

市野隆雄・市岡孝朗 (2001) 生物間相互作用の歴史的過程-アリ植物をめぐる生物群集の共進化. In: [群集生態学の現在](#) (佐藤宏明・安田弘法・山本智子編), pp. 353-370, 京都大学学術出版会, 京都.

16章 生物間相互作用の歴史的過程- アリ植物をめぐる生物群集の共進化

市野隆雄 (信州大学理学部助教授)

市岡孝朗 (名古屋大学農学部助手)

連絡先：市野隆雄

勤務先：

390-8621 松本市旭 3-1-1 信州大学理学部生物科学科進化生物学講座

Phone 0263-37-2563 Fax 0263-37-2560

E-mail: itinot@gipac.shinshu-u.ac.jp

自宅：

長野県南安曇郡堀金村三田 3856-9 Phone 0263-73-7879

16.1. はじめに

「生物群集形成の歴史的過程を研究する」などということは、ほんの少し前までは夢のような話であった。そのための有効な研究方法がなかったからである。

もちろん、ある地層の化石群を調べることによって、その時代の群集構造の片鱗をかいま見たり、あるいは、大陸間での群集構造の違いや侵入種による地域群集の変化などを解析することによって、群集の歴史の一部にアプローチすることは可能であった(Lawton 1982 ; Hill & Smith 1984)。しかし、群集内の個々の構成種の系統分岐の歴史をおさえながら、地域群集における種間関係全体の進化史を解読するというような、本格的な「群集の歴史研究」は

これまで事実上不可能であったといつてよい。それは、人間の歴史に関する研究が、古文書という文字情報がなければ不可能なのと同じことである。歴史を解読するための手がかりがなければ歴史研究はできない。

しかし、近年の分子遺伝学の発達によって、群集の歴史研究にとって有利な状況が生まれてきた。DNAに刻まれた個体の歴史を読みとることから、各生物種の種分化の時期や、ある生物グループの適応放散の時期を、比較的簡単に時間軸上へプロットできるようになったからである（長谷川・岸野1996）。このような「分子系統樹」を、群集を構成する各生物群について作り、それを現在の種間関係と照らし合わせれば、種と種の間には結ばれてきた絆の歴史が見えてくる。

例えばHafnerら(1994)は、ホリネズミ15種とその体表に種特異的に寄生するシラミ17種の分子系統樹を作成した。そして両者の系統樹がほぼ一致したことから、このシラミが一貫してホリネズミとともに種分化（共種分化）してきたことを明らかにしたのである。すなわち、ホリネズミとシラミという種間関係の歴史は、シラミが別の種のホリネズミへと寄主を乗り換えることなく、何十万～何百万年もの間ずっと1対1の関係を継承しながら、ともに種分化してきたことになる。

ここ10年ほどの間に、このような分子系統樹を用いた種間関係の歴史の解析がはじまっているが、それらの研究は大きく二つのタイプに分けることができる。一つは、上記のホリネズミとシラミの共種分化解析に代表される、種間関係そのものの歴史を明らかにする研究である(Brooks & McLennan 1991; Page & Holmes 1998)。この共種分化解析は、種と種が歴史的に特異的な絆を維持し続けてきたのか（共種分化）、それとも関係する相手(例えば寄主)をしばしば乗り換えてきたものなのかを明らかにする。アブラムシ類とその共生細菌(Moranら1993)やハキリアリ類とそれが栽培するキノコ(Hinkleら1994; Muellerら1998)などの研究から、地球上には密接に共種分化してきた種間関係があることがわかってきた。一方、関係する相手を乗り換えながら進化してきた系も多くある（植食者と植物, Mitterら1991; アカエイ類と腸内寄生虫, Brooksら1981)。この場合は、種間関係の乗り換えがいつ、どのような生態的状況下でおこったのか、という点に次の研究努力が向けられている。

分子系統樹を用いたもう一つのタイプの種間関係の研究は、競争種間の形

質置換や適応放散の歴史を調べようとするものである。例えば、島に生息する近縁のトカゲ数種の間に見られる形質差が、長い共存の結果おこった形質置換によるものなのか、それとももともと形質の違っていた種同士がたまたまその島に移入・定着したため共存できるようになったのか、という二つの仮説の正否は、このトカゲ類の系統関係と島が経てきた地史を明らかにすることによってはじめて解明できる(Roughgarden 1995 ; Radtkey ら 1997 ; Losos 2000)。

こうしてみると、いずれのタイプの研究も、その解明しようとしているのは、種間の関係が地史的な歴史を通して継承されてきた緊密なものなのか、それともたまさかの出会いによって生み出された一時的なものなのか、という一点であることがわかる。そして、この一点がこれからも群集の歴史研究における中心課題となっていくにちがいない。なぜなら、地域群集の歴史とは、もともとそこに共存していたもの同士が相互適応し、種特異化を進め、共に種分化していく過程（共進化）と、そこへ外部から異邦者が侵入してくる過程という、二つの過程のモザイクからなっていると考えられるからである。

群集の歴史を構成するこれら二つの要因のうち、どちらがより優越しているかは、地球上のさまざまな環境にある生物群集でそれぞれ違うだろう。物理的にきびしかったり、頻繁に攪乱を受けるような環境にある非平衡群集の場合、生物間相互作用それ自体が希薄であるため、相互適応や共種分化はおこりにくいと考えられる。もしおこったとしても、攪乱の影響によってそのような共進化の歴史は短くなるであろう。

一方、熱帯雨林などでは、長期間にわたって大きな攪乱を受けることがないため、生物同士の相互適応が進みやすい(Kricher 1989)。このような環境では、競争種同士の詰め込みや形質置換もおこりやすいし、また、捕食、寄生、共生などの関係を結ぶ種どうしの種特異性が発達し、共種分化によって群集の多様化が進むだろう。法則性のある「構造」を持つ群集は、このような安定環境下で共進化がおこった結果生み出されたものである可能性が高い。このように、群集の歴史を構成する「継承」と「移入」という二つの要因の相対的な重要性を知ることは、それ自体が興味深いというだけでなく、現存する群集の構造や機能の成り立ちを理解する上でも欠かすことができない。

本章では、東南アジア熱帯多雨林におけるアリ植物をめぐる群集の歴史に

ついて紹介する。この研究は現在進行中であり、その全体像を示すことはまだできないが、群集の歴史研究の一例としてこのようなアプローチもあるということをお伝えしたい。まず前半では、アリ植物とアリの共適応と共進化について我々が得た知見を紹介する。この植物-アリ系では、ここ数百万年の間、緊密な相利共生関係が結ばれ、両者は共種分化してきたことが判明した。典型的な「継承されてきた」種間関係の例である。また後半では、アリ以外のアリ植物上の群集構成メンバーについて、その横顔をこれまでの研究から概観し、この系における生物群集史の特色について検討する。複数種の生物が安定した環境において地史的な長い時間共存しつづけた場合、その相互関係はどのように進化していくのか、「継承型」の群集である可能性が高いこの系を例として考えてみたい。

16.2.アリ植物とアリの共進化：マカランガ-シリアゲアリ系を例として

16.2.1. 生活史

アリ植物は世界中の熱帯地域だけに見られ、さまざまな植物の分類群において合計 500 種程度が知られている（市野 印刷中）。アリ植物は特定のアリ種を傭兵として体内に住まわせ、栄養体などの餌をアリに与える。一方アリは、植物を食べにくる植食性昆虫や脊椎動物を撃退したり、まわりからみついでくるツル植物の茎をかじり切ったりして、アリ植物の順調な生育を助けている（市岡・市野 1999;Itioka et al. 2000）。アリはアリ植物体内にアリが巣をつくってコロニーごとすみついている（図 1）。このため、そこを住居として利用できるような特別な性質をもったアリ（植物共生アリ）だけがアリ植物と関係をもっている（世界で約 150 種、市野 印刷中）。これらの共生アリは、餌資源もすむ場所もすべてアリ植物に依存しているため、アリ植物から離れて生活することはできない。例えば我々の研究対象である東南アジアのマカランガ属（トウダイグサ科）のアリ植物の場合、幹内にすんでいるシリアゲアリ属のアリは、餌としてまず第一にマカランガの新葉や托葉から分泌される栄養体を利用している（図 2）。働きアリはこの白い小さな粒を「収穫」し、巣内へくわえて運び入れ、それをアリの幼虫に与える。第二のアリの餌源は、アリが「牧畜」しているカイガラムシである（図 3）。カイガラムシはアリの巣内、すなわち幹の中空部の内壁に定着して植物の師管液を吸汁

しているが、アリが刺激を与えると糖分やアミノ酸に富んだ甘露を肛門から分泌する。一方、カイガラムシの肉もアリの重要な餌源となっている。もしカイガラムシが増えすぎると、植物がどんどん篩管液を吸われて弱ってしまうので、アリはそれを防ぐためにカイガラムシを間引かなくてはならないと考えられる。そこで、それを餌としても利用しているわけである(Schremmer 1984)。

このようにアリは栄養体、カイガラムシの甘露、そしてカイガラムシの虫体という3種類の餌が十分にあるので、マカランガ植物から離れて餌を採りにでかける必要がない。一方、カイガラムシは植物体内でアリに庇護されて個体数を増やすことができるし、マカランガ植物はアリの防衛により外敵から守られている。こうしてみると、相利共生関係にあるのはアリと植物だけではなく、カイガラムシも含めた三者がお互いに依存しあいながら独自の世界をつくっていると考えることができる。実はこのような「三者間の相利共生」は、マカランガ属だけでなく、多くのアリ植物に共通した性質なのである。

ここでマカランガ、アリ、カイガラムシの関係を時間を追って再現してみよう。マカランガは熱帯多雨林の巨木が倒れたあとなどの明るい場所(ギャップ)に芽生える。その実生(みしょう)が高さ15~20cm、葉が2~3枚になるころ、シリアゲアリの女王が飛んできて幹に穴をあけ、幹内の中空部へはいり、産卵をはじめ(図4)。我々の調査では、この時点では巣内にカイガラムシは見あたらない。女王アリは自分の飛翔筋を消化して餌にかえ、それを口移しで幼虫に与えることによって最初の働きアリをそだてる。植物が高さ30~40cmになるころ、巣内では働きアリが羽化し、植物上で活動をはじめ。このころになると、巣の中にカイガラムシの若令幼虫が見られるようになる。おそらくカイガラムシの1令幼虫は風によって植物上へ飛来し、何らかの方法でアリの巣内へはいると思われる。アリ類の中にはミツバアリ属 *Acropyga* のように、新女王アリがカイガラムシを口にくわえて新しい巣へ運び込むものがあるが(Franders 1957)、アリ植物にすむアリの中には、まだそういう性質をもつものは見つかっていない。

その後、木は生長してどんどん大きくなり(図5)、その幹の中で1匹の女王アリが産卵をつづけ、働きアリとカイガラムシの数が増えていく。マカランガの木が高さ数メートルになるころ、アリのコロニーからは新女王アリと

雄アリが生産される。そして結婚飛行の後、新女王はあらたに自分のコロニーを創設することになるのである。

16.2.2. 種特異的な共生関係

我々の調査地は、ボルネオ島のマレーシア領サラワク州にあるランビル国立公園の混交フタバガキ林（熱帯多雨林）である。ここには、12種以上のアリ植物マカラングが分布しているが、狭い範囲に多数の種が共存しているのが特徴であり、わずか30メートル四方ほどの生息場所（ギャップ）に5～8種のマカラングが共存している(Davies ら 1998)。これらがあまりにも近接して生育していることから、我々は、どの樹種にも同じ1種のアリが共生しているであろうと最初予測した。これはそれまでの文献が教えているところでもあった(Fiala & Maschwitz 1990)。しかし調査してみると、共生アリは、互いに酷似してはいるが形態で区別できる4タイプ（4形態種）にはっきりと分けることができた(市野ほか 未発表)。いずれもシリアゲアリ属のアリで、このうち2形態種 *Crematogaster* sp. 2 と *C. sp. 4* は、それぞれマカラング属の *Macaranga winkleri* と *M. hosei* に種特異的にすみこんでいた（1対1の種特異性）。残りの2形態種のシリアゲアリ *C. borneensis* と *C. decamera* はそれぞれ4種と3種のマカラングに、やはり特異的に共生していることがわかった（1対多の種特異性）。

16.2.3. 種特異性の理由

植物とそれを食べる植食性昆虫のような寄主-寄生者関係においては、敵対者どうしの相互適応の結果、種特異性が発達する例が多い。しかし、同じように植物と昆虫の関係であっても、相利関係にあるもの同士では、厳密な種特異性がみられる例はごく少ない。花と送粉者の関係においてもそうだし(Inoue ら 1990)、種子散布をする昆虫もさまざまな植物と関係を結んでいるのが普通である(大河原 1995)。この意味でマカラングとアリの間にみられる高い種特異性は、昆虫と植物の相利関係の中では特殊な例といえる。なぜマカラング-アリ系では特定の種の組み合わせが進化したのだろうか。

マカラング各種に対する外敵（植食者）の種特異性をくわしく見ると、これに対する答えが浮き彫りになってくる。マカラング7種はその外敵相によって大きく3つのグループに分けられた(表1, 市野・市岡 未発表)。第1グ

グループのマカランガ（2種）は、新芽を攻撃するタマバエ類の被害を受けやすかった。次に2番目のグループ（4種）は、タマバエ類による被害はあまりなかったが、葉をかじって食べるタイプの葉食性の昆虫によく攻撃されていた。そして第3のグループ（1種）は、葉食者による被害にくわえて、キツツキ類にしばしば幹を折られていた。キツツキは植物自体を食べるのではなく、幹の中にいるアリを食べるために幹を破壊していることもわかった。これらのさまざまな外敵による被害は、植物上のアリを実験的に除去してみると、それぞれすさまじいものになった（図6, 7, Itioka ら 2000）。

この三つのマカランガグループにはそれぞれ別の形態種のシリアゲアリがすんでいる(表1, 市野ほか 未発表)。上記の1番目のグループのマカランガには主に *C. decamera* が、2番目のグループには *C. borneensis* または *C. sp. 4* が、そして3番目のグループには *C. sp. 2* が、それぞれ共生していた。すなわち、違う外敵をもつマカランガにはそれぞれ違うアリが共生していたのである。しかし、そもそも、なぜ外敵相はマカランガの種ごとに異なるのか。また、なぜマカランガごとに違うアリ種が共生するようになったのだろうか。

このことを考えるときに重要なのは、マカランガ植物がアリによる防衛だけでなく、物理的・化学的防衛も行っているという点である。京都大学の野村らの研究により、物理的・化学的防衛が強いマカランガ種ほど、アリの防衛力が弱い傾向にあることがわかってきた。物理的・化学的防衛とアリ防衛の間にトレードオフがあるようなのである(表1, Nomura ら 2000; Itioka ら 2000; 市岡・市野 1999)。このようなトレードオフは、植物が防衛にまわせる資源量が限られているためにおこるのだろう。

外敵相がマカランガ種間で違っているのは、この物理的・化学的防衛とアリ防衛の強弱が種間で異なっているためである可能性が高い。防衛物質の質や量、そしてアリの攻撃性の強弱がマカランガ種間で違っていれば、それぞれのマカランガを攻撃できる外敵は限られてくると考えられるからである。

一方、植物種ごとに違ったアリ種が対応しているのは、アリへの報酬量がマカランガの種ごとに異なるためであると考えられる。例えば、少ない報酬しか与えることができないマカランガ種に対しては、攻撃性はないが(表1, Itioka ら 2000; 市野・市岡 未発表) 外敵の卵や若齢幼虫などを効率的に発見して除去するような性質をもつアリが共適応してきたのだろう。それぞれの共生アリ種は、制限された報酬をやりくりして、最大限の防衛を提供する

ことが要求されるのである。マカランガの種ごとにアリへの報酬の質と量は違っているのに、それぞれに対して最大限のサービスを提供できるアリの性質もマカランガ種ごとに違うはずである。もし報酬量の多少にかかわらず活躍できるジェネラリストの共生アリがいれば、その1種がすべてのマカランガを占有するかもしれないが、このようなスーパー共生アリは世界のどの地域でも進化していない(Davidson & McKey 1993)。以上をまとめると、1種のアリが実現できる表現型（防衛行動）の範囲が限られていることがマカランガとアリの種特異性を維持している究極的な要因であると考えられる（市野印刷中も参照）。

16.2.4. アリへの餌の二極分化：カイガラムシか栄養体か？

マカランガがアリに与える報酬に関して、調査の過程で思いがけないことがわかってきた。マカランガの種によって、ほとんどカイガラムシだけでアリを養っている種もあれば、栄養体をより多くアリに与えている種もあったのだ。前節で述べた第1グループのマカランガ種はカイガラムシ派であり、一方、第2および第3グループのマカランガ種はどちらかというとな栄養体派であった（表1, 市野・市岡 未発表）。この違いはアリとアリ植物の共進化の過程を考える上でたいへん重要である。なぜなら、アリ植物がアリの数を栄養体の分泌量を増減させることによって調節して、アリとの関係の主導権をにぎるか、あるいはアリがカイガラムシ数を調節することで主導権をにぎるか、という覇権争いこそ、アリとアリ植物の共進化を押し進めてきた原動力であると考えられるからだ（市野・市岡 1999）。マカランガの第2, 第3グループが栄養体に頼っているという事実は、多数のアリを必要とするアリ-アリ植物系ほど、カイガラムシを排除する方向への淘汰がはたらきやすいことを示唆している。

16.2.5. DNA 解析からわかったこと

アリと植物の間に種特異的な関係が見られることは先に述べた。しかし、それは必ずしも1対1の関係ではなく、1種のアリが数種の植物に対応している1対多の関係を含んでいた。そこで我々は、形態的には1種に見えるアリが、実はいくつかの異なる種を含んでいるのではないか、という仮説をたてた。この系における共進化が種特異化の方向に進みつつあるとすれば、ア

リと植物の間に1対1の関係がすでに成立している可能性もあるだろうと考えたのである。アリのミトコンドリアDNA上のチトクロームオキシダーゼI (COI) 遺伝子499塩基対の配列をアリ同士で比較した結果は、この予想を裏付けるものであった。9種のマカランガについてそれぞれ約3株ずつ、互いに離れた木から採集したアリの塩基配列は、配列がほぼ全く同じであるアリ同士を1グループとして6つのグループにはっきりと分かれ(形態からは4種にしか分けられていなかった)、しかもそれぞれのアリは植物に対して高い種特異性を示したのである(図8, 市野ほか 未発表)。例えば、共生アリの *C. borneensis* について9個体を調べたところ、彼らはその塩基配列によって三つのグループ(各3個体ずつ)に分かれた。そして、この三つのグループのアリはそれぞれ異なる3種のマカランガから採集されたものだったのである。

この6グループのアリをそれぞれ別種とってよいかどうかは微妙だが、塩基配列のちがいをみれば相当離れた類縁関係にあることはまちがいない。ミトコンドリアDNAの塩基配列が変化していく速度は昆虫の場合約2.3%/百万年であるという推定値があるので(Brower 1994)、それをあてはめると、6グループのうちもっとも近いアリグループ同士 (*C. borneensis* (tri)と *C. borneensis* (trc)) で300万年ほど、もっとも遠い *C. decamera* と *C. sp. 2* では1200万年ほど前に別々のグループとして別れたことになる。他の生物の例などから考えると、これはほぼ同属内の近縁種間の差に相当する(Avise & Johns 1999)。

16.2.6. アリと植物の共種分化

マカランガの共生アリがここ数百万年の間、多様に種分化してきたことはわかった。しかし、それはマカランガ植物の種分化とはどう関係してきたのだろうか？

6グループのアリの分子系統樹とマカランガの形態系統樹(形態形質による分岐解析から得られた系統樹)をならべて比較したところ、アリとマカランガの系統樹の形はおおむね一致した(図8, 市野ほか 未発表)。このことはマカランガが種分化するときに同時にアリも種分化してきたことを示唆している(共種分化)。つまり両者は、ここ数百万年もの間ずっと相手を換えることなく共進化してきたことになる。ただし *M. havilandii* と共生アリの関係だけ

は例外で、進化史のある時点で、もともと *C. borneensis* が共生していた *M. havilandii* へ別のアリ *C. decamera* が侵入して入れ替わったことが図 8 からうかがえる。

このような長期にわたる共種分化の例は生物界にあまり多くは見られない。長い地史的時間のあいだには、関係する相手を乗り換えていくというのが生物の種間関係の一般的な姿なのだろう。これまで例外的に共種分化が見つかっているのは、動物とその体内共生菌や寄生虫の関係である(Moran ら 1993; Peek ら 1998)。これらの例では親から子へと細菌や寄生虫がそのまま受け継がれるものが多いため、長期間にわたってずっと両者の緊密な関係が維持されても不思議はない。しかしアリとマカランガの場合、たしかに両者はふだんは一体となって生活しているが、新女王アリはいったん親コロニーのいる植物体を離れ、別の木に新たにコロニーをつくるのだ。このことを考えれば、アリが同じマカランガ種との関係を数百万年もつづけてきたという事実は驚くべきことといえるだろう。

興味深いことに、アメリカやアフリカ熱帯のアリとアリ植物にはこのようにきれいな共種分化関係はみられない(Davidson & McKey 1993)。アメリカには 200 種以上の、アフリカにも 50 種以上のアリ植物が分布しているが、アリ種とアリ植物種の対応関係は多対多か、もしくはたとえ 1 対 1 であっても近縁種同士のアリ植物に遠縁のアリが共生したりしていて、とても共種分化してきたとはいえないものが多いのである。もっとも、なかには近縁種同士の植物と、近縁種同士のアリが、互いに種特異的な結びつきをもっている系もある。しかし、その場合でも系統解析の結果は緊密な共種分化関係を示唆していない。しばしば寄主転換をしてきた歴史のあとが分子系統樹からうかがえるのである(Ayala ら 1996; Chenuil & McKey 1996 ; Ward 1999)。

このような、頻繁な「移入」の歴史をもつ群集とマカランガ-アリ系のような「継承」によって成立してきた群集とでは、その構造や機能にどのような違いがあらわれるのだろう。これはまだほとんど手のついていない、しかし興味深い問題である。例えば、「移入」型のアリ植物であるセクロピア属などでは、属内の複数種は環境条件の違いに応じてすみわけており、ほとんど同所的には分布しないのに対し(Longino 1989)、「継承」型のマカランガ属では、同所的に 5~8 種ものアリ植物が共存している(Davies ら 1998)。これは、マカランガ属では種特異的な共種分化を繰り返した結果、アリとの相互適応

が極度に進み、植物がニッチを非常に細かく使い分けることができるようになってきているのかもしれない。このように、異なる歴史をもつ群集の構造や機能を相互に比較したデータを積み重ねてゆけば、ひとつのパターンが見えてくる可能性は十分にある。

ところで、なぜアジア熱帯のマカランガー シリアゲアリ系でのみ、高度の共種分化がおこったのだろうか？これにはいくつもの要因が関わっていることが予想される。そのひとつとして、東南アジアの熱帯多雨林が他の熱帯地域にはない特別の歴史をもっていることが関係している可能性がある。例えば 5~200 万年前ごろの氷期にアメリカやアフリカの熱帯多雨林は乾燥化によって分断化されて縮小したことが知られている。このようなきびしい気候変動のもとでは、アリ植物の共生アリが死滅し、そこへ他のアリが「移入」する機会も多かったと考えられる。しかし一方、このような氷期にも東南アジアの熱帯多雨林だけは広い面積のまま存続したとされている (Whitmore 1990)。マカランガー アリ系における寄主転換 (移入) がほとんどおこらなかったのはこのためかもしれない。また、300~1500 万年前にユーラシアプレートにオーストラリアプレートが衝突した時には、東南アジアにたくさんの島々が形成され、また山脈ができた。このとき、熱帯多雨林の生物たちの分布は頻繁に分断され、隔離をうけたと考えられているが (Hall & Holloway 1998)、共生シリアゲアリの種分化はまさにこの時期におこっているのだ。このようなアジア熱帯の地史がアリとマカランガの共進化に与えた影響を地理的な面からさぐるため、現在、東南アジアのいろいろな場所から採集してきたマカランガと共生アリの分子系統地理解析が進められている。

16.3.アリ植物をめぐる生物群集

「熱帯雨林のアリ植物マカランガ」という舞台の上で、数百万年にわたって共進化劇を演じてきたのはアリだけではない。それ以外の配役として、植物体内でアリに飼われるカイガラムシ類、体表分泌物をアリに与えることによりアリの攻撃をのがれ、葉を食べるシジミチョウ類、そして共生アリを専門に捕食するカスミカメムシ類などがある。これら以外にもマカランガ上には多種多様な植食性昆虫がいて、それぞれがアリに対する独特の防衛手段を進化させている。これまでの我々の調査で、これら配役となる生物たちは共

生アリと同じように寄主特異性が高く、各生物グループごとに近縁の数種がマカランガ数種の上で適応放散していることがわかってきた。

ここでは、アメリカやアフリカ熱帯にみられるマカランガ以外のアリ植物の例も含めて、アリ植物上にすみついている生物たちの特徴をそれぞれ紹介し、彼らがアリ植物とともに共進化してきた歴史について考える。

16.3.1. 寄生性アリ

アリ植物に共生しているアリは世界で約 150 種いるが、実はこれらがすべてアリ植物とギブ・アンド・テイクの相利関係を結んでいるわけではないことがわかってきた。アフリカのアリ植物、アカシア属の例では、相利共生アリと考えられていた4種のアリのうち1種がアカシアに害を与えていた。彼らは、すみついているアカシア自体の新芽を「剪定」することによって、近隣のアカシアの木から別種アリが侵入してくるのを防いでいたのだ(Stanton ら 1999)。この「寄生」アリ種が多数派になると、寄生されたアリ植物の生長は制約され、植物個体群はいずれ死滅すると予想される。しかし、実際には他の3種の「相利共生」アリのほうが存在頻度が高く、このためこの植物- 相利共生アリ- 寄生アリ系の存続が可能になっていた。

このような寄生アリ種はアカシア属以外のアリ植物上でも見つかっており(Janzen 1975; Yu & Pierce 1998)、それらはいずれも高い寄主特異性と少数派のアリであることを特徴としている。今後、他のアリ植物系でも、綿密な調査が進めば、植物に害を与えるこのような「寄生アリ」は次々と発見されることが予想される。そして、分子系統樹によってその進化の系譜をたどってゆけば、アリ植物- アリ相互作用系の複雑化の歴史を明らかにすることができるだろう。

16.3.2. カイガラムシ

アリ植物の内部（共生アリの巢内）には、ほとんどの場合カイガラムシが存在している。例外はマメ科のアカシア属など、根粒菌を共生させている少数のアリ植物のみである(Davidson & McKey 1993)。

アリ植物についているカイガラムシの中には、アリや植物に利益を与えるものとそうでないものがある。例えば、アフリカのアリ植物 *Leonardoxa africana* に共生するカイガラムシは2種あり、それぞれの木には必ずどちらかのカイガラムシ種がすみついているが、一方のカイガラムシ種がついた木では、他方の

カイガラムシ種がついた場合の3倍程度の量(重さ)にまでカイガラムシが増えてしまい、このとき共生アリの数は減る。この結果、アリの防衛能力は低下し、植物はひどい食害を受けることになる(Gaume ら 1998)。ここでも「真の相利共生カイガラムシ」と「寄生性カイガラムシ」の二極分化がおこっているのかもしれない。このようにアリによるカイガラムシ数の「操作」がどこまで有効に行われているかについてはまだ未解明の部分が多い。

カイガラムシがアリ植物-アリ系の動態を左右する重要な存在であることはわかってきたが、その寄主植物特異性やアリ種への特異性についてはこれまでほとんど知見がなかった。しかし最近、マカランガ属 19 種につく共生カイガラムシ 22 種について、はじめてまとまった報告がでた(Heckroth ら 1998)。それによれば、1本のマカランガの木には1-2種のカイガラムシがすみついていて、その寄主特異性はいろいろで、1種のマカランガ上でしか見つからないものもあれば、ほぼすべてのマカランガ種と関係しているカイガラムシ種もあった。全体にみればその種特異性は、アリ植物-アリほどではないにせよかなり高いといえる。この報告の中で特に注目すべき点は、二つの近縁なカイガラムシ種群(*Coccus penangensis* 種群と *C. tumuliferus* 種群)が優占し、マカランガ上で大きく適応放散している点で、これは共生アリ(*Crematogaster borneensis* 種群と *C. decamera* 種群)のパターンと全く同じである。いずれにしても、アリだけではなくカイガラムシもアリ植物との間に種特異的な相利共生関係を結んでいることは明らかであり、この植物-アリ-カイガラムシ三者の種特異的な組合せが高い適応度を実現できるかどうかによって三者の生死が決まっているのだろう。この三者はいずれも特定の種群内でのみ著しく適応放散していることから、ほぼ同じ時代に急激な種分化をおこしたと考えられる。

16.3.3. 植食性昆虫

アリによる防衛がほとんどの植食者に対して有効にはたっていることはすでに述べた。しかしその一方で、この防衛網をかいくぐるような特殊な進化をとげた植食者たちがいる。

例えばマカランガ食に特殊化したムラサキシジミ属のチョウの幼虫は、体表面からアミノ酸に富んだ液体を分泌し、それをアリに与えることによってアリの攻撃をかわしている(Maschwitz ら 1984)。このチョウには近縁の3種が知られており、それぞれ別の3種のマカランガ(3種の別々のアリが共生している)

に、種特異的に寄食している。

アリの攻撃をかわすような特殊な適応をとげた植食者たちについての研究は現在のところまだ少ないが、今後記録が増えていくと思われる。マカラング属に限っても、上記のムラサキシジミ類以外に、体のまわりに生えた細かいトゲでアリの寄せ付けないタテハチョウ科の幼虫 (*Tanaecia* sp., Cranbrook & Edwards 1994) や、敏捷に行動することでアリの攻撃をかわすナナフシ類など、さまざまなものが見つかっている(市野・市岡 未発表)。

16.3.4. アリ食者

役者ぞろいのアリ植物をめぐる生物たちのうちでも、きわめつけの特殊化をとげたものとしてアリ食者をあげることができる。例えば、我々が調査したマカラング属 9 種のうち 3 種において、カスミカメムシ科の昆虫が植物上に存在していた(市野・市岡 未発表)。彼らは茎上や葉上、あるいは托葉内部(栄養体の存在場所)にいるが、その体色はみごとにアリに擬態しており、しかも敏捷に動き回るためアリにつかまることはない。このカメムシが存在すると共生アリの数は少なくなり、その結果、植物は他の昆虫によってひどく食害される。その餌源についてまだ確証はないが、さまざまな状況証拠から判断すると、植物が分泌する栄養体とアリの成虫を食べている可能性が高い。このマカラング上のカメムシには形態が酷似した数種が含まれており、それぞれ別のマカラング種につく傾向がある。

実はこれとまったく似た性質を持つカッコウムシ科甲虫が、中米熱帯のアリ植物であるコショウ属にすんでいる(Letourneau 1990)。コショウの一種 *Piper cenocladum* にはオオズアリ属の一種 *Pheidole bicornis* が共生するが、そこへこのカッコウムシが寄生し、その若齢幼虫は植物の栄養体を食べ、また老齢幼虫と成虫がアリの成虫を食べる。このアリ植物コショウは、共生オオズアリ種が刺激を与えない限り栄養体を分泌しないことが知られていたが(Risch & Rickson 1981)、驚くべきことにこのカッコウムシは、アリと同じように植物を刺激して栄養体を分泌させていた。しかも、2種いるカッコウムシのうち1種は、植物上にいるア리를捕食し尽くした後も植物上にとどまって生き続けることが確認された。すなわち、この種は栄養体を植物に分泌させ、それだけに頼って生存できるところまで特殊化をとげているのだ。

このようなアリ食者はアフリカのアリ植物、アカシア属にも見られる。それ

は、アカシアに共生しているシリアゲアリを専門に食べるカマキリの一種 *Sphodromantis obscura* である(Hocking 1975)。このカマキリもアカシアに完全に特殊化しており、その腹部の色や形はアカシアの膨らんだトゲ（その内部にアリが営巣している）そっくりに擬態している。

16.3.5. 種分化の歴史

以上のように、アリ植物上に生息する生物群は高度に特殊化したさまざまな適応をとげている。しかも、これら各生物群は1種のみからなっているのではなく、必ずといってよいほど複数の近縁種が存在し、それらが互いに近縁なアリ植物数種と種特異的な関係を結んでいることが多い。彼らの種分化や適応放散の過程はいったいどのようなものだったのだろうか。

まず第一の仮説として考えられるのは、アリ植物が地理的隔離などによって種分化する時に、その上にのっていた生物群も同時に種分化していったというものである（「継承」仮説）。すでに述べたように、共生アリはこのようにして植物とともに種分化していったことがわかっている。

またもう一方の仮説として、以下のようなシナリオを考えることもできる。まず、植物の異所的種分化が終わったずっとあと、地理的に離れていた2種の植物の分布がふたたび重複して、共存するようになった時期を想定することができる。この時期に、一方の植物種の上に乗っていた生物（例えばシジミチョウの一種）が、隣接したもう一方の植物種に適応したホスト・レース（寄主品種）をつくりだし、種分化していったという仮説である（「あと乗り」仮説）。この場合、同所的種分化によってその生物群は適応放散していったことになる。

この二つの仮説のうちどちらが正しいかは、各生物群の分子系統樹を植物やアリのそれと比較することによって明らかにすることができる。それぞれの生物群の種分化や適応放散の時期がわかれば、そこから種間関係が形成されていた順序が推定できるからである。マカランガ系については、現在この点を確認するための研究を進めている。

16.4. 生物間相互作用系が形成されていく過程の解明にむけて

以上、種間関係の歴史を解明するためのツールとして、種間レベルの分子系統樹が有効であることを述べてきた。しかし、DNAの解析からは、実はも

っと魅力的な情報を得ることができるようになってきた。

それは種内レベルの地理的な遺伝的変異についての情報である。これは具体的には、隔離されたいくつかの地域集団間の分子地理系統樹（どのような順番でそれぞれの地域集団へ分化していったか）という形で得られる。これを用いれば、生物間相互作用についてもっと細かい解析が可能となる。例えば、1対1関係にある寄主と寄生者についてそれぞれの地理的な系統分岐の順序をくらべ、それが寄主側と寄生者側で一致すれば、両者が共種分化しつつあることが検証できるだろう (Althoff & Thompson 1999)。このような情報に加えて、例えば上記の寄生者の生態や行動が、地域群集ごとの種間関係の違いを反映して、どう変化してきたかを検出できれば、新たな種間関係が成立するにいたる進化生態学的な経緯を推定することも可能になるだろう。数十万年以内程度の（地史的に言えば）短い間に、種間関係をめぐる個体の適応的形質がどのように、またどれほど変わりうるのか、それを時間スケールを目盛りながら検証できる時代がやってきたのだ。

数十万年以内といえば、冷温帯の地域群集では「氷期における群集全体の絶滅（あるいは温暖域への後退）→さまざまな生物群の再侵入→あらたな種間関係（群集）の形成」という周期が数万年～数十万年のサイクルでおこった時期でもある。ということは、上記の種内レベル系統樹を利用する方法は、このような温帯群集の盛衰に関する歴史研究に、まさに適用できることになる。もちろん温帯に限らず、地球上のさまざまな地域群集で第四紀（200 万年前～現在）におこったダイナミックな進化の実態をとらえるために、今後この方法は必須のものとなるだろう。

さて、我々が現在興味をもっているのは、マカランガ *M. triloba* をめぐる各生物群の地理的な遺伝的分化と形質の適応的变化についてである。まず、*M. triloba* の共生アリはボルネオ島内でも地域間で遺伝的にかなり分化していることがわかってきた(市野ほか 未発表)。一方、*M. triloba* を攻撃する広食性の植食者相も地域によって異なっている。地域間で異なる植食者からの淘汰圧を受けてマカランガとアリ、そしてその他の共生・寄生者はどのような適応的变化をとげてきたのか、そして、そのような適応的变化は各地域集団の歴史的由来とどのような関係をもっているのだろうか。群集構成メンバーの種それぞれについて分子地理系統樹を描き、一方で種間相互作用の地域差を検出する。この二つの情報を重ね合わせるができるようになれば、

種間関係が形成されていく過程を浮き彫りにすることが可能になるだろう。

分子系統解析という手法をうまく使うことによって、「共進化する群集」という視点で地球上のさまざまな生物群集をながめられる日が来るのも、そう遠い先のことではないかもしれない。

引用文献

Althoff D. M. & Thompson J. N. (1999) Comparative geographic structures of two parasitoid-host interactions. *Evolution* 53: 818-825.

Avise J. C. & Johns G. C. (1999) Proposal for a standardized temporal scheme of biological classification for extant species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 96: 7358-7363.

Ayala F. J., Wetterer J. K., Longino J. T. & Hartl D. L. (1996) Molecular phylogeny of *Azteca* ants (Hymenoptera:Formicidae) and the colonization of *Cecropia* trees. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 5: 423-428.

Brooks D. R. & McLennan D. A. (1991) *Phylogeny, Ecology, and Behavior*. The University of Chicago Press, Chicago.

Brooks D. R., Thorson T. B. & Mayes M. A. (1981) Freshwater stingrays (Potamotrygonidae) and their helminth parasites: testing hypotheses of evolution and coevolution. In: *Advances in Cladistics: Proceedings of the First Meeting of the Willi Hennig Society* (eds. V. A. Funk & D. R. Brooks) pp. 147-175. New York Botanical Garden, New York.

Brower A. V. Z. (1994) Rapid morphological radiation and convergence among races of the butterfly *Heliconius erato* inferred from patterns of mitochondrial DNA evolution.

- Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 91: 6491-6495.
- Chenuil A. & McKey D. F. F. (1996) Molecular phylogenetic study of a myrmecophyte symbiosis: Did *Leonardoxa*/ant associations diversify via cospeciation? *Molecular Phylogenetics and Evolution* 6: 270-286.
- Cranbrook E. O. & Edwards D. S. (1994) *Belalong: a Tropical Rainforest*. Sun Tree Publishing, Singapore.
- Davidson D. W. & McKey D. (1993) The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationships. *Journal of Hymenoptera Research* 2: 13-83.
- Davies S. J., Palmiotto P. S., Ashton P. S., Lee H. S. & Lafrankie J. V. (1998) Comparative ecology of 11 sympatric species of *Macaranga* in Borneo: tree distribution in relation to horizontal and vertical resource heterogeneity. *Journal of Ecology* 86: 662-673.
- Fiala B. & Maschwitz U. (1990) Studies on the South East Asian ant-plant association *Crematogaster borneensis* / *Macaranga*: Adaptations of the ant partner. *Insectes Sociaux* 37: 212-231.
- Frlanders S. E. (1957) The complete interdependence of an ant and a coccid. *Ecology* 38: 535-536.
- Gaume L., McKey D. & Terrin S. B. F. M. F. (1998) Ant-plant-homopteran mutualism: How the third partner affects the interaction between a plant-specialist ant and its myrmecophyte host. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 265: 569-575.

- Hafner M. S., Sudman P. D., Villablanca F. X., Spradling T. A., Demastes J. W. & Nadler S. A. (1994) Disparate rates of molecular evolution in cospeciating hosts and parasites. *Science* 265: 1087-1090.
- Hall R. & Holloway J. D. (1998) *Biogeography and Geological Evolution of SE Asia*. Backhuys Publishers, Leiden.
- 長谷川政美・岸野洋久 (1996) 『分子系統学』 岩波書店, 東京.
- Heckroth H. P., Fiala B., Gullan P. J., Idris A. H. & Maschwitz U. F. G. (1998) The soft scale (Coccidae) associates of Malaysian ant-plants. *Journal Tropical Ecology* 14: 427-443.
- Hill J. E. & Smith J. D. (1984) *Bats: a Natural History*. British Museum, London.
- Hinkle G., Wetterer J. K., Schultz T. R. & Sogin M. L. (1994) Phylogeny of the attine ant fungi based on analysis of small subunit ribosomal RNA gene sequences. *Science* 266: 1695-1697.
- Hocking B. (1975) Ant-plant mutualism: evolution and energy. In: *Coevolution of Animals and Plants* (eds. L. E. Gilbert & P. H. Raven) pp. 78-90. Texas University Press, Texas.
- Inoue T., Kato M., Kakutani T., Suka T. & Itino T. (1990) Insect-flower relationships in the primary beech forest of Ashu, Kyoto: an overview of the flowering phenology and the seasonal pattern of insect visits. *Contributions from the Biological Laboratory, Kyoto University* 27: 309-375.
- 市野隆雄 (印刷中) アリと植物- 共生の自然史. 『ハチとアリの自然史』 (前田泰生・伊藤文紀・杉浦直人編). 北海道大学図書刊行会, 札幌.

- 市野隆雄・市岡孝朗 (1999) 熱帯雨林のアリとアリ植物- 相利共生と共進化. 1. 数百万年にわたる共進化. *インセクタリウム* 36: 172-179.
- 市岡孝朗・市野隆雄(1999) 熱帯雨林のアリとアリ植物- 相利共生と共進化. 2. アリとマカラングの利害関係. *インセクタリウム* 36: 188-194.
- Itioka T., Nomura M., Inui Y., Itino T. & Inoue T. (2000) Difference in intensity of ant defense among three species of *Macaranga* myrmecophytes in a southeast Asian dipterocarp forest. *Biotropica* 32: 318-326.
- Janzen D. H. (1975) *Pseudomyrmex nigropilosa*: a parasite of a mutualism. *Science* 188: 936-937.
- Kricher J. C. (1989) *A Neotropical Companion: an Introduction to the Animals, Plants, and Ecosystems of the New World Tropics*. Princeton University Press, Princeton.
- Lawton J. H. (1982) Vacant niches and unsaturated communities: a comparison of bracken herbivores at sites on two continents. *Journal of Animal Ecology* 51: 573-595.
- Letourneau D. K. (1990) Code of ant-plant mutualism broken by parasite. *Science* 248: 215-217.
- Longino J. T. (1989) Geographic variation and community structure in an ant plant mutualism: *Azteca* and *Cecropia* in Costa-Rica. *Biotropica* 21: 126-132.
- Losos J. B. (2000) Ecological character displacement and the study of adaptation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 97: 5693-5695.
- Maschwitz U., Schroth M., Hanel H. & Pong T. G. (1984) Lycaenids parasitizing

- symbiotic plant-ant partnerships. *Oecologia* 64: 78-80.
- Mitter C., Farrell B. & Futuyma D. J. (1991) Phylogenetic studies of insect plant interactions – insights into the genesis of diversity. *Trends in Ecology & Evolution* 6: 290-293.
- Moran N. A., Munson M. A., Baumann P. & Ishikawa H. (1993) A molecular clock in endosymbiotic bacteria is calibrated using the insect hosts. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 253: 167-171.
- Mueller U. G., Rehner S. A. & Schultz T. R. (1998) The evolution of agriculture in ants. *Science* 281: 2034-2038.
- Nomura M., Itioka T. & Itino T. (2000) Variations in abiotic defense within myrmecophytic and non-myrmecophytic species of *Macaranga* in a Bornean dipterocarp forest. *Ecological Research* 15: 1-11.
- 大河原恭祐 (1995) アリを利用する植物たち. 『地球はアリの惑星』(東正剛編), pp. 195-229. 平凡社, 東京.
- Page R. D. M. (1993) *Component*. The Natural History Museum, London.
- Page R. D. M. & Holmes E. C. (1998) *Molecular Evolution: a Phylogenetic Approach*. Blackwell Science, Oxford.
- Peek A. S., Feldman R. A., Lutz R. A. & Vrijenhoek R. B. N. (1998) Cospeciation of chemoautotrophic bacteria and deep sea clams. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95: 9962-9966.
- Radtkey R. R., Fallon S. M. & Case T. J. (1997) Character displacement in some *Cnemidophorus* lizards revisited: a phylogenetic analysis. *Proceedings of the*

- National Academy of Sciences of the United States of America* 94: 9740-9745.
- Risch S. J. & Rickson F. R. (1981) Mutualism in which ants must be present before plants produce food bodies. *Nature* 291: 149-150.
- Roughgarden J. (1995) *Anolis lizards of the Caribbean: Ecology, Evolution, and Plate Tectonics*. Oxford University Press, Oxford.
- Schremmer F. (1984) Untersuchungen und beobachtungen zur ökoethologie der pflanzenameise *Pseudomyrmex triplarinus*, welche die ameisenbäume der gattung *Triplaris* bewohnt. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Ökologie, und Geographie der Tiere* 111: 385-410.
- Stanton M. L., Palmer T. M., Young T. P., Evans A. & Turner M. L. (1999) Sterilization and canopy modification of a swollen thorn acacia tree by a plant-ant. *Nature* 401: 578-581.
- Ward P. S. (1999) Systematics, biogeography and host plant associations of the *Pseudomyrmex viduus* group (Hymenoptera: Formicidae), *Triplaris*- and *Tachigali*-inhabiting ants. *Zoological Journal of the Linnean Society* 126: 451-540.
- Whitmore T. C. (1990) *An Introduction to Tropical Rain Forests*. Clarendon Press, Oxford. (熊崎実・小林繁男 監訳『熱帯雨林総論』築地書館, 東京. 1993)
- Yu D. W. & Pierce N. E. (1998) A castration parasite of an ant-plant mutualism. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 265: 375-382.

図の説明

図 1 アリ植物マカランガ *Macaranga beccariana* の幹内に営巣するシリアゲアリ *Crematogaster decamera*

図 2 マカランガ *M. triloba* の托葉下面に分泌される栄養体

図 3 マカランガ *M. beccariana* の幹内においてアリに「飼われる」カタカイガラムシ *Coccus* sp.

図 4 マカランガ *Macaranga winkleri* の実生に入ったばかりのシリアゲアリ女王 (*C. sp. 2*)

図 5 熱帯雨林の開けたギャップで日光をうけて生長するマカランガ *M. beccariana*

図 6 アリを実験的に除去した後、マカランガ *M. beccariana* がうけた植食性昆虫による食害

図 7 アリを取り除くと、*M. beccariana* の葉には植食性タマバエが多数産卵し、その卵からふ化した幼虫が虫こぶを形成する

図 8 ミトコンドリア DNA の COI 遺伝子からみた共生シリアゲアリの分子系統樹 (左), およびアリ植物マカランガの形態形質による分岐解析から得られた系統樹 (右)。共生関係にあるものどうしを点線で結んだ。数字はブートストラップ確率をあらわす。アリのうち、三つのクレード (遺伝的にまとまりをもつ分岐群) に分かれた *Crematogaster borneensis* については、クレードごとに主な寄主植物名を略号で付して区別した。なお、アリ系統樹が植物系統樹と独立であるという仮説は統計的に否定された ($p = 0.0011$, Page 1993 のランダム系統樹法による)。(市野ほか 未発表)