

熱帯雨林のアリとアリ植物

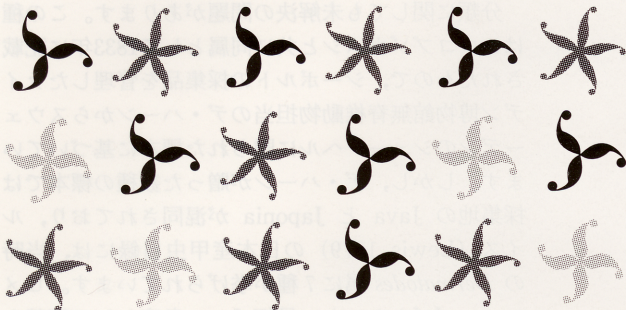
相利共生と共進化[1]——数百万年にわたる共進化

市野隆雄・市岡孝朗

Ants and myrmecophytes in tropical rain forests — Mutualism and coevolution

1. Millions of years' coevolution

By Dr. Takao ITINO and Dr. Takao ITOGA



*

アリは大変小さな昆虫です。ふだんは目立たないため、美しいチョウや巨大なカブトムシの仲間ほど人の興味をひくことはないでしょう。虫好きの人ですら、毒ビンの中にまぎれ込んだアリをじゃまなゴミとして捨てることはあっても、その生活について詳しく知る機会はありません。しかし人間以外の動植物にとってはどうでしょうか？ 実は、アリほどいろいろな動植物に大きな影響を与えている昆虫はおそらく他にありません。それにはアリの数がとてつもなく多いということと、アリが強力な捕食者であるという二つのことが関係しています。

地球上のアリの数は控えめに見積もっても1京(億の1億倍)ほどといわれています。これを全部あわせた重さは人類全体の重さとほぼ同じになります。それが数mmの大きさに分かれ、陸上のありとあらゆる場所で生活しているのです。最近の調査では、熱帯雨林にいる全脊椎動物の重さよりも、アリの方がはるかに重いことがわかってきました。しかも、アリの多くは地表面だけではなく、木の最上部にまで登って葉の上を歩き回り、餌を探しているのです。ペルーの熱帯雨林では、樹上にいるすべての節足動物の重さの約半分がアリだったと報告されています。

アリは他の昆虫を捕食したり攻撃したり

しますから、木の葉を食べる昆虫にとってアリが樹上にいることは大変厄介なことなのです。一方、植物から見ると、アリが昆虫を食べてくれるので助かっていると考えられます。そこで植物の中には、アリが来てくれるのをただ待つだけではなく、積極的にアリを餌でおびき寄せようとするものが現れました。こうした植物は、アリの大好きな蜜を葉や茎から分泌しておびき寄せ、葉を食べる昆虫を撃退してもらっているのです。こうした蜜は花以外のところから分泌されるので「花外蜜」と呼ばれています。

熱帯の植物のうち数十%の種が、また温帯でも数%の植物種が、花外蜜を分泌しています。日本にも、サクラやイタドリ、カラスノエンドウ、そしてアカメガシワなど、花外蜜植物はたくさんあります(写真1)。このような「相利関係」、つまり植物とアリがお互いに利益を与えあうような関係は、意外に私たちの身近なところで、日常的に営まれているのです。相利関係には、相手がいなくてもやっていける任意的なもの、相手なしには生存が難しい絶対的なものがあります。花外蜜植物とアリの関係は、「ルーズな任意的相利関係」と呼んでよいでしょう。なぜなら、花外蜜にはいろいろな種類のアリがやってきますし、植物もアリも、相手がいないと絶対に困るというわけではないからです。

ところが、植物の中にはアリとの関係を極限まで進め、絶対的な相利関係を結ぶようになったものがあります。それが「アリ植物」です。アリ植物は花外蜜をアリに与えるだけではなく、アリが巣を作れるような中空構造をもっていて、そこに特殊なアリを住まわせています。2種の生物がいっしょに生活することを「共生」といいますから、アリとアリ植物は「相利共生関係」にあるということが出来ます。

以下、アリとアリ植物の相利共生関係と共進化について、2回に分けて紹介したいと思います(共進化とは、2種以上の生物が互いに影響を与えながら進化することです)。まず今回は、アリとアリ植物の結びつきがどれほど深いものなのかを解説し、

両者の共進化の歴史を述べます。そして今回は、この相利共生関係の具体的な内容について詳しく紹介します。

アリ植物とは何か

アリ植物は熱帯地域だけに見られ、さまざまな植物において400種以上が知られています。アリ植物の大きな特徴は、植物体内にアリが巣を作ってコロニーごと棲みついている点です(写真2)。一方、アリの側も、特定の種だけがアリ植物と関係をもっています。「植物アリ」と呼ばれるこれらのアリは、アリ植物から離れて生活することはできません。棲む場所も食べるものも、すべてアリ植物に依存しているのです。

たとえば私たちが調べている東南アジア産マカランガ属(トウダイグサ科)のアリ植物の場合、幹の中にはシリアゲアリ属の植物アリが棲んでいます。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ます(写真3)。働きアリはこの白い小さな粒をくわえ、巢内に運び入れて幼虫に与えます。脂質と蛋白質に富んだこの栄養体は、アリがくわえ取った後も次々と分泌されます。

第二の餌源は、アリが巢内で「牧畜」しているカイガラムシです(写真4)。カイガラムシは中空になった幹の内壁に定着し、植物の篩管液を吸っていますが、アリが刺激を与えると肛門から甘露を分泌します。それを働きアリがすぐに吸い取って餌にするのです。この甘露には糖分しか含まれていないと思われがちですが、実はさまざまな栄養分を含んでいて、成虫だけでなく、幼虫にとっても完全食品といえます。成虫はこれを口移しで幼虫に与えます。

一方、カイガラムシの肉もアリの重要な餌になります。カイガラムシがあまり増えると、植物は篩管液をどんどん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りません。そこで間引いたカイガラムシを餌として利用しているわけです。幹内のカイガラムシの令構成から判断すると、アリはカイガラムシの中でも甘露をよく分泌する老令幼虫

や成虫は「(甘露をしぼるための)搾乳用」としてとっておき、中令幼虫を「食肉用」として間引いているようです!

このように、植物が分泌する栄養体、カイガラムシの甘露、そしてその虫体という3種類の餌が十分にあるので、植物アリはマカランガ植物から離れて餌を採りに出かける必要がないのです。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ながら生きていると考えることができますね。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す。

ここで三者の関係を、時間を追って見てみましょう。マカランガは、熱帯雨林の中の、巨木が倒れた跡など、明るく開けた場所(ギャップ)を好みます(写真5)。森林内にギャップができると、地中で休眠していたマカランガの種子が芽生えてきます(写真6)。その実生が高さ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、幹内の中空部へ入って産卵します(写真7)。私たちの調査では、この時点では巢内にカイガラムシはまったく見あたりません。

女王アリは不用になった自分の飛翔筋を吸収して餌に変え、それを口移しで幼虫に与えて最初の働きアリを育てます。植物が高さ30~40cmになるころ、働きアリが羽化し、植物上で活動を始めます。このころになると、巢の中にカイガラムシの若令幼虫がやっと見られるようになります。おそらく、カイガラムシの1令幼虫は風に乗って飛来し、何らかの方法でアリの巢に入るのでしょう。アリ類の中にはミツバアリ属のように、新女王がカイガラムシを口にくわえ、新しい巣へ運び込む種類がありますが、アリ植物に棲むアリの中には、そういう性質をもったものはまだ見つかっていません。

その後、木は生長してどんどん大きくなります。幹の中ではたった1匹の女王アリが産卵を続け、働きアリとカイガラムシの数が増えていきます。マカランガの木が高さ数mになるころ、新女王アリと雄アリが



写真1——アカメガシワ(日本産)の花外蜜を吸うアミメアリ
Two workers of *Pristomyrmex pungens* collecting extrafloral nectar of *Mallotus japonicus*



写真2——マカラングの幹内に営巣するシリアゲアリ
Crematogaster decamera workers nesting in the stem of *Macaranga beccariana*



写真3——マカラングの托葉上面に分泌される栄養体
Food bodies secreted on the stipule surface of *M. hosei*

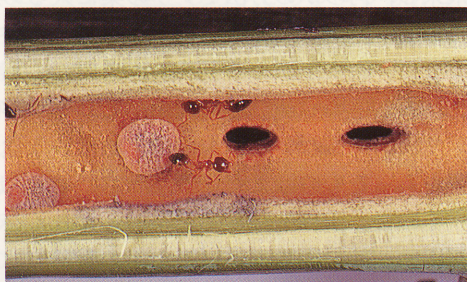


写真4——マカラングの幹内でアリに「飼われる」カイガラムシとアリの巣の出入り口
Ant-tended *Coccus* sp. and outlets in the stem internode of *M. beccariana*



写真5——熱帯雨林のギャップで日光を十分にうけて生長するマカラング
M. beccariana growing in a sunny forest gap



写真6——林床に芽生えたマカラングの実生
A *Macaranga trachyphylla* seedling on forest floor



写真7——マカラングの実生に入ったばかりのシリアゲアリ女王
A *Crematogaster* sp. 2 queen which has just bored into *M. winkleri* seedling

現れ、結婚飛行を行います。そして、交尾を終えた新女王は、新たに自分の住居となるマカラングの実生を探すのです。

アリ植物は特定のアリを雇っている？

私たちのおもな調査フィールドはマレーシアのボルネオ島、サラワク州にあるランビル国立公園の熱帯雨林です。1992年、市野は故井上民二さんを中心とした、林冠生物学研究の立ち上げ作業に参加しました。そのとき、マカラング属植物が30m四方ほどの狭い範囲に5~8種も共存していることに興味をもったのです。

よく調べてみると、マカラングの共生アリは少なくとも3種いて、それぞれが別々のマカラング種と結びついているようでした(文献によると共生アリは1種しかいないことになっていました)。

東南アジアの熱帯地域を中心に世界には約300種のマカラング属植物があり(そのうち25種以上がアリ植物)、ランビルだけでも、20種以上のマカラング属(うち12種以上がアリ植物)が分布しています。この多様なマカラングにそれぞれ別種のアリが関係しているとしたらどうでしょう？

熱帯雨林のとてつもなく高い生物多様性。その秘密を解くカギがそこに隠されているような気がしました。こうして私は、マカランガをめぐる動植物共生系の研究を始めることにしたのです。

この研究にはやがて市岡も加わり、現在では名古屋大学、京都大学、香川大学の大学院生やハーバード大学のスチュアート・デイビスさんらも参加して、いろいろな側面から研究が進められています。

1年目は、ランビルの森の中を歩き回り、マカランガの木に共生しているアリを採集することから始めました。採集したアリは鹿児島大学の山根正気さんによってシリアゲアリ属 *Crematogaster* と同定され、形態によって sp.1~sp.4 の4種に分けられました。ただし後になって、sp.1とsp.3は既記載種の *C. borneensis* と *C. decamera* だということが判明しました。

調査の結果、*C. sp.2* と *C. sp.4* は、それぞれマカランガ属の *Macaranga winkleri* と *M. hosei* に「種特異的」に棲みこんでいました（1対1の種特異性）。残る2種、*C. borneensis* と *C. decamera* は、それぞれ4種と3種のマカランガに、やはり特異的に共生していることがわかりました（1対多の種特異性）。

なぜ特定のアリを雇うのか

昆虫と植物が特定の種どうしで結びついているというと、植食性昆虫の例を思い浮かべるかもしれませんが。確かに食べる食べられるという関係がある場合、敵対者どうしの「相互適応」を通じて種特異性が発達する例が多いのです。しかし、同じ昆虫と植物の関係でも、相利関係がある場合、厳密な種特異性が見られる例はあまりありません。先に述べた花外蜜植物とアリの相利関係もそうですし、植物とその花粉を運ぶ送粉昆虫の相利関係にしても、「多種対多種」という関係がほとんどなのです。この意味で、マカランガとアリの間に見られる高い種特異性は特殊な例といえます。いったいなぜ、マカランガとアリの間で特定の種の組み合わせが進化したのか、最初は私

たちも見当が付きませんでした。

しかし、調査を進めるうちに、この組み合わせには必然的な理由があるらしいことがわかってきました。それぞれのアリ形態種は、マカランガに害を与えるさまざまな外敵のうち、特定の種類だけを追い払うよう特殊化しているようなのです。

私たちが詳しく調べたマカランガ7種は、外敵の種構成によって三つのグループに分けることができました。第1グループのマカランガ(3種)は、葉をかじって食べる葉食性の昆虫による被害を多く受けていました。次に、2番目のグループ(3種)は、葉食者による被害はほとんどなかったのですが、新芽を攻撃するタマバエ類にやられやすいことがわかりました。そして第3のグループ(1種)は、葉食者による被害に加えて、キツツキ類とサル類によく幹を折られていたのです。キツツキやサル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がわかりました。これらのさまざまな外敵による被害は、ふだんはアリがいるのである程度抑えられているのですが、植物上のアリを実験的に除去してみると、その被害はすさ

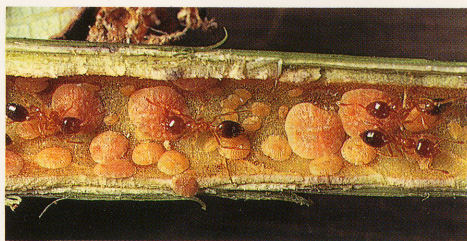


写真8——「カイガラムシ派」のマカランガ種では多数のカイガラムシが飼われている
Ant workers breed lots of coccids inside the stem of *M. beccariana*, "the coccid-favourite"



写真9——種特異的な植食性昆虫であるムラサキシジミ属の幼虫は、各マカランガ種の色にあわせて隠蔽擬態している
Cryptic coloration of *Arhopala* sp. larva (Lycanidae) on the stem of *M. trachyphylla*

まじいものになりました。

そして、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棲んでいたのです。1番目のグループには *C. borneensis* または *C. sp.4* が、2番目のグループには *C. decamera* 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ました。これらの形態種は攻撃性や行動にかなり大きな違いがあり、それぞれのパートナーのマカランガ種に特有な外敵たちを撃退するのにうまく適応していました。なぜマカランガの種ごとに外敵が違うのか？ また、外敵の攻撃に対してアリはどのように適応しているのか？ このあたりの詳しい内容については、次回に紹介したいと思います。

特定のアリとの絆を維持するために

アリとマカランガの種特異性に必然性があることはわかりました。では、アリはどのように「正しい」マカランガ種を見分けているのでしょうか。最近、京都大学大学院生の乾陽子^{いぬい}さんらは、アリがマカランガの種ごとの違いを区別するために驚くべき方法をとっていることを見出しました。マカランガ植物体の表面に分泌されるエステル類などの化学成分を女王アリが認知し、種の識別に利用しているらしいのです。もちろんそのためには、女王アリは植物体に直接接触する必要がありますから、遠方からマカランガ種を認知することはできません。遠方からの認知にはアリは別の方法を使っているのでしょうか。これに関してS. デイビスさんは、女王アリが入る時期のマカランガの木は葉の形や色が種ごとに大きく違うので、女王アリはこれを視覚で判別しているのではないかと指摘しています。

このようにアリとマカランガは、お互いに相手を間違ったり、間違えられたりしないよう、いろいろな工夫をしているようです。それでも野外で調べると、マカランガの小さな実生のうち数%には、本来の共生アリではない別の共生アリが棲みついていることがあります。きっと、目指すマカランガ種を見つけられなかった女王アリが、

しかたなく別の種に入り込んだのでしょうか。

しかし、このようなミスマッチは、高さ2m以上の木ではほとんど見つかりません。おそらく、各マカランガ種に特有な外敵に対し、本来の共生アリでないアリはうまく防衛行動をとることができず、その株はすぐ枯れてしまうのだと思われます。

さらに、間違った共生アリが入ると、マカランガの分泌する栄養体の量が減り、カイガラムシの数も少なくなることを私たちは野外で観察しています。ドイツの研究グループによれば、マカランガの栄養体の分泌は、アリによって刺激を受け、活発化するということです。ですから、もしかすると、間違った種類では刺激の与え方が異なり、栄養体の分泌量が減るのかもしれませんが。その結果、アリの数も少なくなり、防衛力も弱まってしまうと考えられます。

また同じドイツ・グループの最近の研究によれば、ある種のマカランガの幹表面にはすべりやすいワックス様の物質が分泌されており、共生アリ以外のアリは幹を登れないようになってきているようです。このように、アリとマカランガは、考えられる限りのいろいろな手段を使って、特定のパートナーとの絆を維持しようとしているのです。

アリの養う方法——カイガラムシか栄養体か

各マカランガ種が特定のアリ種を雇っているということは、アリへの餌の与え方もアリのニーズにあわせて変える必要があります。そう。強力な外敵に対抗するためには、より多くの餌をアリに与え、活動的なアリをたくさん作り出す必要があると考えられるからです。そこで、私たちは各マカランガ種による餌の供給量を比較することにしました。4種のマカランガについて、木全体の重量、その上にいるアリやカイガラムシなど各種生物の量、そして木が分泌する栄養体の量などを徹底的に調べたのです。この調査はランビルで開催された国際野外生物学コースのテーマ実習として行なわれ、台湾、韓国、日本の大学生や社会人が協力して行ないました。

結果は予想以上にマカランガの種ごとの

違いを浮き彫りにするものでした。ほとんどカイガラムシだけでアリを養っているマカラング種もあれば(写真8)、栄養体をより多くアリに与えている種もあったのです。前に述べた第1および第3グループのマカラング種は、どちらかというとなり栄養体派でしたし、第2グループのマカラング種はカイガラムシ派でした。

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大変重要です。なぜなら、アリ植物が栄養体の分泌量を調節することでアリの数を制御し、アリとの関係のインシアチブを握るか、あるいはアリがカイガラムシ数を調節することで植物からの師管液搾取量を自在に操るか、という覇権争いこそ、アリとアリ植物の共進化の歴史そのものであったと考えられるからです。

アリとアリ植物に関するこれまでの研究を眺めてみると、この二者の関係は、そもそも植物上でのカイガラムシとアリの相利関係から始まったと考えられます。なぜなら、カイガラムシはほぼどんなアリ植物にも見られるのに対し、栄養体は高度に適応したアリ植物しか分泌しないからです。アリ植物はアリとの関係を深めるにつれ、より多くの栄養体を分泌するようになったのでしょう。この極端な例として中南米のアリ植物、アカシア属を挙げることができます。彼らはもはやカイガラムシの同居を許さず、タンパク質に富む栄養体だけでアリを養っています。ここでは「アリ植物がアリを飼う」という関係が完全に成り立っているのです。

植物の立場からすると、確かにこのアカシア属のように自分の「意志」だけでアリの数を自由に操作できれば、これが一番よいのでしょう。しかし、アリの立場からすると、少しぐらいアリ植物に悪影響が出ても自分の都合でカイガラムシの数を調節できた方が子孫を残すためにはよいはずで

では、なぜアカシア属の共生アリはカイガラムシを捨ててしまったのでしょうか？ 私たちの調査結果は、この問いに対する一つの答えを示しています。実はカイガラムシは、栄養体よりもずっと「不安定な」餌

だったのです。カイガラムシの量は同じマカラング種でも植物体ごとに大きく異なり、ほとんど幹内にカイガラムシが見あたらない木もあれば、木の大きさの割にカイガラムシが「大発生」しているような場合もありました。カイガラムシの数を完全に制御することはアリにとっても大変難しいことなのかもしれません。いずれにしてもこれでは、カイガラムシが増えすぎて植物が弱ってしまうこともあるでしょうし、アリの数も安定しないでしょう。それは、アリ植物にとってももちろんよくないことで、アリにとっても困った事態です。

それでは、なぜアカシア以外のアリ植物はいまだにカイガラムシを見捨てていないのでしょうか？ この理由はまだよくわかりませんが、もしかすると彼らは究極の相利共生関係にいたるまでの「共進化の途上」にあるのかもしれません。

これと関連するのが、オーストラリア熱帯のアリ植物です。この地方のアリ植物は比較的起源が新しいのですが、見られるのは「カイガラムシ派」ばかりで、栄養体をアリの餌の中心にしているアリ植物はまったくありません。このことは、「栄養体派」のアリ植物が進化するまでには長い時間がかかることを示唆しています。いずれにしても、このように複雑な〈アリ-植物-カイガラムシ系〉の進化に関する研究を進める上で、「カイガラムシ派」から「栄養体派」までいろいろな種を含むアリ植物マカラング属は大変よい研究対象なのです。

DNAを調べてわかったこと

あまりにも巧妙なアリとマカラングの関係調べていくうちに、私たちは少し突飛ともいえるアイデアに思い至りました。それは、1種に見えるアリの形態種が実はいくつもの種に分かれているのではないかと、いう考えです。つまり、各マカラング種に別々の遺伝タイプのアリが対応しているかもしれない、と考えたのです。植食性の昆虫ではこのようなケースがまれに知られています。ありえないことではありません。

ランビルで採集したアリのDNAを調べ

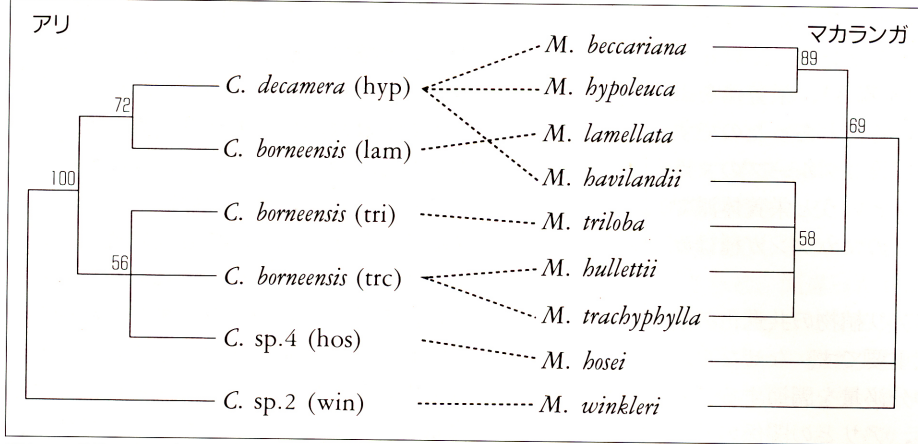


図1 共生シリアゲアリの分子系統樹とマカランガ植物の形態系統樹 共生関係にあるものどうしを点線で結んだ。両系統樹の一致のしかたは統計的に有意。DNA分析によるアリの「種」を区別するために学名の後に記号を付した
Molecular phylogeny of symbiotic *Crematogaster* ants and morphological phylogeny of *Macaranga*

ってよいかどうかは微妙ですが、塩基配列の違いからみて相当離れた類縁関係にあることは間違いありません。

チトクロームオキシダーゼ遺伝子の塩基配列が変化する速度は、昆虫の場合、百万年で約2%という推定値が

たところ、予想はみごとに的中しました。マカランガの種ごとに、違う塩基配列のDNAをもったアリが共生していたのです！

遺伝子の本体はDNAとよばれる糸のようなもので、これが細胞の中に小さく畳みこまれています。この糸は4種類の塩基が順番に何万も何億も鎖のようにつながってできています。この塩基の並び順（塩基配列）は、同じアリ種の個体どうしても少しは違いますし、別のアリ種の間ではもっと違います。アリとヒトの間ではさらに違っていています。DNAは親から子へとコピーされて受け継がれていくのですが、何百世代、何万世代もコピーされていくうちに突然変異が起こり、塩基配列が変わっていくのです。それで、類縁関係の遠い生物どうしほど塩基配列の違いも大きくなるのです。

私たちがマカランガの共生アリで調べたのは、ミトコンドリアDNA上にあるチトクロームオキシダーゼIという遺伝子の一部です。499塩基対のDNAについて、その塩基配列をアリどうしで比較しました。10種類のマカランガについてそれぞれ約3株ずつ、合計30株から採集したアリの塩基配列は、配列がほぼ完全に同じアリどうしを1グループとして、六つのグループにはっきりと分かれました。つまり形態では4種に見えていたアリが、実は6「種」だったのです。しかも、特定のアリ「種」は特定のマカランガ種に対応していました(図1)。

この6グループのアリを本当に別種とい

あるので、6グループのうちもっとも近いグループどうしで300万年ほど、遠いものでは1,200万年ほど前に別々のグループとして分かれたこととなります。他の昆虫の例などから考えると、これは同属内の近縁種間の差にほぼ相当します。

緊密な共進化

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りました。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でしょうか？

私たちは、6グループのアリの系統的な類縁関係(系統樹)とS. デイビスさんが作成したマカランガの系統樹を並べて比較してみました。すると驚いたことに、アリとマカランガの系統樹の形はだいたい一致したのです(図1)。共生相手を結ぶ点線がほとんど交差していないことに注目してください。これは、マカランガが種分化する際、それに沿うようにしてアリも種分化してきたことを意味しています(これを「共種分化」といいます)。つまり両者は、ここ何百万年もの間、ずっと相手をかえることなく共進化してきたことになります。

このような共種分化の例は、生物界にあまり多くは見られません。長い進化的な時間が経つうちに、関係する相手を頻繁にかえていくというのが生物の一般的な姿なのです。これまで例外的に緊密な共種分化が見つかっているのは、動物とその体内共生

細菌や寄生者との関係です。この場合、動物の親から子へ細菌や寄生者がそのまま受け継がれますから、ずっと両者の緊密な関係が維持されてきたのでしょう。しかし、アリとマカランガの場合、確かに両者はふだんは一体となって生活していますが、新女王アリはそれまで生活してきた植物体を離れ、別の木に新たにコロニーを作るのです。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続けてきたという事実は驚くべきことといえるでしょう。

興味ある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ません。アメリカには200種以上の、アフリカにも100種近くのアリ植物が分布しています。しかし、アリとアリ植物の種対応関係は多対多か、もしくはたとえ1対1であっても、近縁種どうしのアリ植物に対して、互いに遠縁のアリが対応したりしていて、とても共種分化してきたとはいえないのです。

ところがアジアの熱帯では、マカランガ以外のアリ植物でも、アリと1対1の種特異的な関係を結んでいる例が多いのです。なぜ大陸間でこのように共進化のありようが違っているのか——これは依然未解決の問題です。ただ東南アジアの熱帯雨林は他にはない特別の歴史をもっているのです。それが関係しているのかもしれませんが。たとえば5万～200万年前ごろの氷期が繰り返した時代には、アメリカやアフリカの熱帯雨林は乾燥化によって分断され、縮小したことが知られています。ところが、このときにも東南アジアの熱帯雨林は広い面積のまま存続したようです。一方、300万～1,500万年前、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、山脈ができました。このとき、熱帯雨林の生物の分布は頻繁に分断され、隔離を受けたと考えられています。

こうしたアジア熱帯の歴史が生物間の共進化に与えた影響を探るため、私たちは東南アジアのいろいろな地点で採集してきたマカランガや共生アリについて、そのDN

*プレート：地球上の地学現象を、地表面を覆う複数の「プレート(板)」の運動としてとらえる「プレートテクトニクス理論」の用語

Aに刻まれた歴史を読みとり、再構成するという研究に着手したところです。

より複雑な共生系の共進化

これまでの私たちの研究は、アリとマカランガがあらゆる面で互いに適応しあい、緊密に共進化してきたことを示しました。しかし、さらに興味深いことがあります。それは、この〈アリーマカランガ系〉の巧妙な防衛網をかいくぐることに成功した特殊な植食性昆虫や、アリを捕食する昆虫がいるという点です(写真9)。彼らの横顔については次回に一部紹介しますが、その多くの種は、特定のマカランガ種だけを攻撃する性質をもっています。そしてこれらの昆虫にはアリによる防衛が通用しないのです！

このような特殊化した外敵昆虫の生態はそれ自体とても興味深いものですし、「マカランガ共生系」という舞台の上でも大変重要な役柄を演じています。彼ら一種一種の「演技」を詳しく分析し、一方でDNAを使ってその進化の系譜を明らかにすること。これが私たちのこれからの課題です。そこから、よりいっそう複雑で巧妙な、熱帯雨林の生物たちの共進化の姿が浮かびあがってくるでしょう。(つづく)

〔市野：香川大学農学部助教授 農博〕

〔市岡：名古屋大学農学部助手 農博〕

参考文献

- 日本の花外蜜植物について
清水芳孝・郷右近勝夫(1977)花外蜜腺。採集と飼育39:22-27
- アリ植物について
Davidson, D. W. and D. Mckey (1993) The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationships. *J. Hymenoptera Research* 2:13-83
- アリとマカランガの相互適応、共進化について
Heil, M., B. Fiala, K. E. Linsenmair, G. Zotz, P. Menke and U. Maschwitz (1997) Food body production in *Macaranga triloba* (Euphorbiaceae): a plant investment in anti-herbivore defence via symbiotic ant partners. *J. Ecol.* 85:847-861
- Itino, T., S. J. Davies, H. Tada, T. Itioka, S. Yamane and T. Inoue (in prep.) Rapid cospeciation between ants and ant-plants inferred from mitochondrial DNA sequences
- Itino, T. and T. Itioka (in prep.) Interspecific variation in plant chemical and biotic defenses among myrmecophytic *Macaranga* spp.
- Itino, T., T. Itioka, S. Yamane, Y. Fan, A. Hatada, Y. Chang and J. Cheong (in prep.) Limitation of ant colony size by food rewards offered by myrmecophytic *Macaranga* spp.