状短翅」はまったく出現しなかった。したがって、「均等萎縮短翅」は翅二型や多型と可逆的に発現する可能性がある。同じ短翅型であっても「棒状短翅」は不可逆的であり最終点と考えた。

Fig. 5. Hypothesis of evolutionary sequence of hind wing from macroptery to brachyptery

- Left: Den Boer et al. (1980) hypothesized that macroptery can develop, via a wing polymorphic stage, into wing dimorphic stage and eventually into brachyptery.
- Right: None of the stick-shaped brachypterous individuals appeared in wing dimorphic and polymorphic species, while the shrunken brachyptery appeared. Therefore, the shrunken one is considered on the way of wing degeneration, but the stick-shaped one can represent the final stage.

差については、全体に雌の方が有意に大きい種が多かったが、スジアオゴミシ (*Haplochlaenius costiger*) のみが雄が有意に大きかった。雌の方が大きい例は昆虫の多くの目に見られ、またオサムシ亜科では多くの種で雌が大きいと報告されている (奥崎 2013)。スジアオゴミシにみられる雄の方が大きい理由は雌をめぐる雄間競争の可能性を示唆するが、今後明らかにする必要がある。

以上、亜科別の検討の結果をまとめると、後翅の短翅化が進んでいるオサムシ亜科、後翅の様々なバリエーションがみられるナガゴミシ亜科、飛翔性の高いマルガタゴミシ亜科とゴモクムシ亜科、アオゴミシ亜科にのみ後翅先端の翅多型が1種存在した、と結論できる。

謝 辞

本研究は“明るい低炭素社会の実現に向けた都市変革

プログラム” (文部科学省 科学技術振興機構 平成 22 ~ 26 年度) の支援を受けた。湯川淳一氏と藤崎憲治氏、曾田貞滋氏には、本稿を通読頂き、有用なコメントを頂いた。久保田耕平氏には、種の同定と各種の学名の最終確認、および助言を頂いた。Zaal Kikvidze 氏には英文の校閲を頂いた。最後に、本プログラムにご協力頂いた NPO 法人ちば里山トラストの皆様、本プログラムの農業・緑地計画グループの寺田徹氏と横張真氏、山本博一氏、山路永司氏、そして、作業をサポートして下さった Zuhair Sule 氏、土岐和多瑠氏、Mohammad Reza Mansournia 氏、藤森雄大氏、金澤泰斗氏、水津龍耶氏、矢島民夫氏、森廣信子氏、深谷緑氏、村上健氏にお礼を申し上げる。

引用文献

- Aukema B (1990) Wing-length determination in two wing-dimorphic *Calathus* species (Coleoptera: Carabidae). *Hereditas*, 113:189–202
- Aukema B (1995) The evolutionary significance of wing dimorphism in carabid beetles (Coleoptera: Carabidae). *Researches on Population Ecology*, 37:105–110
- Brooks DR, Bajer JE, Clark SJ, Monteith DT, Andrews C, Corbett SJ, Beaumont DA, Chapman JW (2012) Large carabid beetle declines in a United Kingdom monitoring network increases evidence for a widespread loss in insect biodiversity. *Journal of Applied Ecology*, 49:1009–1019
- Charrier S, Petit S, Burel F (1997) Movements of *Abax parallelepipedus* (Coleoptera, Carabidae) in woody habitats of a hedgerow network landscape: a radio-tracing study. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 61:133–144
- Chaudhuri B (2005) Phenotypic variations in a seed-eating beetle: Evolutionary significance of wing polymorphism in *Callosobruchus maculatus* (F.) (Coleoptera: Bruchidae). *Oriental Insects*, 39:359–369
- Den Boer PJ (1970) On the significance of dispersal power for populations of carabid-beetles (Coleoptera, Carabidae). *Oecologia*, 4:1–28
- Den Boer PJ, Van Huizen THP, Den Boer–Daanje W, Aukema B, Den Bieman CFM (1980) Wing polymorphism and dimorphism in ground beetles as stages in an evolutionary process (Coleoptera, Carabidae). *Entomologia Generalis*, 6:107–134
- Desender K (1989) Heritability of wing development and body size in a carabid beetle, *Pogonus chalceus* MARSHAM, and its evolutionary significance. *Oecologia*, 78:513–520
- Dixon AFG, Horth S, Kindlmann P (1993) Migration in insects: cost and strategies. *Journal of Animal Ecology*, 62:182–190
- Eyre MD, Luff ML (2002) The use of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in conservation assessments of exposed riverine sediment habitats in Scotland and northern England. *Journal of Insect Conservation*, 6:25–35
- 藤崎 憲治 (1994a) 昆虫における分散多型性の適応的意義と進化. 岡山大農学報, 83:113–132
- 藤崎 憲治 (1994b) 昆虫における分散多型性の進化: Roffの理論と検証. 日本応用動物昆虫学会誌, 38:231–244
- 藤崎 憲治 (1996) 翅多型の機能と進化. 植物防疫, 50:7–10.
- 藤崎 憲治, 大串 隆之, 宮竹 貴久, 松浦 健二, 松村 正哉 (2014) 昆虫生態学. 朝倉書店, 東京
- Fujita A, Maeto K, Kagawa Y, Ito N (2008) Effects of forest fragmentation on species richness and composition of ground beetles (Coleoptera: Carabidae and Bruchinidae) in urban landscapes. *Entomological Science*, 11:39–48
- Frampton GK, Çilgi T, Fry GLA, Wratten SD (1995) Effects of grassy banks on the dispersal of some carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) on farmland. *Biological Conservation*, 71:347–355
- Habu A (1978) *Fauna Japonica Carabidae: Platynini* (Insecta: Coleoptera). Keigaku Publishing Co., Tokyo.
- 石谷 正宇 (1996) 環境指標としてのゴミムシ類 (甲虫目: オサムシ科, ホソクビゴミムシ科) に関する生態学的研究. 比和科学博物館研究報告, 34:1–110
- 稲泉 三丸 (1966) 日本産オサムシ亜科の後翅の形態に関する研究. *Kontyū*, 34:248–265
- Jelaska LŠ, Durbešić P (2009) Comparison of the body size and wing form of carabid species (Coleoptera: Carabidae) between isolated and continuous forest habitats. *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)*, 45:327–338
- 鎌田直人 (2005) 昆虫たちの森. 東海大学出版会, 神奈川
- 環境省生物多様性センター (2015) モニタリングサイト 1000 (森林・草原調査第2期とりまとめ解析報告書). 自然環境研究センター, 東京
- Keller I, Nentwig W, Largiadèr CR (2004) Recent habitat fragmentation due to roads can lead to significant genetic differentiation in an abundant flightless ground beetle. *Molecular Ecology*, 13:2983–2994
- 木元新作, 保田信紀 (1995) 北海道の地表性歩行虫類—その生物環境的アプローチ. 東海大出版会, 東京
- Koivula M, Hyyryläinen V, Soinen E (2004) Carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) at forest-farmland edges in southern Finland. *Journal of Insect Conservation*, 8:297–309
- 国営武蔵丘陵森林公園 (1988) 野生生物チェックリスト (鳥・昆虫・植物). (財) 公園緑地管理財団武蔵管理センター, 埼玉
- Kotze DJ, O'Hara RB (2003) Species decline-but why? Explanations of carabid beetle (Coleoptera, Carabidae) declines in Europe. *Oecologia*, 135:138–148
- Kotze DJ, Brandmayr P, Casale A, Dauffy-Richard E, Dekoninck W, Koivula MJ, Lövei GL, Mossakowski D, Noordijk J, Paarmann W, Pizzolotto R, Saska P, Schwerk A, Serrano J, Szyszko J, Taboada A, Turin H, Venn S, Vermeulen R, Zetto T (2011) Forty years of carabid beetle research in Europe—from taxonomy, biology, ecology and population studies to bioindication, habitat assessment and conservation. *Zookeys*, 100:55–148
- Matalin AV (2003) Variations in flight ability with sex and age in ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of south-western Moldova. *Pedobiologia*, 47:311–319
- McGeoch MA (1998) The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. *Biological Reviews*, 73:181–201
- 中根 猛彦 (1962) 日本昆虫分類図説: オサムシ科 I. 北隆館, 東京
- 奥崎 穰 (2013) オオオサムシ亜属の分布パターンを決める鍵 - 繁殖干渉を避ける体サイズ差. (曾田貞滋 編) 新オサムシ学 - 生態から進化まで -, 116–139. 北隆館, 東京
- Paarmann W (1966) Vergleichende Untersuchungen über die Bindung zweier Carabidenarten (*Pterostichus angustatus* Dft. und *Pterostichus oblongopunctatus* F.) an ihre verschiedenen Lebensräume. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 174:83–176

- Rainio J, Niemelä J (2003) Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators. *Biodiversity and Conservation*, 12:487–506
- Ribera I, Dolédec S, Downie IS, Foster GN (2001) Effect of land disturbance and stress on species traits of ground beetle assemblages. *Ecology*, 82:1112–1129
- Roff DA (1986) The evolution of wing dimorphism in insects. *Evolution*, 40:1009–1020.
- Roff DA, Fairbairn DJ (1991) Wing dimorphisms and the evolution of migratory polymorphisms among the insect. *American Zoologist*, 31:243–251
- Shibuya S, Kubota K, Ohsawa M (2008) Effects of small-scale management on biodiversity of an abandoned coppice forest in Japan: a case study on vegetation regeneration and ground beetle community. *Web Ecology*, 8:116–124
- Shibuya S, Kubota K, Ohsawa M, Kikvidze Z (2011) Assembly rules for ground beetle communities: What determines community structure, environmental factors or competition? *European Journal of Entomology*, 108:453–459
- Shibuya S, Kikvidze Z, Toki W, Kanazawa Y, Suizu T, Yajima T, Fujimori T, Mansournia MR, Sule Z, Kubota K, Fukuda K (2014) Ground beetle community in suburban Satoyama - A case study on wing type and body size under small scale management. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 17:775–780
- 渋谷 園実 (2014) 関東を中心とした地表徘徊性甲虫。「明るい低炭素社会の実現に向けた都市変革プログラム」農業・緑地計画グループ, 千葉
- 渋谷 園実, 桐谷 圭治, 村上 健, 深谷 緑, 森廣 信子, 矢島 民夫, 福田 健二 (2015) 解剖によるクロツヤヒラタゴミシの食性調査. *昆虫*, 18:95–103
- 渋谷 園実 (2016) 地表徘徊性甲虫の形態・生態的特徴のデータベース化とサイトの公開. *昆虫と自然*, 51:24–27
- 渋谷 園実, 桐谷 圭治, 福田 健二 (2017a) クロツヤヒラタゴミシの生態—成虫の季節消長, 繁殖様式, 飛翔能力. *昆虫*, 20:19–31
- 渋谷 園実, 桐谷 圭治, 森廣 信子, 福田 健二 (2017b) オサムシ科ゴモクムシ属3種 (Coleoptera: Carabidae) の生態—飛翔筋多型と食性, 繁殖様式. *昆虫*, 20:167–182
- Söderström B, Svensson B, Vessby K, Glimskär A (2001) Plants, insects and birds in semi-natural pastures in relation to local habitat and landscape factors. *Biodiversity and Conservation*, 10:1839–1863
- Thiele HU (1977) *Carabid Beetles in Their Environments*. Springer-Verlag, Berlin
- Tischendorf L, Irmeler U, Hingst R (1998) A simulation experiment on the potential of hedgerows as movement corridors for forest carabids. *Ecological Modelling*, 106:107–118
- Tscharntke T, Steffan-Dewenter I, Kruess A, Thies C (2002) Characteristics of insect populations on habitat fragments: A mini review. *Ecological Research*, 17:229–239
- 上野 俊一, 黒澤 良彦, 佐藤 正孝 (編) (1985) 原色日本甲虫図鑑 (II). 保育社, 大阪
- Vermeeulen HJW (1994) Corridor function of a road verge for dispersal of stenotopic heathland ground beetles Carabidae. *Biological Conservation*, 69:339–349
- Wagner DL, Liebherr JK (1992) Flightlessness in insects. *Trends in Ecology & Evolution*, 7:216–220
- Yamashita H, Kiritani K, Togashi K, Kubota K (2006) Wing dimorphism in three carabid species living in the grasslands of Mt. Omuro, Shizuoka, Japan. *Applied Entomology and Zoology*, 41:463–470
- Zera AJ, Denno RF (1997) Physiology and ecology of dispersal polymorphism in insects. *Annual Review of Entomology*, 42:207–230