

学位論文題名

Biosystematics of the myrmecophilous genus *Pella*
(Coleoptera, Staphylinidae)(好蟻性 *Pella* 属の生物体系学的研究 (甲虫目、ハネカクシ科))

学位論文内容の要旨

アリ社会に別の生き物が依存する現象を好蟻性という。*Pella* 属はヒゲトハネカクシ亜科の Lomechusini 族 Myrmedoniina 亜族に属する好蟻性甲虫の一群であり、旧北区から約 30 種が記録されている。体長 3.5~7.0mm 程度で、主にケアリ属クサアリ亜属を寄主とし、巣の清掃者あるいはアリの捕食者として生活している。*Pella* 属甲虫は好蟻性種としては大型であることから比較的多くの研究者によって調査されてはいるが、その成果は断片的な記載発表にとどまっている。

好蟻性昆虫の共生の実体や共進化に関する研究が近年脚光を浴びつつある。*Pella* 属甲虫は分布域において最も普通かつ個体数の多い好蟻性昆虫であり、好蟻性昆虫の進化学的研究に関して非常に有用な材料となる可能性が高い。よって、本属に関する総合的研究は、好蟻性に関する研究の推進に寄与することが期待できる。本論文では、形態学・系統学・分類学・生態学 (生活史・行動) という 4 つの視点から *Pella* 属甲虫に関する研究を進めた。

形態

Pella 属甲虫の詳細な形態学的調査はなされておらず、属の定義も曖昧な状態にある。実際、*Pella* 属の分類学的取り扱い是非常に不安定であり、独立属あるいは *Zyras* 属の亜属とされることがある。いっぽう、*Zyras* 属は多くの亜属を含み、その分類は非常に混乱している。*Zyras* 属は Lomechusini 族の約半数を占め、このことは族全体の混乱を意味する。これらの問題は Lomechusini 族における形態学的研究の不足に起因するものと考えられるので、ここでは *Pella* 属甲虫の形態を詳細に検討し、さらには Lomechusini 族他属との比較形態学的調査を行った。

<成虫形態>

Pella 属の概形は好蟻性であるにもかかわらず、自由生活者と大きく異なるところは少ない。ただし前胸背板の側方へ広がった形態は好蟻性種一般に広く観察されるもので、好蟻性への形態的適応を示唆する。色彩は寄主アリのものと似る傾向があり、とくに *funetsta* 種群における漆黒の色彩や体表の艶は寄主であるクサアリ類に良く似ており、*ruficollis* 種群も寄主である *Liometopum* 属に酷似し、ともに毒性のある寄主へのベーツ擬態の可能性が考えられる。

ヒゲトハネカクシ亜科における高次レベル (亜族、属群、属) の関係を調べる上で、口器は最も重要な形質であると考えられている。今回その下唇の形態を詳しく観察し、その内突起部分の有用性 (属間での差異が大きく、非相同同形が少ない) を初めて示した。

<幼虫形態>

ハネカクシ科幼虫形態に関する研究例は大変少なく、今回初めて *Pella* 属におけるその外部形態を詳しく調査した。概形は成虫と同様に自由生活者と異なるところは少ない。最も注目すべき形質状態として、頭部と上唇が完全に融合している点がある。これは他の Lomechusini 族にも観察されるが、ハネカクシ全体で特異なものであり、本族の固有派生形質である可能性が示唆される。そのほか、幼虫が蛹化の際に繭を作る事が判明し、肛門から絹糸を出すことが観察された。

系統

Lomechusini 族はその大部分が好蟻性によって構成され、好蟻性の進化パターンを研究する上で好適な材料であるが、族内の系統関係は未だ調査されていない。好蟻性種の形態は寄主への適応によって非常に特殊化しており、類似する形態形質の多くが平行・収斂の効果に由来するため系統解析に有用ではない。したがって、信頼できる形態形質に基づいた系統関係の解析が必要とされている。ここでは系統解析に有用と考えられる口器の形質を使用し、Lomechusini 族の姉妹群と考えられる Athetini 族の種を外群に選び、分岐学的手法を用い、*Pella* 属の種を含む Lomechusini 族 19 種間の系統解析を行った。

この結果、*Pella* 属の単系統性は以下の固有派生形質によって支持された：1) 唇舌に剛毛を欠き感覚孔を有する；2) 下唇髭の第 2 節が 1 節とほぼ等幅。また、以下の共有派生形質により *Myrmoecia* 属との姉妹群関係が支持された：1) 前基節基部内突起の側方が突出する；2) 下唇髭の第 2 節が 1 節とほぼ等長。*Myrmoecia* 属は好蟻性種からなり、好蟻性が両属のグラントプランである可能性が高い。

Lomechusini 族には Lomechusina と Myrmedoniina の 2 亜族が知られるが、本研究により Lomechusina 亜族が Myrmedoniina 亜族の内群に位置づけられることが判明し、Myrmedoniina の非単系統性が示された。

Zyras 属は世界から 67 亜属 800 種が知られるが、属の定義は曖昧であり、その単系統性が示されたことはない。今回、このうち 4 亜属を解析に加えたが、その系統位置は Lomechusini 族内で分散し、*Zyras* 属の非単系統性を明白に示すことができた。

得られた Lomechusini 族の系統樹に各種の好蟻性の有無を対応させたところ、族内での好蟻性の進化は少なくとも 4 回、独立して生じたことが示された。好蟻性の複数回進化は以前から示唆されていたものの、それを検証した例はなく、単一族内での複数進化が今回初めて示された。

分類

Pella 属には、原記載後一世紀以上が過ぎ、未だ再記録・再記載がなされていない種も多い。また、*Pella* 属への所属の疑わしい種も残されている。したがって、本属の生物学的進展のためには、その分類学的検討が必要不可欠である。本研究はこの要請に応えるものであり、既知種の全てと多くの未記載種を扱い、新たな分類学的枠組みの構築を試みた。既知種についてはほぼ全ての種のタイプ標本を調査した。

まず、*Pella* 属に所属する全種に共通な形態形質を探索し、成虫形質に基づく *Pella* 属の再定義を行った。また、いくつかの種のに幼虫形質に基づき、*Pella* 属の定義補強を図り、さらに卵、蛹など他の未成熟期の記載を行った。

Zyras 属の亜属とされていた *Myrmelia*、*Lepila*、*Pellochromonia* に含まれていた種を *Pella* 属に移すとともに、これらの分類群を *Pella* 属の同物異名とした。その結果 11 新種を含む 37 種を *Pella* 属に認め、それらの記載・再記載を行い、同定のための検索表を付けた。また、各種の分布や寄主アリに関する情報をまとめた。従来 *Pella* 属に置かれていた 6 種を別属へ移し、それらの再記載を行った。

生態

好蟻性は興味深い生態学的適応の 1 つであり、その進化パターンを知る上で、各種の生活史や行動は情報源として大変重要である。ヒゲブトハネカクシには非常に多くの好蟻性種が含まれるものの、それらの行動や生活史が詳しく調べられた例は少ない。ここでは調査を行った *Pella* 属約 10 種の生活史と行動観察の結果を報告する。

<生活史>

全ての種で年 1 化であることが判明し、大部分の種では以下の発生経過をたどる。春先に成虫が出現し、すぐに交尾・産卵する。未成熟期はそれぞれ、卵 (2 日)、1 齢幼虫 (2-3 日)、2 齢幼虫 (2-3 日)、蛹 (5-7 日) であり、約 11-15 日のごく短期間で成虫となる。新成虫は秋遅くまで活動し、そのまま越冬する。別の 2 種では上記とは明らかに異なった生活史を持ち、幼虫が蛹で越冬する可能性が考えられた。*Pella* 属甲虫は通常同所的 (同一巣) に 6-8 種が生息し、このような生活史のずれは季節的なすみわけであることが示唆される。

<行動>

Pella 属成虫は通常、寄主の巣の清掃者（アリ死骸・餌の残り）、寄主アリの捕食者、寄主コロニー盗食寄生者という主に3つの食性パターンを持つ。捕食は主に夜間に行い、寄主の“首”を噛み切ることが観察された。幼虫は清掃者であり、アリの死骸から体液を吸汁する。幼虫、成虫ともコロニーから離れた場所へ餌を運搬するが、餌の運搬行動は甲虫ではあまり例がなく、アリによる探索を逃れるための適応的な行動であることが想像される。

学位論文審査の要旨

主査 教授 諏訪 正 明

副査 教授 斎藤 裕

副査 助教授 秋元 信 一

副査 助教授 大原 昌 宏 (北海道大学総合博物館)

学位論文題名

Biosystematics of the myrmecophilous genus *Pella* (Coleoptera, Staphylinidae)

(好蟻性 *Pella* 属の生物体系学的研究 (甲虫目、ハネカクシ科))

本論文は図版 104 (図 412)、表 1 を含む総頁数 453 の英文論文であり、他に参考論文 27 編が添えられている。

Pella 属はヒゲブトハネカクシ亜科の Lomechusini 族 Myrmedoniina 亜族に属する好蟻性甲虫の一群で、旧北区から約 30 種が記録されている。主にケアリ属クサアリ亜属を寄主とし、巣の清掃者あるいはアリの捕食者として生活している。本属甲虫は分布域において最も普通かつ個体数が多く、好蟻性昆虫の進化を探る上で好適な研究対象生物群であるとともに、環境指標生物群としての有用性が高い。本研究は、形態学・系統学・分類学・生態学 (生活史・行動) という各視点からこの *Pella* 属甲虫を総合的に調査し、昆虫類に広く見られる好蟻性の進化を解決するための情報基盤を築くことを目的としており、その概要は以下の通りである。

形態

Pella 属甲虫の詳細な形態学的調査はなされておらず、属の認識は定まっていない。また Lomechusini 族全体の分類体系も混乱した状況にある。ここでは *Pella* 属甲虫の形態を詳細に検討し、さらには Lomechusini 族他属との比較形態学的調査を行った。

成虫の色彩は寄主アリに類似する傾向があり、とくに *funetsta* 種群における漆黒の色彩や体表の光沢は寄主であるクサアリ類に良く似ている。*ruficollis* 種群も寄主である *Liometopum* 属に酷似し、ともに毒性のある寄主へのベーツ擬態の可能性が考えられた。

ヒゲブトハネカクシ亜科における高次レベル (亜族、属群、属) の関係を調べる上で、口器は最も重要な形質であると考えられている。本研究においてその下唇の形態を詳しく観察し、その内突起部分の有用性 (属間での差異が大きく、非相同同形が少ない) を初めて示した。

最も注目すべき幼虫の形質状態として、頭部と上唇が完全に融合するという特異な点があり、本族の固有派生形質である可能性が示唆された。そのほか、幼虫が蛹化の際に繭を作る事が判明し、肛門から絹糸を出すことが観察された。

系統

Lomechusini 族はその大部分が好蟻性種によって構成され、好蟻性の進化パターンを研究する上で好適な材料であるが、族内の系統関係は未だ調査されていない。ここでは系統解析に有用と考えられる口器の形質に基づき、*Pella* 属の種を含む Lomechusini 族 19 種間の系統解析を分岐学的手法を用いて行った。

この結果、*Pella* 属の単系統性は2つの固有派生形質によって支持された。また、*Myrmoecia* 属との姉妹群関係が支持された。*Myrmoecia* 属も好蟻性種により構成されるので、両属の祖先種が好蟻性であった可能性が高い。

得られた Lomechusini 族の系統樹に各種の好蟻性の有無を対応させたところ、族内での好蟻性の進化は少なくとも4回、独立に生じたことが示された。好蟻性の複数回進化は以前から示唆されていたものの、それを検証した例はなく、単一族内での複数回進化が今回初めて示された。

分類

Pella 属の分類体系には定説がなく、種の同定も容易でない状況にあり、また、本属の生物学的研究が進展するためにも、その分類学的検討が必要不可欠であった。本研究はこの要請に応えるものであり、既知種の全てと多くの未記載種を扱い、新たな分類学的枠組みの構築を試みた。既知種についてはほぼ全ての種のタイプ標本を調査した。

まず、全種の成虫形質に基づき *Pella* 属の再定義を行った。また、数種の幼虫形質によって *Pella* 属の定義補強を図り、さらに卵、蛹など他の未成熟期の記載を行った。本属に11新種を含む37種を認め、それらの記載・再記載を行い、同定のための検索表を付した。また、各種の分布や寄主アリに関する生態的情報をまとめた。

生態

多くの好蟻性ハネカクシが知られるものの、それらの行動や生活史が詳しく調べられた例は少なく、その情報の不足が好蟻性の進化パターンを知る上で大きな障害となっていた。本研究ではこの不足を補うため12種の *Pella* 属甲虫について、その生活史と行動を調査した。

全ての種で年1化であった。大部分の種では早春の約11-15日間の短期間で卵から成虫となるが、別の2種ではこれとは季節的に異なった生活史を持っていた。*Pella* 属甲虫は通常同所的(同一巣)に6-8種が生息し、このような生活史の時間的ずれは季節的なすみわけであることが示唆された。*Pella* 属成虫の食性が主として、清掃者、寄主アリの捕食者、盗食寄生者という3型に類別されること、幼虫は清掃者であり、アリの死骸から体液を吸汁することが判明した。

以上のように本研究は好蟻性昆虫群 *Pella* 属に関する総合的な基礎情報を明らかにしたものであり、その成果は学術的・応用的に高く評価される。よって審査員一同は丸山宗利が博士(農学)の学位を受けるのに十分な資格を有するものと認めた。