

芦屋大学論叢 第76号
(令和4年3月24日)抜刷

トビイロケアリ新女王における
異なるコロニー発達パターン

—コロニー創設時期と気温の影響について—

黒木出
渡康彦
中村圭司

トビイロケアリ新女王における異なるコロニー発達パターン

—コロニー創設時期と気温の影響について—

黒木 出(1)

渡 康彦(2)

中村 圭司(3)

(1) 芦屋大学臨床教育学部研修員

(2) 芦屋大学臨床教育学部

(3) 岡山理科大学生物地球学部

1. はじめに

多くの昆虫は、発育に不適な環境条件下では発育を抑制または停止し、特定の条件が与えられなければ発育を再開しない休眠という生理状態をもっている。休眠の誘導や終了には、多くの場合1日の日照時間（光周期）や温度といった外的要因が関わる。休眠は、生息地域における環境の季節変化に合わせて誘導されることから、1年間に決まった周期で繰り返されるので、生活史を一定の型にはめる役割も担っている（Danilevskii, 1965；Danks, 1987）。

アリ類のコロニーの創設は結婚飛行を終えた女王アリ単独で行われる。交尾を済ませた女王は翅を落とし、石の下や倒木などのコロニー創設に適切な環境を探したのちに地中に潜ってコロニー創設を行う。1～数匹の女王とその子である多数の働きアリが存在するコロニーをもち、個体によって明確な分業がみられる点で、他の昆虫とは大きく異なる特異な社会性昆虫の一群である。さらに、女王アリが10年以上生存するなど、様々な研究分野において興味深い研究対象である（Hölldobler and Wilson, 1990）。一般的な休眠をもつ昆虫では、ある特定の発育段階でのみ休眠に入るが、アリ類は成虫と幼虫という大きく異なる2つの発育段階での休眠が混在することが知られている（Kipyatkov, 2001）。例えばクシケアリ属の一種 (*Myrmica laevinodis*) では、秋を迎えると女王の産卵が停止し、幼虫も発達を停止するため、越冬時における幼虫の齢構成は様々である（Brian, 1951）。

また、アリ類では生涯のほとんどを地中で過ごすため、休眠の誘導や終了には光周期ではなく温度が主な要因となる（Kipyatkov, 1993, 2001）。そのため、春に気温が上昇すると休眠が終了して女王アリが産卵を始めコロニーが成長し、夏以降コロニーの成長は緩やかになり、秋から冬の低温により休眠が誘導されて翌年の春に終了する（Brian, 1951；Kipyatkov, 1993）。

アリ類における野外でのコロニー発達と休眠機構の先行研究のほとんどは、亜寒帯や冷温帯などに生息するアリ類で行われており、暖温帯地域での研究はほとんどない。さらに、野外で幼虫、蛹、働きアリ、女王アリのコロニー要員を採集して飼育実験を行っており、女王アリの初期コロニー創設において野外の年間の環境要因がどのように影響を与えるのか明らかにしたものはない。少ない例としてトビイロケアリ (*Lasius japonicus*) の休眠機構と生活史の研究がある（Kamitani et al., 2015；Kuroki et al., 2019；Nakamura et al., 2017）。

トビイロケアリは体長2.5～3.5 mmで、日本全国の平野部から山地の草地、林内で普通にみられる。以前はユーラシアに分布する *L. niger* と同種とされていたが、Seifert (1992) によって *L. niger* よりも女王の

胸部と働きアリの穿刺が小さい事などから別種とされた。国内では、北海道、本州、四国、九州、屋久島、トカラ列島に分布しており、海外では朝鮮半島や台湾にも分布する (JADG, 2003)。

Kamitani ら (2015) は、トビイロケアリのコロニー発達に対する光周期と温度の影響を検討し、幼虫休眠は光周期によって誘導されないことを報告した。加えて、野外条件下で飼育したコロニーでは、秋の低温によって蛹が確認されなくなることから、トビイロケアリは、1年間の温度の変化に合わせた生活史をもつておらず、その生活史は低温による休眠によってコロニー調節が行われると結論付けた。Nakamura ら (2017) は、15~25°C条件下での飼育実験により、温度の低下が幼虫休眠と女王アリの成虫休眠を誘導することを確認した。これらの結果は、トビイロケアリのコロニー発達に影響を与える主な外的要因が温度であることを示しており、他のアリ類で報告されているものと同様の温度依存の休眠機構をもつと考えられる。

異なる採集年のトビイロケアリ女王を野外環境下で飼育すると、それぞれの年で8月の気温の違いによって異なる蛹の個体数のパターンがみられることから、高温条件によるコロニー発達の調節、または阻害が起こっていると考えられる (Kamitani *et al.*, 2015)。しかし、Kamitani ら (2015) も Nakamura ら (2017) も、野外条件における蛹の個体数のみを記録しており、女王の産卵や幼虫は記録していない。また、トビイロケアリの新女王の結婚飛行は7月から8月の間に行われることが知られており (JADG)，同じ年であってもこの期間の初めに結婚飛行したものと後の方で結婚飛行したものとでは、コロニー創設の開始時の温度が大きく異なっていると予想される。

本研究は、コロニー創設時期が異なることによってもたらされる気温の違いがコロニー発達にどのような影響を与えるのかを明らかにすることを目的とし、トビイロケアリの新女王を結婚飛行後に翅を落とした時期の違いでグループ分けした後、野外条件で維持し、コロニー創設後の卵、幼虫、蛹の個体数をグループ間で比較した。

2-1. 方法

2009年6月から7月中旬にかけて、岡山県岡山市理大町の岡山理科大学構内で、灯火に集まったトビイロケアリ新女王（図1-1）を採集し、コロニー創設のために翅を落とした女王を、それぞれ活性炭粉末を混ぜた石膏（約1cm厚）を敷いたプラスチック製の容器（縦4.5cm×横7.2cm×高さ2.3cm）に移して、野外条件下で飼育した（図1-1, 1-2）。飼育中は一定の湿度を維持するために、週に2回数mlの水を石膏に染み込ませた。働きアリが出現したコロニーでは、働きアリが女王アリに餌を与えられるように乾燥アカムシと昆虫ゼリー（株式会社フジコン 高タンパク乳酸ゼリーワイドS）を与えた。

翅を落とした時期が6月22日から6月30日まで（以降、グループA）、7月4日から7月7日まで（以降、グループB）、7月11日から7月14日まで（以降、グループC）の3グループに分けた。翅を落とした女王アリを容器に入れ、野外条件下に置いた日を飼育後1日とし、飼育開始直後の10日間は、各コロニーの女王の生死を毎日確認した。その後は、週に2回女王の生死とコロニー内の卵数、幼虫および蛹の数を記録した。幼虫と蛹の死亡は記録せず、死亡個体の容器からの取り出しありは行わなかった。また、働きアリの出現以降の卵と幼虫の数に関しては、確認時に働きアリによって運ばれることから、年間を通しての正確な確認ができないと判断し、最も高温の影響が確認できると考えられる8月27日までの記録とした。

採集地点の気温変動の様相を知るため、採集地点に最も近い岡山地方気象台の月平均気温のデータを、気象庁のウェブサイトから引用した（図2）。

2-2. 統計処理

各グループの個体数の平均値についてグループ間で比較するために一元配置の分散分析を行い、有意な差がみられた場合 Tukey test によって多重比較した。また、実験終了時の女王アリの死亡率についてカイ二乗検定を行った。



図 1-1. 結婚飛行直後のトビイロケアリ女王



図 1-2. 女王アリの飼育容器

3. 結果

3 グループにおけるそれぞれの平均卵数（以降、卵数）、平均幼虫数（以降、幼虫数）、平均蛹数（以降、蛹数）について、飼育開始からの日変化を表 1 と図 3 に示す。どのグループの女王も翅を落としてから数日の間に産卵を開始した。コロニー内の卵数は日ごとに増加し、どのグループでも飼育開始から 10～20 日後に 1 度目のピークに達した後に減少を始めた。また、1 度目の最大産卵数はグループ A では飼育後 12 日に 43.5 ± 17.7 個、グループ B は 17 日に 67.3 ± 10.6 個、グループ C は 20 日に 89.8 ± 23.3 個と、コロニー創設が遅くなるにつれて産卵数が増加する傾向がみられ、グループ A とグループ B およびグループ A とグループ C の間に有意な差がみられた（表 1, $P < 0.05$, Tukey test）。

幼虫はどのグループでも産卵のピークを迎えるとともに出現が確認され、グループ A、グループ B では 1 度目の産卵のピークから約 7 日後に 1 度目の幼虫数のピークを迎えたが、グループ C では産卵のピーク時と同日に幼虫数のピークが確認された。この 1 度目のピークの最大幼虫数はグループ A では飼育後 19 日に 8.9 ± 5.3 匹、グループ B では 25 日に 16.3 ± 7.3 匹、グループ C では 20 日に 4.2 ± 4.6 匹となり、グループ B とグループ C の間で有意な差がみられた（表 1, $P < 0.05$, Tukey test）。また、グループ A では 8 月 20 日、グループ B では 8 月 27 日に再び幼虫数の増加が確認できたが、グループ C では明確なピークは確認できなかった。

蛹数は、どのグループでも幼虫数のピークを迎えた約 10 日後に、ピークが確認された。この 1 度目のピークの最大蛹数はグループ A では飼育後 30 日に 15.0 ± 8.1 匹、グループ B では 35 日に 17.3 ± 5.8 匹、グループ C では 34 日に 3.5 ± 7.2 匹となった。幼虫数と同様に、グループ B が最も蛹数が多く、グループ C が最も少くなり、グループ B とグループ C の間で有意な差がみられた（ $P < 0.05$, Tukey test）。その後、すべてのグループで 9 月上旬に蛹数の増加がほとんどみられなくなり、10 月以降は緩やかに減少し、12 月にはほとんどのコロニーで確認ができなくなった。また、すべてのグループにおいて働きアリの出現が確認された。本実験中に出現した蛹において、変色や腐敗などの死亡は確認されなかつたことから、蛹まで成長した個体はほぼ死亡することなく、働きアリとして出現したと考えられる。

また、実験終了の 1 月 7 日までの死亡累計数はグループ A で 2 個体、グループ B で 2 個体、グループ C で 2 個体となり、すべてのグループ間で死亡率に有意な差はみられなかった（表 1, χ^2 -検定, $P > 0.05$ ）。

表 1. 各グループでの卵、幼虫、蛹の 1 度目のピークにおける最大平均個体数とその記録日

グループ	翅を落とした時期	コロニーの数	最大卵数 (平均士標準偏差[記録日])	最大幼虫数 (平均士標準偏差[記録日])	最大蛹数 (平均士標準偏差[記録日])	実験終了までの女王アリ死亡率(%)
グループA (6月下旬)	6/22～6/30	12	43.5 ± 17.7^a [7/9]	8.9 ± 5.3^{ab} [7/16]	15.0 ± 8.1^{ab} [7/27]	16.7
グループB (7月上旬)	7/3～7/7	12	67.3 ± 10.6^b [7/19]	16.3 ± 7.3^a [7/27]	17.3 ± 5.8^a [8/6]	16.7
グループC (7月中旬)	7/11～7/14	6	89.8 ± 23.3^b [7/30]	4.2 ± 4.6^b [7/30]	3.5 ± 7.2^b [8/13]	33.3

各列内で、同じアルファベットが添えられた値には有意な差が無い（ $P > 0.05$, Tukey test）

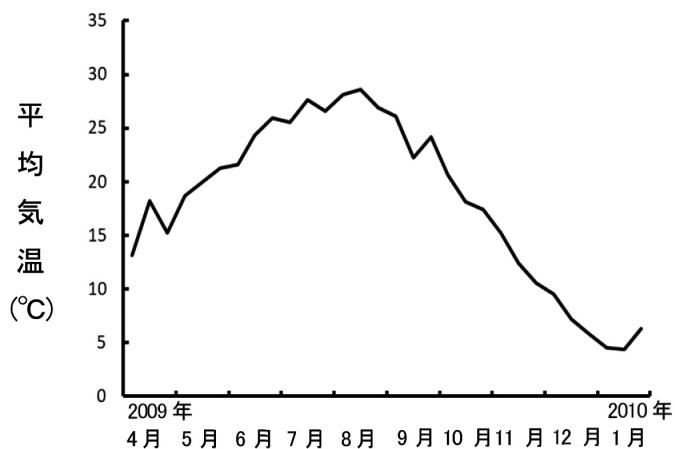


図2. 2009-2010年度の岡山地方気象台で計測された月の上旬，中旬，下旬ごとの気温とその推移
(気象庁のウェブサイトから作図)

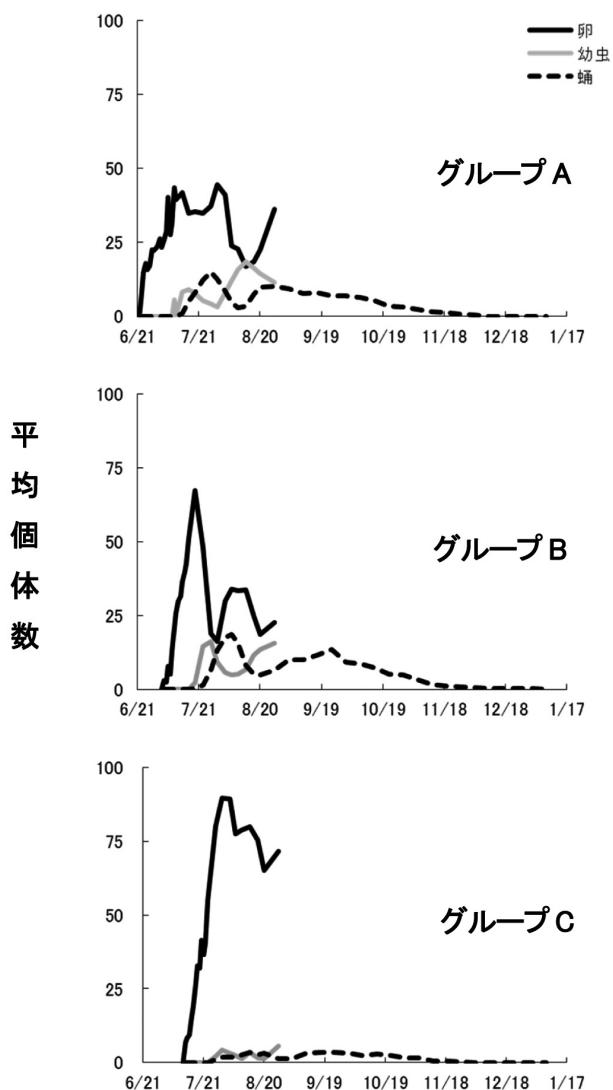


図3. 異なる時期に採集した女王が創設したコロニーにおける卵，幼虫，蛹数の平均推移
(翅を落とした時期はそれぞれグループAで6/22～6/30，グループBで7/3～7/7，グループCで7/11～7/14)

4. 考察

多くの温帶のアリ類は温度に依存した休眠機構をもっており、気温の高い夏にコロニー発達を活発に行い、秋の低温によって誘導された休眠によってコロニー発達を収束する生活史をもつ (Brian, 1951 ; Kipyatkov, 2001 ; Kipyatkov and Lopatina, 1997)。トビイロケアリにおいても、Nakamura ら (2017) は、25°C および 20°C 条件において卵、幼虫、蛹の出現が頻繁に繰り返され、17.5°C では幼虫休眠、15°C では女王アリの成虫休眠が誘導されることから、同様の生活史をもつことを示唆している。本研究では、6 月下旬から 7 月中旬に翅を落としたトビイロケアリ新女王を野外条件で飼育すると、飼育開始後すぐに産卵することが確認された。しかし、6 月下旬に翅を落としたグループ A および 7 月上旬に翅を落としたグループ B と比べて 7 月中旬に翅を落としたグループ C では幼虫数および蛹数が少なくなった。このことは Kamitani ら (2015) で報告されていた 8 月の高温によるコロニー発達の抑制と同様の結果と考えられる。

アルゼンチンアリ (*Linepithema humile*) では温度の上昇によってコロニー間での差はあるものの、より多くの産卵が確認できるようになり、産卵率も高くなる。その一方で、最適温度以上になると卵の死亡率も高まり、30°C を超えるとすべての卵が幼虫までの発育を終えず、約 2 週間で死亡する (Abril *et al.*, 2008, 2010)。本研究のトビイロケアリでも、1 度目のピークで確認された最大卵数を比較すると、グループ A と比較してグループ B とグループ C のどちらも有意に多くなった。このことから、8 月の高温によって女王の産卵は促進されたと考えられる (表 1, 図 3)。

グループ B とグループ C の間で最大卵数に有意な差がみられなかったが、最大幼虫数においては、グループ B で 16.3 ± 7.3 匹、グループ C で 4.2 ± 4.6 匹となり、有意な差がみられた。この結果は、Abril ら (2010) で報告された卵から幼虫への成長阻害の効果が、トビイロケアリでも 8 月の高温によって引き起こされた可能性が考えられる。

一方で、グループ A およびグループ B における幼虫数および蛹数の推移をみると、グループ A では 8 月中に、グループ B では幼虫数が 8 月中、蛹数では 9 月中に 2 度目の出現のピークが確認できた (図 3)。アルゼンチンアリにおける幼虫に対する高温の影響は、卵とは異なっており、温度の上昇によって幼虫期間の短縮や生存率の上昇が報告されている (Abril *et al.*, 2010)。また、アリ類のコロニーの創設ではすぐさま新女王の産卵が開始され、その卵から孵化した幼虫が成長して働きアリが出現すると、この働きアリが女王アリと幼虫の世話をし、採餌を行うことでコロニーの発達を手助けすることが知られている (Hölldobler と Wilson, 1990)。本研究では、グループ A およびグループ B では 8 月の高温環境を迎えるまでに多くの幼虫、蛹の出現が確認されており、働きアリの出現も多く確認された。このことから、高温の影響を受けるまでに出現した働きアリが、女王アリへの世話や採餌を行うことで、高温による卵の孵化に対する阻害を緩和し、高温下でも幼虫出現のピークがみられた可能性が考えられる。

本研究の結果より、トビイロケアリ女王は高温下では産卵を行うが、生まれた卵は高温によって孵化の阻害が起こることが分かった。このことは、一見女王アリが孵化しない卵を大量に産み、女王アリのコロニー創設のためのエネルギーを浪費させているように思える。一方で、アリ類の卵は幼虫の餌として与えられ (Brian, 1951)，コロニー内に複数女王が存在するタカムネボソアリ (*Leptothorax acervorum*) やデコメハリアリ亜科の一種である *Ectatomma tuberculatum* では、女王アリが卵を食べることが知られている (Ito, 2005 ; Schultner *et al.*, 2013)。女王による食卵は、自らが産卵していない他女王の産んだ卵を優位に食べることから、自らの子孫を優先的に育てるための戦略であり、同時に女王アリのエネルギー補充の手段としての可能性が考えられている (Schultner *et al.*, 2013)。今回の実験で確認された孵化しなかった卵も女王

アリによって食べられ、再びエネルギーとして回収された可能性が高く、長命な女王アリにとって大きなエネルギー損失には繋がらないと考えられる。

本研究より、同年に結婚飛行を終えたトビイロケアリ新女王の間でも、コロニー創設時期の違いによって1年目のコロニー発達のパターンが変化することが分かった。これは特に8月の高温条件による影響が大きいと考えられる。一方で、20°Cの高照度条件下で飼育するとトビイロケアリ女王の産卵は阻害されないが、卵の孵化に対する阻害が起こることが報告されている（太田ら、2017）。今回の結果についても、高温だけではなく照度が関与している可能性も否定できない。今後高温による孵化の抑制について、どのようなメカニズムで行われているのか、卵の発生段階や女王アリの卵巣状態などから検証する必要がある。

引用・参考文献

- Abril, S., Oliveras, J., Gómez, C. (2008) Effect of temperature on the oviposition rate of Argentine ant queens (*Linepithema humile* Mayr) under monogynous and polygynous experimental conditions. *Journal of Insect Physiology*, 54: 265-272.
- Abril, S., Oliveras, J., Gómez, C. (2010) Effect of temperature on the development and survival of the Argentine ant, *Linepithema humile*. *Journal of Insect Science*, 10: 97.
- Brian, M. V. (1951) Summer population changes in colonies of the ant *Myrmica*. *Physiologia Comparata et Oecologia*, 2: 248-262.
- Danilevskii, A. S. (1965) Photoperiodism and Seasonal Development of Insects. Oliver and Boyd, Edinburgh, 283 pp.
- Danks, H. V. (1987) Insect Dormancy: An Ecological Perspective. Biological Survey of Canada Monograph series No. 1, Ottawa, 439 pp.
- Hölldobler, B., Wilson, E. O. (1990) The Ants. Harvard University Press, Harvard, 732 pp.
- Ito, F. (2005) Mechanisms regulating functional monogyny in a Japanese population of *Leptothorax acervorum* (Hymenoptera, Formicidae): dominance hierarchy and preferential egg cannibalism. *Belgian journal of zoology*, 135: 3-8.
- JADG (アリ類データベースグループ) (2003) 日本産アリ類全種図鑑. 学研, 東京, 196 pp.
- Kamitani, S., Asakura, K., Nakamura, K. (2015) Effects of environmental factors on life cycle regulation in *Lasius japonicus* Santschi (Formicidae). *Sociobiology*, 62: 467-473.
- Kipyatkov, V. E. (1993) Annual cycles of development in ants: Diversity, evolution, regulation. In: Kipyatkov, V. E. (ed.). *Proceedings of the Colloquia on Social Insects*, Socium, St. Petersburg, 2: 25-48.
- Kipyatkov, V. E. (2001) Seasonal life cycles and the forms of dormancy in ants (Hymenoptera: Formicoidea). *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*, 65: 211-238.
- Kipyatkov, V. E., Lopatina, E. B. (1997) Seasonal cycle and winter diapause induction in ants of the genus *Myrmica* in the Polar Circle region. In: Kipyatkov, V. E. (ed.). *Proceedings of the International Colloquia on Social Insects*, Socium, St. Petersburg, 3-4: 277-286.
- Kuroki, I., Tagawa, J., Nakamura, K. (2019) Geographic variation of temperature effects on initial colony development of *Lasius japonicus* (Hymenoptera: Formicidae). *Applied Entomology and Zoology*, 54: 175-183.
- Nakamura, K., Fujiyama, M., Ohta, K. (2017) Effect of temperature on queen oviposition and seasonal colony development in *Lasius japonicus* (Hymenoptera: Formicidae). *Applied Entomology and Zoology*, 52: 107-112.
- 太田 晃平, 弓削 智香子, 中村 圭司 (2017) 光周期と照度がトビイロケアリ（ハチ目：アリ科）における女王の産卵およびコロニー発達に与える影響. *日本応用動物昆虫学会誌*, 61: 17-23.
- Schultner, E., Patrizia d', Heikki H. (2013) Social conflict in ant larvae: egg cannibalism occurs mainly in males and larvae prefer alien eggs. *Behavioral Ecology*, 24: 1306-1311.
- Seifert, B. (1992) A taxonomic revision of the Palaearctic members of the ant subgenus *Lasius* s. str. (Hymenoptera, Formicidae). *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz*, 66: 1-67.

引用ホームページ

気象庁 過去の気象データ検索.

http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/index.php?prec_no=&block_no=&year=&month=&day=&view=

Abstract

In temperate zone ants, colony development and seasonal life cycle are regulated by annual temperature change. However, no experiments which examine the effect of temperature on colony development under the field conditions have been made. In this study, we reared *Lasius japonicus* under the field conditions, and observed the colony development. When queens started colony development late in the nuptial-flight period, emergence of larvae is inhibited at high temperature in August. The inhibition by high temperature was not observed in colonies founded by queens which made nuptial flight early in the season. It is considered that the social effect by workers possibly mitigate the inhibition of hatching by high temperature.