

Jpn. J. Ent. (N.S.), 5(3): 88–97. September 25, 2002

《2001年度学会賞受賞論文》

オサムシ類の体サイズの地理的変異：
気候適応と種間相互作用がもたらすパターン

曾田 貞滋¹・高見 泰興²・久保田 耕平³・石川 良輔⁴

¹京都大学大学院理学研究科
〒606-8502 京都市左京区北白川追分町

²京都大学生態学研究センター
〒520-2113 大津市上田上平野町字大塚 509-3

³東京大学大学院農学生命科学研究科
〒113-8657 文京区弥生 1-1-1

⁴〒150-0001 渋谷区神宮前 6-35-3 コープオリンピア 320

Geographic Variation in Body Size of Carabid Beetles: Patterns Resulting
from Climatic Adaptation and Interspecific Interaction

Teiji SOTA¹, Yasuoki TAKAMI², Kohei KUBOTA³ and Ryosuke ISHIKAWA⁴

¹Graduate School of Science, Kyoto University, Sakyo, Kyoto 606-8502 Japan

²Center for Ecological Research, Kyoto University, Otsu, 520-2113 Japan

³Graduate School of Agriculture and Agricultural Life Sciences, The University of Tokyo,
Yayoi, Bunkyo, Tokyo, 113-8657 Japan

⁴Jingumae 6-35-3, Shibuya, Tokyo, 150-0001 Japan

Abstract. The geographic variation in body size of an insect species may reflect not only differential adaptation to local climatic conditions but also evolutionary consequences of interaction with closely related species. Thus, both intra- and interspecific body size variations need to be analyzed to understand evolutionary significance of geographic pattern of body size variation in a group of closely related species. Here, we introduce geographic patterns of intra- and interspecific body size variation in two groups of carabid beetles in Japan, *Leptocarabus* and *Ohomopterus* (the subtribe Carabina, Carabidae) and discuss the possible factors leading to the observed patterns. Body size of a species generally decreases with decreasing warmth of the habitat (the converse of the Bergmann's rule). However, coexisting related species at sympatric zones show separation in body size, leading to deviation from overall clinal trend of body size variation within species. Probably, interspecific interaction through reproductive interference at the secondary contacts has played a role in determining the combination of species that could coexist or affected the body size differentiation per se.

Key words: climatic adaptation, body size, carabid beetles, geographic variation, inter-specific variation.

はじめに

体サイズは生物の生活史特性のうち、もっとも基本的で適応上重要な特性のひとつである (Schmidt-Nielsen, 1984; Roff, 1981). 生物の種内では、地理的な集団間の体サイズ変異が顕著にみられる場合があり、適応進化の観点から注目を集めている。例えば、哺乳動物における体サイズの地理的変異に関する経験則として、ベルクマンの規則 (高緯度ほど大型化する傾向) が古くから知られているが、この地理的パターンは生理的適応の観点から説明されている。逆に、外温動物の昆虫の種内では、成長速度が温度の制約を受けるため、1年のうち発育に利用できる期間 (あるいは温量) が少ない寒冷地ほど小型化する傾向が知ら

れている。このパターンはしばしば逆ベルクマン則と呼ばれるが、温量の地理的クラインの上で、一定の化性を維持した場合にとるべき最適戦略から予測される (Masaki, 1967; Roff, 1980)。一方で、同一地域に生息する生態的に類似した動物種間の体サイズにはしばしば明瞭な差異が見られるが、この違いは共存を可能にする餌資源の分割や、生殖隔離に関係していると考えられる (Brown and Wilson, 1956; Hutchinson, 1959; Begon *et al.*, 1996; Futuyma, 1998)。このように、体サイズの地理的変異は、非生物的環境に対する適応のみならず、資源 (餌) 利用、種間相互作用 (競争, 生殖隔離), 捕食回避など生活史のさまざまな側面における複数の選択圧に影響された妥協の産物であると考えられる。

体サイズに対する複数の選択要因の中で、とくに注目されるのは近縁種間の相互作用である。体サイズの種間差が、直接的な祖先を共有する2種の共存を可能にする主要な要因となっているならば、体サイズ進化は局所的な種多様性をもたらす主要な進化過程のひとつということになる。実際に、動物の近縁種が資源を分割し、あるいは種間の生殖隔離を達成する方法は多様であるが、同所的な近縁種の体サイズの分化は広くみられる現象である (Begon *et al.*, 1996; Futuyma, 1998)。近縁種間の体サイズ変異を、構成種の分布域全体にわたる地理的パターンを含めて分析することは、環境 (気候環境) の地理的クラインにたいする適応と種間相互作用の影響を区別するのに役立つだろう。

筆者らは、日本列島におけるオサムシ類 (オサムシ科オサムシ亜科オサムシ族オサムシ亜族) の多様化について解析を進める中で、体サイズ変異が種分化とその後の種の共存に主要な役割を持つ可能性に着目し、種内・種間の体サイズ変異の解析を進めてきた (Sota *et al.*, 2000a, b)。オサムシ類は、幅広い地理的気候勾配を持つ日本列島に広く分布し、また、日本列島の成立以降の複雑な地史に関連して、著しい分化を遂げている。オサムシ類には比較的大きな体サイズ変異がみられるが、その変異性は幅広い気候勾配にわたる分布域の中での局所的適応の結果を反映すると同時に、同所的な種の共存の成立に主要な役割を果たしていることが予想される。

これまでに筆者らが分析を行ったのは、日本固有種のグループで、地理的変異に富むとともに、側所的ないし同所的な種の組み合わせを含むクロナガオサムシ属 *Leptocarabus* クロナガオサムシ亜属 *Leptocarabus* と、オサムシ属 *Carabus* オオオサムシ亜属 *Ohomopterus* である (Sota *et al.*, 2000a, b)。本稿では、Entomological Science に報告したクロナガオサムシ亜属の分析結果 (Sota *et al.*, 2000a) を中心にして、分析結果の概要を紹介すると同時に、体サイズの種間差の適応的意義、変異の遺伝的基盤、系統進化と体サイズ進化の関係に関して、今後の研究課題も含めて論じることにする。

オサムシ類における体サイズ変異のパターン

クロナガオサムシ亜属は、クロナガオサムシ *L. procerulus* (本州, 四国, 九州), オオクロナガオサムシ *L. kumagaii* (本州), シコククロナガオサムシ *L. hiurai* (四国), キュウシュウクロナガオサムシ *L. kyu-shuensis* (九州, 本州), およびキタクロナガオサムシ *L. arboreus* (北海道, 本州) の5種からなる。キタクロナガオサムシは従来別亜属とされてきたが、分子系統上では独立した系統群とはならないので (例えば Kim *et al.*, 2000a), ここではクロナガオサムシ亜属に含めて扱った。クロナガオサムシ亜属は必ず幼虫越冬を行い、1化ないし2年1化の生活史を持つ (Sota, 1985, 1986, 1996)。低地では初夏に羽化した成虫が夏眠後に繁殖する秋繁殖型である。

これまでの解析では、できるだけ多くの産地の標本の体長を測定し、生息地の緯度、経度、標高、および年平均気温との相関を検討した (Sota *et al.*, 2000a)。体サイズは、上唇の先端から、鞘翅の先端までの体長で代表した。オサムシの体サイズには性差が認められ、個体群内で雌は雄より5%程度大きい。そこで、種内・種間変異の統計的解析においては、雌の体長だけを用いた。クロナガオサムシ亜属における、雌の体長 (集団平均) の緯度、経度、高度勾配上の変異は Fig. 1 に示す通りである。クロナガオサムシ亜属の種間では側所的分布がふつうで、広範囲にわたって同所的に生息するのは、本州中部以北東のクロナガオサムシとキタクロナガオサムシのペアだけである。種内の体サイズ変異を他種との分布の重なるの観点か

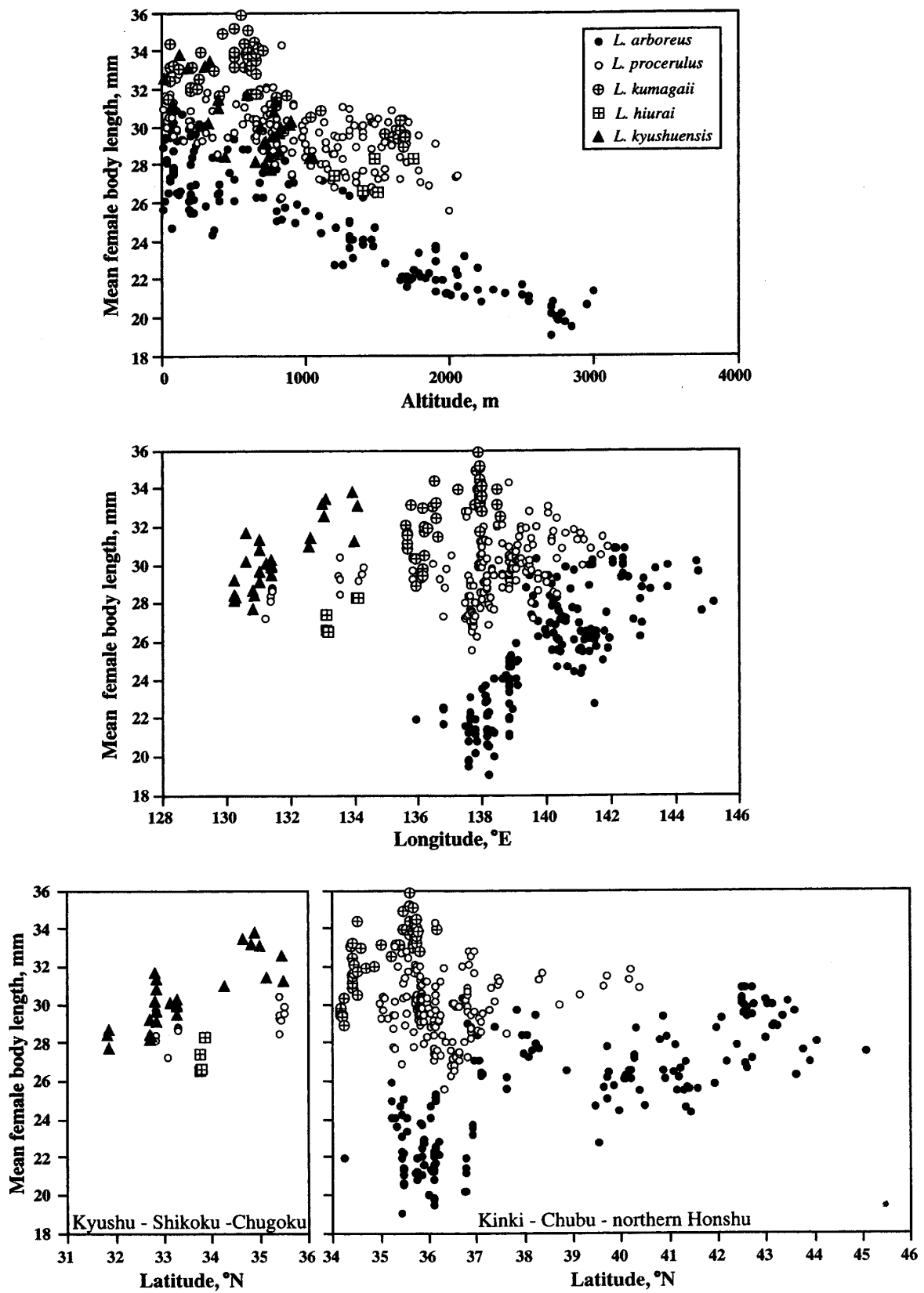


Fig. 1. Altitudinal, longitudinal and latitudinal variations in mean female body length of *Leptocarabus* in Japan (from Sota *et al.*, 2000a).

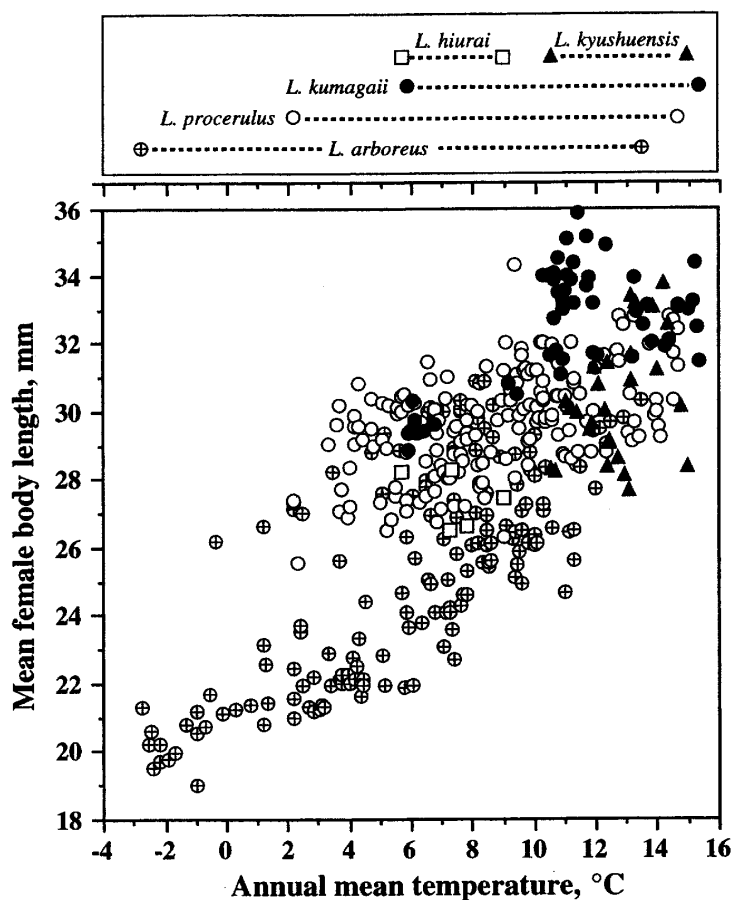


Fig. 2. Relationship between mean female body length and annual mean temperature of the original locality in *Leptocarabus* in Japan (from Sota *et al.*, 2000a).

らみると、隣り合う種間の境界域で南西の分布域を占める種が、北東の分布域を占める種よりも低い標高に出現し、境界地域では南西側の種が大きい、という傾向がみられた。したがって、クロナガオサムシ亜属の分布域全体にわたって個体群ごとの体長をみると、ちょうどドミノ倒しのドミノが倒れたような種間変異パターン (Fig. 1) が見られる。このパターンを筆者らは *toppled-domino pattern* と呼んだ。

生息地域の温度環境を評価するために、筆者らは日本各地の観測点における年平均気温データをもとに、特定の緯度・経度・標高に対する年平均気温を表す重回帰モデルを作成し、年平均気温と体長との関係を分析した。ある地点の年平均気温 $T(^{\circ}\text{C})$ は次のように推定される。

$$T = 38.17 - 0.882X + 0.0573Y - 0.00585Z$$

ここで X は緯度 (北緯, 度), Y は経度 (東経, 度), Z は標高 (m) である。一般に体長は産地の年平均気温に対して正の相関を示す傾向がある (Fig. 2)。サンプル数が少なく、また地理的な範囲が狭いシコククロナガオサムシを除き、5 種中 4 種において、体長の年平均気温に対する回帰係数は有意に正であった。これは、寒冷地で小型化するという逆ベルクマン則にあてはまる。しかし、有意な回帰を示した種でも、温度勾配上での種内変異を詳細にみると、2 つあるいはそれ以上の異質なグループ (地域) が存在する場合がある。シコククロナガオサムシを除く 4 種の種内の地域間では、南西の地域よりも北東の地域の集団が大きい傾向が認められた。共分散分析を使うことができたキタクロナガオサムシとクロナガオサムシでは、同じ温度条件で比較したときに、地域間で大きな差異が検出された。

前に述べたように、隣り合う種間の境界域で、南西の分布域を占める種が、北東の分布域を占める種よりも低い標高に出現するが、境界域あるいは共存域では同じ温度条件で比較しても南西側の種が大きい、という傾向がみられた。また、分布が重なる集団の種間のサイズ差を、その場所の年平均気温に対してプ

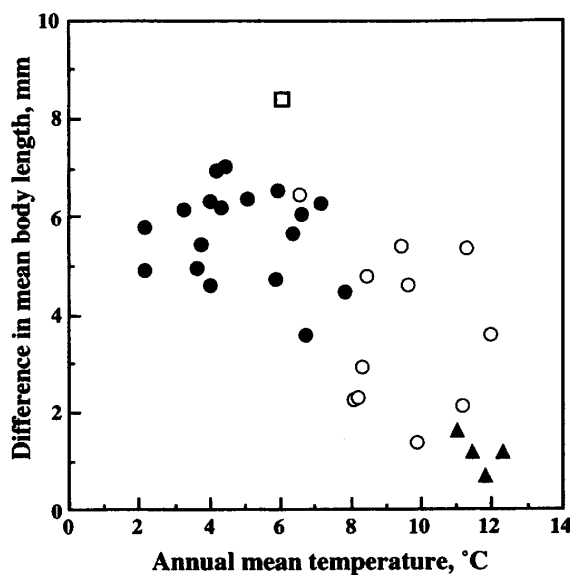


Fig. 3. Interspecific difference in mean female body length between sympatric *Leptocarabus* species (from Sota *et al.*, 2000a). ●, *L. arboreus* (smaller) and *L. procerulus* (larger) in central Honshu; ○, *L. arboreus* (smaller) and *L. procerulus* (larger) in northern Honshu; □, *L. arboreus* and *L. kumagaii* at Mt. Ohomine, Honshu; ▲, *L. procerulus* and *L. kyushuensis* at Mt. Tsurumidake, Kyusu.

ロットしたところ、冷涼な場所ほど差が大きいということが分った (Fig. 3). これはとくに、本州の中部以北東におけるクロナガオサムシとキタクロナガオサムシの間で明瞭な傾向を示し、サイズ差の産地の年間平均気温と標高に対する回帰は有意であった。種の組み合わせは異なるが、紀伊半島のキタクロナガオサムシとオオクロナガオサムシ、九州のクロナガオサムシとキュウシュウクロナガオサムシのサイズ差も、この回帰の傾向に従っている。

オオオサムシ亜属は、春に繁殖して年内に幼虫発育が完了し、成虫のみで越冬する1化性の生活史を持つ (Sota, 1985). 15種が含まれるが、それらは5種群に分けられている。オオオサムシ亜属の分布パターンはクロナガオサムシ亜属の場合とは大きく異なり、同じ場所に2種または3種が同所的に生息する地域が多い。同所的種間には、体サイズの分離がみられるが、それぞれの種ごとに、同所的な種の集まりの中での相対的なサイズがほぼ固定している。オオオサムシ亜属でも、15種中9種において、体長の年平均気温に対する回帰係数は有意に正であった (Sota *et al.*, 2000b). しかし一方で、種内の地域的異質性も認められた。その一部は、他の種の分布と関連した現象である。例えばヒメオサムシでは、九州沿岸のオオオサムシがない島や半島で大型化する現象が見られる。また、北海道のクロオサムシは、本州でアオオサムシ他と共存するクロオサムシよりサイズが大きい。これらの例は、同所性・異所性に関連した形質置換である可能性がある。さらに広い分布域を持つオオオサムシでは、ヒメオサムシとのみ共存する西日本から、2種あるいは3種の他種と共存する中国、近畿、中部地方へと東に行くにつれて、平均体長が増加する。こうした種内変異も、形質置換的な現象であると考えられる。

体サイズ変異をもたらす遺伝的要因と気候条件の関係

オサムシ類の体サイズにおける地理的変異は、遺伝的要因と環境要因にどのように支配されているのだろうか。Masaki (1967) は各地で採集したエンマコオロギを同一条件で飼育して、体サイズの地理的ラインが発育速度の変異と関連した遺伝的変異であることを示した。オサムシ類では、近畿地方産のオオオサムシ亜属6種を同じ20°C長日条件で飼育したときに、体サイズと発育期間に正の相関がみられた (Fig. 4). つまり、サイズの種間差は発育期間の差をとまなっているが、成長速度にも種間変異があることは考えられる。この図から、発育期間を20%程度延長すると、体長が50%以上増加することが示唆される。

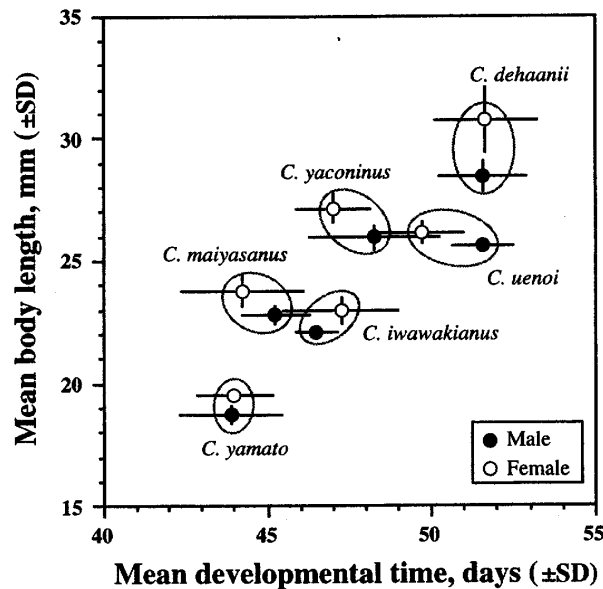


Fig. 4. Developmental period (from egg deposition to adult emergence) and adult body length at 20°C and 16L:8D for six *Carabus* (*Ohomopterus*) species in the Kinki District, Honshu, Japan (from Sota, 1985).

種内の体サイズ変異も、発育期間の遺伝的な違いと連関していることが予想されるが、体サイズの種内変異と発育時間の関係は解析されていない。

オオオサムシ亜属は、暖かい季節のうち、春から夏にかけてのミミズが豊富な時期に繁殖を行い、幼虫発育は盛夏までに完了し、羽化成虫は摂食活動をしたのちに越冬休眠に入る。暖かい期間の間に、繁殖・幼虫発育・羽化後の成長を完了しなければならないため、高地や高緯度では幼虫期間を短くして体サイズを小さくせざるを得ないが、多くの生息場所では発育期間の増減が許容され、餌利用や他種との相互作用から受ける選択によって、体サイズ（およびそれと連関した発育期間）の種間変異が生じるものと考えられる。

クロナガオサムシ亜属は一般に秋繁殖で、必ず1回の幼虫越冬を行う (Sota, 1985, 1996)。この幼虫越冬には、3齢での短日条件に反応した発育遅延型の休眠が含まれることがオオクロナガオサムシで確かめられている (Sota, 1987)。近畿地方のオオクロナガオサムシでは、標高の異なる個体群間で体長に差が見られる (Sota, 1986)。例えば、金剛山の標高 200 m 付近の個体に比べ 1,100 m 付近の個体の体長は約 4% 小さいが、非休眠条件 (15°C 16 時間日長) で飼育した場合には、幼虫期間・体長の標高間の差異は標高間で検出されなかった (Sota, 1987)。しかし野外では、繁殖と羽化のタイミングが標高によって異なっているので、それに応じた発育期間（積算温量）の変異に対応して体長変異が生じている可能性がある。生活史のタイミングは、遺伝的変異あるいは表現型可塑性によって制御されているだろう。

高地・高緯度ではクロナガオサムシ亜属の幼虫期間は長くなるが (Sota, 1986, 1996)、この延長は発育期間中（卵～羽化）の積算温量の不足を補償しているのだろうか。そこで、季節消長が分っている場合について、幼虫期間の積算温量（度・日）を実際に計算してみると、標高が上るにつれ発育期間が延長しても、結局、積算温量は減少していることが分った (Fig. 5)。したがって、気候勾配上での体長の種内変異については、発育の季節的タイミングと期間の制約によって利用できる積算温量が決まり、それに応じたサイズに到達するという構図になっているらしい。

Fig. 5 に示したクロナガオサムシ亜属 3 種の間では、積算温量に対するサイズの関係ははっきりと異なっている。ここで積算温量は平均気温零度以上で求めており、発育零点を考慮していないので、種間の差は発育零点もしくは温度依存的成長速度の違いに起因する可能性がある。しかしいずれの変異であるにしても、体サイズは地理的集団ごとの生活史のタイミングの変異に応じて種内の地理的変異を示すと同時に、発育特性の違いで種間変異を示すということが示唆される。体長変異に対する遺伝的支配の程度は、

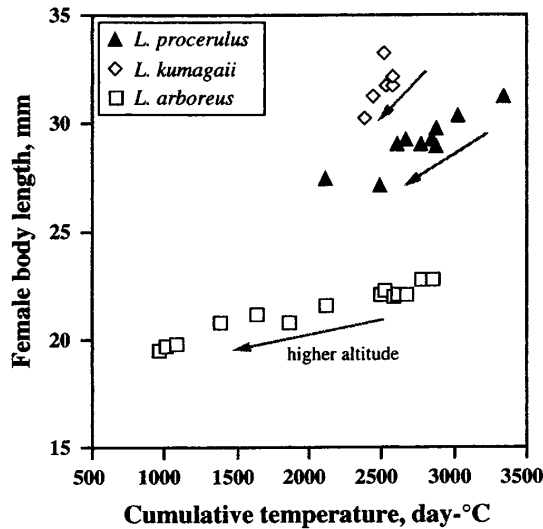


Fig. 5. Cumulative day-degrees (above 0°C) for the larval period and mean female body length of *Leptocarabus* species in some localities of Honshu, Japan. Sample localities: *Leptocarabus kumagaii*, Kyoto (alt. 60 m); Mt. Kongo, Osaka (alt. 200–1,100 m); *L. procerulus*, Kyoto (alt. 180–300 m), Matsumoto, Nagano (alt. 750–1720 m); Mt. Norikura, Nagano (alt. 1,600–2,050 m); *L. arboreus*, Matsumoto, Nagano (alt. 1,550–1,720 m); Mt. Norikura, Nagano (alt. 1,600–2,800 m).

場所ごとの生活史のタイミングの違いがどの程度遺伝的支配を受けているかに依存するだろう。種間の差は温度依存的な発育速度の違い、あるいは幼虫の休眠性質の違いによるのだろう。これらの点を明らかにするには飼育実験による比較が必要である。

共存する近縁種間における体サイズ差の意義

クロナガオサムシ亜属、オオオサムシ亜属では、体サイズの差が小さい側所的な種間に交雑帯が形成されている場合がある (Kubota, 1988, 1991; Kubota & Sota, 1998)。交雑帯では、種間交尾そのものによる適応度の低下や、妊性の低い雑種子孫の産出を通しての適応度低下が起こる。また、さまざまな遺伝的構成を持つと推測される雑種集団が形成されている場合もある。このような交雑帯の存在の結果として、親種間の側所的分布状態が維持される。

オオオサムシ亜属の交尾行動を観察すると、体サイズが異なる種間では、たとえ交尾行動が誘発されても、雄が雌を抱きかかえることができなかつたり、抱きかかえることができても陰茎が雌の腹端に届かず交尾器の挿入ができない。このように、種間にみられる体サイズの違いは、交尾前の生殖隔離に有効に働くようだ。クロナガオサムシ亜属の異種間交尾については調べられていないが、おそらく同所的種間にみられるサイズ差は、性フェロモンなどの配偶者認識物質とともに、種間の生殖隔離に役立っているであろう。

一方、サイズ分化は、餌の食い分けを通して生態的に類似した近縁種の共存を促進する要因となっている可能性もある。ただし、オサムシの成虫は多食性であり、多種かつ多様なサイズの餌を利用するため餌資源の分割が起こりにくいと考えられる。一方、挟食性の傾向が強い幼虫期には、体サイズ分化によって、資源分割が生じる可能性があるが、幼虫サイズは齢によって種間で大きく重なる (曾田, 1987)。このように、体サイズ分化が資源分割に及ぼす効果は、生殖隔離に及ぼす効果に比べると、不確定な要素が大きいと考えられる。

サイズ分化は種の共存を促進すると考えられるが、同所性の成立と体サイズ進化の関係はどのようになっているだろうか。ある同所的種の組み合わせについてみると、その種間の体サイズ差が、2次の接触後に選択によって生じた場合と、2次の接触の時点ですでに存在していた場合とが想定される (Losos,

1990). 前者は、進化的な体サイズの調節 (size adjustment) であり、種間相互作用を介した選択によって形質置換 (character displacement) が生じる場合である。後者は、生態学的な過程で、既存のサイズ差によって相互作用が小さいために、同所的な共存が可能になるが (size assortment), そのサイズ差は他の場所での適応進化に由来するという場合である。体サイズ分化がそれぞれの種の生息場所適応の間に生じ、その後の相互分散によって同所的共存が起こる場合もあるだろう。その場合でも、初期の体サイズ差では相互作用を回避するのに不十分で、差を大きくするような選択 (生殖隔離形質に対する強化選択を含む) が作用するかもしれない。

体サイズ変異の地理的パターンの進化

これまでに明らかになった日本列島のオサムシの体サイズ変異が、どのような進化過程で成立したかを明らかにするには、体サイズ進化の要因 (選択圧) と遺伝的基盤を明らかにするとともに、種や種内の地理的個体群の系統分化を明らかにする必要がある。系統進化に関しては、近年、オサムシ類の分子系統学的研究が進み、形態進化の過程を分子系統樹に基づいて推定できる可能性がでてきた (曾田, 2000; 大澤ら, 2002)。しかしながら、ここで体サイズの分析を行った日本固有のオサムシ類は、通常系統解析で使われるミトコンドリアの遺伝子系統樹では著しい種間多型 (種間におけるミトコンドリア系統の共有) がみられ、種レベルの分化を分子系統によって明らかにすることがきわめて困難なグループであることが明らかになっている (Sota & Vogler, 2001; Sota *et al.*, 2001)。

日本産のクロナガオサムシ亜属 6 種は、大陸の近縁種から分化した単系統であることが示唆されている (Kim *et al.*, 2000a)。ミトコンドリア遺伝子を用いた解析では、遺伝子系統樹は形態種の分類と一致せず、地域的に異種間でのミトコンドリア系統 (または同一ハプロタイプ) の共有がみられた (Kim *et al.*, 2000b)。これは塩基配列の分化が小さいことからみて、祖先多型の共有であるか、もしくは浸透交雑によると考えられる。クロナガオサムシ亜属の ND5 遺伝子の最も大きい分岐は 3.7% 程で、これはおそらく更新世以降の分化に対応すると考えられる (曾田, 2002)。

ミトコンドリアの遺伝子系統樹 (Kim *et al.*, 2000b) では、キュウシュウクロナガオサムシが根本の部分を含め、クロナガオサムシ、オオクロナガオサムシ、キタクロナガオサムシが派生的な分岐群を形成する。クロナガオサムシ亜属は、氷河期に西日本に進入した個体群が北へ分布を拡げ、氷期と間氷期の繰り返しの間に分化したと考えられる。もし、分化した個体群間の異所的状態が維持されていたならば、種ごとの体サイズの地理的変異は気候勾配に沿った同質的なものとなっているはずである。しかし、間氷期と氷期の繰り返しの間に、2 次的接触が繰り返し起こり、その際の相互作用によって、現在のような側所あるいは同所的種間の差が生じたに違いない。同所的・側所的異種間で、同系統 (あるいは全く同一) のミトコンドリアが共有されていることは、2 次的接触のさいの浸透交雑を反映しているものと考えられる。ドミノ倒しパターンが形成されるのは、後氷期における北方あるいは高標高への急速な分散が、平地の体サイズが大きい集団によってなされたことと、異所的分化後の 2 次的接触における交雑を含めた種間相互作用において、強化選択が起こり、境界付近集団において体長差が大きくなるような進化が起こったためと推定される。

オオオサムシ亜属については、複数の核遺伝子を用いた解析から、形態から推定される分化パターン (Takami, 2000) ともある程度整合性のある系統仮説が得られている (Sota & Vogler, *in press*)。この亜属の祖先的系統は現在の小型種の系統で、日本列島に広く分布し、西日本においてその一部から大型の 1 種が分化した。また、日本列島の中央部では中型種のグループが分化した。大型種および中型種の分散によって、サイズの異なる 2 種または 3 種からなる同所性が生じたようである。今後、クロナガオサムシ亜属についても、核遺伝子を用いた地理的な個体群の系統分化についての分析が進めば、気候適応あるいは種間相互作用による体サイズの進化について、実証すべき具体的な仮説がより明確になるであろう。

謝 辞

体サイズの分析に関しては、藤原ナチュラルヒストリー振興財団の援助を受けた。オオオサムシ亜属について分析に加わっていただいた氏家昌行氏と、本稿にコメントを下された長太伸章氏に感謝する。

引用文献

- Begon, M., Harper, J. L. & Townsend, C. R. 1996. *Ecology, Individuals, Populations and Communities*. Blackwell, Oxford.
- Brown, W. L. & Wilson, E. O. 1956. Character displacement. *Systematic Zoology*, **5**: 49–64.
- Futuyma, D. J. 1998. *Evolutionary Biology, 3rd edition*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Hutchinson, G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist*, **93**: 145–159.
- Kim, C. G., Zhou, H. Z., Imura, Y., Tominaga, O., Su, Z. H. & Osawa, S. 2000a. Pattern of morphological diversification in the *Leptocarabus* ground beetles (Coleoptera, Carabidae) as deduced from mitochondrial ND5 gene and nuclear 28S rDNA sequences. *Molecular Biology and Evolution*, **17**: 137–145.
- Kim, C. G., Tominaga, O., Su, Z. H. & Osawa, S. 2000b. Differentiation within the genus *Leptocarabus* (excl. *L. kurilensis*) in the Japanese Islands as deduced from mitochondrial ND5 gene sequences (Coleoptera, Carabidae). *Genes and Genetic Systems*, **75**: 335–342.
- Kubota, K. 1988. Natural hybridization between *Carabus (Ohomopterus) maiyasanus* and *C. (O.) iwawakianus* (Coleoptera, Carabidae). *Kontyû, Tokyo*, **53**: 370–380.
- Kubota, K. 1991. Natural hybridization between *Leptocarabus (L.) procerulus* and *L. (L.) kumagaii* (Coleoptera, Carabidae). *Japanese Journal of Entomology*, **59**: 323–329.
- Kubota, K. & Sota, T. 1998. Hybridization and speciation in the carabid beetles of the subgenus *Ohomopterus* (Coleoptera, Carabidae, genus *Carabus*). *Researches on Population Ecology*, **40**: 213–222.
- Losos, J. B. 1990. A phylogenetic analysis of character displacement in Caribbean *Anolis* lizards. *Evolution*, **44**: 558–569.
- Masaki, S. 1967. Geographic variation and climatic adaptation in a field cricket (Orthoptera: Gryllidae). *Evolution*, **21**: 725–741.
- 大澤省三・蘇 智慧・井村有希, 2002. DNA でたどるオサムシの系統と進化. 哲学書房, 東京.
- Roff, D. 1980. Optimizing development time in a seasonal environment: the 'ups and downs' of clinal variation. *Oecologia*, **45**: 202–208.
- Roff, D. 1981. On being right size. *American Naturalist*, **118**: 405–422.
- Schmidt-Nielsen, K. 1984. *Scaling, Why Is Animal Size So Important?* Cambridge University Press, Cambridge.
- Sota, T. 1985. Life history patterns of carabid beetles belonging to the subtribe Carabina (Coleoptera, Carabidae) in the Kinki District, western Japan. *Kontyû, Tokyo*, **53**: 370–378.
- Sota, T. 1986. Carabid populations along an altitudinal gradient: life history variation of *Leptocarabus kumagaii* (Coleoptera, Carabidae). In Den Boer, P. J. et al. (eds.), *Carabid Beetles: Their Adaptations and Dynamics*: 429–438. Gustav Fischer. New York, Stuttgart.
- Sota, T. 1987. Effects of temperature and photoperiod on the larval hibernation and adult aestivation of *Leptocarabus kumagaii* (Coleoptera: Carabidae). *Applied Entomology and Zoology*, **22**: 617–623.
- 曾田貞滋, 1987. オサムシ亜族の生活史分化と群集構成. 日本の昆虫群集—すみわけと多様性をめぐって (木元新作・武田博清編): 42–52. 東海大学出版会, 東京.
- Sota, T. 1996. Altitudinal variation in life cycles of carabid beetles: Life-cycle strategy and colonization in alpine zones. *Arctic and Alpine Research*, **28**: 441–447.
- 曾田貞滋, 2000. オサムシの春夏秋冬—生活史の進化と種多様性. 京都大学学術出版会, 京都.
- 曾田貞滋, 2002. DNA が語る日本列島のオサムシの分化. 遺伝, **56**(2): 67–73.
- Sota, T. & Vogler, A. P. 2001. Incongruence between mitochondrial and nuclear gene trees in the carabid beetles *Ohomopterus*. *Systematic Biology*, **50**: 39–59.
- Sota, T. & Vogler, A. P. Reconstructing species phylogeny of the carabid beetles *Ohomopterus* using multiple nuclear DNA sequences: heterogeneous information content and the performance of simultaneous analysis.

Molecular Phylogenetics and Evolution (in press).

- Sota, T., Takami, Y., Kubota, K. & Ishikawa, R. 2000a. Geographic variation in the body size of some Japanese *Leptocarabus* species (Coleoptera, Carabidae): the “toppled-domino pattern” in species along a geographic cline. *Entomological Science*, **3**: 309–320.
- Sota, T., Takami, Y., Kubota, K., Ujiie, M. & Ishikawa, R. 2000b. Interspecific body size differentiation in species assemblages of the carabid subgenus *Ohomopterus* in Japan. *Population Ecology*, **42**: 279–291.
- Sota, T., Ishikawa, R., Ujiie, M., Kusumoto, F. & Vogler, A. P. 2001. Extensive trans-species mitochondrial polymorphisms in the carabid beetles *Carabus* subgenus *Ohomopterus* caused by repeated introgressive hybridization. *Molecular Ecology*, **10**: 2833–2847.
- Takami, Y. 2000. Phylogeny of the subgenus *Ohomopterus* (Coleoptera, Carabidae, genus *Carabus*): a morphological aspect. *Tokyo Metropolitan University Bulletin of Natural History*, **4**: 1–32.