

# ニホンホホビロコメツキモドキによる酵母の栽培

土岐和多瑠

京都大学生態学研究センター

〒 520-2113 大津市平野 2-509-3 Email : watarutoki@08.alumni.u-tokyo.ac.jp

## Yeast farming in *Doubledaya bucculenta*

Wataru Toki

### 菌を育てる昆虫

地球上には、数え切れないほどの昆虫が生息している。それらの生態や形態は、時として非常に変わったユニークなものであり、生物多様性や進化の研究をする上で非常に興味深い。その変わった生態の1つとして栽培共生が挙げられる。栽培共生とは、宿主が共生生物を餌として育てて食べる共生関係のことであり、昆虫の場合、共生生物は菌である。菌を育てて食べる昆虫は様々な分類群から知られ、特に社会性昆虫であるハキリアリ、キノコシオアリ、養菌性キクイムシの栽培共生は非常に発達していて農耕とも称される (Mueller *et al.*, 2005)。彼らは、共生菌を植え、巣内や坑道内で菌園を形成する。菌を守り、食べ、かつそれが栄養源として必須である。非社会性の甲虫に目を向けると、ヨーロッパに分布するツツシンクイムシ科の一種 *Hylecoetus dermestoides* (Linnaeus, 1761) (Francke-Grosmann, 1967)、オトシブミ科ルリオトシブミ属 (*Euops*) (沢田・森本, 1986; Kobayashi *et al.*, 2008)、そして、ニホンホホビロコメツキモドキ *Doubledaya bucculenta* Lewis, 1884 が知られる (図 1-3)。

### ニホンホホビロコメツキモドキ

オオキノコムシ科コメツキモドキ亜科コメツキモドキ族ホホビロコメツキモドキ属 (*Doubledaya*) に属する種である。コメツキモドキ科は、これまで、コメツキモドキ科という独立した科の分類群として扱われることが多かった。しかし、近年の系統学的研究の結果、現在はオオキノコムシ科の一亜科として扱われている (Węgrzynowicz, 2002)。コメツキムシに似た体形だが、跳ねない。英名は lizard beetle である。漢字で記すと擬叩頭蟲となる。コメツキモドキ亜科のほとんどの種は、幼虫が植物の茎に潜り、組織を食べる植食性であると考えられている (Leschen, 2003)。例えば、キムネヒメコメツキモドキ *Anadastus atriceps* (Crotch, 1873) はイネ科草本のヌカキビを (Matsuo & Yoshitomi,

2010)、オビヒメコメツキモドキ *A. pulchelloides* Nakane, 1982 は同じくイネ科草本のトダシバを寄主植物とする (Toki & Togashi, 2013)。

ホホビロコメツキモドキ属は約 40 種から構成される (Leschen & Węgrzynowicz, 1998)。インド・マラヤ地域を中心に分布し、日本が属の分布北限にあたる (図 4)。その名の通り、メス成虫の頭部左側が肥大化している種がほとんどである。日本には本属はニホンホホビロコメツキモドキただ 1 種が分布する。本属の生態はほとんどが未知である。属名は 19 世紀のイギリスの鱗翅目学者 Edward Doubleday 氏にちなむ (White, 1852)。

ニホンホホビロコメツキモドキは、日本産コメツキモドキの最大種で、体サイズ変異が大きく、小さな個体は 8 mm 程度だが、大きな個体になると 23 mm を超える (黒澤ら, 1985; Toki & Togashi, 2011)。保育社の原色日本甲虫図鑑 (III) (黒澤ら, 1985) を眺めていて、メスの奇抜な形態に驚いた読者諸氏も多いと察する (図 2)。著しく肥大化した前肢附節。左側が膨らみ、明らかに左右不相称な頭部。それに比べて、隣に掲載されているオスの形態のなんと普通なことか (図 3)。変わった形態の甲虫は数多くいるものの、ニホンホホビロコメツキモドキもなかなかのものではないだろうか。分布域は広く、本州 (北は岩手県まで)、四国、九州、南西諸島 (南はトカラ列島宝島まで) に分布する (Toki, 2009; Toki & Hosoya, 2012)。

ニホンホホビロコメツキモドキの生態について記された論文はほとんどない。本種は枯れて間もない竹 (メダケ、アズマネザサ、リュウキュウチク、ナリヒラダケの一種) にあつまる (林, 1974; Toki, 2009; Toki & Hosoya, 2012)。メスは竹に方形の特徴的な孔を開け、空洞内に産卵する (図 1, 5)。幼虫は 1 つの空洞内で成長発育し、成虫となって外へ出てくる (林, 1974)。「幼虫はメダケの内面をきわめて浅く、なめるように食して生育します。したがって、目立った食痕がありません」 (林, 1974) とあるように、幼虫期、堅い材の部分がかじられ

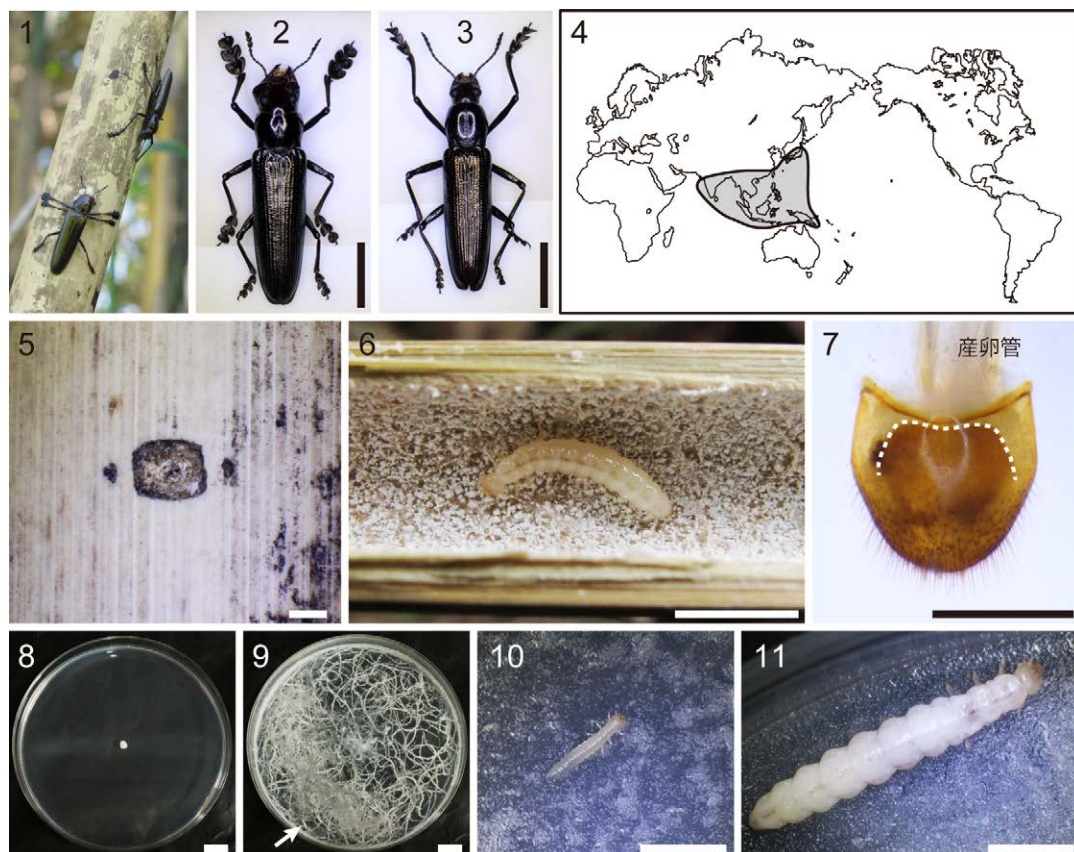


図1-11. ニホンホビロコメツキモドキ *Doubledaya bucculenta* (1-3, 5-10), ホビロコメツキモドキ属の分布図 (4). 1, メダケに産卵行動中のメス(下)と傍らで静止するオス(上), 宮崎県川南町. 2, メス成虫, 宮崎県川南町. 3, オス成虫, 宮崎県川南町. 5, メダケ上の古い産卵痕, 宮崎県川南町. メスは大型で方形の孔と左右に一对の小さなくぼみを穿ち, 方形の孔を通して空洞内に産卵する. 6, 酵母 *Wickerhamomyces anomalus* の菌園内の幼虫, 茨城県日立市. 竹の表面に白い酵母のコロニーが高密度に増殖している. 7, メス成虫腹部第8節背板上のマイカンギア, 背面観. ポケット上の構造(破線)が透けて見える. 8, 9, 酵母 *W. anomalus* の増殖, 幼虫なしの場合(8)とありの場合(9). PDA培地上で25°C, 全暗条件で培養した(培養3日目). 矢印は幼虫を示す. 10, 11, 幼虫の成長, 酵母を与えなかった場合(10)と与えた場合(11). PDA培地上で25°C, 全暗条件で飼育した(飼育21日目). スケールは1 mm (5, 7), 5 mm (2, 3, 6, 10, 11), 1 cm (8, 9).

た痕は見られない。しかし、竹の表面を食べるだけで果たして23 mmの虫が出来上がるだろうか。

### ニホンホビロコメツキモドキと酵母

本種の加害したメダケを割っていると、あることに気づく。幼虫のいる空洞内面に白いものがうすく広がっている(図6)。そのうえ、なんだかアルコールのような匂いもする。加害されていないメダケを割っても白いものは見られないし、竹そのものの香りがするだけである。

もしかして微生物が関係しているのではないだろうか。そう考えた筆者は、実験室にて微生物の分離を試みた。その結果、加害を受けたメダケの空洞内や幼虫体表面から酵母 *Wickerhamomyces anomalus* がコンスタントに分離されてきた(Toki

et al., 2012)。一方、加害されていない空洞からは何も分離されなかった。つまり、酵母はもともと空洞内に存在していたのではなくて、ニホンホビロコメツキモドキがなんらかの方法で持ち込んでいる可能性が高いことがわかった。

### マイカンギアの存在

ニホンホビロコメツキモドキはどうやって酵母を竹の空洞内に持ち込むのだろうか。菌と共生する昆虫では、しばしば菌を運搬するためのポケットのような器官を持つ。この器官はマイカンギアや菌嚢と呼ばれる。例えば、甲虫では、キクイムシ類、クワガタムシ科、ツツシクイムシ科、オトシブミ科ルリオトシブミ属から報告されている(Francke-Grosman, 1967; 沢田・森本, 1986;

Kobayashi *et al.*, 2008; Tanahashi *et al.*, 2010).

筆者は、ニホンホホビロコメツキモドキも同様にマイカンギアを持つのではないかと予想した。そこで、成虫を入念に調べたところ、メスの腹部第8節背板にポケットのような構造を発見した (Toki *et al.*, 2012) (図7)。予想通り中からは酵母 *W. anomalus* が検出された。

### 菌園の創設

マイカンギアに蓄えられた酵母は、どのようにして竹の空洞内へ持ち込まれ、どのようにして空洞内全体に拡がるのだろうか。メス成虫は、大顎で竹をかじって空洞に達する孔を開け、産卵管を挿入して産卵し、かじってきた竹の繊維くずを孔に詰めて栓をする。そのため、メスの体で空洞内に進入するのは産卵管のみである。酵母は産卵管を通して空洞内に持ち込まれるのではないだろうか。そこで、産卵孔作成中のメスを刺激しないように静かに竹を半分に割り、空洞内の産卵管の様子をビデオで記録した。孔が空洞内へ貫通すると、産卵管が差し込まれ、しばらくしてバナナ状の卵が出現した。面白いことに、卵が産卵管から離れる直前、産卵管はポンプのように膨らんだり縮んだりを繰り返した (Toki *et al.*, 2013)。調べると、卵と産卵管が最後に付着していた部分 (末端) と産卵孔の空洞への開口部周縁から大量の酵母がコンスタントに検出された。しかし、卵の他方の端 (先端) や側面からは酵母が検出されないか、あってもわずかな量にとどまった (Toki *et al.*, 2013)。つまり、産卵管がポンプのように動くことで酵母が空洞内へ輸送され、次世代へと受け継がれることがわかった。

空洞内へ持ち込まれた酵母はどのように空洞全体へ拡がるのだろうか。酵母を単独でポテトデキストロース寒天培地 (菌の培養に使用される標準的な寒天培地; 以下 PDA 培地) 上や竹上で培養した場合と無菌化した幼虫を加えた場合とで比較してみた。酵母を PDA 培地上で培養すると、同心円状にじわじわとゆっくり拡がる (図8)。それに対して、幼虫を同居させて培養すると、幼虫は酵母のない部分へも活発に動き回り、幼虫の歩いた跡に沿って広範囲に酵母の増殖が観察された (Toki *et al.*, 2013) (図9)。竹を使って実験した場合でも同様であった (Toki *et al.*, 2013)。つまり、幼虫は、親から受け継いだ酵母を空洞全体に積極的に運搬し、酵母の菌園を迅速に創っていた。

### 酵母という食べ物

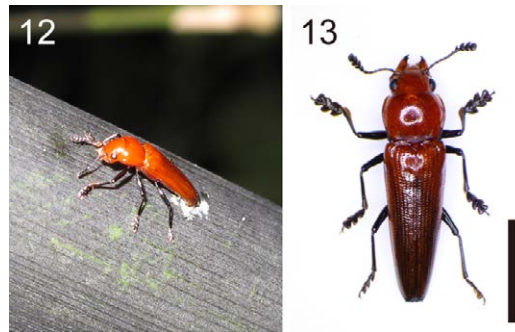


図12-13. *Doubeldaya sinuata*. 12, *Sinobambusa sat*に産卵行動中のメス, ベトナムTam Dao. 13, メス成虫, ベトナムTam Dao. スケールは5 mm.

幼虫が竹の表面をなめる行動 (林, 1974) は、実は酵母を食べているのではないだろうか。酵母のエサとしての重要性を調べるため、無菌化した幼虫を、(a)PDA 培地、(b) 酵母を増殖させた PDA 培地、(c) 高圧滅菌したメダケ材片の3条件下で飼育し、70日間観察した。その結果、aやcでは幼虫は2齢にはなったもののそれ以降の成長発育は見られなかった (本種は通常4齢以降で蛹化する) (図10)。対照的に、酵母を与えたbの条件では、正常に成長発育し、野外の個体と変わらない大きさの成虫が羽化した (Toki *et al.*, 2012) (図11)。さらに興味深いことに、実験後にcの処理に酵母を加えると、幼虫は成長を始め、成虫にまで到達した (Toki *et al.*, 2012)。このことは、酵母が幼虫にとって不可欠な餌資源であることを示している。

### 近縁種の場合

ニホンホホビロコメツキモドキは酵母と栽培共生関係にあることが判明したが、別種ではどうだろうか。ベトナム北部の Tam Dao に産するホホビロコメツキモドキの一種 *D. sinuata* Zia, 1934 (図12, 13) を調べたところ、興味深いことがわかってきた。本種の幼虫も枯れた竹の空洞内で成長発育するが、竹の組織を食べているようである。竹は *Sinobambusa sat* という種類で、割ってみるとメダケと違って空洞内に髓組織が大量に残っていた (Toki *et al.*, 2014)。老齢幼虫のいる空洞内では髓組織が綺麗になくなっていった。ニホンホホビロコメツキモドキの幼虫の大顎は先端が細く鋭く尖っていたのに対し、*D. sinuata* の幼虫の大顎は、先端が太くがっしりしており、繊維質の植物組織を摂食するのに適した形態であることが示唆された (Toki *et al.*, 2014)。そのため、今後実験的な検証が必要であるが、*D. sinuata* は植物食である可能性が高いと考えている。

## おわりに

ニホンホホビロコメツキモドキは、酵母をマイカンギアに入れて運び、竹の空洞内に接種し、拡げて菌園を創設し、食べ、かつそれが必須の栄養源であった。読者諸氏の身近でも本種がひっそりと竹の中で酵母を育てているのである。本種の生息する竹林は、低標高地の里山的環境に普通に見られる。そのため、場所によっては決して稀な虫ではない。それにも関わらずこのような面白い生態が知られていなかったのは、本種をはじめとするコメツキモドキ類が雑甲虫の1つであることや虫屋があまり竹林に行かないことと無関係でないだろう。

日本のコメツキモドキはわからないことだらけであるが、海外産にいたってはそれに輪をかけてわからないことだらけである。果たして何種が栽培共生を行っているのか？栽培共生は何度進化したのか？地道な知見の集積と、特に東南アジアでのホホビロコメツキモドキ属の生態解明が待たれる。

## 謝辞

本稿を執筆する機会を与えて下さった吉富博之博士（愛媛大学）、研究のアイディアから論文の執筆まで日頃有益な助言を頂いている富樫一巳博士（東京大学）、野外調査に常に協力してくれる家族に深甚の謝意を表す。

## 引用文献

- Francke-Grosmann, H., 1967. Ectosymbiosis in wood-inhabiting insects. In: S. M. Henly (ed.), *Symbiosis: Associations of invertebrates, birds, ruminants, and other biota*. New York: Academic Press. pp. 141–205.
- 林 長閑, 1974. ニホンホホビロコメツキモドキの生態. *昆虫と自然* 9(7): 17.
- Kobayashi, C., Y. Fukasawa, D. Hirose, & M. Kato, 2008. Contribution of symbiotic mycangial fungi to larval nutrition of a leaf-rolling weevil. *Evolutionary Ecology* 22: 711–722.
- 黒澤良彦・久松定成・佐々治寛之（編），1985. 原色日本甲虫図鑑 III. 保育社，大阪. 514 pp.
- Leschen, R. A. B., 2003. Erotylidae (Insecta: Coleoptera: Cucuj-

- oidea): Phylogeny and review (Part 1). *Fauna of New Zealand*. Manaaki Whenua Press, Lincoln, New Zealand. 108 pp.
- Leschen, R. A. B., & Węgrzynowicz, P. 1998. Generic catalogue and taxonomic status of Languriidae (Cucujoidea). *Annales Zoologici* 48: 221–243.
- Matsuo, S., & H. Yoshitomi, 2010. A host record of *Anadastus atriceps* (Coleoptera, Erotylidae, Languriinae, Languriini). *Elytra* 38(2): 211–212.
- Mueller, U. G., N. M. Gerardo, D. K. Aanen, D. L. Six, & T. R. Schultz, 2005. The evolution of agriculture in insects. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 563–595.
- 沢田佳久・森本 桂, 1986. ルリオトシブミ属 *Euops* から新たに発見された孢子嚢と孢子の播盤への伝搬方法 (甲虫目: オトシブミ科). *九州大学農学部学藝雑誌* 40(4): 197–205.
- Tanahashi, M., K. Kubota, N. Matsushita, & K. Togashi, 2010. Discovery of mycangia and the associated xylose-fermenting yeasts in stag beetles (Coleoptera: Lucanidae). *Naturwissenschaften* 97: 311–317.
- Toki, W., 2009. New host plants and additional records of asymmetric lizard beetle *Doubledaya bucculenta* Lewis, 1884 (Coleoptera: Erotylidae: Languriinae) in distributional northernmost region. *Biogeography* 11: 109–111.
- Toki, W., & T. Hosoya, 2012. New host plant and southernmost records of asymmetric lizard beetle *Doubledaya bucculenta* Lewis (Coleoptera: Erotylidae: Languriinae). *Elytra*, Tokyo, New Series 1(2): 253–254.
- Toki, W., & K. Togashi, 2011. Exaggerated asymmetric head morphology of female *Doubledaya bucculenta* (Coleoptera: Erotylidae: Languriinae) and ovipositional preference for bamboo internodes. *Zoological Science* 28: 348–354.
- Toki, W., & K. Togashi, 2013. Relationship between oviposition site selection and mandibular asymmetry in two species of lizard beetles, *Anadastus pulchelloides* Nakane and *Doubledaya bucculenta* Lewis (Coleoptera: Erotylidae: Languriinae). *The Coleopterists Bulletin* 67(3): 360–367.
- Toki, W., M. Tanahashi, K. Togashi, & T. Fukatsu, 2012. Fungal farming in a non-social beetle. *PLoS ONE* 7(7): e41893.
- Toki, W., Y. Takahashi, & K. Togashi, 2013. Fungal garden making inside bamboos by a non-social fungus-growing beetle. *PLoS ONE* 8(11): e79515.
- Toki, W., S. Matsuo, H. T. Pham, & H. Yoshitomi, 2014. Morphology of adults and immature stages and host plant use of *Doubledaya sinuata* (Coleoptera: Erotylidae: Languriinae). *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*, in press.
- White, A., 1852. Description of *Doubledaya Viator*, an apparently undescribed sub-genus and species of Coleoptera belonging to the family Languriidae. *Transactions of the Entomological Society of London*. New Series 2: 1–3.
- Węgrzynowicz, P., 2002. Morphology, phylogeny and classification of the family Erotylidae based on adult characters (Coleoptera Cucujoidea). *Genus* 13: 435–504.