HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	ナメクジ類の越冬戦略
Author(s)	宇高, 寛子
Citation	低温科学, 81, 11-18
Issue Date	2023-03-20
DOI	10.14943/lowtemsci.81.11
Doc URL	http://hdl.handle.net/2115/89124
Type	bulletin (article)
Note	第一章：変温動物
File Information	02_p011-018_LT81.pdf

Instructions for use

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

低温科学 81 （2023） 11-18
doi: 10.14943/lowtemsci. 81. 11

ナメクジ類の越冬戦略

宇高　寛子[1)]

2022 年 12 月 27 日受付，2023 年 1 月 6 日受理

地球上のほとんどの場所で環境は季節的に変化している．冬の低温は変温動物である無脊椎動物にとって，生存に関わる重要な環境要因である．無脊椎動物の低温耐性は，節足動物，特に昆虫において広く研究されてきた．その一方で，昆虫と同様に地上で冬を過ごす陸貝，主にナメクジ類の低温耐性を含めた季節適応機構の研究は進んでいない．本論文では，著者が対象としてきたチャコウラナメクジでの生活史や低温耐性研究の成果および，他のナメクジ類での低温耐性研究を紹介する．

Overwintering strategy in terrestrial slugs

Hiroko Udaka[1]

The environment changes seasonally in most parts of the earth. Low temperature in winter is an important environmental factor in the survival of invertebrates. Cold tolerance in invertebrates has been extensively studied in arthropods, mainly insects. On the other hand, the mechanisms of seasonal adaptation, including overwintering strategy, in terrestrial mollusks, especially slugs have not been well understood. This paper introduces the researches of life cycle and cold tolerance in the terrestrial slug, *Ambigolimax valentianus*. In addition, previous studies of cold tolerance in other terrestrial slugs are briefly reviewed.

キーワード：陸貝，季節適応，光周性，温度順化，低温耐性
Terrestrial mollusks, seasonal adaptation, photoperiodic response, acclimation, cold tolerance

1．無脊椎動物と冬

地球上のほとんどの場所で環境は季節的に変化する．そのため，生き物が生き延び，次世代を残すためには季節に生活史を合わせることが重要となる．温度は変温動物である無脊椎動物にとって直接生存に関わる重要な環境要因であり，高すぎても低すぎても不都合を起こす．例えば，成長の抑制，麻痺，繁殖の低下といった死亡以外にもさまざまな段階で個体に影響を与える．冬について考えてみよう．冬の低温を生き延びる方法の一つは，寒くならないところへ移動することである．オオカバマダラ *Danaus plexippus* というチョウの成虫は，冬を越すためにカナダや北アメリカからカリフォルニアやメキシコシコまでを移動し，渡りをする昆虫として有名である．しかし，このような長距離移動によって寒さから身を守ることができる昆虫は一部である．ではどうするか．もう一つの冬の生き延びる方法は，寒さに耐えるしくみをもつことである．

無脊椎動物の低温耐性は昆虫において盛んに研究されてきた（Denlinger and Lee, 2010；積木ら，2010）（泉の稿参照）．昆虫はその多くが熱帯を起源とする．熱帯では温度は一年中ほぼ一定で温かい．そのような熱帯に分布していた昆虫が，温帯，さらには冷温帯へと分布を拡大するにしたがい，低温になる季節である冬と直面することになった．昆虫が氷点下の気温を移動以外の方法で

連絡先
宇高　寛子
京都大学大学院理学研究科
〒606-8502　京都市左京区北白川追分町
Tel. 075-753-4097
e-mail：udaka@kingyo.zool.kyoto-u.ac.jp
１）京都大学大学院理学研究科
Graduate School of Science, Kyoto University, Oiwake, Kitashirakawa, Sakyo-ku, Kyoto

耐えるしくみは，凍結への耐性を基準として大きく二つに分類することができる．一つは凍結後も生存可能な「凍結耐性型」，もうひとつは，凍結すると死亡するが，グリセロールなどの血中濃度を上昇させることで凝固点（過冷却点）を下げ，氷点下で生存する「凍結回避型」である．ただし，凍結耐性型であってもどのくらい長く凍結に耐えられるか，どの程度まで凍っても生きられるのかにも幅がある．また，凍結回避型にも凝固点をどこまで下げることができるかは種や季節，個体群などによってさまざまである．そのため，昆虫の低温耐性はより細かく分類することもできる（Sinclair, 1999）．また，凍結しても生存する昆虫がいる一方で，凝固点よりもずっと高い温度で死亡する昆虫も多い．したがって，その生物の低温耐性を論じるには過冷却点の高低のみではなく，その温度が生存などとどのような関係にあるのかを知らなくてはならない．

2．陸生軟体動物の低温耐性

陸に生息する貝を総称して陸貝と呼ぶ．この陸貝のうち殻を完全に退化もしくは，痕跡を体内にとどめている生き物を「ナメクジ」，発達した殻を持つ陸貝は「カタツムリ」の名称で呼ばれている．ナメクジは孵化したときから殻はなく，カタツムリはもっている．つまり，殻は成長とともに失ったり，得たりするものではない．カタツムリは暑さや寒さから，物理的に水分の多い軟体部を殻で守ることができる．また，軟体部を殻に収めたあと，開口部を粘液の蓋でふさげることも，低温や凍結から身を守ることに役立つ．そのため，カタツムリでは冬には過冷却点を下げて冬の低温を生き延びる「凍結回避型」が多く報告されている（Ansart and Vernon 2003）．

では，ナメクジ類はどうだろうか．ナメクジが殻を無くした利点として，殻を作るコストが不要になったこと，そして，湿度の保たれた狭い空間へ入ることができることが挙げられる．殻が無くても湿ったところに潜むことで，乾燥から身を守ることができるが，この隠れ場所の環境は冬には困ったことを引き起こす．植氷凍結である．ナメクジの体液にはさまざまな物質が含まれているので，凝固点降下により氷点下以下の低温でも容易に凍ることはない．しかし，湿った場所で越冬する場合は，体の周りの水は体液よりも高い温度で凍結し始める．そして，体外での氷形成は，氷が無い場合よりも高い温度で生物の体内での凍結を誘導する．これが植氷凍結である．昆虫においても，冬の気温が氷点下になる地域に分布する種のうち，湿った場所で越冬する種はこの植氷凍結を免れることは難しく，凍結回避型の戦略では冬に死んでしまう．そこで有効なのが，凍結しても死なないしくみ，凍結耐性をもつことである．

ナメクジ類が凍結に耐えるしくみはどのようなものなのだろうか．低温耐性研究が進んでいないため，残念ながら現在までわかっていることはごくわずかである．*Deroceras laeve* は－6℃に1時間曝され体内の水分の80％程度が凍結しても生存することができる，強い凍結耐性を持つナメクジである（Storey et al. 2007）．この *D. laeve* は30分間の凍結を経験するとグルコース量が約100倍に上昇することから，グルコースが凍結保護物質として機能していると推測される．グルコースの上昇は無酸素条件でも誘導されることから，凍結と無酸素に耐えることには共通したシステムがあることを示している．特に，*D. laeve* は他のナメクジ類よりも湿地帯を好むことが報告されている（Rollo and Shibata 1991）．このような生息地選好性が嫌気性の代謝と凍結耐性の獲得に関連しているのかもしれない．Storey et al.（2007）は *D. laeve* とともに，2種のナメクジ類でも同様の実験を行っている．これらの2種は *D. laeve* よりも凍結に弱く，凍結によって誘導されるグルコース上昇もわずかであったことから，グルコースは凍結保護物質として機能し，凍結耐性の強弱と関連があると結論づけている．

凍結保護物質の探索は他のナメクジ類でも行われている．ヨーロッパに生息するナメクジ類の種数は日本よりも多い．Slotsbo et al.（2012）はスカンジナビア半島で広く見られる3種のナメクジ類で低温耐性を比較した．対象とした3種は，デンマークにおいて在来種の *Arion ater*，100年ほど前に移入した外来種 *Arion rufus*，近年もっともよくみられる外来種 *Arion lusitanicus* と，異なる来歴をもつ．日本で一般的によく観察されるナメクジ（チャコウラナメクジ）の最大体重は2g程度であるが，この3種は実験に使われた秋採集個体の平均が4～10gであり，大型のナメクジ類である．－1℃にナメクジを曝し，氷と接触させることで凍結を誘導した．2日間，－1℃で凍結した状態であっても3種ともほぼ100％の生存率を示したことから，これらが凍結耐性を持つことがわかる．－1℃に2日曝されることで，*A. rufus* と *A. lusitanicus* では血中のグルコース量が有意に上昇していたことから，これら2種ではグルコースが凍結防御物質として機能していると推測される．ただし，その濃度は他の凍結耐性を示す無脊椎動物や前出の *D. laeve* と比べて低い．また，－2℃に曝した場合生存率は種によって異なり，*A. ater* は0％，*A. rufus* が75％，*A. lusitanicus* は20％となったが，冷却する速度が速い場合は，どの種

でも生存率は0%であった．実施された実験では，在来種と外来種2種で低温耐性に大きな違いは見られなかったことから，著者らはこれらの3種がデンマークで成功できるかどうかに低温耐性はそれほど重要ではないのかもしれないと結論づけている．

昆虫においては，さまざまな糖や糖アルコールが凍結保護物質として機能していることがわかっている．一方，ナメクジ類では凍結保護物質と特定されている物質は現在のところグルコースだけであり，今後さらなる研究が必要である．

3．チャコウラナメクジの季節適応

3.1　チャコウラナメクジ

4，5月ごろ，雨上がりの壁をはう細長く茶色いナメクジを見たことはないだろうか．チャコウラナメクジ *Ambigolimax valentianus* は,イベリア半島を原産とする体長5 cm前後の中型のナメクジである（Waldén, 1961）．日本には1950年代に移入したと考えられており，現在国内の広い範囲でもっとも一般的にみられるナメクジになっている．変温動物で，しかも自力での移動能力が乏しいナメクジが移入から50年程度で全国に分布を拡大したことになる．同じく第二次世界大戦後移入したアメリカシロヒトリというヒトリガ科の昆虫がいる．本種は樹木への甚大な被害が予想されたことから，その生態や分布がつぶさに研究された．1945年に移入が確認され（Masaki, 1975），徐々に分布を拡大していったが，移入から約70年たった現在でもその北限は函館市周辺にとどまっている（三上ら，2018）．

チャコウラナメクジはいつの間にか，ナメクジといえば茶色い細い，というほど日本中でなじみのある生き物となった．その一方で，防除以外の面で研究されることはなく，いつ繁殖しているのか，どのようなステージで越冬をしているのかということさえ，わかっていなかった．

3.2　大阪における生活史の解明

チャコウラナメクジの生活史を明らかにするため，まず大阪市内にある大阪市立大学（現・大阪公立大学）構内で野外個体の定期採集を行った．毎月，30匹のチャコウラナメクジを採集し，体重や両性腺の発達度合いを調べた．ナメクジは活動中と休息時では体の長さは変化するため，長さを統一的に測定することは困難である．そのため，体重を測定した．ナメクジ類のほとんどは雌雄同体で「両性腺」という器官で，精子と卵母細胞の両方を産出する．両性腺で作られたそれぞれの生殖細胞は，別々の管を通り体外へと排出される．雌雄同体であるが，自家受精の度合いは種によって異なっており，交尾により他個体と精子交換が必要な種も多い（South, 1992）．ナメクジ類における性成熟の季節変化を調べた先行研究では，陰茎発達の有無（Kano et al. 2001），両性腺やタンパク腺（卵の外膜を作る）の重量（Sokolove & McCrone, 1978）が主な性成熟の指標として用いられてきた．より正確を期すため両性腺の重量測定とともに，パラフィン切片を作製し，両性腺内の精子形成段階や卵母細胞の大きさを調べた．その結果，大阪で梅雨や夏にあたる5〜9月には性成熟していないことがわかった．性成熟個体は10月以降に見られるようになった（図1）．

両性腺の体重に占める割合は11月をピークに徐々に減少した．この変化は，交尾や産卵により両性腺内の精子や卵母細胞が排出された，つまり交尾や産卵がこの時期に起こっていることを示すものだと考えられた．しかし，昆虫のなかには，秋までに交尾をするが，雌が産卵をするのは春になってから，というものもいる．そのため，性成熟をしている時期を特定したのち，さらに産卵と孵化の時期を特定する実験を行った．野外個体を9月と10月に採集し，野外に置いた容器で飼育し，毎日産卵数を調べた．卵は別の容器で保管し，これらも親個体と同じ場所に置き，孵化までの日数を調べた．これらの実験結果から，チャコウラナメクジは，秋に性成熟し，気温がもっとも下がる2月はやや少なくなるものの秋から春にかけて産卵していること，孵化は冬のはじめから春にかけて起こることが明らかになった（図2）．

温帯に生息する変温動物のうち，低温になる秋に繁殖を開始する生き物は珍しい．冬に繁殖を避けることは他のナメクジ類でも見られる（Rollo, 1983; Cook and Radford, 1988; Grimm, 2001）．通常は活動が抑制される季節に繁殖をしているチャコウラナメクジは，どれほどの低温耐性を備えているのだろうか．

4．チャコウラナメクジの低温耐性

4.1　低温耐性の測定方法

温度耐性にはさまざまな評価方法が存在する．低温耐性の研究が盛んな昆虫で見た場合，最も一般的なものは特定の温度を経験させた後，一定時間後に生きているかどうかという生死を基準とした評価である．生死以外に，死亡しない程度の温度を用いて，低温で麻痺するまで，もしくは麻痺させたのちに温度を上げ麻痺から回復するまでの時間を温度耐性の指標とすることもある．低

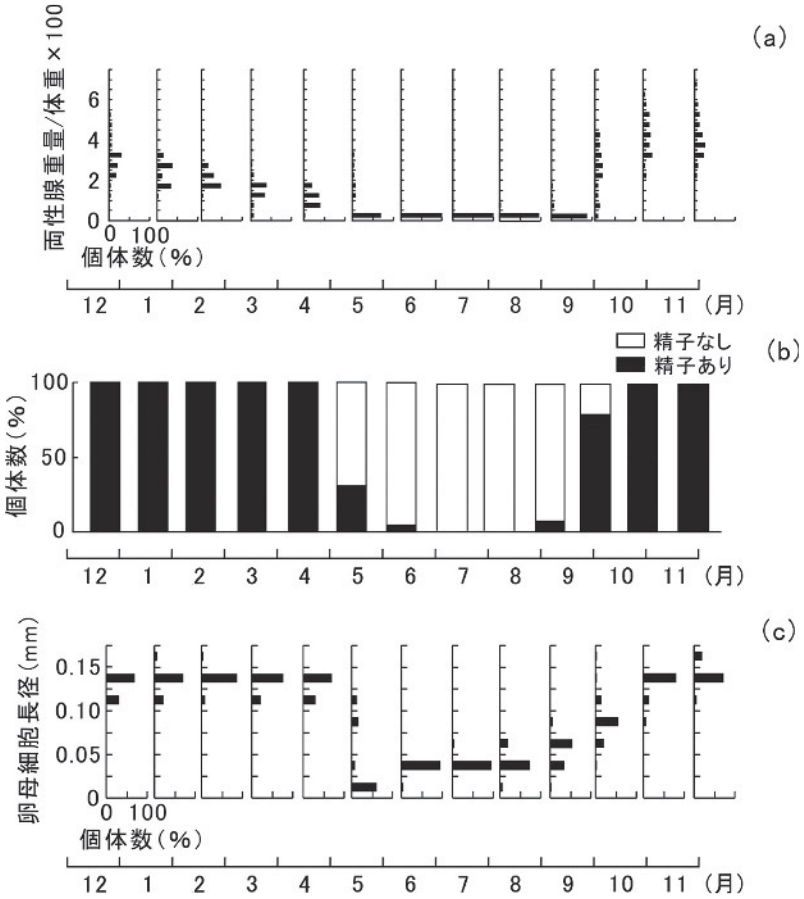

図1：大阪市におけるチャコウラナメクジの性成熟の季節変化
(a) 体重に占める両性腺重量の割合，(b) 両性腺内に精子を持つ個体の割合，(c) 両性腺内の卵母細胞の発達．(Udaka et al., 2007 を改変)．

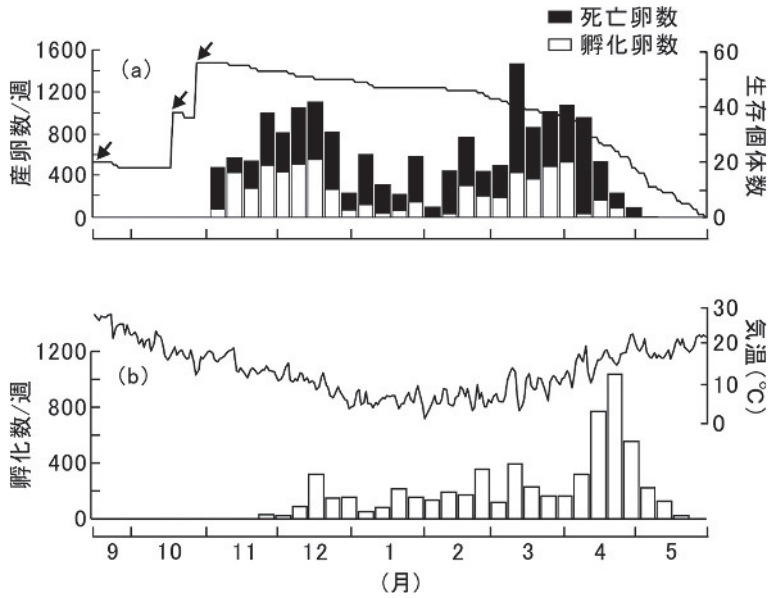

図2：大阪における産卵数と孵化数の季節変化．(a) 親世代の生存曲線（線グラフ，矢印は野外個体を採集した日を示す）と1週間ごとの産卵数（棒グラフ）．(b) 実験時の大阪市の日平均気温と1週間ごとの孵化数．(Udaka et al., 2007 を改変)．

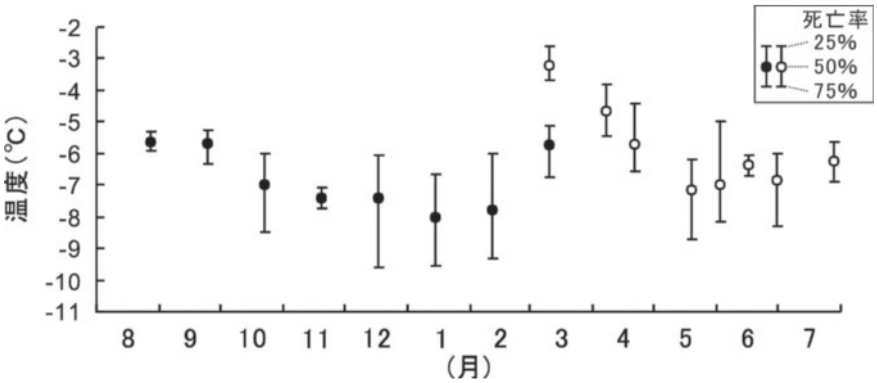

図 3：大阪における低温耐性の季節変化．黒丸は親世代，白丸は子世代での結果を示す．（Udaka et al., 2008 を改変）．

温により麻痺した個体は，加温すると再び動きだす．死亡とは異なり，麻痺は可逆的な反応であるため，例えば麻痺からの回復が早い（耐性が高い）か，遅い（耐性が低い）かによって人為的に温度耐性による選択を行い，温度耐性が異なるグループを作ることで，耐性の強弱がどのようなしくみによって引き起こされるのかを探ることができる．最も適切な評価方法は，低温が繁殖におよぼす影響を調べることだろう．例え，低温を経験した後一定時間は生存したとしても，まったく次の世代を作ることができなければその低温耐性は適応的な意味がほぼ無いからである．ただし，結果を得るための労力が多大であるためか，実際にここまで調べている研究は少ない．

チャコウラナメクジの低温耐性を調べる場合，どのような指標を採用することが適切なのだろうか．ナメクジは，昆虫のように常に動き回っているわけでもなく，また麻痺してもひっくり返ることもない．そのため，低温で麻痺しているのか，それとも単に休息しているのかを判断することが難しい．また，採集する季節によっては未成熟個体であり，産卵数やその孵化数といった繁殖による評価にはかなり困難であった．そこで，生存・死亡を指標としてチャコウラナメクジの低温耐性について調べることとした．

4.2　低温耐性の季節変化

生活史の解明と同様に，約 4 週間ごとに大阪市立大学構内でチャコウラナメクジを採集した．採集後，体重を測定し 7-10 個体ずつ体重の分布が等しくなるように分け，50 ml のプラスチックチューブに入れた．試験温度に設定したグリセロールバスにチューブごと入れ，1 時間後に取り出した．低温にさらしたナメクジは明期 12 時間：暗期 12 時間・20℃に設定したインキュベータに維持し，24 時間後に生死判定を行った．25，50，75％の致死率（$Lt_{25, 50, 75}$）が計算できるまで 1℃きざみで試験温度を変更し，実験を実施した．各試験温度には 19～40 個体を用いた．

2003 年 8 月に実験を開始した．11 月には孵化したての子世代が見られるが，十分な個体数を集めることが困難なため，8 月から 2 月は親世代のみを，3 月は親世代と子世代の両方を，そして，4 月から 6 月は子世代のみで耐性を測定した．繁殖時期が終わりに近づくと親世代のチャコウラナメクジは小さくなり，逆に子世代のうち早くに孵化した個体は成長が進む．そのため，体サイズでは両世代を区別することは困難であるが，両者は体色で見わけることが可能である．

1 年にわたり調べた結果，チャコウラナメクジの低温耐性について以下のことがわかった．半数が死亡する温度（Lt_{50}）を見るとチャコウラナメクジは夏には致死温度は高く，秋から冬にかけて徐々に低くなっていった（図 3）．なかでも 1 月と 2 月の Lt_{50} は－8℃，－7.8℃と最も低くなった．春には世代に関係なくもっとも低温に弱くなった．子世代では 3 月から 5 月は徐々に低温耐性が高まった．これらの野外個体での結果から，チャコウラナメクジの低温耐性は季節的に変化することが明らかになった．では，このような変化は，直接気温の上がり下がりに反応して引き起こされているのだろうか？

4.3　光周性

低温耐性の上昇を誘導する環境要因の一つは温度である．長期間（数日程度），死なない程度の低温にさらされることで，さらに低い温度へ強くなる「順化」という現象がある．昆虫に限らずさまざまな生き物で見られる現象であるものの，順化の具体的なしくみは低温耐性の研究がさかんな昆虫でも解明が進んでいない．温度以外に低温耐性の高低に影響する環境要因として，日長（1 日のうちの明るい時間の長さ）が挙げられる．

24 時間で地球は 1 回転し，太陽の側にいるときは昼，

太陽と反対側になると夜となる．そして，地球は地軸を約 23° 傾けた状態で太陽の周りを 1 年かけて回るため，昼の長さは日々変化する．このように明るい，暗いの時間は天体の運行によって決まっているため，同じ地点では年による違いはなく，規則的に変化する．また，温度の変化に先立って，日長は変化することから，変動する季節を予測するのに有効なシグナルとなる．日の長さに反応する性質を「光周性」といい，光周性は昆虫をはじめとする無脊椎動物だけでなく，鳥類，一部の哺乳類でも持つことがわかっている．温帯，冷温帯に生息する昆虫のなかには，休眠という特殊な生理状態で冬を越す．休眠は活動には不適切な季節が始まる前に誘導される．昆虫全体をみると，休眠は卵，幼虫，蛹，成虫のどの発達段階でも見られるが，どの段階で休眠に入るかは種によって決まっている．そして，この休眠の誘導に，光周性を示す昆虫が多数知られている（Denlinger, 2022）．休眠をもつ昆虫種において，光周性と低温耐性の関係はやや複雑である．光周性により休眠に入ること自体が低温耐性を上昇させる場合もあるためである．

陸生軟体動物と日長の関係は，昆虫ほど注目されてこなかったが，エスカルゴとして食用になっているカタツムリ *Cornu aspersa* やマダラコウラナメクジ *Limax maximus* において光周期が成長や性成熟におよぼす影響が調べられてきた．しかし，光周性を持つことが示された種が少なく（Numata and Udaka, 2010），低温耐性に関する研究も少ないため，陸生軟体動物の低温耐性に光周期や他の環境要因が関わっているのか，という知見はかなり少ない．著者らは大阪のチャコウラナメクジの性成熟と成長が短い日長によって両性腺発達が誘導されることを飼育実験によって明らかにしていた（Udaka and Numata, 2008）．このことからチャコウラナメクジが日長を感受するしくみを持つと言える．では，光周期は性成熟や成長だけでなく，温度耐性にもかかわっているのだろうか？

4.4　低温耐性に関与する環境要因

チャコウラナメクジの低温耐性が季節変化することを先に示したが，*Deroceras reticulatum* では過冷却点が季節によって異なることがわかっているものの，その変化がどのような環境要因によって誘導されているのかはわかっていない（Storey et al., 2007）．チャコウラナメクジの低温耐性の上昇に温度順化や光周期が関与するのかを飼育個体によって調べた．研究室で得た卵を孵化させた．孵化後 48 時間以内の幼体を，明期 16 時間：暗期 8 時間（以下，長日条件）もしくは，明期 12 時間：暗期 12 時間（以下，短日条件）の 2 つの光周期条件（温度はいずれも 20℃）で 45 日間飼育した．45 日目に光周期条件はかえず，温度だけ 15℃，20℃，25℃の 3 つのいずれかにし，さらに 15 日飼育した．飼育 60 日目に，低温耐性を測定した．測定方法は前述の野外個体と同様に，1 時間のさまざまな低温にさらし，24 時間後の生死を調べた．その結果を図 4 に示す．野外個体と同様に，$Lt_{25, 50, 75}$ を算出する予定であったが，一部生存率が逆転している温度条件があったこと，短日条件で飼育した個体のうち，15℃で 15 日飼育した個体は－10℃に 1 時間さらされても死亡率が 75％を越えなかったが，当時研究室の設備では－10℃が設定できる最低温度だったため，さらに低い温度での実験を行うことができなかった．そのため，野外個体とは異なるデータ表記となった．

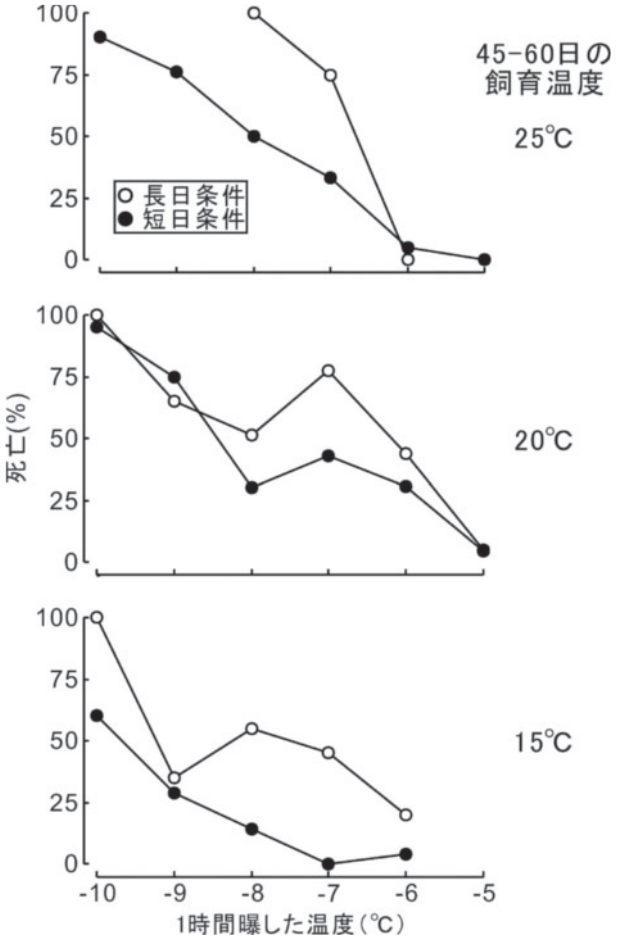

図 4：低温耐性におよぼす光周期と温度の影響．（Udaka et al., 2008 を改変）．

2 つの光周期，3 つの温度条件の間で耐性を比較すると，どの飼育温度であっても短日条件で飼育した個体のほうが，長日条件で飼育した個体よりも強い低温耐性を示した．続いて，短日条件・長日条件それぞれで，3 つの順化温度条件間で比較すると，すべてではないが多くの

試験温度において，短日・長日にかかわらず20℃よりも15℃で飼育された個体のほうが低温に強かった．これらのことから，チャコウラナメクジの低温耐性は低温への順化だけでなく短い日長によっても促進されることがわかった．これらの実験により，チャコウラナメクジの低温耐性が季節的に変化し，その変化には温度だけでなく日長も関与していることが明らかになった．しかし，他の多くのナメクジ類と同様，チャコウラナメクジにおける低温耐性の具体的なメカニズムの解明には未だ至っていない．

4.5 卵の低温耐性

上記の実験では，60日飼育し成長の進んだチャコウラナメクジで行ったが，晩秋と冬に産卵することから，卵の状態で越冬する個体も多い．卵はどの程度の低温耐性をもっているのだろうか．飼育個体から得られた卵を5～25℃のさまざまな温度に維持し，孵化までの日数と孵化率を調べた（図5）．発生は温度依存的に進むので，温度が低くなるほど孵化までの日数は長くなり，5℃では孵化まで約120日かかったが孵化率は約65％であった．一方，25℃ではすべての卵が死亡した．この実験から，チャコウラナメクジの卵にとって適切な温度は15～20℃であり，低温よりも高温のほうが致死的であることがわかる．5℃よりも低温では実験を行っていないが，図2（b）に示すように大阪市の冬を生き延びるには十分な低温耐性を持っていると言える．

4.6 札幌市のチャコウラナメクジ

ここまで大阪市での研究について紹介してきたが，チャコウラナメクジは北海道にも生息している．－7℃程度の低温でも生存できる低温耐性を持つため，北海道でも生きられるのは不思議ではないかもしれない．しかし，北海道と大阪では大きく気候が異なっている．北海道のほうが夏の気温は低く，秋は早く到来する．そして，冬は長く続く．大阪とおなじタイミングで性成熟した場合，成熟後の産卵期間は極めて短くなり繁殖の機会が少なくなる．札幌の気候にあった生活史を持っている，つまりチャコウラナメクジの生活史には地理的変異があると予想された．そこで札幌市にある北海道大学構内で，定期的な採集を行い，成熟時期について調べた．その結果，札幌市の個体は大阪市よりも2か月ほど早く性成熟を開始することがわかった（Udaka and Numata, 2010）．大阪個体と同様に卵から成体までさまざまなステージで冬を越す．札幌と大阪で低温耐性に違いがあるのかは不明であるが，札幌市の冬は積雪があり，チャコウラナメクジは雪と地面の間にいる．そのため，気温は氷点下になっても，雪というバッファーがあるためその下の地面は約0℃で保たれナメクジが氷点下の温度に曝される可能性は低い．そのため，大阪個体と札幌個体で低温耐性に大きな地理的な違いは見られないかもしれない．

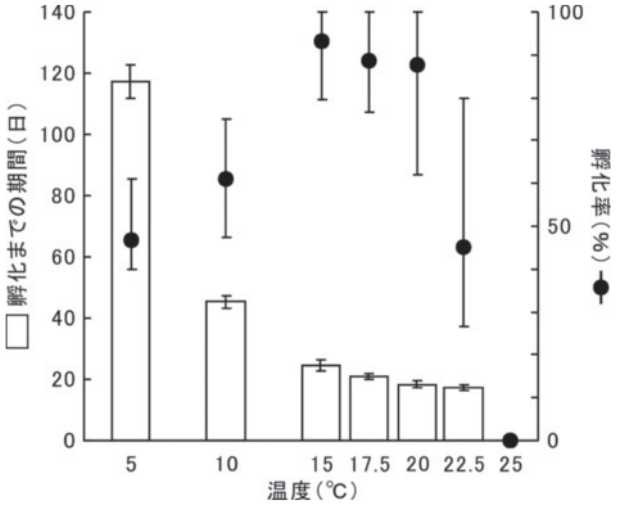

図5：温度が卵の孵化率の孵化日数におよぼす影響．（Udaka et al., 2007を改変）．

大阪と札幌の双方で，チャコウラナメクジはさまざまな発達段階で越冬するが，より寒さが厳しい地域では，越冬ステージが限定される．例えば，ロシア連邦マガダンに生息する4種のナメクジ類では，種によって卵または成体のいずれかで越冬する．越冬ステージはそれぞれの種の低温耐性および，年間を通じて温度が低く生育に時間がかかることと関連しているのだろう（Berman et al., 2011）．

5. さいごに

ナメクジ類には強弱はあるものの，凍結耐性を持つものがいくつか報告されており，それは湿った場所で越冬することと密接に関係しているのだろう．凍結を生き延びるしくみは，昆虫でもまだ解明が進んでいない分野である．また，ナメクジ類と昆虫は同じ変温動物といっても体のつくりも大きく異なる．さらに，冬の低温はナメクジ類には昆虫ほどの大きな分布拡大の障壁とはならないのかもしれない．ナメクジ類の低温耐性を研究することで，無脊椎動物の低温耐性のしくみの多様さや分布域の拡大と温度の関係について，新しい知見が得られることが期待される．

参考文献

Ansart, A., & Vernon, P. (2003) Cold hardiness in molluscs. *Acta Oecol*, **24**, 95–102. doi: 10.1016/S1146–609X(03)00045–6

Berman, D. I., Meshcheryakova, E. N. & Leirikh, A. N. (2011) Cold hardiness, adaptive strategies, and invasion of slugs of the genus *Deroceras* (Gastropoda, Pulmonata) in northeastern Asia. *Biol Bull Russ Acad Sci*, **38**, 765–778. doi: 10.1134/S1062359011080012

Chown, S. L., Chown, S., & Nicolson, S. (2004) *Insect physiological ecology: mechanisms and patterns*. Oxford University Press.

Cook, A., & Radford, D. J. (1988) The comparative ecology of four sympatric limacid slug species in Northern Ireland. *Malacologia*, **28**, 131–146.

Denlinger, D, L. (2022) *Insect Diapause*. Cambridge University Press, Cambridge. doi: 10.1017/9781108609364

Denlinger, D. L., & Lee Jr, R. E. (Eds.). (2010) *Low temperature biology of insects*. Cambridge University Press.

Grimm, B. (2001) Life cycle and population density of the pest slug *Arion lusitanicus* Mabille (Mollusca: Pulmonata) on grassland. *Malacologia*, **43**, 25–32.

Kano. Y., Fukuda. H., Yoshizaki. H., Saito. M., Hosaka. K. I., et al. (2001) Distribution and seasonal maturation of the alien slug *Lehmannia valentiana* (Gastropoda: Pulmonata: Limacidae) in Yamaguchi Prefecture, Japan. *J Malacozool Assoc Yamaguchi*, **8**: 1–13

三上修，岡本瑞貴，矢吹和也，＆中川優奈．（2018）函館市におけるアメリカシロヒトリの発生状況：街路樹被害状況と防除のため基礎的研究．北海道教育大学紀要．**69**（1）．49–59.

Masaki, S., Umeya, K., Sekiguchi, Y., & Kawasaki, R. I. (1968) Biology of *Hyphantria cunea* Drury (Lepidoptera: Arctiidae) in Japan: III. Photoperiodic induction of diapause in relation to the seasonal life cycle. *Appl Entomol Zool*, **3** (2), 55–66. doi: 10.1303/aez.3.55

Numata, H., & Udaka, H. (2010) Photoperiodism in Mollusks. *Photoperiodism: the biological calendar*. (R. j. Nelson, D. L. Denlinger, & D. E. Somers, Eds.). Oxford University Press, UK, 173–192.

Rollo, C. D. (1983) Consequences of competition on the reproduction and mortality of three species of terrestrial slugs. *Res Popul Ecol*, **25**, 20–43.

Rollo, C. D., & Shibata, D. M. (1991) Resilience, robustness, and plasticity in a terrestrial slug, with particular reference to food quality. *Can J Zool*, **69**(4), 978–987.

Sinclair, B. J. (1999) Insect cold tolerance: How many kinds of frozen? *Eur J Entomol*, **96**, 157–164.

Slotsbo, S., Hansen, L. M., Jordaens, K., Backeljau, T., Malmendal, A., Nielsen, N. C., & Holmstrup, M. (2012) Cold tolerance and freeze-induced glucose accumulation in three terrestrial slugs. *Comp Biochem Physiol*, **161**(4), 443–449. doi: 10.1016/j.cbpa.2012.01.002

Sokolove, P. G., & McCrone, E. J. (1978) Reproductive maturation in the slug, *Limax maximus*, and the effects of artificial photoperiod. *J Comp Physiol*, **125**: 317–325.

South, A. (1992) *Terrestrial Slugs*. Biology, Ecology and Control. Chapman & Hall, London.

Storey, K. B., J. M. Storey & Churchill, T. A. (2007) Freezing and anoxia tolerance of slug: a metabolic perspective. *J Comp Physiol B*, **177**, 833–840. doi: 10.1007/s00360–007–0179-y

Storey, K. B., Storey, J. M., & Churchill, T. A. (2007) Freezing and anoxia tolerance of slugs: a metabolic perspective. *J Comp Physiol B*, **177**(8), 833–840. doi: 10.1007/s00360–007–0179-y

積木久明・田中一裕・後藤三千代編（2010）昆虫の低温耐性—その仕組みと調べ方．岡山大学出版会，岡山.

Udaka, H., M. Mori, S. G. Goto & Numata, H. (2007) Seasonal reproductive cycle in relation to tolerance to high temperatures in the terrestrial slug, *Lehmannia valentiana*. *Invertebr Biol*, **126**, 154–162. doi: 10.1111/j.1744–7410.2007.00085.x

Udaka, H., S. G. Goto & Numata, H. (2008) Effects of photoperiod and acclimation temperature on heat and cold tolerance in the terrestrial slug, *Lehmannia valentiana* (Pulmonata: Limacidae). *Appl Entomol Zool*, **43**(4), 547–551.

Udaka, H., & Numata, H. (2008) Short-day and low-temperature conditions promote reproductive maturation in the terrestrial slug, *Lehmannia valentiana*. *Comp Biochem Phys A*, **150**(1), 80–83. doi: 10.1016/j.cbpa.2008.03.007

Udaka, H., & Numata, H. (2010) Comparison of the life cycle and photoperiodic response between northern and southern populations of the terrestrial slug *Lehmannia valentiana* in Japan. *Zool Sci*, **27**(9), 735–739. doi: 10.2108/zsj.27.735

Waldén, H. W. (1961) On the variation, nomenclature, distribution and taxonomical position of *Limax* (*Lehmannia*) *valentianus* Férussac (Gastropoda, Pulmonata). *Ark Zool*, **15**, 71–95.