

学 位 論 文 題 名

Foraging behaviors of ponerine army ants *Leptogenys*
and their short-term effects on prey community
in a rain forest of Borneo

(ボルネオ産ハシリハリアリの採餌行動と餌群集に及ぼす短期的影響)

学位論文内容の要旨

アリは陸上生態系の中でもっとも繁栄している動物の一つであるが、その中でも社会進化の頂点に達していると考えられている軍隊アリは、放浪性と集団狩猟という二つの特徴で定義されている。集団狩猟は、採餌にともなう全ての行動をワーカー集団が協同して行うことを指し、社会性昆虫や大型節足動物の捕獲を可能にしたと考えられている。また放浪性とは、コロニーが頻繁に移動することであり、分散した餌資源の供給を維持するために進化したと考えられている。軍隊アリは数万から数千万個体もの巨大なコロニーを持っており、生息地の餌群集に与える影響は少なくない。また、世界中の熱帯域に広く分布し、アジアには Aenictinae、アフリカには Dorylinae、中南米には Ecitoninae が生息している。これら狭義の軍隊アリ (true army ant) は、移動期と定住期を繰り返し、女王の産卵、幼虫の発育もこれと同調する。近年、これらの true army ant 以外にも軍隊アリの特徴をもったアリがいくつか報告されており、とくに *Leptogenys* (ハシリハリアリ属) では、true army ant に匹敵するコロニーサイズを維持するものが数種確認されている。系統的にも true army ant に近い *Leptogenys* の生態を明らかにすることは、軍隊アリの進化機構を解明する上で有効なアプローチになると考えられる。そこで本研究では、ボルネオ島北東部に位置するタビン野生生物保護区において、集団狩猟を行う *Leptogenys* を対象に、その生態学的特徴の解明を試みた。

本調査地では、*Leptogenys* sp. 39 と *L. distinguenda* の近縁 2 種が優占的に生息しており、両者は夜間に地表で活動している。まず、軍隊アリの特徴である放浪性を比較するために、巣の使用期間 (巣寿命) を調査したところ、*L. sp. 39* は雨季で平均 34.8 時間、乾季で平均 16.3 時間であり、顕著な放浪性がみられた。一方、*L. distinguenda* では 310.7 日、最長 696 日で、明らかに定住型であった。放棄された *L. distinguenda* の巣の半数は、倒木や捕食者などによる攪乱のあとが確認された。次に巣の構造を比較したところ、*L. sp. 39* は落葉層中などの空間を利用しており、その構造は簡単なものであったのに対し、*L. distinguenda* は生木や倒木下の土中に営巣しており、巣の周辺には造巣時に掘り返された土粒が大量に捨てられてあった。また、true army ant の女王はワーカー集団に護られながら移動するが、放浪型の *L. sp. 39* では他の *Leptogenys* と同様に単女王制であるにもかかわらず、女王がガードされることは全くなかった。

放浪型または定住型という選択に関して、より重要なのが餌資源の問題である。*L. sp. 39* と *L. distinguenda* の採餌 column からそれぞれ 1,267 個、2,940 個の餌を採集し、餌内

容を湿重で比較したところ、*L. sp. 39* は 80%以上をミミズに依存している狭食性であった。これに対して、*L. distinguenda* は雨季にミミズ、乾季にはシロアリを主な餌としていたが、他にも様々な小動物を餌としている広食性であった。さらに、*L. distinguenda* は林内以外に草地にも生息しており、広食性で半翅目や直翅目などを主な餌としていた。このように *L. distinguenda* では、生息場所の動物相の変化に対して餌対象も柔軟に変化していた。また、林内では餌シロアリの 95%以上が調査地において優占属の *Macrotermes* であった。

軍隊アリの採餌 column は狩猟集団の規模と形状に応じて column raiding から swarm raiding まで連続的に分類され、swarm raiding の種は広食性であることが知られている。*L. sp. 39* の狩猟集団は、3,000-5,000 個体で column raiding であった。他方、*L. distinguenda* の狩猟集団は 10,000-15,000 個体で、狩猟集団のワーカー密度も *L. sp. 39* より有意に高く、swarm raiding であった。

L. distinguenda の巣は数本のトンネル (5-25 m) を備えており、採餌 column は常にこれらのトンネルから伸びており、連続した 2 本の column が同じトンネルを使用することはなかった。*L. distinguenda* のワーカーは、トンネル内で活動することでわずかに日中の活動が可能となり、その結果、日没後から日の出前の間に活動が限られている *L. sp. 39* よりも、活動時間が長かった。さらに、日没前からトンネル内や落葉層中に column が伸びるので、*L. distinguenda* では活動開始直後の column が他の採餌 column よりも有意に長かった。

L. distinguenda において、平均採餌ワーカー数は約 50,000 個体で *L. sp. 39* の約 25,000 個体より有意に多く、*L. sp. 39* よりも本数は少ないが有意に長い採餌 column を伸ばしていた。また、連続した 2 本の採餌 column 間角度は、*L. sp. 39* よりも *L. distinguenda* で有意に大きく、定住型の *L. distinguenda* は巣周辺の餌場をより均等に利用していると思われる。次に林床に pitfall trap を仕掛けて、採餌 column の土地利用パターンを 30 日間に亘り調査した。*L. distinguenda* は餌場をより均等に利用するのに対し、*L. sp. 39* はランダムに利用していた。以上のことから、定住型の *L. distinguenda* では、餌場を有効に利用する方向により強い選択がかかったと考えられる。

L. distinguenda に餌を与えると、採餌ワーカーが餌に集中して column を伸ばさなくなった。この現象を利用して約 4 週間 *L. distinguenda* の除去実験を行い、本種の採餌 column が餌群集に与える影響を調査した。その結果、合計 117 箇所でシロアリの column が確認され、優占シロアリの *Macrotermes malaccensis* は対照区よりも実験区で有意に増加した。クモ目 (徘徊性)、バッタ目、ゴキブリ目でも調査を行い、それぞれ合計 89 個体 7 亜科、175 個体 19 種、306 個体 18 種が確認され、ほとんどの個体が幼体であった。バッタ目、ゴキブリ目は *distinguenda* 影響下で個体数の少ない種が絶滅し、種多様度指数の低下を招いた。クモ目は種の公平度が増加しており、*distinguenda* 影響下で種間競争が緩和された。また、バッタ目、ゴキブリ目は *distinguenda* 影響下で単位面積当たりの個体数、種数が減少したが、クモ目では変化がみられなかった。*distinguenda* 影響下で、クモ目の個体当たりの湿重が有意に低下していたことから、クモのギルド内競争では大型個体が有利となるが、*distinguenda* 影響下では競争が緩和され、その結果、小型個体が増加したと考えられる。

distinguenda 影響下では大型の落葉破片 (>12.5mm) が有意に増加しており、このアリがシロアリ、ゴキブリ、ミミズなどの大型分解者の捕食者として、落葉の分解速度に間接的影響を与えていることが示唆された。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 東 正 剛
副 査 教 授 岩 熊 敏 夫
副 査 教 授 甲 山 隆 司
副 査 教 授 木 村 正 人

学 位 論 文 題 名

Foraging behaviors of ponerine army ants *Leptogenys* and their short-term effects on prey community in a rain forest of Borneo

(ボルネオ産ハシリハリアリの採餌行動と餌群集に及ぼす短期的影響)

社会性昆虫類の中でも最も高度な社会性を獲得し、熱帯生態系において大きな影響を及ぼしている軍隊アリの生態研究は、南米のグンタイアリ *Eciton* 属、アフリカのサスライアリ *Dorylus* 属を除くとあまり進んでいない。特にアジア産軍隊アリの研究が遅れているが、申請者はボルネオ島をフィールドとして、博士前期課程においてヒメサスライアリ *Aenictus* 属、後期課程においてハシリハリアリ *Leptogenys* 属を研究した。本論文は、ハシリハリアリの採餌や放浪性に関する研究成果をまとめたものである。

本来、軍隊アリは高い放浪性を示し、実際 *Leptogenys* sp. 39 は盛んにコロニーの移動を繰り返す。しかし、申請者は、*L.* sp.39 のごく近縁種である *L. distinguenda* が二次的に放浪性を放棄しており、長期間一カ所に留まり続けることを発見した。そこでこれら2種の生態比較を行うことで、軍隊アリに特徴的な放浪性の進化的意義の考察を試みている。軍隊アリ型の採餌行動をとりながら放浪性を放棄したアリの報告はこれまでになく、貴重な発見である。

本論文の内容は、1) ハシリハリアリ2種の放浪性比較、2) 両種の採餌行動と餌内容の比較、3) *L. distinguenda* を人為的に排除することによる餌群集への影響、から成っている。まず、放浪性比較の結果、sp. 39 の巣の寿命は数時間から80時間程度に過ぎず、特に乾期には平均16時間と極めて短いのに対し、*distinguenda* のコロニーは倒木や捕食者による攪乱がない限り1カ所に留まりつづけた。両種の餌内容を比較したところ、*distinguenda* が様々な節足動物を捕食する雑食型であるのに対し、sp. 39 はほとんどミミズの捕食に特殊化していることが分かった。後者が盛んに移動を繰り返す乾期にはミミズが少ないことを合わせて考えると、軍隊アリの放浪性が餌への特殊化の程度と深く関連していることを伺わせる。このことは、サスライアリやグンタイアリの研究から推測されていたことではあるが、これほど明瞭なデータを提示した例は

ほとんどなく、高く評価できる成果である。

両種の採餌行動比較からも、貴重な発見がもたらされている。軍隊アリの特徴として、高い放浪性ととともに集団狩猟が挙げられ、両種とも採餌 swarm を形成する。しかし、放浪型の sp. 39 の swarm は他の軍隊アリ同様に採餌コラムと常に繋がっているのに対し、定着型の *distinguenda* ではしばしば swarm が採餌コラムから分離し、単独で林床を放浪する。巣の二次的な定着は、swarm の放浪という新しい採餌方法を進化させたのである。この方法によって比較的遠方での採餌活動が可能となり、餌資源をより一様に利用することも可能になっている。これも初めての発見であり、swarm がどのように定位しているのかなど、新しい研究テーマを提示している。

本研究でさらに高く評価されるのは、*distinguenda* の人為的な除去実験に成功したことである。一般に、社会性昆虫の除去実験では、コロニー全体を捕獲し、強制的に林床から除去することが試みられる。しかし、この方法では habitat への人為的攪乱が大き過ぎるため、アリそのものが餌群集に及ぼす影響を推定することが難しい。また、攻撃性が強く、コロニーサイズの大きい軍隊アリにこの方法を採用するのは極めて困難である。そこで、申請者は、*distinguenda* のコロニーに有り余るほどの餌（煮た鶏肉）を与え続け、約 40 日間に亘って巣外での採餌活動を停止させることに成功した。これにより、肉食節足動物であるクモ類の種間・種内競争が激化すること、植食昆虫であるバッタ類と腐食昆虫であるゴキブリ類の種数・個体数が増加すること、シロアリ類の採餌活動が活発化すること、その結果、大型落葉の破碎・分解が促進されること、などが明らかとなった。

審査員一同は、これらの成果を高く評価し、また申請者が研究者として誠実かつ熱心であり、大学院課程に於ける研鑽や取得単位なども併せ、博士（地球環境科学）の学位を受けるのに十分な資格を有すると判定した。