

アリ・アブラムシ系の個体群ダイナミクス

～共生と捕食のスイッチング～

中井貴生, 時田恵一郎

名古屋大学大学院・情報学研究科

Population dynamics of ant-aphid system

～Switching effect between mutualism and predation～

Atsuki Nakai and Kei Tokita

Graduate School of Informatics, Nagoya University

概要

アリとアブラムシの種間相互作用は、相利共生の典型例としてよく知られる。しかし、実際はアリ随伴がアブラムシにとって生理的コストをもたらしていることや、アリは状況に応じて共生相手のアブラムシを捕食することが報告されている。そこで本研究では、アブラムシの内的自然増加率と甘露の質の間にトレードオフを仮定したモデルと、それに加えて Holling III 型の捕食項を導入したモデルの比較・解析を行った。その結果、アリによるアブラムシ捕食がアブラムシの多型創出の重要な要因となっていることがわかった。さらに、アリの帰巢率が高まり、アブラムシ甘露への依存度・要求度が弱くなるにつれて、アブラムシの自活戦略のハードルが下がり、自力で生きて行きやすくなることがわかった。これは従来共生系とは相反する状況を予測する結果であり、今後の実証研究での追検証が期待される。

1 はじめに

アリとアブラムシは相利共生の典型的な例としてよく知られる（例えば [1]）。両者の相利的な関係は、アリが活動エネルギーのために、アブラムシが排出する甘い蜜（甘露）を利用し（栄養共生）、一方のアブラムシはアリに随伴してもらうことでテントウムシなどの捕食者からの保護サービスを受けることができる（防衛共生）という関係 [2] である。さらに、アリがアブラムシの甘露を採集することで、アブラムシの生息衛生環境の悪化を防ぐというアブラムシ側のメリットも知られている [3–5]。もし、野外の全てのアリ・アブラムシ系がこのような相利的な関係のみであれば、両者はより緊密な相利共生関係を結ぶことが予見される。しかし実際は、口吻が長いアブラムシは捕食者から逃れにくいために随伴アリが必要だが、そうでないアブラムシにアリは随伴していないという報告 [6] や、アリに随伴されることがアブラムシにとって生理的コストであるという報告 [7–9] があるように、全てのアブラムシがアリと相利的な関係を結んでいるわけではないという見方 [10] もある。

また近年、アリ・アブラムシ系を題材にした、共生系と生物多様性の維持に関する実証研究 [11–13] の報告もあり、共生系のプラットフォームとして、アリ・アブラムシ系は注目を浴びている。そこで本研究では、アブラムシの多型創出に対してアリの種間相互作用が及ぼす影響について、理論的な説明を行うことを目的とする。

2 Trade-off 共生モデル（捕食なし）

相利の関係に着目した数理モデルは、捕食や競争などと比べて、教科書などで取り上げられる機会が多くない [14]。相利の関係の数理モデルは、Lotka-Volterra 競争モデルの競争項の符号をプラスに変えたシンプルな数理モデル [15] から始まった。しかしこのモデルでは、パラメータの値によっては個体群が無限に発散することがあり、それを回避したのが、Functional Response を導入したモデル [16] である。その後、今世紀に入ると、これらのモデルが相利の関係の benefit に着目していたのに対し、相利関係を維持するためのコストにも着目したモデル [17, 18] が提案されてきた。

本研究ではまず初めに、アリとアブラムシの種間相互作用について、その相利的な関係に焦点を当てたモデルを考えた。その際、アブラムシにとってアリ随伴が生理的コストであるという報告 [7-9] を反映するため、アブラムシの内的自然増加率 r と甘露の質（アリ誘引率） α との間に以下のようなトレードオフの関係を考えた：

$$r + \alpha = \text{Const.} \quad (1)$$

この関係式から、 r が大きければアブラムシは自力で増殖していく戦略をとっており、 α が大きければアリの防衛してもらいながら増殖していく戦略をとる、という仮定が施されていることがわかる。 x を寄主植物上のアリの個体数（アリコロニーの個体数ではない）、 y を寄主植物上のアブラムシの個体数として 2 者系の数理モデルを考えると：

$$\frac{dx}{dt} = -(a + dx)x + (c - r)\frac{xy}{b + y} \quad (2)$$

$$\frac{dy}{dt} = ry\left(1 - \frac{y}{k}\right) + m(c - r)\frac{xy}{h + x} \quad (3)$$

パラメータは全て正であり、 a はアリの帰巢率、 d はアリの種内相互作用による移出率、 b と h は Functional Response の half-saturation level、 k はアブラムシの環境収容力であり、寄主植物の生理状態を表している。相利的關係による利益は、アリとアブラムシで異なるため、 m とした。このモデルの自明な固定点は、アリが随伴せず、アブラムシは絶滅したことを表す $(0, 0)$ と、アリが随伴せず、アブラムシのみが存在することを表す $(0, k)$ であり、前者はサドル、後者は b が小さいと近似すると $c - r < a$ のときに局所安定であることが線形安定性解析から示すことができる。また内部平衡点も、 b が y に比べて小さい ($b \ll y$) という近似を施すことで解析的に求めることができる：

$$(x^*, y^*) = \left(\frac{c - r - a}{d}, \frac{k \{rdh + mc(c - r - a) + r(c - r - a)(1 - m)\}}{r(dh + c - r - a)} \right) \quad (4)$$

この内部平衡点が第一象限に存在するには、 x 座標から $c - r > a$ を満たすことが要請される。また、内部平衡点を代入したヤコビアン $\mathbf{A}_{(x^*, y^*)}$ は：

$$\mathbf{A}_{(x^*, y^*)} \simeq \begin{bmatrix} -a - 2dx^* + (c - r) & 0 \\ -\frac{x^* y^* m (c - r)}{(h + x^*)^2} + \frac{y^* m (c - r)}{h + x^*} & r + \frac{x^* m (c - r)}{h + x^*} - 2\frac{ry^*}{k} \end{bmatrix} \quad (5)$$

であり、その $\det$ と Tr は以下のように求まる：

$$\det \mathbf{A}_{(x^*, y^*)} = \frac{(c - r - a)[rdh + (c - r - a)\{r + m(c - r)\}]}{dh + c - r - a}, \quad \text{Tr} \mathbf{A}_{(x^*, y^*)} = a - c + \frac{m(c - r - a)(r - c)}{dh + c - r - a} \quad (6)$$

簡単のため、 $m = 1$ とすると：

$$\det \mathbf{A}_{(x^*, y^*)} = \frac{(c - r - a)\{rdh + c(c - r - a)\}}{dh + c - r - a}, \quad \text{Tr} \mathbf{A}_{(x^*, y^*)} = a - c + \frac{(c - r - a)(r - c)}{dh + c - r - a} \quad (7)$$

内部平衡点が存在するとき ($c - r > a$ のとき)、 $m > 0$ であれば、式 (6), (7) より $\det \mathbf{A}_{(x^*, y^*)} > 0$, $\text{Tr} \mathbf{A}_{(x^*, y^*)} < 0$ なので、常に局所安定であることが示された。このモデルについて、アブラムシの平衡個体数 y とアブラムシの内的自然増加率 r について分岐図を描くと、図 1a のようになった。なお分岐図は、3 つの初期状態 (x_0, y_0) から平衡状態の y を、独立変数を r としてプロットし、実線は内部平衡点の y 座標を r を独立変数として描いた。この 2 つが一致していることから、アブラムシ平衡個体数は絶滅することなく常に正の安定平衡状態へ向かうことと b が小さいという近似が妥当であることがわかった。なお、デュラックの判定法から、(実数値関数として $g = 1/xy$ を選ぶと、) 第一象限に閉軌道が存在しないことも示される。この分岐図 1a から、アブラムシは r を下げれば下げるほど（甘露の質を高めれば高めるほど）、アブラムシの平衡個体数は高くなることがわかった。

3 Trade-off 共生モデル (捕食あり)

さらに実証研究では、アリあたりアブラムシ密度が一定の値を超えると、アリがアブラムシを捕食するという報告がある [19, 20]。このとき (アリあたりアブラムシ密度が高いとき)、アブラムシにアリの nestmate が甘露を採集した形跡があるかどうかをアリが判別することで、アリはアリにとって魅力のないアブラムシ (例えばまずい甘露を出すアブラムシ) から順に捕食することが知られている [21]。

前項の Trade-off 共生モデルに、上述のようなアリによる捕食項を導入する。アリあたりアブラムシ密度が低いときにアリによる捕食は起こらず、それが高いときにアリによる捕食が起こるので、捕食率 $P(y)$ は単純な増加関数ではなく、以下 (Holling III型) を仮定した。

$$P(y) = \frac{py^2}{j^2 + y^2} \quad (8)$$

これを用いた、捕食ありの Trade-off 共生モデルは以下の通りである：

$$\frac{dx}{dt} = -(a + dx)x + (c - r) \frac{xy}{b + y} \quad (9)$$

$$\frac{dy}{dt} = ry \left(1 - \frac{y}{k}\right) + m(c - r) \frac{xy}{h + x} - r \left(\frac{y^2}{j^2 + y^2}\right) x \quad (10)$$

このモデルは自明な固定点として、サドルである $(0, 0)$ と、 b が小さいと近似すると $c - r < a$ のとき局所安定である $(0, k)$ をもつ。簡単のため、以降、 $m = 1$ とする。 b が小さいと近似すると、内部平衡点の x 座標が、 $x^* = (c - r - a)/d$ と求まるので第一象限に存在するには $c - r > a$ が要請されることがわかる。内部平衡点に関わる y ヌルクラインは以下の通りなので：

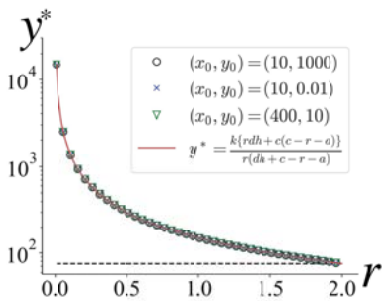
$$r \left(1 - \frac{y}{k}\right) + (c - r) \frac{x}{h + x} - r \left(\frac{y}{j^2 + y^2}\right) x = 0 \quad (11)$$

これに、 $x = x^*$ を代入すると：

$$-\frac{r}{k}y^3 + \left\{r + \frac{(c - r)(c - r - a)}{dh + c - r - a}\right\}y^2 - \left(\frac{rj^2}{k} + r\frac{c - r - a}{d}\right)y + \left\{rj^2 + (c - r)j^2\frac{c - r - a}{dh + c - r - a}\right\} = 0 \quad (12)$$

が得られ、これを y について解くと、内部平衡点の y 座標が得られる。その解析解を書き表すのは煩雑なので省略し、ここでは $c - r > a$ のとき内部平衡点が少なくともひとつ存在することを示す。全てのパラメータは正であり、内部平衡点が存在するならば、その x 座標は $c - r > a$ が成立していることが必要条件であることも考慮すると、三次方程式 (12) の符号変化回数が3回なので、デカルトの符号法則 (Descartes' Rule of Signs) により、正の実数解の個数は (重解を含めて) 3 個か 1 個とわかる。ゆえに $c - r > a$ のとき内部平衡点が少なくとも 1 つ存在することが示された。

また (r, y) 平面上の分岐図は図 1b であり、系では r の値によってサドルノード分岐が起こっていること、アブラムシの平衡個体数は r が中間値のときに最も低くなることがわかった。この結果は、「 r が小さくアリに依存した戦略をとるアブラムシ」と「 r が大きく自己増殖する戦略をとるアブラムシ」の多型が創出される 1 つの理論的予測といえる。さらに、アリの帰巢率 a が高まると、アブラムシが自力で生きていく際の生存ハードル r_c が下がる、という結果図 2 も得られた。帰巢率 a が高まるとは、アリが巣に戻りやすく、甘露に執着しないということなので、「アリが一途でないとき、アブラムシは生存しやすい」という、従来の共生系に対する見方とは一見相反する状況を予測する結果が得られた。



(a) Trade-off 共生モデル（捕食なし）の分岐図

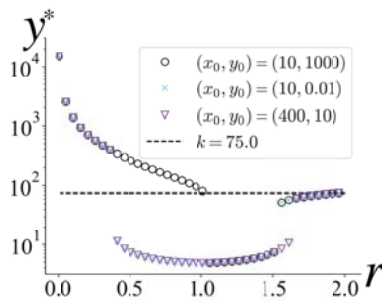
(b) Trade-off 共生モデル（捕食あり； $j = 12.5$ ）の分岐図

図 1: 各モデルにおける、アブラムシの内的自然増加率 r とアブラムシの平衡個体数 y の分岐図 ($a = 0.02, b = 0.2, c = 2.0, d = 0.013, h = 0.2, k = 75.0, m = 1.0$)

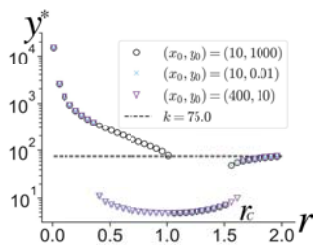
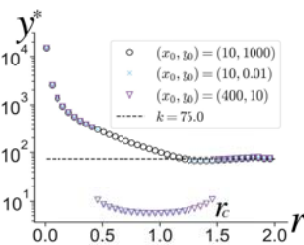
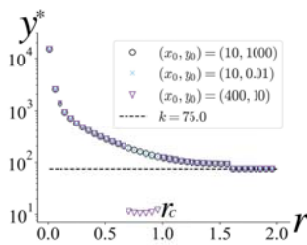
(a) $a = 0.013$ (b) $a = 0.13$ (c) $a = 0.4$

図 2: アリの帰巢率 a と Trade-off 共生モデル（捕食あり）の分岐図の変化 ($d = 0.013, c = 2.0, b = 0.2, h = 0.2, j = 12.5, k = 75.0$)

4 まとめ

アリがアブラムシを捕食せず、アブラムシは「甘露の質を高める生理的コスト」と「自身の内的自然増加率」の間にトレードオフがあると仮定した場合、アブラムシはアリに依存し、より甘露の質を高めたほうがその平衡個体数を高めることができることがわかった。また、アリがアブラムシを Holling III型の捕食率に従って捕食する場合、アブラムシは中間的な r のときにその平衡個体数が最も低くなることがわかった。さらに、アリの帰巢率 a が高くなると、アブラムシが自力で生きていく際のハードル r_c が下がることもわかった。本モデルは、アリの個体数 x をコロニーの個体数ではなく、寄主植物上の個体数と定義したため、系が閉鎖的である。よって、今後の実証研究によって個体群のデータなどを得て、本モデルのパラメータ推定を行うことなどが、今後の展望として挙げられる。

謝辞

本研究を立ち上げ、進める過程で、以下の皆様に大変お世話になりました。厚く御礼申し上げます。
 乾陽子氏（大阪教育大学）、難波利幸氏（大阪府立大学）、長谷川英祐氏（北海道大学）、吉村仁氏（静岡大学）、渡邊紗織氏（京都大学）、内海邑氏（総合研究大学院大学）

参考文献

- [1] 本川達雄, 谷本英一, “文部科学省検定済教科書高等学校理科用 生物”, 啓林館, (2012), p. 429.
- [2] Michael J Way, “Mutualism between ants and honeydew-producing Homoptera”, *Annual review of entomology*, Vol. 8, No. 1, pp. 307–344, (1963).
- [3] 丸山宗利, “昆虫はすごい”, 光文社, (2014), pp. 154–156.
- [4] Gilbert Edward James Nixon, et al., “The association of ants with aphids and coccids.”, *The Association of Ants with Aphids and Coccids.*, (1951).
- [5] Charlotte Nielsen, Anurag A Agrawal, and Ann E Hajek, “Ants defend aphids against lethal disease”, *Biology letters*, Vol. 6, No. 2, pp. 205–208, (2010).
- [6] Alexander W Shingleton, David L Stern, and William A Foster, “The origin of a mutualism: a morphological trait promoting the evolution of ant-aphid mutualisms”, *Evolution*, Vol. 59, No. 4, pp. 921–926, (2005).
- [7] B Stadler and AFG Dixon, “Costs of ant attendance for aphids”, *Journal of Animal Ecology*, pp. 454–459, (1998).
- [8] Izumi Yao, Harunobu Shibao, and Shin-ichi Akimoto, “Costs and benefits of ant attendance to the drepanosiphid aphid *Tuberculator quercicola*”, *Oikos*, Vol. 89, No. 1, pp. 3–10, (2000).
- [9] Izumi Yao, “Costs and constraints in aphid-ant mutualism”, *Ecological research*, Vol. 29, No. 3, pp. 383–391, (2014).
- [10] CM Bristow, “Why are so few aphids ant-tended?”, *Ant-plant Interactions* (eds. C. R. Huxley and D. F. Culter), Oxford University Press, (1991), pp. 104–119.
- [11] Saori Watanabe, Taiga Murakami, Jin Yoshimura, and Eisuke Hasegawa, “Color polymorphism in an aphid is maintained by attending ants”, *Science advances*, Vol. 2, No. 9, p. e1600606, (2016).
- [12] Saori Watanabe, Jin Yoshimura, and Eisuke Hasegawa, “Ants improve the reproduction of inferior morphs to maintain a polymorphism in symbiont aphids”, *Scientific reports*, Vol. 8, No. 1, p. 2313, (2018).
- [13] Saori Watanabe, Yuuka Murakami, and Eisuke Hasegawa, “Effects of aphid parasitism on host plant fitness in an aphid-host relationship”, *PloS one*, Vol. 13, No. 8, p. e0202411, (2018).
- [14] 山村則男, 早川洋一, 藤島政博, “寄生から共生へー昨日の敵は今日の友”, 平凡社, (1995), pp. 22–26.
- [15] John H Vandermeer and Douglas H Boucher, “Varieties of mutualistic interaction in population models”, *Journal of Theoretical Biology*, Vol. 74, No. 4, pp. 549–558, (1978).
- [16] David Hamilton Wright, “A simple, stable model of mutualism incorporating handling time”, *The American Naturalist*, Vol. 134, No. 4, pp. 664–667, (1989).
- [17] J Nathaniel Holland, Donald L DeAngelis, and Judith L Bronstein, “Population dynamics and mutualism: functional responses of benefits and costs”, *The American Naturalist*, Vol. 159, No. 3, pp. 231–244, (2002).
- [18] J Nathaniel Holland and Donald L DeAngelis, “A consumer–resource approach to the density-dependent population dynamics of mutualism”, *Ecology*, Vol. 91, No. 5, pp. 1286–1295, (2010).
- [19] Hiroshi Sakata, “How an ant decides to prey on or to attend aphids”, *Population Ecology*, Vol. 36, No. 1, pp. 45–51, (1994).
- [20] Hiroshi Sakata, “Density-dependent predation of the ant *Lasius niger* (Hymenoptera: Formicidae) on two attended aphids *Lachnus tropicalis* and *Myzocallis kuricola* (Homoptera: Aphididae)”, *Researches on Population Ecology*, Vol. 37, No. 2, pp. 159–164, (1995).
- [21] 坂田宏志, “アブラムシの好蟻性を決定する要因：アリによる捕食と蜜源間のアリを巡る競争”, 日本生態学会誌, Vol. 50, No. 1, pp. 13–22, (2000).