

日本の寄生性ゴミムシ概説*

林 成 多

ホシザキグリーン財団, 〒691-0076 島根県出雲市園町 1664-2 ホシザキ野生生物研究所

A Survey of Parasitic Carabid Beetles in Japan: Current Status and Issues

Masakazu HAYASHI

Hoshizaki Green Foundation, Sono 1664-2, Izumo, Shimane Pref., 691-0076 Japan

Abstract Research on Carabidae, which are insect egg and pupa parasitoids, is notably scarce in Japan. Apart from a few reports on the parasitism of mole cricket eggs by *Stenaptinus occipitalis jessoensis*, there is limited knowledge, especially regarding genera *Brachinus* and *Lebia*, which are common species. In this article, the author examines international studies on this topic and explores the potential for understanding similar parasitism in Japan. Furthermore, the author outlines their breeding and observation methods along with the obtained results.

Key words : *Brachinus incomptus*, ground beetles, laboratory rearing, *Lebia bifenestrata*

キーワード : ヒメホソクビゴミムシ, ゴミムシ類, 室内飼育, フタホシアトキリゴミムシ

はじめに

オサムシ科に属する甲虫類は, 形態や生態がきわめて多様である。英名の Ground beetles という名称にもある通り, 地表に生息し, 歩行による移動を主体とする種が多い。しかし, 実際には地表だけでなく, 草本や樹木の上で生活する種も少なくない(本藤, 2012)。食性も小動物を捉えて食べる捕食性や脊椎・無脊椎動物の死体を食べる種だけでなく, 花の蜜や果実, 種子を好んで食べる種もある(土生・貞永, 1961)。捕食性の種の中にも広食性の種がいる一方で, 鱗翅目の幼虫(土生・貞永, 1967; 黒沢, 1992; 本藤, 2012; 前田・杉浦, 2016; 吉富, 2019)や半翅類(松本, 1994; 伊藤・伊藤, 2017; 伊藤, 2020; Hayashi, 2023a), トビ

ムシ類(Hintzpeter and Bauer, 1986; Baulechner *et al.*, 2021), ヤスデ類(椎葉, 2022), ミミズ類(Sota and Ishikawa, 2004; 古谷・笹川, 2017; Sasakawa, 2023), 軟体動物(Konuma *et al.*, 2010; 須田, 2015; Hayashi and Sugiura, 2021; 小松, 2022), カエル類(Sasakawa, 2017)などに食性を特化している種もいる。幼虫については, 農地に生息する種を中心として形態や食性の報告がある(土生・貞永, 1961, 1963, 1965, 1969, 1970a, b, 1971 など)が, 現在でも不明な種が大多数である。

オサムシ科の範疇はいくつかの見解があるが, Bouchard *et al.* (2011) ではハンミョウ科 Cicindelidae やカワラゴミムシ科 Omophronidaeなどを亜科として扱う体系を採用している。ゴミムシ類は, オサムシ科 Carabidae の総称であるが,

*ホシザキグリーン財団研究業績 第346号

一般的にはオサムシ科の中小型種を含む旧ゴミムシ科 Harpalidae を指すことが多い。1980年代に発行された原色日本甲虫図鑑（上野ほか，1985；森本・林，1986）で“ゴミムシ科”をオサムシ科に統合する体系が採用されて、日本国内でもこの体系が普及したが，“ゴミムシ”という名称は現在でも広く使用されている。

ゴミムシ類の中に幼虫期に外部寄生的な生態を持つ分類群が存在する。これらの種は、若齢幼虫は通常のオサムシ科の幼虫形態をしていて歩行できるが、寄主に到達し、成長すると過変態的な形態の変化を起こす（Erwin, 1967）。日本では、ケラの卵に寄生するミイデラゴミムシが有名であるが、ミイデラゴミムシに近縁なホソクビゴミムシ属 *Brachinus* のほか、アトキリゴミムシ類のジュウジアトキリゴミムシ属 *Lebia* がいる。ミイデラゴミムシについては古くから注目され、いくつかの報告がある。その一方で、それ以外の日本産種については、ほとんど情報がなく、各種の寄主の解明が待たれる状況である。このほか、好蟻性の種も知られているが（丸山ほか，2013）、本概説では扱わない。

この概説では、海外に生息する種の知見も含めて紹介し、今後、日本の寄生性ゴミムシを研究する上で解決すべき課題を考察した。近年、ゴミムシ類の飼育に関する知見も公表されるようになり（例えば、渡部ほか，2015）、幼虫期を含めた生態について関心を持つ研究者や愛好家が増えているようである。筆者も寄生性ゴミムシの寄主解明に取り組んでいるが、特に蛹寄生性種のホストの解明は、寄主の飼育も必要となり、困難を伴う。本解説が研究を行う上で何らかのヒントになれば幸いである。

既存情報の整理

日本産の寄生性ゴミムシを研究するのにあたり、日本産の種を中心として、既存情報の整理を行う。同時に日本での研究例はごく限られているため、海外での知見も紹介する。筆者がこれらの寄生性種の飼育を行うにあたっては、海外での報告を参考にしたことも少なくない。

ミイデラゴミムシ類 *Pheropsophina*

1) 分類

日本国内では、ホソクビゴミムシ科と扱うこともあるが、ここではオサムシ科のホソクビゴミムシ亜科 *Brachininae* とする体系に従う（Bouchard *et al.*, 2011）。東洋区の *Stenaptinus* 属は、Fedorenko（2020, 2021a, b）により再検討されている。なお、Fedorenko（2020）により、*Pheropsophus* 属と *Stenaptinus* 属は区別可能とされている。

Fedorenko（2021b）はミイデラゴミムシとムナグロミイデラゴミムシを亜種の関係にあると整理している。従来、オオミイデラゴミムシ *Pheropsophus javanus*（Dejean, 1825）とされてきた種は、*Stenaptinus agnatus* の誤同定とされた（Fedorenko, 2021a）。森田・伊東（2021）は、ミナミミイデラゴミムシ *Stenaptinus agnatus*（Chaudoir, 1876）として日本から記録した。

以上から、現在の日本には1亜種を含む2種が分布していることになる。

1a. ムナグロミイデラゴミムシ

Stenaptinus occipitalis occipitalis
（Macleay, 1825）

1b. ミイデラゴミムシ

Stenaptinus occipitalis jessoensis
（A. Morawitz, 1862）

2. ミナミミイデラゴミムシ

Stenaptinus agnatus（Chaudoir, 1876）：実体は国内でのオオミイデラゴミムシと同じ種を指すが、*Stenaptinus javanus* は誤同定で、*S. javanus* は日本産種から削除された（森田・伊東，2021）。

この他にも実態不明の種が日本から記録されているが、ここでは扱わない。

2) 研究史

ミイデラゴミムシ類の幼虫がケラの卵に寄生することを報告したのは、土生・貞永（1965, 1969）によるミイデラゴミムシ *S. occipitalis jessoensis* の事例である。この報告では、幼虫の齢期が3で、各齢の幼虫形態を記載した。1齢から2齢への形態変化が大きく、3齢はさらに腹部が膨らんだ形態へと変化する。また、幼虫がケラの卵のみを食べるとした（土生・貞永，1965）。

Habu (1986) は、各齢の幼虫形態を詳細に再記載している。

北アメリカでは南アメリカより移入したケラ類による農地等への被害が問題となっており、ミイデラゴミムシ類はケラ類の生物学的防除の天敵候補になった (Hudson *et al.*, 1988)。

Frank *et al.* (2009) は南アメリカ産の *Pheropsophus aequinoctialis* (Linnaeus, 1763) を 26°C で飼育し、幼虫の発育はケラ科の卵に限定され、産卵は年間を通じて観察され、卵は平均 13.5 日間孵化；平均 38.4 個のケラ卵を食べた幼虫は平均 25.9 日かかり；蛹期間は平均 20.4 日；産卵から成虫の出現までの合計発育期間は 59.9 日。孵化幼虫がケラ卵を食べるようになるには、ケラの卵室に似た砂(または土)の穴にいる必要があると報告した。

さらに Frank *et al.* (2009) は日本産のミイデラゴミムシ *S. o. jessoensis* についても飼育を行い、新大陸のケラ科である *Neocurtilla* 属と *Scapteriscus* 属の卵で幼虫が発育することを報告した。

以上をまとめると、ミイデラゴミムシ類のケラ卵寄生は、日本のミイデラゴミムシで発見され、その後、南アメリカ産の *Pheropsophus aequinoctialis* では、幼虫はケラ科の卵でのみ育つことが確認された。さらに、日本のミイデラゴミムシは新大陸産のケラ科の卵でも育つことが確認されている。なお、上記の 2 種以外については報告がない。ミイデラゴミムシ類の分布が、ヨーロッパや北アメリカよりも南方地域に偏っていることと関係していると思われる。

日本産のミイデラゴミムシの和名については、八尋 (2005) によって考察が行われており、滋賀県大津市の三井寺の鳥羽絵「放屁合戦」に由来する説が広く知られている。

3) 成虫の生態

成虫は多食性で、さまざまな種類の昆虫のほか、腐肉などを食べるとされている (土生・貞永, 1965)。

防御については腹端から高温の化学物質を放出することがよく知られている (Kanehisa and Murase, 1977; 兼久, 1996)。ミイデラゴミムシ

の「放屁行動」は天敵からの防御であることは容易に想像できるが、実際に確認した研究例は近年までほとんど無かった。

カエル類からの捕食については、Sugiura and Sato (2018), Sugiura (2018), Sugiura and Date (2022) によって、化学物質の放出に防御効果があることが報告されている。また、カマキリ類からの捕食に対しても防御効果があることが報告されている (Sugiura, 2021)。

ミイデラゴミムシ成虫の体色・斑紋パターンが似ており、かつ同所的に生息するキロサシガメ成虫について、擬態関係にあることが予想される。カエルの捕食行動を実験した結果、両者はカエルに対する反撃能力を有するが、能力に差があるため、擬ベーツ型 (quasi-Batesian) に相当することが報告されている (Sugiura and Hayashi, 2023)。

ホソクビゴミムシ属 *Brachinus*

1) 分類

日本国内では、ホソクビゴミムシ科と扱うこともあるが、ここではオサムシ科のホソクビゴミムシ亜科 *Brachininae* とする体系に従う (Bouchard *et al.*, 2011)。日本には Habu (1984) により 6 種が記録されている。Habu (1984) は、*Brachinus chujoi* Jedlička, 1963 は誤植であることを指摘しており、具体的な記述はないが *Brachinus chuji* Jedlička, 1955 のことを指していると思われる。*Brachinus chuji* はコホソクビゴミムシのシノニムとして扱われている (Habu, 1984; 佐藤・笠原, 1984)。

2) 研究史

日本国内での寄生に関する報告は無いため、海外での報告例を紹介する。なお、土生・貞永 (1965) は飼育でヒメホソクビゴミムシ *Brachinus incomptus* Bates, 1873 の 1 齢幼虫を得て、形態を記載しているが、寄主は不明としている。

ホソクビゴミムシ属の蛹寄生については、北アメリカでの研究が先行して進められた。これらの研究は Saska and Honek (2004) がまとめている。Wickham (1893, 1894) は、*Brachinus*

janthinipennis (Dejean, 1831) がミズスマシ科のオオミズスマシ属 *Dineutus* の蛹に寄生することを報告した。寄主のミズスマシ科は日本ではオオミズスマシなどと同じ属である。King (1919) は、*Brachinus cyanipennis* Say, 1823 が *Dineutus* の蛹に寄生することを報告した。Erwin (1967) は、ガムシ科への寄生を報告し、*Brachinus pallidus* Erwin, 1965 と *Brachinus mexicanus* Dejean, 1831 がそれぞれゴマフガムシ属 *Berosus* とガムシ族の *Tropisternus* 属に寄生することを報告した。Juliano (1984) は、*Brachinus lateralis* Dejean, 1831 はゴマフガムシ属 *Berosus* とガムシ族の *Tropisternus* 属のほか、ゲンゴロウ科のハイイロゲンゴロウ *Eretes griseus* (Fabricius, 1781) と、*Brachinus javalinopsis* Erwin, 1970 はハイイロゲンゴロウに寄生することを報告した。以上の報告から、北アメリカ産のホソクビゴミムシ属は、水生甲虫類であるミズスマシ科・ゲンゴロウ科・ガムシ科に寄生することが確認されている。ガムシ科は他の2科とは甲虫類の亜目が異なっており、寄主の範囲の広さを窺わせる。なお、新北区のホソクビゴミムシ属は *Neobrachinus* 亜属とされ、分子系統についても報告されている (Ikagawa and Moore, 2022)。

Saska and Honek (2004) は、チェコの *Brachinus explodens* Duftschmid 1812 と *Brachinus crepitans* (Linnaeus, 1758) がオサムシ科のマルガタゴミムシ属 *Amara* に寄生することを報告した。これらの種は水辺に生息しない。Matalin and Makarov (2011) は、南ロシアの *Brachinus hamatus* Fischer von Waldheim, 1828 がマルガタゴミムシ属と *Curtonotus* 属 (*Amara* の亜属として扱うこともある) に寄生することを報告した。

現在の知見では、北アメリカの種は水生甲虫類、ヨーロッパの種はゴミムシ類が寄主であり、日本産の種の解明は重要な知見になることが期待される。

ジュウジアトキリゴミムシ属 *Lebia*

1) 分類

日本産のジュウジアトキリゴミムシ属は Habu (1983) によって12種がまとめられ、その後

外来種のコルリアトキリゴミムシ *Lebia viridis* Say, 1823 と、新種のクロサジュウジアトキリゴミムシ *Lebia (Poecilothais) kurosai* Arai et Morita, 2019 が加わり、14種である (Arai and Morita, 2019)。この中で寄主のハムシが報告されているのは、海外の研究例も含むが、コルリアトキリゴミムシとフタホシアトキリゴミムシ *Lebia bifenestrata* Morawitz, 1862 のみである (Capogreco, 1989; Makarov and Matalin, 2021; Hayashi, 2023)。

2) 研究史

Makarov and Matalin (2021) によると、ジュウジアトキリゴミムシ属の幼虫の寄主について、Silvestri (1904), Lindroth (1954), Capogreco (1989), Weber *et al.* (2006) の報告がある。Silvestri (1904) はニレハムシの一種 *Xanthogaleruca luteola* (Müller, 1766) (原典は *Galerucella luteola*) に寄生する *Lebia scapularis* Fourer について報告している。Lindroth (1954) は *Lebia chlorocephala* の幼虫がヨモギハムシ属の一種 *Chrysolina varians* (Schaller, 1783) の老熟幼虫と蛹を攻撃することを報告している。Capogreco (1989) はコルリアトキリゴミムシの幼虫がカミナリハムシ属の一種 *Altica foliacea* (Leconte, 1858) に外部寄生することを報告した。Weber *et al.* (2006) は *Lebia grandis* Hentz, 1830 がコロラドハムシ *Leptinotarsa decemlineata* Say, 1824 のほか、*Leptinotarsa juncta* (Germar, 1824) および *Leptinotarsa haldemani* (Rogers, 1856) にも寄生し、羽化率は異なるが成虫になることを報告している。つまり、ジュウジアトキリゴミムシ属の幼虫の寄主は、ハムシ亜科と旧ノミハムシ亜科を含むヒゲナガハムシ亜科と広範であるため、寄主探索は困難を極めることが予想される。

Makarov and Matalin (2021) は、ロシア沿海州で採集したフタホシアトキリゴミムシ *Lebia bifenestrata* Morawitz, 1862 とブチヒゲウスバハムシ *Pyrrhalta annulicornis* (Baly, 1874) を飼育し、寄生したフタホシアトキリゴミムシの幼虫形態を詳細に記載した。1齢幼虫は寄生後、脱皮することなく成長し、蛹を食べ尽くした後に2齢幼虫に

なり、さらに蛹化・羽化することを確認している。また、飼育で羽化した成虫は、野外で採集した成虫よりも大型で上翅の斑紋も変化していることを報告した。

日本国内では、寄生を実際に確認はしていないが、寄主の可能性を示唆する報告がある。コルリアトキリゴミムシは、日本では北アメリカから移入した外来種であるが、原産地ではカミナリハムシ属への寄生が確認されている。国内では、キタカミナリハムシ *Altica japonica* Ohno, 1960 やアカバナカミナリハムシ *Altica oleracea oleracea* (Linnaeus, 1758), ヒメカミナリハムシ *Altica caerulea* (Baly, 1874) とコルリアトキリゴミムシの成虫が同時に採集されたことが報告されている（和泉, 1992; 吉田・初宿, 2009; 新井, 2019）。森・古巻（2012）は茨城県内でヒコサンジュウジアトキリゴミムシ *Lebia hikosana* Habu, 1955 がイボタノキで多数確認されたことを報告し、同時に見られるハムシとしてイボタノキを寄主とするヒメテントウノミハムシ *Argopistes tsekooni* Chen, 1934 を挙げている。

別属になるが、ヌバタマノクロアトキリゴミムシ *Setolebia nubatama* (Habu, 1957) は、成虫がヤマトヨダンハムシ *Paropsides soriculata* Swartz, 1808 の幼虫を捕食することが知られており（大野, 2018）、蛹寄生の可能性も考えられる。

寄生や飼育に関連する知見

以下では筆者が実際に飼育をして得た知見や、今後の解明において重要と思われる課題などについて述べる。すべて鳥根県内で実施した内容のため、野外で観察される時期は地域によって前後すると思われる。

ミイデラゴミムシの観察

ここではミイデラゴミムシ *S. occipitalis jessoensis* について述べる（図 1, 2）。

1) 成虫の確保

ミイデラゴミムシは地表がある程度湿潤な環境を好み、湿地・水田・草地・畑地・林縁などに生息する。筆者が研究フィールドとしている鳥根県出雲市の宍道湖西岸域では、宍道湖の堤防や水田

に囲まれた環境で個体数が多い。4月～10月に、夜間の見回りやトラップ（ピットフォールやベイト）で採集することができる。成虫は地表において、昆虫やミミズ類の死骸を食べているのが観察された。

2) 成虫の飼育と産卵

筆者の観察では、室温および日長を制御しない飼育での産卵時期は概ね6月から7月であった。成虫はプラスチックやガラスなどの平滑な面を登ることができないことから、ポリプロピレン製のタッパーを飼育容器（図 1E）とし、容器の底には厚さ 1-2cm となるように砂を敷いた。砂には水を染み込ませて湿度の保持をした。またポリエチレン製の蓋に穴を開けて通気口を作り、飼育容器内が過湿にならないようにした。6月～7月に産卵させるためには、4月～5月に野外で得た成虫が確実であるが、飼育越冬させた成虫も繁殖した。卵を得るには、成虫に十分な給餌が重要である。筆者は主に昆虫類を与えた。具体的には、トンボ類（成虫）、直翅類（幼虫・成虫）、蛾類（成虫）、甲虫類（成虫）である。ミイデラゴミムシの成虫は、これらの昆虫の筋肉や内臓を食べた。また、水分補給も重要で、内部が乾燥気味になると、成虫は補給した水を飲む様子が確認できた。産卵は、砂地に浅く 5-10 個程度を塊で生んだ（図 1G）。産卵が始まると、断続的に生むようになった。交尾は頻繁に観察された。

3) 卵の扱い

容器内の卵は成虫が食べるため、見つけ次第回収した。卵は小型の容器（タッパー）に移した。容器の底には湿った紙（キムワイプ）を敷き、乾燥を防ぐため蓋をした。

4) ケラの飼育と卵の確保

ミイデラゴミムシの産卵に合わせて、ケラの卵を確保する必要がある。筆者は4月～5月に野外でケラの成虫を採集した。出雲市の調査地では、4月に得たケラの半数以上は越冬した幼虫で、成虫は少なかった。採集した成虫は、湿らせた水苔に数ペアごとに飼育し、腹部が十分に膨らんだメスを個別飼育して産卵を待った。500ml の円筒形容器に湿らせた砂と水苔を容器の半分が埋まる程度に入れ、金魚やコイの餌として販売されている



図1 ミイデラゴミムシの飼育. A, ケラの卵塊 (飼育); B, 保存用ケースに移したケラの卵; C, D, 寄生用飼育ケース (C, 人工卵室の作成; D, 石膏で蓋をした状態); E, ミイデラゴミムシ成虫の飼育; F, ミイデラゴミムシの卵; G, 孵化したミイデラゴミムシの1齢幼虫; H, クルマバツタモドキ卵塊での実験 (右上にミイデラゴミムシ幼虫).

ペレットを少しずつ与えた。容器内は過湿のため、ペレットは食べ残されるとカビが生えやすかった。また、ケラ成虫にカビが生えて死亡する事例が複数あったため、容器内に入れる水苔はつど新しいものを使用した。飼育は室温で飼育し、暗い場所に置いた。筆者が使用した容器では、産卵したかどうかの確認は、水苔を容器から出す必要があった。産卵している場合は、水苔を丸めた産卵室があり、これを割ると卵塊が確認できる(図1A)。卵は産卵室から取り出し、湿った紙(キムワイプ)を敷いたスチロール容器に移し(図1B)、卵内部の発生を遅らせるため、15℃に設定した人工気象機内に移した。ケラの卵はこの温度では1ヵ月程度では死ぬことがなく、室温に戻すと卵が孵化することを確認している。

5) 寄生観察容器

ケラ卵への寄生を観察するには、人工の卵室が利用されている(土生・貞永, 1965)。これは、ミイデラゴミムシの幼虫が寄生を開始するのにあたり、複数の卵が固まっていることが条件であるためと考えられる。筆者の観察では、孵化して容器内を動き回るミイデラゴミムシ幼虫に対して、単独の卵を与えても食べなかった。また、卵を30個ほどの卵塊を卵室に置くと幼虫が観察しにくいこと、15℃で管理している卵を室温に戻すと、ケラが孵化してしまう可能性が高まってしまう。そこで、できるだけ少ない卵で観察を始められるよう、小型のタッパーに砂(熱湯で消毒した)を詰めて水で湿らせ、羽化した成虫が入るサイズの穴を掘り、この中にケラの卵を置くこととした(図1C)。穴には厚さ3mmほどの石膏の板を置いて、蓋の代わりとした(図1D)。

6) 寄生の観察

筆者の観察では、上記の観察用容器を使用した場合、少なくとも6個の卵をかためて置いておけば寄生を開始することを確認した(図2A)。寄生の観察開始時には、卵をセットした後、3頭の幼虫を容器に放した。幼虫はしばらく容器の内部を歩き回ったり、石膏の蓋の下で静止したりしているが、その内の1頭が数日以内にケラの卵に穴を開け染み出す液体を舐め始める。孵化容器の中では自由に動き回る1齢幼虫も、観察容器に移すと、

他の幼虫を攻撃するようになる(図2A)。攻撃は共食いではなく、競争相手を殺すための行動と見られる。最終的にケラ卵塊には幼虫は1頭のみが残る。1齢は定着(図2B)してから2日ほどで2齢(図2C)になり、2齢幼虫は2日間、3齢幼虫(図2D, E)は5-8日間(約1日間の前蛹期間を含む)、蛹は9-10日間であった(幼虫と蛹の期間は22-25日間)。この間に食べた卵は22-25個で重量は約1.1-1.25gである。3齢幼虫はケラの卵殻も食べ、また黒く変色した腐敗していると見られる卵も食べた。ケラの卵は、幼虫の食べる量に応じて容器に追加したが、成長した3齢幼虫は卵の追加が追いつかないと食べるのを止めて前蛹になった。ケラの卵塊は30個前後であるとされ、飼育観察の結果からは、寄生した1頭の幼虫は卵を食べ尽くすことはなく、食べ残されたケラ卵は孵化できることが予想される。飼育記録を表1にまとめた。

7) 冷凍卵への寄生

ミイデラゴミムシ幼虫が新鮮な状態ではない卵を食べることから、冷凍保存したケラの卵を解凍し、幼虫が寄生するか実験してみた。観察は3例のみであるが、生きている卵と同じ方法で行い、すべて成虫が羽化することを確認した。事前にケラの卵を十分確保した場合、冷凍保存しておくことができる。卵の状態の違いによる成長の違いを比較しておく必要があるが、ミイデラゴミムシの幼虫が孵化するタイミングで飼育観察や実験が可能になる。

8) 寄主について

ミイデラゴミムシがケラ科の卵に寄生することはすでに明らかになっているが、この他に生育可能な他の昆虫がいるかどうかは興味深い問題である。筆者は、クルマバツタモドキの生きている越冬卵塊(図1H)に、ミイデラゴミムシの1齢幼虫を複数放して反応を見たことがあるが、卵を舐めるなどの行動は観察されなかった。バツタ科の卵はコオロギ類と比べて中身が黄色で粘性が高く、見た目の性質はだいぶ異なっている。コオロギ類やキリギリス類の卵については、野外での寄生は起こり得ないかもしれないが、室内実験における生育可能性は残されている。



図2 ミイデラゴミムシの飼育. A, 幼虫の寄生開始; B, 成長を始めた1齢幼虫; C, 2齢幼虫; D, 3齢幼虫; E, 成長した3齢幼虫; F, 蛹化直後; G, 羽化直前; H, 新成虫. スケールは同一.

表1 ミイデラゴミムシの飼育記録 (2022年)

日付	No.1	No.2	No.3	No.4	No.5
6月27日	孵化	孵化	孵化	孵化	孵化日不明
6月28日					
6月29日	セット	セット	セット		
6月30日		卵定着?		セット	
7月1日	卵定着	1 齢→2 齢	卵定着		
7月2日		2 齢	2 齢		
7月3日	2 齢	2 齢	2 齢	?	
7月4日	2 齢→3 齢	3 齢	3 齢	2 齢	セット
7月5日	3 齢	3 齢	3 齢	3 齢	
7月6日	3 齢	3 齢	3 齢	3 齢	
7月7日	3 齢	3 齢	3 齢	3 齢	
7月8日	3 齢	3 齢	3 齢	3 齢	卵定着
7月9日	3 齢	3 齢 (前蛹)	3 齢 (前蛹)	3 齢	
7月10日	3 齢 (前蛹)	蛹	蛹	3 齢	2 齢
7月11日	蛹	蛹	蛹	3 齢	2 齢
7月12日	蛹	蛹	蛹	3 齢 (前蛹)	3 齢
7月13日	蛹	蛹	蛹	蛹	3 齢
7月14日	蛹	蛹	蛹	蛹	3 齢
7月15日	蛹	蛹	蛹	蛹	3 齢
7月16日	蛹	蛹	蛹	蛹	3 齢
7月17日	蛹	蛹	蛹	蛹	3 齢
7月18日	蛹	蛹	蛹	蛹	3 齢 (前蛹)
7月19日	蛹	羽化	蛹	蛹	蛹
7月20日	蛹		蛹	蛹	蛹
7月21日	蛹		羽化	蛹	蛹
7月22日	羽化			羽化	蛹
7月23日					蛹
7月24日					蛹
7月25日					蛹
7月26日					蛹
7月27日					蛹
7月28日					蛹
7月29日					羽化

ヒメホソビゴミムシの観察

筆者はホソクビゴミムシ属のうち、オオホソクビゴミムシ *Brachinus scotomedes* Redtenbacher, 1867, コホソクビゴミムシ *Brachinus stenoderus* Bates, 1873, ヒメホソクビゴミムシの成虫について飼育を試みたが、産卵させることができたのはヒメホソクビゴミムシだけだったので、この種に

ついて述べるが、寄主の確認には至っていない(図3)。

1) 成虫の確保

ヒメホソクビゴミムシは平地性の種で、出雲市の宍道湖西岸部では6月～8月に、断続的に成虫が灯火に飛来する。夜行性と考えられるが、当地での夜間調査では、ミイデラゴミムシは頻繁に確認されるものの、地表を活動する本種は確認した

ことがない。灯火においても複数個体が飛来する日は限定的で、天候等の活動条件は限られているのかもしれない。灯火で得られる成虫は、性比に明らかな偏りはなく、そのため繁殖のための飼育に支障はない。

2) 成虫の飼育と産卵

筆者の観察では、室温および日長を制御しない飼育での産卵時期は概ね7月下旬から9月上旬であった。成虫はプラスチックやガラスなどの平滑な面を登ることができないことから、ポリプロピレン製のタッパーを飼育容器とし、容器の底には厚さ1-2cmとなるように砂を敷いた(図3A)。砂には水を染み込ませて湿度の保持をした。またポリエチレン製の蓋に穴を開けて通気口を作り、飼育容器内が過湿にならないようにした。卵を得るには、成虫に十分な給餌が重要である。筆者は主に昆虫類を与えた。具体的には、トンボ類(成虫)、直翅類(幼虫・成虫)、蛾類(成虫)、甲虫類(成虫)である(図3B)。ヒメホソクビゴミシの成虫は、これらの昆虫の筋肉や内臓を食べた。また、水分補給も重要で、内部が乾燥気味になると、成虫は補給した水を飲む様子が確認できた。本種の産卵はmud cellを作り、卵を包む。飼育容器は砂を敷いているため、別途、粘土質の底質を容器内に設置した。産卵が始まると、断続的に生むようになった。メスが容器内を歩き回りながら産卵する様子が観察できた(図3C)。また、交尾は頻繁に観察された。同時にメスが後脚でマウントするオスを追い払おうとする行動も頻繁に見られた。筆者の飼育では、2021年から3年連続で飼育容器内での産卵を確認した。

3) 卵の扱い

成虫用の容器内の卵は、成虫に食べられるため、mud cell(図1D)を見つけ次第回収した。卵は小型の容器(タッパー)に移した。容器の底には湿った紙(キムワイプ)を敷き、乾燥を防ぐため蓋をした。

4) 蛹の確保

本種は甲虫類の蛹に寄生するとされる。北アメリカやヨーロッパ産の種の寄主から、水生甲虫かゴミシ類の蛹が予想されたため、ゲンゴロウ科やガムシ科の幼虫を飼育して生きた蛹を得ること

とした。野外で幼虫を採集して飼育をしたほか、一部は提供を受けた。蛹寄生の幼虫を飼育する時に最大の難点は、休眠していない蛹はいずれ成虫が羽化してしまうことである。そこで、蛹を冷蔵庫(5℃)で保存し、寄生の実験をするタイミングまで蛹の成長を止めた。蛹はこの保存法で2週間から1ヵ月は生存していたが、途中で死亡して暗色に変化する蛹もあった。そのため、実験に間に合わなかった蛹は、死亡する前に-20度で冷凍し、保存した。

5) 寄生観察容器

湿った紙(キムワイプ)を敷いたスチロール容器やガラス瓶で幼虫の行動を観察した。一部、石膏を固めて蛹が入る大きさの窪みを削り、これを人工蛹室(図3F, G)とする実験も行った。

6) 寄生の観察

観察結果を表2にまとめた。海外での報告例や他の寄生性ゴミシの成長を参考にすると、幼虫はホストの蛹に傷をつけて体液を舐め、透明な腹部が肥大して白色になり、脱皮してさらに成長する。このことから、蛹の体液を舐めるかどうかと、腹部が成長するかどうかの寄主を探る上で重要なポイントであると考えた。

初年の2021年は、ヒメホソクビゴミシが飼育下で産卵する時期に蛹が得やすいのは水田などで繁殖するゲンゴロウ科とガムシ科であったため、コシマゲンゴロウ *Hydaticus grammicus* (Germar, 1827)、ヒメゲンゴロウ *Rhantus suturalis* (MacLeay, 1825)、コガムシ *Hydrochara affinis* (Sharp, 1873)、ヒメガムシ *Sternolophus rufipes* (Fabricius, 1792)(図3E)、キイロヒラタガムシ *Enochrus simulans* (Sharp, 1873)の蛹(すべて生体)で寄生の有無について観察を行った。いずれの種の蛹でも腹部の膨らみは認められたが、透明なままで、成長は確認できなかった。観察したゲンゴロウ科およびガムシ科の蛹は、生時には腹部を活発に動かすため、1齢幼虫を弾き飛ばすことも観察された。また、1齢幼虫は蛹の周辺で他の個体に出会うと、互いに大顎で攻撃し、噛まれた個体は死亡した。これは、吸汁する行動を伴わないため、共食いではなく競争相手を殺すための攻撃と見られる。

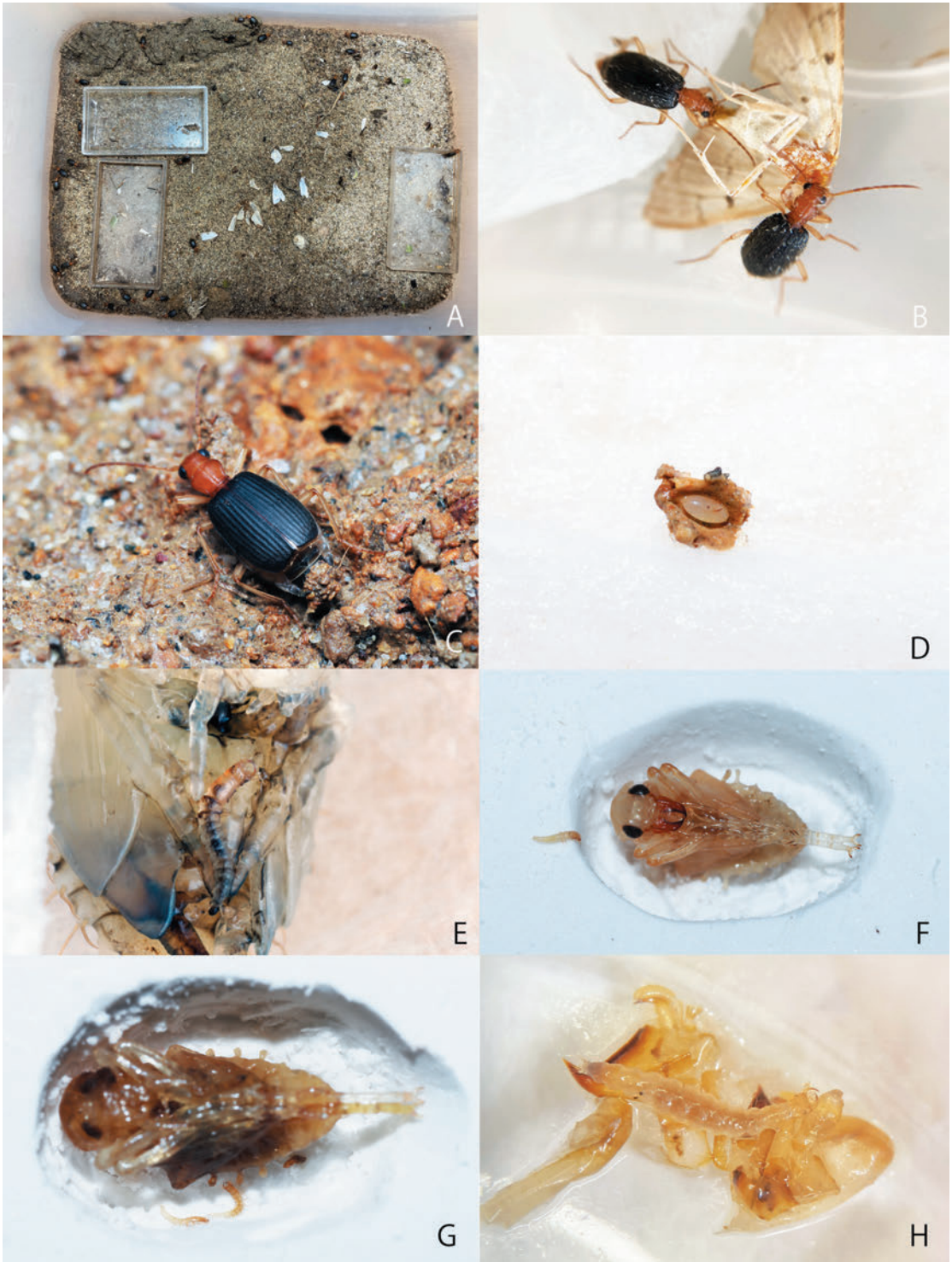


図3 ヒメホソクビゴミムシの飼育。A, 成虫の飼育容器；B, 蛾を食べる成虫；C, 産卵するメス；D, 卵 (mud cell内)；E, ヒメガムシ蛹上の1齢幼虫；F, アオゴミムシ属蛹での観察；G, オオマルクビゴミムシ蛹での実験；H, 解凍したオオマルクビゴミムシ蛹を食べて成長中の幼虫。

表2 ヒメホソクビゴミムシ寄生実験 (2021-2023年)

種 名	状態	蛹の数	観察年	結 果
オサムシ科 Carabidae				
マルガタゴミムシ属 <i>Amara</i> sp.	冷凍	5	2023	成長せず
オオマルクビゴミムシ <i>Nebria macrogona</i>	冷凍	1	2022	1 齢幼虫の腹部が成長
ノグチアオゴミムシ <i>Chlaenius noguchii</i>	冷凍	1	2023	成長せず
アオゴミムシ属 <i>Chlaenius</i> sp.	生体	1	2022	成長せず
ゴモクムシ族 <i>Harpalini</i> sp.	生体	1	2022	成長せず
ゲンゴロウ科 Dytiscidae				
ヒメゲンゴロウ <i>Rhantus suturalis</i>	生体	3	2021	成長せず
コシマゲンゴロウ <i>Hydaticus grammicus</i>	生体	4	2021	成長せず
ガムシ科 Hydroporidae				
キイロヒラタガムシ <i>Enochrus simulans</i>	生体	1	2021	成長せず
ヒメガムシ <i>Sternolophus rufipes</i>	生体	3	2021	成長せず
コガムシ <i>Hydrochara affinis</i>	生体	3	2021	成長せず

2022年は、オサムシ科で観察を行い、野外で採集したアオゴミムシ属(図3F)およびゴモクムシ族の幼虫を飼育して蛹を得た。これらの蛹でも成長は確認できなかった。同年に春に採集して蛹化させたオオマルクビゴミムシ *Nebria macrogona* Bates, 1873(図3G)を冷凍して保存していたため、これを与えてみたところ、1個体のみであるが1齢幼虫が噛みついて吸汁し、腹部がある程度肥大することを観察した(図1H)。この個体もこれ以上の成長はせず、死亡した。

2023年は、春に多数のマルガタゴミムシ属 *Amara*(ニセマルガタゴミムシと考えられる)の蛹を得たが、この時点では観察ができなかったため、冷凍保存し、8月から孵化した1齢幼虫に与えて反応を見た。一部の幼虫は体液を舐める行動は見られたが、腹部が成長することは無かった。

2023年は孵化する幼虫も多かったが、観察できる蛹については十分に揃えることができなかった。そこで、蛹以外に吸汁行動や成長が認められるケースがあるか確認するため、ハラオカメコオロギ、エンマコオロギ、コバネイナゴの新鮮な筋肉や腹部内の完成卵を与えてみたところ、いずれの種においも筋肉から吸汁する行動を確認した。特にハラオカメコオロギについては積極的な行動が見られた。吸汁した結果、幼虫は成長しなかったが、孵化してから何も摂食しなかった幼虫より

も長く生きたため、延命できる可能性があることが判明した。一方、卵黄に対しては拒絶することが多く、大顎を湿った紙になすり付ける行動が見られた。また、クルマバツタモドキの卵塊についても反応をみたが、噛み付くなどの行動は確認されなかった。

7) 寄主について

以上の結果から、寄主の特定には至らなかったが、オオマルクビゴミムシの蛹での成長が認められたことから、オサムシ科の蛹であることが推定される。オオマルクビゴミムシは越冬幼虫を春に採集すると、蛹を得ることができる。しかし、筆者が毎年ヒメホソクビゴミムシの幼虫を飼育下で観察できる季節が真夏であるため、野外でもこの時期に繁殖しているとする、オオマルクビゴミムシ蛹への寄生は時期的に合わない。また、オオマルクビゴミムシの幼虫は礫の多い河原に生息し、生息環境が異なっている。寄主のゴミムシは別種であると考えられる。ヨーロッパのホソクビゴミムシ属の寄主はいずれもマルガタゴミムシ類であったが、筆者の観察ではヒメホソクビゴミムシの幼虫が寄生する可能性は低いと判断された。

フタホシアトキリゴミムシの観察

本種については Hayashi (2023) で報告したので、概要を述べる(図4)。なお、ホシハネビ

ロアトキリゴミムシ *Lebia calycophora* Schmidt-Göbel, 1846 とミヤマジュウジアトキリゴミムシ *Lebia sylvorum* Bates, 1883 についても成虫を飼育したが、産卵に至らなかった。

1) 成虫の確保

飼育を行ったシーズンの4-5月に成虫の採集を行った。フタホシアトキリゴミムシは樹上性のため、長い柄を付けた捕虫網で樹木の葉や花をスweepした。イヌシデやイボタノキの葉や、クリ、ガマズミ、ヤブデマリなどの花で得たが、特にイヌシデが多かった。おそらくイヌシデの葉の生え方により、葉が重なった部分に身を隠しやすいからではないかと考えている。なお、イヌシデも特定の株でのみ採集されることから、立地環境も重要である。

2) 成虫の飼育と産卵

野外で採集した成虫は、250mlの半透明の円筒形容器で飼育した(図4D)。飼育した容器には細粒砂を敷いて、湿らせた。昆虫ゼリー、砂糖水、乳酸菌飲料などを与えたところ、特に乳酸菌飲料は腹部が膨らむまで摂取することが多かった。このほか、昆虫の筋肉を与えているが、食べる様子も観察したが、積極的に摂食することはなかった。

容器内で交尾は観察されたが、メスはオスを拒むことが多かった。採集時にすでに交尾済みのメスが多かったのかもしれない。メスは容器の底を歩きまわりながら、腹部末端に砂粒を付け、卵の周囲を砂で覆って、産み落とした。卵の表面は粘着質で、砂粒が付着するようになっている(図4E)。

3) 卵の扱い

成虫用の容器内の卵は見つけ次第回収した。卵は小型の容器(透明スチロール製ケース)に移した。容器の底には湿った紙(キムワイプ)を敷き、乾燥を防ぐため蓋をした。

4) 蛹の確保

本種はロシアでブチヒゲウスバハムシに寄生することが報告されているため、近縁種のサンゴジュハムシの蛹を確保することとした。サンゴジュハムシ *Pyrrhalta lineatipes* (Takei, 1916) (図4A) は、街路樹などで植えられているサンゴジュで発生することが多く、筆者にとっては入手

が容易である。このハムシは卵で越冬し、孵化した幼虫が春に多数見られるため、これを採集し、サンゴジュの葉を与えた。老熟したハムシの終齢幼虫は、容器の下にある湿った紙や砂に潜って前蛹になった(図4B)。

5) 寄生観察容器

フタホシアトキリゴミムシの幼虫はハムシの蛹室へ侵入して寄生を開始することが知られている。蛹室は閉じているため、内部の観察が困難である。そこで、容器内に石膏を流して固め、その表面に蛹が入る大きさの穴を開け、この窪みを蛹室の代わりとした(図4F)。また、蓋として石膏の板を乗せた。ゴミムシの幼虫は石膏の板の下の隙間に入り、蛹室への侵入は容易だった。蛹室内部は蓋を取るによって観察ができた(図4G, H)。

6) 寄生の観察

観察容器内に離された1齢幼虫は容器内を歩き回るが、1, 2日後には寄生の開始を確認できた。前蛹の場合、1齢幼虫の刺激でハムシの幼虫が動き出す場合があり、蛹室の壁側に退避する様子を観察した。幼虫の成長の経過は、1齢幼虫のまま腹部が肥大し、ハムシの前蛹・蛹を食べ尽くしてから2齢幼虫に脱皮し、蛹室内で蛹化・羽化をした。筆者の観察では、寄生開始から羽化まで21-22日間だった。Makarov and Matalin (2021) は飼育・羽化した成虫が野外で採集した成虫よりも大きいことを報告したが、筆者が飼育した成虫では大型化は確認していない。

7) 冷凍および冷蔵蛹での実験

ミイデラゴミムシの幼虫が冷凍卵で飼育できたことから、寄生が確認されたサンゴジュハムシの前年より冷凍保存した蛹と当年に冷蔵保存した蛹(死亡個体)で成長可能な実験を行った。いずれの条件でも蛹化には達しなかったが、1齢幼虫の過変態状の腹部肥大を確認した。冷蔵により長期間保存が可能になるため、寄生の可能性を探る上で有用な方法になると考えられる。特に寄主候補が絞りきれない時には、複数の分類群でテストする必要があるためである。

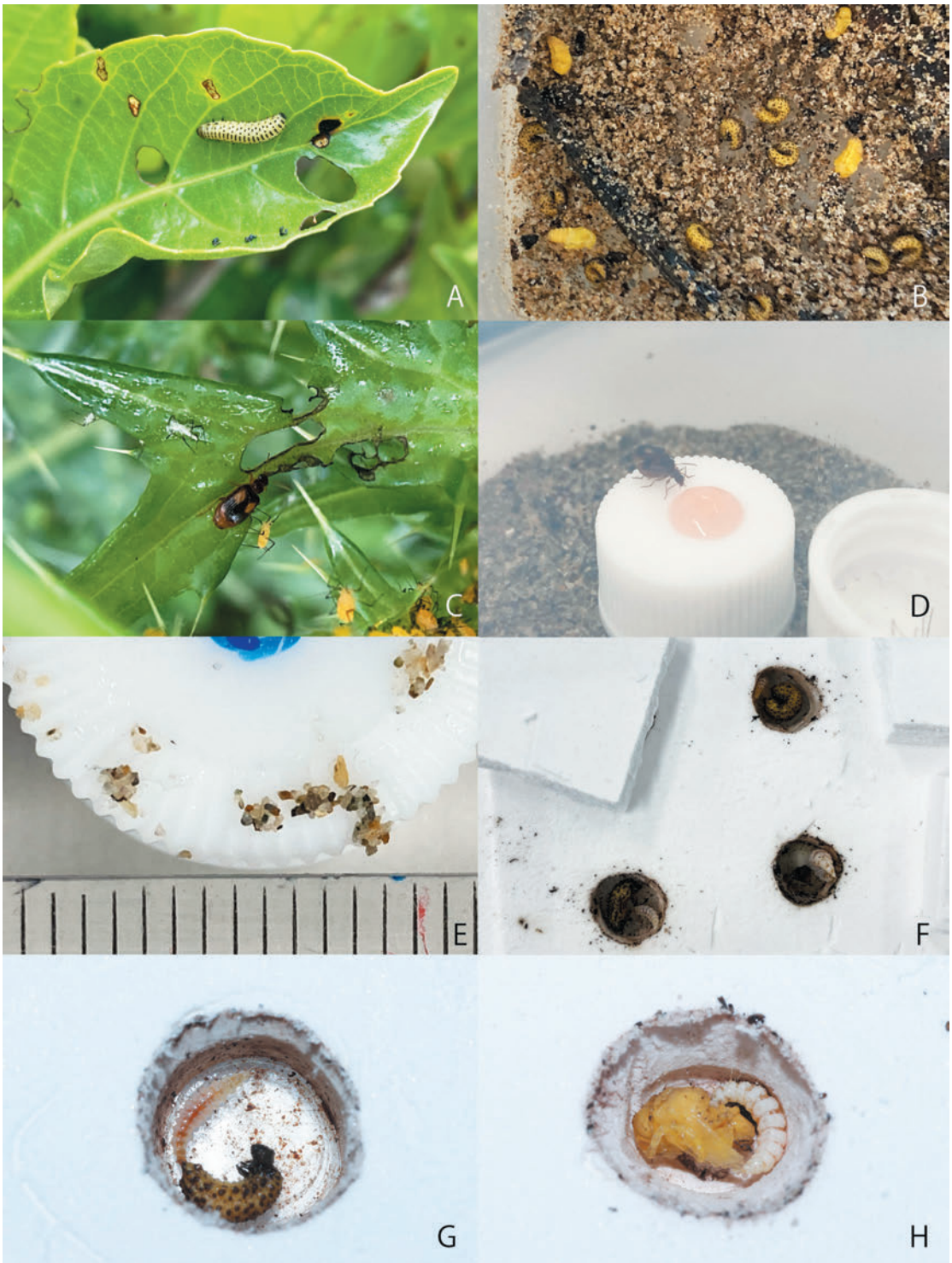


図4 フタホシアトクリゴミムシの飼育. A, 寄主のサンゴジュハムシ幼虫 (野外); B, サンゴジュハムシの前蛹と蛹 (飼育); C, 野外での成虫; D, 交尾中の成虫 (飼育); E, 卵の周囲に付着した砂粒; F, 寄生観察用の石膏ケース; G, 前蛹に寄生する1齢幼虫; H, 蛹に寄生し, 成長した1齢幼虫.

謝 辞

亀澤 洋氏には原稿を読んでいただき、有益なコメントをいただいた。桑原友春氏からは飼育にあたり、ゲンゴロウ科やガムシ科の蛹の提供をいただいた。杉浦真治博士には寄生性ゴミムシについて、文献等、多くのご教示を得た。これらの方々に厚くお礼申し上げます。

文 献

- 新井浩二 (2019) コルリアトキリゴミムシをアカバナカミナリハムシの集団より多数採集。さやばねニューシリーズ, (36): 78-80.
- Arai, K. and S. Morita (2019) A new species of the genus *Lebia* (Coleoptera, Carabidae) from the Ryukyus, Southwestern Japan, with notes on *Lebia formosana* Jedlička. *Elytra, New Series*, **9** (2): 209-215.
- Baulechner, D., F. Jauker and V. Wolters (2021) Carabid adaptation to a collembolan diet: hunting efficiency and nutritional value. *Ecological Entomology*, **47**: 242-248.
- Bouchard, P., Y. Bousquet, A. E. Davies, M. A. Alonso-Zarazaga, J. F. Lawrence, C. H. C. Lyal, A. F. Newton, C. A. M. Reid, M. Schmitt, S. A. Ślipiński and A. B. T. Smith (2011) Family-group names in Coleoptera (Insecta). *Zookeys*, **88**: 1-972.
- Capogreco, J. V. (1989). Immature *Lebia viridis* Say (Coleoptera: Carabidae): bionomics, descriptions, and comparisons to other *Lebia* species. *The Coleopterists' Bulletin*, **43**: 183-194.
- Erwin, T. L. (1967). Bombardier beetles (Coleoptera, Carabidae) of North America: part II. Biology and behavior of *Brachinus pallidus* Erwin in California. *The Coleopterists' Bulletin*, **21**: 41-55.
- Fedorenko, D. N. (2020) *Stenaptinus* (Coleoptera: Carabidae: Brachininae) of Vietnam. Note 1. *Russian Entomological Journal*, **29**: 361-376.
- Fedorenko, D. N. (2021a) *Stenaptinus* (Coleoptera: Carabidae: Brachininae) of Vietnam. Note 2. *Russian Entomological Journal*, **30**: 25-42.
- Fedorenko, D. N. (2021b) *Stenaptinus* (Coleoptera: Carabidae: Brachininae) of Vietnam. Note 3. *Russian Entomological Journal*, **30**: 252-263.
- Frank, J. H., T. L. Erwin and R. C. Hemenway (2009) Economically beneficial ground beetles. The specialized predators *Pheropsophus aequinoctialis* (L.) and *Stenaptinus jessoensis* (Morawitz): Their laboratory behavior and descriptions of immature stages (Coleoptera, Carabidae, Brachininae). *ZooKeys*, **14**: 1-36.
- Habu, A. (1983) Revised and supplementary notes on and descriptions of the Truncatipennes group of Japan (III) (Coleoptera, Carabidae). *The Entomological Review of Japan*, **38**(2): 105-146.
- Habu, A. (1984) Revised and supplementary notes on and descriptions of the Truncatipennes group of Japan (IV) (Coleoptera, Carabidae). *The Entomological Review of Japan*, **39**(2): 101-139.
- Habu, A. (1986) Redescription of larvae of *Pheropsophus jessoensis* Morawitz (Coleoptera, Carabidae). *Entomological Review of Japan*, **41**(2): 113-122.
- 土生昶申・貞永仁恵 (1961) 畑や水田付近に見られるゴミムシ類 (オサムシ科) の幼虫の同定手引き (1). 農業技術研究所報C病理・昆虫, (13): 207-248.
- 土生昶申・貞永仁恵 (1963) 畑や水田付近に見られるゴミムシ類 (オサムシ科) の幼虫の同定手引き (2). 農業技術研究所報C病理・昆虫, (16): 151-179.
- 土生昶申・貞永仁恵 (1965) 畑や水田付近に見られるゴミムシ類 (オサムシ科) の幼虫の同定手引き (3). 農業技術研究所報C病理・昆虫, (19): 81-216.
- 土生昶申・貞永仁恵 (1967) オオヨツアナアトキリゴミムシ *Parena (Parena) perforate* (Bates) の幼虫の記載ならび生活史に関する若干の観察. 昆虫, **35**: 391-397.
- 土生昶申・貞永仁恵 (1969) 畑や水田付近に見ら

- れるゴミムシ類 (オサムシ科) の幼虫の同定手びき (補遺 1). 農業技術研究所報 C 病理・昆虫, (23): 113-143.
- 土生昶申・貞永仁恵 (1970a) 畑や水田付近に見られるゴミムシ類 (オサムシ科) の幼虫の記載 (I). *Kontyu*, **38**(1): 9-23.
- 土生昶申・貞永仁恵 (1970b) 畑や水田付近に見られるゴミムシ類 (オサムシ科) の幼虫の記載 (II). *Kontyu*, **38**(1): 24-41.
- 土生昶申・貞永仁恵 (1971) 畑や水田付近に見られるゴミムシ類 (オサムシ科) の幼虫の記載 (III). *Kontyu*, **39**(2): 159-166.
- Hayashi, M. (2023a) *Lebidia octoguttata* Morawitz (Coleoptera, Carabidae): predation on nymphs of spittlebugs (Hemiptera: Aphrophoridae). *Kontyu, New Series*, **26**(3): 175-178.
- Hayashi, M. (2023b) Larvae of *Lebia bifenestrata* Morawitz, 1862 (Coleoptera: Carabidae) parasitize the pupae of *Pyrhalta lineatipes* (Takei, 1916) (Coleoptera: Chrysomelidae) under rearing conditions. *Japanese Journal of Systematic Entomology*. 投稿中.
- Hayashi, M. and S. Sugiura (2021) Shell-breaking predation on gastropods by *Badister pictus* (Coleoptera, Carabidae) with strikingly asymmetric mandibles. *ZooKeys*, **1044**: 815-830. doi: 10.3897/zookeys.1044.62293
- Hintzpeter, U. and T. Bauer (1986) The antennal setal trap of the ground beetle *Loricera pilicornis*: a specialization for feeding on Collembola. *Journal of Zoology*, **208**: 615-630.
- 本藤 勝 (2012) 樹上性のゴミムシ, *Parena* 属アトキリゴミムシの生態. *New Entomologist*, **61**(1, 2): 1-13.
- Hudson, W. G., J. H. Frank and J. L. Castner (1987) Biological control of *Scapteriscus* mole crickets (Orthoptera: Gryllotalpidae) in Florida. *Bulletin of the Entomological Society of America*, **34**: 192-198.
- Ikagawa, R. M. and W. Moore (2022) Molecular phylogeny and revision of species groups of Nearctic bombardier beetles (Carabidae, Brachininae, *Brachinus* (*Neobrachinus*)). *Zookeys*, **1131**: 155-171.
- 伊藤寿茂 (2020) キイロホソゴミムシによるツマグロヨコバイとクワキヨコバイ属の 1 種の捕食例. 伊豆沼・内沼研究報告, **14**: 55-61.
- 伊藤寿茂・伊藤 浩 (2017) 関東地方固有種キイロホソゴミムシ (コウチュウ目オサムシ科) によるトビイロウンカ (カメムシ目ウンカ科) 捕食の初記録. 神奈川自然誌資料, (38): 49-52.
- 和泉敦夫 (1992) コルリアトキリゴミムシを横浜市舞岡町で多数採集. 甲虫ニュース, (100): 38.
- Juliano, S. A. (1984) Multiple feeding and aggression among larvae of *Brachinus lateralis* Dejean (Coleoptera: Carabidae). *The Coleopterists' Bulletin*, **38**: 358-360.
- 兼久勝夫 (1996) オサムシ科とクビボソゴミムシ科の防御物質の分泌. 岡山大学資源生物科学研究報告, **4**(1): 9-23.
- Kanehisa, K. and M. Murase (1977) Comparative study of the pygidial defensive systems of carabid beetles. *Applied Entomology and Zoology*, **12**(3): 225-235.
- King, J. L. (1919) Notes on the biology of the carabid genera *Brachynus*, *Galerita* and *Chlaenius*. *Annals of the Entomological Society of America*, **12**: 382-387.
- 小松 貴 (2022) 絶滅危惧種スナハラゴミムシの野外における餌メニュー～特にタニシへの顕著な行動について～. 月刊むし, (618): 21-27.
- Konuma, J., N. Nagata and T. Sota (2010) Factors determining the direction of ecological specialization in snail-feeding carabid beetles. *Evolution*, **65**: 408-418.
- 古谷梨紗・笹川幸治 (2017) ミミズ食オサムシはミミズ以外の餌も利用するか?—アオオサムシを用いた飼育実験—. 千葉大学教育学部研究紀要, **66**(1): 385-389.
- 黒沢良彦 (1992) チャドクガの幼虫を捕食するゴミムシ. 甲虫ニュース, (100): 23.

- Lindroth, C. H. (1954) Die larve von *Lebia chlorocephala*. *Opuscula entomologica*, **19**: 29–33.
- 前田侑大・杉浦真治 (2016) 隠岐諸島におけるクワゴマダラヒトリ幼虫の天敵昆虫。ホシザキグリーン財団研究報告, (19): 177–179.
- Matalin, A. and K. V. Makarov (2011) The peculiarities of life cycle of *Brachinus hamatus* F.-W. Poster on XV European Carabidologists Meeting (Daugavpils, Latvia, 23–27 August, 2011). doi: 10.13140/RG.2.1.3382.8562
- Makarov, K. V. and A. V. Matalin (2021) The larval stages and metamorphosis of *Lebia (Poecilothais) bifenestrata* A. Morawitz, 1862 (Coleoptera: Carabidae). *Russian Entomological Journal*, **30**(4): 468–481.
- 松本和馬 (1994) 同居するマツアワフキ マツアワフキ幼虫の集合と密度効果。インセクタリウム, **31**: 104–109.
- 丸山宗利・小松 貴・工藤誠也・島田 拓・木野村恭一 (2013) 「アリの巣の生きもの図鑑」。東海大学出版会, 秦野。
- 森本 桂・林 長閑 編著 (1986) 「原色日本甲虫図鑑 I」。保育社, 大阪。
- 森田誠司・伊東善之 (2021) ミナミミイデラゴミムシ (新称) の分布について。昆虫と自然, **56**(14): 32–33.
- 大野正男 (2018) スバタマノクロアトキリゴミムシ。[2018 山梨県レッドデータブック]: 240. <https://www.pref.yamanashi.jp/documents/84781/10kocyuurui2.pdf>
- Sasakawa, K. (2017) Notes on the preimaginal stages of the ground beetle *Chlaenius (Epomis) nigricans* Wiedemann, 1821 (Coleoptera: Carabidae). *Biogeography*, **19**: 167–170.
- Sasakawa, K. (2023) Inferring feeding habits of Carabidae (Coleoptera) larvae based on mandible morphology: Case studies of *Lesticus magnus* and *Chlaenius costiger*. *Entomological Science*, **26**: e12536.
- Saska, P. and A. Honek (2004) Development of the beetle parasitoids, *Brachinus explodens* and *B. crepitans* (Coleoptera: Carabidae). *Journal of Zoology*, **262**: 29–36.
- 佐藤正孝・笠原須磨生 (1984) A. Jedlička 博士によって記載された日本産ゴミムシ類のタイプ標本に関する再検討。Elytra, **11**(1/2): 25–33.
- 椎葉暲太 (2022) ヤスデを捕食するキバナゴミムシ。さやばねニューシリーズ, (46): 12–15.
- Silvestri, F. (1904) Contribuzioni alla conoscenza della metamorfosi e dei costumi della *Lebia scapularis* Fourc. *Redia*, **2**(1): 68–84.
- Sota, T. and R. Ishikawa (2004) Phylogeny and life-history evolution in *Carabus* (subtribe Carabina: Coleoptera, Carabidae) based on sequences of two nuclear genes. *Biological Journal of the Linnean Society*, **81**: 135–149.
- 須田 亨 (2015) マルガタオオヨツボシゴミムシ幼虫の採集記録と成虫の食性等について。さやばねニューシリーズ, (20): 26.
- Sugiura, S. (2018) Anti-predator defences of a bombardier beetle: is bombing essential for successful escape from frogs? *PeerJ*, **6**: e5942. <https://doi.org/10.7717/peerj.5942>
- Sugiura, S. (2021) Beetle bombing always deters praying mantises. *PeerJ*, **9**: e11657. <https://doi.org/10.7717/peerj.11657>
- Sugiura, S. and T. Date (2022) Bombardier beetles repel invasive bullfrogs. *PeerJ*, **10**: e13805 <https://doi.org/10.7717/peerj.13805>
- Sugiura, S. and M. Hayashi (2023) Bombardiers and assassins: mimetic interactions between unequally defended insects. *PeerJ*, **11**: e15380. <https://doi.org/10.7717/peerj.15380>
- Sugiura, S. and T. Sato (2018) Successful escape of bombardier beetles from predator digestive systems. *Biology Letters*, **14**(2): 20170647.
- 上野俊一・黒沢良彦・佐藤正孝 編著 (1985) 「原色日本甲虫図鑑 II」。保育社, 大阪。
- 渡部晃平・福富宏和・須田将崇 (2015) 飼育下におけるアオヘリアオゴミムシの繁殖生態。さやばねニューシリーズ, (20): 27–32.

- Weber, D. C., D. L. Rowley, M. H. Greenstone and M. M. Athanas (2006) Prey preference and host suitability of the predatory and parasitoid carabid beetle, *Lebia grandis*, for several species of *Leptinotarsa* beetles. *Journal of Insect Science*, **6**(9): 1–14.
- Wickham, H. F. (1893) Description of the early stages of several North American Coleoptera. *Bulletin from the Laboratories of Natural History of the State University of Iowa*, **2**: 330–332.
- Wickham, H. F. (1894) On some aquatic larvae with notice of their parasites. *Canadian Entomologist*, **26**: 39.
- 八尋克郎 (2005) ミイデラゴミムシの語源. 地表性甲虫談話会会報 (2005年2月14日改訂), (1): 2–6.
- 吉田浩史・初宿成彦 (2009) コルリアトキリゴミムシの淀川河川敷からの記録. *Nature Study*, **55**(6): 9.
- 吉富博之 (2019) ヒラタアトキリゴミムシの幼虫. さやばねニューシリーズ, (36): 57–58.