

同所的オオオサムシ亜属種間の体サイズ差の意味

資源分割よりも必要とされる生殖隔離

誌名	日本生態學會誌
ISSN	00215007
著者名	奥崎,穰 高見,泰興 曾田,貞滋
発行元	日本生態学会暫定事務局
巻/号	62巻2号
巻号補足	
掲載ページ	p. 275-285
発行年月	2012年7月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター

Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



特集 2 いま種間競争を問いなおす：繁殖干渉による挑戦

同所的オオオサムシ亜属種間の体サイズ差の意味： 資源分割よりも必要とされる生殖隔離

奥崎 穰^{1,*}・高見 泰興²・曾田 貞滋¹

¹ 京都大学大学院理学研究科生物科学専攻動物生態学研究室

² 神戸大学大学院人間発達環境学研究科進化生態学研究室

Reproductive isolation rather than resource partitioning: the ecological role of body size differences among closely related species in sympatry

Yutaka Okuzaki^{1,*}, Yasuoki Takami² and Teiji Sota¹

¹Department of Zoology, Graduate School of Science, Kyoto University,

²Graduate School of Human Development and Environment, Kobe University

要旨：生態的に似た複数の近縁種が共存するには、種間の資源競争あるいは繁殖干渉が緩和される必要がある。オオオサムシ科オオオサムシ亜属は、成虫期に多食性の捕食者であるが、幼虫期はミミズ専食である。またオスは異種のメスに対しても交尾行動を示す。彼らは分布域の大部分で2-3種が共存しており、同所的に分布する種間では体サイズが異なっている。この種間の体サイズ差は、幼虫期に捕食可能なミミズのサイズに応じた資源分割をもたらし、資源競争を緩和するかもしれない。また成虫期に異種間の交尾行動を機械的に妨げる生殖隔離として、繁殖干渉を緩和するかもしれない。この2つの仮説を、京都に分布するオオオサムシ亜属4種（山間部の大、中、小型の3種、平野部の大型1種）を用いて検証した。まず、4種の幼虫（1-3齢）に様々なサイズのミミズを与えた。その結果、すべての幼虫は、ミミズのサイズに関わらず捕食行動を示した。またミミズのサイズ増加に伴う捕食失敗は、小型種の1齢幼虫期でのみ観察された。したがって、種間の体サイズ差は資源分割に有効ではないと考えられた。次に、4種の成虫で16通りの雌雄ペアを作り、交尾行動（交尾意欲、マウント、交尾器の挿入、精包形成）を観察した。その結果、体サイズ差が大きい異種ペアでは、交尾意欲があっても交尾器が届かず、挿入ができないペアが多かった。すなわち、種間の体サイズ差による交尾前生殖隔離が成立しており、このことが体サイズ差の大きい近縁種の同所的分布を可能にしていると考えられた。一方、体サイズ差が小さい異種ペア（山間部の大、中型種と平野部の大型種のペア）では、大半のペアで交尾器の挿入が行われ、精包形成まで達成するペアも見られた。このことから、体サイズの似た種が同所的に分布しないのは、資源競争ではなく繁殖干渉のためであることが示唆された。

キーワード：オオオサムシ科、繁殖干渉、資源競争、Hutchinson 則

排他的な種間相互作用

生態的に似た種が共存することもあり、共存しないこともあるのはなぜか。この問いは古くから現在に至るまで生態学における代表的な研究テーマであり、これまで多種共存は様々な生物学的、非生物的要因から説明されて

きた。中でも、生態的に似た種間の排他的な相互作用は、彼らの共存を妨げる至近要因である。

異なる種が互いに個体数を減少させる相互作用には、密度依存型と頻度依存型の2タイプが考えられる。前者は2種の生態的ニッチ（餌や棲み場所）が重複しており、彼らの個体群密度が高い時に排他的な効果が強まるタイプである。後者は2種が同じ空間（特定の場所や生物個体）に集合し、異種との接触が高頻度になる時に排他的な効

2011年10月21日受付、2012年1月30日受理

*e-mail: yutaka@terra.zool.kyoro-u.ac.jp

果が強まることを想定している。簡単に言い換えると、前者は資源利用を介して間接的に、後者は他種の身体や行動に直接的に、負の影響を与えるのである。理論モデル上では、この2タイプの相互作用は異なる個体群動態をもたらす(Ribeiro and Spielman 1986; Kuno 1992)。そのため、生態的に似た種の共存は、どれくらい生態的ニッチが重複するかどうかだけでなく、どのように排他的なのかという点からも研究する必要がある。

そして、多種共存メカニズムに種間相互作用からアプローチするにあたり、好適な研究対象として近縁種が挙げられる。近縁種とは、種分化して間もない種のことであり、形態などに多少の違いはあるものの、食性や行動といった基本的生態に大きな違いがないことが多い。それゆえ、生態的ニッチの重複が大きいだけでなく、異種の異性個体に対して繁殖行動を示すことも珍しくない。すなわち、近縁種の共存は2種類の種間相互作用、「密度依存型の資源競争」と「頻度依存型の繁殖干渉」によって妨げられるのである。

資源競争とは、生物個体どうしが共通する資源の利用を介して、互いに負の影響を与え合う相互作用である。ある個体が資源を利用すると、別の個体はその資源を利用することができなくなる。資源を利用できなかった個体は、エネルギーと栄養を十分獲得できず、生存率と繁殖成功が低下してしまう。異なる種が同じ資源を利用し、資源の利用効率の個体差が種内よりも種間で大きい場合、種間で資源利用の優劣が生じる可能性がある。そして、資源の利用効率に優れる種と劣る種が同所的に長期間存在した場合、利用効率に劣る種は生存率と繁殖成功の低下から徐々に個体数が減少すると予想される。そして、利用効率に優れる種の個体数増加が制限されなければ、利用効率の劣る種はその場所からいなくなるだろう。これがいわゆる「競争排除」と言われる現象である(Gause 1934)。

一方の繁殖干渉は、ある種の個体が別種の個体の繁殖成功を直接的に低下させる種間相互作用である(Gröning and Hochkirch 2008)。近縁種どうしは外観、匂い、鳴き声が似ているため、それらが繁殖相手を選ぶ際の基準となっている場合、繁殖時に同種と異種の区別が完全でなく、異種の繁殖に参加しようとすることがある。このような繁殖干渉によるコストは、一連の繁殖プロセスの様々なステージで生じうる。例えば、雄が鳴き声で求愛を行う動物(カエルなど)では、鳴き声の似た別種が近くにいると、雌は同種の雄と異種の雄を区別できなくなることがある(Marshall et al. 2006)。これは配偶子接合前の繁殖干渉に該当する。また交尾中の繁殖干渉、すなわち種間

交尾が成立した場合、受精に至る確率が低いため配偶子(主に精子)は無駄になるうえ、そもそも異種個体との交尾は同種個体との正常な交尾を行う機会の損失を生む。さらに、異種間で雑種が形成されたとしても、その雑種個体の成体になるまでの生存率が低い、または成体になったとしても妊性が低いという接合後の繁殖干渉が、節足動物、脊椎動物といった幅広い分類群で報告されている。このように繁殖干渉のタイプは多様であるが、どのタイプにも共通するコストは、異種との繁殖に投資した時間、エネルギー、栄養、配偶子の浪費である。そのため、繁殖干渉のコストは一般に繁殖干渉後の繁殖プロセスが進行するほど大きくなる。そして、種間に繁殖干渉が生じたとき、より多くのコストを被った種は繁殖成功の低下から次世代の個体数が減少するため、世代を経ることではなくなるだろう。

このように、資源競争と繁殖干渉は、どちらも近縁種の個体群動態に負の影響をもたらす。しかし、この2種類の種間相互作用に対する関心の高まりは、生態学史上でだいぶ異なっている。奇しくも、競争理論の提唱(Gause 1934)と繁殖干渉の初報告(Faber 1929)は、どちらも1930年前後であった。しかし、生態学者達が先に注目したのは、圧倒的に資源競争だったのである。利用する資源が重複するという現象は、近縁種に限らず、系統的に大きく離れている種間でも確認される。そのため、資源競争は似た食性を示す全ての種の個体群動態に関わる相互作用として、古くから群集生態学のテーマとして研究されてきた。1950-80年代は、生態学における「競争」の時代と言っても過言ではない。

一方の繁殖干渉は、基本的に配偶者認識が不完全な種間、すなわち種分化して間もない近縁種間でしか発生しない。つまり、生物群集内に数多く存在する種間相互作用のうち、繁殖干渉はそのごく一部である。そのため、繁殖干渉による種の排除が1980年以降に数理モデルによって示唆されるまで、その重要性はあまり生態学者の間に浸透していなかった(Ribeiro and Spielman 1986; Kuno 1992)。しかし、2000年代に入って、その強力な排他性を実証した研究が増えてきたこともあり、繁殖干渉は近縁種共存のメカニズムを紐解く上で、最近注目されはじめている。

体サイズ差がもたらす資源分割と生殖隔離

資源競争と繁殖干渉が緩和されれば、種間相互作用による種の局所的絶滅は起こらず、近縁種は環境に応じた

個体数で共存するはずである。そして、資源競争と繁殖干渉は、それぞれ資源分割と生殖隔離によって緩和される。資源分割とは、種間で異なる資源を利用することである。近縁種間で食性が似ているとしても、それは完全に同じ資源を利用することと同義ではない。形態や行動に違いがある種間では、資源利用も異なるだろう。例えば、種子食の鳥類では、嘴のサイズに応じて利用する種子サイズが異なる (Diamond 1973)。このように、質的には同じでもサイズの異なる資源を種間で使い分けることで、食性の似た種間の資源競争は緩和され、競争排除は起こらないと考えられている。一方の生殖隔離とは、2つの個体群間で繁殖が起こらないメカニズムである。今日比較的広く受け入れられている生物学的種概念においては、互いに交配可能な集団で、他の集団から生殖的に隔離されているものを「種」と定義している (Mayr 1942; Coyne and Orr 2004)。ここで、交尾中や交尾後 (接合後) といった、より後の段階の生殖隔離は強く機能するが、交尾前 (あるいは交尾中) といった、より前の段階の生殖隔離があまり機能していない近縁種間で、繁殖干渉が起こるのである。もし、交尾前の生殖隔離により、繁殖干渉のコスト (繁殖への投資の損失) が大きくなる前に種間での繁殖行動の進行が止められれば、繁殖干渉による集団の排除は起こらないかもしれない。

それでは、資源分割や生殖隔離は、どのようにして近縁種間に生じるのだろうか。ここで注目すべき形質は、資源利用と繁殖行動の両方に関わる体サイズである。第一に、体サイズは利用する資源のサイズを左右する。身体が大きければ、摂餌器官 (顎や嘴) も大きくなり、堅い餌を噛み砕き、大きい餌を飲み込むことができる。また、多くの捕食者は摂餌器官を使って獲物を捕らえるため、体サイズが捕獲可能な餌サイズに大きく影響する。さらに、捕食者の場合、小さすぎる獲物は捕まえにくく、採餌効率が悪いので捕食対象にならないかもしれない。つまり、種間の体サイズ差は利用可能な餌サイズに種間差、すなわち資源分割を作り出す可能性がある。同時に、体サイズは配偶者認識および交尾器の結合にも関与する。動物の外部形態は、匂いや音声と同様に、同種個体および配偶者を識別する基準となる。体サイズは生物の外部形態の主要素であり、自身と似た体サイズの個体を配偶者として認識する行動が、多くの分類群で報告されている (Schluter and Nagel 1995)。また、特定の姿勢で交尾を行う動物の場合、雌雄の体サイズ差は交尾時に雌雄の交尾器の位置にずれを生み出し、雄交尾器が雌交尾器に挿入されるのを妨げる (Tanabe and Sota 2008)。近縁種間の

体サイズ差は、交尾前の生殖隔離としても機能しうるのである。

そして、これらの可能性を裏付けるように、同所的に分布する近縁種間には、しばしば一定の体サイズ差が確認される。つまり、体サイズの異なる種が同所的に、体サイズの似た種が異所的に分布するのである。この体サイズ差 (体サイズ比) は、Size ratio、あるいは発見者の名に因み、Hutchinson 則と呼ばれている (Hutchinson 1959)。ところが、この Hutchinson 則は近縁種間だけでなく、系統関係のない食性の似た種間にも確認される。さらに、その発見は多種共存メカニズムを資源競争から説明しようとする研究が盛んだった 1950 年代だったのである。そのため、体サイズと分布に関する生態学的研究では、伝統的に体サイズと資源利用の関係だけが注目されてきた。しかし、近縁種のように、系統関係が近く、種間での繁殖行動が起こりやすいグループでは、体サイズと繁殖干渉の関係も無視することはできない。これまで、両方の可能性を試して結論が得られた研究はほとんどなかった。果たして、近縁種間の体サイズ差は、資源分割と生殖隔離の両方をもたらしているのだろうか。それとも、片方だけであろうか。その明瞭な答えは日本のオサムシから得られたのである。

Hutchinson 則を示すオサムシ

オオオサムシ亜属 (genus *Carabus*, subgenus *Ohomopterus*) は、15 種から構成され、日本列島で最もポピュラーな森林性のオサムシのグループである。本亜属は日本列島内で体サイズ分化を繰り返して種分化してきたため、平均体長の種間変異は大きい (19 mm から 35 mm)。また、北海道から鹿児島まで日本列島全体に分布しており、北海道や一部の離島を除き、通常 2-3 種が同所的に共存している。そして、オオオサムシ亜属の分布パターンには「同所的な種は体サイズが異なる」という Hutchinson 則が確認されている (Sota et al. 2000a)。

これまで Hutchinson 則が確認されている分類群の多くでは、体サイズの似た種が海などの明確な地理的障壁で隔てられた状態で異所的に分布していた (Case et al. 1983; Losos 1990)。このような場合、その分布パターンが、種間相互作用による一方の種の排除ではなく、偶然の移入と定着によって形成された、あるいは場所ごとの環境の違いによって形成されている可能性もある。しかし、オオオサムシ亜属の場合は、山の中で明確な環境の変化がないにも関わらず、あるいは山地から平地への緩やか

な標高勾配の途中で、一定の境界を越えるとある種がいなくなり、そして体サイズのよく似た別種が現れるのである (Kubota and Sota 1998)。種が入れ替わる境界域では、それらの2種が同じ場所で採集される。すなわち、体サイズの似た種は、異所的というよりも側所的に分布するのである。このような側所的分布は、体サイズの似た2種がお互いの分布域へ移動分散することは可能であるが、そこでは排他的な種間相互作用 (資源競争あるいは繁殖干渉) によって互いに個体群を維持できないことから形成されていると考えられる。そして、体サイズの異なる種は、体サイズ差が資源分割あるいは生殖隔離として機能するために、同所的に分布できるのだろう。

では、オオオサムシ亜属において体サイズ差による資源分割と生殖隔離は、いつ、どのようにして生じるのだろうか。

オオオサムシ亜属は落葉に覆われた林床を徘徊し、成虫期にはミミズなどの小動物を中心に多様な餌を利用するが、幼虫期にはフトミミズ科のミミズのみを餌としている (Sota 1985)。そのため、餌資源を巡る種間競争は、餌メニューの豊富な成虫期よりも、ミミズ専食である幼虫期に起こりやすいと考えられる。孵化したばかりのミミズはオオオサムシ亜属の幼虫よりも小さいが、成長するにつれはるかに大きくなる。幼虫は釣り針状の大顎で自分よりも大きなミミズに噛みつき、ミミズが暴れるのを止めるまでしがみつき続ける。捕食はミミズが動かなくなってから行われる。ミミズの抵抗が止んだ時点でミミズに明瞭な外傷がないため、幼虫は噛みつきながら毒をミミズの体内に送り込んでいると推測される。この捕食過程で、幼虫は捕獲可能なサイズのミミズにのみ噛みつこうとするかもしれない。さらに、幼虫がミミズに噛みついたとしても、自身の体サイズに適したサイズのミミズしか捕食できない可能性もある。つまり、種間の体サイズ差によって、幼虫期に利用する餌サイズに応じた資源分割が生じるかもしれない。

一方、オオオサムシ亜属は、さまざまな種間で交尾行動を示し、時には雑種を形成することが知られている (Kubota and Sota 1998; Nagata et al. 2007)。つまり、野外において、オオオサムシ亜属種間に繁殖干渉は間違いなく生じているのである。オオオサムシの交尾は、雄が雌の背中に馬乗り (マウント) になった状態で行われる (Takami 2002)。このとき、雄は脚で雌の腹部を強固に掴む。このマウント姿勢が完了してから、雄は腹節末から交尾器 (挿入器) を体外に出し、雌の腹節末にある雌交尾器 (膣) に挿入する。そのとき、もし雌雄で体サイズが著しく異

なると、雄は雌に正確にマウントできないかもしれない。また、マウントできたとしても、雄交尾器が雌交尾器に届かないために、交尾が成立しないだろう。つまり、種間の体サイズ差は、機械的な交尾前生殖隔離として機能するかもしれない。

そこで私たちは、同所的、側所的に分布する京都市左京区北白川周辺のオオオサムシ亜属4種を用いて、体サイズが幼虫期の資源利用と成虫期の種間交尾行動に与える影響を行動実験から明らかにした (Okuzaki et al. 2010)。北白川周辺では、山地にヤマトオサムシ (*Carabus yamato*)、マヤサンオサムシ (*C. maiyasanus*)、オオオサムシ (*C. dehaanii*) の3種 (以下ヤマト、マヤサン、オオオサ) が分布し、盆地の平地と丘陵にヤコンオサムシ (*C. yaconinus*) (以下ヤコン) が分布している。分布の境界は不明瞭で、稀にヤコンが山すそで山地性の種とともに採集されることもある。4種を体サイズの小さい方から順に並べると、ヤマト、マヤサン、ヤコン、オオオサとなる (図1)。そして、山地の調査地として比叡山山系の瓜生山を、平野の調査地として京都大学のすぐ東にある吉田山を選定した (図2)。この2地点は1 kmほどしか離れていないが、瓜生山にはヤマト、マヤサン、オオオサの3種が、吉田山にはヤコン1種が分布する。

幼虫期の資源分割

まず、幼虫期に体サイズに応じた資源利用があるのかを調べるため、野外個体の産卵から得られた4種の幼虫 (1齢、2齢、3齢幼虫) の各個体に9 mg から6 gの間のミミズ1個体を与えて、その捕食行動を観察した。観察は、野外を想定して、土を敷いた容器の中で行った。

まず、どの幼虫個体も与えられたミミズの体サイズにかかわらず、捕食行動 (噛みつき) を示した。どうやら、オオオサムシ亜属の幼虫は、餌を視覚で認識しているわけではないようである。この見境のない捕食行動はミミズの餌である落葉の豊富な林床での彼らの生活を考えれば、当然のことかもしれない。捕食行動を観察していると、幼虫はミミズと接触してもすぐに噛みつかず、わざわざミミズの腹面に潜ってから噛みつくことがあった。幼虫の大顎は、成虫と異なり、若干上を向いている。幼虫は落葉下に隠れていて、落葉内を移動するミミズに下から襲いかかるのだろう。幼虫がミミズを捕食するとき、落葉によって視覚が遮られているため、匂いや接触刺激でしかミミズを認識できないと考えられる。

次に、ほぼ全ての幼虫がミミズのサイズ (太さ) に関

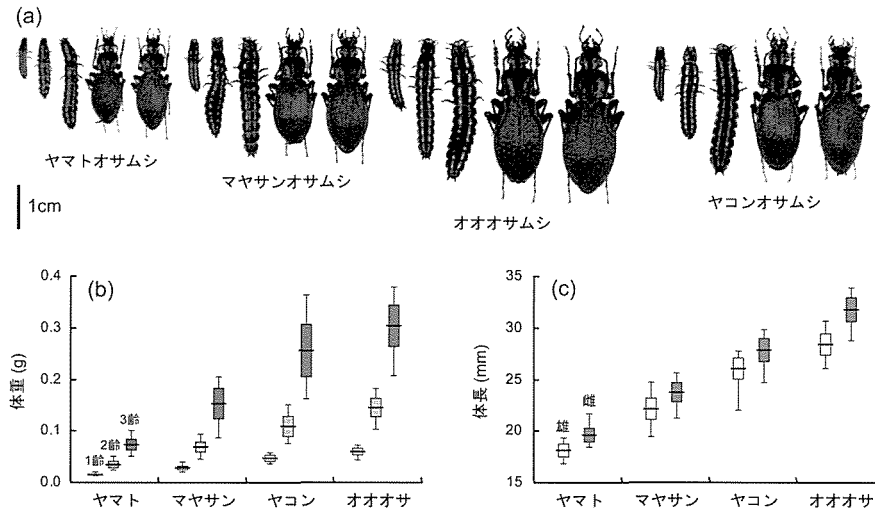


図1. 京都に分布する4種のオオオサムシ亜属。

(a) 各種の1齢、2齢、3齢幼虫と雌雄(左から)。(b) 幼虫の体重。(c) 成虫の体長。太線が平均値、長方形が標準偏差、細線が最小値と最大値を表す。

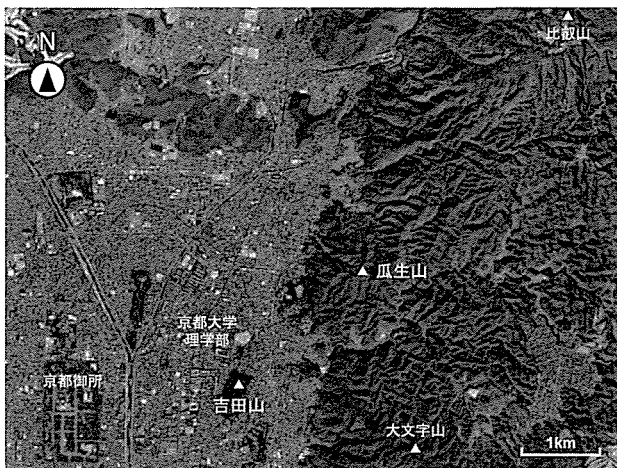


図2. 調査地(航空写真は google map より引用した)。



図3. ミミズを捕食するヤコンオサムシの2齢幼虫。

幼虫の釣り針状の大顎が、ミミズの表皮に食い込んでいる(被写体は菅原悠氏の提供による)。

係なく、ミミズに噛みつくことができた。噛みつきの失敗は、小型種であるヤマトの1齢幼虫が大きいミミズ(体重4.7g)に噛みつけなかった1例だけだったのである。つまり、餌があまりに大きくない限り、幼虫期の体サイズ差は噛みつくという機能に種間差をもたらさないことが明らかとなった。幼虫の捕食行動を観察してみると、幼虫は釣り針状の大顎をミミズの表皮に突き刺すことで、顎幅よりもはるかに太いミミズにも噛みついていく(図3)。この釣り針状の大顎は、オオオサムシ亜属がミミズ食に特化する過程で進化した形態と考えられる。

幼虫に噛みつかれたミミズはすぐさま、身体を激しくねじり、抵抗した。幼虫の捕食失敗の54%(28例中15例)

は、この噛みつき直後のミミズの抵抗が原因であった。残りの捕食失敗の原因は、ミミズの粘液だった。ミミズは幼虫に噛みつかれると、暴れながら、その背中にある背孔から粘液を排出した。暴れるミミズに噛みつき続けることができた幼虫は、この粘液により、1分もしないうちの土まみれになったのである。この土団子状態では、幼虫自身が重くなるうえ、地面との摩擦も大きくなるだろう。呼吸もできなくなるかもしれない。そして、ミミズに噛みついていられなくなった幼虫は、暴れるミミズから土団子のまま引きはがされたのである(なぜか粘液

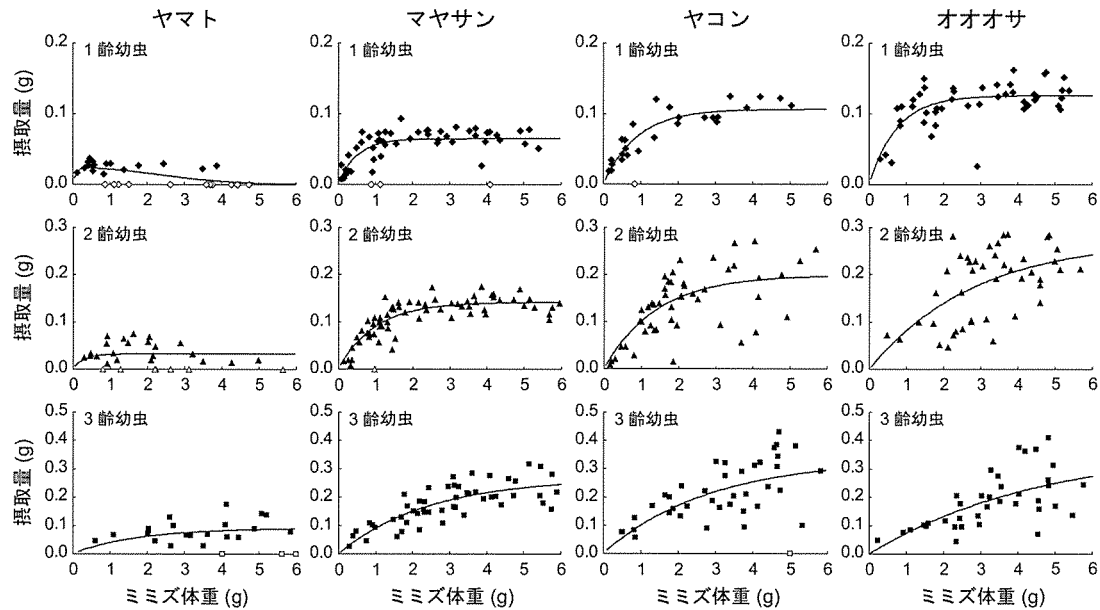


図4. 幼虫の摂取量の期待値。

黒点はミミズを摂食できた個体、白点は摂取量が0であった個体を表す。曲線は、攻撃率と捕食成功率と摂取量の積、すなわち摂取量の期待値を表す。攻撃率（噛みつき行動の有無）と捕食成功率（捕食の可否）はロジスティック曲線に、摂取量は餌サイズの増加に伴い摂取量が平衡に近づいていく曲線（ $Y=a(1-\exp(-bX))$, a と b は定数）に当てはめた。結果として、全ての幼虫個体は噛みつき行動を示し、かつミミズの体重増加に伴う捕食成功率の低下はヤマトの1齢幼虫でのみ観察された。つまり、黒点と白点はそれぞれ捕食に成功した個体と失敗した個体を表し、ヤマトの1齢幼虫以外は攻撃率と捕食成功率は100%と推定され、曲線は摂取可能量のみを表す。

はミミズ本体には粘着しない）。粘液で引きはがされた幼虫の中には、粘液から脱出できず、死亡してしまう個体もいた。

しかし、これらの噛みつき成功後の捕食失敗は、実験に用いた全個体の5%（516試行中27回）でしか観察されず、またそれらの多くは最も体サイズの小さいヤマトの1齢幼虫が特に大きいミミズ（体重4g以上）を捕食するときに生じただけであった。つまり、ほとんどの幼虫（95%）は、土まみれになりながらも、体格差をものともせず、ミミズに噛みつき続け、最終的には無抵抗になったミミズを食べ始めたのである（図4）。これらの結果は、オオオサムシ亜属の幼虫は体サイズに応じた捕食行動を取らず、また体サイズは利用する餌サイズの制約とはならないことを示した。つまり、体サイズ差による資源分割は起こらないのである。

成虫期の生殖隔離

つぎに、成虫の体サイズ差が種間交尾を回避するのに役立っているかどうかを調べるために、4種で合計16通

りの同種・異種の雌雄ペア（ヤマト雄×マヤサン雌9ペア、マヤサン雄×ヤマト雌11ペア、その他の組み合わせ10ペアずつ）を作り、交尾行動を観察した。その結果、雄は異種雌に対して頻繁に交尾行動を示した（図5）。すなわち、オオオサムシ亜属において、配偶者認識は非常に不完全であり、繁殖干渉は普通に生じる種間相互作用なのである。

オサムシの交尾行動は、配偶者認識、マウント、雄交尾器の挿入、精包形成の順に、雄主導のもとに進行する。同種の雌雄ペアでは、当然のことながら、高確率（60-100%：4種まとめると80%）で精包形成まで完了した（図5）。

異種の雌雄ペアでは、雌雄に大きな体サイズ差がある場合（ヤマト×ヤコン、ヤマト×オオオサ、マヤサン×オオオサ）、交尾行動すら起きない（配偶者として認識しない）か、あるいは交尾行動が始まってマウントや雄交尾器の挿入は成功しなかった（図6）。一般に昆虫は化学物質（匂い）で配偶者認識を行うが、今回の実験から、オサムシの雄は視覚（体サイズ）でも配偶者を識別していることが示唆された（図6a）。また意外なことに、雄

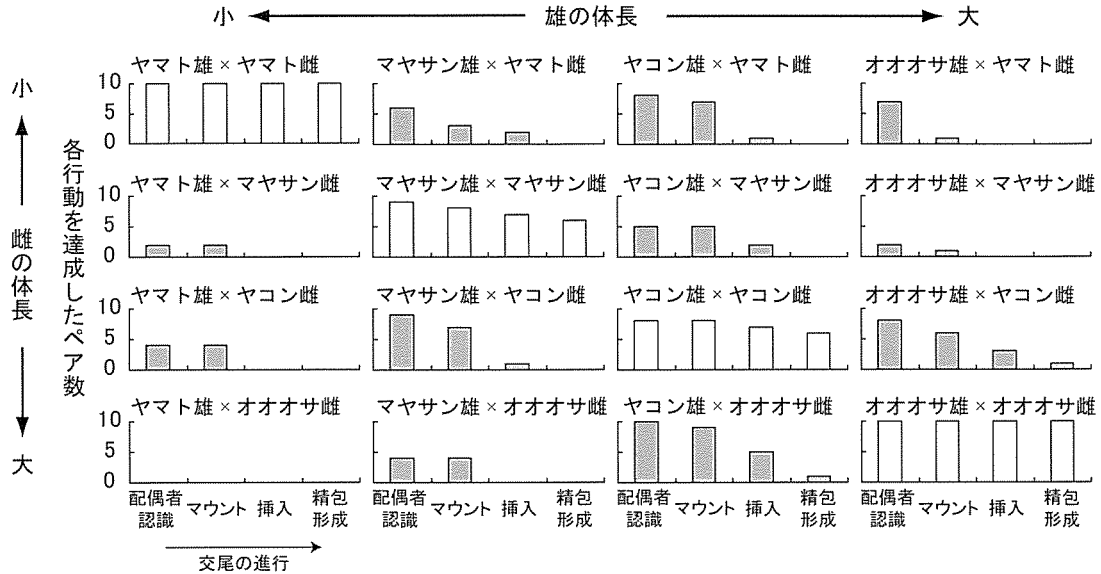


図5. 4種雌雄の組み合わせごとの交尾行動の成功数。

同種の組み合わせは白い棒グラフで、異種の組み合わせは灰色の棒グラフで表す。雌雄ペアは組み合わせごとに10ペアずつ用意した。

は小さいメスへのマウントは不得意であった(図6b)。ヤマトやマヤサンの雄は、自身より大きい異種の雌にほぼ確実にマウントできたが、ヤコンやオオオサの雄が、自身より小さい異種の雌にマウントしようとする、雄は雌を上手く捕まえることができなかった。どうやら、オサムシの雄は、脚で雌を掴むだけではなく、脚と身体の腹面でしっかり雌を抱え込まなければ、マウントできないようである。そして、体サイズが大きく異なる雌雄でマウントまでできた場合、雌雄の交尾器の位置が離れすぎており、雄がどんなに頑張っても、雄交尾器は雌交尾器に届かず、交尾には至らなかった(図7a)。

逆に、体サイズ差の小さい種間の雌雄ペア(ヤマト×マヤサン、マヤサン×ヤコン、ヤコン×オオオサ)では、雄は頻繁に雌を配偶者と認識し、しかも雄交尾器の挿入が成功した(図7b)。特に、ヤコンとオオオサの組み合わせでは、80-100%の雌雄ペアで雄は異種雌を配偶者と認識し、30-50%のペアで雄交尾器が挿入され、さらに10%のペアで精包形成が確認された(図5)。この組み合わせで精包形成まで完了したのは、体サイズが適合しているだけではなく、交尾器形態の違いが小さいことも関係していると考えられる。オオオサムシ亜属の雌雄の交尾器には、それぞれ交尾片と陰盲嚢という構造があり、精包形成は交尾片が陰盲嚢に収まった状態で行われる(Takami 2002)。交尾片と陰盲嚢は、種特異的な形態をしており、今回実験に用いた4種のうち、マヤサンは他の

3種と形態とサイズが大きく異なる(Sota and Nagata 2008)。しかし、ヤコンとオオオサの間では形態とサイズの違いが極端ではないために、低い確率ながら精包形成が可能だったと考えられる。

これらの結果から、オオオサムシ亜属における繁殖干渉は、繁殖ステージ順に、同種との交尾機会の減少、配偶子の損失、交尾器の損傷の3タイプが考えられる。一般に、お互いに交尾行動を示す2種は、同種の異性個体との繁殖に費やす分の時間とエネルギーの損失を被る。しかし、生涯に多数の異性個体と交尾し、子育ても行わないオサムシにとって、異種個体との交尾行動による繁殖成功の低下は、その後に同種個体と無事に交尾できれば、十分に埋め合わせできる可能性がある。

一方、精包形成が可能な種間や交尾器形態の異なる種間での交尾は、実質的なコストを生み出すだろう。まず、精包形成が可能な種間での交尾は、配偶子の損失をもたらす。オオオサムシ亜属では雑種形成が報告されているが、異種の精子での卵の受精率は高くない(Takami et al. 2007; Sota et al. 2000b)。そのため、ヤコンとオオオサの種間交尾で見られたように、雄が異種雌へ受精(精包形成)した場合、その精包や精子は無駄になる。雄は短期間で無尽蔵に精子を生産できるわけではないため、異種間での精包形成は主に雄にとってのコストとなる。さらに、異種雄により雌交尾器内に形成された精包は、その後の交尾での同種雄による精包形成を物理的に阻害すること

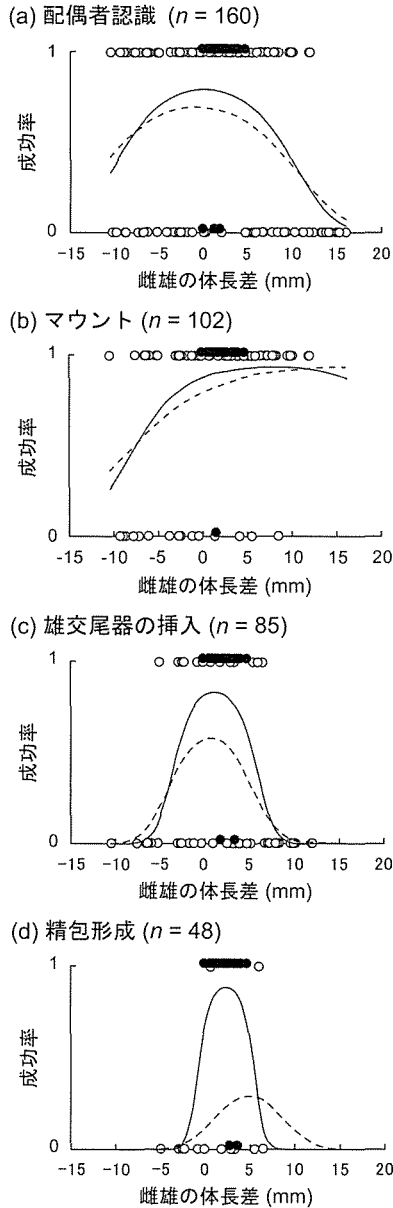


図6. 雌雄の体長差に応じた交尾行動の成功率。

黒点と白点は、それぞれ同種と異種の雌雄ペアの交尾行動の成功あるいは失敗を表す。実線と点線は、それぞれ全ての雌雄ペアと異種の雌雄ペアにおける交尾行動の成功率（2次ロジスティック曲線）を表す。

で、雌にもコストをもたらすかもしれない。もちろん、低確率とは言え、雌が異種の精子で生存能力あるいは妊娠の低い雑種個体を産んだ場合は、雌にも配偶子（卵）の損失というコストが発生するだろう。

さらに、オオオサムシ亜属特有の繁殖干渉のコストとして、雌雄交尾器、すなわち交尾片と膈盲嚢の損傷が挙げられる。前述したように、交尾片と膈盲嚢のサイズと

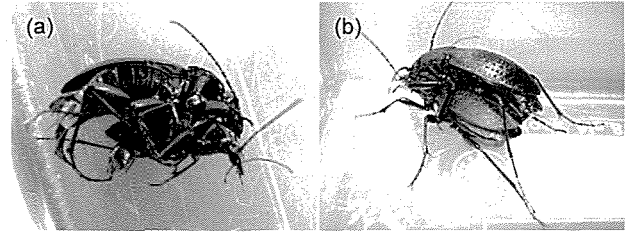


図7. オオオサムシ亜属の種間交尾行動。

(a) マヤサン雄とヤマト雌の交尾。雄の交尾器は、雌の交尾器に届かない（雌雄の体長差6.2 mm）。(b) オオオサ雄とヤコン雌の交尾。雄の交尾器は、雌の交尾器に挿入されている（雌雄の体長差0.5 mm）。

形態は、種ごとに著しく異なる（Sota and Nagata 2008）。そのため、交尾器形態の異なる種間で交尾をすると、交尾片が折れたり、膈盲嚢が破れることがある（Sota and Kubota 1998）。こうなるとその後の同種個体との交尾や授精が難しくなるうえ、雌雄の交尾器の結合が解けなくなったり、最悪雌が死亡することもある。今回の京都の4種を用いた実験では、交尾器の損傷は確認されなかったが、これは交尾回数が1回だったためだと考えられる。もし、野外で何回も種間交尾が起きた場合、交尾器形態の異なる種間（例えばマヤサンとヤコン）には、交尾器の損傷という大きな繁殖干渉のコストが生じる可能性が高い。

まとめると、種間交尾は、体サイズの似た種間（山地性の3種と平地性のヤコンの間）で頻繁に起こり、体サイズの異なる種間（山地性の3種間）では起こりにくかった。そして、オオオサムシ亜属において、繁殖干渉は種間交尾（雄交尾器の挿入）以降に大きな繁殖成功のコストをもたらすと考えられる。つまり、種間の体サイズ差は、種間交尾の進行をできるだけ初期の段階で機械的に停止させ、繁殖干渉の被害の拡大を最小限に抑える生殖隔離として機能していたのである。

資源分割と生殖隔離の相対的重要性

今回行った2つの行動実験の結果から、オオオサムシ亜属の同所的・側所的分布を決めている種間相互作用は、幼虫期の資源競争ではなく成虫期の繁殖干渉であることが示唆された。体サイズの似た種どうしは、分布の境界域で強力な繁殖干渉により個体群を維持できないために異所的（側所的）に分布しており、体サイズが十分異なる種どうしは繁殖干渉の被害が小さいために同所的に分布できるのであろう。

また、今回の研究から得られた重要な結論は、交尾前生殖隔離が不完全な近縁種の共存において、資源分割よりも生殖隔離の方が重要であるということである。言い換えれば、繁殖干渉は資源競争よりも個体群動態に強い影響力を持つということを意味する。現在までに、資源競争と繁殖干渉の個体群動態への影響を同時に検証した研究がいくつかの分類群で行われているが、いずれの場合も資源競争よりも繁殖干渉が近縁種間の共存を妨げるという結果が得られている (Dame and Petren 2006; Kishi et al. 2009)。

このように異なる分類群での実証研究の結論が一致する理由は、資源競争と繁殖干渉の本質的特性を考えると理解できる。資源競争の強さは、資源の総量とそれを利用する複数種の総個体数によって決定される (密度依存型)。つまり、資源競争は、消費者の需要に対して資源の供給が不足しているときにのみ生じるのである。しかし、野外では消費者の個体数増加は、頻度依存的捕食や物理的攪乱などによって、常に制限されうる状態にある。

一方、繁殖干渉の強さは、それぞれの近縁種の相対的個体数で決定される (頻度依存型)。繁殖干渉では、他の近縁種の個体との接触、あるいは他種の繁殖シグナルの受信がコストを生み出す。2 種間で繁殖干渉のコストが等しい場合、他種個体と接触する機会の多い個体がより多くの繁殖成功の低下を被るはずである。例えば、2 種が分布を接する地域で、一方の種の少数の個体が相手の種の個体が多数いる場所に侵入した場合、侵入した種の個体は遭遇する個体の多くが異種の個体となるため、より大きい繁殖干渉の被害を受けることになる。オオオサムシ亜属に見られる側所的分布は、繁殖干渉による侵入種の排除が隣り合う種の個体群の間で相互に起こることによって維持されていると推測される。

つまり、資源競争は生物的、非生物的要因によりその効果が弱められるのに対し、繁殖干渉は複数の近縁種が存在する限り、片方あるいは両方の種がいなくなるまで続いてしまう。さらに、資源競争はいつ生じるかわからないが、繁殖干渉は繁殖期に生じるため、ほとんどの成熟個体が経験する。つまり、資源競争よりも繁殖干渉のほうが、近縁種が同所的に共存する上で脅威となるのである。同所的なオオオサムシ亜属種間の体サイズ差が資源分割をもたらさず、生殖隔離として機能していたのも、資源競争の軽減よりも、繁殖干渉の緩和が近縁種共存の必要条件であることを裏付けている。

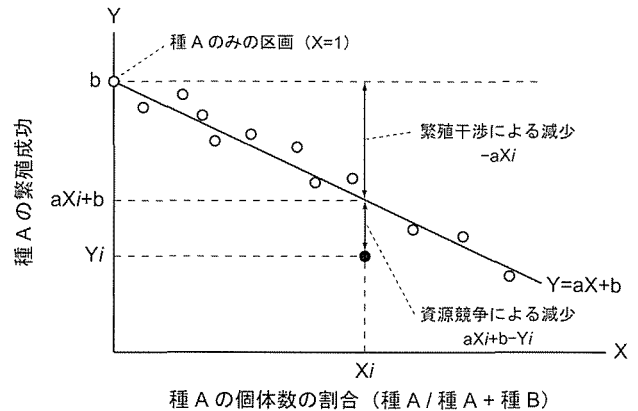


図 8. 資源競争と繁殖干渉の相対的評価方法。
白点は種 A と種 B の個体数の比率を変化させた実験区画での種 A の繁殖成功、黒点は自然条件下での種 A の繁殖成功を表す。

さらなる展開：資源競争と繁殖干渉の評価

今回の研究は、資源分割よりも生殖隔離のほうが近縁種共存に重要であることを示した例ではあるが、資源競争と繁殖干渉、それぞれの強さを評価したものではない。繁殖干渉の重要性を量的に示すためには、自然条件下で繁殖干渉が資源競争よりも個体群動態に大きな負の影響をもたらすことを示す必要がある。しかし、野外群集における資源競争と繁殖干渉の定量的評価は、資源競争の決定要因である餌生物群集の時間的変化により困難なものになっている。

そこで、私たちは、実験的にその強さを操作しやすい繁殖干渉の影響を基準として、野外において資源競争と繁殖干渉の個体数への影響を同時に評価する方法を提案したい。ここでは、種 A と種 B が互いに資源競争と繁殖干渉をすることを前提として、便宜的に種 A における資源競争と繁殖干渉の影響を評価する。そのために、「資源競争がない状況での繁殖干渉の個体群動態への影響の評価」と「自然条件下での 2 種の個体数推定」を行う (図 8)。

まず、餌資源が十分にあり、種 A と種 B の個体数の比率が段階的に異なる実験区画 (資源競争なし、繁殖干渉あり) を用意する。その中には、種 A のみの区画 (資源競争なし、繁殖干渉なし) を含めておく。そして、これらの区画で 2 種を飼育し、飼育開始時の 2 種の比率と種 A の繁殖成功 (次世代の個体数) の回帰式を求める。種 A の繁殖成功は、種 B の割合の増加、すなわち繁殖干渉の頻度の増加に伴い、減少すると予想される。次に、標識再捕法などで、自然条件 (資源競争あり、繁殖干渉あり) における 2 種の個体数を、2 世代以上継続して推定する。

そして、自然条件下での種 A の繁殖成功は、2 種の比率が自然条件下と等しい実験区画の種 A の繁殖成功よりも、資源競争の分だけ低下していると予測される。

このようにして、2 種の個体数の比率から繁殖干渉の影響が、自然条件下での繁殖成功の低下から繁殖干渉の影響を差し引くことで資源競争の影響が、次世代の個体数を共通単位として定量的に評価される。労力は必要とされるが、動的な生物群集において、繁殖干渉が近縁種の個体群動態に安定した負の影響をもたらしていることを示すことができるはずである。

ただし、この評価方法の問題点として、資源競争のうち、種内競争と種間競争の影響を区別し、定量的に評価できないことが挙げられる。しかし、やはり、複数世代にわたり個体群動態を観察し、自然条件下での 2 種の個体数の比率の変化と資源競争による繁殖成功の低下の関係を調べることで、この問題点はある程度克服されるだろう。種 A の種内競争が種間競争よりも強い場合、自然条件下での種 A の資源競争による繁殖成功の低下は、種 A の個体数が相対的に多い時に大きくなるだろう。逆に、もし種間競争が種 A の種内競争よりも強い場合（種 B が種 A よりも資源利用効率が高い場合）、種 A の資源競争による繁殖成功の低下は、種 B の個体数が相対的に多い時に大きくなると予想される。このようにして、種内競争と種間競争の影響は相対的に評価することは可能であろう。

最後に、これまで Hutchinson 則に限らず、生態的に似た種の分布と形質に見られるパターン（形質置換など）は、資源競争とそれを減少させる要因に焦点を当てて研究されてきた。しかし、同じ資源を利用する種間に資源競争が検出されないことは珍しくない（Schoener 1983 ; Connell 1983）。この場合は、前述したように、資源競争は何らかの生物的、非生物的要因（捕食圧や物理環境など）によって制限されている可能性が高く、排他的な種の共存は資源競争からは説明困難である。一方、今回の結果からも示されたように、系統的に近縁な種間には、資源競争以上に排他的な繁殖干渉が生じうる。もしかしたら、これまで資源競争では説明がつかなかった近縁種の共存メカニズムは、繁殖干渉とそれを緩和させる要因によって説明されるかもしれない。特に、体サイズのように資源利用と繁殖行動の両方に関係する形質の場合、たとえ近縁種の分布とその形質に見られるパターンがすでに資源競争（資源分割）から説明されていたとしても、改めて繁殖干渉（生殖隔離）の視点から調査する必要があるだろう。

謝 辞

まず、今回の特集を企画し、執筆の機会を与えてくださった鈴木紀之氏に深く感謝申し上げます。また、本研究は、長太伸章氏、竹内勇一氏、柿岡諒氏、堀道雄教授を始めとする京都大学動物生態学研究室の皆様の多くの御助力のもとに完成した。この場を借りて、厚く御礼申し上げます。本研究の一部は、京都大学グローバル COE プログラムの支援のもとに行われた。

引 用 文 献

- Case TJ, Faaborg J, Sidell R (1983) The role of body size in the assembly of West Indian bird communities. *Evolution*, 37:1062-1074
- Connell JH (1983) On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *The American Naturalist*, 122:661-696
- Coyne JA, Orr HA (2004) Speciation. Sinauer Associates, Sunderland, MA
- Dame EA, Petren K (2006) Behavioural mechanisms of invasion and displacement in Pacific island geckos (*Hemidactylus*). *Animal Behavior*, 71:1165-1173
- Diamond JM (1973) Distributional ecology of New Guinea birds. *Science*, 179:759-769
- *Faber A (1929) Die Lautäußerungen der Orthopteren (Lauterzeugung, Lautabwandlung und deren biologische Bedeutung sowie Tonapparat der Geradflügler). Vergleichende Untersuchungen I. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, 13:745-803
- Gause GE (1934) The Struggle for Existence. Williams & Wilkins, Baltimore
- Gröning J, Hochkirch A (2008) Reproductive interference between animal species. *The Quarterly Review of Biology*, 83:257-282
- Hutchinson GE (1959) Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, 93:145-159
- Kishi S, Nishida T, Tsubaki Y (2009) Reproductive interference determines persistence and exclusion in species interactions. *Journal of Animal Ecology*, 78:1043-1049
- 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
- Kuno E (1992) Competitive exclusion through reproductive interference. *Researches on Population Ecology*, 34:275-284
- Losos JB (1990) A phylogenetic analysis of character displacement in Caribbean *Anolis* lizards. *Evolution*, 44:558-569
- Marshall VT, Schhartz JJ, Gerhardt HC (2006) Effects of

- heterospecific call overlap on the phonotactic behaviour of grey treefrogs. *Animal Behavior*, 72:449-459
- Mayr E (1942) *Systematics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York
- Nagata N, Kubota K, Yahiro K, Sota T (2007) Mechanical barriers to introgressive hybridization revealed by mitochondrial introgression patterns in *Ohomopterus* ground beetle assemblages. *Molecular Ecology*, 16:4822-4836
- Okuzaki Y, Takami Y, Sota T (2010) Resource partitioning or reproductive isolation: the ecological role of body size differences among closely related species in sympatry. *Journal of Animal Ecology*, 79:383-392
- Ribeiro JMC, Spielman A (1986) The satyr effect: a model predicting parapatry and species extinction. *The American Naturalist*, 128:513-528
- Schluter D, Nagel LM (1995) Parallel speciation by natural selection. *The American Naturalist*, 146:292-301
- Schoener TW (1983) Field experiments on interspecific competition. *The American Naturalist*, 122:240-285
- Sota T (1985) Activity patterns, diets and interspecific interactions of coexisting spring and autumn breeding carabids: *Carabus yaconinus* and *Leptocarabus kumagaii* (Coleoptera, Carabidae). *Ecological Entomology*, 10:315-324
- Sota T, Kubota K (1998) Genital lock-and-key as a selective agent against hybridization. *Evolution*, 52:1507-1513
- Sota T, Takami Y, Kubota K, Ujiie M, Isikawa R (2000a) Interspecific body size differentiation in species assemblages of the carabid subgenus *Ohomopterus* in Japan. *Population Ecology*, 42:279-291
- Sota T, Kusumoto F, Kubota K (2000b) Consequences of hybridization between *Ohomopterus insulicola* and *O. arrowianus* (Coleoptera, Carabidae) in a segmented river basin: parallel formation of hybrid swarms. *Biological Journal of the Linnean Society*, 71:297-313
- Sota T, Nagata N (2008) Diversification in fluctuating island setting: rapid radiation of *Ohomopterus* ground beetles in the Japanese Island. *Philosophical Transactions of Royal Society B*, 363:3377-3390
- Takami Y (2002) Mating behavior, insemination and sperm transfer in the ground beetle *Carabus insulicola*. *Zoological Science*, 19:1067-1073
- Takami Y, Nagata N, Sasabe M, Sota T (2007) Asymmetry in reproductive isolation and its effect on directional mitochondrial introgression in the parapatric ground beetles *Carabus yamato* and *C. albrechti*. *Population Ecology*, 49:337-346
- Tanabe T, Sota T (2008) Complex copulatory behavior and the proximate effect of genital and body size differences on mechanical reproductive isolation in the millipede genus *Parafontaria*. *The American Naturalist*, 171:692-699

(*印を付したものは直接参照できなかった)