

## 学位論文題名

An ecological study on the mutualism between  
the drepanosiphid aphid *Tuberculatus quercicola*  
and the red wood ant *Formica yessensis*(カシワホシブチアブラムシとエゾアカヤマアリの  
共生関係に関する生態学的研究)

## 学位論文内容の要旨

共生は全ての栄養段階で普遍的にみられ、そこに関わる生物種が相互に利益を与えあう関係である。近縁種の関係にありながら、一方は第三者と共生関係を築き、他方は築かないこともある。さらに共生関係を結んでいる場合でも、その生物がおかれている環境条件によっては相利共生が片利共生へと変わり、さらには捕食被食の関係にまで変化するダイナミックなものであることもわかってきた。このような時空間的に変化する共生関係の進化の理解には、共生関係にある両生物種の適応度に関するベネフィット(利益)とコスト(損失)を量的に評価した研究が必要不可欠である。本研究はアリーアブラムシ共生系を対象に、ベネフィットとコストの実体を明らかにするとともにその量的評価を行い、共生関係の進化過程を考察することを目的とした。

アリ随伴がアブラムシに及ぼす正と負の影響

従来アリとアブラムシの共生は、アブラムシがアリに糖分やアミノ酸を含んだ甘露を提供し、アリは捕食者からアブラムシを護衛するという相利的な関係として強調されてきた。しかしながらアリと共生しているアブラムシの種数は実際にはそれほど多くないことが報告されている。その理由の一つに随伴アリのアブラムシに対する負の影響が考えられる。この実験では、アブラムシのコロニーレベルと個体レベルの両方に対するアリ随伴の効果を評価した。

**材料と方法** 広葉樹カシワの葉にコロニーを形成するカシワホシブチアブラムシと随伴アリのエゾアカヤマアリを用いて、アブラムシに対するアリ随伴のベネフィットとコストを次の2つの条件で定量化した。(1) アリ随伴のベネフィット: 二またにシュートが分かれているY字型の枝を選び、先端の葉を一枚だけ残し、そこにクローンのアブラムシを同数ずつ導入した。一方のシュートの根元に忌避剤を塗りアリ除去コロニーとし、もう一方はアリが自由に接近できるアリ随伴コロニーとした。このような組み合わせを4本のカシワで合計22組用意し、両コロニーの生存期間、捕食者の数を記録した。(2) アリ随伴のコスト: (1)と同様に二またの枝を3本のカシワから合計21組選び、アブラムシを導入してから捕食者を避けるためアブラムシのコロニーを全て袋掛けした。しかし一方のシュートの根元にはアリが通過できるプラスチックチューブを2本取り付け、アリ随伴コロニーとした。この処理はアブラムシに対する随伴アリのみの効果を検証するために行った。アブラムシのサンプリングは両コロニー内のアブラムシが4齢に達した時に適宜行い、体幅、後脚腿節、成熟胚子数そして総胚子数を測定した。統計には、従属変数間の相関を考慮した乱塊法多変量分散分析と乱塊法分散分析を適用し、実験木、実験枝、アリ処理そしてサンプリング時期を要素に入れた。

**結果と考察** (1) 全てのアリ除去コロニーは1ヶ月以内に全滅し、アリ随伴コロニーは11コロニー(50%)生残した。また捕食者の大部分はフクログモの幼虫であり、その数もアリ除去コロニーで多く見られた。よってアリ随伴はアブラムシに対して捕食者からの保護という利

益を与えていた。(2) 多変量分散分析は、全体として随伴アリの有無がアブラムシの形態及び繁殖形質に有意な影響を与えていることを示した。各形質別に行った分散分析では、アリ随伴コロニーのアブラムシはアリ除去コロニーに比べて体幅、後脚腿節が有意に小さかった。また、成熟胚子数には差はなかったが、総胚子数はアリ随伴コロニーで少ないことが示された。これらの結果より、アリ随伴はアブラムシに対して負の影響を与えていることが明らかになった。さらに分散分析によりアブラムシの各形質はアリの有無に関わらず、初夏から秋にかけて減少することも確かめられた。アリ処理とサンプリング時期との交互作用は有意ではなかった。これは寄主植物の季節による栄養状態低下、及び二次代謝物質増加がアブラムシの各形質に影響を及ぼしていると示唆された。

#### 随伴アリの有無に応じたアブラムシ甘露の可塑性

アリ随伴のコストが生じる原因として、アリの有無に応じたアブラムシの甘露の質と量、及び排出行動の変化に着目した。

**方法** 毛細管を用いてアリ随伴下のアブラムシの甘露を0.5 $\mu$ l採取し、その後アリを除去し、24-72時間後のアブラムシから再度甘露を採取した。また逆方向へと変化させた実験（アリ除去からアリ随伴へ）も同様に行った。甘露排出行動は、一回に排出する甘露量、1時間当たりの甘露排出頻度そして総甘露排出量を記録した。さらに寄主植物カシワの溢泌液も採取し、甘露中の糖、アミノ酸成分と比較した。

**結果と考察** 処理の順序には関係なく、アリ随伴下の甘露はアリ除去下と比較してスクロースとトレハロースの割合（体積%）が高く、グルコースの割合が低かった。またアリ随伴下の甘露のアミノ酸濃度も高かった。しかし全糖濃度には有意差は見られなかった。一方、寄主植物のカシワ溢泌液はスクロースを多量に含み、構成アミノ酸数も豊富であった。また甘露排出行動では、アリがいるとアブラムシは小さな甘露粒をつくり、単位時間あたりの排出行動が増加した。しかし総甘露排出量には差がなかった。これらの結果を総合すると、アブラムシは随伴アリの頻繁な甘露要求に対して、吸汁した植物師管液中のスクロースをグルコースとフラクトースに十分に分解できないまま甘露中に流入させていると考えられた。甘露中のトレハロースの存在は、随伴アリの触角による刺激に帰因した浸透圧阻害のため、血リンパ中から甘露中に流入したものと推測される。アミノ酸に関しても師管液中の遊離アミノ酸の大部分が未吸収のまま甘露中に排出していると考えられた。グルコースは細胞内呼吸の基質であること、トレハロースはほぼ全ての昆虫の血液中に含まれる二糖類で重要なエネルギー源であること、そしてアミノ酸はタンパク質合成に不可欠な物質であることを考慮すると、アリ随伴下のアブラムシは消化不良のため本来利用できるエネルギー源の一部を甘露中に排出させており、そのため体サイズや胚子数の減少を引き起こしていると考えられる。

**総合考察** 本研究では、随伴アリがアブラムシコロニーに対して捕食者からの護衛という正の効果を与えている一方で、アブラムシ個体には生理的な負荷をかけていることを明らかにした。このアリ随伴のコストの発見は、アリと共生するアブラムシの種数が少ないことに対する一つの答えとなりうる。アリは陸生生物の中でもとりわけ強力なボディガードであるが、同時にアブラムシの潜在的な捕食者でもある。実際に、ある種のアブラムシは甘露を出していても随伴アリに捕食されることがしばしば報告されている。そのためアブラムシは、対捕食者戦略として、アリの護衛以外に虫こぶを作って身を隠したり、兵隊カーストを産出したり、成虫までの生長期間の短縮等の方法を進化させてきたと考えられる。

護衛のためアリをコロニーに接近させることを許容すると、その捕食を避けるため、アブラムシはアリの要求に応じて甘露の質と量を維持し続けなければならない。この場合たとえコストが生じようとも、それがベネフィットを上回らない限り共生関係は維持されていくと考えられる。このようなコスト-ベネフィットという観点によってアリ-アブラムシ共生関係の進化の理解がさらに深まるであろう。

# 学位論文審査の要旨

主査	教授	諏訪	正明
副査	教授	齋藤	裕
副査	助教授	秋元	信一
副査	助教授	綿貫	豊

## 学位論文題名

### An ecological study on the mutualism between the drepanosiphid aphid *Tuberculatus quercicola* and the red wood ant *Formica yessensis*

(カシワホシブチアブラムシとエゾアカヤマアリの  
共生関係に関する生態学的研究)

本論文は、図 9、表 14、写真 1 を含む総頁数 98 の英文論文であり、他に参考論文 2 編が添えられている。

共生はそこに関わる生物種が相互に利益を与えあう関係である。しかしながら実際には、近縁種の関係にありながら、一方は第三者と共生関係を築き、他方は築かないこともある。さらに共生関係を結んでいる場合でも、その生物がおかれている環境条件によっては相利共生が片利共生へと変わり、さらには捕食被食の関係にまで変化するダイナミックなものであることもわかってきた。このような時空間的に変化する共生関係の進化の理解には、共生関係にある両生物種の適応度に関するベネフィット(利益)とコスト(損失)を量的に評価した研究が必要不可欠である。本研究はアリーアブラムシ共生系を対象に、ベネフィットとコストの実体を明らかにし、その量的評価を行い、共生関係の進化過程を考察することを目的としている。本論文は 4 章より構成されており、成果の概要は以下の通りである。

第 1 章では、様々な生物間の共生関係の可変性とアリと共生するアブラムシ種は実際には少数であることを述べ、アリーアブラムシ共生関係の形成と維持のための様々な要因を概説している。

第 2 章では、アリ随伴がアブラムシに及ぼす正と負の影響を野外実験により明らかにした。広葉樹カシワの葉にコロニーを形成するカシワホシブチアブラムシと随伴アリのエゾアカヤマアリを用いて、アブラムシに対するアリ随伴のベネフィットとコストを次の 2 つの条件で定量化した。(1) アリ随伴のベネフィット：アブラムシの捕食者が存在する条件下で、アリ除去コロニーとアリ随伴コロニーをもうけ、両コロニーの生存期間、捕食者の数を記録した。(2)

アリ随伴のコスト：アブラムシに対する随伴アリのみの効果を検証するために捕食者を排除した条件下で、アリ除去コロニーとアリ随伴コロニーをもうけ、両コロニー内のアブラムシの体サイズと胚子数を測定・比較した。その結果、(1)全てのアリ除去コロニーは1ヶ月以内に全滅し、アリ随伴コロニーは50%のコロニーが生残した。また捕食者の大部分はフクログモの幼虫であり、その数もアリ除去コロニーで多く見られた。よって捕食者が存在する条件では、アリ随伴はアブラムシに対してコロニー防衛という利益を与えていた。しかしながら(2)捕食者を排除した条件では、アリ随伴のアブラムシはアリ除去のものに比べて体サイズと胚子数が有意に減少したことが示された。これらの結果より、アリ随伴はアブラムシに対して負の影響を与えていることが明らかになった。このアリ随伴のコストの発見は、従来のアリーアブラムシ共生関係の解釈に再検討を迫るものである。

第3章では、アリ随伴のコストの至近要因として、アリの有無に応じたアブラムシの甘露の質と量、及び排出行動の変化に着目した。毛細管を用いてアリ随伴下のアブラムシの甘露を0.5 $\mu$ l採取し、その後アリを除去し、24-72時間後のアブラムシから再度甘露を採取し、糖・アミノ酸成分を比較した。また寄主植物カシワの溢泌液と甘露の成分とを比較した。その結果、アリ随伴下の甘露はアリ除去下と比較してスクロースとトレハロースの割合(体積%)が高く、グルコースの割合が低かった。またアリ随伴下の甘露のアミノ酸濃度も高かった。一方、寄主植物はスクロースを多量に含み、構成アミノ酸数も豊富であった。また甘露排出行動では、総排出量/時間には有意な差がなかったが、アリがいるとアブラムシは小さな甘露粒をつくり、排出回数/時間が増加した。これらの結果を総合すると、随伴アリの頻繁な栄養要求に対して、アブラムシは吸汁した植物師管液中のスクロースとアミノ酸の一部を分解・吸収できず、甘露中に流入させていると考えられた。甘露中のトレハロースは、随伴アリの触角による刺激に帰因した浸透圧阻害のため、血リンパ中から甘露中に流入したものと推測される。よってアリ随伴下のアブラムシは本来利用できるエネルギー源の一部分を消化不良のため甘露中に排出させており、その結果体サイズや胚子数の減少を引き起こしていると考えられる。この研究は、随伴アリがアブラムシに対して生理的な負荷をかけていることを物質的に裏付けた初めての事例である。

以上の実験結果をふまえ、第4章の総合考察では、アリーアブラムシ共生関係の形成を阻む要因の一つとしてアリ随伴のコストを指摘するとともに、アリ随伴以外の様々な対捕食者戦略について論じ、アリとの共生関係の進化過程について考察している。

以上のように本研究は、共生に関わるコストとベネフィットを緻密な実験デザインと統計方法によって明らかにし、さらにコストの至近要因を生化学的に確認したものであり、学術的・応用的に高く評価される。よって審査員一同は、八尾泉氏が博士(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。