

〈原著論文〉

長野県松本市におけるクヌギクチナガオオアブラムシ
Stomaphis japonica の随伴アリ種組成

山本 哲也¹⁾・服部 充²⁾・上田 昇平²⁾・市野 隆雄^{2,3)}

¹⁾ (〒390-8621) 長野県松本市旭 3-1-1, 信州大学大学院理工学系研究科

²⁾ (〒390-8621) 長野県松本市旭 3-1-1, 信州大学理学部生物科学科

³⁾ (〒399-4598) 長野県松本市旭 3-1-1, 信州大学山岳科学研究所

Tetsuya YAMAMOTO¹⁾, Mitsuru HATTORI²⁾, Shouhei UEDA²⁾
and Takao ITINO^{2,3)} : **Jet Black Ants (*Dendrolasius* spp.)
are the Primary Tending Ants of the Aphid,
Stomaphis japonica in Nagano, Central Japan**

Abstract : Mutualism is one of the important species interactions in any ecosystems. To understand the significance of mutualism in species adaptation, we should first detect species associations in the mutualistic system. In this study, we focused on an ant-aphid mutualism composed of *Lasius* ants and *Stomaphis* aphids. Although this system is considered to be obligate, ecological aspects of this system are not well known. Here, we showed ant species assemblages tending *Stomaphis japonica* in Matsumoto, Nagano, Japan. We observed that the ants *Lasius fuji*, *Lasius nipponensis*, *Lasius japonicus*, and *Lasius spathepus* tended *Stomaphis japonica* aphids. *L. fuji* was the most frequent, and *L. spathepus* was the least frequent tending ants. Additionally, although workers of the ants *Formica japonica* and *Camponotus japonicus* challenged to approach *S. japonica*, they were eliminated by the *Lasius* aphid-tending ants. These results suggest that *S. japonica* is predominantly tended by *Lasius* ants in Matsumoto, central Japan.

Key words : ant-aphid interaction, mutualism, species preference, symbiosis

はじめに

生物は、それぞれが単独で生活していることはなく、他者 (e.g., 同種他個体, あるいは他種) と様々な形で相互作用している。このような生物間相互作用には、相利共生, 捕食-被食関係, 競争, 寄生など, 相互作用する生物間の関係によって様々な様式があり, これらを通じて生物は, 様々な形質を進化させ, 相互に適応してきた (Thompson, 1994, 2005; Herrera *et al.*,

2006; Althoff *et al.*, 2014)。生物がどのように生物間相互作用を通じて適応してきたのかという疑問は, 現在も注目されつづけている。とくに, 様々な生物間相互作用の中でも相利共生関係は, 生態系において生態学的, 進化学的に重要な役割を担うと考えられている (Smith and Douglas, 1987)。実際に, 多くの研究者は, 相利共生関係を営む生物種が共生関係を通じて共進化し, 適応放散していることを明らかにしてきた (Itino *et al.*, 2001; Currie *et al.*, 2003; Kato *et al.*,

(2015.2.19受領; 2015.3.1掲載決定)

¹⁾ Department of Geosphere and Biosphere, Graduate School of Science and Technology, Shinshu University, Asahi 3-1-1, Matsumoto, Nagano 390-8621, Japan

²⁾ Department of Biology, Faculty of Science, Shinshu University, Asahi 3-1-1, Matsumoto, Nagano 390-8621, Japan

³⁾ Institute of Mountain Science, Shinshu University, Asahi 3-1-1, Matsumoto, Nagano 390-8621, Japan
E-mail : Tetsuya Yamamoto, 8mate2@gmail.com

2003; Ueda *et al.*, 2008). このような相利共生関係を通じた進化を明らかにする上で、まず最初に重要なのが系を構成する生物種を明らかにすることである (Thompson, 1994).

アブラムシは、自身の排泄物である糖分に富んだ甘露をアリに提供することでアリを誘引する。アブラムシの甘露は、常時利用可能な餌源としてアリにとって重要な資源である (Oster and Wilson, 1978; Davidson, 1998). 一方で、アリは、甘露を受け取る見返りとしてアブラムシに随伴し、様々な身の回りの世話をを行う。この身の回りの世話には、捕食者や寄生者からの防衛だけではなく、排泄物である甘露を除去することによってコロニーを清潔な状態に保ち、病気の発生を抑制する貢献も含まれる (Stadler and Dixon, 2005). このようなアブラムシとアリの関係は「相利共生関係」とみなされる。相利共生を営むアブラムシとアリの中でも、クチナガオオアブラムシ *Stomaphis* 属 (オオアブラムシ Lachninae 亜科, アブラムシ Aphididae 科) とケアリ *Lasius* 属 (ヤマアリ Formicinae 亜科, アリ Formicidae 科) は、密接な相利共生関係を営んでいる (Hopkins and Thacker, 1999; Matsuura and Yashiro, 2006).

クチナガオオアブラムシ属は、世界で34種知られており、温帯域に広く分布している (Depa *et al.*, 2012; Sorin, 2012). 本属はアブラムシの中でも最も大きな体サイズ (最大約7mm) をもち、さらに、その体サイズよりも長い口吻をもつことで特徴づけられる (Takada, 2008). 寄主とする樹木の幹上で、クチナガオオアブラムシ属は、この長い口吻を幹に差し込むことで篩管液を吸汁する (Matsuura and Yashiro, 2006). このような長い口吻をもつ本属のアブラムシは、いったん寄主植物の幹に口吻を突き刺すとすぐには抜くことができないため、捕食者からの防衛と衛生上の管理を共生者であるアリに強く依存していると考えられる。

日本国内からは15種のクチナガオオアブラムシ属が記録されている (Sorin, 2012). これらの種は、広葉樹と針葉樹の樹木を寄主として利用しており、寄主植物との種特異性が高いことが知られている (Takahashi, 1960; Sorin, 2012). 例えば、ヒノキクチナガオオアブラムシ *S. hirukawai* は、ヒノキ *Chamaecyparis obtusa* のみを寄主として利用し (Matsuura and Yashiro, 2006), クヌギクチナガオオアブラムシ *S. japonica* は、コナラ *Quercus* 属の特

定の2種 (クヌギ *Quercus acutissima* とコナラ *Quercus serrata*) のみを寄主として利用している (丸山ら, 2013).

様々な研究において、クチナガオオアブラムシ属はケアリ属と共生関係にあることが示唆されてきた (Hopkins and Thacker, 1999; Matsuura and Yashiro, 2006; Depa *et al.*, 2012). しかし、二者間の相利共生関係の理解を深める試みは、これまでは主に化学生態学的な視点から進められてきた (Endo and Itino, 2012, 2013). Endo and Itino (2012) は、密接な共生関係にあるクチナガオオアブラムシ種と随伴アリの体表面の化学成分が類似していることを明らかにした。また、この類似性は、随伴アリとアブラムシの密接な相互作用により進化してきたことが示唆されている (Endo and Itino, 2013). しかし、日本におけるクチナガオオアブラムシ属のアブラムシ種がどのようなケアリ属のアリ種と共生関係を結んでいるかについては、詳細は明らかにされていない。そこで本研究では、長野県松本市においてクヌギクチナガオオアブラムシを対象とし、どのケアリ属のアリ種と共生しているかを調査した。

材料と方法

クヌギクチナガオオアブラムシは、日本において九州から東北地方まで分布し、クヌギとコナラを寄主として利用する (Takada, 2008; 丸山ら, 2013). 本種の生活環として、晩秋に産性有翅虫および産性無翅虫を産出し、有性生殖および寄主植物間の移動を行い、卵の状態越冬することが知られている (Matsuura and Yashiro, 2006; Takada, 2008). また、上記の有性世代以外に、単為生殖を行う有翅虫を様々な季節に生産し、寄主植物個体間を移動することもある (Takada, 2008).

本研究では、中部日本の長野県松本市26地点において、クヌギクチナガオオアブラムシを探索した。調査地点は、北緯36°12'13.0-36°18'14.7, 東経137°56'29.3-138°00'47.9の間の13km×6.4kmの範囲にあり、標高589-758mに位置するクヌギ、コナラを主体とした落葉広葉樹林である。それぞれの地点でケアリ属の行列をランダムに探索し、発見できた場合には、その行列をたどることで、クヌギクチナガオオアブラムシの存在を確認した。また、クヌギクチナガオオアブラムシの寄主植物であるクヌギやコナラをランダムに探索し、植物を発見した場合には、その幹上にクヌギクチナガ

オオアブラムシのコロニーが存在するかどうかを観察した。寄主植物の幹上のアブラムシは、1本の寄主植物上を歩いて自由に移動することができる。このため本研究では、寄主植物1株の幹上のアブラムシを1つのコロニーとして定義した。

ケアリ属のアリ種は、形態的な種同定が困難である (Maruyama *et al.*, 2008)。そこで、Maruyama *et al.* (2008) の方法を参考に、ミトコンドリア DNA の COI 領域 (871bp) の配列決定による種同定を行った。アリ種をミトコンドリア DNA 配列の解析により識別するため、発見できたそれぞれのクヌギクチナガオオアブラムシコロニーにおいて、随伴アリ 5 個体を 100%EtOH 中に保存し、研究室にもち帰り、種識別のための解析を行った。

結 果

松本市内の26地点における調査の結果、26のアリコロニーに随伴された64のクヌギクチナガオオアブラムシのコロニーを発見した。これらのクヌギクチナガオオアブラムシのコロニーは、全てクヌギの幹上から発見され、コナラを寄主として利用しているコロニーは発見されなかった。

クヌギクチナガオオアブラムシに随伴していたケアリ属について、ミトコンドリア DNA の COI 領域 (871bp) の配列を決定し、Maruyama *et al.* (2008) のケアリ属27種の塩基配列と比較することによって種同定を行った。その結果、クサアリ *Dendrolasius* 亜属に含まれるクロクサアリ *Lasius fuji* の3ハプロタイプ、フシボソクサアリ *L. nipponensis* の1ハプロタイプ、ヒラアシクサアリ *L. spathepus* の1ハプロタイプ、およびケアリ *Lasius* 亜属に含まれるトビイロケアリ *L. japonicas* の2ハプロタイプが見出された (図1)。また、64のクヌギクチナガオオアブラムシのコロニーのうち、31コロニーがクロクサアリに、24コロニーがフシボソクサアリに、4コロニーがヒラアシクサアリに、5コロニーがトビイロケアリに、それぞれ随伴されていた (図2)。クロクサアリに随伴されていた頻度が最も高く、ヒラアシクサアリに随伴されていた頻度が最も低かった。

調査地において、ケアリ属と同じヤマアリ亜科に含まれるアリ種、例えばクロヤマアリ *Formica japonica* やクロオオアリ *Camponotus japonicas* を頻繁に観察することができたが、これらのアリ種に随伴されているクヌギクチナガオオアブラムシコロニーは存在しな

かった。クヌギクチナガオオアブラムシにクロヤマアリやクロオオアリが接近し、甘露を吸汁しようとする様子は観察されたが、このような場合、周囲の随伴アリ個体 (ケアリ属) に攻撃され、これらのアリはアブラムシコロニーから排除された。

考 察

本研究において、クヌギクチナガオオアブラムシは、松本市において主にクサアリ亜属の種、クロクサアリとフシボソクサアリに随伴されていることが明らかになった (図2)。先行研究において、ヨーロッパに分布するクヌギクチナガオオアブラムシに近縁な *S. quercus* はクサアリ亜属の *L. fuliginosus* と、同じくクチナガオオアブラムシ属の *S. wojciechowskii* はケアリ亜属の *L. brunneus* と主に共生関係を結んでいることが報告されている (Depa *et al.*, 2012)。本研究で観察を行った松本市には、少なくとも46種のアリ種が生息している (梅井ら, 2012)。それにも関わらず、本研究においてクヌギクチナガオオアブラムシに随伴していたアリ種は、クサアリ亜属の種、とくにクロクサアリとフシボソクサアリが大部分を占めていた (図2)。したがって、クチナガオオアブラムシ属の他種も、種ごとに特定のケアリ属の種と共生関係を結んでいる可能性がある。

ほとんどのクヌギクチナガオオアブラムシがケアリ属 (クサアリ亜属) と共生関係を結んでいた理由として、二つの仮説が考えられる。第一の仮説は、ケアリ属のもつ他のアリ種との生態の違いのため、ケアリ属による随伴が頻繁に観察されるというものである。ケアリ属、とくにクサアリ亜属はコロニーサイズが非常に大きく、コロニー内のアリ個体数が200万個体を超えることもある (Quinet and Pasteels, 1995)。さらに、クロクサアリにおいてはコロニーが10年近く存続し、そのコロニーの蟻道は四方へ数十メートルの範囲に延び、蟻道の範囲内の樹木とコロニーの間を多数の採餌アリが絶え間なく往復することが知られている (Akino and Yamaoka, 1999)。このように、多くの個体数を採餌行動に割くことのできるクサアリ亜属は、素早い移動ができずアリの随伴なしでは高い捕食圧を被るクチナガオオアブラムシにとっては有用な共生者となるかもしれない。一方で、クロヤマアリやクロオオアリは、単独もしくは少数個体のワーカーによって採餌行動が行われる (萩本・和田, 1992; 寺山ら, 2014)。そのため、これらのアリ種の随伴下において、

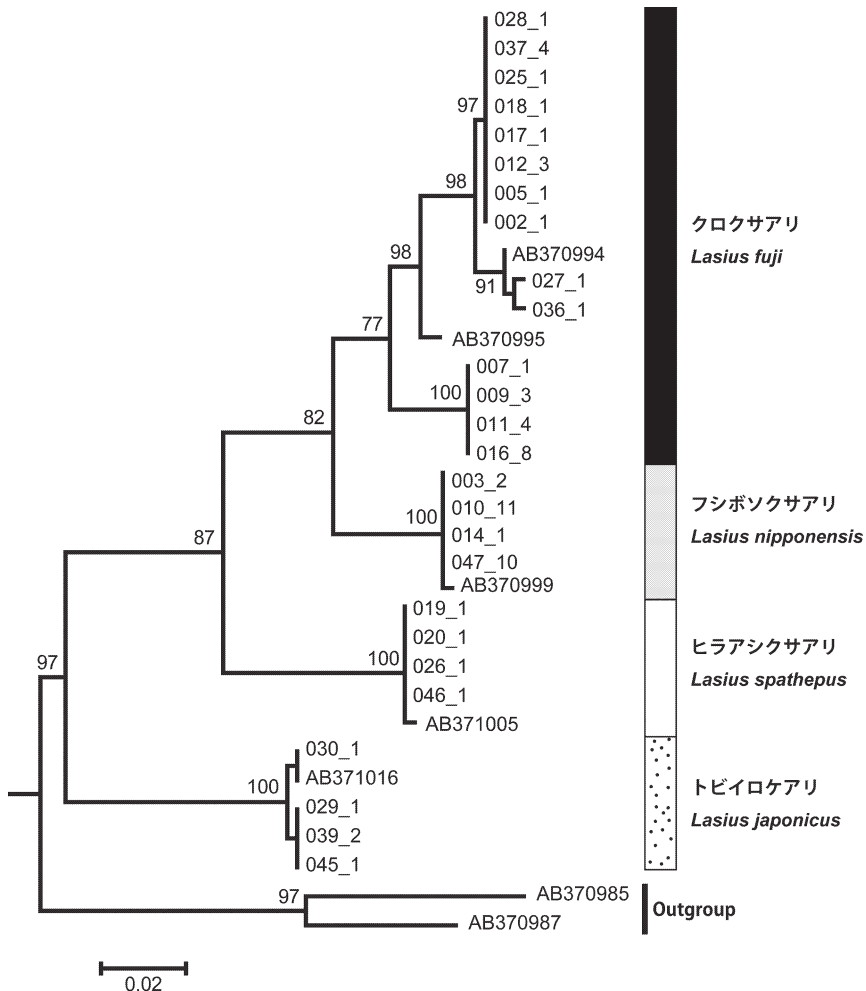


図1 ミトコンドリア DNA の COI 領域 (871bp) に基づく、随伴ケアリ属個体の最尤系統樹。この系統解析は、クヌギクチナガオアブラムシに随伴していた26のアリコロニーの種を同定するために行った。各サンプル名は、「アリコロニー番号_そのアリコロニーが随伴していたクヌギクチナガオアブラムシのコロニー数」を表している。「AB」で始まるサンプル名は、Maruyama *et al.* (2008) で種名と DNA 配列の対応がついている個体の GenBank No. を表している。系統樹の枝上の数字は、1,000回試行によるブートストラップ値を表している。

クチナガオアブラムシは捕食者に対するアリからの防衛効果を十分に得ることができず、コロニーを存続できないかもしれない。

第二の仮説は、クヌギクチナガオアブラムシが有翅個体によって分散する際、アリの存否によって寄主を選定しているというものである。クヌギクチナガオアブラムシは、アリと密接な共生系を営んでいる (Takada, 2008)。したがって、分散時に有翅虫が寄主上でアリと接触できなければ、他の寄主へ分散する

という行動を示すかもしれない。なぜなら分散時に共生できるアリのいない寄主を選択した有翅虫は、次世代において高い捕食圧を被り淘汰されてしまうからである。このような行動を示した場合、樹木の根元に高い頻度で営巣するクサアリ亜属との接触が必然的に高くなり、共生系を結ぶ頻度も高くなるはずである (寺山ら, 2014)。

今後、クチナガオアブラムシ属と随伴アリ種の種特異性についての理解をさらに深めるためには、アブ

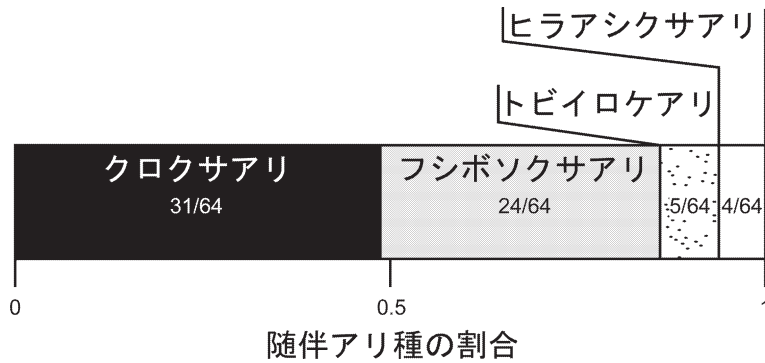


図2 クヌギクチナガオオアブラムシにおける随伴アリ種の割合。

ラムシの移動、定着に着目した研究を行うことが重要となる。また、先行研究で共生アリとクチナガオオアブラムシ属の相互作用により、アブラムシの体表面の化学成分がアリと類似することが明らかになっている (Endo and Itino, 2012)。クヌギクチナガオオアブラムシにおいても同様の研究を行うことで、クサアリ亜属との相互作用によりクヌギクチナガオオアブラムシにおいてどのような形質が進化するか理解を深めることができるだろう。

摘 要

相利共生は、生物の適応進化に重要な生物間相互作用の一つである。相利共生系が注目する種の適応進化に与える影響を理解する上で、相利共生を営む生物種の組み合わせを明らかにする必要がある。そこで本研究は、相利共生関係を営むクヌギクチナガオオアブラムシとケアリ属に注目し、長野県松本市におけるクヌギクチナガオオアブラムシに随伴するアリ種を調べた。その結果、クヌギクチナガオオアブラムシは、クロクサアリ、フシボソクサアリ、トビイロケアリ、ヒラアシクサアリの4種に随伴されていた。このうち、クロクサアリに随伴される頻度が最も高く、ヒラアシクサアリに随伴される頻度が最も低かった。また、クヌギクチナガオオアブラムシコロニーの周辺にはクロヤマアリやクロオオアリも存在したが、これらのアリ種は随伴アリによって攻撃されクヌギクチナガオオアブラムシに近づくことができなかった。これらのことは、クヌギクチナガオオアブラムシが主にケアリ属と相利共生関係を結んでいることを示している。

謝 辞

本研究は、日本学術振興会、科学研究費・基盤研究 (B) 26291019, および萌芽研究18657008の助成を受け、実施されました。

引用文献

- Akino, T. and Yamaoka, R. (1999) Trunk trail network of *Lasius fuliginosus* Latreille (Hymenoptera: Formicidae): Distribution between conspecific neighboring colonies. *Entomol. Sci.*, **2**: 341-346.
- Althoff, D.M., Segraves, K.A. and Johnson, M.T.J. (2014) Testing for coevolutionary diversification: linking pattern with process. *Trends Ecol. Evol.*, **29**: 82-89.
- Currie, C.R., Wong, B., Stuart, A.E., Schultz, T.R., Rehner, S.A., Mueller, U.G., Sung, G.H., Spatafora, J.W. and Straus, N.A. (2003) Ancient tripartite coevolution in the attine ant-microbe symbiosis. *Science*, **299**: 386-388.
- Davidson, D.W. (1998) Resource discovery versus resource domination in ants: A functional mechanism for breaking trade-off. *Ecol. Entomol.*, **23**: 484-490.
- Depa, L., Mróz, E. and Szawaryn, K. (2012) Molecular identity of *Stomaphis quercus* (Hemiptera: Aphidoidea: Lachnidae) and description of a new species. *Eur. J. Entomol.*, **109**: 435-444.
- Endo, S. and Itino, T. (2012) The aphid-tending ant *Lasius fuji* reduced aggression toward aphids marked with and cuticular hydrocarbons. *Popul.*

- Ecol.*, **54**: 105-410.
- Endo, S. and Itino, T. (2013) *Myrmecophilous* aphids produce cuticular hydrocarbons that resemble those of their tending ants. *Popul. Ecol.*, **55**: 27-34.
- 萩本真理・和田恵次 (1992) クロヤマアリの行動圏の変動. 日本生態学会誌, **42**: 231-239.
- Herrera, C.M., Castellanos, C.C. and Medrano, M. (2006) Geographical context of floral evolution: Towards an improved research programme in floral diversification. In: Harder LD, Barrett SC (eds.) *Ecology and Evolution of Flowers*. Oxford Univ. Press Inc., New York.
- Hopkins, G.W. and Thacker, J.I. (1999) Ants and habitat specificity in aphids. *J. Ins. Con.*, **3**: 25-31.
- Itino, T., Davies, S. J., Tada, H., Hieda, Y., Inoguchi, M., Itioka, T., Yamane, S. and Inoue, T. (2001) Cospeciation of ants and plants. *Ecol. Res.*, **16**: 787-793.
- Kato, M., Takimura, A. and Kawakita, A. (2003) An obligate pollination mutualism and reciprocal diversification in the tree genus *Glochidion* (Euphorbiaceae). *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, **100**: 5264-5267.
- Maruyama, M., Steiner, F.M., Stauffer, C., Akino, T., Crozier, R.H. and Schlick-Steiner, B.C. (2008) A DNA and morphology based phylogenetic framework of the ant genus *Lasius* with hypotheses for the evolution of social parasitism and fungiculture. *BMC Evol. Biol.*, **8**: 237.
- 丸山宗利・小松 貴・工藤誠也・島田 拓・木野村恭一 (2013) アリの巣の生きもの図鑑. 東海大学出版会, 秦野.
- Matsuura, K. and Yashiro, T. (2006) Aphid egg protection by ants: A novel aspect of the mutualism between the tree-feeding aphid *Stomaphis hirukawai* and its attendant ant *Lasius productus*. *Naturwissenschaften*, **93**: 506-510.
- Oster, G.F. and Wilson, E.O. (1978) *Caste and Ecology in the Social Insects*. Princeton University Press, New Jersey.
- Quinet, Y. and Pasteels, J.M. (1995) Trail following and stowaway behaviour of the myrmecophilous staphylinid beetle, *Homoeusa acuminata*, during foraging trips of its host *Lasius fuliginosus* (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc.*, **42**: 31-44.
- Smith, D.C. and Douglas, A.E. (1987) *The Biology of Symbiosis*. Edward Arnold (Publishers) Ltd., London.
- Sorin, M. (2012) Two new species and 2 new subspecies of the genus *Stomaphis* Walker (Hemiptera, Aphididae) from Japan. *Bull. Kogakkan Univ.*, **50**: 1-32.
- Stadler, B. and Dixon, A.F.G. (2005) Ecology and evolution of aphid-ant interactions. *Annu. Rev. Ecol. Evol.*, **36**: 345-372.
- Takada, H. (2008) Life cycles of three *Stomaphis* species (Homoptera: Aphididae) observed in Kyoto, Japan: Possible host alternation of *S. japonica*. *Entomol. Sci.*, **11**: 341-348.
- Takahashi, R. (1960) *Stomaphis* of Japan (Aphididae, Homoptera). *Bull. Univ. Osaka Pref. Ser. B.*, **10**: 1-8.
- 寺山 守・久保田 敏・江口克之 (2014) 日本産アリ類図鑑. 朝倉書店, 東京.
- Thompson, J.N. (1994) *The Coevolution Process*. University of Chicago Press, Chicago.
- Thompson, J.N. (2005) *The Geographic Mosaic of Coevolution*. University of Chicago Press, Chicago.
- 榎井龍一・上田昇平・服部 充 (2012) 乗鞍岳におけるアリ類の垂直分布. 日本環境動物昆虫学会誌, **23**: 119-125.
- Ueda, S., Quek, S.P., Itioka, T., Inamori, K., Sato, K., Murase, K. and Itino, T. (2008) An ancient tripartite symbiosis of plants, ants and scale insects. *Proc. R. Soc. B. Biol. Sci.*, **275**: 2319-2326.