

図・本館

アミアリアの社会構造に関する研究

辻 瑞樹

名古屋大学農学部害虫学教室

名古屋大学図書	
和	1030347

報告番号	甲第	2164号
------	----	-------

## 序論

アリは1つの科アリ科に属し未記載種も含めれば世界に10000種以上いるとされるが、その自然生態系に占める役割が大きいであろうことは、それらの個体数の豊富さ、種の多様性から想像されることである。この直感は近代の生産生態学の研究結果と矛盾しない (Lamotte, 1947; Fittkau & Klinge 1973; Pisarski, 1978; Sudd & Franks, 1987)。それらは熱帯から温帯にかけて、地上における主要な分解者、捕食者等の地位を占めると同時に、人類の農耕や生活に対しても、(1) 広食性捕食者として害虫の増殖を抑制する能力を持つものとして (たとえば、中国では、ツムギアリ *Oecophylla smaragdina* のどん欲な捕食力に注目し、3世紀以来天敵としてその巣が販売されていた = 世界初の生物的防除, Konishi & Itô, 1973)、(2) 農作物の害虫として (たとえば中、南米のハキリアリ属 *Atta*)、あるいは(3) 人に傷や不快感を与える害虫として (例; *Solenopsis* や *Monomorium*) 深くかかわってきた。

アリが自然界においてこれほど繁栄に成功した理由が何であるかは生物学上興味ある問題である。アリを他の単独性昆虫 (solitary insects) と第一に区別できる点は、それらが個体同士密接に関係する社会集団 (コロニー) を持つ点にある。Wheeler (1910) は、アリ、シロアリなどのいわゆる社会性昆虫を称して "超個体、superorganism" と呼んだ。Oster & Wilson (1978) は、同一の行為をコロニー内部の複数の個体が行うこと (parallel operation) が労働効率を高め、これがアリ類の成功の原因であると述べている。つまりところ成功の原因はアリが社会性を獲得した点にあると考えられる。したがって、アリの繁栄の理由を解明するためには、なぜ社会性が進化したのかという問題に係わらざるをえない。

昆虫における社会性 (以後、真社会性, eusociality という) の進化は、Darwin (1856) 以来の近代進化生物学に頻りに話題を提起し続けて来た。まず、昆虫学者が一般に認める真社会性の定義を次にあげよう。真社会性とは次の3つ性質を同時に持つこととされる (Michener, 1969 - Wilson, 1975から間接引用)。

- 1) 同種の複数個体が育仔のため協同する。
- 2) 生殖上の分業があり、多少とも不妊の個体が、妊性をもつ同巢の他個体のために働く。
- 3) 少なくとも2世代、コロニー維持のための仕事をする能力のある発育段階の個体

が共存する。

このうち2)の、他個体の繁殖を助ける多少とも不妊の個体は、働きアリまたは働きバチとよばれ(以後一括してワーカー(worker)と呼ぶ)、膜翅目ではワーカーはすべてメスである。この2番目の属性(利他性; 自分自身の子供を少ししか残さない性質、アリではこれが極端になっており、ワーカーが完全に不妊である種も少なくない)がなぜ進化したのかは、Darwin(1859)自身が自分の自然選択理論でうまく説明できないと認めた問題であった。

Hamilton(1964)が集団遺伝学的な見地から、利他性の進化を説明する学説(Maynard Smith(1964)は、これを血縁選択説 kin selection theory と命名した)を発表して以来、類似の様々な数理進化モデルが提案されている(Charnov, 1977; Kasuya, 1982; Michod, 1982)。現在の行動生態学、社会生物学と呼ばれる分野において強く要請されるのは、自然の生物で、それらのモデルが前提とする仮定が妥当であるかどうかを検証する実証的研究である。これらは現在、理論に比べ不足している。無論、個々の数理モデルにより抽象化された仮定やパラメータ(適応度、血縁度など)の検証と同様に、生物学者にとっては、その仮定が成立あるいは不成立に至った個々の生物の持つ具体的条件(環境、系統発生等)の解明も重要である。ここで必要とされるのは比較生態学、比較行動学的研究である。

アリは種数、個体数において社会性昆虫のなかで最大のグループを形成するにもかかわらず、真社会性を進化させた初期条件に関する比較生態学的な研究が困難であるとされている。それは、二次的にワーカーを失った社会寄生種(Teleutomyrmex 属など。Kutter, 1969)を除き、知られる限り最も祖先的な属である化石属アケボノアリ Sphecomyrma に至るまですべてが発達した真社会性であり、ハナバチやカリバチの様に近縁種内に社会性進化の萌芽段階を示すと考えられる現存種が存在しないためである(Wilson, 1971; 増子, 1986)。しかしここで注意が必要なのは、一般に社会進化モデルはむしろ社会性の維持に関して効力を発揮する点である。たとえば Hamilton(1964)の法則を実在の生物に適用した場合、 $br - c > 0$  ならば当該の形質は広がり得る — 定着し得ると結論され、また  $br - c < 0$  ならばこの形質は、頻度を減らすであろう — 定着し得ないと考えられる[ここで、 $c$  とは個体がある形質を発現したために自らの適応度が減少したその量、 $b$  はその形質発現の影響により他個体の適応度の増加した量の合計、 $r$  は形質を発現した個体を基点にしたその形質の影響を受け

た個体への平均血縁度]。Hölldobler & Wilson(1977)は、アリは全体的に見て単女王制に進化しつつあると述べているが、自然選択論によれば条件次第で利他性の方向へも利己性の方へも進化しえるはずである。Crozier(1982)はアリの社会構造にはまだよく知られていない多方向の進化過程が存在したのではないかと述べている。たとえば、すべて真社会性であるアリにも、社会形態には多女王制や、ワーカー繁殖等の多様性の存在が、個々の系統群の近縁種間あるいは時として同種内でも多く知られている。現実存在するこの多様性(つまり利他性のレベルの差異)は、行動生態学、比較生態学の研究対象となり得る。

本研究の対象としたアミメアリ、Pristomyrmex pungens (膜翅目、アリ科、フタフシアリ亜科)は、アリの中では高等な分類群に属するとされる(寺西, 1929; Taylor, 1965; 1968)。本種は西日本では最普通種のひとつで、国外でも台湾、中国、朝鮮半島などに分布する(寺山, 1985)。本種には形態学的に定義された女王(羽化時に翅を持つ点でワーカーと外部形態が区別でき繁殖を行うカスト)が見付かっておらず、さらにオスさえ滅多に発見されない(最普通種でありながら、オスが観察されたのは歴史上わずかに6例[6コロニー]; Itow et al. [1984] 水谷[私信] 山内[私信] 辻[未発表]である)。かわりにワーカーが産雌性単為生殖(thelytoky)でワーカーを産む(Mizutani, 1980; 小野, 1983; Itow et al., 1984)。アリは最も原始的な属[Myrmecia, Amblyoponeなど]の殆どの種でもワーカーと形態的にはっきり区別できる女王を持つし(Wilson, 1971)、アミメアリ属 Pristomyrmex の他種では女王が存在する(Taylor, 1965)ので、本種が女王を欠いたのは、アリの系統発生から考えて二次的形質(つまり系統発生的に一度女王が出現してから再び消失した)と考えられる。本種でなぜ女王が消失したのか、本種のワーカーの間にも生殖的分業が存在するかどうかは、社会性の維持機構を考える上で興味深い問題である。しかも本種の野外における生活史や社会構造には未知の部分が多い。本研究はその記載を主目的とし、さらにこのような社会形態が進化した要因、ならびにこの社会構造の特性がもたらす進化生態学的な問題点を議論する。

## 第1章 コロニー間の関係（他コロニーメンバーの識別）

### 緒言

社会性昆虫におけるコロニーとは、他コロニーに対して独立的な繁殖ユニットとしての同種個体の集団であり、自然選択上の1単位として機能していると考えられる（Oster & Wilson, 1978）。通常同種の異なるコロニーに属する個体間では、個体あるいはコロニーの所属の識別に基づいた排他性、攻撃性が見られる。

しかし、アリの隣接する巣間の関係から見た個体群構造には、大別して2つの型があり、それはコロニー内の女王数と密接に関連している（Hölldobler & Wilson, 1977）。第1は、1つまたは少数の巣が（本論においては巣を「隠れ場所、子育ての場所として成虫が集合している物理的空間」と定義する）独立的な繁殖ユニット、つまりコロニーとして機能し、コロニー間の個体の移動が制限されているタイプで、これは多くの単女王制のアリに一般的な形態である。第2は、ある種の多女王制のアリ；例えば *Pseudomyrmex venefica* (Janzen, 1973), *Formica yessensis* (Higashi & Yamauchi, 1979) などに見られる形態で、巣間の個体移動が識別、攻撃等によって制限されず、個体群内に独立的な繁殖ユニットとしての複数のコロニーが見出されない例で、いかえれば、個体群（たとえばある林の中の全個体）がひとつの supercolony を形成していると考えられるケースである。

女王自体が存在しないアミメアリの個体群が、上のどちらのタイプに属すかは、自然選択の単位を考える上で興味深い。アミメアリが他種のアリに対して、餌場で攻撃、防衛行動を示すことは、森下（1939a, b）の報告がある。しかし、同種の他の巣から来たアリに対して識別／攻撃を行うかどうかはまだ知られていない。それを野外で実験的に調査した。

### おもな調査地の概要

#### 1. 名古屋大学構内（以後「名大」と記す、図1-1a）

名古屋市千種区不老町、名古屋大学農学部の実験圃場である。周囲を主にブナ科の *Quercus* 属のコナラ *Q. serrata*、クヌギ *Q. acutissima*、アラカシ *Q. glauca* などを中心とする二次林に囲まれた敷地内に、桑園、畑地、荒地等が温室などの建築物や

a)



b)



図1-1 調査地。a は名大、b は八事。

道路によりパッチ状に分断されて存在する。畑地や建築物の周辺には、アブラムシの繁殖する草本植物ヨモギ *Artemisia vulgaris*、ギシギシ *Rumex japonicus* 等が繁茂し、アミメアリの巣場所となる廃棄された材木、植木鉢、ビニールの切れ端などが散在するが、不定期に草刈りや農薬類の散布を受けることがある。

## 2. 八事 (図1-1b)

名古屋市天白区八事裏山にある池の周囲に広がるコナラ、アラカシを中心とする二次林である。この調査地は名大に比較して、人の出入りが少ない。地表はほぼ一様に落葉等の堆積物で覆われており、ところどころパッチ状にササ類が自生する。少なくとも調査開始の3年以上前に多数の樹木が伐採され放置されているので、アミメアリの巣場所となる朽木、倒木、切り株が多数存在する。また、その伐採のため日中は隣接する他の森林内ほど暗くない。地表には岩石はほとんど見当たらない。なお、これらの調査地は以下の章でも共通する。

## 材料と方法

### 1. 同種他コロニーの個体に対する攻撃性の有無について

1984年の6月30日から7月5日にかけてと、1985年7月1日から7月9日にかけて、名大構内に自生するヨモギの株上でクワヤマヒゲナガアブラムシ *Metopeurum kuwayamai* の出す甘露を採餌するアミメアリの集団に、同種他コロニーおよび自コロニーに属すると思われる個体を1匹ずつ人為的に侵入させて、その後の経過を観察、記録した。ただし、この実験を行うためには事前に、接触させる個体が同一コロニーに属するか否かの判定が必要である。ここでは、(1) 出入りする巣が別々の空間的に離れた場所にある、(2) そして、その巣同士は蟻道で繋がっていない、の2点をコロニーが異なることの判定基準とした。

侵入される側(以後オーナーと呼ぶ)として用いられたコロニーは、1984年は MA-01、85年は MA-12、MC-11 というコロニーである(表1-2)。84年と85年では結果に記した理由により実験方法が異なる。84年の実験では、侵入させた個体(以後イントルーダーと呼ぶ)は、名大および八事で採集(地上あるいは植物上を行列をなして歩行していたものを振り落すか、吸虫管で吸ってプラスチック容器に収容した、ただし MB-01 と MA-02 以外はオーナーの MA-01 同様全てヨモギ上でアブラムシの甘露を採餌していた)したものに室内で白色の油性塗料(サクラペイントマーカー)で腹

部背面にマークして、採集後1日経ってから使用した。アリは使用するまで 25°Cの室内にそのまま保管した。保存中は蒸留水で湿らせた脱脂綿以外は何も与えなかった。侵入させるヨモギは、株上に常時約30匹以上のオーナーが見られたものを選んで使用した（オーナーのアリが少なすぎると、イントルーダーがオーナーに出会う前に株を歩き降りてしまう）。導入はプラスチック容器からヨモギの株の最上部へと1匹ずつ、ピンセットと面相筆を用いて移すという方法で行った。85年の実験では、植物の葉上を歩行（MA-08 はサルスベリ、それ以外はオーナーも含めて全てヨモギ）している個体をピンセットで軽く葉を突いて調査用紙上に振り落とし、紙上をアリが歩行している間に、実験者は調査用紙を持ってオーナーの所へ移り、調査用紙をヨモギの株の上部に接触させてアリの自力で株へと移動させた。（従って84年の実験で行ったようなピンセットなどによるアリの身体ハンドリングは極力避けられた。）84年の対照実験以外は各組み合わせについて約10回または20回繰り返し、記録は、オーナーとの最初の接触後、84年の場合は5分間、85年の場合は10分間の双方の行動を記録した。なお、侵入させたアリの身体に手で直接触れるのは避け、ピンセットや面相筆は中性洗剤とアセトンで洗浄したものを用い、プラスチックケースも洗剤とエタノールで洗浄して、できる限り清潔を保った。

## 2. 他コロニーの個体の侵入に対する防衛範囲

アミメアリは、巣と餌場の上に持続性の長い蟻道（trunk trail）を作って、採餌を行う。Oster & Wilson (1978)の分類に従えば、'Type III foraging'を行う種である。1の実験でアミメアリの異なるコロニー間に敵対性が認められた場合は、同種他コロニーの個体の侵入に対して防衛が行われる空間的な範囲がどう分布しているかを調査した。1984年6月23日に、1で行ったのと同様の同種他コロニー個体の接触実験を1で調べた餌場以外の巣の周辺においても行った。オーナーとして用いたコロニーは名大のMA-01、イントルーダーは名古屋市天白区内で採集したTF-01である。侵入させた場所は、MA-01コロニーの A: 餌場であるヨモギの株上、B: 蟻道上（巣の入口付近も含む）C: 餌場と蟻道以外のコロニーの周辺部、の3つに分けて調べた（図1-3）。

## 3. 自然条件下におけるアミメアリ同士の闘争の直接観察

自然条件下で実際にアミメアリ同士が闘争を行うことがあるかどうかを、名大、八事の両調査地で随時観察した。

## 結果

### 1. 餌場へ自・他コロニーの個体を侵入させた時に起こる一連の行動

アブラムシが存在するヨモギの茎に同種個体を侵入させた時に起こる個体間の干渉を分類すると図1-2の様になる。各分類の様相を実例をまじえて記述すると、オーナーの攻撃が見かけ上最も激しかった(5)では、まずイントルーダーがアブラムシのコロニーに接近する。すると、摂食あるいは歩行中のオーナー個体がイントルーダーに向けて走り寄り、イントルーダーの頭部、触角、胸部、脚などを大腮で噛み、捕まえる；ここで、殆どは続いて他の複数のオーナー個体が攻撃に加わる。大腮で噛む攻撃が主だが、噛むと同時に尾端の針をイントルーダーに向け攻撃する個体もある。これに対するイントルーダーの反応はまちまちで、オーナー個体の攻撃を受けると、逃走するもの、捕まると尾端の針を敵に向けて反撃するもの、目立った反撃はせずに自らの尾端に口部を近づけて、自己グルーミング的な行動をとるもの（成虫運搬 adult transport に伴う運ばれる個体の服従行動 [Wilson, 1971] を思わせる、ただしこの現象は84年の実験方法の時のみ見られた。）、あるいはそのまま静止するものなどがある。いずれにせよ、最後にはイントルーダーは仮死様に不活化され、ちょうど自コロニーの個体の死体を巢の清浄のために運び出す時のような形で、オーナー個体によって株の下方へ蟻道にそって運搬されてゆく。(4)は、イントルーダーがオーナーに噛まれるまでの経過は(5)と同じであるが、その後イントルーダーは単独で、時に攻撃中のオーナーと共に、株から落下してしまう点が(5)と異なる。(4')は、イントルーダーがオーナーに追走されるとすぐ落下してしまった例である。(5)の様に、闘争が激化する事例がある反面、(3)では1匹または複数のオーナー個体に少なくとも1度は噛まれるが、後に攻撃が緩められ、オーナーからイントルーダーへのグルーミングとなってしまう例も見られた(ただし、オーナーと同じコロニーの個体を侵入させた対照実験時のみに見られた)。(2)は接触後オーナーからイントルーダーへのグルーミングが行われた例。(1)は、2個体間に触角の接触が見られるだけで、オーナー個体同士が株上で行っている行動と差が見られない事例である。観察時間は各イントルーダーにつき85年は10分、84年は5分間だったが、殆どの場合この時間(84年で5分間、85年で10分間)内に決着がつき(1)から(5)に分類できた。

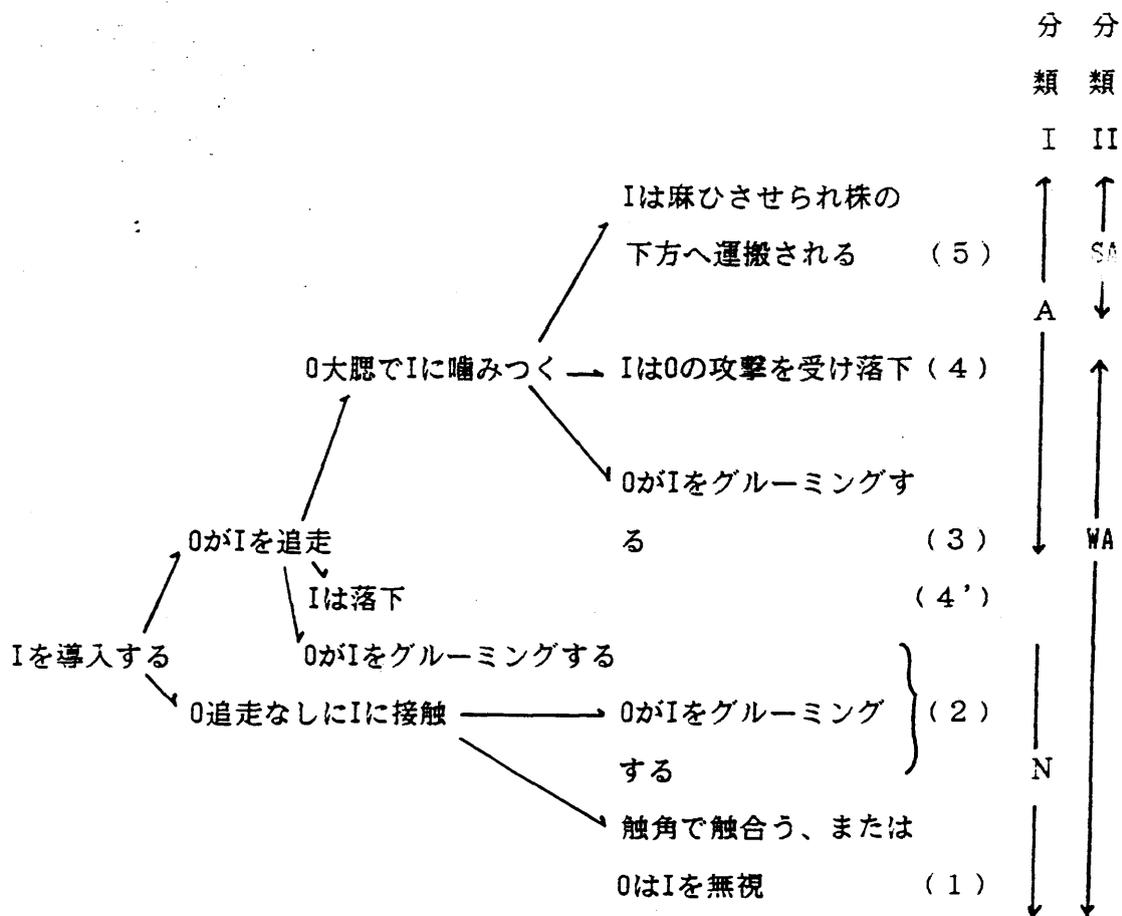


図1-2 同種個体の餌場への侵入に対するオーナーの反応の分類。

I はイントルーダー、0 はオーナーの略号。右に付した番号の大きいものほど、オーナーの攻撃が激しいことを意味する。(4')はオーナーとイントルーダーの間に一度も接触がなかったため、表1-2と表1-3には使用しなかった。右端のA、N、SA、WAは表1-2と1-3にも記した。

## 2. マーキングの影響

行動に対するマーキングの影響を表1-1に示す。これに見られる様に自・他コロニーの個体にマークを施した場合、その行動はマーキングしない時と有意差はなかった。

## 3. 異なる侵入者に対する反応の比較

オーナーの自コロニーの個体の侵入に際しての反応と、他コロニー個体の侵入の反応とを比較した(表1-2)。統計的検定のため、結果は2つの方法で再分類した。表1-2の結果からも分かるように、自コロニーの個体に対する場合と他コロニーの個体に対する場合とでは、反応に有意な差が見られた。すなわち、自コロニー個体に対してはあまり敵対的の反応を示さないのに対して、他コロニー個体に対しては激しく攻撃するのが観察された。ただしここで問題となったのは、84年の実験時(表1-1a)に、対照区においてもオーナーの攻撃(つまり自コロニーの個体に対する)がしばしば見られた事である。これは、採集および実験操作時に生じたアリの身体の汚染によるものと考えられるが、しかしこの場合でも、他コロニー個体を侵入させた時とは、その後のオーナーの反応に明瞭な差がみられる。侵入者が自コロニー個体の場合、多くは攻撃から途中でグルーミングに変るのに対して、侵入者が他コロニーの場合は、攻撃はいつもエスカレートする。

対照区で見られたオーナーによる攻撃が、操作時の汚染によるものであるとの懸念があったため、85年には「材料と方法」で記したように、操作をより単純化した実験を行った。結果は表1-2b,cに示す通りで、この場合対照区ではオーナーによる攻撃は全く見られず、自他コロニーの侵入者に対する反応の差はより明確になった。さらに、85年の実験の場合、攻撃を受けたイントルーダーが抵抗する時間が84年に比べて長い様であった(そのため85年は10分間観察になった、ちなみに84年は5分間)。室内で採集後1日置くことがイントルーダーの行動にも影響を与えていたのかもしれない。ここで、MB-12にMB-08からの個体を侵入させた時に全く攻撃が見られない、という他の実験と反する例が見られる。MB-08とMB-12の巣は約10m離れて存在し、蟻道で2巣が繋がっていなかった事から、ここでは別のコロニーとして扱ったが、この2コロニーは近い過去に同一のコロニーから分巢したものであったかも知れない。

## 4. 他コロニーの個体の侵入に対する防衛範囲

ヨモギの株上(餌場、図1-3のA)で見られたのと同様の防衛行動が巣から餌場

表1-1 行動に対するマーキングの影響の検定(1984年)

導入した個体の属していた コロニー*	マークの有無	反応の分類**	
		WA=(1)+(2)+(3)+(4)	SA=(5)
MA-01 (対照)	+	9	2 a
MA-01 (対照)	-	9	0 a
MB-01	+	2	8 b
MS-01	-	0	10 b

\* オーナーはMA-01。

\*\* 異なる記号(a, b)間でオーナーの反応にFisherの正確確率検定で有意な差( $P < 0.05$ )があることを示す。WA、SAは図1-2参照。

表1-2 自・他コロニーの個体の侵入に対するオーナーの反応の差

イントルダ ー のコロニー	反応の始めの分類**					分類I***		分類II***	
	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	N	A	WA	SA
a) 1984年6-7月 (オーナーコロニーは、MA-01)									
MA-01*	4	6	23	4	2	10	29 c	37	2 a
MA-02	0	0	0	1	9	0	10 c	1	9 b
MB-01	0	0	0	2	8	0	10 c	2	8 b
MB-02	0	0	0	0	10	0	10 c	0	10 b
MB-03	0	0	0	2	8	0	10 c	2	8 b
Y-1	0	0	0	0	10	0	10 c	0	10 b
Y-2	0	0	0	3	7	0	10 c	3	7 b
b) 1987年7月 (オーナーコロニーは、MA-12)									
MA-12*	10	0	0	0	0	10	0 a	10	0 c
MA-08	10	0	0	0	0	10	0 a	10	0 c
MA-19	0	0	0	10	0	0	10 b	10	0 c
MC-11*	20	0	0	0	0	20	0 a	20	0 a
MC-12	0	0	0	12	8	0	20 b	12	8 c

\* 対照実験 (導入したのはオーナーコロニーの個体)。

\*\* 反応の始めの分類 (1) ~ (5) は図1-2を参照。

\*\*\* 統計的検定のため、結果を2つの方法で再分類した。分類I:  $N = (1)+(2)$ ,  
 $A = (3)+(4)+(5)$ 。分類II:  $WA = (1)+(2)+(3)+(4)$ ,  $SA=(5)$ 。a,b,cの異なる記号はFisherの正確確率検定で有意な差 (a,b:  $P<0.01$ ) (a,c:  $P<0.05$ )  
 があることを示す。

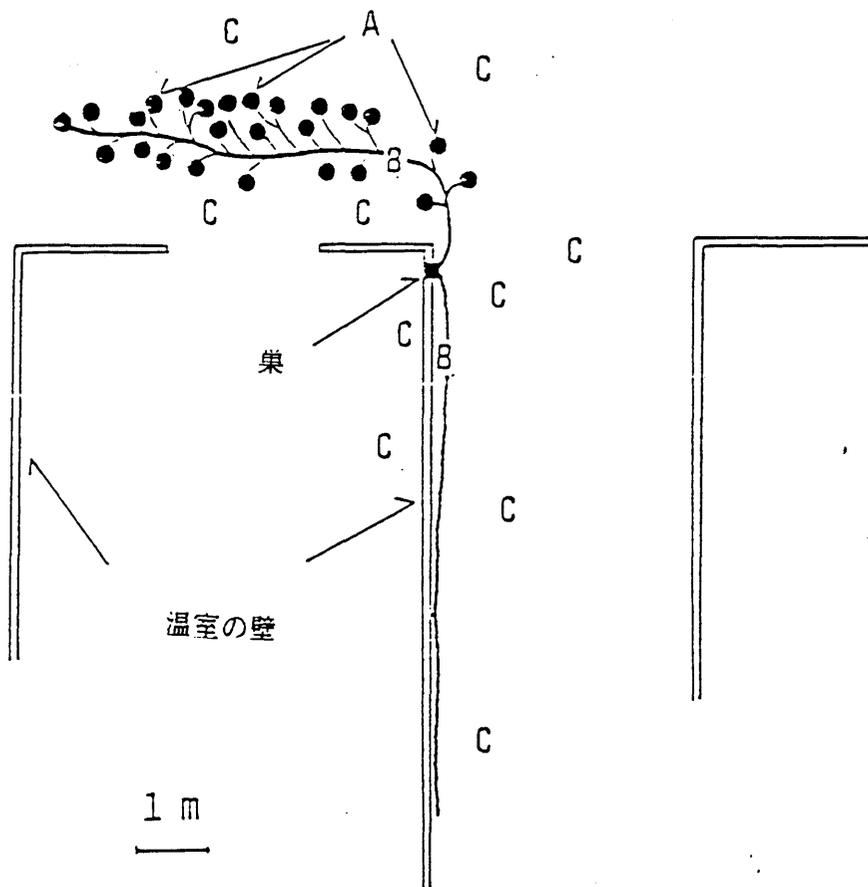


図1-3 アミメアリのコロニー MA-01 の巣とその周辺

A : ワーカーがアブラムシの甘露を採集していたヨモギの株

B : 蟻道 (trail)

C : A, Bの周辺部、スカウトが単独で歩行している。

まで続く蟻道 (trail, 図 1-3 の B) でも観察された。ただし、蟻道上は餌場であるヨモギ株上と異なり、観察者による刺激を受けると容易に四散し、そうなったときには、もはや侵入させた他コロニーのアリに対して攻撃しようとはしなかった。巣と蟻道以外の周辺部 (図 1-3 の C) にも、少数のアリが単独で歩行しているのが観察されたが、餌場や蟻道上に較べて著しく個体密度が低く、他コロニーのアリを歩かせてもなかなか接触することがない。うまく接触したとしても、多くの例では無視し合った。オーナー側に何等かの反応があったとしても、僅かにイントルーダーを追走したのが少数例あっただけである。この結果より、アミメアリの同種他コロニー個体に対する防衛範囲は、巣と餌場および、蟻道で繋がれた細い帯状の範囲 (図 1-3 の A と B) であると考えられる。

#### 5. 自然条件下におけるアミメアリ同士の闘争の直接的観察

自然条件下においてもアミメアリ同士の闘争は複数回観察された。これらの観察例は、アミメアリの餌場や蟻道に他コロニーから来たと思われる個体の単独侵入による 1 対 1 あるいは 1 対複数の闘争 (以後、小闘争) と、異なるコロニーの蟻道が接触したと思われる複数対複数の闘争 (以後、大闘争) にその状況が 2 分される。後者は 4 回観察し、前者は記録したものだけで 3 回ある (表 1-3)。実例を紹介すると、小闘争の例は、1985 年 5 月 4 日 15 時 30 分、名大の MB-08 コロニーが採餌するカラスノエンドウの株へ、下方からアミメアリが 1 匹 (以後、個体 A) 歩行してきた例がある。A は、下降してきた MB-08 の個体 (以後、B) に追われ、噛まれた。15 時 25 分 50 秒には上昇してきた他の MB-08 の個体 (以後、C) がこの争いに加わり、A は、B に頭を、C に腹柄節を噛まれた状態となった。その後 3、4 匹の MB-08 の個体が A の攻撃に加わったが、A と B、C の引っ張り合いの拮抗状態が長時間続き、15 時 56 分 6 秒 A が不活発になったところを C が A を大腮で抱え上げて、下方へ運搬して行った。大闘争の例は、1985 年 8 月 27 日 16 時 20 分、前日まで MB-16 コロニーが集団で採餌していたカイガラムシの 1 種の繁殖するサルスベリの幹 (地上約 1.3 m、直径約 5 cm) に、この日に新しく出現したコロニー MB-25 の個体が大量に侵入しており、サルスベリ上は噛み引っ張り合う拮抗状態の組が 36 組できていた (図 1-4 a)。

では、闘争に破れて運ばれていった個体の運命がどうなるのかという問題がある。そこで、この MB-16 と MB-25 の大闘争中の同日 17 時 10 分から 30 分の間に運搬されて行った 6 匹の個体の行方を追跡した。1 匹は、サルスベリの幹の地上約 20 cm の地点で

表1-3 自然条件下におけるアミメアリ同士の闘争の観察記録

観察日時 年,月,日	調査地	場所および状態	コロニー		対戦状況
			侵入者	なわばり 所有者	
1985,5,4	名大	MA-08のなわばりであるカラ スノエンドウ	不明	MA-08	小闘争
1985,5,13	名大	MB-04の地上に作られた蟻道 上	不明	MB-04	小闘争
1985,7,31	名大	MB-22の地上に作られた蟻道 上	不明	MB-22	小闘争
1985,7,31 ~ 8,2	名大	MR-23とMR-26の蟻道が下水溝 内で接触。	MR-23とMR-26の蟻道 が接触		大闘争
1985,7,31	名大	MC-10のなわばりであるヤマナ ラシの枝上	MC-13	MC-10	大闘争
1985,8,27 ~ 29	名大	MC-16のなわばりであるサルス ベリの枝上	MB-25	MB-16	大闘争
1987,8,8 ~ 10	名大	サルスベリの枝上で2コロニ ーが接触(図1-4)	コロニー記号なし		大闘争

a.)



b.)



図 1-4 野外で自然状態で観察されたアミメアリ同士の闘争（1987年8月8日撮影）。

a: 噛み合いによる拮抗状態。

b: 大闘争の写真。a の様な噛み合いによる拮抗状態の組が少なくとも4組視界に見える。

下へ落された。他の5匹はいづれも、MB-16の巣へ通じる蟻道上を少しの間運搬された後、蟻道からはずれた地点で捨てられた（1987年8月8日の大闘争の際にも5匹の運搬されてゆく敗者の行方を追ったがやはり同様に捨てられた）。運搬されてゆく'敗者'は全てMB-25の個体で、'勝者'（運搬してゆくもの）は全てMB-16の個体の様であった。捨てられた5匹（とその近くに怪我をして転がっていた数匹）を回収したが、全て瀕死の状態で25時間後までに全個体が死亡した。この大闘争は少なくとも8月27日から29日までの3日間同じ場所で続いた。そして、サルスベリの株の下にはアミメアリの死体が無数に散乱していた（死体が闘争場所近くに多数散乱しているという事情は、4回観察された大闘争すべてに共通していた）。これらの結果はすべて、侵入者は巣に運び込まれてそのコロニーの一員となるのではなく、巣の外で遺棄されるだけである事を示している。もし、他コロニーの巣に持込まれても、そのような個体はひどく怪我をしているか、衰弱しているために長生きはしないと思われる。

#### 考察

アミメアリの個体群が、多数の独立的、相互排他的なコロニーによって形成されており、コロニー間の個体移動は殆どか、あるいは全くないであろう事は、本章の観察および実験により示された。この結論は、他章に記した2つの調査結果からも支持される、それは：（1）巣が空間的に一様分布すること（5章：Leving & Traniello (1980)によれば、アリにおける巣の分布の一様性は、おおむね巣 [この場合コロニー] の排他性/テリトリー制で説明できるとしている）。（2）色素マークした個体は時間が経過しても同一巣か、蟻道で繋がった近接巣（多巣状態になったときの同一コロニーの他の巣）でしか発見されないこと（4章）である。[Yamauchi et al.(1987)が多巣性のクロトゲアリ *Polyrhachis dives* で類似の方法を使って個体の巣間移動の検出に成功している。]

本種のコロニーレベルで見られる排他性を、コロニーのテリトリー制と定義してその形態を Leving & Traniello (1981) に従い分類するならば、巣と餌源（持続性のもの [例えば、アブラムシのコロニー]）と非持続性のもの [例えば、昆虫の死体] 両者を含む）と蟻道の防衛域を、同種他コロニーと他種のアリ（6章）に対して防衛する型となる。本種と類似のテリトリー形態を持つアリにはトビイロケアリ *Lasius*

niger, トビイロシワアリ *Tetramorium caespitum* などがある (Brian et al., 1966; Pontin, 1961)。ただし、本種に見られる様なアリの防衛行動をテリトリー制と呼ぶかどうかは研究者のあいだで議論がある (Barouni Urbani, 1979; Jaffe, 私信 など)。

アミメアリの個体群が多数のコロニーにより分割されたものであることが分かったが、この事実は、次の2つの問題を提起する：

(1) コロニー間の敵対性は所属コロニーの識別に基づいていると考えられるが、*Camponotus*属のアリ数種では女王の生産する化学物質で識別しているという報告があり (Carlin & Hölldobler, 1983, 1986)、女王の存在しない本種における識別のメカニズムはどの様なものなのであろうか (5章)。

(2) コロニー間に遺伝分散が存在するか。これがあれば遺伝的に決定された物質を使ってのコロニー識別の可能性があり、またコロニー間の群選択 (血縁選択) による形質の進化のための必要条件となる。本研究で確かめられたコロニー間の個体移動の制限は、少なくとも、一度形成されたコロニー間遺伝分散を維持する機能があると考えられる。水谷 (私信) はアイソザイム分析でコロニー間の遺伝的変異を検出したが、コロニー間遺伝変異の発生 (維持ではなく) のメカニズムは不明である。なぜなら本種のコロニーは分巢によって創巢する (4、5章、Itow et al. (1984)) と考えられるので、近接コロニーは遺伝的に類縁関係がある (つまり過去において同一のコロニーから由来した可能性が高い) と推察される。ただし、このような条件下においてもコロニー間遺伝変異を発生させるメカニズムは少なくとも3つ考えられる。第1は、分巢がコロニー内の個体がランダムに2つ (あるいは複数) のグループに分れることにより為されるならば、分れた2または複数の新コロニー間において、遺伝浮動により淘汰上中立的な遺伝形質変異の蓄積が起こりうるであろうということである。ただし、アミメアリのコロニーの大きさ (平均20,000個体、最大340,000個体、(水谷, 私信)) を考えると相当長い時間が必要とされると想像される。第2は、新コロニーが少数の個体により創設されるなら遺伝子プールからのサンプリングエラー (= founder effect) によっても生じるであろうということである。しかし室内において人為的に設定した小型コロニーは著しい繁殖力の低下を示す (100個体以下では室内の比較的好適な条件下でも殆ど繁殖できなくなる; 辻, 未発表)、小型コロニーが野外で見られない (2章; Itow et al. 1984; 水谷, 私信) ことを考えると、分巢は少なくと

も100以上の個体がもとのコロニーから隔離されることにより起こると考えられ、それゆえサンプリングエラーの可能性は低いと考えられる。最後に、巣分れのときの個体分配がランダムには起こらないならば遺伝変異が生じる、これはヨーロッパミツバチ Apis mellifera で知られている (Getz et al., 1982)。

いずれにせよ、これらの問題を解くためには、将来において、野外における分巢の過程の直接観察、ならびに本種個体群の遺伝構造の調査が必要であろう。

## 第2章 コロニー内部の社会構造

### 緒言

社会性昆虫におけるワーカーの出現の問題は、進化生物学の中でも活発に論争がなされているテーマのひとつである (Hamilton, 1964; Alexander, 1974)。昆虫の中でも最も真社会性の進んだグループのひとつであるアリでは、繁殖者(女王)と非繁殖者(ワーカー)という生殖的分業以外にも、ワーカー個体間に形態や齢の違いに基づいた労働の分化が成立している。Wilson (1971) も言うように、各種様々なその様式の記載的研究だけでも社会性昆虫研究の主要な1分野を形成している。

膜翅目は半倍数性の性決定機構を持つため、繁殖サイクルに単為生殖が組み込まれている。ここで意味する単為生殖とは、減数分裂後の成熟卵細胞が未受精のまま産卵されそれが全てオスになる産雄性単為生殖 (arrhenotoky) である。その他にも未受精卵から倍数のメスが育つ産雌性単為生殖 (thelytoky) も膜翅目で知られている。しかしアリでは一部の種、例えば *Cataglyphis cursor* のワーカーで (Cagniant, 1973) 部分的な産雌性単為生殖は知られているが、一部の単独性ハチで知られる様な完全産雌性単為生殖は知られていない (Wilson, 1971; Crozier, 1975)

本研究の対象であるアミメアリは序論でも触れたように、これまで女王が記載されていないし、オスも滅多に見付からない。

寺西 (1929) は本種のワーカーが産卵する事を確認し、これは産雌性単為生殖によるのではないかと考えた。その後この説は小野 (1983)、Itow et al. (1984) により立証された。さらに、Itow et al. (1984) は、本種の繁殖サイクルは全てワーカーによる単為生殖でなされているのではないかと示唆したが、そう結論するには野外での採集サンプルが不足している。アリでは完全単為生殖の種はまだ知られていないので本種が最初の発見になるかもしれない。

アミメアリのワーカー間の分業について、寺西 (1929) は、「野外で採餌行動に従事していた個体を室内で飼育したら産卵をするものがいた」という1観察例を理由に、ワーカー内部には産卵者/非産卵者という生殖に関する分業は存在しないと述べている。しかし、最近になって Mizutani (1980) は、予備的な行動観察に基づき、アミメアリのワーカーには巣内に留る内役個体と、巣の外へ出て採餌などをする外役個体

があり、産卵者は内役個体の中にいるのではという可能性を示唆した。しかし Itow et al. (1984) も述べている様に、本種の分業に関する定量的記載研究が無いため、これらはすべて仮説の領域を出ていない。

本章では、以下の仮説についての検証を行った。

1. 野外で本当に女王や交尾したワーカーが見付からないか。すなわち、Itow et al. (1984) の仮説「本種はすべてワーカーによる単為生殖で繁殖する」ことの確認。
2. アミメアリのコロニーにおいて、任意の時間断面で、ワーカー内に繁殖に関する分業が成立しているかどうか [すなわち、Mizutani (1980) の予備的観察の定量的確認]。
3. ワーカー内で繁殖以外の労働内容に個体差が見られるか、それは他種の働きアリと兵アリの様に体サイズに依存しているかどうか。

## 材料と方法

### 1. 野外採集

1984年から1985年にかけて、愛知県内の3つの調査地：名大、八事（1章を参照）、および豊田（愛知県豊田市長興寺）でアミメアリのコロニーの採集を行ない、その構成を調査した。本種はコロニーサイズが大きいので、ひとつのコロニー全体を採集してその全個体を調べることは極めて困難である。そこで、コロニーの一部をサンプリングしてそれらの内部、外部形態や行動を調べることにした。サンプリングした幾つかのコロニーでは、採集時に巣の中にいた個体と、巣の外で採集した（すべてその巣につながる蟻道上で採集した、これは他のコロニーから来た個体の混入を防ぐため）個体を分けて実験室に持ち帰り、それらの形態を比較した。

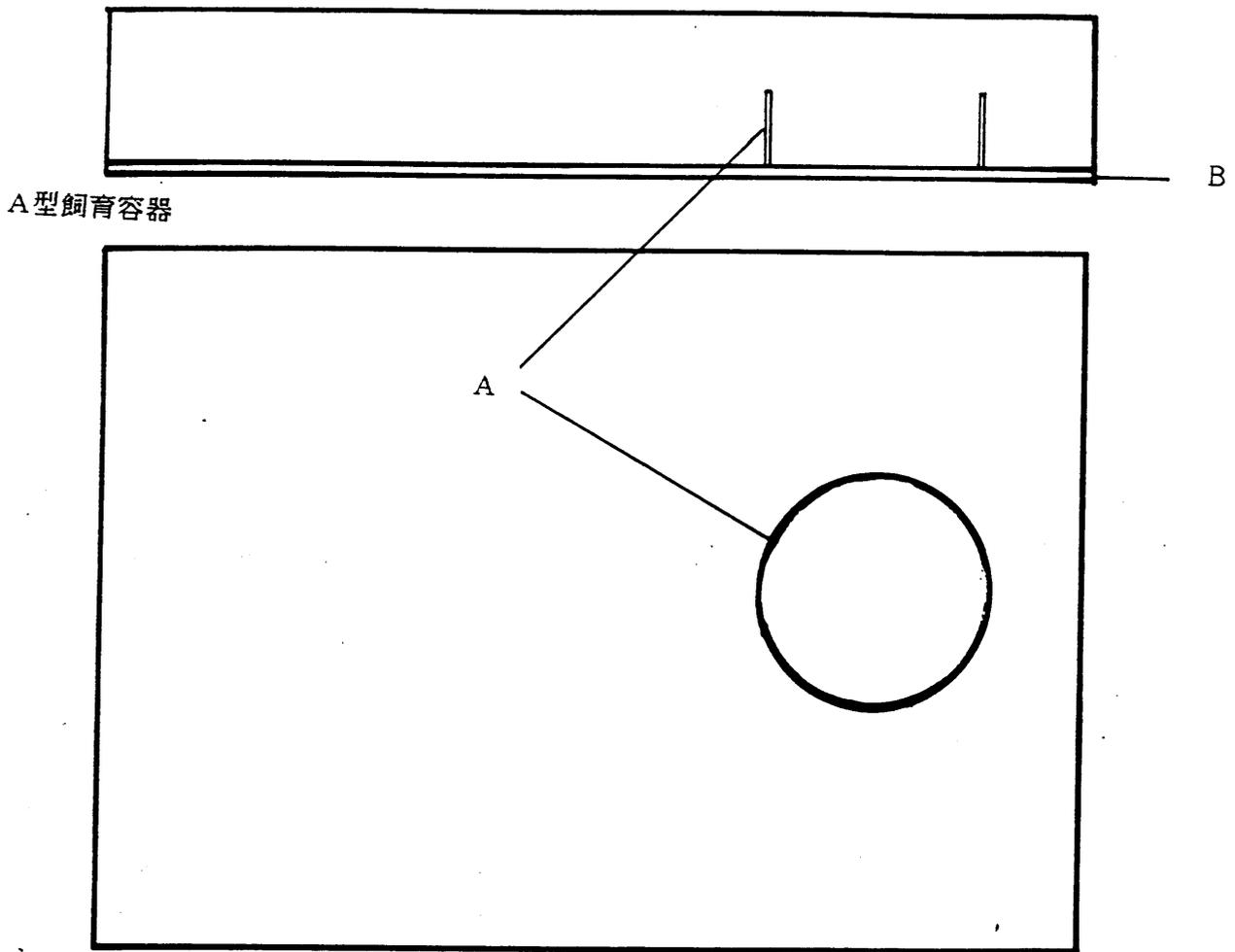
### 2. 体サイズと繁殖的地位の計測

次の3つの形態について測定を行った。すべて60倍の解剖顕微鏡下での計測である。（1）頭幅；複眼を横切った最大幅、複眼も含む。（2）前胸幅；背面から見た前胸部の最大幅。（3）卵巣発達度；アリでは個体毎の産卵数を直接計測することが困難なので、個体のコロニー内での繁殖に関する地位、すなわち個体間に存在する繁殖量の相対的差異を定量化するために、解剖により卵巣の発達の度合いを調べて、そ

れを推定する手法がよく用いられる(例; Ward, 1983; Peeters & Crewe, 1985)。さらにアミメアリでは卵巣小管が各卵巣で1本ずつ計2本しかないため(例外もあるがここでは触れない。本章の結果を見よ)、採集/解剖時の状況により計測値にバリエーションが生じやすい(つまり、いま1個卵を産んだ後か、あるいは産む寸前まで同じ繁殖活性を持ちながら卵巣内部に発見される成熟卵数に差が見られる可能性がある)。そこで、慎重を期して次の4つのパラメータを計測した。(3-1): 卵母細胞の長さの最大値。(3-2): 卵黄が蓄積して不透明色になった卵母細胞の存否[Peeters & Crewe(1985)が用いた尺度]。(3-3): 成熟卵数(長さが0.5mm以上ある卵黄が蓄積して色彩が不透明になった卵母細胞を成熟卵と判断した)。(3-4): 卵巣体積(図2-2。但しこのパラメータは測定に時間がかかるため、室内で行動を観察した個体のみ計測した)。

### 3. 室内における行動観察

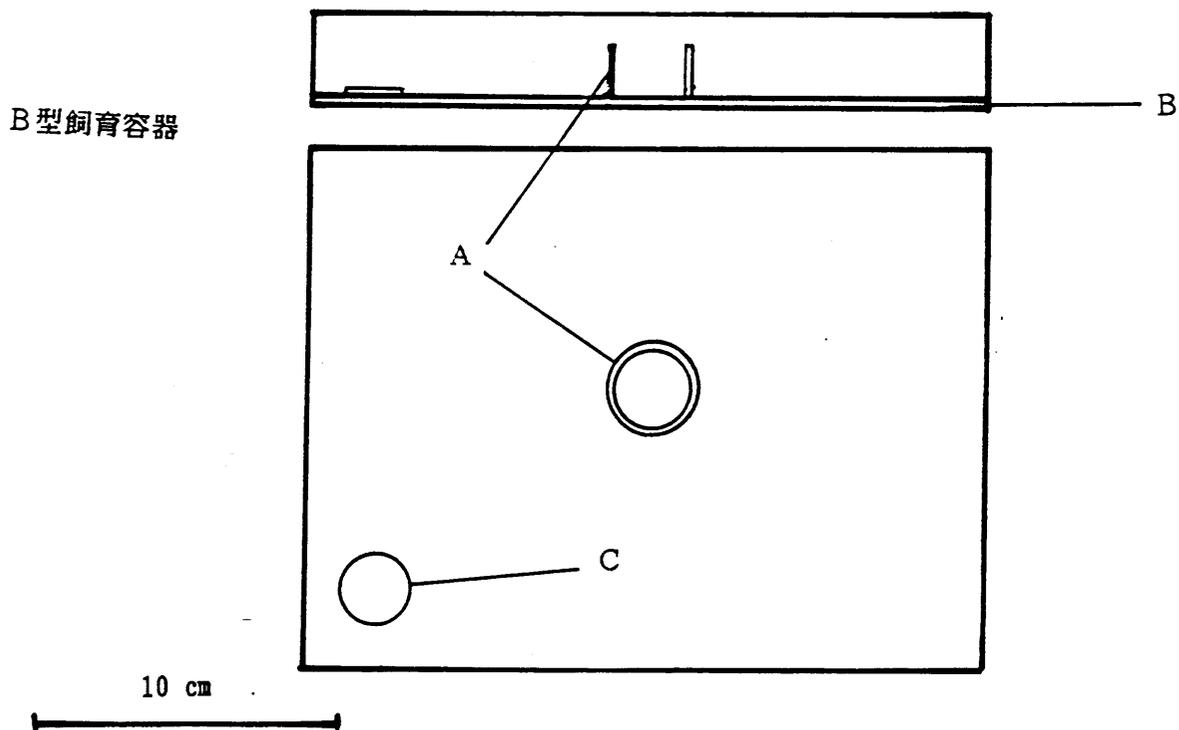
1986年9月23日に名大で採集した1コロニーから、ランダムに抽出した約1000の成虫個体のみで構成される室内小コロニーを設定し、A型の飼育容器(図2-1a)を用い、 $24 \pm 2^{\circ}\text{C}$ 、16L-8Dの実験室でその日より飼育開始した。餌としてピンセットで切断したチャバネゴキブリ *Blattella germanica* の成虫3-5匹と蜂蜜水溶液を適量2日に1回の割合で与えた。飼育開始から80日後に125個体の成虫をランダムに抽出して、胸部、腹柄節、腹部のそれぞれ背面に5色(赤、青、白、黄、緑)のエナメル塗料で個体マーキングを行って元の飼育箱に戻した。そしてマーキングの2日後より、スキャン観察[scanning observation, Altmann(1974):ある時間を皮切りに、標識した全個体について1個体あたり1回の行動の点観察(スキャン)を行う、全個体について一通りのスキャンを終えたら、前のスキャン開始より一定時間後に次のスキャンを始める—この作業を繰り返す]を開始した。スキャンの間隔は最短でも30分とした。7日間で個体当たり80点の行動データが採れた所で観察を終了し(このデータより個体別の各行動への時間配分 time-activity-budgets の推定値が算出される)、マークした個体を全て回収して先に記した外部・内部形態の値を計測した。明らかなマーキングによる悪影響は見られなかった。2匹のマークした個体が観察終了前までに死亡したが、無マークの個体の死亡率とは有意な差は検出されなかった( $P > 0.05$ , フィッシャーの正確確率)。観察は飼育箱内に餌が無いときに行った



A型飼育容器

B

A



B型飼育容器

B

A

C

10 cm

図2-1 飼育容器

各図は対になっている、上は垂直断面、下は水平断面図、すべて同倍率（0.4倍）である。A：栄養用のプラスチック製チューブ。B：3mmの厚の石膏が底面に敷き詰めてある。C：ハチミツ水溶液をこの上に与えるためのプラスチック製皿。どちらも側面には通気孔がある。上面は無色透明のプラスチックである。

(理由は次章の行動の可塑性について触れた箇所を見よ)。

#### 4. 行動と繁殖に関する地位および体サイズの相互関係

繁殖に関する地位の差が行動に表れているかどうかを知るため、2つの方法で分析した。

第一の方法は、階層的群分析 (hierarchical cluster analysis; 奥野ら, 1981) を用いて行動観察を行った個体を、行動パターンの似通ったもの同士にグループ分けし樹形図 (デンドログラム) を作ることから始める; まず、室内コロニーのマーク個体の行動観察結果から個体別の各行動への時間配分表を作る。この各行動への時間配分量をパラメータとし、すべての2個体同士の組合わせで行動への時間配分の全体的類似度を計算する。類似度の示数としてユークリッド距離  $d_{AB}$  を用いた。すなわち、

$$d_{AB}^2 = \sum_{k=1}^p (X_{Ak} - X_{Bk})^2$$

ここで、 $X_{Ak}$ 、 $X_{Bk}$  はそれぞれ個体Aと個体Bのk番目の行動への時間配分である。パラメータは標準化しないまま計算したがその理由は2つある。第1に、各パラメータを平均値=0、標準偏差=1に標準化すると、低頻度でしか観察されない行動への時間配分の変異を過大評価する恐れがある。第2に、各パラメータは時間配分量なので、明らかに独立でない。仮に独立を仮定して標準化すれば時間配分表を作成したときにすでに類似度の差に応じて加重されたパラメータを二重に加重してしまう。すべての個体間で類似度を計算したら、次にWardの継続的計算法 (Ward, 1963) を用いてグループを形成した。Ward法におけるグルーピングの規準は個体間のユークリッド距離のグループ内平方和を最小化することである。形成されたグループ間の距離は Lance & Williams のユークリッド距離の平方  $Dh1^2$  (Wishart, 1969) を用いた。すなわち、グループ f とグループ g が融合されて新しいグループ h ができたとき、h と残りの他のグループ l との距離  $Dh1^2$  は、以下の式で表せる。

$$Dh1^2 = \{1 / (nh + nl)\} \{ (nf + nl)Df1^2 + (ng + nl)Dg1^2 - nl \cdot Dfg^2 \}$$

ここで、f, g, h, l とはグループ (グルーピングの最初の段階では個体) の記号、nf,

$n_l$  はそれぞれ、グループ  $f$  と、グループ  $l$  の構成個体数である。Wishart (1969) は、個体間のユークリッド距離のグループ内平方和の最小化とは  $D_{hl}^2$  の最小化と同一であることを示している (河口, 1978; 奥野ら, 1981)。この手法は、個体を行動の類似性に基づき客観的にグループ分けすることを可能にする。こうして分けたグループ間で体サイズや卵巣発達度を比較した。この方法は行動の個体変異が非連続的に分布する場合に有効性が高い。

第2の方法は、行動の個体変異が連続的に分布する場合を考えて用いられた。まず分散共分散行列に関する主成分分析 (principal component analysis) を用いて多数あった行動レパートリーを少数の主成分スコアへと変換する。そして、抽出されたこれら行動主成分スコアと体サイズや卵巣発達度との間に相関がないかどうかを回帰分析で調べた。なぜ各行動レパートリーとその他の形質の相関を直接見なかったかという理由は2つあげられる。(1) 低頻度でしか観察されなかった行動の個体変異 (これはサンプリング・エラーによるものである可能性が大きい) を過大評価することを防止するため。この過大評価は、主成分を相関行列ではなく分散共分散行列に関して求めること (行動の平均頻度で加重してある意) と、固有値の小さい主成分 (おもにサンプリングエラーに由来する低頻度の行動の変異を説明していると考えられる) を回帰分析から外すことにより避けられる。(2) 行動レパートリー間の相関を取り除くことにより (各主成分は理論上独立である) 回帰分析を行う回数を必要最小限に減らせる。

##### 5. 行動や体サイズからは予期できない分業の可能性の検定

もし、個体間の繁殖活性に差がなく、卵細胞が一定の確率で成熟するなら、解剖時に観察された個体当たりの成熟卵細胞数はポアソン分布で近似できると推定される。もし、一部の個体だけが産卵がしているのなら、分布は集中分布になると考えられる。そこで、実際の成熟卵細胞数の分布がポアソン分布から外れていないかどうかを検定した。

## 結果

### 1. 野外におけるコロニーの構成

調査期間中に41コロニーを採集したが、いかなるサンプルからも翅を落とした女王やオスは発見されなかった。未成熟個体は4月から9月まで見られたが、越冬中のコロニーに未成熟個体は見られなかった。この結果は、本種のコロニーはワーカーとその未成熟個体だけで構成される(寺西,1929; Mizutani,1980; Itow et al.,1984; 水谷,私信)という調査結果とほぼ一致する(ただし Itow et al.は2コロニーから、水谷(私信)は1コロニーからそれぞれ少数のオスを発見している、さらに水谷は稀に越冬中のコロニーから幼虫が見付かることがあると報告している。しかし彼らもこれらは例外的な事例であると認めている)。

野外で採集した個体を解剖した結果、ほとんどのワーカーが2本の卵巢小管(左右の卵巢がそれぞれ1本ずつの卵巢小管を持つ, 図2-2a,b)を持ち受精嚢(spermatoca)は持たなかった、また頭部に単眼も持たなかった。しかし、10コロニーから611個体をとって解剖を行った結果、3コロニーで4本の卵巢小管(図2-2c,d)を持ち体サイズ(頭幅と前胸幅)が明らかに大型の個体が少数見つかった。それら4本卵巢小管を持つ個体のワーカー全個体に対する比率は2.1%であった(4本卵巢小管を持つ個体が存在した3コロニーの平均)。これは、Mizutani(1980)が報告している大型ワーカーと同じものと思われる。さらに1984年5月30日に名大より採集した1コロニーから1個体だけ、頭部に3個の単眼を持ち、4本の卵巢小管を持つ、さらに大型の個体(頭幅0.93 mm)が見つかった。この個体はItow et al.(1984)が時々見つかるかと報告し、寺西(1929)の命名にならって働きアリ型女王(ergatoid queen または ergatogyne)と呼んだものと同じであると思われる。ただし、これらの大型個体を、形態が女王的存在であるという理由で即、働きアリ型女王と呼ぶのには問題があると思われる(詳しくは本章考察を見よ)。

### 2. 巣の中でとったワーカーと巣の外でとったワーカーの形態比較

表2-1に6コロニーについて巣の中でとった個体と巣の外でとった個体の卵巢の状態を比較した。巣の中で採集したワーカーの大半は発達した卵巢(卵黄が蓄積して不透明色になった卵母細胞を持つ)を持ち、しばしば1、2個の成熟卵細胞を持って

a)



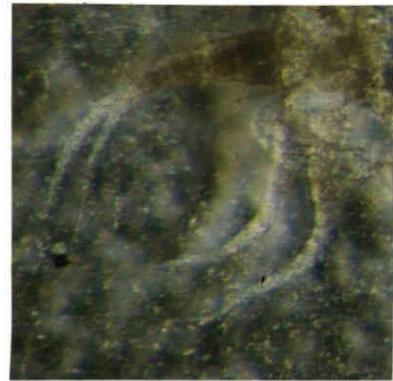
b)



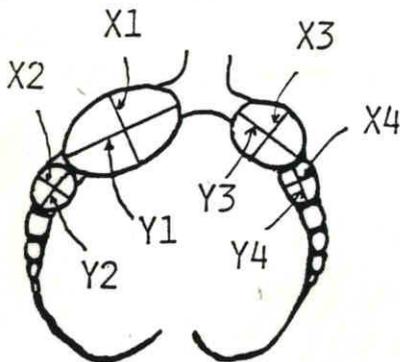
c)



d)



e)



$$\text{卵巣体積} = \frac{\pi}{6} \sum_{i=1}^4 X_i Y_i^2$$

図2-2 卵巣小管の写真(a,b,c,d)、および卵巣体積の計算法(e)。写真はすべて同倍率。卵巣の体積は図に示したように、卵細胞の体積をその幅(x)と長さ(y)から楕円の回転体に近似して求め、各卵巣小管で大きな方から2個の卵細胞の体積を(卵巣小管数2・卵細胞数2=総計4個)合計して求めた。

いた(図2-2a,c)のに対して、巣の外で採集した個体はすべて発達の良い卵巣(卵黄が蓄積して不透明色になった卵母細胞を持たない)を持っており(図2-2b,d)、全く卵細胞のない萎縮した卵巣を持つ個体も少なくなかった。卵巣の体積に関してはどのコロニーでも巣の内・外間で有意差があった(表2-1)。

この結果は Mizutani (1980) が考えた「内役=産卵者、外役=非産卵者」という分業の仮説を支持する結果であるが、巣の中で採れた個体の約10%程度が発達の良い卵巣を持っていた。これが、非繁殖の内役個体(内役個体の中にも繁殖に関する分業の存在する場合)なのか、あるいは、たまたま巣の中にいた外役個体であったのかは次節の室内実験で調べる。

上と同じ野外採集した6コロニーについて巣の中でとった個体と巣の外でとった個体の間で頭幅と前胸幅を比較した結果を表2-2に示す。どちらのサイズについても、巣の中で採った個体の方が巣の外で採った個体にくらべ、分布は重なるものの、わずかなが大きい傾向がみられた(コロニーによっては統計的に5%レベルで有意差があった、表2-2)。この傾向を確かめるため、表2-2の1984年5月30日に名大で採集したコロニーのデータに同日に同コロニーから採集した追加サンプルの測定値を加えて頭幅をもう一度比較した。表2-2でコロニーによって有意差が出たり出なかったりしたのはサンプル数が少なかったためであると考えたからである。結果は図2-3に示した、やはり分布はかなり重なるものの統計的には0.1%レベルで有意差(Mann-WhitneyのU検定)があり、内役個体の方がやや体サイズが大きかった。

### 3. ワーカーの行動レパートリー

観察期間中に24の行動レパートリーが観察された(表2-4, 図2-6)。ただし、本種のワーカーでは異なる観察条件で33の行動レパートリーが観察されている(次章参照、個々の行動レパートリーの内容に関しても次章で改めて記述する)。この実験では、観察はコロニー(飼育容器)内に餌が無く蛹が無い条件下で行った。異なる実験条件と、観察期間が7日と次章で行った実験より短い事が、観察された行動レパートリーの減少をもたらしたと考えられる。

### 4. 行動多型に基づくグループ分け

観察結果から個体別の各行動への時間配分表を作成した(付表1)。サンプル数は

表2-1 巣の中の個体と巣の外にいた個体のあいだの卵巣発達状態の比較。各コロニー毎に検定した。

採集日 と 採集地	巣内 と 巣外 の 区別	サ ン プ ル 数	最大卵母細胞長 平均±標準偏差 (mm)	卵黄が蓄積し 不透明になっ た卵母細胞を 持つ個体の割 合(%)	成熟卵母細胞 を持つ個体の 割合(%)
1984,5,3 名大	内	28	0.342±0.165 **	85.7 **	21.4
	外	21	0.071±0.045	0	0
1985,4,16 名大	内	20	0.301±0.191 **	95.0 **	25.0
	外	14	0.081±0.031	0	0
1985,4,30 名大	内	21	0.464±0.232 **	81.0 **	61.9 **
	外	23	0.087±0.051	0	0
1985,4,30 八事	内	43	0.491±0.166 **	88.4 **	69.8 **
	外	40	0.133±0.106	15.0	2.5
1985,7,30 名大	内	20	0.374±0.131 **	90.0 **	30.0 *
	外	20	0.135±0.062	0	0
1985,9,15 豊田	内	20	0.183±0.105 **	95.0 **	5.0
	外	20	0.073±0.090	0	0

\*および\*\*の付いた数値はそのコロニーの巣内個体と巣外個体に統計学的な有意差あり(\*:0.01<P<0.05、\*\*:P<0.01)。ただし、検定は最大卵細胞長についてはMann-WhitneyのU検定、不透明卵母細胞を持つ個体と成熟卵母細胞を持つ個体の割合についてはFisherの正確確率検定を用いた。

表2-2 巢内でとった個体と巢外でとった個体の体サイズの比較。

採集日 と 採集地	巢内と 巢外の 区別	サン プル 数	頭幅 平均±標準偏差 (mm)	前胸幅 平均±標準偏差 (mm)
1984,5,30 名大	内	28	0.835±0.022	0.517±0.014
	外	21	0.827±0.017	0.517±0.011
1985,4,16 名大	内	20	0.843±0.019	0.523±0.009
	外	14	0.843±0.022	0.525±0.008
1985,4,30 名大	内	21	0.848±0.017 *	0.517±0.015 *
	外	23	0.837±0.021	0.516±0.015
1985,6,15 八事	内	43	0.837±0.013	0.521±0.009 *
	外	40	0.828±0.020	0.514±0.012
1985,7,30 名大	内	20	0.851±0.016 *	0.523±0.011
	外	20	0.844±0.021	0.521±0.013
1985,9,15 豊田	内	20	0.850±0.012 *	0.527±0.006
	外	20	0.840±0.014	0.520±0.009

検定は各コロニー毎に行った (Mann-WhitneyのU検定、\* : 0.01<P<0.05)

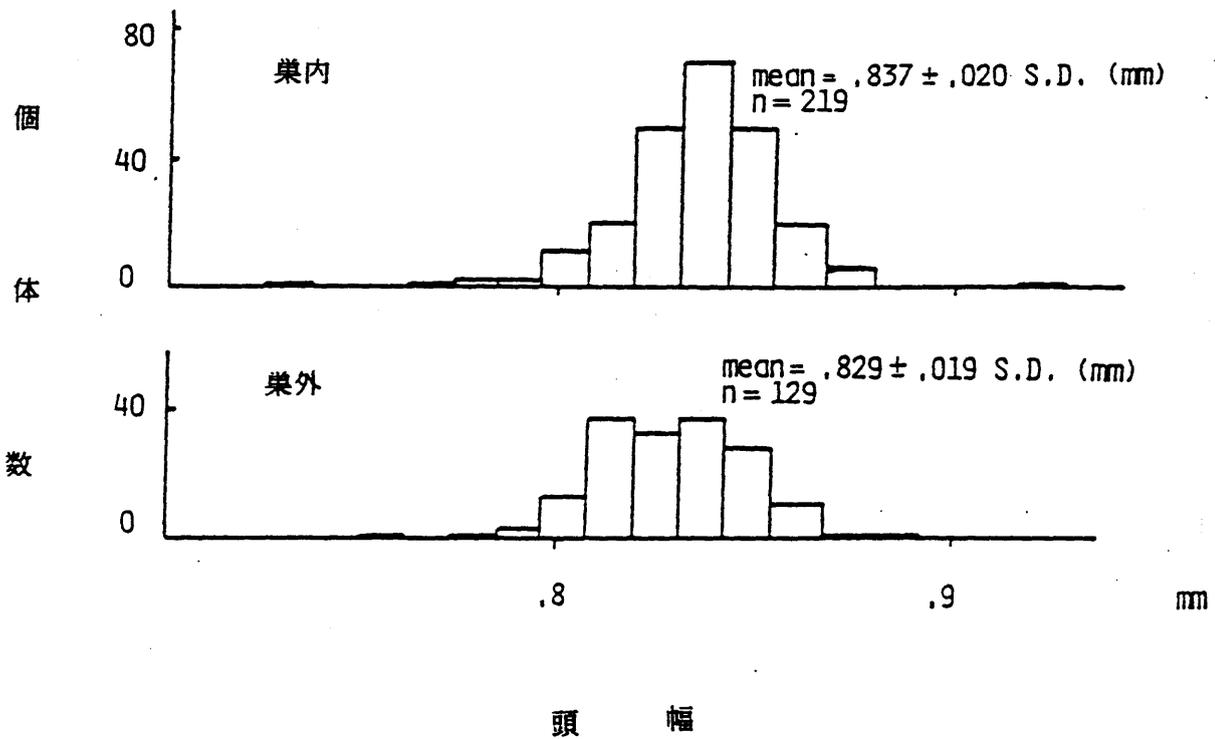


図2-3 巢内および巢外で採集した個体の頭幅のヒストグラム。  
 1984年5月30日、名大で採集。巢内と巢外で中央値に有意差が検出された ( $P < 0.001$ ,  
 Mann-WhitneyのU検定)

マークの脱落、死亡と、解剖の失敗によるサンプルからの除外により125個体から103個体に減少した。この表のデータを用いて時間配分の類似性に基づく階層的群分析を行い、図2-4に示した樹型図が得られた。この樹型図を水平に切る位置を任意に決める事によりグループの数が決る。より下方で切れればより細かくグループ分けされるが、おのずとグループ間の時間配分の差異は不明確になる（群分析一般に関しては、奥野ら，1981を参照；社会性昆虫の行動多型への適用に関しては、Fresneau et al., 1982; Gadagkar and Joshi, 1983, 1984; Corbara et al., 1986）。

樹型図は図2-4に示したとうり3つのレベルで水平に切った。レベル I で、まず内役と外役が分けられる。レベル II では、外役はレベル I のままで（グループ A）、内役はさらに2群に分けられる（グループ B, C）。レベル III では、外役2群（グループ1と2）、内役6群（グループ3から8）の計8群に分割できる。本章の実験の目的は、ワーカー内に確固として存在する労働に関する機能的グループを指摘することではなく、行動と繁殖活性および形態との関係を明らかにすることにあるので、図2-6にレベル III で分けられた3グループの各群内平均時間配分だけを示して、他のレベルでのそれは示さなかった。

##### 5. ワーカーグループ間の繁殖に関する地位の比較

表2-3は群分析により行動の類似性に基づいて分けたグループ間で、卵巣発達度の比較をしたものである。卵巣発達度の示数としては卵巣体積を用いた。表を見ると内役と外役の間には卵巣体積に有意な差 ( $P < 0.1$ 、表2-3a)がある。すなわち外役の卵巣は発達が悪く、20個体中、半数以上の12個体が卵細胞を持たない吸収された卵巣を持っていた。一方、内役はすべて卵巣小管内に卵細胞を持ち、全個体が産卵している様に思われた。内役83個体中、2個体だけがやや発達の悪い卵巣（卵黄が蓄積して不透明色になった卵母細胞を持たない）を持っていた。その2個体は、内役の中でもやや巣の外で活動する頻度が高く、どちらもグループ6に分類された。これらの事実は、野外採集で巣の中で採られた個体の中に10%ほど卵巣の発達の悪い個体が混じっていたが、それらは外役であったことを示唆するものである。

内役の中にさらに細かい生殖に関する分業があり、それが行動と関連があるかどうかを見るため、図2-4でレベル II と IIIで分けた内役のグループ間で卵巣発達度を比較した（表2-3b,c）。しかし、どちらのレベルで分けたグループの間にも有

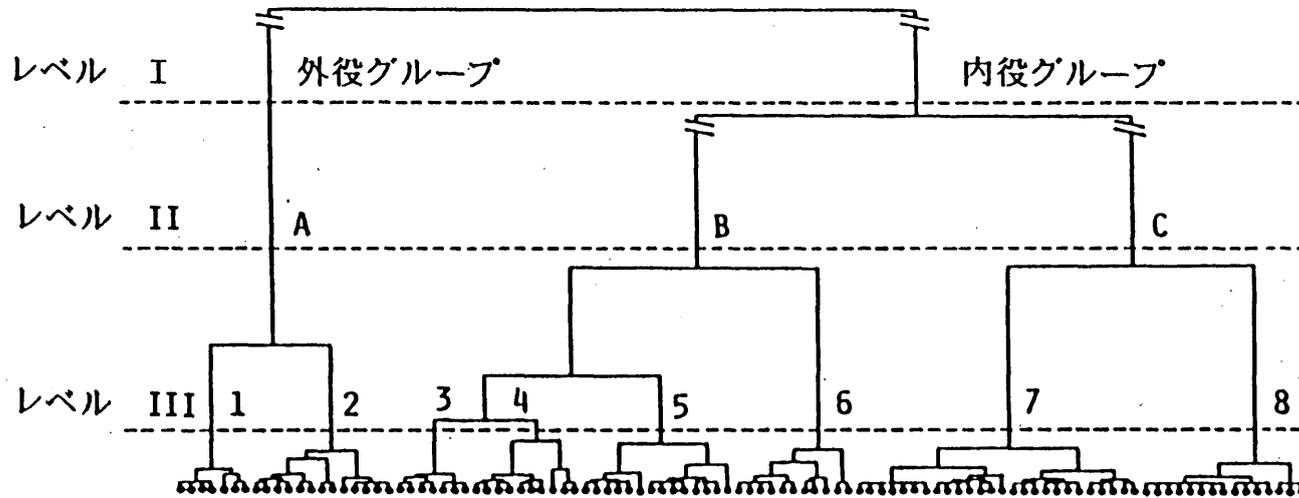


図2-4 階層的クラスター分析のデンドログラム（ユークリッド距離、Ward法）。  
 行動の類似性に基づいたグループ分けを示す。下の黒丸は個体、縦方向の枝はグループ間の類似性を示す距離。

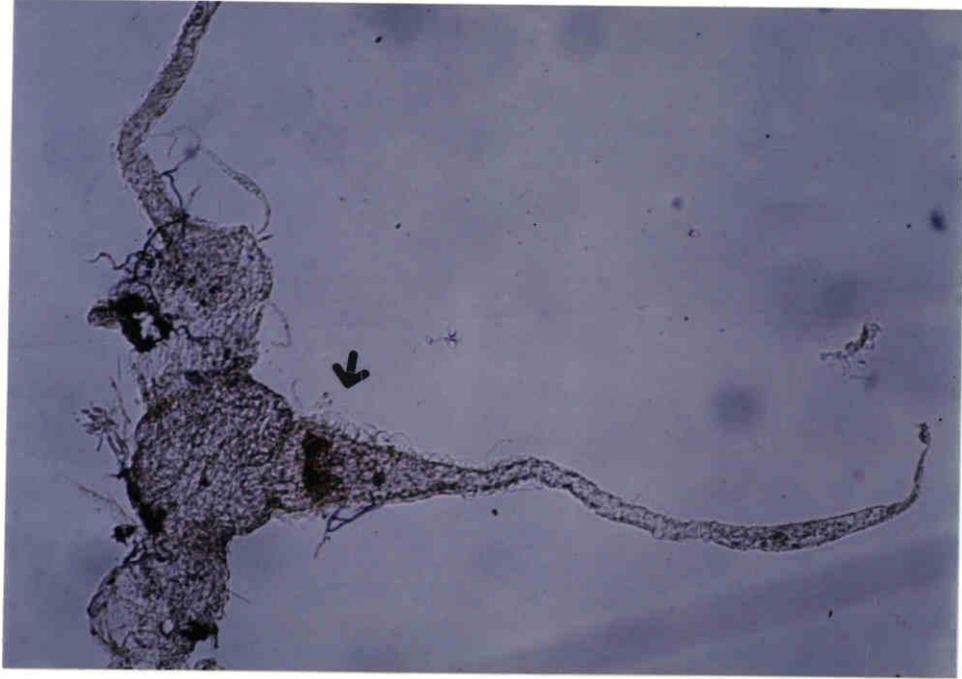


図2-5 外役の卵巣小管に蓄積した黄体（矢印）。

各行動の平均頻度（時間配分）

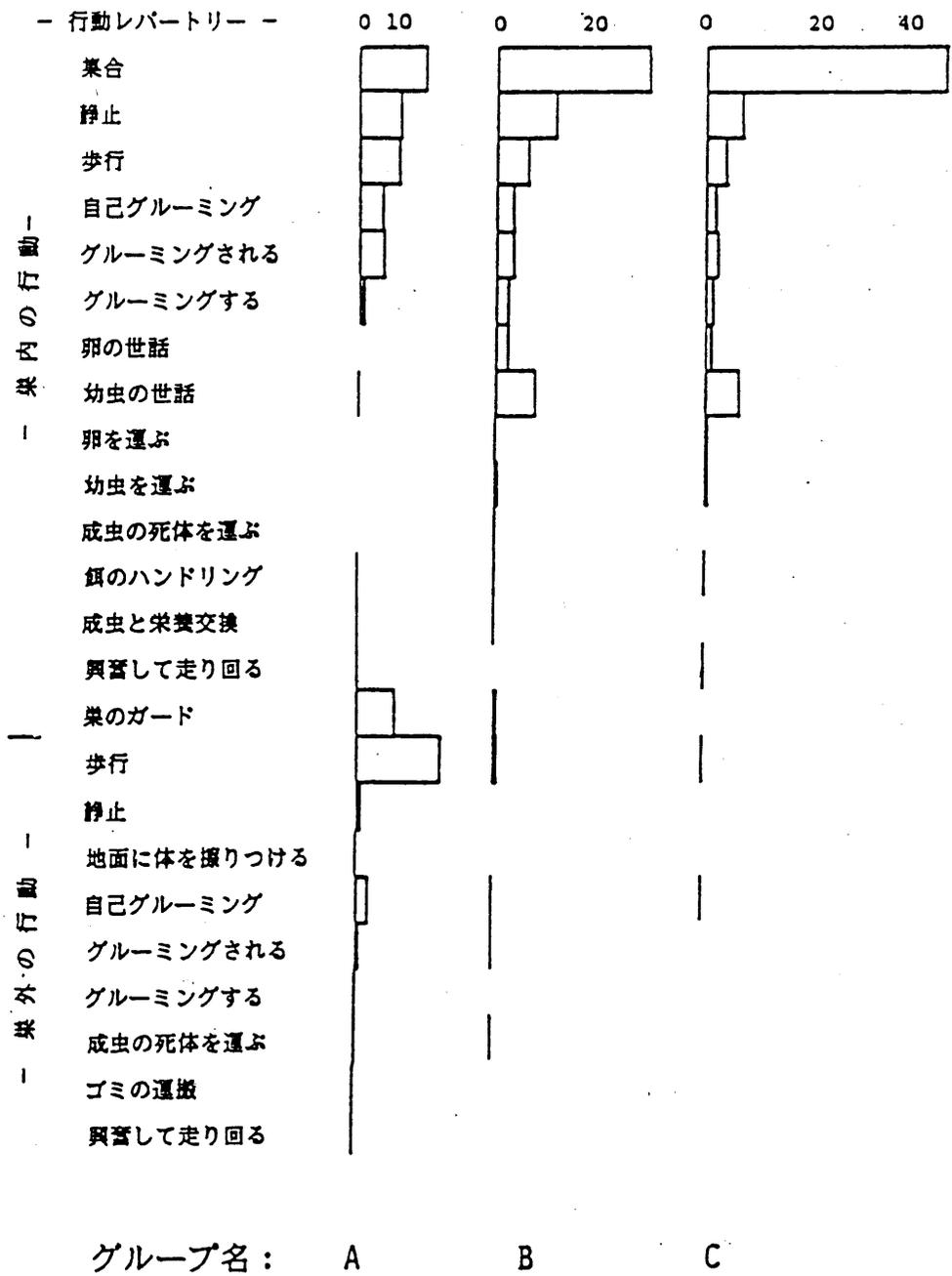


図2-6 クラスタ分析（レベルII）で分けられた3グループの比較。

表2-3 卵巣体積のグループ間比較

グループ	サンプル数	卵巣体積	
		平均	± 標準偏差 (mm <sup>3</sup> )
a) レベル I *			
外役	20	0.0017	± 0.0039
内役	83	0.0223	± 0.0126
b) グループ B と C (レベル II) **			
B	42	0.0217	± 0.0113
C	41	0.0228	± 0.0143
c) グループ 3, 4, 5, 6, 7 および 8 (レベル III) ***			
3	7	0.0211	± 0.0120
4	10	0.0301	± 0.0095
5	14	0.0199	± 0.0093
6	11	0.0168	± 0.0119
7	26	0.0229	± 0.0139
8	15	0.0231	± 0.0146

\* a)  $P < 0.01$ ,  $z = 6.56$ ; Mann-WhitneyのU検定。

\*\* b)  $P > 0.05$ ,  $z = 0.018$ ; Mann-WhitneyのU検定。

\*\*\* c)  $P > 0.05$ ,  $F = 1.35$ , 自由度=5; one-way ANOVA。

意な差は検出されなかった。

上と同じ目的、すなわち行動で識別できる内役個体間の繁殖活性の差異を見るため、まず83個体の内役の個体別時間配分表から行動レパートリーの主成分スコアを算出した(表2-4)。表2-4の累積寄与率とは、第X主成分までで生データの分散の何%までが説明できるかを示す示数である。この場合、第5主成分(Z5)までで生データの分散の95%以上が説明できるため、それ以上の主成分(第6主成分以上)は分析から除外した。因子負荷量とは、その主成分が生データの変数とどれほど強く関係しているかを示す示数である(最大1から最小-1)。この因子負荷量を見ることにより、各主成分の意味を解釈できる。第1主成分(Z1)は、“集合”という行動と強い正の関係を持つ(因子負荷量=.998)以外は、他の殆どの行動と負の関係にあったので、活動性ファクター(activity factor)と名付けた。第2主成分は“幼虫の世話”と強い負の関係(因子負荷量=-.935)を持ち、他の行動とは中立的であったので、反幼虫世話ファクターと名付けた。同様に、第3主成分は“卵の世話”と強い負の関係(因子負荷量=-.937)を持ち、他の行動とは中立的であったので、反卵世話ファクターと名付けた。第4、第5主成分は解釈できる程の特徴は見られなかった。次に、これらの行動特性に関する主成分と卵巣体積の関係を回帰分析したところ(図2-7)。第2と第3主成分には、卵巣体積との間で弱い負( Z 2 : P = .041, r = -.225, Z 3 : P = .046, r = -.220) 有意な(5%レベル)相関が見られた。ただし、さきほど述べたグループ6の11個体をデータから除外すると(これらは、内役から外役への移行期の個体であろうと考えられた)、有意な相関は見られなくなった。これについては考察で述べる。

野外採集されたサンプルからは卵巣内に黄体 corpus lutea [黄体は、輸卵管側の先端に蓄積する黄から褐色の物質で、卵細胞が輸卵管を通過する時に蓄積する、一般に社会性膜翅目では産卵経験が豊富な雌の卵巣に見られる(Billen, 1985)]があるかどうかは確認できなかったが、室内観察した個体を注意深く解剖したところ、黄体が発見された(図2-5)。しかし、どの個体のそれも蓄積は弱かった、したがってこれは生涯産卵数が多くないことを示唆する。注目すべき点は、産卵を行っていないと考えられる外役にも黄体が見つかったことである。どちらかという、内役よりも外役個体の卵巣により強い黄体の蓄積が見られた。

## 6. 体サイズと繁殖に関する地位の関係

表2-4 各行動レパートリーの行動主成分（Z1～Z5）への因子負荷量と、第5主成分までの分散の累積寄与率。

行動レパートリー	主成分とその累積寄与率（%）				
	Z 1 (70.8%)	Z 2 (83.1%)	Z 3 (88.9%)	Z 4 (93.8%)	Z 5 (95.8%)
- 巣内の行動 -					
	因子負荷量				
集合	0.9976	0.0341	0.0323	0.0478	0.0113
静止	-0.7455	0.3532	-0.0756	0.0478	0.0298
歩行	-0.6012	0.4547	0.3492	-0.3825	0.3755
自己グルーミング	-0.6232	0.0294	0.3158	-0.0962	-0.2188
グルーミングされる	-0.5925	-0.1780	0.1305	-0.1382	-0.4138
グルーミングする	-0.3898	0.1337	-0.1231	0.1051	0.3602
卵の世話	0.0535	-0.2086	-0.9367	-0.2342	0.0828
幼虫の世話	-0.2709	-0.9343	-0.1766	-0.1132	0.0655
卵を運ぶ	0.1064	0.1175	-0.3228	-0.0624	-0.0528
幼虫を運ぶ	-0.0629	-0.2359	0.1068	-0.0950	0.1099
成虫の死体を運ぶ	-0.1590	0.1376	0.0276	-0.0257	0.2643
餌のハンドリング	-0.1267	-0.0983	0.0113	0.0372	0.0650
成虫と栄養交換	-0.1734	-0.0556	-0.0838	0.0394	-0.1000
興奮して走り回る	0.0331	-0.0363	0.1026	-0.0507	-0.0266
巣のガード	-0.4067	0.4758	0.0995	-0.3578	-0.4894
- 巣外の行動 -					
歩行	-0.4056	0.4631	0.1586	-0.3892	-0.4591
自己グルーミング	-0.2719	0.3064	0.1586	-0.3892	-0.4591
グルーミングされる	-0.1912	0.1183	0.1025	-0.3145	-0.2175
成虫の死体を運ぶ	-0.1479	0.1943	0.0373	-0.0383	0.0206

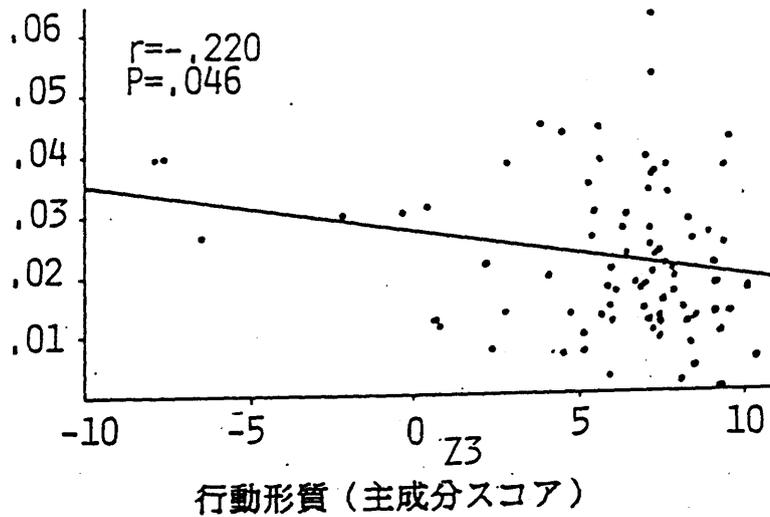
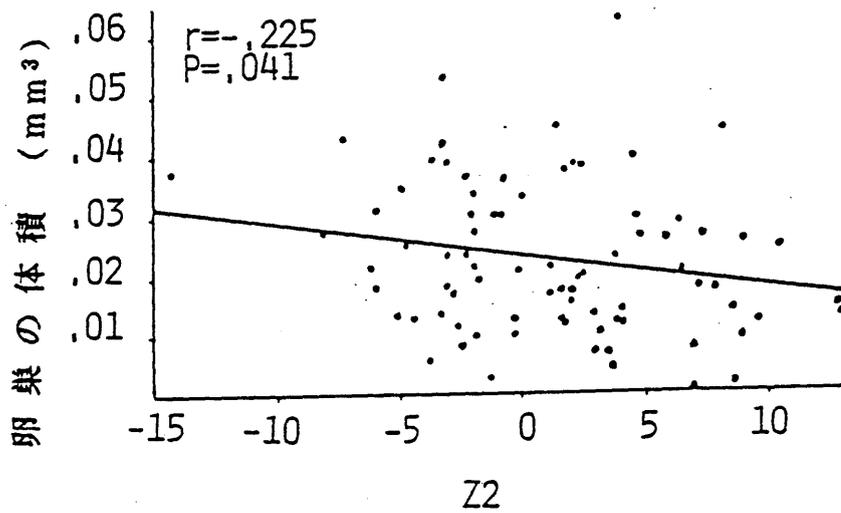
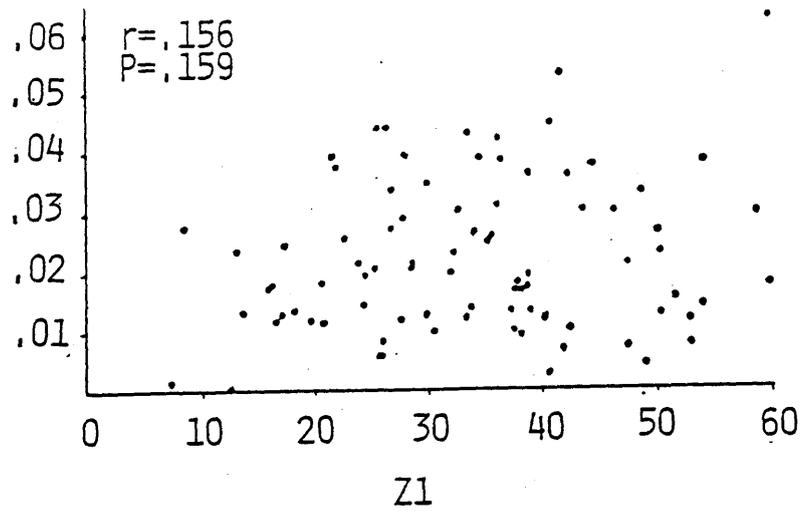


図2-7 行動形質と卵巣発達度の関係

図示しなかったZ4とZ5は卵巣体積とのあいだでそれぞれ、 $r = -0.042$ ,  $P = 0.70$ と  $r = -0.023$ ,  $P = 0.835$ で、どちらも有意な相関はない。

レベル I で分けた 2 群、すなわち内役と外役の間には体サイズに有意差が検出され、内役の方が外役よりやや大きい傾向がみられた (表 2-5 a)、この傾向は野外採集の結果 (表 2-2 および図 2-3) と一致した。しかし内役個体の間には、体サイズと卵巣体積の間には有意な相関は検出されなかった (図 2-8)。表 2-5、と図 2-8 は体サイズの指標として頭幅を用いた結果を示したものであるが、前胸幅を指標としても結果は同様であった。ちなみに、本種のワーカーの頭幅と前胸幅の間の相対成長直線の傾きは 1 と有意差が無く (図 2-10)、サイズのバリエーション自体が小さいので、Wilson (1953, 1971) の定義からは単型的な種であるといえる。

## 7. 行動と体サイズの関係

内役のグループ間にも体サイズに有意な差が検出された (表 2-5 b, 2-6)。たとえば、レベル II で分けられたグループ B と C を比較すると、C の方がやや頭幅が大きく、図 2-6 に示した行動のグループ間変異のデータと考えあわせると、内役の中でも体サイズの大きな個体ほど「集合」している時間が長く不活発であるといえる。このことは図 2-10 から伺える、先の行動に関する主成分と頭幅の間で回帰分析をすると、第 1 主成分 (Z1: 活動性ファクター) と頭幅の間には有意な負の相関が検出された。また、第 2 主成分 (Z2: 反幼虫世話ファクター) と頭幅の間には 5% レベルで有意な負の相関がみられた。より大型な内役ほどより頻繁に幼虫の世話を行う傾向が示唆されたのである。頭幅の代わりに前胸幅との相関を見ても、結果は同様であった。

## 8. 行動や体サイズからは予期できない分業の可能性の検定

室内飼育の内役は平均  $0.28 \pm 0.45$  (s.d.) 個の成熟卵細胞を持っていた。個体ごとの成熟卵細胞の持ち数の分布を図 2-11 に示した。観察された分布は平均値から算出されたポアソン分布の理論値と有意な差がなかった ( $\chi^2 = 5.56$ , d.f. = 1,  $P > .05$ )。このことは、内役個体の卵巣発達に関しては、サンプリング・エラーによりランダムに生じる試料間変異以上に特別な個体差が見られないことを意味する。

## 考察

表2-5 体サイズ（頭幅）のグループ間比較。

グループ	サンプル数	頭幅 平均±標準偏差 (mm)
a) 外役と内役間 (レベルI) *		
外役	20	0.837±0.015
内役	83	0.848±0.013
b) グループBとC間 (レベルII) **		
B	42	0.844±0.012
C	41	0.851±0.013

\* a)  $P < 0.01$ ,  $z = 2.91$ ; Mann-WhitneyのU検定。

\*\* b)  $P < 0.05$ ,  $z = 2.49$ ; Mann-WhitneyのU検定。

表2-6 レベルIIIで分けた内役内グループ 3,4,5,6,7 および 8 の間の頭幅の比較。

a) 頭幅

グループ	サンプル数	頭幅 平均±標準偏差 (mm)
3	7	0.841±0.004
4	10	0.855±0.011
5	14	0.845±0.008
6	11	0.835±0.011
7	26	0.850±0.013
8	15	0.853±0.012

$P < 0.001$ ,  $F = 5.34$ , 自由度 = 5, one-way ANOVA。

b) Duncan の multiple range 検定の  $r$  (cal) 行列。

グループ	6	3	5	7	8	4
6	-					
3	1.80	-				
5	3.22	0.92	-			
7	5.52**	2.62	2.08	-		
8	5.81**	3.14	2.71	0.99	-	
9	5.83**	3.40*	3.01	1.50	0.59	-

(\*:  $0.01 < P < 0.05$ , \*\*:  $P < 0.01$ )

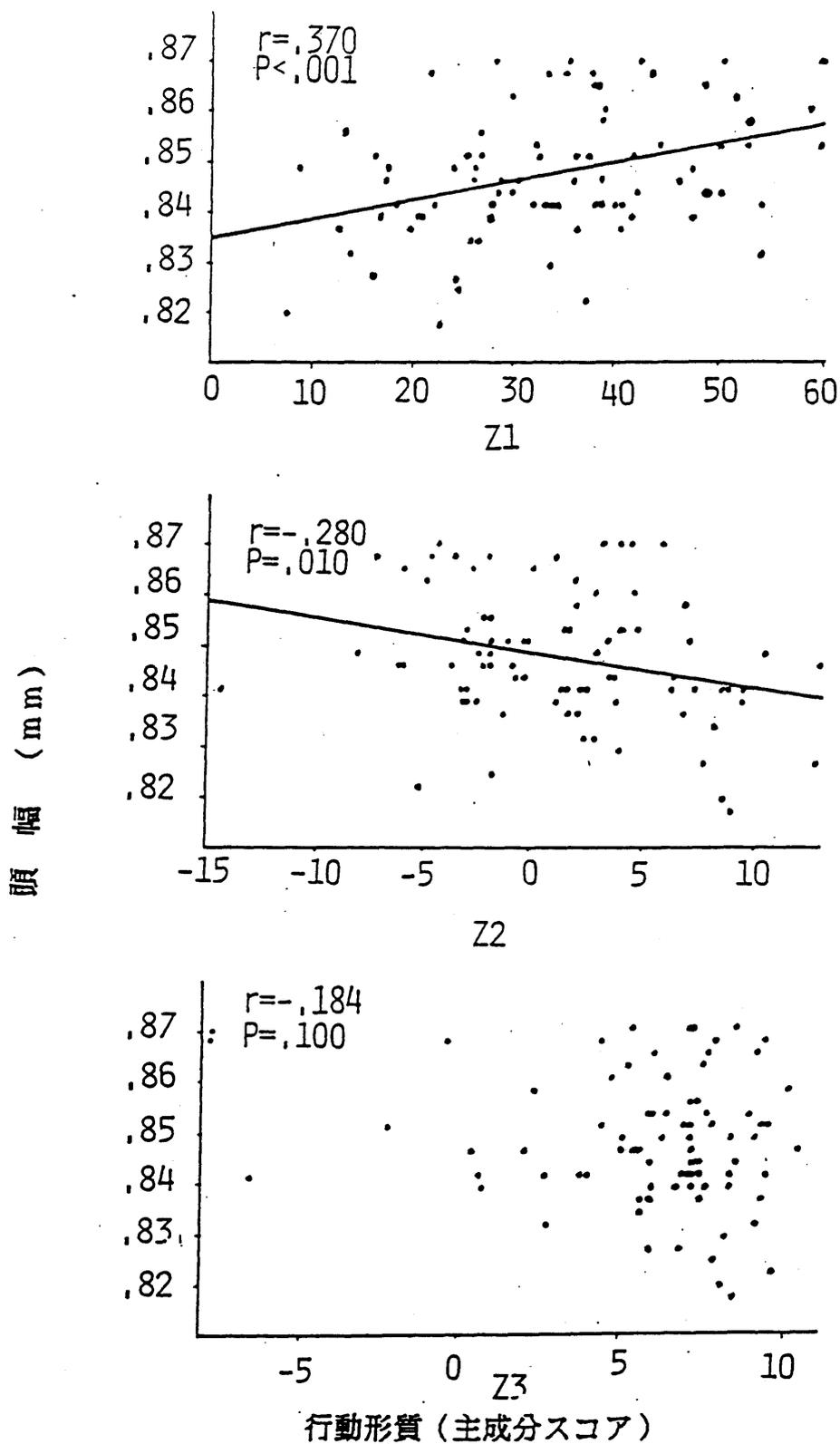


図2-8 体サイズと行動形質の関係

図示しなかったZ4とZ5は頭幅とのあいだでそれぞれ、 $r = -0.050$ ,  $P = 0.655$  と  $r = 0.096$ ,  $P = 0.389$ で、どちらも有意な相関はない。

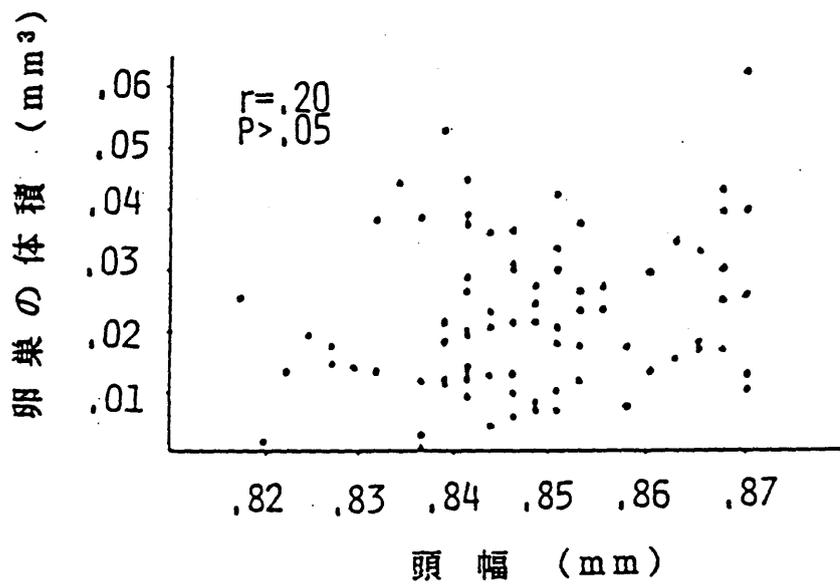


図2-9 内役個体の頭幅と卵巢体積の関係。

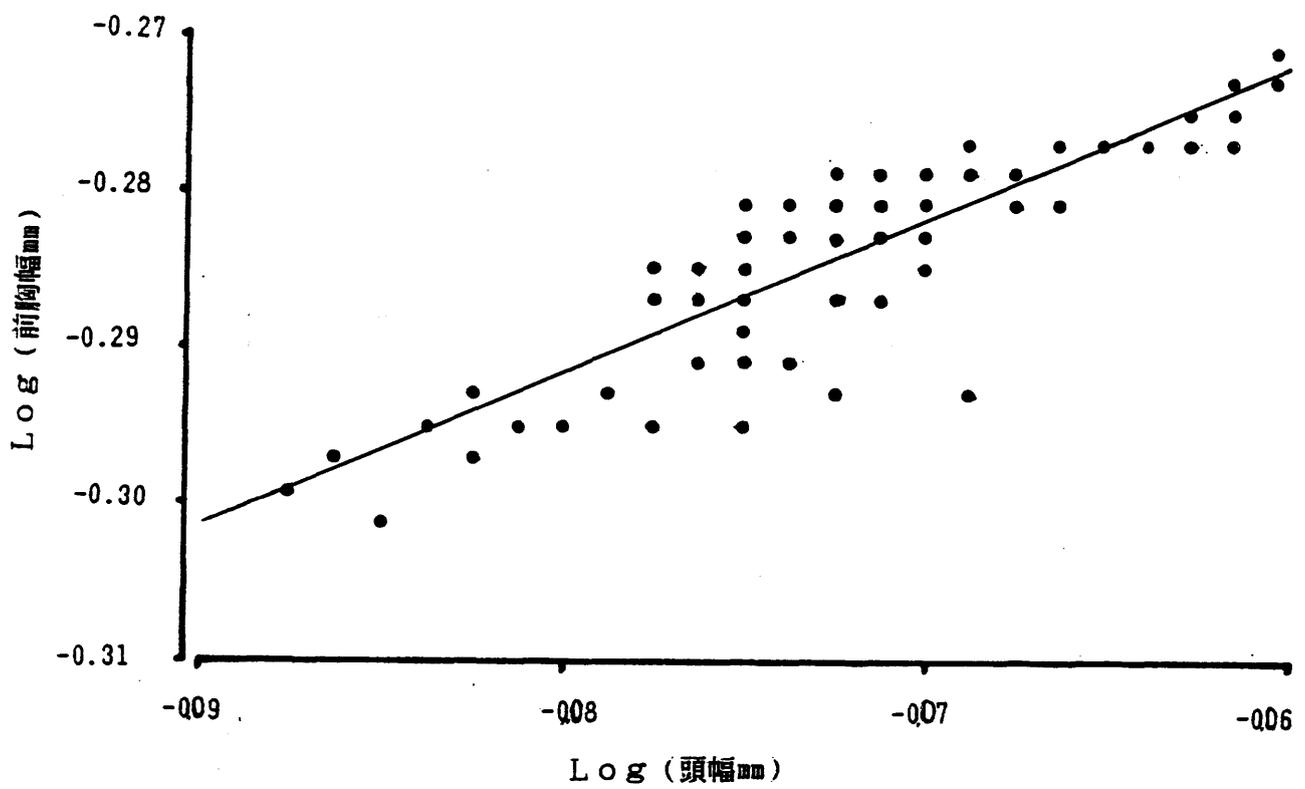


図2-10 頭幅と前胸幅の相対成長。回帰式は  $Y = -0.234 + 0.972X$  ( $r^2=0.784$ ,  $N=83$ )、傾きは1と有意差なし ( $P>0.05$ )

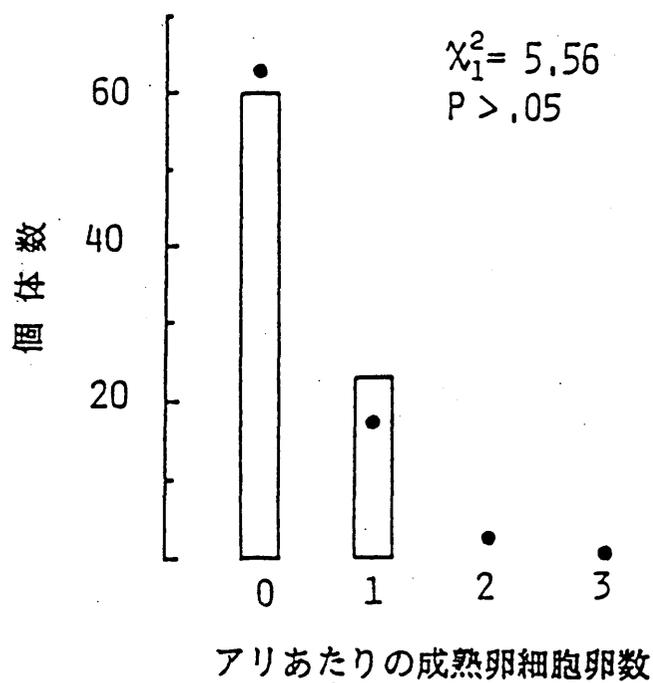


図2-11 アリ1個体当たりの成熟卵細胞数の頻度分布。棒グラフは実際の分布、黒丸はポアソン分布の理論値。両分布のあいだには $\chi^2$ 検定で有意差はない。

### 行動多型とサイズ変異、他種との比較

本種のワーカー間には、明瞭な行動多型が見られた。最も基本的な行動の分化は内役と外役という分業であり、これは他の殆ど全てのアリのワーカーに共通して見られる現象である (Otto, 1958; Wilson, 1971; Oster & Wilson, 1978; Brian, 1979)。加えて、幼虫をよく世話するかしらないかという、さらに細かな分業も観察された。本種は体サイズのバリエーションが小さい単型的な種であるにもかかわらず、それらの幾つかの行動の変異が体サイズに依存していたのは興味深い。多型的なワーカーを持つ属では、体サイズに関連した行動多型は、ほぼ例外なく存在し、それらは多くの研究により記載されている。例えば、オオズアリ属 Pheidole (Wilson, 1976; Calabi et al., 1983)、ツムギアリ属 Oecophylla (Ledoux, 1950)、アカカミアリ属 Solenopsis (Wilson, 1978)、ハキリアリ属 Atta (Löwenthal, 1974; Wilson, 1980) などがそれにあたる。それらは、ワーカー内に明らかな形態の差異に基づいた機能的グループ (例えば兵アリ) が形成されており、サブカストあるいはワーカー内形態カスト morphological castes と呼ばれる (Wilson, 1971; Oster & Wilson, 1978)。単型的なワーカーを持つ種でもワーカー内部に体サイズに依存した行動多型が存在することは、いくつかの種で知られている、例えば ヤマアリ属 Formica (Otto, 1958; Higashi, 1974) クシケアリ属 Myrmica (Brian, 1974) などに報告がある。クシケアリ属の数種 Myrmica spp. では、子守をよく行う個体は採餌を行う個体に比べ小さい傾向があるといわれているが (Weir, 1958ab; Brian, 1974)、アミメアリではむしろ逆であった (図 2-3, 表 2-5)。Otto (1958) の研究によれば、Formica polyctena の大型の内役ワーカーは小型の内役ワーカーより不活発な傾向にあるという、これはアミメアリの図 2-6 のグループ B と C の差に似ている (表 2-5 も参照のこと)。

### 生殖に関する分業

ワーカーの行動多型は、繁殖に関する地位と明らかな相関があった; すなわち、内役は卵巣が発達しており、殆どの個体 (たぶん全て) が産卵しているらしい。しかし外役の卵巣は萎縮しており、産卵していない。これは Mizutani (1980) が予備的に行った分類を支持する。他のアリにおいても、子守や女王の世話をする内役ワーカーの卵巣が発達しているという報告はある (例: Formica spp. Otto, 1958; Myrmica

ruginodis Weir, 1958ab)。これは、内役ワーカーの産んだ卵が女王やワーカーの餌すなわち、'栄養卵'として特殊化している場合もあるが、ワーカーの産んだ卵がコロニーが生産するオスの一部、あるいはかなりの部分に寄与しているという報告もある (Brian, 1969; Oster & Wilson, 1978; Bourke, 1988a)。

しかし、内役の間で繁殖に関する分業があることを示唆する強い証拠は得られなかった。室内コロニーにおいて、内役の間で幼虫の世話の頻度と卵巣の体積に弱いが有意な相関が検出された (図 2-8)、これは、Pachycondyla (= Neoponera) obscuricornis のワーカーと女王の双方に見られたと報告される性質 (Fresneau, 1984) に一見類似するように思えるが、アミメアリの場合のこの程度の弱い相関は、各個体の随意的な状況、すなわち、1個産卵した直後かする直前かでアリの行動が少しでも異なればこの実験方法では見かけ上の相関が検出される可能性がある、また、群分析で内役に分類されたが実は内役と外役の中間的個体が存在して (実際そのような個体は存在する、次章を見よ)、それらの卵巣の発達が他の内役よりも悪く子守も余りしなければ、観察された様な相関が検出されるであろう (この可能性は高いと思われる、なぜなら中間的個体と想像されたグループ 6 を除くと有意な相関は検出されなくなるからである)。図 2-11 も内役内の繁殖に関する分業の存在に否定的結果を示している。つまり、内役の個体間にある時間断面で見られた卵巣発達の変異は、繁殖活性の個体変異を示すのではなく、サンプリングエラーである可能性が大きい。

#### ワーカー間の行動的干渉

ムネボソアリ族の幾つかの種、例えば Leptothorax allardycei (Cole, 1981) や Harpagoxenus americanus (Franks & Scovell, 1983) と H. sublaevis (Bourke, 1988b) では、ワーカー間で繁殖成功度と相関のある順位行動が存在すると報告されている。また、女王 (形態的) のかわりに交尾したワーカー (gamergate) が産卵しているハリアリ亜科の種、例えばトゲオオハリアリ Diacamma rugosum のワーカー個体間には強い順位行動が (福本と安部、私信)、Rhytidoponera confusa と R. chalybaea においては微妙な順位行動があるのが報告されている (Ward, 1983)。次章の実験期間も含めて合計70時間以上 (点観察の期間は除いて) 観察したのにもかかわらず、アミメアリの同一コロニーの個体間にはいかなる攻撃行動も観察されなかった (人為的にアリの体表を汚した場合を除く)。しかし、"儀式化された" 一見非攻

撃的な順位行動というのが *Iridomyrmex purpureus* の多雌創巣した女王間で報告されている (Hölldobler & Carlin, 1985) ので、アミメアリでもその存否を知るためには、より厳密な行動連鎖の観察が必要であろう。ただし、アミメアリの少なくとも内役個体間においては、非攻撃的な順位行動が存在しても個体の繁殖成功度にとっては余り重要でないと思われる。なぜなら、成熟卵細胞は内役個体の間で特定の個体に集中して分布せずに、ランダムに近い分布をしていたからである。

### 繁殖に関する地位の分化機構

アミメアリのワーカーが内役と外役(という機能的なキャスト)に分化するのは、どのようなメカニズムによるのであろうか。少なくとも次の3つの仮説が考えられる。

1. 羽化前か羽化直後に、なんらかのメカニズムにより生理的に分化している場合。やはり形態的女王が消失しているハリアリ亜科の *Ophthalmopone berthoudi* (Peeters & Crewe, 1985) と *Rhytidoponera* sp.12 (Peeters, 1987; Pamilo et al., 1985) では、ワーカーの一部が交尾して繁殖している。そして交尾が産卵への刺激となっている。この場合、ワーカーがオスに対して性的誘引作用があるのは羽化後の短い期間だと考えられ、その時期に交尾できなかった個体は繁殖しないワーカーとなる。同じく形態的女王の消失したハリアリ亜科のトゲオオハリアリ *Diacamma rugosum* では、羽化直後に起こるコロニー内の他個体による社会的操作が繁殖者になるか否かを決定している。トゲオオハリアリの雌は、羽化時には全個体が退化して痕跡になった翅を持っている、大半の個体は羽化直後にこの痕跡的翅を巣内の他個体によって噛み取られる、そして噛み取られた個体は繁殖しない働きアリとなるのだが、噛み取られなかった個体はその後交尾して繁殖する。しかし、アミメアリにおいて *Ophthalmopone* や *Diacamma* 的な分化メカニズムが作用している(交尾が産卵の刺激となっている)可能性は殆どない。なぜなら1) 本種は有性生殖せず、その上、一部の大型の個体を除いて (Itow et al., 1984) ワーカーは受精嚢すら持たないからであり、2) アミメアリは痕跡的翅すら持たないので上の様な操作はできず(他の形質が関係する操作の可能性は否定できないが)、3) 観察時には繁殖していなかった外役個体の卵巣にも黄体が発見され外役個体に産卵経験があることが示されているからである。このように外役個体が黄体を持つことは次の2つの仮説なら説明できる。

2. 寺西(1929)は、アミメアリの繁殖サイクルを次の様だと考えた: 「アミメア

りは産卵間隔が長いと想像される．．．巢の中で1個卵を産み終わると、しばらく採餌（外役）を行うが、次の卵が成熟してくると再び内役に戻る。そして、このサイクルを繰り返す」と。しかし、この説では、外役のかなりの部分が卵細胞を持たない吸収された卵巣を持つことを説明できない。

3. 最後のそして最も可能性の高い仮説、それは、**齢行動多型 (age-polyethism)** すなわち、通常のアリのワーカーに見られる時間カスト temporal castes (Oster & Wilson, 1978) と呼ばれるものに産卵行動が伴ったものだ、という説である。つまり、若いワーカーは巢の中に留り、子守りと産卵を行うが、やがてある齢に達すると産卵をやめ、外役になるという説である。ただし、この説にも問題が無いわけではない、なぜなら本章の観察では、内役と外役の間で微妙な体サイズの違いが見られたからである。しかし、サイズに依存した死亡率の違いが存在したり、より大型の個体の方が内役期間が長い傾向があれば、このサイズの違いも説明がつく。これらの仮説の検証は、次章で行う。

#### 大型ワーカーおよびオスの出現機構とその適応的意味

Itow et al. (1984) は本種コロニーにおいて、稀に通常のワーカーより不連続的に体サイズの大きいメス個体が見つかる事があると報告している。彼らによれば、それらは4本の卵巣小管をもち（各卵巣が2本づつ卵巣小管を持つ）、やや退化した受精嚢も持つ。そして頭部には3個の単眼がある（本論文ではこれらを単眼をもつ大型ワーカーと呼ぶ）。そして、彼らは、寺西（1929）の記載に従ってそれらを”働きアリ型女王 (ergatoid queen)” と呼んだ。Mizutani (1980) は卵巣小管は4本持つが頭部に単眼を持たない、やはり通常のワーカーに比べて大型の個体の存在を報告している（本論文では単眼を持たない大型ワーカーと呼ぶ）。

今回の調査においても単眼を持つ大型ワーカーは名大のコロニーから1個体だけ発見されており、単眼を持たない大型ワーカーも3コロニーから複数見つかった。しかし、室内においてコロニーは、どちらのタイプの大型ワーカー抜きでも成長する。さらに、1985年7月15日に八事で1個体、1985年9月15日に豊田で1個体、吸収された4本の卵巣小管を持つ単眼を持たない大型ワーカーが発見された。どちらの個体も採餌をしていた。従って、単眼を持たない大型ワーカーは、高い産卵能力（卵巣小管数が通常ワーカーの倍）を持つであろうにもかかわらず、必ずしも産卵に専門化し

たキャストではないと考えられる。Itow et al. (1984) は、大型のワーカーは、幾分退化してはいるものの受精嚢を持つので、交尾可能であろうと述べている。しかし、今回発見されたどのタイプの大型ワーカーも精子を持たなかったし、Itow et al. も精子を持つ大型ワーカーは確認していない。ワーカーに多型のあるアリでは通常、大型ワーカー（例えば、兵アリ）は、コロニーが一定サイズ以上に成長した後で生産される（Wilson, 1971）。水谷（私信）は大型ワーカー（両タイプとも）の出現とコロニーサイズには相関が無いと、報告している。今回の調査では大型ワーカー（特に単眼を有するもの）は殆ど見つからなかったにもかかわらず、Itow et al. (1984) は、コロニーメンバーの半数近くが単眼を持つ大型ワーカーで構成される（“異常に”高い頻度で大型ワーカーがいる）コロニーを2つ発見している。これらを総合して考えても、現在の時点では、アミメアリにおける2つのタイプの大型ワーカーの出現機構（例えば、それらは遺伝的に他のワーカーと異なる系統なのか）と、その適応的意味については〔大型ワーカーよりもっと稀であるが、やはりこれまでに発見されているオスの出現機構とその機能同様〕不明である。しかし、少なくともアミメアリの大型ワーカーを、形態が通常ワーカーに比べて女王的存在であるという理由で働きアリ型女王 ergatoid queen と呼ぶのには、私は賛成できない。従来この名称は、結婚飛行をなくし巣分け繁殖に適応した等の理由で翅を生まれつき欠いてしまったが機能的には女王（コロニーにおける産卵の全部、あるいは大部分を担う）である例えばグンタイアリの女王などを呼ぶ名だからである（Wilson, 1971）。

### 完全単為生殖

観察期間中、オスも、交尾を済ませた大型ワーカーも発見されなかった。このことは、Itow et al., (1984) の「本種は多分、最初に発見された完全単為生殖のアリであろう」という仮説を強く支持する結果となった。今後、アミメアリにおいて有性生殖が本当に皆無なのかどうかの問いに対しては、アイソザイム電気泳導法などを使った遺伝学的な研究が不可欠であろう。産雌性単為生殖には、減数分裂の伴わない ameiotic thelytoky, いわゆる真のクローン と、減数分裂後の配偶子が雌の体内で再結合する meiotic thelytoky とがある、前者は社会性膜翅目では殆ど知られていない（Crozier, 1975）。アミメアリが全く有性生殖をせず、その産雌性単為生殖の型が meriotic なものであるなら、配偶子の再結合がランダムに起こる場合、一度繁

殖する度に前の世代に存在していた異型接合体由来の配偶子の半数が同型接合と化してしまうため、異型接合体は突然変異の個体を除けば皆無になっていると予想される。異型接合の頻度で単為生殖の型、並びに交配の頻度が推定できるわけである。なを完全単為生殖の進化的意味については総合考察で論考する。

### 第3章 ワーカーの行動発生

#### 緒言

生殖に関する分業の存在が、真社会性の基本条件であることはすでに述べた。アリは二次的にワーカーを欠いた社会寄生種を除き、すべてが真社会性であると言われていた (Wilson, 1971, 1975; Brian, 1979)。そのため、真社会性の進化や維持に関与した諸条件を比較生態学的に研究することが困難である。しかし、アリにおける生殖に関する分業の形態は様々に分化している。多くの種でワーカーは不妊であることよりむしろ妊性があることの方が多いとさえいわれている (Brian, 1979; Fletcher & Ross, 1985; Bourke, 1988a)。極端な例をあげると、“原始的” 亜科とされるハリアリ亜科の、例えばトゲオオハリアリ属 *Diacamma* と *Ophthalmopone* の全種および、*Rhytidoponera* と *Pachycondyla* の一部の種では、形態的にワーカーと区別可能な女王カストが消失し、繁殖の役割は交尾したワーカーに取って代わられている (Wheeler & Chapmann, 1922; Haskins & Whelden, 1965; Peeters & Crewe, 1985, 1986)。Peeters & Crewe (1984) はそれら交尾して繁殖するワーカーを、グンタイアリ属 *Eciton* (Hagan, 1954) や クシズメハリアリ属 *Leptogenis* (Wilson, 1958) などに見られる無翅だがなお形態的にワーカーと区別できる「働きアリ型女王 ergatoid queen」と区別するため、「生殖働きアリ gamergate」と呼ぶことを提唱している。しかし、それら gamergate が繁殖する種においても、外部形態的差異は無いものの、ワーカーの間で一生涯を通して繁殖する個体としない個体ははっきり区別可能で、真社会性の領域を外れてはいない。つまり、それらの種では、交尾して産卵しているワーカーは機能的には女王なのである。

アミメアリはフタフシアリ亜科 Myrmicinae に属し、従って系統分類学的には決して“原始的” なアリではないが (Taylor, 1965; 1968)、*Ophthalmopone* 同様、二次的に形態的女王が消失している。前章において、本種における「内役=産卵者、外役=非産卵者」という分業の発生メカニズムについて3つの仮説を引用した。すなわち：

- 1) ワーカーは羽化前か直後にすでに内役と外役に分化している。
- 2) 内役と外役を交互に繰り返す。

3) 齢行動多型、すなわち、羽化後しばらくは内役を行い、後で外役を行う。もし、2)か3)の仮説が本当なら、アミメアリはもはや真社会性ではないと判断せざるを得ない。そうなれば、アミメアリは世界で初めて発見された真社会性の崩壊したアリということで、アリの真社会性維持を考える上で貴重な比較生態学的資料となるであろう。本章では、上の3仮説の検証をするため、室内で個体マークしたアミメアリの長期的な観察を行った結果を述べる。

## 材料と方法

### 1. 行動パターンの時間的推移

1985年の5月から8月にかけて、名大、八事、豊田の各調査地で採集した5コロニーをB型の飼育容器(図2-1)11箱に分けて、 $24 \pm 2$  °C、16時間日長の実験室内で飼育した(表3-1)。表3-1のS-1からS-9までの8箱は、採集時に巣の外で活動していた個体と、巣内にいた個体に分け、それぞれ数個体ずつ個体マークを行った。S-4からS-6とS-8からS-12までの8箱は、羽化後24時間以内の個体にも随時個体マークを行った。そして、マークした個体について次の日から行動観察を行なった。マークは前章同様であるが、本実験では、胸と腹部だけマークした。観察の手法も、やはり前章と同じく間隔30分以上のスキャン観察を採用した。5月11日から8月10日までは、毎日、個体当たり6-10点のスキャン、その後は観察方法を簡素化するため、週当たり20点のスキャンに改めた。餌は2日間隔で切断したチャバネゴキブリとハチミツ水溶液を適量与えた。

新しく羽化した個体の識別は以下の様に行なった。色素沈着の始った蛹を直径9cm高さ2cmのプラスチックシャーレに移し、白色の油性塗料で腹部背面にマークした成虫5-10個体に世話をさせる。シャーレの中には乾燥を防ぐため水で湿らせた脱脂綿が入れてある。羽化した個体には、マークが付いていないので識別できる。

### 2. 外役の産卵能力

寺西(1929)は、「野外の1コロニーより外役に従事していた個体を採集して室内で飼育したら産卵した」と述べている。前章で外役は産卵していないことが判明しているので、寺西の報告から考えると、外役も内役が居なくなれば(つまり、自コロニーの社会的環境に依存して)、止めていた産卵を開始する可能性がある。これを検証

表3-1 11箱の室内コロニーを設定した時の初期の条件。

もととなった 野外コロニー		室内コロニー		初期条件
記号, 採集日,	採集場所		成虫数	未成熟個体の存否 *
Y-05, 5月10日,	八事	S1, S2, S3	300	-
MB-06, 5月15日,	名大	S4	300	-
MC-05, 5月15日,	名大	S5, S6	300	-
MC-00, 6月20日,	名大	S8, S9, S10	300	+
T-A, 8月13日,	豊田	S11, S12	300	+

\* +はその飼育箱に成虫を収容したとき、約10~20個体の蛹、約10~20個体の幼虫、約50~100個体の卵および小さな幼虫も一緒に入れたことをしめす。-は未成熟個体は入れなかったことを示す。

a)



b).



図3-1 アミメアリの集合。a)室内の飼育容器内で形成された集合、b)野外の巣内。

するため、1985年の6月から9月にかけて、前述の3調査地で、5コロニーから、植物体上へ採餌に来ていた個体を採集し、コロニー別にA型飼育容器（図2-1）に収容して飼育した。飼育の初期条件は表3-2に記した。餌は十分与え（2日に1回、切断したチャバネゴキブリ3個体とハチミツ水溶液を適量、週に1-3回はコナガ *Plutella xylostella* の終齢幼虫も10個体ずつ補助餌として与えた、餌はほとんどの場合余った）、 $24 \pm 2^{\circ}\text{C}$ 、16時間日長の室内で飼育、その後産卵が観察されるかどうかを毎日調べた。さらに、表3-2の八事より6月15日に採集したコロニーの場合、室内飼育開始後10日毎に20個体を箱よりランダムに抽出して、解剖を行い、卵巣の発達度に変化が生じたかどうかを調べた。

## 結果

### 1. 行動レパートリー

まず観察されたワーカーの行動レパートリーを記載する。行動を記述する際にどこまでをひと続きの行動とみなすかという分け方の問題があるが、行動の分類は主観的に行わざるを得ない、順位行動などの行動連鎖の解析等を行う場合には、行動の分類の客観性は重要な問題であるが、今回の調査目的は個体の行動発生の全体的傾向を見ることなので、主観的に分けた行動をそのまま分析に使用した。

すべての行動は巣の中の行動と巣の外の行動に分けられた。本種は野外においてもそうであるように、室内飼育容器の中で成虫個体同士が密に重なり合った集合を作り（野外では石の下などにこの集合を作る、ちょうどグンタイアリの bivouac の様である、図3-1）、未成熟個体は通常この集合の下に置かれている。室内飼育においては観察するため容器内部に明暗部を作れないため、通常のアリの室内巣の様に物蔭の暗部=巣と仮定できない。そこで、この集合内と集合の周辺から2cm以内の場所を巣であるとみなした。

#### 巣の中の行動

1. 集合：集合の中に埋もれて見えない状態、他個体の下で静止している。身体が見えているものは、2に分類した。
2. 静止：巣の中で、埋もれないで静止している。
3. 歩行：巣のエリア内を歩行する。

表3-2 野外採集した外役の飼育結果。

採集したコロニー 採集日、	採集場所	飼育箱に収めた外役 の個体数（およその数値）	観察された総卵数
6月15日	八事	300	0
7月16日	名大	100	0
9月15日	豊田	500	0
9月16日	豊田	120	0
9月28日	名大	130	0

4. 自己グルーミング：巣の中で自分の体をグルーミングする。
5. グルーミングされる：他個体にグルーミングされる。ただし、4. 6. 8. 9. 10. 14: 15. の行動を行っている時、同時に他個体からグルーミングを受ける事がある。その場合は、グルーミングされる以外の自分が行っている行動側へ分類し、この行動へは分類しなかった。
6. グルーミングする：他個体をグルーミングする。
7. 産卵：産卵行動を直接観察したのは、1986年1月6日にS-11の飼育箱で1回だけである。
8. 卵の世話：卵（卵塊）を大腮でくわえ支える、卵（卵塊）をグルーミングする、卵塊を脚で支える、の3行動を含む。
9. 幼虫の世話：幼虫を大腮でくわえて支える、幼虫をグルーミングする、幼虫と栄養交換する、幼虫に餌を与える、の4行動を含む。
10. 蛹の世話：蛹を大腮でくわえて支える、蛹をグルーミングする、の2行動をふくむ。
11. 卵の運搬：巣の中で、卵（卵塊）を大腮でくわえて、歩行する。
12. 幼虫の運搬：巣の中で、幼虫を大腮でくわえて、歩行する。
13. 蛹の運搬：巣の中で、蛹を大腮でくわえて、歩行する。
14. 餌のハンドリング：餌を巣内で引っ張り合って分解する、大腮と前脚でもみほぐす（摂食しているかどうかは不明）、餌をくわえて巣内で歩行、の3行動を含む。
15. 栄養交換：巣の中で他個体（成虫）と、口を付け合って、吐き戻した液体を交換する。液体を受け取っているか渡しているかは、問わない。
16. 興奮（ジグザグ歩行）：大腮を広げ、触角を震わせながらジグザグに歩行する。
17. 死体の運搬：成虫の死体を大腮でくわえて巣内を歩行する、同じ死体を他個体と引っ張り合って、実際には歩行していない場合も含めた。
18. 巣のガード：集合の周辺で、触角を斜め前方に伸ばして定位する。大腮を半開きにして、定位していることもある。

#### 巣の外の行動

以下に記したレパトリーで巣の中の行動として既に記された行動と同名の行動があるが、それらは、巣エリア外で行われたというコンテキストの違いを意味する。

19. 歩行：巣外で歩行している。
20. 静止：巣外で静止している。
21. 地面に体を擦りつける：飼育箱の底面の石膏の床に体を擦りつける。
22. 自己グルーミング：巣の外で自分の体をグルーミングする。
23. グルーミングされる：他個体（成虫）にグルーミングされる。
24. グルーミングする：他個体（成虫）をグルーミングする。
25. 蜂蜜摂食：餌場で蜂蜜水溶液を摂食。
26. 肉塊摂食：餌場で肉塊（ゴキブリ）を摂食。
27. 死体の運搬：成虫の死体を大腮でくわえて巣外を歩行する、他個体と同じ死体を引っ張り合って、実際には歩行していない場合も含めた。
28. ゴミの運搬：アリの死体以外の老廃物を大腮でくわえて歩行する。
29. 卵の運搬：巣の外で、卵（卵塊）を大腮でくわえて、歩行する。
30. 幼虫の運搬：巣の外で、幼虫を大腮でくわえて、歩行する。
31. 蛹の運搬：巣の外で、蛹を大腮でくわえて、歩行する。
32. 栄養交換：巣の外で他個体（成虫）と口を付け合って、吐き戻した液体を交換する。液体を受け取っているか渡しているかは、問わない。
33. 興奮（ジグザグ歩行）：大腮を広げ、触角を震わせながらジグザグに歩行する。

## 2. 行動パターンの経時的変化

野外採集した個体を、初めの5-7日の行動観察によって前章と同じ方法で内役と外役に分けた。巣の外で採集した49個体すべてが外役に分類された。巣の中で採集した78個体中7個体が外役に分類され、残りの71個体が内役と判断された（どちらもS-1からS-9までの合計）。前章の野外採集の結果と傾向は一致している。

観察開始からの個体の行動パターンの経時的変化の実例を図3-2に示した。56個体の外役は全個体死ぬまで観察したが、すべて外役のまま死亡した。巣外での活動時間は死期が近づくと増加する傾向にあった（図3-2abcd）。

71個体の内役もすべてが死亡するまで観察した。観察開始40日後までに42個体（59%）が巣外で活動するようになった—すなわち外役化した。そして、観察開始から10日後までには、全個体が外役化した。はじめから外役だった個体の行動の経時変化と同様に、一度外役化すると次第に巣外で費やす時間が増加し、最後に死亡した（図

3-2efgh)。133日後までにすべての個体が死亡した。観察開始時に内役と判断された71個体の観察開始後の余命は、外役と判断された56個体のそれよりも有意に長かった ( $P < .01$ , Mann-WhitneyのU検定)。

219個体の新羽化虫 (S-4からS-6とS-8からS-12の合計) については全個体最低1週間観察した、そのうち初期に羽化した135個体については死ぬまで観察した、ただしマーク後5日以内に死亡した個体は観察と分析の対象から外した。表3-3に羽化後1週間の巣内の行動に費やした時間配分の平均値と変異の幅を示した。すべての新羽化虫は、はじめ巣の中に留り、そこで子守などの行動を行った、つまり成虫期の初期には内役となった。ちなみに、S-8の飼育容器では、野外採集した内役 (上に記した71個体の一部。これは前年に羽化した個体であると考えられる、なぜならS-8のもとになったコロニーを野外で採集した時にはその年の羽化はまだ始っていなかったからである) と、新しく羽化した個体の行動観察が同じ期間に観察できたので、その行動内容を比較してみた (表3-5)。内役と新羽化虫のあいだには蛹の保護以外の行動の頻度に有意な差はなく、表3-6には同じコロニー (S-8) の別の期間に、内役 (これらは採集時に巣の中にいた) と外役 (これらは採集時に巣の外にいた) の行動を比較したデータも示したが、この内役と外役の行動内容の差 (11の行動の頻度に有意差がある) とくらべると、内役と新羽化虫との行動内容の差は微小であったことがわかる。新羽化個体はまず内役になったと考えて良い理由はここにもある。死ぬまで観察した135個体は、個体差はあるものの、おおむね死ぬ20日程前になるとはっきり外役化したと分るほど、巣外での活動を行うようになる。そして、外役行動の頻度が増してやがて死ぬ (図3-2ijkl)。135個体の死亡前1週間の巣内活動への時間配分を表3-4に示す (羽化後1週間のそれを示す表3-3と比較せよ)。

### 3. 行動発生の個体変異

本実験の結果、すべての個体がこのようなアリ類のワーカーに典型的な齢行動多型 *age-polyethism* を示し、寺西 (1929) が想像したような内役と外役の繰り返しや、羽化時からの内役/外役の個体分化は見られないことがわかった。ただし、新羽化成虫の個体毎の内役の期間や寿命、各行動への時間配分には、少なからず個体差がみられた。(個体の行動発生の平均値を示さずに実例を図3-2に示したのは、寿命の個

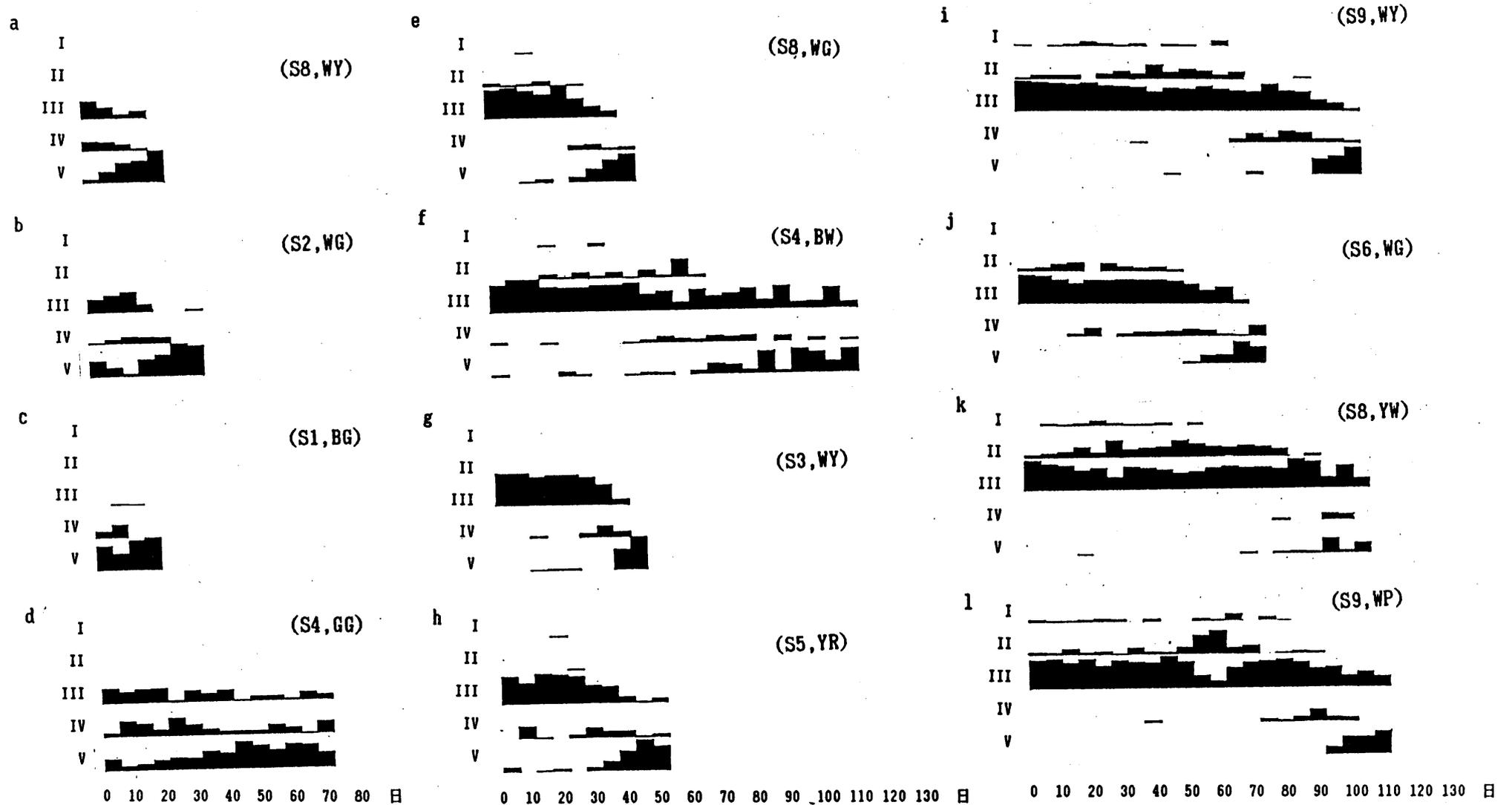


図3-2 ワーカーの行動パターンを経時的変化。ヒストグラムは各行動への時間配分を示す。a, b, c, d は観察開始時に外役だった4個体の実例。e, f, g, h は観察開始時に内役だった4個体の実例。i, j, k, l は新しく羽化した4個体の実例。行動レパートリーは次の5つに大分した； I：卵の世話、II：幼虫および蛹の世話、III：その他の巣内の活動、IV：巣のガード、V：巣外の活動。横軸はマーク後の日数を示す。各図の右肩のカッコは（コロニー， 個体）を示す。

表3-3 羽化後1週間に巣内で観察された確率(%)、すなわち巣内で費やした時間配分の推定値。

コロニー	観察個体数	巣内で費やした時間配分(%)		
		平均	変異(最大-最小)	
S-4	21	99.7	96.3	- 100
S-5	8	100		-
S-6	20	100		-
S-8	45	99.7	95.0	- 100
S-9	30	99.7	95.8	- 100
S-10	37	99.7	96.1	- 100
S-11	34	98.0	81.3	- 100
S-12	24	98.0	86.7	- 100
合計	219	99.3	81.3	- 100

表3-4 死亡前1週間に巣内で観察された確率(%)、すなわち巣内で費やした時間配分の推定値。

コロニー	観察個体数	巣内で費やした時間配分(%)	
		平均	変異(最大-最小)
S-4	16	60.5	20.0 - 74.2
S-5	5	55.0	45.0 - 70.0
S-6	19	43.9	15.0 - 70.8
S-8	30	40.0	4.4 - 72.7
S-9	22	46.8	5.9 - 75.0
S-10	15	50.0	20.0 - 75.0
S-11	18	42.8	5.3 - 75.0
S-12	10	37.8	15.0 - 75.0
合計	135	46.0	4.4 - 75.0

表3-5 内役と新羽化虫の行動カタログ (S 8, 1985年6月30日-7月14日のデータ)  
 数字は各行動の頻度を示す (何も書いてないところの頻度はゼロ)。行動レパートリー  
 の線より上は巣内の行動線より下は巣外の行動を意味する。なお表の見方は表3-  
 4と共通する。

レパートリー	内役					新羽化虫						確率*	
	個体番号	5	6	7	8	9	11	11	12	13	14		15
集合	40	55	71	55	68	76	61	48	62	39	64	54	N.S.
静止	11	14	2	15	13	4	1	11	7	3	7	7	N.S.
歩行	7	10	2	15	6	3	8	8	4	3	6	6	N.S.
自己グルーミング	7	5	3	3	3		1	5	2	2	3	5	N.S.
グルーミングされる	6		3	3	3	4		3	2			2	N.S.
グルーミングする	6	6	1	2	2	1	2	2		1	4	2	N.S.
卵の世話	9	2	5	1	2	6	22	6	12	35	4	1	N.S.
幼虫の世話	10	10	15	5	8	12	6	12	9	9	8	20	N.S.
蛹の世話	4	1	3	1	1		5	10	8	11	5	7	<.05
幼虫の運搬	3									1	1		N.S.
蛹の運搬				1				1					N.S.
栄養交換		1	1	1						1	4	3	N.S.
興奮 (ジグザグ歩行)	3	2											N.S.
歩行					2								N.S.
蜂蜜摂食					1								N.S.
栄養交換					1								N.S.

\* 内役と新羽化虫のあいだで各行動毎に頻度の差を検定した (Mann-WhitneyのU検定)  
 ただし、N.S.は (P>0.05) を意味する。

図3-6 内役と外役の行動カタログ (S 8, 1985年6月24日-7月8日のデータ)。

行動レパートリー	外役				内役					確率*
	個体番号	1	2	3	4	5	6	7	8	
集合	6	2	1	2	59	62	88	55	81	P<0.05
静止	14	15	4	1	9	14	4	23	11	N.S.
歩行	10	9	2	4	8	12	2	13	9	N.S.
自己グルーミング	11	8	11	8	4	6	2	5	5	P<0.05
グルーミングされる	3	9	12	1	4		2	3		N.S.
グルーミングする	1	1	2	2	5	4				N.S.
卵の世話					6	2	3	1	1	P<0.05
幼虫の世話					10	10	9	7	6	P<0.05
蛹の世話					6	2	4	4	2	P<0.05
幼虫の運搬					2		1			N.S.
蛹の運搬					1					N.S.
栄養交換	1						1	3		N.S.
死体の運搬								1		N.S.
巣のガード	20	20	27	10	2	3		1		P<0.05
歩行	29	33	38	49		1				P<0.05
静止	4	9	2	12						P<0.05
地面に体を擦りつける	1	1	1	3						P<0.05
自己グルーミング	2	5	9	12						P<0.05
グルーミングされる	1	3	2	3						P<0.05
グルーミングする	1		1	2						N.S.
蜂蜜摂食				2						N.S.
肉塊摂食	2	1		1						N.S.
死体の運搬			4	2						N.S.
栄養交換	1			1						N.S.
興奮 (ジグザグ歩行)				1						N.S.

\* 内役と外役の間で行動の頻度の差を検定した (Mann-WhitneyのU検定)。

体変異が大きかったからである。こういった傾向のあるデータで複数個体をブールした平均値を示すと、現象に対する誤った印象を与えかねない（Martin & Bateson, 1986: pp.23-28）。そこで、いくつかの飼育容器では同時期に羽化した新羽化虫の個体毎の行動発生の変異の様相を見るため羽化から一定期間の行動の時間配分の類似性に基づいて、前章と同様の階層的群分析と主成分分析を行い、個体変異にグループ分け出来るような非連続性がないかどうかを見た。図3-3にその2例についてデンドログラムを示し、図3-4には1例の個体変異を主成分分析で可視化したものを示した。この様に、比較的はっきりしたグループ分けができる場合もある。グループ分けができる場合はどれも同じ傾向があった。それは：1) 平均的な内役と、卵の世話の頻度が比較的高い個体が分けられる場合。2) 平均的な内役と、初期から比較的外役の頻度が高い個体と、卵の世話の頻度が比較的高い個体の3群に分けられる場合。の2つがあった。3群に分けられたケース、つまり比較的初期から外役を行った個体が見られたのは、1度だけである（齢の揃ったサンプルが不十分だったために群分析を行わなかった新羽化虫も含め、'比較的初期から外役を行った'個体に分類されると思われる例は、1985年8月15日に豊田で採集した1コロニー由来の5個体だけであった）。図3-5にその行動発生パターンの3群の実例を示す。卵の世話の頻度が比較的高い個体には寿命が長く観察期間内に死亡しなかった個体が多く含まれ、逆に初期から比較的外役の頻度が高い個体は寿命が短い様であった。平均的と分類される個体は全体の90%以上に達した。個体の行動パターンと寿命に相関があるのか、またワーカーの行動発生の個体変異に非連続性があるのかについては、さらに厳密な統計的解析が必要である。今回の実験の主目的は、緒言に記した3仮説の検証すなわち成虫の行動発生の一般的な様式を知る事にあつたため、個体変異をみるためのバックグラウンドを均一にした（例えば、同一コロニー、同時期に羽化など）サンプルが少ないため（ひとつは、多量の個体を一度に区別できしかも長続きするマーキングの技術的困難にもよる）、より厳密な解析法が適用しにくい。今回の分類はあくまでも予備的なものに留めた。

#### 4. 外役の産卵能力は回復しない

表3-2に野外採集した外役の飼育結果を示した。全コロニーで全個体が死ぬまで飼育され、産卵の有無をほぼ毎日観察したが、一度も卵は確認されなかった。ただし

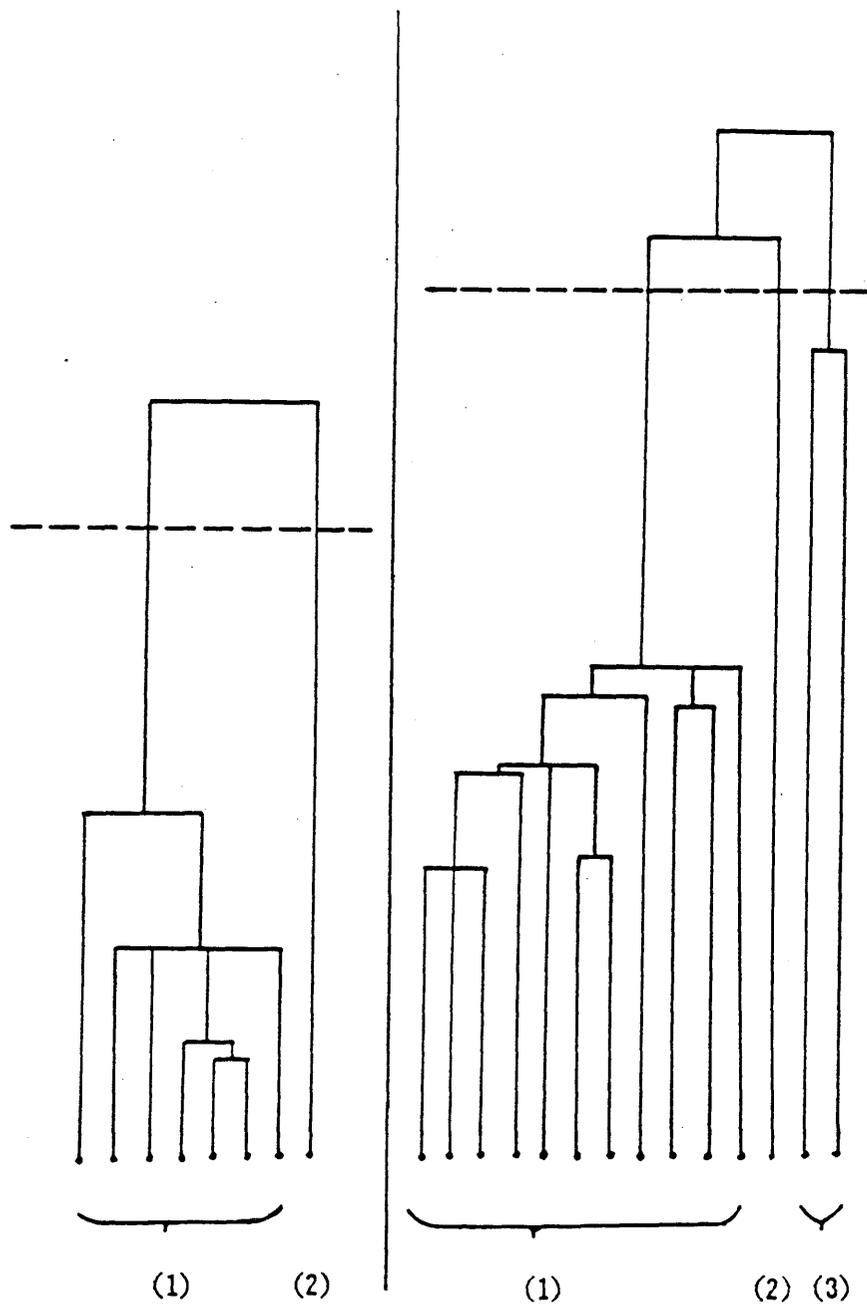


図3-3 クラスター分析による新羽化虫の行動（羽化直後から1ヶ月間未満）の類似性に基づくグループ分け。下の点は個体を、縦線の長さは2グループ間の類似性を示す（短いほど類似性が高い）。左：コロニーS8（1985年6月30日～7月28日のデータを用いた）。右：コロニーS11（1985年8月30日～9月28日のデータを用いた）。S8は2群、すなわち：(1)平均的な個体、と(2)卵の世話の頻度が高い個体に分けられた。S10は3群、すなわち：(1)平均的な個体、(2)卵の世話の頻度が高い個体、および(3)初期から比較的外役の頻度が高い個体に分けられた。

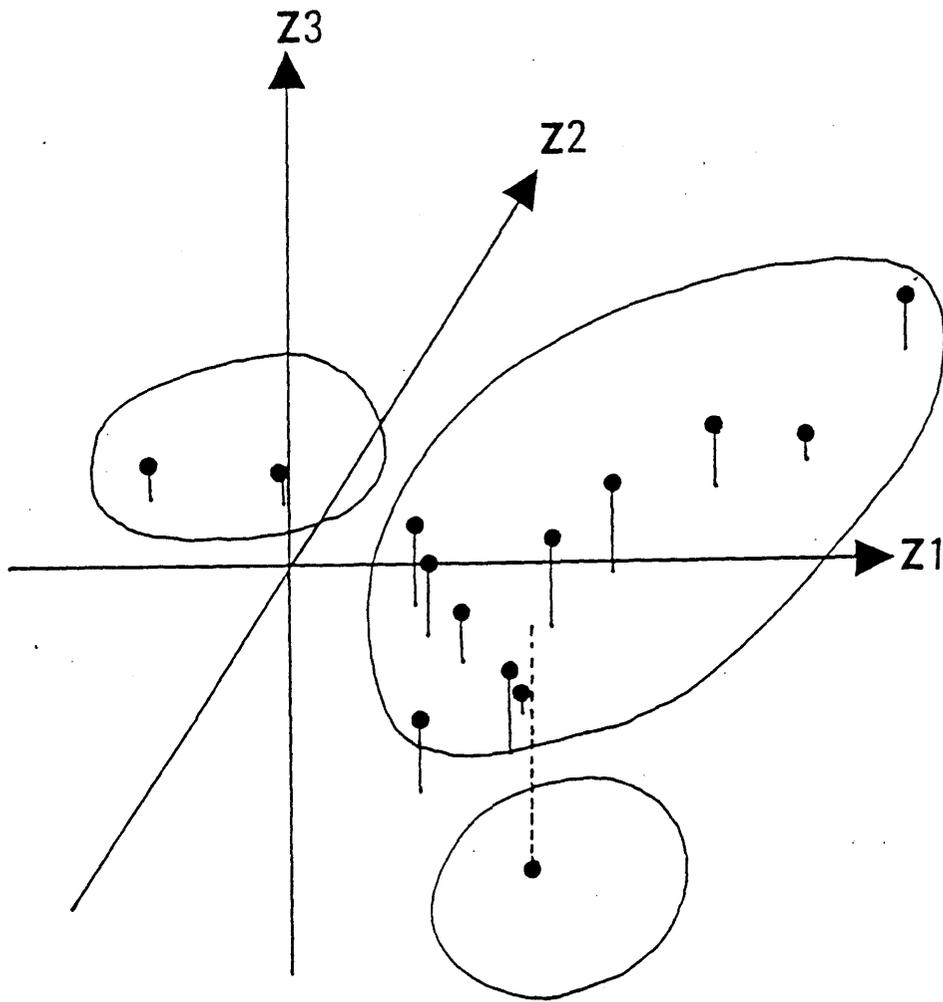
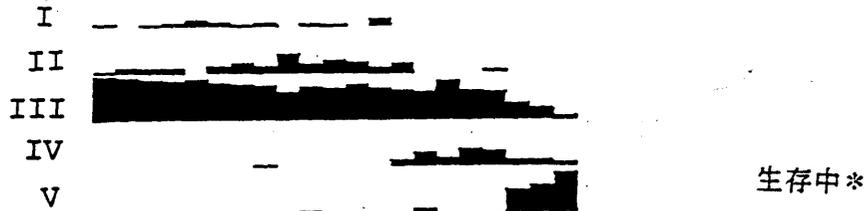
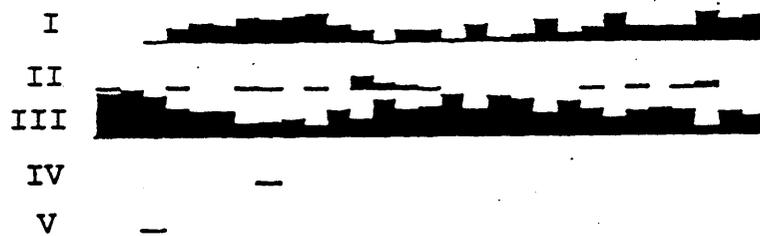


図3-4 主成分分析による新羽化虫の行動パターンの個体変異を3次元表示（コロニーS11の1985年8月30日～9月28日のデータを使用、すなわち図3-3の右の樹系図と同一のデータ）。Z1, Z2, Z3はそれぞれ第1第2第3主成分、点は個体を示す。図3-3の右の樹系図で分けた3つのグループは線で囲んだ。

(1) 平均的な個体



(2) 卵の世話の頻度が高い個体



(3) 初期から比較的外役の頻度が高い個体

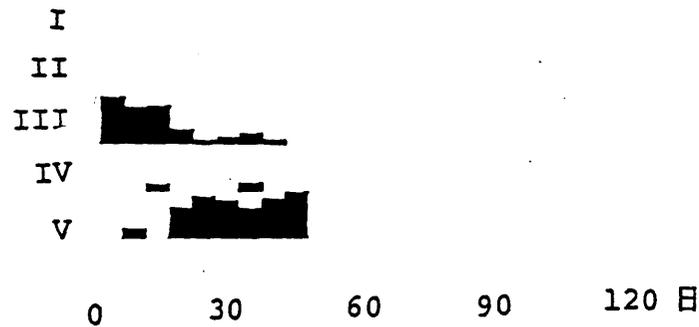


図3-5 新羽化虫の行動発生の3パターンの3実例。ヒストグラムの表示は、図3-2と同じである、すなわち： I：卵の世話、II：幼虫および蛹の世話、III：その他の巣内の活動、IV：巣のガード、V：巣外の活動。

\* (2)は観察を終了した145日目(矢印)においても内役のまま生存中だった個体である。

アリでは食卵が一般的に見られるので、産んだ卵がすべて食卵された可能性もある。そこで、材料と方法で記した通り、表3-2の八事で6月15日に採集されたコロニーの飼育容器より、10日毎に20個体ずつランダムに抽出して、解剖により卵巣の状態を観察した。卵巣体積と飼育を開始してからの時間の間には有意な相関はなかった(図3-6)、参考までに成熟卵細胞を含んだ良く発達した卵巣を持つ個体の卵巣体積は通常  $0.03\text{mm}^3$  を越える。成熟卵細胞を持つ個体も一度も発見されなかった。すなわち、野外で外役をしていた個体の産卵能力が内役のないコロニー条件下で回復することはなかった。

#### 5. 内役個体も一時的に採餌へ動員されることがある

給餌直後には、若い成虫(内役)も巣外の餌場へ一時的に動員される事がある。外役(スカウト)が餌を発見してフェロモンの道しるべを作りながら巣へ帰ると、道しるべの近くに定位していた内役が道しるべにそって巣外へ歩き出し、餌場に到達し餌に食らいつくのが何度か観察された。羽化後3日目の個体ですらこれを行うのが観察された。これらの内役個体はフェロモン道しるべがなくなると再び内役活動に従事した。そのため、内役の巣内と巣外での時間配分には餌が餌場に有る時と無い時で有意に異なる時がある、その1例を表3-7に示した。同様の現象が他のアリでも報告されており、Fresneau et al. (1982) は室内で小さなコロニーを飼育するとこの現象が起こりやすいと述べている。なお、この行動があるため、内役/外役の行動パターンの差を顕在化させる目的で、前章の室内の行動観察は餌が採餌エリア内に存在しない時に行われた。この章でも内役と外役はエサのない条件下で分けた。

室内観察において内役が巣外へ出るのは、この様に一時的に動員された時と、巣が攪乱された時という、どちらかという受動的な状況に限られ、自発的に巣の外へ出て行き、採餌するのは外役であった。すなわち室内観察では外役は普段単独で巣外を歩行して餌を探す、「スカウト」(Wilson, 1971) 的性格が強かった。

### 考察

#### 内役/外役という分業の発生機構

アミメアリの繁殖分業は齢行動多型に基づいている：すなわちすべての若いワー

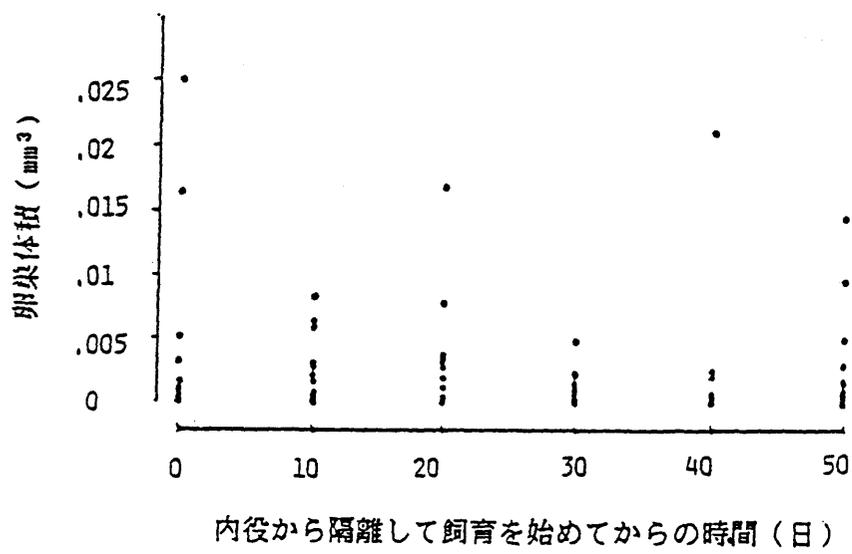


図3-6 外役の卵巣体積と、内役から隔離して飼育した時間の関係。有意な相関はない ( $r=-0.076$ ,  $P>0.4$ )。

表3-7 飼育容器内に餌があるときとないとの間で新羽化虫の巢内で費やした時間配分の比較。数字は巢外の活動への時間配分(%)を示す。1985年11月29日~12月16日までの室内コロニーS-6のデータを使用。このコロニーには羽化後の日齢60日以内の6個体が存在した。餌があるときとは、給餌後30分~6時間以内の時間帯のことをしめし、餌がないときとはそれ以外の時間帯を意味する。

餌の有無	個体のマーク記号					
	BY	YW	BG	BW	WR	RW
餌あり	57.5	88.5	53.8	42.3	73.1	61.5
餌なし	83.9	93.5	96.8	97.5	96.3	93.5

餌の有無で5%レベルで有意差あり(Wilcoxonの順位符号化検定)。

カーは巢内に留り産卵をする（内役）が、齢が進むと産卵を止め巢外で働くようになる（外役）、と結論された。これは、以下の事実により理由づけられる。

1. 外役は外役のまま死亡し、決して内役に変る事はなかった。
2. すべての内役が死ぬ前に外役になった。
3. 新羽化個体のすべてが、始め内役になった。死ぬまで観察できた個体は、やはりすべて外役化してから死んだ。
4. 野外採集された外役個体は、野外採集された内役個体より余命が短く、前者の方が齢が進んでいることを示唆している。
5. 内役個体はすべて、それらが現に産卵していると考えられる発達した卵巣を持っていた（前章参照）。
6. 外役のすべてが卵巣に黄体を持っていた、これは以前の産卵経験を示唆する（前章参照）。

水谷（私信）も 1. 3. 5. と同じ結果を得ている。

#### アミメアリ社会の昆虫学上の分類について

昆虫学者が一般に認める真社会性の定義とは、以下の3つの性質を同時に持つことであるとされる（Wilson, 1971）。

1. 同種の複数個体が子育てのために協力する。
2. コロニーの労働に寄与できるステージの個体に少なくとも2世代以上の世代重複がある。
3. 生殖に関する分業が存在し、多少なりとも不妊の個体が妊性のある個体の繁殖に資する行動をとる。

しかし、3番目の性質については、どの程度同一コロニー個体間の繁殖量に差があれば「多少なりとも不妊 more or less sterile」という定義を満たすのかがあいまいで、この点に関して昆虫学者の間で確定されたコンセンサスが得られていないため、アミメアリをどの社会性のレベルに分類すべきか判断は困難である。この3番目の定義のあいまいさが解決されないと、これまでもそうであったように（近年集合性クモとネズミに生殖に関する分業が発見された Vollrath, 1986; Jarvis, 1981）、膜翅目と等翅目以外の動物に繁殖に関する分業が発見された時、その社会構造の分類に問題が生じるであろう。

定義3を狭義にとらえ不妊の個体の存否と解釈するなら、アミメアリはもはや真社会性ではなくなる。Itow et al. (1984)は、生涯産卵数のバリエーションがポアソン分布より大きければ3の条件を満たすと考えてはどうかと提唱している。これは最も広範に定義を解釈した場合と考えて良いであろう。前章において内役を持つ成熟卵細胞数がポアソン分布と有意差が無いことを示した。しかし、これはある時間断面における内役個体の繁殖活性に顕著な個体差がないことは示唆するが、生涯繁殖成功度は計測困難であるためこの定義の解釈にのっとなって分類はできない。成虫の寿命や内役期間に少なからず個体差がある(たぶん体サイズに依存している、前章参照)ことが本章の観察で示されているので、同じ繁殖活性(産卵スピード)で内役期間を過ごしても生涯産卵数に差が出るかもしれない。しかし、このような厳密な規準で判断せねばならないこと自体、他のアリの女王(繁殖者)／ワーカー(非繁殖者)という分業形態とはかけ離れた極めて特殊な社会構造をアミメアリが持つのだといえる。

#### 繁殖に関する地位の不可逆的变化

本章の実験により、寺西(1929)の報告に反して、外役を内役から切り離して、十分餌を与えても産卵を再開しない事が示された。つまり、内役から外役へ変る行動発生(ethogenesis; Jaisson, 1987)の順序は少なくとも産卵行動に関しては非可逆的であった。ワーカーの産卵を女王がフェロモンや行動で抑制することがアリでは広く知られている(Bier, 1954; Plateaux, 1970; Torossian, 1974)。この結果は、アミメアリの内役が他のアリ女王やミツバチの女王の様に、外役の産卵を阻害しつづけているのではない事を示唆する。

室内において、内役でも一時的に採餌へ動員されることがあることが示された、前章の野外採集で1例だけ、巣の外の餌場へつながる蟻道で、成熟卵は持たないものの卵巣の比較的良く発達した個体が採集されている。伊藤(私信)、水谷(私信)も野外の餌場で卵巣の発達が比較的良い個体が採集されることがあると述べている。その様な個体も一時的に巣外へ動員された内役か、内役と外役の中間期の個体なのかもしれない。また、寺西(1929)の実験では、巣の外で採集した個体の中に、これらの理由で妊性のある個体が紛れ込んだか、巣の移動の直前か直後であったために蟻道上に内役が多く歩行していたため、産卵が確認されたのではと考えられる。

### 他種との分業形態の比較

アミメアリはアリ類の中でも極めて特殊な社会構造（分業形態）を持つと断言できる。その主要な理由は以下の3性質をともに持つことにある。

1. 本種は「高等な」フタフシアリ亜科に属するが形態的女王が消失して成虫は通常ワーカーだけになっている。
2. ワーカーの個体間に生涯を通じての明らかな繁殖分業はみられず、すべてのワーカーが齢行動多型 *age-polyethism* に従い、若い内役期に産卵を行なう。
3. ワーカーの繁殖は産雌性単為生殖で行われる。

形態的な女王が消失してワーカーが繁殖をしている種はハリアリ亜科の多くにみられることは緒言でも述べたとうりである。ただしハリアリは原始的であるが、やはり形態的な女王が欠損したのはアミメアリ同様二次的形質である。なぜならさらに原始的であるとされるノコギリハリアリ属 *Amblyopone* やキバハリアリ属 *Myrmecia* にも形態的に区別可能な女王が存在するからである。本種はハリアリとは系統的に全く異なるフタフシアリ亜科に属することは注目すべき点である (Taylor, 1965; 1968; 1978)。フタフシアリ亜科でも無翅の女王が存在する種は知られているが (例えば *Harpagoxenus sublaevis*, *Formicoxenus nitidulus*, Buschinger, 1974; 1975)、これらは働きアリ型女王であり、形態的にも完全にワーカーである個体が通常の主産卵者となっている例は知られていない。

ワーカー間の分業形態 (サブカスト) を Oster & Wilson (1978) は形態にもとづく形態カスト *physical castes* と羽化後の時間にもとづく時間カスト *temporal castes* そして個体毎の活動性の違いにもとづくテンポカスト *tempo castes* に分けている、なかでも時間カスト (別名、齢行動多型) は他の二つに比べ、アリに広くみられ古くから多数の報告がある (Otto, 1958; Weir, 1958ab; Oster & Wilson, 1978; Brian, 1979; Fresneau et al., 1982)、例外は Traniello (1978) が原始的な種 *Amblyopone pallipes* では齢行動多型がないと報告しているだけである [ただし、日本のノコギリハリアリ *Amblyopone silvestrii* では齢行動多型は見られるという — 増子 (私信)]。内役の行動つまり巣の中での労働に産卵行動が組み込まれている例、すなわち内役の期間に産卵を行うか、内役期のワーカーの卵巣が発達している例はクシケアリ属 *Myrmica* (Weir, 1958ab) やヤマアリ属 *Formica* (Otto, 1958) な

ど、これも多く知られている。アミメアリが特殊な点はワーカーの産卵が次世代ワーカーを作る有効な産卵で、栄養卵への専用〔アミメアリの卵に栄養卵の機能が無いとはいえない。アリにおいて食卵は一般的だからである（Wilson, 1971）〕や毎シーズン生産されるオスの一部を担うという機能があるのでは無いことである。

社会性膜翅目のワーカーが産雌性単為生殖する能力がある例は、古くから少なからず報告がある（Crozier, 1975）。アリでは Ledoux (1950) が、アフリカツムギアリ *Oecophylla longinoda* で報告している（ただし、Hölldobler & Wilson (1983) の追試は Ledoux の報告に否定的であった）。辻（未発表）は、沖縄産のクビレハリアリ *Cerapachys broi* でもワーカーが産雌性単為生殖するのを発見している。アミメアリのワーカーによる産卵は完全に産雌性単為生殖であると考えられるが、この点に関して比較生態学的な興味があるのは、ヤマアリ亜科のアリ *Cataglyphis cursor*（Cagniant, 1973）とケープミツバチ *Apis mellifera capensis*,（Anderson, 1963）のワーカーによる産雌性単為生殖である。どちらの例でも女王が取り除かれ孤児化したコロニーで、未交尾のワーカーが女王のかわりに産卵し、その卵は成長して女王とワーカーのどちらにも成り得る。しかし、どちらの場合もワーカーによる単為生殖はコロニーが女王を失った時にだけ起こり、コロニーの繁殖にとっては補助的機構に留まっている（Lenoir et al., 1987; Moritz, 1986）。これらの種の繁殖サイクルのなかで女王の生産が完全に停止されたならアミメアリ型の繁殖サイクルが出来上がる。なぜ一方で部分的単為生殖、他方でアミメアリのような完全単為生殖が進化したのかは興味深い問題である。詳しくは総合考察で議論するが、次章への導入の意味を含めてその生態学的要因についての関連する学説を2つ簡単に紹介しておく。

Moritz (1986) はケープミツバチのワーカーによる産雌性単為生殖は、女王の死亡というリスクが高いときに進化しうることを、メンデル遺伝モデルで示した。彼によると、ケープミツバチがすむ南アフリカの環境下では、強風により結婚飛行時のミツバチ新女王の死亡率が非常に高いという。

Hölldobler & Wilson (1977) は、簡単な巣しか作らず頻繁に巣の移動を行うアリ（たとえばアルゼンチンアリ *Iridomyrmex humilis*）などではコロニー当たりの繁殖者の数が増えて、恒常的に多雌制になっている事が多いが、これは、複数の女王がコロニー内に分散していれば、巣の移動時にコロニーが分断されてもどの部分も繁殖できる確率が高くなるからだと述べている。これもある意味では孤児化するリスクが高

いときの保険的なメカニズムと考えられるであろう。

どちらも基本的にコロニーレベルにかかった自然選択に個々の個体がどう行動する形質が進化するかという問題を議論していることになる。アミメアリのコロニーの生活史が上の仮説で考えられているような、女王が存在した場合それが度々消失する危険にさらされるような特性を持つのであろうか。アミメアリが野外で長い行列を作り巣の移動を行う事は良く知られている（寺西, 1929; 伊藤, 1981）。その頻度が他のアリと比べて高ければ、コロニーが分断されたり、女王が移動中に死亡する危険が高いと考えるのは合理的である。いづれにせよ、野外でのコロニーレベルの生活史を調べる事が、繁殖分業形態の比較生態学的研究にとって不可欠であると思われるので、その点（特に移動頻度）に関して次章で定量的な調査を行った。

#### 第4章 野外における営巣様式（巣の分布と移動）

##### 緒言

アリの近代的研究の開拓者であった W.M.Wheeler (1910) はこう述べている「大半のアリの種において巣の放棄と再建築は、環境の急変や他の動物により著しい巣の攪乱を受けた時だけに起こる」。また、Wilson (1957; 1971) も「少数の特殊化した種、例えば、アルゼンチンアリ *Iridomyrmex humilis* やイエヒメアリ *Monomorium pharaonis* などの”トランプ種”と呼ばれる結婚飛行をほとんど行わず分巣で繁殖を行う種や、熱帯・亜熱帯に棲むグンタイアリ亜科 Dorylinae やハリアリ亜科 Poneriinae の放浪性の集団捕食者のみに、頻繁な営巣場所の移動が見られる」と書いている。このように、アリは定着性の動物で、営巣場所を変えることは、どちらかという例外的な現象であると長い間考えられて来た。近年になってこの考えには疑問が持たれるようになり、Smallwood & Culver (1979), Smallwood (1982) は「熱帯亜熱帯ばかりでなく温帯においてもアリの巣の移動は普通に見られる」という見解に達し、Möglich & Hölldobler (1975)、Maschwitz & Schönegge (1983) も「多くのアリが巣の移動のための特別な情報伝達システムを持つ」とう事実を示し、このような特殊化した形質が進化しているのはアリにおける巣の移動が一般的な現象である証拠であると考えている。

Hölldobler & Wilson (1977) は「機会主義的営巣者、つまり不安定な場所に一時的な巣を作り、頻繁に巣の移動を繰り返すため、巣が分断される事多いアリでは多女王制になっているものが多い」と述べ、「これは、コロニー内部に複数の繁殖者を分散させておけば、分断されたどの部分も繁殖できる確率が増えるからだ」と巣の移動と多女王制の適応的相関を示唆している。

アミメアリのコロニーには極めて多数の繁殖個体が存在する。アミメアリは単為生殖であるとはいえ、この繁殖様式を特殊な多女王制と考える事もできよう。本種が果たして巣の移動を頻繁に行なうかどうかは、アミメアリの特殊な繁殖形態（ワーカーによる完全な単為生殖）の適応的意味を考える上で興味深い。アミメアリが野外において長い行列を作って巣の移動を行なうことは、寺西 (1929) が報告している。しかし、営巣活動や移動の頻度などに関する定量的データは皆無である。本章では、以下

の9点についての定量的データをとるための野外調査を行った：1)活動期、2)巣の移動頻度、3)移動距離、4)移動方向、5)巣の分布とコロニー間の干渉、6)営巣場所の選好性、7)コロニー当たりの巣の数(多巣性の程度)、8)1回の巣の移動に費やされる時間、9)巣の移動を引き起こす外的要因。

## 材料と方法

名大と八事の2調査地内の一定区画で、1985年の4月から12月にかけて断続的に、活動している巣(地上にワーカーが出ている)すべての分布を記録した。調査は名大では1-10日間隔、八事では6-8日間隔である。本種は長いフェロモンの蟻道を作って採餌を行なうため(第1章参照)、蟻道を追って行けば容易に巣を発見することが出来る。異なるコロニーは以下の規準で区別した。1)空間的に異なる場所に別々の巣を持つ、2)それらの巣は互いに蟻道で繋がっていない。この規準での区別が微妙と思われる時には、ワーカーの巣間交換を行ない攻撃的反応の有無を観察した(第1章参照)。観察はすべて日中(12:00-18:00)に行なった。2回の連続した調査で同じ場所に巣を発見した時には、その間移動していない同一コロニーであると判断した。前回発見された場所から巣が消失していた場合には、消失が判明した前日までその場所に留った後で移出したものとみなした。前回の調査で巣が無かった場所に新しく発見された巣は発見されたその日に移入したものと判断した。

八事では、2コロニー(Y-01とY-04)を任意に選び色素で標識(マーク)して、移動の軌跡を追った。マーク法は次のようである、ローダミンBおよびメチルグリーンを1%以下含む50%ショ糖水溶液を、33mm径のゴムシートの上にスポイトで数滴点下し、それを巣の入口脇に置き、アリに摂食させる。5-7時間後にゴムシートは回収する。いちど色素餌を摂食した成虫個体は、25日後でもローダミンBでは全個体から、メチルグリーンでは60%の個体から検出できるため、このマーク法により移動してもコロニーは特定できる。マークしたコロニーの検出は、コロニー毎にアリ数個体を採集してろ紙上で潰し、色の有無から判定した。

## 結果

### 1. 活動期間

1985年の4月から11月にかけて延べ 701コロニーが名大で、延べ 212コロニーが八事で、地上で活動しているのが観察された。どちらの調査地でもアリは4月中旬から11月初旬までのあいだ地上で活動的であったが、八事において1コロニーだけが12月2日まで地上で僅かながら活動していた。地上での活動が確認されたコロニー数は5月初めころに増加し9月までその数を保つ、以後減少しはじめ10月中旬ごろまでにはピーク時の半数ほどになる(図4-1)。

### 2. 巣の移動頻度の季節的变化

日当たり巣の移動率  $Pe$  をアリが活動的であった4月20日から10月20日のデータを使い次の式に代入して推定した。

$$Pe = 1 - (M/N)^{1/d} \quad (1)$$

ここで、 $N$  は2回の連続した調査のうち始めの調査日に観察した巣の総数、 $M$  はそのうち次の観察日まで移動せずに定着していた巣の数、そして  $d$  はその2回の調査の調査間隔(日)である。

図4-2に、名大、八事それぞれの巣の移動率( $Pe$ )の季節的变化を示した。調査間隔が全シーズンを通して一定ではないため、全データを使った統計的検定はできなかったが、シーズン初期と終期の小サンプル数によると考えられる変動を除いては、明らかな季節的変動や場所間の差は見られなかった。

### 3. 巣の寿命

ひとつの営巣場所におけるコロニーの平均滞在期間(巣の寿命)は、名大で  $17.4 \pm 15.6$  (S.D.)日 ( $N=158$ )、八事で  $15.7 \pm 10.5$  (S.D.)日 ( $N=81$ )であった。

グンタイアリの仲間では、移動に移動相/定着相を繰り返すという周期性があることが知られているので(Schneirla, 1971)、アミメアリでもそれが無いかどうかを調べるため、巣の寿命の頻度分布を調べた。巣の移動が一定確率でランダムに起こる



図4-1 活動中であった巣数の季節的変動。●は名大、○は八事。

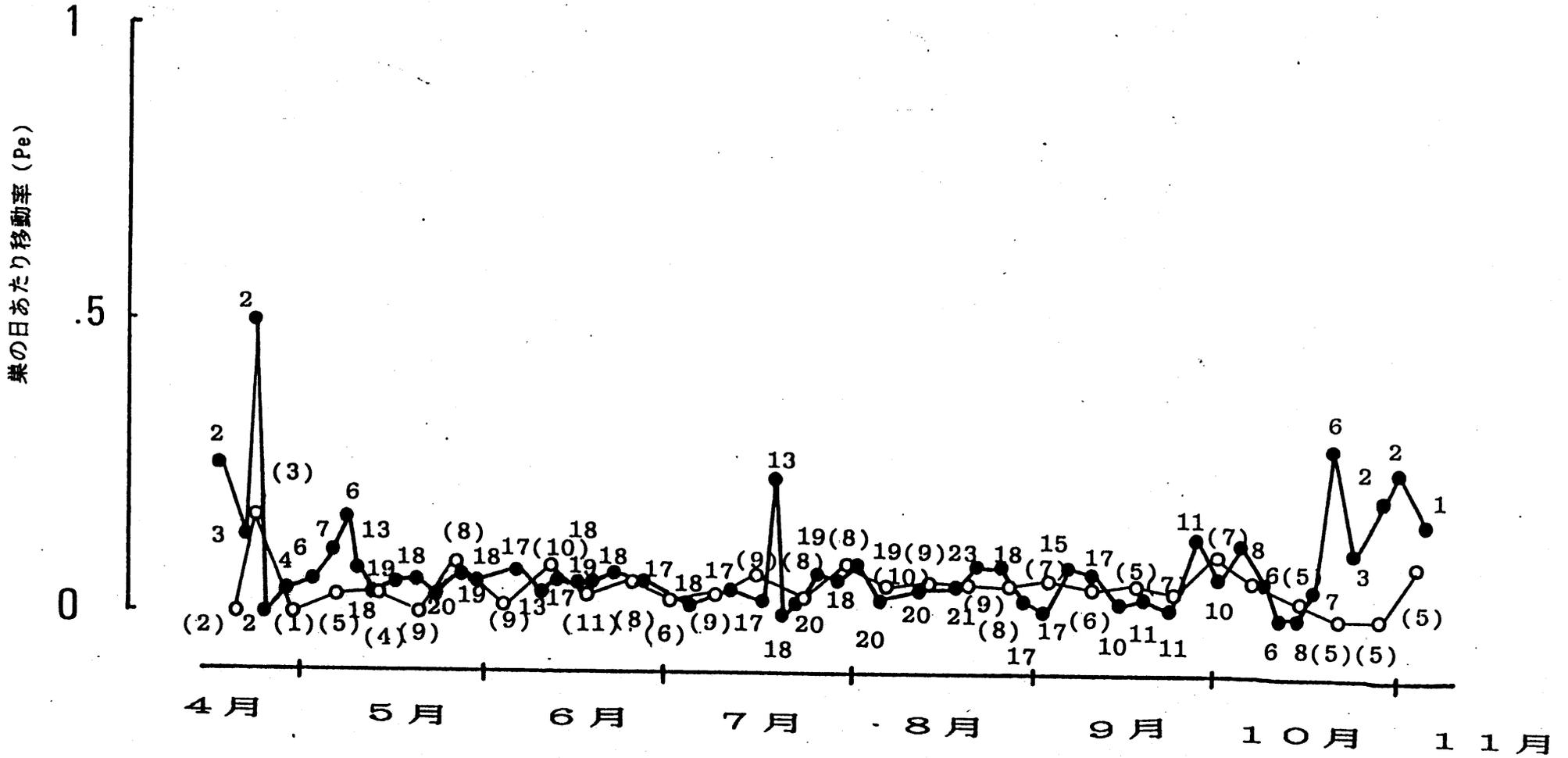


図4-2 葉の移動率の季節的変動。●は名大、○は八事。( )内の数値はサンプル数を示す。

数値の説明？

なら、 $n$  週間の寿命を持つ巣の相対頻度  $P_{(n)}$  は次の確率分布（二項分布）で近似される。

$$P_{(n)} = p(1 - p)^n \quad (2)$$

ここで、 $p$  はシーズン全体の週あたり平均移動率（すなわち名大で 0.39、八事で 0.37）である。どちらの調査地においても観察された巣の寿命の分布と時間的に一定確率でランダムに移動する場合の理論値との間に有意な差は検出されなかった（図 4-3）。このことは、アミメアリの巣の移動は周期的に起こるのではないことを示唆する。ただし、どちらの調査地でも、移入後 1 週以内に消失した巣の頻度が、幾らか理論値より低いように見える。巣の移動は移入直後はわずかに抑制されるが、それ以後はほぼランダムに起こるのかも知れない。

#### 4. 移動距離

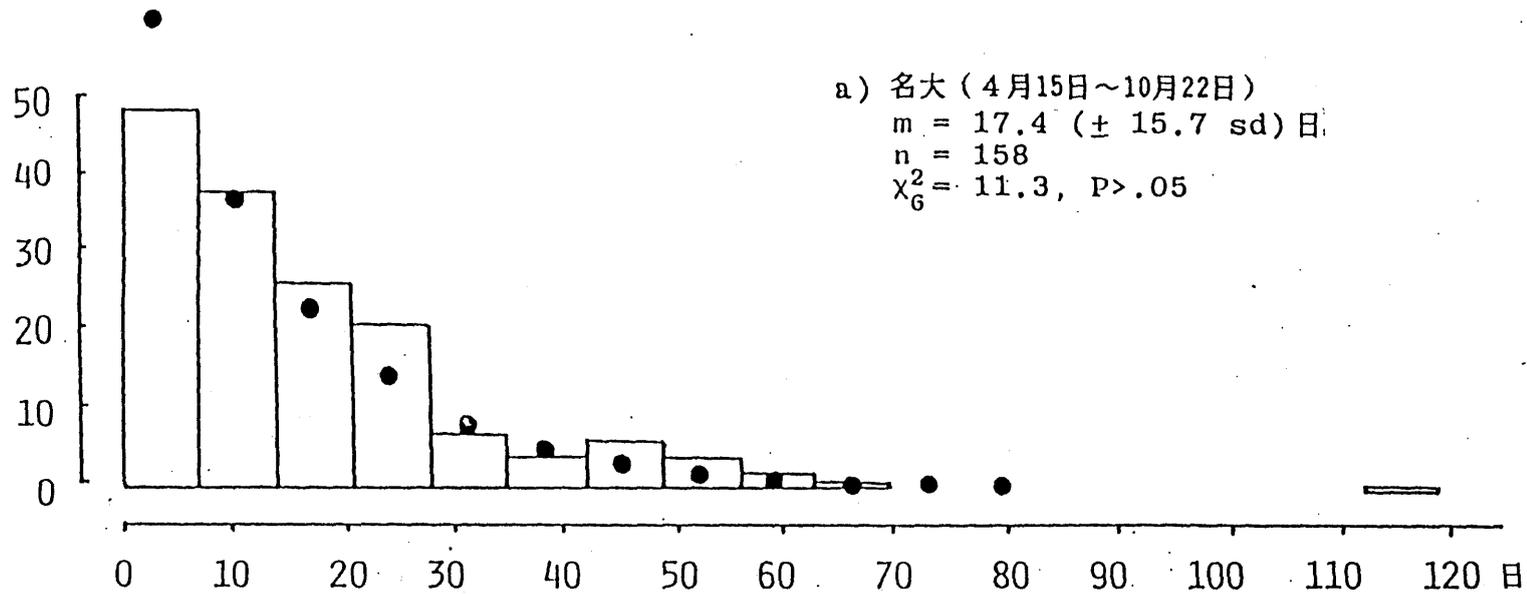
色素マークしたコロニーと、移動中であるところを直接観察したコロニーを用いて、巣の再建に際しての移動距離を計測した。移動距離の分布は図 4-4 に示された。名大と八事で移動距離の分布に有意な差は検出されなかったが、10 m 以上の長距離移動は名大においてのみ見られた。八事は地表が一面樹の葉の堆積物で覆われた連続分布する均質な棲み場所であるのに対して、名大は営巣可能な場所が均一に分布せず、道路や建築物でパッチ状に分断されている。10 m 以上の長距離移動は道路や建築物を横切ったときに見られた。

#### 5. 移動方向

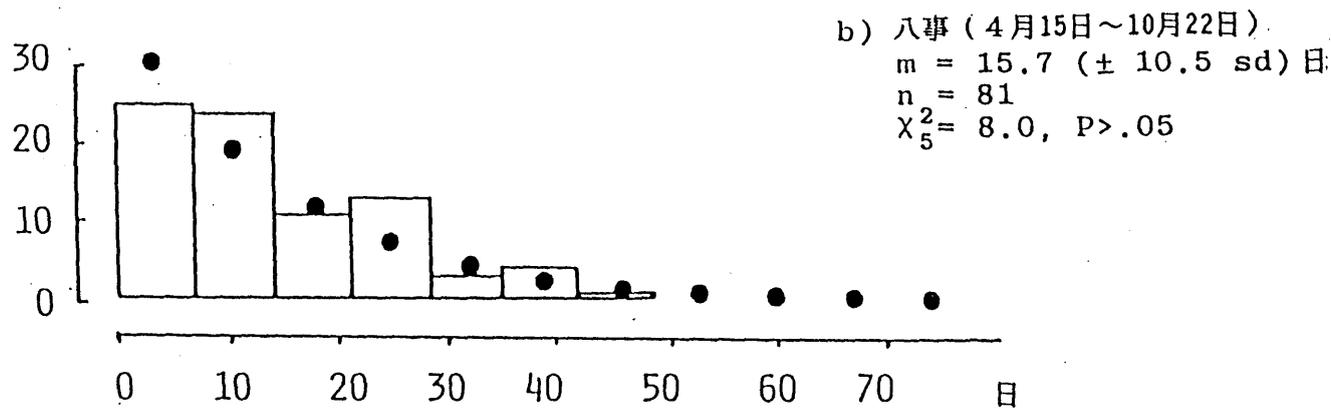
グンタイアリの仲間、例えば *Eciton hamatum* や *E. burchelli* では、移動に際して移入してきた方向への逆戻りは、滅多に起こらず、移動方向は前回とほぼ同じ方向に起こると報告されている（Schneirla, 1971）。そこで、アミメアリの巣の移動時の移動方向が、前回の移動時の移動方向に影響されるかどうかを、色素マークした 2 コロニーと、移動の経過を直接観察しつづけた 1 コロニー（Y-16）を使い調べた。

図 4-5 は、前回の移動方向（移入方向、旧巣から現在の巣への方向）を  $0^\circ$  に基準化した場合の、移出方向と距離のベクトルを表示したものである。移動方向が前回

頻度



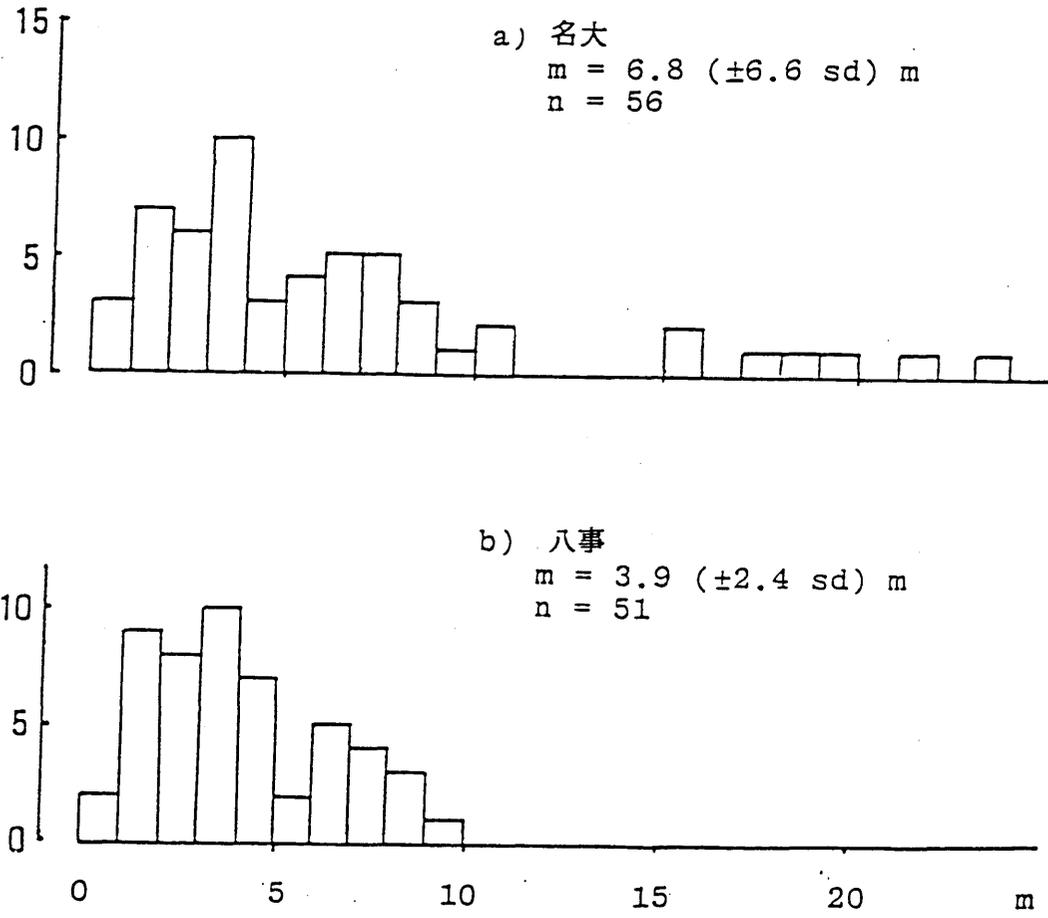
頻度



鳥の寿命

図4-3 鳥の寿命の分布。ヒストグラムは実測された分布、黒丸は理論分布（二項分布）。

頻度



巣の移動距離

図4-4 巣の移動距離の分布。名大と八事のあいだで分布に有意な差はない ( $P > 0.05$ , Kolmogorov-Smirnov の2試料検定)。

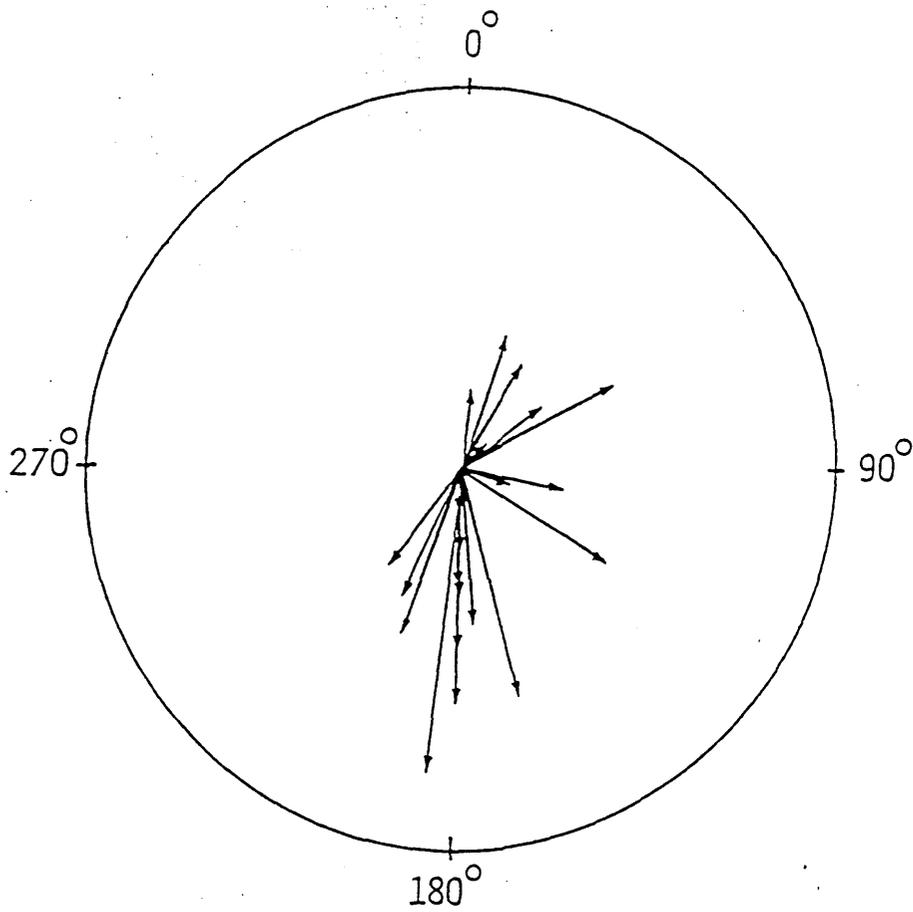


図4-5 巣の移動方向と距離を示すベクトル。前回の移動方向を $0^\circ$ とした。円は巣から10mの距離を示す。方向はランダム（方向性なし）と Watson の  $U_n^2$  検定（Batschelet, 1981）で有意差あり  $P < 0.01$ 。

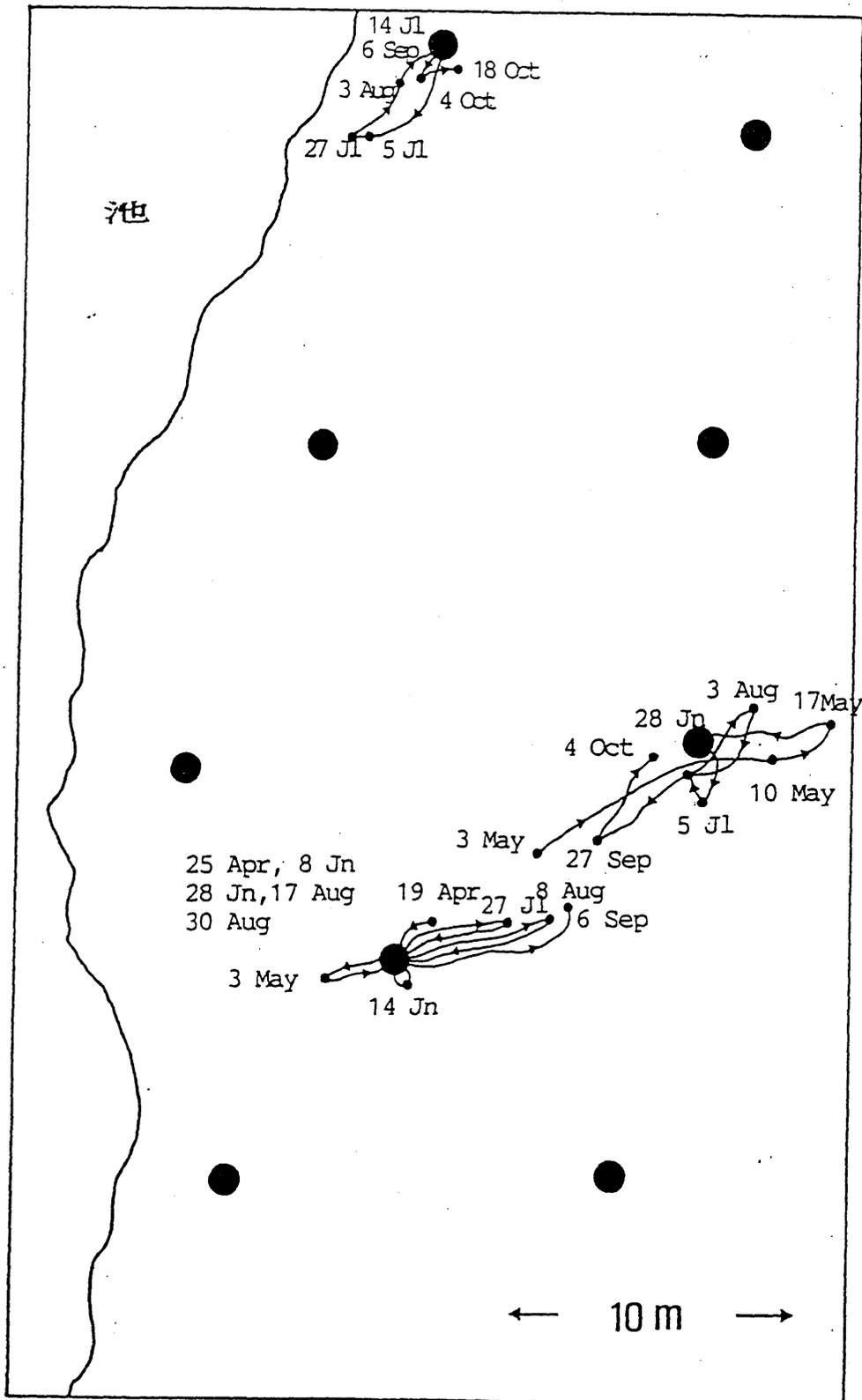


図4-6 八事における1985年6月28日の全アミメアリ巢の分布(大きな黒丸)と、3コロニーの移動の軌跡(矢印と点で記した)。移動軌跡の脇に移動が確認された日付を記した。ただし、以下の略号 Apr, May, J n, J l, Aug, Sep, Oct はそれぞれ4月, 5月, 6月, 7月, 8月, 9月, 10月を意味する。

の移動方向に影響されているかどうかを、円統計学 circular statistics の Watson の  $U_n^2$  検定法 (Batschelet, 1981) を用いて調べた。この方法では、ベクトルには特定の方向性は無く前回の移動方向に関して全くランダムな方向に移動が起こる、という帰無仮説を立てる。検定は、実際の移動方向の分布が前回の移動方向に関してランダムな場合と同じであるとした時正しい結論を下す確率を計算し、その確率が低い場合には帰無仮説を棄却する。観察された移動方向分布はランダムな方向分布と有意な差が検出された ( $P < .01$ )。平均ベクトルの距離は、1.95 m そしてその角度は  $160.3^\circ \pm 33^\circ$  (95%信頼限界) であった。これは、グンタイアリの例とは正反対に、コロニーが移動に際して前回の営巣場所の方向へ引き返すことの方が多し事を示唆する結果である。図4-5のなかで、角度が $180^\circ$  (前回の移動方向から $180^\circ$  転向) のベクトルが6あるが、これらはすべて、前回の移動で一度放棄した巣を次の移動で再利用したために起こった現象である。図4-6には、色素マークした2コロニー (Y-01, Y-04) および、集中観察した Y-16 コロニーの移動の軌跡が示されている。各コロニーの移動範囲は狭い範囲に限定されている様に見えるが、このことも移動方向の非ランダム性と関係があると考えられる。

#### 6. 巣の移動における他コロニーとのスペーシング

De Vita (1979) の報告では、シュウカクアリの1種 Pogonomyrmex californicus における巣の移動は、再近接巣からより離れた場所に再営巣するという、他コロニーとのスペーシングの機能があるという。同様の現象がアミメアリの巣の移動時に見られるか調べた。図4-7は移動前の再近接巣の方向を $0^\circ$  と基準化した場合の移動距離と方向とをベクトルで表示したものである。観察された方向の分布は最近接巣の方向とは無関係にランダムに移動がおこる場合の方向分布と有意な差は検出されなかった。さらに、表4-1は、移動前の再近接巣との距離と、移動後の再近接巣との距離を比較したものであるが、検定の結果、移動前後で距離が増加あるいは減少するとの有意な傾向は見られず、移動が必ずしも周りの他巣とのより均一的な距離をどるといふスペーシングの機能を果たしていないことを示している。

#### 7. 営巣場所選好性

頻繁に巣移動をするなら、季節によってより好ましい場所を選んで営巣する可能性

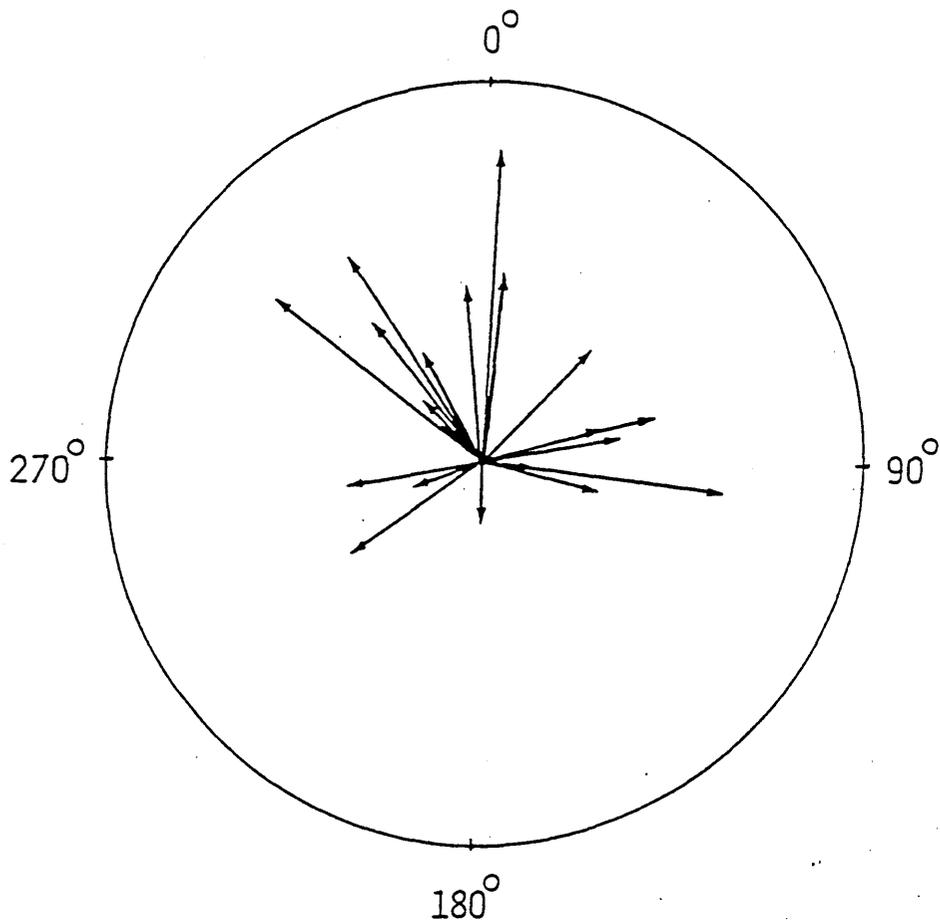


図4-7 巣の移動方向と距離を示すベクトル。移動前の最近接巣の方向を0°とした。円は巣から10mの距離を示す。方向はランダム（方向性なし）と Watson の  $U_n^2$  検定（Batschelet, 1981）で有意差なし  $P>0.05$ 。

表 4 - 1 移動前と移動後の最近接巣の距離の比較。

コロニー	移動が観察 された日付 1985年, 月, 日	移動前の最近接 巣との距離 (m)	移動後の最近接 巣との距離 (m)	移動前後の 最近接距離 の差
Y-01	6, 8	8.7	8.9	+0.2
	6, 14	8.9	8.7	-0.2
	6, 28	8.7	8.9	+0.2
	7, 27	12.7	9.7	-3.0
	8, 17	9.7	6.9	-2.8
	8, 22	6.9	8.8	+1.9
	8, 30	8.8	6.9	-1.9
	9, 6	6.9	9.2	+2.3
Y-04	6, 28	10.7	11.7	+1.0
	7, 5	11.7	12.7	+1.0
	7, 12	12.7	12.7	0
	8, 3	12.7	7.9	-4.8
	9, 20	7.9	7.0	-0.9
	9, 27	7.0	4.9	-2.1
	10, 4	4.9	8.2	+3.3
Y-05	6, 14	7.0	6.2	-0.8
Y-15	7, 8	8.5	14.2	+4.7
Y-12	7, 14	12.3	12.3	0
Y-21	8, 9	13.9	8.7	-5.2
Y-27	8, 9	6.1	6.6	+0.5

移動前後で最近接距離に有意差なし (Wilcoxonの順位符号化検定,  $P > 0.05$ )。

がある。表4-2に、観察された営巣場所を質的に区分してさらに季節で分けて示した。検定の結果、営巣場所は季節ごとに有意な違いがあった。6月から8月にかけて最も良くみられるのは、樹の葉の堆積物の下に作られた巣であるが、9月から10月にかけて普通にみられたのは立木や立ち枯れの樹の根の周辺の地中に作られた巣である。樹上に巣が作られていることもあった、それは立ち枯れの樹や生立木の枯死した部分に作られていた、しかしこれは夏のみに見られる現象であった。特に腐った木の下や樹上巣の場合、巣の入口に砂粒が積み固められていることが多かった。しかし、本種が行なう巣場所の改造はこの程度止りであり、巣場所としては通常自然に存在する空間を利用しているだけで、精巧で複雑な巣は作らない。

### 8. 多巢性の程度

名大で2.1% (n=701)、八事では13.7% (n=212)のコロニーが多巢的(1以上の巣を持つ)であった(ただし巣の移動中の一時的な多巢状態は除いてある)。多巢コロニーの比率は2調査地の間で有意な差がある( $\chi^2=48.6$ ,  $P<.001$ )。八事では1コロニー当たりの巣の数は、季節ごとに変化し(図4-8)、夏に多巢コロニーが増加する傾向があった。1コロニー当たりの巣の数は八事でみられた4が最高であった。

### 9. 巣の分布

アミメアリが他個体の所属するコロニーを識別し、他コロニーの個体には攻撃性を示すことは1章で調べた。アリがコロニー間で敵対性を示すとき、棲み場所が集中分布していなければ、コロニーの分布は均一的な分布をすると考えられる(Levings & Traniello, 1981; Ryti & Case, 1986)。そこで、Clark & Evans (1954)の最近接距離法を使って、八事におけるほぼ同じ調査区画で1985年の本種の活動期を通して巣の分布型を調べた。八事の調査地は巣場所と成りうる樹の葉の堆積物が一面に蓄積しているため、営巣可能な場所は集中分布してはいないと考えられる。コロニーが多巢的であった場合には、各巣の(入口の)重心をそのコロニーの巣場所とした。結果は、表4-3に示すように、頻繁な巣の移動にもかかわらず、巣は全シーズンを通して均一的分布が保たれていた(ただし、晩秋のデータはランダム分布と有意差は無い、これは巣のサンプル数が少ないためと考えられる)。分布の均一性はコロニー間の敵対

表4-2 営巣場所の季節的变化、数字は観察された巣の数を示す。日付の上に示したのように、春、梅雨、夏、秋に再分して $\chi^2$ 検定した。名大は $\chi^2=105.2$ ,  $P<0.001$ 、八事は $\chi^2=75.9$ ,  $P<0.001$ 。但し名大においては石の下、陶器の下、コンクリートの下と建築物の隙間は融合して検定した。

### 八事

営巣場所	春		梅雨		夏		秋	
	4月	5月	6月	7月	8月	9月	10月	11月
落葉の堆積物下	1	3 4 9	6 7 7	8 4 1	1 1	1 1 1		
朽木中、倒木下	1	4 3 2	3 2 2	2 4 5	5 4 4	2 1 2	1	
立木（立ち枯れも 含む）上				1 4 5	2 1 1			
切株中				3 2	3 4 3	3 3 2	3 2 1	
生立木の根周辺 の地下	1		2 2	2 2	2 1 1	1 2 3	3 3 4	2

### 名大

落葉の堆積物下	1	4 6 9	8 6 4	3 6 7	6 8 8	4 3 4	2	
朽木中、倒木下	2	1 4 6	6 5 3	1 1 1	1 1	1 1	1 1 1	1
立木（立ち枯れも 含む）上			2	2 1 1	1 1	1 1		
石の下	3	5 7 2	1 2 2		2	1		
陶器の下	1	1 4 3	3 4 3	3 5 7	5 4 6	3 2 2	2 2 1	1
コンクリート下		1 4 3	1 2 1	2 3	3 4 2	2 1		
建築物の隙間		1	1 1 1	1 2 2	2 1 1			
生立木の根周辺の地下		1 1	1 1 2	1 1	2	6 3 3	3 4 5	1

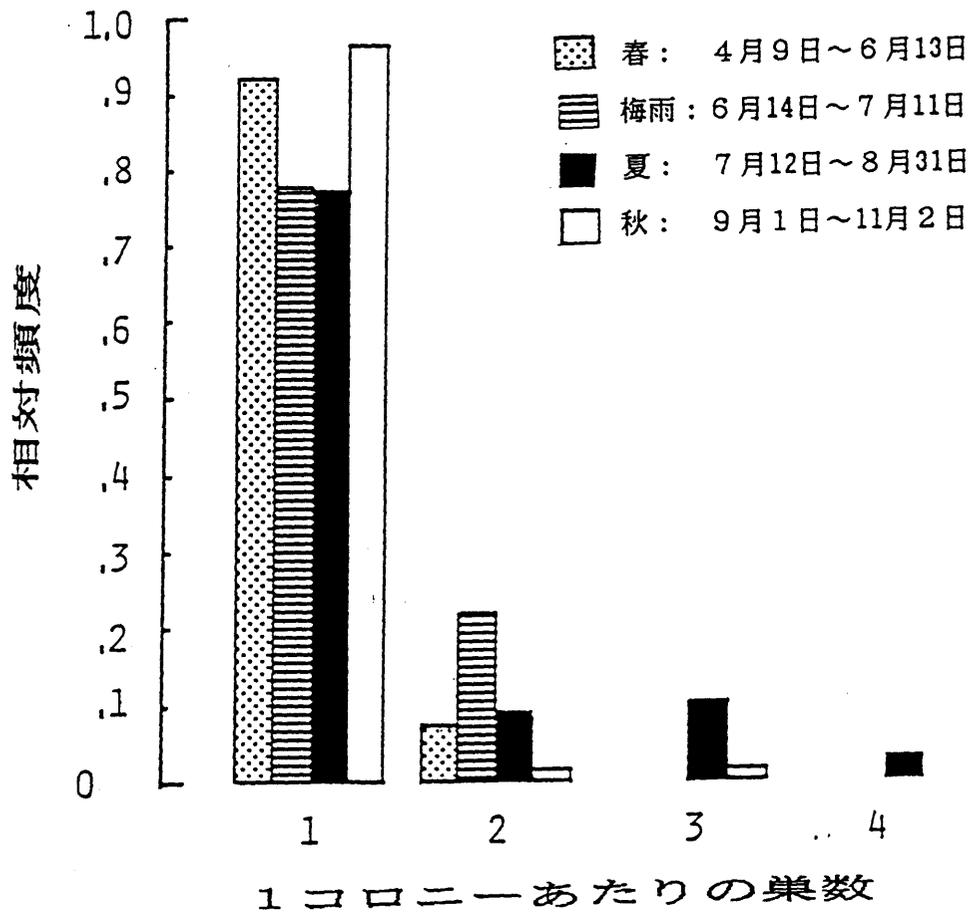


図4-8 コロニーあたりの巣数の季節的変異。4つに分けられた季節間で巣数の分布に有意差あり ( $\chi^2=13.1$ ,  $P<0.005$ )。

表 4-3 Clark & Evans(1954)の最近接距離法によるアミメアリの巢の分布型の分析。

日付	調査面積 (m <sup>2</sup> )	コロニ —数	E(r): * 最近接巢間 距離の期待値 ±SD	r: 最近接巢間 距離の実測値 平均±SD	R = $\frac{r}{E(r)}$	** <.05	*** P
5月 17	1145	9	5.6 ± 1.0	7.7 ± 1.8	1.37	<.05	
24	1145	9	5.6 ± 1.0	7.7 ± 1.8	1.37	<.05	
31	1145	8	6.0 ± 1.1	8.8 ± 2.3	1.46	<.05	
6月 8	1145	9	5.6 ± 1.0	8.7 ± 2.1	1.55	<.05	
14	1145	10	5.4 ± 0.9	8.7 ± 2.0	1.61	<.001	
21	1145	9	5.6 ± 1.0	8.7 ± 1.9	1.55	<.01	
28	1145	9	5.6 ± 1.0	9.8 ± 1.7	1.75	<.001	
7月 5	1245	8	6.2 ± 1.2	10.8 ± 2.9	1.74	<.001	
12	1245	8	6.2 ± 1.2	12.3 ± 3.0	1.98	<.001	
19	1245	8	6.2 ± 1.2	10.7 ± 3.2	1.73	<.001	
27	1049	8	5.7 ± 1.1	9.3 ± 3.8	1.63	<.001	
8月 3	1105	9	5.5 ± 1.0	9.0 ± 2.7	1.65	<.001	
9	1105	10	5.3 ± 0.9	7.5 ± 1.7	1.42	<.05	
17	1105	9	5.5 ± 1.0	9.4 ± 3.7	1.70	<.001	
23	1105	8	5.9 ± 1.1	9.9 ± 3.0	1.67	<.001	
30	1049	7	6.1 ± 1.2	10.2 ± 4.3	1.67	<.001	
9月 6	1049	6	6.6 ± 1.4	11.6 ± 5.0	1.76	<.001	
13	1049	5	7.2 ± 1.7	12.0 ± 5.1	1.66	<.01	
20	1049	7	6.1 ± 1.2	9.3 ± 5.2	1.52	<.01	
27	1049	6	6.6 ± 1.4	9.4 ± 5.7	1.42	<.05	
10月 4	1049	7	6.1 ± 1.2	9.6 ± 3.1	1.58	<.01	
11	1049	5	7.2 ± 1.7	9.2 ± 2.1	1.28	.235	

\* ランダム分布を仮定。

\*\* Rの値が1より小さいときは集中分布を意味し、1より大きいとき一様分布を意味する、そして1に近い時ランダム分布を意味する。

\*\*\* 検定は Clark & Evans (1954) の方法で行った。帰無仮説 Ho: 巢はランダムに分布する。

性に関する調査結果と矛盾しない。水谷（私信）は、幾つかの調査地でそれぞれ1回だけ本種の分布を調べ、同様の結果を得ている。

#### 10. 1回の移動に費やされる時間

移動がどれ位の時間で完了するか、1回の移動に費やされる時間  $T$ （時間）を以下の式で推定した。

$$T = R \cdot D / N \quad (3)$$

ここで、 $R$  は、1つの巣場所での平均滞在期間（平均巣の寿命、単位は時間 hr）。 $D$  は調査中に巣の移動を行なっているところが直接観察された事例数。 $N$  は、観察コロニーの総数。 $R$ ,  $D$ ,  $N$  にそれぞれ観察値 410.4 (=17.1日 x 24時間), 42, 847 を代入することにより、 $T$  は 20.4時間と推定された。仮に移動が調査を行った12:00時から18:00時の間だけに起こると仮定すれば（これは過小推定となる、なぜなら他の時間帯にも移動するのが観察されているから（辻, 未発表））、 $T$  は 5.1 時間と推定される。計算は、名大、八事の両調査地の4月から9月までの結果を合わせて計算した。

#### 11. 分巢、そして多巢性に至る巣の移動

本種の創巢は、有翅女王がいない事から考えて分巢（fission, mesmosis）でなされることが考えられるが（Itow et al. 1984）、野外において分巢の過程を直接観察することも、分巢が起こった証拠を得ることも出来なかった。しかし、巣の移動の結果多巢状態（2巣）に至った過程は観察できた。1985年5月13日名大で、移動中のコロニーを発見、その後3時間続けて観察したが移動は終了しなかった（これは、巣の移動が完了するのに少なくとも数時間はかかるという前節の推定と一致する）。次の日、移動は終了していた、新しい巣は古い巣から約 15 m 離れた石の下に作られていた。しかし、セラミック製のポットの下にあった旧巣の中にもまだ多数の成虫や幼若個体が残っており、それは放棄されておらず、古い巣と新しい巣は蟻道でつながっていた。蟻道で繋がれたままその2巣は少なくとも3日間共存した。移動が観察されてから5日後にはどちらの巣からもアリが消失していたので、先の多巢状態から真の分巢に至

ったのかどうか確認できなかったが、少なくとも夏期に良く見られる多巣コロニーは  
このようにして生じるのであろう。

## 12. 巣の移動を誘発する要因としての環境攪乱

1985年の5月から6月にかけて、名大のコロニーのうちで、草本植物につくアブラ  
ムシの甘露を採餌しているものを任意に選んで、それらが採餌している植物の地上部  
をすべて切除した。草を切除する時には巣を直接攪乱せぬよう出来る限り注意した。  
そして次の日までに移動が起こった頻度を、なにもしなかった対照区のコロニーと、  
草を切除した区のコロニーとで比較した。複数の実験日のデータをプールして検定し  
た結果、草を切除した区は草を切除しなかった対照区よりも次の日までに移動が起  
こる頻度が有意に高かった(表4-4)。これは、環境の攪乱が巣の移動を起こす引き  
金になることを示す。しかし、実験は除草による他の環境要因の変化を除去していな  
いから餌不足が巣の移動を引き起こす直接の要因であるかどうかは示し得ていない。

## 考察

### 1. 他種との比較

表4-1に、巣の持続期間等に関するデータを、温帯のアミメアリと気候が類似し  
た環境に棲む他種のアリとで比較した。アミメアリの巣の平均持続期間の半分(巣の  
半生)は他のアリのそれより短いようであった(少なくとも調査されている種の中  
では一番短い)、つまりアミメアリは他種に比べより頻繁に巣の移動を繰り返す種  
であるといえる。

アリにおける巣の移動頻度の種間変異を説明する仮説は幾つかある。Möglich(1978)  
は、巣のホメオスタティックな能力を重視し、これを巣の「価値」と呼んだ。彼によ  
ると、小さなコロニーで生活し、単純な構造の巣しか作らない種は、環境の変化に対  
して巣内環境の恒常性を維持しにくいいため、巣の移動に頼らざるを得ない。一方  
Smallwood(1982)は移動のコストを重視し、すなわち大きなコロニーを持ち複雑な  
巣で生活する種は、巣の再建にかかるエネルギーコストが高いため移動は低頻度にな  
るとした。アミメアリのコロニーサイズは平均 22,000個体(成虫)、最高で 30万を  
越す(水谷, 私信)という、フタフシアリ亜科の中ではかなり大きなコロニーを作る

表 4 - 4 植物除去 1 日後のコロニーの反応、数字はコロニー数を示す。

	移動した	移動しなかった
対照区	9	65
植物除去区	8	2

Fisherの正確確率検定 ( $P < 0.001$ )

表4-5 温帯性アリ類の巣の寿命、移動距離、移動時間。Smallwood (1982)  
から引用した。

種名	巣の平均寿命/2 (Half life) (日)	移動距離 (m) 平均値 (範囲)	1回の移動に費 やす時間
<u>Formica subsericea</u>	89.9	4.4 (2.4 - 10.0)	-
<u>F. pallidefuiva</u>	71.9	-	-
<u>F. difficilis</u>	27.0	-	-
<u>Aphaenogaster rudis</u>	20.6	0.38 (0.28 - 0.55)	1 - 2 日
<u>Tapinoma sessile</u>	12.9	0.36	-
<u>Myrmica americana</u>	43.5	(0.9 - 2.1)	-
<u>Pogonomyrmex badius</u>	235	3.2 (0.5 - 14.3)	-
<u>P. barbatus</u>	1054	10.0(4.5 - 12.0)	1 - 2 週間
<u>P. californicus</u>	-	4.3 (1.4 - 9.3)	-
<u>Formica obscuripes</u>	1132 - 2847	63.1	-
アミメアリ	8.4	5.4 (0.5 - 23.7)	20時間

ただし、アミメアリのデータは本研究による。

種である。大きなコロニーを持つにもかかわらず、このような頻繁な巣の移動を可能にしている要因は、少なくとも2つ考えられるであろう。

- 1) 巣の構造が単純なため、構築にかかるエネルギーコストが低く、巣の価値も低い。
- 2) コロニーは多数の繁殖ワーカーを持つから、コロニーにかかる移動時のリスク（繁殖者を欠いてしまう）が低い。

## 2. 巣の移動とワーカー繁殖

Hölldobler & Wilson (1977) は、多女王制のアリを、完全には相互排他的ではない、2つのタイプの適応現象に分類した。第1のタイプは、コロニー全体を棲ますには小さすぎる巣場所か、コロニーの生活環をその全期間に渡って支えるには極端に短命の巣場所に適応した、いわゆる機会的営業者。このタイプには、イエヒメアリ *Monomorium pharaonis*、アルゼンチンアリ *Iridomyrmex humilis*、ツヤオオズアリ *Pheidole megacephala* などのトランプ種と呼ばれるアリが該当する。第2のタイプは、長期間安定でパッチ状の棲み場所に適応した種で、コロニーは分巢によって棲み場所全体を独占できる。このタイプにはヤマアリ属 *Formica* やナガフシアリ属 *Pseudomyrmex* などのスーパーコロニーを作る種が該当する。前者の場合は特に多女王制は、頻繁な移動や多巢性であるために起こりやすいであろうコロニーの（部分あるいは全体の）孤児化に対する適応となっている（緒言参照）。[ただし2番目の分類に関しては、すみ場所のパッチ状分布という空間的地理的な条件よりも、資源（すみ場所以外の資源を含む）をめぐる局所的な競争が激しいときと条件を一般化した方がよいという議論がある Pamilo & Rosengren, 1984; Rissing & Pollock, 1987。]

アミメアリのコロニーは多数の繁殖するワーカーを持つので、特殊な多女王制と考えることができる、そして可能な新コロニーの創設方法は分巢だと考えられる。アミメアリが Hölldobler & Wilson (1977) のどちらのタイプに属するか完全に決めることはできないが（アミメアリは季節によっては多巢的ではあるが、1つの棲み場所を分巢により1コロニーが独占するスーパーコロニー型 — uni-colonial, super-colonial — のアリではない [第1章参照] ので、どちらかというとならば第1のタイプに近い様に思える）、アミメアリで観察された頻繁な巣をの移動ないし分巢で繁殖することと、繁殖者が1コロニーに多数存在することの相関は、Hölldobler & Wilson

の議論を支持する。ここで、彼らの議論が多女王制ばかりでなく、女王が消えて代りに複数のワーカーが繁殖するアリ種にも拡大して適用できないか、という問いが生じる。この仮説を検証するためには、Taylor (1965) などが報告するアミメアリ属の女王が存在する他種で巣の移動に関するデータを取るか、女王の居ない種と女王の居る種両方を同属内に持つアリ（例えば Rhytidoponera）で、巣の移動頻度に関する比較研究をする必要があるだろう。

### 3. 営巣場所選好性の季節的变化

営巣場所選好性には季節的变化が見られたが、傾向としては、温帯のアリが冬期により温度湿度が安定した地下深くへ潜るのと同様に、アミメアリでも夏は地表の堆積物の中に、越冬前には樹の根元に自然に存在する地中の空洞などに営巣する傾向が見られた。こういう営巣場所選好性の季節変化を説明する仮説は2つある。

1) 水谷（私信）は、本種で同様の営巣場所選好性の季節変化を観察し、採餌戦略との関係を考えて。すなわち採餌活動の盛んな繁殖期である夏は採餌効率を上げるために豊富にあるが不安定な場所（例えば葉の堆積物の中）に営巣するが、採餌をあまりしない冬期が近づくと、より安定な場所（樹の根の周辺の自然に出来た穴など）に移動する。

2) Smallwood & Culver (1979) は北アメリカ温帯の森林に棲むアシナガアリの1種 Aphaenogaster rudis でも夏に好まれる巣場所は葉の堆積物の中である事を報告し、乾燥度の季節的变化との関係を考えている（すなわち、乾燥が激しい時期には地表の葉の堆積物の中は巣場所として適さない）。

アミメアリが葉の堆積物の中によく営巣する夏は、（樹の根の周辺の自然に出来た穴などに巣が多く見られる秋に比べ）森林内や草地の地表は比較的湿潤であり、かつ本種採餌も活発に行われるので、どちらの説も妥当性があるように思われる。2仮説の重要性の比重については今後の調査が必要である。

### 4. 多巣性の季節的变化

多巣性 (polydomy) とは1つのコロニーが2個以上の巣を持つことをさす。アミメアリのコロニーは夏期に多巣的になる傾向があった。これは多分、ケアリの1種 Lasius neoniger の夏における多巣口現象（巣の入口が複数あること、Traniello & Levings, 1986）同様、より多くの餌資源を利用するための戦略であろう。一方、冬

には各コロニーはそれぞれ1つの巣に集合していた。冬期における集合の考えられる理由は2つある：

- 1) 越冬に適した巣場所は巣場所のなかでも少数に限られる。
- 2) 低温耐性を向上させる。

名大は八事に比べ多巣コロニーの比率が少なかった。これは、名大が八事に比べ利用できる巣場所が少ないためと考えられる。八事の地表は、ほぼ全面が葉の堆積物で覆われ巣場所が豊富であるのに対して、名大は巣場所となる朽木や葉の堆積物などの少ない人工的な環境である。Herbers (1986) は、多巣性のムネボソアリの1種 *Leptothorax longispinosus* においてもコロニー当たりの巣の数は、利用可能な巣場所の数が制限要因になっていると報告している。

## 5. 季節性の無い現象

北アメリカ温帯のアリ数種では、夏期における巣の移動率の上昇が報告されている (Smallwood & Culver, 1979; Herbers, 1985)、しかし、アミメアリでは明白な移動率の季節的变化は観察されなかった。

ある種のアリでは、その種の交尾シーズンに関連して分巣は季節的に起こることが知られる、例えばグンタイアリの1種 *Eciton hamatum* では新繁殖虫の羽化後に分巣が観察される。アミメアリの分巣はこれまで観察されていないが、交尾時期と関連した分巣の季節性がアミメアリにも存在するとは考えにくい、なぜなら本種の繁殖はワーカーによる産雌性単為生殖で行われるからである。

## 6. 巣の移動を引き起こす要因

多くの研究者がアリにおける巣の移動を誘引する至近要因について議論している。巣の攪乱 (Wheeler, 1910; Wilson, 1971; Möglich, 1978)、捕食圧 (Droual, 1983, 1984)、予測不可能な外的要因：例えば乾燥、霜、や遮光など (Brian, 1952, 1956; Waloff & Backith, 1962; Carlson & Gently, 1973)、餌不足や採餌距離の増加 (Talbot, 1946; Wilson, 1971; Levins et al., 1973; Maschwitz & Hänel, 1985)、他コロニーとの競争：攻撃的な干渉的競争も含むもの (Brian, 1952; Waloff & Blackith, 1962; Brian et al., 1966; Hölldobler, 1976)、採餌場所の重複 (Yasuno, 1965; Bradley, 1972, 1973)、内的周期 (Schneirla, 1971) が候補に上

げられている。

アミメアリの移動に周期性が無いことは明らかなので、グンタイアリの仲間に見られる様なコロニーの内的メカニズム（ここでは子の齢）による巣の移動行動の解発は考えにくい（内的メカニズムで起こりなお且つそれがほぼランダムなタイミングで起こるとするのは可能性に乏しい）。従って、以下に考察した外的要因が巣の移動を引き起こす至近要因であると考えられる。

#### 1) 巣の攪乱

Wheeler (1910) も言うように、ほとんど全てのアリが他の動物に巣を強く攪乱されれば移動するであろうことは認められている。しかし、野外で観察中に他の動物（人間を除く）によりアミメアリの巣が攪乱されたという明らかな証拠は得られてない（ただし、後で記した鳥による1例を除く）。新熱帯に棲むオオズアリの1種 *Pheidole desertorum* では、巣の放棄と移動は、接近中であるヒメグンタイアリの1種 *Neivamyrmex nigrescens* の行軍に反応して引き起こされ、それがヒメグンタイアリによる捕食を回避するのに有効であるという (Droual, 1983: 1984)。巣の移動が始ってから完了するまでの時間はコロニーサイズに依存するであろうから、単純に比較は出来ないが、*P. desertorum* が移動を開始してから完了するまでには、3分程度しかかからない (Droual, 1983)、一方アミメアリでは、20時間ほどかかると推定された。これは、グンタイアリに匹敵する捕食者がアミメアリには居ないためではないかと考えられ、移動に長時間かかることもアミメアリの棲む環境では許されるものと推察される。1例だけ、1985年5月17日、八事で、キジ *Phasianus colchicus versicolor* の幼鳥が2羽でアミメアリの巣を攻撃しているのを目撃した。しかし、次の観察日（1週後）になってもその巣は放棄されていなかった。実際の野外で他の動物による巣の攪乱や捕食がアミメアリの巣の移動を引き起こす上で重要な要因であるという証拠はない。

#### 2) 予測不可能な外的要因（乾燥、水害、温度変化など）

アミメアリの巣は単純で壊れやすい、すなわち外界の環境変化を緩衝する能力に乏しい [Möglich (1978) のいう巣の価値が低い] ため、乾燥はアミメアリの巣の生理状態に大きな影響を与えるであろう事は想像できる。また室内飼育でも本種が乾燥に弱いことが経験的に知られている (辻, 未発表)。しかし巣の移動に対するこのような予測不能な外的要因の影響に関するデータは無い。

### 3) 餌不足

巣の移動の原因が餌不足にあることを示すため、Talbot (1946) は、クシケアリの1種 *Myrmica americana* において採餌距離と巣の移動距離の比較を試みた。移動距離が採餌距離より長ければ、新しい餌資源を求めて移動したと考えたのである。しかし、Wilson (1971) も指摘したように、この手法はアリのコロニーが他のコロニーに密に取り囲まれた環境ではアリは容易に巣を移動できないであろうから不適當である。八事はそのような密に他コロニーに取り囲まれた環境であるようで、コロニーは長距離移動しなかった。そこで、アミメアリに対しては、異なる実験的方法が試みられたが(表4-4)、他の環境変化を取り除くことができなかった。グンタイアリの幾つかの種では、決して来た道を引き返さないこと(移動行軍の直進性)が知られており(Schneirla, 1971)、これには新しい餌資源にコロニーを導くという適応的機能があるであろうと考えられている(Wilson, 1971)。対称的にアミメアリはしばしばもと来た道を引き返すことが観察された。このような、どちらかというとな否定的な事実があるものの、他の環境悪化同様、餌不足が本種の巣の移動を引き起こす重要な至近および究極要因であるという可能性は否定できない。

### 4) 他コロニーとの競争

アミメアリの巣場所が他のアリや同種他コロニーのアリに侵入され、占領されるような例は1度も観察されなかった。しかし、アミメアリのコロニー間で敵対性があることや、野外で異なるコロニーの蟻道が接触した時に直接的闘争が観察されている(1章)ことと、巣が均一的な分布をしていること、そしてコロニーが移動する範囲が制限されていることを考え合わせると、巣場所をめぐる(種内、種間)競争が巣の移動を引き起こすことは殆ど無いだろうが、いったん移動が始るとその移動距離は周りのコロニーの存在によって制限されるのではないかと考えられる。

森下(1939a)は、アミメアリの餌場が他種アリに攻撃的に乗っ取られた例や、逆に他種アリの餌場をアミメアリが乗っ取った例も報告している。1章でアミメアリ同士の何日も続く同翅目の出す甘露をめぐる闘争を記録した。しかし、餌場へ同種他コロニーに侵入されたことが巣場所の撤退をもたらすかどうかは確かめられなかった。

上に示した可能な要因のうち2) 3) 4) の相対的重要性の評価は、今後の研究課題である。

## 第5章 コロニー識別機構

### 緒言

動物に血縁者とそれ以外の個体を識別する能力があることは古くより注目されていた (Wilson, 1975)。近親交配を避けるためのメカニズムという古典的な観点での研究以外に、血縁選択説の登場以来別の文脈での研究も活発に行われ始めている。とくにコロニーという繁殖集団で生活する社会性昆虫では、2つの視点から研究が行われている。第1は、コロニー間の攻撃あるいは排他性のメカニズムの研究 — つまり、血縁者 (あるいはコロニーの構成員) とそれ以外の個体を識別し、コロニーの遺伝的均一性または統合性を保つ (つまり血縁選択が働く余地を広げる) 機構の研究。第2は、遺伝的に多型的なコロニー (多雌制や多数回交尾によって生ずる) において、コロニー内で血縁に関する差別的行動 (Nepotism, 差別食料や差別育子など) があるか否か、またあるとすればその機構の研究である (Gadagkar 1985; Breed & Benett, 1987)。

Wilson (1971) は、個体や所属コロニーのこうした識別に使われる信号は何等かの化学物質 (すなわち匂い) であると述べており、これは現在でも広く支持されている。

Hölldobler & Michener (1980) は、識別に使われる化学物質が遺伝的に決定されたものであるならばそれらを認識フェロモン (recognition pheromone) または識別因 (discriminator) と呼ぼうと主張している。また彼らは、社会性昆虫におけるコロニー識別のメカニズムのうち可能であると思われるものを次の4つとした。

- 1) 環境の匂い (巣の材料や餌由来の) によって識別する。
  - 2) 個々の個体が持つ遺伝的に定まった匂いで識別する (individualistic model)。ただし、匂いは他個体に移らない。
  - 3) 個々の個体が持つ遺伝的に定まった匂いが、栄養交換やグルーミングなどでコロニー内で個体間でブレンドされて1つの集合的な匂いとしてコロニー識別に寄与する (Gestalt model)。
  - 4) 女王の分泌する遺伝的に決定された匂いが、栄養交換やグルーミングなどでコロニー内に拡散してそれがコロニー識別のための物質として機能する。
- この分類は、おもに識別の為に使われる物質の由来に注目したもので、学習も含めた

識別メカニズム全体を考察した観点からはあまり厳密な分類ではないが、その後の研究者の関心に強く影響を与えた。Hölldobler & Wilson (1977) はアリでは第4の仮説が主要なメカニズムなのではないかと主張している。その理由として、単女王制のアリはほぼ間違い無くコロニーを識別するのに対して、幾つかの多女王制のアリではコロニーの識別能力が失われている事を上げ、これは女王のフェロモンが混じってコロニーの匂いの独自性が失われてしまうからだと述べている。初期の実証的研究である、単女王制のヤマアリ亜科オオアリ属 *Camponotus* spp. に関する研究では、女王の識別フェロモン仮説（4の仮説）が支持される報告が相次いで発表された（Carlin & Hölldobler, 1983, 1986, 1987）。

アミメアリは前述のようにコロニーを識別するが（2章）、女王を欠いているため女王識別フェロモンの仮説は適用されないであろう。代わりにどのような機構で識別しているのかは、女王フェロモン仮説の普遍性を再検討する上で、また識別機構の進化的意味を知る上で興味ある問題である。今回は識別に使われる化学物質（以後は、Breed & Benett (1987) に倣って「テンプレート (template)」と呼ぶ）が個体間で移るか（Gestalt model の可能性の検討）、および巣環境の短期的変化がテンプレートを変化させるかどうかを検討した。

## 材料と方法

野外の採餌場からアリの集団（以後、テストアリ）を採集して、それを他コロニーのアリ（以後、匂いアリ）や、他の土地から採取してきた土壤に3日間さらし、再び野外のもとの餌場に戻して、元のコロニーメンバーに受け入れられるか、拒絶されるかを観察した。

名大において、1986年6月8-12日と、7月30日-8月2日 の2つの期間に、それぞれ別のテストアリと匂いアリのコロニーを用いて、同じ実験を繰り返した（表5-1）。アリ（テストアリ、匂いアリ共に）はすべて採餌中の植物上からプラスチックケースに振り落して採集した。採集したテストアリはまず20個体ずつ 30ccのガラスバイアルに入れる。次に20個体の腹部背面にペイントマーカーでマークした他コロニーのアリ（匂いアリ）を同じバイアルの中に入れる（逆にテストアリをマークしたバイアルも設けた）、また対照実験では20個体のマークしたテストアリを匂いアリの

表5-1 実験に用いたコロニー

---

1) 1986年6月8-12日に行った実験：以後実験A

テストアリ	巣は名大の朽木の中、アラカシのアブラムシの甘露を多数で採餌。
匂いアリ	巣は名大の朽木の中、サルスベリのカイガラムシに動員（6月5日に採集）。

---

2) 1986年7月30日-8月2日に行った実験：以後実験B

テストアリ	巣は名大の落葉の堆積物下、サルスベリのカイガラムシへ動員。
匂いアリ	巣は名大の落葉の堆積物下、サルスベリのカイガラムシへ動員（7月29日に採集）。

---

代わりに入れた（どのバイアルでも計40個体のアリがいることになる）。バイアル内の乾燥を防ぐため蒸留水を含ませた脱脂綿でバイアルを蓋した。テストアリと匂いアリがバイアル内で闘争を行うのを防ぐため、バイアルに40個体のアリを収容した直後から24時間4℃全暗条件下に置き、その後の48時間は、24±2℃、16時間明－8時間暗の室内に戻した。この手法により本来別のコロニーに所属するアリの間での攻撃行動は見られなくなり、グルーミングを行い、栄養交換さえも行われることが色素餌を用いた予備実験で確かめられている。この作業は比較の為に対照区も含めたすべてのバイアルで行われた。また巣環境の匂いの影響を見るため、テストアリ40個体（半数はマーク）をいれたバイアルに5グラムの黒色土（名大から約40km東の愛知県稲武町の名大附属山地畜産試験施設から採取）を入れたバイアルも設けた。巣環境の匂いと他コロニーのアリの匂いの相互作用を見るため20個体のテストアリ、20個体の匂いアリと黒色土を同時に入れたバイアルも設定した。そしてバイアルにアリを収めてから3日後に再びテストアリを採集したその場所（カイガラムシの棲む樹の枝）にピンセットで1個体ずつ戻し、枝上にいて導入したテストアリと接触したアリの反応を観察した。アリを導入した枝には常に50個体以上のアリが存在していた。この場合人為的に侵入させた他コロニーのアリは殆ど樹の下まで逃げのびることができないが、この条件は重要である、なぜなら枝上のアリ数が少な過ぎるとテストアリと枝上にいたアリとの接触回数が減少する（従って、攻撃されるべきアリが逃げのびてしまう確率が増える）からである。導入したアリと接触した際のアリたちの反応の観察は導入後5分間行った。枝上に存在したアリの反応は2章の図2-2に従って5つに分類した。統計的検定のため2章と同様に5つの反応を2つの方法で再分類した。すなわち、

分類I（導入したアリが噛まれるか否か）

NA（噛まれない）＝反応の分類（1）＋（2）

A（噛まれた）＝反応の分類（3）＋（4）＋（5）

分類II（導入されたアリが攻撃された後、仮死状に不活化され運ばれて行くか否か）

WA（運ばれない）＝反応の分類（1）＋（2）＋（3）＋（4）

SA（運ばれる）＝反応の分類（5）

これらの反応のを異なる条件のバイアルから出したアリ間で比較した。

## 結果

### 1. 餌場における基本的攻撃性

アリの攻撃性の強弱は、温度などの外的要因で変わることが知られている (Breed & Bennett, 1987)。また実験操作によるアリの体の汚染がコロニーメンバーからの攻撃を受ける原因になることが1章で示唆されている。そこでまずアリが導入された餌場 (樹の枝) においてアリが示した、対照区のテストアリ (同一コロニーのアリだけをバイアル内に3日間置いたもの) に対してと、匂いアリ (他コロニーのアリだけをバイアル内に3日間置いたもの) に対しての反応の基本的な差異を調べた。

表5-2と表5-3に匂いアリと対照区のテストアリに対する反応を示した。7-8月に行った実験の方 (表5-2) が6月に行ったもの (表5-3) に比べ、対照区での攻撃行動の頻度が高かった。しかし、テストアリに対しての反応と匂いアリに対しての反応にはどちらの実験期間においても有意な差が検出されたので以下の実験を行った。

### 2. 他コロニーの個体にさらされたことがコロニーメンバーからの攻撃を誘発する原因になるか

表5-4に示すように、6月の実験ではどのレベルで反応を分けても (分類 I と II)、また7-8月の実験ではIIの分類で有意な差が見られ、いずれも匂いアリにさらされたアリの方が対照区のアリに比べてより強い攻撃を受けた。これにより、テンプレートが個体間で移るものであることが示唆された。

### 3. 自コロニーの個体にさらされた他コロニーの個体は、許容されやすくなるか (2の逆)

前の実験で匂いアリにさらされたテストアリはコロニーメンバーに拒絶されることが示されたが、本実験はその逆である。つまり、コロニーメンバーの匂いに移ることによって他コロニーの個体でも受容されやすくなるかを調べた。結果は、表5-5に示すとうり、他コロニーのアリ (匂いアリ) は、たとえ自コロニーの個体 (テストアリ) にさらされても、さらされない時と同じ程度の攻撃を受けることが分かった。これは、前節の結果 (匂いは他個体に移る) と矛盾するように見えるが、必ずしもそう

表5-2 他コロニー個体（匂いアリ）に対する基本的攻撃性（実験A：6/8-6/20のデータ）。反応を再分類した記号 NA, A, WA, SA は以後の表でも共通する。

	反応の分類					反応の再分類			
	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	NA	A	WA	SA
テストアリ (対照区)	24	2	9	0	0	26	9 **	35	0 **
匂いアリ	0	0	0	2	35	0	37	2	35

\*\* P<0.01, Fisherの正確確率検定。

表5-3 他コロニー個体（匂いアリ）に対する基本的攻撃性（実験B：7/10-8/2のデータを使用）。

	反応の分類					反応の再分類			
	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	NA	A	WA	SA
テストアリ (対照区)	3	1	12	0	5	4	16	16	4 **
匂いアリ	0	0	0	0	20	0	20	0	20

\*\* P<0.01, Fisherの正確確率検定。

表5-4 他コロニーの個体にさらされることが、自コロニーのメンバーによる攻撃を強める引き金になるか。

実験A	NA	A	WA	SA
対照区（テストアリだけをバイアルに収容）	26	9	35	0
匂いアリにさらされた区	2	36	5	33
		P<0.01		P<0.01
実験B				
対照区（テストアリだけをバイアルに収容）	4	16	10	4
匂いアリにさらされた区	0	20	0	20
		P=0.106		P<0.01

検定はFisherの正確確率検定。

表5-5 自コロニー（テストアリ）にさらされた他コロニー（匂いアリ）の個体は、テストアリのコロニーに受容されやすくなるか。

実験 A	NA	A	WA	SA
対照区（匂いアリ）	0	24	1	33
テストアリにさらされた 匂いアリ	0	37	2	35
		P>0.05		P>0.05
<hr/>				
実験 B				
対照区（匂いアリ）	0	20	0	20
テストアリにさらされた 匂いアリ	0	20	0	20
		P>0.05		P>0.05

検定はFisherの正確確率検定。

ではない、これについては考察で検討する。

#### 4. 巣環境変化がテンプレートを変化させるか

3日間別の環境から採集した土壌にさらしたテストアリが、対照区（土は入れていないバイアルの中で3日間過ごしたテストアリ）にくらべ、餌場のコロニーメンバーに拒絶される確率は有意に高くはならなかった（表5-6）。この結果は、3日程度の巣環境の変化はアリのテンプレートに影響を与えないことを示唆する。

#### 5. 環境と他コロニー個体の匂いの相互作用

テストアリを、異なる環境（土）と匂いアリの両方にさらされた方が、どちらか一方の条件づけより、より強度のコロニーメンバーからの攻撃を解発するかどうか（またはその逆）をしらべた。結果は表5-7にしめす。アリは匂いアリにさらされただけで、すでに匂いアリそのものと同程度の攻撃を受けてしまい、それに環境の変化が加わったからといって、コロニーメンバーによるさらに強い攻撃を解発するということはない（つまり、攻撃が強まる余地がない）。一方、他の環境由来の土だけにさらされた個体（これは受ける反応に対照区と有意な差はない）よりも、土と匂いアリの両方にさらされた個体の方が有意に攻撃される頻度が高まる。これらの結果はどれも、この実験条件下では、匂いアリにさらされた事だけがコロニーメンバーからの攻撃を解発するための重要な要因であることを示す。

### 考察

本実験により判明した事柄は以下の2つである

- 1) アミメアリのテンプレートは個体から個体へと移る性質のものであること。
- 2) 3日間異なる巣環境に置いても、アミメアリのテンプレートには殆ど変化を与えないこと。

緒言にHölldobler & Michener (1980) によるコロニー識別機構の分類を記したが、Breed & Bennett (1987) は、進化した社会性昆虫（アリとハナバチ）のコロニー識別機構に関する研究の殆どが、テンプレートの由来に関する研究であるとして、匂いの学習も含めた識別メカニズム全体を考察した上でそれらをより厳密に分類し、まず匂

表5-6 野外の営業場所と異なる土壤にさらされたテストアリはコロニーメンバーに拒絶されるか（環境の物質の影響の検定）。

実験 A	NA	A	WA	SA
対照区（テストアリ）	26	9	35	0
土にさらされた テストアリ	33	9	40	2
		P>0.05		P>0.05
実験 B				
対照区（テストアリ）	4	16	16	4
土にさらされた テストアリ	6	14	17	3
		P>0.05		P>0.05

検定はFisherの正確確率検定。

表5-7 他コロニー（匂いアリ）の個体と環境（土壌）の物質の相互作用の検定。

実験A	NA	A	WA	SA
対照区（テストアリ）	26	9 a	35	0 a
+ 匂いアリ	2	36 b	5	33 b
+ 匂いあり，土壌	0	39 b	6	33 b
匂いアリそのもの	0	37 b	2	35 b

実験B	NA	A	WA	SA
対照区（テストアリ）	4	16 a	16	4 a
+ 匂いアリ	0	20 a	0	20 b
+ 匂いあり，土壌	0	20 a	0	20 b
匂いアリそのもの	0	20 a	0	20 b

（異なる記号 a, b のあいだで Fisherの正確確率検定で有意差あり：P<0.01）

いの由来に関しては問題を以下の2段階に分けている。

1) テンプレートは環境由来か、あるいは内的(アリ自身が生産する遺伝的に決定された物質)なものか。

2) テンプレートが内的なものであるなら、それは個体間で移るかどうか。

Crozier & Dix (1979) は、遺伝的に決定されたテンプレートをそれぞれの個体が生産して持ち、そのテンプレートはコロニー内個体間で移らない場合を *individualistic model* と呼び、テンプレートが個体間で移ってコロニー内でひとつのブレンドとなっている場合を *Gestalt model* と呼んだ。Crozier & Dix そして Getz (1982) のメンデル遺伝モデルを使い、識別に必要な対立遺伝子数と遺伝子座位数を計算した。Crozier & Dix (1979) によれば、*individualistic model* よりも *Gestalt model* の方が、テンプレートを決定する遺伝子座数や対立遺伝子数が少なくすむという。さらに、Breed & Bennett (1987) は、Hölldobler & Wilson (1977) の女王のテンプレートがワーカーに拡散するという仮説は、*Gestalt model* の特殊な場合(女王のテンプレートがコロニー内で相対的に優性に立つ)であると整理している。

アミメアリは他のアリで行われた様な蛹の時期に他個体と単独隔離するという手法が使えないため(単離するかまたは個体数の少ない集団で飼われた個体の生存力が著しく劣る[辻、未発表]のがその理由)、テンプレートは遺伝的か環境由来なのかを厳密に分けることが困難であるが、生活史の特徴や他のアリで知られる事実からある程度の推論はできる。アミメアリが *individualistic model* に当てはまらないことは本実験により証明された。遺伝的なテンプレートで識別するためにはコロニー間に遺伝変異がなければならぬが、アミメアリのコロニー間遺伝変異は水谷(私信)が検出していることはすでに2章で述べた。もし、アミメアリのテンプレートが遺伝的に決定されているならば、*Gestalt model* が支持される。環境の影響は3日間では表れなかったが、現時点ではまだその可能性を否定することはできない。より長時間異なった土壌にさらされることか、あるいは、今回は調べなかった食物由来の物質(またはその代謝副産物)がテンプレートに変化を与えるかもしれない。しかし、私は、本種において環境の匂いがテンプレートとして機能している可能性は薄いと考える。なぜなら、本種は極めて頻繁に巣の移動を繰り返す(4章)が、その場合、絶えず変化する環境の匂いを再記憶し続けなければならないからである。社会性昆虫のワーカーが、羽化前(Lenoir et al., 1982; Lenoir, 1984; Visscher, 1985)か羽化直後

の定められた時期に (Jaisson & Fresneau, 1978; Fresneau, 1978; Jaisson, 1980; Buckle & Greenberg, 1981; Ross & Gamboa, 1981; Pfenning et al., 1983; Errard, 1986; Carlin & Hölldobler, 1986 など)、自分かあるいはコロニー内の他個体のテンプレートを比較の基準として記憶することが知られている。そのため、一部のアリではこの形質が奴隷狩りなどの社会寄生に利用されている。この記憶形成は、刷り込み的で (Holmes & Sherman, 1983)、一度テンプレートの記憶が成立したワーカーが再び記憶を修正するという例は、Evesham (1984) の報告する *Myrmica rubra* の特殊な実験条件下の例を除いて知られていない。また「アリでは環境の匂いがコロニー識別のために最も重要な要因であろう」という、Ribbands (1965) などの初期の研究者の予測に反して、コロニーの識別に環境の匂いかおもに寄与しているという例はこれまで全く報告がない。条件によっては多少影響するといった程度の報告 (Wallis, 1962; Jutsum et al., 1979; Carlin & Hölldobler, 1986; Carlin N. 私信 など) があるだけである。ただし、アシナガバチ類では巣環境の匂いが識別のため第一に重要であると考えられている (Gamboa et al., 1986) 。

Crozier & Dix (1979) および Getz (1982) のどちらものモデルも phenotype matching rule と呼ばれる、同一のテンプレート成分を持つか持たないかという質的差異に基づく行動決定則を仮定しているという問題が指摘されている (Breed & Bennett, 1987)。ところが近年の生化学的な研究によれば、アリは皮膚表面や、外分泌腺の化学物質 (おもに炭化水素) の複数の成分の量的な差で種内種間の識別をしているらしい (Jaffe, 1983 など)。Michener & Smith (1987) や Breed & Bennett (1987) は昆虫が1つか幾つかの質的に異なったテンプレートを記憶していると考えよりも、基準となるテンプレートの (成分の比率の量的な) 平均値と許容すべき変異の幅 (あるいは閾値) を記憶していると考えた方が自然であると述べている。本実験において匂いアリにさらしたテストアリもテストアリにさらした匂いありも同様に餌場で拒絶された。なぜ、コロニーメンバーの匂いにさらされた他コロニーアリが受け入れられ易くならなかったのか。これはブレンドされた匂いが、野外のアリの持つ記憶された基準テンプレートの許容範囲 (閾値) を越えていたと考えれば理解でききよう。

社会性昆虫におけるコロニーまたは血縁者識別機構の実証的研究は、近年急速な発展を示している。それらは、コハナバチやアシナガバチなどの原始的な真社会性昆

虫類において研究の口火が切られた。Greenberg (1979) は、コハナバチの1種 Lasioglossum zephyrum において遺伝的に決定されたテンプレートの存在を発見し、その後これは individualistic model に当たることが判明した (Buckle & Greenberg, 1981)。一方、アシナガバチ類では、環境の匂いがコロニー識別のために第一に重要であると考えられている (Gamboa et al., 1986)。

進化した社会性昆虫における識別メカニズムの研究の殆どが、ミツバチとアリ類で行われている。ヨーロッパミツバチ Apis mellifera ではコロニー間識別とコロニー内識別の両方の研究が多数行われており、どちらも遺伝的テンプレートが関与している事が示唆されている (たとえば、Breed, 1981, 1983; Boch & Morse, 1982; Getz & Smith, 1983; Visscher, 1985)。

アリでは、Cataglyphis cursor の例をのぞき (Lenoir, 1984; Isingrini et al., 1985; Isingrini, 1987)、コロニー間識別に関する知見しか知られていない (Breed & Benett, 1987; Carlin et al., 1987)。初めの研究は、Carlin & Hölldobler (1983, 1986, 1987) によるオオアリ類 Camponotus spp. のコロニー間識別は女王の識別フェロモンが第一に重要であるという一連の報告である。一方 Stuart (1987) は、ムネボソアリ属の2種 Leptothorax ambiguus と、L. longispinosus ではワーカーの遺伝的に決定されたテンプレートがブレンドされているという結論に達した (すなわち、Gestalt model が該当した)。ワーカーの Gestalt model と女王の識別フェロモンモデルの間には、コロニー内においてワーカーのテンプレートと女王のテンプレートのどちらが相対的に重要かという違いがあるだけなので (Breed & Benett, 1987; Crozier, 1987) (すなわちワーカーは女王のテンプレートであれ多数のワーカー由来のブレンドされたテンプレートであれ、コロニー内で均一な1つのテンプレートを学習している)、アリにおいて、女王のフェロモンを使う種と、ワーカーのブレンドされたテンプレートを使う種の両方があることは理解しやすい。その証拠に、Stuart が研究したのと同属の Leptothorax lichtensteini では女王のフェロモンモデルが支持されている (Provost, 1987)。

しかし、Mintzer (1982)、Mintzer & Vinson (1985) が調べたナガフシアリの1種 Pseudomyrmex ferruginea では、ワーカーの individualistic model であることが判明した。これは、他の遺伝テンプレート・モデル (ワーカーの Gestalt model および女王フェロモンモデル) と全く異なる生理メカニズムが必要である。これまで

の信用できるデータの殆どが遺伝的テンプレートの重要性を示唆しているものの、単系統または2系統といわれる (Wilson, 1971; Taylor, 1978) アリ類において、種間でなぜこのような識別メカニズムに多様性があるのかは興味深い。ひとつのメカニズムから他のメカニズムへどの様に分化が起こったのか、それはどのような進化メカニズムで可能となったのであろうかは今後の問題であらう。

Hölldobler & Wilson (1977) は、アリが所属コロニーを識別するかどうかは、コロニー当りの女王数と関係があると述べている。彼等によると、アリでは女王のフェロモンがコロニーの最も重要なテンプレートであるとするならば、単女王のアリではこのメカニズムはうまく機能するであろう、しかし多女王制種では、コロニー内にいる複数の女王のフェロモンが混じることにより、識別に必要なテンプレートのコロニー独自性が失われてしまうであろうからと述べている。 *Formica* や *Pseudomyrmex* 等に見られる、多女王制で unicolonial な種の存在は彼等の説の根拠とされている。

形態的に区別可能な女王の消失したアリ種のグループが有ることは、先に述べたとおりである。これらの種では普通コロニー内部に複数の繁殖するワーカーが存在するため (ただし *Diacamma* はどれも機能的単女王である、[福本と安部、私信])、機能的には多女王と考えても良からう。さらに、通常が多女王制種と異なり、これらの種は分巢だけで繁殖するゆえ、近接コロニーが遺伝的に近縁であろうと考えられる。実際に Crozier et al. (1984) が *Rhytidoponera mayri* (= sp. 12) でアイソザイム分析を行なったところによると、近接巣間の遺伝的な差は小さかった。[アミメアリでは巣間に遺伝的差が有ることは示されている (水谷、私信) が、近接巣間ではどうかの調査が必要であらう。] これらの女王のいない種において、近接巣間で識別が行なわれるかどうかは、このように遺伝的テンプレートが機能しにくい条件下にあると想像されることから、興味ある問題である。Pamilo et al. (1985) は *Rhytidoponera* sp 12. の巣間で個体移動が起ることを野外で観察した。しかし、Peeters (1988) が、同一の調査地で再調査したところ、巣間には明らかな敵対性がみられると報告している。また Crosland (1988) (in press) も *R. confusa* はコロニー識別能力はあると報告している。アミメアリがコロニーを識別するのは本研究が示したとおりである。しかし、まだ、女王が存在しない種で1巣あたりの繁殖者数と巣間敵対性の強度に相関があるかどうかは一般的結論を下すにはデータが少ない。

Hölldobler & Wilson (1977) は多女王制なら他のメカニズムが作用するであらう

と考えているようだが、状況は単純ではない、なぜなら、機能的な多女王コロニーでは（かつ女王がコロニー外で交尾している場合）、コロニー内において、女王間の遺伝変異よりもワーカー間の遺伝変異のほうが大きくなるはずである（女王の交尾相手であるオスの分だけコロニー内部で独立ゲノム数が増えるため）。従ってワーカーの遺伝的なテンプレートによる識別にも困難が伴うであろう。

多女王／単女王と識別メカニズムの議論の妥当性を検討する上でも、識別メカニズムの種分化の機構を知るためにも、今後はオーストラリアなどで記載される女王の存在するアミメアリ属近似種の識別メカニズムの研究が必要であろう。

## 第6章 防衛行動および種間関係

### 緒言

社会性昆虫は、それらの生活の安全を脅かす侵入者からコロニーを防衛するための何等かの手段を常備している (Hermann & Blum, 1981)。一般にアリ類にとっての最大の天敵はアリ類自身であり (Wilson, 1971)。多くのアリは、同種他コロニーのアリに対して生活圏を防衛するばかりでなく、侵入する他種アリに対しても攻撃をする。これに対し侵入者の側もいろいろな戦術をとる。

Wilson (1971) は、攻撃行動と関連させて、アリ類の採餌様式を3タイプに分類した。

- 1) early arrivers : 同じ食物資源を利用する他種との接触を極力避ける種。
- 2) extirpators : 競争種に対して明らかに攻撃的であり、それらと侵略闘争を繰り広げるもの。
- 3) insinuator : extirpators の攻撃を解発せずに、それらの間をぬって「わが道を行く」種。

日本でも森下 (1941) が、樹上の同翅目の甘露を採餌に来るアリ種には、2つの生活型があることを報告している、それは：

- 1) 占有種 : 集団的に樹上に登り、一定の枝を占有して他種アリの侵入に対しては攻撃をもって報いる種。
- 2) 非占有種 : 占有枝を獲得するための集団的行動をほとんど行わずに、むしろ通常は他種の占有枝に単独で侵入して、相手の攻撃を避けつつ機会を得ては蜜滴を盗み取る種。

森下によれば、前者にはトビイロケアリ *Lasius niger*、トビイロシワアリ *Tetramorium caespitum* などが該当し、アミメアリもこの中に入る。後者にはクロヤマアリ *Formica japonica* やアメイロアリ *Paratrechina flavipes* などが入るといふ。

アミメアリが甘露を出す同翅目のいる小枝を他種のアリから護ることは、寺西 (1929) や森下 (1939ab) によって報告されており、その際の防衛 (攻撃) 行動は、「頭を低く下げ、触角を頭側につけて停止する。・・・外敵の攻撃がもしなおも続く時には腹部を側方から曲げて前方に突出し、腹端から一種の液体を分泌する」 (寺西,

1929)と書かれている。また森下(1941)は、その時突き出した腹端から針を出すことを記している。他種アリに対するこの防衛反応は、1章で調べた同種アリに対する反応(噛みつき)とは、異なる様である。これが真実ならば、アミメアリは相手によって攻撃方法を変える「敵対者特異的な」防衛システムを持つのでは、という興味深い可能性も出て来る。本章では、実際に野外の餌場において同種侵入者に対してと他種侵入者に対してとで、防衛および攻撃行動が異なるかどうかの確認と、寺西や森下が報告する他種に対する反応が、果たして防衛機能があるのか(この行動をとる時は敵に背を向けたまま殆ど動かない様である)を、草本植物上のアリの分布に着目して再検討した。

## 材料と方法

### 1. 草本植物および樹上でのアミメアリの防衛行動

( 1985年4-10月に名大と八事で、アミメアリが集団で採餌する草本植物(ギシギシ *Rumex japonicus*、ヨモギ *Artemisia vulgaris*)、や樹木(サルスベリ *Lagerstroemia india*、ヤマナラシ *Populus sieboldi*)の上に見られる他種アリとの接触の際に、アミメアリが見せる反応を調べた。

### 2. カラスノエンドウ上のアリ類の分布様式

( 1985年4-5月、名大に自生するマメ科のカラスノエンドウ *Vicia sativa* の托葉の花外蜜腺から分泌される蜜を採餌にくるアリ類の種ごとの個体数を数えた。カラスノエンドウ1株を1方形区にみたて、株は最初の調査日(4月27日)にランダムに53株選び出してマークし、1-5日置きに同じ株を全ての株が枯死するまで調査した。調査は12:00-18:00の間に行った。

### 3. その他の防衛に関する行動

巢外で活動中のアミメアリが見せた防衛に関係すると思われる行動を観察した。

## 結果

### 1. 草本植物および低木上でのアミメアリの防衛行動

植物上で半翅目昆虫の甘露を集団で採餌に来ていたアミメアリの個体が他種アリお

よび同種他コロニーのアリに出会った際の反応を大別すると、以下の4つになる。

- (1) 興奮して暴れ回る。
- (2) 追いかけた後、反転して腹端(尾)を向ける。
- (3) 頭を下げ腹端(尾)を向ける(頭は敵とは反対の方角を向く)。
- (4) 噛みつく。

表6-1に、アミメアリが種々のアリに出会った際の反応の観察結果を示した。ただし、これらはアミメアリが何等かの反応を示した時の分類である。侵入アリの種によっては、アミメアリが何の反応も示さないうちに、アミメアリの存在を察知して逃走する場合が多くあった。例えば、クロヤマアリがアミメアリと出会った場合、49%がアミメアリが何の反応も示さないうちにアミメアリを避ける。ルリアリ、ウメマツオオアリ *Camponotus tokioensis* でも、それぞれ70%、44%が、やはりアミメアリが何等かの反応を示す前に避ける。表6-1において、アミメアリが餌場で同種他コロニーのアリと出会った時には「噛みつき攻撃」をするのに対して、他種のアリと出会った時には、他の方法(主に敵に背を向けて尾端を使った攻撃)で応戦する、という違い、つまり敵対者特異的な防衛行動が見て取れる。

ここで、ウメマツオオアリとハリブトシリアゲアリは、次節に結果を示したカラスノエンドウ上のアリの分布調査時には出現しなかった種だが、前者は典型的に森下の分類する「非占有種」的、後者は「占有種」的な採餌行動をとる種であった。

アミメアリがその侵入に対して尾による攻撃で報いた典型的種はトビイロシワアリ、トビイロケアリ、ハリブトシリアゲアリの3種であった。トビイロシワアリやトビイロケアリは、しばしば餌を奪うべくアミメアリの餌場に集団で侵入する。特にトビイロシワアリは、真夏になると、森下(1939a)が報告するように、アミメアリの尾による攻撃を速い動きでかわすこともせず(トビイロシワアリはクロヤマアリの様に迅速な動きをする種ではない)、頻りにアミメアリと餌の襲奪戦を繰り返すのが観察された。この時、アミメアリは尾でトビイロシワアリの攻撃する(図6-1)が、特にトビイロシワアリの餌場での勢力が上回る時は、相手を立ち止まらず程度の忌避作用しかない。一方、トビイロケアリはクロヤマアリのようにアミメアリの尾による攻撃に対しては迅速な動きでかわしながらすきを見てアミメアリの噛み下へ落として、餌場における勢力圏を拡大しようとする。ハリブトシリアゲアリはアミメアリがまだ不活発な春期に良く樹上の同翅目コロニーを占有するのが観察される。アミメアリとの

表6-1 アミメアリが他のアリに出会ったときの反応。

出会った相手種	反応の分類 *			
	(1)	(2)	(3)	(4)
ウメマツオオアリ	63	1	2	0
トビイロケアリ	8	4	95	0
クロヤマアリ	53	13	35	0
ルリアリ	12	4	11	0
トビイロシワアリ	0	0	88	0
ハリブトシリアゲアリ	0	0	23 **	0
アミメアリ	0	0	0	137 ***

$\chi^2=865$ , 自由度15,  $P<0.001$

\* (1)~(4)は本文を参照。

\*\* ハリブトシリアゲアリはサンプル数不足のため検定には使用しなかった。

\*\*\* 実験的に侵入させたものと、自然条件下で実際に他コロニーのアミメアリが侵入したものの両者を含む。

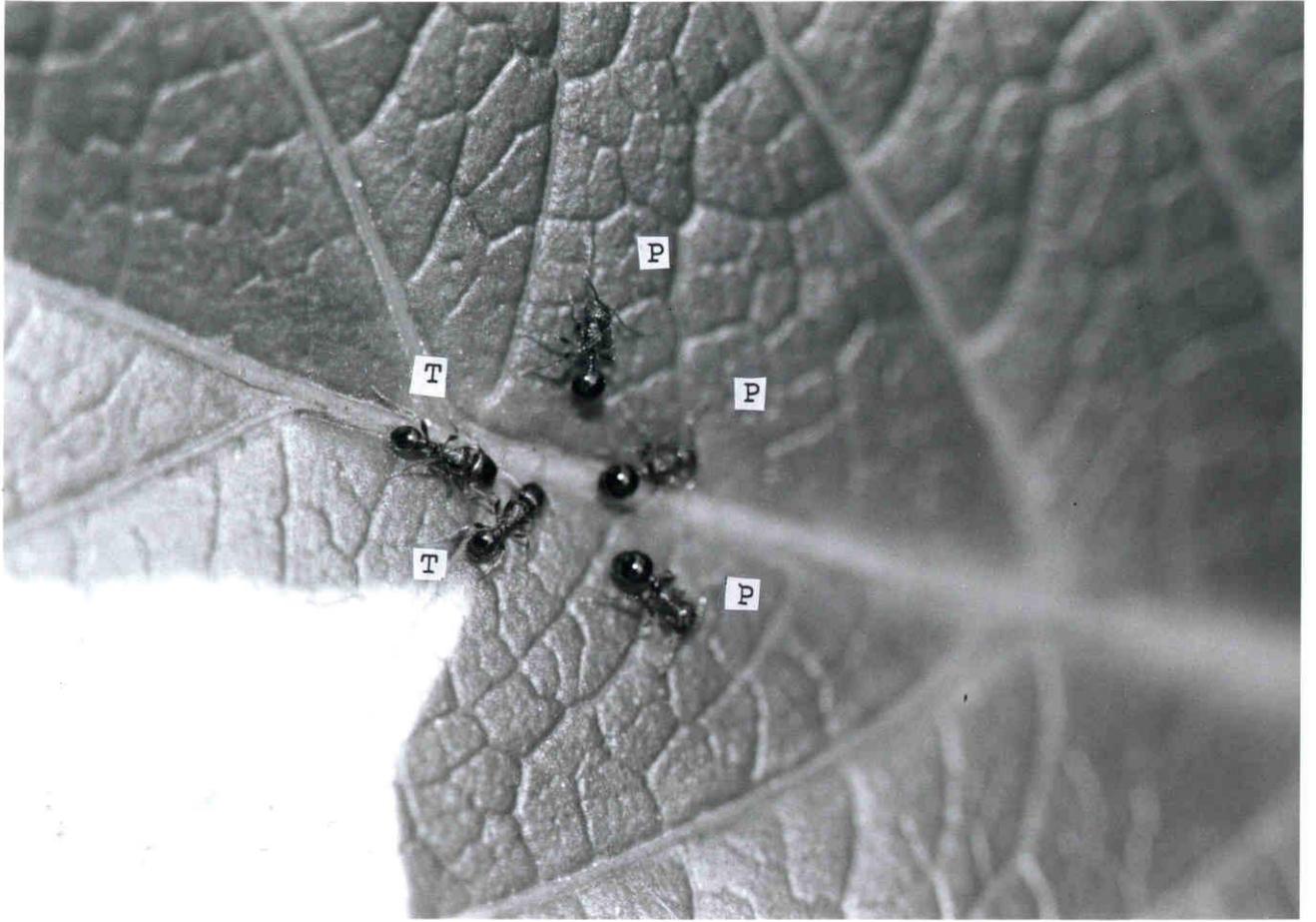


図6-1 トビイロシワアリを攻撃するアミメアリ。

P : アミメアリ、T : トビイロシワアリ。3個体のアミメアリがトビイロシワアリに尾端を向けている。ここで、尾を敵に向けたアミメアリが横一列に並び、採餌を行う個体が防衛姿勢をとるアミメアリの頭側を通るようになると、寺西(1929)や森下(1941)の報告する防御壁となるのであろうが、それはここでは観察されなかった。

接触はアミメアリの蟻道の近くで幾度か観察された、その時もアミメアリは敵に尾を向け定位した。アミメアリが多数いる時には、ちょうど森下(1939a)のいう「アリの体による防御壁」のように尾を向けて定位したアリが並ぶ。ハリブトシリアゲアリはその防御壁の横を素早く走り抜けるのである。このように、真夏のトビイロシワアリを除いて殆どの他種アリが、アミメアリが尾を向けた行動を行った時、忌避行動を示すのを見ると、やはりこの行動が何等かの防衛/攻撃の機能のある行動とみなして差し支えないと考えられる。そして、一般にアミメアリと他の「占有種」的アリとでは分布上の避け合いが見られるという次の結果からも、アミメアリのこの行動が餌場などの防衛に機能的であることが伺える。

## 2. カラスノエンドウ上のアリ類の分布様式

図6-2に調査した株上に最も多く存在したアリ種の推移を示した。森下(1941)のいう「占有種」的行動、つまり集団で採餌し小枝(この場合はカラスノエンドウの株)を他のアリに対して防衛する行動が見られた相手種には、アミメアリ、トビイロケアリ、トビイロシワアリの他にルリアリ *Iridomyrmex glaber* があった。図6-2にはこれら「占有種」の間で株の乗取りが行なわれた事を示す例が幾つかある。例えば、株2-5は4月27日から5月4日まではルリアリが占有していたが、5月8日から11日まではトビイロケアリの占有に変わった。そして、5月13日にはアミメアリの1コロニーがこの株の近くに移動してきたため、この株を含む近くの株から(2-1, 2-5, 2-8, 2-9)トビイロケアリが追い払われて、アミメアリに取って代わられた。しかし、その後アミメアリが再びその巣場所から移動していったために、5月21日にはトビイロケアリの占有するところになった。ルリアリ以外は株が黄化萎凋すると、株上には殆ど姿を見せなくなった。

この調査によって得られたデータをもとに、1株を1方形区とし、異なる調査日に得られたデータは同一の株であっても別の方形区として、Iwaoの $\omega$ 示数を用いて種間の分布の重なりを分析した。 $\omega$ がゼロに近い時には2種は独立に分布し、 $\omega$ が+1に近づくほど2種の分布は重複する、そして $\omega$ が-1に近づくほど2種間に避け合いがあることを示す。結果を表6-2に示した。森下(1941)の結論によると「占有種」同士は同一の小枝に共存できないという。これが地上に生えるカラスノエンドウにも当てはまるならば、占有種同士の $\omega$ 示数は避け合いを示す負の数値が示されるはずで

株の番号	4月		5月							6月		
	27	28	1	4	8	11	15	18	21	26	29	2
2-1	●●	●●	●	●	○	○	●	○	○	●	□	□
2-2	●●	●●	●									
2-3	●●	●●	●	□	○							
2-4	●●	●●	●	□	○	○						
2-5	□□	□□	□	□	○	○	●	●	○			
2-6	●●	●●	●	□		○						
2-7	●●	●●	●		○	○	●	●				
2-8	●●	●●	●	□			○					
2-9	□●	●●	●	●	○	○	●					
2-10	●●	●●	●	□	○							
4-1		▲		○	○	○	○					
4-2	▲▲	▲▲		○	○	○	○	○				
4-3	▲		○	○			○					
4-4	●○	○	○	○								
4-5	○○	○○	○	○	○	○	○	○				
4-6	○○	○○	○	○	○	○	○	○				
4-7	○○	○○	○	○	○	○	○	○				
4-8	▲		○	●	○	○	○		○			
4-9	▲		▲			○		▲				
4-10	▲●	●●	●	●	●	●	▲	●				
4-11	▲○	●	●	●	●	●	▲	△				
4-12		▲			△	●	●	●	●	△	●	
4-13			△	△	△	●	▲	●	●	▲		
4-14	●		△	△	△	●	●	△	●	●		
4-15	●▲▲▲	●	●	●	●		▲					
4-16	●		●	●	●	●	▲					
4-17	●○	○	○	○	○	○	○	●	○			
4-18	●●	●	●	●	●	●	●	●	●▲			

図6-2 カラスノエンドウの特定の株上に最も多く存在したアリ種の推移。

最も多い種が同数で2種以上存在した場合には、両種の記号を併記した。ただし、ここに示したのは調査した株の1部である。

●：アミメアリ、○：トビイロケアリ、□：ルリアリ、△：クロオオアリ、▲：クロヤマアリ、———：植物枯死。

表6-2 巖の $\omega$ 示数 (Iwao, 1977) によるカラスノエンドウ上に存在した特定のアリ2種の分布の重複度。

種名	アミメ アリ	トビイロ ケアリ	クロヤマ マアリ	ルリ アリ	クロオ オアリ	トビイロ シワアリ	アメイ ロアリ
アミメ アリ							
トビイロ ケアリ	<u>-0.910</u>						
クロヤマ アリ	0.003	-0.838					
ルリアリ	<u>-0.643</u>	<u>-0.906</u>	-0.817				
クロオオ アリ	-0.209	-1	0.011	-1			
トビイロ シワアリ	<u>-1</u>	<u>-1</u>	0.023	<u>-1</u>	0.161		
アメイロ アリ	0.107	-1	0.414	-0.108	0.360	0.085	

方形区のべ数 = 428

ある。表6-2のうち森下がいう「占有種」同士の $\omega$ の値には下線を引いたが、いずれも避け合いを示す負の数値が示されている。森下により「非占有種」の代表に上げられているクロヤマアリとアメイロアリはどうか。「非占有種」にとっての他種に対する $\omega$ は、これらの他種が採餌する餌場へ忍び込み餌を盗み取る時の侵入のし易さを示すものとする事ができる。もし「非占有種」がある「占有種」アリの株へ自由に入出入りすることができるならば、その「占有種」との $\omega$ は独立分布を示す0から重複を示す1に近い数値を示すはずである。アメイロアリについては、対トビイロケアリで強い避け合いを示す $\omega = -1$ が見られるが、それ以外の種とは、大体0に近い数値をとり、特にやはり「非占有種」であるクロヤマアリとはむしろ分布の重なりを示す $\omega = 0.414$ という数値が得られている。クロヤマアリの場合は対トビイロケアリ( $\omega = -0.838$ )と対ルリアリ( $\omega = -0.817$ )に避け合いが見られるが、それ以外の $\omega$ は0に近い数値が示されている。「非占有種」に限らず組み合わせによる $\omega$ のこのような違いは、餌を取り合う相手によって餌場(株)上での共存のし易さ(侵入のし易さ)に違いがあることを示すと考えられる。例えば、アミメアリはクロヤマアリの侵入に対して、防戦するが前節で述べたとうり多くの場合相手はアミメアリが認知するより先にアミメアリを認知して避けてしまう、そしてその駿足を利用して攻撃をかわし蜜を盗み取る。その結果アミメアリとクロヤマアリの間の $\omega$ は0.003とほぼ両者は独立に近い分布を示すに至っている。

この調査によって森下(1941)が報告する様な「占有種」「非占有種」的な種間分布が草本植物であるカラスノエンドウでも見られることが確かめられた。しかし、森下も述べた様に「占有種」「非占有種」という分類は絶対的なものでは無く、その場の状況や、種の組み合わせによっても共存しやすいものと共存しにくいものが異なる、そしてそれは採餌行動の特性と密接に関連している。

### 3. その他観察された防衛行動

#### 1. 警報行動

1985年8月27日、名大においてアミメアリのコロニー MB-16 の縄張りであるサルスベリに同種他コロニー MB-25 が集団で侵入し、餌場であるカイガラムシのまわり多数の噛み合いによる闘争が見られた。この時、カイガラムシのコロニーから巣へと通じる蟻道を下降してゆく MB-16 の個体が、カイガラムシコロニーへと上昇して

いく他個体（状況から同一コロニーの個体と考えられる）に出会うと、走りながら腹部を曲げてこれを脚の間から前方に突き出す行動が頻繁に観察された（図6-3）。上昇してきた個体の中にはこれに応答するような形で同じ行動をとる個体も見られた。（この行動は別の日に別のアミメアリコロニーの餌場にトビイロケアリが多数侵入を試みていた時にも観察された）。MB-16の縄ばりへのMB-25の侵入は9月1日には終わっていたので、その時点でこの行動が観察されるかどうかを見たが皆無であった（表6-3）。これらの事実は、この行動が縄ばりに侵入者がいるということ、コロニーのメンバーに知らずという警報の機能があるのではという可能性を示唆する。同じ尾端を使うにもかかわらず他種アリの攻撃する時と、警報の時とでは腹部の曲げ方が異なっていた（図6-3）。

## 2. 防衛のための静止 (defensive immobility)

観察者がアミメアリの蟻道に音や振動等の刺激を与えると、蟻道上を歩行していたアリが一斉に腹面を地表に着けて静止し、この状態を約10秒から1分続ける。

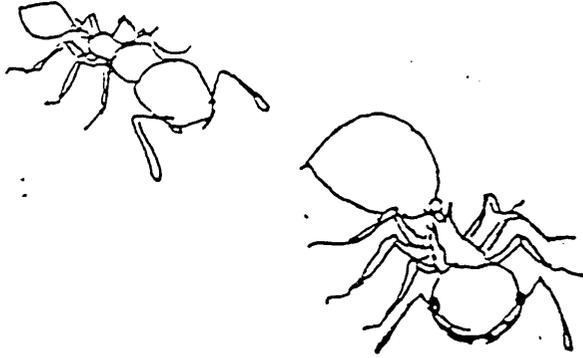
Hermann & Blum (1981) はハリアリ亜科、ナガフシアリ亜科 Pseudomyrmicinae、フタフシアリ亜科の他種には、擬死 (death feigning、死んだ振り) や落下を伴う防衛機能がある静止 (defensive immobility) が数多くの種で見られると報告している。アミメアリに見られたこの静止行動は死んだ振りとは明らかにことなるが、やはり防衛すなわち捕食者の目をくらます効果があるのではないかと考えられる。少なくとも観察者の前でアリがこの行動をとった時、アリの個体や蟻道を即座に見つけ出すのが困難になるからである。

ただし、この行動は観察者が刺激を与えればいつも見られるというわけではなく、ただちに四散してしまう場合も多い。どんな条件下でこの行動をとるのかは、今のところ不明である。

## 3. 植物上におけるアブラムシ捕食者への攻撃

他種アリに対しては強い攻撃を示すアミメアリが、数種のアブラムシ捕食者に対しては全く攻撃行動を示さない。特にコクロヒメテントウ Scymnus posticalis の幼虫とヒラタアブ類の幼虫は、アブラムシコロニーの内部に多数存在し、盛んに捕食しているにもかかわらず、それらに対するアミメアリの攻撃は1度も観察されなかった。表6-4に植物上のどの位置にそれらの昆虫が分布していたかを示した。他種アリは通常アミメアリが多数存在するアブラムシコロニーを避けて歩行し、時々甘露を盗み

a.



b.



図6-3 アミメアリの腹部を曲げる行動。

a 他種のアリを攻撃するとき。

b コロニーメンバーに警報するとき、蟻道上を歩行しながらこの姿勢をとり、すれちがう相手もしばしば同じ姿勢をとる。

表6-3 サルスベリの幹を登るアミメアリのうちで腹部を前方に曲げる姿勢をとっていた個体の割合。数字は頻度を示す。

条件	普通に歩行	腹部を前方に曲げて歩行
他コロニーのアリの 侵入がないとき	62	0
他コロニーのアリの 侵入時	26	33

サルスベリの幹の地上40cmの地点を上昇して通過するアリの個体数を、姿勢で分類（腹部を曲げているか、いないか）して数えた。10秒間の連続観察を、1分間隔で断続的に4回行い、合計40秒間に通過したアリの数を表示した。他コロニーからの侵入者がいるときといないときで歩行姿勢に有意差あり（ $P < 0.0001$ , Fisherの正確確率検定）。

表6-4 アミメアリの餌場付近に存在した他の昆虫の分布。

a) 1985年6月2日～5日に同一のギシギシの株を毎日1回観察、その合計。  
数字は

種	居た場所			
	アブラムシのコロニー内	アブラムシのコロニー外		
		葉	花	茎
コクロヒメテントウ幼虫	64	0	1	3
ヒラタアブAの幼虫	4	0	0	2
ヒラタアブBの幼虫	14	1	0	0
他種のアリ	24	28	32	23

b) 1985年5月13日と5月17日の2回観察の光景、植物はカラスノエンドウ。

種	居た場所			
	アブラムシのコロニー内	アブラムシのコロニー外		
		葉の表	葉の裏	茎
ナナホシテントウ幼虫	0	1	3	1
コクロヒメテントウ幼虫	10	0	0	0
ヒラタアブAの幼虫	8	0	0	0

c) 1985年7月31日、植物はヤナナラシ。

種	居た場所			
	アブラムシのコロニー内	アブラムシのコロニー外		
		葉の表	葉の裏	茎
コクロヒメテントウ幼虫	10	0	0	0
他種のアリ		2		1

アミメアリが攻撃する種は、アブラムシのコロニー外に定位している事が多い。

に入るのに対して、ヒラタアブ類とコクロヒメ TENTU の幼虫はアミメアリが多くいるアブラムシコロニーの中に”堂々と” 定位している。アミメアリが攻撃するのが観察されたのは、TENTU ムシ類【ナナホシ TENTU、ナミ TENTU、ヒメカメノコ TENTU のいずれも幼虫】とクサカゲロウの幼虫に対してである。この場合アミメアリは大腮と尾端の両方を使って攻撃した。

## 考察

本実験で、アミメアリが餌資源が重複する他種に対しては、おもに腹端の分泌腺からの毒物噴出で攻撃するのに対して、同種他コロニーの個体に対しては大腮で噛んで攻撃するという、敵対者特異的な攻撃行動を示すのが分った。

社会性膜翅目は多様な防衛メカニズムを進化させた。ミツバチのかえしの付いた毒針や、オオアリの1種の腹部の破裂による防衛 (Maschwitz & Maschwitz, 1974) は、コロニーを防衛するかわりに行為者が死に至る利他的行動の顕著な例とされている (松本, 1983)。

アリの個体はどれも多様な外分泌腺を所持しており、防衛行動はこれと関連して発達している。また種によって防衛行動が異なることの記載は、例えば、Wilson (1971) や Herman & Blum (1981) に詳しく紹介されている。彼らによれば、フタフシアリ亜科やナガフシアリ亜科などの針を持つ多くのアリは噛みつき行動と毒針で刺す行動を同時に行なう。ヤマアリ亜科とルリアリ亜科は尾端の毒針が退化しているので、主に噛みつきと尾端からの毒 (蟻酸など) の噴射で攻撃をするという。しかし、1個体のアリが複数の防衛メカニズムを所持し、かつ敵が多様であるならば、相手によってより有効なものに防衛手段を変化させることが適応の見地から予想されるのに、私の知る限り、このアミメアリの例で示された様に相手によって防衛行動を変化させる事に注目した報告は他のアリでも無い。

今後の課題としては、アミメアリが個々の防衛行動をとる際、相手からのいかなる刺激 (例えば、大きさ、動きの速さなどの視覚刺激、あるいは匂いなどの化学刺激) が各防衛レパートリー発現のための解発因になっているのかという至近要因に関する問題と、相手の動きの速さ、体サイズ、採餌様式、皮膚構造などに関連して、より効率の良い防衛方法に切り替えているかという究極要因の問題があろう。

他種あるいは同種他コロニーのアリが餌場に侵入した時に見せた警報行動と思われる尾曲げ行動では、尾端の外分泌腺から警報フェロモンを分泌していると思われる。また外敵を攻撃する時にも尾端から針を出して攻撃を行なうが、アミメアリの針は大変細く、刺す機能は持たないと推測される (U. Maschwitz, 私信)。多分、針は敵に毒を噴射するスプレーの先の様な機能を持つのであろう (ちなみにアミメアリが生きた昆虫を捕食する際でも針で刺すところは見ることがない)。アリでは防衛のための毒物質が同時に他のコロニーメンバーに対しては警報フェロモンとして機能する例が多い。Wilson (1971) はこれを *alarm-defence-system* と呼んでいる。アミメアリの腹端には、少なくとも非常に発達した毒腺とデュフォー腺とが存在するが、どの分泌腺から出される物質が警報や攻撃の機能があるのかは分っていない。

多くのアリで外分泌腺の化学物質の成分とその機能が特定されている (例えば, McGurk et al., 1966; Moser et al., 1968; Brum et al., 1968)。ハキリアリでは大腮腺の分泌物が警報フェロモンであると同時に、種間レベルの識別のためにも使われているという (Jaffe, 1983)。このことは、前章で記したコロニー識別のためのメカニズムと関連して興味深い。また、大腮腺の分泌物が警報フェロモンとしての機能があることがフタフシアリ亜科で一般的であるのなら、アミメアリで見られた尾を曲げた警報行動に使われていると思われる尾端よりの分泌物と機能上どうい違いがあるのかも今後の課題であろう。

アミメアリの餌資源であるアブラムシの天敵のなかで、アミメアリに全く攻撃をされない種があったのは大変興味深い。アブラムシの捕食者がどのような方法でアリの攻撃行動の解発を抑えているのであろうか。他種アリでもこのような例は古くより報告されており (例 Herzig, 1937; Wilson, 1971)、これらはアリが他種によって社会寄生されるメカニズムと同様、アリが好む化学物質を分泌したり、アブラムシに似せた匂いを放つことによりアリをだましているのだという至近要因的説明も考えられるが、適応的観点から相手によってはアブラムシを防衛するコストがそれによる利益を上回ってしまうという事も考えられる。これらも今後の研究が望まれる課題である。

## 第7章 総合考察

本研究で明らかとなったアミメアリの生活史上の特徴の中で特に注目すべき点を要約すると次の通りである。まずコロニー内部では、有翅であるか他の形態でワーカーと区別が可能な繁殖カスト（女王）を欠き、オスさえも滅多に生産されない。繁殖はすべてワーカーによる産雌性単為生殖（thelytoky）で行われる。これは世界最初の完全単為生殖アリの報告である。個々のワーカーは齢行動多型（age-polyethism）と呼ばれる基本的に全個体共通の行動発生に従う。すなわち、羽化後の”若い”時期には主に巢内で活動し（この時期の個体を「内役」と呼ぶ）、この時期にほぼすべての個体が産卵すると考えられる。そして、死ぬ2～3週間前になると巢外での労働を担う「外役」となる。従って、個体毎の繁殖成功度の変異を厳密に計測するのは困難ではあるものの、本種には個体の生涯を通じての繁殖者／非繁殖者という生殖に関する分業はもはや存在せず、「アリは社会寄生種を除き全てが真社会性である」（Wilson, 1971）という定説に対する例外であると思われる。

コロニー間では、コロニーの識別に基づく排他性／敵対性が見られ、コロニー間の個体移動は制限されていた。従って、本種は多数のワーカーがコロニー内で繁殖していることから、特殊な多女王制と考えることができるものの、機能的な多女王制を示すいくつかのアリの種に見られる様なコロニー間の境界が不明瞭な unicolonial（Wilson, 1971; Hölldobler & Wilson, 1977）な種ではなく、単女王制のアリに一般的な multicolonial（Wilson, 1971: ローカル個体群が多数の独立的繁殖ユニットであるコロニーに分割されている）な種であることが分かった。またコロニーは地中深くに複雑な巣を掘らず、葉の堆積物の中などに、グンタイアリの仲間の bivouac の様な一時的な巣を作り頻繁に巣の移動を繰り返す。そしてこの移動の頻度は、知られる限りの温帯性アリ種の中で最も高い部類に属していた。

### ワーカー繁殖の進化的意味

一度真社会性が進化したアリにおいて、本種のように二次的にワーカーの繁殖力が増大し女王に取って代ることに、何等かの適応的意味があるとすれば、その条件として以下のことが考えられる。

1) コロニーが分巢で増殖する時(ワーカーは無翅なので女王のように飛立って交尾し、別の場所にコロニーを創設することができないが、歩行による分巢なら翅が不用である)。

2) コロニーが分断される危険にさらされる時(コロニー内に複数の繁殖者を分散させておけば、分断されたコロニーのどの部分も繁殖できる確率が上がる)、ないし女王の死亡リスクが高い時(単女王では女王の死でコロニーは廃絶する; Hölldobler & Wilson, 1977)。

3) コロニーサイズを増大させた方が繁殖価が高い場合【アリでは *reproductivity effect* というのがありこの条件は必ずしも成立しない Wilson, 1971】。産卵者の数がコロニーサイズとともに増大するために、餌不足などの外的要因が無ければ、通常の単女王制のアリが持つ女王の産卵速度の生理的上限以上にコロニーを増殖させることができる。この仮説と関連して、有翅女王を持つ *Pristomyrmex* の他種が日本産アミメアリに比較して小さなコロニーで生活しているのは興味深い(Taylor, 1965; 1968; 久保田政雄, 私信)。

4) 次世代の繁殖メスを作りすぎることによるエネルギーの浪費がある場合(ミツバチやグンタイアリのように分巢で繁殖する種では、分裂した各部分に定着できる女王数が決っているために、繁殖メスの過剰生産の危険がある)、ワーカー=繁殖者という様式はその危険を回避できる(Peeters & Crewe, 1985)。

5) 女王が社会寄生されやすい時(例えば、*Lasius reginae* や *Bothriomyrmex decapitas* は寄主の女王を殺してそれに取って代る; Buschinger, 1986)、ワーカー繁殖がそのリスクを防げる。ただし、この仮説に関しては、*Pristomyrmex* 属に社会寄生する種が知られていない(たぶん本属に関する研究の絶対数が少ないため)ため妥当性が検討できない。

条件 4) 5) に対するコロニーの戦略としてのワーカー繁殖はたぶん唯一の有効な戦略であろう。しかし、1) 2) と 3) の要因に対しては、ワーカーによる繁殖が、必ずしも単女王制に代るべき唯一の有効な代替戦術ではないと思われる。たとえば、1) に対しての適応は *ergatogyne* (ワーカー型女王) で十分であると考えられ、2) 3) に関しては、多女王制でも類似の機能が得られると考えられるからである(仮説 2 は本来、二次多女王制を適応により説明するのに用いられた仮説である; Hölldobler & Wilson, 1977)。これらの異なる戦術をなぜ個々の種が採用するに至

ったかをより一般的に議論するためには、かなり複雑な場合分けをする必要があるだろう。そこで、ここでは条件2)に焦点をしばり、後で他の条件下においてとり得る戦術の違いとその適応的効果について議論することにした。

#### 女王消失のリスクに対するコロニーの反応

条件2)をコロニーが一部孤児化するか、あるいは女王が死亡する確率が高いこと(つまりワーカーにとって自分の所属する集団に繁殖者がいなくなる確率が高いこと)と再定義して、それに対して考えられるコロニーの進化的反応を記すと以下のようになる。

1. 多女王制(孤児化する前に女王を補足しておく=二次多女王制 secondary polygyny)、または孤児化後の女王の補足。

2. ワーカーの繁殖力を高める。

a. ワーカーが産雄性単為生殖(arrhenotoky)で半数体の卵(雄卵)だけを産む。

b. ワーカーが交尾して2倍体の受精卵(雌卵)と半数体の未受精卵(雄卵)を産む。

c. ワーカーが産雌性単為生殖(thelytoky)で2倍体の卵を産む。

ただし上の各項目は相互排他的である必要はなく、2つ以上の反応を同時に行うことも有り得る。

アリにおける二次多女王制は稀な現象ではない。またこれは原始的な社会性の特徴を示すものではなく、殆どが二次的に発生したものと考えられ、極めて系統的に多岐にわたって見られる(Hölldobler & Wilson, 1977)。また孤児化後の女王の補足は *Solenopsis invicta* で知られている(Tschinckel & Howard, 1978)。

ワーカーによる半数体(雄)卵の産卵はアリのみならず完全不妊でない真社会性膜翅目のワーカーの殆どすべてにその能力が備っている(Michener, 1974; Crozier, 1975)。ワーカーが交尾しているという報告は女王とワーカーの2型性が小さい原始的な真社会性膜翅目、例えばカリバチ類に良くみられ、これらのワーカーの交尾器官は退化していないため多くの場合それらは交尾可能である。ワーカーが交尾しているという報告は温帯ではコアシナガバチ *Polistes snelleni* にもあるが(Suzuki, 1985)、事例の多くは熱帯亜熱帯の種においてである、そこではワーカーが交尾するために必要なオスの発生期間が長く不定期なためワーカーのかなりの部分が受精されている

(Roubaud, 1916; Itô & Yamane, 1985)。アリでは、ハリアリ亜科の *Rhytidoponera confusa* と *R. chalybaea* の例が注目に値する。この両種にはそれぞれ2つの型のコロニーが同所的に存在する。A型コロニーは単女王制で翅を落とした女王が1個体存在する。B型コロニーには、形態的な女王は存在せず、数個体の交尾したワーカー(gamergates)が産卵している(Ward, 1981a,b, 1983)。またその種及び個体群から完全に有翅女王が消失して、繁殖は gamergates が行っている種として *R. sp.12* やハリアリ亜科の他属 *Ophthalmopone* などに属する種がある(Haskins & Whelden, 1965; Peeters & Crewe, 1985)。

ワーカーによる産雌性単為生殖の実例はほんの数種でしか知られていない。ケープミツバチ *Apis mellifera capensis* (Anderson, 1963) と ヤマアリ亜科の *Cataglyphis cursor* (Cagniant, 1973) がそれにあたる。これら両種の孤児コロニーではワーカーが産雌性単為生殖で2倍体の卵を産み始め、その卵は成長してワーカーと女王のどちらにも成れることが知られている。ただし、どちらの種でもワーカー産卵は女王を無くした時の補助的機構で、普段は交尾した女王が繁殖し、ワーカーの産卵は女王の制御により抑制されている。また、女王を失った後のワーカー繁殖もコロニーを引き継ぐ次の女王が出現するまでの一時的なものである(ある意味で1の孤児化後の女王の補足と考えられる、Moritz, 1986; Lenoir et al., 1987)。

アミメアリの生活環は、この2c、条件付ワーカー産雌性単為生殖から、女王の生産が完全にストップされると出来上がると考えられる。

#### 完全ワーカー産雌性単為生殖 対 条件付ワーカー産雌性単為生殖

それならば、*Cataglyphis* 型の条件付ワーカー産雌性単為生殖と、アミメアリ型の完全ワーカー産雌性単為生殖を分かつ生態学的要因とは何なのであろうか。Moritz (1986) は、メンデル遺伝モデルを用い、ケープミツバチのワーカーによる産雌性単為生殖は、女王の死亡するリスクが高いとき(具体的には結婚飛行などの移動時における強風の影響を彼は考えている)進化すると議論している。

もしアミメアリに女王がいたなら、女王の消失という高いリスクがコロニーにつきまとうであろうことは容易に予想出来る、なぜなら本種は極めて頻繁に巣の移動を繰り返すからである(ただし、巣の移動とワーカー繁殖は考えられる適応上の相関であって、4章でも記したように因果関係は分からない、これも他の *Pristomyrmex* 属の

他種との比較が必要であろう)。

ワーカー繁殖に「女王消失時にコロニーが減ってしまうリスク回避」という利益がある一方、ワーカー繁殖のコストも知られている。Cole (1986) は Leptothrax allardycei の孤児コロニーで見られるワーカー繁殖には、コロニーにとって労働効率的な損失 (ergonomic cost) があると議論している。なぜならワーカーの労働力の一部が順位行動などの非生産的活動に費やされるからである (女王を欠くと、ワーカーは産卵を開始すると同時に互いに攻撃的な順位行動を高頻度に行うようになる)。このようなコストがあるとき、(条件付ワーカー産雌性単為生殖に付随するところの) 女王の消失から次の女王の出現までの時間差はコロニーの生産効率の損失につながるであろう。もし、ある種または個体群が女王の消失というリスクがそれまでより高い環境下に置かれた時、コロニーに対する自然選択はワーカー繁殖に伴うコストを低減さすようコロニーに働くであろう。考えられる方策は、順位行動の頻度を低下さすなどしてワーカー間の繁殖に関する協力を高めることと、女王を補足するスピードを上げることの2つがあるであろう。この事に関して、延べ70時間以上の観察にもかかわらずアミメアリのコロニー内において順位行動が観察されないのは興味深い、アミメアリはワーカー間の協力によって順位行動のコストを低減させているのであろうか。それを明確化するためにも Pristomyrmex 属における他種との比較が必要であろう。つまり、女王が死亡するリスクがより低い女王を持つ Pristomyrmex 種では、孤児化した時ワーカーは互いにより利己的にふるまうかどうかを調べる必要がある。

#### 女王が消失した時ワーカーがオス卵だけを産む戦術

個体群に繁殖メスが定期的に生産され多数存在する時だけにこの戦略は有効であろう。オスの交尾相手が個体群中に少ないときは有効でない (例えば、他のコロニーが単為生殖している、または他のコロニーが巢内交尾をしていて他のコロニーのオスは寄せつけないなどの理由で)。さらに、この戦術はコロニーを女王が消失した時点から長く存続させることは出来ない。

#### 完全単為生殖の進化的意味

前々節ではアミメアリ型のワーカー繁殖を適応的見地からとらえ、これが女王の死亡するリスクが高い時の進化的反応であると考えた上で、条件付産雌性単為生殖と

完全産雌性単為生殖を分ける要因を議論した。

一般に、単為生殖は有性生殖に比べ、個体の生殖価最大化という機能から明らかに有利な点がある。集団内に単為生殖する系統と有性生殖する系統の2つがあれば、単為生殖系統の増殖率は他の2倍だからである (Maynard Smith, 1978)。

もうひとつ、ワーカー産雌性単為生殖の特別な点として、コロニー内の血縁度がその時点のワーカー間の血縁度以下に下がらない点がある、そのため血縁選択説からコロニーが結束しやすいことが予測される (Hamilton, 1972) [二次多女王制や孤児化後の新女王の受入れでは血縁ある女王を受入れない限り不妊のワーカーにとって包括適応度最大化という観点からは無意味である]。

ただし、完全産雌性単為生殖には上にあげた遺伝学的な利益がある反面、コストもある。それは、

1) 遺伝子の組替えが起こらないため、環境の急変に適応しきれない (Maynard Smith, 1978)。

2) ある遺伝子型に適応した寄生者に侵されやすい (寄生病源体はふつう寄主よりはるかに早く進化する; Hamilton, 1982)。

完全産雌性単為生殖がアリではアミメアリ以外に知られていないのは、このようなコストがあるからなのかもしれない。

巖佐(1987)は、単為生殖の進化を、単為生殖突然変異の出現率と、単為生殖化した地域個体群への群選択の均衡でとらえ、突然変異率の地理的変異が重要であるという可能性を議論している。同一種(形態分類学的な定義による)あるいは近縁種において、単為生殖をする個体群(あるいは種)は、寒冷な地方へ行くほど一般に多く見られるが、これは、気温が寒冷なほど突然変異が発生しやすく、選択圧による効果を上回るためであるという。アミメアリの熱帯亜熱帯の既記載種がすべて女王を持ち(有性生殖種である可能性大)、日本産アミメアリが *Pristomyrmex* 属のなかでも最も北部に分布することを考えると、この説は説得力がある。この説では *Pristomyrmex* 属の起原を熱帯地方と考え(これは正しいと考えられる; 緒方, 私信)、日本産アミメアリは北へ分布を伸ばすうちに単為生殖能力を獲得したということになる。

もうひとつの説として、私は単為生殖能力の系統発生的制約(前適応)を考えたい。アリにおける産雌性単為生殖は幅広い系統群で散見されるが[先に述べた *Ctaglyphis cursor* 以外にも例えば *Formica polyctena* — Otto (1960) や *Crematogaster* の

いくつかの種 — Soulié (1960) などに報告がある]、調べればもっと多くの種に見られるのではないかという過去の予測 (例えば、Wilson, 1971; Brian, 1979) に反して、現在では稀な現象と考えられている (E. Soumalainen, 私信; A. Lenoir, 私信)。例えば、Ledoux (1950) が報告した Oecophylla longinoda のワーカーによる産雌性単為生殖は、Hölldobler & Wilson (1983) によって否定された。アリにおける産雌性単為生殖が例外的な事例であるなら、それが可能か否かという制約は進化上重要である。先に考えた様にある種が女王を失うリスクが高い環境にさらされたなど理由で、ワーカー自身が繁殖せざるを得なくなった時、一方で gamergate (交尾して繁殖するワーカー) が、もう一方でアミメアリ型の産雌性単為生殖がが進化したのはなぜなのか。女王の死亡リスクという選択がかかり始めた時に、ワーカーが交尾可能ならば、gamergates 繁殖が、ワーカーが形態的に特殊化しすぎているなどの理由で交尾不能だが産雌性単為生殖ができるならアミメアリ型が進化するのではなかろうか。ここでは条件付産雌性単為生殖種がアミメアリ型に進化することになる。どちらも可能ならば、群選択と個体選択の下で早く進化的な安定点に到達した方が定着するであろう。この説を裏付ける為には、Pristomyrmex 属の他種で、ワーカーの交尾能力や産雌性単為生殖の存否を確かめる必要があろう (gamergates が進化して、産雌性単為生殖が進化しなかった Rhytidoponera 属で調べるのも良いと考えられる)。

同様に、頻繁な巣の移動や分巣で繁殖をする種の中でも、一方でワーカー繁殖、もう一方で ergatoid queen による繁殖が、なぜ進化したのかを考える時、ワーカーの繁殖能力増大と、女王の翅の退化または歩行能力の増大という進化のどちらが早く種としての進化的安定点に到達するのかが問題となろう。その際に、それぞれの種の進化のスタート地点における形態的条件 (発生的制約) が大きく左右するであろう。

[ただし、ムネボソアリの仲間 (Leptothorax と Harpagoxenus の数種) では、ergatoid queen と有翅女王は 1 遺伝子座のメンデル遺伝で制御されているという (Buschinger, 1974, 1975; Winter & Buschinger, 1986: ergatoid queen は劣性ホモである、ただし環境によっても影響を受ける)。この様な発生的 (遺伝的) 制約の下で重要なのは、女王の型 (質) を決定する遺伝子座上の遺伝子頻度の集団内変化であり、有翅女王の漸進的な小型無翅化というダーウィンのな漸進進化を特に考える必要はなさそうである]。

### 巣の移動と分巢の意義

これまで、アミメアリにおける女王の欠落と適応的な相関がある現象として、巣の移動と分巢を議論した、しかしこれらが特定の環境に対する適応的意義を持つかどうかは議論しなかった。4章でも議論した様に、これは、形質進化におけるコストと利益の比の問題として理解できるであろう。つまり、巣の構築のためのエネルギーコストと、移動のためのエネルギーコストの最適配分の問題である。アミメアリは前者よりむしろ後者にコストをかけたということであろう。

分巢にも同様のコストと利益が考えられる、あるアリが有翅女王による分散独立創巣と分巢による創巣の両方をできる場合、コロニーとして、どちらの部分にコストをかけるかが適応上の問題となろう。分散独立創巣は、次世代コロニーの定着確率は低い、それを行う有翅女王を多数、広範囲に出せる。一方、分巢は、数は出せず、歩行分散ゆえに定着場所も母コロニーの近くに限られるという欠点はあるが、独立創巣の初期に伴う高いリスクを回避できるという有利な点がある。分巢と独立創巣への配分を決めるのは、利用できる資源の空間的・時間的な分布であろう。Holldobler & Wilson (1977) は、分巢に適するすみ場所の状態を類型化し2つあげている。それは、1) 狭く不安定な場所〔この場合分巢は、多巢化した時や、巣の移動時にアクシデンティックに起こる〕、2) パッチ状に分布した広く時間的に安定な場所〔回りのすみ場所を分巢により徐々に分散して独占できる〕である。ただし、適応した環境の比較生態学的な分類には絶対的な尺度が無く、単女王制のある種がすむ環境に比べ近縁の多女王制種がすむ環境はどうであるかというような比較の対象が無ければ検証ができない。日本産アミメアリのすみ場所と、多分独立創巣すると考えられる有翅女王を持つオーストラリアなどの *Pristomyrmex* 属他種とのすみ場所の比較を行えばこの説を検証できる可能性がある。

### アミメアリ型の社会構造の維持機構 - 群選択の可能性

これまでの議論は、暗に個体ではなくコロニーを単位とした選択（群選択 group selection）を前提して進めてきた。しかし、行動生態学において群選択はその存在そのものが否定的に扱われる事が多い（Williams, 1966; Dawkins, 1976; Maynard Smith, 1976, 1984）。一方、アリなど進化した真社会性昆虫のように高度に相互依存的な集団では、集団（コロニー）に対する選択が働く事は自明であるという議論も

あった (Oster & Wilson, 1978, Wilson, 1985)。近年、群選択の意義が再検討され、群選択と行動生態学者が進化メカニズムとして広く認めている血縁選択とが、同一の機構ないし多くの共通性をもつ機構として扱える事が主張され始めている (Wilson, 1983; Wade, 1978, 1985など)。

West-Eberhard (1975) は、真社会的なコロニー内の協同の進化ないし維持を、以下のような血縁選択のレトリックを用いて議論している。繁殖能力の劣る個体は利他的になりやすいであろう。なぜなら利他性発現のコスト (血縁選択の Hamilton の法則の  $C$ ) が小さく、すなわち  $B r > C$  という条件を満たしやすいからである。女王とワーカーの二型が進んだ、高度に真社会性の進化した昆虫では、ワーカーは女王より繁殖能力が劣るため、ワーカーは利他的になりやすい。ワーカーが完全不妊になれば、ワーカーの繁殖価は女王の繁殖を通じた包括適応度としてしか存在しえず、ワーカーの適応的利益は、コロニー全体ないし女王の適応的利益と一致する [ただし、性比に関しては女王とワーカーの利益は必ずしも一致しない (Trivers & Hare, 1976)]。Oster & Wilson (1978) が群選択 (コロニー間選択) の自明性を主張したのは、このような、ワーカーがもはや女王の身体の一部としてしか機能しなくなったような状況を想定して、進化的に最適なワーカー内サブカスト比率を計算する目的のためであった。利他性のコストという見地から考えれば、なぜ全個体が働き産卵するアミメアリのコロニーのようなものが進化的に維持されているのかという疑問も提出できる。なぜなら、個体間に (稀に発見される大型個体のいるコロニーを除いて) 明らかな繁殖能力の差が認められないからである。しかし、この問題に Hamilton の法則を用いて対処するのは困難であると思われる。その理由は、Hamilton の法則は例えば他個体に協力するかしないかというような、質的に異なる形質 (行動) の二者択一が見られなければ、適用できないからである (Grafen, 1984)。さらに、個体間に仮にそのような二者択一的な差がみられても、その行動 (形質) が他個体に与える影響を測るのは困難である。アミメアリのコロニーは余りにも巨大なので、1 個体の行動がコロニー内の他個体全員に与える影響は多分とても小さいであろう。

Itow et al. (1984) は、アミメアリの協力的 (cooperative; 単独性昆虫の生活史と比較しての意) な社会構造の維持メカニズムはデーム間群選択 (interdemic group selection) で捉らえたほうが理解しやすいと議論している (無論、血縁選択でないという意味ではない)。彼らは、アミメアリの社会構造の維持を以下の様な動態とし

て考えることが出来ると述べている：より多く繁殖をするが、より少ししか働かない「利己的な」突然変異個体がコロニー内に出現すると、それらはコロニー内部で頻度を増し続ける。利己的個体の頻度が高くなるにつれ、そのコロニーの繁殖率は下がりやがて絶滅するであろう。アミメアリの繁殖力は集団それも大きな集団であることに著しく依存しており、単独化されたアミメアリ個体は全く繁殖ができない（辻、未発表）。一方、利己的な個体の出現していないコロニーは良く増殖して、分巢で絶滅したコロニーの場所を埋めるであろう。

コロニー間の個体移動がなく、新コロニーが分巢で作られるというアミメアリの性質は、いくつかの群選択モデルの中でもより「利他的」行動の進化しやすい条件を持つとされる分芽モデル propagule pool model (Wade, 1978; Slatkin & Wade, 1978) の仮定と基本的に一致する。もし、コロニー間とコロニー内の形質分布と適応度の相関が野外で調査できれば、近年の集団性生物の自然選択測定法 (Price, 1970, 1972; Wade, 1985; Heisler & Damuth, 1987など) を用いて、グループ内とグループ間における選択強度の相対的差を調べることができる。さらに、コロニーと個体の表現型遺伝率が (Slatkin, 1978などを用いて) 計算されれば、進化速度まで推定できるであろう。そうすれば、アミメアリは社会性昆虫において協力的ならびに非協力的行動の進化の上でグループ内選択とグループ間選択のどちらがで相対的に重要であるかを調べるための絶好の材料になると思われる。

#### アミメアリの成功と人類の開発について

完全単為生殖種が、開発や農薬の散布による環境の変化の激しい人類の生活圏のなかで、これほど栄えたのは興味ある問題である。環境の変化という淘汰圧は、先にも述べた通り、単為生殖に不利に働くはずだからである。アミメアリの場合は、多分、開発などの環境の変動がむしろ他種と競争する上で、有利に働いたのではなかろうか。なぜなら、アミメアリは永続性の巣を作らず移動能力が高いため、環境が変化すればより良いすみ場所をもとめて移動することが他種より容易だからである。日本にグンタイアリのような放浪性の強力な競争種がいなかったことも、人による環境攪乱が多いニッチで優占的な種になれた原因のひとつであったかも知れない。

アミメアリが高い移動能力を持ちまたアブラムシなどの半翅目を保護するのが分かったが、熱帯のアリで報告されるように (Wilson, 1971; Maschwitz & Hänel, 1985)

アブラムシやカイガラムシなどの吸汁性昆虫を運んで分散させたりする役割があるか、また果樹のすす病などを媒介するかどうかは普通種であるにもかかわらず分っておらず今後の課題である。移動は病原生物の媒介に連なるであろうが、アリはすす病の原因となる好アリ性の吸汁性昆虫の甘露を採餌してしまうのでこの点では有益かもしれない。岐阜県のあるクリ園では、すべてのクリの樹でアミメアリが甘露を集団採餌しているのが観察され、1アールに100万個体以上のアミメアリ成虫が生息するのが確認された（辻，未発表）。このような場所でアミメアリが果樹栽培などに与える影響は大きいと考えられるので、今後の定量的な調査が必要であろう。

## 要約

有翅の女王が存在せず、働きアリ（ワーカー）が産雌性単為生殖するという特異な生活史を持つアミメアリの行動生態学的な研究を、1984年から1987年にかけて、名古屋市近郊で行なった。

1) 異なる巣間で個体を移す実験の結果、異なる巣に属する個体間では強い敵対性がある事が示された。すなわち本種は、いくつかの多女王制のアリで知られるような unicolonial (コロニー間の境界が不鮮明で巣間で個体移動が見られる) な種ではなく、むしろ単女王制のアリに一般に見られる multicolonial (個体群が多数の独立した繁殖ユニット、すなわちコロニーに分断されている) な種であることが判明した。野外の棲み場所において他コロニーのアリに対して攻撃的な反応が観察された空間的な範囲(なわばりの範囲)は、巣、餌場とそれらをつなぐ蟻道上であった。異なるコロニーが接触し闘争するのが野外でも夏期に多く観察され。闘争に参加したアリは多くの場合死亡した。

2) 野外採集した41コロニーのどれからも、有翅女王やオスは発見されず、さらに、ワーカーを611個体解剖したが交尾している個体は見られなかった。これは寺西(1929) Itow et al. (1984)らの唱えた「本種はアリでは初めて知られる完全単為生殖種である」という仮説を支持する結果となった。コロニーには4月から9月まで成虫以前のステージの個体が見られたが、越冬中のコロニーは成虫だけからなっていた。ワーカーは通常2本の卵巢小管を持つが、稀に4本持つ個体も発見された(卵巢小管を4本持つ個体はそのような個体が発見されたコロニーで平均して全個体の2.1%にすぎない)。それらの体サイズは2本しか卵巢小管を持たないものよりも大きかった。卵巢小管を4本持つ個体の中で1個体だけ頭部に単眼を3個もつ個体が発見された。しかし、殆どのコロニーは卵巢小管を2本持つワーカーと未成熟ステージの個体だけで構成されていた。コロニーの内部では、任意の時間断面で、ほとんど巣の中に留り巣内の活動に従事する「内役」と、巣外の活動を担う「外役」という分業が成立していた。内役はしばしば成熟卵細胞を含む発達した卵巢を持ち、産卵していると考えられた。しかし、外役は萎縮した卵巢しか持たず産卵していないと考えられたが、その卵巢小管には過去の産卵経験を示唆する黄体が蓄積していた。野外採集した巣内で採れた個体と巣外で採れた個体の体サイズ(頭幅と前胸幅)を比較したところ、コロニ

一によっては、分布は重なるものの、前者のほうが有意に大型である傾向が見られた。室内飼育した1コロニーについて1週間103個体の行動を観察した後解剖したが、内役の個体間では卵巣の発達度と行動、および卵巣の発達度と体サイズには明らかな相関は見られず。さらに内役の持つ成熟卵数には、ランダムな個体変異以上の変異がなく、内役間に繁殖活動の分化がある証拠は得られなかった。ただし、内役の産卵以外の行動には体サイズと関連した分化が見られた。

3) 内役と外役という分業は、羽化後の齢に強く依存していた。すなわち全ての個体は羽化後しばらくは内役を行ない、死ぬ2、3週間になると巣外の活動を行なうようになった(外役化した)。従って、本種には他のアリのような個体の一生を通じての非繁殖カストは存在せず、本種の社会は、一度女王とワーカーという真社会性的な繁殖分業が進化した後で、前社会的な共同繁殖のレベルまで逆戻りした社会形態であると考えられた。ただし、個体の行動発生には変異が見られ、さらに寿命や内役期間にも個体差が有るので、コロニー内で繁殖に関する不平等が完全に消失したとの判断はできなかった。一度外役化した個体は、内役から隔離した飼育容器で充分餌を与えても産卵能力は回復しないことがわかり、内役が外役の産卵を抑制しているという証拠は得られなかった。

4) 八事と名大の2つの調査地で、野外における本種の営巣行動について調べた。本種は複雑な地中性の巣は作らず、朽木などの自然に存在する空間に一時的な巣を作り、頻繁に巣の移動を行なった。1営巣場所での平均滞在期間は名大で17.4日、八事で15.7日であった。この数値は、知られる限りの他の温帯性のアリの平均滞在期間より短く、本種は温帯性のアリとしては極めて放浪性が高い種であることが判明した。巣の移動率には季節的变化は無いが、営巣場所は季節により変化し、越冬前後には夏期に比べ比較的地下深くにある空間に営巣した。巣の移動には周期性はなかった。頻繁な移動にもかかわらず、巣の分布は一様分布が保たれていた。移動方向は移動前の最近接巣の存在する方向には影響されないようだが、次の移動で移入してきた方向に引返す傾向が見られた。平均移動距離は名大と八事でそれぞれ、6.8 m と 3.9 m だった。八事においては移動する地理的範囲は制限されているようであった。1回の移動に費やされる時間は約20時間と推定された。1コロニーが複数の巣を同時に持つ多巢的なコロニーは、八事で13.7%名大で2.3%であった。1コロニー当りの巣数は夏期に増加する傾向があった。コロニーが多数の採餌者を送り出している餌場である(同翅目

昆虫が甘露を分泌している) 植物を除去すると巣の移動が触発された。

5) 他コロニーの個体を識別して攻撃をする行動が、いかなる解発因によるのかを調べた。Hölldobler & Michener (1981) および Breed & Bennett (1987) は解発因となりうるコロニーまたは個体の標識(テンプレート)を分類したが、アミメアリはどれにあたるかを調べたところ、異なるコロニーの個体に3日間さらしたワーカー個体は、野外のもとのコロニーに戻すと、元のコロニーメンバーに攻撃された。一方、巣とは異なる場所から採取した土壌に3日間さらしても元のコロニーメンバーには受入れられた。結局、本種のテンプレート形成様式として以下の2つの可能性が残った。

1) 個体が生産する遺伝的に決定された化学物質が、グルーミングや栄養交換によってコロニー内の個体間でブレンドされ1つの集合的テンプレートを形成している

[Crozier & Dix (1979) の Gestalt model]、2) 環境由来の化学物質がテンプレートとして機能している(ただし、3日以上条件付けが必要)。

6) アミメアリは他種に対しても、餌場を防衛した。防衛時の攻撃方法は、同種他コロニーの個体を攻撃すると時(噛みつき)とは異なり、主に尾端からの毒物質の分泌で攻撃を行なうという、敵対者特異的な攻撃行動が観察された。春期餌場のカラスノエンドウを株単位で見た場合、アミメアリと他種(トビイロケアリ、トビイロシワアリとルリアリ)とは分布上の避け合いがあり。それらの種間で餌場はしばしば株ごとの乗っ取りが行なわれた。クロヤマアリとアメイロアリは分布上はアミメアリとは独立的であった。森下(1941)は樹上の小枝単位で見た場合採餌行動の特異性に由来して占有種と非占有種という種間分布様式が存在するとしたが、アミメアリと他種のアリに関してはこの分化が草本植物上でも成立することを示す。なお餌場(アブラムシのコロニー)のアブラムシ捕食者に対してはアミメアリは必ずしも攻撃的ではなかった。

7) 最後にアミメアリが女王を消失しワーカーが産雌性単為生殖するようになった進化的理由を考察した。アミメアリは巣を頻繁に移動する。これはエネルギーコストを移動と巣の構築のどちらにかけるかという進化上の trade off が存在するとするならば、アミメアリは移動にエネルギーコストをかけるように進化した種だろうと考えられる。容易に巣を移動できるという性質は、アミメアリが棲むような人家周辺や耕作地のような巣場所の環境攪乱や変化が多い場所では、定着的な性質よりも適応的である場合もあろう。この頻繁な巣の移動は、コロニーを分断されたり移動中に女王が

死亡するというリスクを必然的に伴うものであるから、多数のワーカーに繁殖の役割を分散させているというこは、コロニーにとって適応的であると推察される。しかし、アミメアリの生活史上の特性には、多数のワーカーによる産雌性単為生殖で繁殖しなければならないという必然的な適応上の理由は見当らず、同様の環境条件でも、たとえば巣の移動のリスクを回避する方法として考えられる他の戦術、すなわち：交尾したワーカー（gamergate）による繁殖、働きアリ型女王（ergatoid queen）による繁殖、条件付ワーカー繁殖あるいは条件付ワーカー単為生殖、女王の補充および2次多女王制をなぜアミメアリが進化させなかったのかの理由は不明のまま残った。この理由を知る為には、ワーカーの交尾能力や産雌性単為生殖能力という前適応や、単為生殖突然変異の頻度などを、アミメアリ属の他種や他のアリの系統を用いて更に調べる必要がある。また女王というコロニーの中心が消失したにもかかわらずコロニーの結束や共同的な繁殖が保持されているのは、コロニー内部では常により利己的な形質（例えば、自らはより多く繁殖するが他個体の繁殖を助ける行動はあまり行なわない形質）が増加するであろうと考えられるコロニー内の選択に拮抗するコロニー間の自然選択（利己的な個体の頻度が高くなるほどコロニー内の個体の平均繁殖価は下がる）がそのメカニズムとして機能しているからであろうと推察された。

## 謝辞

本研究を進めるにあたり御指導していただいた、名古屋大学農学部害虫学教室、伊藤嘉昭教授、宮田正助教授、椿宜高博士、斎藤哲夫名誉教授、ならびに名大農学部造林学教室、穂積和夫教授に御礼申上げる。来日中とその後の研究期間中に終始、貴重な御指導、助言をしていただいた Ulrich Maschwitz フランクフルト大学教授、Ross H. Crozier ニューサウスウェールズ大学准教授に感謝申上げる。研究上重要な討論や助言をしていただいた、安部琢哉京都大学助教授、今井弘民国立遺伝研助教授、緒方一夫博士、久保田政雄博士、近藤正樹白梅学園短期大学教授、佐藤俊幸氏、滝明夫博士、東正剛北海道大学環境研助教授、増子恵一博士、松本忠夫東京大学教授、水谷章博士、森下正明博士、山内克典岐阜大学教授、山岡亮平京都工芸繊維大学助教授、湯嶋健博士ならびに蟻類研究会の諸兄には感謝申上げる。以下の諸氏にも適宜議論、助言していただいたので御礼申上げる、青木重幸博士、Anderw Berry 氏、Norman F. Carlin 博士、Raghavendra Gadagkar Indian Institute of Science 教授、William D. Hamilton オックスフォード大学教授、Bert Hølldobler ハーバード大学教授、巖佐庸博士、岩橋統琉琉球大学助教授（ならびに流大昆虫学教室の諸兄）、河田雅圭博士、Alan Lenoir パリ大学教授、Christian P. Peeters 博士、Naomi Pierce プリンストン大学准教授、Esko Suomalainen ヘルシンキ大学教授、Robert W. Taylor CSIRO 教授、Michael J. Wade シカゴ大学教授、Mary Jane West-Eberhard 博士、山根爽一千葉大学助教授、Amok Zahavi テルアビブ大学教授。標本の同定をしていただいた、佐々治寛福井大学教授（テントウムシ）、宗林正人皇学館大学教授（アブラムシ）、寺山守氏（アリ）には御礼申上げる。最後に、大学院在籍中に重要な討論、助言、助力をしていただいた、藤田和幸博士、平野耕治博士、中牟田潔博士、速水鋭一博士、粕谷英一新潟大学助教授、日比野由敬博士、安田弘法博士、Michael T. Siva-Jothy 博士、Virappon Noppun 博士、土田浩治氏、堀江幹也氏、田中嘉成氏ならびに名古屋大学農学部害虫学教室の諸氏に感謝申上げる。

引用文献

- Alexander R. D. 1974. The evolution of the social behavior. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 5: 325-352.
- Altmann J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour.* 49: 221-267.
- Anderson R. H. 1963. The laying worker in Cape honeybee, *Apis mellifera capensis*. *J. Apic. Res.* 2: 85-92.
- Barouni Urubani C. 1979. Territoriality in social insects. In Hermann H. R. (ed). *Social Insects I.* Academic Press, New York.
- Batschelet E. 1981. *Circular Statistics in Biology.* Academic Press, London.
- Bier K. 1954. Über den Einfluss der Königin auf die Arbeiterinnenfertilität im Ameisenstaat. *Insectes Soc.* 3: 177-184.
- Billen J. 1985. Ultrastructure of worker ovarioles in *Formica* ants (Hymenoptera: Formicidae). *Int. J. Insect. Morphol. Entomol.* 14: 21-32.
- Boch R. & Morse R. A. 1982. Genetic factor in queen recognition odors of honey bees. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 74: 66-67.
- Bourke A. F. G. 1988a. Worker reproduction in the higher eusocial Hymenoptera. *Quart. Rev. Biol.* 63: 291-311.
- Bourke A. F. G. 1988b. Dominance orders, worker reproduction, and queen-worker conflict in the slave-making ant *Harpagoxenus sublaevis*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 23: 323-333.
- Bradley G. A. 1972. Transplanting *Formica obscuripes* and *Dolicoderus taschenbergi* (Hymenoptera: Formicidae) colonies in jack pine stands of South-eastern Manitoba. *Canad. Entomol.* 104: 245-249.
- Bradley G. A. 1973. Interference between nest population of *Formica obscuripes* and *Dolicoderus taschenbergi* (Hymenoptera: Formicidae). *Canad. Entomol.* 105: 1525-1528.
- Breed M. D. 1981. Individual recognition and learning of queen odours by worker honey bees. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 78: 2635-2637.

- Breed M. D. 1983. Nestmate recognition in honey bees. *Anim. Behav.* 31: 86-91.
- Breed M. D. & Bennett B. 1987. Kin recognition in highly eusocial insects. In Fletcher D. J. C. & Michener C. D. (eds.). *Kin Recognition in Animals*. pp.243-285. John Wiley & Son Ltd., Chichester.
- Brian M. V. 1952. The structure of a dense natural ant population. *J. Anim. Ecol.* 21: 12-24.
- Brian M. V. 1956. Segregation of species of the ant genus Myrmica. *J. Anim. Ecol.* 25: 319-337.
- Brian M. V. 1969. Male production in the ant Myrmica rubra L. *Insectes Soc.* 16 : 249-268.
- Brian M. V. 1974. Brood rearing behaviour in small culture of the ant Myrmica rubra L. *Anim. Behav.* 22: 879-889.
- Brian M. V. 1979. Caste differentiation and division of labor. In Hermann H. R. (ed). *Social Insects I*. Academic Press, New York.
- Brian M. V., Hibble J. & Kelly A. F. 1966. The dispersion of ant species in a southern English heath. *J. Anim. Ecol.* 35: 281-290.
- Buckle G. R. & Greenberg L. 1981. Nestmate recognition in sweat bees (Lasio-glossum zephyrum): Does an individual recognize its own odours or only odours of its nestmates. *Anim. Behav.* 29: 802-809.
- Blum M. S., Padovani F. & Amante E. 1968. Alkanoes and terpenes in the mandibler glands of Atta species (Hymenoptera: Formicidae). *Comp. Biochem. Physiol.* 26: 291-299.
- Buschinger A. 1974. Polymorphismus und Kastendetermination in Ameisenträuben Leptothoracini. In Schmidt G. H. (ed.). *Sozialpolymorphismus bei Insecten*. Wiss. Verlagsges., Stuttgart. pp. 604-623.
- Buschinger A. 1975. Eine genetische Komponente in Polymorphismus der dulotischen Ameise Harpagoxenus sublaevis. *Naturwissenschaften* 2: 239.
- Buschinger A. 1986. Evolution of social parasitism in ants. *T R E E* 1: 155-160.
- Cagniant H. 1973. Apparition d'ouvrières chez la Fourmi Cataglyphis cursor Foncolombe (Hyménoptères, Formicidae). *C. R. Acad. Sci. Ser. D.* 277:

2197-2198.

- Calabi P., Traniello J. F. A. & Wener M. H. 1983. Age polyethism in the ant Pheidole hortensis, and some general considerations. *Psyche* 90: 395-412
- Carlin N. F. & Hölldobler B. 1983. Nestmate and kin recognition in inter-specific mixed colonies of ants. *Science*. 222: 1027-1029.
- Carlin N. F. & Hölldobler B. 1986. The kin recognition system of carpenter ants (Camponotus spp.) I: Hierarchical cues in small colonies. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 19: 123-134.
- Carlin N. F. & Hölldobler B. 1987. The kin recognition system of carpenter ants (Camponotus spp.) II: Larger colonies. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 20: 209-217
- Carlin N. F., Hölldobler B. & Gladstein D. S. 1987. The kin recognition system of carpenter ants (Camponotus spp.) III: Within-colony discrimination. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 20: 219-227.
- Carlson D. M. & Gently J. B. 1973. Effect of shading on the migratory behavior of Florida harvester ant, Pogonomyrmex badius. *Ecology*. 54: 432-453.
- Charnov E. L. 1977. An elementary treatment of genetical theory of kin selection. *J. Theor. Biol.* 66: 541-550.
- Clark P. J. & Evans F. C. 1954. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology* 35: 445-453.
- Cole B. J. 1981. Dominance hierarchies in Leptothorax ants. *Science* 212: 83-84.
- Cole B. J. 1986. The social behavior of Leptothorax allardycei (Hymenoptera, Formicidae) : time budgets and the evolution of worker reproduction. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 18: 165-173.
- Corbara B., Fresneau D, Lachaud J-P., Leclerc Y. & Goodall G. 1986. An automated photographic technique for behavioural investigations of social insects. *Behav. Processes* 13: 237-249.
- Crozier R. H. 1975. In Bernard J. (ed). *Animal Cytogenetics* vol 3: Insecta 7

Hymenoptera. Gebüder Borntraeger, Berlin, Stuttgart.

- Crozier R. H. 1982. On insects and insects: twist and turns in our understanding of evolution of sociality. In Breed M. D, Michener C. D. & Evans H. E. (eds.). The Biology of Social Insects. Westview Press, Boulder. pp.4-10.
- Crozier R. H. 1987. Genetic aspects of kin recognition: concepts, models, and synthesis. In Fletcher D. J. C. & Michener C. D. (eds.). Kin Recognition in Animals. pp.55-73. John Wiley & Son Ltd., Chichester.
- Crozier R. H. & Dix M. W. 1979. Analysis of two genetic models for innate components of colony odor in social Hymenoptera. Behav. Ecol. Sociobiol. 4: 217-224.
- Crozier R. H., Pamilo P. & Crozier Y. C. 1984. Relatedness and microgeographic genetic variation in Rhytidoponera mayri, an Australian arid-zone ant. Behav. Ecol. Sociobiol. 15: 143-150.
- Crosland M. W. J. 1988. Inability to discriminate between related and unrelated larvae in the ant Rhytidoponera confusa (Hymenoptera: Formicidae). Ann. Entomol. Soc. Am. 81: 844-850.
- Crosland M. W. J. (in press). Kin recognition in the ant Rhytidoponera confusa. I. Environmental odour. Anim. Behav.
- Darwin C. 1859. On the Origin of Species by Means of Natural Selection. Murray, London.
- De Vita J. 1979. Mechanisms of interference and foraging among colonies of harvester ant Pogonomyrmex californicus in the Mojave Desert. Ecology. 60: 729-737.
- Droual R. 1983. The organization of nest evacuation in Pheidole desertorum Wheeler and P. hyatti Emery (Hymenoptera, Formicidae). Behav. Ecol. Sociobiol. 12: 203-208.
- Droual R. 1984. Anti predator behavior in the ant Pheidole desertorum: the importance of multiple nests. Anim. Behav. 32: 1054-1058.
- Dawkins R. 1976. The Selfish Gene. Oxford University Press, Oxford, England &

New York.

- Errard C. 1986. Role of early experience in mixed colony odor recognition in ants Manica rubida and Formica selysei. *Insectes Soc.* 72: 243-249.
- Evesham E. J. M. 1984. The attractiveness of workers towards individual queens of the polygenous ant Myrmica rubra L. *Biol. Behav.* 9: 144-156.
- Fittkau E. J. & Klinge H. 1973. On biomass and trophic structure of central Amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica* 5: 2-14.
- Fletcher D. J. C. & Ross K. D. 1985. Regulation of reproduction in eusocial Hymenoptera. *Annu. Rev. Entomol.* 30: 319-434.
- Franks N. R. & Scovell E. 1983. Dominance and reproductive success among slave-making worker ants. *Nature* 304: 724-725.
- Fresneau D. 1978. Fermeture des sociétés et marquage territorial chez fourmis Ponerines du genre Neoponera. *Biologie-Ecologie Méditerranéenne* 7: 205-206.
- Fresneau D. 1984. Développement ovarien et statut social chez une fourmi primitive: Neoponera obscuricornis (Hym., Formicidae, Ponerinae). *Insectes Soc.* 31: 387-402.
- Fresneau D., Garcia-Perez J. & Jaisson P. 1982. Evolution of polyethism in ants: observational results and theories. In Jaisson P (ed.) *Social Insects in the Tropics* vol 1. Press de l'Université Paris-Nord. pp. 129-155.
- Gadagkar R. 1985. Kin recognition in social insects and other animals - A review of recent findings and a consideration of their relevance for theory of kin selection. *Proc. Indian Acad. Sci. (Anim. Soci.)*. 94: 587-612.
- Gadagkar R. & Joshi N. V. 1983. Quantitative ethology of social wasps: Time-activity budgets and caste differentiation in Ropalidia marginata (Lep.) (Hymenoptera: Vespidae). *Anim. Behav.* 31: 26-31.
- Gadagkar R. & Joshi N. V. 1984. Social organization in Indian wasp Ropalidia cyatbiformis (Fab.) (Hymenoptera: Vespidae). *Z. Tierpsychol.* 64: 15-32.

- Gamboia G. J., Reeve H. K. & Pfenning D. W. 1986. The evolution and ontogeny of nestmate recognition in social wasps. *Annu. Rev. Entomol.* 31: 431-435.
- Getz W. M. 1982. An analysis of learned kin recognition in Hymenoptera. *J. Theor. Biol.* 99: 585-597.
- Getz W. M., Brückner D. & Parisian T. R. 1982. Kin structure and swarming behavior of the honey bee, Apis mellifera. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 10: 265-270.
- Getz W. & Smith K. B. 1983. Genetic kin recognition: honey bees discriminate between full- and half-sisters. *Nature* 302: 147-148.
- Grafen A. 1984. Natural selection, kin selection and group selection. In Krebs J. R. & Davies N. B. (eds.) *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, Second Edition. <sup>Blackwell, Oxford,</sup> pp. 62-86.
- Greenberg L. 1979. Genetic component of bee odor in kin recognition. *Science* 206: 1095-1097.
- Hagan H. R. 1954. The reproductive system of the army-ant queen, Eciton (Eciton). Pt. I. General anatomy. *American Museum Novitates*. 1663: 1-12. (Wilson, 1971 から間接引用 ).
- Hamilton W. D. 1964. The genetical evolution of social behaviour. *J. Theor. Biol.* 7: 1-52.
- Hamilton W. D. 1972. Altruism and related phenomena, mainly in social insects. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 3: 193-232.
- Hamilton W. D. 1982. Sex versus non-sex versus parasite. *Oikos* 35: 282-290.
- Herbers J. M. 1985. Seasonal structuring of a north temperate ant community. *Insectes Soc.* 32: 224-240.
- Herbers J. M. 1986. Nest site limitation and facultative polygyny in the ant Leptothorax longispinosus. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 19: 115-122.
- Hermann H. R. & Blum M. 1981. Defensive mechanisms in the social Hymenoptera. In Hermann H. R. (ed). *Social Insects II*. Academic Press, New York.
- Haskins C. P. & Whelden R. M. 1965. "Queenlessness", worker sibship and colony vs population structure in Formicoid genus Rhytidoponera. *Psyche* 72:

87-112.

- Heisler L. & Damuth J. 1987. A method for analyzing selection in hierarchically structured populations. *Am. Nat.* 130: 582-602.
- Herzig J. 1937. Ameisen und Blattläuse. *Z. Angew. Entomol.* 24: 367-435.  
(Wilson, 1971 から間接引用)。
- Higashi S. 1974. Worker polyethism related with body size in a polydomous red wood ant, Formica (Formica) yessensis Forel. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI, Zool.* 19: 695-705.
- Higashi S. & Yamauchi K. 1979. Influence of a supercolonial ant Formica (Formica) yessensis Forel on the distribution of other ants in Ishikari Coast. *Jap. J. Ecol.* 29: 257-264.
- Hölldobler B. 1976. Recruitment behavior, home range orientation and territory in harvester ants, Pogonomyrmex. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1: 3-44.
- Hölldobler B. & Carlin N. F. 1985. Colony founding, queen dominance and oligogyny in the Australian meat ant Iridomyrmex purpureus. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 18: 45-58.
- Hölldobler B. & Michener C. D. 1980. Mechanisms of identification and discrimination in social Hymenoptera. In Markl H. (ed.). *Evolution of Social Behavior: Hypothesis and Empirical Tests*. Verlag Chemie, Weinheim. pp. 35-58.
- Hölldobler B. & Wilson E. O. 1977. The number of queens: an important trait in ant evolution. *Naturwissenschaften* 64: 8-15.
- Hölldobler B. & Wilson E. O. 1983. Queen control in colonies of weaver ants (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 76: 235-238.
- Holmes W. D. & Sharman P. W. 1983. Kin recognition in animals. *Am. Sci.* 71: 46-55.
- Isingrini M. 1987. La reconnaissance coloniale des larves chez la formi Cataglyphis cursor (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes. Soc.* 34: 20-27.
- Isingrini M., Lenoir A. & Jaisson P. 1985. Preimarginal learning as a basis of colony-brood recognition in the ant Cataglyphis cursor. *Proc. Nat.*

- Acad. Sci. USA. 82: 8545-8547.
- Itô Y. & Yamane Sk. 1985. Early male production in subtropical paper wasp Ropalidia fasciata (Hymenoptera: Vespidae). *Insectes Soc.* 32: 403-410.
- 伊藤富夫 1981. 働きアリが働きアリを産む話、アリの生殖. *遺伝* 35: 12-18.
- Itow T., Kobayashi K., Kubota M., Ogata K., Imai H. T., & Crozier R. H. 1984. The reproductive cycle of the queenless ant Pristomyrmex pungens. *Insectes Soc.* 31: 87-102.
- Iwao S. 1977. Analysis of spatial association between two species based on the interspecies mean crowdings. *Res. Popul. Ecol.* 18: 243-260.
- 巖佐庸 1987. 有性生殖の進化に関する理論的諸研究. *Networks in Evol. Biol.* 4: 39-49.
- Jaffe K. 1983. Chemical communications systems in the ant Atta cephalotes. In Jaisson P. (ed.) *Social Insects in the Tropics* vol. 2. Université de Paris-Nord, Paris. pp. 165-186.
- Jaisson P. 1980. Les colonies mixtes plurispécifiques: une mod é le pour l' ét ude des fourmis. *Biol. Ecol. Médit.* 7: 163-166.
- Jaisson P. 1987. Ethogenesis of social insect. In Erder J. & Rembold H. (eds.) *Chemistry and Biology of Social Insects*. Verlag J. Peperny, Munchen. pp.99-101.
- Jaisson P. & Fresnau D. 1978. The sensitivity and responsiveness of ants to their cocoons in relation to age and methods of measurement. *Anim. Behav.* 26: 1064-1071.
- Janzen D. H. 1973. Evolution of polygynous obligate acacia-ants in western Mexico. *J. Anim. Ecol.* 42: 729-750.
- Jarvis J. U. M. 1981. Eusociality in a mammal: cooperative breeding in naked mole-rat colonies. *Science* 212: 571-573.
- Jutsum A. R. & Saunder T. S. & Cherrett J. M. 1979. Intraspecific aggression in the leaf-cutting ant Acromyrmex octospinosus. *Anim. Behav.* 27: 839-844.
- Kasuya E. 1982. Factors governing the evolution of eusociality through kin-selection. *Res. Popul. Ecol.* 24: 174-192.

- 河口至商 1978. 多変量解析入門 II. 森北出版.
- Konishi M. & Itô Y. 1973. Early entomology in East Asia. In Smith R. F., Mittler T. E. & Smith C. N. (eds.) History of Entomology. Annual Reviews INC., Palo Alto, CA. pp.1-20.
- Kutter H. 1969. Die sozialparasitischen Ameisen der Schweiz. Neujahrsblt. Naturforsch. Gesell. Zürich 171: 1-62. (Wilson, 1971 から間接引用)。
- Lamotte M. 1947. Recherches écologiques sur le cycle saisonnier du né savane guéenne. Bull. Soc. Zool. France, Paris 90: 307-312. (Sudd & Franks, 1987 から間接引用)
- Ledoux A. 1950. Recherche sur la biologie de la fourmi fileuse (Oecophylla longinoda Latr.). Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Anim. Ser.11. 12. 314-461.
- Lenoir A. 1984. Brood-colony recognition in Cataglyphis cursor worker ants. Anim. Behav. 32: 942-944.
- Lenoir A., Isingrini M. & Nowbahari M. 1982. Le comportement d'ouvrières de Cataglyphis cursor introduites dans une colonie étrangère de la même espèce (Hyménoptères Formicidae). In Haro A. & Espadaler X. (eds.) La communication chez les sociétés d'insectes. Colloque International UIEIS, Ballaterra, Barcelona, Spain. pp. 107-104.
- Lenoir A., Querard L. & Berton F. 1987. Colony founding and role of parthenogenesis in Cataglyphis cursor Ants (Hymenoptera-Formicidae). In Erder J. & Rembold H. (eds.) Chemistry and Biology of Social Insects. Verlag J. Peperny, München. p.260.
- Levings S. C. & Traniello J. F. A. 1981. Territoriality, nest dispersion and community structure in ants. Psyche 88: 265-319.
- Levins R., Pressick H. L. & Heatwole H. 1973. Coexistence pattern in insular ants. Am. Sci. 61: 463-472.
- Löwenthal H. 1974. Biologie und Polymorphismus bei pilzzüchtenden Ameisen. In Schmidt G. H. (ed.) Sozialpolymorphismus bei Insekten. Wiss. Verlagsges, Stuttgart. pp. 624-630.
- Martin P. & Bateson P. 1986. Measuring Behaviour, An Introductory Guide.

- Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- Maschwitz U. & Hänel H. 1985. The migrating herdsman Dolichoderus (Diabolus) cuspidatus: an ant with a novel mode of life. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 17: 171-184.
- Maschwitz U. & Maschwitz E. 1974. Platyende Arbeiterinnen: Eine neue Art der Feindabwehr bei sozialen Hautflügen. *Oecologia (Berl.)* 14: 289-294.
- Maschwitz U. & Schönegge P. 1983. Forage communication, nest moving, and prey specialization in the oriental ponerine Leptogenys chinensis. *Oecologia* 57: 175-182.
- 増子恵一 1986. アリの社会について. W. M. ホイラー(著) 渋谷寿夫(訳) 「昆虫の社会生活」の解説, <sup>紀伊國屋書店</sup> pp. 268-280.
- 松本忠夫 1983. 社会性昆虫の生態、シロアリとアリの生物学. 培風館.
- Maynard Smith J. 1964. Group selection and kin selection. *Nature* 201:1145-1147.
- Maynard Smith J. 1976. Group selection. *Quart. Rev. Biol.* 51: 279-283.
- Maynard Smith J. 1978. *The Evolution of Sex*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Maynard Smith J. 1984. *The Ecology of Sex*. In Krebs J. R. & Davies N. B. (eds.) *Behavioural Ecology An Evolutionary Approach, Second Edition*, <sup>Blackwell, Oxford,</sup> pp. 201-221.
- McGurk D., Frost J., Eisenbraun E. J., Vick K., Drew W. A. & Young J. 1966. Volatile compounds in ants: identification of 4-methyl-3-heptanone from Pogonomyrmex ants. *J. Insect Physiol.* 12: 1435-1441.
- Michener C. D. 1969. Comparative social behavior of bees. *Annu. Rev. Entomol.* 14: 299-342.
- Michener C. D. 1974. *The Social Behaviour of Bees*. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- Michener C. D. & Smith B. H. 1987. Kin recognition in primitively eusocial insects. In Fletcher D. J. C. & Michener C. D. (eds.). *Kin Recognition in Animals*. John Wiley & Son Ltd., Chichester. pp. 209-242
- Michod R. E. 1982. The theory of kin selection. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 13: 23-55.

- Minzter A. 1982. Nestmate recognition and incompatibility between colonies of Acacia ant Pseudomyrmex ferruginea. Behav. Ecol. Sociobiol. 10: 165-168.
- Minzter A. & Vinson S. B. 1985. Kinship and incompatibility between colonies of the Acacia ant. Behav. Ecol. Sociobiol. 17: 75-78.
- Mizutani A. 1980. Preliminary report on worker oviposition in ant Pristomyrmex pungens Mayr. Kontyû 48: 327-332.
- 森下正明 1939a. トビイロシワアリ (Tetramorium caespitum subsp. jacoti Wheeler) と他種の蟻との戦闘について. 関西昆虫学会報 8: 127-138.
- 森下正明 1939b. 樹上における数種蟻類の相互関係について. 関西昆虫学会報 9: 22-42.
- 森下正明 1941. 樹上におけるクロヤマアリと他種との関係. 昆虫 15: 1-9.
- Moritz R. F. A. 1986. Two parthenogenetical strategies of laying workers in populations of the honey bee, Apis mellifera (Hymenoptera: Apidae). Entomol. Gener. 11: 159-164.
- Moser J. C., Brownlee R. C. & Silverstein R. 1968. Alarm pheromones of the ant Atta texana (Hymenoptera, Formicidae). J. Ins. Physiol. 14: 529-535.
- Möglich M. 1978. Social organization of nest emigration in Leptothorax (Hym. Form.). Insectes Soc. 25: 205-225.
- Möglich M. & Hölldobler B. 1975. Communication and orientation during foraging and emigration in the ant Formica fusca. J. Comp. Physiol. 101: 275-288.
- 奥野忠一, 久米均, 芳賀敏郎, 吉澤正 1981. 多変量解析法. 日科技連.
- 小野茂 1983. アミメアリの単為生殖について. 蟻 11: 4.
- Oster G. F. & Wilson E. O. 1978. Caste and Ecology in the Social Insects. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Otto D. 1958. Über die Arbeitsteilung in Staate von Formica rufa rufopratensis minor Gössw. und ihre verhaltensphysiologischen Grundlagen. Wiss. Abh. Dtsch. Acad. Landwirtschaftswiss. Berlin 30: 1-169.

- Otto D. 1960. Zur Erscheinung der Arbeiterinnenfertilität und Parthenogenese bei der Kahlrückigen Roten Waldameise (Formica polyctena Först.) (Hym.). Deutsche Entomol. Z. (n. f.). 7: 1-9. (Crozier, 1975 から間接引用)
- Pamilo P., Crozier R. H., Fraser J. 1985. Inter-nest interactions, nest autonomy, and reproductive specialization in an Australian arid-zone ant, Rhytidoponera sp. 12. Psyche 92: 217-236.
- Pamilo P. & Rosengren R. 1984. Evolution of nesting strategies of ants: genetic evidence from different population types of Formica ants. Biol. J. Linn. Soc. 21: 331-348.
- Peeters C. P. 1987. The reproductive division of labour in the queenless ponerine ant Rhytidoponera sp. 12. Insectes Soc. 34: 75-89.
- Peeters C. P. 1988. Nestmate discrimination in a ponerine ant (Rhytidoponera sp. 12) without a queen caste and with a low intra-nest relatedness. Insectes Soc. (in press).
- Peeters C. P. & Crewe R. 1984. Insemination controls the reproductive division of labour in a ponerine ant. Naturwissenschaften 71: 50-51.
- Peeters C. P. & Crewe R. 1985. Worker reproduction in the ponerine ant Ophthalmopone berthoudi: an alternative form of eusocial organization. Behav. Ecol. Sociobiol. 18: 29-37.
- Peeters C. P. & Crewe R. 1986. Queenright and queenless breeding systems within the genus Pachycondyla (Hymenoptera: Formicidae). J. Entomol. Soc. Sth. Afr. 49: 251-255.
- Pisarski B. 1978. Comparison of various biomes. In Brian M. V. (ed.). Production Ecology of Ants and Termites. Cambridge University Press, Cambridge.
- Pfenning D. W., Reeve H. K. & Shellman J. S. 1983. Learned component of nestmate discrimination in workers of a social wasp, Polistes fuscatus (Hymenoptera: Vespidae). Anim. Behav. 31: 412-416.
- Plateaux L. 1970. Sur le polymorphisme social de la fourmi Leptothorax nylanderii (Förster). 1. Morphologie et biologie comparées des

- castes. *Ann. Sci. Nat., Zool. Biol. Anim.* 12: 373-478.
- Pontin A. J. 1960. Field experiments on colony foundation by *Lasius niger* (L.) and *L. flavus* (F.) (Hym., Formicidae). *Insectes Soc.* 7: 227-230.
- Price G. R. 1970. Selection and covariance. *Nature* 227: 520-521.
- Price G. R. 1972. Extension of covariance selection mathematics. *Ann. Hum. Genet.* 35: 485-490.
- Provost E. 1987. Role of the queen in intra-colonial aggressivity and nestmate recognition in *Leptothorax lichtensteini* ants. In Erder J. & Rembold H. (eds.) *Chemistry and Biology of Social Insects*. Verlag J. Peperny, München. p.479.
- Roubaud E. 1916. Recherches biologiques sur les guées solitaires et sociales d'Afrique. La genèse de la vie sociale et l'évolution de l'instinct maternel chez les vespides. *An. Sci. Nat.* (10)1: 1-50.  
(Wilson, 1971 から間接引用)
- Ribbands C. R. 1965. The roles of recognition of comrades in the defence of social insect communities. *Sym. Zool. Soc. Lond.* 14: 159-168.
- Rissing S. W. & Pollock G. B. 1987. Pleometrosis and polygyny in ants. In Jeanne R. L. (ed.) *Interindividual Behavioral Variability in Social Insects*. Westview Press. Boulder, London. pp.179-222.
- Ross N. M. & Gamboa G. J. 1981. Nestmate discrimination in social wasps (*Polistes metricus*, Hymenoptera: Vespidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 9: 163-165.
- Ryti R. T. & Case T. J. 1986. Overdispersion of ant colonies: a test of hypotheses. *Oecologia* 69: 446-453.
- Schneirla T. C. 1971. *Army Ants: A Study in Social Organization*. W. H. Freeman & Co., San Francisco.
- Slatkin M. 1978. Populational heritability. *Evolution* 35: 657-871.
- Slatkin M. & Wade M. J. 1978. Group selection on a quantitative character. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 75: 3531-3534.
- Smallwood J. 1982. Nest relocation in ants. *Insectes Soc.* 29: 138-147.

- Smallwood J. & Culver D. C. 1979. Colony movements of some North American ants. *J. Anim. Ecol.* 48: 373-382.
- Soulié J: 1960. Des considérations écologiques peuvent-elles apporter une contribution 'a la connaissance du cycle biologique des colonies de Cremastogaster (Hymenoptera-Formicoidea). *Insectes Soc.* 7: 233-295.
- Stuart R. J. 1987. Individual workers produce colony-specific nestmate recognition cues in the ant, Leptothorax curvispinosus. *Anim. Behav.* 35: 1062-1069.
- Sudd J. H. & Franks N. J. 1987. *The Behavioural Ecology of Ants*. Blackie. Glasgow, London.
- Suzuki T. 1985. Mating and laying of female-producing eggs by orphand workers of a paper wasp, Polistes snelleni (Hymenoptera: Vespidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 78: 731-739.
- Talbot M. 1946. Daily fluctuations in above ground activity of three species of ants. *Ecology* 27: 65-70.
- Taylor R. W. 1965. The Australian ants of the genus Pristomyrmex, with a case of apparent character displacement. *Psyche* 72: 35-53.
- Taylor R. W. 1968. A supplement to the revision of Australian Pristomyrmex species (Hymenoptera: Formicidae). *J. Aust. Entomol. Soc.* 7: 63-66.
- Taylor R. W. 1978. Nothomyrmecia macrops: a living-fossil ant rediscovered. *Science* 201: 979-985.
- 寺西暢 1929. 日本産アリ類の分布と習性. *日本動物学会誌* 41: 312-332.
- 寺山守 1985. 日本産蟻類分類図説.
- Torossian C. 1974. Polyethisms und Kastendifferenzierung bei Dolichoderiden. In Schmidt G. H. (ed.) *Sozialpolymorphismus bei Insecten*. Wiss. Verlagsges, Stuttgart. pp. 657-667.
- Traniello J. F. A. 1978. Caste in a primitive ant: absence of age polyethism in Amblyopone. *Science* 202: 770-772.
- Traniello J. F. A. & Levings S. C. 1986. Intra- and intercolony patterns of dispersion in the ant Lasius neoniger: correlations with

- territoriality and foraging ecology. *Oecologia* 69: 413-419.
- Trivers R. L. & Hare H. 1976. Haplodiploidy and evolution of social insects. *Science* 191: 249-263.
- Tschinckel W. H. & Howard D. F. 1978. Queen replacement in orphaned colonies of fire ant, *Solenopsis invicta*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 3: 297-310.
- Visscher P. K. 1985. Kinship discrimination in queen rearing by honey bees (*Apis mellifera*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 53: 101-114.
- Vollrath F. 1986. Eusociality and extraordinary sex ratio in the spider *Anelosimus eximus* (Araneae: Theridiidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 18: 283-287.
- Wade M. J. 1978. A critical review of the model of group selection. *Quart. Rev. Biol.* 53: 101-114.
- Wade M. J. 1985. Soft selection, hard selection, kin selection, and group selection. *Am. Nat.* 125: 61-73.
- Wallis D. I. 1962. Aggressive behavior in the ant, *Formica fusca*. *Anim. Behav.* 10: 267-274.
- Waloff N. & Blackith R. E. 1962. The growth and distribution of mounds of *Lasius flavus* (Fabricus) (Hym: Formicidae) in Silwood Park, Berkshire. *J. Anim. Ecol.* 31: 421-437.
- Ward J. H. 1963. Hierarchical grouping to optimize an objective function. *J. Am. Stat. Assoc.* 58: 236-244.
- Ward P. S. 1981a. Ecology and life history of the *Rhytidoponera impressa* group. I Habitat, nest sites, and foraging behavior. *Psyche* 88: 89-108.
- Ward P. S. 1981b. Ecology and life history of the *Rhytidoponera impressa* group. II Colony origin, seasonal cycles, and reproduction. *Psyche* 88: 109-126.
- Ward P. S. 1983. Genetic relatedness and colony organization in a species complex of poreine ants. I. phenotypic and genotypic composition of colonies. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 12: 285-299.
- Weir J. S. 1958a. Polyethism in worker of the ant *Myrmica*, Pt. I. *Insectes Soc.*

5: 97-128.

- Weir J. S. 1958b. Polyethism in worker of the ant Myrmica, Pt. II. *Insectes Soc.* 5: 315-359.
- West-Eberhard M. J. 1975. The evolution of social behaviour by kin selection. *Quart. Rev. Biol.* 50: 1-33.
- Wheeler W. M. 1910. *Ants: Their Structure, Development and Behavior*. Colombia Univ. Press, Colombia.
- Wheeler W. M. & Chapman J. M. 1922. The mating of Diacamma. *Psyche* 29: 203-211.
- Williams G. C. 1966. *Adaptation and Natural selection. A Critique of Some Current Evolutionary Thought*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Wilson D. S. 1983. The group selection controversy: history and current status. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 14: 159-187.
- Wilson E. O. 1953. The origin and evolution of polymorphism in ants. *Quart. Rev. Biol.* 28: 136-156.
- Wilson E. O. 1957. The organization of nuptial flight of the ant Pheidole sitarches Wheeler. *Psyche* 62: 130-133.
- Wilson E. O. 1958. Studies on the ant fauna of Melanesia. I. The tribe Leptogenyini. II. The tribe Amblyoponini and Platythyreini. *Bull. Museum Comp. Zool., Harvard*, 118: 101-153.
- Wilson E. O. 1971. *The Insect Societies*. Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge.
- Wilson E. O. 1975. *Sociobiology: The New Synthesis*. Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge.
- Wilson E. O. 1976. Behavioral discretization and the number of castes in an ant species. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1: 141-154.
- Wilson E. O. 1978. Division of labor in fire ant based on physical castes (Hymenoptera: Formicidae: Solenopsis). *J. Kansas. Entomol. Soc.* 51: 615-636.
- Wilson E. O. 1980. Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: Atta) I. The overall pattern in A. sexdens. *Behav.*

- Ecol. Sociobiol. 7: 143-156.
- Wilson E. O. 1985. The sociogenesis of insect colonies. Science 228: 1489-1495.
- Winter U. & Buschinger A. 1986. Genetically mediated queen polymorphism and caste determination in the slave-making ant, Harpagoxenus sublaevis (Hymenoptera: Formicidae). Entomol. Gener. 11: 125-137.
- Wishart D. 1969. An algorithm for hierarchical classifications. Biometrics 25: 165-170.
- Yamauchi K., Itô Y., Kinomura K. & Takamine H. 1987. Polycalic colonies of the weaver ant Polyrhachis dives. Kontyû 55: 410-420.
- Yasuno M. 1965. Territory of ants in Kayano Grassland at Mt. Hokkoda. Scient. Rep. Tohoku Univ. Ser. IV 31: 195-206.



行動	レベル I	外役グループ						内役グループ						
レパ	レベルII	A						B						
ート	レベルIII	2						3						
リー	個体番号	14.	15.	16.	17.	18.	19.	20.	21.	22.	23.	24.	25.	26.

－巣内の行動－

1. 集合	9	14	25	16	14	17	18	38	39	36	38	42	40
2. 静止	13	13	6	9	7	9	7	18	18	17	14	15	15
3. 歩行	8	9	6	9	10	6	13	3	4	7	10	5	4
4. 自己グルーミング	8	7	3	7	9	4	3	5	5	4	6	3	4
5. グルーミングされる	11	5	7	7	6	9	9	3	7	3	2	4	3
6. グルーミングする	1	2	2		2	3	1	2	2	9	3	2	3
7. 卵の世話													
8. 幼虫の世話	1				1			7	4	3	5	8	11
9. 卵の運搬													
10. 幼虫の運搬								1			1	1	
11. 餌のハンドリング													
12. 栄養交換			1										
13. 興奮（ジグザグ歩行）													
14. 巣のガード	10	9	6	7	7	6	5	2		1	1		
15. 死体の運搬													

－巣外の行動－

16. 歩行	8	11	21	18	20	21	21		1				
17. 地面に体を擦りつける	2	1					1						
18. 静止	3	1		1	2								
19. 自己グルーミング	4	6	1	3	2	4	1	1					
20. グルーミングされる	1	1	1	3									
21. グルーミングする		1	1				1						
22. 死体の運搬	1						1						
23. ゴミの運搬													
24. 興奮（ジグザグ歩行）													

行動	レベル I	内役グループ												
レバ	レベルII	B												
ート	レベルIII	4						5						
りー	個体番号	27.	28.	29.	30.	31.	32.	33.	34.	35.	36.	37.	38.	39.

－巣内の行動－

1. 集合	40	36	40	41	39	40	42	44	30	35	42	30	30
2. 静止	15	6	4	6	12	9	12	9	15	9	13	14	15
3. 歩行	3	5	9	2	3	4	5	3	2	5	5	4	8
4. 自己グルーミング	1		2	4	2		1	1	1	4	1	4	8
5. グルーミングされる	2	7	5	6	6	4	3		3	2	1	7	5
6. グルーミングする	1	2	4		1	2	2		3	4	4	2	2
7. 卵の世話	2	7	4	5	3	10	7	9	15	15	13	7	1
8. 幼虫の世話	12	13	11	14	14	8	7	14	11	1		11	9
9. 卵の運搬		1		1		3	1			2	1		
10. 幼虫の運搬	3	1	1	1						2			
11. 餌のハンドリング	1	1											
12. 栄養交換												1	1
13. 興奮（ジグザグ歩行）													
14. 巣のガード										1			1
15. 死体の運搬													

－巣外の行動－

16. 歩行													
17. 地面に体を擦りつける													
18. 静止													
19. 自己グルーミング		1											
20. グルーミングされる													
21. グルーミングする													
22. 死体の運搬													
23. ゴミの運搬													
24. 興奮（ジグザグ歩行）													

行動	レベル I	内役グループ												
レバ	レベルII	B												
ート	レベルIII	5											6	
リー	個体番号	40.	41.	42.	43.	44.	45.	46.	47.	48.	49.	50.	51.	52.

－巣内の行動－

1. 集合	28	31	24	19	36	34	36	35	36	34	35	30	28
2. 静止	16	17	18	16	13	12	11	8	11	13	13	5	18
3. 歩行	3	3	7	7	6	5	8	7	8	8	7	6	15
4. 自己グルーミング	5	4	5	7	8	8	3	10	3	4	2	5	5
5. グルーミングされる	4	5	6	5	2	6	4	4	4	5	4	2	3
6. グルーミングする	6	5	5	1	1		3	3	3	2	5	3	3
7. 卵の世話	4			3	1	1	2		2			2	
8. 幼虫の世話	13	14	14	19	13	11	12	13	12	13	11	23	4
9. 卵の運搬	1												
10. 幼虫の運搬			1	1		2	1		1	1	4		
11. 餌のハンドリング				2									
12. 栄養交換													
13. 興奮（ジグザグ歩行）													
14. 巣のガード		1				1							
15. 死体の運搬													

－巣外の行動－

16. 歩行												1	2
17. 地面に体を擦りつける													
18. 静止													
19. 自己グルーミング													
20. グルーミングされる													
21. グルーミングする													
22. 死体の運搬													
23. ゴミの運搬													
24. 興奮（ジグザグ歩行）													

行動	レベル I	内役グループ												
レバ	レベルII	B						C						
ート	レベルIII	6						7						
リー	個体番号	53.	54.	55.	56.	57.	58.	59.	60.	61.	62.	63.	64.	65.

－巣内の行動－

1. 集合	27	27	28	35	28	24	19	22	35	31	45	43	46
2. 静止	17	17	17	19	20	13	19	11	11	7	8	9	7
3. 歩行	14	11	12	10	10	13	15	14	5	10	6	4	1
4. 自己グルーミング	4	8	5	3	4	7	6	4	5	6	2	1	5
5. グルーミングされる	3	3	4	1	3	8	6	7	7	5	3	4	4
6. グルーミングする	6	3	4	3	2	5	2		1	3	2	5	4
7. 卵の世話	1	1							1			1	2
8. 幼虫の世話	5	5	2			8	5	5	1	1	13	12	10
9. 卵の運搬					1		1		1				
10. 幼虫の運搬				1	1	1		1				1	
11. 餌のハンドリング				1		1							1
12. 栄養交換													
13. 興奮（ジグザグ歩行）													
14. 巣のガード	2	2	1	4	4		2	7	6	3			
15. 死体の運搬	1												

－巣外の行動－

16. 歩行		2	5	2	5		4	8	6	8	1		
17. 地面に体を擦りつける													
18. 静止													
19. 自己グルーミング		1			2		1		1	1			
20. グルーミングされる								1					
21. グルーミングする													
22. 死体の運搬				2									
23. ゴミの運搬													
24. 興奮（ジグザグ歩行）													

---

行動	レベル I	内役グループ												
レバ	レベルII	C												
ート	レベルIII	7												
リー	個体番号	66.	67.	68.	69.	70.	71.	72.	73.	74.	75.	76.	77.	78.

---

－巣内の行動－

1. 集合	46	46	44	46	51	49	50	49	46	47	50	56	53
2. 静止	7	8	9	5	8	5	6	9	6	4	4	11	10
3. 歩行	6	3	4	4	7	4	5	4	9	11		2	4
4. 自己グルーミング	4	5	4	4	3	2	3	2	3	5	5		
5. グルーミングされる	5	4	3	5	2	2	1	3	2	3	2	1	1
6. グルーミングする	2			1	1	2	1		3	2	3	1	3
7. 卵の世話				1	2	2	2	3	2	1	9	2	0
8. 幼虫の世話	9	14	14	14	6	11	9	10	8	7	7	6	8
9. 卵の運搬						1	2		1				
10. 幼虫の運搬			1			2	1					1	
11. 餌のハンドリング			1										
12. 栄養交換													
13. 興奮（ジグザグ歩行）	1												
14. 巣のガード													
15. 死体の運搬													

－巣外の行動－

16. 歩行													
17. 地面に体を擦りつける													
18. 静止													
19. 自己グルーミング													1
20. グルーミングされる													
21. グルーミングする													
22. 死体の運搬													
23. ゴミの運搬													
24. 興奮（ジグザグ歩行）													

---

行動	レベル I	内役グループ												
レパ	レベルII	C												
ート	レベルIII	7   8												
リー	個体番号	79.	80.	81.	82.	83.	84.	85.	86.	87.	88.	89.	90.	91.

— 巣内の行動 —

1. 集合	50	47	49	48	48	45	43	45	48	50	59	60	57
2. 静止	10	10	11	13	13	10	11	14	13	14	5	5	7
3. 歩行	3	4	2	2	1	6	8	4	10	7	4	5	4
4. 自己グルーミング		4	1	3	1		3	5	3	3		1	3
5. グルーミングされる	3	2	3	4	3	4	3	1	2	3	1	1	2
6. グルーミングする	6		1	1	1	4	3	5		2	2	2	1
7. 卵の世話	2	4	3	2		2		1	1		1		
8. 幼虫の世話	5	6	7	6	12	7	6	4	2	1	6	6	5
9. 卵の運搬		1	3	1				1					
10. 幼虫の運搬					1		3		1		2		
11. 餌のハンドリング	1	2					2						
12. 栄養交換													
13. 興奮 (ジグザグ歩行)													
14. 巣のガード													
15. 死体の運搬													

— 巣外の行動 —

16. 歩行														1
17. 地面に体を擦りつける														
18. 静止														
19. 自己グルーミング														
20. グルーミングされる														
21. グルーミングする														
22. 死体の運搬														
23. ゴミの運搬														
24. 興奮 (ジグザグ歩行)														

---

行動	レベル I	内役グループ											
レバ	レベルII	C											
ート	レベルIII	8											
リー	個体番号	92.	93.	94.	95.	96.	97.	98.	99.	100.	101.	102.	103.

---

－巣内の行動－

1. 集合	58	58	62	61	60	56	55	54	57	66	67	66
2. 静止	6	6	8	5	4	3	5	7	1	5	4	1
3. 歩行	4	6	4	1	4	7	5	3	2	3	1	1
4. 自己グルーミング	1	3	1		3	2			1		2	1
5. グルーミングされる	4		1	2	2	1	2	2	3	1	1	3
6. グルーミングする	1	1	1	2			3	2	2		1	
7. 卵の世話	1			5	3	3	1	3	1	2	1	3
8. 幼虫の世話	4	4		4	3	8	7	9	11	3	3	4
9. 卵の運搬		1	4		1		1					
10. 幼虫の運搬	1	1					1		1			1
11. 餌のハンドリング									1			
12. 栄養交換												
13. 興奮（ジグザグ歩行）												
14. 巣のガード												
15. 死体の運搬												

－巣外の行動－

- |                |
|----------------|
| 16. 歩行         |
| 17. 地面に体を擦りつける |
| 18. 静止         |
| 19. 自己グルーミング   |
| 20. グルーミングされる  |
| 21. グルーミングする   |
| 22. 死体の運搬      |
| 23. ゴミの運搬      |
| 24. 興奮（ジグザグ歩行） |
-

## 報文目録

1. Tsuji, K. & Itô, Y. (1986)  
Territoriality in a queenless ant, Pristomyrmex pungens (Hymenoptera : Myrmicinae). Appl. Entomol. Zool. 21: 377-381.
2. Tsuji, K. (1988)  
Obligate parthenogenesis and reproductive division of labor in the Japanese queenless ant Pristomyrmex pungens: comparison of intranidal and extranidal workers. Behav. Ecol. Sociobiol. 23: 247-255.
3. Tsuji, K. (1988)  
Inter-colonial incompatibility and aggressive interactions in Pristomyrmex pungens (Hymenoptera: Formicidae). J. Ethol. 6: 77-81.
4. Tsuji, K. (in press)  
Nest relocation in the Japanese queenless ant Pristomyrmex pungens Mayr (Hymenoptera: Formicidae). Insectes Soc.
5. Tsuji, K. (in press)  
Reproductive division of labour based on age-polyethism in the Japanese queenless ant, Pristomyrmex pungens. Anim. Behav.