

日本産シリホソハネカクシ亜科とキノコハネカクシ亜科 (甲虫目ハネカクシ科) の高次分類概説

山本周平

〒060-0810 札幌市北区北10条西8丁目 北海道大学総合博物館 (s.yamamoto.64@gmail.com)

Notes on the Higher Classifications of the Rove Beetle Subfamilies Tachyporinae MacLeay and Mycetoporinae Thomson (Coleoptera, Staphylinidae), with a Special Emphasis on the Japanese Taxa

Shûhei YAMAMOTO

緒言

シリホソハネカクシ亜科 Tachyporinae は全生物地理区に分布し、主に落葉下や朽木、あるいはキノコ上といった森林環境中から比較的容易に見出される。そのため、本亜科は国内外の生物相調査や各種生物目録などでも目にする機会が多い。しかしながら、過去半世紀もの間、その高次系統と分類に大きな問題を抱えていることが指摘されてきた。特筆すべきは、シリホソハネカクシ亜科と本亜科で最大の族である“シリホソハネカクシ族 Tachyporini”の単系統性がどちらも支持されず (e.g., McKenna *et al.*, 2015; Lü *et al.*, 2020)、本亜科の高次分類体系の検証と再編成が望まれていた (Gusarov, 2018)。

以上の背景のもと、筆者は主に米国シカゴにあるフィールド自然史博物館での留学時 (2017–2019 年) において本研究課題に取り組み、2021 年の 4 月にシリホソハネカクシ亜科の高次系統と分類に関する論文を *Biology* 誌上にて発表した (Yamamoto, 2021)。この論文では本亜科全体を対象とした系統解析を初めて実施し、ほぼ全ての現生属を網羅した形態系統解析を行った。本論文では、従来からの指摘通り、これまで“シリホソハネカクシ亜科”とされてきた分類群は 2 つのクレードに分かれることを示し、狭義のシリホソハネカクシ亜科から“キノコハネカクシ族 Mycetoporini”を分離したうえで、本族をキノコハネカク

シ亜科 Mycetoporinae として独立亜科へと昇格させた (Yamamoto, 2021)。また、Yamamoto (2021) では同時にシリホソハネカクシ亜科内部の属以上に關する大規模な分類学的再編を行い、従来の 5 族ではなく 4 族を認める分類体系へと変更し (図 1)、それぞれの構成属も大幅に組み替えた (表 1)。

既に Yamamoto (2021) の出版から 1 年半あまりが経過し、そこで提唱した分類学的変更に関する異論をとくに聞かないことと、信頼性の高いオンライン目録にもその新たな分類体系が採用されたことから (Newton, 2022)、本稿ではとりわけ日本に産するシリホソハネカクシ亜科とキノコハネカクシ亜科に関する簡潔な解説を行う。解説内容は

従来の分類体系

1亜科, 5族

- ・シリホソハネカクシ族 Tachyporini
- ・ヒトダマハネカクシ族 Vatesini
- ・ハバビロシリホソハネカクシ族 Megarthropsini
- ・ホソミズギワハネカクシ族 Deropini
- ・キノコハネカクシ族 Mycetoporini

新たな分類体系*

2亜科, 4族, 2亜族

- ・シリホソハネカクシ族 Tachyporini
 - シリホソハネカクシ亜族 Tachyporina
 - ヒメキノコハネカクシ亜族 Euconosomatina
- ・ヒトダマハネカクシ族 Vatesini
- ・マルクビハネカクシ族 Tachinusini
- ・ホソミズギワハネカクシ族 Deropini
- ・キノコハネカクシ亜科 Mycetoporinae



シリホソハネカクシ族 ヒトダマハネカクシ族 マルクビハネカクシ族 ホソミズギワハネカクシ族 キノコハネカクシ亜科

*Yamamoto, S. (2021) Tachyporinae revisited: Phylogeny, evolution, and higher classification based on morphology, with recognition of a new rove beetle subfamily (Coleoptera: Staphylinidae). *Biology*, 10(4): 323.

図 1. シリホソハネカクシ亜科の旧来の分類体系と Yamamoto (2021) により改定された新たな分類体系(キノコハネカクシ亜科を含む)。Yamamoto (2021) を改変して引用。

原著論文である Yamamoto (2021) に準拠する。また、2022 年 7 月に本論文に関わる訂正を発表しており (Yamamoto, 2022), それに伴い検索表や本文も少しばかり改定されているので、その点についてはご注意願いたい。ちなみに Yamamoto (2021) はオープンアクセスなので、無料で閲覧ならびに PDF のダウンロードが可能である (<https://www.mdpi.com/2079-7737/10/4/323>; 2022 年 10 月 11 日閲覧)。また、本解説と併せて片山 (2009) もご参照頂きたい。

Yamamoto (2021) の概要

本稿では Yamamoto (2021) で提唱した新たな分類体系に沿って解説を進める。Yamamoto (2021) では、旧“シリホソハネカクシ亜科”とその各族の単系統性の検証、各高次分類群の提唱とそれぞれの定義の確立、そして世界に分布する全現生属の検索表の整備を行った。本論文では新たに定義したシリホソハネカクシ亜科とキノコハネカクシ亜科に含まれる全現生属の全形画像を掲載しており、これらの亜科について概観し易くなっているのではないだろうか。

さて、この大規模な再編は、主に旧“シリホソハネカクシ亜科”の全 5 族をほぼ網羅する現生 38 属を用いた成虫形態 156 形質の系統解析に基づいている。解析に含めなかったボルネオ産の 2 属についてはタイプ標本を借用して、詳細な観察を行った。また、化石属については論文や標本の実検により、新分類体系への配置を試みた。なお、本研究ではサンプル入手の困難さに加え、シリホソハネカクシ亜科内部の族レベルの分類体系が根本的に系統を反映していない可能性が高いことや、個々の族以上の分類群について形態的な定義の確立を目指すという観点から分子情報を用いた系統関係の検証は行わなかった。しかしながら、可能であれば超保存エレメント (ultra-conserved element, UCE) などを用いた DNA 情報に基づく再検証が今後の課題であろう。同時に各亜科の姉妹群についても再検証が望まれる。

以下の項目では、シリホソハネカクシ亜科とキノコハネカクシ亜科をそれぞれ分けて解説を行いたい。参考までに両亜科と各族の分かり易い形態的な定義の一部を掲載しているが、例外の存在を踏まえれば必ずしも一律に適用できるとは限らないことをご留意頂きたい。形態の図に関しては掲載スペースの問題もあり、亜科や族といった形態的特徴に関する画像は Yamamoto (2021) をご参照頂ければ幸甚である。

シリホソハネカクシ亜科 *Tachyporinae* MacLeay, 1825

(模式属：シリホソハネカクシ属 *Tachyporus* Gravenhorst, 1802)

新たに定義したシリホソハネカクシ亜科の 4 族すべてが本邦に産する。すなわち、シリホソハネカクシ族 *Tachyporini*, ヒトダマハネカクシ族 *Vatesini*, ホソミズギワハネカクシ族 *Deropini*, ならびにマルクビハネカクシ族 *Tachinusini* である。従来、日本からも知られていたハバビロシリホソハネカクシ族 *Megarthrospini* はマルクビハネカクシ族の新参シノニムとして処理した。国内から記録があるのは 8 属に過ぎないが、本亜科を代表するような属は概ね網羅されている。残念ながら、日本から化石種は記載されていない。日本産本亜科の属分類と概要については表 1 を参照されたい。

Yamamoto (2021) の系統解析では、McKenna *et al.* (2015) などと同様にシテムシ亜科と姉妹群を形成したが、いわゆるセスジハネカクシ亜科群との関係性についても検証すべきであろう (Cai *et al.*, 2022)。ちなみに、Yamamoto (2021) で得られた樹形の族間の系統関係は次の通り：シリホソハネカクシ族 *Tachyporini*, (ヒトダマハネカクシ族 *Vatesini*, (ホソミズギワハネカクシ族 *Deropini*, マルクビハネカクシ族 *Tachinusini*))。

以下にシリホソハネカクシ亜科の形態的特徴および各族への検索表を記したのち、それぞれの族を紹介する。

【構成】現生分類群：4 族 2 亜族 36 属 3 亜属 1205 種 19 亜種 (Newton, 2022)；絶滅分類群：7 属 18 種。

【構成 (日本)】現生分類群：4 族 2 亜族 8 属 81 種 5 亜種。

【形態的特徴】体は小型から中型であり、体形としては細長い紡錘形状あるいはカプトガニ型を呈するものが多い。ただし、標本の場合は腹部が収縮している場合が少なくなく、その点に注意が必要である。頭部は小型で縦長にならず、基部に角ばるような顕著なくびれ (首) を欠き、通常は前頭に視認可能な midcranial suture (Yamamoto, 2021, fig. 7A: 11-1, mcs) を備える。触角の挿入部は多かれ少なかれ露出するが、完全には露出しない。左右の大顎には発達した臼歯部を有し、それぞれ内歯を持たない。鞘翅は側縁部に沿う形で竜骨状に内側へと折り込まれる。前基節は大きく、跗節式は 5-5-5 である。腹部各節の会合部の膜質部にはレンガ壁状模様を欠き、第八背板と第八腹板は性的二型に関連して頻繫に櫛歯状へと変形する。雄の第 9 背板の基部には 1 対の突張り (ventral struts) が

表1. 日本産シリホソハネカクシ亜科の分類体系.

※ 2022年10月10日時点

Yamamoto (2021) における日本産属の新たな分類体系	旧来の族所属	日本産種(亜種)数
Tribe Tachyporini Macleay, 1825 シリホソハネカクシ族		44種 (4亜種)
- Subtribe Tachyporina Macleay, 1825 シリホソハネカクシ亜族		14種
1. <i>Tachyporus</i> Gravenhorst, 1802 シリホソハネカクシ属	Tachyporini	14種
- Subtribe Euconosomatina Cameron, 1918 ヒメキノコハネカクシ亜族		30種 (4亜種)
2. <i>Sepedophilus</i> Gistel, 1856 ヒメキノコハネカクシ属	Tachyporini	30種 (4亜種)
Tribe Vatesini Seevers, 1958 ヒトダマハネカクシ族		5種
1. <i>Cilea</i> Jacquelin du Val, 1856 ツヤヒメマルクビハネカクシ属	Tachyporini	1種
2. <i>Coproporus</i> Kraatz, 1857 チビマルクビハネカクシ属	Tachyporini	4種
Tribe Deropini Smetana, 1983 ホソミズギワハネカクシ族		5種
1. <i>Derops</i> Sharp, 1889 ホソミズギワハネカクシ属	Deropini	5種
Tribe Tachinusini Fleming, 1821 マルクビハネカクシ族		27種 (1亜種)
1. <i>Lacvietina</i> Herman, 2004 アバタシリホソハネカクシ属	Megarthrospini	1種
2. <i>Nitidotachinus</i> Campbell, 1993 ヒゲナガマルクビハネカクシ属	Tachyporini	4種 (1亜種)
3. <i>Tachinus</i> Gravenhorst, 1802 マルクビハネカクシ属	Tachyporini	22種
-Subgenus <i>Latotachinus</i> Ullrich, 1975 ヒゲフトナガマルクビハネカクシ亜属	Tachyporini	1種
-Subgenus <i>Tachinoderus</i> Motschulsky, 1858 コマルクビハネカクシ亜属	Tachyporini	7種
-Subgenus <i>Tachinus</i> Gravenhorst, 1802 マルクビハネカクシ亜属	Tachyporini	14種
TOTAL:	8属	81種 (5亜種)

無く (cf. Yamamoto, 2021, fig. 72C: 118-1, vs), 互いに融合する。雄交尾器は単純な形態で、側片は軟毛を欠き中央片に合着する。雌生殖節は明瞭な縦長にならず、雌交尾器にはカールした軟毛に被覆された小さな生殖基節第2節 (gonocoxite II) が有り (Yamamoto, 2021, fig. 56E: 155-1, gc2), 生殖端節 (gonostylus) は長く大きい。

日本産シリホソハネカクシ亜科の族への検索表

- 特徴的な全形 (図1); 前胸背板の後半部は顕著にくびれ, 基部に向かって顕著に狭まる…………… ホソミズギワハネカクシ族 *Deropini*
- 全形は通常, 紡錘形; 前胸背板の後半部は顕著にくびれない…………… 2
2. 鞘翅は軟毛で被覆される; 触角の基部付近で各節における軟毛の密度差による顕著な境界が生じない (Yamamoto, 2021, fig. 17A: 21-0); 小顎髯第3節は毛深く, 同第4節 (末端節) よりも長い…………… シリホソハネカクシ族 *Tachyporini*
- 鞘翅は軟毛による被覆を欠く; 触角の基部付近で各節における軟毛の密度差による顕著な境界が生じる (Yamamoto, 2021, fig. 26D: 21-1); 小顎髯第3節は軟毛に疎布される程度で無毛に近く, 同第4節 (末端節) よりも短い…………… 3
3. 触角は前胸背板の横幅よりも長い; 鞘翅はやや強く, あるいは顕著に縦長 (長さ/幅: > 1.3

- ×); 前胸側片 (pronotal hypomeron) の postcoxal process は内側へと長く伸長する; 雄第七腹板の後縁部は多かれ少なかれ凹形になり, その中央付近にはベグ状に変形した特殊な短い剛毛が密生する (数本程度の短い立毛の場合もある)…………… マルクビハネカクシ族 *Tachinusini*
- 触角は通常, 前胸背板の横幅よりも短い (ただし, 邦産属ではツヤヒメマルクビハネカクシ属 *Cilea* Jacquelin du Val, 1856 が例外); 鞘翅は弱く, あるいは中程度に縦長 (長さ/幅: < 1.3 ×; ただし, 同様にツヤヒメマルクビハネカクシ属は例外); 前胸側片の postcoxal process は内側へとやや強く張り出す程度で, 先端部は広く丸まる; 雄第七腹板の後縁部は通常, 裁断状になり, ベグ状に変形した特殊な短い剛毛は見られない…………… ヒトダマハネカクシ族 *Vatesini*

シリホソハネカクシ族 *Tachyporini* MacLeay, 1825

(模式属: シリホソハネカクシ属 *Tachyporus* Gravenhorst, 1802)

従来の本族は多系統群であることが判明したため, 狭義のシリホソハネカクシ族以外をヒトダマハネカクシ族とマルクビハネカクシ族へと移動させた。そのため, 日本産の構成属はシリホソハネカクシ属とヒメキノコハネカクシ属 *Sepedophilus* Gistel, 1856 のみとなった。とりわけ後者は全国各

地で普通に見られるが、正体不明の種が多いことや大陸産種との比較検討が必要なこともあり、現状として同定や分類は難しい。ヒメキノコハネカクシ属は日本産のシリホソハネカクシ亜科としては最も多くの未記載種を抱えているものと思われ、分類学的には本亜科で最大かつ最後の砦と言えるだろう。従来、本族には亜族は設けられてこなかった。しかし、シリホソハネカクシ属を中心とする狭義の本族とヒメキノコハネカクシ属を中心とするグループとの間で顕著な形態差が見られたことを踏まえ、Yamamoto (2021) では亜族を創設して両者を区別している。特にヒメキノコハネカクシ亜族 *Euconosomatina* では腹部に側背板 (*paratergites*) を欠くことで、他のシリホソハネカクシ亜科とは容易に区別できる。シリホソハネカクシ属は基亜属に加え、亜属 *Palporus* Campbell, 1979 (日本に分布しない) が知られていた。*Palporus* 亜属については Yamamoto (2021) で独立属へと昇格したため、日本産シリホソハネカクシ属についても亜属分けをする必要がなくなった。

【構成】現生分類群：2 亜族 7 属 505 種 10 亜種 (Newton, 2022)；絶滅分類群：1 属 6 種。

【構成 (日本)】現生分類群：2 属 44 種 4 亜種。

【形態的特徴】腹部が細長く、先端に向かってとりわけ三角形に尖るものが多い。体表は毛深く、頭部基部は首状に細く狭まらない。触角は中程度の長さで、基部周辺に各節の軟毛による密度差による顕著な境界は生じない。小顎髯第3節は毛深く、中央部 (基部と末端以外) で最も太くなり、同第4節よりも長く太い。腹部全体に黒～黒褐色の顕著な剛毛 (*macrosetae*) が疎に分布する。腹部第八背板と同第八腹板末端部の性的二型による変形は弱めである。

お恥ずかしながら、Yamamoto (2021) における「Differential diagnosis」の記述 “maxillary palpomere 3 setose, longer and narrower than penultimate palpomere” は “maxillary palpomere 3 setose, longer and wider than maxillary palpomere 4” と記述すべきであった。ここに訂正しておく。

日本産シリホソハネカクシ族の属 (亜族) への検索表

1. 体表は全体が軟毛で密に覆われる；前脛節外縁に沿う形で櫛歯状に密生した小さな棘の列を有する；前胸背板は黒～黒褐色の顕著な剛毛を欠く；後附節は顕著に長く、後脛節全体の長さをはるかに上回る；腹部は側背板を欠き、それぞれの背板と腹板が互いに隣接する ……………
… ヒメキノコハネカクシ属 *Sepedophilus* (ヒメ

キノコハネカクシ亜族 *Euconosomatina*)

- 体表は全体的にやや毛深い、頭部と前胸背板は密な軟毛による被覆を欠くか目立たない；前脛節の外縁部は単純で、小櫛歯状刺毛列を欠く；前胸背板には黒～黒褐色の顕著な剛毛が緑に沿って特徴的に配置される；後附節はやや長い程度で、後脛節全体の長さより明らかに短い；腹部には1対の側背板を有する ……………
… シリホソハネカクシ属 *Tachyporus* (シリホソハネカクシ亜族 *Tachyporina*)

ヒトダマハネカクシ族 *Vatesini* Seevers, 1958

(模式属：ヒトダマハネカクシ属 *Vatesus* Sharp, 1876)

本族は元来、ヒトダマハネカクシ属 *Vatesus* だけで構成されていた。中南米に産する好蟻性の本属は軍隊アリとの関りがある特徴的な一群だが、汎世界的に分布するチビマルクビハネカクシ属 *Coproporus* Kraatz, 1857 とその近縁属も本族に含めた。チビマルクビハネカクシ属については国内の温暖な地域から複数もの未記載種や未記載種が見出されると思われるが、東洋区に分布する種との比較検討が必要であり、同定には注意を要する。

【構成】現生分類群：9 属 288 種 (Newton, 2022)；絶滅分類群：1 属 2 種。

【構成 (日本)】現生分類群：2 属 5 種。

【形態的特徴】背面は強く膨隆する。腹部はやや幅広く、先端に向かって三角形に尖るものが多い。体表 (頭部～鞘翅) は無毛かそれに近く、強い光沢を生じる。触角は短く、前胸背板の最大幅よりも短い場合がほとんどであり (ただし、ツヤヒメマルクビハネカクシ属 *Cilea* を含む数属は例外)、基部3節ないし4節は密生した軟毛による被覆を欠く (Yamamoto, 2021, fig. 26D: 21-1)。小顎髯第3節は疎布された軟毛を除いて無毛になる場合が多く、通常は末端付近で最も太くなり、同第4節よりも短い。前胸側片の *postcoxal process* は内側へと短く出っ張る程度で発達せず、その先端部は広く丸まる (Yamamoto, 2021, fig. 27: 61-1)。鞘翅は短く、他の族のように長方形というよりは正方形に近く (ただし、祖先的なツヤヒメマルクビハネカクシ属などはやや縦長)、側縁は内側へとかなり強く折れ曲がり (Yamamoto, 2021, fig. 30: 81-3)、結果的に当該箇所は薄くなる。腹部背板 (末端部を除く) は黒～黒褐色の顕著な剛毛を欠く。

日本産ヒトダマハネカクシ族の属への検索表

1. 体表背面は顕著に膨隆せず、黒と黄色の顕著な斑紋を有する；触角は前胸背板の最大幅よりも

長く、鞘翅はやや強く縦長(長さ/幅:1.3–1.8×);後跗節第1節は同第2–4節の和に等しい;腹部には2対の側背板を有する……………
…………… ツヤヒメマルクビハネカクシ属 *Cilea*
– 体表背面は強く膨隆し、単色で、通常は黒~黒褐色;触角は前胸背板の最大幅よりも短く、鞘翅はやや縦長になる程度(長さ/幅:<1.3×);後跗節第1節は同第2–3節の和より短い;腹部には1対の側背板を有する……………
…………… チビマルクビハネカクシ属 *Coproporus*

ホソミズギワハネカクシ族 *Deropini* Smetana, 1983
(模式属:ホソミズギワハネカクシ属 *Derops* Sharp, 1889)

本族は一見するとシリホソハネカクシ亜科に見えない奇妙な体形であるが(図1),分子情報を用いた複数の研究でも狭義の本亜科に含まれることが支持されてきた(e.g., McKenna *et al.*, 2015; Lü *et al.*, 2020). その見た目により、過去には *Phloeocharinae* 亜科などに所属していた経緯があるが、マルクビハネカクシ族と同じく雄第七腹板の後縁部にペグ状に変形した特殊な短い剛毛が密生する。本族は1属のみで構成され、直海(1986)による日本語の解説が詳しい。世界的にはやや偏った分布を示し、北米やインドからも知られているが、やはり中国や日本およびその周辺地域が分布の中心のようである。化石は知られていない。

生息場所としてはかなり湿潤な環境を好み、個人的な経験では、小さい溪流沿いの水が滴り落ちるほど濡れた枝葉などの堆積物中から得られた。

【構成】現生分類群:1属20種(Newton, 2022).

【構成(日本)】現生分類群:1属5種。

【形態的特徴】シリホソハネカクシ亜科らしからぬ独特な体形で、細長く準並行状、体表背面は軟毛にきわめて密に覆われる。触角と脚は著しく細長い。頭部は複眼よりかなり後方でやや首状に狭まる(Yamamoto, 2021, fig. 45A: 12–4)。前胸背板の後半部は顕著にくびれ、基部に向かって顕著に細くなる。小顎髯第3節は全くの無毛で、末端付近で最も太くなり、同第4節よりもはるかに短い。前胸側片は側面から視認でき、その *postcoxal process* は内側に向かって三角形に程よく伸長する。雄第七腹板の後縁部は多かれ少なかれ凹形になり、その中央付近にはペグ状に変形した特殊な短い剛毛が密生する。

マルクビハネカクシ族 *Tachinusini* Fleming, 1821

(模式属:マルクビハネカクシ属 *Tachinus*
Gravenhorst, 1802)

マルクビハネカクシ属を中心とした属で構成される。以前に独立族として扱われていた東洋区に分布するハバピロシリホソハネカクシ族は、マルクビハネカクシ族と形態的な基本構造がほとんど同じだったため、Yamamoto(2021)ではマルクビハネカクシ族の新参シノニムとして扱った。Yamamoto(2021)でひとまず大枠を整えた本族であるが、実際には属(亜属)のレベルでの分類学的な課題をいくつか抱えている。例えば、マルクビハネカクシ属の亜属分類の再検証が望まれるが、日本には全亜属が分布することから、国内の研究者が取り組みやすい課題と言えるだろう。とくに1亜属1種のみが知られ、Schülke(2015)によって基亜属の新参シノニムとされたニホンマルクビハネカクシ亜属 *Japanotachinus* Ullrich, 1975(図2A)については、むしろ独立属として扱う方が自然なのかもしれない。また、同じく本属の残るヒゲフトナガマルクビハネカクシ亜属 *Latotachinus* Ullrich, 1975(図2B)やコマルクビハネカクシ亜属 *Tachinoderus* Motschulsky, 1858についても同様に比較検討が必要だろう。

【構成】現生分類群:12属3亜属374種9亜種(Newton, 2022);絶滅分類群:3属7種。

【構成(日本)】現生分類群:3属3亜属27種1亜種。



図2. 日本産マルクビハネカクシ属2亜属の背面全形。A, ヒゲフトマルクビハネカクシ *Tachinus* (*Tachinus*) *nakanei* Ullrich, 1975(北海道札幌市空沼岳産)。本種は長らく、ニホンマルクビハネカクシ亜属 *Japanotachinus* における唯一の構成種として知られていた; B, クロツヤマルクビハネカクシ *Tachinus* (*Latotachinus*) *punctiventris* Sharp, 1888(栃木県日光産)。本種はヒゲフトナガマルクビハネカクシ亜属 *Latotachinus* の模式種であり、フィールド自然史博物館(米国シカゴ)に収蔵されているパラレクトタイプ標本を図示した。スケール:2.0 mm。

【形態的特徴】腹部はやや幅広く、先端に向かって三角形にあまり強く尖らないものが多い。体表(頭部~鞘翅)は無毛かそれに近い。頭部の後方は首状にやや狭まるものが目立ち、複眼背面の後角上には1本の短い刺毛(ocular seta)を備えることが少なくない(Yamamoto, 2021, fig. 50: 6-1)。触角は長めで、基部2節、3節ないし4節は軟毛による被覆を欠く。小顎髯第3節は疎布された軟毛を除いて無毛になる場合が多く、通常は末端付近で最も太くなり、同第4節よりも短い。小顎髯第4節は中央部(基部と末端以外)で最大幅を向かえる。前胸側片のpostcoxal processは内側に向かって長く伸長する(Yamamoto, 2021, fig. 54G: 61-5)。鞘翅は長く、かなり強い縦長の形状を呈する場合もある。腹部背板(末端部を除く)は大抵の場合、黒~黒褐色の顕著な剛毛を欠く。雄第七腹板の後縁部は多かれ少なかれ凹形になり、その中央付近にはペグ状に変形した特殊な短い剛毛が密生する(数本程度の短い立毛の場合もある)。雄第八腹板の後縁部は大きな切れ込みが入るか、顕著に凹形になる。雄交尾器の側片は平たいプレート状になることが多い。

日本産マルクビハネカクシ族の属への検索表

1. 頭部と前胸背板の背面は大きく深い顕著な点刻で被覆される；頭楯の前縁部は上方へと反り返る；八重山諸島(石垣島・西表島)のみに分布……………アバタシリホソハネカクシ属 *Lacvietina*
 - 頭部と前胸背板の背面は無点刻、あるいは目立たない点刻で被覆される；頭楯の前縁部は変形せず、上方へと反り返らない；八重山諸島以外にも分布……………2
2. 頭部の後方は首状に狭まらない；触角の基部2節は軟毛に被覆されず、無毛に近いが、それ以降の節は軟毛が密生する；腹部の第四~七背板に黒~黒褐色の顕著な剛毛を有する……………ヒゲナガマルクビハネカクシ属 *Nitidotachinus*
 - 頭部の後方は頻りに狭まり、首状になる；触角の基部3節ないし4節は軟毛に被覆されず、無毛に近いが、それ以降の節は軟毛が密生する；腹部の第四~七背板に黒~黒褐色の顕著な剛毛を欠く…マルクビハネカクシ属 *Tachinus* (図2)

キノコハネカクシ亜科 Mycetoporinae Thomson, 1859

(模式属：ニセイクビハネカクシ属 *Mycetoporus*

Mannerheim, 1831)

Yamamoto (2021) 以前では、シリホソハネカクシ亜科キノコハネカクシ族として扱われていた。日本には現生12属の内、主要な属を網羅した9属が

分布する。外見としてはシリホソハネカクシ亜科の種によく似ているが、詳細に形態を見てみると全くの別物であることがよく分かる。日本産本亜科の属の概要については表2を参照されたい。キノコハネカクシ属 *Lordithon* Thomson, 1859 については、既に棄却された亜属による分類体系を参考にし、以前に用いられていたズナガキノコハネカクシ亜属 *Bobitobus* Tottenham, 1939 を独立属として復活・昇格させた(図3)。なお、和名については亜属のものを踏襲し、両属とも亜属分けを行っていない。

キノコハネカクシ亜科と近縁な亜科については今後のさらなる研究が待たれる。Yamamoto (2021) では *Olisthaerinae* 亜科と姉妹群を形成したが、もしかするとハネカクシ亜科とも近縁なのかもしれない。ただし、亜科内の属間の系統関係については支持率が低く、再検討が必要である。

以下にキノコハネカクシ亜科の形態的特徴および各属への検索表を記す。

【構成】現生分類群：12属 434種 15亜種 (Newton, 2022)；絶滅分類群：4属 10種。

【構成(日本)】現生分類群：9属 52種 2亜種。

【形態的特徴】体は中型からやや大型であり、光沢が強く、細長い紡錘形状の体形である。頭部は小さく、通常、長さが幅を上回り、顕著な縦長になる場合もある(図3B)。頭部の後半部は締め付けを伴う顕著なくびれ(首)を欠き、頭部複眼下方に隆起条線を有し、触角の挿入部は完全に露出する。左右の大顎は鎌状で、それぞれ内歯を欠く。鞘翅はしばしば明瞭な点刻列を持ち、会合部が明瞭に隆起し、側縁部に沿う形で竜骨状になるが、ほと

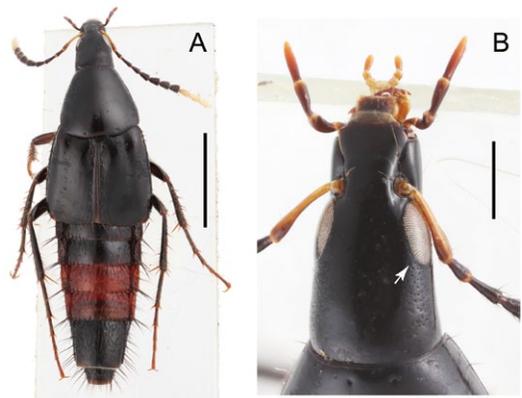


図3. 日本産ズナガキノコハネカクシ属. A, ハラオビキノコハネカクシ *Bobitobus principalis* (Sharp, 1888) の背面全形(北海道恵庭市ラルマナイ川産)；B, 同標本の頭部背面。本属の種は頭部が著しく縦長となり、矢印の位置に1本の刺毛(ocular seta)を欠く。スケール：2.0 mm (A)；0.5 mm (B)。

表2. 日本産キノコハネカクシ亜科の分類体系.

※ 2022年10月10日時点

Yamamoto (2021) における日本産属の新たな分類体系	旧来の族所属	日本産種(亜種)数
1. <i>Bobitobus</i> Tottenham, 1939 ズナガキノコハネカクシ属	Mycetoporini	10種
2. <i>Bolitobius</i> Leach, 1819 ニセキノコハネカクシ属	Mycetoporini	5種
3. <i>Bryophacis</i> Reitter, 1909 キタキノコハネカクシ属	Mycetoporini	1種 (1亜種)
4. <i>Bryoporus</i> Kraatz, 1857 イクビキノコハネカクシ属	Mycetoporini	5種
5. <i>Carphacis</i> Gozis, 1886 ハネスジキノコハネカクシ属	Mycetoporini	6種
6. <i>Ischnosoma</i> Stephens, 1829 イクビハネカクシ属	Mycetoporini	10種 (1亜種)
7. <i>Lordithon</i> Thomson, 1859 キノコハネカクシ属	Mycetoporini	12種
8. <i>Mycetoporus</i> Mannerheim, 1831 ニセイクビハネカクシ属	Mycetoporini	1種
9. <i>Parabolitobius</i> Li, Zhao & Sakai, 2000 チャキノコハネカクシ属	Mycetoporini	2種
TOTAL:	9属	52種 (2亜種)

んど内側へと折り込まれない。脚は前基節と後基節が強く発達し、後跗節は後脛節全体の長さを超え、跗節式は5-5-5である。腹部は2対の側背板を備え、表面は粗くV字やU字状に点刻され、各節の会合部の膜質部にはレンガ壁状模様を有し、第八背板と第八腹板は比較的単純な形態の場合が多いが、性的二型に関連して変形や特殊な軟毛(剛毛)の配置を伴うこともある。雄の第9背板背面の基半部は融合し、腹面基部は分割されて1対の突張り(ventral struts)を備える(Yamamoto, 2021, fig. 72C: 118-1, vs)。雄交尾器側片は特徴的な刺毛列を有し、通常は中央片から離れる。雌生殖節は顕著に縦長になり、ほぼ直線状の軟毛(剛毛)に被覆された長く巨大な生殖基節第2節を持ち(Yamamoto, 2021, fig. 73A, B, D: 153-2, 154-1, 155-0, gc2)、生殖端節は小さく目立たない。

日本産キノコハネカクシ亜科の属への検索表

- 1. 中・後脚の脛節末端は裁断状となり、2-3本の長い距棘を備え、それら以外の小刺毛列は等長で櫛歯状…………… 2
- 中・後脚の脛節末端は波状となり、3-4本の長い距棘を備え、加えて不揃いの小刺毛を輪生する…………… 4
- 2. 小顎髭第4節(末端節)は針状で、同第3節最大幅の半分以下の太さ…………… *イクビハネカクシ属 Ischnosoma*
- 小顎髭第4節(末端節)はさほど細くならず、同第3節最大幅の半分以上の太さ…………… 3
- 3. 下唇髭第3節は小さめで顕著に肥大化しない；鞘翅は5-6列の粗大点刻列を有する；雄第八腹板の後縁中央部には2-3対の斜めに生じた軟毛のパッチを備える；腹部はやや強く後方に向かって狭まる…………… *イクビキノコハネカクシ属 Bryoporus*

- 下唇髭第3節は顕著に肥大化する；鞘翅は明瞭な点刻列を備えず、粗大点刻をほぼ一様に密布する；雄第八腹板の後縁中央部には2-3対の斜めに生じた軟毛のパッチを欠く；腹部両側は弱く後方に向かって狭まる…………… *チャキノコハネカクシ属 Parabolitobius*
- 4. 複眼後角上の小孔は小さく、そこに生じる1本の刺毛(ocular seta)も小さく目立たないか存在せず、生じる場合でも複眼の長径よりも著しく短い…………… 5
- 複眼後角上の小孔は大きく、そこに生じる1本の刺毛(ocular seta)も顕著に目立ち、複眼の長径とほぼ同じ…………… 8
- 5. 頭部はきわめて強く伸長し、大顎の基部は触角の付け根から距離を置き、複眼背面の後角上に1本の刺毛を欠く(図3B)；触角第1節は顕著に細長い(図3B)；小顎髭第3-4節は細長い…………… *ズナガキノコハネカクシ属 Bobitobus* (図3)
- 頭部は顕著に伸長せず、通常は弱~中程度に縦長となり、大顎の基部は触角の付け根からそれほど離れず、基本的には複眼背面の後角上に1対の短い刺毛を有する；触角第1節は顕著に細くならない；小顎髭第3-4節はいくらか太く短い…………… 6
- 6. 体表背面は地味で、基本的には単色；下唇髭は末端節になるほど急激に細くなり、第1節が顕著に肥大化し、第2-3節を合体させた大きさを上回るほどで、第2節は著しく横長になる…………… *キタキノコハネカクシ属 Bryophacis*
- 体表背面は基本的には鮮やかで、特徴的な斑紋を有する場合も多い；下唇髭は末端節になるほど緩やかに細くなり、第1節が顕著に肥大化せず、第2節はやや横長になる程度で、場合によっては縦長になる…………… 7
- 7. 触角第7-10節は明瞭に幅広い；腹部両側は末端

- 部を除き準平行状 ……………
- …………… ハネスジキノコハネカクシ属 *Carphacis*
- 触角第 7–10 節の各節はあまり横長にならない、むしろ縦長となる場合もある；腹部はやや強く後方に向かって直線的に狭まる ……………
- …………… キノコハネカクシ属 *Lordithon*
8. 体は中型から大型；小顎髭第 4 節（末端節）はさほど細くなく，同第 3 節最大幅の半分以上の太さ；下唇髭第 3 節は顕著に肥大化し，同第 1–2 節よりも太い；触角はやや長く，頭部と前胸背板を合わせた長さを上回る；上翅は通常，刺毛を備えた 5–6 列の粗大点刻列を有する；雄第八腹板の中央部には特徴的な微毛の列やパッチがある …… ニセキノコハネカクシ属 *Bolitobius*
- 体はやや小型から中型；小顎髭第 4 節（末端節）はかなり細くなり，同第 3 節最大幅の半分以下の太さ；下唇髭第 3 節は肥大化せず，同第 1–2 節よりも細い；触角はやや短く，頭部と前胸背板を合わせた長さを下回るか概ね等長；雄第八腹板は概ね単純 ……………
- …………… ニセイクビハネカクシ属 *Mycetoporus*

ハネカクシ科の高次系統に関する今後の課題

Yamamoto (2021) により，長らく指摘されてきたシリホソハネカクシ亜科の諸問題は概ね解決されたのではないだろうか。ただし，上述したように，属レベルで未解決の課題が残されているほか，亜族以上の分類体系も DNA 情報による系統解析などによる再検証が望まれる。また，とりわけキノコハネカクシ亜科内部の系統関係やこれらの亜科の姉妹群についてはさらなる検討が必要である。

現在，ハネカクシ科は，キノコハネカクシ亜科と最近になり亜科として編入された「シデムシ科」(Cai *et al.*, 2022) を含めて 35 亜科（化石 1 亜科を含む）で構成されている (Newton, 2022)。この数字は研究者によって見解が分かれるものの，いずれにしても本科の高次分類体系が安定しているとは言い難い。というのも，近年の分子系統解析により，複数の亜科の単系統性が疑問視されたからである (e.g., McKenna *et al.*, 2015; Gusarov, 2018; Lü *et al.*, 2020)。とくに問題が大きいのはヨツメハネカクシ亜科とその近縁亜科であり (Kim *et al.*, 2020)，将来的には大規模な分類学的再編成が行われるだろう。同様に，Phloeocharinae 亜科（日本に分布しない）は小さな亜科にもかかわらず大きな問題を抱えており，もしかすると *Charhyphus* 属や *Vicelva* 属は 1 属だけで独立亜科を形成するかもしれない。この他にも，例えばツツハネカクシ亜科は二つに分

されることも考えられる (McKenna *et al.*, 2015)。

もし信頼性の高い本科の亜科レベルの系統樹が出版され，これらの諸問題が解決されれば，ハネカクシ科の高次分類体系はそれなりに落ち着くものと思われる。今後のさらなる研究の進展に期待したい。

引用文献

- Cai, C., E. Tihelka, M. Giacomelli, J. F. Lawrence, A. Ślipiński, R. Kundrata, S. Yamamoto, M. K. Thayer, A. F. Newton, R. A. B. Leschen, M. L. Gimmel, L. Lü, M. S. Engel, P. Bouchard, D. Huang, D. Pisani, & P. C. J. Donoghue, 2022. Integrated phylogenomics and fossil data illuminate the evolution of beetles. *Royal Society Open Science*, 9 (3) : 211771.
- Gusarov, V., 2018. Phylogeny of the family Staphylinidae based on molecular data: a review. Pp. 7–25. In: Betz, O., Irmiler, U. & J., Klimaszewski (eds.), *Biology of Rove Beetles (Staphylinidae): Life History, Evolution, Ecology and Distribution*. vi + 351 pp. Springer International Publishing, Cham.
- 片山雄史, 2009. 日本産シリホソハネカクシはどこまでわかっているか? 「日本産昆虫目録」以降の同亜科の分類, 分布, 生息場所に関する知見. ハネカクシ談話会ニュース, (36) : 1–7.
- Kim, T. K., J. H. Song, M. K. Thayer, & K. J. Ahn, 2020. Molecular phylogeny of Omaliinae (Coleoptera: Staphylinidae) and its implications for evolution of atypically long elytra in rove beetles. *Systematic Entomology*, 45 (1) : 20–32.
- Lü, L., C.-Y. Cai, X. Zhang, A. F. Newton, M. K. Thayer, & H. Z. Zhou, 2020. Linking evolutionary mode to palaeoclimate change reveals rapid radiations of staphylinoid beetles in low-energy conditions. *Current Zoology*, 66 (4) : 435–444.
- McKenna, D. D., B. D. Farrell, M. S. Caterino, C. W. Farnum, D. C. Hawks, D. R. Maddison, A. E. Seago, A. E. Z. Short, A. F. Newton, & M. K. Thayer, 2015. Phylogeny and evolution of Staphyliniformia and Scarabaeiformia: forest litter as a stepping stone for diversification of nonphytophagous beetles. *Systematic Entomology*, 40 (1) : 35–60.
- 直海俊一郎, 1986. 日本産ヒゲナガミズギワハネカクシ属（ハネカクシ科）とその分類学的位置について. *昆虫と自然*, 21 (8) : 17–22.
- Newton, A. F., 2022. StaphBase: Staphyliniformia world catalog database. In: Bánki, O., Y. Roskov, M. Döring, G. Ower, L. Vandepitte, D. Hobern, D. Remsen, P. Schalk, R. E. DeWalt, M. Keping, J. Miller, T. Orrell, R. Aalbu, R. Adlard, E. M. Adriaenssens, C. Aedo, E. Aesch, N. Akkari, & S. Alexander, *et al.*, *Catalogue of Life Checklist (Aug 2022)*. <https://doi.org/10.48580/dfqc-3gk> [2022 年 10 月 11 日参照]
- Schülke, M., 2015. New nomenclatural and taxonomic acts, and comments. *Staphylinidae*. Pp. 5–9. In: Löbl, I. & D. Löbl (eds.), *Catalogue of Palaearctic Coleoptera (2 vols.): Hydrophiloidea – Staphylinidae, Revised and Updated Edition*. xxvi + 1702 pp. Brill, Leiden.
- Yamamoto, S., 2021. Tachyporinae revisited: Phylogeny, evolution, and higher classification based on morphology, with recognition of a new rove beetle subfamily (Coleoptera: Staphylinidae). *Biology*, 10 (4) : 323.
- Yamamoto, S., 2022. Correction: Yamamoto, S. Tachyporinae Revisited: Phylogeny, Evolution, and Higher Classification Based on Morphology, with Recognition of a New Rove Beetle Subfamily (Coleoptera: Staphylinidae). *Biology* 2021, 10, 323. *Biology*, 11 (8) : 1124.

(2022 年 10 月 11 日受領, 2022 年 11 月 18 日受理)