

トビイロケアリ (*Lasius japonicus*) 女王の休眠機構

— 内因性の周期産卵ならびに温度に依存した休眠誘導の地理的変異 —

2019

岡山理科大学大学院

総合情報研究科

数理環境システム専攻

黒木 出

目次

Abstract	4
第1章 緒論	
1-1 休眠	7
1-1-1 外因性休眠	
1-1-2 内因性休眠	
1-1-3 休眠機構の地理的な変異とその意義	
1-2 生物時計	11
1-2-1 生物時計の性質	
1-2-2 生物時計の生態的な意義	
1-2-3 様々な周期をもつ生物時計	
1-3 アリ類における生活史	15
1-3-1 アリ類の生活史と休眠機構	
1-3-2 熱帯地域のアリ類の生活史と休眠機構	
1-3-3 亜熱帯地域のアリ類の生活史と休眠機構	
1-3-4 暖温帯に生息するアリ類の生活史と休眠機構	
1-3-5 冷温帯, 寒帯に生息するアリ類の生活史と休眠機構	
1-3-6 同一种のアリ類にみられる休眠機構の地理的変異	
1-3-7 日本国内に生息するトビイロケアリの休眠機構と生活史	
1-4 研究目的	21
第2章 トビイロケアリ女王に見られる内因性の周期産卵と生物時計との関係	
2-1 緒言	24

2-2 材料および方法	25
2-2-1 データ解析方法	
2-3 結果	27
2-3-1 女王の死亡率	
2-3-2 温度および光周期が幼虫と蛹の出現に与える影響	
2-3-3 温度が産卵に与える影響	
2-3-4 女王の産卵周期	
2-4 考察	30
2-4-1 トビイロケアリ女王の長周期の産卵	
2-4-2 周期的な産卵における生物時計関与の可能性	
2-4-2-1 自律振動性の検討	
2-4-2-2 温度補償性の検討	
2-4-3 女王の産卵に及ぼす社会的要因の影響	
2-4-4 トビイロケアリ女王の周期的な産卵の生態学的意義	
2-5 まとめ	36

第3章 トビイロケアリのコロニー発達に及ぼす温度効果の地理的変異

3-1 緒言	38
3-2 材料および方法	41
3-2-1 データ解析方法	
3-3 結果	42
3-3-1 コロニー発達パターンの地理的変異	
3-3-2 卵, 幼虫, 蛹の数	
3-3-3 蛹出現コロニーの割合	

3-4 考察	44
3-4-1 休眠誘導に及ぼす温度効果の地理的変異	
3-4-2 トビイロケアリの休眠機構における地理変異の生態的意義	
3-4-3 内因性の休眠によるコロニーの発達調整	
3-5 まとめ	48
第4章 摘要	
4-1 目的	51
4-2 トビイロケアリ女王の周期的な産卵と生物時計の関与について	51
4-3 トビイロケアリの休眠に及ぼす温度効果の地理的変異	52
4-4 まとめ	53
謝辞	54
引用文献	54
図表	63

Diapause mechanism in queen ants of *Lasius japonicus* Santschi (Hymenoptera: Formicidae): endogenous oviposition periodicity and geographic variation in temperature dependence for diapause induction

KUROKI, Izuru

Department of Mathematical and Environmental System Science

Abstract

Lasius japonicus Santschi (Formicidae) is a common ant species in Japan. First, to confirm oviposition periodicity in queen ants of the Okayama population, we performed breeding experiments under four constant conditions: 25, 20, and 17.5°C under a 12L:12D photoperiod, and 17.5°C under a 24L photoperiod. After nuptial flight, *L. japonicus* queens began to lay eggs immediately after the onset of breeding in all conditions. The number of eggs observed in each colony peaked on days 20–40 and then decreased gradually. After the decrease, the egg number began to increase and then decrease again in most colonies. Larval emergence occurred in some colonies but did not occur in many others. Period lengths of cyclic fluctuation in egg number, which were estimated using Fourier analysis, were on average 130–150 days in all four experimental conditions. Larval emergence seemed not to affect the peak days. The decline in queens' oviposition activity might correspond with that occurring in nature. Next, to investigate the geographic variation in temperature dependence for diapause induction, new *L. japonicus* queens were collected immediately after nuptial flight from four sites at different latitudes: Kitami (44.1°N), Hakodate (41.8°N), Shizuku-ishi (39.7°N), and Okayama (34.7°N). The

collected queens were reared for 100 days at four constant-temperature conditions (25°C, 20°C, 17.5°C, and 15°C) under a 12L:12D photoperiod. The queens started to found colonies immediately in all conditions. At each temperature condition, daily changing patterns of the average numbers of eggs, larvae, and pupae were similar among the Hakodate, Shizuku-ishi, and Okayama populations. By contrast, developing pattern of the colonies of Kitami differed from those of the other three sites. Low temperatures strongly suppressed colony development of the Kitami population; development was weak even at moderate temperatures. For new queens of *L. japonicus*, solitary overwintering without rearing larvae is regarded as serving an important role in successful colony foundation under cool climate conditions.

第 1 章

緒論

1-1 休眠

多くの昆虫は発育に不適な環境条件下では発育を停止・抑制し、必要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機構を持っている(Danilevskii, 1965)。休眠に入る発育段階は、卵、幼虫、蛹、成虫と種により様々である。休眠は昆虫の発育や生殖に不適な環境条件(高温、低温、乾燥など)を乗り切るための適応であり、昆虫が発育可能な環境条件下で誘導される。そして、休眠状態に入ると休眠を終了させる生理機構の活性化が始まる。この活性化—休眠発育と呼ばれる生理的な変化—は、不適な環境条件下で徐々に進行し、発育、生殖に好適な環境条件の到来に合わせて休眠を終了させる(Lees, 1955; Danilevskii, 1965)。多くの昆虫は、環境要因が休眠の誘導に影響する外因性休眠と呼ばれる生理機構を持ち、温度変動や湿度の変化、1日の日照時間の長さ(日長)によって不適な環境の到来を予測して休眠に入る(Danks, 1987)。一方で外因性休眠とは異なり、休眠の誘導が環境要因に影響されない内因性休眠と呼ばれる休眠も知られている(Danks, 1987)。

休眠する多くの昆虫では、発育の期間と特定の発育段階で発育が停まる休眠の期間が1年間に決まった周期で繰り返されるので、休眠は生息地域における環境の年変化に合わせた適応であると同時に、昆虫の発育段階を調整して生活史を一定の型にはめる役割も担っている(Danilevskii, 1965; Danks, 1987)。

1-1-1 外因性休眠

外因性休眠は、温度変動や餌の状態の悪化等の様々な外的要因によって誘導される休眠である。外的要因の中でも日長は多くの昆虫の休眠を誘導する主要因であり、1日の日長の変化が休眠の誘導と終了に影響する(Danilevskii, 1965; Denlinger, 2009)。日長の変化は、年間の環境周期として最も安定している。1年で最も日長が長くなるのは夏至であり、最も短くなるのは冬至である。昆虫は、1日の日長の変化を感知することで、外的環境の変化を知り、最も発育に適した期間と最も発育に不適な期間の到来を予測することが可能となる。また、日

長のように緩やかに変動し、かつ安定した環境要因を利用することで、春や秋といった季節の判断も可能となる。こうしたことから、外因性休眠を持つ昆虫は発育に適した期間を有効に使うことができ、温暖な地域では寒冷な地域よりも年間世代数の多い生活史を持つことができる。東京(北緯 35.5 度)で採集されたアメリカシロヒトリ(*Hyphoantria cunea*)では、春から夏にかけて、越冬していた蛹から成虫が羽化して産卵を行う。この卵から孵化、成長した第 1 世代のアメリカシロヒトリの蛹は休眠に入らず、夏の間成虫が羽化し産卵を行う。この卵から育った第 2 世代では蛹休眠が誘導され、越冬して翌年の春から夏にかけて成虫が再び羽化する(Masaki, 1977)。これはアメリカシロヒトリの幼虫が短くなる日長を感知して休眠が誘導された結果である。このようにして、アメリカシロヒトリは成虫が年に二度発生する生活史をもつ(伊藤, 1972)。

日長に比べると、温度は暑い季節や寒い季節の中でも日や週によって大きく変動することがあり、一年の季節変化を予測するには不安定な要因である。そのため、温度にのみ依存した休眠機構をもつ生物は少なく、ハダニ類の *Eotetranychus smithi* (Gotoh and Kameyama, 2014) や主に熱帯に生息する寄生蜂の一種 *Leptopilina boulardi* (Carton and Claret, 1982) などがいるが、報告例は多くない。

1-1-2 内因性休眠

内因性休眠は外的な環境条件に影響されない休眠であり、ある発育段階で休眠が誘導されることが決まっている。これは、発育に不利な環境を確実に休眠状態で過ごすことができる適応である。例えば、青森(北緯 40.5 度)のエンマコオロギ(*Teleogryllus emma*)では、越冬卵から初夏に孵化した幼虫が成長して成虫となり、夏から秋にかけて産卵を行う。この卵は休眠しており、孵化することなく冬を越し、翌年の初夏まで卵の状態を過ごす(Masaki, 1960)。エンマコオロギの卵は、30°Cに置かれても発生がほとんど進行せず、孵化までに約 60 日以上かかることから、高温下でも休眠が誘導されていることが分かる。エンマコオロギの卵休眠は、日長の変化や温度低下のような外的要因によって誘導されるのではなく、内的に決まったも

のである。内因性休眠をもつエンマコオロギは、自然下では1年のうち夏から秋にかけての決まった期間に成虫が出現する生活史をもつことになる(Masaki, 1960)。

1-1-3 休眠機構の地理的な変異とその意義

休眠の誘導や終了に必要な環境条件は、同一種の昆虫でも緯度によって異なることが知られている(Danilevskii, 1965; Tauber et al., 1986)。例えば、蛹休眠をするナシケンモン(*Viminia rumicis*)では休眠が誘導される光周反応に地理的な変異がみられる(Danilevskii, 1965)。北緯43~60度の地点で採集されたナシケンモンの幼虫を、23°Cの恒温条件下で様々な光周期を与えて飼育すると、北緯43度で採集した個体群では臨界日長(半数の個体に休眠が誘導される明期の長さ)が14時間30分であるのに対して、北緯50度では16時間30分、北緯55度では18時間、最も高緯度の60度で採集された個体群では19時間以上となり、緯度が5度変化すると臨界日長が約1.5時間変化する(Danilevskii, 1965)。それぞれの地域の個体群が野外条件下で臨界日長を迎える時期は、どの地域でも6月上旬にあたる。これは緯度が高くなるにつれて夏の日長が長くなることを利用し、どの地域においても夏に成虫として出現する生活史を保つように適応した結果である(Danilevskii, 1965)。また、冬を迎える前に休眠に入ることも保証している。

多くの昆虫で、緯度が5度高くなるにつれて、臨界日長がおおよそ1~2時間延長する(Danilevskii, 1965; Tauber et al., 1986)。日本国内でも、ニカメイガ(*Chilo suppressalis*)やマダラスズ(*Dianemobius nigrofasciatus*)などで、休眠に入る条件が地理的に変異することが知られている(岸野, 1970; Kidokoro and Masaki, 1978)。トビクロショウジョウバエ(*Drosophila lacertosa*)では、特異な休眠機構の地理変異が見られる(Ichijo, 1986)。トビクロショウジョウバエを15°Cの恒温下で様々な光周期を与えて飼育すると、北海道の北緯41.3~45.3度で採集されたものは緯度が2度高くなると臨界日長が約30分延長する。それに対し、本州の北緯39.4~41.3度で採集したものの臨界日長は、どこのものでも約12時間であり、緯度が変わっても臨界日長は変化しない。また、北海道の北緯41.3度地点のトビクロショウジョウバエの臨

界日長は約 13 時間なのに対し、本州の同緯度のものは 12 時間であり、同じ緯度でも1時間のズレがある。これは、北海道と本州の間にある津軽海峡が遺伝子流動の妨げとなり、それぞれの地域でトビクロショウジョウバエが環境に適応した結果である。

温帯に生息するニクバエ類では、12L-12D の短日条件下の 25°C で休眠が誘導されるが、熱帯に生息するニクバエ類を同じ条件下で飼育しても蛹休眠は誘導されず、18°C で飼育すると蛹休眠が誘導される。休眠誘導に必要な環境要因の違いは、生息地域の環境の違いに対する適応の結果だと考えられている (Denlinger, 1971, 1979; デンリンガー, 1993)。

昆虫のような変温動物は、光周期を休眠誘導や終了の主要因とし、温度のようにあまり安定しない環境要因は休眠終了の調整機構として持つことが多い (Lees, 1955; Danilevskii, 1965)。例えば、Belgorod (緯度 50.6 度) で採集したナシケンモン幼虫を 15~30°C の異なる温度下で飼育し、休眠蛹となったものを 12~24 時間明期の条件下に置くと、飼育温度が 5°C 上がるのに合わせて臨界日長が 1 時間 30 分ずつ短縮する (Danilevskii, 1965)。このことは、光周期だけではなく、温度も休眠終了に関わる環境情報であることを示している。

温度にのみ依存する休眠誘導の生理機構をもつ昆虫の研究報告は少ない。報告例を見ると、温度反応は光周反応とは大きく異なる性質を示している。例えば、寄生蜂の *L. boulandi* を南緯 4 度から北緯 44 度の 4 地点で採集し、光周期を 8L-16D から 16L-8D、温度を 15°C から 25°C に設定して組み合わせた条件下で飼育すると、15°C で飼育された個体群は全ての光周期条件で幼虫休眠が誘導されるのに対し、25°C では幼虫休眠が誘導されなくなる。休眠誘導の温度効果には 4 地域間で違いがない (Carton and Claret, 1982)。また、北緯 32 度、40 度、44 度の 3 地点で採集したタマゴコバチの *Trichogramma dendrolimi* を、光周期 16L-8D、温度 8~14°C に設定した条件下で 5~35 日間飼育すると、地域個体群によって前蛹休眠に入る温度反応に違いが見られる。12°C 条件下では、北緯 44 度と 40 度の個体群の 95% 以上が休眠に入るが、北緯 32 度の個体群では 10% 未満に過ぎない。8°C では、北緯 40 度個体群の休眠率が、北緯 32 度、44 度の個体群よりも高くなる。そして、12°C、14°C では、最北の北緯 44 度個体群がもっとも速やかに休眠に入る。これらの反応は、単に緯度による環境の違いではなく、

地域により異なる温度条件に適応した結果である(Zhang et al., 2017). このような温度反応の地理的変異は, 熱帯に生息するニクバエ類 8 種の種間や寄生蜂の一種 *Trioxys complanatus* でも確認されている(Denlinger, 1979; Flint, 1980).

1-2 生物時計

比較的短命な変温動物の昆虫では, 休眠が生活史の調整機構になっている事が多い. 一方, 比較的長命な恒温動物では, 生物時計という内因性の周期性をもつ生理機構が 1 年の繁殖周期など長い周期での生活史の調節に関わっている(Numata et al., 2015). 生物時計とは, 外的な要因によって影響を受けず, 一定の位相で, 歩行活動, 生理機構の活性化, 遺伝子の発現などの様々な生物反応を引き起こす中枢機構の事を表す. 生物時計は, 哺乳類, 昆虫, 植物など様々な生物で報告されており(表 1-1), 動物の 1 日の活動周期や植物の花芽形成に関わるホルモン伝達など, 様々な生物反応に影響する(Cloudsley-Thompson, 1980).

生物時計の中でも, 最も多く報告されているのが約 24 時間周期の概日時計である. 昆虫では, 歩行活動を行う時間帯の決定や蛹から羽化する時間帯の決定等が知られており, 哺乳類でも 1 日の活動時間帯の決定などが報告されている(Truman, 1971; Saunders, 2002; 沼田, 2008).

一方, 昆虫などの変温動物の日周活動や生理反応には, 光周期などの環境要因が影響を与えることも知られており, その周期も概日時計と同様に約 24 時間である. このことから, 季節的な活動が生物時計の関与する現象かどうかを検証するために, 現在まで様々な生物について多くの研究が行われてきた(Saunders, 2002; 沼田, 2008). これらの実験で観察された, 他の生理反応には見られない, 生物時計の特異な性質については次節で解説する.

1-2-1 生物時計の性質

生物時計には3つの大きな特徴がある (Saunders, 2002; 伊藤, 2014)。1つ目は自律振動性である。これは、温度や光周期といった環境要因が変化しない恒常条件下でも周期的な反応が続くことである。この性質は、周期性が外的要因に対する反応として生じるのではなく生物自身によって生み出されていることを示している。このような恒常条件下での反応の周期性を自由継続周期とよび、概日時計では20~28時間の周期が観察される(清水と大石, 2008)。例えば、クロオオヤブカ(*Armigeres subalbatus*)を25°Cの恒温下、光周期12L-12D、24時間全明(24L)、24時間全暗(24D)の3つの条件下で飼育すると、その全てで約24時間の活動周期が観察される(Chiba, 1971)。

2つ目は温度補償性であり、生物時計の周期が温度の影響を受けずに一定に保たれる性質である。生物活動に関係する化学反応への温度の影響を表す場合に Q_{10} と呼ばれる係数が用いられるが、これは温度が10°C上昇した場合に反応速度が何倍になるかを表す値である(Schmidt-Nielsen, 1997)。発生速度などの生物反応では、多くの場合 Q_{10} は2~3の値を示す。このことから、生物時計が関与する反応についても、10°C温度が上昇すれば反応周期が1/2~1/3になるはずであるが、実際には周期が短くなることはない(千葉ら, 1979)。

3つ目は周期の環境同調性である。生物時計の関与する反応では、自然下で与えられる光周期や温度変動といった外的要因によって周期長が調整され、外界の変動と一定の位相関係が保たれる。この性質により、内的に発現する周期を自然環境の変動に適応させることが可能となる。同調に関与する自然環境要因は同調因子とよばれ、生物時計をもつ生物では様々な環境要因が同調因子となることが知られている(清水と大石, 2008; 沼田, 2014)。例えば、オオクロバエ属の一種 *Calliphora stygia* を20°Cの12L-12Dと24D(全暗)条件下で飼育すると、全暗でも12L-12Dと同様の周期的な羽化が観察される。全暗での羽化周期は平均24.4時間であるが、数時間のばらつきがみられる。しかし、16°Cと22.5°Cを12時間ずつ交替に繰り返す温度周期を全暗条件下のハエに与えると、温度が上昇する時刻に合わせた24時間周期の羽化が観察されるようになる。自然下の夜明けによる温度上昇でも、羽化の同調が

みられる (Roberts et al., 1983).

1-2-2 生物時計の生態的な意義

生物の生活史において、光周期や温度変動のような外的環境要因から季節を予測することは、1年の生活史を決定するにあたって非常に重要である。しかし、生物は外的な環境の変化がほとんどない洞窟内や深い水底のような場所でも、一定の生活史を保って生活する。特殊な環境に生息する生物の多くは、生活史を保つために生物時計を使っている。例えば、南太平洋の洞窟に生息する環形動物のイソメ科(太平洋パロロ)の一種は、毎年南半球での春にあたる10月と11月に二度の生殖活動を行うが、この活動には生物時計が関与していると見なされている (Burrows, 1945)。昆虫ではタマネギバエ (*Delia antiqua*) の羽化リズムなどが知られている (Watari, 2002a, b; Watari and Tanaka, 2014)。タマネギバエ幼虫を 21/29°C 温度周期の全暗 (24D) 条件下で飼育すると、約 24 時間の周期で羽化が確認される。その後、温度周期の無い 25°C 一定の全暗条件に切り替えて飼育を続けても、約 24 時間の周期で羽化が確認される (Watari and Tanaka, 2014)。自然下では、タマネギバエ幼虫は地中に潜り、地表から 2 ~ 20cm の様々な深さで蛹となる。同じ地中であっても、地表近くと地表から 20cm の深さでは1日の温度変動の様相は大きく異なるが、どの深さの蛹も早朝に羽化する (Tanaka and Watari, 2003)。また、外的要因によって反応が起こっているように見えるが、実は生物自体の内因性周期による反応であるという報告例も多くある。植物のオジギソウ (*Mimosa pudica*) の葉は日中には開き夜には閉じて垂れ下がる。毎日見られるこの反応は、外的環境要因を遮断した恒常条件下にオジギソウを移しても、ほぼ同時刻に確認できる (de Mairan, 1729)。昆虫ではウスグロショウジョウバエ (*Drosophila pseudoobscura*) の羽化リズム (Pittendrigh, 1954) やワモンゴキブリ (*Periplaneta americana*) の歩行リズム (Harker, 1956) が、恒常条件下でも一定の周期で確認される。以上のことから、多くの生物で見られる活動周期には、生物自身が持っている固有の周期が大きく関わっていることがわかる。生物が持つ、この固有周期とその発現機構こそが生物時計である (沼田, 2014)。

生物時計を持つことで、生物は繁殖や羽化という生活史の主となる活動や、その他様々な生理反応を一定の周期で確実に誘起させることができる。温度や光周期といった外的要因にのみ依存するのではなく、内的同調性をもつことで、確実に最適な環境下での生理反応の誘起が可能となる(Cloudsley-Thompson, 1980)。

1-2-3 様々な周期をもつ生物時計

生物時計が関与する生物反応は様々である。その周期も様々であるが(Numata et al., 2015), 代表的なものは概日時計, 概月時計, 概年時計である。

概日時計は最も一般的な約 24 時間周期の時計であり, 前述の様に多くの生物の一日の活動リズムに関わっている。

概月時計は約 30 日間の周期をもつ生物時計であるが, 概日時計と比較すると報告例が少ない。また, 概月時計の半分の周期をもつ概半月時計も存在しており, 約半月周期の潮の干満にさらされる海洋生物での報告が多い。昆虫では, ヨーロッパや日本で採集されたウミユスリカ属の数種で成虫羽化に概半月時計が関与することが知られている。例えば, ツシマウミユスリカ(*Clunio tsushimensis*)を全暗条件下で飼育すると, 約 14 日の周期で成虫の羽化が確認され, 一定の温度条件 14~24°Cのいずれにおいても羽化周期は影響されない(Neumann, 1988)。ウミユスリカ属の多くは大潮時の干潮線付近という非常に限られた場所に生息する。そのため, 生息場所が空気に触れるのは大潮の干潮時のみであり, 羽化や成虫の産卵など, 生活史の中での重要な活動のためには, 大潮の時期を予測することが重要である(Neumann, 1967)。概月時計の同調因子としては, 月光のような夜の弱光刺激の変動が一般的であり(Franke, 1985; Numata and Helm, 2015), 他には潮の干満によって起こる温度変動の周期などが報告されている(宮崎, 2014)。

概年時計は, 生物時計のなかで最も長い約 1 年の周期である。報告例としては, 哺乳類のキンイロジリス(*Callospermophilus lateralis*)における摂食量の変動周期, 冬眠, 繁殖などの活動周期(Pengelley and Fisher, 1957)や鳥類のキタヤナギムシクイ(*Phylloscopus trochilus*)

の換羽や渡りのいらだち行動の周期(Gwinner, 1975)がある。光周期条件を 12L-12D としてキタヤナギムシクイを約 3 年間飼育すると、10~12 カ月周期で体重の変化がみられる(Gwinner, 1972)。概年時計の例は、脊椎動物における冬眠や換羽など、1 年のうちで決まった時期に起こる反応がほとんどである。

ところで、多くの昆虫は成虫として数年間も生きることはない。成虫が何年にもわたって繁殖を繰り返すのではなく、1 年の中の繁殖に適した時期に多くの成虫が出現し、交尾、産卵を行うことで短期間に世代交代が行われる。そのため、概年時計のような長い周期を観察することは難しく、これまでにほとんど報告例がない(宮崎, 2014)。稀有な報告例のひとつが、ヒメマルカツオブシムシ(*Anthrenus verbasci*)の蛹化リズムである(Blake, 1958; Nisimura and Numata, 2001)。ヒメマルカツオブシムシの幼虫を温度と光周期を一定に保った条件下で飼育すると、約 37 週間の周期で蛹化のピークが確認される。この周期は、年間の光周期変動を与えると 52 週間に同調するため、概年時計だと見なされている。ヒメマルカツオブシムシは羊毛や絹などの衣類を食害することで知られているが、自然下での生息場所は渡り鳥の巣内である。長い周期の羽化リズムは、渡り鳥が春になって巣に戻る時期、つまり幼虫の餌となる羽毛が多く得られるようになる時期を確実に予測するための適応であると考えられている(Nisimura and Numata, 2003)。概年時計の主な環境同調因子は日長であり、年間を通じて周期的に変動する光周期によって反応周期が調整される(宮崎, 2014)。

その他の周期を持つ時計としては、例えばアリ類の *Formica pratensis*, *Formica polyctena* の巣内活動において、3~19 時間という 24 時間未満のウルトラディアンリズムや 2~20 日のインフラディアンリズムが確認されている(Berberich et al., 2019)。

1-3 アリ類における生活史

アリ類は昆虫の中でも特異な社会性昆虫の一群であり、1 つの巣(コロニー)の中に 1~数匹の女王とその子である多数の働きアリが存在し、コロニーの中で明確な分業が見られる点

で、単独生活を送る他の昆虫とは大きく異なる。アリ類では、女王アリが10年以上生存するなど、1年に満たぬ短い生活史をもつ他の多くの昆虫とは全く異なる生活史をもっており、きわめて興味深い研究対象である(Hölldobler and Wilson, 1990)。休眠が生活史の調整に大きな意義を持つ一般的な昆虫では、不適な環境を迎える時期には、卵、幼虫、蛹、成虫のある特定の発育段階の個体のみが休眠に入り、それとは異なる発育段階の個体は死亡する。ところがアリ類では、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。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年齢構成は様々である(Brian, 1951)。アリ類では各個体が異なる成長段階で越冬するが、越冬後の幼虫発育は働きアリによる個体ごとの世話や給餌により調整される。それにより、決まった時期に蛹が出現する(Kipyatkov, 2001a)。卵と蛹には休眠が存在せず、低温環境下では死亡する。例えば、アシナガアリ属の一種 *Aphaenogaster sinensis* を17°Cで飼育すると、幼虫は全ての齢で休眠が確認されるが、卵は休眠を持たないため死亡する。また、蛹は全て羽化する(Kipyatkov and Lopatina, 1991)。

1-3-1 アリ類の生活史と休眠機構

アリ類の新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すぐに翅を落とし、地中に潜って産卵する。その卵から孵化した初期幼虫には、女王が自身に蓄えた栄養を吐き戻して与えたり、または孵化することのない栄養卵を与えたりする。その後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(Hölldobler and Wilson, 1990)。熱帯地域のアリ類では、卵、幼虫、蛹の出現が1年を通して確認されるが、亜熱帯、温帯、寒帯では生活史の季節性が存在しており、温度低下によって幼虫休眠や成虫休眠が誘導される。Kipyatkov (2001a)は、熱帯から北極圏にかけて、緯度の違いによって休眠が誘導される環境条件と休眠の深さが異なることから、アリ類の生活史は大きく4つの型に分かれると報告している。

1-3-2 熱帯地域のアリ類の生活史と休眠機構

熱帯地域のアリ類では、1年間を通して卵、幼虫、蛹の出現が繰り返し自然下で確認できることから、一定の生活史が存在しないとされている(Ackonor, 1983). 例えばクシケアリ属の一種 *Myrmica pharaonis* を、光周期と温度が野外環境と同じように変動する実験環境下で2年間飼育すると、産卵、幼虫の出現などのコロニー発達が常に行われる。しかし、17.7~17.8°Cの温度で1ヶ月飼育すると、女王の産卵は続くものの卵はすぐに消滅し、コロニーを構成する幼虫、蛹、働きアリの全てが死亡する(Kipyatkov, 2001a). 熱帯地域のアリは、低温で飼育を行っても女王の産卵は抑制されないが、出現した幼虫、蛹、成虫の死亡率が高くなることから、低温環境への適応としての休眠機構を持っていないと考えられている(Kipyatkov, 2001a).

1-3-3 亜熱帯地域のアリ類の生活史と休眠機構

亜熱帯地域に生息しているアリ類では、熱帯地域のアリ類同様に1年を通して卵、幼虫、蛹が連続的に確認される。熱帯地域と異なるのは、低温条件下での幼虫、成虫の死亡率が低い点である(Kipyatkov, 1993). 高温条件下で飼育したコロニーを低温条件下に移すと、卵、蛹はすぐ死亡するが、幼虫、成虫は死亡しない。しかし、低温条件下で産まれた卵から孵った幼虫の成長はほとんど確認できず、多くが死亡する。また、幼虫、成虫の低温耐性が熱帯地方のアリより高いとはいえ、長期間低温にさらされると、熱帯地域のアリ類同様に著しく死亡率が上昇する(Kipyatkov, 2001a). トルクメニスタン(北緯38.9度)のアズマオオズアリ(*Pheidole fervida*)を25~28°Cの変温条件下で飼育すると、2年以上産卵が行われ、幼虫、蛹、働きアリの出現が確認される。しかし、18°Cに温度を下げると、女王の産卵は続くが、卵の発達と幼虫の発育が停滞し、卵とほとんどの幼虫が死亡する。飼育を続けると、女王アリ、働きアリ、終齢に近い幼虫のみが生存し続ける。自然下では、女王は1年を通じて産卵を行うが、低温期間の冬には卵は産まれて直ぐに消滅し、それまでに産まれた卵からの幼虫の出現が抑制され、女王アリ、働きアリ、終齢幼虫というコロニー構成で越冬する(Kipyatkov, 2001a). この実験、観察の結果は、亜熱帯地域のアリ類の低温耐性が熱帯地域のアリ類よりも高いことを示して

いる。そして、低温下では卵の発生が抑制されるにもかかわらず女王の産卵が抑制されないことから、成虫休眠しないと考えられている。このように、亜熱帯地域のアリ類は、休眠によるコロニー発達の調節は行わず、季節の温度変動に合わせてコロニー発達が抑制される生活史を持つ。

1-3-4 暖温帯に生息するアリ類の生活史と休眠機構

暖温帯に生息するアリ類を低温で飼育すると、女王アリの産卵と幼虫の発育が抑制される。この地域のアリの大きな特徴は、亜熱帯地域のアリ類とは違い、低温によって女王の産卵抑制がみられること、幼虫や働きアリが長期間低温にさらされてもほとんど死亡しないことである (Kipyatkov, 2001a)。これは、成虫休眠と幼虫休眠が誘導されて耐寒性が高まり、長期間の低温に耐えることが可能になったためだと考えられている (Brian 1955; Hölldobler and Wilson, 1990)。休眠の終了には、長日条件や温度の上昇といった環境要因の変化が必要である (Kipyatkov, 1993; Lopatina and Kipyatkov, 1997)。暖温帯のアリ類に見られる外因性休眠は、光周期よりも温度に強く影響される (Brian, 1951; Kipyatkov, 1993)。特に低温は冬休眠を誘導するための重要な外的要因である (Hölldobler and Wilson, 1990; Kipyatkov, 1993, 2001a)。低温条件下では、女王アリによる産卵が停止することから成虫休眠が、幼虫の蛹化が止まることから幼虫休眠が誘導されると考えられている。低温によって誘導された休眠は冬を過ごしている間に終了し、女王アリは春の温度上昇に合わせて再び産卵を開始し、幼虫の蛹化も再開する (*Lasius niger*, *A. sinensis*, *Myrmica rubra* 等; Kipyatkov, 1993, 2006)。 *Lasius niger* の女王アリを、17°C, 20°C, 25°Cの温度条件で飼育すると、17°Cと20°Cでは2~3週間で休眠が誘導されるが、25°Cでは誘導されない (Kipyatkov, 1993)。また、クシケアリ属の幼虫は、23~24°Cでは3~4週間、20°Cでは2~3週間、17°Cでは1~2週間で休眠が誘導され、蛹化が確認できなくなる (Kipyatkov, 1988)。

このような反応により、暖温帯のアリの多くは以下のような1年の生活史をもつことになる。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、コロニーが成長する。コロニー

の成長は夏以降緩やかになり、秋から冬の低温により休眠が誘導されて終了する(Kipyatkov, 1993). このように、温度変動によって休眠の開始と終了が誘導されることで、1年の間に複数世代をもつ昆虫と同様に、発育に適した夏の温度期間を有効に使って多くの働きアリを出現させることができる。

1-3-5 冷温帯, 寒帯に生息するアリ類の生活史と休眠機構

冷温帯, 寒帯に生息するアリ類を、コロニー発達に適切な温度条件下で飼育すると、卵、幼虫、蛹の出現といったコロニー発達が確認できるが、低温経験がなくても幼虫と成虫に休眠が誘導される(Kipyatkov, 1993, 2001a; Kipyatkov and Lopatina, 1997). 休眠が誘導されるまでの期間は温度や光周期などの外的な要因に影響を受けない。このことから、冷温帯, 寒帯のアリ類は、暖温帯のアリ類が持つ外因性の休眠機構とは異なる内因性の休眠機構を持っていると考えられている(Kipyatkov, 1993, 2001a).

例えば、クロヤマアリ(*Formica japonicus*), *Formica cinerea*, *Formica clarra*, *Formica fusca*, *Formica lemani* などのヤマアリ属の女王を、17~28°Cの一定温度下または温度周期 15/25°C, 16/30°C, 20/30°Cの条件下で飼育すると、全ての実験条件下において10~20週の周期で産卵と産卵の停止が繰り返される(Kipyatkov and Lopatina, 1993). 産卵の開始時期は温度が高いほど早まるが、産卵の開始から終了までの期間が短くなったり、再び産卵を開始するまでの期間が早まったりするといったような、生理反応の促進は確認されない。また、同じヤマアリ属の *Formica aquilonia* と *Formica polyctena* の女王アリは、数ヶ月から1年以上にわたる長い産卵周期をもつことが知られているが、この周期は女王アリの休眠の誘導と終了の周期だと考えられている(Kipyatkov, 2006). このような内因性の休眠は、産卵や幼虫の成長といったコロニーの発達を短い期間で終えて、高緯度地域の厳しい冬の到来までに休眠を確実に誘導するための適応だと考えられている(Kipyatkov, 1993, 2001a). 内因性休眠は非常に安定しており、休眠の終了には一定期間の低温経験や高温経験が必要である(Kipyatkov, 2001a).

1-3-6 同一種のアリ類にみられる休眠機構の地理的変異

アリ類では、産卵の期間や幼虫、蛹の出現時期などに、生息地の環境に対応した変異が同属内、同種内で確認されている(Kipyatkov, 1993, 2001a). つまり、同種のアリであっても、緯度が異なると温度や光周期に対するコロニーの発達反応が大きく異なる. 例えば、シワクシケアリ属の *M. rubra*, *Myrmica ruginodis*, *Myrmica scabrinodis* を 16~26°C の 22L-2D 条件下で飼育すると、低緯度地域で採集されたものは、幼虫、蛹の出現数が高緯度地域のものより多い. また、低緯度地域のアリは産卵期間が長く幼虫期間が短い(Kipyatkov and Lopatina, 2002). 異なる緯度で採集された *M. rubra* を、17~25°C の 20L-4D ないし 12L-12D の実験条件下で飼育すると、すべての条件で、女王の産卵開始から卵が消失するまでの平均日数は、高緯度地域のアリが低緯度地域のアリより短くなる. これはコロニー発達に最適な温度と光周期条件であっても、発達期間を短くすることで高緯度地域の短い夏に適応した結果であり、休眠機構の変異によるものである(Kipyatkov and Lopatina, 1997).

1-3-7 日本国内に生息するトビイロケアリの休眠機構と生活史

アリ類における休眠機構の先行研究のほとんどは、スコットランドやロシアなどの亜寒帯や冷温帯に生息するアリ類で行われており、日本を含む暖温帯地域での研究はほとんどないのが現状であるが、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, Nakamura et al., 2017). トビイロケアリ(図 1-1)は体長 2.5~3.5mm の黒褐色の種で、日本全国の平野部から山地の草地、林内で普通に見られる. 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、女王の胸部が *L. niger* よりも小さいことや、働きアリの穿刺が *L. niger* よりも小さい事などから別種とされた(Seifert, 1992). 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 et al.(2015)は、岡山で採集したトビイロケアリのコロニー発達における光周期と温度の影響を検討し、長日条件と短日条件の間で出現する蛹数に有意な差が見られないことから、幼虫休眠は光周期によって誘導されないと報告した. ま

た、25°C条件下では周期的な女王の産卵と周期的な幼虫の蛹化が確認されるが、20°C条件下では女王の産卵は継続するものの多くの幼虫が蛹化しなくなること、15°C条件下では女王アリの産卵が停止し幼虫の蛹化が確認できなくなることも報告した。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あた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温度依存の休眠機構とコロニー発達の調整が、トビイロケアリでも確認されたことになる。

亜寒帯や寒帯に生息するクシケアリ属やヤマアリ属などに見られる内因性の休眠は、高緯度地域の冬に対する適応の結果であり、暖温帯に生息するアリ類には内因性の周期的な産卵は見られないと考えられていた(Kipyatkov, 1993, 1995, 2001a)。しかし、Nakamura et al. (2017)は、20°C(12L-12D)と17.5°C(12L-12D)で飼育されたトビイロケアリ女王が12~15週間(84~105日)の周期的な産卵を行うことを報告している。この産卵周期は、幼虫の出現や温度といった外的な要因に影響されないものであり、内因的な生理機構が制御している可能性を示唆している。

トビイロケアリは、暖温帯や冷温帯を含む日本国内に広く分布しているにもかかわらず、休眠機構の地理的な変異についての研究は現在まで行われておらず、生息地の緯度がどのように休眠機構に影響するかは不明である。

1-4 研究目的

上記のように、熱帯や亜熱帯地域のアリ類は、低温に対する適応である休眠という生理機構を持たないが、温帯や寒帯地域などのアリ類は、成虫休眠や幼虫休眠という生理機構をもつ(Kipyatkov 1993, 2001a; Kipyatkov and Lopatina 1997, 2002)。休眠には外因性のものと内因性のものがあり、外因性の休眠機構をもつアリ類では、冬の低温によって休眠が誘導され1年間の生活史が決定する(Brian, 1951; Kipyatkov, 1988)。また、休眠誘導に必要な温度域が生息地の緯度に対応して変異することも確認されている(Kipyatkov, 1988, 1993, 2001a)。

一方、内因性の休眠機構をもつアリ類は、たとえ温度が高くても一定の時期にのみコロニー発達を行う(Brian, 1951; Kipyatkov, 1993, 2001a). 休眠が外因性か内因性かによって、アリの生活史が大きく異なることから、2つの休眠機構は異なる地理的環境下で別々に発達してきたものと考えられる.

Kipyatkov and Lopatina (1993) や Kipyatkov (2006) が報告した内因性の産卵周期は、アリの種間、種内で様々であり、内的周期によって生活史調整が行われている可能性はあるが、年間の生活史を決定する時計と同じ性質の生理機構であるかは疑問である. 温度に依存した外因性休眠を持つアリ類では、*L. bouhardi* で報告されたように (Carton and Claret, 1982), 温度の低下によって休眠を誘導することで、毎年の温度変化に合わせて生活史を調整することが可能である. しかし、外因性休眠を持つ暖温帯地域のアリ類において、休眠による生活史調整または休眠機構の変異が同種内で起こっているのかどうかは明らかではない.

トビイロケアリの休眠機構は温度に依存しているが、同時に環境条件に影響されない内因性の周期的な産卵を行う (Kamitani et al., 2015; Nakamura et al., 2017). この周期的な産卵が、光周期のような外界の環境情報が得られない地中で、冬に入る前に女王を休眠させて産卵を停止させるための適応である可能性がある.

第2章では、トビイロケアリの内因性の周期産卵に生物時計の特徴である自律振動性と温度補償性が見られるか否かを検討し、生物時計関与の可能性について考察する. 第3章では、日本国内の異なる生息地域で採集したトビイロケアリを様々な環境条件下で飼育し、トビイロケアリの外因性の休眠機構に対する温度効果の地理的変異を明らかにするとともに、外因性ならびに内因性の休眠の果たす役割について考察する.

第 2 章

トビイロケアリ女王に見られる内因性の周期産卵と生物時計との関係

2-1 緒言

熱帯に生息するオオナガフシアリ属の一種 *Tetraponera anthracina* やヒメアリ属の一種 *Monomorium pharaonis* 等のアリ類では、女王アリによる産卵と幼虫、蛹、働きアリの出現が1年中繰り返し見られ、コロニーが無制限に発達していく(Kipyatkov, 1993, 2001a). しかし、中緯度地域の亜熱帯や温帯、高緯度地域の寒帯では、変温動物にとって成長や活動に不適な低温期間である冬が存在する. アシナガアリの一種 *Aphaenogaster sinensis* やクシケアリ属の一種 *Myrmica rubra* 等のアリ類では、温度が低下する秋に休眠が誘導されてコロニーの発達が止まり、温度が上昇する翌春に休眠が終了してコロニーの発達が再開する(Brian, 1951; Kipyatkov, 1993). その結果、アリ類は春から夏にかけて温度が上昇すると盛んにコロニーを発達させ、秋から冬にかけて温度が低下するとコロニーの発達を抑制するという1年周期の生活史を持つことになる(Kipyatkov, 1993, 2001a, 2006).

中緯度および高緯度地域に生息するクシケアリ属の一種 *Myrmica laevinodis* では、夏の温度上昇によって女王の産卵と幼虫の成長、蛹化が促進される(Brian, 1951). クシケアリ属の数種のアリでは、産卵の開始と終了が年間の温度周期と同調しており、産卵周期が温度の影響を受けて決定される(Weir, 1958). しかし、夏の温度上昇が全く好ましいというわけではない. アルゼンチンアリ(*Linepithema humile*)では、30°Cを越える温度条件で飼育を行うと、女王アリの産卵率が低下し、卵と幼虫の死亡率が著しく上昇することが報告されている(Abril et al., 2008, 2010). これらは、季節的な温度変化がアリのコロニー発達および1年の生活史に強く影響することを示している.

昆虫の生活史は温度などの外的要因のみによって決まるとは限らない. ヒメマルカツオブシムシ(*Anthrenus verbasci*)の蛹化は、温度や光周期のような外的要因に影響されない一定の周期性を持つ(Nisimura and Numata, 2001). このような生理反応では、周期の開始は外的な環境要因に同調して起こるが、周期の長さは環境要因に影響を受けない生物時計が関与していると考えられている(Saunders, 2002). 昆虫がもつ生物時計としては、アカイエカ(*Culex*

pipiens pallens)の羽化リズム(Chiba, 1971)やセイヨウミツバチ(*Apis mellifera*)の採餌行動(Frisch and Aschoff, 1987)のような約 24 時間周期の概日時計がよく知られているが、ヒメマルカツオブシムシの蛹化リズムでは、約 1 年の概年時計が関係する(Nisimura and Numata, 2001)。概年時計のような長周期の生物時計をもつ昆虫は、ヒメマルカツオブシムシ以外にはほとんど報告されていない。

アリ類では、クシケアリ属(Weir, 1958)やアシナガアリの一種である *A. sinensis* (Kipyatkov, 1993)などで外因性の産卵周期が報告されている。これらの種では季節の温度変動によって産卵の期間が決まる。一方、内因性の産卵周期も亜寒帯、寒帯に生息するクシケアリ属、ヤマアリ属等の様々な種で報告されている(Kipyatkov, 1995)。暖温帯の日本に生息するトビイロケアリでは、外的要因の存在する条件下ではあるが、内因性の周期産卵が見られている(Nakamura et al., 2017)。そのため、アリ類の産卵周期性については、内因性・外因性に関わらず、種の違いと環境条件を考慮して解釈しなければならない。本実験は、トビイロケアリの産卵が内因性の生理機構による周期性をもつかどうか、その周期性に生物時計が関与するのか否かを検討することを目的とした。

2-2 材料および方法

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(北緯 34.7 度, 東経 133.9 度)で、灯火に集まったトビイロケアリ新女王を採集した。その後、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×横×高さ=4.5 cm × 7.2 cm × 2.3 cm)に移して、25°C, 20°C, 17.5°C(12L-12D)と 17.5°C(24L)の 4 条件下で飼育した(各々 $n = 21$)。トビイロケアリの産卵周期は光周期に影響されないことが報告されているので(Ohta et al., 2017)、飼育光周期条件として、自然条件下で休眠が誘導される時期の光周期にあたる 12L-12D と環境情報のない 24L を設定した。社会性昆虫であるアリ類では、コロニー内の社会的な要因が女王の産卵に影響を与えることが報告されており

(Tschinkel, 1988), 幼虫の出現が女王の産卵周期に影響を与える可能性がある。トビイロケアリは、高照度飼育下では幼虫出現率が低くなるので(Ohta et al., 2017), 蛍光灯(FL30SW, パナソニック)を用いて照度を 3000 lux より高くなるように設定し, 幼虫の出現を抑制した。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 (*Propisilocerus akamusi*) 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。

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, 働きアリの出現の有無を記録した。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は行わなかった。

本実験では, 生物時計の性質である温度補償性と自律振動性の 2 つを確認するための条件を設定した。まず温度補償性の存在について調べるために, 25°C, 20°C, 17.5°C の 3 つの温度条件下でトビイロケアリの女王を飼育し, 温度条件間で産卵周期の長さを比較した。次に, 環境変動のない条件下でも周期性が現れるかどうか, 即ち自律振動性が存在するかどうかを調べるために, 明暗周期のある 12L-12D と明暗周期の無い 24L(全明)の 2 つの異なる光周期条件の下で飼育を行い, 産卵周期の長さを 2 条件間で比較した。

Nakamura et al.(2017) は, トビイロケアリ女王を光周期条件 12L-12D, 温度条件 20°C または 17.5°C 下で飼育すると, 飼育開始後すぐに産卵を開始するが, 産卵活動は次第に弱まり, 数ヶ月後に停止すること, そして約 120 日を経過した頃から再び産卵を開始することから, 産卵周期が温度に影響を受けず, 内的な要因によって決定する可能性を示唆している。一方, ヤマアリ属の一種である *Formica aquilonia* の女王では, 90 日~525 日の周期での産卵が確認されている(Kipyatkov and Shenderova, 1990)。これらの結果から, アリ類の産卵の周期には, 種の違いや女王の個体差など様々な要因が影響を与えられられる。本研究では, トビイロケアリの産卵周期を解析するために長期間の実験期間を設定し, 周期的な反応を繰り返し確認できるように, 女王アリを 380 日以上飼育した。

2-2-1 データ解析方法

時間生物学においては、時系列データから自律振動性とその周期(τ)を検出するために色々な統計的手法を採用している(Refinetti et al., 2007). 概日活動(概日時計)の周期性を検出する手段としては、カイニ乗ピリオドグラム法などの方法が一般的である。しかし、カイニ乗ピリオドグラム法では、昆虫の歩行リズムや活動リズムのような、1日の明確な活動回数のデータが必要となる。トビイロケアリの女王は、卵や幼虫を飼育容器内で持ち運んで世話をを行うが、その際に女王は産卵直後の卵を一つの塊にまとめてしまうため、1日の産卵数を正確に数えることが困難である。また、女王は幼虫となる卵の他に栄養卵も産む(Kamitani et al., 2015; Nakamura et al., 2017; Ohta et al., 2017)。幼虫が休眠に入って栄養卵を食べなくなれば、女王自身が栄養卵を食べて、これを将来の産卵のためのエネルギー源として再利用すると考えられる。従って、毎日の産卵数を正確に記録するために卵除去などの方法をとることができない。そのような理由から、本研究ではカイニ乗ピリオドグラム法などの方法を周期性の解析に採用できなかった。

そこで、Berberich et al.(2019)が巣内のアリ活動周期の検出に使用したフーリエ解析法(Refinetti et al., 2007)を卵数の周期変動に対して適用し、女王の産卵周期を推定した。この時、観察結果から産卵周期が90~200日間の範囲にあるとみなし、各環境条件下で検出された女王の産卵周期の平均期間を計算した。その後、一元配置の分散分析を行い、飼育条件間で周期長を比較した。また、女王アリの死亡率および幼虫出現コロニーの割合について χ^2 検定を行い、その後Ryan法を用いて多重比較を行った(有意水準5%)。

2-3 結果

2-3-1 女王の死亡率

12L-12Dの異なる温度条件下での女王アリの死亡率を比較したものを表2-1に示す。飼育開始から120日目の死亡率は、最も低いもので5%(20°C)、最も高いもので14%(25°C)であっ

た。温度条件間の死亡率に統計的な有意差は見られない($P > 0.05$)。しかし、240 日目になると20°Cと17.5°Cにおける死亡率は120 日目とほぼ変わらない10%前後だったのに対し、25°Cでは81%(17/21)と非常に高くなった。25°Cの死亡率は、20°Cや17.5°Cのものより有意に高かった($P < 0.05$)。380 日目では、20°Cの死亡率も80%を超えたが、17.5°Cでは43%であり、他の2条件と比較して有意に低かった($P < 0.05$)。

光周期条件の異なる24Lの17.5°Cでは、120 日目、240 日目、380 日目の死亡率はそれぞれ0%、5%、43%であり、12L-12D条件のものとはほとんど差はなかった(表2-1)。

2-3-2 温度および光周期が幼虫と蛹の出現に与える影響

高照度が幼虫出現を抑制する効果は低温でもっとも高く、光周期には影響されなかった。各温度、光周期条件下での幼虫出現コロニー数の割合を表2-2に示す。12L-12Dでは、全ての温度条件下で幼虫の出現が確認できたが、飼育から30日目までに幼虫が出現したのは25°C条件のうちの僅か2コロニーだけであった。120日目までに幼虫が出現したコロニー数の割合は、25°Cではおよそ半分の48%であるが、20°Cでは24%、17.5°Cでは19%であり、温度が低下するにつれて低くなった。240日目の出現率は、25°Cで57%、20°Cで43%、17.5°Cでは19%であり、17.5°Cでの出現率は他温度より有意に低かった。24L条件の17.5°Cでは実験期間中に幼虫は出現しなかった。

幼虫出現コロニー当たりの幼虫数を同じく表2-2に示す。全ての条件で、飼育から30日目までは幼虫がほとんど出現せず、25°Cの2コロニーで僅か2~3匹の幼虫が確認されたのみであった。最も温度の高い25°C条件下では、飼育の240日目までにコロニー当たり約5匹の幼虫が確認され、380日目には8匹まで増加したが、長期間飼育を行っても、平均幼虫数が10匹を超えることはなかった。20°C、17.5°C12L-12Dでは、240日目までにコロニー当たり約2匹の幼虫が確認されたのみで、実験期間中これ以上増えることはなかった。17.5°C24Lでは幼虫の出現は全く見られなかった。

表2-3に、各条件下での蛹出現コロニー数の割合と出現コロニー当たりの蛹数を示す。蛹の

出現したのは 25°Cと 20°Cの 2 条件だけであり、それ以外では全く蛹は確認されなかった。20°Cでは 1 コロニーのみ蛹が確認されたが、380 日目までに 5 個を超えることはなかった。25°Cでも、蛹が出現したのは飼育コロニー数の約 3 割に過ぎず、蛹数も 380 日目までに 10 を超えることはなかった。これら蛹の確認できたコロニーの全てで働きアリが出現した。

2-3-3 温度が産卵に与える影響

各温度、光周期条件下でのコロニー平均卵数の日変化を図 2-1 に、コロニー毎の卵数の日変化を図 2-2 に示す。女王はどの条件下でも実験開始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ていくが、増加速度が次第に低下し、約 20~40 日目に一度目のピークに達した後に減少を始める。その後、再び増加に転じたのちに再度減少するという、周期的な増減が全ての条件下で確認された。

25°C12L-12D では、幼虫が出現していないコロニーの平均卵数は 38 日目に約 90 個まで増加した。その後、80 日目にはおよそ 40 個以下まで減少し、168 日目には全てのコロニーで卵が確認されなくなった。幼虫出現コロニーでは、35 日目に 100 個を超えるまで増加した後に減少し始め、200 日目辺りから再び増え始めた後に再度減少した。この二度目の平均卵数のピーク値は約 30 個であり、35 日目の最初のピーク値の 1/4 強であった。

20°C12L-12D では、幼虫の出現しなかったコロニーの平均卵数は 38 日目におよそ 45 個まで増加した。その後卵数は減少した後再び増加に転じ、169 日目には一度目のピーク値とほとんど同じ 40 個に達した。幼虫出現コロニーの第一と第二のピーク日とピーク数もほぼこれらと同じであった。幼虫出現コロニーでは 353 日目にほぼ 40 個となり、三度目の卵数の増加が確認できた。

17.5°C12L-12D では、幼虫の出現しなかったコロニーの最初のピークは 21 日目で卵数は約 20 個、幼虫出現コロニーの最初のピークは 17 日目で卵数は約 25 個であった。両者とも、その後いったん減少して増加に転じ、それぞれ 206 日目と 196 日目に 20 数個の二度目のピークを迎えた。20°Cと同様 17.5°Cでも、幼虫出現の有無に関わらず、三度目の卵数の増加が確認で

きた。異なる光周期条件の 17.5°C24L でも、12L-12D と同じ 21 日目にほぼ同数である約 20 個のピーク卵数を数え、227 日目に二度目の卵数ピークを迎えた。すべての実験条件において、実験開始後約 50 日の間に一度目の卵数のピークが観察され、150～250 日目で再び卵数が増加する周期性が確認された。以上の結果をもとに、トビイロケアリの産卵周期が 90～200 日の間にあると見なしてフーリエ解析を行い、産卵周期を検出した。

2-3-4 女王の産卵周期

25°C12L-12D では、幼虫出現コロニー4コロニーのうち3コロニーで周期的な産卵が確認できた。しかし、幼虫が出現しなかったコロニーの女王は全て240日目までに死亡したため、フーリエ解析を用いても産卵の周期性は検出されなかった(表 2-4)。20°C12L-12D、17.5°C12L-12D では、幼虫の出現の有無に関わらず全てのコロニーで産卵の周期性が検出された。

幼虫出現コロニーと非出現コロニーを合わせた産卵の平均周期(±標準偏差)は、25°C12L-12D で 146.0 ± 46.0 日、20°C12L-12D で 143.4 ± 8.2 日、17.5°C12L-12D で 149.2 ± 21.7 日となり、17.5°C24L では 132.7 ± 26.3 日であった。4つの実験条件の間に有意な差はなかった(ANOVA, $F = 1.97$, d.f. = 3, $P > 0.05$)。また、どの条件下でも幼虫の出現コロニーと非出現コロニーの産卵周期に有意な差はなかった(表 2-4)。平均周期は、幼虫の非出現コロニーで 133～152 日、幼虫の出現コロニーで 141～146 日であった。産卵周期の中央値は、幼虫出現コロニーでは 138～160 日、幼虫非出現コロニーでは 147～156 日であり、どちらも条件間に有意な差はみられなかった(表 2-4)。

2-4 考察

2-4-1 トビイロケアリ女王の長周期の産卵

低緯度および中緯度地域に生息するアリ類のコロニー発達は環境温度の変動によって直

接調整されると考えられており、産卵に周期性を示さないことが知られている(Kipyatkov and Shenderova, 1991; Kipyatkov and Lopatina, 1997, 2009). 例えば、セントセーシェル島(南緯5度)に生息するシワアリ属の一種 *Tetramorium semillimum* のコロニーを野外から採集して25~28°C条件で飼育すると、2年以上にわたってコロニー内で絶え間なく産卵が行われ、卵の発生、幼虫の成長、働きアリの出現が確認される(Kipyatkov, 2001a).

亜寒帯、冷温帯を含む高緯度地域に生息するアリ類の数種では、内因性の周期産卵が確認されている(Kipyatkov, 2001a, 2006). 例えば、ヤマアリ属の *Formica aquilonia*, *Formica polyctena* では、温度や光周期条件といった環境要因を一定に保つても、ある周期で産卵の開始と停止を繰り返すことから、産卵周期は内的な要素によって制御されていると考えられている(Kipyatkov and Shenderova, 1990). しかし、これらの種における産卵周期は60~525日と大きな幅を持っており、近縁種間さらには同種内でも大きく変動する(Kipyatkov and Shenderova, 1990).

本研究では、暖温帯の日本(北緯34度)に生息するトビイロケアリ女王の産卵に内因性の周期が検出された(図2-1, 2-2). 今回確認された周期産卵では、幼虫出現コロニーの産卵周期も幼虫非出現コロニーの産卵周期と同じであり、産卵周期の長さが幼虫の出現に影響されていないことが明らかである. トビイロケアリでは、25°C12L-12Dの幼虫非出現コロニーを除いて、飼育開始直後の卵数増加と減少の後に、二度目の卵数の増加が見られた. 異なる温度と光周期条件下で飼育した場合でも、女王の産卵平均周期長は133~152日であり(表2-4)、条件間の変動幅が小さく、明確な周期性が見られる.

トビイロケアリ女王の産卵周期については、12~15週間(84~105日)であるという報告がある(Nakamura et al., 2017). この周期は本研究のものよりも短いですが、Nakamura et al.(2017)では幼虫や蛹が多く出現しており、その社会的な影響を受けた可能性がある. また、働きアリの出現コロニーに餌を与えていたため、女王が再産卵のためのエネルギーを十分に蓄えることができ、産卵を早めた可能性もあるが、はっきりとした理由は不明である.

一般的に多くのアリ類では、女王アリは幼虫を育てるために栄養卵を産むことが知られてい

る(Wilson, 1971). 例えば, トフシアリ属の一種である *Solenopsis invicta* の新女王は, コロニー創設時に幼虫となる卵と共に多くの栄養卵を産み, 孵化幼虫にこの栄養卵を与えて働きアリまで成長させる. 栄養卵の割合は産卵数の約 25~60%にもなる(Glancey et al., 1973). トビイロケアリ新女王も, *S. invicta* 同様に, 幼虫育成のための栄養卵を産んでいる可能性が高い.

トビイロケアリのコロニー発達は 25°C が最も盛んだと報告されている(Kamitani et al., 2015; Nakamura et al., 2017; Ohta et al., 2017). 今回も 25°C 条件下での最初のピーク卵数は他温度のものより明らかに多かった. しかし, 幼虫非出現コロニーでは二度目のピークは見られず, 幼虫出現コロニーでも二度目のピーク値は一度目のピーク値に比して非常に小さかった. 本実験では幼虫の出現を抑制したために女王の世話をする働きアリが少なくなり, 働きアリの出現していないコロニーでは, 長期間に渡り多くの卵を産んだ女王は十分な餌をとることができなかつた. そのため, 栄養卵の再吸収だけでは十分な造卵ができず, 二度目の産卵周期では多くの卵を産めなかつたのではないかと推測される.

2-4-2 周期的な産卵における生物時計関与の可能性

2-4-2-1 自律振動性の検討

多くの昆虫に生物時計が関与する内因性の自律的な周期現象が知られている. 例えば, 歩行活動, 成虫の出現時期, 雌の産卵時期などである(Saunders, 1976). トビイロケアリ女王の周期産卵にも生物時計が関与している可能性がある. 今回の実験では, 4つの異なる環境条件下の全てで卵数の周期的な変動が確認された(図 2-1, 2-2). 光周期という環境周期情報が存在する 17.5°C と周期情報がない 17.5°C の間にも違いは見られなかつた(表 2-4). 光周期は多くの生物の 1 日の活動時間を決定し, 年間の生活史を調節する際に重要な役割をもつが, トビイロケアリの産卵や幼虫の出現時期には影響を与えない(Ohta et al., 2017). 今回の結果は, トビイロケアリ女王の産卵周期には, 環境の周期情報が無くても, 周期長を保つ自律振動性が存在することを示唆している. しかし, 実験期間中に産卵のピークが 2~3 回しか確認でき

なかったことから、何ヶ月にもわたる長い周期をもつ生物時計の関与を証明するためには、数年にわたる実験期間を設定する必要があるかも知れない。

2-4-2-2 温度補償性の検討

生物時計が関わる内因性の周期反応には、環境温度に依存することなく一定の周期長を保つ温度補償性がある(Saunders, 1976)。例えば、16~26°Cの一定の温度条件下に置かれたウスグロシヨウジョウバエ属の一種 *Drosophila pseudoobscura* では、どの温度においても約24時間周期の羽化が確認される(Pittendrigh, 1954)。また、ヒメマルカツオブシムシの幼虫では、17.5~27.5°Cの温度条件のいずれにおいても、約1年周期での蛹化が確認される(Nisimura and Numata, 2001)。本研究のトビイロケアリ女王でも、異なる温度条件下でほぼ同一の周期長を持つ産卵が確認できる(表 2-4)。従って、トビイロケアリ女王における内因性の産卵周期には温度補償性が存在する可能性が高い。

先行研究では、トビイロケアリのコロニー発達には25°Cが最も適していると報告されているが(Kamitani et al., 2015; Nakamura et al., 2017; Ohta et al., 2017)、今回は、他の温度条件と比較して25°Cでの女王の死亡率が高く(表 2-1)、幼虫の非出現コロニーでは明確な周期産卵が確認できなかった(図 2-1)。本実験では3000 lux以上という高照度下で幼虫の出現を抑制したため、働きアリの出現も抑えられた。トビイロケアリ女王が働きアリの少ない状態で産卵を続けるには25°Cは不適な温度だと考えられる。

トビイロケアリ女王を15°Cで飼育すると、女王アリの成虫休眠が誘導され、幼虫出現までの日数が延長し、幼虫の出現率が低下する(Kamitani et al., 2015)。したがって、トビイロケアリがコロニーを発達させるには、15°Cは低すぎると考えられる。一方、30°Cの高温条件下では、女王アリの死亡率は低温条件と比較して大幅に増加する(Kamitani et al. 2015)。このように、トビイロケアリのコロニー発達は比較的狭い温度範囲でのみ進行する。本実験で設定した17.5°C、20°C、25°Cの温度条件に加えて、22.5°Cや27.5°Cのような温度条件を設定して飼育すれば、女王の周期的な産卵に温度補償性が存在するのかが更に判然するであろう。

2-4-3 女王の産卵に及ぼす社会的要因の影響

アリ類のコロニー発達は、幼虫や働きアリの存在によって影響を受ける (Hölldobler and Wilson, 1990; Kipyatkov, 2001b). 例えば、クシケアリ属の一種 *M. rubra* やトフシアリ属の一種 *S. invicta* では、幼虫および蛹の出現が女王の産卵周期に影響する (Brian, 1951; Tschinkel, 1988). トビイロケアリの近縁種であるケアリ属の一種 *L. niger* においても、卵の出現や蛹の出現などの社会的な要因が女王アリの産卵周期に影響を与える (Kipyatkov et al., 2004). ところがトビイロケアリでは、少数の幼虫は女王の産卵周期に影響を与えない可能性があるとの報告がある (Nakamura et al., 2017). 本実験では高照度で幼虫の出現を抑制したため、20°C と 17.5°C では飼育開始から 30 日目までに幼虫の出現したコロニーは無く、25°C でも僅か 2 つのコロニーで 1 匹ずつの幼虫が出現したのみであった. Nakamura et al. (2017) によると、25°C 条件下では 25 日目のコロニー平均幼虫数は約 20 匹であり、本実験では幼虫出現が強く抑制されている. 20°C と 17.5°C の幼虫出現数は飼育期間を通じて少なく、いずれの温度においても幼虫出現コロニーと非出現コロニーの間で産卵周期長に違いは見られなかった. トビイロケアリ女王の産卵周期は、Nakamura et al. (2017) の言うように、少なくとも少数の幼虫の出現には影響されないといえる.

2-4-4 トビイロケアリ女王の周期的な産卵の生態学的意義

温帯に生息する昆虫の産卵可能期間は 1 年の内数ヶ月間であり、多くの昆虫では産卵期間が終了するとほとんどの成虫は死亡する. このような昆虫は、数ヶ月にわたる長い内因的な産卵周期をもつ必要がない. しかし、アリ類では女王が数年以上生存し、産卵を続けてコロニーを発達させる. また、多くのアリは光周期を感知せず、地上部に比べ一日の温度変動の幅が小さい地中にコロニーを創設することが多いが、光が届かず温度変動が小さい地中では季節情報を安定的に得ることが難しい.

本研究の結果から、トビイロケアリ女王が内因性の周期的な産卵を行うことが明らかになった. 産卵周期は外的な環境要因に影響されず、一定の時間間隔で繰り返される生物時計によ

って調節されている可能性が高い。トビイロケアリ女王は、産卵を内的に調整することで、コロニー発達に不適な冬の到来前に産卵を停止していると考えられる。トビイロケアリ採集地の岡山市では、6～8月にかけて新女王の結婚飛行が見られ、その後コロニーが創設される(Kamitani et al., 2015)。新女王の産卵は結婚飛行直後に開始され、幼虫、蛹、働きアリが出現する。その後は産卵を繰り返し、次世代の働きアリが出現するが、気温が低くなる10月には女王の産卵と幼虫、蛹の出現が抑制され始める。そして冬を迎えるまでには、卵や蛹は確認できなくなり、成虫と幼虫のみで越冬する。その後、春からの気温上昇に合わせて、産卵が再開され、8月初旬から中旬にかけて新たな幼虫が出現し始める。このような生活史から鑑みると、トビイロケアリのコロニー発達に適する期間は、岡山市においては春から夏にかけての2～4ヶ月である。

本研究では、結婚飛行後の数週間で多くの卵が確認されたが、その後卵数は徐々に減少し、120日目に最も少なくなった(図 2-1)。この120日という長さは、自然条件下における女王の結婚飛行から産卵抑制までの日数と近く、野外での季節的なコロニー発達に対応している。

野外のトビイロケアリでは、コロニーの発達が年に1回起こるので、女王の産卵周期の長さは約1年であることが適応的だと考えられるが、今回明らかとなった産卵周期は約4～5ヶ月であり、野外のコロニー発達周期とは一致しなかった。しかし、トビイロケアリ女王は、コロニー発達に不適な冬を迎える前に産卵を停止しなければならない。環境情報が少ない地中において、冬の到来前に卵巣休眠を確実に誘導するには、女王が約4～5ヶ月の産卵周期をもつことは適応的だと考えられる。内因性の周期産卵を行う他のアリ類においては、産卵の開始が温度によって調節されており(Kipyatkov, 2006)、この反応は気温が上昇する春に合わせて越冬後のコロニー発達を適切に開始するための適応であると考えられている(Kipyatkov, 1993, 2001a, 2006)。本研究の結果は、秋のコロニー発達の終了においても内因性の産卵周期が重要であることを示唆しており、季節情報がほとんどない地中で暮らすトビイロケアリのコロニー発達の調整には内因性の産卵周期が欠かせないものだと考えられる。

2-5 まとめ

トビイロケアリ女王は内因性の産卵周期をもつ。この内因性の産卵周期は約 130～150 日の長さであり、自律振動性と温度補償性をもつ生物時計が関与する可能性が高い。女王が数ヶ月の長さの内因性の産卵周期をもつことは、トビイロケアリが暖温帯における 1 年の季節変動に適応した結果だと考えられる。

3 章

トビイロケアリのコロニー発達に及ぼす温度効果の地理的変異

3-1 緒言

温暖な地域の昆虫は、環境条件が発育や発達に不適な季節の到来を予測して休眠に入る。休眠の誘導時期を決定するのは日長や温度などの環境要因であるが、これらの環境要因の休眠誘導域値は、生息地域の環境に合わせて変化する (Lees, 1955; Masaki, 1961; Danilevskii, 1965; Tauber et al., 1986; Danks, 1987)。一般に、多くの昆虫では生息地の緯度が 5 度増加すると、休眠誘導に必要な臨界日長は 1~2 時間延長する。ナミヒメハナカメムシ (*Orius sauteri*) では、休眠誘導の臨界日長は緯度が 5 度上昇すると約 1 時間増加するが (Ito and Nakata, 2000)、地理的に変異する臨界日長は、各地点の気温が 20°C 以下に低下する時期に対応している。

温度に依存した休眠機構をもつ寄生蜂の一種 *Leptopilina boulardi* では、休眠誘導の温度効果には生息地域の緯度間で違いがない (Carton and Claret, 1982)。タマゴコバチの *Trichogramma dendrolimi* では、異なる緯度地域の個体群が、前蛹休眠に入る温度反応に違いを見せるが、この反応は単に緯度差を反映したものではなく、地域により異なる温度環境に適応した結果である (Zhang et al., 2017)。また、熱帯に生息するニクバエ類では、寒い地域 (高高度地域) に生息する種ほど低い温度で休眠が誘導される (Denlinger, 1979)。

アリ類では、生活史やコロニーの発達サイクルは光周期よりも温度の影響を強く受ける (Brian, 1951; Kipyatkov, 1993, 2001a)。冷温帯地域や高緯度地域に生息するアリ類では冬に休眠が誘導されるが、休眠誘導のための重要な外的要因は低温である (Kipyatkov, 1993, 2001a)。ヤマアリ属の *Formica aquilonia* や *Formica polyctenai*、クシケアリ属の *Myrmica ruginodis* などの女王を低温条件下で飼育すると産卵を停止し休眠に入るが、休眠中も卵巣は発達を続ける (Kipyatkov and Shenderova, 1990; Kipyatkov 1993, 2001a)。また、低温条件下では幼虫が成長を停止し、蛹化が確認されなくなることから、低温によって幼虫休眠が誘導されていると考えられている (Brian, 1953; Kipyatkov, 1993)。低温による休眠誘導は、他にも

アシナガアリ属, ヤマアリ属, クシケアリ属などの様々な種で報告されている。自然条件下では春の温度上昇に合わせて休眠が終了し, 女王の産卵が再び始まるとともに幼虫の発育と蛹化も再開される(Kipyatkov, 1993, 2006)。このように, アリ類では温度変動によって休眠が誘導・解除され, 季節に合わせた1年の生活史を保っている。

数種のアリ類では, その生息地の緯度に沿って, 女王の産卵活動に地理的変異が確認されている。クシケアリ属2種では, 高緯度で採集された女王アリの産卵期間は低緯度の女王のものより短く, 産卵数が少なくなる(Kipyatkov and Lopatina, 2002)。例えば, 高緯度の *M. ruginodis* は低緯度ものより産卵期間が短く, 幼虫休眠の期間が長い。このような変異は, 高緯度地域の短い夏に適応した結果である。

Kamitani et al.(2015)は, 岡山で採集したトビイロケアリを長日条件下で飼育しても短日条件下で飼育しても, コロニー当りの蛹数に有意な差がみられないことを報告した。また, トビイロケアリ女王を 25°Cで飼育すると, 周期的な産卵と蛹化が確認されるが, 15°Cでは女王の産卵がいったん始まるものの, その後停止し蛹化が確認できなくなる(Kamitani et al., 2015)。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及ぼす主な要因が, 光周期ではなく温度であることを示唆している。

昆虫の休眠は特定の発育ステージにおいて誘導される(Danks, 1987)。適切な時期に休眠が誘導されないと, 昆虫は生存, 発育に不適な環境下に非休眠状態でさらされ, 死亡することになる。そのため, ほとんどの昆虫は生存, 発育に不適な時季を迎える前に休眠が誘導される(Danilevskii, 1965; Tauber et al., 1986; Danks, 1987)。ところで, ほとんどの昆虫は羽化後1年以内に死亡するが, アリの女王は羽化後何年も生存し, 一生の間に何度も冬を経験する。そのため, 毎年冬の到来を予想して休眠に入らなければならないアリ類の休眠調整機構は他の昆虫と異なる可能性がある。

Nakamura et al.(2017)によると, 岡山のトビイロケアリ女王は 17.5°Cでは連続的な産卵を行うが, 15°Cでは女王の休眠が誘導され産卵を停止する。岡山の日平均気温が 15°Cを下回るのは 11月上旬以降である。女王はコロニー発達に不適な冬の到来を温度低下によって予測

し、休眠に入ると考えられる。休眠は冬の直前に誘導されており、環境温度が一定の温度を下回った段階で女王の休眠が誘導されている可能性が高い。そうであれば、女王の休眠は光周期反応のような緯度に沿った地理的変異を示さず、休眠が誘導される温度条件に違いはないと考えられる。

高緯度地域のアリ類では、一定期間コロニーの発達が行われると、幼虫、成虫共に温度や日長などの外的要因に影響されることなく内因性の休眠が誘導される (Kipyatkov, 1993, 2001)。例えば、クロヤマアリ, *Formica cinerea*, *Formica clara*, *Formica fusca*, *Formica lemani* などのヤマアリ属のアリを、17~28°Cの一定温度下、15/25°C, 16/30°C, および 20/30°Cの温度周期下で飼育すると、どの温度条件の下でも10~20週の周期で産卵が繰り返し行われる (Kipyatkov and Lopatina, 1993)。温度は産卵開始に影響するが、産卵の周期長には影響しない (Kipyatkov and Lopatina, 1993)。ヤマアリ属の *Formica aquilonia* と *Formica polyctena* では、女王アリが数ヶ月から1年以上にわたる長い産卵周期をもつことが知られているが、この産卵周期の開始と終了は外的な環境要因の影響を受けない (Kipyatkov, 2006)。これらの事実は、女王アリが内因性の生理機構による周期的な産卵によってコロニー発達を調節し、1年の生活史を決定していることを示唆している (Kipyatkov, 2006)。トビイロケアリ女王では、一定温度の高照度下で内因性の周期的な産卵が確認されており、産卵周期に生物時計の関与が示唆されている (2章参照)。女王アリの内因性の周期産卵は、高緯度地域に生息するアリで観察されている (Kipyatkov, 1993, 2001a)。トビイロケアリにおいても、高緯度地域に生息する女王は、コロニー発達に適した温度条件下で飼育を行っても、一定期間を過ぎると産卵を停止する可能性がある。

今回の実験では、異なる緯度で採集したトビイロケアリを異なる温度条件下で飼育し、トビイロケアリの休眠機構の地理的変異について明らかにする。また、トビイロケアリの生活史の季節的および地理的適応についても考察する。

3-2 材料および方法

2007年から2011年の6月初旬から8月下旬にかけて、北海道北見市、北海道函館市、岩手県雫石町、岡山県岡山市の4地点で、灯火に集まった結婚飛行直後のトビイロケアリの女王を採集した(表3-1)。その後、翅を落とした女王を個体毎に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容器(縦×横×高さ=7.2×4.5×2.3cm)に入れ、光周期12L-12D、温度25°C、20°C、17.5°C、15°Cの4条件下に置いた($n = 17 \sim 56$)。また、湿度を維持するために数mlの水を週に2回石膏に含ませた。働きアリの出現後は同じ容器を重ねて2段にし、上段に乾燥アカムシ(*P. akamusi*)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。飼育から最初の10日間は毎日、卵数と女王の状態を記録した。その後は、卵数、幼虫数、および蛹数を週2回記録した。観察は100日間または女王が死亡するまで行い、女王が60日までに死亡したコロニーはデータから除外した。

アリ類には成虫休眠と幼虫休眠があるが、蛹休眠はない(Kipyatkov and Lopatina, 1993)。従って、蛹の出現の有無から幼虫の休眠が判断できる。そこで今回は、実験終了時点で蛹が出現していたコロニーの割合から、各地域の温度条件ごとの幼虫休眠率を算出した。

また、各採集地点の気温変動の様相を知るため、各採集地点に最も近い気象観測所の月平均気温と月最高気温のデータを、気象庁のウェブサイトから引用した(http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/index.php?prec_no=&block_no=&year=&month=&day=&view=)。

3-2-1 データ解析方法

卵、幼虫、蛹のコロニー当りの平均数について一元配置の分散分析を用い、温度条件ごとに地域間で比較した。その後、地域間で有意差の見られたものはTukey testで多重比較を行った(Zar, 2010)。また、蛹出現コロニーの割合については、 χ^2 検定で条件間の出現率を比較した。その後、有意差の見られたものは逆正弦変換を行い、Tukey testを用いて多重比較を行

った(Zar, 2010). 幼虫及び蛹が出現しなかったコロニーは解析から除外した.

3-3 結果

3-3-1 コロニー発達パターンの地理的変異

異なる地域で採集されたトビイロケアリの, 25°C条件下でのコロニー発達の推移を図 3-1 に示す. 北見では, 飼育開始直後に増加し始めた卵数が 13 日目にピークを迎えたが, その後二度目の卵数のピークは確認されなかった. 幼虫は飼育開始から 10 日を過ぎた頃から増加を始め, 20 日目にピークを迎えた. その後, 100 日目の実験終了まで約 10 匹の幼虫が継続して確認された. しかし, 蛹数は最も多い時でも数匹にとどまり, 多くの幼虫は蛹化しなかった. 函館, 雫石, 岡山では, 一度目の卵数のピークが 15 日目辺りに確認された. その後卵数は減少したが, 40 日目辺りで再び卵数は増加し, 二度目のピークを迎えた. 岡山では二度目のピーク卵数は一度目のピークよりも多くなった. 函館, 雫石, 岡山のコロニーでは 10~15 日目辺りで幼虫の出現が確認され始め, 20 日目を越えた頃にピークを迎えた. 蛹数のピークが少し遅れて続く. 幼虫数の二度目のピークは 50 日目辺りで, 蛹数の二度目のピークは 60~70 日目の辺りで確認できた.

20°C条件下では, 4 地点すべてのコロニーが 20 日目辺りで一度目の卵数のピークを迎えた後, 30 日目辺りで幼虫出現に合わせて卵数が減少し始めた(図 3-2). 雫石, 岡山のコロニーでは, 50 日目以降の卵数は北見, 函館のものより多かった. どの地域のコロニーも, 産卵は実験期間中続いたが, 二度目の卵増加のピークははっきりとは確認されなかった. また, 40 日目辺りに約 5~20 匹の幼虫出現のピークが確認されたが, 実験終了までに二度目のピークは確認されなかった. 蛹は北見では全く出現せず, 他の 3 地域でも蛹数は 25°Cより減少した.

17.5°C条件下では, 函館以南の 3 地域のコロニーにおいて, 卵, 幼虫の一度目のピークがそれぞれ 20 日目辺りと 60 日目辺りで確認されたが, 2 番目のピークははっきりとしない(図 3-3). 幼虫数は一度目のピークに達した後, 実験終了までほとんど減少することはなかった.

北見のコロニーでは幼虫がほとんど出現しなかった。

15°C条件下では、北見、雫石、岡山の間に、コロニー発達パターンの明白な違いは確認されなかった(図 3-4)。函館のデータは、採集女王数が少な過ぎたため取得できなかった。15°Cより高い温度では、卵数の減少に沿った形で幼虫の出現が確認されていたが、15°C条件下ではほとんどのコロニーで幼虫が出現しなかった。

3-3-2 卵, 幼虫, 蛹の数

異なる温度条件下で発達したコロニーの、卵、幼虫、蛹の平均数を女王の採集地別に表 3-2 に示す。個体数は最初のピーク日近傍のものである。25°Cでは、4 地点の間で卵数に大きな差が見られた。中でも北見の卵数は 40.1 ± 19.5 個(平均値 \pm 標準偏差)と、他の 3 地点と比較して有意に少なかった($P < 0.05$)。20°Cと 17.5°Cでも、北見の卵数はそれぞれ 17.4 ± 6.4 個、 14.6 ± 5.7 個であり、他の地域のものより有意に少なかった(共に $P < 0.05$)。15°Cでは、雫石の卵数が北見、岡山の 2 地点と比較して有意に多かった($P < 0.05$)。

幼虫数では、25°C、20°C、17.5°Cで、地点間に有意な差が認められた(表 3-2)。全ての温度条件で、北見のコロニーの出現幼虫数は他の 3 地点と比較して有意に少ない(全て $P < 0.05$)。15°Cでは、雫石のコロニーで僅かな幼虫出現が確認されたのみである。

蛹数では、25°Cで北見と他の 3 地点の間に有意な差が認められた($F = 2.67$, d.f. = 3, $P < 0.05$)。20°Cでは、北見は 60 日目までに蛹は出現せず、函館でもほとんどのコロニーで蛹は確認されなかった。雫石と岡山の蛹数もそれぞれ 2.7 ± 2.9 個、 3.4 ± 3.7 個と少なく、両者の間に有意な差はなかった($P > 0.05$)。17.5°Cと 15°Cの条件下では、どの地域でも 60 日目までに蛹が出現したコロニーはなかった。

3-3-3 蛹出現コロニーの割合

今回の実験では、同じ温度条件下で飼育しても、女王の採集地点が異なると蛹出現コロニーの割合に大きな違いが見られた(表 3-3)。中でも、北見の蛹出現コロニーの割合は低く、最

も蛹が多く出現した25°Cでも40.0%であり、他の3地点とは有意な差があった($\chi^2 = 36.3$, d.f. = 3, $P < 0.05$). 同じ北海道内の函館では蛹出現コロニーの割合は87.5%であり、雫石や岡山と有意な差はみられなかった.

20°C条件下では、蛹出現コロニーは北見では確認されず、函館でも出現率が10.0%と低くなった. しかし、本州の雫石と岡山ではそれぞれ79.5%と65.8%であり、函館と比較して有意に高くなった. 17.5°Cになると、雫石でも岡山でも蛹出現コロニーの割合は約5%と著しく低下し、ほぼ全てのコロニーで蛹が出現しなくなった. 15°Cになると、蛹の出現するコロニーは全くなかった.

3-4 考察

3-4-1 休眠誘導に及ぼす温度効果の地理的変異

昆虫などの変温動物では、発育や産卵に適した期間がその生息地の緯度によって大きく異なる. 高緯度地域では低緯度地域より冬が早く訪れ、産卵や成長に適した温暖な期間が短い. そのため、高緯度地域に生息する昆虫では低緯度地域に生息する昆虫より早い時期に休眠が誘導される. その結果、光周期や温度といった環境条件に依存する休眠機構は、生息場所の環境条件に適合する明確な地理変異を示す(Danilevskii, 1965; Danks, 1987). このような休眠機構の地理的な変異は、緯度に応じた環境の変化に対する自然選択の結果であり、それぞれの種に遺伝的な変異が存在する(Tauber et al., 1986). 例えば、ナシケンモンの蛹では、生息地の緯度が高くなると休眠の誘導に必要な日長が長くなる. Abkhazia(北緯43度)のナシケンモンは、1日の明期が14時間30分になると休眠が誘導されるのに対し、Vitebsk(北緯55度)のナシケンモンでは16時間30分であり、生息場所の緯度の違いが2時間のずれを生んでいる. 休眠が誘導される光周期を生息地の自然日長と比較すると、それぞれ6月上旬あたり、緯度が高くなるにつれて夏の日長が延長することに適応した結果であることがわかる(Danilevskii, 1965).

寄生蜂の一種 *L. boulandi* では休眠の誘導が温度にのみ依存するが、この休眠の温度反応には地理的な変異が見られない。この寄生蜂は、15°Cで飼育されると8L-16Dから16L-8Dの光周期条件全てで幼虫休眠が誘導されるのに対し、25°Cでは休眠が誘導されない。休眠誘導の温度効果には、南緯4度から北緯44度にわたる4地域の個体群間で違いがない(Carton and Claret, 1982)。またタマゴコバチ *T. dendrolimi* でも、地域個体群により前蛹休眠に入る温度反応に違いが見られるが、この違いは単に緯度差を反映したものではなく、地域により異なる温度環境に適応した結果だと見なされている(Zhang et al., 2017)。

トビイロケアリの休眠機構には、光周期反応のように緯度に沿った形の明白な地理変異は確認されなかった。函館以南の3地域では、25°C条件下で卵、幼虫、蛹の増減が繰り返された(図3-1)。20°C条件下の函館では、蛹出現コロニーの割合が他の2地点と比較して有意に少なくなったが、20°Cや17.5°C条件下の卵数や幼虫数には3地域で有意な差は見られなかった(図3-2, 3-3)。最北の北見のみ、他の地域よりもコロニー当りの卵、幼虫、蛹の数が少なく、蛹出現コロニーの割合が低くなっており、25°C、20°Cといった高い温度下でも成虫休眠、幼虫休眠が誘導されていたと考えられる。

緯度差が約5度ある雫石と岡山を比べると、蛹出現コロニーの割合は20°C、17.5°Cの両条件下で共に有意な差が見られなかった(表3-3)。このことから、雫石と岡山では、トビイロケアリ幼虫の休眠が誘導される温度に地理的な変異は存在しないと考えられる。15°C条件下の卵数増減パターンは、両地域でほぼ同じであるし、17.5°C条件下での卵と幼虫の増減パターンも函館以南の3地域で類似した傾向がみられる。従って、トビイロケアリ休眠機構の温度に対する生理的な反応に、函館以南で違いはほとんどないと考えてよい。

岡山と雫石、岡山と函館の間には、それぞれ約5度と10度の緯度差があるが、岡山のトビイロケアリが持つ休眠機構と雫石や函館のトビイロケアリが持つ休眠機構の間には大きな違いは見られない。この結果は、緯度が休眠機構の調節に密接に関係している他の昆虫とは大きく異なっている。多くの昆虫では生息地の緯度が高くなるほど、同じ環境条件下でも休眠が誘導されやすい(Masaki, 1961)が、トビイロケアリではそうっていない。図3-5に今回の採集

4地点における月別平均気温と月別最大気温の1981～2010年の平均を示す。Nakamura et al. (2017)によれば、岡山のトビイロケアリ女王の自然条件下での休眠誘導時期は9～10月である。岡山の9月と10月の平均気温はそれぞれ24.4℃と18.1℃であり、最高気温は28.4℃と22.5℃である。それに対して函館と雫石では9月の平均気温はそれぞれ18.3℃と17.9℃、最高気温は22.7℃と23.2℃であり、岡山とは約5℃もの差がある(図3-5)。光周期によって休眠が誘導されるナミヒメハナカメムシの場合、成虫休眠の臨界日長は北緯42.0度の個体では北緯33.3度の個体と比べて約2時間長くなる(Ito and Nakata, 2000; Kohno, 1997)。この緯度差は、函館(北緯41.8度)と岡山(北緯34.7度)の緯度差と近い。トビイロケアリのもつ休眠機構に及ぼす温度効果の地理的な変異は、一般的な昆虫における光周期に依存した休眠機構の地理的な変異とは大きく異なる。寄生蜂*L. boulandi*の休眠温度反応には地理変異が見られないし(Carton and Claret, 1982)、異なる緯度地域に生息するタマゴコバチ*T. dendrolimi*の休眠温度反応も単に緯度差を反映したものではない(Zhang et al., 2017)。温度依存の休眠反応は光周期依存のものとは異なり、地域の温度特性に大きく影響されているのだと考えられる。

3-4-2 トビイロケアリの休眠機構における地理変異の生態的意義

本研究の結果から、25℃がトビイロケアリのコロニー発達に適した温度であることが確認された。岡山では、平均気温が25℃を上回る期間は初夏にあたる6月から初秋の9月までであり、長期間にわたりコロニー発達をおこなうことが可能である(図3-5)。雫石では、6～9月にかけての平均気温は25℃以下であるが、最高気温は8月に27.7℃まで上昇する。従って、雫石のトビイロケアリ新女王は、約1カ月という短い期間ではあるが、このコロニー発達に適した期間に可能な限り産卵と幼虫の発育を繰り返すことが適応的だと考えられる。函館でも8月の平均気温は雫石と同様に25℃以下であるが、最高気温は25℃以上である。そのため、夏にコロニーを発達させ、冬を迎えるまでにコロニーを大きくすることが可能である。

一方、北見のトビイロケアリのコロニー発達パターンは、函館、雫石、岡山の3地点とは大きく異なる。北見の卵、幼虫、蛹の出現数は、いずれの温度条件でも他の3地点のものより少な

い(表 3-2). 25°C条件下でも, 幼虫数はほとんど変化せず, 蛹化はほとんど確認されなかった(図 3-1). これは, 他の地域では幼虫が発育する温度である 25°Cにおいても, 北見のトビイロケアリ幼虫では休眠が誘導されることを意味する. 産卵は 20°C以下の温度でも確認されたが, 幼虫数は他の 3 条件よりも有意に少なくなっており, 幼虫の孵化も抑制されていたと考えられる(図 3-2~3-4; 表 3-2). これらの結果から, 北見では, 新女王によるコロニー発達が強抑されていることが示唆される.

北見の気温は 4 地域の中で最も低い(図 3-5). 他の地域でコロニー発達が盛んに行われる 8 月でも最高気温は 24.3°Cであり, 平均気温は 19.7°Cに過ぎない. そのため, 北見では結婚飛行直後の新女王がコロニー発達を開始しても, 冬までに働きアリが出現することは難しいと推測される. 新女王は最初の働きアリが出現するまで採餌することはなく, 脱翅の際に残った筋肉を分解したエネルギーを幼虫に与え, 働きアリに成長させる(Kamitani et al., 2015; Nakamura et al., 2017). 限られたエネルギーしかない初期女王にとって, 冬を迎えるまでに働きアリが出現するかどうかは, コロニーの創設上極めて重要である. もし採餌を行う働きアリがいない状態で, 単独女王が幼虫を育てながら冬を迎えた場合, 女王の死亡率は非常に高くなると考えられる. 北見では, 25°Cというコロニー発達に好適な温度条件下でも新女王と幼虫が休眠に入ることによって, 厳しい冬をやり過ごしている可能性が高い. 北見のような寒冷地域では, 温暖な期間に可能な限りコロニー発達を繰り返す休眠機構をもつよりも, 長命な女王アリが確実に生存し, その後の春の温度上昇に合わせてコロニー発達を行う休眠機構をもつことが重要だと考えられる.

上述したように, トビイロケアリのコロニー発達に及ぼす温度効果は, 北海道内でも寒冷な地域である北見と函館以南の地域との間で大きく異なる. 函館とそれより南の本州 2 地点の間では卵数や幼虫数に違いが見られるものの, 緯度が 5 度異なる雫石と岡山の間にそれほど大きな差は見られなかった. ロシア国内の St. Petersburg(北緯 59.6 度), Belgorod(北緯 50.4 度)の 2 地点で採集されたトビイロケアリの近縁種 *Lasius niger* では, 地域によってコロニー発達における幼虫の出現が大きく異なる(Kipyatkov et al., 2004). そして, 低緯度の Belgorod で

は高緯度の St. Petersburg より働きアリの出現するコロニーの割合が多くなる。これは、高緯度地域では幼虫の成長に適した温度の期間が短いためであると考えられている。アリ類にとって生息地の年間気温は、休眠誘導およびコロニー発達のタイミングを決定する極めて重要な因子である。

3-4-3 内因性の休眠によるコロニーの発達調整

岡山で採集したトビイロケアリ女王を、17.5~20°Cの一定温度条件下(Nakamura et al., 2017)または高照度条件下(Ohta et al., 2017)で飼育を行うと、産卵活動に内因性の周期が確認される。このような内因性の周期産卵は、高緯度地域に生息する数種のアリ類で報告されている(Kipyatkov, 1993, 2001a)。トビイロケアリに見られる内因性の周期には自律振動性があり、かつ温度補償の可能性があることから、生物時計の関与が示唆されている(2章参照)。光周期や気温の日変動のような外的要因からほとんど遮断された安定した地中で生息するアリ類では、生物時計による一定の産卵周期をもつ女王は、コロニー発達に適した冬の到来前に産卵を終えることができる。岡山のトビイロケアリでは、内因的な産卵周期が秋のコロニー発達の終了に重要である(2章参照)。北見のような寒冷地では、コロニー発達に適した 25°C や 20°C といった温度条件下においても、内因的な周期性によって女王の休眠が誘導される事がコロニーの創設と発達に重要な意味をもつと考えられる(図 3-1, 3-2)。

3-5 まとめ

多くの昆虫には休眠機構の地理的な変異が明白に緯度に依存した形で見られるが、日本国内のトビイロケアリには同じ様な形での判然とした地理的変異は見られない。岡山と雫石では生息環境が大きく異なるにもかかわらず、トビイロケアリ女王の休眠誘導に必要な温度域に違いはなかった。寒冷地の北見に生息するトビイロケアリは、内因性の休眠機構により冬を確実に休眠状態で迎えることができる。寒冷地の新女王は、働きアリが出現しない状態で最初

の春を迎えることがないように、コロニーの発達を調整していると考えられる.

4章
摘要

4-1 目的

本研究は、日本に広く分布するトビイロケアリ女王に内因性の周期的な産卵が見られるかどうか、産卵周期に生物時計が関与しているかどうかを探るとともに、温度に依存した休眠機構の地理的変異を明らかにすることを目的とした。

4-2 トビイロケアリ女王の周期的な産卵と生物時計の関与について

多くの昆虫では、活動、生殖等の周期に概日の生物時計が関与する(Cloudsley-Thompson, 1980; Truman, 1971; Saunders, 2002)。ヒメマルカツオブシムシでは、蛹化リズムに概年時計が関わって生活史調整を行うことが知られているが(Nisimura and Numata, 2003)、世代交代の早い昆虫では1年以上の長期にわたって生存する種は少なく、長周期の生物時計をもつ昆虫の報告例は少ない(Saunders, 2002)。

アリ類では、内因性の周期的な産卵がヤマアリ属5種、クシケアリ属、ヤマアリ属等の様々な種で報告されている(Kipyatkov, 1993, 1995, 2001a)。報告されているアリ種は全て高緯度の北方地域で採集されたものであり、内因性の周期産卵は、北方の長い冬を越えた後の春の温度上昇に合わせて女王が再び産卵を開始するための適応だと考えられている。熱帯や暖温帯の多くのアリ類は内因性の産卵周期を持たず、温度という外部の環境要因によって産卵が制御される。これは、夏の期間が長く冬の期間が短い熱帯、温帯地域で、産卵や幼虫発育に適した期間を有効に使うための適応である(Kipyatkov, 1993, 2001a)。

暖温帯の岡山で採集されたトビイロケアリ女王を対象とした今回の実験では、17.5°C、20°C、25°Cの異なる温度条件下で、約130~150日周期の産卵が確認できた。生物時計には、異なる温度下でも反応周期が影響を受けないという温度補償性が存在するが、今回確認できた産卵周期も温度に左右されていない。また、環境サイクルの存在しない全明、定温の恒常条件

下でも、この産卵周期は影響を受けておらず、自律振動性も確認できた。これらの事から、トビイロケアリの約 130～150 日の周期産卵に生物時計が関与する可能性が高いと考えられる。本実験の結果は、暖温帯に生息する地域のアリ類でも、北方地域のアリ類と同じ様に、内因性の産卵周期によってコロニー発達を調整していることを示唆している。

4-3 トビイロケアリの休眠に及ぼす温度効果の地理的変異

多くの昆虫は、休眠誘導に光周期を利用している (Danilevskii, 1965; Danks, 1987)。光周期に依存した休眠機構を持つ昆虫は、生息地の緯度が高くなるにつれて、同一種であっても休眠誘導に必要な日長時間が長くなる (Danilevskii, 1965)。一方、温度にのみ依存した休眠機構を持つニクバエ類 (Denlinger, 1979) やタマゴコバチ *T. dendrolimi* (Zhang et al., 2017)、寄生蜂 *L. boulandi* (Carton and Claret, 1982) などは生息地域の温度環境に適応しており、休眠誘導に必要な温度域に緯度に沿った変異はみられない。

アリ類の休眠機構は生息緯度によって大きく異なることが知られている。熱帯のアリ類は休眠機構を持たず、暖温帯に生息する多くのアリ類は低温によって休眠が誘導され、冷帯や亜寒帯に生息するアリ類は環境要因に影響を受けない内因性の休眠機構を持つ (Kipyatkov, 2001a)。アリ類の休眠機構はこの様に生息地域により大きく異なるが、同気候帯に生息する同一種のアリに休眠機構の地理的な変異があるのかどうかは現在まで確認されていない。

そこで、暖温帯である北海道北見市、函館市、岩手県雫石町、岡山県岡山市の 4 地点で採集したトビイロケアリ女王を用いて休眠機構の地理変異を調べたところ、このアリは他の暖温帯のアリ類と同様の温度依存の休眠機構を持つと同時に、高緯度地域のアリ類で報告されている様な内因性の周期産卵を示すことが判った。函館以南の 3 地点では、休眠誘導に必要な温度域に緯度による違いは見られない。最北の北見の女王アリは、内因性の周期的な産卵によってコロニーの発達を調節して 1 年の生活史を決定していると考えられるのに対し、函館以南の 3 地点では低温による休眠誘導が優先していると考えられる。トビイロケアリでは、大

きく緯度が異なる雫石と岡山の2地点間でも休眠誘導の温度反応にほとんど違いが見られなかった。

4-4 まとめ

暖温帯の日本に生息するトビイロケアリは、温帯のアリ類に普通に見られる温度依存の休眠機構を持つと同時に、高緯度地域のアリ類と同じ様に内因性の周期産卵を行う。ごく寒い地域を除き、休眠誘導の温度反応には生息地の緯度による違いは見られない。これらは、何年間も生存できる女王アリが、暖かい地域でも寒冷な地域でも、環境に合わせてコロニーを発達させることを可能にするための適応だと考えられる。

謝辞

本研究において、実験に対する御助言、研究において適切で丁寧な指導を頂いた中村圭司先生、田川純先生、名取真人先生、高崎浩幸先生に深く感謝致します。

サンプル採集のお手伝いから実験に関する有益なご助言頂いた中村圭司研究室、名取真人研究室の各位に感謝の意を表します。

引用文献

- Abril, S., Oliveras, J., Gomez, 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., Gomez, C. (2010) Effect of temperature on the development and survival of the Argentine ant, *Linepithema humile*. *Journal of Insect Science*, **10**: 1–13.
- Ackonor, J. B. (1983) The nest and nesting habits of the ant *Cataulacus guineensis* F. Smith (Hymenoptera: Formicidae) in a Ghanaian cocoa farm. *International Journal of Tropical Insect Science*, **4**: 267–283.
- Berberich, G. M., Berberich, M. B., Ellison, A. M., Grumpe, A., Wöhler, C. (2019) First in situ identification of ultradian and infradian rhythms, and nocturnal locomotion activities of four colonies of red wood ants (*Formica rufa*-group). *Journal of Biological Rhythms*, doi: 10.1177/0748730418821446.
- Blake, G. M. (1958) Diapause and the regulation of development in *Anthrenus verbasci* (L.) (Col., Dermestidae). *Bulletin of Entomological Research*, **49**: 751–775.
- Brian, M. V. (1951) Summer population changes in colonies of the ant *Myrmica*. *Physiologia*

- Comparata et Oecologia, **2**: 248–268.
- Brian, M. V. (1953) Brood-rearing in relation to worker number in the ant *Myrmica*.
Physiological Zoology, **26**: 355–366.
- Brian, M. V. (1955) Studies of caste differentiation in *Myrmica rubra* L. 3. Larval dormancy,
winter size and vernalisation. Insectes Sociaux, **2**: 85–114.
- Burrows, W. (1945) Periodic Spawning of ‘Palolo’ Worms in Pacific Waters. Nature, **155**: 47–48.
- Carton, Y. Claret, J. (1982) Adaptive significance of a temperature induced diapause in a
cosmopolitan parasitoid of *Drosophila*. Ecological Entomology, **7**: 239–247.
- Chiba, Y. (1971) Species specificity in the circadian pattern of mosquitoes. Japanese Journal of
Ecology, **20**: 237–243.
- 千葉喜彦, 宇尾淳子, 大島長造, 正木進三 (1979) 行動からみた昆虫 3. 昆虫時計 (石井
象二郎・大島長造・立田栄光・日高敏隆 編). 培風館, 東京, 197pp.
- Clark F. N. (1925) The life history of *Leuresthes tenuis*, an atherine fish with tide controlled
spawning habits. California Fish and Game Commission Fish Bulletin, **10**: 1–58.
- Cloudsley-Thompson, J. L. (1980) Biological clocks. Their functions in nature. Weidenfeld and
Nicholson, London, 138pp.
- Danilevskii, A.S. (1965) Photoperiodism and seasonal development of insects. Oliver and Boyd,
London, 283pp.
- Danks, H. V. (1987) Insect dormancy: An ecological perspective. Ottawa, Biological Survey of
Canada Monograph series No. 1. 439pp.
- de Mairan, J. J. O. (1729) Observation botanique. In: Histoire de l'Académie Royale des
Sciences Paris. pp. 35–36.
- デンリンガー, D. L. (1993) ニクバエ類の季節適応. 竹田真木生・田中誠二 (編) 『昆虫の季
節適応と休眠』 文一総合出版, 東京, pp. 24–32.
- Denlinger, D. L. (1971) Embryonic determination of pupal diapause in the flesh fly *Sarcophaga*

- crassipalpis*. *Journal of Insect Physiology*, **17**: 1815–1822.
- Denlinger, D. L. (1979) Pupal diapause in tropical flesh flies: environmental and endocrine regulation, metabolic rate and genetic selection. *The Biological Bulletin*, **156**: 31–46.
- Denlinger, D. L. (2009) Diapause. In: Vincent HR and Ring TC (ed.) *Encyclopedia of Insects* (Second Edition). Academic Press, Sandiego, pp. 267–271.
- Flint, M. L. (1980) Climatic ecotypes in *Trioxys complanatus*, a parasite of the spotted alfalfa aphid. *Environmental Entomology*, **9**: 501–507.
- Franke, H. D. (1985) On a clocklike mechanism timing lunar-rhythmic reproduction in *Typosyllis prolifera* (Polychaeta). *Journal of Comparative Physiology A*, **156**: 553–561.
- Frisch, B., Aschoff, J. (1987) Circadian rhythms in honeybees: entrainment by feeding cycles. *Physiological Entomology*, **12**: 41–49.
- Glancey, B. M., Stringer C. E., Bishop, P. M. (1973) Trophic egg production in the imported fire ant, *Solenopsis invicta*. *Journal of Georgia Entomological Society*, **8**: 217–220.
- Gotoh, T., Kameyama, Y. (2014) Low temperature induces embryonic diapause in the spider mite, *Eotetranychus smithi*. *Journal of Insect Science*, **14**: 1–8.
- Gwinner, E. G. (1972) Endogenous timing factors in bird migration. *NASA, Washington Animal Orientation and Navigation*, pp. 321–338.
- Gwinner, E. G. (1975) Circadian and circannual rhythms in birds. *Avian Biology*, **5**: 221–285.
- Gwinner, E. G. (1996) Circannual clocks in avian reproduction and migration. *Ibis*, **138**: 47–63.
- Harker, J. E. (1956) Factors controlling the diurnal rhythm of activity of *Periplaneta americana* L. *Journal of Experimental Biology*, **33**: 224–234.
- Hervant, F., Mathieu, J., Durand, J. P. (2001) Circadian rhythmicity, respiration and behavior in hypogean and epigeal salamanders. *Natura Croatica: Periodicum Musei Historiae Naturalis Croatici*, **10**: 141–152.
- Hölldobler, B., Wilson, E. O. (1990) *The Ants*. Harvard University Press, Harvard, 732pp.

- Hurd, M. W., Debruyne, J., Straume, M., Cahill, G. M. (1998) Circadian rhythms of locomotor activity in zebrafish. *Physiology & Behavior*, **65**: 465–472.
- Ichijo, N. (1986) Disjunctive cline of critical photoperiod in the reproductive diapause of *Drosophila lacertosa*. *Evolution*, **40**: 418–421.
- Ito, K., Nakata, T. (2000) Geographical variation of photoperiodic response in the females of a predatory bug, *Orius sauteri* (Poppius) (Heteroptera: Anthocoridae) from northern Japan. *Applied Entomology and Zoology*, **35**: 101–105.
- 伊藤千紘 (2014) 概日時計のメカニズム. 沼田英治 (編) 『昆虫の時計 分子から野外まで』北隆館, 東京, pp.32–79.
- 伊藤嘉昭 (1972) アメリカシロヒトリ: 種の歴史の断面. 中央公論社, 東京, 185pp.
- 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, 196pp.
- Kamitani, S., Asakura, K., Nakamura, K. (2015) Effects of environmental factors on life cycle regulation in *Lasius japonicus* Santschi (Formicidae). *Sociobiology*, **62**: 467–473.
- Kidokoro, T., Masaki, S. (1978) Photoperiodic response in relation to variable voltinism in the ground cricket, *Pteronemobius fascipes* Walker (Orthoptera: Gryllidae). *Japanese Journal of Ecology*, **28**: 291–298.
- Kipyatkov, V. E. (1988) *Myrmica* prepares for winter. *Science USSR*, **1**: 76–83.
- Kipyatkov, V. E. (1993) Annual cycle of development in ants: Diversity, evolution, regulation. In: Kipyatkov, V. E. (ed.). *Proceedings of the International Colloquia on Social Insects*, **2**: 25–48.
- Kipyatkov, V. E. (1995) Role of endogenous rhythms in the regulation of annual cycles of development in ants (Hymenoptera, Formicidae). *Entomological Review*, **74**: 1–15.
- Kipyatkov, V. E. (2001a) Seasonal life cycles and the forms of dormancy in ants (Hymenoptera: Formicoidea). *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*, **65**: 211–238.
- Kipyatkov, V. E. (2001b) A distantly perceived primer pheromone controls diapause termination

- in the ant *Myrmica rubra* L. (Hymenoptera, Formicidae). *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, **37**: 405–416.
- Kipyatkov, V. E. (2006) The evolution of seasonal cycles in cold-temperate and boreal ants: patterns and constraints. In: Kipyatkov, V. E. (ed.) *Life Cycles in Social Insects: Behaviour, Ecology and Evolution*, pp. 63–84.
- Kipyatkov, V. E., Lopatina, E. B. (1991) Seasonal development of *Aphaenogaster sinensis* in the South Primor'e: new type of seasonal cycle in ants. *Entomological Review*, **69**: 72–81.
- Kipyatkov, V. E., Lopatina, E. B. (1993) The regulation of annual cycle of development in the ants of the subgenus *Serviformica* (Hymenoptera, Formicidae). In: Kipyatkov, V. E. (ed.). *Proceedings of the International Colloquia on Social Insects*, **2**: 49–60.
- 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*, **3–4**: 277–286.
- Kipyatkov, V. E., Lopatina, E. B. (2002) Reaction norm in response to temperature may change to adapt rapid brood development to boreal and subarctic climates in *Myrmica* ants (Hymenoptera: Formicidae). *European Journal of Entomology*, **99**: 197–208.
- Kipyatkov, V. E., Lopatina, E. B. (2009) Temperature and photoperiodic control of diapause induction in the ant *Lepisiota semenovi* (Hymenoptera, Formicidae) from Turkmenistan. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, **45**: 238–245.
- Kipyatkov, V. E., Lopatina, E. B., Imamgaliev, A. A., Shirokova, L. A. (2004) Effect of temperature on rearing of the first brood by the founder females of the ant *Lasius niger* (Hymenoptera, Formicidae): latitude-dependent variability of the response norm. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, **40**: 165–175.
- Kipyatkov, V. E., Shenderova, S. S. (1990) Endogenous Rhythm in Reproductive of Red Wood Ant Queens (*Formica rufa* group). *Zoologicheskii Zhurnal*, **5**: 40–52.

- Kipyatkov, V. E., Shenderova, S. S. (1991) Effects of temperature and photoperiod on egg laying and productivity of queens of ants (Hymenoptera, Formicidae, *Formica rufa* L. group). *Entomological Review*, **70**: 13–24.
- 岸野賢一 (1970). ニカメイチュウにおける休眠と発育の地域性. 日本応用動物昆虫学会誌, **14**: 1–11.
- Kohno, K. (1997) Photoperiodic effect on incidence of reproductive diapause in *Orius sauteri* and *O. minutus* (Heteroptera: Anthocoridae). *Applied Entomology and Zoology*, **32**: 644–648.
- Lees, A. D. (1955) The physiology of diapause in arthropods. Cambridge University Press, Cambridge, 151pp.
- Lopatina, E. B., Kipyatkov, V. E. (1997) The influence of daily thermoperiods on the duration of seasonal cycle of development in the ants *Myrmica rubra* L. and *M. ruginodis* Nyl. In: Kipyatkov, V. E. (ed.). *Proceedings of the International Colloquia on Social Insects*, **3-4**: 207–216.
- Masaki, S. (1960) Thermal relations of diapause in the eggs of certain crickets (Orthoptera: Gryllidae). *Bulletin of the Faculty of Agriculture. Hirosaki University*, **6**: 5–20.
- Masaki, S. (1961) Geographic variation of diapause in insects. *Bulletin of the Faculty of Agriculture. Hirosaki University*, **7**: 66–98.
- 正木進三 (1974) 昆虫の生活史と進化. 中公新書, 東京, 208pp.
- Masaki, S. (1977) Life cycle programming. In: Hidaka, T (ed.) *Adaptation and speciation in the fall webworm*. Kodansha, Tokyo, pp. 31–60.
- 宮崎洋佑 (2014) 一日とは異なる周期をもつリズム. 沼田英治 (編) 『昆虫の時計 分子から野外まで』 北隆館, 東京, pp.109–165.
- 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, **45**: 107–112.
- Neumann, D. (1967) Genetic adaptation in emergence time of *Clunio* populations to different tidal conditions. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, **15**: 163–175.
- Neumann, D. (1988) Temperature compensation of circasemilunar timing in the intertidal insect *Clunio*. *Journal of Comparative Physiology A*, **163**: 671–676.
- Nisimura, T., Numata, H. (2001) Endogenous timing mechanism controlling the circannual pupation rhythm of the varied carpet beetle *Anthrenus verbasci*. *Journal of Comparative Physiology A*, **187**: 433–440.
- Nisimura, T., Numata, H. (2003) Circannual control of the life cycle in the varied carpet beetle *Anthrenus verbasci*. *Functional Ecology*, **17**: 489–495.
- 沼田英治 (2008) 気の長い概年リズムとその生態機能. 清水勇・大石正 (編) 『リズム生態学: 体内時計の多様性とその生態機能』東海大学出版部, 神奈川, pp.139–158
- 沼田英治 (2014) 「昆虫の時計」研究の歴史と現状. 沼田英治 (編) 『昆虫の時計 分子から野外まで』北隆館, 東京, pp.6–29.
- Numata, H. and Helm, B. (2014) Annual, Lunar, and Tidal Clocks: Patterns and Mechanisms of Nature's Enigmatic Rhythms. Springer, Berlin, 361pp.
- Numata, H., Miyazaki, Y., Ikeno, T. (2015) Common features in diverse insect clocks. *Zoological Letters*, **1**: 10. doi: 10.1186/s40851-014-0003-y
- Ohta, K., Yuge, C., Nakamura, K. (2017) Effects of photoperiod and light intensity on queen oviposition and colony development in *Lasius japonicus* Santschi (Hymenoptera: Formicidae). *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology*, **61**: 17–23.
- Pengelley, E. T., Fisher, K. C. (1957) Onset and cessation of hibernation under constant temperature and light in the golden-mantled ground squirrel (*Citellus lateralis*). *Nature*, **180**: 1371–1372.
- Pittendrigh, C. S. (1954) On temperature-independence in the clock-system controlling

- emergence time in *Drosophila*. Proceedings of the National Academy of Sciences USA, **40**: 1018–1029.
- Refinetti, R., Cornélissen, G., Halberg, F. (2007) Procedures for numerical analysis of circadian rhythms. *Biological Rhythm Research*, **38**: 275–325.
- Roberts, R. M., Northover, J. M., Lewis, R. D. (1983) Circadian clock control of the eclosion rhythm of the brown blowfly, *Calliphora stygia* (Diptera: Calliphoridae). *New Zealand Entomologist*, **4**: 424–431.
- Satoh, A., Yoshioka, E., Numata, H. (2008) Circatidal activity rhythm in the mangrove cricket *Apteronomobius asahinai*. *Biology Letters*, **4**: 233–236.
- Saunders, D. S. (1976) The biological clock of insects. *Scientific American*, **234**: 114–121.
- Saunders, D. S. (2002) *Insect Clocks* (third ed). Pergamon Press, New York, 409pp.
- Schmidt-Nielsen, K. (1997) *Animal physiology: adaptation and environment*. Cambridge University Press, Cambridge, 617pp.
- 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.
- 清水勇, 大石正 (2008) *リズム生態学: 体内時計の多様性とその生態機能*. 東海大学出版会, 神奈川, 238pp.
- Tanaka, K., Watari, Y. (2003) Adult eclosion timing of the onion fly, *Delia antiqua*, in response to daily cycles of temperature at different soil depths. *Naturwissenschaften*, **90**: 76–79.
- Tauber, M. J., Tauber, C. A., Masaki, S. (1986) *Seasonal Adaptations of Insects*. Oxford University Press, New York, 409pp.
- Truman, J. W. (1971) Circadian rhythms and physiology with special reference to neuroendocrine processes in insects. In *Proceedings of the International Symposium on Circadian Rhythmicity*, Pudoc Press, Wageningen, pp. 111–135.

- Tschinkel, W. R. (1988) Social control of egg-laying rate in queens of the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Physiological Entomology*, **13**: 327–334.
- Watari, Y. (2002a) Comparison of the circadian eclosion rhythm between non-diapause and diapause pupae in the onion fly, *Delia antiqua*. *Journal of Insect Physiology*, **48**: 83–89.
- Watari, Y. (2002b) Comparison of the circadian eclosion rhythm between non-diapause and diapause pupae in the onion fly, *Delia antiqua*: the effect of thermoperiod. *Journal of Insect Physiology*, **48**: 881–886.
- Watari, Y., and Tanaka, K. (2014) Effects of background light conditions on thermoperiodic eclosion rhythm of onion fly *Delia antiqua*. *Entomological Science*, **17**: 191–197.
- Weir, J. S. (1958) The effect of temperature variation on queen oviposition and colony foundation in *Myrmica*. *Journal of Insect Physiology*, **1**: 352–360.
- Wever, R. A. (1979) Influence of physical workload on freerunning circadian rhythms of man. *Pflügers Archiv*, **381**: 119–126.
- Wilson, E. O. (1971) *The Insect Societies*. Harvard University Press, Cambridge, 603pp.
- Zar, J. H. (2010) *Biostatistical analysis*. Fifth ed. Prentice Hall, New Jersey, 960pp.
- Zhang, J. J., Desneux, N., Benelli, G., Zang, L. S., Du, W. M., Ruan, C. C. (2017) Geographic variation of diapause induction rates in *Trichogramma dendrolimi* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) in China. *Journal of Economic Entomology*, **110**: 386–391.

图表

表 1-1. 生物時計が関与する周期反応と代表例

	綱	種名	リズムの種類	文献
概日時計	哺乳	<i>Homo sapiens</i>	体温変化	Wever, 1979
	両棲	<i>Euproctus asper</i>	呼吸, 日活動	Hervant, 2001
	条鰭	<i>Danio rerio</i>	日活動	Debruyne et al., 1998
	昆虫	<i>Drosophila pseudoobscura</i>	羽化	Pittendrigh, 1954
<i>Periplaneta americana</i>		歩行	Harker, 1956	
概月時計	条鰭	<i>Leuresthes tenuis</i>	産卵	Clark, 1925
	昆虫	<i>Clunio tsushimensis</i>	羽化	Neumann, 1988
概年時計	哺乳	<i>Callospermophilus lateralis</i>	摂食量の変動周期, 冬眠, 繁殖	Pengelley and Fisher, 1957
	鳥	<i>Saxicola torquata</i>	生殖腺の発達	Gwinner, 1996
		<i>Sylvia borin</i>	生殖腺の発達	Gwinner, 1996
		<i>Phylloscopus trochilus</i>	渡りのいらだち行動	Gwinner, 1975
	昆虫	<i>Anthrenus verbasci</i>	蛹化	Blake, 1958; Nisimura and Numata, 2001

表 2-1. 異なる温度・光周期条件下での、数ヶ月ごとのトビイロケアリ女王の死亡率

実験条件		<i>n</i>	女王死亡コロニー数(%)		
			120 日 ¹	240 日	380 日
25 °C	12L-12D	21	3 (14%)	17 ^b (81%)	19 ^b (90%)
20 °C	12L-12D	21	1 (5%)	2 ^a (10%)	17 ^b (81%)
17.5 °C	12L-12D	21	2 (10%)	3 ^a (14%)	9 ^a (43%)
17.5 °C	24L	21	0 (0%)	1 ^a (5%)	9 ^a (43%)

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($P > 0.05$, Ryan の検定)

¹ 120 日目の女王の死亡数は少ないため、検定から除外した

表 2-2. 異なる温度・光周期条件下での、数ヶ月ごとのトビイロケアリ幼虫出現コロニーの割合とそのコロニーの幼虫数

実験条件	<i>n</i>	累積幼虫出現コロニー数(%)			幼虫数(平均±標準偏差)		
		120 日	240 日	380 日	120 日	240 日	380 日 ¹
25 °C 12L-12D	21	10 ^b (48%)	12 ^b (57%)	12 ^b (57%)	3.8 ± 3.5 ^a	5.0 ± 4.6 ^a	8.0 ± 4.2 ^a
20 °C 12L-12D	21	5 ^a (24%)	9 ^b (43%)	9 ^b (43%)	0.7 ± 1.0 ^b	2.0 ± 3.6 ^a	2
17.5 °C 12L-12D	21	4 ^a (19%)	4 ^a (19%)	4 ^a (19%)	2.0 ± 1.2 ^{ab}	1.3 ± 1.5 ^a	1.5 ± 2.4 ^a
17.5 °C 24L	21	0 ^a (0%)	0 ^a (0%)	0 ^a (0%)	-	-	-

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)

¹ サンプル数が少ないため、20°Cは検定から除外した

表 2-3. 異なる温度・光周期条件下での、数ヶ月ごとのトビイロケアリ蛹出現コロニーの割合とそのコロニーの蛹数

実験条件		n	累積蛹出現コロニー数 (%)			蛹数 (平均±標準偏差)		
			120 日	240 日	380 日	120 日	240 日	380 日
25 °C	12L-12D	21	2 (10%)	6 (29%)	6 (29%)	1.8 ± 3.6	4.0 ± 6.1	2.5 ± 3.5
20 °C	12L-12D	21	1 (5%)	1 (5%)	1 (5%)	2	4	2
17.5 °C	12L-12D	21	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	0	0	0
17.5 °C	24L	21	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	0	0	0

表 2-4. 異なる温度・光周期条件下での、トビイロケアリ女王の産卵周期

a) 幼虫の出現しなかったコロニー

実験条件		n^1	2度目の周期産卵 検出コロニー数(%)	Fourier 解析によって検出された産卵周期(日)	
				平均±標準偏差	中央値(最小値-最大値)
25 °C	12L:12D	0	-	-	-
20 °C	12L:12D	10	10 (100%)	145.2 ± 23.0	147 (100–181)
17.5 °C	12L:12D	14	14 (100%)	151.7 ± 19.7	156 (106–173)
17.5 °C	24L	20	16 (80%)	132.7 ± 26.3	147 (94–164)

b) 幼虫の出現したコロニー

実験条件		n^1	2度目の周期産卵 検出コロニー数(%)	Fourier 解析によって検出された産卵周期(日)	
				平均±標準偏差	中央値(最小値-最大値)
25 °C	12L:12D	4	3 (75%)	146.0 ± 46.6	160 (94–184)
20 °C	12L:12D	9	8 (89%)	141.3 ± 12.0	142 (118–157)
17.5 °C	12L:12D	4	4 (100%)	143.5 ± 27.8	138.5 (119–178)
17.5 °C	24L	0	-	-	-

¹ 飼育から 240 日目までに女王が死亡したコロニーは除外した

表 3-1. トビイロケアリ女王採集地の緯度, 経度と採集時期.

採集地	緯度	経度	採集年	採集時期
北海道北見市	北緯 44.1°	東経 144.0°	2010	8 月下旬
〃	北緯 43.9°	東経 143.3°	2011	8 月下旬
北海道函館市	北緯 41.8°	東経 140.9°	2011	8 月中旬～下旬
岩手県雫石町	北緯 39.7°	東経 140.9°	2009–2010	7 月初旬～中旬
岡山県岡山市	北緯 34.7°	東経 133.9°	2007–2008	6 月初旬～中旬

表 3-2. 異なる温度条件下で発達したトビイロケアリのコロニーの卵数, 幼虫数, 蛹数の最初のピーク日近傍での値

a) 25°C

採集地	n	平均値と標準偏差		
		卵(15日目)	幼虫(20日目)	蛹(30日目)
北見	30	40.1 ± 19.5 ^a	6.2 ± 8.1 ^a	2.0 ± 4.3 ^a
函館	16	68.6 ± 14.8 ^{bc}	17.0 ± 10.7 ^{bc}	13.6 ± 8.6 ^b
雫石	40	79.1 ± 17.0 ^c	21.2 ± 5.4 ^c	9.9 ± 11.5 ^b
岡山	54	65.7 ± 15.7 ^b	13.9 ± 9.8 ^b	11.8 ± 9.2 ^b

b) 20°C

採集地	n	平均値と標準偏差		
		卵(20日目)	幼虫数 (40日目)	蛹数 (60日目)
北見	36	17.4 ± 6.4 ^a	3.2 ± 6.9 ^a	0
函館	10	33.4 ± 6.3 ^b	18.5 ± 12.3 ^c	0.1 ± 0.3 ^a
雫石	39	45.2 ± 13.3 ^c	18.4 ± 8.9 ^c	2.7 ± 2.9 ^{ab}
岡山	38	32.6 ± 14.7 ^b	9.2 ± 7.0 ^b	3.4 ± 3.8 ^b

c) 17.5°C

採集地	n	平均値と標準偏差		
		卵(20日目)	幼虫(60日目)	蛹(60日目)
北見	15	14.6 ± 5.7 ^a	0.3 ± 1.0 ^a	0
函館	12	27.9 ± 11.1 ^b	12.4 ± 9.9 ^b	0
雫石	20	27.0 ± 10.5 ^b	15.1 ± 9.2 ^b	0
岡山	18	21.0 ± 8.4 ^b	9.6 ± 6.7 ^b	0

d) 15°C

採集地	n	平均値と標準偏差		
		卵(20日目)	幼虫 (60日目)	蛹 (60日目)
北見	16	13.5 ± 5.2 ^a	0	0
雫石	21	25.6 ± 7.0 ^b	0.0 ± 0.2	0
岡山	13	16.7 ± 7.4 ^a	0	0

¹ 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).

表 3-3. 異なる温度条件下で発達したトビイロケアリのコロニーのうち、蛹の出現したコロニーの割合

採集地	温度条件			
	25°C	20°C	17.5°C	15°C
北見	40.0 ^a	0	0	0
函館	87.5 ^{bc}	10.0 ^a	0	-
雫石	100.0 ^c	79.5 ^b	5.0	0
岡山	77.8 ^b	65.8 ^b	5.6	0

¹ 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).



左上: 結婚飛行直後のトビイロケアリ女王

右上: 脱翅後のトビイロケアリ女王と
コロニーの様子

左下: 左から蛹, 幼虫, 卵

図 1-1. トビイロケアリ (*Lasius japonicus*) 女王とコロニー構成員

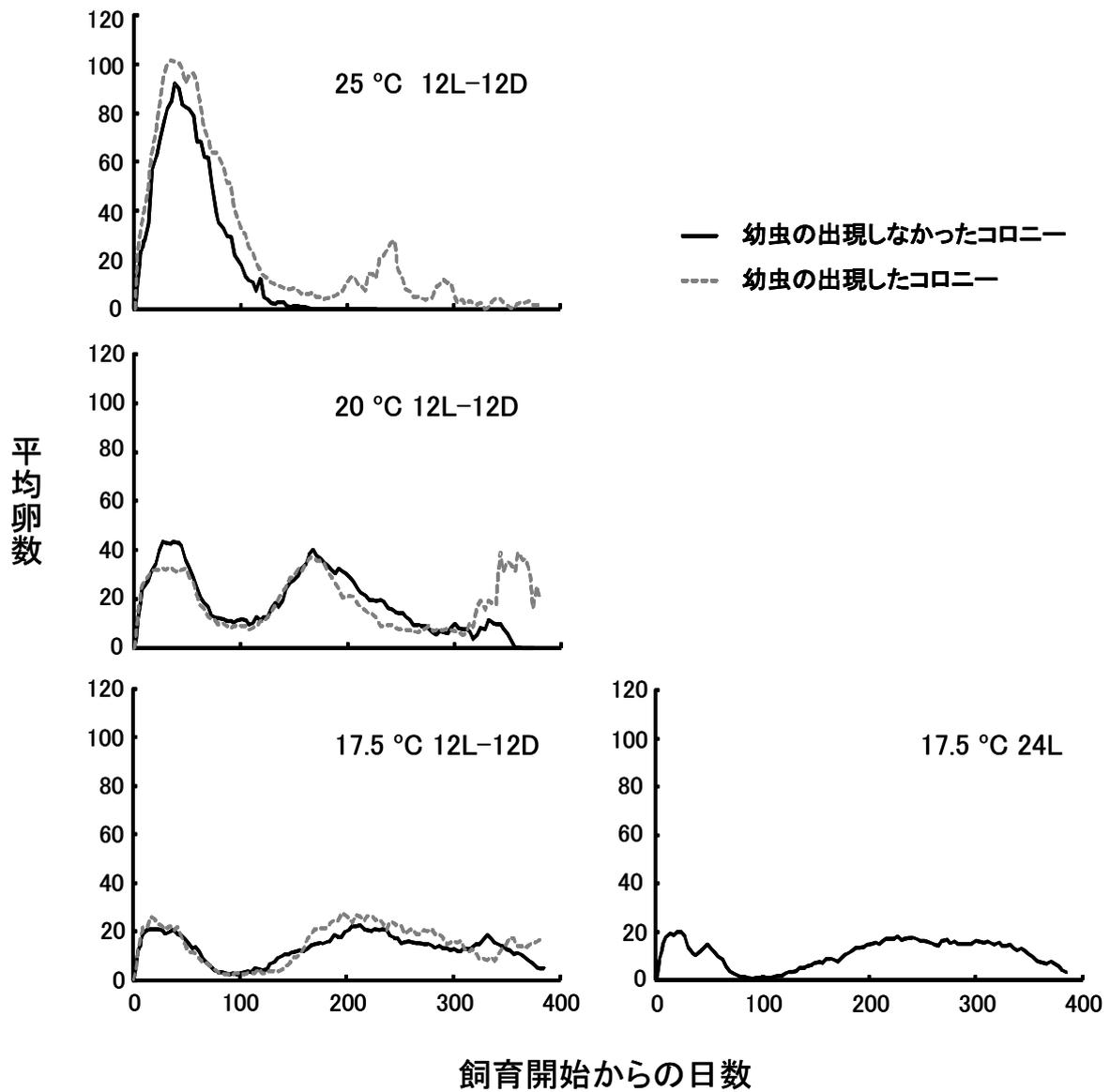


図 2-1. 4 つの異なる温度・光周期条件下におけるトビイロケアリのコロニー平均卵数の推移

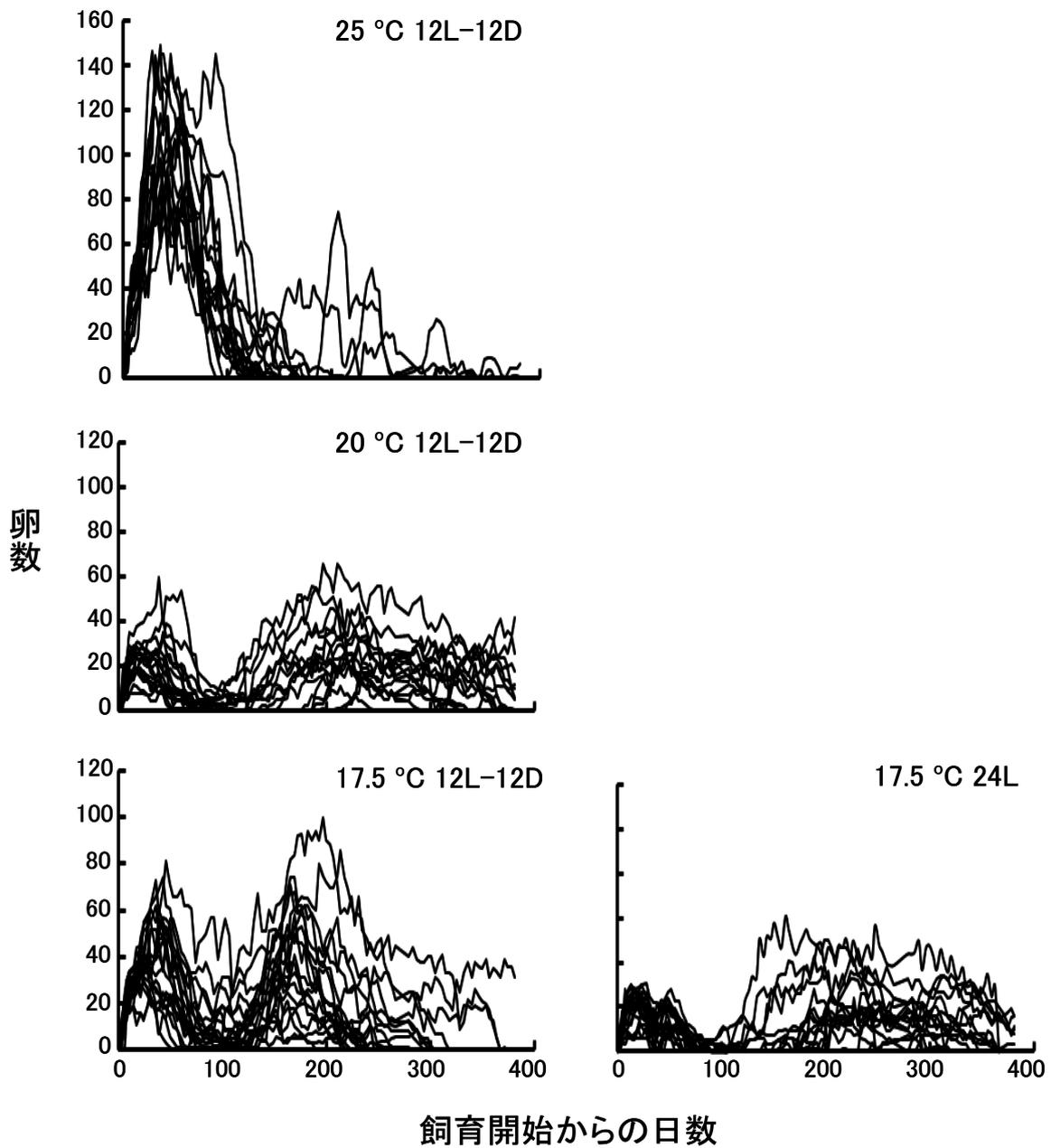


図 2-2. 4つの異なる温度・光周期条件下におけるトビロケアリのコロニー毎の卵数の推移

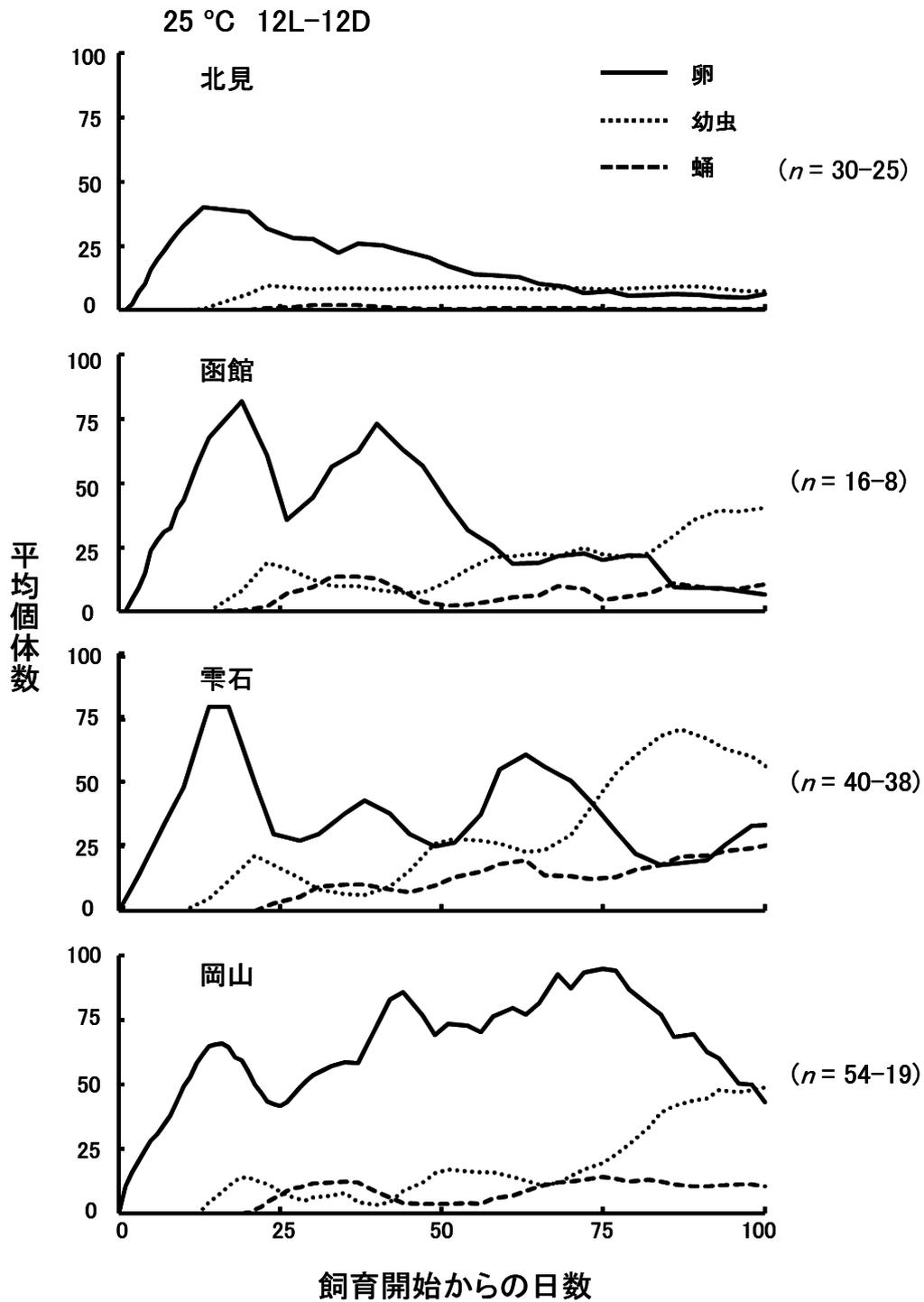


図 3-1. 異なる 4 地域のトビイロケアリの 25°C12L-12D 条件下でのコロニー卵数, 幼虫数, 蛹数の平均推移

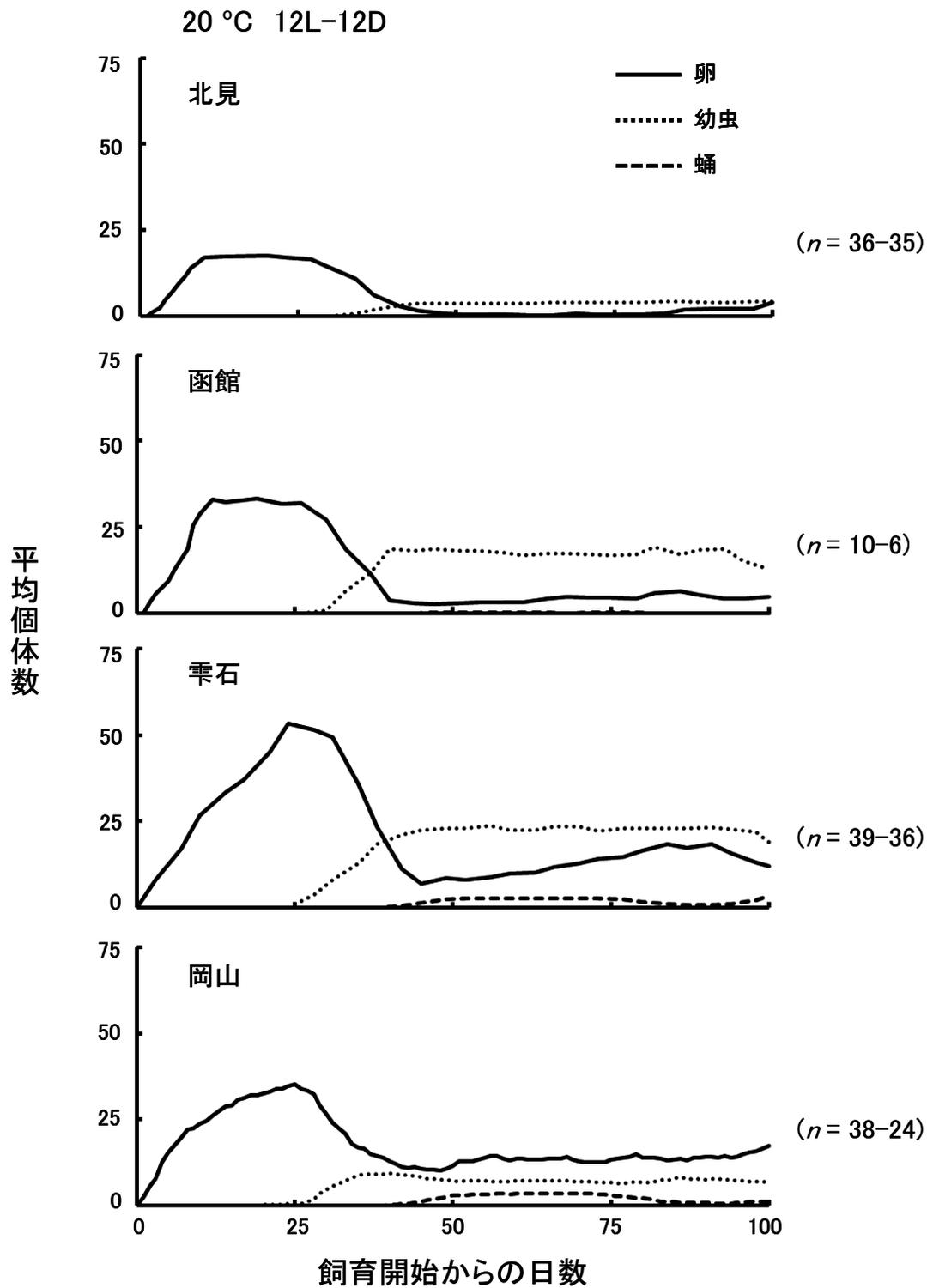


図 3-2. 異なる 4 地域のトビイロケアリの 20°C12L-12D 条件下でのコロニー卵数, 幼虫数, 蛹数の平均推移

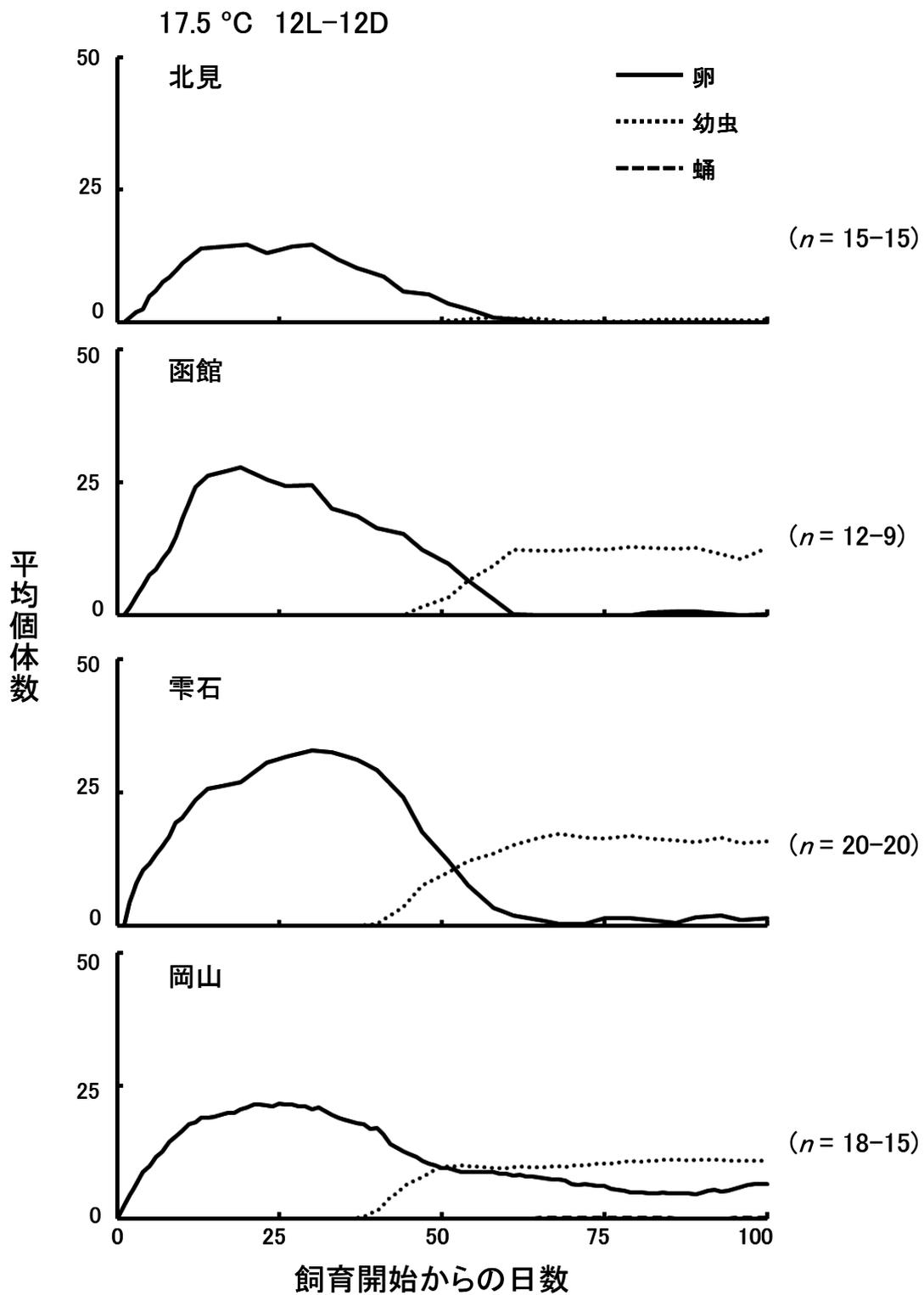


図 3-3. 異なる 4 地域のトビイロケアリの 17.5°C12L-12D 条件下でのコロニー卵数, 幼虫数, 蛹数の平均推移

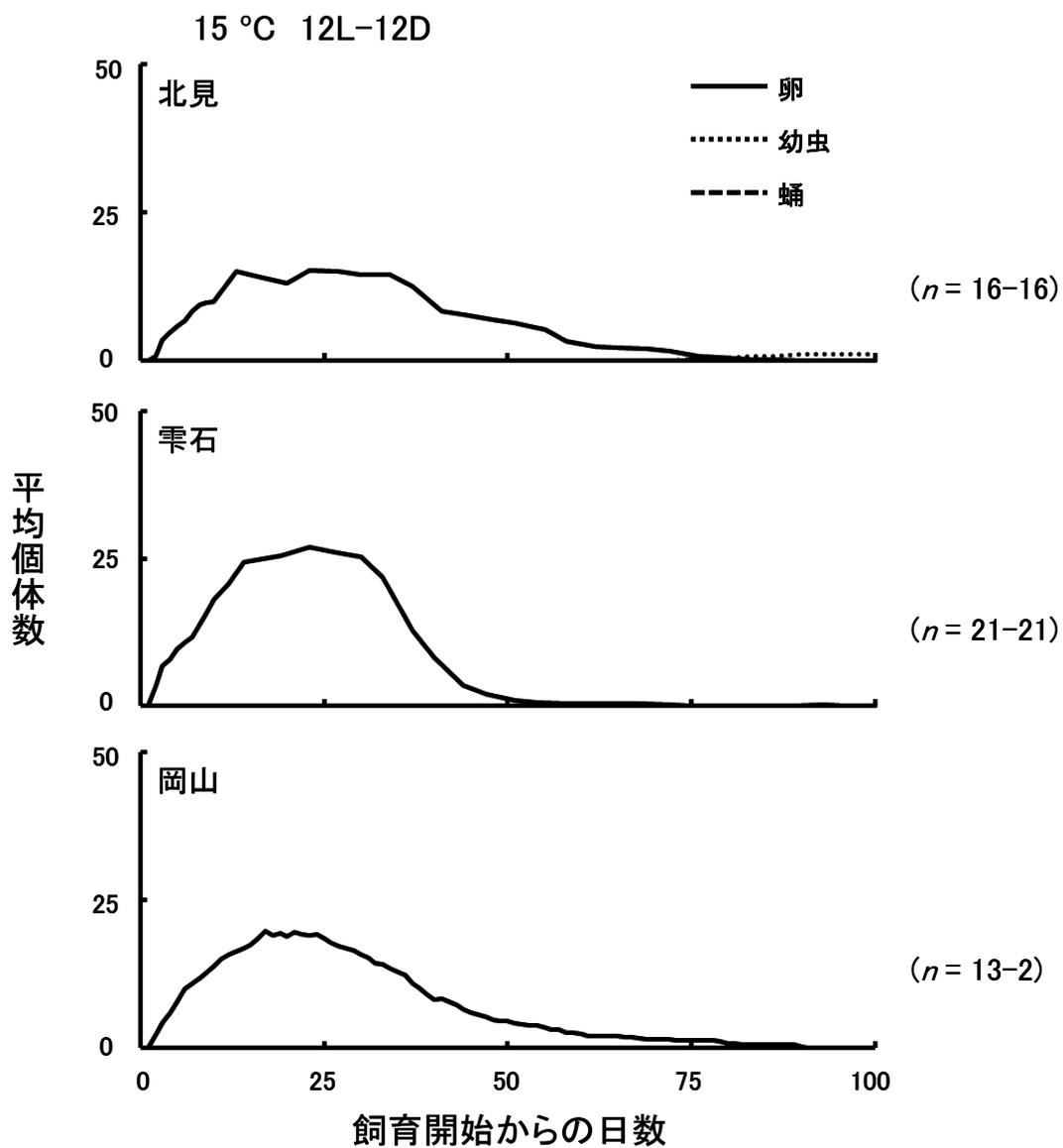


図 3-4. 異なる 3 地域のトビイロケアリの 15°C12L-12D 条件下でのコロニー卵数, 幼虫数, 蛹数の平均推移

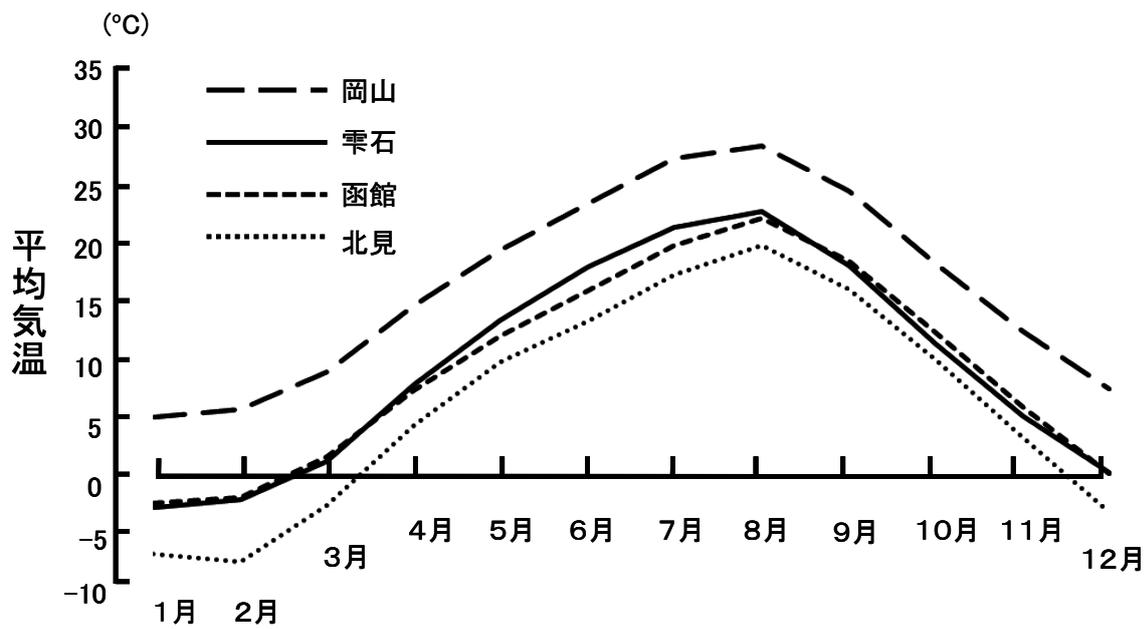
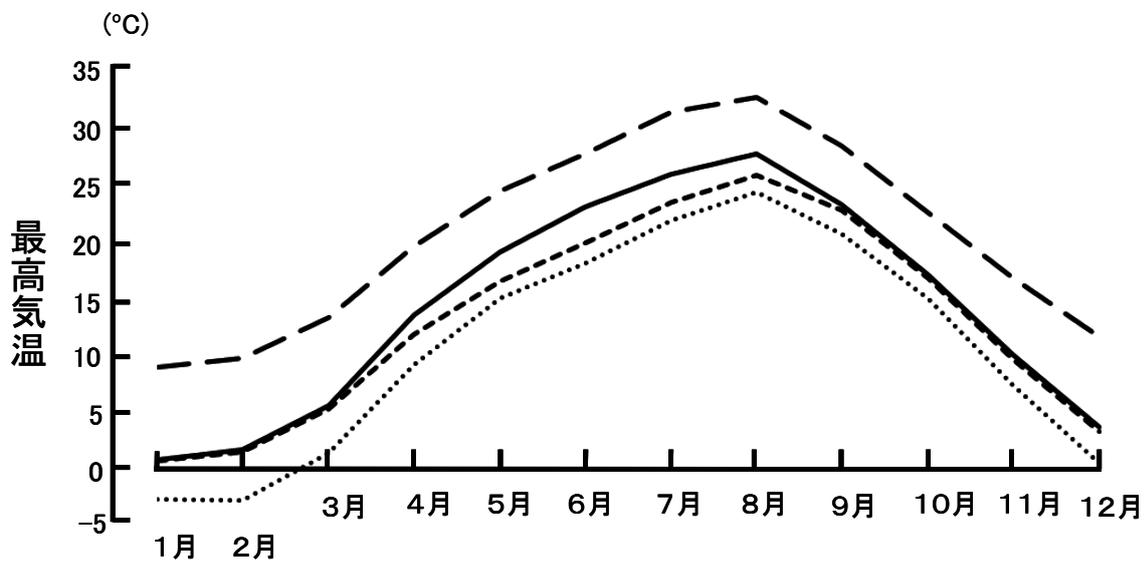


図 3-5. トビイロケアリ採集 4 地点の 30 年間(1981-2010 年)の平均月別最高気温と月別平均気温 (気象庁のウェブサイト http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/index.php?prec_no=&block_no=&year=&month=&day=&view= から作図)