

令和 2 年 6 月 22 日現在

機関番号：87101

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2017～2019

課題番号：17K15187

研究課題名(和文) 昆虫の陸上進出に伴う形態進化パターンの解明

研究課題名(英文) Study of the morphological evolution and adaptation of Hydrophilidae

研究代表者

蓑島 悠介 (Yusuke, Minoshima)

北九州市立自然史・歴史博物館・自然史課・学芸員

研究者番号：80714435

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,500,000円

研究成果の概要(和文)：水生群と水生群から派生した陸生群を有する鞘翅目ガムシ科の幼虫を主な材料として、陸上生活種および水中生活種双方について形態を精査した。幼虫の解明と形態の記載、および形態比較を通じ、環境適応や形態進化について形質の極性や系統に基づいて議論・推定し成果を報告した。加えて、日本のガムシ相を明らかにして研究の基盤を作るために、分類研究を行った。

研究成果の学術的意義や社会的意義

(1) 水中・陸上環境の双方に生息するガムシ科の形態研究・分類研究を通じて、新しい環境へ適応する際に起こった形態進化の具体例を明らかにすることで、環境と形態進化の理解が深まる。(2) 形態研究・分類研究により研究・活用基盤が整備される。これまで名前がわからなかった種や、名前のついていない種が整理され、同定が可能になる。これらは自然環境保全や、昆虫を教育・研究に用いる際の基礎情報として活用される。

研究成果の概要(英文)：A beetle family Hydrophilidae comprises terrestrial and aquatic lineages, and their habitat shift between aquatic and terrestrial habitats has independently occurred in multiple lineages. I studied the morphology and systematics of Hydrophilidae, with emphasis on the morphology of the immature stages, which allows us to study morphological evolution with a different perspective from adult stage or molecular-based studies. I described the morphology of the immature stages and discussed environmental adaptation and morphological evolution of Hydrophilidae and its related families. Furthermore, taxonomic and faunistic studies of Hydrophilidae based on the adult stages were also conducted.

研究分野：昆虫学

キーワード：昆虫 幼虫 体系学 形態 分類

## 様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

鞘翅目ガムシ科は世界から3,000種程度が知られており、水生昆虫として一般になじみがある。しかし、およそ三分の一の種(約900種)は、水生群から派生して陸上へ進出・多様化した陸上生活種からなり、生活環の全てを陸上で完了する(Short & Fikáček, 2011, 2013)。ガムシ科の水中生活種は、池や沼、水田などの止水域や、河川や細流といった流水域など様々な水環境に生息するほか、一部のグループでは、湿った岩などの表面やファイトテルマータなど、特殊な環境にも生息することが知られている。陸生群は森林落葉層などの土中に生息するほか、動植物遺体や動物の糞、アリやシロアリの巣内そしてサトイモ科植物の花など、様々な陸上環境に生息することが知られる。(Bloom et al., 2014)。

ガムシ科内では水中・陸上間のハビタットシフトが複数回起こっていることが示唆されており、例えば水生のシジミガムシ族に分類される *Tormus* 属は成虫・幼虫共に陸上で採集され、他の陸生群とは独自に陸上へ進出したと考えられている(Fikáček et al., 2013)。一方、陸生種の大部分が含まれるハバピロガムシ亜科に含まれるセマルガムシ属は、成虫・幼虫共に水生(池や沼)～半水生(水域近くの湿った地面など)であり、祖先種が水環境から陸上環境へ上陸したのち、再度水環境へ進出した進化史が推定される(Short & Fikáček, 2013; Bloom et al., 2014)。

ガムシ科は水生群と水生群から派生した陸生群がそれぞれ多様化した稀有な分類群であることから、水中から陸上への新環境進出を研究する上で適した分類群である。ガムシ科の形態・分類研究を進めることにより、昆虫の陸上・水中間の新環境進出に伴って起こる進化を明らかにできることが期待される。

### 2. 研究の目的

本研究課題の目的は、鞘翅目ガムシ科を主な材料とした形態・分類研究を行うことを通じて、生息環境の変化に伴う形態進化を明らかにすることが大テーマであった。形態研究では、成虫に比べて知見の積み重ねが極めて少なく、成虫とは異なる進化傾向をもつと考えられる幼虫を主な材料として、幼虫形態の解明と形態の記載、解明した形態から推定される環境適応や形態進化を明らかにすることを目的として実施した。分類研究では、幼虫研究を行うにあたり解決しなければならない分類学的問題の解決を主な目的として研究を実施した。

### 3. 研究の方法

本研究は標本調査・採集調査、室内実験・観察、成果発表の3段階で進められた。標本調査は既に有している材料の再調査の他、国内外の博物館・大学に収蔵されている標本を調査した。本調査では、博物館へ訪問し標本の調査を行う現地調査を行ったほか、標本の郵送による借用も行った。採集調査は国内外での野外調査を行うことで、新たな材料や生態的知見を得ることを目的とした。水生種は主にタモ網や熱帯魚用ネットを用いた見つけ採りを行い、陸生種は目視および篩を用いた見つけ採りのほか、ツルグレン装置もしくはウインクラー装置を用いて土壌生物の抽出を行った。加えて、ライトトラップなども活用した。採集したサンプルは実体顕微鏡下でソーティングを行った。生きたまま持ち帰ったものでは、しばらく生かして行動などの観察を行った。野外調査で得た成虫は乾燥標本としたほか、DNA抽出用の資料は無水エタノール液漬標本として冷凍庫で保管した。幼虫は70%エタノール常温もしくはDNA抽出用に99.5%エタノール冷凍で保存した。これらは本研究課題で活用された。室内実験・観察では観察のための解剖や標本作成を行い、微小なパーツは生物顕微鏡を用いて観察した。幼虫は種レベルでの同定が不可能であるものが多いため、ミトコンドリア COI 遺伝子の塩基配列比較(DNA バーコーディング)により成虫と幼虫の対応をつけた。塩基配列のシーケンスは分類学的に問題のある成虫を研究する際にも行った。また、定量的な形態測定への応用のため、各形質のランドマークとしての利用の可否を検討した。得られたデータに基づいて形態の記載および形態進化史の推定、適応的な形質の獲得とその意義について議論を行った。それらの結果について、国内外の学術雑誌や学会大会などで発表を行った。

### 4. 研究成果

国内外の標本調査ではタイプ標本をはじめとする多くの標本を観察・比較した。成虫の正確な同定が可能になり、分類学的に問題を抱えるグループの研究が進展した。国内外の野外調査では多くの新規資料や知見を得ることができた。

野外調査ではハバピロガムシ亜科の複数の族にまたがる複数種の幼虫と成虫が得られたため、塩基配列に基づく種同定を行い、成虫と幼虫の対応付けがなされた。特に、これまで属レベルで幼虫形態が知られてこなかった2属2種の幼虫形態が明らかとなった(Minoshima, 2019a, 2018)。マンゲツガムシ属(図1)は、陸上生活種のほとんどが含まれるハバピロガムシ亜科において最初期に分岐したマメケシガムシ族に属し、九州に産するヤマトマンゲツガムシは体長2 mm未満の小さな種である。研究の結果、本属の幼虫は水生種や *Cylominae* 亜科と形態的特徴を共有する一方、ハバピロガムシ亜科とも形態的特徴を共有していた。これらの形質について、極性や進化史の議論を行った。オカツヤガムシ属はハバピロガムシ族に属する数ミリ程度の小さな種で、森林落葉



図1. ヤマトマンゲツガムシの幼虫  
(Minoshima, 2019a より)

層に生息している。初めて明らかとなった本属の幼虫形態は、同族のケシガムシ属に極めてよく似ており、既知のケシガムシ属の幼虫と比較してもわずかな違いしか認められなかった。ケシガムシ属の幼虫形態はほとんどが未知であるため、属内変異の幅が明らかではないことから、現時点での形態での同定や系統に基づく議論は困難であった。今後、幼虫形態の解明率を上げ、解像度が上がることで、陸上進出後にハバビロガムシ族が放散できた要因や属レベルでの幼虫形態の特徴が明らかになるものと思われる。

国際共同研究の材料となる Cylominae 亜科は、ハバビロガムシ亜科の姉妹群であり、陸生ガムシ系統の最初期に分岐したグループである。構成種の分布が南半球に限られており、ニュージーランド、オーストラリア、アフリカ南部、南米に生息している。系統的に重要な位置にあり、陸生ガムシ類の各形質状態の極性を決定する上で、本亜科の研究は必須である。本研究では Cylominae 亜科の幼虫形態研究を行い、分類、形態、生態について明らかにし、形態進化や系統について議論した。特に、訪花性の *Rygmodes* 属は成虫が訪花性をもつというガムシ科では極めて変わった特徴を有する。本属の生活史は長らく不明であったが、本共同研究により、幼虫が水域で生活し、肉食である可能性が高いことや、成虫の消化管内に含まれる花粉や大顎の形態から、本種成虫が花粉食である可能性が高いことが明らかになった。成虫と幼虫が同様の環境に生息するとされていたガムシ科において、陸生の成虫と水生の幼虫という組み合わせは初めての発見であり、新環境進出を明らかにする上で重要なグループとなる可能性がある (Minoshima et al., 2018)。

セスジガムシ科は、ガムシ上科の一科である。本科の幼虫は水中での呼吸への適応となる形質を有していないものがほとんどで、一見してエンマムシ科やハネカクシ科に見える。そのため、ガムシ科内でも祖先的な特徴を有するものと考えられる。共同研究者と共に本科日本産種の卵・幼虫・蛹の形態を記載し、他種との比較を行った (Minoshima & Watanabe, 2020)。

分類研究では同定が極めて難しく、分類学的に混乱しているヒラタガムシ属について、タイプ標本を用いた再記載と分類学的整理を行った。結果として、これまでの図鑑や論文では別の種が図示されてきたものが少なくないこと、すなわち誤同定が多かったことが明らかとなった。全国各地から記録のあったウスグロヒラタガムシの確実な標本は 19 世紀の横浜で採集されたものと、第二次世界大戦前後に中部地方で採集されたもののみしか確認できなかった。加えて、日本からクロヒゲヒラタガムシを記録するとともに、コヒラタガムシが東北地方を境に南北二つの集団に分かれることを示した。そのほか、日本産ガムシ相の整理としてヒメタマガムシやミナミチビマルガムシを日本から初めて記録した (Minoshima, 2019b ほか)。

#### <引用文献>

- Bloom, D. D., Fikáček, M. & Short, A. E. Z., 2014. Clade age and diversification rate variation explain disparity in species richness among water scavenger beetle (Hydrophilidae) lineages. *PLoS ONE*, 9 (6): e98430.
- Fikáček, M., Minoshima, Y., Vondráček, D., Gunter, N. & Leschen, R. A. B., 2013. Morphology of adults and larvae and integrative taxonomy of southern hemisphere genera *Tormus* and *Afrotormus* (Coleoptera: Hydrophilidae). *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*, 53 (1): 75–126.
- Minoshima, Y. N., 2018. Larval morphology of *Armostus ohyamatus* Hoshina and Satô (Coleoptera: Hydrophilidae: Megasternini). *The Coleopterists Bulletin*, 72 (4): 767–778.
- Minoshima, Y. N., 2019a. First known larva of omicrine genus *Psalitrus* d'Orchymont (Coleoptera, Hydrophilidae). *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 66 (1): 107–118.
- Minoshima, Y. N., 2019b. Taxonomic status of *Enochrus vilis* (Sharp) and *E. uniformis* (Sharp) (Coleoptera, Hydrophilidae). *Insecta Matsumurana, New Series*, 75: 1–18.
- Minoshima, Y. N., Seidel, M., Wood, J. R., Leschen, R. A. B., Gunter, N. & Fikáček, M., 2018. Morphology and biology of the flower-visiting water scavenger beetle genus *Rygmodes* (Coleoptera, Hydrophilidae). *Entomological Science*, 21 (4): 363–384.
- Minoshima, Y. N. & Watanabe, R., 2020. Morphology of immature stages of *Helophorus* (*Gephelophorus*) *auriculatus* (Coleoptera, Helophoridae). *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*, 60 (1): 319–332.
- Short, A. E. Z. & Fikáček, M., 2011. World catalogue of the Hydrophiloidea (Coleoptera): additions and corrections II (2006–2010). *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*, 51 (1): 83–122.
- Short, A. E. Z. & Fikáček, M., 2013. Molecular phylogeny, evolution and classification of the Hydrophilidae (Coleoptera). *Systematic Entomology*, 38 (4): 723–752.

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計14件（うち査読付論文 12件 / うち国際共著 5件 / うちオープンアクセス 10件）

1. 著者名 Fikacek, M., Minoshima, Y. N. & Jaech, M. A.	4. 巻 58
2. 論文標題 Larval morphology of Yateberosus, a New Caledonian endemic subgenus of Laccobius (Coleoptera: Hydrophilidae), with notes on 'Berosus-like' larvae in Hydrophiloidea	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae	6. 最初と最後の頁 195-206
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.2478/aemnp-2018-0017	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する
1. 著者名 Minoshima, Y. N.	4. 巻 72
2. 論文標題 Larval Morphology of Armostus ohyamatensis Hoshina and Sato (Coleoptera: Hydrophilidae: Megasternini)	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 The Coleopterists Bulletin	6. 最初と最後の頁 767-778
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1649/0010-065X-72.4.767	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Seidel, M., Minoshima, Y. N., Arriaga-Varela, E. & Fikacek, M.	4. 巻 68
2. 論文標題 Breaking a disjunct distribution: a review of the Southern Hemisphere genera Cylorygmus and Relictorygmus gen. nov. (Hydrophilidae: Cylominae)	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Annales Zoologici	6. 最初と最後の頁 375-402
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3161/00034541ANZ2018.68.2.011	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する
1. 著者名 Minoshima, Y. N., Seidel, M., Wood, J. R., Leschen, R. A. B., Gunter, N. & Fikacek, M.	4. 巻 21
2. 論文標題 Morphology and biology of the flower-visiting water scavenger beetle genus Rygmodus (Coleoptera: Hydrophilidae)	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Entomological Science	6. 最初と最後の頁 363-384
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/ens.12316	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Minoshima, Y. N.	4. 巻 66
2. 論文標題 First known larva of omicrine genus <i>Psalitrus</i> d'Orchymont (Coleoptera, Hydrophilidae)	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Deutsche Entomologische Zeitschrift	6. 最初と最後の頁 107-118
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3897/dez.66.34300	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Minoshima, Y. N.	4. 巻 75
2. 論文標題 Taxonomic status of <i>Enochrus vilis</i> (Sharp) and <i>E. uniformis</i> (Sharp) (Coleoptera, Hydrophilidae)	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Insecta Matsumurana, New Series	6. 最初と最後の頁 1-18
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Seidel, M., Minoshima, Y. N., Leschen, R. A. B., Fikacek, M.	4. 巻 34
2. 論文標題 Phylogeny, systematics and rarity assessment of New Zealand endemic <i>Saphydus</i> beetles and related enigmatic larvae (Coleoptera: Hydrophilidae: Cylominae)	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Invertebrate Systematics	6. 最初と最後の頁 260-292
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1071/IS19041	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Minoshima, Y. N., Watanabe, R.	4. 巻 60
2. 論文標題 Morphology of immature stages of <i>Helophorus</i> ( <i>Gephelophorus</i> ) <i>auriculatus</i> (Coleoptera, Helophoridae)	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae	6. 最初と最後の頁 319-332
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.37520/aemnp.2020.018	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

〔学会発表〕 計6件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 1件）

1. 発表者名 衰島悠介, M. Seidel, J. R. Wood, R. A. B. Leschen, N. Gunter & M. Fikacek
2. 発表標題 ニュージーランドの訪花性ガムシ科Rygmodes属の形態と生態（鞘翅目）
3. 学会等名 日本昆虫学会第78回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Fikacek, M., Minoshima, Y. N., Seidel, M., Leschen, R. A. B.
2. 発表標題 Larvae without adults: the case of enigmatic New Zealand hydrophilid larvae
3. 学会等名 Immature Beetles Meeting 2019 (国際学会)
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

衰島悠介 <a href="http://www.kmnh.jp/info/staff/minoshima/">http://www.kmnh.jp/info/staff/minoshima/</a> 衰島悠介, 2020. がむしといふいきもの ちいさなヒラタガムシのはなし. ぎよぶる第9号: 88-89.
---

6. 研究組織	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
---------	---------------------------	-----------------------	----