

コナライクビチョッキリ (甲虫目, オトシブミ科) に おける揺籃形成行動の 2 型

— (1) 緩巻き型 —

櫻 井 一 彦

Abstract

This research was conducted as part of a project for gathering ethological data on the evolution of maternal care in attelabid weevils. Loose roll type cradles, which were made by *Deporaus unicolor* (Roelofs, 1874), and their formation behaviour were observed in the field and in the laboratory. Host plants used in this research were two auks, *Quercus serrata* Murray and *Q. glauca* Thunb. The process of cradle formation consisted of 9 different behaviours of 7 groups i.e., 1) checking and measuring the leaf, 2) leaf cutting, 3) oviposition (a: making an oviposition hole, b: egg laying, c: closing the mouth of the oviposition hole), 4) nibble walking, 5) leaf rolling, 6) locomotive walking, and 7) resting and/or eating. Each behaviour was described and its function was discussed. Leaf cutting included complete penetrating cutting and incomplete non-penetrating cutting. The latter was operated on the main vein and on some lateral veins. For the loose roll cradles, there was no method of physical fixation by structure or one of chemical fixation by adhesive substances. The scrolled state of the cradle leaf was maintained by the wilted leaf's rolling habit.

Key words: *Deporaus unicolor*, Attelabidae, Coleoptera, cradle formation, maternal care, コナライクビチョッキリ, オトシブミ科, 揺籃形成行動.

I. はじめに

本研究の対象としたコナライクビチョッキリ *Deporaus unicolor* が属するイクビチョッキリ属は、オトシブミ科 *Attelabidae* チョッキリゾウムシ亜科 *Rhynchitinae* の中であって多くの種を含む属である (Voss 1938-42; 128種を報告している)。そして、日本産の本属については、ミヤマイクビチョッキリ (*D. nidificus* Sawada & Lee 1986) など1980年代以降に記載されたものもあり、Sawada (1993) は総説的な整理をしている。なお、その後も新種記載が続いており (例えば、Legalov 2019)、未記載種もある。本属では一部の種で産卵習性が報告されている (森本 1964; 安田・沢田 2009 など)。その中には産卵のために植物の葉の葉柄あるいは葉身を切るだけの種 (クロヘリイクビチョッキリ *D. ohdaisanus*: 沢田 1986) や、葉を切ることに加えて巻くなどの細工を行う種 (カバイクビチョッキリ *D. betulae*: Debby 1846; Daanje 1964; コナライクビチョッキリ *D. unicolor*: 河野 1929¹⁾; ミヤマイクビチョッキリ *D. nidificus*: Sawada & Lee 1986; Sakurai 2005; マレーシア・ボルネオ産の *D. sp.*: Sakurai 1985 (sp. no. 47)) さらに労働寄生性で他種の揺籃に産卵する種 (オオメイクビチョッキリ *D. hartmanni*) まであり多様性に富む。

イクビチョッキリ属とこの属を含むイクビチョッキリ族はその種の多さと揺籃の多様性から、この群内での揺籃形成行動の詳細な研究が本属内やチョッキリゾウムシ亜科内における揺籃形成行動の進化解明に重要であることが指摘されている (森本 1964; Sakurai 2005)。

コナライクビチョッキリについては、Djukan (1915)と河野 (1929) (注1) は揺籃の形状を図示し揺籃形成過程を簡単に記述しているが、揺籃形成行動の詳細な報告はまだない。

1) 河野 (1929) は *D. uniformis* と表記している。岩田 (1935) がコナライクビチョッキリとして報告しているのは別種のマルムネチョッキリ *Chonostropheus chujoi* の揺籃である。

コナライクピチョッキリ (甲虫目, オトシブミ科) における揺籃形成行動の 2 型

これまでに発表されたコナライクピチョッキリの揺籃には, 2 つの型がある。1 つは Djukin (1915) と河野 (1929), 森本 (1964) に示された型 (以下では, 縦緩巻き型, あるいは単に緩巻き型と呼ぶこととする) で, もう 1 つは Sakurai (1990)²⁾ と安田・沢田 (2009), Kobayashi et al. (2012) に示された型 (斜め巻き片絞り型, あるいは単に片絞り型と呼ぶこととする) である。

筆者は, これらの 2 つの型が行動的に異なる姉妹種によって形成されている可能性があると考え, それぞれの型を野外で生態観察するとともに, 揺籃形成過程の行動観察を野外に加えて飼育下で行ってきた。その結果を, 2 つの論文に分けて報告する。この論文では, 緩巻き型の揺籃形成行動を報告する。そして, 次報で, 片絞り型の揺籃形成行動と, 2 つの行動型の野外での揺籃形成時期について報告する。

II. 対象と方法

コナライクピチョッキリの緩巻き型揺籃 (図 1 a, 図 2 a~c) を形成する個体を対象に揺籃ならびに揺籃形成行動の観察を行った。

1) 揺籃の形状 1975 年から 2019 年にかけて, 主に富山県富山市寺町呉羽丘陵, 京都府京都市左京区吉田山および出町柳, 岩倉, 東京都八王子市南大沢とその周辺などで, 揺籃の形状や寄主植物の観察を行った。

2) 揺籃内産卵数 揺籃内の産卵数の調査は, 1975 年 6 月 19 日と 20 日,

2) 筆者は Sakurai (1990) の論文で対象種を *Deporaus* sp. と表記している。そう扱ったのは次の事情による。当時 1987 年, 沢田佳久博士に緩巻き型揺籃を形成した個体 (緩巻き型個体: sp. O と標識) と, 片絞り型揺籃を形成した個体 (片絞り型個体: sp. L と標識) とを同定していただいた。前者は後者に比べやや小型であるけれども, どちらも *D. unicolor* であるとのことだった。Sakurai (1990) の対象は片絞り型揺籃を形成する個体であった。この時点でコナライクピチョッキリ *D. unicolor* の揺籃として報告されていたのは緩巻き型のものだけで (Djukin 1915, 河野 1929, 森本 1964), 片絞り型のものは知られていなかった。また筆者は当時, 飼育下でも野外でも同一個体が 2 つの型の揺籃を形成するのを観察したことがなかった (なおこの点は 2022 年現在に至るまで変わらない)。そこで筆者は, Sakurai (1990) では対象種を *D. unicolor* と表記せずに *D. sp.* とした。

27日に、富山市呉羽丘陵でコナラの葉を用いて形成されていた24個の揺籃を対象に、葉の巻きを解いて行った。

3) 行動観察 野外では、いくつかの断片的な行動観察を行った。加えて、野外で採集した雌成虫を室内で飼育し、揺籃形成の過程をビデオに記録した。行動解析の対象は、揺籃形成過程をビデオ記録したものが中心であるが、肉眼だけで野帳に筆記した事例も参考にした。全過程あるいはほぼ全過程を観察できた事例数が現段階ではまだ、コナラとアラカシの葉を使ったコナライクビチョッキリ緩巻き型の揺籃形成過程に、雌成虫の産地や寄主植物の違いに起因する行動の差異があるのかどうかを判断するまでに集まっていない。そこで、以下の結果では観察事例に共通していた一般的な特徴について述べた。

室内では、通常幅17×奥行き24×高さ32 cmのプラスチック製飼育箱に雌成虫を1頭ずつ入れ、野外で利用していた寄主植物の新鮮な枝を瓶に差した状態で与えて飼育した。雄成虫と一緒に飼育する場合もあった。ほぼ全過程が記録できたのは、9雌による18例であった。雌成虫の採集地ならびに与えた寄主植物、観察例数、揺籃形成の年月は次の通りである。富山市寺町・呉羽丘陵産の1雌の2例(寄主植物:コナラ;1987年5月)と京都市左京区岩倉産5雌の8例(同:アラカシ;1985年5月と1986年5月と1989年5月)と出町柳産2雌の5例(同:アラカシ;2018年5月)と吉田山産1雌の3例(同:アラカシ;2018年5月)である。

揺籃には右巻きと左巻きがあり、両者の構造は互いに鏡像的で、また形成過程での雌成虫の行動も鏡像的であった。そこで本論文では、櫻井(1988と1989:ヒゲナガオトシブミ *Paratrachelophorus longicornis*) および櫻井(2005:ミヤマイクビチョッキリ *D. nidificus*) と同じく、右巻きの揺籃形成について述べる。

揺籃形成が始まった時、すなわち細工が何も行われていない自然の葉は、水平に近かったり葉先が基部よりも上だったりする。ただし、裁断が進ん

コナライクビチョッキリ (甲虫目, オトシブミ科) における揺籃形成行動の 2 型

でからは、揺籃に利用される葉の部位 (利用部分) は基部が上で葉先が下の状態に垂れ下がっていた。そこで葉の巻き方向は、櫻井 (2005) と同じく葉の基部から葉の先端方向を見た状態を基準に定めた。なお、これは葉を巻いている雌成虫から見た葉の巻きの向きと一致する。

主脈を中央にして、それよりもどちら側の半分の葉身に雌成虫がいるかを示すために櫻井 (1998 と 1999) と櫻井 (2005) は、葉裏から見た状態を基準に決めた右葉身・左葉身という語を用いていた。しかし、この 2 語では雌成虫が表側にいる時の虫の動きの左右と逆転することになり、成虫の動きの理解に混乱をもたらす可能性があった。そこで、この論文では右葉身と左葉身という語に変えて、成虫が葉の表裏のどちらにいるかを示したうえで、裁断開始側葉身と裁断終結側葉身という揺籃の形状と関連付けられた語を用いることとした。裁断開始点がある葉縁から主脈までの範囲の葉身が裁断開始側葉身、残る一方の葉身、つまり主脈から裁断の終結点がある葉縁までの範囲が裁断終結側葉身である。本論文で記述している右巻き揺籃では、葉表から見ると、裁断開始点は右側の葉縁にあり主脈よりも右半分が裁断開始側葉身である。裁断終結点は左側の葉縁近くにあり、主脈よりも左半分が裁断終結側葉身である。葉裏から見た場合には、これらの左右は当然ながら逆転する (例えば、裁断開始点は葉裏から見ると左側の葉縁に位置している)。

Ⅲ . 結果と考察

1. 揺籃の形状 (図 1, 図 2, 図 3 参照)

主脈を横断する 1 本の裁断が葉に施されていた (図 1, 図 2, 図 3)。裁断線の形状は、ほぼ直線であったが、主脈でやや葉の基部方向へ折れること (図 2 b, c) があった。さらに、同様の向きの変化が裁断終結側の葉身の側脈でも起きていることがあった。そして、裁断開始点の位置と、裁断終結点の位置とを、葉柄との距離で比べると、両者がほぼ同じで裁断線が主



図1 野外におけるコナライクビチヨッキリの緩巻き型揺籃
Fig. 1 Loose roll type cradles of *Deporaus unicolor* in the field.

a : ほぼ完成した揺籃および揺籃がすでに落下した非利用部 b, c : 形成中の揺籃. 矢印は揺籃が落下した非利用部分

a: a cradle almost accomplished and unused parts of the leaves; b, c: a cradle under formation. Arrows: unused parts of the cradle leaves; their cradles fell down.

脈にはほぼ直交することが多かった(図1 a, c, 図2 a)が, 裁断終結点の方近い(すなわち, 裁断線が主脈と斜めに交わり, 裁断開始点から終結点へ徐々に葉の基部側に向かっている)ことがあり(図2 b, c), その逆もあった(図1 b)。加えて, 裁断終結点近くにおいて弧状に曲がっていることもあった(図2 b, c)。

裁断線よりも葉先側が揺籃に利用され, 主脈を軸に見立てて絨毯を巻いたような状態に巻かれていた。巻きは軸方向に概ね均等に巻かれていた(図2 a, b)が, 時には裁断線の近くつまり葉の基部の方がよりきつく巻かれ, 葉の先端部の方がより緩く巻かれていた。そのため, 葉先側が幾分広がったメガホンの形となっていることがあった(図2 c, 図3-24)。完成した揺籃の巻きには, 物理的・構造的な固定はなく, また粘着性物質による化学的な固定もされていなかった。葉を絨毯のように巻く行動と葉の萎れとによって生じた巻き癖³⁾だけによって, 葉は巻かれた状態になって

3) 葉身が裁断されることによって, 揺籃に利用している裁断線よりも葉先の部分では葉の張りが小さくなり柔らかくなる。そうした葉に対して, 雌成虫が力を加えて葉を巻く。萎れかけ張りの減った葉では, 巻きはあまり戻らない。こうして巻き付けられた状態を巻き癖と呼ぶことにする。このまま乾燥状態

コナライクビチョッキリ (甲虫目, オトシブミ科) における揺籃形成行動の 2 型

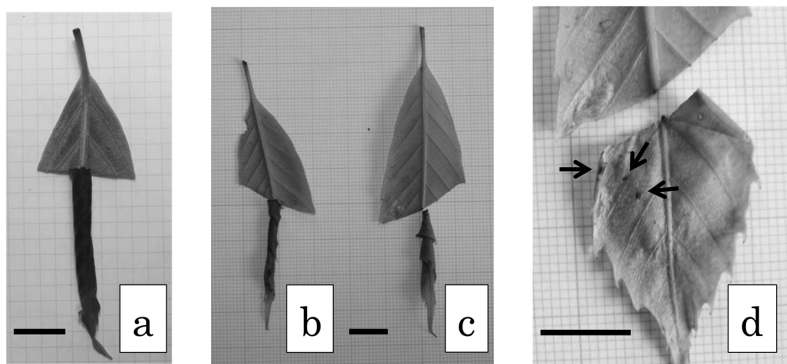


図2 コナライクビチョッキリの緩巻き型揺籃

Fig. 2 Loose roll type cradles of *Deporaus unicolor*.

a, b, c : 完成した揺籃 (a と c : 右巻き ; b : 左巻き) と巻きを解いた揺籃 (d : c を解いた物), 矢印は産卵孔, 棒は 1cm.

a, b, c: an accomplished cradle. a, c: dextral roll, b: sinistral roll, d: unrolled "c" cradle. Arrows: oviposition holes. Bars: 1cm.

いた (図 3-24)。

完成した時の揺籃は、非利用部分と繋がり、枝に残っていた。揺籃が非利用部と繋がる部位は、主脈だけのこともあったが (図 1, 図 2), しばしばこれに加えて、裁断終結側葉身の葉縁脇と数カ所の側脈であった (図 3-9, 3-24)。なお野外では、上記のような形で非利用部に繋がっている揺籃もあったが、完成後日が経過したと思われるものでは接続部が切れて揺籃は落下し、非利用部だけが枝に残っているものも多く見られた (図 1 a)。

裁断線が斜めに延びて裁断終結点が裁断開始点よりも葉の基部に接近している揺籃の場合 (図 2 b, c), 裁断開始点 (巻きの中心となるが、裁断線近くは巻き端になるため巻かれても露出しかねない ; この近くに最初の卵は産み付けられる傾向にある) を覆い隠すように裁断終結部に近づけば近づくほど、葉の基部方向により長く葉の層が巻き付けられることになる。したがって、

が維持され続けると、葉の細胞は死に葉は徐々に固くなり、その後湿っても巻きは戻らない。

この斜め裁断には卵を保護する機能があると思われる。なお、完成時には非利用部と繋がり枝に残っていた揺籃が落下するのは、完成後の時間経過に伴い、非利用部との接続部位がさらに乾燥することで細く脆くなり、そこに風や雨の力が加わり、接続部(不完全な裁断により残っていた葉の薄い層)が切れてしまうからだと考えられる。

2. 産卵

2a. 産卵位置(図2, 図3参照)

卵は、葉裏側表皮の直ぐ内側の葉肉部に穿たれた薄い空間(袋状で産卵ポケットと呼ぶ方が相応しい形状であったが、櫻井(2005; ミヤマイクビチョキリ *D. nidificus*)と同じく産卵孔と表記した)に産み付けられていた。産卵孔の平面的位置は、最初の卵では、裁断線からは1cm以内程度の距離で、葉縁に対しては接しているか数mm程度離れていた(図2d, 図3-6)。2個目以降の産卵孔の位置は、裁断線からより離れたより葉先方向にあり、葉縁からは近い位置のことが多かったけれども離れることもあった。ただし、主脈を越えた裁断終結側葉身にあることはなかった。側脈に接していることもあった。なお、産卵孔の開口部は主脈の方を向き、裁断開始側の葉縁方向が産卵孔の底になっていた(図3-6, 3-11)。

裁断開始側葉身の葉縁の近くに産卵することで、卵は早い段階で葉に巻き込まれ、完成した揺籃においては巻きの中心部に配置されることになる。したがってその産卵位置は、外側の葉の層に覆われて、捕食者や寄生者に発見され難くて乾燥し難い、護られた場所であると言える。

2b. 産卵孔数および産卵孔内の卵数(表1, 表2参照)

1つの揺籃における産卵場所(産卵孔)数は、1から3で、平均(±標準偏差)1.5(±0.56; n=24)箇所であった(表1)。産卵孔を開いて中の卵数を確認できた32例では、1産卵孔内の卵数は、1か2で、平均1.6(±0.6)個

コナライクビチョッキリ（甲虫目，オトシブミ科）における揺籃形成行動の2型

表1 揺籃内の産卵孔数の分布

Table 1 Distribution of number of oviposition hole(s) in each cradle.

| | Number of oviposition hole(s) | | |
|-------------------|-------------------------------|----|---|
| | 1 | 2 | 3 |
| Number of cradles | 12 | 10 | 2 |

表2 産卵孔内の卵数の分布

Table 2 Distribution of egg number in each oviposition hole.

| | Egg number in each oviposition hole | |
|-----------------------------|-------------------------------------|----|
| | 1 | 2 |
| Number of oviposition holes | 13 | 19 |

であった（表2）。全ての産卵孔で卵数を調査できたわけではないが、上記の平均産卵数と平均産卵孔内卵数から算出した1揺籃の平均卵数は2.4個であった。

このように、1か所の産卵孔内に2卵産卵されている事例が多く見られた。もし幼虫に攻撃性と捕食性があれば、卵から孵化した幼虫同士が互いに闘争し傷つけ勝った幼虫が他方を殺してしまう。この場合でも、卵が寄生された時に1卵が寄生されずに生き残る可能性が高まる。もし幼虫に攻撃性と捕食性がなければ、接近した2幼虫が共存しうる。このように幼虫の性質によって、2卵を1産卵孔に産下することの意味は違ってくる（広瀬, 1968; Sakurai, 1986）。したがって、幼虫の攻撃性や食性を調べる必要がある。

3. 揺籃形成行動（図3, 図4, 図5参照）

本種緩巻き型の揺籃形成には、以下の行動が見られた。過程が不明瞭であった「葉の調査」を、「葉の測定」と合せて葉の「調査と測定」として

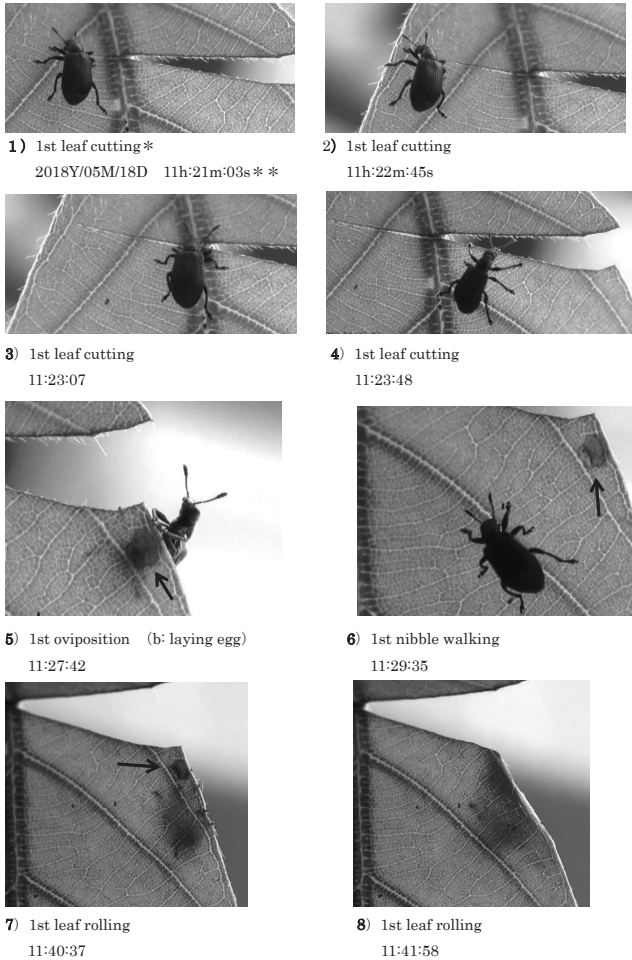


図3 コナライクビチョッキリの緩巻き型揺籠形成行動

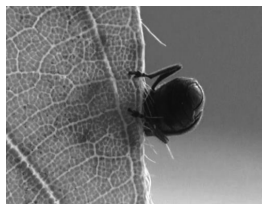
Fig. 3 Cradle formation behavior of loose roll type cradles by *Deporaus unicolor*.

*上段：揺籠形成行動名，**下段：日時，矢印：産卵位置（産卵孔）
京都市出町柳産の雌成虫 no. 6 による 2018 年 5 月 15 日実験室内での揺籠形成 no. 1.
* First line: name of the cradle formation behaviour. ** Second line: date and time.
Arrows: oviposition sites (oviposition holes)
Cradle formation in the laboratory by a female weevil no.6 (collected at Demachiyangi, Kyoto) of cradle no.1, on 15th May, 2018.

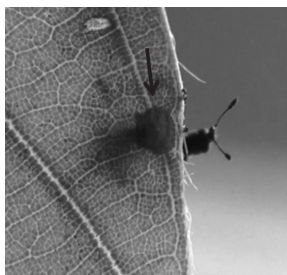
コナライクビチョッキリ (甲虫目, オトシブミ科) における揺籃形成行動の 2 型



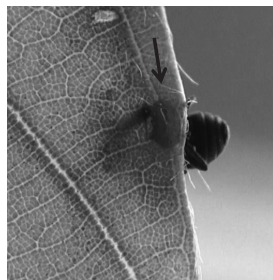
9) 3rd leaf cutting
2018Y/05M/18D 11h:51m:21s



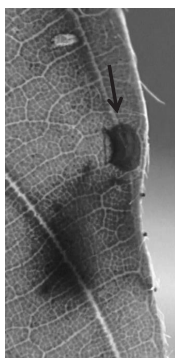
10) 2nd oviposition (a: making oviposition hole)
11h:50m:22s



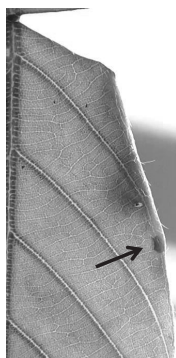
11) 2nd oviposition (b: laying egg)
11:55:08



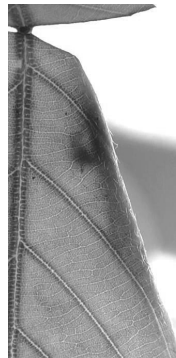
12) 2nd oviposition (c: closing mouse of oviposition hole)
11:55:47



13) 2nd leaf rolling
11:56:23



14) 2nd leaf rolling
11:57:03



15) 2nd leaf rolling
12:01:04



16) resting
12:29:23



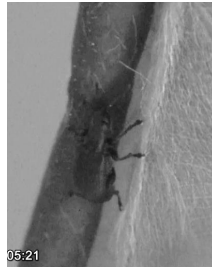
17) 3rd leaf rolling
2018Y/05M/18D 13h:02m:09s



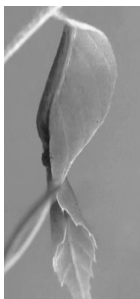
18) 3rd leaf rolling
13h:03m:57s



19) 3rd leaf rolling
13:04:56



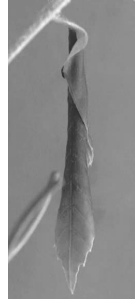
20) 3rd leaf rolling
13:05:21



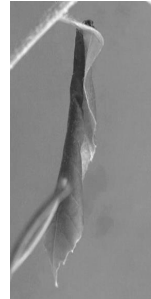
21) 3rd leaf rolling
13:07:51



22) 3rd leaf rolling
13:15:53



23) 3rd leaf rolling
13:44:39



24) Accomplished cradle
13:52:12

1つに扱うと、7群9種類の主要な行動が区別できた。それは、葉の加工に直結するものとして、1) 調査と測定、2) 裁断、3) 産卵関連の3行動すなわち、3a) 産卵孔開け、3b) 産卵、3c) 産卵孔開口部閉鎖、そして

コナライクビチョッキリ (甲虫目, オトシブミ科) における揺籃形成行動の2型

**A: MI>C(1st)>Op(1st)>N(1st)>C(1st)>N(2nd)&W>
Ot>W>C(2nd)>N(3rd)&W>Ot>W>
C(3rd)>W>Op(2nd)>Rl(1st)>{Rs*&W }>
W>Op(3rd)>W>Rl(2nd)>W>Rl(3rd)>Accomplished**

**B: MI>C(1st) >Op(1st)> Rl(1st)> N(1st)> Rl(2nd)> N(2nd)>
Rl(3rd)> N(3rd)> Rs&W> Rl(4th)> N(4th)&W> Rl(5th)>
Rs&W> N(5th)&W > Rl(6th)>Accomplished**

図4 コナライクビチョッキリの緩巻き型揺籃での揺籃形成行動発現順序

Fig. 4 Behavioural sequence in loose roll type cradle formation by *Deporaus unicolor*.

事例A: 京都市出町柳産雌成虫6の揺籃1, 2018年5月15日; B: 雌成虫6の揺籃2, 2018年5月15日

C: 葉の裁断 MI: 葉の調査と測定 N: 噛み歩き Op: 産卵 (産卵孔開け, 卵産み付け, 産卵孔開口部閉鎖を含む) Ot: 産卵孔開け試行 Rl: 葉の巻き付け Rs: 休止 W: 移動 (噛み付けなし, または不確か)

*: 人為的な振動のため動きが止まった

Episode A: Cadle no. 1 of female no. 6 on 15th May, 2018; the weevil collected at Demachiyanaagi, Kyoto.

Episode B: Cadle no. 2 of female no. 6 on 15th May, 2018.

C: Cutting leaf MI: Checking and measuring leaf N: Nibble walking Op: Oviposition, including making an oviposition hole, laying egg(s) and closing the mouse of the oviposition hole

Ot: Trying to make an oviposition hole, but in vain Rl: Rolling leaf

Rs: Resting and/or eating W: Walking without nibbling or with uncertain nibbling

*: because of an artificial vibration to the leaf, the weevil got motionless for a while.

4) 噛み歩き (噛み跡付け), 5) 巻き付け, である。この他に, 葉への具体的な加工には見えない行動として, 6) 移動と7) 休止があった。なお, 移動は葉への加工を行うことなくただ歩行している動作状態を指す。また, 休止はあまり位置を変えずに1か所に留まっている状態を指し, 肢や触角の掃除を行ったり, 時には葉を食べたりすることがあり, 狭い範囲で時々場所を変えた。

成虫が動きを止めてしまう懸念から接近して成虫の細かな動きを常に観察し続けることが困難であった。口吻を葉の表面に当て葉を噛んでいるの

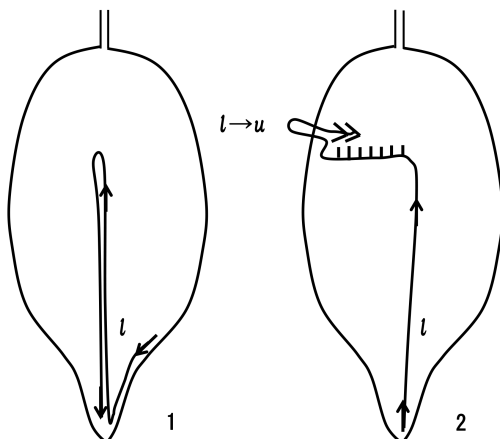


図5 コナライクビチヨッキリの緩巻き型揺籃での裁断前行動の模式パターン
 Fig. 5 A schematic pattern of the female behaviour preceding cutting, for making the loose roll type cradle by *Deporaus unicolor*.

l: female weevil on the underside of the leaf, u: on the upper side, l → u: weevil moves from underside to upper side.

→ : walking forward, |||→ : walking sideways, →→ : cutting leaf,

が目視できた場合でも噛み歩きした所に、ヒゲナガオトシブミのような顕著な葉の変化・噛み跡（櫻井 1998）が現れなかった。そのため、観察している面の反対側の葉面を歩いている場合には、前後関係と歩く速度が遅いことで噛み歩きだと判定した。そして、成虫の姿が直接見える面にいる状況でも、歩く速度が速い場合には、噛み歩きの可能性があったけれども、移動として扱った。

主な行動は次のような順序で起こった。最初に1) 調査と測定があった。すなわち、葉の上にとどり着き、葉上で摂食したり休止したり歩いたりしていた雌成虫は、葉の表側から葉の裏側へ移動し、さらに歩いたりした。こうした段階で葉を調査し、ふさわしい葉であれば、やがて一定の経路で歩く測定を行い、葉を切り始める位置を決定した（図5）。次に葉表に移動して葉の2) 裁断をした。この最初の裁断の後に、3) 産卵関連の3行動

コナライクビチョッキリ (甲虫目, オトシブミ科) における揺籃形成行動の2型

へ,あるいは,葉の4)巻き付けや5)噛み歩きへと進んだ。2)裁断まで進むと1)調査と測定はその後行われなかった。一方2)裁断も3)産卵関連3行動も4)巻き付けも5)噛み歩きも1度行われただけで完了するのではなく,繰り返し実施された。概して2)裁断は早くに発現しなくなり,次いで3)産卵関連行動が早く終了した。後まで繰り返し行われたのは4)巻き付けと5)噛み歩きで,最終段階では,4)巻き付けだけが繰り返された(図4)。

3-1) 調査と測定

雌成虫が,葉の裁断を開始する直前に行う規則的な歩行を含む行動である。葉が揺籃形成に適しているかどうかの質の調査と葉の大きさの認識ならびに裁断位置決定のための測定を行っていると考えられる (Sakurai 1988a, 1988b, 1990)。

葉裏へ移動してきた雌成虫は,途中で立ち止まり葉を食べることもあったが,同じような経路を何回か繰り返し歩き廻った。その一般的な経路とは,以下のとおりであった(図5)。

①主脈上を葉の先端近くから基部方向に前進して歩き,②ある所まで来ると後退した後にUターンして向きを変え,③再び前進で葉先まで歩くという,主脈上の歩行(①→②→③)であった。葉の裁断の直前には,①主脈上を葉の基部方向へ前進して前回に折り返した場所あたりまで来ると,④右巻き揺籃の場合,左方向へ横歩きを行い葉縁に到達した。④で葉縁に達すると葉の基部方向へ数mmほど前進し,その後葉裏へ移動し裁断を始めた。ただし,④での葉の基部方向への前進は,葉表へ移動してからのこともあった。なお,④の後で裁断を始めなかった場合には,⑤葉縁で葉先方向に向きを変えて葉先方向へ前進し,①→④を繰り返した。

3-2) 裁断

大顎を用いて葉を切る行動である。雌成虫は葉表側で頭を葉の基部方向に向け、左横方向に横歩きしながら葉を裁断した。葉の裁断は、測定行動の直後に行われる初回の裁断に加えて、産卵や嘔み歩き、巻き付けなどの行動を行った後に、2度目以降の裁断が行われた。

初回の裁断では裁断線の終結点(図3-2)まで行った後に裁断開始点まで戻ってきて(図3-4)、その後葉裏に移動し、別の行動に移行した。ところが、2度目以降の裁断(図3-9)では、多くの場合は裁断終結点に達した後に裁断開始点へ戻ることなく、その位置で直ぐか、あるいは葉縁に沿って葉先方向へ歩いた後に葉裏に移動し、別の行動に移行した。ただし、初回裁断のように裁断開始点まで戻る例もあった。

初回の裁断：一方の葉縁、すなわち右巻き揺籃では、葉表から見て右側(葉裏から見て左側)の葉縁(すなわち裁断開始点)から、大顎を使って葉の裁断を始めた。頭は葉の基部の方に向き体軸が裁断線に対してほぼ直角に保たれ、体を左方向にほぼ平行移動させる横歩き状態で、裁断開始側葉身での裁断を伸ばしていった。主脈部は葉が厚いため、雌成虫は立ち止まって裁断に時間をかけたが、完全に切るには至らなかった。主脈を超えても、反対側の葉縁に向けて、裁断終結側葉身を引き続き左方向へ横歩きしながら裁断を続けた(図3-1, 3-2)。

裁断開始点から主脈の手前までの範囲では、葉は葉表から葉裏まで貫通して完全に切られていた(これ以降、この状態を表裏貫通裁断あるいは単に貫通裁断と呼ぶ：図3-1~3.4の主脈より右の範囲など)。けれども主脈部では、葉表側の表層は切られているが葉脈や葉裏側の表層組織は切られないまま残った不完全な裁断(葉裏非貫通裁断あるいは単に非貫通裁断と呼ぶ：図3-1~3.4の主脈部とより左の範囲の一部など)が施された。そのため、主脈の所では切断されなかった葉脈とより葉裏側の組織層によって、基部の非利用部分と先端の利用部分・揺籃部分とがまだ繋がっていた(図3-4)。

コナライクビチョッキリ (甲虫目, オトシブミ科) における揺籃形成行動の 2 型

主脈より先の裁断終結側葉身の部分, すなわち主脈から裁断の終結点となる葉縁の脇までの間の範囲では, ほとんどの範囲の葉身は貫通して完全に裁断されていたけれども, 一部の側脈では非貫通裁断となっていることがあった。その結果「1 から数 mm 程度の長さの貫通裁断の次に極短い非貫通裁断」という組み合わせが見られた。そうした範囲は, 葉にミシン目穴が開けられたような状態であった。

左方向へ横歩きしながら葉を裁断してきた雌成虫は, 裁断開始点とは主脈を超えた先にある葉縁の近く (裁断終結点; 右巻き揺籃では葉表から見て左端, 葉裏から見て右端) に達すると, 葉縁側にある左の 3 枝のいずれかが葉縁を抱えるようになる。すると, その場で葉の裁断と左方向への横歩きを止め (図 3-2: 左中肢附節が葉縁を捉えている), 移動方向を変えて, 横歩きで裁断開始点の方 (右方向) へ戻り出した。復路での姿勢は往路とほぼ同じで, 頭は葉の基部側を向き, 口吻を裁断線に概ね当てていた。裁断開始点へ戻る途中で, 主脈 (図 3-3) や側脈などの非貫通裁断の一部に対して裁断を行った。その結果, 貫通裁断になる所があった。裁断開始地点近傍にまで戻ってくる (図 3-4) と, 横歩きのまま葉裏に移動した。以上が初回の裁断である。なお葉裏に移行すると向きを葉先方向へ変え, 基本的に前進姿勢で少し歩いた後, 一連の産卵行動に繋がるが多かった。

2 回目以降の裁断: 葉の巻き付けや噛み歩き, 産卵などの行動の後, 裁断開始部に到達した雌成虫は, 葉表側で初回の裁断の時と同じ体勢をとり, 口吻を裁断線に当て, 横歩きした。右巻きの揺籃では左方向への横歩きであった。横歩きで主脈に達すると, 主脈部をより深く切った (図 3-9)。ただし, 主脈部を完全に切ってしまうわず, 葉裏側に無傷の層を残した。なお, 最後の裁断の後でも依然として非貫通裁断の状態であった。その後さらに, 口吻を裁断部に当てた状態で横歩きを続け, 非貫通裁断状態にある側脈部などで立ち止まり裁断を加えた。その結果, 完全に葉裏まで貫通して切断される側脈部もあったが依然として不完全なまま残る側脈もあった。裁断

終結点の葉縁まで来ると、多くの場合初回裁断のように裁断開始点まで横歩きで戻ることはなく、その場で葉裏側へ移るか、葉縁沿いに葉先方向に前進で噛み歩きなどを行って場所を変えた後に葉裏側へ移動した。

緩巻き型揺籃形成のこれまでの報告(河野 1929; 森本 1964)では、主脈部以外の葉身には、貫通裁断しか示されていない。主脈部以外の葉身に、貫通裁断に加えて非貫通裁断が存在し、2種類の裁断がひとつの揺籃形成の中で使い分けられていることはこの論文が最初の報告である。緩巻き型揺籃に2種類の裁断が施されていることの機能については、3-7)全体の考察で述べる。

3-3) 産卵

産卵は卵を産み付ける過程で、産卵孔(産卵ポケット)開け(図3-10)と、産卵(卵産下; 図3-5, 3-11)、産卵孔開口部閉鎖(図3-12)の3つの行動からなり、葉裏側で行われた。これら3行動が実施された場合、産卵孔開口部閉鎖の後に、雌成虫は次の産卵や葉の巻き付けに進んだ。噛み歩きのこともあった。

産卵孔を開ける時のように口吻の先を葉の表面に差し込む動作を行うが口吻が葉の中に入っていないか、その場所から移動することがあった。この場合は、厳密には産卵孔開けとだけ表記すべきかもしれないが、産卵孔開け試行とした。産卵孔を開けられなかった場合その次には、場所を移動して改めて産卵孔開けを行うこともあれば、産卵関係の行動を中断して別の行動(例えば、移動や裁断や噛み歩き)に移行することもあった。

産卵孔内への卵産下と開口部の閉鎖は、卵が落下することを防いでいるだろう。また、産卵孔開口部を閉鎖することも、産卵3行動実施の後直ぐに葉の巻きを行うことも、共に卵が捕食者や寄生者から発見されにくくし、卵の生存率を高めていると考えられる。場所を変えて産卵孔開け試行を繰り返したことは、産卵に適した葉の状態があることと、そうした場所を結

コナライクビチョッキリ（甲虫目，オトシブミ科）における揺籃形成行動の2型

果的に探す段階があることを示している。産卵孔開けができなかった場合に、次に葉の裁断や噛み歩きを行ったその後に元の場所に近い範囲などに戻って来て産卵孔開けに成功していた。このことは、葉の裁断や噛み歩きとその間の時間経過によってもたらされる、葉のさらなる萎れ、張りの減少といった葉の状態の変化が産卵孔開けに必要であることを示唆しているように思われる。

3 - 3a. 産卵孔（産卵ポケット）開け（図3-10）

本種の産卵孔は、葉身を貫通する丸い穴や線状の切れ目ではなく、葉裏表皮のすぐ内側の葉肉部に作られたポケット状の空間である。産卵ポケットと称した方が実態に近い。雌成虫は、葉の裏側の表皮に口吻の先端をあて、大顎を開閉しながら表皮の下・葉肉部へ口吻を差し込み、表皮のすぐ下の位置に薄い隙間を作った。3分間程かかった。

3 - 3b. 産卵（図3-5, 3-11）

産卵孔を開けたのち、右回りで180°旋回して向きを変え、腹部が主脈側に頭部が葉縁側になった。産卵孔の開口部に腹部末端を挿入し、30秒程度その姿勢をとり、卵を産み付けた。

3 - 3c. 産卵孔開口部閉鎖（図3-12）

産卵後、今度は逆方向に旋回して再び体の向きを変え、産卵孔を空けたときの状態に戻った。口吻の先を産卵孔開口部の上に押さえつける動作を繰り返し、1分間ほどその姿勢でじっとしていた。この行動により、産卵孔の開口部は塞がれた。

3 - 4) 噛み歩き（図3-6）

比較的ゆっくりと歩きなが葉の表面を噛む行動である。葉表でも葉裏で

も実施された。葉裏の場合には、葉脈(主脈でも側脈でも)に行き当たると、その葉脈を噛み進むことがあった。噛んだ跡は、肉眼ではわからなかった。

3-5) 巻き付け(図3-7, 3-8, 3-13~15, 3-17~23)

葉を巻き付ける行動である。初回の裁断によって揺籃となる部分の葉身は、裁断線が上で葉先が下になった状態で垂れ下がっていた。したがって、葉が巻かれていく過程では、巻かれた部分の上端は裁断線で、その下端は葉先である。巻き付け中の雌成虫は、頭部が上・裁断線側に、腹部末端が下・葉先に来る体勢をとっていた。

巻き始めた時には、裁断開始側葉身の葉縁側にある3本の肢(右巻きの場合、左側の3肢が葉縁を超えて葉表の上にあった(図3-7)。その3本の肢を体軸の中心方向へ引き寄せることで葉の葉縁部を葉裏側へ巻き込み、曲がってきた葉を抱えるようにして巻き付けていった。この動きに合わせて、これから巻き付けられることになる側(まだ巻かれていない状態なので、未巻側と呼ぶ)にある3本の肢(同、右側の3肢)を体の外側へ伸ばして跗節で離れた位置の葉身を捉え、次にゆっくりと肢を曲げながら葉身を引き寄せた(図3-17~20)。左右の3対の肢のこうした動きによって、徐々に葉の巻きは重なり太くなって、同時に巻かれた部分の長さが長くなっていった。巻き付けの過程では、口吻は常に巻かれた葉の上にくる姿勢で、時々口吻や頭部全体を巻きに押しつけていた(図3-19, 3-20)。

巻く過程での口吻・頭部の押しつけは、口吻・頭部も、葉を巻き付けて葉に巻き癖をつけるのに役立っていることを示している。

ある程度巻き続けると、雌成虫は巻く動作をしているにもかかわらず巻きが進まなくなった。巻くには葉の張りが強すぎるためだと見えた。雌成虫は保持していた葉を放し、巻き付けを中断した。そして、裁断や噛み歩きや移動や時には産卵など別の行動に移った。葉を放した後、巻きの中心部へ入って行き、引き続き葉を巻き付けることもあった。

コナライクビチョッキリ（甲虫目、オトシブミ科）における揺籃形成行動の2型

雌成虫は以下のように巻きの上での位置を変えながら、葉の巻き付け行動を行った（図3-21~23）。このパターンは、巻き付けが少し進んで巻きに長さが出てくると顕著であった。すなわち、葉先の方向から葉縁にある程度沿うように歩いてきて、巻きの下端（葉先側端）に辿り着いた雌成虫は、巻きの下端近くから葉を巻き始めた。ある程度巻くと巻くのを中断し、前進して位置を変えた後、立ち止まりまた葉を巻いた。これを繰り返した。一続きの巻き付け行動の終わりの時には、雌成虫は裁断線のより近くに位置しており、そこで葉を巻き続けた。その結果、葉先側に比べて裁断線近くで、葉は幾分よりきつく巻き付けられていた（図3-23, 3-24）。

3-6) 特殊な事例

2018年5月18日、飼育下で以下の事例が観察された。

京都市左京区出町柳産の個体 No. 6 の雌成虫は、この日1つ目の揺籃（図3と図4の最初の事例）を完成したのち、同じ枝についている隣の葉で2つ目の揺籃（図4の2番目の事例）を形成した。そして、2つ目の揺籃完成の後、再び1つ目の揺籃に移動してきて、一旦完成していた葉・揺籃に対して再度巻き付け行動を行った。そして巻きは、きつくなった。

オトシブミ科甲虫の揺籃形成行動で、新たな揺籃を完成した後にその前に一旦完成していた揺籃に戻って、改めてその葉を巻いたという報告に筆者はこれまで出会ったことがない。

野外において本種の揺籃は、しばしば1つの枝に複数の揺籃が形成されていた（図1a）。時には1つの枝の大半の葉が同じ日に揺籃形成に利用されて、複数の新鮮な揺籃が並んでいることがあった。したがって、今回観察した事例のように、別の揺籃を完成した後に前の揺籃に戻って改めて葉を巻くということが、野外においても起こっている可能性はあると思われる。それは、構造や粘着剤による巻きの固定術を持たない本種の緩巻き型揺籃形成においては、偶然舞い戻ってしまったとしても、巻きの緩みへの

対応として有効な行動であると考えられる。ただ、野外では通常は葉に太陽光があたったり空気が乾いていたり風が吹いていたりなどするため、葉は萎れ易く巻き癖は短時間で強く付き易い。たとえ前に作った揺籃に戻ってきてても、巻きの緩みは少ないだろう。したがって、野外で追加の巻き付け行動が発現するのは、湿度が高いときなどに限られると思われる。

3-7) 全体の考察：緩巻き型揺籃の構造と非貫通裁断の機能

コナライクビチョッキリの緩巻き型揺籃には、多くのオトシブミ亜科の揺籃のような巻きを固定する構造(鈴木・上原1997, など)はなく、またチョッキリゾウムシ亜科で同属のカバイクビチョッキリ(Daanje 1964)やミヤマイクビチョッキリ(櫻井2005)などのような粘着性物質を使った化学的方法もなかった。本種の緩巻き型揺籃では、葉についた巻き癖だけによって巻かれた状態が保持されていた。

この様な緩巻き型揺籃にとって、非貫通裁断が主脈の他に側脈にも実施され、完成時に揺籃が主脈に加えて側脈でも非利用部に繋がっていることは、完成後の揺籃の将来に影響する2つの機能を持っていると考えられる。そしてその機能は、揺籃中の卵・幼虫の生存に有利にはたらくと考えられる。機能の1つは揺籃が乾燥する時間を延長させ、巻かれた状態の定着した揺籃に仕上げることである。もう1つはやがて風などの力を受けて非貫通部分が簡単に切れて揺籃が湿気のある地上に落下できることである。最初の点が意味を持つと考えるのは、本種の揺籃は次のような状況におかれているからである。すなわち、物理的・構造的にも化学的にも葉の巻きは固定されていないため、葉を巻き始めた頃の未完成の揺籃を水で湿らせた紙の上に置くと、揺籃は水を吸うなどして葉の張りが戻り、巻きは解けて平らになってしまった。完成直後の揺籃でも、巻きが解けるのに時間がかかり解ける程度は弱かったりするが、巻きは戻った。地上・林床は空中より概して湿っている。したがって、全ての非貫通部が完成時に裁断され

コナライクビチョッキリ（甲虫目、オトシブミ科）における揺籃形成行動の2型

たり、切れてしまったりして、完成直後に揺籃が地上に落下すると、揺籃は地上で湿気を得て、葉の巻きが解けてしまう可能性が高い。けれども、完成した時に複数（主脈だけでなく一部の側脈に）の非貫通裁断部位があれば、揺籃は枝上つまり空中により長い時間残り、乾燥した状態に完成後も置かれ続け、葉はさらに乾燥して枯れ、巻かれた状態（巻の癖）がより確実に定着・固定される。こうした状態が半日も続けば、その後に揺籃が落下して湿気を含んだとしても、葉の巻きは解けることなく、巻きの中心部（産卵孔がある）は外層の葉に護られた状態で維持され続けると考えられる。雌成虫は、非貫通裁断を実施する箇所を、揺籃形成時の湿度などに応じて調整している可能性もあると考えられる。

IV. 要約

本研究はオトシブミ科の揺籃形成行動の進化を検討するための資料を集積するというねらいのもとに計画された研究の一部である。コナライクビチョッキリの緩巻き型を対象に揺籃の形状と揺籃形成行動を観察した。なお寄主植物はコナラとアラカシであった。揺籃形成中に7群9種類の行動が区別できた。それらは、葉の調査と測定、そして裁断、巻き付け、産卵（産卵孔開け、産卵、産卵孔開口部閉鎖）、噛み歩き、移動、休止であった。個々の行動を記述し、機能などの観点から考察した。葉の裁断には貫通裁断と非貫通裁断があり、後者が主脈に加え側脈にも実施されていた。巻きの固定術はなく、葉の巻かれた状態は、萎れた葉についての巻きの癖によって保持されていた。

V. おわりに

鈴木邦雄博士と故日高敏隆博士には、研究の当初にご指導いただいた。沢田佳久博士には対象種を同定してもらった。成城大学短期大学部ならびに成城大学社会イノベーション学部在職中はスタッフの方々から異分野で

ありながら研究に理解をいただきいつも元気づけられた。大塚公雄博士には原稿を読んで問題点などの指摘をしていただいた。また、亡き両親を含む家族の応援なしには研究を続けることはできなかった。こうした方々のご支援に感謝している。

【引用文献】

- Daanje, A. (1957) Die Blattrolltechnik von *Aposerus coryli* L. und *Attelabus nitens* Scop. (Coleoptera, Attelabinae). *Behaviour* 11: 85-155.
- Daanje, A. (1964) Über die Ethologie und Brattrolltechnik von *Deporaus betulae* L. und ein Vergleich mit den anderen Blattrollenden Rhynchitinen und Attelabinen (Coleoptera, Attelabinae). Amsterdam: N. V. Noord-Hollandsche Uitgevers Maatschppij, 215pp.
- Debey, M. (1846) Beiträge zur Lebens und Entwicklungsgeschichte der Rüsserkäfer aus der Familie der Attelabiden (Mit einer mathematischen Zugabe von Heis). Henry & Cohen Bonn: XII+ 53.
- Djukin, S. (1915) A leaf-rolling weevils of Ussurijskii kraï (from a diary). *Rus. Entomol. Rev.* 15(3): 392-412. (in Russian; 直接見ることはできなかった。河野 (1929) に引用)。
- 広瀬義躬 (1968), オトシブミ類における 1 揺籃内の卵数と卵寄生蜂：特にオトシブミタマゴバチ *Poropoea morimotoi* Hirose の寄生との関係。 *昆虫* 36(4): 377-388.
- 岩田久二雄 (1935) 闊葉を捲く象虫の習性に就いて。 *昆虫* 9: 261-2778.
- Kobayashi, C., Y. Okuyama, K. Kawazoe & M. Kato (2012) The evolutionary history of maternal plant-manipulation and larval feeding behaviours in attelabid weevils (Coleoptera; Curculionioidea). *Mol. Phylogen. Evol.* 64(2): 318-330.
- 河野広道 (1929) ドロハマキ *Byctiscus congener* Jekel チョッキリイタヤハマキ *Byctiscus venustus* Pasce 及びコナライクビ *Deporaus uniformis* Roelofs の生活史に就いて。 *札幌農林学会報* 20: 173-189.
- Legalov, A. (2019) A new species of the genus *Deporaus samouelle*, 1819 (Coleoptera, Rhynchitidae) from Central China. *Balt. J. Coleop.* 19: 197-200.
- Lengerken, H. (1929) Die Blattschnittmethode des Ahornblattrollers (*Deporaus tristis* F.). *Biol. Zentralblatt* 49: 469-490.
- 森本桂 (1964) オトシブミの産卵習性と進化。 *インセクトジャーナル* (1): 15-21.

コナライクビチョッキリ (甲虫目, オトシブミ科) における揺籃形成行動の2型

- Roßkothen, P. (1945-48) Der Brutfürsorgeinstinkt des Trichterwicklers (*Deporaus betulae* L.). *Entomol. Blätter* 41-44: 66-76.
- Sakurai, K. (1985) Ethological and ecological studies of leaf-roll weevils and other small animals. In *Ethological research of small animals in the humid tropics. 1983.*, Kyoto University, 129-146.
- Sakurai, K. (1986) Multiple oviposition by *Apoderus balteatus* (Coleoptera, Attelebidae) is associated with larger leaves. *Ecol. Ent.* 11(3): 319-323.
- Sakurai, K. (1988a) Leaf Size Recognition and Evaluation of Some Attelebid Weevils (1) *Chonostropheus chujoi*. *Behaviour* 106: 279-300.
- Sakurai, K. (1988b) Leaf Size Recognition and Evaluation of Some Attelebid Weevils (2) *Apoderus balteatus*. *Behaviour* 106: 301-317.
- Sakurai, K. (1990) Leaf Size Recognition and Evaluation by Some Attelebid Weevils (3) *Deporaus* sp. *Behaviour* 115: 348-370.
- 櫻井一彦 (1998) ヒゲナガオトシブミ (オトシブミ科, 鞘翅目) におけるアブラチャンの葉を用いた揺籃形成の主な行動 (1). 成城大学短期大学部紀要 29: 201-220.
- 櫻井一彦 (1999) ヒゲナガオトシブミ (オトシブミ科, 鞘翅目) におけるアブラチャンの葉を用いた揺籃形成の主な行動 (2). 成城大学短期大学部紀要 30: 127-146.
- 櫻井一彦 (2005) ミヤマイクビチョッキリの揺籃形成行動. 成城大学短期大学部紀要 37: 134-103.
- 沢田佳久 (1986) クロヘリイクビチョッキリの産卵習性. *Kinokuni* 29: 22-23.
- Sawada, Y. & C. Y. Lee (1986) On a new leaf-rolling weevil related to *Deporaus betulae* (Coleoptera, Attelebidae). *Kontyû* 54: 672-680.
- Sawada, Y. (1993) A systematic Study of Family Rhynchitidae of Japan (Coleoptera, Curculionioidea). *Human and Naute* 2: 1-93.
- 鈴木邦雄・上原千春 (1997) 日本産オトシブミ類の揺籃構造とその形成過程 (鞘翅目, オトシブミ科). ホシザキグリーン財団報告書 (1): 99-204.
- Voss, E. (1938-42) Monographie der Rhynchitinen- Tribus Diporaini sowie der Unterfamilien Pterocolinae-Oxycoryninae (Allocorynini). *Stett. ent. Z.* 99: 59-117, 302-363; 102: 132-141; 103: 129-155.
- 安田守・沢田佳久 (2009) オトシブミハンドブック. 文一出版, 東京. 81pp.

牧野陽子博士とは大学の幾つかの業務で共に作業することもあったが、同い年だと分かってから親しくさせてもらった。牧野博士が研究されているラフカディオ・ハーン作品「安之介の夢」に登場する生き物たちと実在する生物との関係には興味がある。けれども、ここでは、小泉八雲文庫が保管されている富山大学の学部学生だった頃から気になっていたコナライクビチョッキリの揺籃形成行動の一部についてまとめた。牧野博士の退任記念号に執筆する機会を与えていただき光栄である。