

ブナ林に生息する樹上性昆虫の群集構成の
地理パターンおよび交雑に伴う進化に過去
の氷期と間氷期の繰り返しが与える影響

Geographic pattern of the community structure and the evolution
associated with hybridization in arboreal insects in Japanese beech
forests due to past glacial-interglacial climate change

岩手大学大学院連合農学研究科

地域環境創生学専攻

地域資源・環境管理学連合講座

U3319003

木村 彰宏

目次

1 章 序論	1
2 章 北日本のブナ林に生息する樹上性昆虫の群集構成における地理パターン	
はじめに	6
材料と方法	8
結果	12
考察	14
3 章 氷期と間氷期の繰り返しの伴ってブナ林に生息する <i>Asiopodabrus</i> 属(コウチュウ目ジョウカイボン科)のミトコンドリア DNA に生じた一方向性の遺伝子浸透	
はじめに	26
材料と方法	28
結果	35
考察	36
4 章 ブナ林に生息する植食性甲虫カシワクチブトゾウムシ <i>Nothomylocerus griseus</i> (コウチュウ目ゾウムシ科)の種内で生じた系統間の遺伝子浸透と繁殖形質の分化	
はじめに	52
材料と方法	53
結果	59
考察	61

5章 総合考察	79
謝辞	87
引用文献	90
付録	104

1 章 序論

異所的種分化は、種内の集団間における地理的変異や、生態的分化のみられない近縁種の存在が広くみられることから、種多様性増加の主要なプロセスである。異所的種分化が成立する過程で長期間に異所的に隔離され、遺伝的に大きく分化した集団間であった場合には二次的接触時に交雑のコストが大きくなり、交雑を避けるような生殖隔離の進化(生殖的隔離の強化)が促進される(Dobzhansky, 1937)。一方、交雑のコストが低い場合、2つの集団は融合し、種分化は生じない。このように、異所的種分化の成立には、十分な地理的隔離と遺伝分化が必要であると考えられるが、長期的な集団動態を野外で観測するのは困難であることから、実際にどれくらいの地理的隔離が異所的種分化を促進するのかについての理解は十分ではない。

温帯における現在の生物分布は、過去の気候変動の影響を受けて成立してきたとされている(Avise, 2000; Hewitt, 2004)。集団遺伝構造に対する過去の気候変動の影響を調べた多くの研究で、温帯における更新世の気候変動は現在の生物の分布に大きな影響を与えてきたことが示唆されている(Allen et al., 2018; Avise, 2000; Garnier et al., 2004; Hewitt, 2000, 2004; Sharbel et al., 2000 など)。また、温帯森林内の樹木と森林性昆虫の間では遺伝構造パターンの類似性が一部の種で指摘されており(Aoki et al., 2008, 2009)、これらの生物では、氷期中の逃避地への隔離と間氷期中の分布拡大を繰り返してきたと考えることができる。さらに、このような過去の大規模な気候変動は、群集の形成にも大きな影響を及ぼしており、例えば、より地理的距離が近い地点では群集構成もより類似するというような、生態学研究において

は一般的な群集構成の地理パターンが形成される(Solecki et al., 2016)。

森林生態系は、生態的に多様な動物と植物が生息することから高い生物多様性をもつ。特に、森林の林冠部に生息する昆虫類は、その種数および個体数が多い(Maguire et al., 2014)ことから森林生態系を構成する重要な要素となっている(Wilson, 1987)。また、日本においては、ブナ(*Fagus crenata* Blume)は冷温帯林に優占する固有の樹木であり、北日本の標高約 0m から 1400m まで分布している(Tsukada, 1982)。ブナ林は、針葉樹林と比べてより多くの動物が生息しており、北方の温帯においては生態系を形成する重要な構成要素である(Nilsson et al., 2001)。温帯に生息する様々な動植物では、氷期中の遺伝的変異の蓄積と氷期後の分布変遷による二次的接触の発生が温帯域に特有の現象として議論されてきた(Hewitt, 2001, 2004; Aoki et al., 2008; Miraldo et al., 2011 など)。東北地方に生息するブナにおいては、最終氷期中に存在した複数の限られた生息地(逃避地)から分布を拡大したことが示唆されている(紀藤, 2015)。このことから、東北地方のブナ林に生息する樹上性昆虫でも氷期に集団間の遺伝分化が生じており、最終氷期後 1 万年経過した現在では、分布を拡大して二次的に接触している可能性がある。地理的隔離と、遺伝分化および生殖的隔離の強化の関係が検証できれば、温帯のブナ林の樹上性昆虫が、異所的種分化の成立条件を特定するうえでの適した研究モデルとなる。

地理的隔離の強さは環境変動によって大きく変化するが、その変化の程度は生物の生態によって大きく異なると考えられる。例えば、特定の環境に依存する分類群の地理的分布は環境変動によって分断されやすい(Aoki et al., 2008, 2009)が、幅広い環境を利用できる分類

群の分布域は多少の環境変動では分断されないと考えられる。これを検証するうえでは、生物自身の生態も考慮して研究する必要があるが、気候変動(氷期-間氷期サイクル)が生物の地理的隔離と異所的種分化を促進してきたことはいくつかの研究で示唆されている(Hewitt, 2004; Li et al., 2017)ものの、個々の生物の生態については考慮されてこなかった。

その生物の分布に強く影響する動物自体の生態として食性が考えられる。肉食者は通常、餌資源の幅が広い様々な植生環境に生息できるが、植食者は餌を特定の植物に依存する傾向があり、生息できる植生環境が肉食者に比べて限られるかもしれない。そのため、肉食者と植食者では、分散能力が異なると考えられる。また、植物は気候の影響を強く受けることから、気候変動の影響は肉食者よりも植食者の異所的種分化に影響する可能性がある。これらのことから、餌資源の幅が狭く分布拡大が制限される種では、地理的隔離による遺伝分化が生じやすいと予想されるが、肉食者と植食者で過去の気候変動に伴って生じた地理的隔離やそれによる遺伝分化の程度を比較した研究はほとんどない。

食性による種ごとの分散能力の違いによって、群集構成の地理パターンも形成されうると考えられる。群集構成の非類似度と地理的距離の正の相関は分散能力の低い生物ほど強く(Shurin et al., 2009 など)、また、分散能力の高い種はより遠い地点まで分布を拡大することができる一方で、分散能力の低い種は分布を拡大できないことから、群集構成は分布拡大の起点となった地点からの距離に依存して変化することが予想される。このような状況下では、群集は分布拡大の起点となった地点から遠い地点に向かって入れ子状になる(Wright et al., 1998)。さらに、分類群間の分散能力やニッチ幅の違いは距離に伴う類似度の減衰を引き

起こしうる(Nekola & White, 1999)ことから、食性の違いは群集構成の非類似度と地理的距離の相関関係に影響を及ぼしうると考えられる。

Asiopodabrus 属(コウチュウ目ジョウカイボン科)は、日本で約 170 種以上が記載されており(Takahashi, 2012)、主に森林に生息する肉食性の昆虫である。ブナクラス域(落葉広葉樹林域)に属内の約 70%の種が生息し、現在日本列島に広く分布するブナ林を主な生息環境として、多様に種分化してきたと考えられている(Takahashi, 2012)。このようにブナ林に依存している種では、ブナの逃避地と対応した種分化と二次的接触が生じていると考えられることから、本研究において有用な対象生物である。

また、クチブトゾウムシ亜科(コウチュウ目ゾウムシ科)は植食性で、樹上から採集される(Sprick & Floren, 2018 など)。ブナ林においても多くの種や個体が採集され、肉食性である *Asiopodabrus* 属とも同所的に生息することから、遺伝子浸透の有無や方向性、および繁殖形質の分化のパターンを肉食性昆虫と比較するにあたって有用であると考えられる。

本研究では、ブナ林に生息する樹上性昆虫における群集構成の地理パターンに、食性に関連した種ごとの分散能力の違いや、鮮新世と更新世の間(約 1–400 万年前)に生じた氷期と間氷期の繰り返しなどの過去の大規模な気候変動が影響を及ぼしているかを検証する。さらに、ブナ林に生息する樹上性昆虫の中でも、肉食性甲虫である *Asiopodabrus* 属と植食性甲虫であるクチブトゾウムシ亜科について、過去の大規模な気候変動による分布変遷が、集団間の遺伝分化と、交雑に伴う遺伝子浸透や繁殖形質の分化による生殖的隔離の強化をもたらしたかを検証する。これらを検証することで、過去の大規模な気候変動と、動物自体の生態

である食性が、温帯のブナ林における異所的種分化に影響を与えてきたことを明らかにすることを目的とする。

本論文の構成は以下の通りである。2章では、本州北部のブナ林に生息する樹上性昆虫について、地理的距離に伴う群集の地理パターンの有無を明らかにする。そして、昆虫の食性に伴う分散能力の違いによって群集構成の地理パターンが生じるかの検証を行う。さらに、3章では、ブナ林の樹上性昆虫のうち、肉食性昆虫である *Asiopodabrus* 属を対象に、過去の気候変動によって種間交雑と遺伝子浸透、繁殖形質の分化による生殖的隔離の強化が生じたかを調べる。4章では、植食性昆虫であるクチブトゾウムシ亜科を対象として、3章と同様に、種間交雑と遺伝子浸透、繁殖形質の分化による生殖的隔離の強化が生じたかを調べる。そして、過去の気候変動に伴う分布変遷によって生じ得る、交雑に伴う遺伝子浸透および繁殖形質の分化による生殖的隔離の強化のパターンを、本州北部のブナ林に生息する樹上性昆虫の食性間で比較する。最後に、これらの結果をふまえて、5章で総合考察を行う。

2 章 北日本のブナ林に生息する樹上性昆虫の群集構成における地理パターン

はじめに

森林生態系は、生態的に多様な生物が生息することから高い生物多様性をもつ。さらに、森林の林冠部に生息する昆虫類は、その種数および個体数が多いことから(Maguire et al., 2014) 森林生態系を構成するために重要な要素となっている(Wilson, 1987)。しかし、樹上性昆虫の群集構成を扱ったほとんどの先行研究では昆虫群集の垂直構造の解明が行われてきた(Maguire et al., 2014; Seifert et al., 2020; Weiss et al., 2019 など)一方で、樹上性昆虫群集の地理パターンにはほとんど焦点が当てられてこなかった。そのため、現在の樹上性昆虫群集構成の地理パターンの形成プロセスについてはよく分かっていないのが現状である。

群集構成の地理パターンを形成する一つの要因として、種ごとの分散能力の違いがあげられる。群集構成の非類似度と地理的距離の正の相関は分散能力の低い生物ほど強く(Shurin et al., 2009 など)、また、分散能力の高い種はより遠い地点まで分布を拡大することができる一方で、分散能力の低い種は分布を拡大できないことから、群集構成は分布拡大の起点となった地点からの距離に依存して変化することが予想される。このような状況下では、群集は分布拡大の起点となった地点から遠い地点に向かって入れ子状になる(Wright et al., 1998)。さらに、気温など、緯度に伴って変化する環境要因も群集構成を変化させうる(Jacobsen et al., 1997; Lue et al., 2018)。

群集構成の地理パターンは、過去の気候変動によっても形成されうる。温帯において、鮮新世から更新世の間(約 1–400 万年前)に起きた氷期と間氷期の繰り返しのような過去の大

規模な気候変動は、現在の生物の分布に大きな影響を与えてきたことが、集団遺伝構造に対する過去の気候変動の影響を調べた多くの研究で示唆されてきた(Allen et al., 2018; Avise, 2000; Garnier et al., 2004; Hewitt, 2000, 2004; Sharbel et al., 2000 など)。このような過去の大規模な気候変動は、群集の形成にも大きな影響を及ぼしており、例えば、より地理的距離に近い地点では群集構成もより類似するというような、よく知られた一般的なパターンが形成される(Solecki et al., 2016)。

森林の中でもブナ林は、針葉樹林と比べてより多くの動物が生息しており、北方の温帯においては重要な生態系である(Nilsson et al., 2001)。日本において、ブナ(*Fagus crenata* Blume)は冷温帯林に優占する固有の樹木である。北日本の標高約 0m から 1400m まで分布し(Tsukada, 1982)、これらの地域に生息する集団は系統的に近縁であり、系統樹で単系統を形成している(Fujii et al., 2002)。この地域に生息するブナは最終氷期中に存在した複数の逃避地から分布を拡大したことが示唆されており(図 1; 紀藤, 2015)、ブナ林に生息する動物も最終氷期中は逃避地に隔離され、最終氷期後はブナの分布拡大に伴って分布拡大した可能性がある。これらの観点から、ブナ林に生息する樹上性昆虫は樹上性昆虫群集の形成プロセスを明らかにするために有用であるが、最終氷期後のブナの分布変遷についてはこれまでに研究されてきたのに対し(例えば吉田, 2006; 吉田&竹内, 2009 など)、ブナ林に生息する昆虫の分布変遷は注目されてこなかった。

2 章では、ブナ林に生息する樹上性昆虫の群集構成の地理パターンを調べることを目的とする。まず、地理的距離に伴って群集構成が変化しているかを調べるために、昆虫群集

に入れ子構造が形成されているかの検定を行った。さらに、分散能力の低い分類群を検出するために、分類群および食性ごとに群集の非類似度と地理的距離の間に相関関係があるかを調べた。分類群間の分散能力やニッチ幅の違いは距離に伴う類似度の減衰を引き起こしうる (Nekola & White, 1999) ため、食性や分類群の違いは群集の非類似度と地理的距離の相関関係に影響を及ぼしうると考えられる。

材料と方法

調査地

最終氷期中、北日本には少なくとも出来島海岸付近(紀藤, 2015)と、櫛ヶ峰付近(Yamanaka 1978)の2か所にブナの逃避地が存在したことが示唆されている。本章では、ブナ林に A から H までの8つの調査地を設定し(図 1)、特に調査地 A および H は、ブナの逃避地の近隣の調査地として選択した。各調査地が広範囲のブナ林に囲まれており、ブナ林は連続的につながっていることから、エッジ効果は無視できるものとして扱った。各調査地は、それぞれ北西グループ(A-D)、東グループ(G, H)、およびその中間グループ(E, F)の3つのグループに分類した(表 1)。調査地間の地理的距離は、ブナ林と樹上性昆虫が山地のみに分布することから、昆虫の分散も山地のみに限定されると仮定し、現在のブナ林の分布域(図 1)のみを辿るように、調査地 A もしくは H を起点として、各調査地間の地理的距離の合計として計算した。例えば、調査地 A から C までの距離は、調査地 A から B までの距離と、B から C までの距離の合計として扱った。そのため、調査地 A から H までの地理的距離は山地に設定

した各調査地間の地理的距離の合計とし、平地を横切る調査地 A から H までの直線距離は用いなかった。調査地の環境は、標高 280m から 790m の間で、林冠部を構成する樹種の 70% 以上がブナであり、少数のミズナラとイタヤカエデが生育する場所を選択した。さらに、下層植生はヒメモチ(*Ilex leucoclada* (Maxim.) Makino)、クロモジ(*Lindera umbellata* Thunb. var. *membranacea* (Maxim.) Momiyama)、チシマザサ(*sasa kurilensis* (Rupr.) Makino et Shibata)、オオカメノキ(*Viburnum furcatum* Blume)が優占し(附表 1)、調査地間の植生の違いがほとんどない場所を選んだ。調査地に生育しているほとんどのブナについては、樹高が 10m 以上であり、樹高や胸高直径に距離に伴う明確なパターンがみられなかったことから、ブナの樹齢には昆虫群集に影響を与えるような地理的距離に伴ったパターンは無いと考えられる。

採集方法

樹上性昆虫の採集は 2015 年および 2016 年の 6 月から 9 月にかけて各調査地で 1 か月に 1 回ずつ、計 4 回行った。採集は 8.2m の捕虫網を用いて行った。調査地には 50m のトランセクトを設置し、トランセクトに沿ってブナ林冠部の葉に 30 分間スィーピングした。採集は、採集時刻の差による影響を防ぐため、晴れもしくは曇りの日の 10:00 から 17:00 の間に限定した。採集された昆虫は調査地ごとに 99%エタノールで保存した。統計解析の際には、各調査地で 6 月から 9 月までに採集された種数および個体数のデータを統合し、反復データとして扱った(附表 2, 3)。

採集した樹上性昆虫の同定

採集された昆虫は、過去の文献(林ら, 1984; 市川ら, 2006; 石川ら, 2012; 黒澤ら, 1985; 日本環境動物昆虫学会, 2013, 2017; 尾崎ら, 2006; 三枝ら, 2012; Takahashi, 2012; 安永ら, 1993, 2001)を用いて外部形態から同定を行った。種まで同定するのが難しい昆虫は他の種と最低限区別できる段階まで同定し、sp.として扱った。同定できなかった幼虫は解析から除外した。希少種による偏りを取り除くために、1個体しか採集されていない種は統計解析から除外した。昆虫の食性ごとにブナの分布変遷の違いの影響を調べるために、過去の文献(林ら, 1984; 石川ら, 2012; 市川ら, 2006; 黒澤ら, 1985; 日本環境動物昆虫学会, 2013, 2017; 尾崎ら, 2006; 三枝ら, 2012; Takahashi, 2012; 安永ら, 1993, 2001)を用いて、各昆虫種を大まかに肉食、植食、雑食の3つのグループに分類した(附表2)。

統計解析

樹上性昆虫の分布変化の方向性と群集構成の入れ子構造の存在を調べるために、ランダムイゼーションテストを行った。まず、調査地 A、調査地 H、調査地 E を起点として、より遠い調査地の樹上性昆虫群集の構成種が、より起点に近い調査地の樹上性昆虫群集に含まれるか(入れ子構造)を調べるため、nestedness based on overlap and decreasing fills (NODF; Almeida-Neto et al. 2008)を計算し、その後に各昆虫種の在/不在率を変化させることなく分布のみを1000回ランダムに変化させ、実際のデータから算出された NODF とランダム化によって計算された NODF を 5%有意の片側検定によって比較した。検定は各昆虫種の在/不在データ

を用いて、Aninhado v. 3.0 (Guimarães & Guimarães, 2006)によって実行した。また、中間グループ(E, F)の群集が北西グループ(A-D)および東グループ(G, H)からの移入種を含むかを調べた。採集された昆虫種は、それぞれ北西グループで採集されたが東グループでは採集されなかった種、および東グループでは採集されたが北西グループでは採集されなかった種にも分類した。

次に、地理的距離と樹上性昆虫群集の関係を調べるために、Mantel 検定によって地理的距離と樹上性昆虫群集構成の非類似度との間の相関を調べた。Mantel 検定には 8 調査地間の全ての組み合わせの距離行列を用いた。地理的距離は Geographic Distance Matrix Generator v. 1.2.3 (Ersts, 2017)を用いて、各調査地の緯度と経度から計算した後、log 変換した。群集構成の非類似度は、R v. 3.2.5 (R Development Core Team, 2016)の vegan パッケージを用いて、個体数データによるシミュレーションのパフォーマンスが最も高いとされる Chao 指数(Chao et al., 2006)を使用して計算した。地理的距離と群集構成の非類似度の相関は、同じく vegan パッケージを用いて、ピアソンの積率相関係数による Mantel 検定によって検定した。

シイ類とゾウムシ類(Aoki et al., 2008, 2009)や、スギ(*Cryptomeria japonica* D. Don)とスギカミキリ(*Semanotus japonicus* Lacordaire)の集団遺伝構造の一致(Shoda et al, 2003)などの例で示されているように、植食性昆虫は宿主とする植物に分散を制限されやすいことから、肉食性昆虫や雑食性昆虫に比べ距離に伴う分布の変化が起こりやすいと考えられる。本章においては、分散能力が低い分類群を明らかにするために、採集された種を植食性、肉食性、雑食性に分類した後、少なくとも 2 個体以上が採集された種が 20 種以上得られた目について、

目ごとに Mantel 検定を行った。地理的距離と群集構成の非類似度間に有意な正の相関があった分類群に関しては、他の分類群および他食性との間で群集形成において何らかの影響があったかを明らかにするために、その分類群の非類似度と他の分類群の非類似度間に相関があるかの検定を行った。食性が不明の種や、成虫時に採餌を行わない種は解析から除外した。さらに、環境要因が群集構成の非類似度に与える影響を明らかにするために、地理的距離と群集構成の非類似度間に正の相関があった分類群については、群集構成の非類似度と調査地間の年間平均気温(気象庁, 2002)の差および標高差の間に相関があるかを Mantel 検定によって検定した。調査地 B と C は他の調査地間の距離に比べて明らかに近いことから、調査地 B と C の間の非類似度は Mantel 検定からは除外した。

結果

採集された昆虫

今回の研究で、合計 14 目、492 種、2070 個体の樹上性昆虫(トビムシ目も含む)が採集された(附表 2)。いくつかの調査地(C, E, F および H)では他の調査地より多くの種が採集された(表 2)。コウチュウ目、カメムシ目、ハエ目、およびチョウ目は、他の分類群と比べて比較的多くの個体が採集された(図 2)。

ブナ林に生息する樹上性昆虫の群集構成の入れ子構造

入れ子構造の検定によって、ブナの逃避地に近い調査地 A と調査地 H を起点として、調査

地 A から H、および調査地 H から A のいずれの方向にも有意に入れ子構造が存在することが分かった(図 3a, b; $P < 0.05$)。さらに、中間グループの調査地である調査地 E からより遠い調査地にかけても、有意に入れ子構造が存在した。また、調査地 E では、その調査地でのみ採集された種が他の調査地よりも多かった(図 4)。また、北西グループの中で最も種数の多い調査地である調査地 C では、日本列島の南部でも採集されるような広い分布範囲をもつ種はジョウカイボン(*Lycocerus suturellus* Motschulsky)1 種のみであったのに対し、東グループ(調査地 H)や中間グループ(調査地 E, F)では、調査地 C よりも多くの種が採集された(例えばスカシヒロバカゲロウ (*Osmylus hyalinatus* McLachlan), シロホシテントウ (*Vibidia duodecimguttata* Poda), ヒゲナガオトシブミ (*Paratrachelophorus longicornis* Roelofs), ヒメツノカメムシ(*Elasmucha putoni* Scott)など; 付表 2)。

分類群および食性間での地理的距離と樹上性昆虫の群集構成の非類似度の相関パターンの違い

採集された 479 種のうち、358 種が肉食性、植食性、雑食性に分類された。その中でも、2 個体以上が採集されている種は、142 種だった(表 3)。各食性に分けた後、20 種以上が採集されている分類群ごとに Mantel 検定を行った結果、植食性のカメムシ目でのみ地理的距離と群集構成の非類似度間に有意な正の相関がみられた($P < 0.01$; 植食性コウチュウ目 $P = 0.70$, チョウ目 $P = 0.93$, 図 5a; 肉食性コウチュウ目 $P = 0.48$, 図 5b)。一方で、植食性カメムシ目の群集構成の非類似度と調査地間の年間平均気温や標高とは相関がみられなかった

(Mantel 検定: 年間平均気温, $P = 0.87$; 標高; $P = 0.81$)。加えて、植食性カメムシ目の群集構成の非類似度と他の分類群の群集構成の非類似度の間には、正の相関はみられなかった(植食性カメムシ目 vs. 植食性コウチュウ目 $P = 0.29$, vs. チョウ目 $P = 0.61$, vs. 肉食性コウチュウ目 $P = 0.53$)。

考察

全体の傾向として、昆虫群集は今回採集を行った調査地のうち、ブナの逃避地に近い調査地として設定した調査地 A や調査地 H を起点として、調査地 A から最も遠い調査地である調査地 H への方向およびその反対方向の調査地 H から調査地 A への方向の両方向にむけて入れ子構造がみられた(図 3a, b)。調査地 A から H までは、気温が異なるために一般に群集構成の違いが出やすい緯度の違いは小さいのに対し、経度の違いは大きく、加えて、地理的距離と有意な正の相関のあった植食性カメムシ目群集の非類似度とは、気温や標高などの間には正の相関がみられなかった。これらのことは、樹上性昆虫群集の地理パターンは、環境要因がたとえ同じでも、地理的距離に応じて異なり、単に距離が数十 km 離れているだけでも異なった群集が形成されることを示している。

地理的距離と群集構成の非類似度には、植食性カメムシ目で正の相関がみられたが、一方で、森林を構成する樹木とそれらを利用する植食性昆虫の遺伝構造のパターンが一致するという先行研究(Shoda et al., 2003; Aoki et al., 2008, 2009)とは異なり、それ以外のいずれの分類群でも正の相関はみられなかった(図 6)。しかし、この結果は、植食性のコウチュウ目や

チョウ目では餌資源を探索する能力が高く、宿主特異性と関係なく広く分布しているため β 多様性が低いという、群集レベルでの先行研究とは一致している(Novotny et al., 2007)。また、群集全体の傾向としては地理的距離に伴う入れ子構造が存在していた(図 3)ことから、ブナ林に生息する樹上性昆虫群集の形成には、全体としては食性とそれに伴う分散能力が影響しているのかもしれない。

植食性カメムシ目群集の非類似度にのみ地理的距離と有意な正の相関がみられた一つの理由としては、彼らの中にブナ林内のブナ以外の植物も含む、ブナ林という環境のスペシャリストが他の分類群と比較して多いことが可能性としてあげられる。実際に、植食性カメムシ目はキジラミ上科(三枝ら, 2012)のような 2,3 種の植物のみを宿主とする狭食性の分類群を含んでいる。さらに、植食性カメムシ目でのみ正の相関がみられた原因は、採餌行動が他の分類群とは異なるためである可能性がある。植食性カメムシ目は口吻を植物に突き刺すことによって採餌を行うが、冬以外は餌を探すことなく十分な栄養を得ることが可能であるため、より遠くまで分散しないのかもしれない。例えば、ミカンキジラミ(*Diaphorina citri* Kuwayama; カメムシ目キジラミ科)では、先行研究で宿主植物に到達してからはほとんど移動しないことが示唆されている(Kobori et al., 2011)。対照的に、植食性コウチュウ目やチョウ目は花粉や葉、蜜などを、肉食性昆虫では他の昆虫を餌とするために植食性カメムシ目と比べてより頻繁に分散する。先行研究では、木質を餌とする植食性コウチュウ目や葉を餌とする植食性チョウ目の種構成には地理的な違いが少ないとされている(Hulcr et al., 2008; Novotny et al., 2007)。これらのことから、ブナ林に生息する植食性カメムシ目群集の形成は

最終氷期後のブナ林の分布変遷が要因の一つとして影響しているのかもしれない。しかし、宿主植物の遺伝子型が植食性昆虫群集構成に影響を与えうることも分かってきており (Kagiya et al., 2018; Tack & Roslin, 2011; Whitham, Young, Martinsen, et al., 2003; Whitham, Bailey, Schweitzer, et al., 2006)、さらなる研究としてブナの遺伝子型を要因として加えることで、ブナ林に生息する樹上性昆虫群集の構成のプロセスをより詳細にすることができると思われる。また、分散能力の低い昆虫に関する系統地理的な解析も、これらの昆虫のより詳細な分布変遷を示すことができ、本章の結果を支持することができると思われる。

調査地 A と調査地 H の中間に位置する調査地 E では、他の調査地に比べてその調査地でのみ採集される種が多く (図 6)、さらに、調査地 E から調査地 A および H にかけて有意に入れ子構造がみられた (図 3c)。調査地 A から C よりも南に位置し、ブナ林がより南の地域とつながっている調査地では、日本の南部地域に生息するような種も多く採集されている (例えば、スカシヒロバカゲロウ *Osmylus hyalinatus* など)。そのため、北日本に生息する樹上性昆虫群集は、部分的には、日本の中央部や南部に生息する種で構成されていると考えられる。より南から氷期後に北上してきた種が存在しており、過去の気候変動によっても群集が地理的距離に伴う入れ子構造を形成しているのかもしれない。

本章の結論として、ブナ林に生息する樹上性昆虫の群集構成には距離に伴う地理パターンが形成されていることが支持された。この距離は経度による違いによるものであることから、昆虫群集の構成は、一般に言われている緯度だけではなく、あまり環境の違いがないと考えられる経度によっても大きく異なることを示している。地理的距離と群集構成の非類

似度の間、正の相関関係は植食性カメムシ目のみでみられ、また、今回の調査地のうち比較的南に位置する調査地では日本の中央部や南部に生息する種が採集された。これらの結果は北日本に生息している樹上性昆虫群集は分散能力の低い種に加え、日本の中央部あるいは南部から分布拡大してきた種を含むことで距離に伴う地理的なパターンが形成されることを示唆している。日本の中央部や南部でも樹上性昆虫群集の研究が行われれば、日本全体での樹上性昆虫の分布変遷経路とそれに伴う群集構成の地理的なパターンが明らかにできるだろう。

表 1. 採集を行った年月日、年間平均気温(気象庁,2002)、標高、緯度、経度、調査地 A および H からの距離、および調査地のグループ。調査地 A および H からの地理的距離は各調査地間の距離の合計として計算した(詳細は材料と方法を参照)。

調査地	採集年	採集日	年間平均 気温(°C)	標高 (m)	緯度	経度	調査地 A からの 距離(km)	調査地 H からの 距離(km)	調査地 グループ
A	2015	6/10, 7/7, 8/7, 9/3	8.1	450	40.69	140.33	0.00	84.12	北西
B	2015	6/12, 7/7, 8/7, 9/3	5.5	710	40.65	140.27	5.87	78.25	北西
C	2016	6/7, 7/4, 8/2, 9/10	6.3	790	40.65	140.27	6.14	77.98	北西
D	2015	6/12, 7/7, 8/7, 9/3	9.0	320	40.68	140.19	13.55	70.58	北西
E	2016	6/7, 7/4, 8/2, 9/10	7.1	560	40.56	140.18	26.08	58.04	中間
F	2015	6/11, 7/7, 8/7, 9/3	8.3	280	40.49	140.20	34.00	50.12	中間
G	2015	6/10, 7/9, 8/8, 9/4	8.3	350	40.57	140.65	73.93	10.19	東
H	2016	6/7, 7/4, 8/2, 9/10	7.6	550	40.66	140.70	84.12	0.00	東

表 2. 採集された樹上性昆虫の分類群ごとの種数と個体数。

調査地		A	B	C	D	E	F	G	H
調査地 A からの 距離(km)		0.00	5.87	6.14	13.55	26.08	34.00	73.93	84.12
調査地 H からの 距離(km)		84.12	78.25	77.98	70.58	58.04	50.12	10.19	0.00
トビムシ目	種数	0	0	1	0	1	1	0	1
	個体数	0	0	2	0	1	1	0	1
カゲロウ目	種数	1	0	0	0	1	2	1	0
	個体数	1	0	0	0	1	2	1	0
カワゲラ目	種数	0	0	2	0	2	4	0	0
	個体数	0	0	11	0	2	9	0	0
バッタ目	種数	1	0	1	1	1	2	1	1
	個体数	2	0	1	1	1	2	3	1
ハサミムシ目	種数	1	1	1	2	2	2	1	2
	個体数	1	2	1	2	5	5	1	3
咀嚼目	種数	3	4	3	4	4	5	2	5
	個体数	5	30	28	7	27	26	6	7
カメムシ目	種数	15	14	13	15	20	16	9	10
	個体数	89	61	42	43	71	30	12	34
ラクダムシ目	種数	1	0	0	0	0	0	1	0
	個体数	1	0	0	0	0	0	1	0
アミメカゲロウ目	種数	5	2	5	5	6	6	3	5
	個体数	18	2	15	14	17	9	4	9
コウチュウ目	種数	22	19	24	36	30	31	25	31
	個体数	86	71	165	119	127	77	62	64
ハエ目	種数	17	9	26	12	35	12	15	38
	個体数	27	23	71	18	101	22	25	59
チョウ目	種数	16	4	10	8	13	6	9	14
	個体数	21	7	28	18	27	6	15	38
トビケラ目	種数	0	0	0	0	1	3	0	1
	個体数	0	0	0	0	4	3	0	1
ハチ目	種数	8	5	20	5	30	7	6	20
	個体数	9	5	27	5	33	8	7	20
合計	種数	90	58	106	88	146	97	73	128
	個体数	260	201	391	227	417	200	137	237

表 3. 採集された樹上性昆虫の食性ごとの種数と個体数。括弧内の種数は 2 個体以上採集された種数を表し、括弧内の個体数は 2 個体以上が採集された種の個体数を表す。

	種数	個体数	
植食性	カワゲラ目	3 (1)	17 (15)
	カメムシ目	42 (27)	348 (333)
	コウチュウ目	63 (24)	523 (484)
	ハエ目	9 (2)	12 (5)
	チョウ目	66 (20)	160 (114)
	合計	183 (74)	1060 (951)
肉食性	バッタ目	3 (3)	11 (11)
	ラクダムシ目	1 (1)	2 (2)
	アミメカゲロウ目	13 (11)	88 (86)
	コウチュウ目	33 (20)	218 (205)
	ハエ目	14 (7)	38 (31)
	ハチ目	96 (15)	114 (33)
	合計	160 (57)	471 (368)
雑食性	ハサミムシ目	2 (2)	20 (20)
	咀嚼目	10 (7)	136 (133)
	カメムシ目	3 (2)	22 (21)
	合計	15 (11)	178 (174)
合計	358 (142)	1709 (1493)	

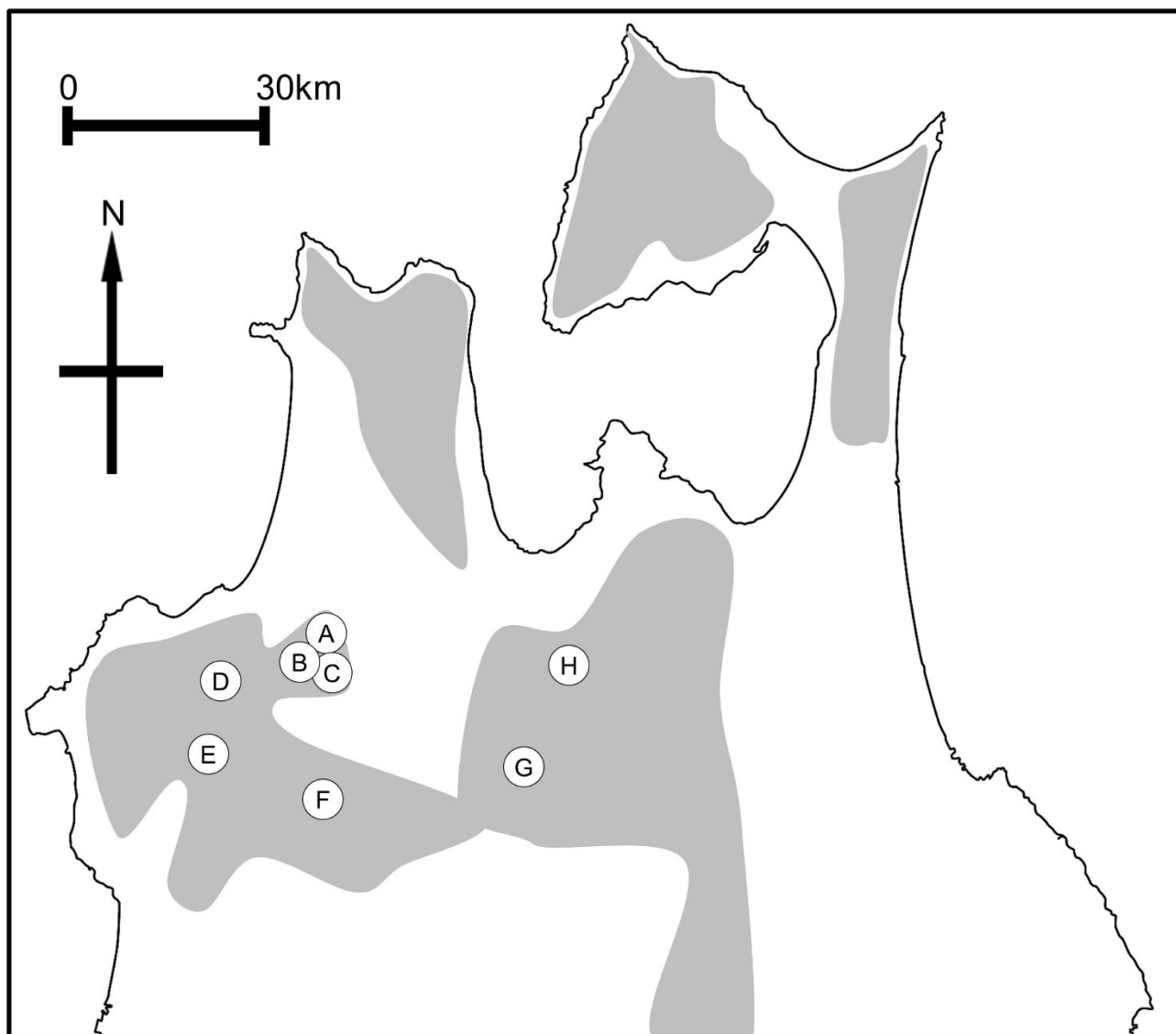


図1. ■北日本のブナ林の現在の分布範囲。A-Hは調査地を表し、表1と表2の調査地と対応している。

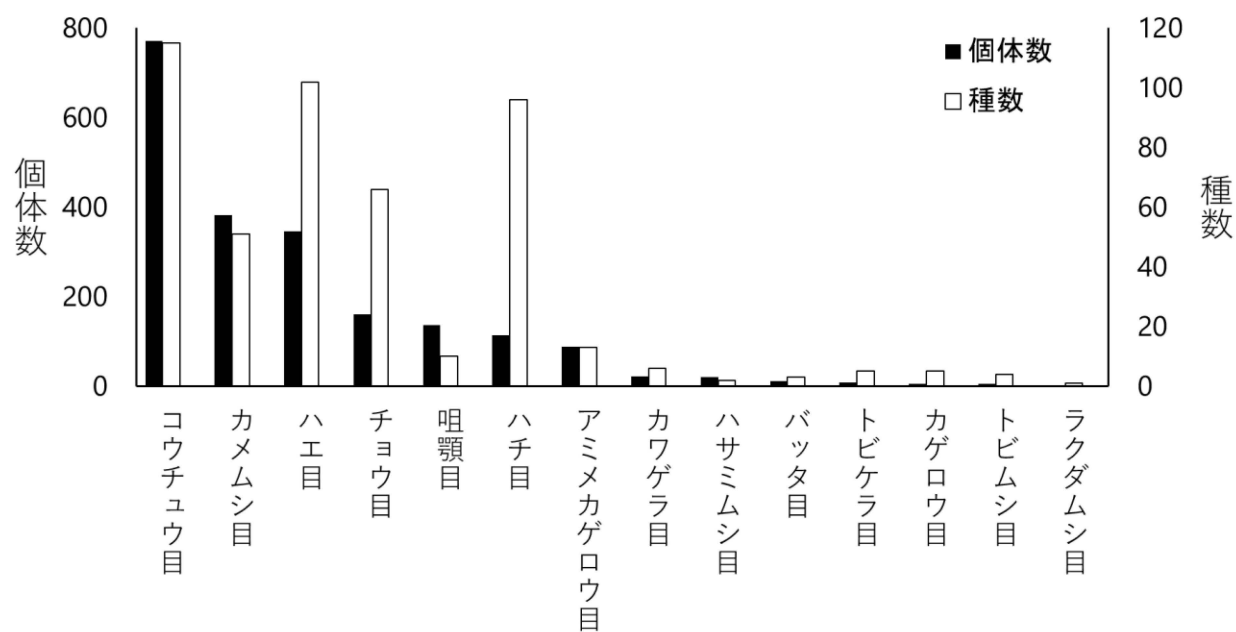


図2. 採集された樹上性昆虫の目ごとの種数と個体数。

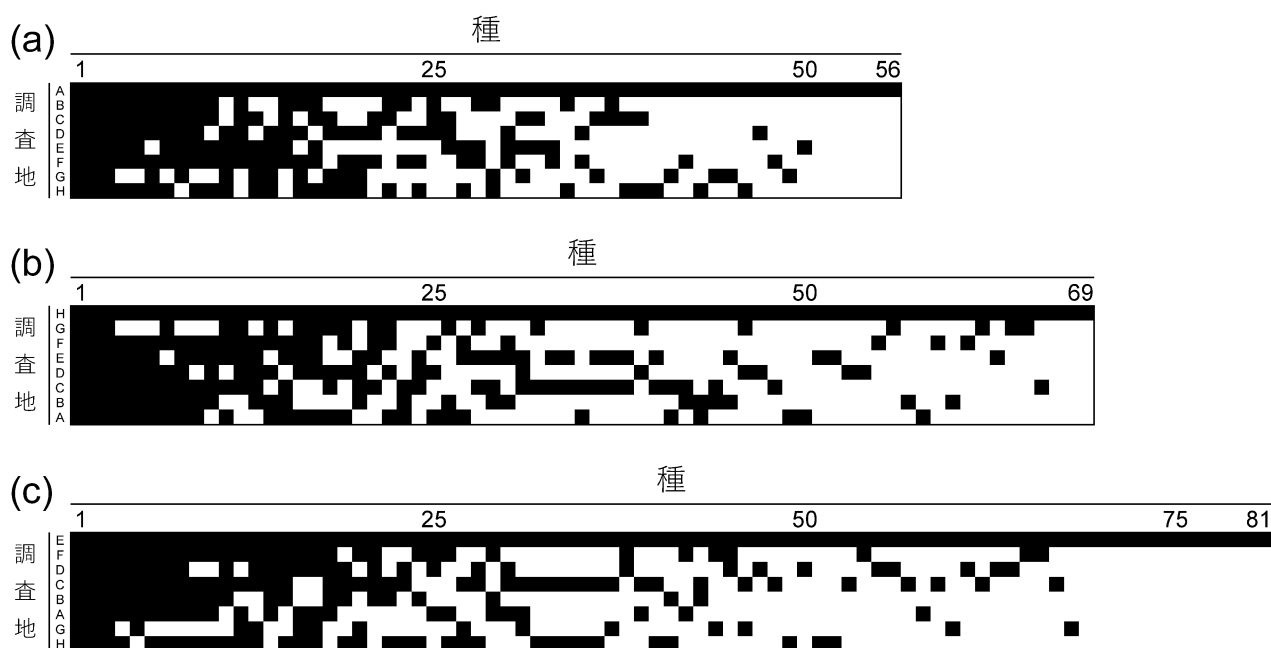


図3. 調査地 A、H、および E から遠い調査地へ向けての入れ子構造を表した行列(a-c)。■はその種がその地点で採集されたことを、□はその種が採集されなかったことを示す。解析は全ての種を用いて行った。(a) A → H ($P < 0.05$; ランダマイゼーションテスト)。(b) H → A ($P < 0.05$; ランダマイゼーションテスト)。(c) E → A and H ($P < 0.05$; ランダマイゼーションテスト)。入れ子構造が存在するかを分かりやすくするため、調査地 A、H または E で採集された種のみを示した。

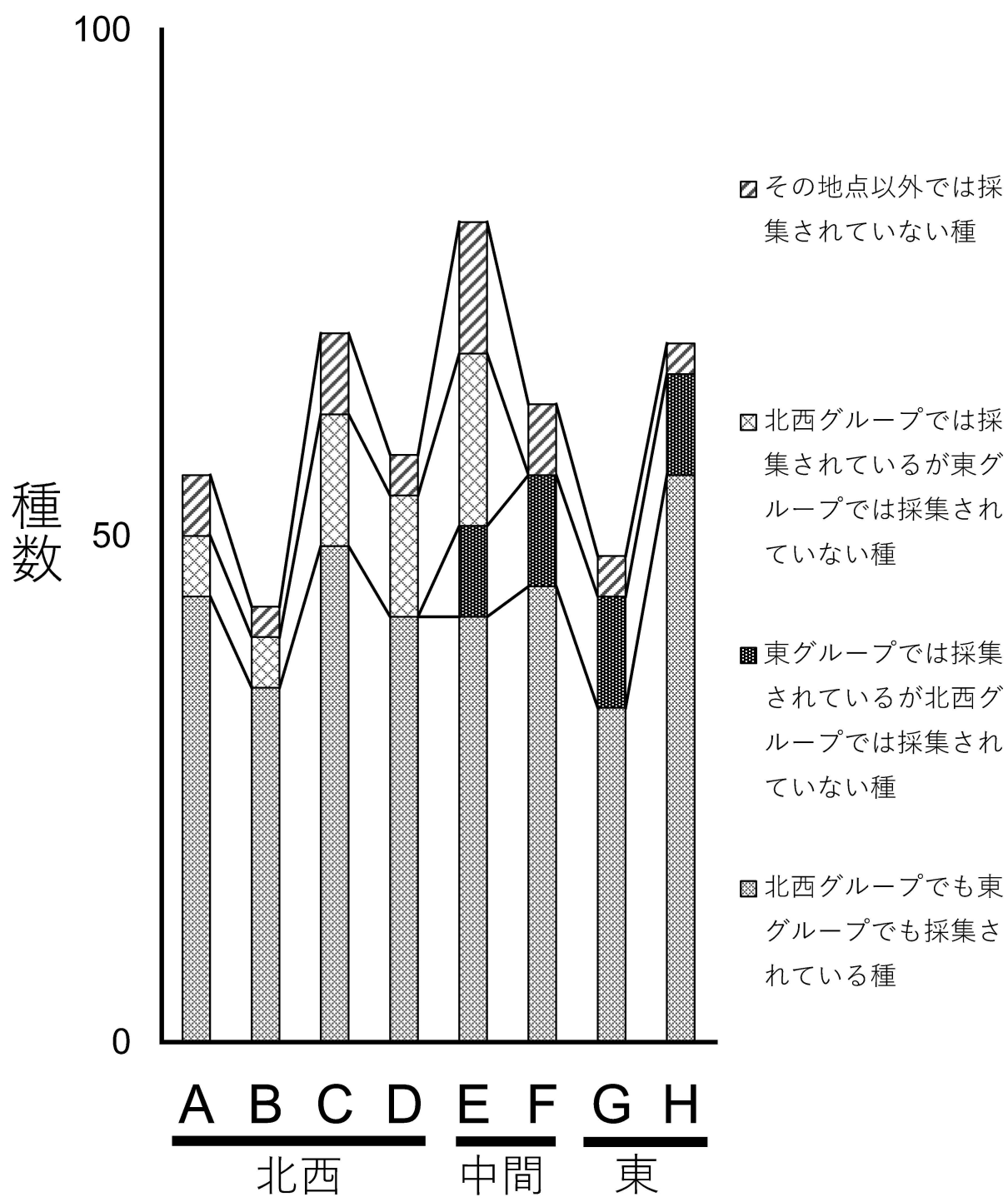


図4. 北西グループ(A-D)、東グループ(G, H)、および北西グループと東グループの中間グループ(E, F)で採集された種数。

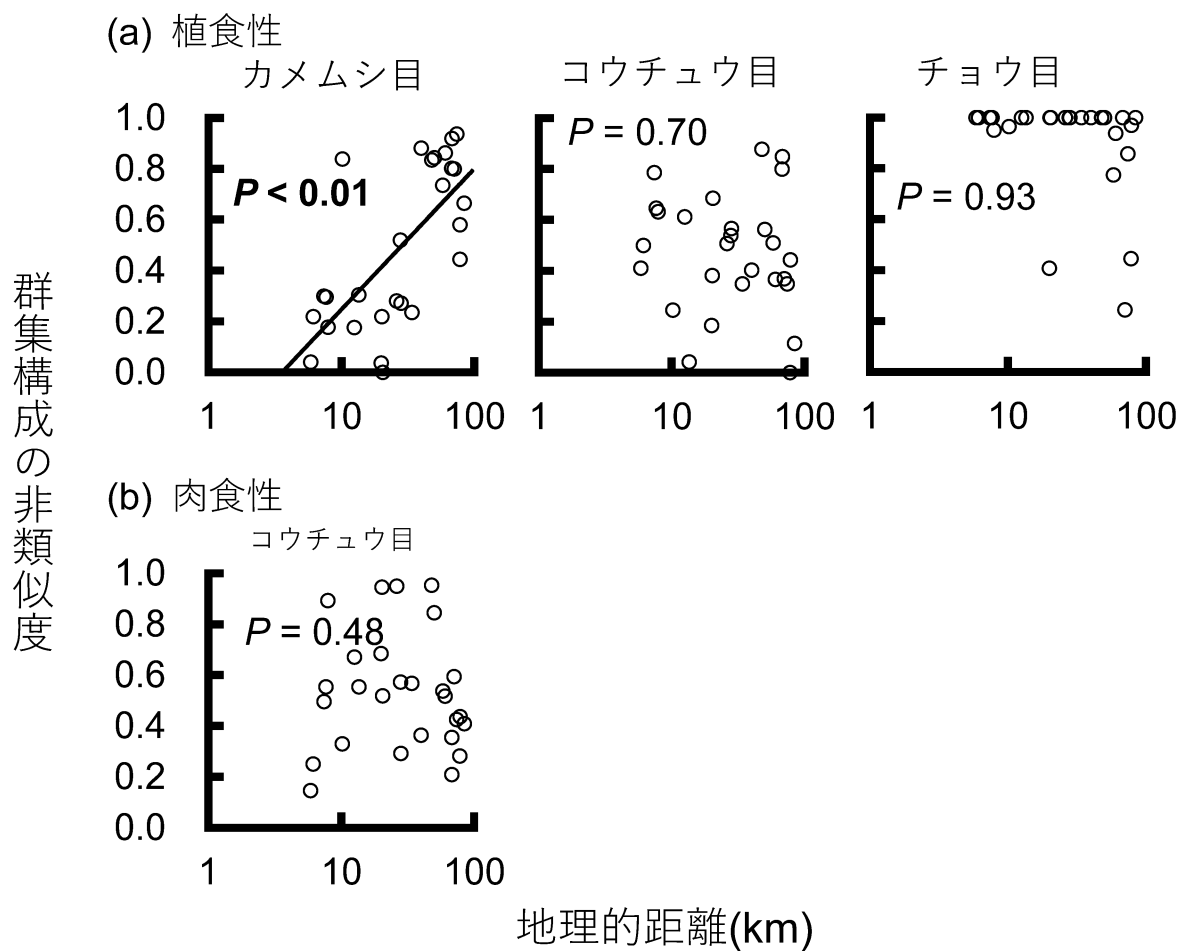


図 5. (a)植食性昆虫および(b)肉食性昆虫における地理的距離と群集構成の非類似度の相関関係。

3章 氷期と間氷期の繰り返しの伴ってブナ林に生息する *Asiopodabrus* 属(コウチュウ目ジヨウカイボン科)のミトコンドリア DNA に生じた一方向性の遺伝子浸透

はじめに

生殖的隔離が十分でない種間における二次的接触は、種間交雑による雑種の形成をもたらす場合があることが知られている(例えば Solano et al., 2018)。雑種の形成が継続的に起きている場合には、雑種と親種間で戻し交配によって別種の遺伝子が混入する、遺伝子浸透とよばれる現象が起きることがある。遺伝子浸透は集団の遺伝構造を変化させるため、集団の進化を考えるうえで非常に重要である。さらに、このような現象が起きている地域では、時間経過とともに繁殖に関わる形態が分化することで、生殖的隔離の強化(reinforcement)が生じる可能性がある(Dobzhansky, 1937)。そのため、遺伝子浸透の有無やその方向性、および繁殖形質の分化について調べることは、種分化を考える上で非常に重要である。

遺伝子浸透の有無や方向性を調べるためには、複数の遺伝子座で系統解析を行うことや、形態解析も同時に行うことが必要である。核 DNA に比べ、繁殖形質などの形態に影響しないミトコンドリア DNA は種間交雑によって遺伝子浸透が生じやすいことが知られており(Sota & Vogler, 2001)、交雑が繰り返されるうちに、集団が一方のハプロタイプ系統に占有され置き換わることがある(Irwin et al. 2009; Jacobsen & Omland, 2011)。ミトコンドリア DNA のハプロタイプが一方の系統に置き換わってしまえば種間の遺伝的特徴に違いがなくなるため、種の判別を誤る可能性があり、二次的に接触した複数種において遺伝子浸透を調べるためには、核 DNA とミトコンドリア DNA の系統関係を比較する必要がある。さらに、遺

伝子浸透が生じている種間では生殖的隔離の強化が起きうるため、2種間の形態の違いについても、交尾器などの繁殖に関わる形質の分化パターンを遺伝子浸透が生じた地域と生じていない地域で比較する必要がある。

温帯において鮮新世から更新世の間(約 1–400 万年前)に生じた気候変動は、現在の生物の分布に大きな影響を与えてきた(Avise, 2000; Hewitt, 2000, 2004)が、特に、氷期中の逃避地への隔離と間氷期の分布拡大は現在の分布に大きな影響を及ぼしてきた要因の一つである(Avise, 2000; Hewitt, 2004)。このような過去の大規模な気候変動は、同じ地域に生息する生物には同様の影響を及ぼしており、例えば、暖温帯におけるシイ類とそれを利用するゾウムシ類では類似した遺伝構造のパターンが形成され(Aoki et al., 2008, 2009)、これらの生物が過去の気候変動によって同様の分布変遷を辿ってきたと考えられる。現在の北日本に生息するブナは、最終氷期には分布域が非常に狭く、限られた逃避地のみで生育していたことが示唆されており(紀藤, 2015)、氷河期には、ブナ林に生息する昆虫も地理的隔離によって遺伝子流動が制限され、それぞれの集団で遺伝的変異を蓄積し、異所的種分化が生じたかもしれない。そして氷河期が終了した現在では、ブナの分布拡大によって地理的障壁が取り払われ、種間で二次的接触と種間交雑に伴う遺伝子浸透が発生している可能性がある。

Asiopodabrus 属(コウチュウ目ジョウカイボン科)は、日本で約 170 種以上が記載されており(Takahashi, 2012)、主に森林に生息する肉食性の昆虫である。ブナクラス域(落葉広葉樹林域)に属内の約 70%の種が生息し、現在日本列島に広く分布するブナ林を主な生息環境として、多様に種分化してきたと考えられている(Takahashi, 2012)ことから、ブナの逃避地と

対応した種分化と二次的接触が生じていると考えられる。さらに、*Asiopodabrus* 属は種間で外部形態に違いがほとんどない場合が多く、また、複数の種が同所的に生息している場合も多いことから、現在種間で交雑が生じている可能性があり、本章の研究対象として適している。

3章では、*Asiopodabrus* 属を対象に、ミトコンドリア DNA と核 DNA の系統樹の比較を行うことで、種間交雑による遺伝子浸透の有無や方向性を調べる。また、分岐年代推定によって、*Asiopodabrus* 属の種間の分岐が氷期と間氷期の繰り返しによって生じてきたかについても調べる。さらに、雄交尾器の形態の分化を調べることで繁殖形質の分化が生じているかを検証する。これによって、北日本の森林に生息する昆虫の種間で、氷河期後の二次的接触がもたらす遺伝子浸透と生殖的隔離の促進を検証する。

材料と方法

材料

2015年から2018年にかけて、青森県の22調査地で採集を行い(表4, 図6)、合計で9種の*Asiopodabrus* 属を得た(表5)。採集は捕虫網を用いて行い、得られたサンプルは99%エタノールに入れて-25°Cのフリーザーで保存した。サンプルの同定には Takahashi (2012)を用いた。

DNA データの収集

得られた *Asiopodabrus* 属の胸部から筋肉を摘出し、PrepMan™ Ultra Reagent プロトコル (Thermo Fisher Scientific, Massachusetts, US)によって DNA を抽出した。核 DNA の CAD(2 断片: CAD1 と CAD3)、および Wingless(Wg)領域と、ミトコンドリア DNA の 16S、COI 領域について、Takara Ex Taq (Takara Bio, Shiga, Japan)もしくは Tks Gflex™ DNA Polymerase (Takara Bio, Shiga, Japan)を用いて、PCR で増幅した。PCR のサイクル数は 35–40 回、アニーリング温度は CAD で 52–54°C、Wg で 50°C、16S で 54°C、COI で 48°Cに設定した。核 DNA の Glus 領域は Che et al. (2017)のプロトコルに従い、Takara Ex Taq を用いた PCR で増幅した。それぞれの領域のプライマーは表 6 に示した。PCR 産物は polyethylene glycol precipitation(Peg)沈殿法もしくは ExoSAP-IT™ Express (Thermo Fisher Scientific, Massachusetts, US)を用いて精製し、BigDye Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (Thermo Fisher Scientific, Massachusetts, US)もしくは SupreDye terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (EdgeBioSystems)のマニュアルに従ってサイクルシーケンスを行った。その後、サンプルを ABI3500 DNA sequencer で泳動して塩基配列を解読した。

遺伝子解析

Asiopodabrus 属の種間で遺伝子浸透が生じたかを調べるために、核 DNA の CAD1、CAD3、Glus および Wg 領域を用いた系統樹と、ミトコンドリア DNA の 16S および COI 領域を用いた系統樹を作成した。16S、CAD1、CAD3、COI および Wg は MEGA7 (Kumar et al., 2016)を用いて目視で調整し、Glus はコドンを考慮しない MUSCLE (Edgar, 2004)によってアライ

メント後に MEGA7 (Kumar et al., 2016)によって目視で調整した。

各領域の塩基置換モデルは、ベイズ法では Kakusan4 (Tanabe, 2011)によって BIC4 の値を基準にモデルを選択した。CAD1、CAD3、COI、Wg はコドンポジションごとに分けるモデルとして扱い、16S と Glus はタンパク質をコードしないイントロンを含むことから、コドンポジションごとに分けないモデルとして扱った。核 DNA では CAD1 は HKY+G、CAD3 は HKY+G、Glus は K80+G、Wg は GTR+G、ミトコンドリア DNA では 16S は HKY+G+I、COI は GTR+G+I が選択された。最尤法では Modeltest-NG (Darriba et al. 2020)によって AIC を基準にモデルを選択した。核 DNA の CAD1、CAD3、COI、Wg はコドンポジションごとに分けるモデルとして扱い、16S と Glus はコドンポジションごとに分けないモデルとして扱った。核 DNA では CAD1 P1 は TIM2+G4、CAD1 P2 は TPM1uf+I、CAD1 P3 は TPM2uf+I+G4、CAD3 P1 は TIM3+I+G4、CAD3 P2 は TIM3+I+G4、CAD3 P3 は TIM2ef+G4、Glus は TIM3+I+G4、Wg P1 は F81、Wg P2 は TIM1+I、Wg P3 は TIM2+I+G4、ミトコンドリア DNA では 16S は TPM1uf+I、COI P1 は TIM3+I、COI P2 は F81、COI P3 は TIM1+G4 が選択された。核 DNA とミトコンドリア DNA の系統樹はそれぞれベイズ法では BEAST v1.10.4 (Suchard et al., 2018)を、最尤法では RAxML-NG (Kozlov et al., 2019)を用いて作成した。内群は対象とする *Asiopodabrus* 属とし、外群には核 DNA では *Hatchiana abei* Nakane et Makino、*Laemoglyptus* 属の一種 (Accession number: CAD3 MG612465.1; Glus MG621421.1)、*Themus* 属の一種 (sp. 1, Accession number: CAD3 MG612345.1; Glus MG621321.1)、*Themus* 属の一種 (sp. 2, Accession number: CAD3 MG612395.1; Glus MG621368.1)を、ミトコンドリア DNA では *H. abei*

を指定した。*Laemoglyptus* 属の一種、*Themus* 属の一種(*Themus* 属 sp. 1)、*Themus* 属の一種(*Themus* 属 sp. 2)の塩基配列のデータは GenBank から引用した。ベイズ法での系統樹作成では、Base frequencies は全ての領域で Empirical を選択し、CAD1、CAD3、COI、Wg ではコドンポジションは分けて、substitution rates と rate heterogeneity と base frequencies は unlink にチェックを入れた。分子時計モデルは、Uncorrelated relaxed model (Drummond et al., 2006) を選択し、Relaxed distribution は lognormal に設定した。Markov chain Monte Carlo (MCMC) は核 DNA では 200,000,000 世代、ミトコンドリア DNA では 100,000,000 世代で、樹形とパラメータのサンプル頻度は 10,000 世代に 1 回行った。burn-in は核 DNA では 50%で、ミトコンドリア DNA では 25%で行った。パラメータの推定値の収束は Tracer v 1.6 (Rambaut et al., 2014) で確認した。最尤法でのブートストラップは 1,000 反復行った。

種分化が生じた年代が氷期と間氷期の繰り返しが生じていた鮮新世から更新世の間であるかを検証するために、核 DNA とミトコンドリア DNA を組み合わせた配列を基にベイズ法と最尤法による系統樹作成およびベイズ法による分岐年代推定を行った。各領域の塩基置換モデルは、ベイズ法では Kakusan4 (Tanabe, 2011) によって BIC4 の値を基準にモデルを選択した。CAD1、CAD3、COI、Wg はコドンポジションごとに分けるモデルとして扱い、16S と Glus はコドンポジションごとに分けないモデルとして扱った。16S は HKY+G、CAD1 は HKY+G、CAD3 は K80+G、COI は GTR+G、Glus は HKY+G、Wg は HKY+G が選択された。最尤法では Modeltest-NG (Darriba et al. 2020) によって AIC の値を基準にモデルを選択した。CAD1、CAD3、COI、Wg はコドンポジションごとに分けるモデルとして扱い、16S と

Glus はコドンポジションごとに分けないモデルとして扱った。16S は TPM1uf+I、CAD1 P1 は TIM2+I、CAD1 P2 は TIM1+I、CAD P3 は TPM2uf+G4、CAD3 P1 は GTR+I+G4、CAD3 P2 は TIM2+I+G4、CAD3 P3 は TVM+I+G4、COI P1 は TIM2+I+G4、COI P2 は F81、COI P3 は GTR+G4、Glus は TPM3uf+I+G4、Wg P1 は F81、Wg P2 は TrN+I+G4、Wg P3 は TrN+I+G4 が選択された。ベイズ法による系統樹作成と分岐年代推定には BEAST v1.10.4 (Suchard et al., 2018)を、最尤法による系統樹作成には RAxML-NG (Kozlov et al., 2019)を用いた。内群は対象とする *Asiopodabrus* 属とし、外群には *H. abei*、*Laemoglyptus* 属の一種 (Accession number: CAD3 MG612465.1; Glus MG621421.1)、*Themus* 属の一種 (sp. 1, Accession number: CAD3 MG612345.1; Glus MG621321.1)、*Themus* 属の一種 (sp. 2, Accession number: CAD3 MG612395.1; Glus MG621368.1)を指定した。*Laemoglyptus* 属の一種、*Themus* 属の一種 (*Themus* sp. 1)、*Themus* 属の一種 (*Themus* sp. 2)の塩基配列のデータは GenBank から引用した。ベイズ法による系統樹作成では、Base frequencies は全ての領域で Empirical を選択し、CAD1、CAD3、COI、Wg ではコドンポジションは分けて、substitution rates と rate heterogeneity と base frequencies は unlink にチェックを入れた。分子時計モデルは、Uncorrelated relaxed model (Drummond et al., 2006)を選択し、Relaxed distribution は lognormal に設定した。最尤法での系統樹作成では、ブートストラップは 1,000 反復行った。ベイズ法による分岐年代推定では、進化時間の較正点は Zhang et al. (2018)によって推定された分岐年代をもとに、*Laemoglyptus* 属と *Themus* 属 + *Hatchiana* 属 + *Asiopodabrus* 属の分岐した年代と、*Themus* 属 sp. 1 と *Themus* 属 sp. 2 の分岐した年代を用いた。各分岐の Prior distribution で正規分布 (Normal) を仮定し、*Laemoglyptus*

属と *Themus* 属 + *Hatchiana* 属 + *Asiopodabrus* 属の分岐(較正点 1)では Mean に 46.86 (Mya)、Stdev に 3.8 を、*Themus* 属 sp. 1 と *Themus* 属 sp. 2 の分岐(較正点 2)には Mean に 7.65 (Mya)、Stdev に 1.3 を入力した。分子時計の平均進化速度は、全ての領域で 1.0 を初期値として入力し、Continuous Time Markov Chain (CTMC) rate reference によって推定された。Markov chain Monte Carlo (MCMC)は 100,000,000 世代で、樹形とパラメータのサンプル頻度は 10,000 世代に 1 回、burn-in は 40%で行った。パラメータの推定値の収束は Tracer v 1.6 (Rambaut et al., 2014)で確認した。核 DNA とミトコンドリア DNA の系統樹の比較から、下北半島で採集された *A. aomoriensis* の個体では遺伝子浸透が示唆されたため(結果を参照)、この *A. aomoriensis* の個体のデータは取り除いて分岐年代推定を行った。

氷河期の隔離によって、*Asiopodabrus* 属の集団間に遺伝的変異の蓄積が生じたかを調べるために、地理的距離とミトコンドリア DNA の COI 領域、核 DNA の CAD1、CAD3、および Glus 領域の集団間の遺伝的距離の間に相関関係があるかを調べた。対象には、採集したサンプルの内、10 地点以上で採集され、他種からの遺伝子浸透の痕跡がみられなかった 2 種(*Asiopodabrus sannoanus*, *A. towadanus*)を用いた。地理的距離は、緯度・経度のデータから、Geographic Distance Matrix Generator v1.2.3 (Erst, 2017)を用いて算出し、解析に使用した。集団間の遺伝的距離の算出には Arlequin ver3.5.2.2 (Excoffier & Lischer, 2010)を用いた。地理的距離と各領域の遺伝的距離の相関の検定は、R v. 3.2.5 (R Development Core Team 2016)の vegan パッケージを用いて、スピアマンの順位相関係数による Mantel 検定によって検定した。有意水準は 5%とした。

形態解析

種間交雑による適応度の低下が生殖的隔離の強化をもたらしたかを調べるために、雄交尾器を対象にした形態解析を行った。解析の対象には系統解析の結果から、下北半島(調査地 1, 3, 4)で遺伝子浸透の痕跡が発見された2種(*Asiopodabrus aomoriensis*、*A. towadanus*)を用いた(結果を参照)。交尾器の測定には幾何学的形態測定法を使用し、形態変異を説明する軸によって2種がどのように分けられ、さらに遺伝子浸透が確認された調査地の集団(下北半島集団)と確認されなかった調査地の集団(下北半島以外の集団)では、種内変異を示すかを調べた。

標本から雄交尾器を取り出し、*Asiopodabrus* 属の種間で変異が大きく、種間で交雑が生じた場合に破損などの適応度の低下につながると考えられる dorsal process と ventral process を顕微鏡下で同じ角度で固定した状態で撮影した。その後、tpsDig2 Version 2.31 (Rohlf, 2017)を用いて交尾器画像上に標識点を打ち、座標を取得した(図 7)。座標データは tpsRelw Version 1.69 (Rohlf, 2016)を用いて、部分歪み(partial warp)および相対歪み(relative warp)を計算し、標本間の形態変異を最もよく説明する主成分軸を検出した。その後、種内・種間の形態を比較するため、R 3.2.5 (R Development Core Team 2016)の lme4 パッケージを用いて、一般化線形混合モデル(GLMM)を用いた解析を行った。説明変数は集団(*A. aomoriensis* 下北半島集団、*A. aomoriensis* 下北半島以外の集団、*A. towadanus* 集団)として、各サンプルの採集地点をランダム効果に設定した。RW1 値と RW2 値は正規分布に従うと仮定してリンク関数は identity 関数とした。その後、Tukey's *post hoc* test を行って3つのグループ間(*A. aomoriensis* 下北半島集団、*A. aomoriensis* 下北半島以外の集団、*A. towadanus* 集団)の RW1 と RW2 に有

意差があるかを検定した。

結果

遺伝子解析

核 DNA では CAD1 で 782bp、CAD3 で 730bp、Glus で 623bp、Wg で 392bp、ミトコンドリア DNA では 16S で 470bp、COI で 738bp が解析に用いられた。核 DNA を用いた系統樹では、解析に用いた 9 種がそれぞれ単系統を形成した(図 8)。一方で、ミトコンドリア DNA を用いた系統樹では、下北半島(調査地 1-4)で採集された *A. aomoriensis* の個体が、*A. towadanus* と単系統群を形成し、それ以外の調査地で採集された *A. aomoriensis* の個体とは単系統を形成しなかった(図 8)。また、下北半島から得られた *A. aomoriensis* のミトコンドリア DNA の 16S および COI 領域のハプロタイプは、*A. towadanus* の一部の個体と同一もしくはほぼ同一のハプロタイプを示した。また、下北半島で採集を行った調査地のうち、調査地 1-3 では *A. towadanus* の生息がほとんど確認できなかった(表 7)。

分岐年代推定の結果から、今回採集された *Asiopodabrus* 属 9 種全ての分岐が氷期と間氷期の繰り返しが起きていた鮮新世から更新世の間(約 1-400 万年前)に生じたと推定された(図 9)。また、Mantel 検定の結果から、*A. sannoanus*、*A. towadanus* とともに地理的距離とミトコンドリア DNA の COI 領域の遺伝的距離の間に有意な正の相関がみられ(Mantel 検定, *A. sannoanus*: $P < 0.01$; *A. towadanus*: $P < 0.01$: 図 10a, b)、核 DNA でも、*A. sannoanus* では地理的距離と CAD1 および CAD3 領域の遺伝的距離の間に正の相関がみられ(Mantel 検定, CAD1:

$P < 0.05$; CAD3: $P < 0.05$, Glus $P = 0.81$; 図 10a)、*A. towadanus* では地理的距離と Glus 領域の遺伝的距離の間に正の相関がみられた(Mantel 検定, CAD1: $P = 0.29$; CAD3: $P = 0.37$, Glus $P < 0.05$; 図 10b)。

形態解析

dorsal process は下北半島の *A. aomoriensis* 14 個体、下北半島以外の *A. aomoriensis* 7 個体、*A. towadanus* 56 個体の合計 77 個体を、ventral process は下北半島の *A. aomoriensis* 13 個体、下北半島以外の *A. aomoriensis* 7 個体、*A. towadanus* 57 個体の合計 77 個体を解析した。図 11 に 2 種の dorsal process (a) と ventral process (b) の形態解析の結果を示した。なお、相対歪み軸の説明率はそれぞれ dorsal process では RW1 が 67.96%、RW2 が 15.53%、ventral process では RW1 が 50.98%、RW2 が 35.01%であった。Dorsal process および ventral process の形態は、*A. aomoriensis* と *A. towadanus* の種間では有意な違いがみられた(Tukey's post hoc test, dorsal process RW1, $P < 0.001$; ventral process RW2, $P < 0.001$: 表 8)が、種内では有意な違いは認められなかった(Tukey's post hoc test, dorsal process RW1, $P = 0.667$; RW2, $P = 0.675$; ventral process RW1, $P = 0.667$; ventral process RW2, $P = 0.994$: 表 8)。

考察

Asiopodabrus 属 9 種について、核 DNA を用いて作成した系統樹では、それぞれの種が単系統を形成した(図 8)。一方でミトコンドリア DNA を用いて作成した系統樹では、下北半島

(調査地 1,3,4)から得られた *A. aomoriensis* の個体がそれ以外の調査地から得られた *A. aomoriensis* の個体と単系統を形成せず、別種である *A. towadanus* と単系統を形成した(図8)。

さらに、*A. towadanus* と単系統を形成した個体のミトコンドリア DNA のハプロタイプは、調査地 6 などから得られた *A. towadanus* のハプロタイプと同一、あるいはほぼ同一のハプロタイプであった。これらのことから、下北半島の *A. aomoriensis* は *A. towadanus* とミトコンドリア DNA を共有しており、下北半島の *A. aomoriensis* と *A. towadanus* の間で、交雑とそれに伴う遺伝子浸透が起きたことが示された。一方で、*A. aomoriensis* から *A. towadanus* のハプロタイプが検出されたにも関わらず、どの調査地から採集された *A. towadanus* からも *A. aomoriensis* と思われるハプロタイプは検出されなかった。このことから、この 2 種間で生じる遺伝子浸透は一方向性のものであり、*A. towadanus* から *A. aomoriensis* へのみ遺伝子浸透が生じていることが示唆された。また、下北半島で採集を行った調査地のうち、調査地 1-3 では *A. towadanus* の生息がほとんど確認できなかった(表 7)。先行研究では、下北半島に先に侵入した種へその後に侵入した種から一方向性の遺伝子浸透が生じたことが報告されており(Kosuda et al., 2016)、下北半島の調査地のうち調査地 1-3 では *A. aomoriensis* に比べて *A. towadanus* の個体数が少ないことから、*A. aomoriensis* が先に下北半島に定着した後、*A. towadanus* が *A. aomoriensis* の生息地に侵入したことで一方向性の遺伝子浸透が生じているのかもしれない。一方向性の遺伝子浸透が生じる要因としては、例えば、種間の生殖的隔離の非対称性があげられる。ミトコンドリア DNA は母系遺伝することから、雄交尾器の形態の違いなどによって種間で交雑が成立する雌雄ペアが限定されていれば、遺伝子浸透の方向

は一方方向になりうる (Takami et al., 2007; Kosuda et al., 2016)。本研究においても、*A. aomoriensis* の雌と *A. towadanus* の雄との組み合わせよりも *A. aomoriensis* の雄と *A. towadanus* の雌との組み合わせのほうが生殖的隔離が小さいことで、*A. aomoriensis* に *A. towadanus* のミトコンドリア DNA が浸透しているのかもしれない。

ベイズ法による分岐年代推定の結果から、解析に使用した *Asiopodabrus* 属 9 種のうち遺伝子浸透が生じていた *A. towadanus* と *A. aomoriensis* を含む 9 種の全ての分岐が氷期と間氷期の繰り返しが起きていた鮮新世から更新世(約 1–400 万年前)の間に生じたと推定された(図 9)。温帯における氷期と間氷期の繰り返しは多くの分類群で大規模な分布変遷と種間交雑を引き起こしたことから(Hewitt, 2001)、*Asiopodabrus* 属の種分化と種間交雑にも鮮新世から更新世にかけて生じた大規模な気候変動が影響している可能性がある。また、*Asiopodabrus* 属のうち、*A. towadanus* と *A. sannoanus* では地理的距離と遺伝的距離の間に正の相関関係があることが明らかになった。過去の気候変動が集団遺伝構造の変化に影響を与えることは多くの生物で知られており(Allen et al., 2018; Garnier et al., 2004; Sharbel et al., 2000 など)、これらの種では氷期中の隔離によって集団間で遺伝的変異を蓄積したのかもしれない。

形態解析の結果から、遺伝子浸透が生じていると思われる *A. aomoriensis* の個体の雄交尾器と、その他の調査地から得られた同種の雄個体の交尾器の間には有意な形態の違いはみられなかった。しかし、遺伝子浸透の痕跡がみられた個体とみられなかった個体のどちらの雄交尾器の形態も、*A. towadanus* の雄交尾器の形態とは有意な違いが存在することから、

遺伝子浸透が生じている地域の *A. aomoriensis* の個体には雄交尾器の分化による生殖的隔離の強化は生じていないと考えられる。*A. aomoriensis* と *A. towadanus* の分岐年代は約 90 万年前であり、比較的最近に種分化が生じたと推定されている。2 種間の二次的接触後の交雑時にも種間の遺伝分化が小さく、それに比例して交雑のコストも小さいために、今後は交雑の繰り返しによって 2 種の融合が生じていくかもしれない。

結論として、下北半島に生息する近縁な 2 種では、交雑に伴う遺伝子浸透は生じているが、生殖的隔離の強化は生じておらず、交雑によるコストは比較的低いということが示された。このことから、今後は種間での交雑が繰り返されることによって、種の融合が促進されていくかもしれない。また、北日本に生息する *Asiopodabrus* 属の多くは氷期と間氷期の繰り返しによって種分化が生じたことが示唆された。これらの結果は、鮮新世や更新世に生じた大規模な気候変動によって森林に生息する昆虫の種分化が生じたことと、比較的最近種分化した近縁な種間では、交雑によって遺伝子浸透が生じることを示唆している。

表 4. 採集地点の緯度および経度。

地点番号	採集地点	緯度	経度
1	むつ市大畑町	41.339	141.081
2	むつ市むつ湾展望台	41.306	141.116
3	むつ市釜臥山	41.281	141.120
4	青森県上北郡六ヶ所村	41.070	141.347
5	東津軽郡外ヶ浜町 さい沼	41.144	140.603
6	弘前市岩木山赤倉山登山道	40.687	140.326
7	弘前市百沢弥生登山道	40.664	140.353
8	弘前市百沢寺沢	40.629	140.339
9	西津軽郡鱒ヶ沢町大の平	40.662	140.259
10	弘前市岩木山スカイライン 800m	40.650	140.273
11	弘前市岩木山スカイライン 700m	40.648	140.271
12	鱒ヶ沢町白神の森遊山道	40.675	140.192
13	弘前市西目屋村	40.563	140.177
14	西津軽郡鱒ヶ沢町奥赤石遺伝子保全林	40.571	140.116
15	弘前市春秋林道	40.494	140.198
16	中津軽郡西目屋村川原平白神自然観察園	40.519	140.215
17	青森市浅虫馬場山	40.899	140.868
18	上北郡野辺地町烏帽子岳 400m	40.847	141.049
19	上北郡野辺地町烏帽子岳 100m	40.838	141.070
20	黒石市黒森山	40.658	140.703
21	十和田市法量	40.621	140.952
22	平川市白岩森林公園	40.574	140.653

表 5. *Asiopodabrus* 属の採集地点数と個体数。

種	採集地点数	個体数
<i>Asiopodabrus (Asiopodabrus) aomoriensis</i>	14	66
<i>Asiopodabrus (Asiopodabrus) ichitai</i>	6	13
<i>Asiopodabrus (Asiopodabrus) minus</i>	12	34
<i>Asiopodabrus (Asiopodabrus) sannoanus</i>	10	24
<i>Asiopodabrus (Asiopodabrus) kiso imasakai</i>	1	1
<i>Asiopodabrus (Asiopodabrus) towadanus</i>	20	296
<i>Asiopodabrus (Asiopodabrus) sp.</i>	1	1
<i>Asiopodabrus (Japanopodabrus) nakanei</i>	8	15
<i>Asiopodabrus (Nakanepodabrus) kadowakii</i>	6	28
合計		478

表 6.3 章で使用したプライマー。

	プライマー	配列(5'-3')	引用文献
16S	16Sa	CGCCTGTTTATCAAAAACAT	Svenson & Whiting, 2004
	16Sb	CTCCGGTTTGAAGTCAGATCA	Svenson & Whiting, 2004
COI	C1-J2195	TGATTCTTYGGWCAYCCWGARGT	Simon et al., 1994
	TL2N3014	TCYAATGGAYTAATCTGCCATATTA	Simon et al., 1994
CAD	CD439F	TTCAGTGTACARTTYCAYCCHGARCAYAC	Wild & Maddison, 2008
	CD688R	TGTATACCTAGAGGATCDACRTTYTCCATRTTRCA	Wild & Maddison, 2008
	CD821F	AGCACGAAAATHGGNAGYTCNATGAARAG	Wild & Maddison, 2008
	CD1098R2	GCTATGTTGTTNGGNAGYTGDCCNCCCAT	Wild & Maddison, 2008
Glus	Glus-F1	YTNGGHWSNATGGGHAAYGA	Che et al., 2017
	Glus-R1	CCNACNGCYTCRAADATYTGNGC	Che et al., 2017
	Glus-F2	TAYTTYAARCARYTNNTTYGCNCA	Che et al., 2017
	Glus-R2	SWDATNCCCATYTTNGCCATNAC	Che et al., 2017
Wg	Wg578f	TGCACNGTGAARACYTGCTGGATG	Ward & Downie, 2005
	WgAbrZ	CACTTNACYTCRCARCACCAR	Wild & Maddison, 2008

表 7. *A. towadanus* と *A. aomoriensis* の採集地点、地点の分類、および地点ごとの個体数。

採集地点	地点の分類	<i>A. aomoriensis</i>	<i>A. towadanus</i>
1	下北半島	4	0
2	下北半島	0	1
3	下北半島	14	0
4	下北半島	4	15
5	下北半島以外	0	11
6	下北半島以外	0	15
7	下北半島以外	11	38
8	下北半島以外	1	13
9	下北半島以外	3	1
10	下北半島以外	0	24
11	下北半島以外	0	13
12	下北半島以外	6	28
13	下北半島以外	5	2
14	下北半島以外	0	6
15	下北半島以外	0	13
16	下北半島以外	5	8
17	下北半島以外	1	21
18	下北半島以外	2	19
19	下北半島以外	4	22
20	下北半島以外	2	20
21	下北半島以外	4	12
22	下北半島以外	0	14
合計		66	296

表 8. 調査地間と種間の dorsal process および ventral process における(a) RW1 と(b) RW2 の

Tukey's post hoc test の結果(上は P 値を、下は Z 値を表す)。

(a)		
Dorsal process	<i>A. aomoriensis</i> 下北半島以外	<i>A. towadanus</i>
<i>A. aomoriensis</i> 下北半島	0.667	< 0.001
	0.846	6.774
<i>A. aomoriensis</i> 下北半島以外	-	< 0.001
	-	7.042
Ventral process		
<i>A. aomoriensis</i> 下北半島	0.667	0.005
	0.844	3.129
<i>A. aomoriensis</i> 下北半島以外	-	0.103
	-	2.02
(b)		
	<i>A. aomoriensis</i> 下北半島以外	<i>A. towadanus</i>
Dorsal process		
<i>A. aomoriensis</i> 下北半島	0.675	0.342
	-0.832	1.380
<i>A. aomoriensis</i> 下北半島以外	-	0.973
	-	0.342
Ventral process		
<i>A. aomoriensis</i> 下北半島	0.994	< 0.001
	-0.103	-4.906
<i>A. aomoriensis</i> 下北半島以外	-	< 0.001
	-	-5.124

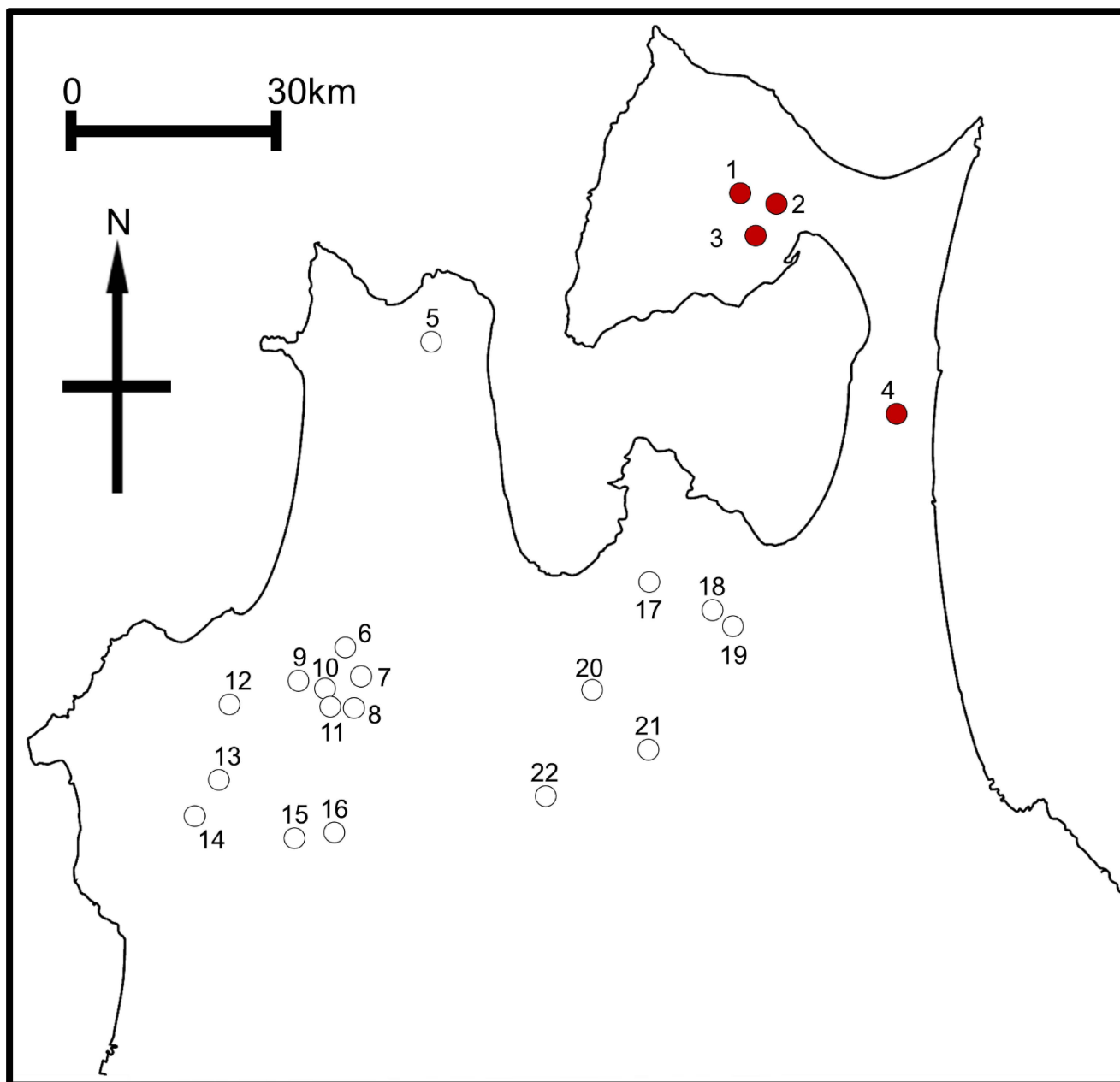


図 6.3 章の調査地。●は下北半島の調査地を示し、○は下北半島以外の調査地を示す。各調査地の番号は表 4 と表 7 の調査地番号と対応している。

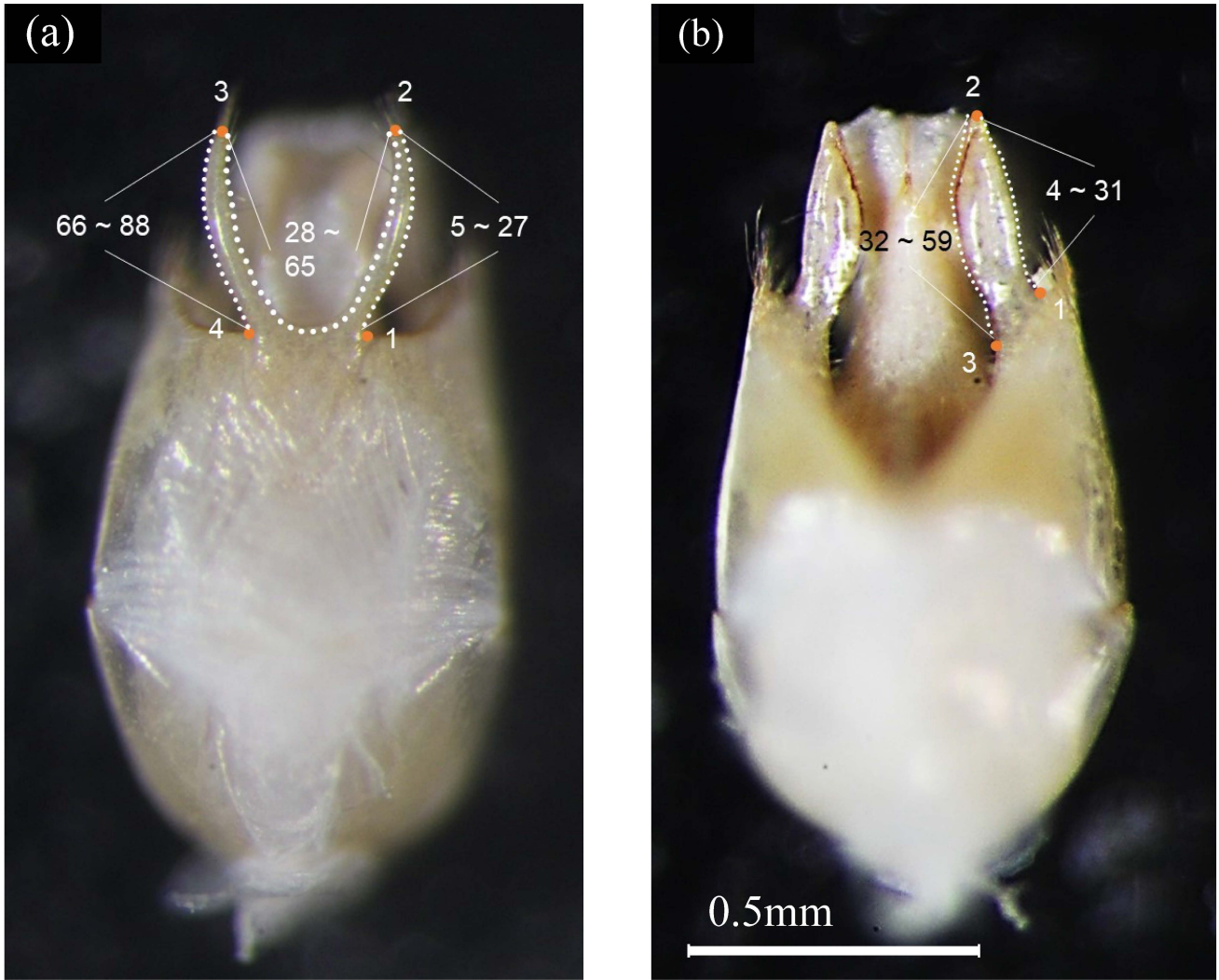


図7 雄交尾器形態に用いた部位とその標識点。Dorsal process (a) と Ventral process (b) の形態の幾何学的形態測定法には、標識点としてランドマークおよびセミランドマークを用いた。(a)では、(1)基部の交尾器本体との接続部、(2)先端部(頂点)、(3)先端部(頂点)、(4)基部の交尾器本体との接続部にランドマークを設定し、(5-27)ランドマーク1とランドマーク2の間の外縁上に等間隔、(28-65)ランドマーク2とランドマーク3の間の外縁上に等間隔、(66-88)ランドマーク3とランドマーク4の間の外縁上に等間隔にセミランドマークを設定した。(b)では、(1)基部の交尾器本体との接続部、(2)先端部(頂点)、(3)内側基部湾曲の最深部にランドマークを設定し、(4-31)ランドマーク1とランドマーク2の間の外縁上に等間隔、(32-

59)ランドマーク2とランドマーク3の間の外縁上に等間隔にセミランドマークを設定した。

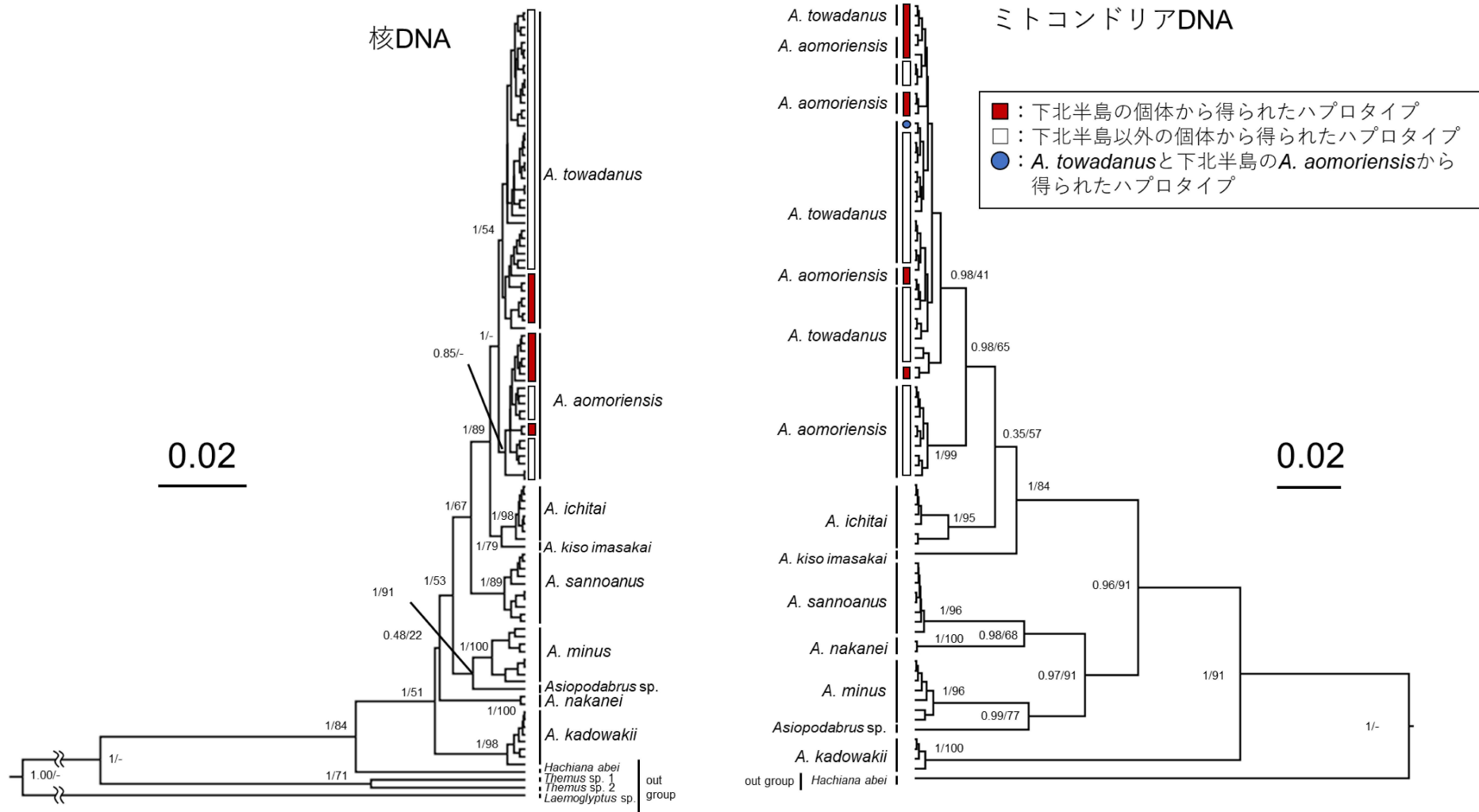


図 8. *Asiopodabrus* 属 9 種の核 DNA の系統樹とミトコンドリア DNA の系統樹。分岐点の数値はベイズ法による事後確率と最尤法によるブートストラップ値を示す。

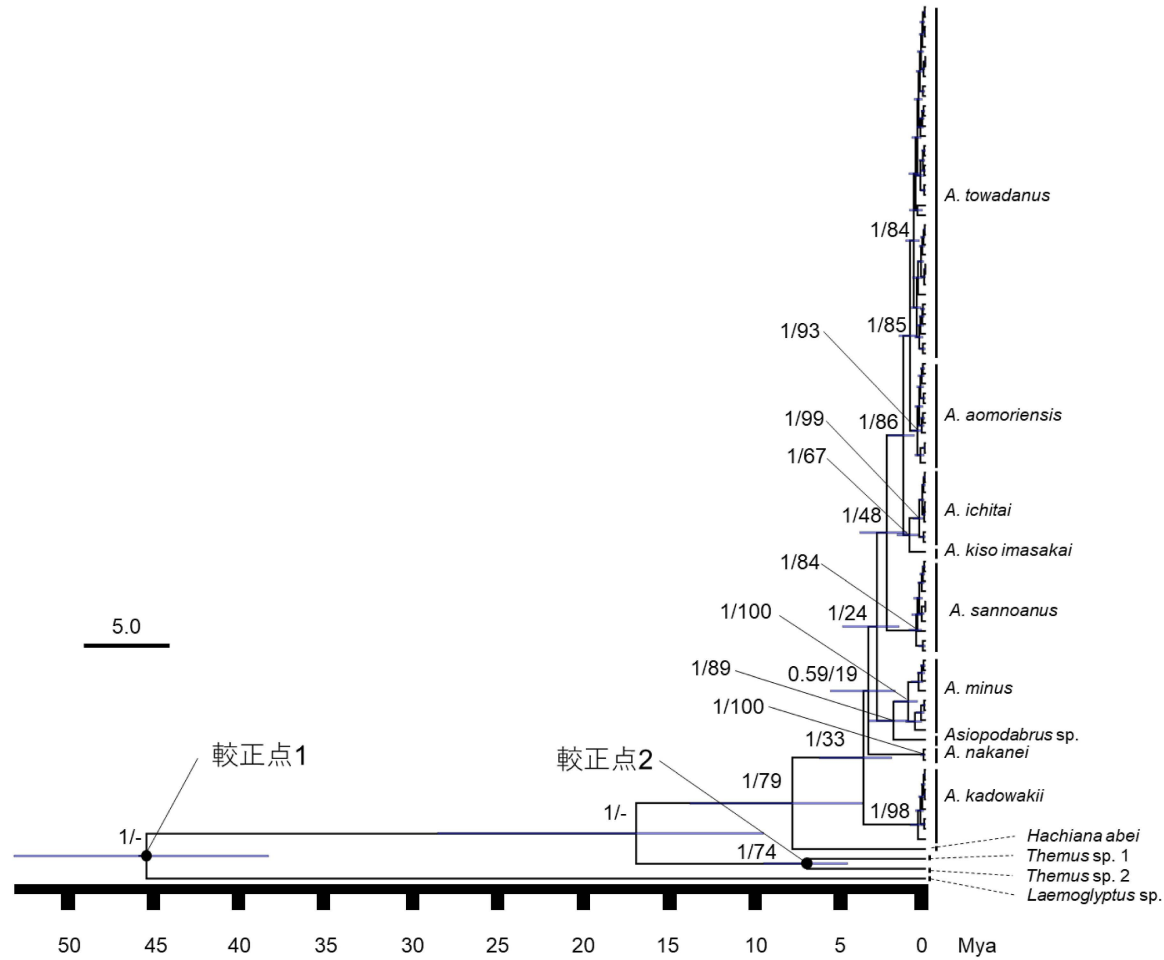


図9.核DNAとミトコンドリアDNAを組み合わせた配列に基づいた *Asiopodabrus* 属9種の系統樹。分岐点の数値はベイズ法による事後確率と最尤法によるブートストラップ値を示す。ノードバーは分岐年代推定の95%最高事後密度区間を表す。黒丸は進化時間の較正を行ったポイントを表す(較正点1, 2; 材料と方法を参照)。

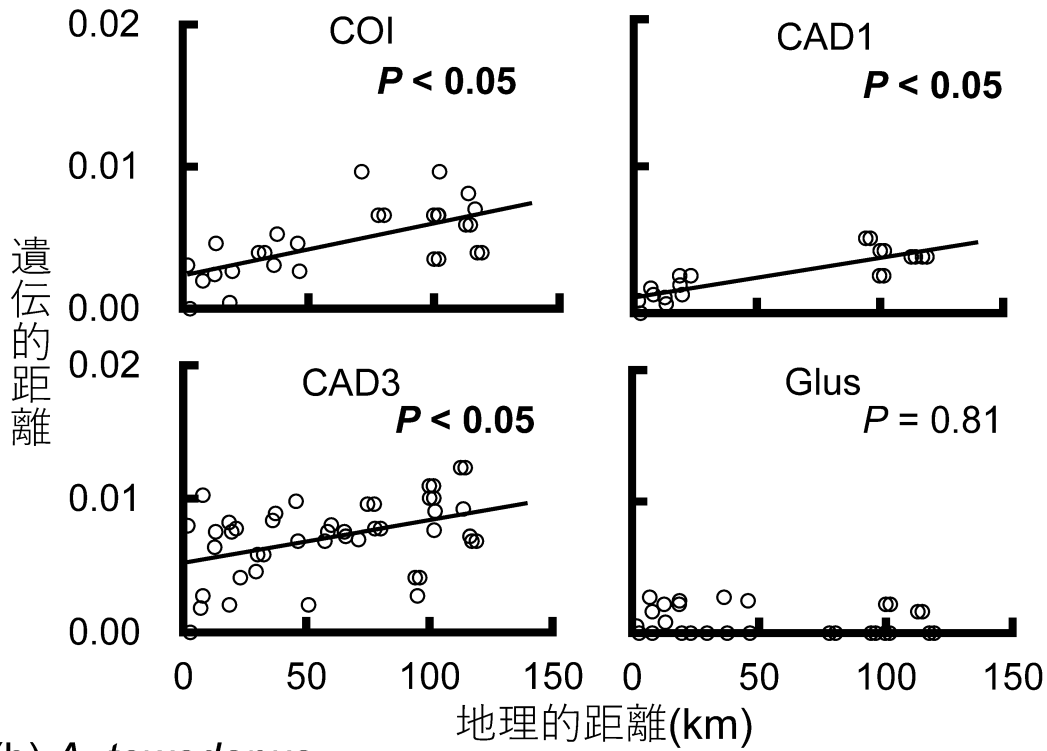
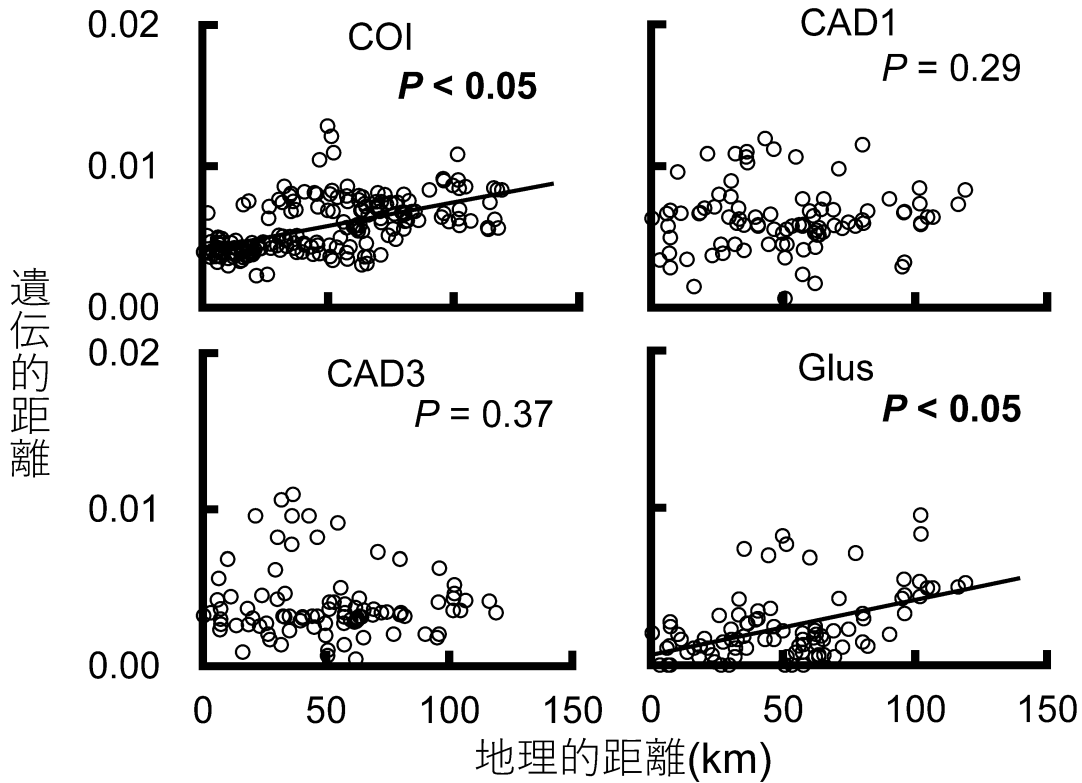
(a) *Asiopodabrus sannoanus*(b) *A. towadanus*

図 10. (a) *Asiopodabrus sannoanus* および (b) *A. towadanus* の地理的距離と COI、CAD1、CAD3、Glus 領域の遺伝的距離の相関関係。

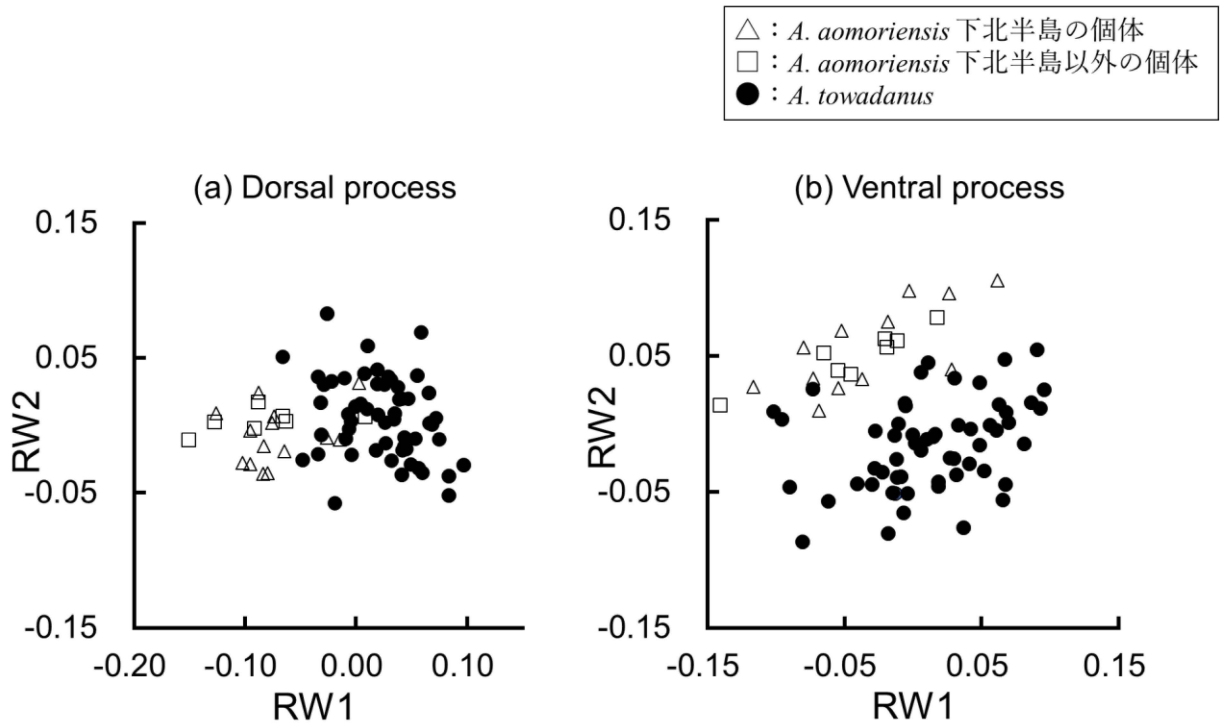


図 11. *A. towadanus* と *A. aomoriensis* の(a) dorsal process と(b) ventral process の第一相対歪み軸(RW1)および第二相対歪み軸(RW2)。

4章 ブナ林に生息する植食性甲虫カシワクチブトゾウムシ *Nothomylocerus griseus* (コウチ ユウ目ゾウムシ科)の種内で生じた系統間の遺伝子浸透と繁殖形質の分化

はじめに

異所的種分化の成立は、地理的隔離による遺伝分化とそれに関係する二次的接触時の交雑のコストに左右されるが、同じ地域に生息する生物であっても、環境変化による隔離の効果はその生態によって異なると考えられる。森林など、特定の生息環境に餌資源が限定される分類群では、気候変動に伴う植生の変遷など、生息環境の変化によって分布が分断されやすい(Aoki et al., 2008, 2009)。一方で、幅広い餌資源を利用できる分類群では、多少の生息環境の変化では分布が分断されないと予想される。このような点から、異所的種分化の成立に過去の気候変動がもたらす影響を明らかにする上で、生態を考慮して研究する必要があると考えられる。しかし、気候変動(氷期と間氷期の繰り返し)が生物の地理的隔離と異所的種分化を促進してきたことは過去の研究で示唆されている(Hewitt, 2004; Li et al., 2017)ものの、生物の生態についてはほとんど考慮されてこなかった。

その生物の分布に強く影響する動物自体の生態として食性が考えられる。肉食者は通常、餌資源の幅が広いため様々な植生環境に生息できるが、植食者は餌を特定の植物に依存する傾向があり、生息できる植生環境が肉食者に比べて限られるかもしれない。また、植物は気候の影響を強く受けることから、気候変動は肉食者よりも植食者の異所的種分化に影響する可能性がある。これらのことから、餌資源の幅が狭く分布拡大が制限される種では、地理的隔離による遺伝分化が生じやすいと予想されるが、肉食者と植食者で過去の気候変動に

伴って生じた地理的隔離やそれによる遺伝分化の程度を比較した研究はほとんどない。

クチブトゾウムシ亜科(コウチュウ目ゾウムシ科)は、植食性で樹上から採集される種が多い(Sprick & Floren, 2018 など)。また、ブナ林においても多くの種や個体が採集され、*Asiopodabrus* 属とも同所的に生息することから、食性の違いによる遺伝子浸透の有無や方向性、および繁殖形質の分化のパターンを肉食性昆虫と比較するにあたって有用であると考えられる。2章では、本州北部のブナ林に生息する樹上性昆虫の群集構成に、地理的距離に伴う地理パターンがあり、この地理パターンは、餌植物が制限されるために移動能力の低い植食性昆虫が群集内に存在することによるものであることが示された。3章では、肉食性昆虫である *Asiopodabrus* 属では、一部の近縁種間で種間交雑に伴う遺伝子浸透が生じている地域があることが示された。そこで4章では、植食性であるクチブトゾウムシ亜科を対象に、核 DNA とミトコンドリア DNA の系統樹の比較を行い、交雑による遺伝子浸透の有無や方向性を調べる。また、分岐年代推定によって、種間の分岐が過去の大規模な気候変動によって生じてきたかについても調べる。さらに、雄交尾器の形態の分化を調べることで繁殖形質の分化が生じているかを検証する。これによって、肉食性昆虫と植食性昆虫の比較を行い、食性によって種間交雑に伴う進化現象のパターンに違いがあるかを検証する。

材料と方法

材料

2015年から2019年にかけて、青森県の16調査地で採集を行い(表9, 図12)、ウスアオクチ

ブトゾウムシ(*Lepidepistomus elegantulus* Roelofs)、カシワクチブトゾウムシ(*Nothomylocerus griseus* Roelofs)、クロホシクチブトゾウムシ(*Lepidepistomodes nigromaculatus* Roelofs)、ケブカトゲアシヒゲボソゾウムシ(*Phyllobius armatus* Roelofs)、コブヒゲボソゾウムシ(*Phyllobius picipes* Motschulsky)の5種を得た。採集は捕虫網を用いて行い、得られたサンプルは99%エタノールに入れて-25°Cのフリーザーで保存した。サンプルの同定にはMorimoto et al. (2006)を用いた。

DNA データの収集

得られたサンプルの胸部から筋肉を摘出し、PrepMan™ Ultra Reagent プロトコル(Thermo Fisher Scientific, Massachusetts, US)によってDNAを抽出した。ミトコンドリアDNAのCOI領域はTakara Ex Taq (Takara Bio, Shiga, Japan)もしくはTks Gflex™ DNA Polymerase (Takara Bio, Shiga, Japan)を用いて、PCRで増幅した。PCRのサイクル数は40回、アニーリング温度は45°CでPCRした。核DNAのCG11652およびnero領域はChe et al. (2017)のプロトコルに従い、Takara Ex Taqを用いたPCRで増幅した。それぞれの領域のプライマーは表10に示した。PCR産物はpolyethylene glycol precipitation (Peg)沈殿法もしくはExoSAP-IT™ Express (Thermo Fisher Scientific, Massachusetts, US)を用いて精製し、Bigdye Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (Thermo Fisher Scientific, Massachusetts, US)のマニュアルに従ってサイクルシーケンスを行った。その後、サンプルをABI3500 DNA sequencer (Applied Biosystems, California, US)で泳動して塩基配列を解読した。

遺伝子解析

種間で遺伝子浸透が生じたかを調べるために、核 DNA の CG11652 と nero 領域を用いた系統樹と、ミトコンドリア DNA の COI 領域を用いた系統樹を作成した。また、系統樹の作成と同時に、核 DNA とミトコンドリア DNA でそれぞれベイズ法による分岐年代推定を行った。外群には、CG11652 と nero ではナガキクイムシ亜科の一種(コウチュウ目ゾウムシ科ナガキクイムシ亜科)、*Curculio* 属の一種(コウチュウ目ゾウムシ科ゾウムシ亜科)、*Xylosandrus* 属の一種(コウチュウ目ゾウムシ科キクイムシ亜科)を、COI では *Platypus cylindrus* (コウチュウ目ゾウムシ科ナガキクイムシ亜科)、*Curculio davidi* (コウチュウ目ゾウムシ科ゾウムシ亜科)、*Xylosandrus brevis* (コウチュウ目ゾウムシ科キクイムシ亜科)の塩基配列を GenBank より引用して用いた(表 11)。CG11652 および COI は MEGA7 (Kumar et al., 2016)を用いて目視で調整した。nero は Zhang et al. (2018)のナガキクイムシ亜科の一種の塩基配列(Accession number: MG626927)にもとづいてエクソン 1、イントロン、エクソン 2 の 3 つに配列を分け、エクソン 1 とエクソン 2 は一つの配列(エクソン)として連結させた後にコドンを考慮した MUSCLE (Edgar, 2004)で、イントロンはコドンを考慮しない MUSCLE (Edgar, 2004)によってアライメント後に MEGA7 (Kumar et al., 2016)によって目視で調整した。

核 DNA とミトコンドリア DNA の系統樹はそれぞれベイズ法では BEAST v1.10.4 (Suchard et al., 2018)を、最尤法では RAxML-NG (Kozlov et al., 2019)を用いて作成され、分岐年代推定はベイズ法によって行われた。各領域の塩基置換モデルは、ベイズ法では Kakusan4

(Tanabe, 2011)によって BIC4 の値を基準にモデルを選択した。nero はエクソンとイントロンをそれぞれ別の領域としてモデル選択した。Kakusan4 (Tanabe, 2011)によって、核 DNA では CG11652、nero エクソン、nero イントロンの 3 領域は HKY+G が選択され、ミトコンドリア DNA では COI は GTR+G が選択された。CG11652、COI、nero エクソンはコドンポジションごとに分けたモデルとして扱い、nero イントロンはコドンポジションごとに分けないモデルとして扱った。Base frequencies は全ての領域で Empirical を選択し、CG11652、nero エクソン、COI ではコドンポジションは分けて、substitution rates と rate heterogeneity と base frequencies は unlink にチェックを入れた。分子時計モデルは、Uncorrelated relaxed model (Drummond et al., 2006)を選択し、Relaxed distribution は lognormal に設定した。最尤法では、Modeltest-NG (Darriba et al. 2020)によって AIC を基準にモデルを選択した。nero はエクソンとイントロンをそれぞれ別の領域としてモデル選択した。CG11652、COI、nero エクソンはコドンポジションごとに分けたモデルとして扱い、nero イントロンはコドンポジションごとに分けないモデルとして扱った。Modeltest-NG (Darriba et al. 2020)によって、核 DNA では CG11652 P1 は TIM2+G4、CG11652 P2 は HKY+G4、CG11652 P3 は HKY+I、nero エクソン P1 は GTR+I+G4、nero エクソン P2 は GTR+I、nero エクソン P3 は TrN+G4、nero イントロンは TPM1uf+G4、ミトコンドリア DNA では COI P1 は GTR+G4、COI P2 は TPM1uf+I、COI P3 は TIM2+G4 が選択された。最尤法でのブートストラップは 1,000 反復行った。

ベイズ法による分岐年代の推定では、進化時間の較正点は Zhang et al. (2018)によって推定された分岐年代をもとに、ナガキクイムシ亜科とクチブトゾウムシ亜科+ゾウムシ亜科

の分岐した年代と、クチブトゾウムシ亜科とゾウムシ亜科の分岐した年代を用いた。各分岐の Prior distribution で正規分布(Normal)を仮定し、ナガキクイムシ亜科とクチブトゾウムシ亜科+ゾウムシ亜科の分岐(較正点 1)では Mean に 104.48 (Mya)、Stdev に 3.6 を、クチブトゾウムシ亜科とゾウムシ亜科の分岐(較正点 2)には Mean に 95.28 (Mya)、Stdev に 4.0 を入力した。分子時計の平均進化速度は、全ての領域で 1.0 を初期値として入力し、Continuous Time Markov Chain (CTMC) rate reference によって推定された。Markov chain Monte Carlo (MCMC) は 300,000,000 世代で、樹形とパラメータのサンプル頻度は 10,000 世代に 1 回、burn-in は 50%で行った。パラメータの推定値の収束は Tracer v 1.6 (Rambaut et al., 2014)で確認した。

地理的距離と nero 領域の集団間の遺伝的距離の間に相関関係があるかを調べた。系統解析によって、*N. griseus* の核 DNA に 2 つの系統が存在した(A 系統、B 系統)ことから、対象には、*N. griseus* の A 系統および B 系統の個体を用いた。A 系統と B 系統は遺伝的に大きく分化しており、形態的にも系統間の雄交尾器の分化が示唆されたにも関わらず、A 系統と B 系統で COI 領域の共有がみられた(結果を参照)ことから、系統間で交雑が生じている可能性がある。そのため、COI 領域は解析から除いた。地理的距離は、緯度・経度のデータから、Geographic Distance Matrix Generator v1.2.3 (Erst, 2017)を用いて算出し、解析に使用した。集団間の遺伝的距離の算出には Arlequin ver3.5.2.2 (Excoffier & Lischer, 2010)を用いた。地理的距離と遺伝的距離の相関の検定は、R v. 3.2.5 (R Development Core Team 2016)の vegan パッケージを用いて、スピアマンの順位相関係数による Mantel 検定によって行った。有意水準は 5%とした。

形態解析

N. griseus の核 DNA で構築した系統樹に 2 つの系統が存在し(A 系統、B 系統)、さらに、A 系統と B 系統間で交雑が示唆されたため(結果を参照)、交雑が示唆された集団の A 系統や B 系統の個体間で、交雑による繁殖形質の形態の分化が生じているかを検証するために、雄交尾器の形態の違いを調べた。雄交尾器の測定には幾何学的形態測定法を使用し、形態変異を説明する軸を検出した。標本から雄交尾器を取り出し、aedeagus の左側面を顕微鏡下で同じ角度で固定した状態で撮影した後、tpsDig2 Version 2. 31 (Rohlf, 2017)を用いて交尾器画像上に標識点を打ち、座標を取得した(図 13)。座標データは tpsRelw Version 1.69 (Rohlf, 2016)を用いて、部分歪み(partial warp)および相対歪み(relative warp)を計算し、標本間の形態変異を最もよく説明する主成分軸を検出した。

形態を比較するため、R 3.2.5 (R Development Core Team 2016)の lme4 パッケージを用いて、一般化線形混合モデル(GLMM)を用いた解析を行った。交雑が示唆された集団には、集団内の全ての個体に交雑の影響があると考えられる。そのため、*N. griseus* において、採集された全ての個体が核 DNA の A 系統からなり、ミトコンドリア DNA に浸透がみられない調査地は単一の系統のみで構成される、交雑の影響がない集団であると仮定し、この集団の個体を非交雑集団 A 個体とした。また、核 DNA の B 系統のみからなる調査地はみられなかった。交雑が示唆された調査地は、交雑の影響がある集団であると仮定し、この集団の A 系統の個体を交雑集団 A 個体、B 系統の個体を交雑集団 B 個体とした。そして、これらの

個体のグループ間で、形態に変異があるかを調べた。交雑集団の個体のうち、核 DNA の A 系統の個体と核 DNA の B 系統の個体が同所的にみられなかった集団の個体は、実際に交雑が生じた地点から移動した個体である可能性があるため、検定から除いた。目的変数を aedeagus の RW1 値および RW2 値、説明変数を集団、各サンプルの採集地をランダム効果に設定して、形態の違いに集団の違いが影響しているかを検定した。RW1 値および RW2 値は正規分布に従うと仮定し、リンク関数は identity 関数として、尤度比検定によって説明変数を加えるモデルと説明変数を加えないモデルで尤度に有意差があるかを検定した。尤度比はカイ二乗分布に従うと仮定した。その後、尤度に有意な違いがあった場合には、Tukey's *post hoc* test を行ってグループ間(非交雑集団 A 個体, 交雑集団 A 個体, 交雑集団 B 個体)の RW1 あるいは RW2 に有意差があるかを検定した。

結果

遺伝子解析

核 DNA では CG11652 の 672bp、nero エクソンの 516bp、nero イントロンの 218bp が解析に用いられ、ミトコンドリア DNA では COI の 775bp が解析に用いられた。核 DNA およびミトコンドリア DNA の系統樹で、クチブトゾウムシ亜科の 5 種はそれぞれ単系統を形成した(図 14, 15)。また、核 DNA の系統樹では、*N. griseus* 種内で高い事後確率で支持された 2 つの系統がみられた(A 系統、B 系統: 図 14)。一方で、ミトコンドリア DNA の系統樹では、A 系統の個体から検出されたハプロタイプが B 系統の個体からも検出されるなど、系統間で

ミトコンドリア DNA の共有がみられた(図 15, 16)。さらに、核 DNA の A 系統の個体はほとんどの調査地でみられたが、B 系統は主に青森県の南東部の調査地でみられ、特に、調査地 15 と 16 では採集された個体のうち半数が B 系統であった(表 12; 図 16)。また、A 系統と B 系統間のミトコンドリア DNA の共有は多くの調査地でみられた(図 16)。

分岐年代推定によって、*N. griseus* の A 系統と B 系統の分岐年代は約 403 万年前(95% 最高事後密度区間: 114 万年前–1,056 万年前)であり、更新世よりも前、鮮新世の年代に分岐したと推定された(図 16)。また、ミトコンドリア DNA では *N. griseus* の種内で約 1288 万年前(95%最高事後密度区間: 387 万年前–2,831 万年前)から分岐が生じたと推定された(図 16)。さらに、Mantel 検定の結果から、*N. griseus* では地理的距離と nero 領域の遺伝的距離の間に有意な正の相関はみられなかった(図 17)。一方で、*N. griseus* の核 DNA が A 系統の個体間でも、COI 領域で遺伝的距離は平均で 4.1%であり、昆虫においては、ミトコンドリア DNA の COI 領域における種レベルの遺伝的距離であるといわれている 2% (Hebert et al., 2003) よりも大きい個体のみられた。

形態解析

aedeagus の形態について、非交雑集団の A 系統 5 個体、交雑集団の A 系統 32 個体、交雑集団 B 系統 8 個体の合計 45 個体の雄を解析した。aedeagus の幾何学的形態測定法における相対歪み軸の説明率は RW1 が 45.85%、RW2 が 23.80%であった。尤度比検定の結果から、RW1 と RW2 でグループ間に有意な違いがみられた(RW1, $P < 0.05$; RW2, $P < 0.05$)。さらに、Tukey's

post hoc test の結果、RW1 では非交雑集団 A 個体と交雑集団 A 個体の間で有意に形態の違いがみられ(非交雑集団 A 個体 vs. 交雑集団 A 個体 $P < 0.05$, 非交雑集団 A 個体 vs. 交雑集団 B 個体 $P = 0.22$, 交雑集団 A 個体 vs. 交雑集団 B 個体 $P = 0.67$; 表 13)、RW2 では交雑集団 A 個体と交雑集団 B 個体の間で有意に形態の違いがみられた(非交雑集団 A 個体 vs. 交雑集団 A 個体 $P = 0.73$, 非交雑集団 A 個体 vs. 交雑集団 B 個体 $P = 0.33$, 交雑集団 A 個体 vs. 交雑集団 B 個体 $P < 0.05$; 表 13)。

考察

まず、核 DNA を用いて作成した系統樹では、*N. griseus* において高い事後確率で単系統性が支持された 2 つの系統が存在することが明らかになった(A 系統、B 系統: 図 14)。また、2 つの系統の中間的なハプロタイプをもつ個体は存在しなかった(図 14)。さらに、BEAST による分岐年代推定の結果から、この 2 系統の分岐は約 403 万年前(95%最高事後密度区間: 114 万年前–1,056 万年前)の鮮新世に生じたことが示唆された(図 16)。3 章では、*Asiopodabrus* 属 9 種の分岐年代推定の結果から、9 種の分岐が鮮新世から更新世の間(約 1–400 万年前)に生じたと推定されているが、この分岐年代と比べても *N. griseus* の系統間の分岐年代は古く、*Asiopodabrus* 属の近縁種間と比べても遺伝分化が大きかった。さらに、ミトコンドリア DNA では、昆虫において COI 領域の種間レベルの遺伝的距離は約 2% (Hebert et al., 2003)であるにもかかわらず、個体間で COI の遺伝的距離が 4%以上あるなど、遺伝的に非常に大きく分化した個体も存在した。ミトコンドリア DNA の系統樹における分岐年代推定でも、*N. griseus*

種内での分岐の開始が約 1288 万年前(95%最高事後密度区間: 387 万年前–2,831 万年前)であり、*N. griseus* 種内の A 系統と B 系統が別種レベルに分化するのに十分な時間が経過している可能性が高い。加えて、形態解析の結果から、*N. griseus* の A 系統と B 系統の雄交尾器形態が分化していることも示唆されている。以上より、*N. griseus* の種内に存在する核 DNA の 2 系統(A 系統と B 系統)には十分な遺伝分化が存在し、系統間で雄交尾器形態の分化が示唆されたため、この 2 つの系統は別種レベルで分化していると考えられる。

ミトコンドリア DNA の COI 領域を用いて作成した系統樹では、今回解析に使用したクチブトゾウムシ亜科 5 種では、種間でミトコンドリア DNA の浸透はみられなかった(図 16)。一方で、*N. griseus* においては、核 DNA の系統樹では種間レベルで分化している A 系統と B 系統の間で、ミトコンドリア DNA の共有が *N. griseus* が採集されたほとんどの調査地でみられた(図 16)。また、A 系統の個体は *N. griseus* が採集された全ての調査地でみられたが、B 系統は主に青森県南東部の調査地で A 系統と同所的にみられた(表 12, 図 16)。特に、調査地 15 と 16 では、採集された個体のうち半数が B 系統であり、他の調査地に比べて B 系統の割合が多かった。これらのことから、個体数の多い A 系統が優占していた青森県の山地に、今回の調査地よりも南で分化した B 系統が北上して侵入したことで、広い範囲で交雑に伴うミトコンドリア DNA の遺伝子浸透が生じているかもしれない。また、分岐年代推定の結果から、*N. griseus* の 2 系統の分岐は約 403 万年前に生じたと推定されている(図 16)。この時期は鮮新世(約 258 万年前–533 万年前)であり、北半球では大規模な気候変動によって氷期と間氷期の繰り返しが始まった時期である(Schepper et al., 2014)ことから、植

食性昆虫でも遺伝分化や種分化が促進されていた(例えば Fagua et al., 2018)。*N. griseus* においても、この大規模な気候変動が分布変遷と系統の分化、およびその後の系統間の二次的接触をもたらしたことで、交雑に伴う遺伝子浸透が生じているのかもしれない。3 章の *Asiopodabrus* 属においても、*Asiopodabrus* 属の分岐は約 363 万年前(95%最高事後密度区間: 198 万年前–622 万年前)から生じたと推定されており、鮮新世の気候変動も更新世の気候変動と同様に、ブナ林に生息する樹上性昆虫の種分化を促進した可能性がある。一方で、*N. griseus* の A 系統においても B 系統においても、地理的距離と核 DNA の *nero* 領域の遺伝的距離の間に有意な正の相関はみられなかった(図 17)。餌資源が制限されやすいスペシャリスティックな植食性昆虫でも、地理的距離が短い集団間では遺伝的距離との正の相関がみられない場合がある(Massonnet, & Weisser, 2004)。*N. griseus* の核 DNA における A 系統と B 系統の分岐は約 403 万年前と比較的古いことから、主な遺伝分化は今回の調査地よりも南で生じており、その後に現在の分布域まで分布を拡大したのかもしれない。今後は、調査地域の拡大を行い、より詳細な遺伝構造のパターンを明らかにする必要があるだろう。

形態解析の結果から、*N. griseus* の交雑の影響を受けていない集団(非交雑集団)の A 系統の個体と、交雑の影響を受けている集団(交雑集団)の A 系統の個体間で、*aedeagus* の RW1 値に有意な違いがみられた(表 13; 図 18)。また、RW2 値においては交雑集団の A 系統の個体と B 系統の個体間で有意な違いがみられた(表 13; 図 18)。これらのことから考えると、A 系統の個体と B 系統の個体間での交雑が適応度の低下をもたらし、雄交尾器形態が分化したのかもしれない。また、非交雑集団の A 系統と交雑集団の B 系統の間には雄

交尾器の形態の有意な違いはみられなかったことから、A 系統と B 系統の二次的接触時には 2 系統間で形態的な違いはほとんどなく、そのため交雑が頻繁に生じたのかもしれない。遺伝的には別種レベルに分化していても形態的にはほとんど違いがない集団が同所的に生息している場合には、交雑と遺伝子浸透が生じることが知られている(Ladner & Palumbi, 2012 など)。 *N. griseus* においても、形態的に違いがほとんどないが遺伝的には別種レベルまで分化している A 系統と B 系統が二次的に接触したことで、交雑が繰り返し行われた可能性がある。3 章においては、交雑に伴う *A. towadamus* からの遺伝子浸透が生じていた *A. aomoriensis* の種内において、交雑の影響があると考えられる下北半島の集団と交雑の影響がないと考えられる下北半島以外の集団には形態の違いはみられなかった。 *A. aomoriensis* と *A. towadamus* の分岐年代が約 90 万年前(95%最高事後密度区間: 49 万年前–154 万年前)と比較的最近に種分化が生じていると推定されているのに対し、 *N. griseus* の核 DNA の A 系統と B 系統の分岐年代は約 403 万年前と比較的古く、二次的接触後の交雑時に系統間の遺伝分化が大きく、それに比例して交雑のコストもより大きかったために A 系統内で雄交尾器形態の分化が生じたのかもしれない。植食性昆虫では、鮮新世の氷期の寒冷化に伴って宿主植物の転換が生じたことで種の多様化が起きたことが示唆された例も多く知られている(Cognato et al., 2021; Fagua et al., 2018; Hernández et al., 2016 など)ことから、 *N. griseus* においても、宿主植物の転換によって A 系統と B 系統の分化が生じた可能性がある。植食性昆虫では、実験室条件など、別種を同所的に生育させると交雑によって雑種が形成されるにも関わらず、野外では利用できる餌植物の違いに伴う地理的な隔離によって生殖隔離を成立して

いる例が知られている(Matsubayashi et al., 2011 など)。今後、A 系統と B 系統の生息環境の違いや、宿主植物の違いを調査する必要があるかもしれない。しかし一方で、肉食性昆虫ではこのような鮮新世の気候変動に伴う餌資源の変化は考えにくいことから、同じようにブナ林に生息する昆虫であっても、食性の違いなどの生態的な要因によって、種間交雑に伴う遺伝子浸透などの進化現象はパターンが異なるかもしれない。

本章において、*N. griseus* に存在する別種レベルに遺伝分化した核 DNA の 2 系統間で、ミトコンドリア DNA の浸透と、雄交尾器形態の分化がみられたことから、交雑に伴う遺伝子浸透と、繁殖形質の分化による生殖的隔離の強化が示唆された。しかし、系統間のミトコンドリア DNA の共有は、ミトコンドリア DNA の分化が核 DNA の分化よりも早く生じることで起きる、不完全な系統ソーティング(incomplete lineage sorting)によっても生じる場合がある。本章で明らかになった核 DNA の 2 系統間におけるミトコンドリア DNA の共有が、遺伝子浸透によるものか不完全な系統ソーティングによるものかを正確にするうえでは、核 DNA およびミトコンドリア DNA 領域の追加が必要である。また、より広範囲で調査を行うことで、核 DNA の系統 B のみが生息する地域の探索と、遺伝子解析と形態解析の追加による生殖的隔離の強化の検証を行う必要があるだろう。

表 9. 採集地点の緯度および経度。

地点番号	採集地点	緯度	経度
1	むつ市釜臥山	41.281	141.120
2	青森県上北郡六ヶ所村	41.070	141.347
3	東津軽郡外ヶ浜町 さい沼	41.144	140.603
4	弘前市岩木山赤倉山登山道	40.687	140.326
5	弘前市百沢弥生登山道	40.664	140.353
6	弘前市百沢寺沢	40.629	140.339
7	弘前市岩木山スカイライン 800m	40.650	140.273
8	弘前市岩木山スカイライン 700m	40.648	140.271
9	鱒ヶ沢町白神の森遊山道	40.675	140.192
10	弘前市西目屋村	40.563	140.177
11	西津軽郡鱒ヶ沢町奥赤石遺伝子保全林	40.571	140.116
12	弘前市春秋林道	40.494	140.198
13	上北郡野辺地町烏帽子岳 400m	40.847	141.049
14	黒石市黒森山	40.658	140.703
15	十和田市法量	40.621	140.952
16	平川市白岩森林公園	40.574	140.653

表 10.4 章で使用したプライマー。

	プライマー	配列(5'-3')	引用文献
CG11652	CG11652-F1	ATGGGNGAYGTNACNTAYGGNGC	Che et al., 2017
	CG11652-R1	GNRTARWARTCCATNGGRTA	Che et al., 2017
	CG11652-F2	TAYGGNGCNTGYTGYGTNGAYGA	Che et al., 2017
	CG11652-R2	AANGCNRDNCCCCARTCDAT	Che et al., 2017
COI	C1-J2195	TGATTCTTYGGWCA YCCWGARGT	Simon et al., 1994
	TL2N3014	TCYAATGGAYTAATCTGCCATATTA	Simon et al., 1994
nero	nero-F1	YTMAARCA YGARYTNGCNTAYTG	Che et al., 2017
	nero-R1	TCRTAYTCRCACATRTC NARNGC	Che et al., 2017
	nero-F2	TAYTGYYTNGGNCARATGCARGA	Che et al., 2017
	nero-R2	TCNGCRCAYTCRTGNCKNACCAT	Che et al., 2017

表 11. 外群として用いた種と核領域の Accession number。

	領域	科	亜科	種	Accession number
nuDNA	CG11652	ゾウムシ科	キクイムシ亜科	<i>Xylosandrus</i> sp.	MG613971
			ゾウムシ亜科	<i>Curculio</i> sp.	MG614087
nero			キクイムシ亜科	<i>Xylosandrus</i> sp.	MG626930
			ゾウムシ亜科	<i>Curculio</i> sp.	MG627011
			ナガキクイムシ亜科	sp.	MG626927
mtDNA	COI	ゾウムシ科	キクイムシ亜科	<i>Xylosandrus brevis</i>	AB462627
			ゾウムシ亜科	<i>Curculio davidi</i>	NC_034293
			ナガキクイムシ亜科	<i>Platypus cylindrus</i>	KP297974

表 12. *N. girseus* における核 DNA の A 系統および B 系統の採集地点と調査地ごとの集団の分類。ミトコンドリア DNA の浸透がみられなかった集団を非交雑集団、浸透がみられた集団を交雑集団とした(材料と方法を参照)。括弧の中の数字は雄交尾器を対象とした形態解析に使用した個体数を表す。

採集地点	集団	核 DNA の系統	
		A	B
1	非交雑	1(0)	0
2	交雑	7(4)	0
3	交雑	4(0)	0
4	交雑	6(3)	0
5	交雑	1(0)	0
7	交雑	1(0)	1(0)
8	交雑	2(1)	1(1)
9	交雑	6(5)	0
10	交雑	16(6)	4(1)
11	交雑	4(3)	0
12	非交雑	7(5)	0
13	交雑	8(4)	1(1)
14	交雑	11(4)	2(0)
15	交雑	3(2)	3(2)
16	交雑	5(0)	5(3)
合計		82(37)	17(8)

表 13. 交雑が示唆されなかった集団(非交雑集団)の A 系統個体、交雑が示唆された集団(交雑集団)の A 系統個体、交雑集団の B 系統個体間の aedeagus における RW1 の Tukey's *post hoc* test の結果(上は P 値を、下は Z 値を表す)。

RW1		
	非交雑集団 A 個体	交雑集団 B 個体
交雑集団 A 個体	< 0.05	0.67
	2.38	-0.85
非交雑集団 A 個体	-	0.22
	-	1.65
RW2		
	非交雑集団 A 個体	交雑集団 B 個体
交雑集団 A 個体	0.74	< 0.05
	0.74	-2.75
非交雑集団 A 個体	-	0.33
	-	-1.41

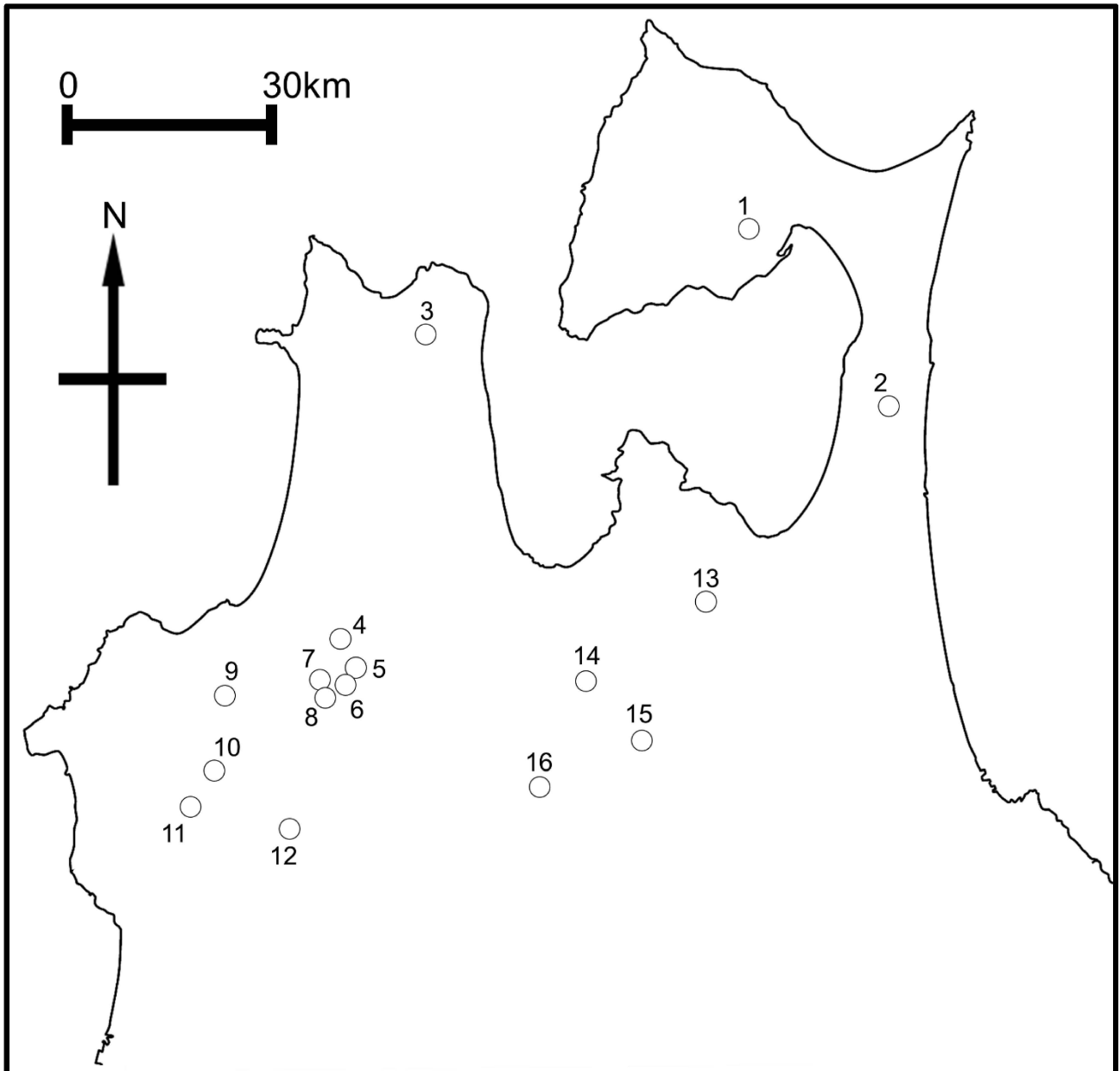


図 12.4 章の調査地。調査地の番号は表 9 と表 12 の地点番号と対応している。

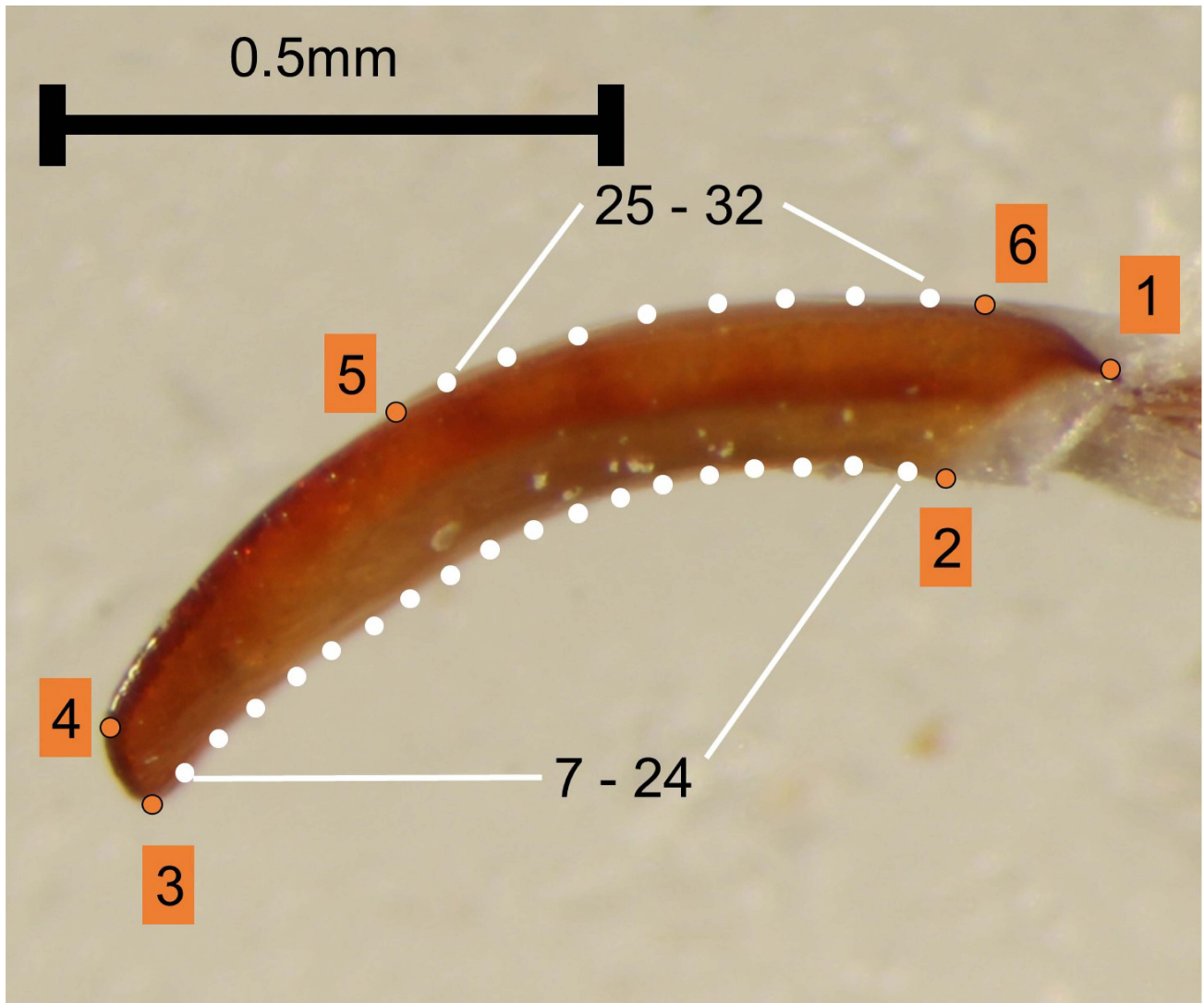


図 13. 雄交尾器形態に用いた部位とその標識点。aedeagus の形態の幾何学的形態測定法には、標識点としてランドマークおよびセミランドマークを用いた。(1) aedeagus の基部、(2) 腹側の基部、(3) 腹側の末端部、(4) 背側の末端部、(5) 背側の袋状構造の基部、(6) 袋状構造との境界にランドマークを設定した。セミランドマークは、(7-24)ランドマーク 2 とランドマーク 3 の間の外縁上に等間隔、(25-32)ランドマーク 5 とランドマーク 6 の間の外縁上に等間隔に設定した。

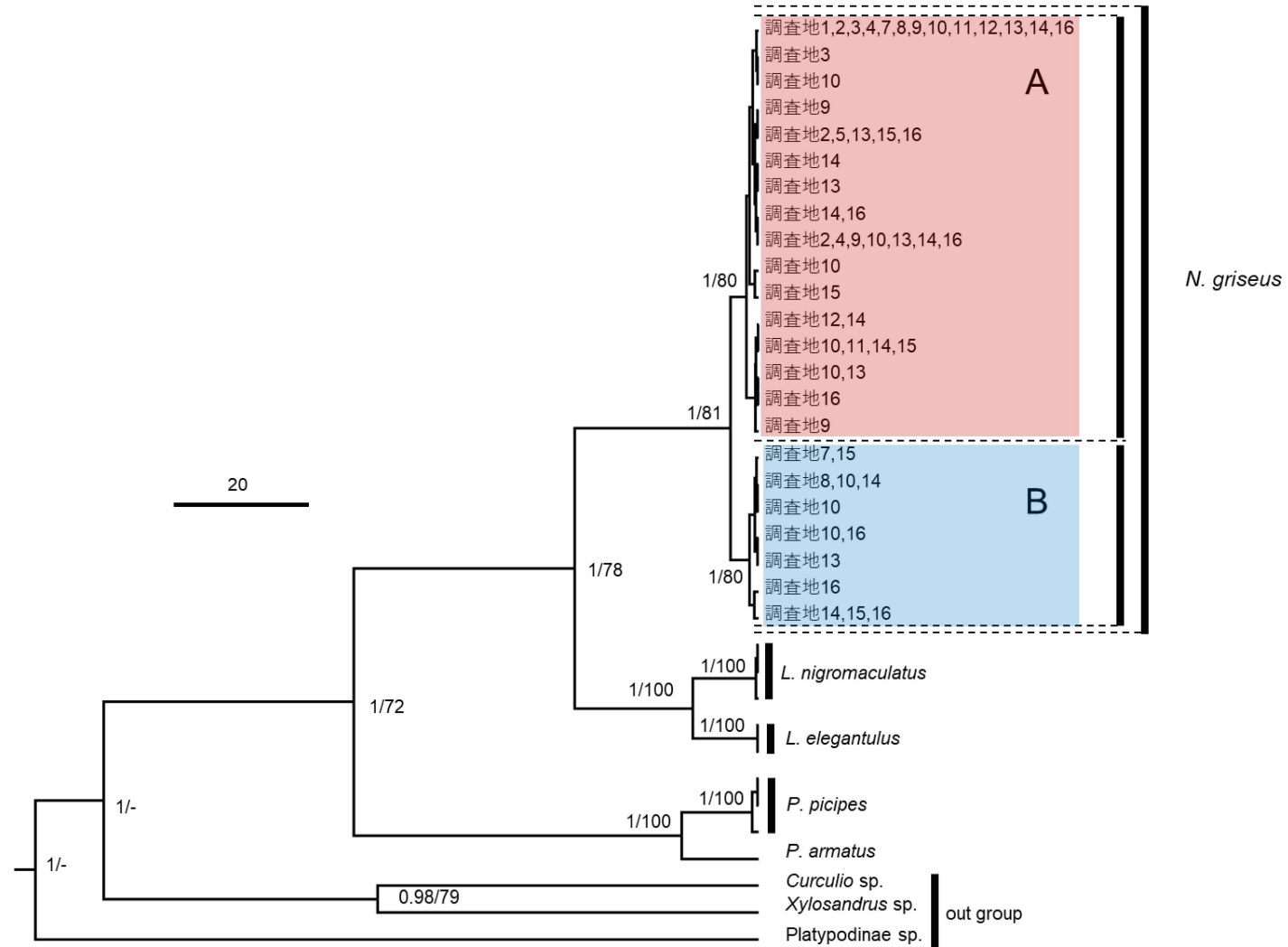


図 14. クチブトゾウムシ亜科 5 種の核 DNA に基づいた系統樹。分岐点の数値はベイズ法による事後確率と最尤法によるブートストラップ値を示す。A、B は高い事後確率で支持された *N. griseus* の 2 系統。

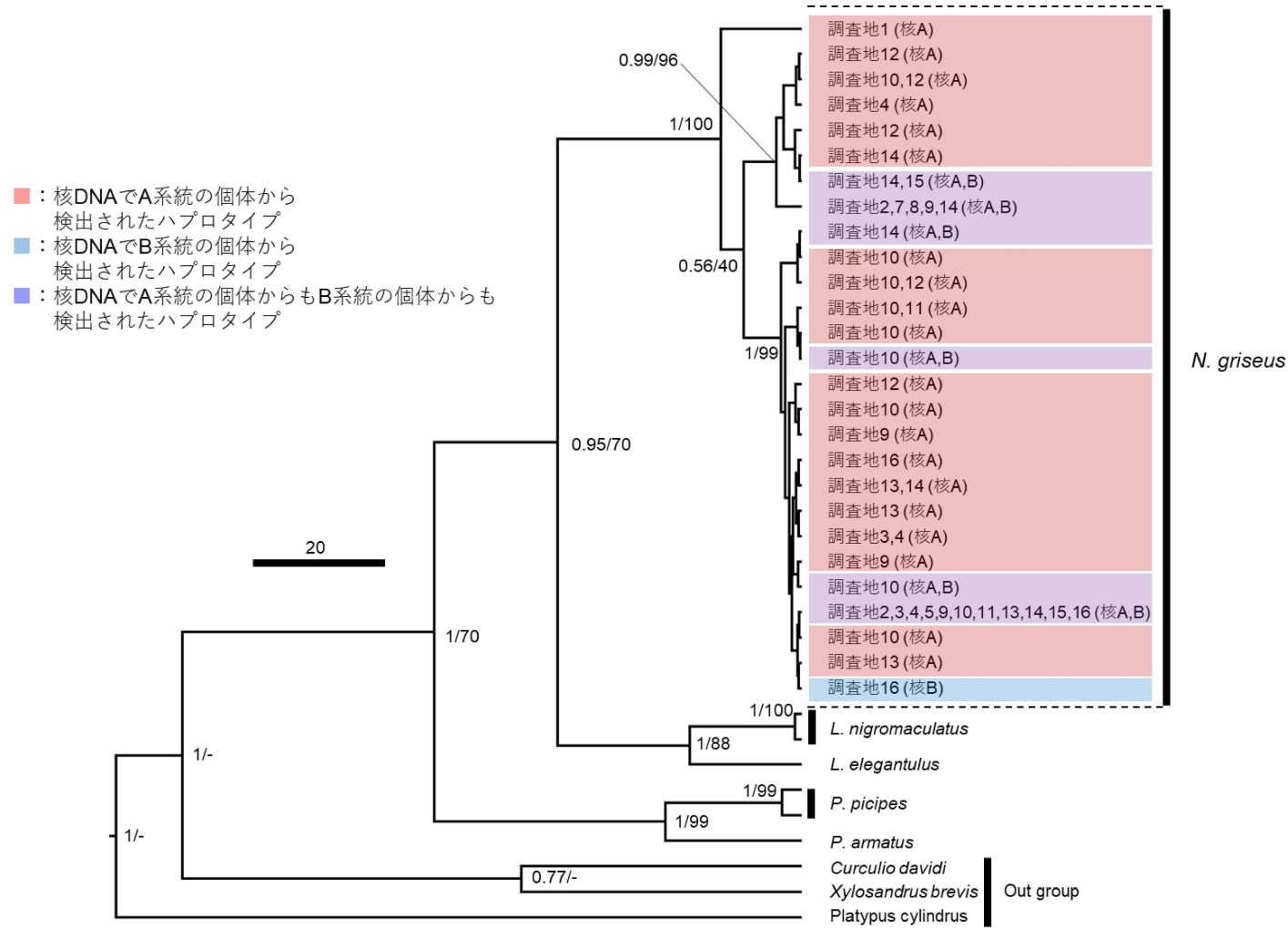


図 15. クチブトゾウムシ亜科 5 種のミトコンドリア DNA に基づいた系統樹。分岐点の数値はベイズ法による事後確率と最尤法によるブートストラップ値を示す。

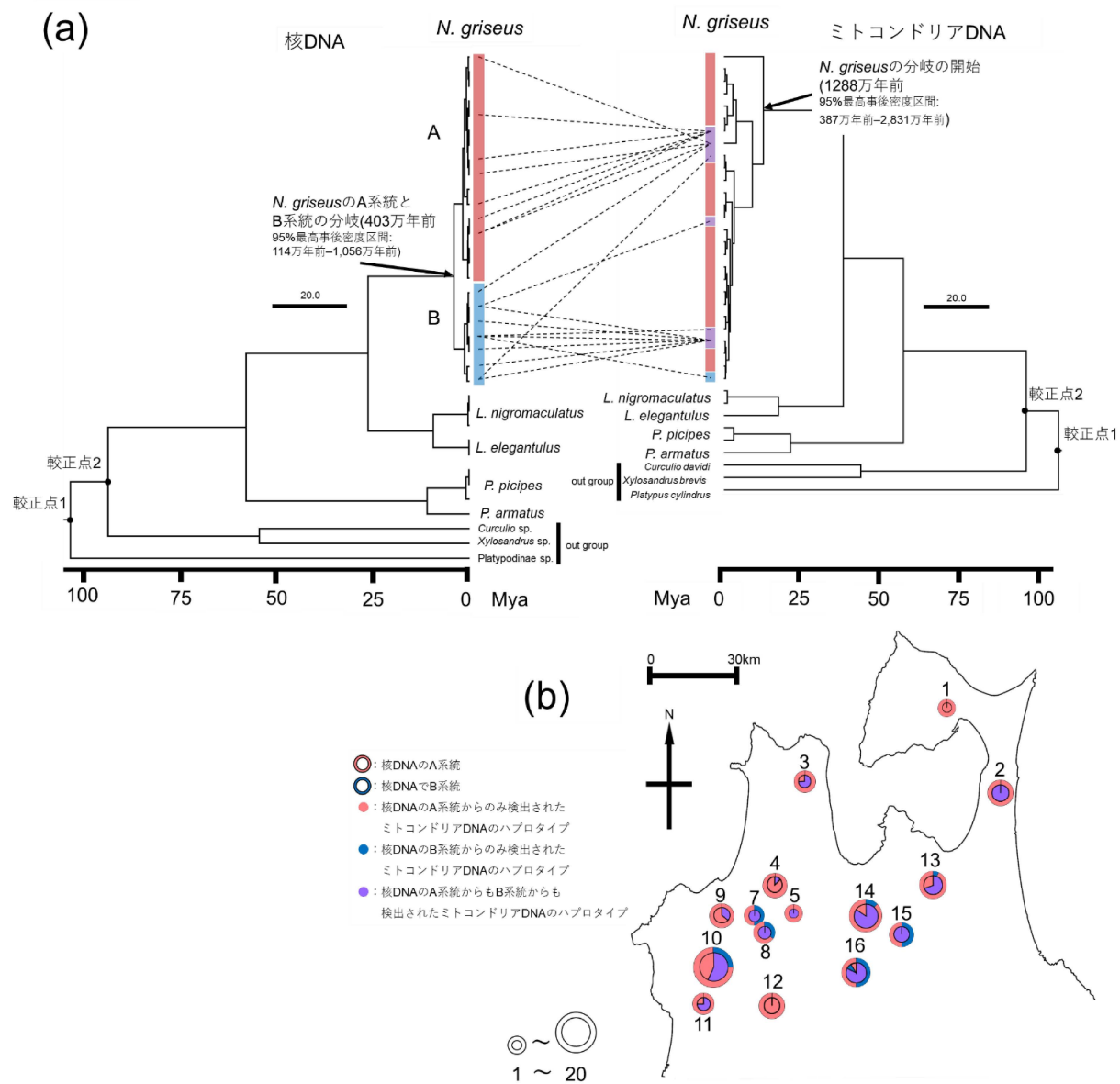


図 16. (a) BEAST によって作成されたクチブトゾウムシ亜科 5 種の核 DNA の系統樹、ミトコンドリア DNA の系統樹とそれぞれの

系統樹の分岐年代、および(b) *N. griseus* が採集された調査地と、各調査地で採集された個体の核 DNA の系統、およびミトコンドリア DNA のハプロタイプの地理分布。(a)において、核 DNA の B 系統の個体のみ、もしくは核 DNA の A 系統と B 系統の両方の個体から得られたミトコンドリア DNA のハプロタイプを破線をつないだ。また、黒丸は進化時間の較正を行ったポイントを表す(較正点 1, 2; 材料と方法を参照)。(b)において、円の大きさは *N. griseus* の核 DNA の系統およびミトコンドリア DNA のハプロタイプの個体数を表す。

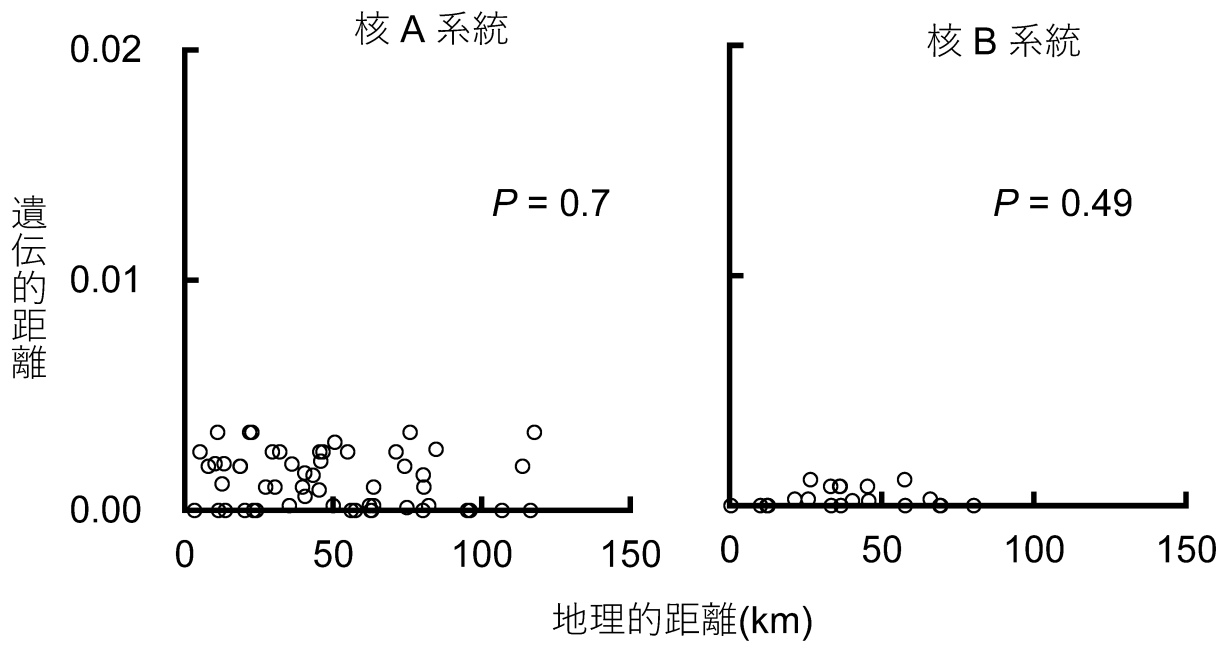


図 17. *N. griseus* における、核 DNA が A 系統の個体および B 系統の個体の地理的距離と核 DNA の nero 領域の遺传的距離の関係。

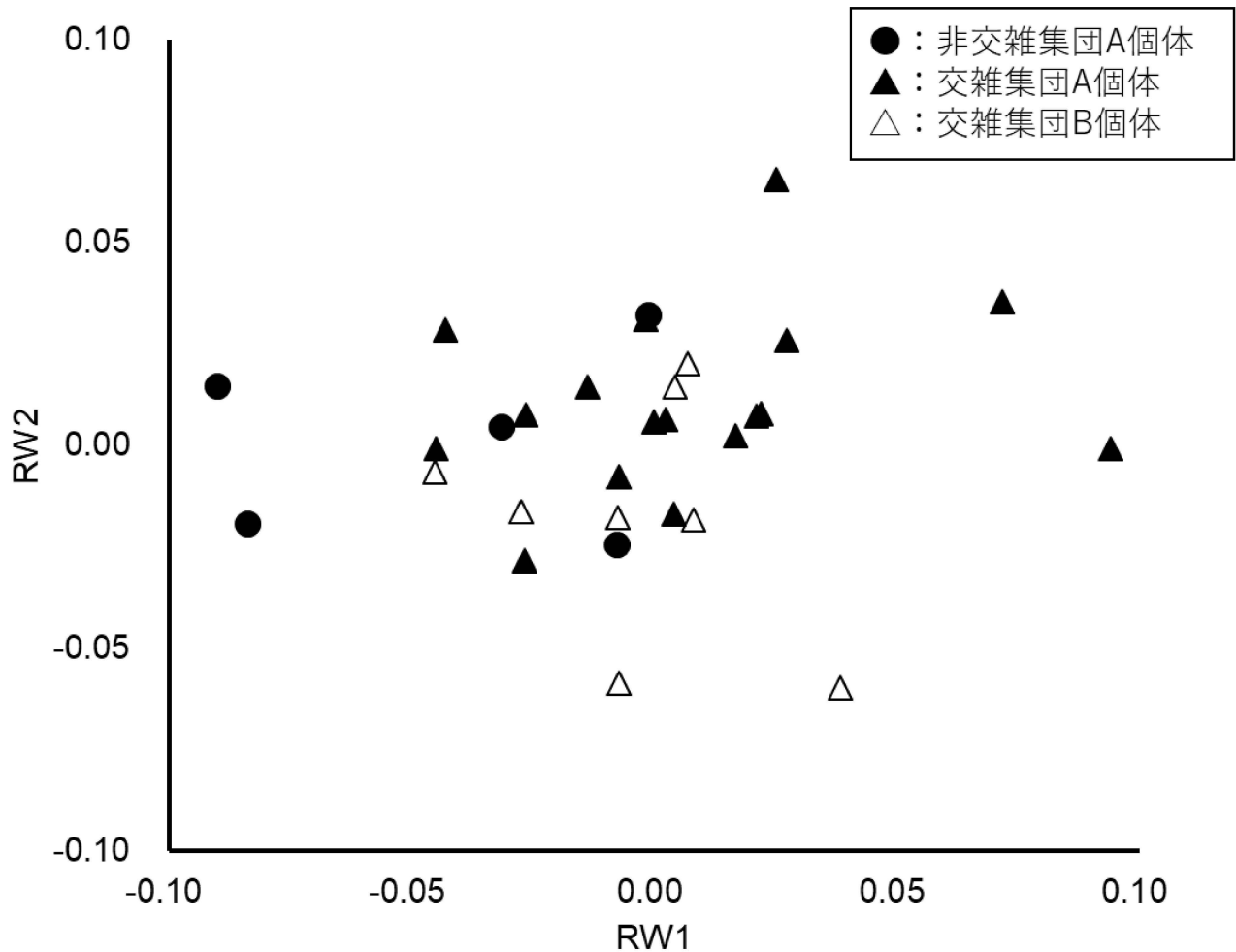


図 18. *N. griseus* の aedeagus における第一相対歪み軸(RW1)および第二相対歪み軸(RW2)。 *N. griseus* において、採集された全ての個体が核 DNA の A 系統からなり、ミトコンドリア DNA に浸透がみられない調査地の個体を非交雑集団 A 個体とした。また、ミトコンドリア DNA で浸透がみられた調査地のうち、核 DNA の A 系統と核 DNA の B 系統が同所的に採集された調査地の A 系統の個体を交雑集団 A 個体、B 系統の個体を交雑集団 B 個体とした(材料と方法を参照)。検定に用いなかった個体は図から除いた。

5章 総合考察

本研究の結果をまとめると、以下の通りである。まず、2章では、本州北部のブナ林に生息する樹上性昆虫群集を対象に、群集構成の地理パターンを調べた結果、地理的距離に伴う入れ子構造が存在することが明らかになった。また、植食性のカメムシ目でのみ地理的距離と群集構成の非類似度の間には正の相関がみられた。これらのことから、本州北部のブナ林に生息する樹上性昆虫の群集構成には、群集内に分散能力の低い植食性昆虫を含むことで、地理的距離に伴う地理パターンが存在することが示唆された。

次に、3章では、肉食性昆虫である *Asiopodabrus* 属を対象に、核 DNA とミトコンドリア DNA の系統樹を比較することで、交雑に伴う遺伝子浸透が存在するかを調べた。その結果、核 DNA の系統樹では、それぞれの種ごとに単系統が形成された。一方で、ミトコンドリア DNA の系統樹では、下北半島から得られた *A. aomoriensis* の個体と、それ以外から得られた *A. aomoriensis* の個体が単系統を形成せず、別種である *A. towadanus* と単系統を形成した。さらに、*A. towadanus* と単系統を形成した *A. aomoriensis* 個体のミトコンドリア DNA のハプロタイプは、*A. towadanus* のハプロタイプと同一、あるいはほぼ同一のハプロタイプであった。これらのことから、*A. towadanus* から *A. aomoriensis* へ一方向性の遺伝子浸透が生じたことが示唆された。また、遺伝子浸透が生じていた種間で、繁殖形質の分化による生殖的隔離の強化が生じているかを調べるために、雄交尾器を対象とした形態解析を行った。その結果、下北半島から得られた *A. aomoriensis* の個体、およびそれ以外の調査地から得られた *A. aomoriensis* の個体の雄交尾器の形態は、*A. towadanus* の雄交尾器形態とは異なるが、

A. aomoriensis の種内では、雄交尾器の形態に違いはみられなかった。遺伝子浸透が生じていた *A. aomoriensis* の雄交尾器には、下北半島の集団とそれ以外の地域に生息する集団で形態の分化はみられなかったことから、繁殖形質の分化による生殖的隔離の強化は生じていないことが示唆された。さらに、3章で解析した *Asiopodabrus* 属 9 種のうち、*A. aomoriensis* と *A. towadanus* を含む 9 種の全ての分岐が氷期と間氷期の繰り返しが起きていた鮮新世から更新世の間に生じたと推定された。加えて、多くの地点で採集された *A. sannoanus* や *A. towadanus* では地理的距離と核 DNA やミトコンドリア DNA の遺伝的距離の間に正の相関がみられた。これらのことから、本州北部のブナ林に生息する *Asiopodabrus* 属においても、鮮新世や更新世に生じた大規模な気候変動が異所的種分化と集団間の遺伝分化を促したことが示唆された。

そして、4章では、植食性昆虫であるクチブトゾウムシ亜科を対象に、核 DNA とミトコンドリア DNA で系統樹を比較することで、交雑に伴う遺伝子浸透が生じているかを調べた。その結果、クチブトゾウムシ亜科の種間では遺伝子浸透の痕跡はみられなかった。しかし、核 DNA の系統樹から、*N. griseus* 種内において約 403 万年前(95%最高事後密度区間: 114 万年前–1,056 万年前)に分化した 2 つの系統(A 系統、B 系統)が存在した。3章で扱った *Asiopodabrus* 属 9 種の分岐が鮮新世から更新世の間に生じていることから、A 系統と B 系統は別種レベルにまで遺伝分化していると考えられる。さらに、A 系統と B 系統間で雄交尾器形態の比較を行った結果、系統間で雄交尾器の形態が異なることが示唆された。これらのことから、*N. griseus* の種内には、遺伝的・形態的に別種レベルにまで分化した 2 つの系統

が存在することが示唆された。さらに、*N. griseus* の A 系統の個体と B 系統の個体間でミトコンドリア DNA の共有がみられた。また、A 系統の個体が 4 章で採集を行ったほとんどの調査地でみられたのに対し、B 系統の個体は、主に青森県南東部の調査地で A 系統と同所的にみられた。これらのことから、個体数の多い A 系統が優占していた青森県の山地に、現在の分布よりも南で分化した B 系統が北上して侵入したことで、広い範囲で交雑に伴うミトコンドリア DNA の遺伝子浸透が生じている可能性がある。また、別種レベルに分化した A 系統と B 系統間で遺伝子浸透が示唆されたため、系統間で繁殖形質の分化による生殖的隔離の強化が生じているかを調べるために、雄交尾器を対象とした形態解析を行った。その結果、ミトコンドリア DNA の浸透がみられない集団(非交雑集団)の A 系統の個体と浸透が示唆された集団(交雑集団)の A 系統の個体間、および交雑集団の A 系統の個体と交雑集団の B 系統の個体間で、雄交尾器形態に有意な違いがみられたことから、雄交尾器が分化していることが示唆された。このことから、*N. griseus* の A 系統と B 系統では、交雑による適応度の低下をさけるために雄交尾器が分化し、生殖的隔離の強化が生じた可能性がある。

本研究によって、ブナ林に生息する樹上性昆虫のなかでも、肉食性昆虫である *Asiopodabrus* 属では、約 90 万年前に種分化したと推定された *A. aomoriensis* と *A. towadanus* の間でのみミトコンドリア DNA の遺伝子浸透がみられた。一方で、植食性昆虫であるクチブトゾウムシ亜科では、*N. griseus* の種内で *Asiopodabrus* 属と比較して分岐年代が深い約 403 万年前に分化した 2 つの系統(A 系統、B 系統)がみられ、この二つの系統間でミトコンドリア DNA の遺伝子浸透が示唆された。また、ミトコンドリア DNA の遺伝子浸透パターンも

分類群間で異なり、*A. aomoriensis* と *A. towadanus* では、下北半島においてのみ *A. towadanus* から *A. aomoriensis* への一方向性の遺伝子浸透が示唆されたのに対し、*N. griseus* の A 系統と B 系統では青森県の広範囲でミトコンドリア DNA が共有されていた。この *Asiopodabrus* 属の近縁種間と *N. griseus* の系統間の遺伝子浸透パターンの違いからは、ブナ林に同所的に分布する樹上性昆虫であっても、食性の違いによって交雑に伴う遺伝子浸透のパターンが異なることが考えられる。一方で、本研究では昆虫の食性と分散能力の関係については検証できておらず、食性と分散能力が直接的に関連して遺伝子浸透のパターンの違いに影響を与えているかは明らかにすることができなかった。*Asiopodabrus* 属や *N. griseus* は飛翔能力を持つ昆虫であることから、翅の大きさや形状など、分散能力に直接影響する形態形質を食性間で比較する必要があるかもしれない。また、*Asiopodabrus* 属の近縁種間では下北半島でのみ遺伝子浸透が起きているのに対し、*N. griseus* の系統間では特に青森県の南東部で起きているなど、遺伝子浸透の生じている地域の違いについては、今後調査地域を拡大し、サンプル数と種数を増やして解析することで、より詳細な遺伝子浸透のパターンの違いを明らかにする必要があるだろう。

3 章においては、*A. towadanus* から交雑に伴う遺伝子浸透が生じていた *A. aomoriensis* の種内において、交雑の影響があると考えられる下北半島の集団と交雑の影響がないと考えられる下北半島以外の集団には形態の違いはみられなかったことから、繁殖形質の分化による生殖的隔離の強化は生じていないことが示唆された。一方で、4 章では、*N. griseus* 種内の交雑の影響を受けていない非交雑集団の A 系統の個体と、交雑の影響を受けている交雑集

団の A 系統の個体間では、雄交尾器の形態に違いがみられた。また、交雑集団の A 系統の個体と B 系統の個体の間でも雄交尾器の形態に有意な違いがみられたことから、*N. griseus* の A 系統の個体と B 系統の個体間での交雑が適応度の低下をもたらし、雄交尾器形態の分化による生殖的隔離の強化が生じたのかもしれない。*A. aomoriensis* と *A. towadanus* は約 90 万年前と比較的最近種分化したと推定されたのに対し、*N. griseus* の A 系統と B 系統の分岐年代は約 403 万年前と、*Asiopodabrus* 属よりも分岐した年代が古い。そのため、*N. griseus* の系統間で二次的接触後の交雑が生じた時には、*Asiopodabrus* 属よりも遺伝分化が大きく、より強い遺伝的不和合によって交配後隔離が生じている可能性がある。肉食性昆虫である *A. aomoriensis* の種内で雄交尾器形態の分化がみられないのに対し、植食性昆虫である *N. griseus* の種内では雄交尾器形態に分化がみられたのは、この交雑時の遺伝分化の大きさの違いが影響を与えている可能性がある。これらのことから、遺伝子浸透のパターンと同様に、食性の違いによって繁殖形質の分化パターンも異なるかもしれない。

2 章では、本州北部のように、比較的寒冷で氷期に生物の生息地が分断化していた地域では、群集内に分散能力の低い植食性昆虫を含むことによって、地理的距離に伴う群集構成の地理パターンが形成されていることが示唆された。3 章および 4 章では、肉食性昆虫である *Asiopodabrus* 属および植食性昆虫であるクチブトゾウムシ亜科について、分岐年代推定を行ったが、*Asiopodabrus* 属の種間の分岐が主に更新世の間に生じたと推定されたのに対し、*N. griseus* の系統間の分岐は鮮新世の連続的な氷期の寒冷化が生じていた年代と一致するなど、この 2 つの分類群の間で分岐年代に違いがみられた。これらのことから、食性の違

いによる分散能力の違いは、現在同所的に存在する種間の遺伝分化の大きさに影響することが示唆された。*Asiopodabrus* 属の種間の分岐が生じていたと推定された更新世は、先行研究においても、氷期中の遺伝的変異の蓄積と氷期後の分布変遷による二次的接触の発生が温帯域に特有の現象として議論の対象になってきた(Hewitt, 2001, 2004; Aoki et al., 2008; Miraldo et al., 2011 など)。肉食性昆虫である *Asiopodabrus* 属でも、更新世の氷期と間氷期の繰り返しによる分布変遷が、集団間の遺伝分化や異所的種分化を促したと考えられる。さらに、この更新世の大規模な気候変動に伴う分布変遷の結果として、下北半島でのみ *A. towadamus* から *A. aomoriensis* への交雑に伴う一方向性の遺伝子浸透が示唆されたが、遺伝子浸透が生じていた *A. aomoriensis* の集団間で雄交尾器の分化はみられなかった。*Asiopodabrus* 属では、二次的接触後の交雑時に比較的遺伝分化が小さいため、交雑の適応度の低下も小さいことで交雑が繰り返され、今後は種の融合が生じていくかもしれない。また、*N. griseus* の系統間の分岐が生じていた鮮新世も、主に植食性昆虫で、氷期の寒冷化に伴って宿主の転換が生じたことで種分化が促進されたことが示唆されている(例えば Cognato et al., 2021; Fagua et al., 2018; Hernández et al., 2016 など)。植食性昆虫であるクチブトゾウムシ亜科では、種間で遺伝子浸透はみられなかったが、*N. griseus* の別種レベルに分化した系統間で交雑に伴う遺伝子浸透と、雄交尾器の分化による生殖的隔離の強化が示唆された。鮮新世に系統が分岐した *N. griseus* では、系統間の二次的接触後の交雑時に比較的遺伝分化が大きく、それに比例して交雑のコストも大きいことから、雄交尾器の分化も生じやすいのかもしれない。これらのことから、温帯のブナ林に生息する昆虫においては、更新世や鮮新世の大規模な気候変動が分布

変遷に影響を与えているが、それによる遺伝分化の大きさは動物自体の食性によって異なり、その後の進化現象も異なると考えられる。

本研究によって、温帯のブナ林における異所的種分化には、更新世や鮮新世に生じた大規模な気候変動と動物自体の食性が影響を与えていることが示唆された。しかし、本研究では肉食性昆虫は *Asiopodabrus* 属のみ、植食性昆虫はクチブトゾウムシ亜科のみを扱っている。氷期と間氷期の繰り返しによるブナ林に生息する樹上性昆虫の遺伝分化の大きさや、遺伝分化の大きさに関係する交雑に伴う進化に、昆虫の食性が影響を与えていることを一般的なパターンとして検証するためには、より多くの分類群を対象に交雑に伴う遺伝子浸透や繁殖形質の分化パターンを比較する必要がある。また、食性の違いは昆虫の分布変遷に影響を与える要因の一つであるが、食性以外にも生物の分布変遷に影響を与える要因として、緯度に伴う地域間の気候条件の違いがあげられる。東北地方北部には、氷期に複数のブナの逃避地が存在しており(紀藤, 2015)、より温暖な関東地方や中部地方と比べてブナ林に生息する動物も複数の地点に分断化されていたと考えられる。比較的寒冷な東北地方と比較的温暖な関東・中部地方に生息する種間で交雑に伴う遺伝子浸透や繁殖形質の分化パターンを比較することができれば、現在の東北地方のブナ林が種多様性のホットスポットであることを示せるかもしれない。そして、食性などの動物自体の生態だけでなく、緯度に伴う地域間の気候条件の違いなども考慮して樹上性昆虫の遺伝子浸透や繁殖形質の分化パターンの比較を行うことができれば、温帯における氷期と間氷期の繰り返しや、遺伝子浸透による集団の遺伝構成の変化や、近縁な他種による繁殖形質の分化など、種分化の途中段階に生じる進化を

引き起こしたことを明らかにできる可能性がある。

謝辞

本研究を行うにあたり、研究の方法、内容、アイデア、文章構成など、研究と論文に関するありとあらゆることに対して手厚く指導して下さった弘前大学進化生態学研究室の池田紘士准教授に深く深く感謝いたします。

弘前大学白神自然環境研究センターの中村剛之准教授には、サンプルの同定に必要な資料を紹介していただきました。また、研究について様々な助言と、本論文の文章表現についてご指導いただきました。深く感謝いたします。岩手大学森林保全生態学研究室の松木佐和子講師には、本研究に関して様々なご助言と、論文の内容についてご指摘を賜りました。深く感謝申し上げます。

博士論文の公開審査会では、主指導教員である池田紘士准教授、副指導教員である中村剛之准教授および松木佐和子講師、そして山形大学景観生態学研究室の齋藤昌幸准教授が審査員として博士論文の審査をしてくださいました。深く感謝申し上げます。特に、齋藤先生は急遽審査をお願いしたにもかかわらず、審査員を引き受けてくださいました。重ねてお礼申し上げます。

弘前大学植物生態学研究室の山尾僚准教授、国立研究開発法人農業・食品産業技術総合研究機構農業環境研究部門研究員の山本哲史博士、東京大学大学院総合文化研究科の奥崎穰講師、国立研究開発法人国立環境研究所生物多様性領域(環境ゲノム研究推進室)特別研究員の池田(福森)香代子博士には、研究に対する助言をいただきました。深く感謝申し上げます。

2章では、池田紘士准教授と同期の長利亮さんに採集時のサンプルの整理を手伝っていただきました。また、富永豪太さんにはサンプルの同定にご協力いただきました。深く感謝いたします。2章の研究内容は、Taylor & Francis社にから出版されている日本森林学会の英文誌 *Journal of Forest Research* に掲載いただきました”Kimura, A., & Ikeda, H. (2022). Geographic pattern in the community structure of arboreal insects in beech forests in northern Japan. *Journal of Forest Research*, 27(1), 63–70. <https://doi.org/10.1080/13416979.2021.1965279>”の内容を日本森林学会の許諾を得て和訳・転載させていただきました。この場を借りて深く感謝の意を表します。

3章と4章の研究は、2018年度および2020年度笹川科学研究助成による研究費の助成と藤原ナチュラルヒストリー振興財団による第29回学術研究助成による研究費の助成を受けたものです。この場を借りて深くお礼申し上げます。

元弘前大学進化生態学研究室の工藤莉奈さん、一戸雄斗さん、清川僚さん、中野恵輔さんには、遺伝子解析の手法についてご教授いただきました。深く感謝の意を表します。元弘前大学進化生態学研究室の三田芽さんには、4章の遺伝子解析を手伝っていただきました。深くお礼申し上げます。弘前大学進化生態学研究室の森井椋太さん、水木まゆさん、念代周子さん、元弘前大学進化生態学研究室の清川僚さん、三田芽さん、中野恵輔さん、渡邊涼太郎さん、寺嶋公紀さん、木浪咲紀さん、富永豪太さんには、3章および4章の研究時にサンプルの採集を手伝っていただきました。深く感謝いたします。

最後に、博士課程3年間の家賃、食費、医療費などの援助で研究生活を支えてくださ

いました家族に深く感謝いたします。

引用文献

- Allen, J. L., McKenzie, S. K., Sleith, R. S., & Alter, S. E. (2018). First genome-wide analysis of the endangered, endemic lichen *Cetradonia linearis* reveals isolation by distance and strong population structure. *American Journal of Botany*, *105*(9), 1556–1567. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1150>
- Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães Jr, P. R., Loyola, R. D., & Ulrich, W. (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, *117*(8), 1227–1239. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16644.x>
- Aoki, K., Kato, M., & Murakami, N. (2008). Glacial bottleneck and postglacial recolonization of a seed parasitic weevil, *Curculio hilgendorfi*, inferred from mitochondrial DNA variation. *Molecular Ecology*, *17*(14), 3276–3289. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03830.x>
- Aoki, K., Kato, M., & Murakami, N. (2009). Phylogeographical patterns of a generalist acorn weevil: insight into the biogeographical history of broadleaved deciduous and evergreen forests. *BMC Evolutionary Biology*, *9*(1), 103. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-9-103>
- Avice, J. C. (2000). *Phylogeography: the history and formation of species*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Chao, A., Chazdon R. L., Colwell, R. K., & Shen, T. J. (2006). Abundance-based similarity indices and their estimation when there are unseen species in samples. *Biometrics*, *62*, 361–371. <https://doi.org/10.1111/j.1541-0420.2005.00489.x>

- Che, L. H., Zhang, S. Q., Li, Y., Liang, D., Pang, H., Ślipiński, A., & Zhang, P. (2017). Genome-wide survey of nuclear protein-coding markers for beetle phylogenetics and their application in resolving both deep and shallow-level divergences. *Molecular Ecology Resources*, *17*(6), 1342–1358. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12664>
- Cognato, A. I., Smith, S. M., & Jordal, B. H. (2021). Patterns of host tree use within a lineage of saproxylic snout-less weevils (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae: Scolytini). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *159*, 107107. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2021.107107>
- Darriba, D., Posada, D., Kozlov, A. M., Stamatakis, A., Morel, B., & Flouri, T. (2020). ModelTest-NG: a new and scalable tool for the selection of DNA and protein evolutionary models. *Molecular Biology and Evolution*, *37*(1), 291–294. <https://doi.org/10.1093/molbev/msz189>
- De Schepper, S., Gibbard, P. L., Salzmann, U., & Ehlers, J. (2014). A global synthesis of the marine and terrestrial evidence for glaciation during the Pliocene Epoch. *Earth-Science Reviews*, *135*, 83–102. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2014.04.003>
- Dobzhansky, T. (1937). *Genetics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York.
- Drummond, A. J., Ho, S. Y. W., Phillips, M. J., & Rambaut, A. (2006). Relaxed phylogenetics and dating with confidence. *PLoS biology*, *4*(5), e88. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040088>
- Edgar, R. C. (2004). MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic acids research*, *32*(5), 1792–1797. <https://doi.org/10.1093/nar/gkh340>

- Ersts, P. J. (2017). *Geographic Distance Matrix Generator (version 1.2.3)*. American Museum of Natural History, Center for Biodiversity and Conservation. Available from http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/gdmg/
- Excoffier, L., & Lischer, H. E. (2010). Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular ecology resources*, *10*(3), 564–567. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x>
- Fagua, G., Condamine, F. L., Brunet, B. M., Clamens, A. L., Laroche, J., Levesque, R. C., ... & Sperling, F. A. (2018). Convergent herbivory on conifers by Choristoneura moths after boreal forest formation. *Molecular phylogenetics and evolution*, *123*, 35–43. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.01.013>
- Fujii, N., Tomaru, N., Okuyama, K., Koike, T., Mikami, T., & Ueda, K. (2002). Chloroplast DNA phylogeography of *Fagus crenata* (Fagaceae) in Japan. *Plant Systematics and Evolution*, *232*(1-2), 21-33. <https://doi.org/10.1007/s006060200024>
- Garnier, S., Alibert, P., Audiot, P., Prieur, B., & Rasplus, J. Y. (2004). Isolation by distance and sharp discontinuities in gene frequencies: implications for the phylogeography of an alpine insect species, *Carabus solieri*. *Molecular Ecology*, *13*(7), 1883–1897. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02212.x>
- Guimarães Jr, P. R., & Guimarães, P. (2006). Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling & Software*, *21*(10), 1512–1513. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2006.04.002>

- Hebert, P. D., Ratnasingham, S., & De Waard, J. R. (2003). Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(suppl_1), S96–S99. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2003.0025>
- 林匡夫, 森本桂, & 木元新作. (1984). 原色日本甲虫図鑑 (IV). 保育社, 東大阪市.
- Hernández-Teixidor, D., López, H., Pons, J., Juan, C., & Oromí, P. (2016). Host plant associations and geographical factors in the diversification of the Macaronesian Rhopalomesites beetles (Coleoptera: Curculionidae). *Journal of Biogeography*, 43(8), 1608–1619. <https://doi.org/10.1111/jbi.12737>
- Hewitt, G. (2000). The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 405(6789), 907. <https://doi.org/10.1038/35016000>
- Hewitt, G. M. (2001). Speciation, hybrid zones and phylogeography—or seeing genes in space and time. *Molecular ecology*, 10(3), 537–549. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2001.01202.x>
- Hewitt, G. M. (2004). Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 359(1442), 183–195. <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1388>
- Hulcr, J., Novotny, V., A. Maurer, B., & I. Cognato, A. (2008). Low beta diversity of ambrosia beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae and Platypodinae) in lowland rainforests of Papua New Guinea. *Oikos*, 117(2), 214–222. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.16343.x>

- 市川顕彦, 伊藤ふくお, 加納康嗣, 河合正人, 富永修, & 村井貴史. (2006). バッタ・コオロギ・キリギリス大図鑑. 北海道大学出版会, 札幌.
- Irwin, D. E., Brelsford, A., Toews, D. P., MacDonald, C., & Phinney, M. (2009). Extensive hybridization in a contact zone between MacGillivray's warblers *Oporornistolmiei* and mourning warblers *O. philadelphia* detected using molecular and morphological analyses. *Journal of Avian Biology*, *40*(5), 539-552. <https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2009.04687.x>
- 石川忠, 高井幹夫, & 安永智秀. (2012). 日本原色カメムシ図鑑第 3 巻 陸生カメムシ類. 全国農村教育協会, 東京.
- Jacobsen, D., Schultz, R., & Encalada, A. (1997). Structure and diversity of stream invertebrate assemblages: the influence of temperature with altitude and latitude. *Freshwater Biology*, *38*(2), 247-261. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1997.00210.x>
- Jacobsen, F., & Omland, K. E. (2011). Increasing Evidence of the Role of Gene Flow in Animal Evolution: Hybrid Speciation in the Yellow-Rumped Warbler Complex. *Molecular ecology*, *20*(11), 2236-2239. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05120.x>
- Kagiya, S., Yasugi, M., Kudoh, H., Nagano, A. J., & Utsumi, S. (2018). Does genomic variation in a foundation species predict arthropod community structure in a riparian forest?. *Molecular ecology*, *27*(5), 1284-1295. <https://doi.org/10.1111/mec.14515>
- 気象庁. (2002). メッシュ気候値 2000(CD-ROM), (財)気象業務支援センター.

- 紀藤典夫. (2015). 東北・北海道における最終氷期以降のブナ林の拡大. *森林立地*, 57(2), 69–74. https://doi.org/10.18922/jjfe.57.2_69
- Kobori, Y., Nakata, T., Ohto, Y., & Takasu, F. (2011). Dispersal of adult Asian citrus psyllid, *Diaphorina citri* Kuwayama (Homoptera: Psyllidae), the vector of citrus greening disease, in artificial release experiments. *Applied Entomology and Zoology*, 46(1), 27–30. <https://doi.org/10.1007/s13355-010-0004-z>
- Kosuda, S., Sasakawa, K., & Ikeda, H. (2016). Directional mitochondrial introgression and character displacement due to reproductive interference in two closely related *Pterostichus* ground beetle species. *Journal of evolutionary biology*, 29(6), 1121–1130. <https://doi.org/10.1111/jeb.12852>
- Kozlov, A. M., Darriba, D., Flouri, T., Morel, B., & Stamatakis, A. (2019). RAxML-NG: a fast, scalable and user-friendly tool for maximum likelihood phylogenetic inference. *Bioinformatics*, 35(21), 4453–4455. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btz305>
- 黒澤良彦, 久松定成, & 佐々治寛之. (1985). 原色日本甲虫図鑑 (III). 保育社, 東大阪.
- Kumar, S., Stecher, G., & Tamura, K. (2016). MEGA7: molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular biology and evolution*, 33(7), 1870–1874. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw054>
- Ladner, J. T., & Palumbi, S. R. (2012). Extensive sympatry, cryptic diversity and introgression throughout the geographic distribution of two coral species complexes. *Molecular Ecology*, 21(9), 2224–2238. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05528.x>

- Li, X., Jiang, N., Cheng, R., Xue, D., Qu, Y., & Han, H. (2017). Allopatric divergence and secondary contact without genetic admixture for *A richanna perimelaina* (Lepidoptera: Geometridae), an alpine moth endemic to the Hengduan Mountains. *Systematic Entomology*, *42*(4), 703–713. <https://doi.org/10.1111/syen.12234>
- Lue, C. H., Borowy, D., Buffington, M. L., & Leips, J. (2018). Geographic and seasonal variation in species diversity and community composition of frugivorous *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae) and their *Leptopilina* (Hymenoptera: Figitidae) parasitoids. *Environmental entomology*, *47*(5), 1096–1106. <https://doi.org/10.1093/ee/nvy114>
- Maguire, D. Y., Robert, K., Brochu, K., Larrivé, M., Buddle, C. M., & Wheeler, T. A. (2014). Vertical stratification of beetles (Coleoptera) and flies (Diptera) in temperate forest canopies. *Environmental Entomology*, *43*(1), 9–17. <https://doi.org/10.1603/EN13056>
- Massonnet, B., & Weisser, W. W. (2004). Patterns of genetic differentiation between populations of the specialized herbivore *Macrosiphoniella tanacetaria* (Homoptera, Aphididae). *Heredity*, *93*(6), 577–584. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800559>
- Matsubayashi, K. W., Kahono, S., & Katakura, H. (2011). Divergent host plant specialization as the critical driving force in speciation between populations of a phytophagous ladybird beetle. *Journal of Evolutionary Biology*, *24*(7), 1421–1432. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2011.02274.x>

- Miraldo, A., Hewitt, G. M., Paulo, O. S., & Emerson, B. C. (2011). Phylogeography and demographic history of *Lacerta lepida* in the Iberian Peninsula: multiple refugia, range expansions and secondary contact zones. *BMC evolutionary biology*, *11*(1), 1–19. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-170>
- Morimoto, K., Kojima, H., & Miyakawa, S. (2006). *The insects of Japan, volume 3: Curculionoidea: general introduction and Curculionidae: Entiminae (part 1). Phyllobiini, Polydrusini and Cyphicerini (Coleoptera)*. Touka Shobo Company, Fukuoka, Japan.
- Nekola, J. C., & White, P. S. (1999). The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of biogeography*, *26*(4), 867–878. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.1999.00305.x>
- 日本環境動物昆虫学会(2013). 絵解きで調べる昆虫. 文教出版, 大阪.
- 日本環境動物昆虫学会(2017). 絵解きで調べる昆虫 2. 文教出版, 大阪.
- Nilsson, S. J, Hedin, J, & Niklasson, M. (2001). Biodiversity and its Assessment in Boreal and Nemoral Forests. *Scandinavian Journal of Forest Research*, *16*(S3), 10–26. <https://doi.org/10.1080/028275801300090546>
- Novotny, V., Miller, S.E., Hulcr, J., Drew, R.A.I., Basset, Y., Janda, M., Setliff, G.P., Darrow, K., Stewart, A.J.A., Auga, J., Isua, B., Molem, K., Manumbor, M., Tamtiai, E., Mogia, M. & Weiblen, G.D. (2007) Low beta diversity of herbivorous insects in tropical forests. *Nature*, *448*, 692–695. <https://doi.org/10.1038/nature06021>

尾崎俊寛, 佐藤福男, 沼田仁, 加納彦一 (2006). 秋田県のコメツキムシ. 秋田自然史研究会, 秋田.

Rambaut A, Suchard MA, Xie D & Drummond AJ (2014). *Tracer v1.6*. Available from <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>

R Development Core Team. (2016). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. R Development Core Team. Available from: <http://www.R-project.org>.

Rohlf, F. J. (2017). *tpsDig2. Version 2.31*. Ecology & Evolution and Anthropology, Stony Brook University.

Rohlf, F. J. (2016). *tpsRelw. Version 1.69*. Ecology & Evolution and Anthropology, Stony Brook University.

三枝豊平, 紙谷聡志, 宮武頼夫 大城戸博文, & 杉本美華 (2013). 九州でよく見られるウンカ・ヨコバイ・キジラミ類図鑑. 権歌書房, 福岡.

Seifert, C. L., Lamarre, G. P., Volf, M., Jorge, L. R., Miller, S. E., Wagner, D. L., Anderson-Teixeira, K. J., & Novotný, V. (2020). Vertical stratification of a temperate forest caterpillar community in eastern North America. *Oecologia*, 192(2), 501–514. <https://doi.org/10.1007/s00442-019-04584-w>

- Sharbel, T. F., Haubold, B., & Mitchell-Olds, T. (2000). Genetic isolation by distance in *Arabidopsis thaliana*: biogeography and postglacial colonization of Europe. *Molecular Ecology*, *9*(12), 2109–2118. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2000.01122.x>
- Shoda, E., Kubota, K., & Makihara, H. (2003). Geographical structuring of mitochondrial DNA in *Semanotus japonicus* (Coleoptera Cerambycidae). *Applied Entomology and Zoology*, *38*(3), 339–345. <https://doi.org/10.1303/aez.2003.339>
- Shurin, J. B., Cottenie, K., & Hillebrand, H. (2009). Spatial autocorrelation and dispersal limitation in freshwater organisms. *Oecologia*, *159*(1), 151-159. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1174-z>
- Simon, C., Frati, F., Beckenbach, A., Crespi, B., Liu, H., & Flook, P. (1994). Evolution, weighting, and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved polymerase chain reaction primers. *Annals of the entomological Society of America*, *87*(6), 651–701. <https://doi.org/10.1093/aesa/87.6.651>
- Solano, E., Hardersen, S., Audisio, P., Amorosi, V., Senczuk, G., & Antonini, G. (2018). Asymmetric hybridization in *Cordulegaster* (Odonata: Cordulegastridae): Secondary postglacial contact and the possible role of mechanical constraints. *Ecology and evolution*, *8*(19), 9657–9671. <https://doi.org/10.1002/ece3.4368>

- Solecki, A. M., Buddle, C. M., & Wheeler, T. A. (2016). Distribution and community structure of chloropid flies (Diptera: Chloropidae) in Nearctic glacial and post-glacial grasslands. *Insect Conservation and Diversity*, 9(4), 358–368. <https://doi.org/10.1111/icad.12180>
- Sota, T., & Vogler, A. P. (2001). Incongruence of mitochondrial and nuclear gene trees in the carabid beetles *Ohomopterus*. *Systematic biology*, 50(1), 39–59. <https://doi.org/10.1093/sysbio/50.1.39>
- Sprick, P., & Floren, A. (2018). Diversity of Curculionoidea in humid rain forest canopies of Borneo: A taxonomic blank spot. *Diversity*, 10(4), 116. <https://doi.org/10.3390/d10040116>
- Suchard, M. A., Lemey, P., Baele, G., Ayres, D. L., Drummond, A. J., & Rambaut, A. (2018). Bayesian phylogenetic and phylodynamic data integration using BEAST 1.10. *Virus evolution*, 4(1), vey016. <https://doi.org/10.1093/ve/vey016>
- Svenson, G. J., & Whiting, M. F. (2004). Phylogeny of Mantodea based on molecular data: evolution of a charismatic predator. *Systematic Entomology*, 29(3), 359–370. <https://doi.org/10.1111/j.0307-6970.2004.00240.x>
- Tack, A. J., & Roslin, T. (2011). The relative importance of host-plant genetic diversity in structuring the associated herbivore community. *Ecology*, 92(8), 1594–1604. <https://doi.org/10.1890/10-2006.1>
- Takahashi, K. (2012). *A Taxonomic Study on the genus Asiopodabrus (Coleoptera, Cantharidae) of Japan*. *Japanese Journal of Systematic Entomology* monographic series, no. 4. Matsuyama, Japan: Japanese Society of Systematic Entomology.

- Takami, Y., Nagata, N., Sasabe, M., & Sota, T. (2007). Asymmetry in reproductive isolation and its effect on directional mitochondrial introgression in the parapatric ground beetles *Carabus yamato* and *C. albrechti*. *Population Ecology*, *49*(4), 337–346. <https://doi.org/10.1007/s10144-007-0052-6>
- Tanabe, A. S. (2011). Kakusan4 and Aminosan: two programs for comparing nonpartitioned, proportional and separate models for combined molecular phylogenetic analyses of multilocus sequence data. *Molecular Ecology Resources*, *11*(5), 914–921. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2011.03021.x>
- Tsukada, M. (1982). Late-quaternary shift of *Fagus* distribution. *The Botanical Magazine = Shokubutsu-gaku-zasshi*, *95*(2), 203–217. <https://doi.org/10.1007/BF02488586>
- Ward, P. S., & Downie, D. A. (2005). The ant subfamily Pseudomyrmecinae (Hymenoptera: Formicidae): phylogeny and evolution of big-eyed arboreal ants. *Systematic Entomology*, *30*(2), 310–335. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2004.00281.x>
- Weiss M., Didham R.K., Procházka J., Schlaghamerský J., Basset Y., Odegaard F., Tichechkin A., Schmidl J., Floren A., Curletti G., Aberlenc H.P., Bail J., Barrios H., Leponce M., Medianero E., Fagan L.L., Corbara B., Cizek L. (2019). Saproxylic beetles in tropical and temperate forests – A standardized comparison of vertical stratification patterns. *Forest Ecology and Management* *444*, 50–58. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.04.021>

- Whitham, T. G., Young, W. P., Martinsen, G. D., Gehring, C. A., Schweitzer, J. A., Shuster, S. M., Wimp, G. M., Fischer, D. G., Bailey, J. K., Lindroth, R. L., Woolbright, S. & Kuske, C. R. (2003). Community and ecosystem genetics: a consequence of the extended phenotype. *Ecology*, *84*(3), 559–573. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[0559:CAEGAC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[0559:CAEGAC]2.0.CO;2)
- Whitham, T. G., Bailey, J. K., Schweitzer, J. A., Shuster, S. M., Bangert, R. K., Leroy, C. J., Lonsdorf, E. V., Allan, G. J., DiFazio, S. P., Potts, B. M., Fischer, D. G., Gehring, C. A., Lindroth, R. L., Marks, J. C., Hart, S. C., Wimp, G.M., & Wooley S. C. (2006). A framework for community and ecosystem genetics: from genes to ecosystems. *Nature Reviews Genetics*, *7*(7), 510–523 <https://doi.org/10.1038/nrg1877>
- Wild, A. L., & Maddison, D. R. (2008). Evaluating nuclear protein-coding genes for phylogenetic utility in beetles. *Molecular phylogenetics and evolution*, *48*(3), 877–891. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.05.023>
- Wilson, E. O. (1987). The little things that run the world (the importance and conservation of invertebrates). *Conservation Biology*, *1*(4), 344–346. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1987.tb00055.x>
- Wright, D. H., Patterson, B. D., Mikkelsen, G. M, Cutler, A., & Atmar, W. (1998). A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia* *113*(1), 1–20. <https://doi.org/10.1007/s004420050348>

Yamanaka, M. (1978). Vegetational history since the Late Pleistocene in northeast Japan. *Ecological*

Review = Seitaijaku Kenkyu, 19(1), 1–36.

安永智秀, 高井幹夫, 山下泉, 川村満, & 川澤哲夫. (1993). 日本原色カメムシ図鑑. 全国農村教育協会, 東京.

安永智秀, 高井幹夫, & 川澤哲夫. (2001). 日本原色カメムシ図鑑 第2巻. 全農教, 東京.

吉田明弘. (2006). 青森県八甲田山田代湿原における約 13,000 年前以降の古環境変遷. *第四紀研究*, 45(6), 423–434. <https://doi.org/10.4116/jaqua.45.423>

吉田明弘, & 竹内貞子. (2009). 最終氷期末期以降の秋田県八郎潟周辺の植生変遷と東北地方北部における時空間的な植生分布. *第四紀研究*, 48(6), 417–426. 417–426. <https://doi.org/10.4116/jaqua.48.417>

Zhang, S. Q., Che, L. H., Li, Y., Liang, D., Pang, H., Ślipiński, A., & Zhang, P. (2018). Evolutionary history of Coleoptera revealed by extensive sampling of genes and species. *Nature communications*, 9(1), 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-02644-4>

付録

付表 13 章の調査地の主な下層植生。

調査地	主な下層植生
A	<i>Ilex leuoclada</i> (Maxim.) Makino, <i>Sasa kurilensis</i> (Rupr.) Makino et Shibata., <i>Viburnum furcatum</i> Blume
B	<i>Lindera umbellata</i> Thunb. var. <i>membranacea</i> (Maxim.) Momiyama, <i>S. kurilensis</i> , <i>V. furcatum</i>
C	<i>L. umbellata</i> , <i>S. kurilensis</i> , <i>Toxicodendron orientale</i> Greene, <i>V. furcatum</i>
D	<i>S. kurilensis</i> , <i>V. furcatum</i>
E	<i>I. leuoclada</i> , <i>S. kurilensis</i> , <i>V. furcatum</i>
F	<i>Clethra barbinervis</i> Sieb. et Zucc., <i>I. leuoclada</i> , <i>L. umbellata</i> , <i>S. kurilensis</i>
G	<i>I. leuoclada</i> , <i>S. kurilensis</i> , <i>V. furcatum</i>
H	<i>L. umbellata</i> , <i>S. kurilensis</i>

付表 2.2 章で採集された樹上性昆虫の種ごとの個体数、調査地、および食性。

種	食性	調査地							
		A	B	C	D	E	F	G	H
Collembola									
Collembola sp. 1	Unidentified	0	0	2	0	0	0	0	0
Collembola sp. 2	Unidentified	0	0	0	0	1	0	0	0
Collembola sp. 3	Unidentified	0	0	0	0	0	1	0	0
Collembola sp. 4	Unidentified	0	0	0	0	0	0	0	1
Ephemeroptera									
Ephemeroptera sp. 1	None	1	0	0	0	0	0	0	0
Ephemeroptera sp. 2	None	0	0	0	0	1	0	0	0
Ephemeroptera sp. 3	None	0	0	0	0	0	1	0	0
Ephemeroptera sp. 4	None	0	0	0	0	0	1	0	0
Ephemeroptera sp. 5	None	0	0	0	0	0	0	1	0
Plecoptera									
Perlidae									
Perlidae sp. 1	Unidentified	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Neoperla niponensis</i>	Unidentified	0	0	0	0	1	2	0	0
Capniidae									
Capniidae sp. 1	Herbivore	0	0	1	0	0	0	0	0
Perlodidae									
Perlodidae sp. 1	Unidentified	0	0	0	0	0	1	0	0
Nemouridae									
Nemouridae sp. 1	Herbivore	0	0	10	0	0	5	0	0
<i>Nemoura naraiensis</i>	Herbivore	0	0	0	0	0	1	0	0
Orthoptera									
Meconematidae									
<i>Cosmetura fenestrata</i>	Carnivore	0	0	0	0	0	1	3	0
<i>Nipponomeconema mutsuense</i>	Carnivore	2	0	1	1	1	0	0	0
<i>Tettigoniopsis forcipicercus</i>	Carnivore	0	0	0	0	0	1	0	1
Dermaptera									
Forficulidae									
<i>Forficula scudderi</i>	Omnivore	0	2	1	1	4	3	0	2
<i>Anechura harmandi</i>	Omnivore	1	0	0	1	1	2	1	1
Psocodea									
Psocodea sp. 1	Omnivore	2	22	15	1	8	1	0	2
<i>Psococerastis nibila</i>	Omnivore	1	0	0	0	1	18	0	0
Psocodea sp. 2	Omnivore	2	0	0	1	1	5	1	1

種	食性	調査地							
		A	B	C	D	E	F	G	H
Psocodea sp. 3	Omnivore	0	4	10	4	17	0	0	2
Psocodea sp. 4	Omnivore	0	3	0	0	0	0	0	0
Psocodea sp. 5	Omnivore	0	1	0	0	0	0	0	0
Psocodea sp. 6	Omnivore	0	0	3	0	0	1	0	0
<i>Matsumuraiella radiopicta</i>	Omnivore	0	0	0	1	0	0	5	1
Psocodea sp. 7	Omnivore	0	0	0	0	0	1	0	0
Psocodea sp. 8	Omnivore	0	0	0	0	0	0	0	1
Hemiptera									
Miridae									
<i>Arbolygus fulvus</i>	Omnivore	5	5	0	2	0	1	0	0
<i>Arbolygus rubripes</i>	Omnivore	4	1	1	2	0	0	0	0
<i>Deraeocoris pulchellus</i>	Herbivore	1	0	0	0	0	0	0	0
Miridae sp. 1	Unidentified	0	3	1	1	0	0	1	0
Miridae sp. 2	Unidentified	0	1	0	0	0	0	0	0
Miridae sp. 3	Unidentified	0	0	1	0	1	0	0	0
Miridae sp. 4	Unidentified	0	0	1	0	0	0	0	0
Miridae sp. 5	Unidentified	0	0	0	0	0	0	0	1
Miridae sp. 6	Unidentified	0	1	0	0	0	0	0	0
Urostylidae									
<i>Urostylis striicornis</i>	Herbivore	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Urostylis annulicornis</i>	Herbivore	0	0	0	0	0	1	0	0
Pentatomidae									
<i>Pentatoma japonica</i>	Herbivore	0	0	0	2	0	0	1	0
<i>Dinorhynchus dybowskyi</i>	Omnivore	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Menida violacea</i>	Herbivore	1	1	0	0	0	0	0	1
Acanthosomatidae									
<i>Elasmotherus humeralis</i>	Herbivore	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Acanthosoma labiduroides</i>	Herbivore	0	0	0	0	1	0	1	0
<i>Acanthosoma denticauda</i>	Herbivore	0	0	2	0	0	0	2	15
<i>Elasmucha putoni</i>	Herbivore	0	0	0	0	0	0	0	3
Rhyparochromidae									
<i>Neolethaeus lewisi</i>	Herbivore	0	0	0	0	0	2	0	0
Tingidae									
<i>Physatocheila orientis</i>	Herbivore	0	0	0	5	0	1	0	0
Membracidae									
Membracidae sp. 1	Herbivore	0	0	0	1	2	0	0	0

種	食性	調査地							
		A	B	C	D	E	F	G	H
Membracidae sp. 2	Herbivore	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Gargara katoi</i>	Herbivore	0	0	0	0	0	1	0	0
Cercopidae									
<i>Euscartopsis assimilis</i>	Herbivore	0	0	0	0	0	1	1	0
Cercopoidea									
Cicadellidae									
Cicadellidae sp. 1	Herbivore	40	29	18	4	2	3	0	4
Cicadellidae sp. 2	Herbivore	1	0	0	0	0	0	0	0
Cicadellidae sp. 3	Herbivore	2	1	1	1	1	1	0	0
Cicadellidae sp. 4	Herbivore	3	10	8	4	10	1	1	0
Cicadellidae sp. 5	Herbivore	1	0	0	0	0	0	2	0
Cicadellidae sp. 6	Herbivore	0	1	0	0	0	0	0	1
Cicadellidae sp. 7	Herbivore	0	0	1	0	7	0	0	0
Cicadellidae sp. 8	Herbivore	0	0	0	1	2	3	0	0
Cicadellidae sp. 9	Herbivore	0	0	0	0	2	0	0	0
Cicadellidae sp. 10	Herbivore	0	0	0	0	1	0	0	0
Cicadellidae sp. 11	Herbivore	0	0	0	0	1	0	0	0
Cicadellidae sp. 12	Herbivore	0	0	0	0	1	0	0	0
Cicadellidae sp. 13	Herbivore	0	0	0	0	0	2	0	0
Cicadellidae sp. 14	Herbivore	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Pagaronia aurantia</i>	Herbivore	0	0	0	1	1	0	0	0
Achilixiidae									
Achilixiidae sp. 1	Herbivore	0	0	0	0	1	0	0	0
Cixiidae									
Cixiidae sp. 1	Herbivore	1	0	0	1	0	2	0	0
Cixiidae sp. 2	Herbivore	0	0	0	0	0	0	1	0
Psyllidae									
Psyllidae sp. 1	Herbivore	24	4	4	16	33	5	0	4
Psyllidae sp. 2	Herbivore	1	1	0	0	1	3	0	0
Psyllidae sp. 3	Herbivore	0	1	1	0	0	0	0	1
Psyllidae sp. 4	Herbivore	0	0	0	0	0	0	2	0
Carsidaridae									
Carsidaridae sp. 1	Herbivore	0	0	1	0	0	0	0	0
Triozidae									
Triozidae sp. 1	Herbivore	0	2	2	1	1	2	0	0
Aphididae									

種	食性	調査地							
		A	B	C	D	E	F	G	H
Aphididae sp. 1	Herbivore	3	0	0	0	0	0	0	2
Aphididae sp. 2	Herbivore	0	0	0	0	1	0	0	2
Coccoidea									
Coccoidea sp. 1	Herbivore	0	0	0	0	1	0	0	0
Raphidioptera									
Inocelliidae									
<i>Inocellia japonica</i>	Carnivore	1	0	0	0	0	0	1	0
Neuroptera									
Hemerobiidae									
<i>Hemerobius japonicus</i>	Carnivore	9	0	1	2	0	1	0	0
<i>Hemerobius humulinus</i>	Carnivore	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Hemerobius shibakawae</i>	Carnivore	5	1	1	9	3	3	0	1
<i>Hemerobius marginatus</i>	Carnivore	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Drepanopteryx phalaenoides</i>	Carnivore	0	0	0	1	0	0	0	0
Chrysopidae									
<i>Chrysotropia ciliata</i>	Carnivore	0	0	0	0	1	1	2	0
<i>Pseudomallada parabolus</i>	Carnivore	1	0	1	0	0	0	1	0
<i>Nineta alpicola</i>	Carnivore	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Chrysoperla suzukii</i>	Carnivore	0	0	0	1	0	0	0	0
Osmylidae									
<i>Osmylus hyalinatus</i>	Carnivore	0	0	0	0	2	0	0	0
Dilaridae									
<i>Dilar japonicus</i>	Carnivore	0	0	1	0	1	0	0	0
Coniopterygidae									
<i>Coniopteryx abdominalis</i>	Carnivore	0	1	11	1	9	1	0	4
<i>Semidalis aleyrodiformis</i>	Carnivore	2	0	0	0	1	2	0	2
Coleoptera									
Coleoptera sp. 1	Unidentified	0	0	0	0	0	0	0	1
Coleoptera sp. 2	Unidentified	1	0	0	0	0	0	0	0
Carabidae									
<i>Lebia retrofasciata</i>	Carnivore	1	0	0	2	0	0	0	0
<i>Colpodes japonicus</i>	Carnivore	0	0	0	0	0	3	0	0
<i>Colpodes buchanani</i>	Carnivore	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Lebia sylvarum</i>	Carnivore	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Parena tripunctata</i>	Carnivore	0	0	2	0	1	0	1	2
Silphidae									

種	食性	調査地							
		A	B	C	D	E	F	G	H
<i>Dendroxena sexcarinata</i>	Carnivore	1	1	1	0	0	0	0	0
Staphylinidae									
Staphylinidae sp. 1	Unidentified	0	0	0	0	0	0	0	1
Staphylinidae sp. 2	Unidentified	0	0	1	0	0	0	0	0
Staphylinidae sp. 3	Unidentified	0	0	0	0	1	0	0	0
Staphylinidae sp. 4	Unidentified	0	0	1	0	0	0	0	0
Staphylinidae sp. 5	Unidentified	0	0	1	0	0	0	0	0
Staphylinidae sp. 6	Unidentified	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Megalopaederus ewisi</i>	Carnivore	0	1	0	0	0	1	0	0
<i>Philonthus wusthoffi</i>	Unidentified	0	0	0	2	0	0	0	0
Elateridae									
Dendrometrinae sp. 1	Herbivore	0	0	0	0	0	0	1	0
Dendrometrinae sp. 2	Herbivore	0	0	0	0	0	1	0	0
Dendrometrinae sp. 3	Herbivore	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Colaulon</i> sp. 1	Herbivore	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Ampedus</i> sp. 1	Herbivore	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Vuilletus</i> sp. 1	Herbivore	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Harminius</i> sp. 1	Herbivore	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dalopius</i> sp. 1	Herbivore	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sericus</i> sp. 1	Herbivore	0	11	48	0	21	0	0	1
<i>Sericus</i> sp. 2	Herbivore	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Sericus</i> sp. 3	Herbivore	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Sericus</i> sp. 4	Herbivore	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Sericus</i> sp. 5	Herbivore	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Ectinus</i> sp. 1	Herbivore	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Ectinus</i> sp. 2	Herbivore	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Ectinus</i> sp. 3	Herbivore	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Ectinus exulatus</i>	Herbivore	0	0	0	0	0	3	0	0
<i>Parallerostethus</i> sp. 1	Herbivore	0	0	3	1	0	0	0	0
<i>Neotrichophorus</i> sp. 1	Herbivore	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Ectinus sericeus</i>	Herbivore	23	4	8	1	5	2	3	6
<i>Chatanayus ishiharai</i>	Herbivore	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Gamepentes similis</i>	Herbivore	0	0	0	0	0	4	1	0
<i>Dolerosomus gracilis</i>	Herbivore	2	0	0	0	0	1	0	0
<i>Shirozulus bifoveolatus</i>	Herbivore	1	0	0	0	0	1	0	0
<i>Sadoganus babai</i>	Herbivore	1	0	0	0	0	0	0	0

種	食性	調査地							
		A	B	C	D	E	F	G	H
Cantharidae									
<i>Asiopodabrus towadanus</i>	Carnivore	15	24	12	28	0	12	14	1
<i>Asiopodabrus aomoriensis</i>	Carnivore	0	0	0	6	0	0	0	1
<i>Asiopodabrus sannoanus</i>	Carnivore	0	3	0	0	2	1	0	1
<i>Asiopodabrus uchigadaninus</i>	Carnivore	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Asiopodabrus ichitai</i>	Carnivore	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Asiopodabrus minus</i>	Carnivore	0	0	0	2	1	0	0	0
<i>Asiopodabrus kadowakii</i>	Carnivore	6	3	5	0	0	0	0	4
<i>Asiopodabrus nakanei</i>	Carnivore	0	1	0	0	0	0	1	0
<i>Malthodes</i> sp. 1	Carnivore	0	0	0	0	3	0	0	0
<i>Malthodes</i> sp. 2	Carnivore	2	0	1	0	2	0	0	0
<i>Lycocerus suturellus</i>	Carnivore	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Lycocerus insulsus</i>	Carnivore	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Stenothemus badius</i>	Carnivore	1	2	0	0	0	0	1	3
<i>Hachiana abei</i>	Carnivore	0	0	1	1	1	0	0	1
<i>Malthinus japonicus</i>	Carnivore	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Prothemus reini</i>	Carnivore	0	0	0	0	0	0	1	0
Lycidae									
<i>Lyponia delicatula</i>	Herbivore	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Plateros hasegawai</i>	Unidentified	0	0	0	0	0	4	0	1
Bostrychidae									
Bostrychidae sp. 1	Herbivore	0	0	0	1	0	0	0	0
Anobiidae									
<i>Ptilinastes gerardi</i>	Herbivore	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Anhedobia</i> sp. 1	Herbivore	0	0	0	1	0	0	0	0
Melyridae									
Melyridae sp. 1	Unidentified	0	0	0	1	0	0	0	0
Nitidulida									
<i>Cychramus variegatus</i>	Herbivore	0	0	0	1	19	0	0	0
<i>Aethina inconspicua</i>	Herbivore	1	4	1	8	7	3	0	0
<i>Cychramus dorsalis</i>	Herbivore	0	0	0	2	1	0	0	0
Tenebrionidae									
Tenebrionidae sp. 1	Unidentified	0	0	0	0	0	0	0	1
Eucnemidae									
Eucnemidae sp. 1	Herbivore	0	0	0	1	0	0	0	0
Eucnemidae sp. 2	Herbivore	0	0	0	0	1	0	0	0

種	食性	調査地							
		A	B	C	D	E	F	G	H
Lagriidae									
<i>Lagria rufipennis</i>	Herbivore	0	0	0	0	0	0	1	1
Oedemeridae									
<i>Xanthochroa waterhousei</i>	Herbivore	0	0	0	0	0	0	1	0
Cerambycidae									
<i>Pidonia simillima</i>	Herbivore	0	0	0	0	0	1	0	0
Scarabaeidae									
Scarabaeidae sp. 1	Herbivore	0	0	0	0	0	0	0	1
Chrysomelidae									
<i>Syneta adamsi</i>	Herbivore	0	2	1	0	0	0	0	1
<i>Aphthona perminuta</i>	Herbivore	11	5	55	0	38	12	0	8
<i>Oomorphoides nigrocoeruleus</i>	Herbivore	0	0	0	0	0	1	0	0
Coccinellidae									
Coccinellidae sp. 1	Carnivore	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Vibidia duodecimguttata</i>	Carnivore	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Calvia decemguttata</i>	Carnivore	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Scymnus japonicus</i>	Carnivore	0	0	3	6	3	0	0	3
<i>Scymnus posticalis</i>	Carnivore	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Serangium punctum</i>	Carnivore	0	0	0	2	1	1	0	0
<i>Telsimia nigra</i>	Carnivore	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Calvia quatuordecimguttata</i>	Carnivore	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Halyzia sedecimguttata</i>	Carnivore	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Pseudoscymnus hareja</i>	Carnivore	0	0	1	0	0	1	1	0
Attelabidae									
<i>Apoderus jekelii</i>	Herbivore	0	3	2	6	0	5	0	0
<i>Apoderus balteatus</i>	Herbivore	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Paratrachelophorus longicornis</i>	Herbivore	0	0	0	0	0	3	0	0
<i>Paroplapoderus pardalis</i>	Herbivore	0	0	1	0	1	0	1	0
<i>Euops konoii</i>	Herbivore	0	0	0	0	0	0	1	0
Curculionidae									
Curculionidae sp. 1	Herbivore	0	0	0	1	0	0	0	0
Curculionidae sp. 2	Herbivore	0	0	0	0	2	0	0	0
Curculionidae sp. 3	Herbivore	0	0	0	0	1	0	0	0
Orchestes sp. 1	Herbivore	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Myllocerus griseus</i>	Herbivore	9	2	3	8	2	3	5	1
<i>Phyllobius armatus</i>	Herbivore	0	1	0	0	0	0	0	0

種	食性	調査地							
		A	B	C	D	E	F	G	H
Limoniidae sp. 4	Herbivore	0	0	0	0	1	0	0	0
Limoniidae sp. 5	Herbivore	0	0	0	0	1	0	0	0
Ptychopteridae									
Ptychopteridae sp. 1	Herbivore	0	0	0	0	0	2	0	0
Tipulidae									
Tipulidae sp. 1	Unidentified	0	0	0	0	0	0	0	1
Mycetophilidae									
Mycetophilidae sp. 1	Unidentified	0	0	0	0	0	0	0	1
Sciaridae									
Sciaridae sp. 1	Unidentified	3	0	0	3	0	8	4	2
Sciaridae sp. 2	Unidentified	1	1	2	1	19	1	3	6
Sciaridae sp. 3	Unidentified	0	0	0	0	0	0	0	3
Sciaridae sp. 4	Unidentified	0	0	0	0	0	0	0	1
Sciaridae sp. 5	Unidentified	0	0	0	0	0	0	0	2
Sciaridae sp. 6	Unidentified	0	0	0	0	0	0	4	1
Sciaridae sp. 7	Unidentified	0	0	0	1	0	1	0	0
Keroplastidae									
Keroplastidae sp. 1	Unidentified	0	0	0	0	0	0	0	1
Keroplastidae sp. 2	Unidentified	0	0	0	0	1	0	0	0
Lygistorrhinidae									
Lygistorrhinidae sp. 1	Unidentified	0	0	0	0	0	0	0	1
Chironomidae									
Chironomidae sp. 1	Unidentified	0	0	0	0	0	1	0	0
Chironomidae sp. 2	Unidentified	0	0	0	1	0	0	0	0
Chironomidae sp. 3	Unidentified	0	0	0	0	0	1	0	0
Chironomidae sp. 4	Unidentified	0	0	1	0	0	0	0	0
Chironomidae sp. 5	Unidentified	0	0	0	0	0	0	0	1
Chironomidae sp. 6	Unidentified	0	0	0	0	1	0	0	1
Chironomidae sp. 7	Unidentified	0	4	2	0	1	0	0	0
Chironomidae sp. 8	Unidentified	0	0	3	0	6	0	0	1
Chironomidae sp. 9	Unidentified	0	0	0	0	4	0	0	0
Chironomidae sp. 10	Unidentified	1	0	1	0	1	0	1	0
Chironomidae sp. 11	Unidentified	5	0	0	2	0	1	0	3
Chironomidae sp. 12	Unidentified	0	0	0	0	2	0	0	0
Chironomidae sp. 13	Unidentified	0	0	9	2	7	3	2	2
Dixidae									

種	食性	調査地							
		A	B	C	D	E	F	G	H
Dixidae sp. 1	Unidentified	2	0	0	0	0	0	0	0
Dixidae sp. 2	Unidentified	1	0	0	0	0	0	0	0
Cecidomyiidae									
Cecidomyiidae sp. 1	Unidentified	0	0	0	0	1	0	0	0
Cecidomyiidae sp. 2	Unidentified	0	0	0	1	0	0	0	0
Cecidomyiidae sp. 3	Unidentified	0	0	0	0	0	0	1	0
Cecidomyiidae sp. 4	Unidentified	1	0	2	0	0	0	0	1
Cecidomyiidae sp. 5	Unidentified	0	0	5	0	7	0	0	4
Cecidomyiidae sp. 6	Unidentified	1	2	3	0	10	1	0	1
Cecidomyiidae sp. 7	Unidentified	2	0	7	0	8	1	2	3
Simuliidae									
Simuliidae sp. 1	Carnivore	0	0	4	0	1	0	0	1
Simuliidae sp. 2	Carnivore	0	0	1	0	0	0	0	0
Simuliidae sp. 3	Carnivore	0	0	2	0	0	0	0	0
Simuliidae sp. 4	Carnivore	0	0	0	0	1	0	0	0
Simuliidae sp. 5	Carnivore	0	0	0	0	2	0	0	0
Ceratopogonidae									
Ceratopogonidae sp. 1	Unidentified	0	1	1	0	0	0	0	0
Ceratopogonidae sp. 2	Unidentified	0	0	0	0	0	0	0	1
Ceratopogonidae sp. 3	Unidentified	0	0	1	0	8	0	0	1
Ceratopogonidae sp. 4	Unidentified	0	0	2	0	3	0	1	0
Ceratopogonidae sp. 5	Unidentified	0	0	0	0	2	0	0	2
Ceratopogonidae sp. 6	Unidentified	0	0	0	0	1	0	0	0
Ceratopogonidae sp. 7	Unidentified	0	0	1	0	0	0	0	0
Ceratopogonidae sp. 8	Unidentified	0	0	0	0	1	0	0	0
Ceratopogonidae sp. 9	Unidentified	0	0	0	0	1	0	0	0
Ceratopogonidae sp. 10	Unidentified	1	0	2	0	0	0	0	3
Ceratopogonidae sp. 11	Unidentified	0	0	0	0	1	0	0	0
Ceratopogonidae sp. 12	Unidentified	0	0	0	0	0	0	1	0
Psychodidae									
Psychodidae sp. 1	Unidentified	0	0	1	0	0	0	0	0
Empididae									
Empididae sp. 1	Carnivore	0	1	0	2	0	0	0	0
Empididae sp. 2	Carnivore	1	0	0	0	0	0	0	0
Empididae sp. 3	Carnivore	0	0	0	0	0	1	0	0
Empididae sp. 4	Carnivore	0	0	0	0	1	0	0	0

種	食性	調査地							
		A	B	C	D	E	F	G	H
Empididae sp. 5	Carnivore	0	0	13	0	1	0	0	0
Empididae sp. 6	Carnivore	0	0	2	0	0	0	0	0
Tabanidae									
Tabanidae sp. 1	Unidentified	0	5	0	0	0	0	0	0
Tabanidae sp. 2	Unidentified	0	7	0	0	0	0	0	0
Xylophagidae									
Xylophagidae sp. 1	Unidentified	0	0	0	0	0	0	0	1
Pipunculidae									
Pipunculidae sp. 1	Unidentified	0	1	0	0	0	0	0	0
Pipunculidae sp. 2	Unidentified	0	0	0	0	0	0	1	0
Pipunculidae sp. 3	Unidentified	2	0	0	0	0	0	0	0
Pipunculidae sp. 4	Unidentified	0	0	1	0	0	0	0	0
Platyezidae									
Platyezidae sp. 1	Unidentified	0	0	0	1	0	0	0	0
Platyezidae sp. 2	Unidentified	1	0	0	0	0	0	0	0
Dolichopodidae									
Dolichopodidae sp. 1	Unidentified	2	0	0	0	0	0	0	2
Dolichopodidae sp. 2	Unidentified	1	0	0	0	0	0	0	0
Dolichopodidae sp. 3	Unidentified	0	0	0	0	0	0	0	1
Dolichopodidae sp. 4	Unidentified	0	0	0	0	0	0	0	1
Bibionidae									
Bibionidae sp. 1	Unidentified	0	0	0	0	1	0	0	0
Bibionidae sp. 2	Unidentified	0	0	1	0	0	0	0	0
Scatopsidae									
Scatopsidae sp. 1	Unidentified	0	0	0	0	1	0	0	0
Scatopsidae sp. 2	Unidentified	0	0	0	0	0	0	0	1
Hippoboscidae									
Hippoboscidae sp. 1	Carnivore	0	0	0	0	0	0	1	0
Chloropidae									
Chloropidae sp. 1	Unidentified	0	0	0	0	1	0	0	0
Opomyzidae									
Opomyzidae sp. 1	Unidentified	0	0	0	0	0	0	0	1
Lonchopteridae									
Lonchopteridae sp. 1	Unidentified	0	0	0	0	1	0	0	0
Phoridae									
Phoridae sp. 1	Carnivore	0	0	0	0	1	0	0	0

種	食性	調査地							
		A	B	C	D	E	F	G	H
Phoridae sp. 2	Carnivore	0	0	2	0	0	0	0	0
Lauxaniidae									
Lauxaniidae sp. 1	Unidentified	0	0	0	0	0	0	0	1
Lauxaniidae sp. 2	Unidentified	0	0	0	0	1	0	0	0
Cryptochaetidae									
Cryptochaetidae sp. 1	Unidentified	0	0	0	0	0	0	0	1
Heleomyzidae									
Heleomyzidae sp. 1	Unidentified	0	0	0	0	0	0	0	1
Drosophilidae									
Drosophilidae sp. 1	Unidentified	0	0	0	0	0	0	1	1
Drosophilidae sp. 2	Unidentified	0	0	0	0	1	0	0	0
Drosophilidae sp. 3	Unidentified	0	0	0	0	0	0	1	1
Drosophilidae sp. 4	Unidentified	0	0	0	2	0	1	1	0
Drosophilidae sp. 5	Unidentified	0	0	0	1	0	0	0	0
Lepidoptera									
Lepidoptera sp. 1	Herbivore	0	1	0	0	0	0	0	0
Lepidoptera sp. 2	Herbivore	0	1	0	0	0	0	0	0
Lepidoptera sp. 3	Herbivore	0	0	0	1	0	0	0	0
Lepidoptera sp. 4	Herbivore	1	0	0	0	0	0	0	0
Lepidoptera sp. 5	Herbivore	1	0	0	0	0	0	0	0
Lepidoptera sp. 6	Herbivore	1	0	0	0	0	0	0	0
Lepidoptera sp. 7	Herbivore	0	0	0	0	0	1	0	0
Lepidoptera sp. 8	Herbivore	0	0	0	0	1	0	0	0
Lepidoptera sp. 9	Herbivore	0	0	1	0	0	0	0	0
Lepidoptera sp. 10	Herbivore	0	0	0	0	1	0	0	0
Tineidae									
Tineidae sp. 1	Herbivore	0	4	0	0	0	0	0	1
Tineidae sp. 2	Herbivore	1	0	0	0	0	0	0	0
Tineidae sp. 3	Herbivore	1	0	0	0	0	0	0	0
Tineidae sp. 4	Herbivore	1	0	0	0	0	0	0	0
Tineidae sp. 5	Herbivore	0	0	0	0	1	0	0	0
Noctuidae									
<i>Sypnoides hercules</i>	Herbivore	0	0	0	1	0	0	1	1
Hadeninae sp. 1	Herbivore	0	0	0	0	0	0	1	0
Hadeninae sp. 2	Herbivore	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Sarcopolia illoba</i>	Herbivore	0	0	0	1	0	0	0	0

種	食性	調査地							
		A	B	C	D	E	F	G	H
Gracillariidae									
Gracillariidae sp. 1	Herbivore	0	0	0	1	0	0	0	11
Gracillariidae sp. 2	Herbivore	2	0	0	0	0	0	0	0
Gracillariidae sp. 3	Herbivore	1	0	0	0	0	0	0	0
Gracillariidae sp. 4	Herbivore	0	0	0	0	0	1	0	0
Gracillariidae sp. 5	Herbivore	0	0	0	0	1	1	0	0
Phyllocnistinae sp. 1	Herbivore	1	0	0	0	0	0	0	0
Phyllocnistinae sp. 2	Herbivore	1	0	0	0	0	0	0	0
Schreckensteiniidae									
Schreckensteiniidae sp. 1	Herbivore	0	0	9	0	8	0	0	6
Schreckensteiniidae sp. 2	Herbivore	0	0	5	0	6	0	0	2
Schreckensteiniidae sp. 3	Herbivore	0	0	0	0	1	0	0	0
Schreckensteiniidae sp. 4	Herbivore	0	0	0	0	1	0	0	0
Schreckensteiniidae sp. 5	Herbivore	0	0	0	0	0	0	0	1
Lyonetiidae									
Lyonetiidae sp. 1	Herbivore	0	0	2	0	1	0	0	0
Lyonetiidae sp. 2	Herbivore	0	0	6	0	0	0	0	9
Drepanidae									
Drepanidae sp. 1	Herbivore	0	1	0	0	0	0	0	0
Drepanidae sp. 2	Herbivore	0	0	0	1	0	0	0	0
Ypsolophidae									
Ypsolophidae sp. 1	Herbivore	1	0	0	0	0	0	0	0
Ypsolophidae sp. 2	Herbivore	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Ypsolopha auratus</i>	Herbivore	0	0	0	4	0	0	0	0
<i>Ypsolopha parallelus</i>	Herbivore	3	0	0	0	0	0	2	0
Yponomeutidae									
Yponomeutidae sp. 1	Herbivore	0	0	0	0	0	0	0	1
Yponomeutidae sp. 2	Herbivore	0	0	0	0	2	0	0	0
Yponomeutidae sp. 3	Herbivore	0	0	1	0	0	0	0	0
Yponomeutidae sp. 4	Herbivore	0	0	1	0	0	0	0	0
Argyresthiinae sp. 1	Herbivore	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Yponomeuta anatolicus</i>	Herbivore	0	0	0	7	0	0	0	1
Crambidae									
Crambidae sp. 1	Herbivore	0	0	0	2	0	0	0	0
Tortricidae									
Tortricidae sp. 1	Herbivore	2	0	0	0	0	0	0	0

種	食性	調査地							
		A	B	C	D	E	F	G	H
Notodontidae									
Notodontidae sp. 1	Herbivore	1	0	0	0	0	0	0	0
Notodontidae sp. 2	Herbivore	1	0	0	0	0	0	0	0
Notodontidae sp. 3	Herbivore	0	0	1	0	0	0	0	0
Incurvariidae									
<i>Paraclemensia caerulea</i>	Herbivore	0	0	0	0	0	1	0	0
Geometridae									
Geometridae sp. 1	Herbivore	0	0	0	0	0	1	0	0
Geometridae sp. 2	Herbivore	0	0	0	0	1	0	0	0
Geometridae sp. 3	Herbivore	0	0	0	0	0	0	0	1
Pyralidae									
Pyralidae sp. 1	Herbivore	2	0	0	0	0	0	0	0
Pyralidae sp. 2	Herbivore	0	0	0	0	0	0	1	0
Pyralidae sp. 3	Herbivore	0	0	0	0	0	0	1	0
Pyralidae sp. 4	Herbivore	0	0	0	0	0	0	1	0
Pyralidae sp. 5	Herbivore	0	0	0	0	0	0	0	1
Oecophoridae									
Oecophoridae sp. 1	Herbivore	0	0	0	0	0	0	0	1
Heliozelidae									
Heliozelidae sp. 1	Herbivore	0	0	0	0	0	0	5	0
Heliozelidae sp. 2	Herbivore	0	0	0	0	0	0	2	0
Heliozelidae sp. 3	Herbivore	0	0	0	0	2	0	0	0
Lecithoceridae									
Lecithoceridae sp. 1	Herbivore	0	0	0	0	0	0	1	0
Blastobasidae									
Blastobasidae sp. 1	Herbivore	0	0	0	0	1	0	0	0
Blastobasidae sp. 2	Herbivore	0	0	1	0	0	0	0	1
Trichoptera									
Trichoptera sp. 1	None	0	0	0	0	0	1	0	0
Trichoptera sp. 2	None	0	0	0	0	0	1	0	0
Trichoptera sp. 3	None	0	0	0	0	0	1	0	0
Trichoptera sp. 4	None	0	0	0	0	4	0	0	0
Trichoptera sp. 5	None	0	0	0	0	0	0	0	1
Hymenoptera									
Hymenoptera sp. 1	Carnivore	0	0	0	0	0	1	0	0
Ichneumonidae									

種	食性	調査地							
		A	B	C	D	E	F	G	H
Ichneumonidae sp. 1	Carnivore	2	0	0	0	0	0	0	0
Ichneumonidae sp. 2	Carnivore	1	0	0	0	0	0	0	0
Ichneumonidae sp. 3	Carnivore	0	0	0	0	0	2	0	0
Ichneumonidae sp. 4	Carnivore	0	0	0	0	0	1	0	0
Ichneumonidae sp. 5	Carnivore	1	0	0	0	0	0	0	0
Ichneumonidae sp. 6	Carnivore	1	0	0	0	0	0	0	0
Ichneumonidae sp. 7	Carnivore	0	1	0	0	0	0	1	0
Ichneumonidae sp. 8	Carnivore	0	0	0	1	0	0	0	0
Ichneumonidae sp. 9	Carnivore	0	0	0	0	0	0	0	1
Ichneumonidae sp. 10	Carnivore	0	0	0	0	1	0	0	0
Ichneumonidae sp. 11	Carnivore	0	0	0	0	1	0	0	0
Ichneumonidae sp. 12	Carnivore	0	0	1	0	0	0	0	0
Ichneumonidae sp. 13	Carnivore	0	0	0	0	0	0	0	1
Ichneumonidae sp. 14	Carnivore	0	0	0	0	0	0	0	1
Ichneumonidae sp. 15	Carnivore	0	0	0	0	0	0	0	1
Ichneumonidae sp. 16	Carnivore	0	0	0	0	0	0	0	1
Mymaridae									
Mymaridae sp. 1	Carnivore	0	0	0	0	1	0	0	0
Mymaridae sp. 2	Carnivore	0	0	0	0	1	0	0	0
Mymaridae sp. 3	Carnivore	0	0	0	0	1	0	0	0
Mymaridae sp. 4	Carnivore	0	0	0	0	1	0	0	0
Chalcididae									
Chalcididae sp. 1	Carnivore	0	0	1	0	0	0	0	0
Eulophidae									
Eulophidae sp. 1	Carnivore	0	0	0	0	2	0	0	0
Eulophidae sp. 2	Carnivore	0	0	0	0	0	0	0	1
Eulophidae sp. 3	Carnivore	0	0	0	0	1	0	0	0
Aphelinidae									
Aphelinidae sp. 1	Carnivore	0	0	1	0	0	0	0	0
Aphelinidae sp. 2	Carnivore	0	0	0	0	1	0	0	0
Aphelinidae sp. 3	Carnivore	0	0	0	0	0	0	0	1
Aphelinidae sp. 4	Carnivore	0	0	1	0	0	0	0	0
Encyrtidae									
Encyrtidae sp. 1	Carnivore	0	1	0	0	0	0	0	0
Encyrtidae sp. 2	Carnivore	0	0	0	0	1	0	0	0
Encyrtidae sp. 3	Carnivore	0	0	0	0	1	0	0	0

種	食性	調査地							
		A	B	C	D	E	F	G	H
Encyrtidae sp. 4	Carnivore	0	0	0	0	0	0	0	1
Eupelmidae									
Eupelmidae sp. 1	Carnivore	0	0	0	1	0	0	0	0
Eupelmidae sp. 2	Carnivore	0	0	0	1	0	0	0	0
Pteromalidae									
Pteromalidae sp. 1	Carnivore	0	0	0	0	0	0	0	1
Pteromalidae sp. 2	Carnivore	0	0	0	0	0	0	0	1
Pteromalidae sp. 3	Carnivore	0	0	1	0	0	0	0	0
Pteromalidae sp. 4	Carnivore	0	0	1	0	0	0	0	0
Pteromalidae sp. 5	Carnivore	0	0	0	0	0	0	0	1
Pteromalidae sp. 6	Carnivore	0	0	0	0	0	0	0	1
Pteromalidae sp. 7	Carnivore	0	0	0	0	0	0	0	1
Pteromalidae sp. 8	Carnivore	0	0	1	0	0	0	0	0
Pteromalidae sp. 9	Carnivore	0	1	0	0	0	0	0	0
Pteromalidae sp. 10	Carnivore	0	0	0	0	0	0	1	0
Tetracampidae									
Tetracampidae sp. 1	Carnivore	0	0	1	0	0	0	0	0
Dryinidae									
Dryinidae sp. 1	Carnivore	0	0	0	1	0	0	0	0
Braconidae									
Braconidae sp. 1	Carnivore	0	0	0	0	0	0	2	0
Braconidae sp. 2	Carnivore	0	0	0	0	0	0	1	0
Braconidae sp. 3	Carnivore	1	0	0	0	1	0	0	0
Braconidae sp. 4	Carnivore	1	0	0	0	0	0	0	0
Braconidae sp. 5	Carnivore	0	0	0	0	1	0	0	0
Braconidae sp. 6	Carnivore	0	0	0	0	1	0	0	0
Braconidae sp. 7	Carnivore	0	0	0	0	2	0	0	0
Braconidae sp. 8	Carnivore	0	0	1	0	0	0	0	0
Braconidae sp. 9	Carnivore	0	0	1	0	0	0	0	0
Braconidae sp. 10	Carnivore	0	0	1	0	0	0	0	0
Braconidae sp. 11	Carnivore	0	0	0	0	1	0	0	0
Braconidae sp. 12	Carnivore	0	0	0	0	1	0	0	0
Braconidae sp. 13	Carnivore	0	0	0	0	1	0	0	0
Braconidae sp. 14	Carnivore	0	0	0	0	0	0	0	1
Braconidae sp. 15	Carnivore	1	0	0	0	0	0	0	0
Braconidae sp. 16	Carnivore	0	0	0	1	0	0	0	0

種	食性	調査地							
		A	B	C	D	E	F	G	H
Braconidae sp. 17	Carnivore	0	0	0	0	0	0	1	0
Scelionidae									
Scelionidae sp. 1	Carnivore	0	0	0	0	1	1	0	0
Scelionidae sp. 2	Carnivore	0	0	0	0	2	0	0	0
Scelionidae sp. 3	Carnivore	0	0	0	0	0	0	0	1
Scelionidae sp. 4	Carnivore	0	0	1	0	1	0	0	0
Scelionidae sp. 5	Carnivore	0	0	1	0	0	0	0	0
Scelionidae sp. 6	Carnivore	0	0	0	0	0	0	0	1
Scelionidae sp. 7	Carnivore	0	0	0	0	0	0	0	1
Scelionidae sp. 8	Carnivore	0	0	1	0	0	0	0	0
Scelionidae sp. 9	Carnivore	0	0	0	0	1	0	0	0
Scelionidae sp. 10	Carnivore	0	0	0	0	1	0	0	0
Scelionidae sp. 11	Carnivore	0	0	0	0	1	0	0	0
Scelionidae sp. 12	Carnivore	0	0	0	0	1	0	0	0
Scelionidae sp. 13	Carnivore	0	1	0	0	0	0	0	0
Proctotrupidae									
Proctotrupidae sp. 1	Carnivore	0	0	0	0	0	1	0	0
Proctotrupidae sp. 2	Carnivore	0	0	0	0	1	0	0	0
Proctotrupidae sp. 3	Carnivore	1	0	0	0	0	0	0	0
Proctotrupidae sp. 4	Carnivore	0	0	1	0	0	0	0	0
Megaspilidae									
Megaspilidae sp. 1	Carnivore	0	0	0	0	0	0	0	1
Megaspilidae sp. 2	Carnivore	0	0	2	0	0	0	0	0
Diapriidae									
Diapriidae sp. 1	Carnivore	0	0	0	0	0	0	0	1
Diapriidae sp. 2	Carnivore	0	0	0	0	1	0	0	0
Diapriidae sp. 3	Carnivore	0	0	0	0	1	0	0	0
Diapriidae sp. 4	Carnivore	0	0	4	0	0	0	0	0
Diapriidae sp. 5	Carnivore	0	0	0	0	1	0	1	0
Diapriidae sp. 6	Carnivore	0	0	0	0	1	0	0	0
Diapriidae sp. 7	Carnivore	0	0	1	0	0	0	0	0
Diapriidae sp. 8	Carnivore	0	0	0	0	0	0	0	1
Diapriidae sp. 9	Carnivore	0	1	0	0	0	0	0	0
Diapriidae sp. 10	Carnivore	0	0	0	0	0	1	0	0
Ceraphronidae									
Ceraphronidae sp. 1	Carnivore	0	0	3	0	0	0	0	0

種	食性	調査地							
		A	B	C	D	E	F	G	H
Ceraphronidae sp. 2	Carnivore	0	0	0	0	0	1	0	0
Eucoilidae									
Eucoilidae sp. 1	Carnivore	0	0	2	0	0	0	0	0
Total		260	201	391	227	417	200	137	237

付表 3.2 章で採集された樹上性昆虫の種ごとの個体数、採集地、および採集月。

種	調査地 A				調査地 B				調査地 C				調査地 D				調査地 E				調査地 F				調査地 G				調査地 H							
	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月				
Collembola																																				
Collembola sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Collembola sp.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Collembola sp.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Collembola sp.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Ephemeroptera																																				
Ephemeroptera sp.1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ephemeroptera sp.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ephemeroptera sp.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ephemeroptera sp.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ephemeroptera sp.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Plecoptera																																				
Perlidae																																				
Perlidae sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Neoperla niponensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

種	調査地 A				調査地 B				調査地 C				調査地 D				調査地 E				調査地 F				調査地 G				調査地 H													
	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月										
Capniidae																																										
Capniidae sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Perlodidae																																										
Perlodidae sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Nemouridae																																										
Nemouridae sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	3	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Nemoura naraiensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Orthoptera																																										
Meconematidae																																										
<i>Cosmetura fenestrata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Nipponomecone ma mutsuense</i>	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tettigoniopsis forcipicercus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Dermaptera																																										
Forficulidae																																										
<i>Forficula scudderi</i>	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	2	1	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0

種	調査地 A				調査地 B				調査地 C				調査地 D				調査地 E				調査地 F				調査地 G				調査地 H						
	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月			
<i>Deraeocoris pulchellus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Miridae sp.1	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Miridae sp.2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Miridae sp.3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Miridae sp.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Miridae sp.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
Miridae sp.6	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Urostylidae																																			
<i>Urostylis striicornis</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Urostylis annulicornis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Pentatomidae																																			
<i>Pentatoma japonica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
<i>Dinorhynchus dybowskyi</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Menida violacea</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Acanthosomatidae																																			

種	調査地 A				調査地 B				調査地 C				調査地 D				調査地 E				調査地 F				調査地 G				調査地 H			
	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月
<i>Euscartopsis assimilis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Cercopoidea																																
Cicadellidae																																
Cicadellidae sp.1	0	32	8	0	0	28	1	0	0	17	1	0	0	2	2	0	0	1	0	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	4	0	0
Cicadellidae sp.2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cicadellidae sp.3	0	0	0	2	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Cicadellidae sp.4	0	3	0	0	0	8	2	0	0	7	0	1	1	1	2	0	0	7	3	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Cicadellidae sp.5	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
Cicadellidae sp.6	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Cicadellidae sp.7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cicadellidae sp.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Cicadellidae sp.9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

種	調査地 A				調査地 B				調査地 C				調査地 D				調査地 E				調査地 F				調査地 G				調査地 H					
	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月		
Cicadellidae sp.10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Cicadellidae sp.11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Cicadellidae sp.12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Cicadellidae sp.13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Cicadellidae sp.14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Pagaronia</i> <i>aurantia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Achilixiidae																																		
Achilixiidae sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cixiidae																																		
Cixiidae sp.1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cixiidae sp.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Psyllidae																																		
Psyllidae sp.1	13	3	7	1	2	0	1	1	1	2	1	0	11	3	2	0	10	15	6	2	1	3	1	0	0	0	0	0	3	1	0	0	0	
Psyllidae sp.2	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Psyllidae sp.3	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0

種	調査地 A				調査地 B				調査地 C				調査地 D				調査地 E				調査地 F				調査地 G				調査地 H			
	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月
Psyllidae sp.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0		
Carsidaridae																																
Carsidaridae sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Triozidae																																
Triozidae sp.1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	2	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0		
Aphididea																																
Aphididea sp.1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	
Aphididea sp.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	
Coccoidea																																
Coccoidea sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Raphidioptera																																
Inocelliidae																																
<i>Inocellia japonica</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0		
Neuroptera																																
Hemerobiidae																																
<i>Hemerobius japonicus</i>	4	5	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
<i>Hemerobius humulinus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	

種	調査地 A				調査地 B				調査地 C				調査地 D				調査地 E				調査地 F				調査地 G				調査地 H						
	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月			
<i>Hemerobius shibakawae</i>	1	3	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	4	4	0	2	0	0	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Hemerobius marginatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Drepanopteryx phalaenoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Chrysopidae																																			
<i>Chrysotropia ciliata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pseudomallada parabolus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Nineta alpicola</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Chrysoperla suzukii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Osmylidae																																			
<i>Osmylus hyalinatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Dilaridae																																			
<i>Dilar japonicus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Coniopterygidae																																			
<i>Coniopteryx abdominalis</i>	0	0	0	0	0	1	0	5	2	3	1	0	0	1	0	7	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0

種	調査地 A				調査地 B				調査地 C				調査地 D				調査地 E				調査地 F				調査地 G				調査地 H			
	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月
<i>Semidalis aleyrodiformis</i>	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	
Coleoptera																																
Coleoptera sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	
Coleoptera sp.2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Carabidae																																
<i>Lebia retrofasciata</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Colpodes japonicus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0		
<i>Colpodes buchanani</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
<i>Lebia sylvarum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
<i>Parena tripunctata</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0		
Silphidae																																
<i>Dendroxena sexcarinata</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Staphylinidae																																
Staphylinidae sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0		

種	調査地 A				調査地 B				調査地 C				調査地 D				調査地 E				調査地 F				調査地 G				調査地 H			
	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月
Staphylinidae sp.2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Staphylinidae sp.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Staphylinidae sp.4	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Staphylinidae sp.5	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Staphylinidae sp.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Megalopaederus ewisi</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Philonthus wusthoffi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Elateridae																																
Dendrometrinae sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	
Dendrometrinae sp.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Dendrometrinae sp.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Colaulon</i> sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	

種	調査地 A				調査地 B				調査地 C				調査地 D				調査地 E				調査地 F				調査地 G				調査地 H							
	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月				
<i>Ampedus</i> sp. 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vuilletus</i> sp.1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Harminius</i> sp.1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dalopius</i> sp.1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sericus</i> sp.1	0	0	0	0	9	1	1	0	25	19	4	0	0	0	0	0	15	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Sericus</i> sp.2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sericus</i> sp.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sericus</i> sp.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Sericus</i> sp.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ectinus</i> sp.1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ectinus</i> sp.2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ectinus</i> sp.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ectinus exulatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Parallerostethus</i> sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Neotrichophoru</i> <i>s</i> sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ectinus sericeus</i>	15	8	0	0	4	0	0	0	6	2	0	0	0	1	0	0	4	1	0	0	2	0	0	0	2	1	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chatanayus</i> <i>ishiharai</i> <i>ishiharai</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

種	調査地 A				調査地 B				調査地 C				調査地 D				調査地 E				調査地 F				調査地 G				調査地 H			
	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月
<i>Gamepenthesis similis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Dolerosomus gracilis</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Shirozulus bifoveolatus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sadoganus babai</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cantharidae																																
<i>Asiopodabrus towadanus</i>	9	6	0	0	0	24	0	0	0	12	0	0	21	7	0	0	0	0	0	0	7	5	0	0	12	2	0	0	0	1	0	0
<i>Asiopodabrus aomoriensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Asiopodabrus sannoanus</i>	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Asiopodabrus uchigadaninus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Asiopodabrus ichitai</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Asiopodabrus minus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

種	調査地 A				調査地 B				調査地 C				調査地 D				調査地 E				調査地 F				調査地 G				調査地 H			
	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月
<i>Asiopodabrus kadowakii</i>	6	0	0	0	3	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0
<i>Asiopodabrus nakanei</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Malthodes sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Malthodes sp.2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lycocerus suturellus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lycocerus insulsus insulsus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stenothemus badius</i>	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	3
<i>Hachiana abei</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Malthinus japonicus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Prothemus reini</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Lycidae																																
<i>Lyponia delicatula</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plateros hasegawai</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Bostrychidae																																

種	調査地 A				調査地 B				調査地 C				調査地 D				調査地 E				調査地 F				調査地 G				調査地 H					
	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月		
<i>Apoderus balteatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Paratrachelophorus longicornis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Paroplapoderus pardalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Euops konoii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Curculionidae																																		
Curculionidae sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Curculionidae sp.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Curculionidae sp.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Orchestes</i> sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
<i>Myllocerus griseus</i>	2	2	5	0	2	0	0	0	0	0	0	3	2	4	1	1	0	1	0	1	3	0	0	0	2	3	0	0	0	0	0	0	1	
<i>Phyllobius(Odontophyllobius) armatus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Orchestes amurensis</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	3	3	9	1	2	1	1	1		

種	調査地 A				調査地 B				調査地 C				調査地 D				調査地 E				調査地 F				調査地 G				調査地 H			
	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月
Alleculidae																																
Alleculidae sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Allecula simiola</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0		
<i>Hymenalia unicolor</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	10	1	0	0	0	0	0	4	0	0	0	3	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0		
Melandryidae																																
Orchesia sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
<i>Symphora miyakei miyakei</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Diptera																																
Nematocera																																
Nematocera sp.1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Nematocera sp.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1		
Nematocera sp.3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Tanyderidae																																
Tanyderidae sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Tanyderidae sp.2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Tanyderidae sp.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0		

種	調査地 A				調査地 B				調査地 C				調査地 D				調査地 E				調査地 F				調査地 G				調査地 H								
	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月					
Limoniidae																																					
Limoniidae sp.1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
Limoniidae sp.2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Limoniidae sp.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	
Limoniidae sp.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Limoniidae sp.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Ptychopteridae																																					
Ptychopteridae sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Tipulidae																																					
Tipulidae sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
Mycetophilidae																																					
Mycetophilidae sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
Sciaridae																																					
Sciaridae sp.1	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	3	1	4	0	3	1	0	0	1	1	0	0	0			
Sciaridae sp.2	0	1	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	19	0	0	0	0	1	0	0	1	2	0	0	3	3	0	0	0			
Sciaridae sp.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0			
Sciaridae sp.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0			
Sciaridae sp.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0		
Sciaridae sp.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0			

種	調査地 A				調査地 B				調査地 C				調査地 D				調査地 E				調査地 F				調査地 G				調査地 H								
	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月					
Sciaridae sp.7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
Keroplastidae																																					
Keroplastidae sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0			
Keroplastidae sp.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Lygistorrhinidae																																					
Lygistorrhinidae sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0			
Chironomidae																																					
Chironomidae sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Chironomidae sp.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Chironomidae sp.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Chironomidae sp.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Chironomidae sp.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
Chironomidae sp.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	

種	調査地 A				調査地 B				調査地 C				調査地 D				調査地 E				調査地 F				調査地 G				調査地 H			
	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月
Chironomidae sp.7	0	0	0	0	4	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Chironomidae sp.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Chironomidae sp.9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Chironomidae sp.10	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Chironomidae sp.11	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0
Chironomidae sp.12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Chironomidae sp.13	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	3	2	0	2	0	0	2	4	1	0	0	2	0	1	0	2	0	0	0	0	0	2
Dixidae																																
Dixidae sp.1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Dixidae sp.2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cecidomyiidae																																
Cecidomyiidae sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cecidomyiidae sp.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

種	調査地 A				調査地 B				調査地 C				調査地 D				調査地 E				調査地 F				調査地 G				調査地 H			
	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月
Ceratopogonida e sp.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	4	4	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Ceratopogonida e sp.4	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Ceratopogonida e sp.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0
Ceratopogonida e sp.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ceratopogonida e sp.7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ceratopogonida e sp.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ceratopogonida e sp.9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ceratopogonida e sp.10	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0
Ceratopogonida e sp.11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ceratopogonida e sp.12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Psychodidae																																

種	調査地 A				調査地 B				調査地 C				調査地 D				調査地 E				調査地 F				調査地 G				調査地 H			
	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月
Psychodidae sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Empididae																																
Empididae sp.1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Empididae sp.2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Empididae sp.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Empididae sp.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Empididae sp.5	0	0	0	0	0	0	0	13	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Empididae sp.6	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tabanidae																																
Tabanidae sp.1	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tabanidae sp.2	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Xylophagidae																																
Xylophagidae sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pipunculidae																																
Pipunculidae sp.1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pipunculidae sp.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0

種	調査地 A				調査地 B				調査地 C				調査地 D				調査地 E				調査地 F				調査地 G				調査地 H							
	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月				
Scatopsidae sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Scatopsidae sp.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Hippoboscidae																																				
Hippoboscidae sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Chloropidae																																				
Chloropidae sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Opomyzidae																																				
Opomyzidae sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Lonchopteridae																																				
Lonchopteridae sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Phoridae																																				
Phoridae sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Phoridae sp.2	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lauxaniidae																																				
Lauxaniidae sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Lauxaniidae sp.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

種	調査地 A				調査地 B				調査地 C				調査地 D				調査地 E				調査地 F				調査地 G				調査地 H					
	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月		
Lepidoptera sp.5	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Lepidoptera sp.6	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Lepidoptera sp.7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Lepidoptera sp.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Lepidoptera sp.9	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Lepidoptera sp.10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Tineidae																																		
Tineidae sp.1	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Tineidae sp.2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tineidae sp.3	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tineidae sp.4	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tineidae sp.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Noctuidae																																		
<i>Synoides hercules</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
Hadeninae sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Hadeninae sp.2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sarcopolia illoba</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gracillariidae																																		

種	調査地 A				調査地 B				調査地 C				調査地 D				調査地 E				調査地 F				調査地 G				調査地 H				
	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	
Schreckensteiniidae sp.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Schreckensteiniidae sp.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
Lyonetiidae																																	
Lyonetiidae sp.1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lyonetiidae sp.2	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0	0	
Drepanidae																																	
Drepanidae sp.1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Drepanidae sp.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ypsolophidae																																	
Ypsolophidae sp.1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ypsolophidae sp.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
<i>Ypsolopha auratus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ypsolopha parallelus</i>	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	
Yponomeutidae																																	
Yponomeutidae sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	

種	調査地 A				調査地 B				調査地 C				調査地 D				調査地 E				調査地 F				調査地 G				調査地 H					
	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月		
Yponomeutidae sp.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Yponomeutidae sp.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Yponomeutidae sp.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Argyresthiinae sp. 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
<i>Yponomeuta anatolicus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0		
Crambidae																																		
Crambidae sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Tortricidae																																		
Tortricidae sp.1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Notodontidae																																		
Notodontidae sp.1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Notodontidae sp.2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Notodontidae sp.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Incurvariidae																																		

種	調査地 A				調査地 B				調査地 C				調査地 D				調査地 E				調査地 F				調査地 G				調査地 H				
	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	
<i>Paraclemensia caerulea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Geometridae																																	
Geometridae sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Geometridae sp.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Geometridae sp.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Pyralidae																																	
Pyralidae sp.1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pyralidae sp.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pyralidae sp.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Pyralidae sp.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Pyralidae sp.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Oecophoridae																																	
Oecophoridae sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Heliozelidae																																	
Heliozelidae sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0

種	調査地 A				調査地 B				調査地 C				調査地 D				調査地 E				調査地 F				調査地 G				調査地 H				
	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	6 月	7 月	8 月	9 月	
Aphelinidae	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Aphelinidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
sp.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Aphelinidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
sp.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Aphelinidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
sp.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Encyrtidae	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Encyrtidae sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Encyrtidae sp.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Encyrtidae sp.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Encyrtidae sp.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
Eupelmidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Eupelmidae sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Eupelmidae sp.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Pteromalidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Pteromalidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
sp.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0

種	調査地 A				調査地 B				調査地 C				調査地 D				調査地 E				調査地 F				調査地 G				調査地 H			
	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月
Pteromalidae sp.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pteromalidae sp.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pteromalidae sp.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
Pteromalidae sp.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
Pteromalidae sp.7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
Pteromalidae sp.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Pteromalidae sp.9	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Pteromalidae sp.10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Tetracampidae																																
Tetracampidae sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Dryinidae																																
Dryinidae sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Braconidae																																

