市野隆雄 (2002)　アリと植物-共生の自然史.　In: ハチとアリの自然史（前田泰生・伊藤文紀・杉浦直人編）, pp. 258-277, 北海道大学図書刊行会, 札幌

アリと植物− 共生の自然史

市野隆雄

アジアの熱帯雨林を歩いていると，「ザー，ザッ，ザッ，ザッ，ザッ」という激しい「雨音」らしきものが上から聞こえてくることがある。しかし，見上げてもいっこうに雨が降っている様子はない。不思議に思って音のする木をゆすってみると，音はいっそう激しくなり，それどころか今度は上からたくさんのアリが落ちてきて，体中にまとわりつかれ，かみつかれることになる。

この木は *Korthalsia* 属の籐（とう）（ラタンの仲間）の一種 *K. hispida* で，音はその枯れた葉鞘の中に住みついているオオアリ属の一種 *Camponotus megalonyx* が，葉鞘に腹部をいっせいにたたきつけることによって出していたのである。このアリは非常に攻撃性が強く，サルなどのほ乳類の食害から籐を守っていると考えられている。発音行動は外敵に対する警告だったのだ。

この籐のように体内にアリをすまわせるような性質をもつ植物を「アリ植物」と呼ぶ。アリ植物には二つのタイプがある．一つはアリに餌（栄養体）や住居（植物体の中空部）を与えてやるかわりに，外敵を撃退してもらっている籐のような植物であり（防衛共生型アリ植物），もう一つは，アリに住居を与えるかわりに，アリが集めてきた餌の残査や糞などを無機栄養源として利用させてもらっている植物（栄養共生型アリ植物）である。いずれにしてもアリ植物とアリの間にはギブ・アンド・テイクの相利共生関係がむすばれている。アリ植物は世界の熱帯域で約 500 種が知られているが，とくに防衛共生型アリ植物の多くは，上の籐の例のように特定の限られたアリ種のみを住まわせていることがわかってきた。すなわち，防衛共生型アリ植物は特定のアリ種とのみ，種特異的な関係をむすんでいることが多いのである。

植物と動物の相利関係といえば，送粉共生や種子散布共生などがすぐに思い浮かぶが，このアリ植物− アリ関係のような高い種特異性を示す例は他にはあまりみられない。植物が動物に花粉を運んでもらう送粉共生にしても，種子を

運んでもらう種子散布共生にしても，一般に植物と動物における種の対応関係はそれほど厳密なものではないのである。しかも，防衛共生型アリ植物の場合，アリだけではなくアリ植物上の多様な共生・寄生昆虫もやはり高い種特異性をもっていることが最近の研究によって明らかになってきた。

本章では，防衛共生型アリ植物をめぐる共生・寄生生物について，とくにその種特異性に焦点を当ててこれまでの研究を概観する。植物とアリの相利（共生）関係としては，上記の防衛共生型アリ植物− アリ系以外に，種子散布共生系や栄養共生系，そしてアリに餌（蜜）は与えるが住居は提供しないタイプの防衛共生系（花外蜜植物− アリ系）など，さまざまなものがある（表１）。その中で，なぜ防衛共生型アリ植物系においてのみ，特定の種と種の関係が発達したのだろうか。これを明らかにするために，第 1 節ではまず上記のさまざまな植物とアリの相利（共生）関係についてその生態と種特異性を概観する。続く第 2 節では，防衛共生型アリ植物系における種特異性について述べ，そして最後の第 3 節では，これらの系を相互に比較することにより，防衛共生型アリ植物系でなぜ種特異性が高いかについて考えたい。

生物間の強いパートナーシップの絆は，どのような生態的条件のもとで進化しやすいかを探ることが本稿の目的である。

1. アリと植物のさまざまな相利関係

アリが地球上に出現してから約 1 億年。ちょうど同じくらいの長さの歴史を持つ被子植物とアリの間には，さまざまな相利関係がむすばれてきた。本節ではまず，温帯でも一般的にみられるアリと植物の相利関係について概観する。

1.1 種子散布共生

アリに種子を運んで散布してもらっている植物種はかなり多く，スミレやカタクリなど世界で 90 属 2800 種ほどが知られているが，それらは大きく二つのタイプに分けることができる（大河原　1995)。一つのタイプは，種子食性のアリ（収穫アリ，日本にもいるクロナガアリ属など）が種子を「収穫」し，巣へ運び込むタイプである。運び込まれた種子のうち，ごく一部はアリが食べ残すため，発芽することができる。乾燥地域のイネ科植物などにはこのようにしてアリに種子を分散してもらっているものが多い(Andersen 1991)。

この場合，収穫アリは特定の植物種だけでなく多種類の植物から種子を採集するし，一方，植物側も特定のアリだけに種子散布を依存しているわけではないので，ここでのアリと植物の間にはゆるやかでルーズな相利関係がむすばれているといえる（中西　1994）。

もう一つのタイプのアリ散布型植物は，種子の表面にアリを呼び寄せるための脂質に富んだ小さな付属体（エライオソーム）をつけている。アリはこれに誘引されて種子を巣へ運び込み，エライオソームだけを食べる。このため種子本体はまったくアリに食べられることなく発芽することができる。ここでは，植物側がアリに対してエライオソームという特別な報酬を提供するように進化している。しかし一方，アリの側にとってはエライオソームはさまざまな餌源のうちの一つにすぎない。エライオソームだけに特殊化したようなアリは見つかっていないし，特定の植物とアリの種特異的な関係も知られていない(Beattie 1985)。したがって，エライオソーム型植物とアリの関係もまた，ルーズで任意的なものといえるだろう。

1.2 栄養共生

アリの巣周辺の土壌はふつう無機栄養分に富んでいる。これは，アリの食べかすや糞が蓄積するためで，アリに散布してもらう植物はこの肥沃な土壌を利用できるという意味で，アリから二重の恩恵を受けていることになる。この富栄養化の結果，巣の周辺にはたくさんの植物が集中して生育することになり，とくに温帯の砂漠や草原では，アリの巣近辺だけに分布が限られる植物種すらある（イギリスにおけるノミノツヅリ *Arena serphyllifolia* やタチイヌノフグリ *Voronica arvensis* など）(Woodell and King 1991)。

無機栄養源が乏しい環境では，特にこのようなアリとの共生関係が重要となる。雨水以外には無機栄養素の供給がほとんど望めない森林の最上部，すなわち林冠の樹幹につく着生植物には，やはりアリと栄養共生関係をむすんでいるものが多い。中南米熱帯では，林冠部の枝や幹に特殊なアリがやってきて，ボール状の巣を土や植物繊維で作る（カートン巣）。そしてこの巣そのものの上に，アリが運んできた多種類の着生植物の種子が発芽するのだ。このような場所はその外観から「アリ庭園」と呼ばれる。このような場所に適応した着生植物（アリ庭園植物）は少なくとも 16 属にわたってみられ，アリと強い栄養共生関係をむすんでいる。一方，これらの着生植物に依存しない

と生きてゆけない絶対共生アリが少なくとも 3 種知られている(Davidson 1988)。このうち最もよく知られている栄養共生アリはオオアリ属の一種 *Camponotus femoratus* である。世界で最も凶暴といわれるこのアリは，他の動物がこの巣へ接近するだけでも働きアリがジャンプして飛びかかり，皮膚を噛み破り，そこへ蟻酸をふりかけるという(H_lldobler and Wilson 1990)。彼らはこのアリ庭園へ脊椎動物の糞を集めてきて「施肥」までする(Davidson 1988)。

このようにアリ庭園植物はアリに種子散布してもらい，アリの巣内から無機栄養分を摂取し，しかも外敵からアリによって守ってもらっている。その一方で，植物は自身の根をアリ巣の構造強化材として提供し，また葉から分泌する花外蜜や種子に付属しているエライオソームを餌源としてアリに与えている。彼らは体内にアリを住まわせるための構造を持っていないという理由からアリ植物の定義を満たさないが，種子散布共生，栄養共生，そして防衛共生のいずれの関係をもアリとむすんでいるという点で，アリ植物と同程度にアリとの関係は深いといえるだろう。ただし，ここでもアリ種と植物種の対応関係はルーズなもので, 1 種のアリはさまざまな植物種と関係しているのが通例である(Davidson 1988)。

以上のようにアメリカ熱帯ではアリ庭園型の着生植物が優占している。一方，アジア熱帯では，体内にアリを「飼う」タイプの着生アリ植物が非常に多い。たとえばアカネ科アリノスダマ属 *Myrmecodia* の着生植物は，肥大化した塊茎内の空洞部をアリに巣場所として提供し，その見返りとして巣内に捨てられたアリの食べかすや糞を無機栄養分として得ている。驚くべきことに，着生アリ植物の一種 *Dischidia major* は，アリの吐く二酸化炭素まで吸収し，炭素源として利用していることが報告されている(Treseder et al. 1995)。この植物は炭素必要量の約 39%をアリ由来の二酸化炭素でまかなっていた。このような栄養共生型の着生アリ植物はアジア熱帯を中心に 70 種以上がこれまで知られており(Davidson and Epstein 1988)，特定の共生アリ種（*Philidris myrmecodiae* など）がその内部に営巣している。しかし，ここでもまたアリと植物の間には特定種同士のむすびつきはなく，数種の共生アリがさまざまなアリ植物種と多対多の関係をむすんでいる(Benzing 1991)。

このように，無機栄養源の乏しい環境に生育する着生植物は，アメリカ熱帯とアジア熱帯とで独立にアリとの栄養共生関係を深めていった。植物側だけではなくアリの側にも特殊化したものが出現している点がこの系の特徴と

いえるだろう。しかし，アリと植物の対応関係は基本的に種特異的ではない。また，アリが植物に提供してもらっているのは主に住み場所であり，餌はほとんど遠方から自前で調達してこなければならないという点も，次に述べる防衛共生型のアリ植物と大きく異なっている。

1.3 防衛共生

アリと最も緊密に相利関係をむすんでいるのが，防衛共生型のアリ植物である。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，植物の外敵である植食性昆虫や脊椎動物を撃退したり，まわりにからみついて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(Letourneau 1998;市岡・市野 1999;Itioka et al. 2000)。アリはふだんから植物上をパトロールしているだけではなく，いったん植物が傷つけられると，傷口から放出される揮発性化学物質に反応してその場所へ集結してくる(Agrawal 1998)。また食害を受けた植物が，花外蜜などのアリへの報酬をふだんよりも多く分泌し始める例も知られており，このようないわゆる誘導防衛（induced defense）はアリ植物に普遍的に存在する可能性が高い(Agrawal and Rutter 1998)。アリは住み場所と餌の両方を完全にアリ植物に依存しているため，植物側だけでなくアリの側にも著しい特殊化が発達した。この詳細については第２節で述べる。

一方，防衛共生型のアリ植物よりもゆるい防衛共生関係は，温帯の植物とアリの間でもふつうにみることができる。それは，たとえばカラスノエンドウのような花外蜜を分泌する植物とアリの関係である。「花外蜜植物」は新葉や花芽から分泌する蜜をアリに与え，そのお返しとしてアリが植物を植食者から防衛する。このような花外蜜植物の種数はたいへん多く，温帯・熱帯の地域植物相のうち 1〜33％の植物種は花外蜜を分泌することが，世界各地での調査からわかってきた(Schupp and Feener 1991)。また花外蜜を分泌する植物の植被率は，韓国の温帯落葉林で 8〜55％，ブラジルで 18〜53％と報告されている(Koptur 1993)。

このように花外蜜植物とアリの相利関係は世界中で普遍的にみられるものである。しかしこの関係は，アリ植物の場合とは違ってお互いが相手を絶対に必要とする（相手がいなければ死滅する）ものでもなければ，特定の種同士の組合せがあるわけでもない。花外蜜植物とアリは，多対多のルーズな任

意的共生関係をむすんでいるといえる（たとえば Schemske 1983)。

2. 防衛共生型アリ植物をめぐる生物間の絆

アリと植物との絆は，種子散布共生系や花外蜜植物系にみられるようなルーズで任意的なものから，着生植物をめぐる栄養共生系のようにやや種特異化したもの，そして防衛共生型のアリ植物系のような高度に種特異化したものまであることを前節では概観した。この第２節では，この中でアリと最も強い絆をむすんでいる防衛共生型アリ植物に特に焦点を当て，その上で生活している共生・寄生昆虫とアリ植物の間にむすばれているパートナーシップについて紹介する。ここに登場する役者は，まずアリ植物，次に，植物とギブ・アンド・テイクの関係をむすぶ相利共生アリ，第三に，相利共生アリにかわって時にアリ植物を独占し，植物に害を及ぼす寄生性アリ，第四に，植物体内でアリに飼われ，アリに甘露を供給するカイガラムシ，第五に，特殊な方法でアリの攻撃をのがれ，植物を食害する植食者，そして最後に，アリ植物上で相利共生アリを食べるアリ食性の昆虫である（図 1，写真 1）．この 6 者の間には，驚くべき特殊化と種特異化がすすんでいる。

2.1 防衛共生型アリ植物

世界の熱帯域に分布する植物属のうち 1～2%はアリ植物を含んでいる。一方，アリ植物そのものの種数は全植物種数の 0.1～0.3%程度である（表 2，3）。類縁関係の離れた多くの属でアリ植物がみられることから，その起源は単一ではなく，いろいろな属で独立にアリ植物が進化したと考えてよい。ではどのような属でアリ植物が進化したのか。Davidson and McKey (1993)は，アリとの共生に好都合な前適応形質をもともと持っていた特定の植物属だけに，アリ植物がかたよって出現していることを示した。たとえば，大きな葉や太い枝を持つマカランガ属 *Macaranga*（写真 1a）や *Cecropia* 属などの植物では，枝・幹内部の髄質部分が柔らかくなっているため，共生アリの幹内への進入が起こりやすく，またそれらは明るい環境に生育するため，盛んな光合成によってアリへの報酬（餌）を十分に生産できる。このような前適応形質を持っていたために，彼らはアリとの防衛共生関係を成立させやすかったとみることができる。

2.2 相利共生アリ

防衛共生型アリ植物と共生するような特殊な適応をとげたアリ（植物共生アリ）は世界で 29 属約 150 種が知られている（表 4，5; 写真 1b，1c）。それらはアリ科を構成する 12 亜科のうち 5 亜科にかたよっており，しかもアブラムシの甘露などの液状餌を好む特定のアリ属に集中している。ここでも，前適応形質としてもともと液状食への依存度が高いアリが，アリ植物の分泌する花外蜜や栄養体を利用しやすく，共生アリへと進化したと考えることができるだろう。

では, 共生アリはどのようにして 150 種にまで多様化してきたのであろうか。各熱帯区の共生アリの種数はアリ植物種数の約 3 分の 1 である（表 2，4）。このことから想定できる共生アリ多様化のひとつのシナリオは,「平均 3 種程度の寄主植物を持つ共生アリが，寄主であるアリ植物の地理的隔離・種分化に追随して種分化してきた」というものであろう。確かに，アマゾンの熱帯雨林で 1 ヘクタール内に生えているすべてのアリ植物（16 種 380 個体）の共生アリを調べた Fonseca and Ganade (1996)によれば, 1 種の共生アリは 1〜4 種のアリ植物と共生関係にあり，しかも近縁の植物には近縁のアリが共生していた。このことから，アリとアリ植物は常に一体となって種分化することにより，ともに多様化してきたという可能性が示唆される。他地域の研究でも，アリと植物の種特異性は全般に高く, ほぼアリ 1 種に対して植物 1〜4 種という関係が多い(Stanton et al. 1999; Itino et al. submitted-a)。

しかし，実はアリとアリ植物の系統樹をつきあわせてくわしく調べてみると，同一植物属上で近縁の共生アリが適応放散している場合でも，それは上に述べたような意味での緊密な共進化（共種分化）にもとづくものではなく，むしろ別の系統の植物へとアリがしばしば乗り換える（コロナイズする）ことによる多様化であることがわかってきた(Ayala et al. 1996;Chenuil and McKey 1996;Ward 1999)。このようなアリの「乗り換え」は植物属間でも属内でもかなり起こっており，たとえば *Pseudomyrmex* 属のアリは，最初一つの植物属と関係をむすんでいたが，別の植物属へも進化の歴史の中でコロナイズし，その後それぞれの植物属内で，やはりコロナイズしながら適応放散していった（*Pseudomyrmex* 属アリでは，12 種がアカシア属 *Acacia*，9 種が *Tachigali* 属，そして 6 種が *Triplaris* 属のアリ植物とそれぞれ特異的な共生関係をむすんでいる,Davidson and McKey 1993;Ward 1999）。ところがごく最近，例外的に緊密な共進化の見られるケースがアジア熱帯で発見された(Itino et al. submitted-a)。それはアリ植物マカランガ属

9 種と共生シリアゲアリ属 *Crematogaster*6 種を含む系で，ここでは特定の種対種の特異性が非常に高く，しかも両者の系統樹がほぼ一致していることから，アリが植物種間をコロナイズすることなく，植物とともに共種分化してきたと考えられる（市野・市岡　2001）。

以上のように，アリ植物防衛共生系は，他の動− 植物共生系（送粉系や種子散布系など）よりもはるかに種特異性が高く，かつアリと植物が共種分化して適応放散した場合すら部分的にはあることがわかってきた。

この系においてのみ高い種特異性が維持されている一つの理由として，アリと植物双方が，うまく性質の適合した特定の相手とパートナーにならなければ生き残っていけないという点があげられるだろう。たとえば，光要求度が高く，成長の早い先駆植物（アジアの*マカランガ*属や南米の *Cecropia* 属など）には，活動的で攻撃性の強いアリ属（*シリアゲアリ*属や *Azteca* 属など)が共生する（表3）。光条件に恵まれている一方で被食圧の高い環境に生育するこれらの植物には，エネルギー消費量は多くても攻撃力のあるアリが適しているのであろう。これと対照的に，うす暗い林床に生える低木性のアリ植物（ノボタン科など）には小型のあまり活発でない共生アリがすみこむ傾向が強い。

一方，原生林内のギャップや二次林に生えるアリ植物（南米の *Triplaris* 属 やアフリカの *Barteria* 属）には，寄主植物のまわりの他植物を大顎でかみ切る性質をもつクシフタフシアリ亜科（Pseudomyrmecinae）がもっぱらすみこんでいる。かれらの「剪定」行動は，本来，他種のアリが寄主植物の枝を伝って侵入してくるのを防ぐためである(Davidson et al. 1988)。彼らは腹部の先端に針を備えているため，脊椎動物の攻撃に対しては強いのだが，化学物質で攻撃してくる他のアリに対してはきわめて弱い。そのため，このような「剪定」行動が進化したと考えられている(Davidson et al. 1988)。一方，この行動は結果的にはアリ植物のまわりのじゃまな植物を刈り払うことになり，光をめぐる競争のはげしいギャップや二次林という環境では特に有効にはたらく。「剪定屋」であるクシフタフシアリ亜科がギャップ環境においてアリ植物を独占することになったのはこのためだろう。

このようなアリとアリ植物の生態的マッチングによる共適応は，アジア，アフリカ，アメリカの各熱帯域で独立におこっている。いずれの地域でも，同じような生息場所に生えるアリ植物には同じような性質をもつ共生アリがすみこむという収斂現象がみられるのである。

以上のように，アリとアリ植物の絆は双方の前適応的な性質のマッチングということから一部理解することができた。しかし，なぜ特定種と特定種の関係が維持されるようになったのかという点になると，「前適応」だけからは説明しきれない。これについては，第 3 節で詳しく考察したい。

このようなアリと植物の相互適応は，それ自体たいへん興味深いものである。しかし，もっと面白いのは，この二者以外のさまざまな生物がこの共進化系に入り込んで，しかも重要な役割を果たしているという点にある。

2.3 寄生性アリ

アリ植物と共生するアリが世界に約 150 種いることはすでに述べた。しかし，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むすんでいるわけではないことが最近わかってきた。Nature 誌に報告されたアフリカのアリ植物アカシア属の例では，相利共生していると考えられていた 4 種のアリのうちの 1 種が，実は寄主植物に害を与えていた(Stanton et al. 1999)。彼らは自分たちがすみこんでいるアリ植物自体の新芽を「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。その結果，木には花芽があまりつかず，したがって種子もできない。この「寄生」アリ種が多数派になるとアリ植物の個体群はいずれ死滅すると予想されるが，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「寄生」アリの存在が可能になっていた。このような詐欺師（cheater）と呼ぶにふさわしい寄生アリ種は他のアリ植物上でも見つかっており(Janzen 1975 など)，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。中には植物の花芽を「摘花」して実が一つもならないようにしてしまう寄生アリ種さえ発見されている(Yu and Pierce 1998)。

これと関連して興味深い報告がやはり Nature 誌に出た。それは「アリ植物を訪れる送粉昆虫はアリに追い払われることはないのか？」という疑問に答えたものである。アフリカのアリ植物アカシア属では，シリアゲアリの一種が植物上を歩き回って外敵から葉や花を守っているが，開花後の数時間だけはアリがけっして花に近づかないことがわかった(Willmer and Stone 1997)。これは，アリに対する忌避物質が開花直後の花から出るためらしい。このような「行儀のよい」相利共生アリ種と，前述の寄生アリ種の混在は多くのアリ植物に共通した現象である可能性が高く，今後も想像を絶する発見が続くことが予想される。

2.4 カイガラムシ

アリ植物の内部（共生アリの巣内）には，ほとんどの場合カイガラムシ（同翅亜目，アブラムシの仲間）が存在し，植物の師管液を吸汁して生活している(写真 1b)。植物はカイガラムシに餌（師管液）を与え，カイガラムシは甘露を分泌して共生アリに与え，そして共生アリは植物を外敵から守るという相利共生関係がこの 3 者の間にはみられる。

「アリとアブラムシの共生」という古典的な図式からすると，カイガラムシはアリによって「飼われている（数を操作されている）」と考えるのが自然であろう。しかし，実際にはアリがカイガラムシの数をどのように調節しているかについての実証的な研究はまだない。私たちが東南アジアのアリ植物マカランガ属 4 種について調べたところ，木の重さあたりのカイガラムシ数は樹種によって大きく違っていた(Itino et al. submitted-b)。マカランガ属 4 種はそれぞれ異なるアリ種と共生しており，樹種ごと，アリ種ごとにカイガラムシに対する「人口制御」のやり方が違っている可能性がある。カイガラムシの存在数が少ないマカランガ種では，それを補うかのように多量の栄養体を植物が分泌しており，アリはそれを主な食料源にしていた。

一方，アフリカのアリ植物 *Leonardoxa* 属の一種では，共生アリは 1 種しかいないが，共生カイガラムシは 2 種いて，各木にはどちらかのカイガラムシ種だけが共生している(Gaume et al. 1998)。一方のカイガラムシ種が共生している木では，他方のカイガラムシ種が共生した場合の 3 倍程度の量（重さ）にまでカイガラムシが増え，またこのとき共生アリの数は逆に減ってしまう。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。すなわち，このカイガラムシ種がつくと，アリ，植物ともに被害を受けることになる。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。

以上のように，カイガラムシがアリ－ アリ植物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，最近まとまった調査がマカランガ属のアリ植物 19 種について行われた(Heckroth et al. 1998)。そこでは合計 22 種のカタカイガラムシ科昆虫が，マカランガ属の共生カイガラムシとして報告されたが，このほとんどはマカランガ属以外の植物からは見つかっていない

カイガラムシ種である。稀種が多く，22 種のうち普通にみられるのは（出現頻度が 2%以上のものは）5 種のみであった。1 本のマカランガの木には 1-2 種のカイガラムシが住みついていたが，その寄主特異性はいろいろで，ある特定のマカランガ種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。全体的にみると，アリ植物とアリの間にむすばれているほどの高い種特異性はみられなかったが，２つのカイガラムシ種群（*Coccus penangensis* 種群と *C. tumuliferus* 種群）がマカランガ上で適応放散している点は，共生しているシリアゲアリ属（*Crematogaster borneensis* 種群と *C. decamera* 種群）のパターンと同じであり注目に値する。いずれにしても，アリだけでなくカイガラムシもアリ植物との間に強い相利共生関係をむすんでいることは明らかであり，この３者の生態的マッチングがうまくいくかどうかによって，３者間の種特異性が決まっている可能性が高い。また，３者とも特定の分類グループ（亜属レベル）内でのみ著しい適応放散がみられることから，３者相互間の共進化はある時代（新生代第三紀末期ごろ？）に急激におこったと考えられる。

2.5 種特異的植食者

これまでみてきたように，アリ植物− アリ− カイガラムシの３者は，相利共生関係をむすぶことによって植食者に対する防衛体系を確立した。それは大半の植食者に対して有効にはたらいている。しかしその一方で，この防衛網をかいくぐり，あるいは破壊するような方向へ特殊な進化をとげた植食者たちがいる（写真 1d，1e，1f）。

たとえばアリ植物マカランガ属には，ムラサキシジミ属のチョウが少なくとも３種寄食し，幼虫が葉を食い荒らすが，かれらはアリには全く攻撃されない(写真 1d，Maschwitz et al. 1984)。その理由は，チョウ幼虫が体表面からアミノ酸に富んだ液体を分泌し，それをアリに与えて手なずけているためと考えられている。

しかし，この３種のチョウはそれぞれ別の 3 種のマカランガ（それぞれ別の 3 種のアリが共生している）を寄主として特別に選んでいるのだ。このことからすると，おそらくアリへの報酬を与えるだけでなく，ほかにもチョウ幼虫は特定のアリ種の攻撃を避けるための特殊な性質を備えているのではないかと予想される。たとえば，アリの体表物質の組成は種ごとに異なっているのが普通だ

が, 3 種のチョウ幼虫がそれぞれの寄主アリ種の体表物質に擬した物質を体表面に分泌している可能性もある。一般的には，チョウが特定の食草しか食べない場合，植物の化学防衛によってチョウが狭食化への道をすすんだと考えることが多いが，アリ植物マカランガの葉には防衛用に二次代謝された化学物質はほとんど含まれていないので(Nomura et al. 2000)，この可能性は低いだろう。

アリの攻撃をかわすこのような植食者についての研究はまだ少ないが，今後記録が増えていくと思われる。マカランガ属に限っても，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を寄せ付けないタテハチョウ科の幼虫や，きわめて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，さまざまなものがすでに見つかってきている(Itino and Itioka submitted)

これとは少し異なるが，アリの巣内で生活する巣内共生者も今後次々に見つかるだろう。たとえば，アフリカのアリ植物アカシア属数種のたく葉内部にはシリアゲアリ属の共生アリが住みついているが，それとともにハムシ科の甲虫がこれまで知られているだけで合計４種，このたく葉内部でアリと同居していることがわかっている(Jolivet 1996)。このうち２種の幼虫と成虫はアリに分泌液を与え，そのかわりにアリ巣内の残査を食べているらしい。興味深いことに，その成虫の体は大きすぎて，アリが出入りする巣穴から外へ出ることができない(Hocking 1970)。おそらく甲虫の卵か幼虫が，アリによって別のたく葉へと運ばれるのであろう。

2.6 特殊化したアリ食者

アリ植物上に登場する最後の役者はアリ食者である。たとえばアリ植物マカランガ属の数種では, 数パーセントの株でカスミカメムシ科 Miridae の昆虫が茎上や葉上, あるいはたく葉内部（栄養体の存在場所）に見つかっている(写真 1g, Itino and Itioka submitted)。このカメムシが存在する場合，植物の共生アリの数は少なくなり，それに伴って植物はひどく食害される。このカメムシの食性についてまだ確証はないが，虫の形態，行動，植物の食害状況などの証拠から判断すると，かれらはアリの成虫および植物の栄養体を主な餌源にしている可能性が高い。このカメムシには形態が酷似した数種が含まれているようで，それぞれ別々のマカランガ種につく傾向がある。

これとまったく似た性質を持つカッコウムシ科甲虫についての研究が，中米熱帯のアリ植物コショウ属でおこなわれている(Letourneau 1990)。それによれば,

コショウの一種 *Piper cenocladum* に，近縁の２種のカッコウムシが寄生し，若齢幼虫は植物の栄養体を，老齢幼虫や成虫はアリの成虫を，それぞれ食べている。この植物は特定の共生アリ種が刺激を与えないと栄養体を分泌しないことが知られていたが(Risch and 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することによって，栄養体を分泌させていた。しかも，２種のカッコウムシのうち１種はアリを捕食し尽くした後も植物にとどまって生き続けることが確認されている。すなわち，この種は栄養体だけで生存できるのである。ここでは，植物からはじまって，植物を食べる植食者，植食者を食べるアリ，アリを食べるカッコウムシという４つの栄養段階がみられるが，カッコウムシを除去したり付加する実験によって，きれいなカスケード効果が検出された(Letourneau and Dyer 1998a;Letourneau and Dyer 1998b; Dyer and Letourneau 1999)。すなわち，カッコウムシが増えればアリが減り，その結果植食者が増え，最終的には植物が衰退するという連鎖効果がみられたのである。

以上のようなアリ食者はアフリカのアリ植物アカシア属でもみられる。共生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（その中空部にアリが営巣している）そっくりに擬態している。

このようなアリ食者たちは，アリ植物上でアリに恐れられることはあっても襲われることはないだろう。この効果を利用してアリ食者に擬態した植食性昆虫が見つかっている。マカランガ属上のアリ食者カスミカメムシとそっくりの大きさと色をもち，敏捷に行動するヨコバイ科昆虫の一種である。私もこれを初めて見つけたときにはさすがに我が目を疑った。自然はわれわれの想像をはるかに超えた，複雑で精緻な意匠にみちている。

3. 種特異性の進化

植物とアリのパートナーシップは，多対多のルーズなものから１対１の緊密な関係までさまざまであることを第 1 節でみた。なかでも種特異性の高いのは防衛共生型のアリ植物とアリとの関係であり，そこでは，アリ以外の生物たちまで，種対種の深い絆でむすばれている（第 2 節）。なぜ，この系だけ特別なのか。ここでは種間パートナーシップの種特異性が発達するための条件について，

生態学的な観点から考察する。

どのような種間のパートナーシップ（種の組合せ）が生き残っていくかは，２段階の過程に分けて考えることができる。まず第一に，植物の占有をめぐってアリ同士が競争しあい，より強いアリ種が寄主を独占するという過程がある。この過程が強くはたらく場合，優勢な少数のアリ種が何種類もの植物を独占することになるだろう。種子散布共生系や栄養共生系などのルーズな共生関係では，まさに少数アリが何種もの植物と関係しており，この競争− 独占過程が大きくはたらいている可能性が高い。この種子散布系や栄養共生系がよくみられるのは，乾燥地帯や林冠などの，貧栄養的で，植物にとって競争・捕食圧が小さい環境である。このような場所でアリと共生関係をむすぶ最大の目的は，きびしい物理的環境に適応することであり，特定のアリ種と組むことによって競争者や捕食者に対する緻密な適応をする必要はない。このため，植物種ごとに別のアリがすみこむのではなく，競争に強いスーパーアリ種がさまざまな植物を独占することになるのだろう。

一方，防衛共生型のアリ植物は，その多くが熱帯雨林に分布している。競争圧や捕食圧が強いこのような環境では，アリ植物は物理的環境よりはむしろ，刻々と変化（進化）してゆく周りの生物的環境に適応していくことのほうが重要である。たとえば，植物を食べる昆虫がアリ防衛を突破できるように進化してゆくのに対して，アリ植物は，それに対抗できるような特殊な性質をもつ共生アリを雇う必要がでてくるだろう。ここでパートナーシップ生き残りの第二の過程，すなわちアリと植物が一体となった共生系としての生存能力が問われることになる。アリ植物は，自分とフィットした適切なパートナーを選び，種特異的な関係を維持していかなければ，自分自身が生き残れなくなるのだ。この事情はアリ側も同様である。そして，アリ植物にとって最適な共生アリ種は，それぞれのアリ植物種が占める生息環境の微妙な違いや，アリ植物がもともと備えている化学防衛能力の違いによって，植物種ごとに違ってくると予想される（市野・市岡　2001）。ガラパゴス島のダーウィンフィンチ各種が嘴の大きさを少しずつ違えることによって競争を避け，共存しているように，アリ植物も少しずつ性質の違うアリと共生することによって，さまざまに特殊化した植食者の攻撃を回避し，共存することが可能になっているのかもしれない(Itino and Itioka submitted)。

以上のような２段階の過程を経て，アリ植物とアリは最終的には特殊化した

１種対１種の系を構成することになるだろう。実際に，アリ植物が１種の共生アリのみに利用できるような成分をもつ栄養体を用意したり，特定のアリだけが入れる特殊な形をした巣の入り口（prostoma）をもつという例が知られている(Davidson and McKey 1993)。

もちろん，アリ植物全体をみわたすと，このような種特異的な関係ではなく，アリとの間に複数種対複数種の関係をむすんでいるものも多い。このようなややルーズな関係が存在する理由はいくつか考えられるが，まず寄生的な（もしくは植物への貢献度の低い）アリの侵入をアリ− 植物共進化系として（歴史的に）完全に防ぎきれていない，という点があげられるだろう。このため 1 種の植物に複数種のアリが関係することになる。また幅広い環境に生育できるアリ植物の場合，環境ごとに最適な共生アリ種が異なっているという場合もあるし（南米の *Cecropia* 属など，Longino 1991），また時間的な環境変動によって最適なパートナーが絶滅し，現在は別の複数のパートナーに入れ替わっているというような非平衡的な状況も想定できる。このような環境の変動性という要因も含めて考えると，アジア熱帯のアリ植物− アリ系では，アフリカやアメリカ熱帯にくらべて種特異性が全般に高いという理由が説明できるかもしれない。すなわち，アジア熱帯は氷期の乾燥による気候変動の影響を受けにくかったためパートナーシップの崩壊がおこらず，種特異性のレベルが高いまま維持されたのではないかという仮説である（市野・市岡　1999）.

ここまで読んできておわかりのように，アリ植物とアリの間にむすばれた緊密な種特異性の謎は，まだ解かれていない。今はその入り口に立って，さまざまな仮説をたてている段階である。ましてアリ以外の共生・寄生生物の種特異性については，やっとその全体の輪郭がみえ始めたというところだ。今後，この種特異性の謎を解き明かしていくためには，異なる地域や環境の間でパートナーシップの組合せがどう違っているのか，あるいはまた，ある植物の共生アリを別の植物に共生させた場合，植物の適応度がどう変わるかなど，さまざまな角度から研究をすすめ，その結果を総合的に評価していかなければならない。そのようにしてはじめて，アリ植物をめぐる生物たちの精緻で微妙な相互作用の全体像がみえてくるだろう。そして我々はそこに，氷期の影響をほとんど受けずに長期間安定して続いてきた，熱帯雨林における生物群集の縮図をみることができるに違いない。

市野隆雄
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

図と写真の説明

図 1　防衛共生型アリ植物マカランガ属をめぐる生物群。各生物群の詳細については本文参照。

写真 1　防衛共生型アリ植物マカランガ属とそれをめぐる生物群。a)　熱帯雨林の林床で日光を浴びて生長するマカランガ *Macaranga bancana*。写真の数本の木は樹高 2〜4 メートルだが，成木は 20 メートルほどになる。　b)マカランガ *M. beccariana* の幹内で営巣する共生アリ *Crematogaster decamera* と，そのアリに甘露を提供する共生カイガラムシ *Coccus* sp. 。c)　マカランガ *M. trachyphylla* の幹表面に開口する共生アリ *C. borneensis* の巣入り口と，たく葉内面にアリの餌として分泌される白い栄養体。写真は栄養体がよく見えるように，たく葉を裏返した状態で撮影している。 d) 共生アリ *C. borneensis* の攻撃を受けることなく *M. bancana* の葉を食い荒らすシジミチョウ科 *Arhopala* sp.の幼虫。共生アリが幼虫に随伴して，幼虫の出す分泌液を採集している。*e*) *M. beccariana* の葉裏に形成されたタマバエ類の虫こぶ。アリを人為的に除去すると，タマバエの産卵を受けて葉一面が虫こぶだらけになる（Itioka et al. 2000）。f) *M. trachyphylla* の成熟葉を摂食するタテハチョウ科の一種 *Tanaecia* sp.。トゲ状に変形した表皮がアリの接近を防いでいる。g) *M. beccariana* の葉裏にとまって共生アリ *C. decamera* のほうをうかがうカスミカメムシ科の一種。その体色や行動は共生アリに擬態しており，さまざまな状況証拠からおそらくアリ食者と考えられる。

表２　防衛共生型アリ植物をふくむ植物の属数，および防衛共生型アリ植物種数(McKey and Davidson 1993 を改変)。カッコ内は各地域における全植物の属・種数を示す。

	アフリカ熱帯	アメリカ熱帯	アジア・オーストラリア熱帯
属数	31	39	52
	(2,500)	(4,200)	(2,200)
種数	55	262	111
	(40,000)	(90,000)	(?)

表 3　防衛共生型アリ植物をふくむ主要な植物属（アリ植物 10 種以上をふくむ属，McKey and Davidson 1993 を改変）。数字は各地域においてこれまでに確認されたアリ植物種数を，カッコ内は各地域においてその植物属と共生する主要なアリ属をそれぞれ示す。

科	植物属	アフリカ熱帯	アメリカ熱帯	アジア・オーストラリア熱帯
タデ	*Triplaris*		17(*Pseudomyrmex*)	
ケクロピア	*Cecropia*		45-55 (*Azteca*)	
マメ	*Acacia*	15(*Crematogaster*)	12(*Pseudomyrmex*)	
	Tachigali		20(*Pseudomyrmex*)	
ノボタン	*Clidemia*		15-20(*Azteca*)	
	Maieta		15(*Pheidole*)	
	Tococa		40-45(*Azteca*)	
トウダイグサ	*Macaranga*	2(*Crematogaster*)		20(*Crematogaster*)

表 4　植物共生アリをふくむアリ属の数, および植物共生アリ種数(McKey and Davidson 1993,Holldobler and Wilson 1990 より)。カッコ内は各地域における全アリの属・種数を示す。

	アフリカ熱帯	アメリカ熱帯	アジア熱帯	オーストラリア熱帯
属数	11	12	7	8
	(75)	(94)	(96)	(88)
種数	29	89	31	19
	(2,500)	(2,200)	(2,100)	(1,000)

表 5　植物共生アリをふくむ主要なアリ属（共生アリ 7 種以上をふくむ属，McKey and Davidson 1993 を改変）。数字はこれまでに確認された各地域の共生アリ種数を示す。

亜科	属	アフリカ熱帯	アメリカ熱帯	アジア熱帯	オーストラリア熱帯
ハリアリ	*Pachycondyla*	1	4	1	1
クシフタフシアリ	*Pseudomyrmex*		32		
フタフシアリ	*Tetraponera*	5		2	1
	Crematogaster	3	2	8	1
	Pheidole	1	6	1	1
カタアリ	*Allomerus*		8		
	Azteca		20		
	Technomyrmex	6	1	1	
ヤマアリ	*Camponotus*	1	3	7	2

Agrawal, A. A. 1998. Leaf damage and associated cues induce aggressive ant recruitment in a neotropical ant-plant. Ecology, 79:2100-2112.

Agrawal, A. A. and M. T. Rutter. 1998. Dynamic anti-herbivore defense in ant-plants: the role of induced responses. Oikos, 83:227-236.

Andersen, A. N. 1991. Seed harvesting by ants in Australia. In "Ant-plant interactions" (ed. C. R. Huxley and D. F. Cutler), pp. 493-503. Oxford University Press. Oxford.

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

Beattie, A. J. 1985. The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms. Cambridge University Press. Cambridge.

Benzing, D. H. 1991. Myrmecotrophy: origins, operation, and importance. In "Ant-plant interactions" (ed. C. R. Huxley and D. F. Cutler), pp. 353-373. Oxford University Press. Oxford.

Chenuil, A. and D. F. F. McKey. 1996. Molecular phylogenetic study of a myrmecophyte symbiosis: Did *Leonardoxa*/ant associations diversify via cospeciation? Mol. Phylogenet. Evol., 6:270-286.

Davidson, D. W. 1988. Ecological studies of neotropical ant gardens. Ecology, 69:1138-1152.

Davidson, D. W. and W. W. Epstein. 1988. Epiphytic associations with ants. In

"Vascular plants as epiphytes" (ed. U. Luttge), pp. 200-233. Springer-Verlag. New York.

Davidson, D. W., J. T. Longino and R. R. Snelling. 1988. Pruning of host plant neighbors by ants - an experimental approach. Ecology, 69:801-808.

Davidson, D. W. and D. McKey. 1993. The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationships. J. Hym. Res., 2:13-83.

Dyer, L. A. and D. K. Letourneau. 1999. Trophic cascades in a complex terrestrial community. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 96:5072-5076.

Fonseca, C. R. and G. P. Ganade. 1996. Asymmetries, compartments and null interactions in an Amazonian ant-plant community. J. Anim. Ecol., 65:339-347.

Gaume, L., D. McKey and S. B. F. M. F. Terrin. 1998. Ant-plant-homopteran mutualism: how the third partner affects the interaction between a plant-specialist ant and its myrmecophyte host. Proc. Roy. Soc. Lond. B, 265:569-575.

Heckroth, H. P., B. Fiala, P. J. Gullan, A. H. Idris and U. F. G. Maschwitz. 1998. The soft scale (Coccidae) associates of Malaysian ant-plants. J. Trop. Ecol., 14:427-443.

Hocking, B. 1970. Insect associations with the swollen-thorn acacias. Trans. R. Ent. Soc. Lond., 122:211-255.

Hocking, B. 1975. Ant-plant mutualism: evolution and energy. In "Coevolution of animals and plants" (ed. L. E. Gilbert and P. H. Raven), pp. 78-90. Texas University Press.

Holldobler, B. and E. O. Wilson. 1990. The ants. Harvard University Press.

Cambridge, Mass.

Itino, T., S. J. Davies, H. Tada, T. Itioka, S. Yamane and T. Inoue. submitted-a. Rapid cospeciation between ants and ant-plants inferred from mitochondrial DNA sequences.

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.「群集生態学の現在」(佐藤宏明・安田弘法・山本智子編). 京都大学学術出版会, 京都.

Itino, T. and T. Itioka. submitted. Interspecific variation in plant chemical and biotic defenses among myrmecophytic *Macaranga* spp.,

Itino, T., T. Itioka, A. Hatada and A. A. Hamid. submitted-b. Limitation of ant colony size by food rewards offered by myrmecophytic *Macaranga* spp.,

Itioka, T., M. Nomura, Y. Inui, T. Itino and T. Inoue. 2000. Difference in intensity of ant defense among three species of *Macaranga* myrmecophytes in a southeast Asian dipterocarp forest. Biotropica, 32:318-326.

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. アリとマカランガの利害関係. インセクタリウム 36: 188-194.

Janzen, D. H. 1975. *Pseudomyrmex nigropilosa*: a parasite of a mutualism. Science, 188:936-937.

Jolivet, P. 1996. Ants and plants. Backhuys. Leiden.

Koptur, S. 1993. Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and

plants. In "Insect-plant interactions. Vol. 4" (ed. E. A. Bernays), pp. 81-129. CRC Press. Boca Raton, Fla.

Letourneau, D. K. 1990. Code of ant-plant mutualism broken by parasite. Science, 248:215-217.

Letourneau, D. K. 1998. Ants, stem-borers, and fungal pathogens: experimental tests of a fitness advantage in *Piper* ant-plants. Ecology, 79:593-603.

Letourneau, D. K. and L. A. Dyer. 1998a. Density patterns of Piper ant-plants and associated arthropods: Top-predator trophic cascades in a terrestrial system? Biotropica, 30:162-169.

Letourneau, D. K. and L. A. Dyer. 1998b. Experimental test in lowland tropical forest shows top-down effects through four trophic levels. Ecology, 79:1678-1687.

Longino, J. T. 1991. Taxonomy of the *Cecropia*-inhabiting *Azteca* Ants. J. Nat. Hist., 25:1571-1602.

Maschwitz, U., M. Schroth, H. Hanel and T. G. Pong. 1984. Lycaenids parasitizing symbiotic plant-ant partnerships. Oecologia, 64:78-80.

McKey, D. and D. W. Davidson. 1993. Ant-plant symbioses in Africa and the Neotropics: history, biogeography and diversity. In "Biological relationships between Africa and South America" (ed. P. Goldblatt), pp. 568-606. Yale University Press. New Haven.

中西弘樹　1994．種子はひろがる．平凡社，東京．

Nomura, M., T. Itioka and T. Itino. 2000. Variations in abiotic defense within myrmecophytic and non-myrmecophytic species of *Macaranga* in a Bornean

dipterocarp forest. Ecol. Res., 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.

Risch, S. J. and F. R. Rickson. 1981. Mutualism in which ants must be present before plants produce food bodies. Nature, 291:149-150.

Schemske, D. W. 1983. Limits to specialization and coevolution in plant-animal mutualisms. In "Coevolution" (ed. M. H. Nitecki), pp. 67-109. University of Chicago Press. Chicago.

Schupp, E. W. and D. H. Feener. 1991. Phylogeny, lifeform, and habitat dependence of ant-defended plants in a Panamanian forest. In "Ant-plant interactions" (ed. C. R. Huxley and D. F. Cutler), pp. 175-197. Oxford University Press. Oxford.

Stanton, M. L., T. M. Palmer, T. P. Young, A. Evans and M. L. Turner. 1999. Sterilization and canopy modification of a swollen thorn acacia tree by a plant-ant. Nature, 401:578-581.

Thompson, J. N. 1981. Reversed animal-plant interactions: the evolution of insectivorous and ant-fed plants. Biol. J. Linn. Soc., 16:147-155.

Treseder, K. K., D. W. Davidson and J. R. Ehleringer. 1995. Absorption of ant-provided carbon dioxide and nitrogen by a tropical epiphyte. Nature, 375:137-139.

Ward, P. S. 1999. Systematics, biogeography and host plant associations of the *Pseudomyrmex viduus* group (Hymenoptera: Formicidae), *Triplaris*- and *Tachigali*-inhabiting ants. Zool. J. Linn. Soc., 126:451-540.

Willmer, P. G. and G. T. F. S. Stone. 1997. How aggressive ant-guards assist seed-set in Acacia flowers. Nature, 388:165-167.

Woodell, S. R. J. and T. J. King. 1991. The influence of mound-building ants on British lowland vegetation. In "Ant-plant interactions" (ed. C. R. Huxley and D. F. Cutler), pp. 493-503. Oxford University Press. Oxford.

Yu, D. W. and N. E. Pierce. 1998. A castration parasite of an ant-plant mutualism. Proc. Roy. Soc. Lond. B, 265:375-382.