



Phylogeography of the subfamily Scaphidiinae (Coleoptera, Staphylinidae) in Sulawesi, with its systematic revision

Ogawa, Ryo

(Degree)

博士（農学）

(Date of Degree)

2015-03-25

(Date of Publication)

2020-03-25

(Resource Type)

doctoral thesis

(Report Number)

甲第6345号

(URL)

<https://hdl.handle.net/20.500.14094/D1006345>

※ 当コンテンツは神戸大学の学術成果です。無断複製・不正使用等を禁じます。著作権法で認められている範囲内で、適切にご利用ください。



博士論文内容の要旨

氏 名 _____ 小川 遼

専攻・講座 _____ 生命機能科学専攻

論文題目（外国語の場合は、その和訳を併記すること。）

Phylogeography of the subfamily Scaphidiinae (Coleoptera,
Staphylinidae) in Sulawesi, with its systematic revision

インドネシア・スラウェシ産デオキノコムシ亜科（コウチュウ目、
ハネカクシ科）の系統地理学と分類学的検討

指導教員 _____ 前藤 薫

（氏名： 小川 遼 NO. 1）

ウオーレシアと呼ばれる東洋区からオーストラリア区への生物地理区移行帯の中心にあるインドネシア・スラウェシ島は、3つの大陸プレート（スダランド、フィリピン及びオーストラリア）によって形成されたことが明らかになっている（Hall 2002, Spakman & Hall 2010）。そのため本島は島内に複数の生物地理学的要素を持っており、生物系統地理学の観点から、非常に興味深い。本島の生物系統地理については、様々な生物群を対象とした研究が行われて来たが、無脊椎動物に関する研究例は少ない。本研究で対象としたデオキノコムシ亜科甲虫は、菌類との関連が深いことから森林環境に強く依存し、森林を乗せた大陸移動に伴う分布を示す可能性がある。そのため本亜科は、スラウェシ島の生物多様性の形成史を解明する上で極めて重要な分類群であると考えられる。そこで本研究では、3つの大陸プレート上にある3地域、すなわち北部、南部及び南東部スラウェシで得られた本亜科標本に基づいて形態形質による分類学的再検討を行うとともに、核 rRNA 28S 遺伝子及びミトコンドリア COI 遺伝子の部分領域の解析から本亜科の系統関係を推定した。さらに、主要属（もしくは属群）の分岐年代を推定して大陸の形成史から島内分布の起源を推測した。その結果、スラウェシ産本亜科の多様性は12属45種に達すること、そしてそれらは東洋区からの大陸移動に伴わない“分散分布”とオーストラリア区からの大陸移動に伴った“分断分布”の両起源によって形成されたことを明らかにした。

第1章 諸言

東洋区とオセアニア区の間にある移行帯はウオーレシアと呼ばれ、複数の生物地理学的起源に由来する生物が混在する地域である。ウオーレシアは3つの大陸プレート（スダランド、フィリピン及びオーストラリア）の衝突によって形成され、その中心にインドネシア・スラウェシ島が位置する。広く知られているように、A. R. Wallaceによってスラウェシ島とボルネオ島との間に生物地理境界（ウォーレス線）が提唱され、長らくそれが受け入れられてきた。スラウェシ島における生物系統地理の研究は、植物、魚類、哺乳動物等の広範な分類群について行われてきたが、無脊椎動物の研究例は少ない。陸上生物の分布には、大陸プレートの分裂と移動に伴う“分断分布（vicariance）”とプレートの移動に依らない“分散分布（dispersal）”の2つの起源が考えられる。スラウェシ島は、およそ8500万年前に始まる3つの大陸プレートの伸長と沈降、隆起によって形成された。およそ4500万年前にスラウェシ島の西部がスダランドから分断され、およそ2000万年前にはスラウェシ島の東部がパプアニューギニア辺縁部から分断された。これらの分断イベントによって、プレート上の生物は東洋区あるいはオーストラリア区の共通祖先から隔離されることになった。もしも東洋区あるいはオーストラリア区に分布する近縁群から分岐した年代が大陸の分断時期と一致していれば、大陸移動に伴う分断分布の可能性がある。それ

(氏名： 小川 遼 NO. 2)

に対して、分岐年代が分断時期よりも新しい場合は、大陸移動に伴わない分散分布と考えられる。ハネカクシ科に属するデオキノコムシ亜科は、菌類に依存した生活史をおくっており、菌類の育まれる安定した森林環境との関連性が深い。高標高地において翅の退化するグループが出現することからも、特定の森林環境に強く依存し、移動分散能力の弱い種が多いと考えられる。それらは大陸プレートの移動に伴って分布を変化させて来た可能性がある。一方で低標高地に分布する種・種群には、倒木等に付着した菌類とともに移動分散するものが多く、島内または島間の移動・分散によって種組成が形成された可能性が高い。つまり本亜科は、“分断分布”と“分散分布”の両方の観点からスラウェシ島の生物相の成立を理解するのに極めて適した昆虫群であると言える。本研究では、まずデオキノコムシ亜科の主要各属の単系統性を確かめるために核28S rRNA遺伝子の部分領域を解析し、その解析から単系統性の支持された分類群について、スラウェシ島と近隣諸島に産する種群の種間系統関係を推定するためにミトコンドリアCOI遺伝子の解析を行った。また、形態形質に基づく分類学的研究からも近縁種間の系統関係を類推した。さらに、大陸の分断時期とデオキノコムシ亜科が分化した時期の一致を検証するために、28S遺伝子の解析からその分岐年代を推定した。こうした系統地理学的解析の結果を踏まえて、スラウェシ島に産する本亜科の生物地理学的起源を考察した。

第2章 材料と方法

スラウェシ島で行った野外調査の調査地およびデオキノコムシ標本のサンプリング方法を記述した。野外調査で得られた標本のほかに、国内外の研究機関に収蔵されているタイプ標本を含む多数の標本を研究に用いた。形態形質の観察方法および用語、測定方法はOgawa & Löbl (2013)に準じたが、幾つか新たな形態用語を提唱し、形態計測の方法についても図示した。属間の系統解析は進化速度の遅い核28S遺伝子に基づいてペイズ法により、種間の系統解析は進化速度の速いミトコンドリアCOI遺伝子に基づいて最尤法により行った。デオキノコムシ亜科の分岐年代は、核28S遺伝子の系統解析の結果に化石データを重ねて、ペイズ法により推定した。

第3章 核28S遺伝子に基づくデオキノコムシ亜科の系統解析

核28S遺伝子に基づく属間の系統解析の結果、好白蟻性デオキノコムシ類、*Scaphicoma*属、*Scaphidium*属の3つのグループの単系統性が強く支持された。また、それぞれのグループの分岐年代を推定したところ、好白蟻性デオキノコムシ類はおよそ7800万年前、*Scaphicoma*属は2700万年前、*Scaphidium* 属はおよそ2500万年前と推定された。菌類を栽培するキノコシロアリ類に依存している好白蟻性デオキノコムシ類の分岐年代は、キノコシロアリ類の分岐した年代とよく一致しており、キノコシロアリ類の拡散に伴って分布を拡大してきたことが示唆された。

(氏名： 小川 遼 NO. 3)

第4章 スラウェシ産デオキノコムシ亜科の分類学的検討

これまでにスラウェシ島からは7属14種のデオキノコムシ亜科が記載・記録されていたが、形態形質に基づいて再検討したところ多くの属と種が発見され、既知種記録を大きく上回る12属45種に整理できた。それら全ての分類群を(再)記載し、同定のための検索表を作成した。

第5章 ミトコンドリアCOI遺伝子に基づく種間系統解析

核28S遺伝子によって単系統性が支持されたグループについて、ミトコンドリアCOI遺伝子を用いた種間系統解析を行い、形態形質の比較によって得られた知見もあわせて生物地理学的起源について考察した。

まず、*Scaphidium*属では、COI遺伝子に基づく系統解析及び形態形質の評価から、そのうちの2種がスマトラ島産の種ととりわけ近縁であることが分かった。また、形態形質の評価から多くの種が東洋区に分布する種と近縁であり、一部の種はオーストラリア区に産する種に近縁であることが示された。東洋区に起源を持つ種は、本属の分岐年代がスラウェシ島の一部がスーダランドプレートから分離した時期よりも新しいこと、及びその多くが本島の各地に広く分布することから本島への分布は“分散分布”によるものと考えた。これに対して、オーストラリア区に起源を持つ種は、本属の分岐年代が本島がオーストラリアプレートから分離した時期とほぼ一致すること、およびオーストラリアプレート上に位置する地域に分布が限定されていることから、“分断分布”による可能性が示唆された。

一方、好白蟻性デオキノコムシ類は、彼らが依存するキノコシロアリ類の分布限界がやはりスラウェシ島の東側にあることから、東洋区に起源することが示唆された。*Scaphicoma*属も、COI遺伝子に基づく系統解析及び形態形質の評価から東洋区に起源するものと考えられた。

第6章 総合考察

ミトコンドリアCOI遺伝子および形態形質に基づく近縁種間の系統解析から、スラウェシ島に産するデオキノコムシ亜科の多くは東洋区に、一部はオーストラリア区に起源することが判明した。さらに、本研究で推定されたデオキノコムシ亜科内の分岐年代と大陸の分断時期の不一致から、スラウェシ島に産するデオキノコムシ亜科の多くが近隣地域から移動・分散によってスラウェシ島に到達したものであることが示された。一方、*Scaphidium*属の一部の種は、オーストラリア区に起源しておりオーストラリアプレートに乗ってスラウェシ島にたどり着いた可能性がある。このように、スラウェシ島におけるデオキノコムシ亜科の多様性は、東洋区からの“分散分布”とオーストラリア区から“分断分布”の両起源によって形成されたものと結論づけた。

氏名	小川 遼		
論文 題目	Phylogeography of the subfamily Scaphidiinae (Coleoptera, Staphylinidae) in Sulawesi, with its systematic revision (インドネシア・スラウェシ産デオキノコムシ亜科(コウチュウ目、ハネカクシ科)の系統地理学と分類学的検討)		
審査委員	区 分	職 名	氏 名
	主 査	教授	前藤 薫
	副 査	教授	竹田 真木生
	副 査	准教授	杉浦 真治
	副 査		印
	副 査		印

要 旨

インドネシア・スラウェシ島は、ウォーレシアと呼ばれる東洋区からオーストラリア区への生物地理区移行帯の中心に位置しており、3つの大陸プレート（スダランド、フィリピン及びオーストラリア）の衝突によって形成されているため島内に複雑な生物地理学的要素を有している。生物多様性ホットスポットのひとつとして保全上きわめて重要な地域であるが、その一方で森林伐採やプランテーション開発などの農業活動も盛んな地域であり、適切なゾーニングを含めた持続的な保全管理計画が求められている。その為には生物系統地理学の観点から動植物相の形成史を理解する必要がある、すでに植物や脊椎動物については様々な生物群を対象とした系統地理学的研究が行われているが、無脊椎動物を対象とした研究例は少ない。そこで本研究では、真菌類との関係が深く、森林環境に強く依存しているために森林を乗せた大陸移動に伴う分布起源をもつ可能性があるデオキノコムシ亜科甲虫を対象として、スラウェシ島の生物系統地理学的な研究が行われている。本論文では、まず3つの陸塊上にある3地域、すなわち北部、南部及び南東部スラウェシから得られた本亜科標本に基づいて形態形質による分類学的再検討がなされている。さらに、核 rRNA 28S 遺伝子及びミトコンドリア COI 遺伝子の解析による系統推定が行なわれ、主要系統群については分岐年代が推定されて島内分布の起源が推測されている。その結果、スラウェシ産本亜科の多様性は 13 属 45 種に達し、高い固有種率を示すこと、そして東洋区からの大陸移動に伴わない“分散分布”とオーストラリア区からの大陸移動に伴う“分断分布”の両起源によって、その多様性が形成されたことが明らかにされている。

本学位論文は、以下の6章から構成されている。

第1章では、研究の背景と目的が述べられている。まずスラウェシ島の地史が概観され、その生物相の起源について大陸プレートの分裂と移動に伴う“分断分布 (vicariance)”とプレートの移動に依らない“分散分布 (dispersal)”の2つの分布起源の存在が述べられている。また、本研究で対象とされているハネカクシ科デオキノコムシ亜科の系統起源と生態的特性が詳述され、菌類の育まれる安定した森林環境に依存する一部のグループは大陸プレートの移動に伴って分布を変化させてきた“分断分布”の可能性があり、一方で倒木等に付着するグループは海流によって容易に移動するため“分散分布”の可能性のあることから、本亜科はスラウェシ島の生物多様性の形成を論ずるうえで重要な動物群であると指摘されている。

第2章では、本研究に用いた標本材料の収集方法、スラウェシ島に設定した調査地、形態形質の観察方法、系統解析に用いた分子種と解析の方法、分岐年代の推定方法等が詳細に記述されている。形態形質の観察方法、用語および測定方法は、自身の既存研究(Ogawa & Löbl 2013)に準じているが、幾つか新たな形態用語も提唱されている。属間の系統解析は進化速度の比較的遅い核 rRNA 28S 遺伝子に基づいてベイズ法によって行なわれ、種間の系統解析は進化速度の速いミトコンドリア COI 遺伝子に基づいて最尤法によって行なわれている。また、主要系統群の分岐年代は、核 28S 遺伝子の系統解析結果に既知の化石データを乗せてベイズ法によって推定されている。

氏名	小川 遼		
審査委員	区 分	職 名	氏 名
	主 査	教授	前藤 薫
	副 査	教授	竹田 真木生
	副 査	准教授	杉浦 真治
	副 査		印
	副 査		印

第3章では、核 28S 遺伝子に基づいてデオキノコムシ亜科主要群の系統解析が行なわれている。その結果、好白蟻性デオキノコムシ類、*Scaphicoma* 属、*Scaphidium* 属の3つのグループの単系統性が強く支持され、好白蟻性デオキノコムシ類は約 7800 万年前、*Scaphicoma* 属は約 2700 万年前、*Scaphidium* 属は約 2500 万年前にそれぞれ分化したものと推定されている。また、菌類を栽培するキノコシロアリ類に依存している好白蟻性デオキノコムシ類の推定分岐年代は、キノコシロアリ類が分化した年代とよく一致しており、好白蟻性デオキノコムシ類はキノコシロアリ類の拡散に伴って分布を拡大してきたことが示唆されている。

第4章では、スラウェシ産デオキノコムシ亜科全種の分類学的再検討が行なわれている。その結果、これまでスラウェシ島から記録されていた 7 属 14 種を大きく上回る、13 属 45 種のデオキノコムシ亜科 (*Scaphidium* Olivier (11 種)、*Cyparium* Erichson (1 種)、*Baeoceridium* Reitter (1 種)、*Termitoscapium* Löbl (1 種)、*Vituratella* Reitter (1 種)、*Scaphisoma* Leach (15 種)、*Birocera* Löbl (2 種)、*Bironium* Csiki (1 種)、*Baeocera* Erichson (3 種)、*Scaphobaeocera* Csiki (2 種)、*Scaphoxium* Löbl (1 種)、*Xotidium* Löbl (1 種)、*Scaphicoma* Motschulsky (5 種))を認めている。それら全ての分類群は(再)記載され、同定のための検索表が作成されている。

第5章では、第3章で行なった核 28S 遺伝子の解析によって単系統性が支持された主要なデオキノコムシ系統群について、スラウェシ島および周辺地域の種を対象としてミトコンドリア COI 遺伝子に基づく種間系統の解析が行なわれている。さらに、第4章で行なわれた形態形質の比較によって得られた知見と合わせて、それらの生物地理学的起源について考察がされている。

まず、*Scaphidium* 属では、COI 遺伝子に基づく系統解析と形態形質の評価から2種がスマトラ島に産する種群ととりわけ近縁であること、また形態形質による評価から他の多くの種も東洋区に分布する種と近縁であること、そして一部の種はオーストラリア区に産する種と近縁であることが明らかにされている。東洋区に起源をもつ種群は、本研究で推定されている本属の分岐年代がスラウェシ島の一部がスダランド・プレートから分離した時期よりも新しいこと、そして多くの種が本島の各地域に広く分布することから本島への分布は“分散分布”によるものと考えている。これに対して、オーストラリア区に起源を持つ種群は、その分岐年代がオーストラリア・プレートから本島が分離した時期とほぼ一致すること、および現在でもオーストラリア・プレート上に位置する山塊に分布域が限定されていることから、スラウェシ島への分布拡大は“分断分布”による可能性が大きいと示唆している。

一方、好白蟻性デオキノコムシ類と *Scaphicoma* 属は、COI 遺伝子に基づく系統解析および形態形質の評価からいずれも東洋区に起源するものと考えられた。なかでも好白蟻性デオキノコムシ類は、彼らが依存するキノコシロアリ類の分布限界がやはりスラウェシ島の東側にあることから、恐らくはアフリカ大陸に起源したものが東洋区を介してスラウェシ島にたどり着いたものと推察されている。

第6章では、スラウェシ島に産するデオキノコムシ亜科の多様性とその形成過程について総合的な考察が行なわれている。ミトコンドリア COI 遺伝子および形態形質に基づく近縁種間の系統解析から、スラウェシ島に産するデオキノコムシ亜科の多くは東洋区に起源するが、一部がオーストラリア区に起源すると考察されている。さらに、本研究によって推定されたデオキノコムシ亜科内の分岐年代と大陸の分断時期の不一致から、スラウェシ島に産するデオキノコムシ亜科の多くは東洋区から移動・分散によってスラウェシ島に到達したものであろうと論証されている。しかし、*Scaphidium* 属の一部については、本属の分岐年代がオーストラリア・プレートから分断時期とほぼ一致すること、およびオーストラリア区に近縁種をもっていることから、大陸プレートに乗ってスラウェシ島にたどり着いた可能性が強く示唆されている。このように、スラウェシ島におけるデオキノコムシ亜科の多様性は、東洋区からの“分散分布”とオーストラリア区から“分断分布”の両起源によって形成されたものと結論づけられている。

以上のように著者は本研究において、スラウェシ産デオキノコムシ亜科の多様性を解明し、あわせてその多様性の形成に東洋区からの“分散分布”とオーストラリア区から“分断分布”の両メカニズムが関わっていることを明らかにした。本研究はスラウェシ産の菌食甲虫相について、その系統地理学的起源を研究したものであり、生物多様性ホットスポットのひとつであるスラウェシ島の生物相の全貌解明とその保全に貢献する重要な知見を得たものとして価値ある集積であると認める。よって、学位申請者の小川 遼は、博士（農学）の学位を得る資格があると認める。