

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 6 月 3 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2011～2013

課題番号：23405009

研究課題名(和文) 貝食性オサムシと陸貝の多様性，適応，共進化

研究課題名(英文) Diversity, adaptation and coevolution in snail-feeding carabid beetles and land snails

研究代表者

曾田 貞滋 (Sota, Teiji)

京都大学・理学(系)研究科(研究院)・教授

研究者番号：00192625

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 11,400,000円、(間接経費) 3,420,000円

研究成果の概要(和文)：貝食性オサムシ亜族における巨頭化，狭頭化といった採餌形態の多様化と，陸貝相の対応関係を明らかにするために，中国，韓国，アルメニア，モロッコにおいて野外調査を行った．中国内陸部には，多様な形態の貝食性オサムシ亜族と陸貝(有肺類)が生息するが，巨頭型のオサムシ亜族が生息するのは，小型のオナジマイマイ科陸貝が豊富な場所であった．また，巨頭型・狭頭型のオサムシ亜族が共存する場所では，オナジマイマイ科の種間で著しい形態の多様化がみられ，捕食圧によって，陸貝の適応放散が起こったことが推察された．

研究成果の概要(英文)：To understand how the land snail fauna is related with the divergence of morphology related to snail feeding (macrocephalism vs. stenocephalism) in the subtribe Carabina, we conducted field studies in China, Korea, Armenia, and Morocco. In the inland region of China, especially, diverse snail-feeding Carabina species and land snails occur. Macrocephalic Carabina species occur in habitats harboring small-sized bradybaenid snails abundantly. In habitats where both macro- and stenocephalic Carabina species occur, the shell morphology of bradybaenid snails was markedly diversified, suggesting an adaptive radiation due to strong predation pressure from snail-feeding predators.

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学 生態・環境

キーワード：適応 採餌形態 オサムシ 陸貝 種多様性 適応放散

1. 研究開始当初の背景

採餌の上での生態的特殊化(ecological specialization)は、資源利用の細分化や、生息場所利用の分化を通して、系統群内の種多様性に大きく貢献している。全世界の温帯域とその周辺地域に広く分布するオサムシ類(オサムシ上族)は、地表性の小動物(鱗翅目・双翅目昆虫、ミミズ、陸貝)の捕食者であるが(曾田 2000)、頭部を中心とした外部形態には餌動物に対応した特殊化が見られる。形態的な特殊化は、とくに陸貝食のオサムシ亜族とセダカオサムシ亜族において顕著である。北半球のオサムシ亜族では、約 800 種のうちの 4 割が陸貝食と推定されるが、その外部形態は、巨頭型と狭頭型を両極として、著しい変異性を示す。

日本固有の陸貝食オサムシ亜族、マイマイカブリは最も極端な狭頭型を示すが、その地理的変異には、巨頭型のものも含まれる。この種の形態的分化は、機能的なトレードオフに基づいている(Konuma and Chiba 2007)。すなわち、巨頭型は小型の貝殻を噛み破りで利用することに適しているが、狭頭型は大型の貝内に頭部を挿入して攻撃することに適しており、それぞれが貝サイズに対して特殊化した方法で採餌成功を高めている。日本全国のマイマイカブリの形態変異を解析した結果、巨頭型と狭頭型の間の一連の変異を説明する主要因は、利用できる陸貝のサイズであることが分かった(Konuma, Nagata & Sota 2011)。貝サイズが大きい地域では狭頭型、小さい地域では巨頭型となる傾向が存在した。

2. 研究の目的

こうした研究をふまえ、貝食性オサムシ亜族の多様化と陸貝相の対応関係をより詳細に調査し、さらに形態的多様性の維持機構(巨頭型・狭頭型の同所的共存)、陸貝側の対抗進化、すなわちオサムシと陸貝の共進化に踏み込んだ研究を行うことが本研究の目的である。貝食性オサムシ亜族は、ユーラシアの内陸部や地中海沿岸部の乾燥地で著しい多様性を示す。乾燥地では陸貝とオサムシの微生息場所が石の下や灌木周辺などに局在する傾向があり、両者の相互作用がより緊密に起こっていると推察される。オサムシ亜族と陸貝の双方の外部形態と系統、遺伝的多様性を詳細に調べ、また実際に捕食行動を観察することにより、これら捕食者と被食者の種多様化過程を解明することが本研究の目的である。

本研究計画では、平成 23 年~25 年の 3 年間に、地中海沿岸域と中国内陸部において、貝食性オサムシ亜族と餌となる陸貝(有肺類)の生息環境、形態、捕食-被食行動を

調査し、捕食者・被食者の形態の地理的変異と同所的種間差に関して、陸貝相に対応したオサムシ亜族の適応進化と、陸貝の捕食圧に対する対抗進化を含めた共進化の観点から、実証的研究を行う。

3. 研究の方法

貝食性オサムシ亜族が分布する中国、韓国、台湾、モロッコ、アルメニアにおいて、野外調査を行った。現地では、石下、木の根元などに潜むオサムシ類および陸貝を探索するとともに、ピットフォールを設置して、オサムシ類の採集を行った。また、夜間に生息地を訪れて、活動中のオサムシ類および陸貝を探索した。

採集したオサムシ類および陸貝については、標本を作製するとともに一部の個体からは DNA を抽出し、分子系統解析を行った。

4. 研究成果

4-1. 中国における貝食性オサムシ亜族と陸貝類の多様化

3 年間にわたり中国各地での野外調査を行った。2011 年 6 月、北京市および河北省において、巨頭型のコウガオサムシ *Cathaicus brandti*、クギヌキオズオサムシ *Eupachys glyptopterus*、狭頭型のアオカブリモドキ *Coptolabrus smaragdinus*、マンダラオサムシ *Pagocarabus crassesculptus* の調査を行った。コウガオサムシは北京市内では、オナジマイ科の *Cathaica fasciola* が高密度で生息する場所に見られた。また、北京市郊外の山地では、コウガオサムシ、アオカブリモドキ、マンダラオサムシが見られたが、陸貝も比較的豊富で、比較的大型の種としては、*Cathaica mongolica*、*C. calganensis*、*Acusta ravidia* が見られた。

2012 年 6 月には、山西省、陝西省、寧夏、甘肅省の調査を行った。この調査では、多様な貝食性オサムシ亜族と陸貝類が採集された。アオカブリモドキ、マンダラオサムシ *Acathaicus alexandrae*、カンスーカブリモドキ *Coptolabrus formosus*、ヒメカブリモドキ *Eccoctolabrus exiguus*、マンボウオサムシ、セダカモドキ *Cephalornis potanini* の他、陸貝食と思われる、ニセキンオサムシ亜属 *Pseudocranion* が複数種見られた。とくに陸貝の多様性が高かったのは、甘肅省文県付近で、巨頭型のマンボウオサムシ、狭頭型のセダカモドキ、大型のカンスーカブリモドキの 3 種が共存する場所である。この場所では、オナジマイ科の陸貝の種数が豊富で密度が高いが、殻の形態が著しく多様化しており、捕食者に対する異なる防御物質の進化の結果、そのような形態多様化が起こったものと

推察された。

2013年6月には、遼寧省での調査を行い、貝食性オサムシ亜族としては、アオカブリモドキ、ホソクビナガオサムシ *Acoptolabrus constricticollis* を採集した。比較的大型で餌となりそうな陸貝としては、カラフトマイマイ属 *Karafutohelix*、ウスカワマイマイモドキ *Chosenelix problematica* などと考えられる種が見られた。

一連の調査から、巨頭型のオサムシ亜族種が生息する場所は、オナジマイマイ科の中型サイズの陸貝が高密度で地表付近に生息する場所であることが分かった。それに対し、マンダラオサムシ、カブリモドキ類など巨頭化していない貝食性種は、森林を中心に広く生息していた。甘肅省でのオナジマイマイ科の殻形態の多様化は著しく、その系統進化的パターンに関して現在分子系統解析を行っている。

4-2. クビナガオサムシ亜属の系統進化と形態分化

2011年7月と2012年7月に、韓国の智異山を中心とした採集調査を行った。智異山は狭頭型のリーチクビナガオサムシ *Acoptolabrus leechi* と巨頭型のチリサンクビナガオサムシ *A. changeonleei* が共存する点で特異であるが、得られたサンプルは後者の幼虫のみであった。他の貝食性オサムシとしては、ヤンコウスキーカブリモドキ *Coptolabrus jankowskii*、アオカブリモドキが得られたが、貝食種を支えるはずの陸貝類はほとんど確認できなかった。

これまでに得られたサンプルに基づく系統解析の結果、本亜属はサハリン-北海道系統(カラフトクビナガオサムシ *A. lopatini*、オシマルリオサムシ *A. munakatai*、オオルリオサムシ *A. gehinii*)と、沿海州-朝鮮半島系統(シュレンククビナガオサムシ *A. schrenki*、ホソクビナガオサムシ *A. constricticollis*、オオズクビナガオサムシ *A. mirabilissimus*、リーチクビナガオサムシ、チリサンクビナガオサムシ)に大きく分化していることが明らかとなった。巨頭化は後者の系統で一度だけ生じたことが示された。また、同所的に分布するリーチクビナガオサムシとオオズクビナガオサムシ、チリサンクビナガオサムシの間で、ミトコンドリアの種間浸透を疑わせる結果が得られた。さらに、これまでクビナガオサムシ亜属に含まれるとされてきた *A. haeckeli* は、他の種からは系統的に遠縁であり、所属の再検討が必要であることがわかった。

4-3. モロッコにおけるクチボソオサムシと陸貝類

大西洋岸のカサブランカからアガディールの間の数カ所で、クチボソオサムシ

Cathoplius asperatus と陸貝の野外調査を行った。クチボソオサムシは、人家、畑の周辺、河口の砂地において、石下から見出された。同時に幼虫も観察され、冬期に繁殖するものと推測された。クチボソオサムシの生息する場所は陸貝の密度が高く、とくにマイマイ科 *Theba* 属の小型の種が、主な餌となっていると考えられた。*Theba pisana ampullaceal*、*Theba subdentata helicella*、*Theba solimae Sacchi* などは、クチボソオサムシが頭部を挿入して摂食するのにちょうどよい大きさである。

4-4. アルメニアの貝食性オサムシ亜族と陸貝類

アルメニア北西部から南東部(北緯41度~39.3度、東経43.7度~46.4度)にかけて縦断的に調査を行った。南東部のKhundzoreskでは、大型の貝食性種イボハダオサムシ *Procerus scabrosus* の生息地を訪れた。生息地には大型の *Helix lucorum* が高密度で生息しており、これを餌としているものと推定された。その他、貝食性のオサムシ亜族としては、シェヴォラヨロイオサムシ *Procrustes cheravolati*、ナナスジキンオサムシ *Megodontus septemcarinatus*、カレイトックリオサムシ *Lamprostus calleyi*、コブスジオサムシ亜属 *Sphodristocarabus* が見出された。これらの種は *Helix* 以外の小型の陸貝を利用して生息しているものと推測された。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

〔図書〕(計1件)

(1) 曾田貞滋(編著)、池田紘士・奥崎穰・小沼順二・雀部正毅・高見泰興・長太伸章(著)(2013)新オサムシ学-生態から進化まで。北隆館。

6. 研究組織

(1) 研究代表者

曾田 貞滋 (SOTA, Teiji)
京都大学大学院理学研究科・教授
研究者番号: 00192625

(2) 連携研究者

千葉 聡 (CHIBA, Satoshi)
東北大学東北アジア研究センター・教授
研究者番号: 10236812

高見 泰興 (TAKAMI, Yasuoki)
神戸大学・人間発達環境学研究科・准教授
研究者番号: 60432358

(3)研究協力者

森井悠太 (MORII, Yuta)
東北大学大学院生命科学研究科・博士後期
課程

林 成多 (HAYASHI, Masakazu)
ホシザキグリーン財団・主任研究員

リャン, ホンビン (LIANG, Hongbin)
中国科学院動物学研究所・准教授

カラギャン, ガヤネ (KARAGYAN, Gayane)
アルメニア科学アカデミー・研究員

秋山和俊 (AKIYAMA, Kazutoshi)
神戸大学発達科学部・学部生

金 重洛 (KIM, Jung-Lark)
大韓民国 Uiduk University・教授