

令和 6 年 6 月 23 日現在

機関番号：14403

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2016～2023

課題番号：16K07516

研究課題名(和文)アリ植物共生系における種間関係の変異がもたらす昆虫の化学的戦略の多様性

研究課題名(英文)Chemical Strategies of Myrmecophilous Insects Can Vary According to the Intensity of Interactions with Ants.

研究代表者

乾 陽子 (INUI, Yoko)

大阪教育大学・教育学部・准教授

研究者番号：10343261

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,800,000円

研究成果の概要(和文)：アリは高度に排他的で他の昆虫類にとっては強力な捕食者だが、そのようなアリ社会にうまく潜り込み、他の天敵の手が及ばない安住の地を得る好蟻性の昆虫もいる。好蟻性昆虫がアリコロニーに侵入するためには、宿主アリが仲間認識に用いる化学物質をハックして自分をアリの巣仲間だと誤認させる”化学偽装”戦略が必需とみられていた。しかし、本研究では、アリの寄主植物に偽装して存在を目立たなくさせる植物偽装や、自らの成分をアリコロニー内に蔓延させることでアリと融和する化学的プロパガンダなど、昆虫によってさまざまな化学戦略があることを示した。こうした化学戦略はアリとの共生関係やその強度の違いを反映しているとみられる。

研究成果の学術的意義や社会的意義

アリは熱帯でも温帯でも、昆虫のなかでも特に現存量が多く同所的に多くの種がみられ、多様な動植物と密接な関係を結ぶ。アリとの共生系は被食防衛型や栄養依存型などさまざまで、アリの攻撃(防衛)強度も種によってさまざまである。こうしたアリの多様性に応じて、アリを利用する昆虫の化学戦略も多様であるのだと考えられる。化学的戦略の変異は、好蟻性昆虫の多様化の要因である可能性が高い。生態化学物質が介在する種間関係の多様性は、生物多様性の文脈であり注目されないが、多種が共存するメカニズムの一端を担っていると考えられる。

研究成果の概要(英文)：Ants form and maintain highly exclusive societies, making them extremely troublesome predators for other insects. However, once an insect successfully infiltrates an ant colony, it becomes a safe haven from other predators. Some myrmecophilous insects camouflage the chemicals host ants use for nestmate recognition to hack the ant colony. This chemical camouflage has been considered as an essential strategy for penetrating host ant colonies. However, this study demonstrates that insects employ various chemical strategies, not only mimicking the host ant's nestmate chemicals but also engaging in plant mimicry to blend in with the ant's host plant, or using chemical propaganda by spreading their own chemicals throughout the colony to harmonize with the ants. These chemical strategies reflect the symbiotic relationship with ants and the varying intensity of these interactions.

研究分野：昆虫生態学・化学生態学

キーワード：好蟻性 化学偽装

様式 C - 19、F - 19 - 1 (共通)

1. 研究開始当初の背景

生物多様性が極めて高い東南アジアの熱帯雨林地域において、アリは昆虫相において卓越して優占し、いろいろな動植物と緊密な関係を結んでいる。これまで本課題の代表者らは、アリ類と絶対的に共生するオオバギ属の樹木やウラボシ科の着生シダなどの「アリ植物」を対象に、アリと植物の関係に介在する情報化学物質を調査してきた。アリ類は一般に、種やコロニーに特有の体表化学物質(主に炭化水素類)の組成を識別することで同胞認識を行い、排他的な社会を維持していると言われており、熱帯のアリ植物に営巣する共生アリも同様であり、宿主植物をきわめて良好に防衛する。しかし、そうしたアリコロニーやアリ植物に入り込み、アリ植物を専食したりコロニーに養われる「好蟻性昆虫」が知られている。アリに社会寄生する好蟻性昆虫にとっては、宿主アリと類似した体表炭化水素をまとう化学偽装は、必須の戦略であると従来は考えられてきた。しかし、申請者らがこれまで調査好蟻性ゴキブリや好蟻性ムラサキシジミ属などでは、体表炭化水素の宿主アリとの類似度に種間で大きなバラエティがあり、またそこに介在する物質は必ずしも炭化水素に限らないことが分かってきた。つまり、好蟻性昆虫の化学戦略は体表炭化水素の化学偽装だけでなく、相当に多様である可能性が高い。

2. 研究の目的

(1) これまでに知られていない特異的な化学的戦略を示す。

オオバギ属アリ植物には、シジミチョウ科ムラサキシジミ属のいくつかの種がスペシャリストとして知られるが、このうち特に体表炭化水素をほぼ完全に欠くことが分かった種について、寄主であるアリ植物を化学偽装している可能性を示す。

また、着生シダの好蟻性ゴキブリについて、宿主アリ由来ではなくゴキブリ由来の炭化水素が巢内に蔓延しているらしいことが分かってきており、体表炭化水素を真似るのではなく、アリに押し付けるプロバガンダをしていることを示す。これらはいずれも好蟻性昆虫として従来知られていなかった化学戦略である。

(2) 体表成分以外の化学的アリ宿和戦略

オオバギ属アリ植物を寄主とするムラサキシジミ属のうち、化学偽装をとまなわずにアリの攻撃を誘発する体表の化学形質を持つ種について、好蟻性器官からとみられるアリ宿和物質の分泌を確認する。こうした体表成分に依らないアリの攻撃回避の化学的戦略について実証する。

(3) 化学的戦略の多様性の進化とアリ植物共生系の特性との関係

アリ植物と共生アリの種特異的共生関係は地質学的に非常に古く、ムラサキシジミなどのスペシャリスト昆虫ははるかに遅れてこの相互作用系に加わったことが示唆されている。そのため、すでに構築されて継承されてきたアリと植物の寄主特異的関係が、これを利用する好蟻性昆虫や植食性昆虫の化学的戦略の多様化を駆動した重要な要因のひとつであることを示す。

なお、本課題の補助事業期間中に代表者が出産・育児による研究活動の中断時期があった。また休業からの復帰直後にコロナ禍が世界を襲い、本課題の主要な研究調査フィールドである東南アジア熱帯雨林地域への渡航が長期にわたって制限された。さらに、毎年更新してきたマレーシア国サラワク州の共同研究機関からの調査・研究許可が、研究中断したことで更新が滞り、現地での調査のみならずサンプルの日本への持ち帰り等が大きく制限されることとなった。こうした背景から、本課題の補助事業期間を延長したうえで、日本国内の好蟻性シジミチョウ類についても調査フィールドの開拓と研究許可や協力を得て、アリとの関係の強度が異なる複数の種について化学偽装の実態を調査し、本課題の目的(3)に含めることとなった。また、マレーシアでの調査が制限されたことで、当初、目的(2)に含めていたアリ植物を専食するナナフシ類については、サンプリングや調査が困難となり調査対象から除外した。

3. 研究の方法

対象とする各種の好蟻性昆虫ならびに宿主アリの体表成分を抽出しガスクロマトグラフィー質量分析計を用いた化学分析に供した。

また、好蟻性昆虫の虫体に対する宿主アリのバイオアッセイや、体表抽出物を塗布した物体(虫体のダミー)を宿主アリに提示するケミカルバイオアッセイを行い、アリの化学物質への応答を評価した。

4. 研究成果

熱帯アリ植物を専食するムラサキシジミ属のうち特に *A. zylida* は、寄主植物の葉を食べるのではなくフードボディ（アリ植物が共生アリに提供する栄養体）を食べ、葉を傷つけず、防衛アリの

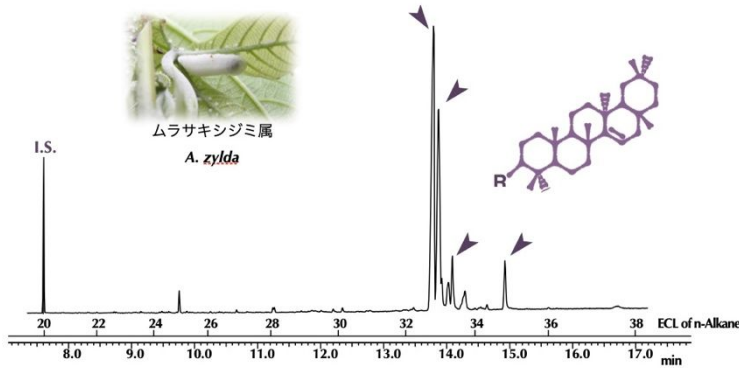


図1. 植物偽装型のムラサキシジミ種幼虫の体表成分。炭化水素はほぼ存在せず、主要4成分のトリテルペン類は、全て寄主植物である *M. beccariana* 特有の葉面ワックス成分と一致した

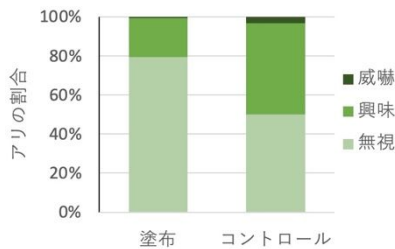


図2. 主要成分であるトリテルペン類を塗布したダミーおよび溶媒のみ塗布したダミー（コントロール）に対する共生アリの反応。それぞれn=150個体

の防衛反応をほとんど引き起こさない。本種の体表成分には、アリ類が同胞識別に利用する炭化水素群がほとんど検出されない。昆虫の体表炭化水素は一義的には体表の保護油脂膜であり、これが検出されないのは極めて珍しいことである。本研究では、この体表成分をさらに詳細に探索した。その結果、昆虫の体表成分としてはこれまで報告例のないトリテルペン類が検出された（図1）。これらは全て、*A. zylida* の寄主である *Macaranga* 属のアリ植物の表面ワックス成分としても、同様の組成比で検出された。さらに、*A. zylida* が餌とするフードボディからも検出された。飼育下での操作実験等から、このトリテルペン類は *A. zylida* の体表に植物から接触・擦過で付着したのではなく、幼虫が分泌しているものであると示唆された。

さらに、ダミーを用いたケミカルバイアッセイによって、寄主植物の *Macaranga* 種に共生するアリの攻撃行動は、これらの成分によってむしろ宥和されることが示された（図2）。本種は、化学的にアリ社会に侵入を果たすための化学的な手法として、好蟻性昆虫では知られていなかった植物偽装を行っていること示された。

ウラボシ科着生シダのアリ植物に共棲するアリと好蟻性ゴキブリについては、体表炭化水素による同胞認識が行われているとみられ、両者から豊富な炭化水素が得られた上に、共棲時にその組成比はきわめて類似しており、従来知られてきた好蟻性昆虫による宿主アリの炭化水素の化学偽装が示唆されていた。しかし、本研究の結果、共生アリの体表炭化水素は、ゴキブリが不在のコロニーでは数種のノルマルアルカンが卓越するきわめてシンプル組成を示し、ゴキブリと共棲していたアリも、ゴキブリから隔離して飼育するとやがて多くの不飽和あるいは分枝炭化水素類が剥落して失われていき、ノルマルアルカン卓越組成になることがわかった。そして対照的にゴキブリの方が安定して炭化水素類を維持していた（図3）。このことから、両者が共生する場合にコロニーの化学プロファイルはアリではなくむしろゴキブリ由来と示唆された。化学組成の類似度分析においても、ゴキブリは共棲時でも隔離時でも種内で高い類似度を保ったが、アリは隔離時の類似度が高く保たれるのに共棲時や、共棲時と隔離時とで、類似度が有意に低下した。このことから、本ゴキブリ種は、化学的にアリ社会に侵入を果たすための化学的な手法として、好蟻性昆虫では知られていな

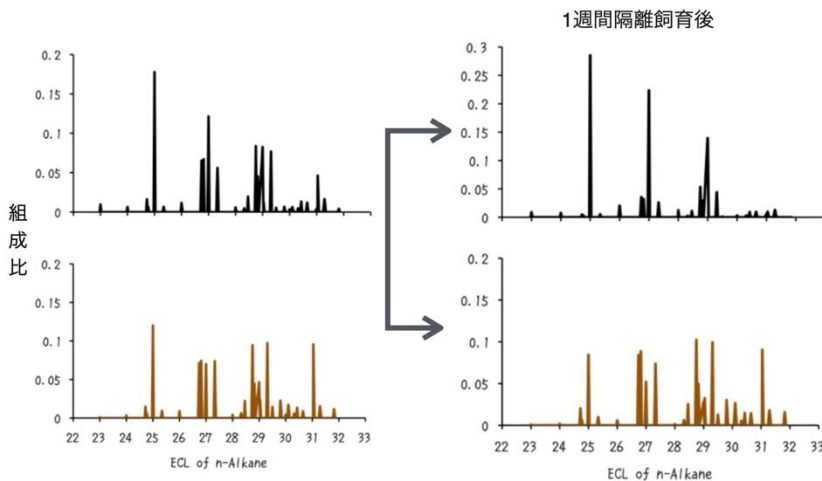


図3. 着生シダの共生アリ（上段）と好蟻性ゴキブリ（下段）の体表炭化水素成分と隔離飼育後の変化。アリとゴキブリを隔離して飼育するとアリからは炭化水素類が脱落していくがゴキブリの体表面では維持された。

マルアルカン卓越組成になることがわかった。そして対照的にゴキブリの方が安定して炭化水素類を維持していた（図3）。このことから、両者が共生する場合にコロニーの化学プロファイルはアリではなくむしろゴキブリ由来と示唆された。化学組成の類似度分析においても、ゴキブリは共棲時でも隔離時でも種内で高い類似度を保ったが、アリは隔離時の類似度が高く保たれるのに共棲時や、共棲時と隔離時とで、類似度が有意に低下した。このことから、本ゴキブリ種は、化学的にアリ社会に侵入を果たすための化学的な手法として、好蟻性昆虫では知られていな

かったプロファイルの押し付け、すなわち化学的プロパガンダを行っていると示された。

日本の好蟻性シジミチョウ類のなかでも、アリへの依存性が高く生活史の一部で絶対的にアリ巢内での共生を必要とするシジミチョウ種について、宿主アリコロニーへの侵入における化学的戦略を調べた。なお、絶滅危惧種など、希少で保全の必要があるチョウ種を含むことから、論文未発表段階の本報告書内については種名を明示しない。

日本のシジミチョウ種 A では、アリとの共生が 1 齢幼虫から開始されるが、体表成分を調べたところ、1 齢幼虫は宿主アリのワーカーや幼虫と共通した炭化水素類を保有しており、特にノルマルアルカン類が優占する点においてアリ幼虫との類似性が高かった。このため、従来しられてきた好蟻性昆虫の宿主アリの化学偽装と同じであると思われたが、行動実験では、共生アリは 1 齢幼虫に対して接近時からすでに顕著な反応を示すことがわかった。さらに、体表成分を塗布したダミーを用いたケミカルバイオアッセイを行ったところ、炭化水素類のみでは、この顕著な反応を引き出すことができないことが判明した。本種 A の 1 齢幼虫はきわめて小さく、体表面積も小さく体表成分の存在量は決して多くない。これらの結果から、本種 A は炭化水素に依らない化学偽装法を行っていることが示唆された。具体的には、1 齢幼虫が放出する近距離の揮発性化合物がアリの興味を誘引しているとみられるが、今後の課題である。

また、日本のシジミチョウ種 B は若齢期に植物上で成長し、終齢期をアリ巢内で過ごす。こちらは体表成分を調べたところ、アリのどのカースとも共通性の低い炭化水素組成を示し、シジミチョウ B 特有成分が主要であった。さらに、宿主アリのほうは体表炭化水素のプロファイルに、狭い地理的範囲内で変異があることが判明した。これがコロニー間差であるか、個体群間差であるか、もしくは隠蔽種や亜種の可能性があるのかは現時点では明らかではなく今後の課題であるが、もしアリ種内に化学プロファイルの変異があるとすれば好蟻性昆虫が化学的にハックする上で宿主ア리를偽装するのが非効率となるか、あるいは極めて狭い宿主範囲に限定されることとなる。これらのことから、種 B は、アリに偽装するようにもむしろ積極的にアリにとって利益のある異邦であることを化学的に知らせる戦略を有していると思われる。本種 B は、幼虫が大きく甘露を多く分泌してアリに提供できる齢になってアリと共棲を開始するため、そのような戦略をとることが有利になり得る。

以上のように、熱帯アリ植物をとりまく好蟻性昆虫類においても、日本の好蟻性シジミチョウ類においても、宿主アリとの関係性やその強度によって、アリコロニーに侵入する化学的手法が異なることがわかった。

今後、より多くの好蟻性昆虫類を対象に、体表炭化水素類をはじめとしたアリ宿和に利用される生態化学物質を網羅的に調査してデータベース化し、その特徴から、どのような変異が生じやすく、アリとの共進化過程でどのように化学的な多様性が生じてきたのかを解明していくため、本研究で得られた化合物データを取りまとめて活用していく。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計5件（うち査読付論文 4件／うち国際共著 0件／うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Atsuki Nakai, Yoko Inui, Kei Tokita	4. 巻 なし
2. 論文標題 Facultative predation can alter the ant-aphid population	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 EcoEvoRxiv	6. 最初と最後の頁 なし
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.32942/osf.io/dc97s	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 乾陽子	4. 巻 66
2. 論文標題 アリ植物共生系に見られる多様な種間関係の化学生態	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 日本生態学会誌	6. 最初と最後の頁 413-419
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.18960/seitai.66.2_413	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 乾陽子, 市岡孝朗	4. 巻 66
2. 論文標題 ランビルヒルズ国立公園における林冠節足動物研究：調査地の紹介と企画趣旨	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 日本生態学会誌	6. 最初と最後の頁 391-395
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.18960/seitai.66.2_391	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Usun Shimizu-kaya, Yoko Inui, Shouhei Ueda, Takao Itino, Takao Itoika	4. 巻 0
2. 論文標題 Geographical variation of mutualistic relationships between Macaranga myrmecophytes and their ant partners: research plans in Sarawak	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Proceedings of the symposium "Frontier in Tropical Forest Research: Progress in Joint Projects between the Forest Department Sarawak and the Japan Research Consortium for Tropical Forests in Sarawak	6. 最初と最後の頁 146-153
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Yoko Inui, Usun Shimizu-Kaya, Eri Yamasaki, Munetoshi Maruyama, Takao Itioka	4. 巻 0
2. 論文標題 Chemical ecology of ant-plant dwellers and interactions with the ants	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Proceedings of the symposium "Frontier in Tropical Forest Research: Progress in Joint Projects between the Forest Department Sarawak and the Japan Research Consortium for Tropical Forests in Sarawak	6. 最初と最後の頁 154-159
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計4件 (うち招待講演 0件 / うち国際学会 1件)

1. 発表者名 大谷 郁生・上田 昇平・乾陽子・森地 重博・平井 規央
2. 発表標題 絶滅危惧種キマダラルリツバメの寄主アリ特異性と大阪個体群の衰亡要因の解明
3. 学会等名 国際社会性昆虫学会日本地区会 (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 中井貴生, 乾陽子, 時田恵一郎
2. 発表標題 アリーアブラムシ系の個体群ダイナミクスについて
3. 学会等名 日本生態学会第67回全国大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 大谷郁生・乾陽子・上田昇平
2. 発表標題 大阪府能勢町におけるキマダラルリツバメの生息地保全に関する生態学的研究
3. 学会等名 関西自然保護機構2019
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 李 俊男・乾 陽子・上田 昇平
2. 発表標題 ゴマシジミ幼虫と寄主アリの体表炭化水素の類似性
3. 学会等名 応用動物昆虫学会
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究協力者	市岡 孝朗 (Itioka Takao)		
連携研究者	上田 昇平 (Ueda Shouhei) (30553028)	大阪公立大学・大学院農学研究科・准教授 (24405)	
連携研究者	清水 加耶 (Shimizu-kaya Usun) (20755681)	島根大学・学術研究院環境システム科学系・助教 (15201)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------