

論文の内容の要旨

森林科学 専攻

平成 20 年度博士課程進学

土岐 和多瑠

指導教員：富樫 一巳

論文題目 Exaggerated asymmetric head morphology and fitness of female
Doubledaya bucculenta (Coleoptera: Erotylidae: Languriinae)

(ニホンホホビロコメツキモドキ (鞘翅目：オオキノコムシ科：コメツキモドキ亜科) 雌成虫の左右非対称な頭部形態と適応度)

動物の外部形態は一般に左右対称であるが、左右非対称なものも存在する。左右非対称の外部形態を示す動物では、生存や繁殖に非対称性が適応的意義を持つことが知られている。

左右非対称性は以下の 3 つに大別されている。左右対称からランダムにずれる場合 (Fluctuating asymmetry, FA), 左右非対称な形態が一方の側だけ、または一方の側だけに大きく偏る場合 (directional asymmetry, DA), 左右非対称な形態が両側でほぼ等しい頻度で生じる場合 (antisymmetry, AS) である。甲虫における頭部形態、特に大顎形態の DA は、これまでにいくつか報告されているが、その機能や方向性の意味について調べた研究は少ない。非対称性に適応的意義があるとするれば、DA である大顎形態には、その利用行動と関係して重要な意義が生じる可能性がある。

ニホンホホビロコメツキモドキ *Doubledaya bucculenta* (鞘翅目：オオキノコムシ科：コメツキモドキ亜科、以下ホホビロ) の雌成虫は、頭部左側 (左頬) と左大顎が右よりも顕著に大きい (顕著な DA) のに対して、雄成虫の頬や大顎は左右対称とされてきた。春にホホビロの成虫は枯れた竹に孔を穿って出てくる。成虫は竹の表面を小顎でこしとるような摂食行動を示す。雌成虫は枯れて間もない竹の節間に大顎で小孔を掘り、節間内に産卵する。

雄成虫は雄間闘争や交尾時に頭部を持ち上げてハンマーのようにして相手にぶつける。

ホホビロの左右非対称性は、雌成虫のみに見られることから雌成虫特有の行動と関係すると考えられる。その一つとして産卵行動が挙げられる。すなわち、左右非対称性が雌の繁殖を通してホホビロの適応度を高めるといふ仮説が立てられる。すなわち、雌成虫の非対称部位が産卵行動の中で有効に機能している可能性がある。ホホビロの雌成虫に見られる顕著な左右非対称性の適応的な意義を明らかにすることを目的として、以下のような研究を行った。

1. コメツキモドキ族の頭部形態の左右非対称性のタイプと、左右非対称性と体サイズとの関係

ホホビロの雌雄成虫と幼虫および左右対称なコメツキモドキ族 4 種について、左右の頬幅、大顎長を測定し、非対称度 (Asymmetry index) を調べた。ホホビロの雄成虫の頬幅は FA、大顎長は left-DA を示した。雌成虫の頬幅、大顎長はともに顕著な left-DA を示した。幼虫では、頬幅は FA を示し、大顎長は明確な非対称性が認められなかった。非対称度と体サイズとは有意な相関がなかった。それに対して、左右対称な 4 種では雌雄とも大顎長は left-DA を示した。頬幅は FA を示したか、明確な非対称性が認められなかった。

2. ホホビロの寄主植物利用様式

ホホビロの産卵痕の形態と産下された卵の位置を調べた。節間に付けられた産卵痕は外部に対して長方形に開口しており、竹の繊維が詰められていた。詰められた繊維を除去すると節間内部に達する孔があり、内部に向けて孔は狭まくなり、節間内空への開口部は円形ないし楕円形であった。1つの産卵痕あたり 1卵が産下されていた。卵は節間内表面の産卵孔から離れた位置に産まれていた。このことから産卵には材を貫通する孔を開ける必要があることを分かった。

次に、宮崎県高鍋町内のメダケ林において、稈及び節間に対する産卵痕の分布、節間サイズと羽化成虫の体サイズとの関係を調べた。産卵痕の大部分は枯死稈に見られ、外表面積の大きな節間に集中していた。このような節間は外径が大きく、材は厚かった。枯死稈数は健全稈数のおよそ四分の一であり、また、節間あたりの産卵痕数は正の 2 項分布を示した。このことから資源は制限的であることが示唆された。一節間内のホホビロの個体数は、産卵痕数に関係なく 1 頭であった。ホホビロのいた節間の節は貫通しておらず、幼虫は一つの節間内で発育を完了することが明らかとなった。成虫の体サイズと利用した節間の外表面積の間には有意な正の相関が見られた。

3. ホホビロの節間サイズに対する産卵選択

太さの異なる 4 本の節間を与え、雌成虫の産卵選択を調べた。大きな雌は太い節間を選んで産卵を完了した。しかしながら、小さな雌は中間の太さの節間を選び、その多くは産卵を完了しなかった。これは、ホホビロがより太い節間に産卵しようとする傾向があることを示し、太い節間に産卵することが生態学的に有利であることを示すと考えられた。

4. ホホビロの幼虫食性

野外において、ホホビロ幼虫は一節間内で発育を完了するが、竹の繊維を摂食した形跡は認められない。このため、幼虫は微生物を摂食している可能性があった。そこで、節間内表面、ホホビロ幼虫および成虫から微生物の分離を行い、分離した微生物を用いて摂食実験を行った。さらに、成虫を解剖して微生物保持器官（マイカンギア）の探索を行った。

節間内表面、幼虫体の表面、雌成虫の腹部第 8 節から発見された嚢状器官から酵母 *Wickerhamomyces anomalus* (Saccharomycetes) が分離された。幼虫は *W. anomalus* に絶対的栄養依存性を示した。

5. 産卵時のホホビロの大顎の使い方

産卵行動は支点作成、産卵孔の穿孔、産卵、産卵孔の埋め戻しの 4 段階にわかれた。穿孔段階が最も長く、その時間は雌の体サイズ、節間の外径および材の厚さに依存した。しかしながら、他の 3 段階にかかる時間は雌の体サイズや節間サイズに影響されなかった。観察から、一方の大顎先端を支点に固定して、もう一方の大顎で材を掘削することによって穿孔が行われることが示された。穿孔が進むにつれて、右大顎による掘削時間は有意に減少したが、左大顎のそれは一定であった。このことから、深い部分の穿孔には長い左大顎が効果的に機能することが示唆された。

数理モデルを用いて剪断力と産卵孔の深さとの関係を調べた。左右大顎とも孔が深くなるほど剪断力は低下したが、右大顎の剪断力は孔が浅いうちに低下して 0 になったのに対し、左大顎のそれはより深い部分まで持続した。このことは、大顎の使い方の違いが剪断力の低下パターンと関連することを示唆する。左右対称な形態と左右非対称な形態を比較すると、産卵孔が浅いときは、左右対称な大顎の剪断力が非対称なそれを上回り、深い部分では逆転した。このことは、薄い基質に穿孔する際は左右対称な形態が有利であり、厚い基質に穿孔する際は左右非対称な形態が有利であることを示している。すなわち、ホホビロ雌成虫の非対称な頭部形態は厚い基質に穿孔するための適応的な形態であることが示唆された。

6. コメツキモドキ族種間とホホビロ個体群間における成虫の頭部形態の左右非対称度と寄

主植物の物理的形質の関係

コメツキモドキ族を対象に、頭部の非対称度と寄主植物の物理的形質との関係を調べた。雌において、材の厚い植物を利用する種ほど、頬幅と大顎長の非対称度が大きくなった。雄については、材の厚い植物を利用する種ほど大顎長の非対称度は大きくなったが、頬幅は有意な相関を示さなかった。ホホビロ 6 個体群の比較では、雌では頬幅の非対称度の増大に伴って利用する節間の材の厚さと外径は有意に大きくなった。大顎長に有意な相関は見られなかったものの、同様な傾向を示した。雄では大顎長の非対称度の増大に伴って利用する節間の材の厚さと外径は有意に大きくなった。頬幅については有意な相関は見られなかった。材の厚さと外径は有意な正の相関を示した。

数理モデルを用いて、産卵基質の厚さとそれへの穿孔に最適な非対称度との関係を調べた。薄い基質を利用する際は左右対称な形態が有利であったが、対照的に厚い基質を利用する際は左右非対称な形態が有利であることが推定された。

頭部の DA に関して、これまでの研究は、雄のみが左右非対称性を示すか、あるいは両性が示す動物を対象にしていた。それらの例では、非対称性は雄間闘争や摂食行動と深く関連していた。従って、ホホビロは特異な例だと考えられた。

ホホビロ雌成虫は枯れた節間に小孔を穿ち、節間内に産卵するとともに共生酵母を接種していた。幼虫は一節間内で発育を完了し、羽化後の体サイズは節間サイズに依存した。これは節間内の餌資源が制限的であることを示し、それは幼虫が酵母に栄養的に依存しているためだと考えられた。産卵痕は大きな節間に集中していたが、このような節間の径は太く、材は厚く、数は少なかった。大きな雌は大きな節間に産卵できたが、小さな雌は失敗する傾向を示した。節間内へ貫通する孔が必要であることは、大顎に強い選択圧がかかることを示唆する。

産卵行動において穿孔が律速段階となっており、産卵孔が深くなるほど長い左大顎が有効に機能していた。左右大顎の使い方の違いは剪断力の違いで説明され、節間内への孔の貫通に関して左大顎が重要な役割を果たすことが示された。また、非対称度は産卵基質の厚さや太さに関係しており、産卵基質の物理的形質に応じて穿孔に最適な非対称度の存在が示唆された。

ホホビロの属するオオキノコムシ科において、このような雌特異的に肥大した非対称は知られていないため、ホホビロの形質は固有派生形質と考えられる。厚い材を持つ植物に産卵孔を開ける上で、左右非対称な頭部が有利であったことから、左右対称から非対称への進化が起こったと考えられる。寄主植物の材の厚さは頭部非対称性の進化と維持に大きく関係することが示唆された。

大顎の非対称の方向は、調べたコメツキモドキ族の種間で違いはなく、左に固定されて

いた。これはコメツキモドキ族における系統的な制約を示唆する。系統的な制約と厚い産卵基質に対する非対称な頭部形態の優位性が、ホホビロ雌成虫の非対称の方向性の固定に関係したと考えられる。

ホホビロは枯死した節間の中に産卵し、同時に共生酵母をそこに接種する。能動的な微生物の伝播は、枯死竹の分解を促進するかもしれない。ホホビロが利用した後の節間は、ホホビロの開けた産卵孔や脱出孔を介して他の節足動物や木材腐朽菌が侵入する。ホホビロの存在は竹林生態系における物質循環に寄与すると考えられた。