

〈原著論文〉

オオズアリのメジャーワーカーにおける採餌と栄養貯蔵、
および表現型可塑性

横田 智¹・山尾 僚^{1,2}・鈴木 信彦¹

¹ 佐賀大学農学部応用生物科学科

〒840–8502 佐賀市本庄1番

² 日本学術振興会特別研究員

Foraging, nutrition storage, and phenotypic plasticity in the major worker
subcaste of *Pheidole noda* Smith (Hymenoptera: Formicidae)

Satoshi YOKOTA, Akira YAMAWO and Nobuhiko SUZUKI

Department of Applied Biological Sciences, Faculty of Agriculture,
Saga University, 1 Honjo, Saga 840–8502, Japan

Jpn. J. Ent. (N.S.) 15(4): 252–263, 2012

Abstract. To elucidate the ecological significance of worker polymorphism in ants, quantitative analyses were conducted of the division of labor system and phenotypic plasticity in *Pheidole noda* exhibiting dimorphism (major and minor workers) in the worker caste. In the laboratory, we examined the numbers and behavior of major and minor workers and their modes in a foraging area with emplaced a whole prey cricket or minced cricket. When whole crickets were provided in the foraging area, many major workers appeared and worked mostly at prey dismantlement. Minor workers mainly transported the crickets without dismantling them. In colonies comprising only a queen and minor workers, we observed several times that the queen appeared in the foraging area to dismantle whole crickets. When subcolonies of three types, i.e., those with 20 minor workers and a major worker with a distended abdomen, 20 minor workers and a major worker with a normal-sized abdomen, and 21 minor workers, were kept under a starving condition, the survival period of minor workers was significantly longer in subcolonies with a major worker having a distended abdomen than in the others. That result suggests that major workers with a distended abdomen have the function of nutrition storage. The major worker ratio was not significantly different between subcolonies that had been fed only with minced crickets for 63 days and those that had been fed only with whole crickets during the same period, but the major worker head size was significantly larger in colonies fed whole crickets than in those fed with minced ones. These results indicate that *P. noda* changes the major worker phenotype, not the ratio, in response to different foraging requirements for the subcaste.

Key words: ant, division of labor, food dismantlement, foraging strategy, sociality

はじめに

高度な社会性を持つアリ類には、ワーカーや女王といったカーストが存在し、それぞれが異なる役割を担うことで、コロニーが維持されている。社会性を持つアリ類の繁栄は、彼らのコロニー内における効率的な労働分業によってもたらされたと考えられている (Hölldobler & Wilson 1990)。コロニーにおける主な労働を担うのがワーカーカーストであるが、現存する 329 属のうち少なくとも 44 属で、ワーカーカースト内に形態的変異 (ワーカー多型) が知られている (Hölldobler & Wilson 1990)。

オオズアリ (*Pheidole*) 属ではワーカーカーストに顕著な二型がみられ、体の大きなメジャーワーカー

(以下メジャー)と体の小さなマイナーワーカー(以下マイナー)が存在する。オオズアリ属のメジャーは、頭部と腹柄がアロメトリックに大型化しており(Pie & Traniello 2007)、マイナーとは異なる仕事を担っていることが予測される。

オオズアリ属に関しては、労働システム(Wilson 1976a,b, 1984; Wilson & Hölldobler 1985; Burkhardt 1998; Seid & Traniello 2006)やカーストの生態(Feener 1988; Calabi & Traniello 1989; Kaspari & Byrne 1995; Passera *et al.* 1996; McGlynn & Owen 2002)、カースト決定要因(Wheeler & Nijhout 1984; Smith & Suarez 2010)についての研究が進んできており、ワーカーカースト間の分業については、マイナーは主として卵、幼虫、蛹の世話と野外での採餌を行い、メジャーはコロニー防衛や食物貯蔵、種子の粉碎などに専門化していると考えられている(Wilson 1976b; Droual 1983; Wilson 1984; 矢野 & 山根 1990; Tsuji 1990; Dejean *et al.* 2005; Mertl *et al.* 2010)。ただし、ワーカー多型の適応的意義を明らかにする上で必要となる分業体制の定量的な解析に関しては研究例が少ない。

社会性昆虫においては、各カーストが特異的な役割を担う場合、環境条件の変化に応じて、コロニー内の各カーストの割合や個体の形質に可塑的な変化が生じると考えられている(Oster & Wilson 1978; Kaspari & Byrne 1995)。多数の個体がコロニー単位で生活しているアリ類にとって、餌資源の獲得は生存においてきわめて重要であり(Kaspari & Byrne 1995)、採餌において複数のカーストが協力する事例が知られている(Hölldobler 1985)ため、餌資源の量や質に応じたカースト比や各カーストの形質における可塑的な変化が予測される。

本研究では、ワーカーカーストに二型を持つオオズアリ *Pheidole noda* Smith を対象として、サイズが異なる餌に対するメジャーとマイナーの採餌行動を定量的に解析するとともに、餌条件を変えた場合のメジャーとマイナーの比率(以下カースト比)や採餌において重要な役割を担うと考えられるワーカーの頭部形態に変化が生じるかどうかを検討した。さらに、メジャーにおける食物貯蔵機能の有無を調査した。

材料および方法

オオズアリ

オオズアリは西日本に広く分布し、裸地や林縁、林内に生息する地中営巣性の種である。多女王性で、コロニー内に繁殖に従事する複数の女王が共存する。ワーカーの体長は、マイナーが約3 mmで、メジャーが約4.5 mmであり、メジャーの頭部は非常に巨大化している(アリ類データベース作成グループ 2008)。植物やヨコバイ亜目昆虫由来の甘露、動物の死骸などを餌としている(Yamawo *et al.* 2012)。

野外コロニーの採集と実験用コロニーの作成

2011年4～10月に佐賀県佐賀市金立山および神崎市日の隈山周辺の林縁及び林内でオオズアリを探索し、24コロニーを採集した。採集したコロニーは土ごと研究室に持ち帰り、プラスチックタッパー(355 mm×270 mm×120 mm)に入れて室温で飼育した。餌として、各コロニーに10%のスクロース溶液を試験管(φ18 mm×180 mm)に入れて綿栓したものを常時与え、ミールワーム2匹を3日に1度与えた。

採集したコロニーのうち、9コロニーのそれぞれから、マイナー470匹、メジャー30匹、女王1匹の実験用コロニーを作成した(メジャー存在コロニー；以下グループ①とする)。さらに、他の9コロニーからは、マイナー500匹、女王1匹の実験用コロニーを2つずつ作成した(メジャー不在コロニー；以下、グループ②、③とする)。

これらの実験用コロニーは、25℃、12L12Dの条件下において、角型スチロールケース(180 mm×90 mm×45 mm)の37 mmの高さまでを湿らせた石膏で封じ、高さ8 mmの隙間を空けた人工巣にアリを営巣させた。ケースの営巣部位には外側に赤色のセロファンを貼付け、巣内を目視で観察できるようにした。スチロールケースは、90 mm×45 mmの面が上下面となるように設置して上面を切り取り、採餌アリーナとして大型シール容器(310 mm×235 mm×100 mm)の235 mm×100 mmの側面から15 mmの位

置から 90 mm×45 mm の穴をあけ、スチロールケースの上面と結合させた。スチロールケースの上部には 30 mm の深さまで真砂土を入れ、巣口を自然状態に近い状態にした。採餌アリーナには、巣から 25 cm の位置に餌場として段ボール (49 mm×68 mm) を貼り付けた。採餌アリーナの側面にはタルク (和光純薬工業株式会社) を塗り、アリの登攀を阻止した。10% スクロース溶液を試験管に入れ、綿栓したものを採餌アリーナに常在させ、糖蜜源として常に摂取できるようにした。

サイズが異なる餌の供試

実験に際しては、餌として -20℃ で凍結させたフタホシコオロギ *Gryllus bimaculatus* De Geer の幼虫 (体長約 2 cm; 重量 263~666 mg) を用いた。実験開始 1 時間前に解凍を開始し、30 分後に体重を測定した。末粉碎のコオロギを“大きな餌”、液体窒素で凍結粉碎したものを“小さな餌”として与えた。大きな餌を与える処理区では、採餌アリーナの餌場に 2 本の虫ピンで固定して与えた後、小さな餌を与える処理区と消費餌量が同じになるように、採餌の観察後すぐに、与えたコオロギを液体窒素で凍結粉碎し、24 時間採餌させた。小さな餌はアクリル性の餌台 (65 mm×50 mm) に乗せて与えた。

コオロギは 4 日に 1 回の頻度で与えた。後述のように、グループ①には大きな餌を 3 回与えた後、小さな餌を 3 回与えた。グループ②には常に大きな餌を、グループ③には常に小さな餌を与えてそれぞれ飼育した。

サイズが異なる餌に対する採餌行動

サイズが異なる餌に対する各カーストの採餌行動の違いを調べるため、グループ①にサイズの異なる餌を与えた際のマイナーとメジャーの行動をビデオカメラで各回 3 時間撮影した。撮影終了後、餌場に残った餌を回収し、消費量を概算するために重量を測定した。実験は 4 日に 1 回、明条件下でコロニーごとに 6 回 (大きな餌 3 回の後、小さな餌 3 回) 実施した。

撮影した動画は、実験コロニーごとに餌を設置してから 10 分毎に餌場に訪れていたメジャーとマイナーの個体数および行動をビデオ映像に基づき記録した。行動は餌の運搬行動 (餌を引っ張っている、あるいは運んでいる)、解体行動 (餌を噛み切ろうとしている)、歩行 (餌の周囲及び餌の上を歩行している)、触角振動 (立ち止まって触角を振っている)、アンテナেশョン (マイナー同士が触角同士で接触している)、くわえる場所探索 (餌に大顎を近付けている)、メジャーの大顎のケア (メジャーの大顎をマイナーが大顎でケアしている)、グルーミング (自分の体を前脚でケアしている)、探查行動 (触角で餌、他のワーカーに触れている) の 9 つに区分し、各行動を示していた個体数を調べた。その中で、採餌において特に重要な行動である餌の運搬行動と解体行動に着目し、カースト間の比較を行った。撮影開始から 3 時間後に餌の解体 (餌の一部が切り取られること) の有無を記録した。メジャー動員数として、餌場の最大出現メジャー数を評価した。出現メジャー数が最大となる時点が複数ある場合は、出現マイナー数が最大となる時点のデータを用いた。

また、採餌へのメジャー不在の影響を明らかにするために、メジャーが存在するグループ①とメジャー不在のグループ②の間で大きな餌を与えた初めの 3 回について、実験時に餌の解体の有無を直接観察して比較した。

環境条件に応じたカースト比及び形態の可塑性

餌サイズに応じたカースト比および形態の可塑性を明らかにするために、グループ②と③にそれぞれ大きな餌と小さな餌を 4 日に 1 回の頻度で与え続け、25℃、12L12D の条件で飼育した。10% スクロース溶液を試験管に入れ、綿栓したものをアリーナに常在させ、アリが糖蜜源をいつでも摂取できるようにした。各コロニーの餌消費量が同量であることを確認するために、24 時間後に回収した餌台の重さを計り、式:「消費餌重量」=「実験前の餌台重」-「回収後の餌台重」から消費量を推定した。

各処理が採餌効率に与える影響を比較するために、飼育開始から 64 日目に両グループに大きな餌を与

え、10分毎に3時間餌場を直接観察し、餌場に出現したメジャー数と餌の解体の有無を記録した。餌場のメジャー数の評価には、10分毎の測定記録の中で最大となった時点の値を用いた。両グループには、同じ野外コロニー由来のペアコロニー間で同量の餌を与えた（重量差の平均：16.8±23.2 mg, 最大：76 mg）。実験終了後に餌を回収し、残った餌重量から解体量を概算した。その翌日（65日目）に、各コロニーのマイナー成虫、メジャー成虫、女王、マイナー蛹、メジャー蛹の個体数を調べた。その際、女王が死んでいるコロニーと卵、幼虫、蛹が確認されなかったコロニーは繁殖不能コロニーとし、もう一方のグループのペアコロニーと共に解析から除外した。個体数測定後、各コロニーからメジャー全個体とマイナー24匹を回収し、60日間約80℃で乾燥させ、各個体の頭幅（複眼より上部で最も広い部分）を測定した。このとき、メジャーの個体数が4匹以下であったコロニーは、もう一方のグループのペアコロニーと共に解析から除外した。

食物貯蔵

メジャーにおける食物貯蔵機能の有無を検証するために、腹部が膨れているメジャーと腹部が膨れていないメジャーと一緒にしたマイナーおよびマイナーのみの条件下でのマイナーの生存率を比較した。野外から採集した残りの6コロニーをそれぞれ人工巣に営巣させた。人工巣には、試験管の底に水を入れ30 mmの深さで綿栓し、口の部分には透明なチューブ（φ6 mm×100 mm）を通して綿栓し、アルミホイルで包んだものを用いた。人工巣は側面にタルクを塗ったプラスチックバット（373 mm×273 mm×63 mm）の内に設置し、餌として20%蜂蜜水を試験管に入れ、綿栓したもののみを3週間与えた。

メジャーのうち、腹部が著しく膨れており、腹節が伸びきって中身が透けている個体を“貯蔵有り”、腹部が全く透けていない個体を“貯蔵無し”とみなした。餌を与えてから3週間後に、各コロニーからA：マイナー20匹、メジャー1匹（貯蔵有り）、B：マイナー20匹、メジャー1匹（貯蔵無し）、C：マイナー21匹の3タイプのサブコロニーを作った。各サブコロニーはアイスカップ（φ101 mm×44 mm）の底に湿らせた石膏を敷いた実験容器に移し、絶食条件下においた。毎日マイナーの生存数を記録し、死亡した個体を取り除いた。湿度を保つために、毎日霧吹きで一吹き分の水を与えた。本実験は25℃、12L12Dの環境で行った。

結 果

サイズが異なる餌に対する採餌行動

大小どちらの餌を与えた場合も、それらを餌場で最初に発見したのはマイナーであった（ $n=54$ ）。餌サイズによってマイナーの出現個体数には有意な差は検出されなかったが（対応のある t 検定、 $t=1.042$, $df=8$, $P=0.33$, Fig. 1）、メジャーは大きな餌を与えた際に有意に多く出現した（対応のある t 検定、 $t=3.141$, $df=8$, $P=0.01$, Fig. 1）。餌場におけるメジャー比（メジャー数/全ワーカー数）も大きな餌を与えた場合の方が有意に高かった（Wilcoxon の符号順位和検定、 $n=9$, $P=0.02$ ）。

餌場におけるマイナーとメジャーの行動を Table 1 に示した。大きな餌を与えた場合、マイナーでは運搬行動を示した個体が解体行動を示した個体より有意に多かった（対応のある t 検定、 $t=5.445$, $df=8$, $P<0.001$ ）。メジャーでは解体行動を示した個体が運搬行動を示した個体より有意に多かった（対応のある t 検定、 $t=-8.216$, $df=6$, $P=0.001$ ）。また、マイナーもメジャーも採餌に参加した場合（7/9回）に、運搬行動を行ったのはマイナーが多く、解体行動を行ったのはメジャーが多かった（対応のある t 検定、運搬行動： $t=4.943$, $df=6$, $P=0.003$, 解体行動： $t=-13.00$, $df=6$, $P<0.0001$ ）。

採餌におけるメジャー不在の影響

メジャーがいるコロニーでは総計27回（9コロニー×3回）の反復中24回で大きな餌の解体がみられた。マイナーのみのコロニーでは27回中3回解体がみられたが、マイナーのみが解体を行なった事例は

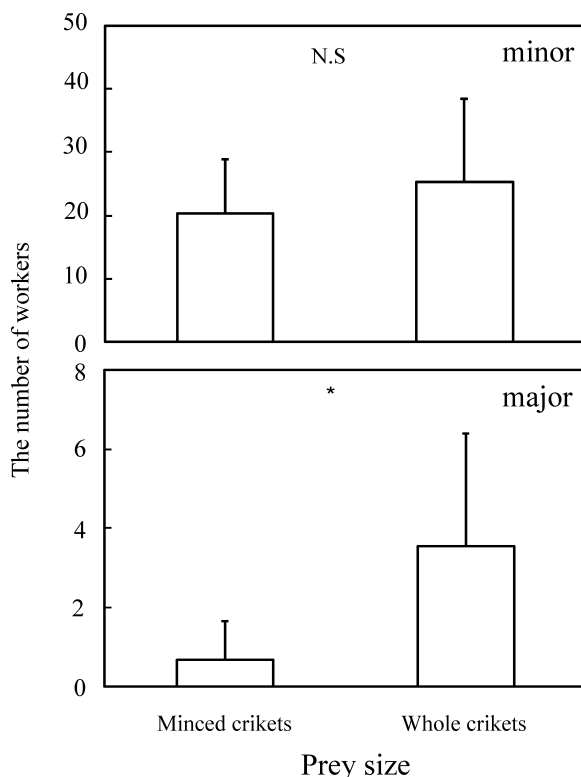


Fig. 1. The number of workers of *Pheidole noda* appeared in the foraging area where minced or whole prey crickets were placed. Asterisk indicates significant difference (Paired *t*-test, $P < 0.05$). Bars show SD.

Table 1. Repertoires of minor and major workers of *Pheidole noda* in the foraging area where whole prey crickets were placed. The values indicate frequencies (percentage) of behavioral acts.

Behavioral act	Frequency of behavioral acts	
	minor	major
Transport	194 (25.5)	1 (0.86)
Dismantlement	7 (0.9)	55 (47.4)
Walking	269 (35.5)	18 (15.5)
Antennal moving	111 (14.6)	7 (6.0)
Antennation	13 (1.7)	1 (0.9)
Search for holding	38 (5.0)	18 (15.5)
Care for major	8 (1.1)	6 (5.3)
Grooming	34 (4.5)	7 (6.0)
Examination	87 (11.4)	3 (2.6)
Total	761	116

皆無であり、3回のいずれも女王が巣から出現してコロログの脚を切断した。女王の採餌参加はメジャーがいないコロニーでのみみられたが、出現頻度は低く、メジャーの有無により出現率に有意差は検出されなかった（メジャー無し：2/9コロニー，メジャー有り：0/9コロニー， χ^2 検定， $P=0.45$ ）。女王の採餌参加時間は 30.01 ± 21.60 秒（平均 $\pm$ SD）であった。マイナーのみのコロニーではメジャーがいるコロニーよりも餌が解体される頻度が有意に低かった（ χ^2 検定， $P < 0.001$ ）。

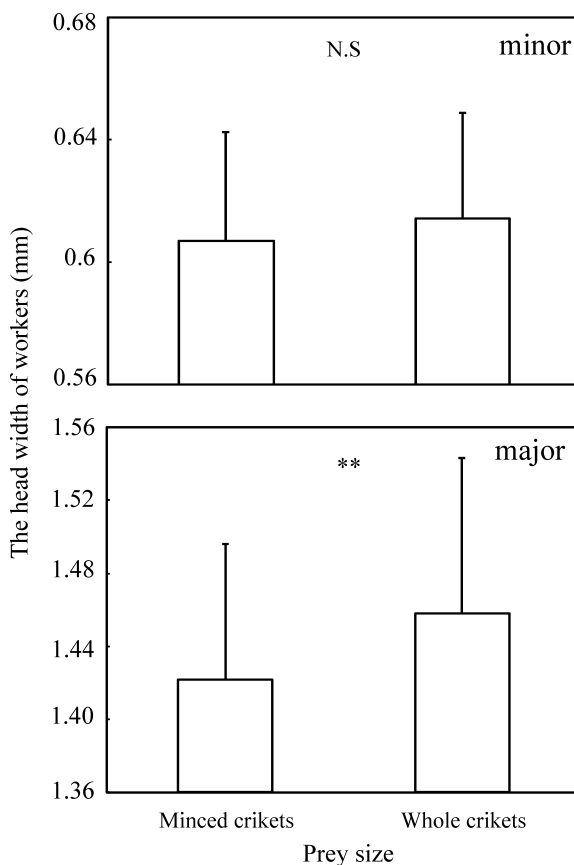


Fig. 2. The head width of workers of *Pheidole noda* in the colonies fed minced or whole prey crickets for 63 days. Asterisk indicates significant difference (nested-ANOVA, $P < 0.001$). Bars show SD.

環境条件に応じたカースト比及び形態の可塑性

グループ②と③の間の餌消費量に有意差はなかった（対応のある t 検定, $t = 1.929$, $df = 5$, $P = 0.11$). 餌の違いによってメジャー成虫数, メジャー成虫比, メジャー蛹数, メジャー蛹比, コロニーサイズに有意差は生じなかった（対応のある t 検定, メジャー成虫数: $t = 0$, $df = 5$, $P = 1.0$, メジャー蛹数: $t = 1.062$, $df = 5$, $P = 0.34$, Wilcoxon の符号順位検定, 成虫メジャー比: $n = 6$, $P = 0.92$, メジャー蛹比: $n = 6$, $P = 0.60$, コロニーサイズ: $n = 6$, $P = 0.71$). メジャーの頭幅は, 大きな餌を与えたグループ②の方が小さな餌を与えたグループ③よりも大きかった (nested ANOVA, 餌サイズ: $P < 0.0001$, 交互作用: $P < 0.0001$, Fig. 3, Table 4). 一方, マイナーの頭幅は, 処理区間で違いはみられなかった (nested ANOVA, 餌サイズ: $P = 0.10$, 交互作用: $P < 0.0001$, Fig. 2).

64日目に大きな餌を与えた際, 解体量には処理間で違いはみられなかった（対応のある t 検定, $t = 0.402$, $df = 5$, $P = 0.70$). また採餌に参加するメジャーの個体数にも有意差はみられなかった（対応のある t 検定, $t = 0.181$, $df = 5$, $P = 0.86$). 採餌場所でのメジャー数と解体量の関係には有意な正の相関がみられた ($r = 0.944$, $P < 0.0001$, Fig. 3).

食物貯蔵

貯蔵したメジャーがいるサブコロニー (A) は, サブコロニー (B) および (C) に比べて有意にマイナーの生存期間が長かった (nested ANOVA, サブコロニー: $P < 0.0001$, ボンフェローニ法による多重比較,

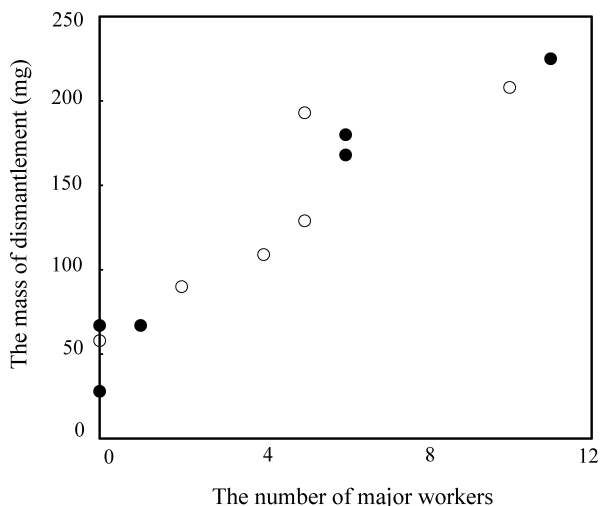


Fig. 3. The correlation between the number of major workers of *Pheidole noda* appeared in foraging area and the mass of dismantlement of whole preys provided on the 64th day in colonies that had been fed minced (open circle) or whole preys (solid circle) until the 63rd days.

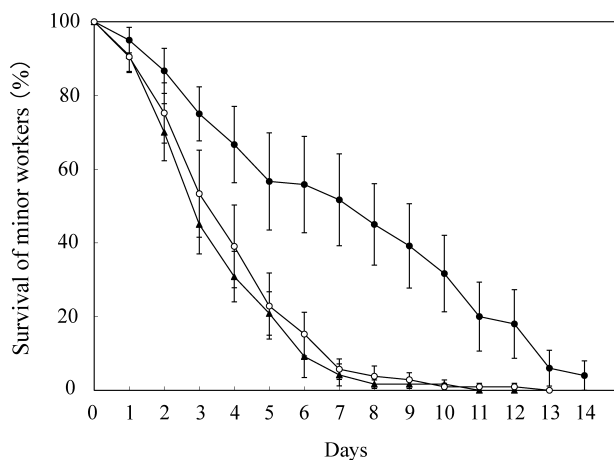


Fig. 4. The survivorship curves (mean $\pm$ SD) of minor workers of *Pheidole noda* reared in different sub-colony compositions: (A), 20 minor workers and a major worker with distended abdomen (solid circle, $n=6$); (B), 20 minor workers and a major worker with normal abdomen (triangle, $n=6$); and (C), 21 minor workers (open circle, $n=6$). The survivorship curve of (A) was significantly different from the curves of (B) and (C) (nested-ANOVA, $P<0.001$).

A-B: $P<0.0001$, A-C: $P<0.0001$, B-C: $P=0.63$, Fig. 4). サブコロニー (A) では、時折メジャーとマイナーが餌をやり取りするような行動が観察されたが、サブコロニー (B) ではそのような行動はほとんどみられなかった。

考 察

サイズが異なる餌に対するオオズアリの採餌様式とメジャーの役割

観察の結果、餌は例外なくマイナーにより発見され、メジャーはワーカー動員後に採餌に参加した。し

たがって、メジャーは通常は巣内に滞在し、必要に応じて巣外で採餌に従事すると考えられる。餌の総量に差はないにもかかわらず、大きな餌に対してより多くのメジャーが動員されていた。このことから、マイナーが餌の大きさを認識し、それに合わせてメジャーの動員数を調整しているものと考えられる。同属の *Pheidole pallidula* (Nyl.) において、動員を行う個体は餌の状態に応じて触角などによるディスプレイの激しさを変化させることが報告されており、特に刺激に対する高い閾値を持つメジャーに対してより激しいディスプレイを行うことが知られている (Detrain & Pasteels 1991)。オオズアリの場合も、餌サイズが大きいと認識したマイナーが、同様の方法でメジャーに餌サイズの情報を伝え、動員をかけている可能性がある。

行動解析の結果から、オオズアリが大きな餌を採餌するとき、マイナーは運搬行動、メジャーは解体行動を担うという、明確な分業体制をとっていることが明らかになった (Table 1)。メジャーは餌であるコオロギの節や付け根などを巨大な大顎で切り離し、餌の解体を行った。一方マイナーは、コオロギの脚先や体の外縁をくわえて餌全体を運搬し、メジャーが切り離したコオロギの体の小片を、その都度巣へ運搬する行動が観察された。本研究では餌を固定した条件で実験を実施したため、餌全体の運搬は観察できなかったが、自然条件では餌全体を運搬しながら、同時に解体を進めるという採餌様式が観察された。餌をその場で解体し、小片にして持ち運ぶという採餌行動は、採餌を競争者から奪われにくい樹上営巣性のアリで多くみられる (Yamamoto *et al.* 2009)。オオズアリは土中営巣性であり、樹上営巣性のアリとは異なり、競争者が多く徘徊する地上で生活している。したがって、本種は競争者からの干渉をなるべく受けずに餌を巣に運び込む必要があり、そのために餌全体を運搬しながら、その一部を素早く巣へ運び込むという、解体と運搬を同時に行う採餌様式を採用していると考えられる。

さらに、メジャー不在のコロニーでは、大きな餌を与えた場合、ほとんど解体することができなかった。27回の実験中、3度の餌の解体が観察されたが、それらはすべて女王によるものであった。したがって、マイナー単独では今回与えたコオロギのような餌の解体は不可能であり、メジャーの存在が不可欠であると考えられた。今回のメジャー除去実験により、メジャーは採餌効率を上げる (矢野 & 山根 1990) だけでなく、利用できる餌サイズの幅の拡大にも貢献していることが判明した。

上記のように本研究では、女王による餌分解行動が確認された。実験条件下とはいえ、筆者らの知る限り、これはアリ類で初めての知見である。実際、メジャーと女王の頭部は形態的に酷似しており、解体するのに適した形状をしている。また、女王の参加はメジャー不在コロニーでのみ観察された。実際に自然状態でメジャーが存在しない状況は、主としてコロニーの創設初期にみられる (Kaspari & Byrne 1995; 横田 未発表)。メジャー不在のコロニーにおいて、女王の採餌への参加は、利用可能な餌資源の幅や餌の利用効率を大幅に増大させる。特に、創設初期の小さなコロニーでは、その利益も大きなものであると予測される。本実験の結果は、オオズアリの女王がメジャーを生産するまでは採餌に自ら参加し、メジャーと同様の役割を果たす可能性を示唆している。今後、野外においても女王が実際に採餌に参加することがあるか確認する必要があるだろう。本研究では、メジャーの不在が女王の採餌参加の重要な条件であることが示唆されたが、コロニーサイズや餌場までの距離、あるいは巣の構造の違いによって女王の参加率は異なるかもしれない。今後より詳細に調査することで、女王が採餌に参加する条件やその適応的な意義について明らかにすることができるだろう。

環境条件に応じたカースト比及び形態の可塑性

本実験において、餌サイズに応じたメジャー比の可塑的变化はみられなかったが、大きな餌を与えた処理区の方が、メジャーの頭部サイズが有意に大きかった (Fig. 1)。両処理区の間で、消費餌量や最終的なコロニーサイズ、マイナーの頭幅には有意な違いは認められなかったことから、この違いは、一方の処理区での餌不足などに起因するものではなく、与えた餌の違いによるメジャー体サイズの可塑的な変化であると考えられる。これまでの研究で、オオズアリ属は餌を巡る競争者の存在に応じて、メジャーの数や比率を増やすことが知られていたが (Kaspari & Byrne 1995; Passera *et al.* 1996)、本実験により本属はメ

ジャー数のみならずサイズも調節可能であることが明らかになった。また、本実験ではメジャー比に違いがみられなかったことから、メジャーの数とサイズは独立に調節可能であると考えられた。頭部の大型化は、頭部の筋力と噛む力の増大を示唆しており、餌分解効率を増大させていることが予測される。一方、マイナーでは頭部サイズの増加がみられなかった (Fig. 1)。これらの結果は、長期的に大きい餌が得られる環境にさらされた場合、オオズアリはメジャーのみの頭部のサイズを大きくし、より餌の解体に適した個体を生産することを示している。しかし、本実験では採餌に参加したメジャー数が各コロニーで一定ではないため、メジャー1匹当たりの解体量を定量的に評価することはできなかった。今後はメジャーの形態的変異が採餌効率に及ぼす影響を実験的に検証する必要がある。

メジャーワーカーの食物貯蔵機能

本実験より、オオズアリのメジャーには食物を貯蔵する機能が備わっており、コロニーの飢餓に対する耐性を高める役割を持つことが判明した (Fig. 4)。同様の結果は、オオズアリ属の他種においても報告されており (Tsuji 1990)、メジャーにおける食物貯蔵機能は本属では一般的に見られると推察される。

自然条件下では植物の花蜜 (Yano 1994) や花外蜜 (Blüthgen & Fiedler 2004; Yamawo *et al.* 2012)、シジミチョウ幼虫 (Pierce *et al.* 2002) やアブラムシ類 (Völkl *et al.* 1999) の甘露が主な蜜源として挙げられる。それらの蜜の主成分は単糖類を始めとした炭水化物であり (Völkl *et al.* 1999; Pierce *et al.* 2002; Wolf 2006)、主にワーカーの活動エネルギー源として利用されると考えられている (Davidson 1998)。また、Byk & Del-Claro (2011) は、ナベヅタアリ属の一種 *Cephalotes pusillus* Klug (Myrmicinae) において、植物の花外蜜がコロニー成長に大きく貢献していることを報告している。貯蔵餌資源は、野外からの資源確保が困難な状況下においても、ワーカーの生存を可能にし、長期安定的なコロニー成長に貢献しているものと考えられる。

このような蜜の貯蔵能力は、ミツツボアリ (*Myrmecosystus*) において顕著な例が知られており (Wheeler 1910; Wilson 1971)、温度変化が激しい地域や乾燥地域で進化すると考えられている (Creighton 1950; Wilson 1971)。オオズアリ属もまた、林内などの湿潤地から開放地や砂漠といった高温地域や乾燥地域までの幅広い環境に生息している (Wilson 1984; Langen *et al.* 2000; アリ類データベース作成グループ 2008)。本研究では、食物貯蔵能力の獲得条件を特定することはできなかったが、今後、オオズアリ属の種ごとの生息環境と貯蔵能力とを関連づけて解析することにより、貯蔵能力の進化背景を探ることができよう。

オオズアリにおけるワーカー二型の意義

本研究によって、メジャーの存在は昆虫の死骸などの固形状の餌資源と蜜といった液状の餌資源といった、野外に存在する様々な種類・状態の餌資源の獲得及び利用に大きく貢献していることが証明された。メジャーが備える肥大化した頭部や腹部は、餌の解体や蜜の貯蔵を可能にするが、その生産には大きなコストが伴うと考えられる (矢野 & 山根 1990)。実際、本種のメジャーの生体重は、マイナーの約6.6倍 (横田智 未発表) であり、その生産コストや維持コストは、マイナーよりも高いはずである。また、コロニーの維持に恒常的に必要とされる餌の探索や女王および幼虫の世話に比べ、大きな餌の解体や貯蔵蜜の利用といった役割が必要とされる頻度は低いだろう。オオズアリは、労働内容や頻度の違いに応じて生産コストの異なるカーストを分化させることにより、ワーカーの最適な資源配分を行うと考えられる。

今回は餌資源に関係した役割に注目したが、本種のメジャーには巣や獲得した餌の防衛の役割が備わっている可能性もある。例えば、*Pheidole* 属では、採餌競争者が多い条件ではメジャーの生産数や餌場への動員数が増加することが知られている (Passera *et al.* 1996; Dejean *et al.* 2005)。オオズアリにおいても、著者らはメジャーが巣への侵入者に対し、非常に攻撃的に振る舞うことを観察しており、これらの防衛的な役割を調べることで、メジャーのコロニーへの貢献を網羅的に評価できると考えられる。今後はメジャーの役割をさらに網羅的に調べた上で、ワーカーカーストの多型がコロニーにもたらす利益とコスト

を定量化し、比較する必要があるだろう。

摘 要

ワーカー多型の進化とその生態学的意義を解明するために、ワーカーに二型（メジャーおよびマイナーワーカー）がみられるオオズアリの分業体制を定量的に解析すると共に、メジャーの重要性が高い餌条件下で、カースト比やメジャー形態の可塑的变化が生じるのかを検証した。室内でサイズの異なる餌（大きい餌：フタホシコロギ成虫、小さい餌：大きい餌を凍結粉碎したもの）を与え、餌場に現れたワーカーの個体数やメジャー比、行動様式、餌の解体の有無などを観察した。大きな餌を与えた場合、メジャーが餌場に多く現れ、マイナーが運搬行動に従事し、メジャーが解体行動に従事するという明確な分業がみられた。メジャーがいるコロニーでは、ほとんど場合餌が解体されたのに対し、メジャー不在のコロニーでは解体が生じたのはわずかであり、いずれも女王によるものであった。63日間、大きな餌を与えたコロニーと小さな餌のみを与えたコロニーのメジャー比及びメジャーの頭幅を比較したところ、メジャー比には違いはみられなかったが、頭幅には餌の大きさに関連した違いが生じた。腹部に栄養を貯蔵したメジャーがいるサブコロニー、貯蔵していないメジャーがいるサブコロニー、メジャーがいないサブコロニーをそれぞれ飢餓条件に置いて生存率を記録した結果、貯蔵したメジャーがいるコロニーが最も生存期間が長かった。以上の結果から、オオズアリの採餌におけるワーカーの明確な分業体制とメジャーによる食物貯蔵機能が明らかになり、メジャー形態の可塑的変異も確認された。メジャーカーストは餌の解体や栄養貯蔵に重要な役割を担っており、餌資源の獲得や維持に大きく貢献していると考えられた。

謝 辞

本稿作成にあたり多数の有益なご助言を賜った佐賀大学の野間口眞太郎教授、早川洋一教授、徳田 誠准教授、木下智章博士、岸田 竜博士、および、オオズアリの飼育方法や実験方法についてご教示いただいた大西義浩博士に深く感謝申し上げる。本研究の一部は、日本学術振興会研究奨励費（代表者：山尾僚；課題番号234305）の補助を受けて実施された。

引用文献

- アリ類データベース作成グループ (2008) 日本産アリ類画像データベース (<http://ant.edb.miyakyo-u.ac.jp/J/index.html>).
- Blüthgen N, Fiedler K (2004) Competition for composition: lessons from nectar-feeding ant communities. *Ecology*, **85**: 1479–85.
- Byk J, Del-Claro K (2011) Ant-plant interaction in the Neotropical savanna: direct beneficial effects of extrafloral nectar on ant colony fitness. *Population Ecology*, **53**: 327–332.
- Burkhardt JF (1998) Individual flexibility and tempo in the ant, *Pheidole dentata*, the influence of group size. *Journal of Insect Behavior*, **11**: 493–505.
- Calabi P, Traniello JF (1989) Behavioral flexibility in age castes of the ant *Pheidole dentate*. *Journal of Insect Behavior*, **2**: 69–78.
- Creighton WS (1950) The ant of North America. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, Harvard. **104**: 1–585.
- Davidson DW (1998) Resource discovery versus resource domination in ants: a functional mechanism for breaking the trade-off. *Ecological Entomology*, **23**: 484–490.
- Detrain C, Pasteels JM (1991) Caste differences in behavioral thresholds as a basis for polyethism during food recruitment in the ant, *Pheidole pallidula* (Nyl.) (Hymenoptera: Myrmicinae). *Journal of Insect Behavior*, **4**: 157–176.
- Dejean A, Breton JL, Suzzoni JP, Orivel J, Moreau CS (2005) Influence of interspecific competition on the recruitment behavior and liquid food transport in the tramp ant species *Pheidole megacephala*.

- Naturwissenschaften*, **92**: 324–327.
- Droual (1983) The organization of nest evacuation in *Pheidole desertorum* Wheeler and *P. hyatti* Emery (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **12**: 203–207.
- Feener DH (1988) Effects of parasites on foraging and defense behavior of a termitophagous ant, *Pheidole titanis* Wheeler (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **22**: 421–427.
- Hölldobler B, Wilson EO (1990) The ants. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Kaspari M, Byrne MM (1995) Caste allocation in litter *Pheidole*: lessons from plant defense theory. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **37**: 255–263.
- Mertl AL, Sorenson MD, Traniello JFA (2010) Community-level interactions and functional ecology of major workers in the hyperdiverse ground-foraging *Pheidole* (Hymenoptera, Formicidae) of Amazonian Ecuador. *Insectes Sociaux*, **57**: 441–452.
- McGlynn TP, Owen JP (2002) Food supplementation alters caste allocation in a natural population of *Pheidole flavens*, a dimorphic leaf-litter dwelling ant. *Insectes Sociaux*, **49**: 8–14.
- Langen TA, Tripet F, Nonacs P (2000) The red and the black: habituation and the dear-enemy phenomenon in two desert *Pheidole* ants. *Biomedical and Life Sciences*, **48**: 285–292.
- Oster GF, Wilson EO (1978) Caste and ecology in the social insects. Princeton University Press.
- Passera L, Roncin E, Kaufmann B, Keller L (1996) Increased soldier production in ant colonies exposed to intraspecific competition. *Nature*, **379**: 630–631.
- Pie MR, Traniello JF (2007) Morphological evolution in a hyperdiverse clade: the ant genus *Pheidole*. *Journal of Zoology*, **271**: 99–109.
- Pierce NE, Braby MR, Heath A, Lohman DJ, Mathew J, Rand DB, Travassos MA (2002) The ecology and evolution of ant association in the Lycaenidae (Lepidoptera). *Annual Review Entomology*, **47**: 733–771.
- Seid MA, Traniello JF (2006) Age-related repertoire expansion and division of labor in *Pheidole dentata* (Hymenoptera: Formicidae): a new perspective on temporal polyethism and behavioral plasticity in ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **60**: 631–644.
- Sempo G, Detrain C (2004) Between-species differences of behavioural repertoire of castes in the ant genus *Pheidole*: a methodological artefact? *Insectes Sociaux*, **51**: 48–54.
- Smith CR, Suarez AV (2010) The trophic ecology of castes in harvester ant colonies. *Functional Ecology*, **24**: 22–130.
- Tsuji K (1990) Nutrient storage in the major workers of *Pheidole ryukyensis* (Hymenoptera: Formicidae). *Applied Entomology and Zoology*, **25**: 283–287.
- Völkl W, Woodring J, Fischer M, Lorenz, MW, Hoffmann KH (1999) Ant-aphid mutualisms: the impact of honeydew production and honeydew sugar composition on ant preferences. *Oecologia*, **118**: 483–491.
- Wheeler DE, Nijhout HF (1984) Soldier determination in *Pheidole bicarinata*: inhibition by adult soldiers. *Journal of Insect Physiology*, **30**: 127–135.
- Wheeler WM (1910) *Ants: Their Structure, Development and Behavior*. Columbia University Press, New York.
- Wolff D (2006) Nectar sugar composition and volumes of 47 species of gentianales from a southern ecuadorian montane forest. *Annals of Botany*, **97**: 767–777.
- Wilson EO (1976a) The organization of colony defense in the ant *Pheidole dentata* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **1**: 63–81.
- Wilson EO (1976b) Behavioral discretization and the number of castes in an ant species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **1**: 141–154.
- Wilson EO (1971) *The Insect Societies*. Harvard University Press, Cambridge.
- Wilson EO (1984) The relation between caste ratios and division of labor in the ant genus *Pheidole* (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **16**: 89–98.
- Wilson EO, Hölldobler B (1985) Caste-specific techniques of defense in the polymorphic ant *Pheidole embolopyx* (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux*, **32**: 3–22.
- Yamamoto A, Ishihara S, Ito F (2009) Fragmentation or transportation: mode of large-prey retrieval in arboreal and ground nesting ants. *Journal of Insect Behavior*, **22**: 1–11.
- Yamawo A, Suzuki N, Tagawa J, Hada Y (2012) Leaf ageing promotes the shift in defence tactics in *Mallo-*

- tus japonicus* from direct to indirect defence. *Journal of Ecology*, **100**: 802–809.
- 矢野正実・山根正気 (1990) オオズアリ類のサブカスト間分業インセクタリウム, **27**: 402–410.
- Yano S (1994) Flower nectar of an autogamous perennial *Rorippa indica* as an indirect defense mechanism against herbivorous insects. *Population Ecology*, **36**: 63–71.

(2012年4月15日受領, 2012年6月11日受理)
(Received April 15, 2012; Accepted June 11, 2012)