

学 位 論 文 題 名

Competitive Interactions of Burying Beetles
(*Nicrophorus*: Silphidae: Coleoptera)
in Carrion Consuming Communities

(死体利用生物群集におけるモンシデムシ類の競争関係)

学位論文内容の要旨

モンシデムシ (*Nicrophorus* 属) は幼虫の餌としてネズミなど小型の脊椎動物の死体を必要とする。彼らは、通常は雄雌が一組となって死体を地中に埋め込み（以下この行動を「埋葬」とよぶ）、毛などを取り除いて口や肛門から出る分泌物を塗りつけながらボール状に丸める（以下「処理」とよぶ）。ついでメスは死体周辺の地中に産卵し、孵化した幼虫は両親から口移しで腐肉を与えられて成長する。動物の死体は栄養豊富であるため、脊椎動物、ハエ、アリ等の様々な生物を誘引する。しかしそれほど容易に入手できる資源ではないので、死体をめぐる生物間の競争は一般に激しいといわれている。特にモンシデムシは繁殖に特定の大きさの死体が必須であるため、死体をめぐる競争はとりわけ激しいと予想される。

しかし、モンシデムシの競争をあつかったこれまでの研究のほとんどは種間の資源利用の違いや埋葬後の死体の乗っ取りに関するものであり、自然条件下での彼らの餌をめぐる競争の全貌は未だに明らかになっていない。更に、モンシデムシと死体に集まる他の生物との競争についてはほとんど解明されていない。そこで本研究では死体をめぐるモンシデムシ相互およびモンシデムシと他の生物の競争について調査を行った。特に、従来の研究では一括して扱われていた死体の「埋葬」と「処理」が競争におよぼす影響を区別して評価することに重点をおいた。

博士論文は二章から構成されている。第一章では北海道大学中川地方演習林におけるモンシデムシの季節消長と環境選好性、および野外に放置したマウス、ラット死体をめぐるモンシデムシと他の生物との競争に関する調査結果を示した。第二章では、一連の野外実験の結果に基づき、モンシデムシによる死体の「埋葬」と「処理」が競争相手（他のモンシデムシ、ハエ、菌類）に及ぼす影響について述べた。主要な結果は以下の通りである。

1) 中川地方演習林ではマエモンシデムシ、ヨツボシモンシデムシ、ツノグロモンシデムシ、ヒメクロシデムシ、ヒロオビモンシデムシの5種が採集された。どの種も針広混交の天然林で主に採集され、個体数の多い前4種については明確な季節的棲み分けは認められなかった。また、野外に設置したマウス、ラット死体の大半(96%)がモンシデムシやキツネなどによって利用されたが、モンシデムシの種間には、利用した死体の大きさに違いは認められなかった。以上の結果は、他の地域と同様に中川地方演習林においてもモンシデムシの利用できる死体が不足がちであり、生息場所、活動季節、利用死体サイズの重なる複数種のモンシデムシの間で死体を巡る激しい競争が生じていることを強く示唆する。

2) 野外に放置したマウス死体上におけるモンシデムシの種内、種間の干渉行動を観察し、接近、接触、組み合わせ、追跡の4行動を区別した。同種内では闘争をとまなう激しい干渉行動が観察されたのに対し、異種間では直接の闘争無しに優劣が決まった。このことから、異種間の優劣の決定には、フェロモンのような直接的な干渉行動以外の要因が関与していると考えられた。

3) ツノグロモンシデムシを用いて、死体の「埋葬」と「処理」が他のモンシデムシによる死体発見を防ぐかどうかを検討した。ツノグロに埋葬された死体と埋葬されていない死体には、誘引されたモンシデムシの個体数に有意な差は見られなかった。このことはモンシデムシによる「埋葬」自体は、同種個体および、異種モンシデムシとの競争を軽減しないことを示している。一方、ツノグロに処理された死体に誘引された個体数は少なく、「処理」には他のモンシデムシによる死体の発見を妨げる効果があると考えられた。

4) モンシデムシ間の競争に於いては、通常は大型種が勝つことが知られているが、ツノグロモンシデムシ（相対的に大型）とヨツボシモンシデムシ（相対的に小型）の優劣関係について調べたところ、死体の埋葬前には、小型種であるヨツボシがより大型種であるツノグロより多くの死体を占有した。一方、ツノグロが埋葬した死体のヨツボシによる乗っ取りはまれだったが、ヨツボシが埋葬した死体のツノグロによる乗っ取りは頻繁に生じた。ガラス容器を用いた行動の直接観察によっても埋葬前後の優劣順位の逆転が確認された。また、野外観察の結果と同様に直接の闘争はあまり起こらなかった。これらの結果は、死体埋葬時にツノグロがヨツボシに労働寄生している可能性があることを示している。

5) モンシデムシによる「埋葬」と「処理」が死体に誘引されるハエの幼虫の発生を防いでいる可能性を検討した。事前にハエが産卵した死体をツノグロに与えたところ、ほとんどの死体でハエの幼虫の発生が抑えられた。ツノグロによって事前に埋葬された死体でもツノグロがそこにとどまっているか否かにかかわらずハエの幼虫の発生は少なかった。更に埋葬された死体に誘引されるハエの個体数は地上に放置した死体に比べ有意に少なかった。以上の結果からモンシデムシによる死体の「埋葬」と「処理」はいずれもハエの幼虫の発生を防いでいることが明らかになった。

6) 事前に少量のカビを塗りつけた鶏肉を用いて、モンシデムシによる「埋葬」と「処理」が死体上のカビの発生を防いでいる可能性を検討した。地表に放置した未処理の鶏肉と人為的に埋葬した未処理の鶏肉の大半（77.8%）でカビが顕著に増加したのに対し、処理後にモンシデムシを除去し地表に放置した鶏肉と、モンシデムシが地中で世話をし続けた鶏肉の大半（88.0%）では、カビの発生が抑制された。以上のことからモンシデムシによる「埋葬」にはカビを防ぐ効果はないが、「処理」には高い効果があることが示唆された。

7) 以上の結果からモンシデムシによる死体の「埋葬」と「処理」は、死体をめぐる競争において異なる機能を持つことが明らかになった。「埋葬」にはハエの幼虫の発生を防ぐ効果はあるが、従来仮定されていた他のモンシデムシからの発見を防ぐ効果や腐敗の進行を遅らせる効果は低い。一方、死体の「処理」には他のモンシデムシやハエを防ぐ効果と腐敗の進行を妨げる効果の全てが認められた。「処理」によるハエの発生の防御にはシデムシ成虫による直接的なハエ卵の除去と、親虫による死体への分泌物の塗布の双方が貢献しているものと思われる。一方、他のシデムシによる発見効率の低下とカビの防御にかんしては、分泌液の塗布がこれらの効果を引き起こしている可能性が高い。このことは、今回の研究では「処理」として一括したプロセスの中にも複数の異なった要素が含まれていることを意味する。また、分泌液中のどの物質が上記の効果を引き起こしているかは全く不明である。今後、これらの点を解明して行くと共に、「埋葬」が他の機能を持つ（例えば乾燥を防ぐ）可能性について検討する必要があると思われる。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 片 倉 晴 雄

副 査 教 授 馬 渡 駿 介

副 査 教 授 木 村 正 人 (大学院環境科学研究科)

学 位 論 文 題 名

Competitive Interactions of Burying Beetles (*Nicrophorus*: Silphidae: Coleoptera) in Carrion Consuming Communities

(死体利用生物群集におけるモンシデムシ類の競争関係)

本研究は、小動物の死体をめぐるモンシデムシ属 (*Nicrophorus*) 甲虫の競争を扱っている。種間競争が群集の構成や群集内の多種の共存にどのような役割を果たしているかについては近年激しい論争があり、それを検証するために様々な観点から多くの研究が行われてきた。しかし、自然条件下で種間競争を検出することは色々な困難を伴うため、それが群集に及ぼす影響はいまだに良く解明されていない。自然条件下の種間競争を解析するためには、適切な研究対象生物の選択が不可欠だが、以下の理由から、著者が研究対象に選んだモンシデムシ類は、餌資源を巡る競争を研究する理想的な材料であると考えられる。まず第一に、この甲虫はネズミや小鳥などの小型脊椎動物の死体を地中に埋め、それを餌として子育てを行うという特異な習性を持つ。小型脊椎動物の死体は栄養面では優れているが、いつ巡り会えるか予測の難しい供給の不安定な餌資源である。それにもかかわらず、モンシデムシはしばしば同じ地域に複数の種類が高密度で生息している。したがって、モンシデムシ類の同種個体間、異種個体間には餌を巡る激しい競争が起こっていることが予想される。第二に、モンシデムシ以外の様々な生物が死体を利用しようとするため、そのような生物との競争も激しいと思われる。第三に、モンシデムシ類の競争は餌となる小動物の死体を巡り狭い空間内で生じるので、様々な状況を実験的に設定して競争関係を直接解析することが比較的容易である。著者は、モンシデムシのこのような特性を生かした研究計画をたて、同じ地域に生息する複数種のモンシデムシの時間的・空間的な資源利用のパターンを調べるとともに、モンシデムシ種間、及びモンシデムシと他の生物の間に起こる種間競争をしらべた。

まず著者は北海道大学中川演習林におけるトラップを用いた定期採集によって、(1) 調査地に分布する5種のモンシデムシ中4種の間には明確な季節的、空間的棲み分けが認められないこと、(2) 野外に設置したマウスやラットの死体のほとんどがモンシデムシを含む動物によって利用されること、(3) これらの死体に誘引されたモンシデムシ種間には利用する死体の大きさに差がないこと、(4) 死体上でモンシデムシ種間の直接的な競争が実際に起こっていることを明らかにし、そこから、モンシデムシの利用できる死体は野外では

不足がちであり、生息場所、活動季節、利用死体サイズの重なる複数種のモンシデムシの間に死体を巡る激しい競争が生じていると結論した。

ついで著者は、モンシデムシが繁殖の際に死体を「埋葬」することに着目し、この埋葬行動が主な競争相手（他のモンシデムシ、ハエ、菌類）との競争にどのような影響を及ぼすかを研究した。その際に、著者は埋葬行動を（A）死体の土中への「埋め込み」と、（B）土中の小室で死体から毛や羽毛を取り除き、口および肛門から分泌される液を塗りつけながらボール状に丸める「処理」、の二つに区分し、この二つの要素が競争に及ぼす影響を一連の野外実験によって評価した。その結果は以下の通りである。（1）モンシデムシによる死体の「埋め込み」には他のモンシデムシによる発見を妨げる効果は認められないが、「処理」には発見を妨げる効果がある。（2）「埋め込み」と「処理」のいずれも、ハエの発生を妨げる効果がある。（3）「埋め込み」にはカビの増殖を妨げる効果はないが、「処理」にはカビの増殖を妨げる顕著な効果がある。

以上のように、著者は、モンシデムシによる死体の「埋葬」は実際に種間関係に大きな影響を与えており、さらに、従来区別されていなかった「埋め込み」と「処理」にはそれぞれ異なった機能があることを明らかにした。また、「処理」のなかでも、「毛や羽の取り除き」と「分泌物の塗布」には異なった役割があることも示唆している。

モンシデムシは小型動物の死体を餌として子育てを行うという特異な習性を持つために、彼らの育児習性については多くの研究がある。また、死体を巡る同種個体間の競争に関しても、古くから研究されてきた。しかし、異種のモンシデムシ間、あるいはモンシデムシと他の生物の競争の実体については、ほとんど明らかにされていなかった。本研究は自然条件下におけるモンシデムシの種間競争の実体をその特異な行動様式と結びつけて具体的に解析し、これまでの研究が見逃していた様々な新知見をもたらした。特に、埋葬行動が複数の連続する要素から構成されており、その一つ一つの要素が種間競争において異なった役割を果たしていることを示した点は、生態学的にも行動学的にも高く評価される。

よって審査員一同は、申請者が北海道大学博士（理学）の学位を授与される資格のあるものと認めた。