

アミメアリの例外的カースト

Exceptional castes in the queenless ant, *Pristomyrmex pungens*

伊藤 富夫

Tomio ITOW

（平成5年10月12日受理）

Abstract

The ant *Pristomyrmex pungens* is thought to be quite unique species, because it has no queen as well as no male individuals in their colony. Their colonies are composed of a single type (caste) of workers which reproduce the same type of individuals by diploid parthenogenesis. The present author, however, chancely formed ergatoid queens in some colonies, and, moreover, in some colonies, male individuals and smaller workers which are possibly identified into an independent caste. The males are usually but very rarely found in June and July. The morphological differences among these four types of individuals are discussed in this paper. The author also considers the evolutionary meanings of these phenomena in this paper.

序

アミメアリ *Pristomyrmex pungens* は節足動物門、昆虫綱、膜翅目、アリ科、フタフシアリ亜科のアリである。夏に日向の道を行列して歩いている、日本ではよく見かけるアリである。通常、均一な形の働きアリのみで生活し、子孫を残している（Mizutani, 1980; Itow et al., 1984）。女王は見られない。しかし、ごくまれに疑似女王（働きあり型女王、職形雌）を有するコロニーが見つかっている（寺西, 1925; Itow et al., 1984）。また、大きいコロニーを丹念に調べたり、実験室で飼育したものを調べたところ、小型の働きアリが見つかった。さらに、6～7月にかけて、雄アリが出現することもある。

本論文は、上記の例外的な疑似女王、小型の働きアリ、そして雄アリを、通常の働きアリと比較し、その違いを記載したものである。また、アミメアリの社会構造の発達についても考察した。

材料と方法

働きアリおよび雄アリは主に静岡大学構内で採集したものをを用いた。また、実験室で育てたものも使用した。疑似女王は白梅短期大学教授近藤正樹博士によって、紀伊長島海野小裏で採集されたものをいただいた。外部形態はアルコール標本のまま、あるいは10% KOHによる透明処理の後、永久プレパラートにし、顕微鏡観察をして調べた。内部形態は実体顕微鏡下で

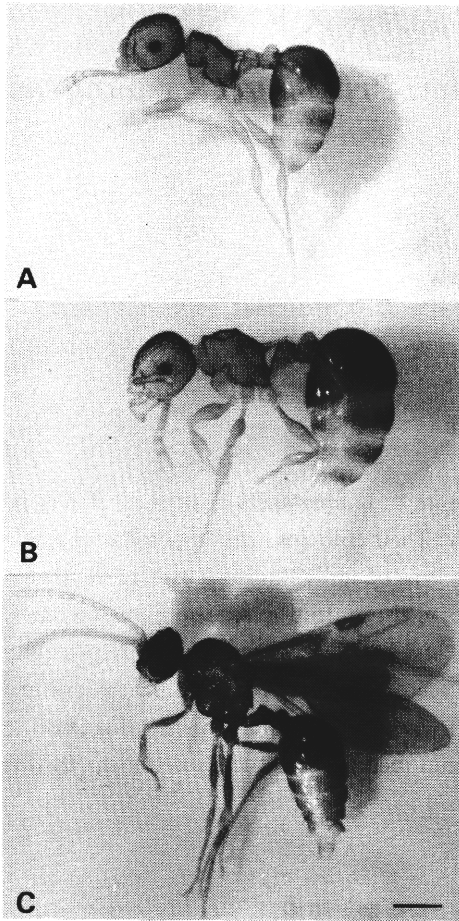


図1. 横から見た体全体の姿.

A ; 通常の働きアリ, B ; 疑似女王,
C ; オスアリ. スケールは0.5mm.

Fig.1. The whole body features (side view).
A; an usual worker, B; an ergatoid queen, C;
a male. The bar shows 0.5mm.

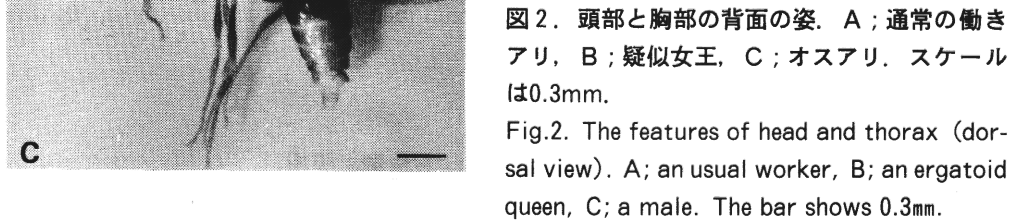
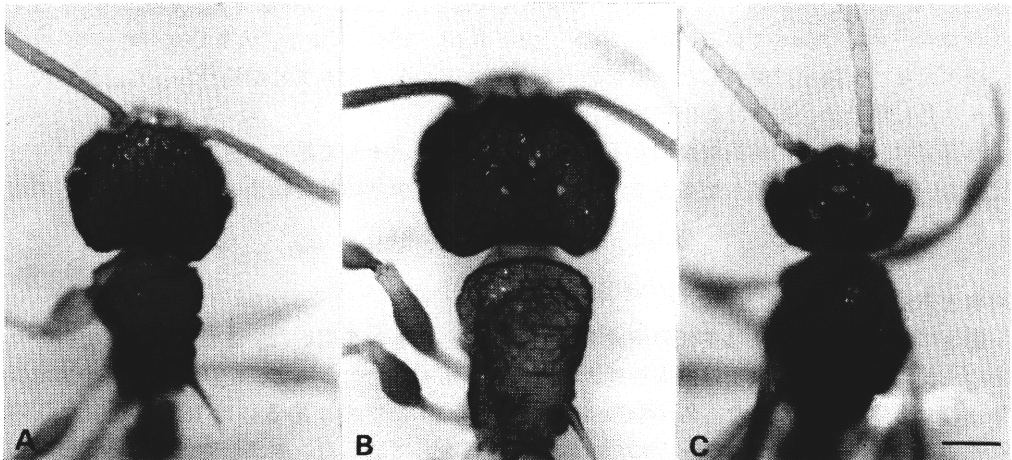


図2. 頭部と胸部の背面の姿. A ; 通常の働きアリ, B ; 疑似女王, C ; オスアリ. スケールは0.3mm.

Fig.2. The features of head and thorax (dorsal view). A; an usual worker, B; an ergatoid queen, C; a male. The bar shows 0.3mm.



の解剖によって調べ、また、組織切片標本を作って調べた。組織切片作成の為、ブアン液、カルノワ液、あるいはF A A液で固定したアリを、アンチホルミン（次亜塩素酸ナトリウム）に30分から1時間浸し、外骨格を溶かし、パラフィンのみ、あるいはパラフィンとセロイジンに二重に包埋し、5~15 μ mの切片にした。染色はヘマトキシリン・エオシン二重染色法を用いた。

結 果

1. 通常の働きアリ

アミメアリの大部分のコロニーは、通常の働きアリのみからできている。通常の働きアリは、産卵可能である。産卵可能なので、定義によっては疑似女王（働きアリ型女王）とみなすこともできるかもしれないが、アミメアリの働きアリには交尾器もなく、その生態も、産卵活動を除けば一般のアリの働きアリと同様であった。

体長約3mmで、赤かっ色、腹部は丸く暗かっ色。頭部や胸部の背面に網目模様があり、各網目には1本ずつ毛が生えている（図1, 図2）。触角の節の数は11で、12節よりなる他の多くのアリより1つ少ない。他のフタフシアリ亜科のアリの触角に比べ、付け根近くにならぶ小さい節の1つがぬけた形をしている（伊藤, 1971）。

卵巢小管は通常1対であるが（Iwata, 1955）、まれに2対のものも見られる。今回の調査では、170個体中2個体、すなわち1.2%のものが2対の卵巢小管をもっていた。ただし、1対の卵巢小管をもつものと、2対の卵巢小管をもつものとの間に、体の他の部分の大きさや構造に関して、差はなかった。

巣にいたアリの方が、巣の外で行列をしていたアリより、卵巢小管中の卵は発達していた。すなわち、巣にいたアリでは、45個体のうち22個体（49%）に1つか2つの発達した卵があったが、行列中のアリでは、23個体中4個体（17%）しか発達した卵をもっていない。しかも、発達した卵の数は4個体とも1つであった。しかしながら、行列中のものも、巣にとどまっていたもの同様、実験室で飼育したところ、卵も発達し、産卵した。そして、数世代にわたって、通常の働きアリの生み続けた（Itow et al., 1984）。ただ、飼育開始から産卵までの日数は、行列中のアリの方が巣にいたアリよりも長かった。

働きアリ、すなわちメスの体細胞の染色体数は $2N=24$ だった。オスを入れずに、働きアリだけを数世代にわたって飼育して産卵させた場合、卵からは働きアリのみが育ったが、生まれた働きアリの染色体数も $2N=24$ であった。すなわち、働きアリは倍数性の雌性単為生殖（テリトキー）を行なう。

一般のアリの卵では、減数分裂は第一次分裂の中期まで進行し、その段階で受精するのであるが、アミメアリの卵も第一次減数分裂の中期まで進行し、染色体数は $N=12$ になっていた。その後、極体の核と卵核が合体することで、 $2N=24$ になるものと思われる（図3）。

アミメアリのコロニーは通常、同じ形をし、同じ大きさの働きアリのみで構成されているのだが、ごくまれに、疑似女王がみられるときがある。そうした、疑似女王がいるコロニーは、疑似女王と通常型の働きアリで構成されているのであるが、両者は明確に区別でき、中間型は見られなかった（Itow et al., 1984）。

疑似女王のいるコロニー内の通常型の働きアリの、疑似女王のいないコロニーの働きアリと比較したところ、まったく差がなかった。例えば、疑似女王のいるコロニーの働きアリの頭部

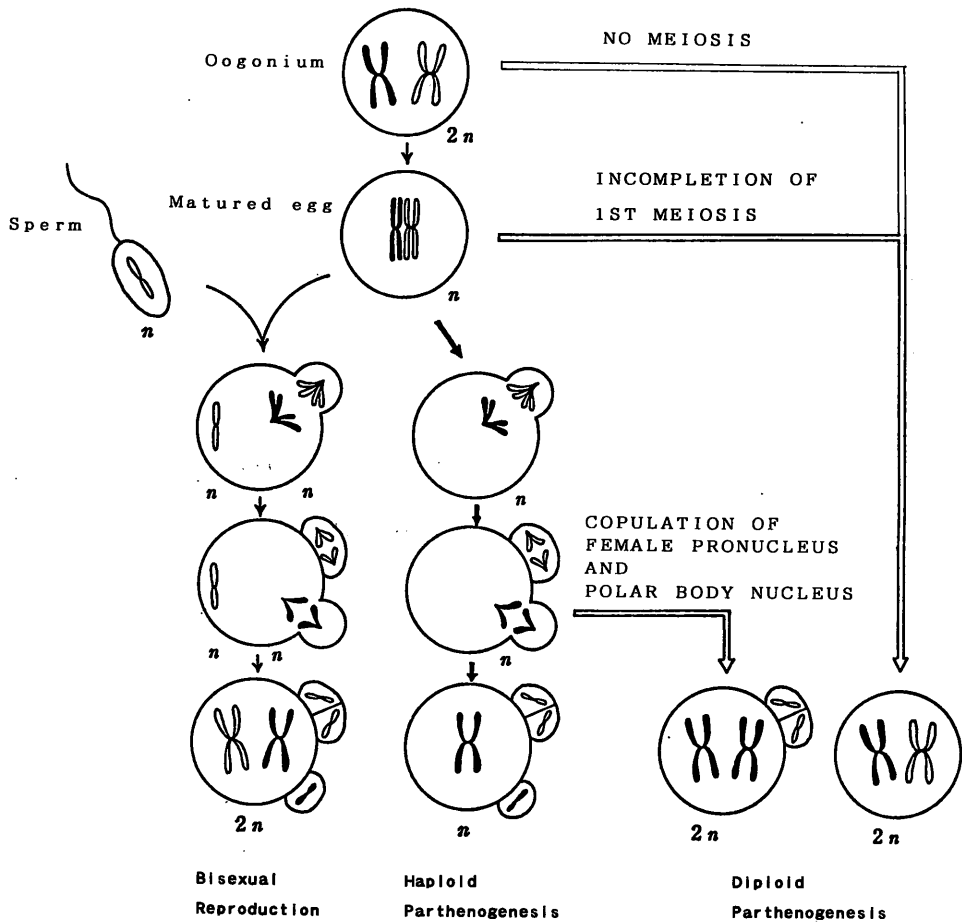


図3. 両性生殖と単為生殖の模式図。

Fig.3. Diagrammatic presentation of bisexual reproduction and parthenogenesis.

の長さは $756.9 \pm 23.0 \mu\text{m}$ (平均値 \pm 標準偏差; $n=120$) であるのに対し、疑似女王のいない普通のコロニーのものは、 $758.3 \pm 16.9 \mu\text{m}$ ($n=137$) であった。頭部の幅は、疑似女王のいるコロニーの働きアリが、 $748.2 \pm 24.0 \mu\text{m}$ (平均値 \pm 標準偏差; $n=120$) であるのに対し、疑似女王のいない普通のコロニーのものは、 $747.0 \pm 19.7 \mu\text{m}$ ($n=137$) であった。また、疑似女王のいるコロニーの通常型の働きアリも、その卵巣は発達しており、産卵可能で、その面でも、疑似女王のいないコロニーの働きアリと差がなかった。

2. 疑似女王 (働きあり型女王、職形雌)

疑似女王は、元からはねを持たず、働きアリ型の姿をし、産卵をする女王アリを指す。しかし、アミメアリでは、通常の働きアリが産卵するのであるから、これから述べる疑似女王も定義によっては大型の働きアリ、または兵アリと呼んでもよいものである。

Table1. The comparison among three caste of females in *Pristomyrmex pungens*. () means the percent against workers.

	Workers	Ergatoid queens	Small workers
Body length	3.0mm	3.5~4.0mm	2.5~3.0 mm
Head length	758±17 μm (100%)	869±19 μm (115%)	661±33 μm (87 %)
width	747±20 μm (100%)	910±21 μm (122%)	653±29 μm (87%)
Number of ocellus	0	3 (partly 4)	0
Net-like sculpture			
Size	4.6x10 ⁻³ mm ²	5.4x10 ⁻³ mm ²
Number in dorsal side of head	about 95	about 110
Number of ovarioles	1 pairs (partly 2)	2 pairs	0
[Mean±S.D ;	n=137	n=128	n=13]

Table2. The length of each part of workers and ergatoid queens. Mean values ± standard deviation (μm). n=more than 10. () means the percent against each part of workers.

The part of measurement		Workers	Ergatoid queens
Thorax	length	652±17	778± 34 (119%)
	width	515± 4	633± 14 (123%)
	height	512±18	654± 20 (128%)
Abdomen	length	1,440±79	1,703±176 (118%)
	width	877±21	1,105± 38 (126%)
	height	791±32	1,006± 57 (127%)
Front leg		1,777±28	1,979± 52 (111%)
Middle leg		1,969±32	2,197± 67 (112%)
Hind leg		2,399±40	2,673± 74 (111%)
Antenna			
	length from 3rd to 10th segment	716±14	767± 28 (107%)
	biggest diameter (10th segment)	113± 2	120± 4 (106%)
	length of 10th segment	152± 2	162± 5 (107%)

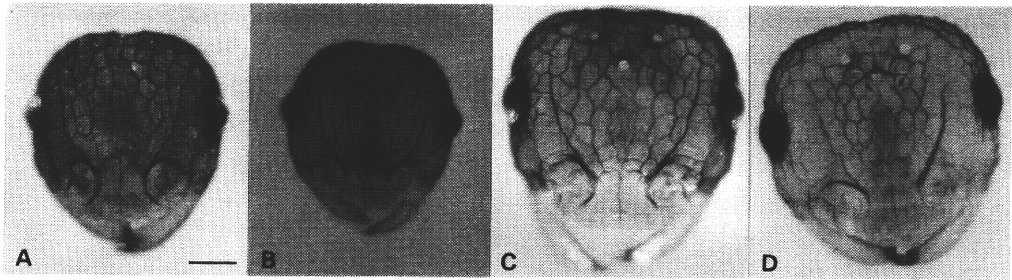


図4. 頭部の拡大図. A ; 通常の働きアリ, B ; 小型の働きアリ, C ; 疑似女王, D ; 4つの単眼を持つ疑似女王. スケールは0.2mm.

Fig.4. The features of head. A ; an usual worker, B ; a small worker, C ; an usual ergatoid queen, D ; an ergatoid queen with four ocelli. The bar shows 0.2mm.

疑似女王は、一般のコロニーにはいないが、まれに見つかる。今までに、神奈川、愛知、三重、山口などの各県で見つかった。疑似女王のいるコロニーでは、その割合が高い場合があり、三重県紀伊長島で採集したものは、767個体中376個体（49%）が疑似女王であった。

体長は約3.5から4.0mmで、通常の働きアリより明確に大きく、大ききの面では通常の働きアリとははっきりと区別ができる。ただ、下記に示すような様々な相違がある一方、全体的な形や色は通常の働きアリによく似ている（図1）。

疑似女王の頭部背面にみられる網目は、通常の働きアリのものに比べ、大きく、数も多い。しかし、網目の形は似ており、各網目には、通常の働きアリ同様、おのおの1本の毛が生えている（表1, 図2）。

疑似女王には、通常の働きアリにはない、円形の単眼が3個、頭部背面にみられる。なお、調べた376個体中2個体（0.53%）は、その中央の単眼が2つに分かれており、計4個の単眼を持っていた（図4）。

頭部の幅と長さを比べると、通常の働きアリより、幅広であった。さらに、胸部、腹部も、通常の働きアリに比べ、幅広であった。触角や歩脚の長さは、通常の働きアリとの差が少なかった。疑似女王の全体の姿は、通常の働きアリに比べ、太く丸いといえよう（表2）。

触角の節の数や構造、歩脚の各部分の構造は、通常の働きアリと同じであった。胸部には元からはねがなく、その構造は通常の働きアリと同じであった。はねの痕跡やはねを動かす筋肉の発達もなかった。

疑似女王は主に巣内におり、産卵可能で、通常の働きアリの生む卵と差のない卵を生む。卵巣小管は通常2対で、付け根に、通常の働きアリには見られない、発達した受精のうが見られた。

3. 小型の働きアリ

アミメアリを実験室で飼育していたところ、通常の働きアリより一回り小さい、小型の働きアリが得られた。

小型の働きアリは、体長2.5から3.0mmで、通常の働きアリに比べ、色がやや薄く、腹部があまり丸くふくらんでいないのが特徴的である。内部構造を調べてみると、他のアリの働き

Table 3. The comparison between females and males in *Pristomyrmex pungens*.

	Female	Male
Color	red brown	black brown
Net-like sculpture	existence	nothing
Number of chromosome	2 N=24	N=12
Ocellus	3, round (only ergatoid queen)	3, elliptical, project
Compound eye	small	large
Antenna	red brown, 11 segments, club-like	white, 12 segments, rod-like
Walking leg	thick	thin, poor at walking
Wing	nothing	4, can fly
Head	large, square	small, elliptical
Thorax	a pair of spines at posterior end	large, spherical, very small spines
Petiolus	2, large	2, small
Abdomen	large, few hairs	small, many hairs

アリ同様、切片にした組織標本で観察できないほど、卵巣小管は未発達であった。頭部の網目構造はくずれており、小型のものほど、そのくずれ方は激しく、網目にならず、しわ状になったものもあった(図4)。

触角の節の数は、通常の働きアリ同様、11節のものが多かったが、10節のものも13個体中1個体見られた。その場合、触角先端の大きな節でなく、付け根に並ぶ小さな節の1つがさらに抜けた形をしていた。

小型の働きアリが天然状態でも見られるのか調べたところ、冬に採集した120個体のうち、3個体(2.5%)が小型の働きアリであった。夏に採集した137個体を調べたところ、小型の働きアリは見られなかった。しかし、夏場でも、実験室で飼育、産卵させた卵から育てたものには、小型の働きアリが含まれていた。

4. オスアリ

以上述べてきた通常の働きアリ、疑似女王および小型の働きアリの性別はいずれもメスであ

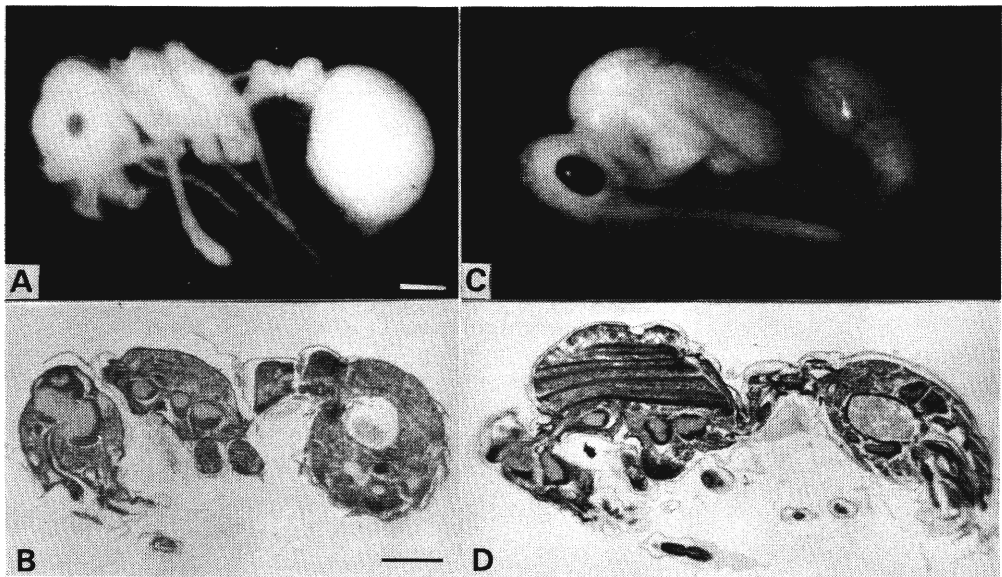


図5. 働きアリとオスアリのさなぎとその組織像. A ; 通常の働きアリのさなぎ, B ; その組織像, C ; オスアリのさなぎ, D ; その組織像. AとC、BとDはそれぞれ同倍率. スケールは0.25mm.

Fig. 5. The whole feature and histological one of pupae of a worker and a male. A; the pupa of usual worker, B; the histological feature of pupa of usual worker, C; the pupa of male, D; the histological feature of pupa of male. A and C are same magnification, B and D are same one. Bars show 0.25mm.

るが、アミメアリのコロニーにはオスアリが見られることもある。

通常のコロニーに、オスアリはいない。しかし、すべてのコロニーではないが、6月から7月にオスアリが見られる場合がある。出現率は2～3%で、他の季節には見られない。例えば、7月上旬にあるコロニーの1,59個体のサナギを調べたところ、オスは26個体(2.5%)であった。残りは通常の働きアリであった。8月から9月に採集したサナギ4,559個体はすべて通常の働きアリであった。

オスアリの体細胞の染色体数は $N=12$ であり、半数性の雄性単為生殖(アレノトキ)で生まれるものと思われる。

オスアリは体長3.5から4.0mmで、形や色はメスアリと著しく異なっていた。色は黒褐色でメスアリより濃く、腹部のふくらみもなかった(図1)。胸部背面にはメスアリにないY字型の模様があった。頭部、腹部に毛のはえているのは、メスアリと同じであった(図2, 表3)。

単眼は疑似女王同様、3個みられたが、その形は楕円形で、疑似女王の単眼より大きく、かつ突出していた。また、複眼も、疑似女王のものより大きかった。

メスアリの触角は体色より少し明るい赤褐色だが、オスアリの触角は白かった。また、メスアリの触角はこんぼう状で、11ある節の各節の大きさの差が著しいのに対し、オスアリの触角は12節で、むち状をなし、各節の間に差が少なく、ハチの触角に似ていた。

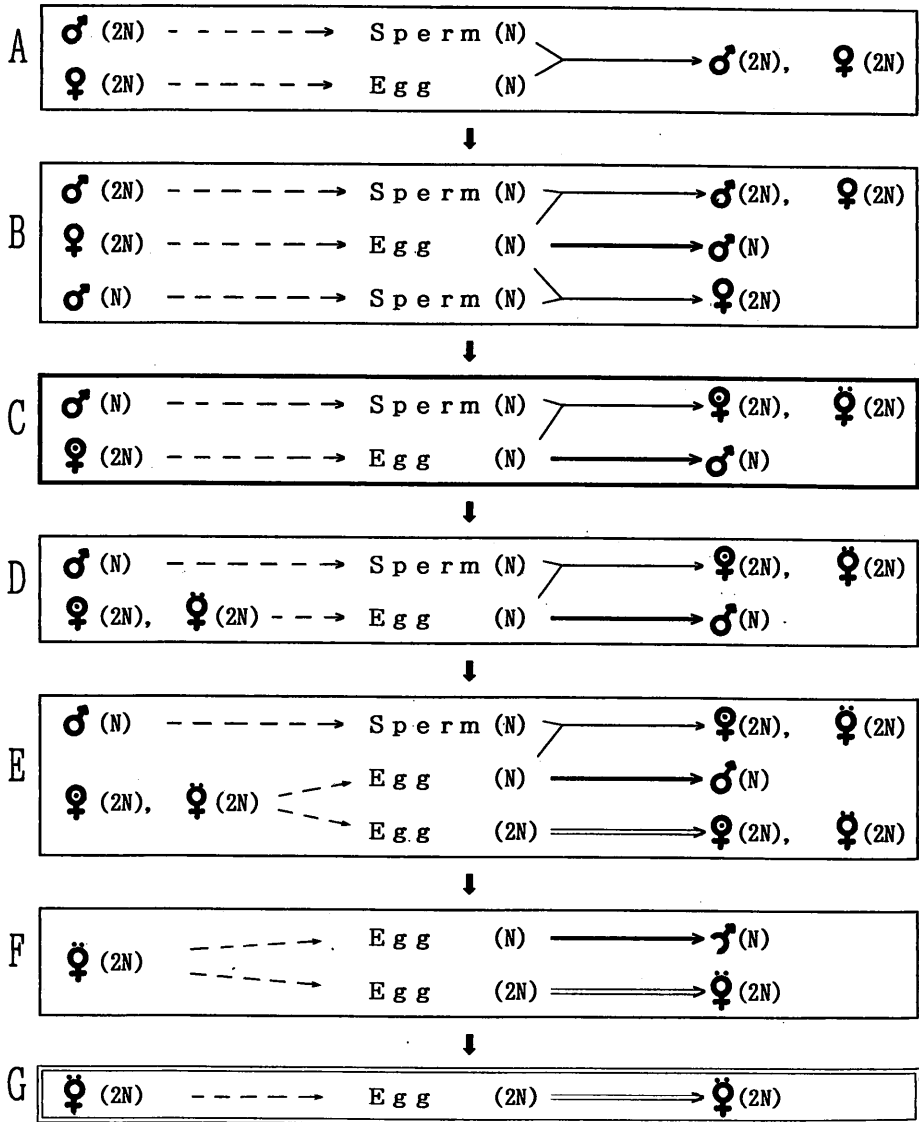


図6. アミメアリの生殖形式の進化の過程. ♂; オス, ♀; メス, ♀; 女王アリ, ♀; 働きアリ. →; 両性生殖, ⇒; 半数性単為生殖, ⇨; 倍数性単為生殖.

Fig.6. The process of evolution of reproduction system in *Pristomyrmex pungens* and other ants.

♂; males, ♀; females, ♀; queens, ♀; workers. →; bisexual reproduction, ⇒; haploid parthenogenesis, ⇨; diploid parthenogenesis.

歩脚は細長く、歩くことに適していなかった。一方、胸部に4枚のはねを持ち、飛行可能であった。はねには、枝分かれした翅脈があり、細かい毛がはえている。はねの筋肉も発達していた(図5)。

上記のオスアリの特徴は、ごく普通のアリのオスの特徴と共通しているといえる。しかし、トビロシワアリやトビロシリアゲアリなど同じくらいの大さのオスにくらべて、アミメアリのオスのはねは貧弱であった。

考 察

アミメアリの多くのコロニーは、通常の働きアリのみで構成されている。そして、通常の働きアリが倍数性の雌性単為生殖によって子孫をつくり、コロニーを維持している。

結果で示したように、発達した卵を体内にもっているものは巣に多くおり、卵をもっていないものは巣の外で行列をしている傾向はあるが、分業の度合いは低い。男女二型からなるヒトの社会よりも分業の度合いは低いといえ、均一な構成員からなる特殊な社会をつくっているといえよう。

巣のなかのアリと行列中のアリの差も、体内に発達した卵をもっているかどうかの差のみであった。行列中のアリも産卵可能であり、巣のなかにいたアリよりも産卵までの日数がかかるのも、卵成熟の時間を考えると差はなく、巣にいるアリと行列しているアリは元来同じものであり、遺伝的に異なるものではなく、一時的な分業にすぎないと考えられる。体内に卵が成熟してくると活動しにくくなり、巣にいる傾向が多くなるものと考えられる。

通常の働きアリは産卵可能なので、定義によっては疑似女王(働きアリ型女王)とみなすこともできるかもしれないが、アミメアリの働きアリには交尾器もなく、その生態も、産卵活動を除けば一般のアリの働きアリと同様で、元来働きアリであったと思われる。

しかしながら、結果で示したように、例外的カーストともいえる他の構成員が見られる場合がある。アミメアリの進化の過程と関連づけて、例外的カーストの存在を各々考えていこう。

アミメアリの進化は図6のように考えられる。当然、最初は普通の染色体数 $2N$ の雌雄の受精による生殖が行なわれていたと思われる(図6-A)。その中で半数性単為生殖によって、染色体数 N のオスアリが生まれるようになる(図6-B)。染色体数 N のオスアリが手軽に生まれることもあり、 $2N$ のオスアリが消えていく。染色体が一セットしかない、長く生存して活発に活動することは困難になり、染色体を二セット、すなわち、 $2N$ もつメスアリ中心の集団になっていく。そして、メスアリが生殖を専らとする女王アリと、交尾器もなく産卵しない働きアリに分かれると、一般のアリの生殖形式になる(図6-C)。その後、働きアリも産卵し(図6-D)、つづいて、倍数性単為生殖で染色体数 $2N$ のメスアリが生まれてくる(図6-E)。そうすると、女王アリがいらなくなり、働きアリとオスアリになる(図6-F)。最後には、不要なオスアリが消え、働きアリのみの集団となる(図6-G)。アミメアリはコロニーによって異なるが、図6のEとFの中間のFに近い段階のものからGの段階のものまでいるといえよう。そして、もっとも多いのがGの段階のものである。

まれに見られる疑似女王は図6のEからFの段階の生き残りとも考えられる。疑似女王は結果で述べたとおり、通常の働きアリと大きさなどわずかな差がなく、単純な原因で働きアリから分化するものと考えられる。幼生期における令数など含め、その発生における形成機構の解明が望まれる。

オスアリはオスとしての機能をもっているように思われるが、働きアリの方に交尾器が無い以上、存在の意義を考えることができない。アミメアリの進化における図6のFの段階の生き残りと考えられる。発生学的には、働きアリによる単為生殖の倍数化が、春口にうまくいかず、半数、すなわち染色体数Nのまま生まれてきてしまい、オスになってしまうものと考えられる。

小型の働きアリの卵巣小管は未発達で、産卵能力はまったくないと思われる。そういう意味では一般のアリの働きアリに似ているのであるが、活動性も低く、夏の野外にはほとんど見られないところから、一つの完全なカーストを成すものではなく、幼生が発育不全の場合、小型の働きアリになってしまうものと考えられる。ただ、アミメアリの働きアリが産卵もできない図6のCの段階であった頃を想像するヒントにはなるかもしれない。また、頭部の網目が崩れしわ状になっていることは、発生過程における網目のパターン形成のしくみ追求の有力な実験系になるかもしれない。さらに、トビイロシワアリなど頭部にしわ状の模様がある近縁種との関係から、アミメアリの進化の過程を探るための有力な実験系になるかもしれない。

引用文献

- Imai H. T., 1966. The chromosome observation techniques of ants and the chromosomes of Formicinae and Myrmicinae. *Acta Hymenopterologica*, 2, 119-131.
- 伊藤富夫, 1971. アリの種間における触角各節間の変化. *医学と生物学*, 82, 197-202.
- 伊藤富夫, 1981. 働きアリが働きアリの産む話—アリの生殖. *遺伝*, 35, 12-18.
- Itow T., Kobayashi K., Kubota M., Ogata K., Imai H. T. and Crozier R. H., 1984. The reproductive cycle of the queenless ant *Pristomyrmex pungens*. *Ins. Sociaux*, 31, 87-102.
- Iwata K., 1955. The comparative anatomy of the ovary in Hymenoptera. Part I. Aculeata. *Mushi*, 29, 17-34.
- Mizutani A., 1980. Preliminary report on worker oviposition in the ant *Pristomyrmex pungens* Mayer. *Kontsu*, 48, 327-332.
- 寺西 暢, 1923. 日本産蟻類の習性と分布 (II). *動雑.*, 41, 312-332.