

コニシキソウにおけるアリによる種子散布の意義
とアリにとっての種子の価値

小林 義浩

2009

目次

第1章 序論	1
第2章 季節によって異なるコニシキソウの種子散布様式	
緒言	6
材料および方法	7
自動種子散布による散布距離	
コニシキソウの種子を運搬するアリの種類	
アリによる種子および果実の巣への運搬頻度	
結果	9
自動種子散布による散布距離	
コニシキソウの種子を運搬するアリの種類	
アリによる種子および果実の巣への運搬頻度	
考察	12
図表	15
第3章 アリによる種子運搬行動	
緒言	19
材料および方法	20
種子の収集	
アリによる種子の食害	

アリの巣内におけるコニシキソウ種子の分布	
運搬中の種子紛失	
アリの種子運搬によるコニシキソウの分布拡大	
結果	25
アリによる種子の食害	
アリの巣内におけるコニシキソウ種子の分布	
運搬中の種子紛失	
アリの種子運搬によるコニシキソウの分布拡大	
考察	28
アリによる種子の食害	
巣内における種子の運命	
運搬中の種子紛失	
アリの種子運搬によるコニシキソウの分布拡大	
図表	32
第4章 アリによる散布前種子の防衛と選択的種子運搬	
緒言	44
材料および方法	46
コニシキソウ株上でみられるカメムシ類	
カメムシによる種子の食害とアリによる散布前種子の防衛	
健全種子と食害種子の収集	
アリの種子運搬におけるカメムシによる種子食害の影響	

種子の発芽率	
結果	49
カメムシによる種子の食害とアリによる散布前種子の防衛	
アリの種子運搬におけるカメムシによる種子食害の影響	
種子の発芽率	
考察	52
アリによる散布前種子の防衛	
アリによる選択的種子運搬	
図表	57
第5章 アリの種子運搬行動における種子表面物質の効果	
緒言	67
材料および方法	68
種子表面物質の誘引性	
アリによる種子表面物質利用における濃度の影響	
アリによる種子表面物質や種子本体の利用	
結果	70
種子表面物質の誘引性	
アリの種子表面物質利用における濃度の影響	
アリによる種子表面物質と種子本体の利用	
考察	72
図表	75

第6章 総合考察・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 82

コニシキソウの種子散布様式

アリによる種子運搬行動

アリによるコニシキソウの分布拡大と散布様式

散布前種子捕食に対するアリの貢献

アリにとっての種子の価値

摘要・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 90

謝辞・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 93

引用文献・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 94

Summary・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 108

第1章 序論

植物は基本的に発芽した場所から移動することができないため、送粉と種子散布の2つの繁殖ステージでさまざまな媒体による散布を進化させてきた。種子散布様式は、種子を散布する媒体によって、1) 風によって種子が運ばれる風散布 2) 水に流されて種子が運ばれる水散布 3) 重力によって種子が落下する重力散布 4) 植物自身が種子を飛ばす自動散布 5) 動物に種子が運ばれる動物散布の5つに分けられる。動物散布では、散布者として哺乳類、鳥類、は虫類、魚類、アリ類が知られており、これらの動物による散布には、被食される散布体から報酬部位（果肉など）のみが消費され、種子のみが捨てられて散布される周食型種子散布と、被食される種子のいくらかが食べ残されて結果的に散布される食べ残し型種子散布の2つの散布様式がある。

アリによる種子散布 (*myrmecochory*) は、80 科 3000 種以上の植物で確認されており、多くの植物群落の空間構造の決定要因として重要な役割を担っている (Beattie and Culver 1982, Gómez and Espadaler 1998a, Beattie and Hughes 2002, Fenner and Thompson 2005)。種子散布をアリに依存する特殊化した植物の種子では周食型種子散布がみられ、散布者であるアリへの報酬として、植物の成長にはまったく関係のないエライオソームが付着している (Kjellsson 1985, Brew *et al.* 1989, Lanza *et al.* 1992)。エライオソームにはオレイン酸などのアリを誘引する物質が含まれており、アリは種子を巣内に運搬した後、エライオソームだけを摂食し、種子本体を無傷で巣外へ捨てる

(Culver and Beattie 1978, Davidson and McKey 1993)。また、果肉の豊富な果実や液果を生産する植物の一部の種の種子も、アリによって周食型の散布をされる。一方、エライオソームなどのアリに対する報酬をもたない植物の種子も、クロナガアリ属 (*Messor*) のような穀食性の収穫アリや雑食性のアリによって運搬され、食べ残し型種子散布がみられる。この場合、アリは種子を食物として運搬するため、運搬された種子はアリによって食害されるが、食べ残された種子や運搬途中に落とされた種子が結果的に散布されたことになると考えられている (Ashton 1979, Crist and MacMahon 1992, Beattie and Hughes 2002, Retana *et al.* 2004)。食べ残し型種子散布では、運搬された種子の大部分がアリによって捕食されるので、種子の損失が大きく、散布効率は周食型散布に比べて低いと考えられている。

アリによる種子散布の意義については、以下のようなさまざまな仮説が提唱されている。1) 捕食回避仮説 (Heithaus 1981, Gibson 1993a) : 種子はアリに運ばれることによって、齧歯類などの捕食から逃れることができる。2) 混み合い回避仮説 (Higashi *et al.* 1989) : 種子はアリに運ばれることによって実生間や親子間の競争を避けることができる。3) 競争回避仮説 (Handel 1978) : 他種の植物と散布方法を変えることで、種間競争を回避できる。4) 野火回避仮説 (Berg 1975, Yeaton and Bond 1991) : 野火が頻繁に発生するような地域では、アリの巣に運ばれることによって種子の焼失を回避できる。5) アリ巣土壌栄養仮説 (Davidson and Morton 1981, Beattie and Culver 1983) : アリの巣の土壌はアリが巣へ運搬する餌資源などによって有機栄養分に富んでおり、運ばれた種子の発芽率および実生の生存率が高まる。6) アリ巣好

光条件仮説 (Gibson 1993b) : アリの巣が作られるような場所はギャップのような光条件が良い場所であるため、発芽した実生の生存率が高い。7) アリ巣湿潤仮説 (Gibson and Good 1987, Levey and Byrne 1993) : アリの巣は湿潤な環境下に作られることが多いため、巣へ搬入された種子は乾燥を逃れ実生の生存率が高い。8) 適度埋土仮説 (Gibson 1993b) : アリによって埋められる深さは湿度や温度の条件が発芽に適した深さである。

これらの仮説は互いに排他的ではなく、複合してアリによる種子散布の意義を説明できる場合が多い (Gómez and Espadaler 1998b)。しかし、これらの仮説の中には、熱帯域や砂漠地帯で特有の意義を持つものもあり、日本などの温帯域ではあてはまる仮説は限られてくると思われる。また、これらの仮説のほとんどがエライオソームを持つ種子の周食型種子散布の研究によって提唱されたものであるが、食べ残し型種子散布の意義はこれらの仮説によって拡大解釈されているだけで、実際に定量的に調べたものは少ない。

食べ残し型種子散布では、種子散布者が種子捕食者でもあるため、種子散布者の種子運搬、種子紛失、種子食害、種子遺棄などの行動が種子の運命を決定する重要な要素となる。食べ残し型種子散布の適応的意義を明らかにするためには、これらの種子散布者の行動が種子の運命にどのように影響するか評価する必要がある。しかし、実際にアリによる種子の消失率、食害率、遺棄率などを調べた研究は非常に少なく、食べ残し型種子散布の散布効率を評価し、アリによる食べ残し型種子散布の意義を解明した研究はほとんどない。

コニシキノウ *Chamaesyce maculata* (L.) Small (トウダイグサ科) は、小笠

原諸島を除く日本全国に分布し（黒沢 2001）、低地の路傍や畑の畦など開けた場所にごく普通にみられる一年草である。コニシキソウの種子にはエライオソームはなく、種子繁殖期前半に生産された種子は自動種子散布によって散布されるが、種子繁殖期後半に生産された種子は自動種子散布されず、アリによる種子散布がみられ、季節によって散布様式が異なる（Suzuki and Teranishi 2005）。したがって、コニシキソウではアリとの相互作用がみられる時期とみられない時期があり、季節間でそれぞれの種子散布の特性を比較することで、アリによる種子散布の進化要因を解明することが可能であると考えられる。

本研究では、コニシキソウの種子を運搬するアリの種子運搬、種子紛失、種子食害、種子遺棄などの行動に注目し、コニシキソウのアリによる種子散布の特性を解明し、コニシキソウにとってのアリによる食べ残し型種子散布の意義について考察した。また、アリの種子消費様式に注目し、アリがコニシキソウの種子を運搬する理由についても考察した。

第2章では、自動種子散布とアリによる種子散布の特性を調べ、季節により異なる2つの種子散布様式をもつ生態学的意義について考察した。第3章では、コニシキソウの種子を運搬するトビイロシワアリ *Tetramorium tsushimae* Linnaeus とオオズアリ *Pheidole noda* Smith. F.の種子運搬や種子捕食などの行動特性を解析し、コニシキソウの種子散布における2種のアリの散布効率を比較した。第4章では、アリによる散布前種子捕食者の排除や散布前種子の防衛および種子捕食者によって食害された種子と健全な種子に対するアリの種子運搬行動を調べ、散布前種子捕食に対するアリの役割につい

て考察した。第 5 章では、アリの種子運搬行動におけるコニシキソウの種子表面物質の効果を調べ、アリがコニシキソウの種子を運搬する理由について考察した。第 6 章では、これらの結果に基づき、コニシキソウにおけるアリによる種子散布の意義とアリにとっての種子の価値について総合的に考察した。

第2章 季節によって異なるコニシキソウの種子散布様式

緒言

2種類の散布様式 (Diplochory :Vander Wall and Longland 2004) をもつ植物の種子散布については、これまでに多くの研究がなされてきた (Beattie and Lyons 1975, Roberts and Heithaus 1986, Kaspari 1993, Levey and Byrne 1993, Ohkawara and Higashi 1994, Pizo and Oliveira 1999, Böhning-Gaese *et al.* 1999)。これらの研究では、ある季節に生産された種子が一度散布された後、同じ季節に異なる散布様式で再び散布され (二次散布)、二次散布者はアリ類であった (Roberts and Heithaus 1986; Pizo and Oliveira 1998, Böhning-Gaese *et al.* 1999, Passos and Oliveila 2002)。一方、異なる季節に生産された種子が異なる方法で散布される植物は、これまで報告がない。

コニシキソウは、西日本では6月から10月にかけて実生が出現する。種子の発芽に高温 (約30°Cから35°C) を要すること (Baskin and Baskin 1979) 以外、コニシキソウの種子の休眠機構は明らかにされていない。6月に出現した実生は分枝を繰り返し、匍匐型の栄養成長を続けると同時に有性繁殖を7月下旬から11月初旬まで行なう (Suzuki and Teranishi 2005; Suzuki and Ohnishi 2006)。夏期に生産された種子は休眠に入らず発芽するため、一年のうちに複数世代が重複して存在する (西日本では最大3世代) (Suzuki and Teranishi 2005)。そこで、光、水、栄養分、空間をめぐる親子間や兄弟姉妹間で厳しい競争が起こることが予想される。したがって、種子散布はコニ

シキシソウの繁殖成功に非常に重要であり、特に世代が重複する夏期に生産された種子の散布は重要である。

コニシキシソウの種子にエライオソームはなく、自動種子散布 (autochory) とアリによる種子散布 (myrmecochory) の 2 通りの種子散布様式がみられるが (寺西 2001)、それらの散布様式の季節による特徴と相対的重要性は解明されていない。そこで、本章ではこれらの二通りの種子散布様式を調査し、それらの適応的意義を考察した。

材料および方法

自動種子散布による散布距離

2002 年の 8 月中旬に佐賀大学構内 (33°14'N, 13°18'E) で、コニシキシソウの繁殖個体 6 株を採取した。水を満たした三角フラスコに採取した株を 1 株ごとに入れ、温室内で 1 x 1 m の白紙の中央に設置した。紙の上に落下した種子の位置を 2 日おきに 1 ヶ月間調べた。植物体の基部から落下種子までの距離を便宜的に種子散布距離とした。調査ごとに落下種子を回収した。株の基部から伸長したシュートを第 1 シュート (primary shoot) とし、最後の調査時に株の第 1 シュートの長さを測定し、植物体の広がりを表す指標とした。

コニシキシソウの種子を運搬するアリの種類

さまざまな環境でコニシキシソウの種子や果実を運搬するアリの種類を明らかにするために、神戸市 (34°41'N, 135°11'E) と佐賀市に 50 ヶ所の調査地

を選んだ。コニシキソウの株を訪れるアリと、種子や果実を運搬するアリを観察した（1999年から2005年の10月）。この観察では、アリによって運搬された種子と果実の数は調べなかった。観察はアリの行動が活発な時間帯に各調査地で30分間行い、それぞれの調査地で異なる日に3回行った（各調査地で合計90分間観察、50ヶ所合計で150回75時間観察）。

アリによる種子および果実の巣への運搬頻度

1999年、2001年、2004年および2005年の9月、10月（秋期に生産された種子）と、2004年および2005年の7月、8月（夏期に生産された種子）に神戸大学と佐賀大学の構内で、トビイロシワアリとオオズアリの2種のアリの巣口で、アリによる種子および果実の運搬頻度を調査した。1999年および2000年の調査では、巣に出入りするアリの個体数、種子および果実の数を目視あるいはビデオ撮影によって調べた。また、2004年および2005年の調査では、コニシキソウの種子や果実以外のアリの運搬物も調べた。巣の構築に関与すると思われる小石や砂粒の運搬頻度は調べなかった。

全体で、夏期は、トビイロシワアリで40時間、オオズアリで14時間観察した。秋期は、トビイロシワアリで72時間、オオズアリで26時間観察した。コニシキソウの1つの果実には種子が3粒含まれる（Suzuki and Ohnishi 2006）ため、1つの果実の運搬は種子3粒の運搬に相当する。そこで、アリの巣へ搬入された種子や巣から搬出された種子の合計数を以下のように計算した：

（巣へ搬入された種子または巣から搬出された種子の合計数）＝（巣へ搬入

された種子または巣から搬出された種子の数) + (巣へ搬入された果実または巣から搬出された果実の数) x 3

結果

自動種子散布による散布距離

夏期の自動種子散布において、植物体の基部から散布された種子までの距離（散布距離）と植物体の第1シュートの長さ（植物体の広がり）の頻度分布を Fig. 2.1 に示した。第1シュートの長さが10 cm以下の株がもっとも多く、すべての株で20 cm以下だった。一方、散布された種子は、株の基部から35 cm以上まで広い範囲にみられ、自動種子散布された種子の約半数（48.7 %）は、植物体の広がりよりも遠くへ散布されていた。種子の平均散布距離は 206.8 ± 5.4 mm (mean \pm SE) ($n = 304$) で、最大散布距離は446 mmだった。しかし、第1シュートの長さは、平均 96.6 ± 5.7 mm (mean \pm SE) ($n = 42$)、最大175 mmだった。秋期には自動種子散布はみられなかった。

コニシキソウの種子を運搬するアリの種類

野外でコニシキソウの株に来訪したアリの種類と、コニシキソウの種子および果実を運搬したアリの種類を Table 2.1 に示した。50ヶ所の調査地で合計18種のアリがコニシキソウの株上で観察された。それらのうちわずか3種のアリ（トビイロシワアリ、オオズアリ、オオハリアリ *Pachycondyla chinensis* Emery）のワーカーが、コニシキソウの種子または果実を運搬した。

アリは株上またはそこから地面に落下した種子および果実を運搬していた。トビイロシワアリは 33 ヶ所 (66.0 %) の調査地でみられ、17 ヶ所で種子および果実を運搬していた (17 / 33, 51.5 %)。オオズアリは 27 ヶ所 (54.0 %) でみられ、9 ヶ所で種子および果実を運搬していた (9 / 27, 33.3 %)。しかし、オオハリアリは 16 ヶ所 (32.0 %) でみられたが、わずか 2 ヶ所でしか種子および果実の運搬はみられず (2 / 16, 12.5 %)、合計 16 ヶ所で 24 時間観察したが、わずか 2 個体しか種子および果実の運搬がみられなかった。クロナガアリ *Messor aciculatus* Fr. Smith はコニシキソウの株上で観察されたが、種子や果実の運搬はみられなかった。合計 25 ヶ所 (50 %) の調査地で、アリによるコニシキソウの種子や果実の運搬行動がみられた。

アリによる種子および果実の巣への運搬頻度

夏期にはトビイロシワアリとオオズアリは、コニシキソウの種子や果実をほとんど運搬しなかった (トビイロシワアリ : 40 時間の観察で種子 1 粒と果実 3 個 ; オオズアリ : 14 時間の観察で種子 7 粒)。秋期のアリの巣口におけるトビイロシワアリおよびオオズアリによるコニシキソウの種子と果実の運搬頻度を Table 2.2 に示した。巣に出入りするオオズアリのワーカーの数はトビイロシワアリよりも有意に多かった (Mann-Whitney U test, $P = 0.0001$)。2 種のアリの 1 時間あたりの巣に出入りするワーカー数の違いを考慮した上で、2 種のアリが種子を運搬する程度を明らかにするために、アリの種子運搬頻度を巣へ出入りするアリ 100 頭あたりの種子および果実の運搬数で表した。アリ 100 頭あたりの種子および果実の巣への搬入数は、2 種

のアリに違いはなかった。しかし、アリ 100 頭あたりの種子および果実の巣からの搬出数は、トビイロシワアリがオオズアリよりも有意に多かった (Mann-Whitney U test, $P = 0.0385$)。そのため、トビイロシワアリが巣へ搬入した種子の搬出率は、オオズアリよりも顕著に高かった (Mann-Whitney U test, $P = 0.0131$)。また、コニシキソウにとっての 2 種のアリによる種子運搬効率を評価するために、1 時間あたりのアリによる種子運搬数を算出した (Table 2.2)。1 時間あたりの種子の搬入数と搬出数は、アリの種による違いはなかった (Mann-Whitney U test, $P = 0.8419$)。

夏期および秋期のトビイロシワアリとオオズアリの巣への搬入物の構成を Fig. 2.2 に示した。トビイロシワアリの夏期の搬入物には、コニシキソウの種子はほとんどみられず、コニシキソウ以外のさまざまな植物の種子がもっとも多かった (約 50 %)。次いでアリの死体や枯れた植物片のような食物以外の物が多かった (約 40 %)。夏期の搬入物に昆虫が占める割合は低かった (約 10 %)。一方、秋期の搬入物ではコニシキソウの種子がもっとも多くの割合を占め (約 40 %)、コニシキソウ以外の植物が占める割合が低下していた (約 20 %)。

オオズアリの夏期の搬入物でも、コニシキソウの種子はほとんどみられなかった。コニシキソウ以外の植物の種子と昆虫がもっとも多く、それぞれが約 40 %を占めていた。秋期の搬入物では昆虫とコニシキソウ以外の植物の種子が占める割合は約 20 %まで減少し、コニシキソウの種子が占める割合は約 20 %まで増加した。

考 察

本章では、コニシキソウが 2 種類の種子散布様式を持つことを示した（自動種子散布とアリによる種子散布）。2 種類の種子散布様式をもつ植物は、これまでも多く報告されてきた（Beattie and Lyons 1975; Roberts and Heithaus 1986; Kaspari 1993; Levey and Byrne 1993; Ohkawara and Higashi 1994; Pizo and Oliveira 1999; Böhning-Gaese *et al.* 1999）。これらの研究では、ある季節に生産された種子が異なる方法で 2 度散布される 2 次散布で、1 度目の散布と 2 度目の散布の組み合わせにより 3 つのタイプがみついている：(1) 自動種子散布された種子がアリによって散布される（Beattie and Lyons 1975; Ohkawara and Higashi 1994）、(2) 鳥類や哺乳類のような果実食の脊椎動物によって果実が地面に落とされる、あるいは自然に落下し（重力散布）、落下した果実の中の種子がアリによって散布される（Roberts and Heithaus 1986; Pizo and Oliveira 1998; Böhning -Gaese *et al.* 1999; Passoss and Oliveira 2002）、(3) 果実食の脊椎動物が糞を排泄し、排泄物中の種子をアリが散布する（Kaspari 1993; Levey and Byrne 1993; Pizo and Oliveira 1998; Passos and Oliveira 2002）。

コニシキソウの 2 種類の種子散布様式は、上記の種子散布様式とは異なっていた。コニシキソウの 2 種類の種子散布様式は、それぞれ異なる季節でみられ、各季節には 1 種類の種子散布様式しか見られなかった。このような種子散布様式は、他の種類の植物では知られていない。多くの種類の植物では、種子の生産季節や種子の成熟季節は限定されており、種子散布期間は短い、

コニシキソウは最大3ヶ月以上の期間種子生産を続ける (Suzuki and Teranishi 2005)。コニシキソウの季節によって異なる種子散布様式は、この種子生産期間の長さによって説明できる。

コニシキソウでは栄養成長から繁殖成長への明確な切り替えはみられず、栄養成長と種子繁殖は7月下旬から11月初旬まで同時に進行する (Suzuki and Teranishi 2005; Suzuki and Ohnishi 2006)。夏期に生産された種子は休眠せずに発芽し、結果的に一年間に複数世代が重複する (西日本で最大3世代) (Suzuki and Teranishi 2005)。したがって、夏期に生産された種子が親個体の近くに落下し、散布されずに発芽すると、栄養成長を続ける親株と発芽した実生との間に、光や空間をめぐる激しい親子間競争が起きる可能性が高い。夏期に生産された種子の約半分が、自動種子散布によって親株の広がりよりも遠くまで散布された (Fig. 2.1)。したがって、夏期の自動種子散布は親子間競争の回避に効果があると思われる。6月に発芽した株の10月までの生存率は60%以上である (Suzuki and Teranishi 2005)。そこで、夏期の自動種子散布は実生の発育と生存に効果的であると思われる。

一方、秋期に生産された種子では、自動種子散布は見られなかった。コニシキソウは一年草であるため、親株は11月までに枯れ、秋期に生産された種子は翌年の6月以降に発芽する。そのため、秋期には親子間で競争は生じない。したがって、コニシキソウの自動種子散布は、夏期の親子間競争を回避するために進化してきた可能性が高い。

エライオソームのような附属物をもたないコニシキソウの種子は、秋期に種子を集める雑食性のアリによって散布された。アリによる種子散布では、

一般に 1 種のアリは複数種の植物の種子を運搬し、1 種の植物の種子は複数種のアリによって運搬される。このことは、アリによる種子散布が複数種の植物と複数種のアリの間の拡散共進化を通して発達してきたことを意味している (Beattie 1985)。しかし本研究では、50 ヶ所の調査地で 18 種のアリがコニシキソウに来訪したにもかかわらず、わずか 3 種のアリしか種子を運搬しなかった (Table 2.1)。24 時間の観察で 2 個の種子しか運搬しなかったオオハリアリを除くと、主な種子散布者はトビイロシワアリとオオズアリだけであった。日本で唯一の典型的な収穫アリであるクロナガアリはコニシキソウの株上に来訪したが、種子を運搬することはなかった。これらの結果は、コニシキソウのアリによる種子散布が、収穫アリや種子を集める雑食性のアリによる典型的なアリによる種子散布とは異なることを示している。コニシキソウとアリの関係がどのようにして生じたのかを明らかにする上でも、なぜトビイロシワアリとオオズアリ以外の種類のアリがコニシキソウの種子を運搬しないのか、今後、解明する必要がある。

アリによって運搬された種子の運命は、アリによる種子運搬の意義を考える上で非常に重要であるが、それに関しては第 3 章で述べる。アリの種子運搬行動だけでは厳密な意味でアリによる種子散布の効果を明らかにできなかったことになるが、アリによる種子運搬がコニシキソウの種子散布に貢献している可能性が高いことが示唆された。

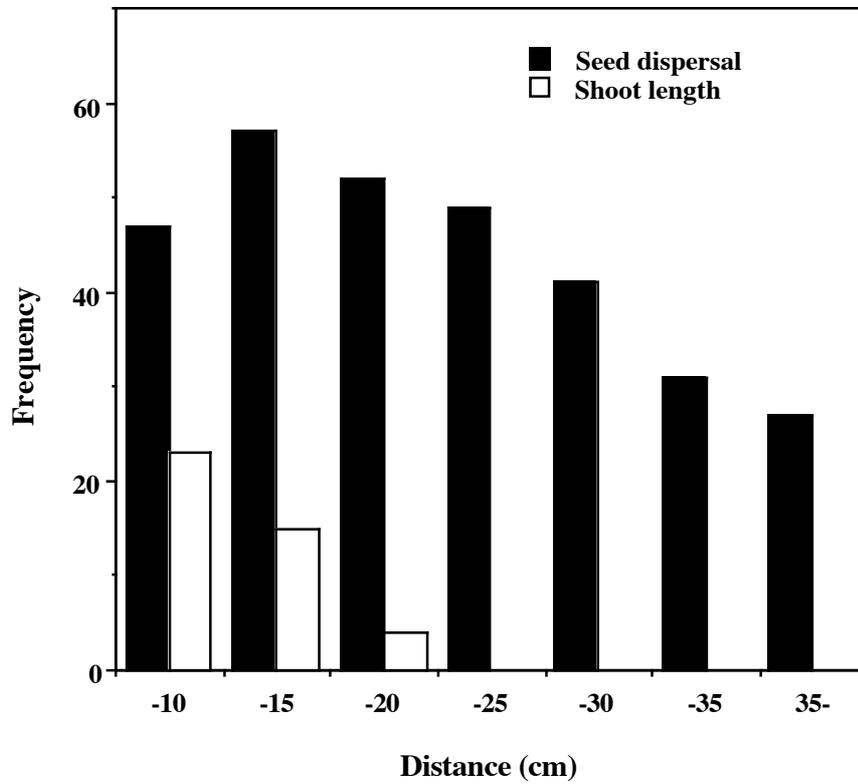


Fig. 2.1 Frequency distributions of the distance of seed dispersal by autochory (black bar) and of the primary shoot length (white bar) in the reproductive plants of *C. maculata*.

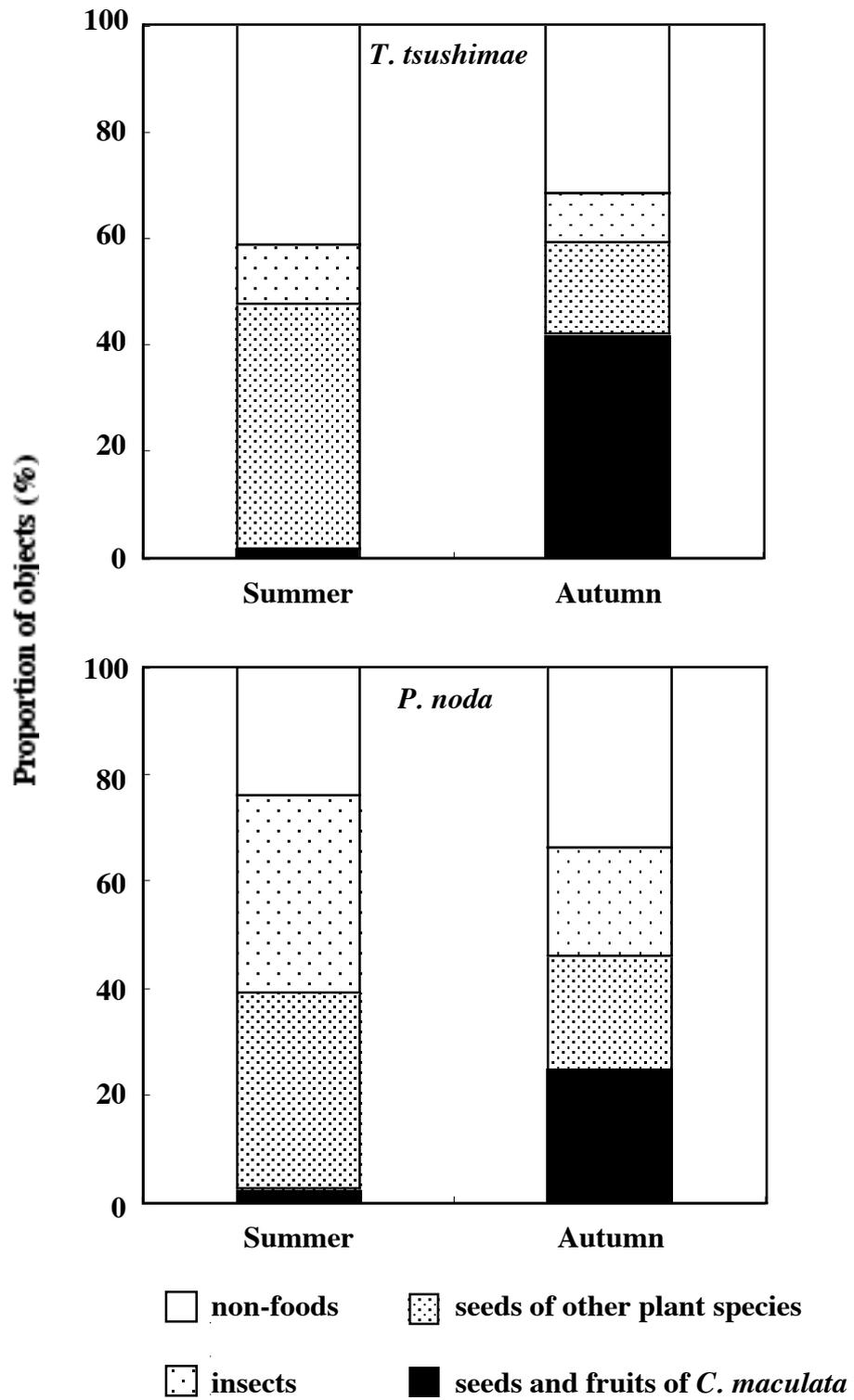


Fig. 2.2 Composition of objects carried into the nest per hour by *T. tsushimae* and *P. noda* in the summer and the autumn.

Table 2.1 Ants species compositions that visited on the plants of *C. maculata* and that carried the seeds and fruits of *C. maculata* in the field.

Ant species	No. of sites ants appeared (%)	No. of sites ants carried		
		seeds (%)	fruits (%)	total (%)
Dolichoderinae				
<i>Ochetellus itoi</i> Forel	4(8.00)	0(0.00)	0(0.00)	0(0.00)
Formicunae				
<i>Camponotus (Myrmamblys) vitiosus</i> Fr. Smith	1(2.00)	0(0.00)	0(0.00)	0(0.00)
<i>Formica (Seviformica) japonica</i> Motschulsky	16(32.00)	0(0.00)	0(0.00)	0(0.00)
<i>Lasius japonicus</i> Santschi	3(6.00)	0(0.00)	0(0.00)	0(0.00)
<i>Paratrechina sakurae</i> Ito	8(16.00)	0(0.00)	0(0.00)	0(0.00)
Myrmicinae				
<i>Aphaenogaster sp.</i>	2(4.00)	0(0.00)	0(0.00)	0(0.00)
<i>Cardiocondyla kagutsuchi</i> Terayama	18(36.00)	0(0.00)	0(0.00)	0(0.00)
<i>Leptothorax congruus</i> Fr. Smith	2(4.00)	0(0.00)	0(0.00)	0(0.00)
<i>Messor aciculatus</i> Fr. Smith	1(2.00)	0(0.00)	0(0.00)	0(0.00)
<i>Monomorium chinense</i> Santschi	22(44.00)	0(0.00)	0(0.00)	0(0.00)
<i>Monomorium intrudens</i> Fr. Smith	1(2.00)	0(0.00)	0(0.00)	0(0.00)
<i>Monomorium pharaonis</i> Linnaeus	2(4.00)	0(0.00)	0(0.00)	0(0.00)
<i>Pheidole noda</i>	27(54.00)	8(29.63)	1(3.70)	9(33.33)
<i>Pristomyrmex punctatus</i> Fr. Smith	7(14.00)	0(0.00)	0(0.00)	0(0.00)
<i>Solenopsis japonica</i> Wheeler	1(2.00)	0(0.00)	0(0.00)	0(0.00)
<i>Tetramorium tsushimae</i> Linnaeus	33(66.00)	15(45.46)	4(12.12)	17(51.52)
<i>Vollenhovia sp. 6</i>	1(2.00)	0(0.00)	0(0.00)	0(0.00)
Ponerinae				
<i>Pachyconyla chinensis</i> Emery	16(32.00)	1(6.25)	1(6.25)	2(12.50)
Total : 18 spp.	50	21(42.00)	6(12.00)	25(50.00)

Table 2.2 Frequencies of carrying the seeds or fruits of *C. maculata* by two ants species *T. tsushimae* and *P. noda* at the entrance of their nests in the autumn. B / A means the ratio of the total number of seeds carried out of the nest to that of seeds carried into the nest (mean \pm SE).

	<i>T. tsushimae</i>		<i>P. noda</i>		<i>P</i> *
Observation time (hr)	72		26		
Number of ants entered / hr	237.028	\pm 32.969	511.269	\pm 75.243	< 0.0001
Number of seeds carried into / 100 ants	8.982	\pm 3.078	1.167	\pm 0.206	0.1535
Number of fruits carried into / 100 ants	0.242	\pm 0.058	0.065	\pm 0.023	0.2365
Total number of seeds** carried into / 100 ants (A)	9.707	\pm 3.079	1.363	\pm 0.229	0.1237
Total number of seeds** carried into / hr	11.583	\pm 2.193	6.192	\pm 1.168	0.8419
Number of ants left / hr	241.347	\pm 32.678	517.000	\pm 71.661	0.0001
Number of seeds carried out of / 100 ants	1.534	\pm 0.338	0.184	\pm 0.050	0.0534
Number of fruits carried out of / 100 ants	0.171	\pm 0.058	0.036	\pm 0.017	0.7874
Total number of seeds** carried out of / 100 ants (B)	2.046	\pm 0.440	0.291	\pm 0.102	0.0385
Total number of seeds** carried out of / hr	5.792	\pm 1.273	1.577	\pm 0.538	0.1512
B / A	0.650	\pm 0.117	0.182	\pm 0.048	0.0131

* Mann-whitney *U*- test

** (Number of seeds) + (Number of fruits) x 3

第3章 アリによる種子運搬行動

緒言

食べ残し型の種子散布では、散布者は同時に種子捕食者でもあるため、植物は食害によって種子の損失を伴う。したがって、散布者の行動が散布効率や植物の繁殖成功に大きく影響する。

一般にアリによる食べ残し型の種子散布では、アリによって運搬された種子の大部分 (*Messor* 属や *Pheidole* 属では 70 %以上) (Retana *et al.* 2004, Levey and Byrne 1993) は消費される。そのため、種子にエライオソームなどを付けている周食型の種子散布に比べて散布効率は低いと考えられている。これまでの食べ残し型種子散布に関する研究の多くでは、アリの巣に搬入された種子はすべて食害されると仮定し、種子の持ち去り率や種子を運搬しているアリが巣に到達するまでの間の紛失頻度から種子散布効率を評価してきた (Ashton 1979, Crist and MacMahon 1992, Detrain and Tasse 2000, Beattie and Hughes 2002, Retana *et al.* 2004)。しかし、実際に巣へ搬入された種子の食害率や巣からの種子搬出率を調べなければ、散布効率の正確な評価はできない。

アリによる種子散布では、複数の植物体から 1 つの巣へ種子が運ばれるため、アリが種子を運搬することで巣の周辺に種子が集中して、負の影響がでてしまうことが予測される (Smallwood and Culver 1979, Gorb and Gorb 1999a)。この問題は、アリが巣の場所を頻繁に変えることで回避されていると考えられている (Higashi *et al.* 1989)。しかし、巣の場所を変える頻度は

アリの種によってさまざまである。また、植物が種子を生産する期間は限られており、アリが短期間に巣の場所を頻繁に変えることは考えにくい。野外では、ワーカーが食物を巣まで運搬する途中で運搬を放棄したり、偶発的に落としたりする場合がある。また、運搬中の食物を巣までの中継地点に置き、後にその個体や別の個体が運ぶことがあるが、そのまま忘れ去られて取り残される場合もある。このような場合、運搬中に放棄（紛失）された種子は結果的に無傷で散布されたことになる（Gorb and Gorb 1999b）。したがって、種子運搬中の紛失の頻度が高ければ、アリの巣への種子の集中が軽減される可能性は高い。

種子散布の意義を解明するためには、上述のような種子を採取した後のアリの行動や、それに伴う種子の運命を明らかにする必要がある。そこで第 3 章では、野外調査および室内実験によってコニシキソウの種子を運搬するトビロシワアリとオオズアリの種子運搬や種子捕食などの行動特性を解析し、コニシキソウの種子散布における 2 種のアリの散布効率を比較した。

材料および方法

種子の収集

実験に使用するコニシキソウの種子を収集するために、野外に生育する繁殖開始直後のコニシキソウ 10 数株を 1 株ずつポットに移植した。カメムシ類による種子の吸汁食害を防ぐために、野外に設置したケージ内、または十分光量のある室内でこれらの株を栽培し、種子を採取した。

アリによる種子の食害

トビイロシワアリおよびオオズアリの巣へ搬入されたコニシキソウの種子の食害率を調査するために、以下のような室内実験を行った。2004年から2008年に佐賀大学の本庄キャンパスで採集したトビイロシワアリおよびオオズアリのコロニーを室内で飼育し(25°C, 24L0D)、実験に用いた。17.5 x 8.5 x 5 cmのプラスチックケースに、湿度を保持するために4 cmの高さまで石膏を敷き、上部および側面を赤いセロファンで覆い人工の巣(以後ケース巣と呼ぶ)とし、トビイロシワアリ(ワーカー500頭、女王1頭、卵・幼虫・蛹の合計100頭)あるいはオオズアリ(マイナーワーカー500頭、メジャーワーカー5頭、女王1頭、卵・幼虫・蛹の合計100頭)をケース巣内に入れ営巣させた。直径8 cm、高さ4.5 cmのプラスチックカップに1.5 cmの深さまで石膏を敷きアリーナとし、内径7 mm、長さ7 cmのチューブでケース巣と接続した(Fig. 3.1)。

4日間絶食させた後に、秋期に生産されたコニシキソウの種子100粒をアリーナの中央に置き、12時間後にアリーナ上に残っていた種子を回収した。種子の提示から最初の90分間は連続観察を行い、アリによる種子の持ち去り頻度を10分間隔で調べた。さらに種子の提示から24、48、72時間後にアリーナへ搬出された種子を回収した。72時間後にケース巣を開き、巣内に残されていた種子の数とその食害の有無を調べた(トビイロシワアリ $n=9$ 、オオズアリ $n=8$)。

提示した種子数と、12時間後にアリーナ上に残っていた種子数の差を搬入種子数とした。ケース巣におけるトビイロシワアリおよびオオズアリの種

子搬入率、種子搬出率、巢内種子食害率、搬出種子食害率および合計種子食害率は下記の式を用いて求めた。

$$\text{種子搬入率} = \frac{\text{搬入種子数}}{\text{提示種子数}}$$

$$\text{種子搬出率} = \frac{\text{搬出種子数}}{\text{搬入種子数}}$$

$$\text{巢内種子食害率} = 1 - \frac{\text{巢内に残った無傷種子数} + \text{搬出種子数}}{\text{搬入種子数}}$$

$$\text{搬出種子食害率} = 1 - \frac{\text{搬出無傷種子数}}{\text{搬出種子数}}$$

$$\text{合計種子食害率} = 1 - \frac{\text{72時間後の無傷種子数}}{\text{搬入種子数}}$$

アリの巢内におけるコニシキソウ種子の分布

アリの巢に持ち込まれた種子が巢内の食物の貯蔵場所に置かれた場合、アリはコニシキソウの種子を食料とみなしている可能性が高いと思われる。そ

こで、アリの巣内のコニシキソウの種子の分布を室内実験で調べた。55 x 45 x 3 cm の石膏板に 0.5 x 26 x 0.5 cm の溝を水平方向に 2 cm 間隔で 18 本、0.5 x 45 x 0.5 cm の溝を垂直方向に 1 本掘り、55 x 45 x 0.4 cm のアクリル板を張って外から観察できる人工的な巣（以後石膏巣と呼ぶ）を作った。アクリル板には赤いセロファンを貼り、25℃、24L0D の条件下でケース巣の実験と同じコロニー構成でトビイロシワアリあるいはオオズアリに営巣させた。直径 8 cm、高さ 4.5 cm のプラスチックカップに 1.5 cm の深さまで石膏を敷きアリーナとした。アリーナは石膏巣の真上に、内径 0.7 cm、長さ 3 cm のチューブで垂直に接続した (Fig. 3.2)。

アリの 2 日間絶食させた後に、食物として牛肉の粉末 0.1 mg、クルミの粉末 0.1 mg およびアワの種子 20 粒をアリーナに置き、巣内に持ち込ませた。24 時間後にアリーナ上の食物を回収し、巣内における食物の貯蔵場所を調べた。さらに 2 日間絶食させた後、コニシキソウの種子 100 粒をアリーナの中央に置き、90 分間の種子の搬入数を 5 分間隔で調べた。コニシキソウの種子を与えてから 1.5、12、24、48、72 時間後の石膏巣内の種子および食物の分布、アリーナ上に搬出されたコニシキソウの種子数を調べた。72 時間後に石膏巣を開き、種子の数および種子の食害の有無を調べた。実験は、トビイロシワアリおよびオオズアリで、それぞれ秋期に生産された種子を用いて 6 回行った。

運搬中の種子紛失

アリが種子運搬中に種子を紛失（運搬を放棄）する頻度を測定するために、

2007年と2008年の10月から11月に佐賀市の森林公園および神野公園で調査を行った。調査地に営巣するトビイロシワアリまたはオオズアリの1つの巣口から15、30、50、100および150 cmの位置にそれぞれ20粒以上の種子を入れた直径9 cmのシャーレを置き、種子を運搬するアリを追跡して、ワーカーが運搬中に種子を紛失する頻度と種子の紛失場所を調べた。

アリの種子運搬によるコニシキソウの分布拡大

アリの種子運搬行動がコニシキソウの空間分布におよぼす影響を評価するために、3種類の実験区（トビイロシワアリ区、オオズアリ区、アリ不在区）を設定して調査を行った。270 x 200 x 60 cmの簡易プールに高さ40 cmまで植物の種子が混入していない山土を入れ、260 x 200 cmのコドラートを設置した。コドラートは縦横10 cm間隔で540の区画に分けた。トビイロシワアリ区とオオズアリ区には、2007年の9月にアリのコロニー（女王40頭、ワーカー5000頭）をFig. 3.3の位置に営巣させ、10月1日にアリの巣口とゴミ捨て場の位置を調べた。10月1日から3日おきに100粒ずつ、10月30日まで10回、合計1000粒のコニシキソウの種子をコドラートの中央に置いた。その後、2008年の6月10日から10日おきに9月9日までコドラート内に発芽してきた実生の分布を調査した。また、出現してきた実生を個体識別し、開花までの生存期間を調査した。開花した個体はすぐに種子生産を開始し、コドラート中に新たな種子を散布してしまうため、開花した個体を繁殖成功とみなし調査を打ち切った。

コドラート内の実生の分布集中度は、 m^*/m 指数（Lloyd 1967）を用いて

解析した。 m は平均密度、 m^* は平均こみ合い度（平均他個体数）で、以下の式で表される。

$$m^* = \frac{\sum_{i=1}^n x_i (x_i - 1)}{\sum_{i=1}^n x_i}$$

式中の x_i は区画 i の実生数、 n は区画数である。 m^* / m の値が 1 以上の場合集中分布、1 の場合ランダム分布、0 の場合一様分布を表す。

結果

アリによる種子の食害

実験開始から 90 分後まで 10 分ごとに調べたアリーナ上に残っていた種子数を Fig. 3.4 に示した。ケース巣における種子持ち去り速度は、トビイロシワアリで 1 分間あたり 0.708 ± 0.113 個 (mean \pm SE)、オオズアリで 0.935 ± 0.116 個で、両者の間に違いはなかった (Mann Whitney U -test, $P = 0.0832$)。

トビイロシワアリおよびオオズアリの種子搬入率、種子搬出率、巣内種子食害率、搬出種子食害率および合計種子食害率を Table 3.1 に示した。

アリによる巣への種子搬入率は、両種とも 90 %以上であった。しかし、搬入した種子を搬出する行動がみられ、オオズアリの種子搬出率は 15.8% であったが、トビイロシワアリの種子搬出率はオオズアリより顕著に高く、61.1 %に達した。トビイロシワアリの種子食害率は、巣に残っていた種子で 42.4 %、搬出された種子で 16.2 %、全体で 25.5%であったが、オオズアリの

種子食害率はトビイロシワアリより顕著に高く、巣に残っていた種子で 97.1 %、搬出された種子で 48.6 %、全体で 84.8%であった。

アリの巣内におけるコニシキソウ種子の分布

アリが種子を石膏巣に搬入した後に、食物が置かれている場所（食物貯蔵場所）に種子を置いた割合の経時変化を Fig. 3.5 に示した。トビイロシワアリでは、約 25 %が食物と同じ場所に置かれ、その割合の経時変化はみられなかった(one-way repeated-measures ANOVA, $P > 0.05$)。オオズアリでは、約 50 %の種子が食物と同じ場所に置かれ、その割合の経時変化はみられなかった (one-way repeated-measures ANOVA, $P > 0.05$)。

運搬中の種子紛失

1つの巣口から 15 cm から 150 cm の距離に種子を置いたが、別の巣口に種子を運搬したアリが多少みられ、種子から巣口までの距離は設定した距離と異なる場合がみられた。そこで、種子から巣口までの距離を ≤ 15 cm から ≥ 150 cm まで 6 カテゴリーに分けた (Table 3.2)。コニシキソウの種子を運搬するトビイロシワアリのワーカーを合計 82 個体追跡し、11 個体が運搬中の種子を紛失した。オオズアリではマイナーワーカーを合計 58 個体追跡し、13 個体が運搬中の種子を紛失した。したがって、オオズアリの種子紛失率 (22.4 %) の方がトビイロシワアリの種子紛失率 (13.4 %) よりも高かったが、統計的に有意差はみられなかった (Fisher's exact probability test, $P = 0.1789$)。どちらのアリも、巣から種子までの距離が長いほど紛失頻度が高

くなる傾向がみられた (Table 3.2)。トビイロシワアリが種子を紛失した場所は、すべて種子があった場所から巣へ向かう方向だった (11 / 11) が、オオズアリが種子を紛失した場所は、種子があった場所から巣へ向かう方向で 69.2 % (9 / 13)、巣とは反対の方向で 30.8 % (4 / 13) だった。

アリの種子運搬によるコニシキソウの分布拡大

実生は 6 月初旬から出現し、トビイロシワアリ区では合計 19 個体、オオズアリ区では合計 31 個体、アリ不在区では合計 12 個体の実生が出現した (Fig. 3.6)。発芽した実生の生存期間は 10 日から 60 日以上で、実験区間で有意差はみられなかった (Log-rank test, $\chi^2 = 0.069$, $df = 2$, $P = 0.0966$)。各実験区の分布集中度は、トビイロシワアリ区で $m^*/m = 10.594$ 、オオズアリ区で $m^*/m = 3.247$ 、アリ不在区で $m^*/m = 5.5981$ だった。

各実験区における種子を置いた地点からの距離別平均実生数、アリの巣口からの距離別平均実生数、アリのゴミ捨て場からの距離別平均実生数および実生の空間分布パターンをそれぞれ Fig. 3.7, 3.8, 3.9 および 3.10 に示した。アリ不在区では、アリによる種子運搬がなかったため、種子を置いた中央付近に実生が多くみられた。トビイロシワアリ区では、ワーカーによって種子が運搬され、アリの巣口周辺で多くの実生がみられた。一方、オオズアリ区では巣口周辺よりも、種子を置いた地点から巣までの方向とは反対方向で多くの実生が出現した。また、どちらのアリでも実生の出現頻度は、ゴミ捨て場からの距離と関係なかった。

考 察

アリによる種子の食害

オオズアリは、搬入した種子を搬出することはほとんどなく、種子を提示してから 72 時間後の巣には無傷の種子がほとんど残っていなかった (Table 3.1)。食べ残し型の種子散布において、巣に持ち込まれた種子の食害率を調べた研究は非常に少ない。Picó and Rerana (2000) は典型的な収穫アリである *Messor* 属のアリがニワナズナ *Lobularia maritima* の株上の種子の 80~99 %、株から落下した種子の 40~95 % を持ち去ることを報告している。また、Retana *et al.* (2004) は *Messor bouvieri* によって持ち去られたニワナズナの種子の 75 % がアリに捕食され、約 16 % が運搬中に落とされ、0.9 % がゴミ捨て場に捨てられたことを報告している。Levey and Byrne (1993) は、オオズアリと同じ *Pheidole* 属のアリがノボタン科の *Miconia nervosa* と *Miconia centrodesma* の種子を巣内に搬入し、その約 70 % を食害することを報告している。これらの研究でみられた食害率と本研究のオオズアリの食害率が似ていたことから、コニシキソウの種子散布においてオオズアリは典型的な食べ残し型種子散布者であると思われる。

一方、トビイロシワアリでは種子の搬出率が高く、食害率が低かった (Table 3.1)。上述の *Messor* 属 (Retana *et al.* 2004)、*Pheidole* 属 (Levey and Byrne 1993) および本研究のオオズアリによる食害率 (80 %) に比べて、トビイロシワアリによる食害率は顕著に低く (30 % 以下)、トビイロシワアリは食べ残し型の種子散布では例外的に効率のよい種子散布者である可能性が示唆された。

トビイロシワアリが食物としてあまり利用しないコニシキソウの種子を巣へ運搬する理由については第5章で検討する。

巣内における種子の運命

トビイロシワアリでは、内役ワーカーによって巣内で運搬された種子の約70%は、他の食物の貯蔵場所とは別の場所に貯蔵されたため (Fig. 3.5)、コニシキソウの種子を食物とみなしていない可能性がある。したがって、トビイロシワアリの巣内に残った種子は埋土種子となる可能性がある。

オオズアリでは、内役ワーカーによって巣内で運搬された種子の約50%は、他の食物の貯蔵場所と同じ場所に貯蔵されたため (Fig. 3.5)、コニシキソウの種子を食物とみなしている可能性が高い。

種子運搬中の紛失

巣から種子までの距離が長いほどアリの種子紛失頻度は高くなる傾向がみられた (Table 3.2)。アリが種子を紛失する原因は、くわえていた種子と一緒にアリが風に飛ばされたり、他個体との遭遇時に接触して落としたりなど偶発的な攪乱によるものであったため、運搬距離が長ければそのような状況に遭遇する確率も高くなり、種子の紛失頻度も高くなると考えられる。したがって、運搬する距離（種子からアリの巣までの距離）が長いほど、種子運搬中の紛失によって種子散布に貢献する確率は高くなると考えられる。しかし、アリの採餌範囲は限られているため、種子からアリの巣までの距離が遠すぎると種子が運搬される確率は低くなる。そのため、種子運搬中の種子紛

失による種子散布への貢献度は、巣から種子までの距離が近い場合や遠い場合に低く、中間的な距離の場合に高くなると思われる。

運搬中の種子の紛失率には、運搬する種子のサイズ、種子を運搬するワーカーのサイズが影響しており、小さなアリほど大きな種子を紛失しやすい (Gorb and Gorb 1999b)。オオズアリのマイナーワーカー (約 3 mm) とトビイロシワアリのワーカー (約 2 mm) には体長に大きな違いはない。しかし、全体的にオオズアリはトビイロシワアリよりもコニシキソウの種子紛失率が高く (Table 3.2)、巣と反対方向でも紛失がみられたため、運搬中の紛失によりトビイロシワアリより広い範囲に種子を散布する可能性が考えられる。

典型的な収獲アリである *Messor* 属のアリによる種子運搬では、アリが動員をかける場合がある。そのため、巣から種子のパッチまでアリ道ができ、アリ道上で紛失された種子は他個体によって再運搬される確率が非常に高い (Detrain and Tasse 2000)。しかし、コニシキソウのようなエライオソームを付けない種子を、トビイロシワアリやオオズアリのような雑食性のアリが運搬する場合には動員がかからないため、一度紛失された種子が再び発見される可能性は低く、運搬中の紛失が散布に貢献する可能性は非常に高いと思われる。

アリの種子運搬によるコニシキソウの分布拡大

トビイロシワアリ区では、出現した実生はアリの巣口周辺に集中しており (Fig. 3.8, 3.10)、実生の分布集中度は最も高かった。これは、トビイロシワアリでは種子運搬中の紛失率が低く、健全種子の巣からの搬出率が高いこと

によると思われる。

オオズアリ区では、出現した実生は広範囲に分布し (Fig. 3.10)、実生の分布集中度は低かった。これは、オオズアリでは運搬中の種子紛失率が高く、種子を置いた地点から巣口までの方向とは反対方向でも種子を紛失したことによると思われる。

アリ不在区では、種子の移動はほとんどなく、実生は種子を置いた地点に集中していた (Fig. 3.7, 3.10)。したがって、トビイロシワアリとオオズアリでは種子散布への貢献の仕方は異なるが、これら 2 種のアリによる種子運搬は、コニシキソウが次世代の分布範囲を拡大し、さまざまな環境に子孫を残すことを可能にし、適応的利益をもたらしていると考えられる。

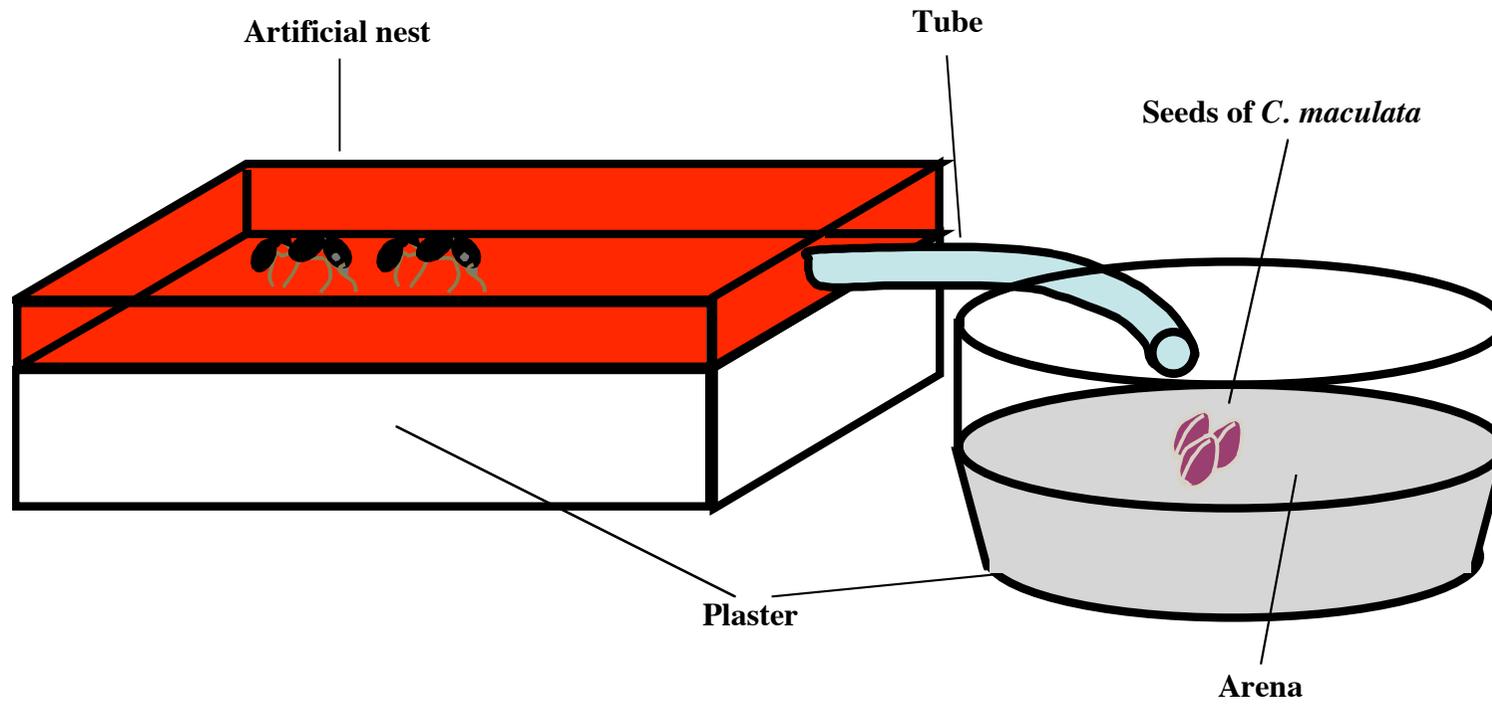


Fig. 3.1 Illustration of the experimental apparatus. One hundred seeds of *C. maculata* were put on the center of the arena. The entrance of the ant's nest was set on the side of the arena, giving a chance for ants to visit the seeds freely.

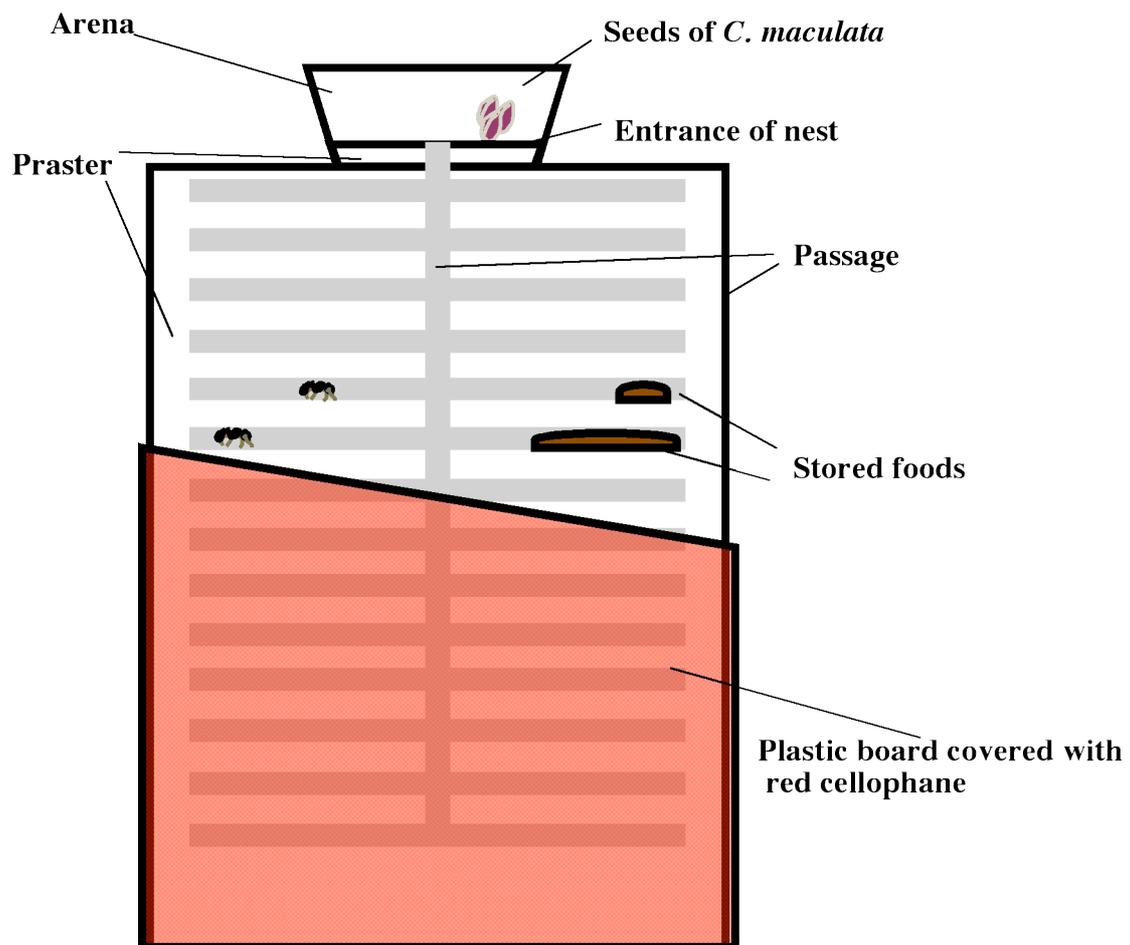


Fig. 3.2 Illustration of the experimental apparatus. After ants have stored the food resources in the nest, one hundred seeds of *C. maculata* were put on the arena. The entrance of the ant's nest was set on the bottom of the arena, giving a chance for ants to visit the seeds freely.

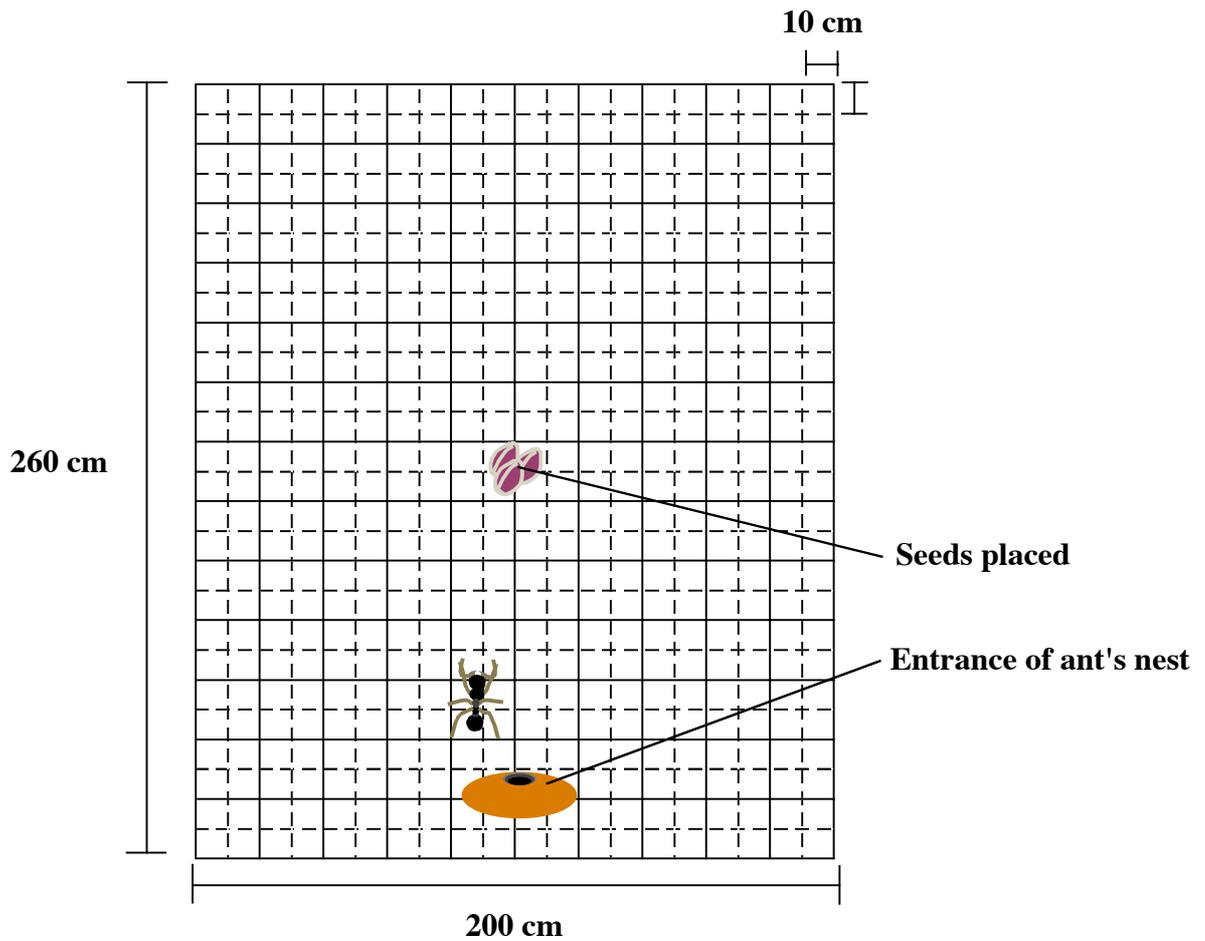


Fig. 3.3 Illustration of the experimental apparatus. After ants have nested in the apparatus, one hundred seeds of *C. maculata* were placed on the center of the apparatus, and this was repeated 10 times at the interval of 3 days.

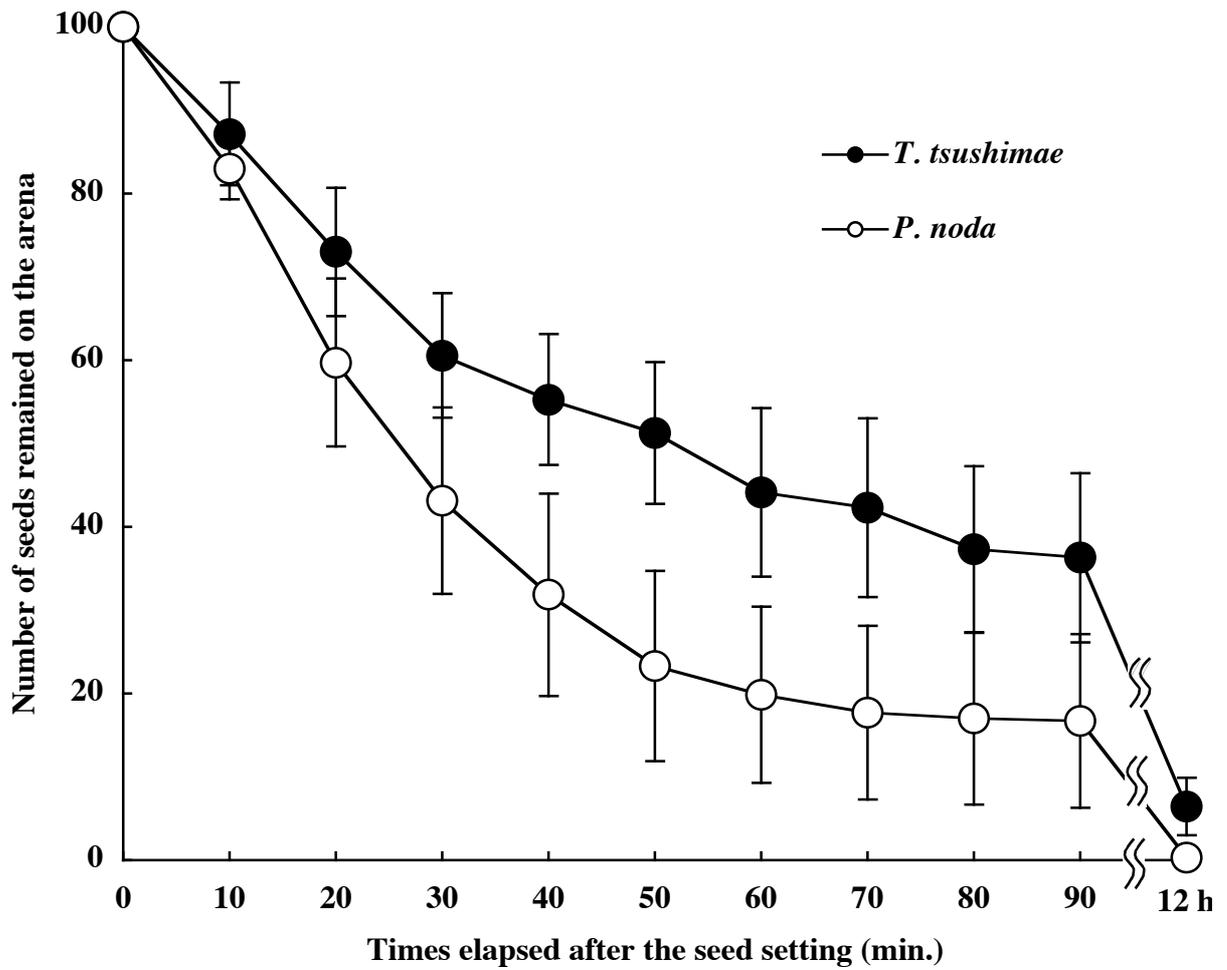


Fig. 3.4 The number of seeds remained on the arena during 12 hours after the seed setting on the arena in the experiment of artificial nest. Error bars show SE.

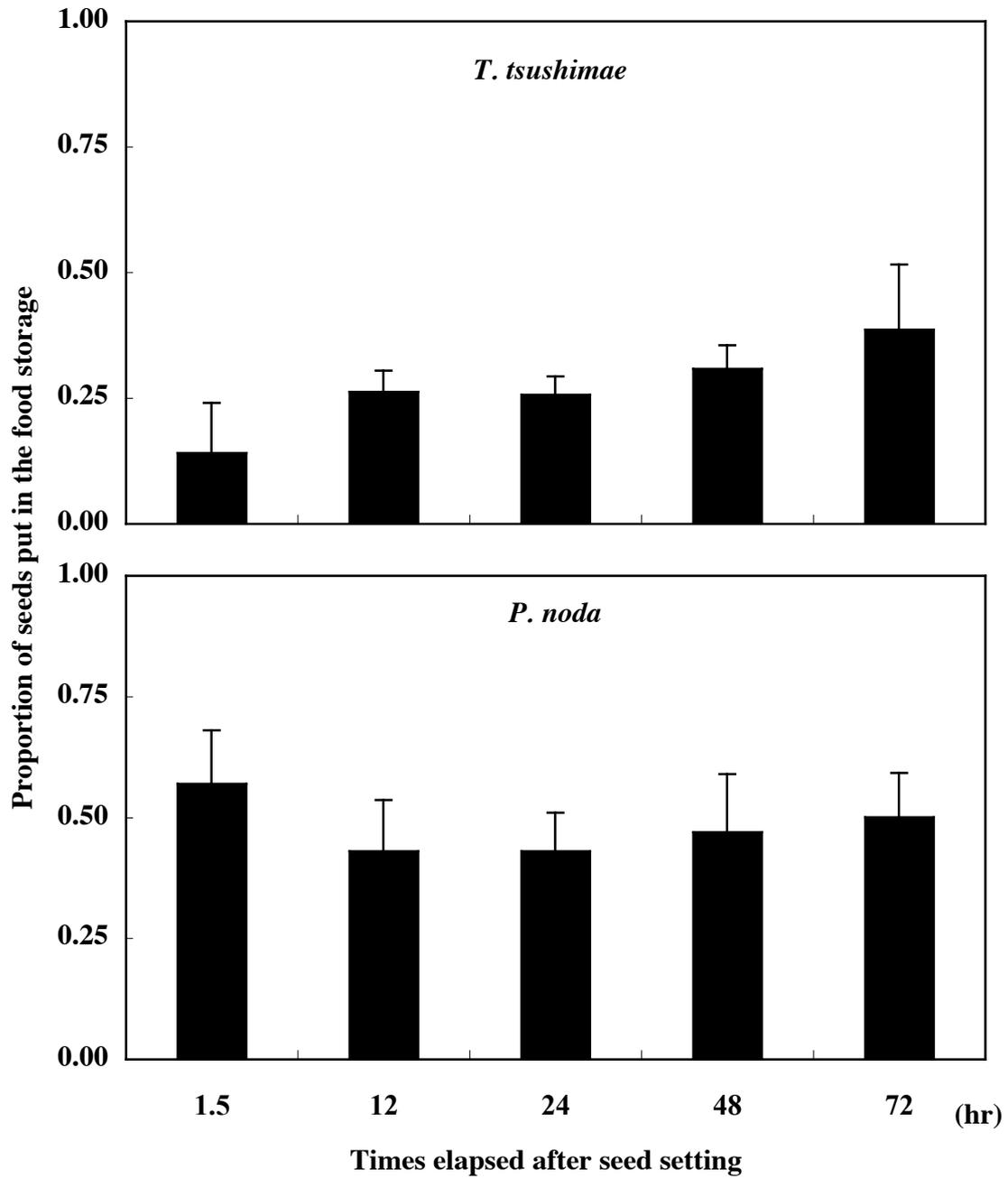


Fig. 3.5 The proportion of seeds put in the food storage during 72 hours after seed setting on the arena in the experiment of artificial nest. Error bars show SE.

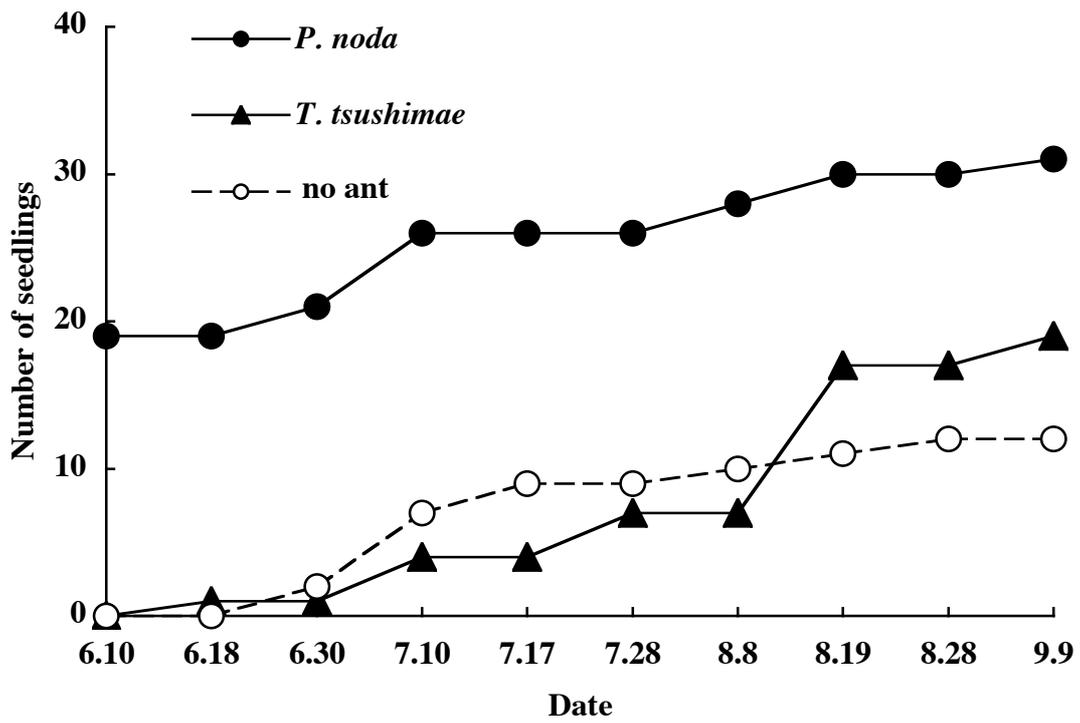


Fig. 3.6 Cumulative number of seedlings appeared in the experimental apparatus.

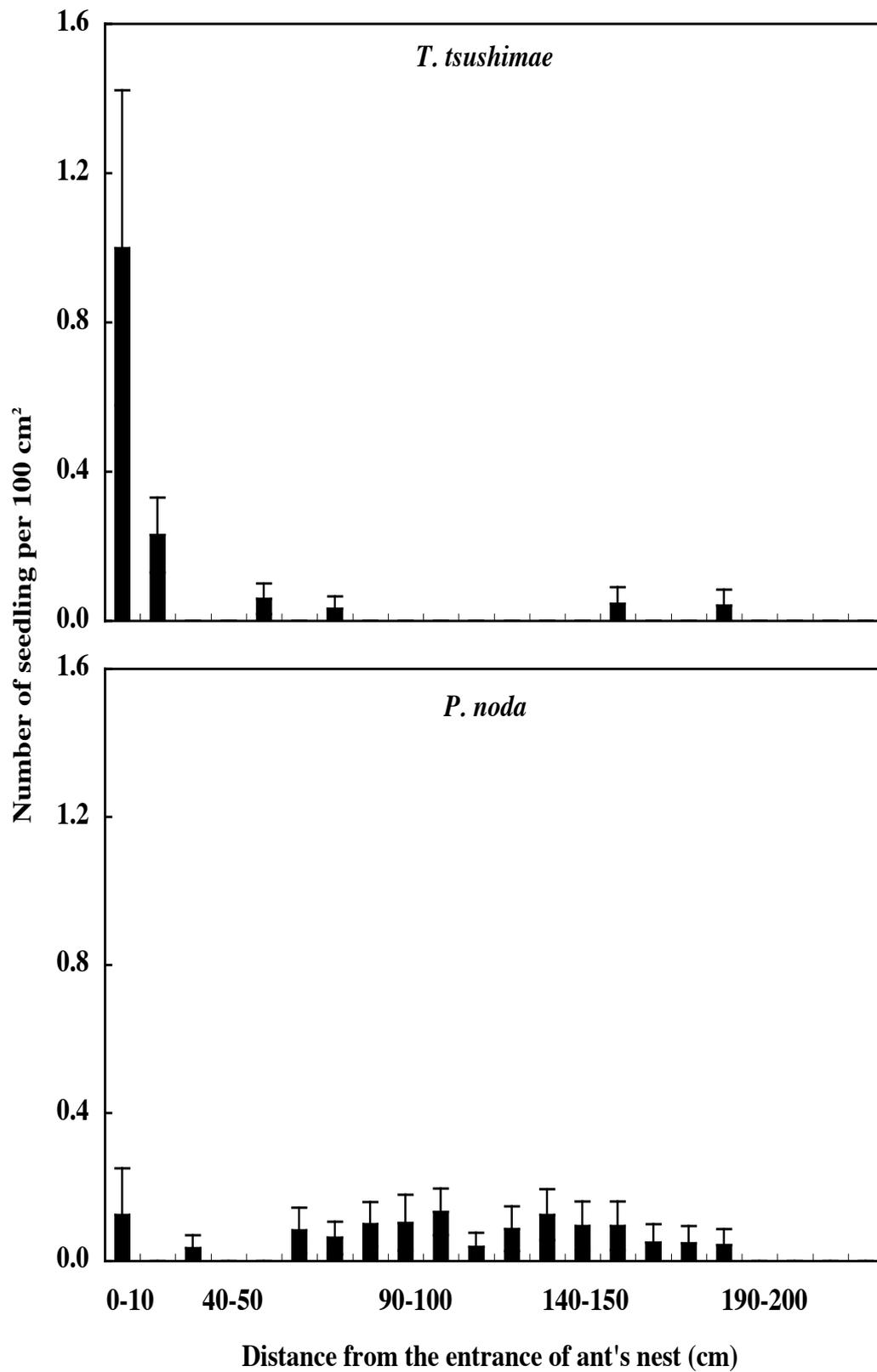


Fig. 3.8 The number of seedlings per 100 cm² in each distances from the entrance of ant's nest. Error bars show SE.

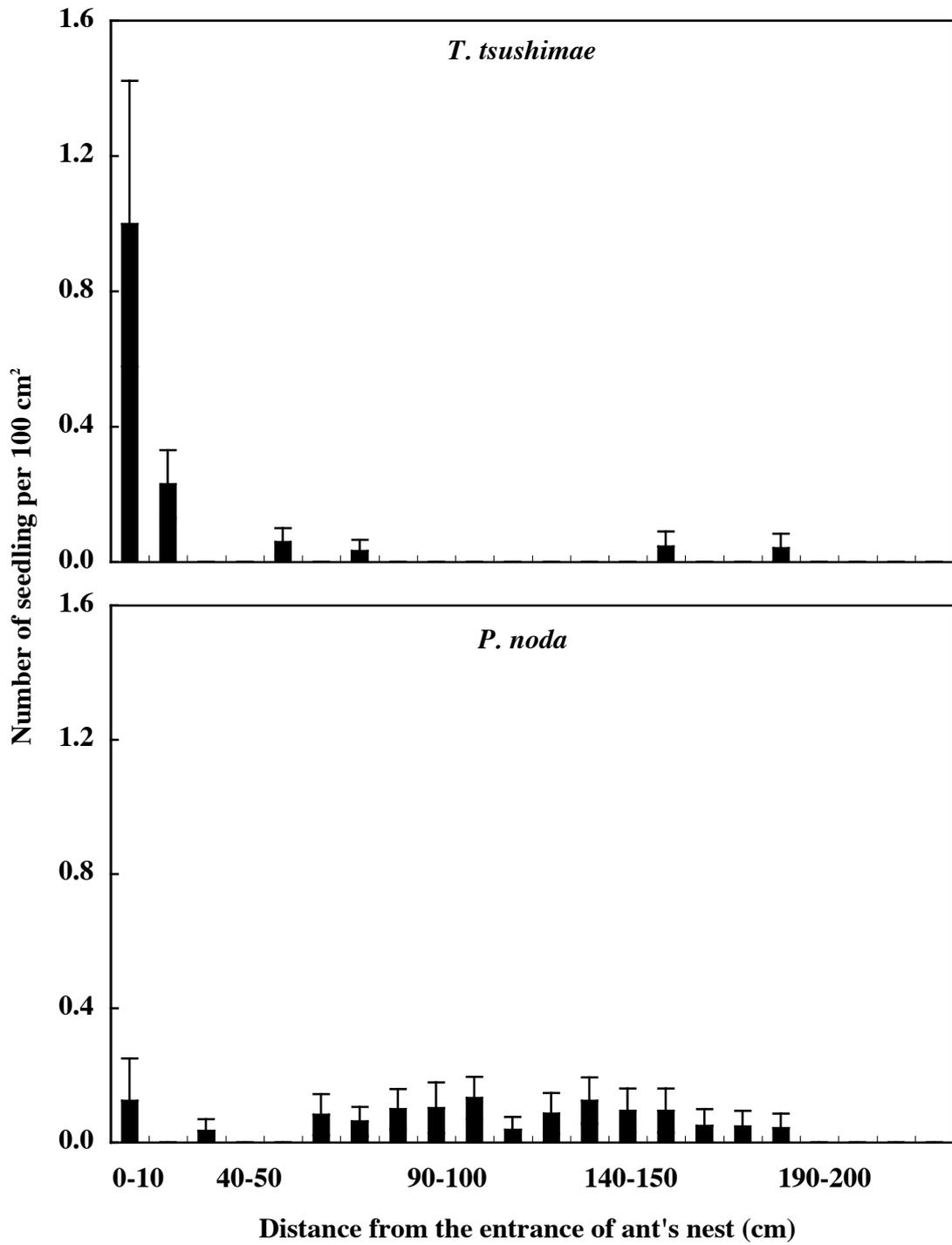


Fig. 3.8 The number of seedlings per 100 cm² in each distances from the entrance of ant's nest. Error bars show SE.

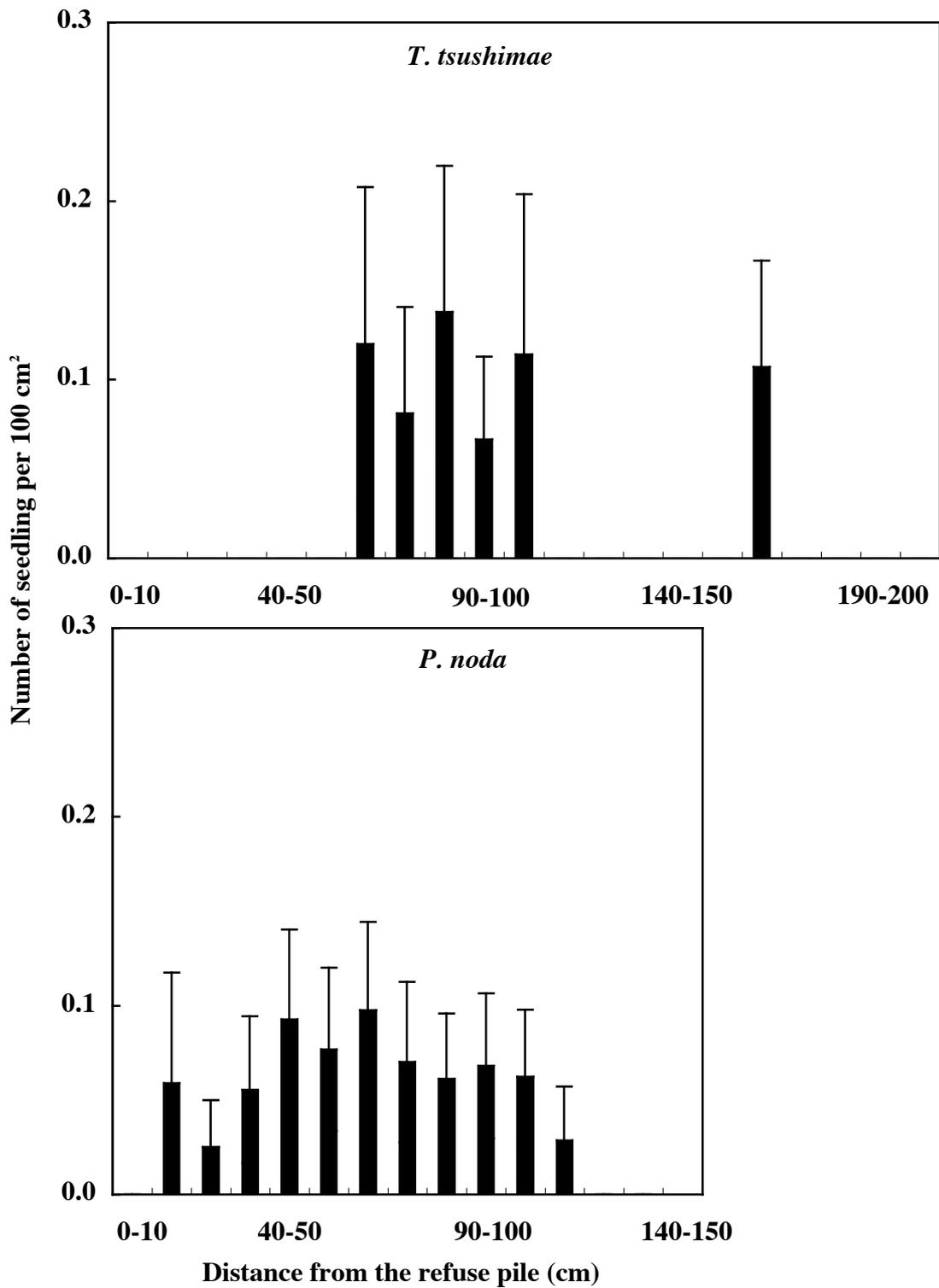


Fig. 3.9 The number of seedlings per 100 cm² in each distances from the refuse pile of ants. Error bars show SE.

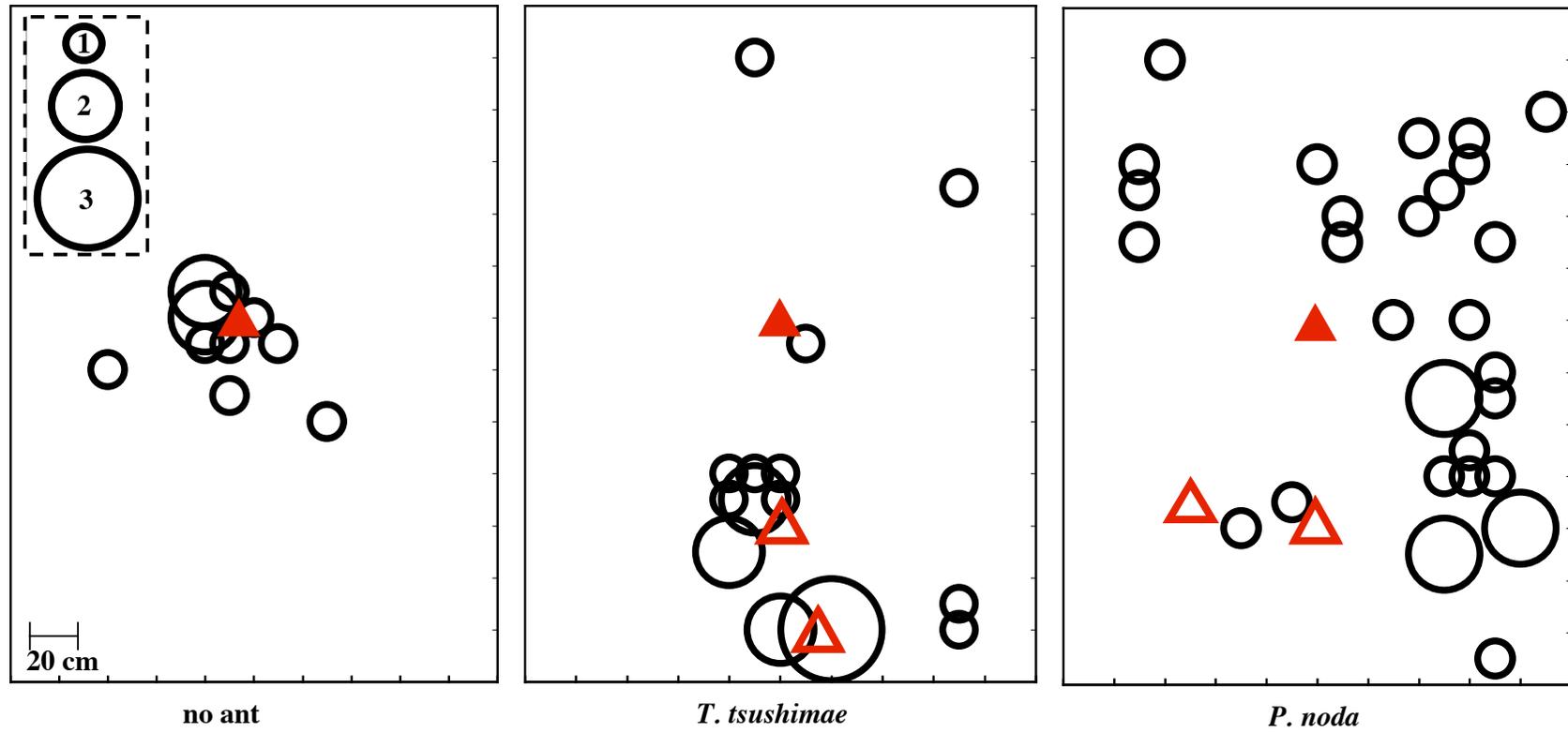


Fig. 3.10 Spatial distribution pattern of seedlings emerged in experimental apparatus. Open circles show the seedlings. The size of circle reflects the total number of seedlings emerged in each point. Open triangles show the entrance of ant's

Table 3.1 The percentage of seeds carried and consumed by ants of *T. tsushimae* and *P. noda* in the experiment on the removal and consumption of seeds by ants (mean \pm SE) .

Treatment of seeds by ants		<i>T. tsushimae</i>	<i>P. noda</i>	<i>P</i> *
Carried into the nest		93.8 \pm 2.9	96.1 \pm 3.6	0.3057
Carried out of the nest		61.1 \pm 5.9	15.8 \pm 3.8	0.0005
Consumed by ants	In the nest	42.4 \pm 9.6	97.1 \pm 0.9	0.0007
	Out of the nest	16.2 \pm 3.4	48.6 \pm 10.5	0.4403
	Total	25.5 \pm 4.5	84.8 \pm 3.4	0.0005

*Mann Whitney *U* -test

Table 3.2 The seed dropping rate of *T. tsushimae* and *P. noda* during carrying a seed in the field.

The distance from the point that seeds were placed to the entrance of ant's nest	≤ 15 cm	≤ 30 cm	≤ 50 cm	≤ 100 cm	≤ 150 cm	> 150 cm	Total
<i>T. tsushimae</i>							
Number of ants observed	19	35	11	11	4	2	82
Number of ants dropped a seed	2	1	2	2	2	2	11
Seed dropping rate	0.105	0.029	0.182	0.182	0.500	1.000	0.134
<i>P. noda</i>							
Number of ants observed	14	18	17	7	2	0	58
Number of ants dropped seed	0	5	5	3	0		13
Seed dropping rate	0.000	0.278	0.294	0.429	0.000		0.224

第4章 アリによる散布前種子の防衛と選択的種子運搬

緒言

植物の植食者に対する防御方法には、物理的防御や化学的防御の他に、アリや植食者の天敵を誘引することで間接的に防御する生物的防御が知られている (Bentley 1976, Buckley 1983, Barton 1986, Dicke *et al.* 1990, Koptur 1992)。花外蜜腺を持つ植物は、花外蜜でアリを誘引して株上から植食者を排除することで、自らの適応度の低下を防いでいる (Buckley 1983, Koptur 1992)。

植食者の中でも、種子を食害する植食者は、しばしば種子捕食者と呼ばれる。種子捕食者による種子の消費は、植物の繁殖成功を妨げるコストになるため、植物は物理的・化学的な対抗戦略を進化させてきた (硬質な種子、毒成分、飽食戦略など) (Harper *et al.* 1970; Janzen 1971; Kelrick *et al.* 1986; Díaz 1996, Hulme and Benkman 2002, Bonal *et al.* 2007)。

アリによる種子散布を行なう植物では、種子を求めてアリが頻繁に株上へ来訪するが、それらのアリが散布前種子の防衛あるいは株上から散布前種子捕食者を排除するならば、花外蜜腺を持つ植物の花外蜜やアリによる周食型種子散布におけるエライオソームと同様に、結果的に一部の種子はアリへの報酬であると考えられる (種子捕食者排除仮説または散布前種子防衛仮説)。しかし、種子散布者であるアリによる散布前種子捕食者排除または散布前種子防衛の効果は今までに知られていない。

種子にエライオソームを付け、アリによる周食型の種子散布がみられる植

物では、エライオソームによってアリを素早く誘引することが可能である。そのため、種子が種子捕食者（昆虫類、げっ歯類、鳥類など）によって消費される前に、エライオソームに誘引されたアリによって種子が運搬されることで種子捕食を回避できると考えられてきた（種子捕食回避仮説）（O'Dowd and Hay 1980, Heithaus 1981, Passos and Oliveira 2004）。しかし、エライオソームのようなアリを誘引する附属体を付けない種子を生産する植物でみられる食べ残し型の種子散布では、素早くアリが誘引されないため、アリ以外の種子捕食者による食害率が高いと考えられる。したがって、種子を求めて株へ来訪するアリが種子捕食者を排除したり、散布前種子を防衛したりするならば、種子を運搬するアリは種子散布以外にも植物の繁殖成功に大きく貢献する可能性がある。

散布前種子がカメムシのように種子を吸汁する種子捕食者に食害された場合、食害された種子は無傷の健全な種子と外見上ほとんど区別がつかない。アリにとって食害された種子は、健全な種子よりも量的にも質的にも食物としての価値は低いと考えられる。もしアリが健全な種子と食害種子を区別できるならば、アリは食害種子を運搬するべきではない。アリが食害された種子を避けて健全な種子をより頻繁に運搬すれば、アリが栄養価の高い種子を手に入れることができるだけでなく、植物も健全な種子が効率的に散布されることにより利益が得られる。

本章では、1) アリによる散布前種子捕食者の排除または散布前種子の防衛の可能性、および 2) 種子運搬においてアリが食害種子と健全な種子を区別している可能性について検討した。

材料および方法

8 月下旬から 11 月初旬まで、数種のカメムシが頻繁にコニシキソウに來訪し、果実、種子、その他の植物の部位を吸汁する。西日本のコニシキソウでは、ヒメナガカメムシ *Nysius plebeius* Distant がもっとも普通にみられる。ヒメナガカメムシは体長約 5 mm で本州、四国および九州に分布し、主にイネ科植物の穂やキク科植物の花に群生する（友国ら 1993）。実験に使用したカメムシは、佐賀市森林公園で 2006 年と 2007 年に採集した。

カメムシによる種子の食害とアリによる散布前種子の防衛

調査は佐賀市森林公園、神野公園、横武クリーク公園（33°31'N, 130°37'E）で、2005 年から 2007 年の 9 月から 11 月に行なった。散布前種子に対するアリによる防衛効果を明らかにするために、コニシキソウの任意のシュート上の約 10 cm の範囲を目視またはビデオ撮影を行い、アリとカメムシの行動を 30 分間観察した。調査はアリとカメムシの活動性が高い 11 時から 15 時の間に行った。アリの來訪頻度、種子運搬頻度、カメムシに対する攻撃頻度およびカメムシの來訪頻度、種子・果実・その他の部位への吸汁頻度を調査した。この調査では、株の根元にアリの巣が存在する植物は除外した。

コニシキソウは分枝によって匍匐型成長を行うため、シュートが地表面を覆っている。したがって、上記の方法で株下にいるアリの種子運搬や、カメムシによる種子食害などの行動観察を行なうことは不可能であった。そこで、株下のアリとカメムシの個体数を測定し、アリによる防衛効果を評価するこ

とにした。ランダムに選んださまざまなサイズの株と、その株の真下の土を約 1 cm の深さ採集し、実験室に持ち帰ってアリとカメムシの個体数を調べた。また、同時に採集した株の下のアリの巣の有無も調べた。

さらに、室内実験でヒメナガカメムシ幼虫に対するアリによるコニシキソウ防衛効果を調べた。ペトリ皿（直径 4.5 cm 深さ 1.5 cm）に実を付けているコニシキソウのシュート 1 本（15 cm）を水差しにし、プラスチックバット（35 x 25 x 7 cm）の中央から 10 cm の位置に設置した。トビイロシワアリまたはオオズアリのワーカー100 頭を試験管で作った人工巣に営巣させ、人工巣の入口をペトリ皿のすぐ下に設置した。また、ペトリ皿と反対側に厚紙製のバリアーを設置し、アリがあまりやって来ないヒメナガカメムシにとって安全な場所を確保した（Fig. 4.1）。バットにアリの人工巣を接続してから 3 日後に、ヒメナガカメムシの幼虫 6 頭をコニシキソウシュートの先端付近に放し、5 分おきに 1 時間、シュート上、シュートの真下およびそれ以外の場所にいるヒメナガカメムシ幼虫の個体数を調べた。また、アリがいない場合も同様の実験を行い、ヒメナガカメムシの幼虫の分布を調べた。

健全な種子と食害種子の収集

第 3 章と同様な方法でカメムシによる食害を防ぎ、無傷の健全な種子を採取した。また、食害種子を用意するために、健全な種子をヒメナガカメムシの幼虫に与えた。3 粒の種子と 5 頭の幼虫をペトリ皿（直径 4.5 cm 深さ 1.5 cm）に入れ、48 時間後（幼虫が種子を食害するのに十分な時間）に種子を回収し食害種子とした。運搬実験前に健全な種子と食害種子の湿重を測定し

た。

アリの種子運搬におけるカメムシによる種子食害の影響

ヒメナガカメムシによる種子吸汁が、アリの種子運搬行動に与える影響を室内実験で調べた。トビイロシワアリおよびオオズアリのワーカー500頭、卵100個、女王1頭のコロニーを人工巣内に営巣させ、実験前の4日間は水のみを与えた。人工巣とビニールチューブ（直径8mm長さ4.5cm）で接続したアリーナ（直径8cm深さ4.5cm）に、健全な種子または食害種子を20粒置いてアリの運搬させた（トビイロシワアリ；健全な種子： $n = 8$ 、食害種子： $n = 7$ ；オオズアリ；健全な種子： $n = 5$ 、食害種子： $n = 6$ ）。24時間後に巣内へ搬入された種子数を調べた。

さらに、トビイロシワアリの健全な種子と食害種子に対する選好性を明らかにするために、トビイロシワアリに健全な種子と食害種子をそれぞれ20粒同時に与え、上記の方法と同様に種子運搬数を調べた（ $n = 6$ ）。

また、アリが巣へ搬入しなかった種子、アリが巣外へ搬出した種子および実験終了時まで巣内に残っていた種子は回収し、その一部を種子の発芽率を調べる実験に使用した。

種子の発芽率

カメムシの種子吸汁とアリの種子運搬がコニシキソウの繁殖成功におよぼす影響を明らかにするために、次の5種類の種子の発芽率を調べた。1) ヒメナガカメムシの幼虫によって食害された種子（ $n = 250$ ）、2) トビイロシ

ワアリが運搬しなかった種子 ($n = 175$)、3) トビイロシワアリが巣外へ搬出した種子 ($n = 100$)、4) 72 時間後にトビイロシワアリの巣内に残っていた種子 ($n = 50$)、5) アリもカメムシも関与していない種子 (コントロール、 $n = 200$)。すべての種子はペトリ皿 (直径 8 cm、深さ 1.5 cm) 内の湿った脱脂綿上に置かれた。これらの種子の発芽率を 35C°で 34 日間調べた。

結 果

カメムシによる種子食害とアリによる散布前種子の防衛

株上のアリとヒメナガカメムシの行動は、合計で 226 本のシュートで 113 時間調べた。それらのうち 58 本のシュートにはアリが来訪せず、46 本にはトビイロシワアリ、26 本にはオオズアリが来訪した。トビイロシワアリとオオズアリが同時に来訪したシュートや他種のアリが来訪したシュートもあったが、それらは解析から除外した。

ヒメナガカメムシの成虫および幼虫は、アリが来訪していた株にも頻繁に来訪した (Table 4.1)。また、株上へ来訪したヒメナガカメムシ成虫の約 30 % が種子の吸汁に成功した (Table 4.1)。ヒメナガカメムシ幼虫の来訪頻度と吸汁成功率は、アリが来訪した株と来訪しなかった株で違いはなかった (Table 4.1)。しかし、ヒメナガカメムシの成虫と幼虫の 1 回の吸汁時間は、アリが来訪しなかった株よりもアリが来訪した株で短かった (Table 4.2)。さらに、アリが来訪している時にはヒメナガカメムシの成虫と幼虫は株に存在しないことが多かった。逆に、ヒメナガカメムシの成虫と幼虫が来訪して

いる時にはアリは株に存在しないことが多かった (Fig. 4.2)。したがって、アリとカメムシが同時に株上に存在することはほとんどなかった。

また、野外から回収した株とその下の土のサンプルを調べた結果、株下のヒメナガカメムシの幼虫と成虫の個体数は、アリまたはアリの巣が存在する株で少なかった (one-way ANOVA、幼虫: $P = 0.0004$ 、成虫: $P = 0.0185$, Fig. 4.3)。

室内実験におけるヒメナガカメムシ幼虫のシュート上の個体数は、アリが存在しない場合よりもアリが存在する場合に少なかった (one-way ANOVA、 $P = 0.0146$, Fig. 4.4)。また室内実験では、アリがヒメナガカメムシの幼虫を攻撃し、幼虫を巣に持ち帰ることがトビイロシワアリで2回、オオズアリで3回観察された。

アリの種子運搬におけるカメムシによる種子食害の影響

種子の湿重は、ヒメナガカメムシ幼虫の吸汁前後で異なっていた (吸汁前: 0.120 ± 0.008 mg, 吸汁後: 0.073 ± 0.003 mg, mean \pm SE, $n = 20$, t -test, $P < 0.0001$)。

食害種子と健全な種子を個別にアリに与えた場合、トビイロシワアリは食害種子よりも健全な種子を頻繁に巣へ搬入した (Table 4.3)。しかし、オオズアリでは健全な種子と食害種子の搬入率に違いはなかった (Table 4.3)。また、トビイロシワアリに健全な種子と食害種子の両方を同時に与えた場合、トビイロシワアリは健全な種子をより素早く運搬した (実験開始 10 分後から 90 分後: Log-rank test, $\chi^2 = 16.605$, $df = 1$, $P < 0.0001$; 24 時間後: Wilcoxon's

rank test, $P = 0.0431$) (Fig. 4.5)。

実験開始から 72 時間後の食害種子と無傷の健全な種子の食害率は、オオズアリでは、それぞれ 9.8 ± 2.5 個 (mean \pm SE) と 11.5 ± 3.4 個で違いはなかった (食害種子: $70.3 \pm 13.1\%$, 健全な種子: $85.1 \pm 9.0\%$, mean \pm SE, Mann and Whitney U -test, $P > 0.05$)。一方、トビイロシワアリでも、それぞれ 4.3 ± 1.6 個と 5.7 ± 2.3 個で、種子の食害率に違いはなかった (食害種子: $43.1 \pm 16.1\%$, 健全な種子: $29.9 \pm 9.9\%$, Mann and Whitney U -test, $P > 0.05$)。

1 時間あたりのアリの種子運搬頻度 (12 seeds / hr、第 3 章)、健全な種子と食害種子の運搬比 (8 : 5)、1 時間あたりの食害率 ($0.365 / 72 = 0.005$) のデータに基づき、アリに運ばれた種子の運命を推定してみた (Fig. 4.7a)。それらの結果を、アリが健全な種子と食害種子を識別できない場合の種子の運命 (Fig. 4.7b) と比較してみた。その結果、アリの巣内における生存種子数は、アリが食害種子を識別できない時よりもアリが健全な種子を優先的に運搬した場合に多くなることが予測された ($7.35 - 5.97 = 1.38 / \text{hr}$)。

種子の発芽率

実験を行った 34 日間の種子の最終的な発芽率は、ヒメナガカメムシの幼虫に食害された種子では 0.012 (3 / 250)、アリが巣へ搬入しなかった種子では 0.180 (9 / 50)、アリが巣外へ搬出した種子では 0.480 (48 / 100)、アリの巣内に残っていた種子では 0.600 (105 / 175)、無傷の健全な種子では 0.460 (92 / 200) だった。

実験を行った 34 日間の種子の累積発芽率を Fig. 4.6 に示した。ヒメナガ

カメムシの幼虫に食害された種子の発芽率は、健全な種子に比べて顕著に低かった (Log-rank test, $\chi^2 = 137.624$, $df = 1$, $P < 0.0001$)。トビイロシワアリが運搬しなかった種子の発芽率も、健全な種子に比べて低かった (Log-rank test, $\chi^2 = 10.350$, $df = 1$, $P = 0.0013$)。トビイロシワアリが巣外へ搬出した種子の発芽率は、健全な種子の発芽率と違いはなかった (Log-rank test, $\chi^2 = 1.650$, $df = 1$, $P = 0.1989$)。また、72 時間後に巣内に残っていた種子の発芽率は健全な種子の発芽率よりも高かった (Log-rank test, $\chi^2 = 12.612$, $df = 1$, $P = 0.0004$)。

考 察

アリによる散布前種子の防衛

ヒメナガカメムシに食害された種子がほとんど発芽することができなかったことから (Fig. 4.6)、ヒメナガカメムシはコニシキソウにとって甚大な被害をもたらす種子捕食者であると考えられる。

野外のコニシキソウの株上で、アリとヒメナガカメムシが遭遇することはほとんどなかった (Fig. 4.2)。また、アリまたはアリの巣が存在する株では、ヒメナガカメムシの個体数が少なかった (Fig. 4.3)。さらに、室内実験においても、アリが存在する場合にシュート上のヒメナガカメムシの個体数が少なかった (Fig. 4.4)。したがって、アリまたはアリの巣の存在がヒメナガカメムシのコニシキソウへの来訪を妨害し、散布前種子がアリによって間接的に防衛されていた (散布前種子防衛仮説) と結論づけることができる。また、

例数は少ないが、株上へ来訪したヒメナガカメムシに対するアリの攻撃もみられたため、アリが散布前種子の捕食者を直接排除する可能性も考えられる（散布前種子捕食者排除仮説）。

天敵に対するアリによる防衛効果は、半翅目昆虫（Way 1963, Buckley 1987, Katayama and Suzuki 2003）、シジミチョウ（Pierce 1987, Fiedler 1991）、花外蜜腺を持つ植物（Koptur 1985, Horvitz and Schemske 1990, Katayama and Suzuki 2004）、ドマティアを持つ植物（Janzen 1966, Izzo and Vasconcelos 2002, Gaume *et al.* 2005, Monk *et al.* 2007）など多くの分類群で見ついている。周食型の種子散布を行なう植物では、アリによる素早い種子の持ち去りによって種子捕食者による種子の食害を回避していることが報告されている（種子捕食回避仮説、O'Dowd and Hay 1980, Heithaus 1981, Passos and Oliveira 2004）。しかし今までに、アリによる散布前種子に対する防衛効果は報告されていない。本研究では、種子散布者であるアリが株上に存在することで種子捕食者が株へ近づきにくくなり、種子捕食者による散布前種子の食害が軽減されることが示唆され、種子散布におけるアリの新しい役割が判明した。

アリによる選択的種子運搬

ヒメナガカメムシに対するアリの防衛によってコニシキソウは利益を得ている可能性は高いが、アリはコニシキソウからヒメナガカメムシを完全に排除できるわけではない。したがって、コニシキソウの株周辺では、カメムシによって吸汁食害された種子と無傷の健全な種子の両方が存在すると思われる。

食べ残し型種子散布を行なう収穫アリが集める種子の特徴に関する多くの先行研究は、食物としての種子の選択基準がアリの種によってある程度異なることを示してきた (Fewell and Harrison 1991, Crist and MacMahon 1992, Reyes- López and Fernández -Haeger 2002a, b)。たとえば、 種子の重量 (Baroni-Urbarni and Nielsen 1990, Baroni-Urbarni 1992, Milton and Dean 1993, Detrain and Pasteels 2000) ; 大きさ (Rissing 1981, Campbell 1982, Crist and MacMahon 1992, Willott *et al.* 2000) ; 形 (Pulliam and Brand 1975) ; または剛毛などの附属物の有無 (Schöbing *et al.* 2004) などの形態的特性をさまざまな種類のアリが種子の選択基準として用いている。

しかし、食べ残し型種子散布において、アリが1種類の植物の種子の質の違いを査定するという研究は少ない (Baroni-Urbarni 1992, Knoch *et al.* 1993)。本研究では、トビイロシワアリがコニシキソウの無食害種子を好んで運ぶことを示した。食害種子は外見上健全な種子とほとんど区別がつかないが、重量は軽かった。そのため、トビイロシワアリは、カメムシに吸汁された軽い種子の運搬を避けている可能性が考えられる。種子を運搬する前にほとんどのアリは、種子を体全体で抱え込んだり、大顎でくわえたりするため、その時に種子の重さを評価していると思われる。

食べ残し型種子散布において、植物の種子を食物として運ぶ収穫アリや雑食性のアリ (Retana *et al.* 2004, Levey and Byrne 1993) は、巣に搬入した種子のほとんどを食害する。これらのアリの中で、*Pogonomyrmex* 属やオオズアリ属の一部では、完全な種子選択性が報告されている (Baroni-Urbarni 1992, Knoch *et al.* 1993)。これは、食物として種子の価値が非常に高い種子食性の

収穫アリなどでは、種子選択性が進化しやすいためと思われる。一方、雑食性のトビイロシワアリでは、巣に搬入した種子の食害率は顕著に低く、他にも利用可能な食糧が存在するため、完全な種子選択性をもたらすほどの強い淘汰圧が働くことはなかったと思われる。

トビイロシワアリは健全な種子を好み、食害種子よりも早く運搬した。また、トビイロシワアリによる種子の運搬は種子の発芽にほとんど影響はおよぼさなかった。したがって、アリによる食害種子の低い運搬頻度は、健全な種子の運搬頻度の増加を促進し、結果的にコニシキソウにとって効率の良い種子散布をもたらしていると思われる。

トビイロシワアリによる種子の選択は不完全で、健全な種子だけを運ぶわけではなかった。しかし、アリによる種子運搬期間の長さ（約2ヶ月）を考えると、アリの巣内における種子の生存率の違い（1.38 / hr）が、コニシキソウの繁殖成功度に大きく貢献することが考えられる。さらに、コニシキソウの周辺に残った種子のほとんどは、カメムシによって食害される可能性が高い。したがって、健全な種子がアリに運ばれて、カメムシによる食害から逃れることが重要であると思われる。

種子散布におけるアリによる種子選択のより明確な意義を示すためには、野外でのアリによる健全な種子と食害種子の運搬頻度を調べる必要がある。しかし、第3章の野外調査と室内実験で、種子運搬行動に違いがみられなかったことから、トビイロシワアリは実験室内と同様に、野外でも無食害種子を運搬することを好むと推察される。

本研究では、アリによる種子散布における散布前種子捕食者に対する2つ

の新しい役割を明らかにした。1つは、トビイロシワアリとオオズアリによる散布前種子の防衛で、もう1つは、トビイロシワアリによる健全な種子の選択的な運搬である。これらの役割は、これまでアリによる種子散布では見つかっていない。しかし、今後、アリによる散布がみられる他の植物でも、同様な役割が明らかになる可能性があると思われる。

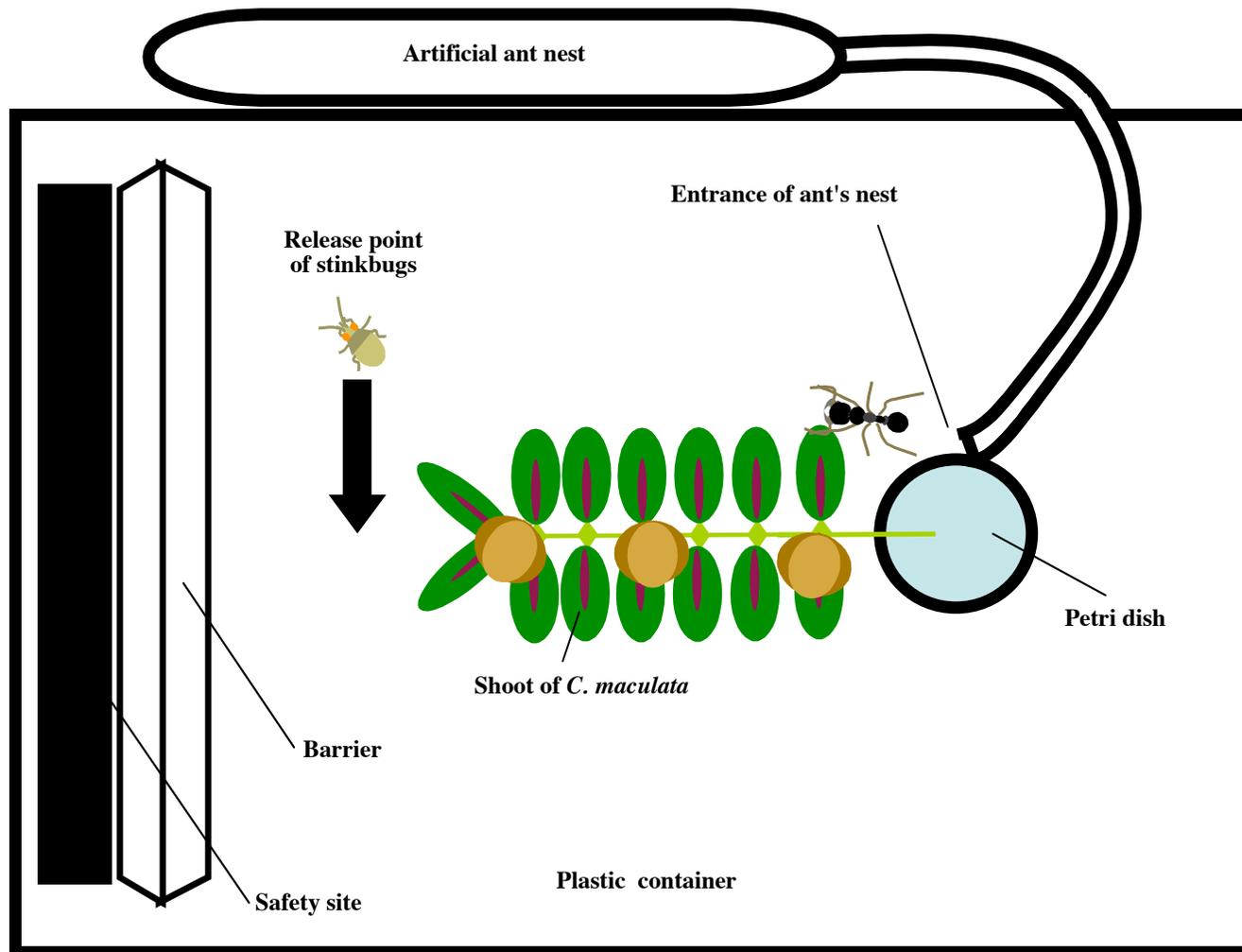


Fig. 4.1 Illustration of the experimental apparatus. A shoot of *C. maculata* was transplanted into the Petri dish filled with water, and set on the experimental apparatus. The entrance of the ant's nest was set on the side of the petri dish, giving a chance for ants to visit the plants freely. Stinkbugs were released at the tip of the shoot of *C. maculata*.

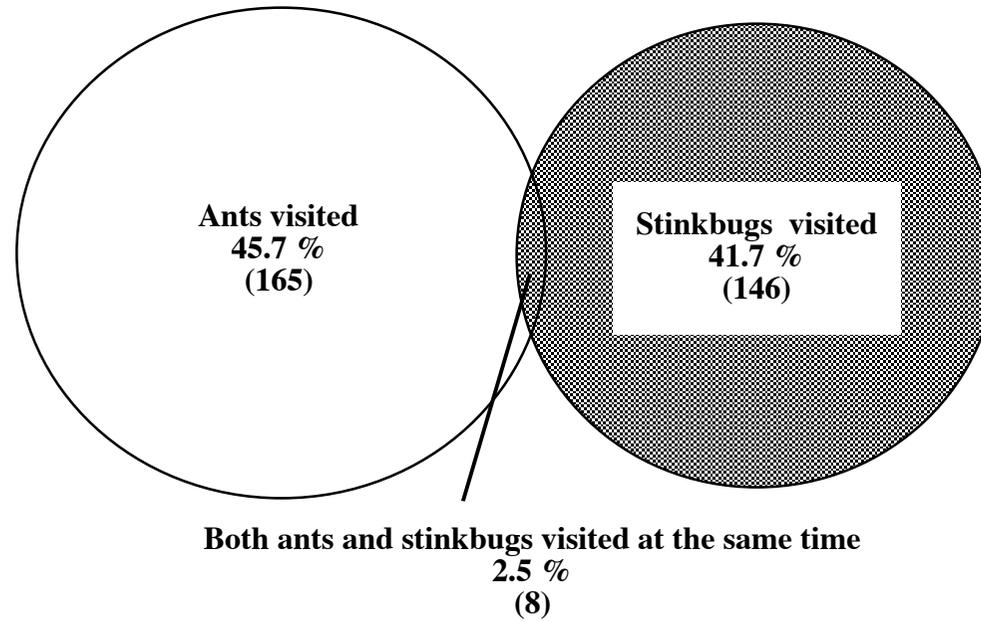


Fig. 4.2 Temporal and spatial pattern of visitation by ants and *N. pleveious* on the *C. maculata* plants. Figures in the parentheses show number of observations.

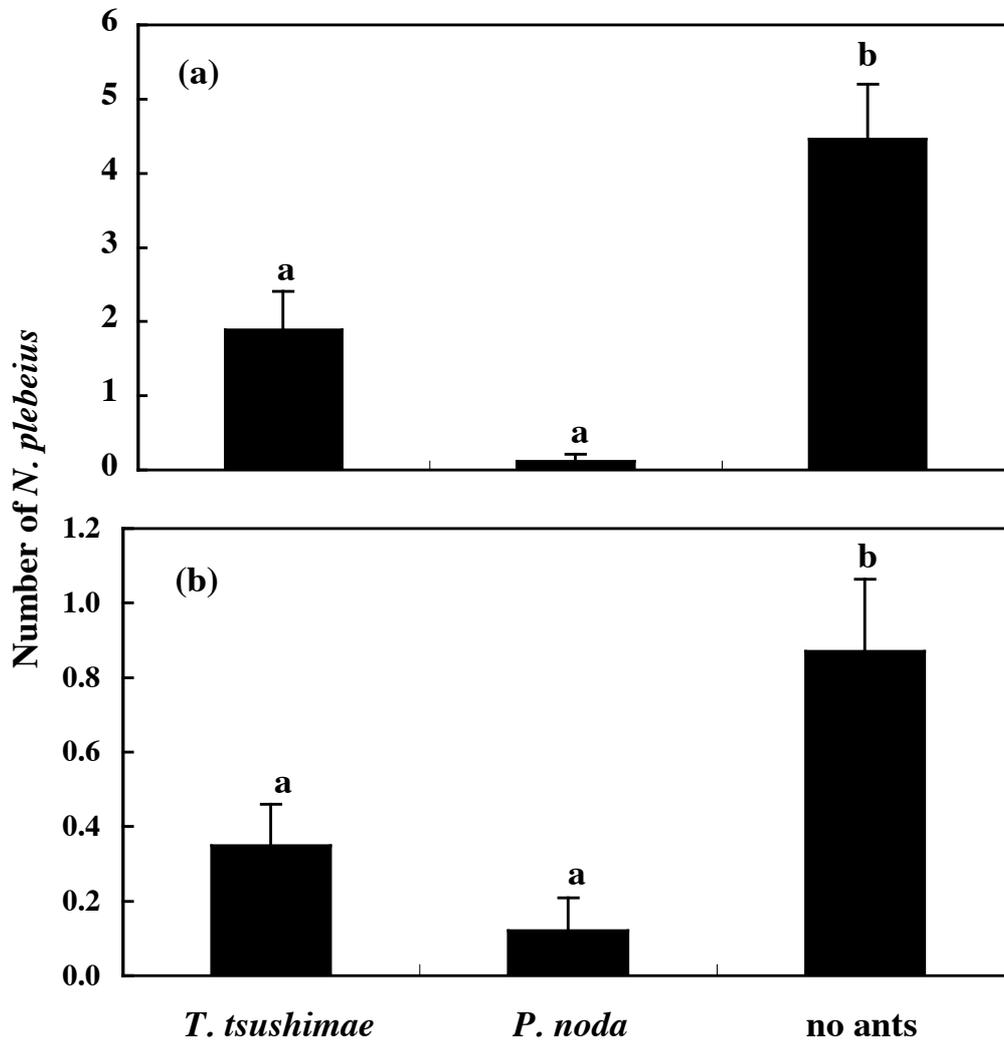


Fig. 4.3 The number of *N. plebeius* nymphs (a) and adults (b) under the *C. maculata* plants where ants or ant's nests of *T. tsushimae* and *P. noda* were present and absent. Different letters indicate significant difference (Fisher's PLSD, $P < 0.05$). Error bars show SE.

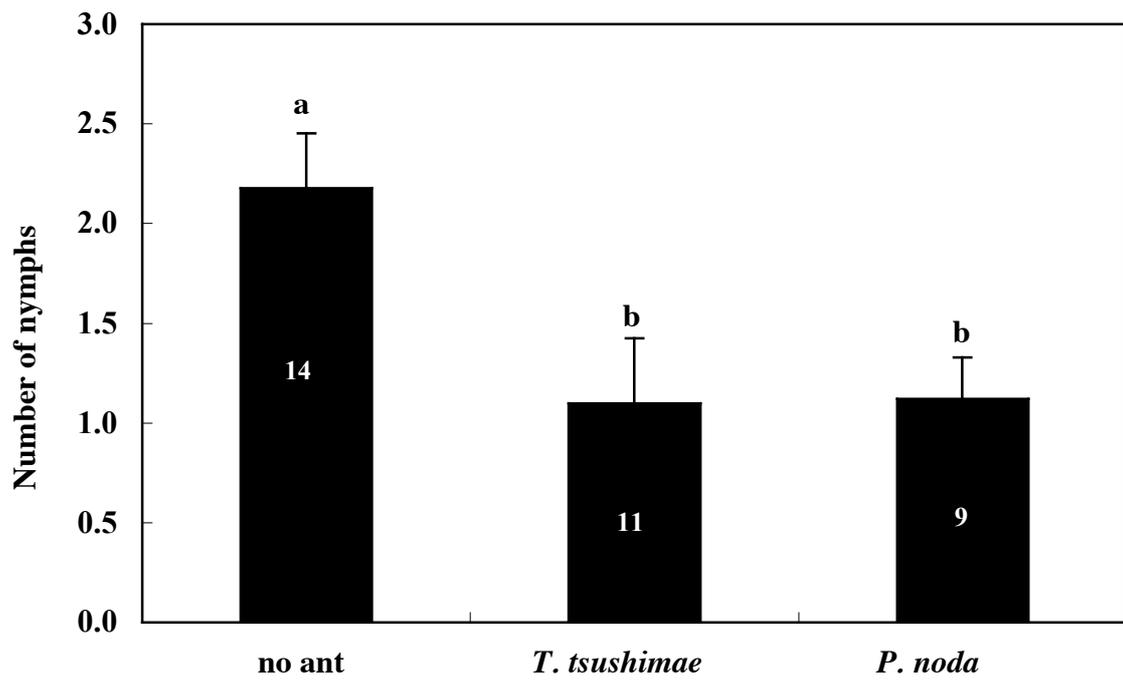


Fig. 4.4 The number of *N. plebeius* nymphs on the shoots of *C. maculata* . Different letters indicate significant difference (Fisher's PLSD, $P < 0.05$). Error bars show SE.

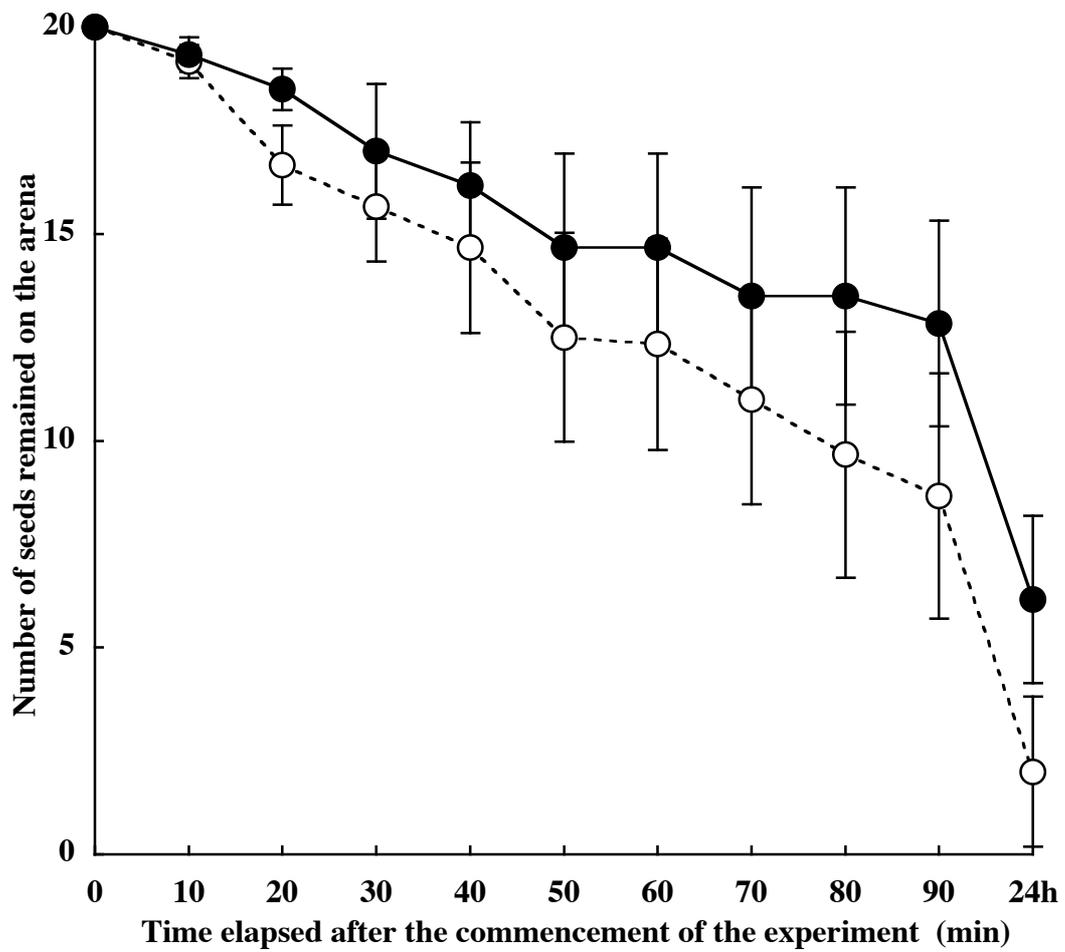


Fig. 4.5 The number of seeds that remained on the arena, when both injured (closed circle) and non-injured (open circle) seeds were provided to *T. tsushimae* ants at the same time. Error bars show SE.

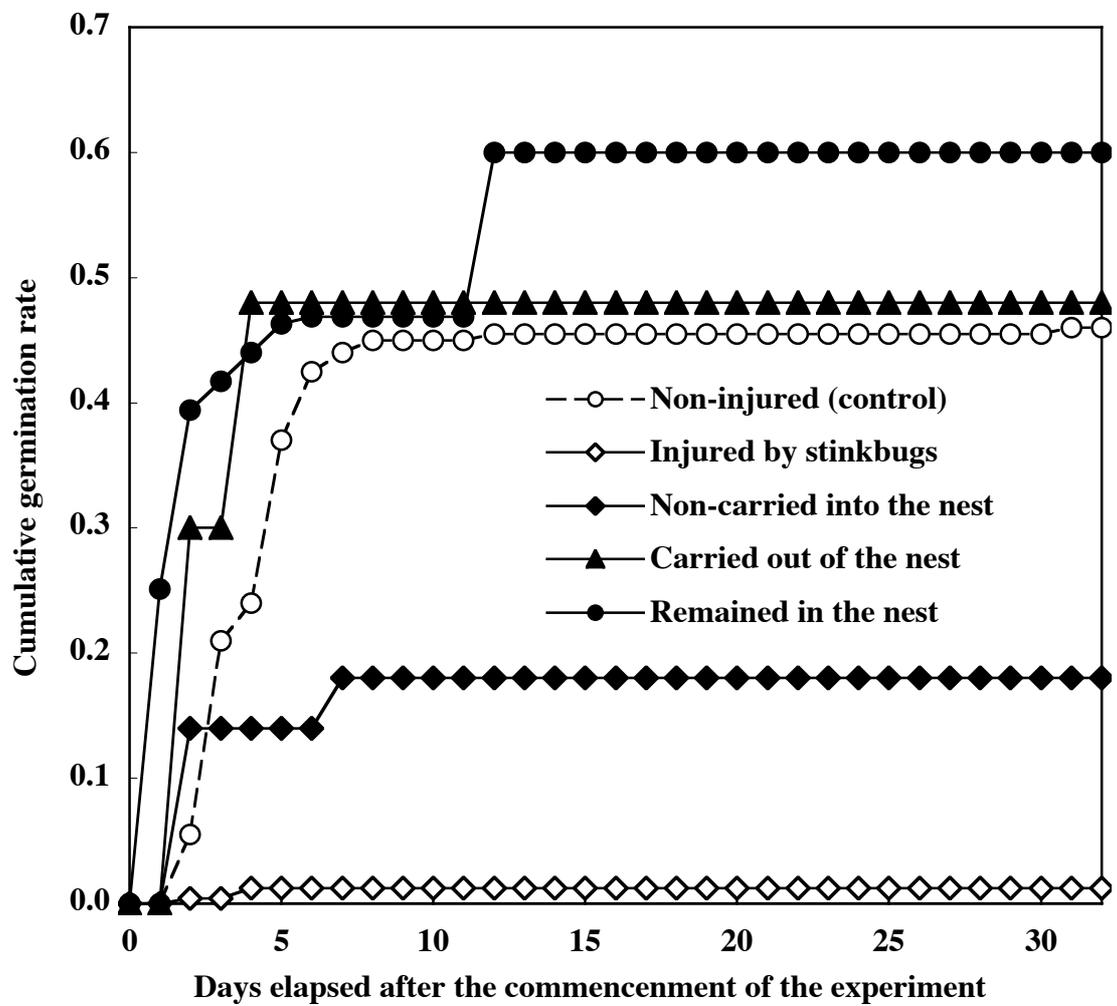


Fig. 4.6 Germination curves of seeds that were not injured by *N. plebeius* (control), that were injured by *N. plebeius*, that ants did not carry into the nest, that ants carried out of the nest, and that ants left in the nest after 72hr.

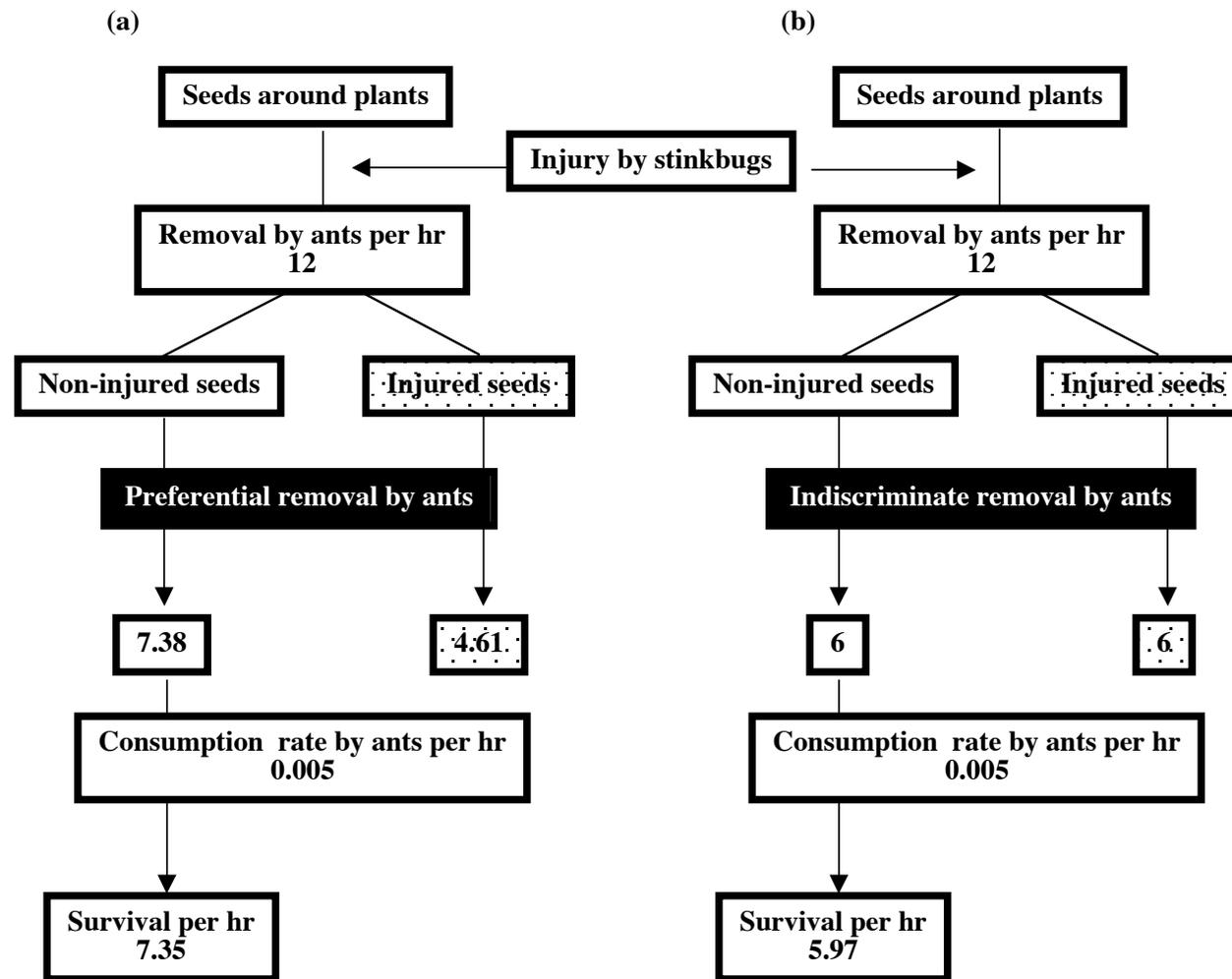


Fig. 4.7 Estimation of the seed fate of *C. maculata* when ants preferentially carry non-injured seeds (a) and when ants cannot discriminate non-injured seeds from injured seeds (b).

Table 4.1 The frequencies of visits of *N. plebeius* adults and nymphs per 30 min and the proportions of *N. plebeius* adults and nymphs that injured seeds on *C. maculata* plants that *T. tsushimae* and *P. noda* ants visited and that ants did not visit (mean \pm SE).

	Plants that <i>T. tsushimae</i> visited	Plants that <i>P. noda</i> visited	Plants that ants did not visit	<i>P</i> *
Frequency of visits of adults	1.776 \pm 0.371	0.714 \pm 0.229	1.020 \pm 0.314	0.0879
Proportion of adults that injured seeds	0.344 \pm 0.079	0.253 \pm 0.130	0.285 \pm 0.093	0.8392
Frequency of visits of nymphs	1.776 \pm 0.305	2.250 \pm 0.410	1.840 \pm 0.413	0.7026
Proportion of nymphs that injured seeds	0.546 \pm 0.073	0.412 \pm 0.083	0.285 \pm 0.093	0.1066
Frequency of visits of ants	9.310 \pm 1.640	5.640 \pm 0.780		

* one-way ANOVA

Table 4.2 The durations (second) of time it took for *N. plebeius* nymphs and adults to stay and injure on *C. maculata* plants that *T. tsushimae* and *P. noda* ants visited and that ants did not visit. The durations are indicated by second (mean \pm SE).

	Plants that ants visited			Plants that ants did not visit			<i>P</i> *
	<i>n</i>	mean	\pm SE	<i>n</i>	mean	\pm SE	
Adults stayed	28	18.11	\pm 4.71	74	13.84	\pm 4.72	0.1954
Adults injured	10	5.70	\pm 1.81	21	23.52	\pm 9.67	0.0431
Nymphs stayed	56	17.29	\pm 3.18	33	33.94	\pm 7.73	0.0750
Nymphs injured	16	19.19	\pm 6.62	28	74.46	\pm 31.47	0.0166

*Mann Whiteny *U* -test

Table 4.3 Numbers and proportions of seeds that were carried into the nest for 24 hours by two ant species, *T. tsushimae* and *P. noda*, when injured and non-injured seeds of *C. maculata* were provided (mean \pm SE).

	Injured seeds	Non-injured seeds	<i>P</i> *
Number of seeds carried into the nest by <i>T. tsushimae</i>	8.429 \pm 3.030	15.125 \pm 2.524	
Proportion of seeds carried into the nest by <i>T. tsushimae</i>	0.421 \pm 0.152	0.756 \pm 0.126	0.0306
Number of seeds carried into the nest by <i>P. noda</i>	14.000 \pm 6.000	12.571 \pm 2.409	
Proportion of seeds carried into the nest by <i>P. noda</i>	0.700 \pm 0.144	0.629 \pm 0.120	0.8451

* Mann Whiteny *U*- test

第5章 アリの種子運搬行動における種子表面物質の効果

緒言

アリによる天敵からの防衛を受けるさまざまな生物は、報酬として食物や棲み場所をアリに提供することで、アリとの共生関係を築いている。たとえば、花外蜜腺を持つ植物は、花外蜜をアリに報酬として提供し、アリを誘引することで植物体上の植食者を排除してもらおう (Bently 1976, Koptur 1992)。花外蜜の主成分にはグルコース、フルクトース、スクロースなどの糖類が含まれている (Keeler 1977, Koptur 1979, Inouye and Inouye 1980, Dress *et al.* 1997, Kawano *et al.* 1999, Heil *et al.* 2000)。また、アブラムシ類も対捕食者戦略として、排泄物である甘露によってアリを誘引している (Way 1963, Bristow 1984, Buckley 1987)。アブラムシの甘露の主成分には、グルコース、フルクトース、スクロースなどの糖類の他に、植物の師管液中には含まれない三炭糖類なども含まれている (Völkl *et al.* 1999)。

コニシキソウの種子表面 (種皮) には、水分を含むとゼラチン状になり粘性を帯びる物質が存在する (Fig. 5.1)。さまざまな植物 (オクラ、テッポウウリ、スウィートバジルなど) の種子から見つかっている粘性を持つ物質やゼラチン状の物質の多くは多糖類であり、コニシキソウの種子表面に存在する物質も多糖類である可能性がある。種子散布においてコニシキソウがアリとの関係を築く上で、この物質が何らかの機能を果たしている可能性がある。

第3章では、オオズアリの種子食害率は高かったが、トビイロシワアリの

食害率は非常に低く、健全な種子の搬出率が非常に高いことが明らかとなった。そこで、アリによる種子の利用および種子表面物質が果たす役割について 4 つの仮説が考えられた。1) トビイロワアリは種子表面物質に誘引されるが、食物ではない（コニシキソウによるトビイロシワアリの操作）。2) トビイロシワアリは種子表面物質を食物としているが、種子本体はほとんど食害しない（種子表面物質はトビイロシワアリへの報酬となる）。3) 大顎の発達したメジャーワーカーが存在するオオズアリでは種子本体を破壊でき、種子表面物質と種子本体を食物としている。4) オオズアリはマイナーワーカーでも種子本体を破壊でき、種子表面物質と種子本体を食物としている。

本章では、これらの仮説を検証するために、種子表面物質のアリに対する誘引性およびアリによる種子表面物質や種子本体の利用様式を調べた。

材料および方法

種子表面物質の誘引性

トビイロシワアリおよびオオズアリに対するコニシキソウの種子表面物質の誘引性を室内実験により調べた。コニシキソウの種子 20 粒を 60 μl の脱イオン水が入ったマイクロチューブ (1.5 μl) に入れ、攪拌した。そのまま 3 日間、冷暗所 (4 $^{\circ}\text{C}$) に置き、種子表面物質の抽出液を得た。人工巣 (第 3 章 Fig. 3.1 参照) に営巣させて 4 日間絶食させたアリのコロニー (女王 1 頭、ワーカー 300 頭、卵および幼虫 50 頭) に、抽出液または脱イオン水を染込ませた 2 x 2 mm の濾紙それぞれ 20 枚を同時に与え、巣内へ搬入させた。

濾紙を与えてから 90 分間、10 分おきにアリーナ上の濾紙の数を調べた（トビイロシワアリ $n = 6$ 、オオズアリ $n = 8$ ）。

アリによる種子表面物質利用における濃度の影響

種子表面物質に対するアリの選好性をより明らかにするために、種子表面物質の抽出濃度を変えて実験を行なった。コニシキソウの種子 20、10 および 1 粒を 50 μl の脱イオン水が入ったマイクロチューブに入れ、攪拌した。そのまま 3 日間、冷暗所で脱イオン水に浸し、種子表面物質の抽出液を得た。ガラスシャーレ（直径 4.5 cm 深さ 1.5 cm）の中央から 2 cm の位置に 5 μl の抽出液を滴下し、反対側 2 cm の位置に 5 μl の脱イオン水を滴下した（Fig. 5.2）。シャーレの中央にトビイロシワアリのワーカーまたはオオズアリのマイナーワーカーを 1 頭放飼し、抽出液と脱イオン水にアリが口器を付けている時間を 3 分間調べた（トビイロシワアリ：20 粒 $n = 10$ 、10 粒 $n = 12$ 、1 粒 $n = 11$ 、オオズアリ：20 粒 $n = 10$ 、10 粒 $n = 10$ 、1 粒 $n = 10$ ）。また、抽出液成分の性質を調べるために、0.1 N の HCl を加え、その後、NaOH を加えて中和した液体を使って同様な実験を行なった（トビイロシワアリ $n = 10$ 、オオズアリ $n = 10$ ）。さらに、この実験方法でアリが正常な摂食行動を示すことを確認するために、アリが選好性を示すスクロースでも同様な実験を行ない対照実験区とした（トビイロシワアリ $n = 10$ 、オオズアリ $n = 10$ ）。

アリによる種子表面物質や種子本体の利用

トビイロシワアリおよびオオズアリによる種子表面物質（種皮）および種

子本体の食害様式を調べた。人工巣（第3章 Fig. 3.1 参照）に営巣させたトビイロシワアリのワーカー300 頭のみコロニー、オオズアリのマイナーワーカー300 頭のみコロニーおよびオオズアリのマイナーワーカー300 頭とメジャーワーカー10 頭のコロニーに、コニシキソウの種子 20 粒を与えて巣内へ搬入させた。種子を与えてから 72 時間後に、アリーナ上に搬出されていた種子および巣内に残った種子を回収した。破壊されて食害された種子数を以下の式で求めた：

破壊された種子数 = 搬入種子数 - (72 時間後までの搬出健全種子数 + 72 時間後の巣内健全種子数)

また、実体顕微鏡下で回収した種子の表面物質（種皮）の有無を調べた。

結果

種子表面物質の誘引性

トビイロシワアリは、脱イオン水のみを染込ませた濾紙よりもコニシキソウ種子表面物質抽出液を染込ませた濾紙を多く巣内へ搬入した（one-way repeated-measures ANOVA、処理 $P < 0.05$ 、時間 $P < 0.05$ 、処理 x 時間 $P < 0.05$ ；Wilcoxon's rank test、90 分後 $P = 0.05$ ）（Fig. 5.3）。一方、オオズアリでは巣内に搬入した濾紙の数に違いはみられなかった（one-way repeated-measures ANOVA、処理 $P > 0.05$ 、時間 $P < 0.05$ 、処理 x 時間 $P < 0.05$ ；Wilcoxon's rank test、90 分後 $P > 0.05$ ）（Fig. 5.3）。

アリの種子表面物質利用における濃度の影響

トビイロシワアリおよびオオズアリのワーカーは、スクロースに口器をつける回数には有意差はみられなかったが (Wilcoxon's rank test, $P = 0.0051$)、口器をつけている時間はスクロースで長く選好性を示した (Fig. 5.4) ため、この実験方法で正常な採餌行動が調べられることを確認できた。

トビイロシワアリはコニシキソウ種子 10 粒および 20 粒の抽出液に対して口器をつけている時間が長く、選好性を示したが、1 粒では選好性はみられなかった (Fig. 5.5)。オオズアリでは種子の抽出液に対する選好性は、どの濃度においてもみられなかった。また、HCl で抽出物を処理した場合、両種のアリとも選好性はみられなかった (Fig. 5.6)。

アリによる種子表面物質と種子本体の利用

トビイロシワアリがコニシキソウの種子を巣へ搬入した場合、種子表面物質のみが消失している種子が、種子表面物質が残って種子本体の一部のみが破壊されている種子よりも多くみられた (Table 5.1, Wilcoxon's rank test, $P = 0.0172$)。72 時間以内に巣外へ搬出された種子では、表面物質のみが消失している種子の割合がもっとも多く、72 時間後に巣内に残っていた種子でも、種子表面物質のみが消失している種子がもっとも多かった (Table 5.1)。一方、オオズアリでは、種子表面物質のみが消失していた種子はほとんどみられず、大半の種子が消失していた (Table 5.1)。したがって、巣外へ搬出された種子と巣内に残った種子は、ほとんどみられなかった。また、オオズアリは、マイナーワーカーのみのコロニーとマイナーワーカーとメジャーワー

カーがいるコロニーで種子の破壊率に違いはみられなかった (Mann-Whitney U -test, $P = 0.1380$)。

考 察

コニシキソウの種子表面物質に対してトビイロシワアリは選好性を示した。また、巣へ搬入された種子のトビイロシワアリによる消費様式は、表面物質のみを消費する場合は約 20 %を占め、種子本体のみが一部消費されていた場合よりも多かった。種子本体の一部だけ破壊されている種子でも、表面物質がほとんど消費されているものが多く、表面物質を消費する過程で種子の一部が破壊された可能性が高い。これらの種子の大部分は、発芽能力が失われていない可能性が高いと思われた。さらに、完全に破壊された種子（実験終了後に実験装置内から見つからなかった種子）は、オオズアリに比べて少なかった。したがって、トビイロシワアリでは仮説 2 が支持され、トビイロシワアリにとってコニシキソウの種子表面物質が種子本体よりも重要な食物資源になると考えられる。

一方、オオズアリではコニシキソウの種子表面物質に対する選好性はみられなかった。また、種子の消費様式は表面物質のみが消費される場合はほとんどなく、大部分の種子は完全に消費されていた。また、大きな食物資源の解体を行なうと考えられているメジャーワーカーがコロニーに存在する場合と存在しない場合で種子の破壊率には違いはみられなかったことから、コニシキソウの種子本体を破壊・消費するのにメジャーワーカーは必ずしも必要

ではなく、仮説 4 が支持された。

以上のことから、コニシキソウの種子表面物質に対する選好性が 2 種のアリで異なることが、種子の食害率に影響している可能性が高い。一般に種皮の機能は、胚と胚乳を乾燥、機能障害、不適な環境条件（著しい低温、高温）と病原菌類や昆虫類からの保護と、発芽時の水分吸収にある（鈴木 2003）。コニシキソウの種子表面物質が本来どのような機能を持つのかは不明であるが、トビイロシワアリによる種子散布では、種子表面物質の存在によって食害率の低い効率的な種子散布が実現している。

また、トビイロシワアリが HCl 処理をした種子表面物質には選好性を示さなかったことから、トビイロシワアリは種子表面に含まれる多糖類に選好性を示した可能性が高い。しかし、なぜトビイロシワアリのみが選好性を示したのか不明である。エライオソームを持つ種子は、脂肪酸やアミノ酸などの複数の刺激物質によって、複数種のアリに種子を運ばせている（Beattie 1985, Brew *et al.* 1989, Lanza *et al.* 1992）。一方、アリと絶対的な共生関係にあるアリ植物では、アリと植物の間に種特異的な関係が結ばれており、特定のアリを居住させるために種特異的に好まれる物質を生産することが知られている（Inui *et al.* 2001, Jürgens 2006）。したがって、コニシキソウの種子表面物質にトビイロシワアリだけが反応する物質が存在する可能性も否定できない。

トビイロシワアリのみが種子表面物質に選好性を示す他の理由として、2 種のアリの食物選好性が異なる可能性が考えられる。コニシキソウの種子をアリが運搬する秋期には、アブラムシの甘露や花外蜜などの蜜源が減少する

ため、エネルギー源として糖類が貴重な資源になる可能性がある。トビイロシワアリは、基本的に雑食性であるが、アブラムシの甘露や植物の花外蜜腺でもよく見られ、好蜜性が強いように思われる。そのため、コニシキソウの種子表面物質に対して選好性がみられた可能性が考えられる。一方、オオズアリも基本的には雑食性であるが、本研究の調査でも、夏期のみならず秋期にも昆虫の死骸を巣へ頻繁に搬入していたため (Ohnishi *et al.* 2008、第 2 章)、肉食性が強く、糖類に対する選好性は弱い可能性がある。

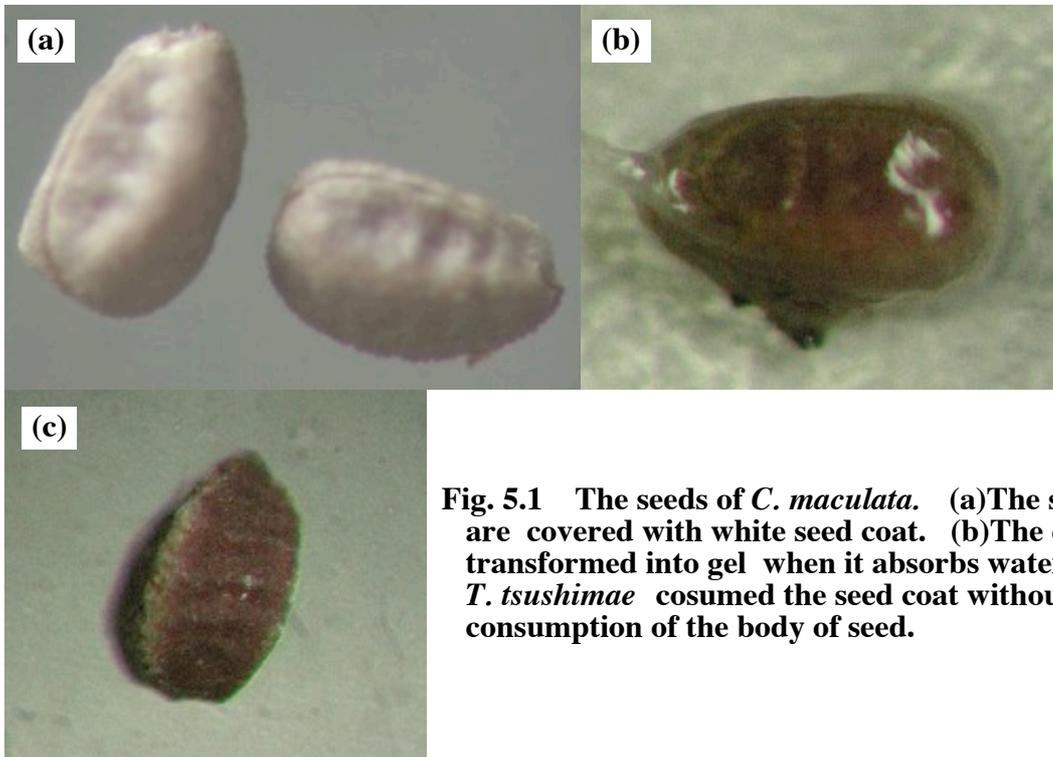


Fig. 5.1 The seeds of *C. maculata*. (a)The seeds are covered with white seed coat. (b)The coat is transformed into gel when it absorbs water. (c) *T. tsushimae* consumed the seed coat without consumption of the body of seed.

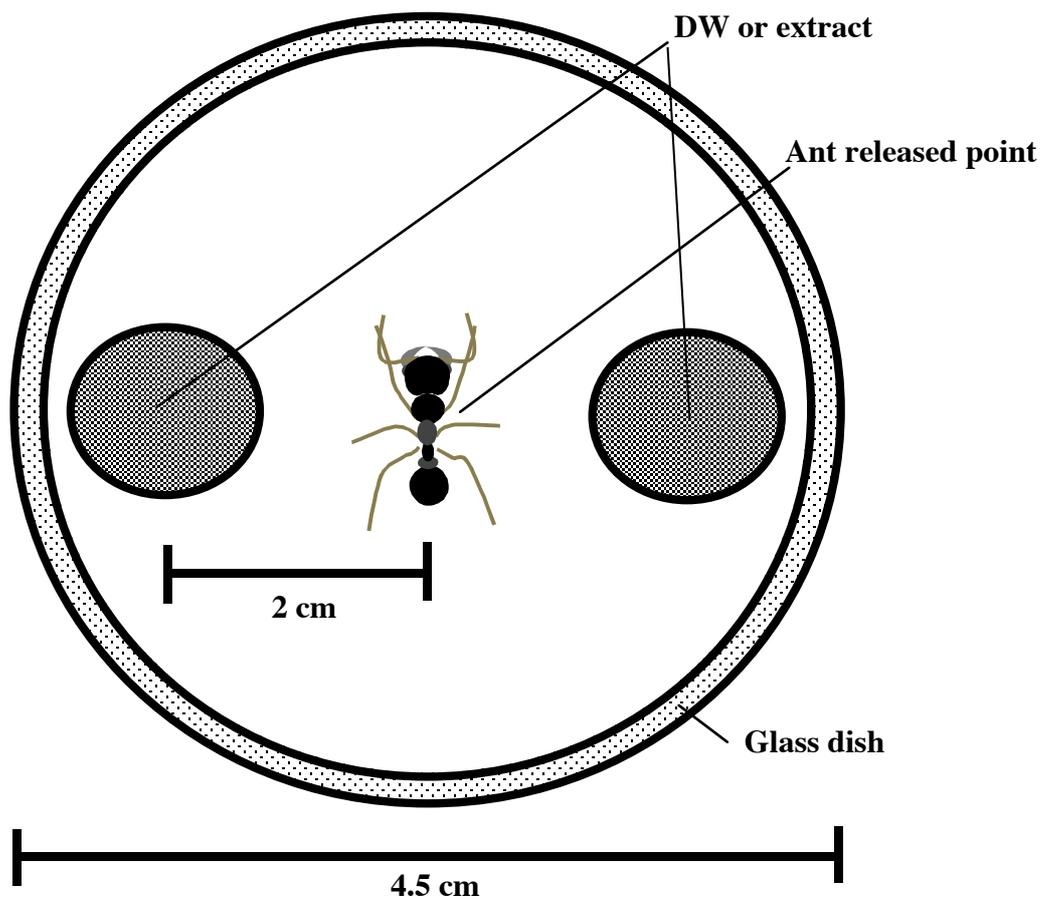


Fig. 5.2 Illustration of the experimental apparatus. Distilled water (DW) or the extract of seed coat of *C. maculata* was dropped on the glass dish at two positions of 2 cm from the center of glass dish. One ant was released on the center of glass dish and foraged freely. The drinking time by the ant was examined for 3 minutes.

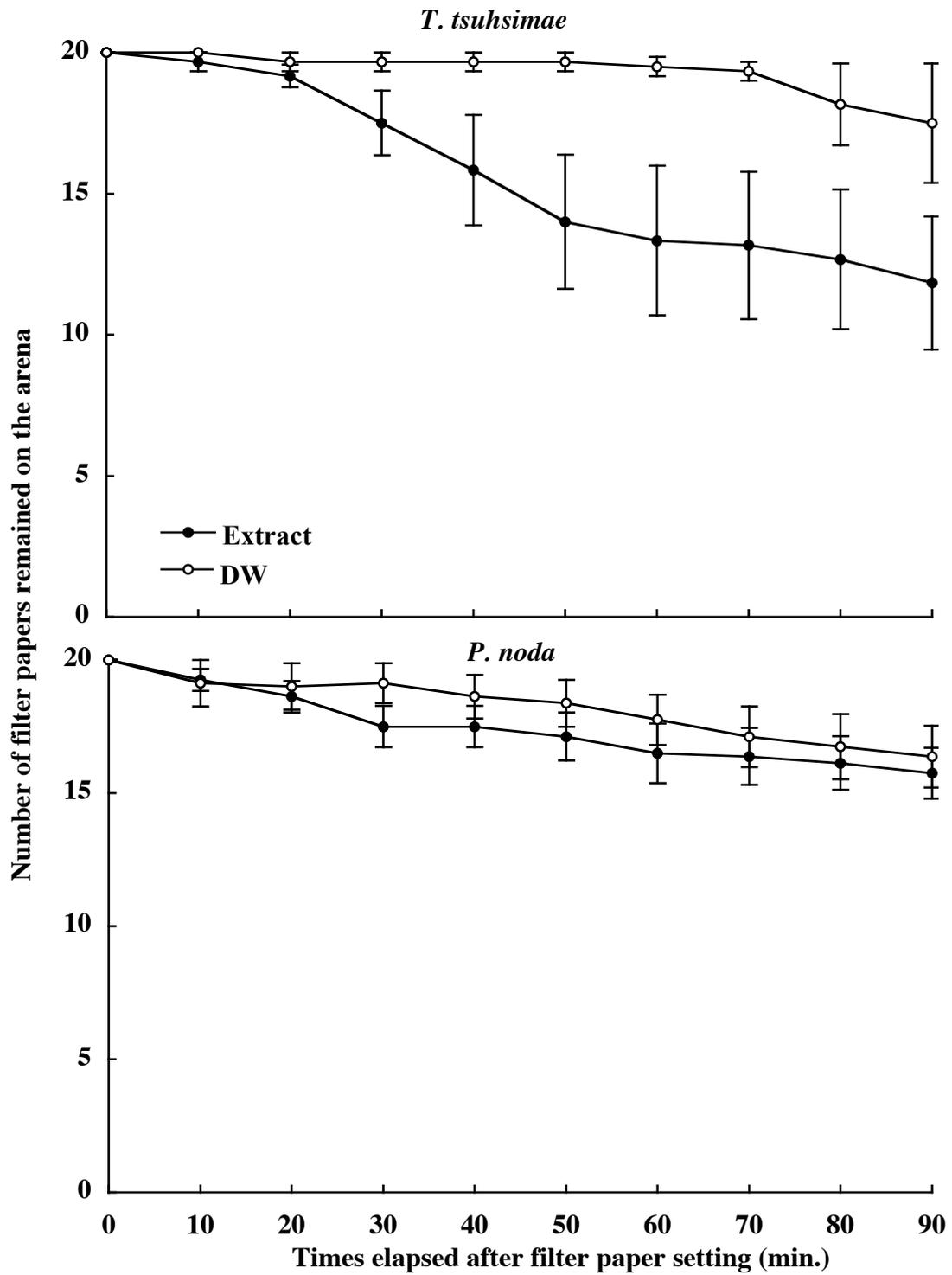


Fig. 5.3 The number of pieces of filter paper with distilled water (open circle) or the extract of seed coat of *C. maculata* (solid circle) remained on the arena during 90 minutes after the pieces of filter paper setting on the arena. Error bars show SE.

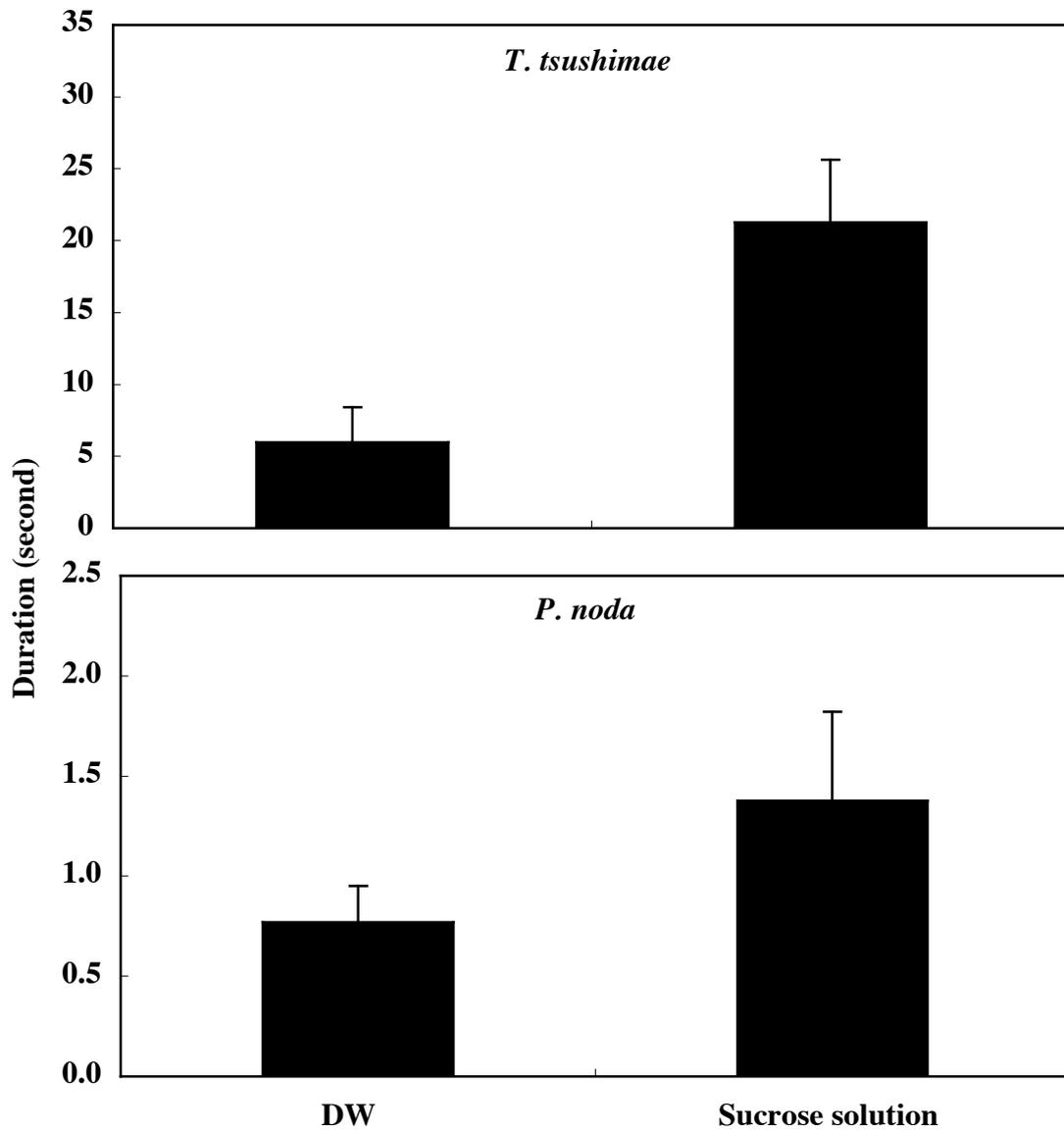


Fig. 5.4 Drinking duration of a droplet of distilled water (DW) and that of 5 % sucrose solution. Error bars show SE.

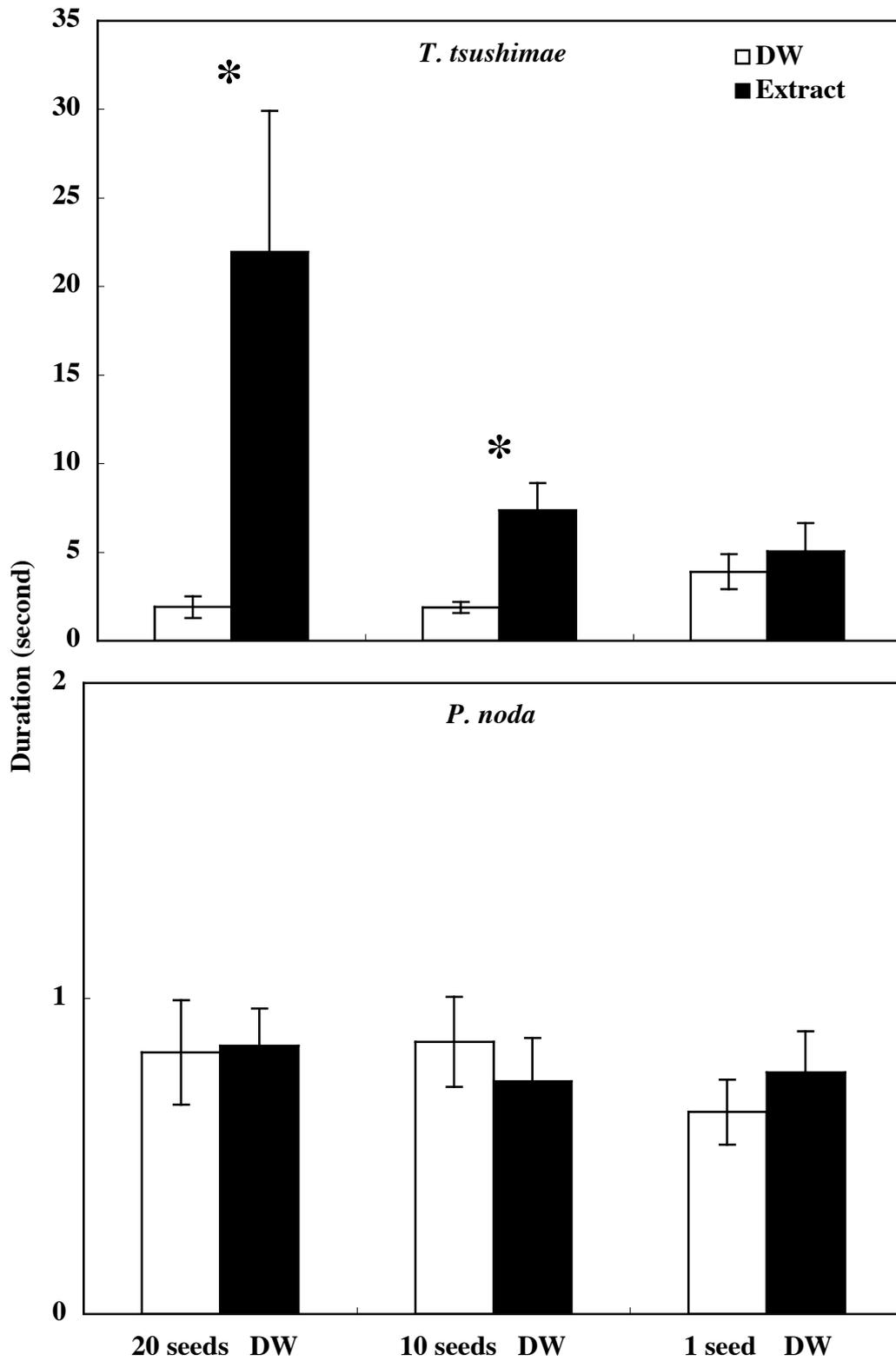


Fig. 5.5 Drinking duration of a droplet of distilled water (DW) and the extract of seed coat of *C. maculata* by a ant. Error bars show SE. * show the statistical significance (Wilcoxon's rank test, $P < 0.05$).

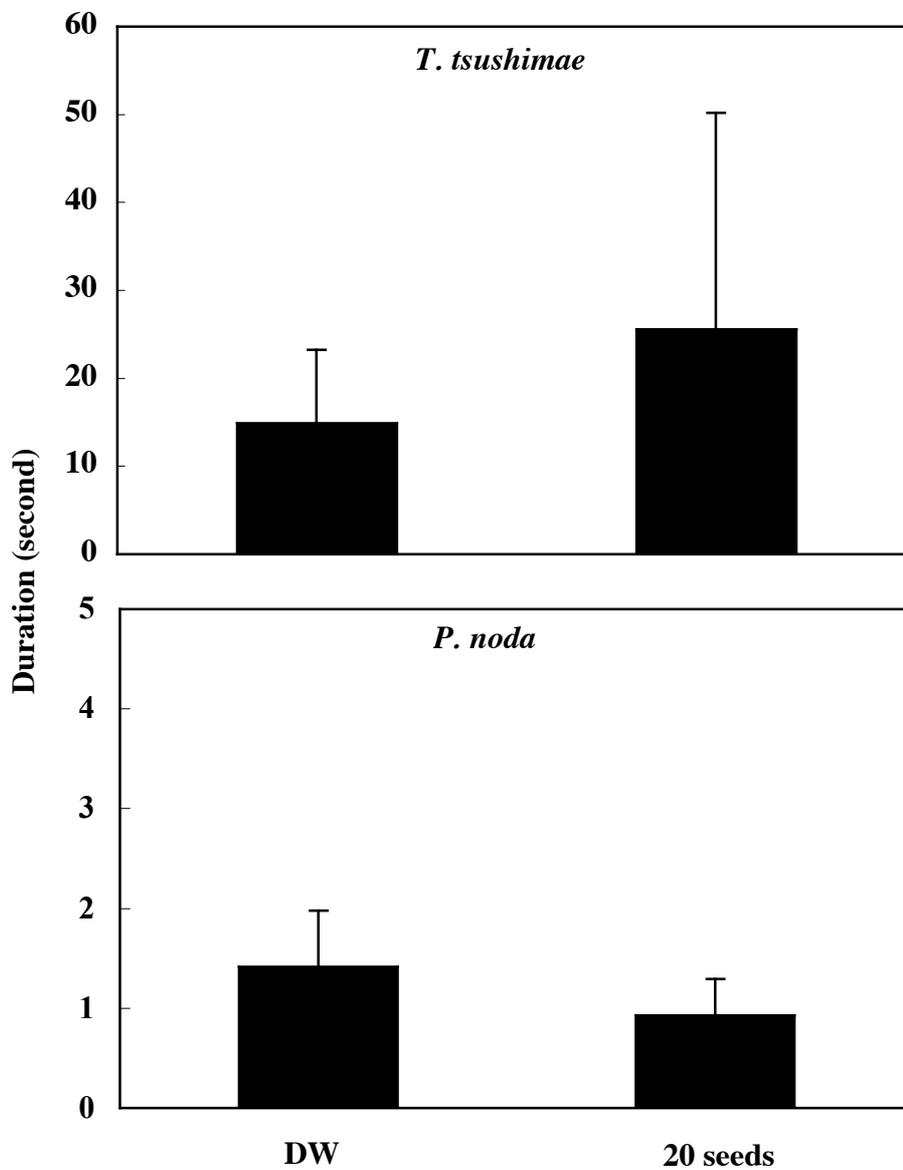


Fig. 5.6 Drinking duration of a droplet of treated distilled water (DW) and the treated extract of seed coat of A3:F46 between DW and the treated extract (Wilcoxon's rank test, $P > 0.05$).

Table 5.1 Proportion of consumption of the seed coat and the body of seed by ants (mean \pm SE). Seed consumption pattern was divided into five categories: Only seed coat was consumed, only the body of seed was consumed, both seed coat and the body

	Categories of seed consumption by ants	<i>T. tsushimae</i>	<i>P. noda</i> (minor workers)	<i>P. noda</i> (minor workers +major workers)	<i>P</i> *
Seed carried out of the nest	Seed coat	0.101 \pm 0.064	0.012 \pm 0.012	0.010 \pm 0.010	
	body of seed	0.019 \pm 0.019	0.023 \pm 0.014	0.063 \pm 0.022	
	Seed coat + body of seed	0.078 \pm 0.035	0.000 \pm 0.000	0.000 \pm 0.000	
	non-injured seed	0.155 \pm 0.111	0.314 \pm 0.089	0.342 \pm 0.078	
Seeds remained in the nest	Seed coat	0.119 \pm 0.046	0.000 \pm 0.000	0.000 \pm 0.000	
	body of the seed	0.013 \pm 0.012	0.000 \pm 0.000	0.000 \pm 0.000	
	Seed coat + body of seed	0.071 \pm 0.029	0.000 \pm 0.000	0.000 \pm 0.000	
	non-injured seed	0.019 \pm 0.013	0.045 \pm 0.031	0.000 \pm 0.000	
	completely destroyed seed	0.426 \pm 0.072	0.606 \pm 0.079	0.585 \pm 0.076	
Total	Seed coat	0.220 \pm 0.047 a	0.012 \pm 0.012 b	0.010 \pm 0.010 b	< 0.0001
	body of seed	0.031 \pm 0.023	0.023 \pm 0.014	0.063 \pm 0.022	0.3140
	Seed coat + body of seed	0.149 \pm 0.044 a	0.000 \pm 0.000 b	0.000 \pm 0.000 b	0.0002
	non-injured seed	0.174 \pm 0.111	0.359 \pm 0.083	0.342 \pm 0.078	0.2231
	completely destroyed seed	0.464 \pm 0.072	0.606 \pm 0.079	0.585 \pm 0.076	0.1600

* one-way ANOVA

Different letters indicate significant difference (Fisher's PLSD, $P < 0.05$).

Proportions of seeds that were carried into the nest were transformed as the arcsine of the square root for statistical test.

第6章 総合考察

コニシキソウの種子散布様式

コニシキソウの繁殖株は種子繁殖と同時に栄養成長も続け (Suzuki and Teranishi 2005)、種子繁殖期前半 (夏期) に生産された種子は、休眠せずにすぐに発芽する。そのため、種子散布を行わなければ、親子間で光・水・栄養分・空間をめぐる競争が生じる。そこで、自動種子散布を行なうことで親子間競争を回避して実生の生存率の低下を防いでいると考えられる (Ohnishi *et al.* 2008、第2章)。また、種子繁殖期後半 (秋期) に生産された種子は、自動種子散布を行わないことから、自動種子散布は親子間競争を回避するために進化してきたと考えられる (第2章)。秋期に生産された種子は、自動種子散布を行わないため親株周辺に種子が集中し、翌年以降に兄弟間の競争が生じると思われる。そこで、アリに種子を運搬させることで兄弟間の競争を軽減させている可能性がある (第2章)。また、アリに種子が運搬されることで、新たな生育地を獲得し、分布域を拡大することができる (第3章)。

アリによる種子運搬行動

一般的に相手を排除する必要がない相利共生関係では、1対1の共進化は起きにくく、多対多の拡散共進化がみられる。アリによる種子散布も、植物とアリの間の拡散共進化によって進化してきたと考えられている (Beattie 1985)。しかし、多くの種類のアリがコニシキソウに来訪していたにもかかわらず

ならず、トビイロシワアリとオオズアリの2種のみがコニシキソウの種子を運搬した (Ohnishi *et al.* 2008、第2章)。Giladi (2006) は、アリによる種子散布において植物が種子散布者を選ぶ可能性について考察しているが、なぜ2種以外のアリがコニシキソウの種子を運搬しないのか不明であり、今後解明していく必要がある。

オオズアリの巣へ搬入された種子は、その後巣から搬出される確率は低く、食害率が高かった (第3章)。したがって、オオズアリの巣内へ種子が一度搬入されてしまうと、種子散布へ貢献する可能性は低いと考えられる。このようなオオズアリの種子散布は収穫アリでみられるような典型的な食べ残し型種子散布であり、巣へ搬入された種子のうち食べきれなかった種子が結果的に散布されたことになる。

鳥類や齧歯類による食べ残し型種子散布を行う樹木では、開花・結実の豊凶の年変動を大きくし、成り年に散布者を飽食させることで種子捕食率を減少させることが知られている (飽食仮説) (Janzen 1971, Nilsson 1985)。コニシキソウ是一年草であるため、種子の生産量に豊凶はみられないが、種子生産量が多い (合計 shoot 長が1 mの株で約1000個の種子を生産する; Suzuki and Ohnishi 2005)。したがって、種子捕食者やオオズアリが飽食状態になっている可能性がある。

コニシキソウの種子を運搬するもう1種のアリであるトビイロシワアリでは、典型的な食べ残し型種子散布と異なる行動がみられた。アリによる食べ残し型の種子散布では、巣からの種子の搬出率を調べた研究はほとんどないが (Retana *et al.* 2004)、無傷の健全種子が搬出されることはないと考えられ

ていた。しかし、トビイロシワアリでは種子の食害率が低く、無傷の健全な種子が巣外へ搬出される割合が高かった（第 3 章）。したがって、トビイロシワアリの巣へ種子が搬入されると、搬出による効率の良い種子散布への貢献が期待される。また、巣内にも健全種子が残るため、埋土種子（seed bank）となり、将来発芽する可能性もある。

さらに、トビイロシワアリの巣内に搬入された種子の発芽率は、アリやカメムシが関与していない種子よりも発芽率が高かった（第 4 章）。鳥類などに散布される植物では、種皮が鳥類などの散布者に傷つけられることで透水性が高まり、発芽が促進されることがある（菊沢 1995）。また、果肉や液果の中にある種子や、エライオソームをもつ種子は、それらがアリに取り除かれることで発芽が促進されることもある（Horvitz 1981, Horvitz and Schemske 1986, Leal and Oliveira 1998, LeCorff and Horvitz 1995, Oliveira *et al.* 1995, Passos and Oliveira 2002, Pizo and Oliveira 2001）。トビイロシワアリでは、種子表面物質のみを消費する割合が高かったため、それが種子の発芽を促進した可能性がある。

本研究では、種子がアリの巣内に搬入されてから 72 時間後までの種子の運命を明らかにしたが、今後、アリによる種子の搬入・搬出・食害を 72 時間以上観察することで、その後巣内に残った種子がどのような運命をたどるのかを解明する必要がある。

アリによるコニシキソウの分布拡大と分散様式

トビイロシワアリとオオズアリはコニシキソウの種子を運搬中に紛失・放

棄することがあった（第 3 章）。トビイロシワアリでは、種子を置いた場所から巣までの間で種子を紛失し、巣と反対方向に種子を紛失することはなく、搬出した種子が巣口周辺に集中したと思われる（第 3 章）。そのため、トビイロシワアリでは、巣口周辺に搬出した種子が発芽し、実生が巣口周辺に集中したと考えられる。本研究でアリの種子運搬によるコニシキソウの分布拡大実験に使用したトビイロシワアリのコロニーは活動性の高い巣口を 2 つしか持っていなかったが、野外のトビイロシワアリの大きなコロニーは土中に扁平な巣を形成するため、1 つのコロニーが広範囲に複数の巣口を持つ。そのため、野外ではトビイロシワアリはパッチ状に種子を散布する可能性が高いと思われる。

一方、オオズアリは種子をくわえた後、必ずしもまっすぐ巣に帰らず、種子を発見した場所の周囲をうろつきまわることがあり、種子を置いた場所から巣までとは反対方向でも種子の紛失がみられ、オオズアリの方がトビイロシワアリよりも種子紛失率が高かった（第 3 章）。また、オオズアリの種子運搬によるコニシキソウの分布拡大実験では、実生が分散して分布していた（第 3 章）。オオズアリは種子捕食者でもあるため食害率は高いが、コニシキソウの種子を広い範囲に分散して散布することで、コニシキソウの種子散布に貢献していると思われる。

このように両種のアリによる種子散布様式は異なっていたが、どちらのアリも種子を置いた場所から離れた場所で実生が出現した。そのため、コニシキソウは新しい生育環境を獲得し、アリの種子運搬行動によって分布域を拡大することで多くの子孫を残すことが可能になると考えられる。

散布前種子捕食に対するアリの貢献

生物的防御を行なう植物では、アリや植食者の天敵（捕食者や捕食寄生者など）を誘引して植食者を排除してもらうことが知られている（Buckley 1983, Koptur 1992, Turlings and Fritzsche 1999）。アリによる生物的防御を行う植物は多岐にわたる分類群で見られ、花外蜜腺、ドマティア、フードボディなどさまざまな報酬によってアリを誘引している（Janzen 1966, Janzen 1969, Koptur 1985, Fiala *et al.* 1989, Horvitz and Schemske 1990, Gaume 1997, Heil *et al.* 2001, Izzo and Vasconcelos 2002, Heil and McKey 2003, Katayama and Suzuki 2004, Izzo and Vasconcelos 2005, Monk *et al.* 2007）。本研究では、アリがコニシキソウの種子を運搬するために株へ来訪することで、散布前種子捕食者の排除や散布前種子の防御など、散布前種子捕食に対してアリが貢献していることが判明した（第4章）。花外蜜腺をもち、種子にもエライオソームが付いている *Turnera ulmifolia* では、花外蜜腺に誘引されて植食者を排除するアリの中に、種子散布者として働く種もいることが報告されている（Cuautle and Rico-Gray 2003, Cuautle *et al.* 2005）。しかし、種子を報酬とした種子捕食者に対する生物的防御を行う植物はこれまで報告されておらず、生物的防御におけるアリと植物の新しい関係である。

花外蜜腺などによる防御にくらべて種子を報酬とした防御は、繁殖成功に直接影響するため、コストが高いように思われる。しかし、来訪しないコニシキソウではカメムシの個体数が多く、吸汁された種子は発芽能力を失う（第4章）ため、一部の種子を報酬としてアリに与えても、アリによる種子防御の効果は大きいと思われる。

トビイロシワアリに運搬された種子は巣口周辺で発芽していた(第3章)。
トビイロシワアリによって運搬された種子が翌年発芽した場合、トビイロシワアリが翌年巣口を変えなければ、トビイロシワアリに運搬された種子はアリが高密度で存在する巣口周辺で発芽し、アリによって散布前種子がカメムシ類から防衛される可能性も考えられる。アリの種子運搬によるコニシキノウの分布拡大実験(第3章)では、トビイロシワアリは翌年も同じ巣口を使用していた。一方、オオズアリに運搬された種子は、巣から離れた場所で発芽する可能性が高いため、種子が発芽した時にオオズアリでは散布前種子が防衛される可能性は低いと考えられる。しかし、オオズアリに散布された種子は分散するため、高密度で存在する株よりも種子が種子捕食者に食害される確率が低い可能性がある。

アリにとっての種子の価値

トビイロシワアリでは、種子の表面物質に対する選好性がみられ、巣へ運び込まれて表面物質のみが消費される種子が多くみられた(第5章)。また、種子本体が破壊されていた種子も、種子表面物質を消費する際に破壊されていた可能性が高く、周食型種子散布に近い特徴がみられた。種子にエライオソームを付けた植物や果肉が発達した果実を生産する植物では、アリによる周食型種子散布がみられ、エライオソームや果肉はアリの種子運搬に対する報酬となっている(Kjellsson 1985, Brew *et al.* 1989, Lanza *et al.* 1992)。それらの報酬には、アリを誘引する物質が含まれている。エライオソームの主成分には、オレイン酸、リノール酸、パルミチン酸、ステアリン酸などの脂肪

酸とグリセリドが含まれ、その他の水溶性成分としてグルタミン酸、アラニン、ロイシンなどのアミノ酸やフルクトース、グルコース、スクロースなどの糖も検出されている (Beattie *et al.* 1979)。脂質成分が単独でアリを誘引しているわけではなく、水溶性成分と混ざることによって誘引効果が現れると考えられている。エライオソームを種子に付ける植物では、アリにとって動物性食物資源が少ない春期と秋期に種子生産する植物が多く、エライオソームの脂質成分が昆虫由来の脂質成分に近い場合アリがエライオソームの付いた種子を運搬すると考えられている (Carroll and Janzen 1973, Hughes *et al.* 1994, Fischer *et al.* 2008)。また、アリが生合成できない必須脂肪酸などが含まれている場合もあり、それらが幼虫の成長や女王の産卵に必要なためアリによってエライオソームの付いた種子が運ばれる (Hagen *et al.* 1984, Gammans *et al.* 2005)。

トビイロシワアリを誘引するコニシキソウの種子表面物質は多糖類の可能性が高く、エライオソームなどの脂質を主成分とする報酬とは異なると思われる。雑食性で好蜜性の傾向があるトビイロシワアリにとって、秋期に不足している可能性が高い糖類は、貴重なエネルギー源になる可能性がある。トビイロシワアリは、春期にエライオソームの付いた種子を生産するホトケノザ *Lamium amplexicaule* Linn. の種子も運搬する (寺西 2001) が、秋期は環境中の食物資源の利用可能性が春期と異なるため、アリが誘引される物質も季節によって異なる可能性がある。

オオズアリでは、コニシキソウの種子表面物質に対する選好性はみられず、種子表面物質のみが消費されることはなかった (第 5 章)。種子本体が破壊

された場合には、表面物質は種皮とともに砕かれ、消費されている可能性が高い。オオズアリは、雑食性であるが季節に関わらず動物性のタンパク質が豊富な食物資源を頻繁に運搬する（緒方 1981）。そのため、糖類が含まれていると思われるコニシキソウの種子表面物質に対する選好性がみられなかったと考えられる。

以上のことから、トビイロシワアリとオオズアリではコニシキソウ種子の消費様式が異なり、コニシキソウの種子の価値は2種の間で異なることが判明した。この違いが、2種のアリによる種子散布様式の違いをもたらし、トビイロシワアリの低い食害率による種子散布とオオズアリの高い種子紛失率と紛失場所の分散による種子散布という2つの異なる種子散布への貢献が示唆された。

摘要

アリへの報酬としてエライオソームをもつ植物では、効率のよい種子散布が期待され、多くの研究がなされてきたが、アリへの報酬がない種子を生産する多くの植物でもアリによる種子散布がみられる。穀食性の収穫アリや雑食性のアリによって運搬される種子のほとんどは、食物としてアリに消費されるが、食べ残された種子や運搬途中で紛失・放棄された種子が結果的に散布されたことになる。このような食べ残し型の種子散布では、種子散布者は種子捕食者でもあるため、種子運搬、種子消失、種子食害、種子遺棄などの種子散布者の行動が種子の運命を決定する重要な要素となる。食べ残し型の種子散布では、種子の損失量が多く散布効率が低いと考えられてきたが、定量的に調べたものは少なく、実際の散布効率はほとんどわかっていない。

コニシキソウは株サイズが小さい時期から種子繁殖を開始し、栄養成長を継続しながら長期にわたって種子を生産する一年草である。繁殖期前半の種子はすぐに発芽するため、1年間に数世代が重複して親子間競争が生じる。繁殖期後半の種子では、翌年以降の発芽時に兄弟間で競争が生じる。したがって、親子間や兄弟間の競争が必ず生じ、種子の分散が重要になる。

本研究では、コニシキソウの種子散布様式を解明するために、(1) 季節により異なる2つの種子散布様式の実態の解明、(2) 2種のアリによる種子散布の特性と散布効率の解析、(3) アリによる散布前種子捕食者の排除や散布前種子の防衛と健全種子の選好的運搬の解析、(4) アリの種子運搬行動における種子表面物質の効果の解析を行った。

コニシキソウでは、栄養成長を続けながら種子繁殖を同時に行ない、その種子が休眠せずに発芽するため夏期に親子間競争が生じる。そのため、夏期には自動種子散布を行なうことで親子間の競争を回避していることが示唆された。一方、秋期に生産された種子では親子間競争が生じないため、自動種子散布はみられなかった。しかし、トビイロシワアリとオオズアリによる種子散布がみられ、翌年の発芽時にみられる兄弟間の競争の緩和に貢献している可能性が示唆された。

オオズアリでは、種子を巣へ搬入するまでにさまざまな場所で種子を紛失する確率が高いが、一度巣へ運び込まれた種子はほとんど搬出されることはなく、ほぼすべての種子が消費された。そのため、紛失によって散布される範囲は広がったが、巣口周辺には実生は出現しなかった。したがって、オオズアリは運搬中の紛失による種子散布効率が高いと考えられた。一方、トビイロシワアリでは、種子の紛失率は低い、一度巣へ運び込まれた種子の約半数が再び巣外へ搬出され、種子の食害率が顕著に低かった。そのため、巣口周辺に実生が多数出現した。したがって、トビイロシワアリによる種子散布効率は高く、種子散布に大きく貢献していると考えられた。

コニシキソウの株に2種のアリが存在する場合、種子捕食者であるカメムシの密度が低く、アリによって散布前の種子が防衛されている可能性が示唆された。また、トビイロシワアリはカメムシによって吸汁食害された種子よりも健全な種子を優先して巣へ搬入した。したがって、トビイロシワアリは効率の良い種子散布者であると考えられた。

トビイロシワアリは種子表面物質に対して選好性を示し、巣内に持ち込ん

だ種子の表面物質のみを消費する傾向がみられた。一方、オオズアリは種子表面物質に対する選好性はみられず、巣内に搬入した種子の表面物質のみが消費されることはなかった。このような種子の消費様式の違いは、アリの食性の違いによるものと考えられた。

以上のことから、コニシキソウはアリによって種子が運搬されることで、新たな生育環境を獲得し、分布域を拡大することができることが示唆された。また、コニシキソウの種子の価値はアリの種によって異なり、その違いが 2 種のアリの散布様式に違いをもたらした。トビイロシワアリは低い食害率により種子散布に貢献し、オオズアリは高い種子紛失率と紛失場所の分散によって種子散布とへ貢献していると考えられた。

謝 辞

本研究の遂行ならびに論文作成において、終始懇切丁寧に御指導を頂いた佐賀大学農学部システム生態学研究室の鈴木信彦教授、昆虫学研究室の早川洋一教授および鹿児島大学農学部の曾根晃一教授に心から感謝の意を申し上げます。また、それぞれの研究分野から適切な御助言を頂いた佐賀大学農学部の藤條純夫名誉教授、近藤榮造名誉教授、野間口眞太郎教授、吉賀豊司助教に厚く御礼申し上げます。

京都大学生態学研究センターの片山昇氏、寺西眞氏には共同研究などを通して調査・実験に御助力を頂き、有益な御助言も頂きました。また、佐賀大学農学部システム生態学研究室の諸氏には、研究計画の段階からさまざまな御意見や激励を頂き、調査・実験の補助もして頂きました。本研究を支えて下さいました皆様に心から感謝致します。

引用文献

- Ashton DH (1979) Seed harvesting by ants in forests of *Eucalyptus regnans* F. Muell. in central Victoria. *Aust. J. Ecol.* 4: 265-277.
- Baroni-Urbani C (1992) Factors affecting seed preference among old world harvester ants of the genus *Messor*. *Ethol. Ecol. Evol.* 2 (Special Issue): 73-80.
- Baroni-Urbani C, Nielsen MG (1990) Energetics and foraging behaviour of the European seed harvesting ant *Messor capitatus*. II. Do ants optimize their harvesting? *Physiol. Entmol.* 15: 449-461.
- Barton AM (1986) Spatial variation in the effect of ants on an extrafloral nectary plant. *Ecology* 67: 495 ~ 504.
- Baskin JM, Baskin CC (1979) Timing of seed germination in the weedy summer annual *Euphorbia supina*. *Bartonia* 46: 63-68.
- Beattie AJ (1985) The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms. Cambridge University Press, New York.
- Beattie AJ, Culver DC (1982) Inhumation: how ants and other invertebrates help seeds. *Nature* 297: 627.
- Beattie AJ, Culver DC (1983) The nest chemistry of two seed-dispersing ant species. *Oecologia* 56: 99-103.
- Beattie AJ, Hughes L (2002) Ant-plant interactions. In: Herrera CM, Pellmyr O (eds) Plant-animal interactions – An evolutionary approach –. Blackwell Science, Massachusetts, pp. 211-235.

- Beattie AJ, Lyons N (1975) Seed dispersal in *Viola* (Violaceae): adaptations and strategies. *Amer. J. Bot.* 62: 714-722.
- Beattie AJ, Culver DC, Pudlo RJ (1979) Interaction between ants and the diaspores of some common spring flowering herbs in West Virginia. *Castanea* 44: 177-186.
- Bentley BL (1976) Plants bearing extrafloral nectaries and the associated ant community: interhabitat differences in the reduction of herbivore damage. *Ecology* 57: 815-820.
- Berg RY (1975) Myrmecochorous plants in Australia and their dispersal by ant. *Aust. J. Bot.* 23: 475-508.
- Böhning-Gaese K, Gaese BH, Rabeemantsoa B (1999) Importance of primary and secondary seed dispersal in the malagasy tree *Commiphora guillaumini*. *Ecology* 80: 821-832.
- Bonal R, Muñoz A, Díaz M (2007) Satiation of predispersal seed predators: the importance of considering both plant and seed levels. *Evol. Ecol.* 21: 367-380.
- Brew GR, O'Dowd DJ, Rae JD (1989) Seed dispersal by ants: behaviour releasing compounds in elaiosomes. *Oecologia* 80: 490-497.
- Bristow CM (1984) Differential benefits from ant attendance to two species of Homoptera on New York ironweed. *J. Anim. Ecol.* 53: 715-726.
- Buckley R (1983) Interaction between ants and membracid bugs decreases growth and seed set of host plant bearing extrafloral nectarines. *Oecologia* 58: 132-136.

- Buckley RC (1987) Interactions involving plants, Homoptera, and ants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18: 111-135.
- Campbell MH (1982) Restricting losses of aerially sown seeds due to seed-harvesting ants. In: Buckley RC (ed) *Ant-plant interactions in Australia*, W. Junk, Dordrecht, the Netherlands, pp. 25-30.
- Carroll CR, Janzen DH (1973) Ecology of foraging by ants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4: 231-257.
- Crist TO, MacMahon JA (1992) Harvester ant foraging and shrub-steppe seeds: interactions of seed resources and seed use. *Ecology* 73: 1768-1779.
- Cuautle M, Rico-Gray V (2003) The effect of wasps and ants on the reproductive success of the extrafloral nectaried plant *Turnera ulmifolia* (Turneraceae). *Funct. Ecol.* 17: 417-423.
- Cuautle M, Rico-Gray V, Diaz-Castelazo C (2005) Effects of ant behaviour and presence of extrafloral nectaries on seed dispersal on the Neotropical myrmecochore *Turnera ulmifolia* L. (Turneraceae). *Biol. J. Linn. Soc.* 86: 67-77.
- Culver DC, Beattie AJ (1978) Myrmecochory in *Viola*: dynamics of seed-ant interactions in some West Virginia species. *J. Ecol.* 66: 55-72.
- Davidson DW, Mckey D (1993) Ant - plant symbioses: Stalking the Chuyachaqui. *Trends Ecol. Evol.* 8: 326-332.
- Davidson DW, Morton SR (1981) Myrmecochory in some plants (*F. chenopodiaceae*) of the Australian arid zone. *Oecologia* 50: 357-366.

- Detrain C, Pasteels JM (2000) Seed preferences of the harvester ant *Messor barbarus* in a Mediterranean mosaic grassland (Hymenoptera : Formicidae). *Sociobiology* 35:35-48.
- Detrain C, Tasse O (2000) Seed drops and caches by the harvester ants *Messor barbarus*: do they contribute to seed dispersal in Mediterranean grasslands? *Naturwissenschaften* 87: 373-376.
- Díaz M (1996) Food choice by seed-eating birds in relation to seed chemistry. *Biochem. Physiol. A: Physiol.* 113: 239-246.
- Dicke M, Sabelis MW, Takabayashi J, Bruin J, Posthumus MA (1990) Plant strategies of manipulating predator-prey interactions through allelochemicals: prospects for application in pest control. *J. Chem. Ecol.* 16: 3091-3118.
- Dress WJ, Neweell SJ, Nastase AJ, Ford JC (1997) Analysis of amino acids in nectar from pitchers of *Sarracenia purpurea* (Sarraceniaceae). *Amer. J. Bot.* 84: 1701-1706.
- Fenner M, Thompson K (2005) *The ecology of seeds*. Cambridge University Press, UK. pp. 60-67.
- Fewell JH, Harrison JF (1991) Flexible seed selection by individual harvester ant, *Pogonomyrmex occidentalis*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 28: 377-384.
- Fiala B, Maschwitz U, Pong TY, Helbig AJ (1989) Studies of a South East Asian ant-plant association: protection of *Macaranga* trees by *Crematogaster borneensis*. *Oecologia* 79: 463-470.
- Fiedler K (1991) European and North West Africa Lycaenidae (Lepidoptera) and

- their associations with ants. J. Res. Lepid. 28: 239-257.
- Fischer RC, Richte A, Hadacek F, Mayer V (2008) Chemical differences between seeds and elaiosomes indicate an adaptation to nutritional needs of ants. *Oecologia* 155: 539-547.
- Gammans N, Bullock JM, Schönrogge K (2005) Ant benefits in a seed dispersal mutualism. *Oecologia* 146: 43-49.
- Gaume L (1997) Benefits conferred by “timid” ants: active anti-herbivore protection of the rainforest tree *Leonardoxa africana* by the minute ant *Petalomyrmex phylax*. *Oecologia* 112: 209-216.
- Gaume L, Zacharias M, Grosbois V, Borges RM (2005) The fitness consequences of bearing domatia and having the right ant partner: experiments with protective and non-protective ants in a semi-myrmecophyte. *Oecologia* 145: 76-86.
- Gibson W (1993a) Selective advantage hemi-parasitic annuals, genus *Melampyrum*, of a seed-dispersal mutualism involving ants: I . Favorable nest sites. *Oikos* 67: 334-344.
- Gibson W (1993b) Selective advantages to hemiparasitic annuals, genus *Melampyrum*, of a seed dispersal mutualism involving ants: II. seed-predator avoidance. *Oikos* 67: 345-350.
- Gibson W, Good RE (1987) The seedling habitat of *Pinus echinata* and *Melampyrum lineare* in oak-pine forest of the New Jersey pinelands. *Oikos* 49: 91-100.
- Giladi I (2006) Choosing benefits or partners: a review of the evidence for the

- evolution of myrmecochory. *Oikos* 112: 481-492.
- Gómez C, Espadaler X (1998a) Seed dispersal curve of a Mediterranean myrmecochore: influence of ant size and the distance to nests. *Ecol. Res.* 13: 347-354.
- Gómez C, Espadaler X (1998b) Myrmecochorous dispersal distances: a world survey. *J. Biogeogr.* 25: 573-580.
- Gorb SN, Gorb EV (1999a) Effects of ant species composition on seed removal in deciduous forest in eastern Europe. *Oikos* 84: 110-118.
- Gorb SN, Gorb EV (1999b) Dropping rates of elaiosome-bearing seeds during transport by ants (*Formica polyctena* Foerst.): Implications for distance dispersal. *Acta Oecologica* 20: 509-518.
- Hagen G, Kleinschmidt A, Guilfoyle T (1984) Auxin-regulated gene expression in intact soybean hypocotyl and excised hypocotyl sections. *Planta* 162: 147-153.
- Handel SN (1978) The competitive relationship of three woodland sedges and its bearing on the evolution of ant-dispersal of *Carex pedunculata*. *Evolution* 32: 151-163.
- Harper JL, Lovell PH, Moore KG (1970) The shapes and sizes of seeds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1: 327-356.
- Heil M, McKey D (2003) Protective ant-plant interactions as model systems in ecological and evolutionary research. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 34: 425-453.
- Heil M, Fiala B, Baumann B, Linsenmair KE (2000) Temporal, spatial and biotic variations in extrafloral nectar secretion by *Macaranga tanarius*. *Funct. Ecol.*

- 14: 749-757.
- Heil M, Koch T, Hilpert A, Fiala B, Boland W, Linsenmair KE (2001) Extrafloral nectar production of the ant-associated plant, *Macaranga tanarius* is an induced, indirect, defensive response elicited by jasmonic acid. Proc. Nat. Acad. Sci. 98: 1083-1088.
- Heithaus ER (1981) Seed predation by rodents in three ant-dispersed plants. Ecology 62: 136-145.
- Higashi S, Tsuyuzaki S, Ohara M, Ito F (1989) Adaptive advantages of ant-dispersed seeds in the myrmecochorous plant *Trillium tschonoskii* (Liliaceae). Oikos 54: 389-394.
- Horvitz CC (1981) Analysis of how ant behaviors affect germination in a tropical myrmecochore *Calathea microcephala* (P. and E.) Koernicke (Marantaceae): Microsite selection and aril removal by neotropical ants, *Odontomachus*, *Pachycondyla*, and *Solenopsis* (Formicidae). Oecologia 51: 47-52.
- Horvitz CC, Schemske DW (1986) Seed dispersal of a neotropical myrmecochore: variation in removal rates and dispersal distance. Biotropica 18: 319-323.
- Horvitz CC, Schemske DW (1990) Spatiotemporal variation in insect mutualists of a neotropical herb. Ecology 71: 1085 - 1097.
- Hughes L, Westoby M, Jurado E (1994) Convergence of elaiosomes and insect prey: Evidence from ant foraging behavior and fatty acid composition. Funct. Ecol. 8: 358-365.
- Hulme PE, Benkman CW (2002) Granivory. In: Herrera CM and Pellmyr OE (ed)

- Plant-animal interactions: An evolutionary approach. Blackwell Scientific, New York, pp. 132-154.
- Inouye DW, Inouye RS (1980) The amino acids of extrafloral nectar from *Helianthella quinquenervis* (Asteraceae). *Amer. J. Bot.* 67: 1394-1396.
- Inui Y, Itioka T, Mutase K, Yamaoka R, Itino T (2001) Chemical recognition of partner plant species by foundress ant queens in *Macaranga-Crematogaster* myrmecophytism. *J. Chem. Ecol.* 27: 2029-2040.
- Izzo TJ, Vasconcelos H (2002) Cheating the cheater: domatia loss minimizes the effects of ant castration in an Amazonian ant-plant. *Oecologia* 133: 200-205.
- Izzo TJ, Vasconcelos H (2005) Ants and plant size shape the structure of the arthropod community of *Hirtella myrmecophila*, an Amazonian ant-plant. *Ecol. Entomol.* 30: 650-656.
- Janzen DH (1966) Coevolution of mutualism between ants and acacias in central America. *Evolution* 20: 249-275.
- Janzen DH (1969) Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution* 23: 1-27.
- Janzen DH (1971) Seed predation by animals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2: 465-492.
- Jürgens A (2006) Chemical composition of leaf volatiles in *Macaranga* species (Euphorbiaceae) and their potential role as olfactory cues in host-localization of foundress queens of specific ant partners. *Biochem. Syst. Ecol.* 34: 97-113.
- Kaspari M (1993) Removal of seeds from Neotropical frugivore droppings: ant responses to seed number. *Oecologia* 95: 81-88.

- Katayama N, Suzuki N (2003) Bodyguard effects for aphids of *Aphis craccivora* Koch (Homoptera: Aphididae) as related to the activity of two ant species, *Tetramorium caespitum* Linnaeus (Hymenoptera: Formicidae) and *Lasius niger* L. (Hymenoptera: Formicidae). *Appl. Entomol. Zool.* 38: 427-433.
- Katayama N, Suzuki N (2004) Role of extrafloral nectaries of *Vicia faba* for attraction of ants and herbivores exclusion by ants. *Entomol. Sci.* 7: 119-124.
- Kawano S, Azuma H, Ito M, Suzuki K (1999) Extrafloral nectaries and chemical signals of *Fallopia japonica* and *Fallopia sachalinensis* (Polygonaceae), and their roles as defense systems against insect herbivory. *Pl. Sp. Biol.* 14: 167-178.
- Keeler KH (1977) The extrafloral nectaries of *Ipomoea carnea* (Convolvulaceae). *Amer. J. Bot.* 64: 1182-1188.
- Kelrick ML, MacMahon JA, Parmenter RP, Sisson DV (1986) Native seed preferences of shrub-steppe rodents, birds and ants: the relationships of seed attributes and seed use. *Oecologia* 68: 327-337.
- 菊沢喜八郎 (1995) 植物の繁殖生態学. 蒼樹書房、東京.
- Kjellsson G (1985) Seed fate in a population of *Carex pilulifera* L.: I. Seed dispersal and ant-seed mutualism. *Oecologia* 67: 416-423.
- Knoch TM, Feath SH, Arnott DL (1993) Endophytic fungi alter foraging and dispersal by desert seed-harvesting ants. *Oecologia* 95: 470-473.
- Koptur S (1979) Facultative mutualism between weedy vetches bearing extrafloral nectaries and weedy ants in California. *Amer. J. Bot.* 66: 1016-1020.

- Koptur S (1985) Alternative defenses against herbivores in *Inga* (Fabaceae: Mimosoideae) over an elevational gradient. *Ecology* 66: 1639-1650.
- Koptur S (1992) Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. In: E. Bernays (ed). *Insect-plant interaction*. vol. IV. CRC Press, Boca Raton, pp. 81-129.
- 黒沢高秀 (2001) 日本産雑草性ニシキソウ属 (トウダイグサ科) 植物の分類と分布. *Acta Phytotax. Geobot.* 51: 203-229.
- Lanza J, Schmitt M A, Awad AB (1992) Comparative chemistry of elaiosomes of three species of *Trillium*. *J. Chem. Ecol.* 18: 209-220.
- Leal IR, Oliveira PS (1998) Interactions between Fungus-Growing Ants (*Attini*), Fruits and Seeds in Cerrado Vegetation in Southeast Brazil. *Biotropica* 30: 170-178.
- LeCorff M, Horvitz CC (1995) Dispersal of seeds from chasmogamous and cleistogamous flowers in an ant-dispersed neotropical herb. *Oikos* 73: 59-64
- Levey DJ, Byrne MM (1993) Complex ant-plant interactions: Rain forest ants as secondary dispersers and post-dispersal seed predators. *Ecology* 74: 1802-1812.
- Lloyd M (1967) 'Mean crowding'. *J. Anim. Ecol.* 36: 1-30.
- Milton SJ, Dean WRJ (1993) Selection of seeds by harvester ants (*Messor capensis*) in relation to condition of arid rangeland. *J. Arid. Environ.* 24: 63-74.
- Monks A, O'Connell DM, Lee WG, Bannister JM, Dickinson KJM (2007) Benefits

- associated with the domatia mediated tritrophic mutualism in the shrub *Coprosma lucida*. *Oikos* 116: 873-881.
- Nilsson SG (1985) Ecological and evolutionary interactions between reproduction of beech *Fagus silvatica* and seed eating animals. *Oikos* 44: 157-164.
- O'Dowd DJ, Hay ME (1980) Mutualism between harvester ants and a desert ephemeral: seed escape from rodents. *Ecology* 61: 531-540.
- 緒方 一夫 (1981) 日本産オオズアカアリ属の分類と生態 昆虫と自然 16: 17-22
- Ohkawara K, Higashi S (1994) Relative importance of ballistic and ant dispersal in two diplochorous *Viola* species (Violaceae). *Oecologia* 100: 135-140.
- Ohnishi Y, Suzuki N, Katayama N, Teranishi S (2008) Seasonally different modes of seed dispersal in the prostrate annual, *Chamaesyce maculata* (L.) Small (Euphorbiaceae), with multiple overlapping generations. *Ecol. Res.* 23: 299-305.
- Oliveira PS, Galetti M, Pedroni F, Morellato LPC (1995) Seed cleaning by *Mycocepurus goeldii* ants (Attini) facilitates germination in *Hymenaea courbaril* (Caesalpiniaceae). *Biotropica* 27: 518-522.
- Passos L, Oliveira PS (2002) Ants affect the distribution and performance of seedlings of *Clusia criuva*, a primarily bird-dispersed rain forest tree. *J. Ecol.* 90: 517-528.
- Passos L, Oliveira PS (2004) Interaction between ants and fruits of *Guapira opposita* (Nyctaginaceae) in a Brazilian sandy plain rainforest: ant effects on

- seeds and seedling. *Oecologia* 139: 376-382.
- Picó FX, Retana J (2000) Temporal variation in the female components of reproductive success over the extended flowering season of a Mediterranean perennial herb. *Oikos* 89: 485-492.
- Pierce NE (1987) The evolution and biogeography of associations between lycaenid butterflies and ants. In: Harvey PH, Partridge L (eds) *Oxford surveys in evolutionary biology* 4. Oxford University Press, Oxford, pp. 89-116.
- Pizo MA, Oliveira PS (1998) Interaction between ants and seeds of a nonmyrmecochorous neotropical tree, *Cabralea canjerana* (Meliaceae), in the Atlantic forest of southeast Brazil. *Amer. J. Bot.* 85: 669-674.
- Pizo MA, Oliveira PS (1999) Removal of seeds from vertebrate feces by ants: effects of seed species and deposition site. *Can. J. Zool.* 77: 1595-1602.
- Pizo MA, Oliveira PS (2001) Size and lipid content of nonmyrmecochorous diaspores: effects on the interaction with litter-foraging ants in the Atlantic rain forest of Brazil. *Pl. Ecol.* 157: 1573-5052.
- Pulliam HR, Brand MR (1975) The production and utilization of seeds in plains grassland of southeastern Arizona. *Ecology* 56: 1158-1166.
- Retana J, Picó FX, Rodrigo A (2004) Dual role of harvesting ants as seed predators and dispersers of a non-myrmecochorous Mediterranean perennial herb. *Oikos* 105: 377-385.
- Reyes-López JL, Fernández -Haeger J (2002a) Food storage in the nest and seed selectivity in the harvester ant *Messor barbarus* (Hymenoptera: Formicidae).

- Sociobiology 39: 123-128.
- Reyes-López JL, Fernández-Haeger J (2002b) Composition-dependent and density-dependent seed removal rates in the harvester ant *Messor barbarus*.
Sociobiology 39: 475-484.
- Rissing SW (1981) Foraging specializations of individual seed-harvester ants.
Behav. Ecol. Sociobiol. 9: 149-152.
- Roberts JT, Heithaus ER (1986) Ants rearrange the vertebrate-generated seed shadow of a neotropical fig tree. Ecology 67: 1046-1051.
- Schöning C, Espadaler X, Hensen I, Roces F (2004) Seed predation of the tussock-grass *Stipa tenacissima* L. by ants (*Messor* spp.) in south-eastern Spain: the adaptive value of trypanocarpy. J. Arid. Environ. 56: 43-61.
- Smallwood J, Culver DC (1979) Colony movements of some North American ants.
J. Anim. Ecol. 48: 373-382.
- Suzuki N, Ohnishi Y (2006) Significance of the simultaneous growth of vegetative and reproductive organs in the prostrate annual *Chamaesyce maculata* (L.) Small (Euphorbiaceae). Ecol. Res. 21: 91-99.
- Suzuki N, Teranishi S (2005) Phenology and life cycle of the annual, *Chamaesyce maculata* (L.) Small (Euphorbiaceae), with multiple overlapping generations in Japan. Ecol. Res. 20: 425-432.
- 鈴木善弘 (2003) 種子生物学. 東北大学出版会, 仙台.
- 寺西 眞 (2001) コニシキソウおよびホトケノザにおけるアリによる種子散布 神戸大学大学院自然科学研究科修士論文 40 pp.

友国智秀、高井幹夫、山下泉、川村満、川澤哲夫 (1993) 日本原色カメムシ
図鑑：陸生カメムシ類. 全国農村教育協会, 東京.

Turlings TCJ, Fritzsche ME (1999) Attraction of parasitic wasps by caterpillar-
damaged plants. In: Chadwick D, Goode J, Foundation N (ed). Insect-plant
interactions and induced plant defence. JohnWiley and Sons, Hoboken, pp.
21-38.

Vander Wall SB, Longland WS (2004) Diplochory: Are two seed dispersers better
than one? Trends Ecol. Evol. 19: 155-161.

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.

Way MJ (1963) Mutualism between ants and honeydew-producing Homoptera.
Ann. Rev. Entomol. 8: 307-344.

Willott SJ, Compton SG, Incoll LD (2000) Foraging, food selection and worker size
in the seed harvesting ant *Messor bouvieri*. Oecologia 125: 35-44.

Yeaton RJ, Bond WJ (1991) Competition between two shrub species: dispersal
difference and fire promote coexistence. Amer. Natur. 138: 328-341.

Summary

Although efficient dispersal of seeds bearing an elaiosome has been reported in many plant species, ants also carry seeds without an elaiosome in other many species (leftover seed dispersal). In the leftover seed dispersal, most of seeds that have been carried by harvester ants or omnivorous ants are consumed as foods, but seeds lost by ants during the seed carry to their nest or leftover seeds in the nest have been consequently dispersed. In this case, ants' behaviors such as seed transport, seed loss, seed predation, and seed abandon are important for determining the seed fate. In this mode of seed dispersal by ants, the efficiency of dispersal has been considered to be extremely low. However, the quantitative investigation for the efficiency of seed dispersal has been hardly carried out, and the significance of this mode of dispersal is less well elucidated.

Chamaesyce maculata (L.) Small is a prostrate annual weed. Plants that emerged in June commenced sexual reproduction from late July, and thereafter both vegetative growth and sexual reproduction continued together until early November. Seeds produced in the summer germinated without dormancy, resulting in overlapping multiple generations within a year. Consequently, the competition between parents and offspring would occur. Seeds produced in the autumn germinated from early summer of the next year, and the competition among offspring seedlings would occur. Therefore, in *C. maculata*, the seed dispersal is important for escaping from the sib-competitions.

In this study, in order to elucidate modes of seed dispersal in *C. maculata*, we carried out (1) the examinations of seasonally different modes of seed dispersal, (2) the investigations on the characteristics of seed dispersal by two ant species and their efficiencies, (3) the investigations on the defense of pre-dispersal seeds, the exclusion of pre-dispersal seed predators, and the preferential removal of non-injured seeds by ants, (4) the examinations of ant's preferences to the seed coat and the effects of the seed coat on the seed dispersal by ants.

In the summer when the competition between parents and offspring would occur, the competition between parents and offspring was weakened by the autochory. On the other hand, in the autumn the autochory did not occur because no competition between parents and offspring occurs, but the seed dispersal by ants of *Tetramorium tsushimae* Linnaeus and *Pheidole noda* Smith. F. was observed. The seed dispersal by ants is likely to contribute to escape from the competition among offspring in the next year.

In *P. noda*, although the proportion of seeds lost during the seed carry to their nest was high, the seeds carried into the nest were hardly carried out of the nest, and almost of them were consumed in the nest. Thus, although the dispersal range of the seeds by *P. noda* expanded, seedlings did not emerged around the nest of *P. noda*. Therefore, it is expected that *P. noda* contributes to the seed dispersal of *C. maculata* by the seed loss during the seed carry to their nest. In *T. tsushimae*, although the proportion of seed loss by ants during the seed carry to their nest was low, about half of the seeds carried into the nest were carried out of the nest without

consumption by ants. Thus, the proportion of seeds consumed was conspicuously low, and many seedlings emerged around the nest of *T.tsushimae*. Therefore, it is expected that *T. tsushimae* greatly contributes to the seed dispersal of *C. maculata* by the low seed consumption rate.

When two ant species existed on the plants of *C. maculata*, the density of stinkbugs was low on the plants. Therefore, the pre-dispersal seeds seem to be defended by ants. Moreover, when both injured and non-injured seeds were provided to ants at the same time, *T. tsushimae* carried non-injured seeds more quickly into the nest than injured seeds. Therefore, *T. tsushimae* seems to be the efficient seed disperser.

Ants of *T. tsushimae* showed the preference to the seed coat of *C. maculata*, and they consumed only the seed coat in the nest without the consumption of the body of seeds. On the other hand, ants of *P. noda* showed no preference to the seed coat, and only the consumption of the seed coat was not found. The difference in seed consumption modes between two ant species seemed to be influenced by their food habits.

Consequently, *C. maculata* would acquire new habitats resulting from the seed dispersal by ants, and would be able to expand their distribution range. The value of seeds differed between *T. tsushimae* and *P. noda*, resulting in different patterns of the seed dispersal between two ant species. It is considered that *T. tsushimae* and *P. noda* contribute to the seed dispersal of *C. maculata* by the low proportion of seed consumption and the high proportion and dispersion of seed loss during the

seed carry to their nest, respectively.