HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	苫小牧演習林におけるアリ群集の生態的構造
Author(s)	戸田, 正憲; 東, 正剛; 日野水, 仁 他
Citation	北海道大學農學部 演習林研究報告, 44(2), 583-601
Issue Date	1987-07
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/21219
Type	departmental bulletin paper
File Information	44(2)_P583-601.pdf

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

苫小牧演習林における アリ群集の生態的構造

戸田正憲* 東　正剛** 日野水　仁***
大谷　剛*** 山本道也***

Ecological Structure of an Ant Community in the Tomakomai Experiment Forest

By

Masanori J. TODA*, Seigo HIGASHI**, Hitoshi HINOMIZU***
Takeshi OHTANI*** and Michiya YAMAMOTO***

要　旨

1977年の春，夏，秋の3回，北海道大学苫小牧地方演習林内の11の異なる植生環境で，アリ類の巣の密度を調査した。

1. 当演習林のアリ相は，今回新たに記録された6種を加えて，3亜科11属23種より成る。今回は，22種の総数976巣を発見した。

2. 各調査環境の間でアリ群集の類似性を比較し，アリ類の生息環境として，森林環境，中間的複合環境，裸地的環境の3つの異質な環境を区別した。

3. 営巣場所の種類ごとにそこで発見されたアリ相を比較し，また，アリ各種の営巣場所選好性を比較して，5つの営巣環境と6つのアリ Association (7つの Subassociation を含む) を区別した。

4. アリ各種の食性の分化を示す定性的あるいは間接的証拠として，アブラムシコロニー

キーワード：　アリ群集，生態的構造，生息環境，営巣習性，苫小牧。

1987年2月28日受理　Received February 28, 1987.

* 北海道大学低温科学研究所
Institute of Low Temperature Science, Hokkaido University, Sapporo 060, Japan.

** 北海道大学大学院環境科学研究科
Graduate School of Environmental Science, Hokkaido University, Sapporo 060, Japan.

*** 秀明学園秀明上尾高等学校
Shumei Ageo High School, Shumei-Gakuen, Saitama Pref., Japan.

**** 栗林慧自然科学写真研究所
Nature Study & Photo Studio of S. Kuribayashi, Tabira-chô, Nagasaki Pref. 859-48, Japan.

***** 流通経済大学経済学部
Faculty of Economics, Ryûtsûkeizai University, Ryûgasaki, Ibaraki Pref. 301, Japan.

の利用頻度と様式の違い，採餌空間の違い，ハタラキアリの体の大きさの違いを検討した。

5. 営巣場所資源の種類とその分布状態，および，それらを互いに分け合って利用しているアリ Association 間の関係を模式的に示した。アリ群集の生態的構造は，まず最初に，植生という外部環境条件によって規定され，ついで，群集内部の種間の競争的相互作用により各々の種の生態的地位が決定されていると推論された。

はじめに

生物群集をひとつの織物に例えると，縦糸は食物連鎖に沿った栄養段階構造であり，横糸は同じ栄養段階に属す種の間に見られる関係と言うことができよう。この縦糸と横糸によって織りなされる布の模様（群集構造）を比較すると，そこに基本的構図の一致が見られることがある。異なる群集間に見られる生態的構造の規則性こそは，生物群集の成立機構を解明する1つのカギを与えるものである。

では，実際の自然の中で，目に見えない生物群集の構造をどう描けばよいか。これは，先の縦糸と横糸で編まれた布の上に，群集を構成する種をそれぞれの生態的地位 (ecological niche) に従って配置してゆく作業である。生態的地位とは，食物軸 (food dimension)，生息空間軸 (habitat dimension)，活動時間軸 (seasonal and daily activity dimension) の3つあるいは4つのニッチディメンションによって構成される空間 (niche space) の中で，個々の種が占める位置あるいは領域である。つまり，何を，どこで，いつ食べているかということである。

この論文では，苫小牧演習林の生物群集の一部を構成するアリ類を材料として選び，同じ分類群（アリ科）に属し，比較的よく似た生活を営む種間に見られる横糸構造を描くことを主目的とする。ただし，ここでは，生活が巣を中心として営まれるというアリ類の特性に着目して，上に挙げたニッチディメンションの中で，特に2番目の生息空間軸に沿った構造を問題にする。つまり，営巣環境要求性に関して，アリ各種の生態的地位を比較する。同じような観点に立ったアリ群集の研究は，北海道では比較的よく行われており（Hayashida, 1960, 1963, 1964; Yamauchi, 1968; Higashi et al., 1985 など），いろいろな環境での巣の密度調査の方法論も確立されつつある。一方，他のニッチディメンションの重要性についても，多くの報告がある（食物については，Davidson, 1977; Hansen, 1978; Bernstein, 1979 など，季節活動については，Whitford, 1978; Briese and Macauley, 1980; Lynch, 1981 など，日周活動については，Baroni-Urbani, 1969; Chew, 1977 など）。この論文では，食性の分化について簡単に触れるだけであるが，これらのニッチディメンションを総合した，アリ群集の多次元的生態構造の研究は，今後に残された課題である。

本文に入るに先立ち，調査のために多大な便宜をはかられた北海道大学苫小牧地方演習林の石城謙吉林長はじめ職員の方々，ならびに，調査の機会を与えられた北海道大学農学部林学

科，五十嵐恒夫助教授，アリの一部を同定していただいた岐阜大学教育学部，山内克典博士に厚くお礼申し上げる。

方　　法

演習林内で，植生の異なる11の環境 (Table 1) を選び，各環境ごとに，アリ巣の密度をコードラート定時間サンプリング法によって調査した。調査に際しては，なるべく環境が均一な地点を選び，その中に5個あるいは10個のコードラート ($4\times4\ m^2$) を任意に設定した。調査者1人がコードラート1つを担当し，巣のありそうな場所から順次探してゆき，一定時間 (裸地，林道など植被のうすい環境では30分，森林など植被のあつい環境では1時間) 調査を行った。発見された巣ごとに，種名同定用に数個体のハタラキアリを採集し，営巣場所の違い：樹木の幹 (w)，リッター層の中および下 (m)，コケの下 (m′)，樹木の根の周囲 (n)，草の根の周囲 (r)，地上の枯枝の中 (d′)，切株や倒朽木中 (d)，裸地の地表 (1) (林田，1963を参照) を記録した。また，女王アリが単独で発見された場合には，巣の記録とは別にそれぞれ記録，採集した。以上の定時間調査に先立って，各コードラートにおいて，巣外活動中のハタラキアリを，5分間の見つけどりと捕虫網によるスウィーピング (20振) により採集した。なお，巣探索中に巣は発見

Table 1. Detailed procedure of ant nest census at the Tomakomai Experiment Forest in 1977

Survey Environment	Census hrs./ Quadrat*	No. of Quadrats censused				Total No. of Quadrats censused
		Spring		Summer	Autumn	
		V. 14	VI. 1–10	VII. 14–27	X. 6–8	
A) Natural broad-leaved forest	1	—	10	5	5	20
B) Larch (*Larix leptolepis*, 20 years old) artificial forest	1	—	5	1	—	6
C) White fir (*Abies sachalinensis*, 40 years old) artificial forest	1	—	5	5	5	15
D) Forest road in white fir artificial forest	0.5	—	10	5	5	20
E) Secondary broad-leaved forest	1	4	6	5	5	20
F) Forest road in secondary broad-leaved forest	0.5	—	5	5	5	15
G) Forest road in natural broad-leaved forest	0.5	—	10	5	5	20
H) Grassland at cutover area, planted with young white fir (ca. 1 m high)	1	—	10	5	5	20
I) Forest road running through a cutover belt, along which power lines are running	0.5	—	10	5	5	20
J) Bare ground adjacent to office buildings	0.5	—	10	5	5	20
K) Forest road beside grassland	0.5	—	10	5	5	20

* One quadrat = $4\times4\ m^2$

されなかったがハタラキアリのみ見つかった場合も，その旨記録した。以上の調査を1977年の春，夏，秋の3回行った(Table 1)。夏，秋の調査では，前回あるいは前々回の調査で撹乱された場所を避けてコードラートを設定した。

このような調査を複数の人間で行う場合，調査者間の個人差を完全にはなくすことができない。我々は，予備調査および本調査を通じて，いろいろな営巣場所の特徴ならびにその発見の要領を互いに教え合い，調査者間の巣探索能力の差をできるだけ小さくするよう努めた。また，1人が特定の環境を集中して調査することにならないよう配慮した。

結果と考察

当演習林のアリ相については，すでに今村 (1975) が2亜科9属17種を報告しているが，今回新たに次の6種： *Ponera japonica* WHEELER (ヒメハリアリ)，*Stenamma nipponense* YASUMATSU (メクラナガアリ)，*Leptothorax congruus* F. SMITH (ムネボソアリ)，*Le. spinosior* FOREL (ハリナガムネボソアリ)，*Lasius hayashi* YAMAUCHI et HAYASHIDA (ハヤシケアリ)，*La. spathepus* WHEELER (クサアリモドキ) が発見され，合せて3亜科11属23種となった。今回は，このうち *La. fuliginosus* (LATREILLE) (クロクサアリ) を除く22種の総数976巣を発見した (Table 3)。

1. コードラート定時間サンプリング法による巣の発見率

本論に入る前に，まず，今回採用した方法によるサンプリング効率の問題を検討しておかねばならない。巣の発見効率は，調査環境の複雑性により影響を受ける。森林の林床のようにいろいろな営巣場所が豊富にあり，また，巣の密度も高い環境では，コードラート内の全ての巣を確認するためには，多大な労力と時間を要する。一方，裸地での巣の発見は非常に容易である。例として，広葉樹二次林と天然林林道で行ったともに1時間の調査における巣の発見経過をFig. 1に示す。なお，二次林は4コードラート (64 m²)，林道は5コードラート (80 m²) の合計である。両方の調査とも開始から20分位までは順調に発見巣数が増加したが，その後累積曲線はなだらかになった。ただし，二次林では，調査終了まぎわになって再度曲線が上昇した。以上の結果から，林道など比較的植被のうすい環境では，約30分の探索時間で，コードラート内のほぼ全部の巣が発見されるであろうと判断された。一方，森林など植被があつく複雑な環境では，1時間の調査でも充分とは言えず，かなりの見落しが予想される。そこで，どのような種のどのような営巣場所の巣が見落され易いかを見るために，各種別，各営巣場所の種類別の発見経過をグラフの下に示した。それによると，初めのうちは d (倒木，切株)，m′ (コケの下) など比較的目につき易い場所の巣が順調に発見され，後半になって d′ (小さい枯枝の中)，m (リッター層の下)，r (草根の周囲) など，発見にかなりの努力を要する場所の巣が見つかってきている。つまり，営巣場所の種類により，かなりの発見率の差があることが予想される。このことををより詳しく検討するために，同じ広葉樹二次林で行ったコードラート定時間サン

プリングとコードラート内全数調査 (HIGASHI et al. 1987, および, 未発表資料) の結果を比較して, 各営巣場所の種類別に前者の方法による巣の発見率を計算した (Table 2)。その結果, w, d, m′ は予想されたように発見率が高く, 80% 以上の巣が定時間サンプリング法によっても確認されると推定された。一方, d′ の発見率は非常に低く, 10% を下まわった。m, n, r は約 30～40% の発見率であった。なお, 全体の発見率は約35% であった。

以上の結果をふまえ, 以下の議論では, 探索時間を 30 分とした環境 (D, F, G, I, J, K) での発見率は 100% と推定した。一方, 探索時間を 1 時間とした環境 (A, B, C, E, H) での結果は, 営巣場所の種類ごとに, Table 2 に示した発見率で補正した。

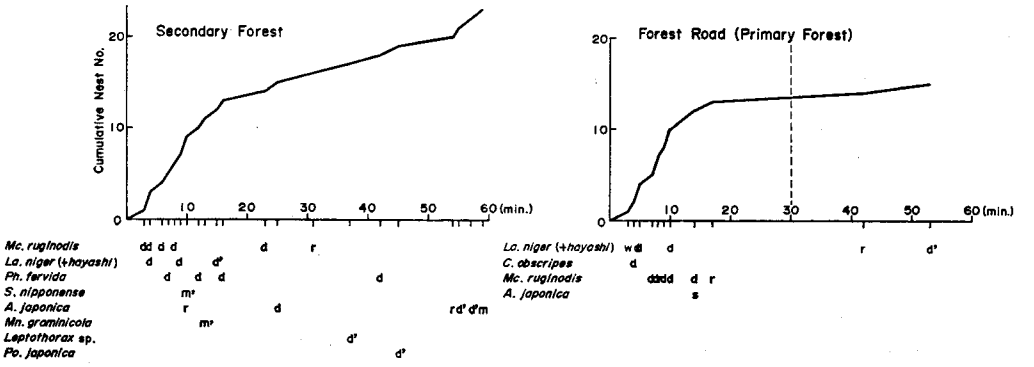

Fig. 1. Discovering processes of ant nests in the 1 hr-quadrat-census at two environments.

Ant nests within a quadrat (4×4 m²) were examined for 1 hr by 1 person. The result at the secondary forest is based on the sum of 4 quadrats, and the result at the forest road on the sum of 5 quadrats. The data of discovery time, and species and kind of nest sites (cf. Table 2 for abbreviations) for each nest are shown at the bottom of the figure.

Table 2. The number of ant nests per 1 m² detected by complete census or by 1 hr census per quadrat, both made in the same secondary broad-leaved forest, and the sampling efficiency estimated in the latter census, separately shown for each kind of nest sites

Nest site*	w	d	m′	r	n	m	d′	Total
Complete census (335 m²**)	—	0.104	0.060	0.134	0.054	0.236	0.448	1.036
1 hr census (320 m²**)	0.003	0.134	0.050	0.053	0.016	0.063	0.041	0.359
Estimated sampling efficiency	1.000	1.000	0.833	0.396	0.296	0.267	0.092	0.347

* Abbreviations of nest sites: **w**, in trunks of living trees; **d**, in decayed stumps or fallen logs; **m′**, under moss growth; **r**, around roots of grasses and herbs; **n**, around roots of living trees; **m**, in and under litter layer; **d′**, in fallen branches or twigs.

** Total area censused.

2. 生息環境

生物をとりまく環境を評価する方法には，大きく分けて2つの方法がある。1つは，対象としている生物とは一応独立の種々の環境要素を測定して評価する方法。もう1つは，対象としている生物自体の反応を通して評価する方法である。ここでは後者の方法によって，アリ類から見た生息環境の異質性を評価してみよう。

我々が調査時点で区別した11の環境を，アリ類も同じように区別しているかどうかわからない。そこで，各調査環境の間でアリ群集の類似性を比較し，互いに比較的高い類似度を示すいくつかの環境を，アリ類にとっては同質な生息環境とみなしてグルーピングした。群集の類似度は，種組成と構成種の相対頻度の2つの側面から評価した。前者は，SØRENSEN (1948) の類似係数 QS で，後者は，HORN (1966) の重複度指数 R_o (いずれも木元, 1976 を参照) によって計算した。得られた2つの類似度マトリックスについて，それぞれ非加重双群比較法 (UPGMA : unweighted pair-group method using arithmetic average, SNEATH and SOKAL, 1973) による群分析を行い，結果をデンドログラムの形で Fig. 2 に示した。2種類の類似度に関するデンドログラムを比較すると，結果は必ずしもよく一致しないが，3つの植被のうすい環境 I, J, K が比較的コンパクトなクラスターとして他から区別される。H (草地) の位置は，2つのデンドログラムの間で大きく異なり，種組成に関しては，I, J, K に比較的似ており，相対頻度に関しては，A, B, C, D といった森林的環境に近い。また，相対頻度に関するデンドログラムでは，E, F, G が A, B, C, D とは異なるクラスターを形成する。以上の2種類の群分析の結果を考慮して，アリ類の生息環境として次の3つの相対的に異質な環境を区別した：森林環境 (A, B, C, D)，中間的複合環境 (E, F, G, H)，裸地的環境 (I, J, K)。

次に，これら3つの異質な環境を特徴づけているそれぞれに特異的なアリ相を明らかにす

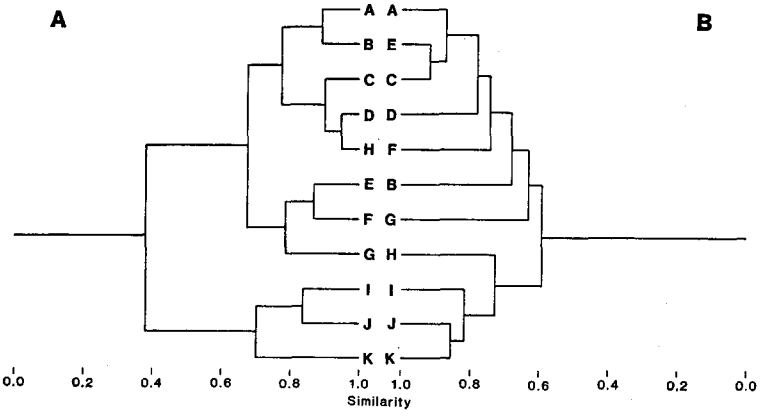

Fig. 2. Cluster analyses (UPGMA) for ant faunal similarities among 11 survey spots.

A : relative frequencies of component species, evaluated by HORN's (1966) measurement of overlap, B : species composition, evaluated by SØRENSEN's (1948) QS.

るために，TODA and TANNO (1983) の correspondence analysis の方法により，アリ各種と上記3つの環境との対応関係を Table 3 に示した。各環境の指標となる標徴種として次の各種を挙げることができる：森林環境—*Myrmecina graminicola, Po. japonica, La. hayashi,* 中間的複合環境—*Pheidole fervida, Le. congruus,* 裸地的環境—*Myrmica lobicornis, Formica japonica, Camponotus japonicus*。

3. アリ類の生態分化

3.1 営巣習性

前章の結果は，同一地域に共存するアリ種間に，おおまかな植生環境の違いに対応したすみわけが見られることを示している。ここでは，さらに，アリ各種の営巣習性に着目して，営巣場所選好性に関する種間のニッチの分化について検討する。

まず初めに，前章で区別された3つの生息環境で，いろいろな種類の営巣場所がどのように利用されているか見てみよう (Fig. 3)。3つの環境を比較すると，森林では，予想されるように，林床の営巣場所 (m, d′) がよく利用されている。一方，裸地的環境では，当然のことながら，l および r が主な営巣場所となっている。草地を含む中間的複合環境では，アリ相のみならず，営巣場所の種類についても両者の中間的な特徴を示し，森林性の d, d′, m および裸地的環境にも共通な r といった営巣場所に造られた巣の密度が比較的高い。このような各環境での

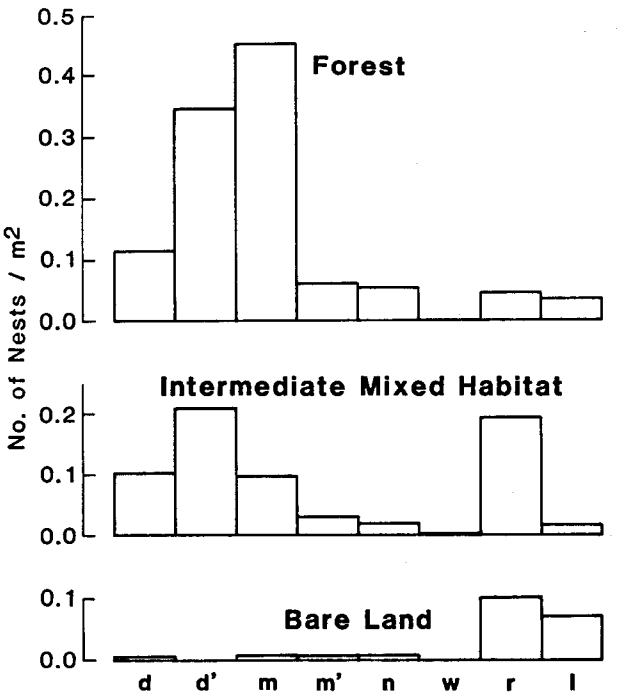

Fig. 3. Ant nest densities (No./m²) in three habitats, shown separately for each kind of nest sites.

Table 3. Ant nest densities

Ant Habitat	Forest			
Survey spot	A*	B*	C*	D
Area (No. of quadrats) censused	320 m² (20)	96 m² (6)	240 m² (15)	320 m² (20)
Vegetation Cover	##	##	##	+
Insolation	−	−	−	+
Myrmecina graminicola (WHEELER)	0.046(5,−)	0.124(2,−)	0.009(2,−)	0.013(4,−)
Ponera japonica WHEELER	0.060(5,−)	0.039(1,−)	0.113(6,−)	+
Lasius hayashi YAMAUCHI et HAYASHIDA	0.006(2,−)	+	0.020(2,−)	0.003(1,−)
(*Stenamma nipponense* YASUMATSU)	+	−	0.015(1,−)	−
(*Leptothorax spinosior* FOREL)	+	−	−	−
(*Lasius spathepus* WHEELER)	−	−	−	(−,*1*)
Leptothorax sp. 4	(−,*1*)	−	0.090(2,*1*)	+
Paratrechina flavipes (F. SMITH)	0.630(45,−)	1.168(20,−)	0.660(51,−)	0.122(39,*1*)
Aphaenogaster japonica FOREL	0.277(45,−)	0.161(10,*1*)	0.218(25,−)	0.031(10,−)
Myrmica ruginodis NYLANDER	0.226(18,*5*)	0.117(3,−)	0.275(26,*1*)	0.053(17,*1*)
Lasius niger LINNÉ	+	0.010(1,−)	0.309(27,*1*)	0.097(32,*2*)
(*Camponotus obscripes* MAYR)	+	−	+	+
Pheidole fervida F. SMITH	−	−	−	0.003(1,−)
Leptothorax congruus F. SMITH	−	−	−	−
(*Formica fukai* WHEELER[1])	−	−	−	−
(*Myrmica* sp. B)	−	−	−	−
Lasius flavus (FABRICIUS)	−	0.156(4,−)	0.017(4,−)	−
(*Lasius umbratus* (NYLANDER))	−	0.035(1,−)	+	(−,*1*)
Myrmica lobicornis NYLANDER	−	−	−	+
Formica japonica MOTSCHULSKY	−	−	−	0.009(3,−)
Camponotus japonicus MAYR[2])	−	−	−	−
(*Formica sanguinea* LATREILLE)	−	−	−	−
Total No. of Nests	1.245(120,*6*)	1.810(42,*1*)	1.726(146,*3*)	0.331(106,*6*)
Total No. of Species	11	8	12	14

For the asterisked spots, the values were corrected by sampling efficiencies shown in Table 2. Actual numbers of nests and solitary queens (italic numerals) found in the survey are shown in parentheses. Mark + indicates the presence of workers only. Correspondence between habitats and species, which resulted from the correspondence analysis by TODA and TANNO's (1983) method, is indicated with square enclosure (solid: primary correspondence, broken:

(No./m²) at 11 survey spots

Intermediate Mixed Habitat				Bare Land			Whole census area (Total)
E*	F	G	H*	I	J	K	
320² m (20)	240 m² (15)	320 m² (20)	320 m² (20)	320 m² (20)	320 m² (20)	320 m² (20)	3136 m² (196)
##	##	+	+	±	±	±	
−	−	+	##	##	##	##	
0.015(2,-)	−	−	0.016(2, -)	+	0.003(1, -)	(-, *1*)	0.0140(18, *1*)
0.046(3,-)	0.004(1,-)	+	0.003(1, -)	−	−	−	0.0211(17, -)
0.003(1,-)	−	0.003(1,-)	−	−	−	−	0.0031(7, -)
0.004(1,-)	−	−	−	−	−	−	0.0016(2, -)
−	−	−	−	−	−	−	+
−	−	−	−	−	−	−	(-, *1*)
0.068(2,*1*)	+	−	−	+	−	−	0.0138(4, *3*)
0.072(5,-)	0.013(3,*1*)	−	0.394(37, -)	0.016(5,*1*)	−	−	0.2130(205, *3*)
0.284(33,*1*)	0.042(10,*1*)	0.028(9,-)	0.189(22, *1*)	0.009(3,-)	0.006(2, -)	0.019(6, -)	0.1108(175, *4*)
0.231(29,*4*)	0.058(14,*1*)	0.072(23,*1*)	0.277(35,*15*)	0.003(1,*2*)	0.009(3, -)	0.019(6, *5*)	0.1200(175,*35*)
0.220(16,-)	0.004(1,-)	0.028(9,*2*)	0.269(50, *3*)	0.022(7,-)	0.047(15, *1*)	0.028(9, *8*)	0.0968(166,*17*)
+	0.008(2,-)	0.003(1,*1*)	0.003(1, -)	+	+	+	0.0012(4, *1*)
0.106(21,-)	0.038(9,-)	−	0.022(7, -)	−	−	−	0.0162(38, -)
−	−	−	0.034(1, -)	0.003(1,-)	−	+	0.0038(2, -)
−	−	−	0.008(1, -)	−	0.003(1, -)	−	0.0011(2, -)
−	−	−	0.003(1, -)	−	−	−	0.0003(1, -)
(-,*1*)	−	−	−	0.013(4,-)	0.013(4, -)	0.147(47, *1*)	0.0236(63, *2*)
−	−	−	−	(-,*4*)	0.003(1, *1*)	−	0.0014(2, *6*)
0.012(2,-)	−	0.006(2,-)	0.008(1, -)	0.051(16,-)	0.072(23, *6*)	0.028(9, -)	0.0178(53, *6*)
−	−	+	0.003(1, -)	0.013(4,-)	0.016(5, *2*)	0.044(14, -)	0.0086(27, *2*)
−	−	−	+	(-,*1*)	0.006(2, *1*)	0.031(10, -)	0.0038(12, *2*)
−	−	−	−	0.009(3,-)	−	−	0.0009(3, -)
1.061(115,*7*)	0.167(40,*3*)	0.140(45,*4*)	1.229(160,*19*)	0.138(44,*8*)	0.178(57,*11*)	0.316(101,*15*)	0.6729(976,*83*)
12	8	8	14	14	11	10	22

secondary one). Species with densities less than 0.002 in the whole census area were not subjected to the correspondence analysis, and are parenthesized.

1) In IMAMURA (1975), cited as *Formica exsecta* var. *fukaii*.

2) As *Camponotus herculeanus japonicus* MAYR.

営巣場所の利用状況の違いは，それぞれの環境が有する資源としての営巣場所の種類とその量の違いを反映していると言えよう。もし営巣場所資源の利用が，たとえ飽和に達していないにしても，その量に比例していると仮定すると，巣単位で見た環境収容力は，森林が最も大きく，中間的複合環境，裸地的環境と順次小さくなっているとみなすことができる。

次に，アリの立場から見た営巣環境の分類とアリ各種の営巣場所選好性を検討する。なお，営巣場所の種類は，ここでは，生息環境の違いを考慮して，3つの環境（森林環境：F，中間的複合環境：M，裸地的環境：B）と調査時に区別した営巣場所の種類を組合せて規定した（例えば，Fm と Mm は異なる種類の営巣場所として扱った）。この方法により，アリ各種のマクロな生息環境選好性とミクロな営巣場所選好性を同時に検討することができる。

営巣場所の分類に関する群分析では，以上のようにして識別した24種類の営巣場所のうち，1 m² 当りの巣の数が0.01以上のもの16種類について，類似度を HORN の R_o 指数によって計算した。また，アリ各種の営巣場所選好性に関する群分析では，全調査面積での巣の密度

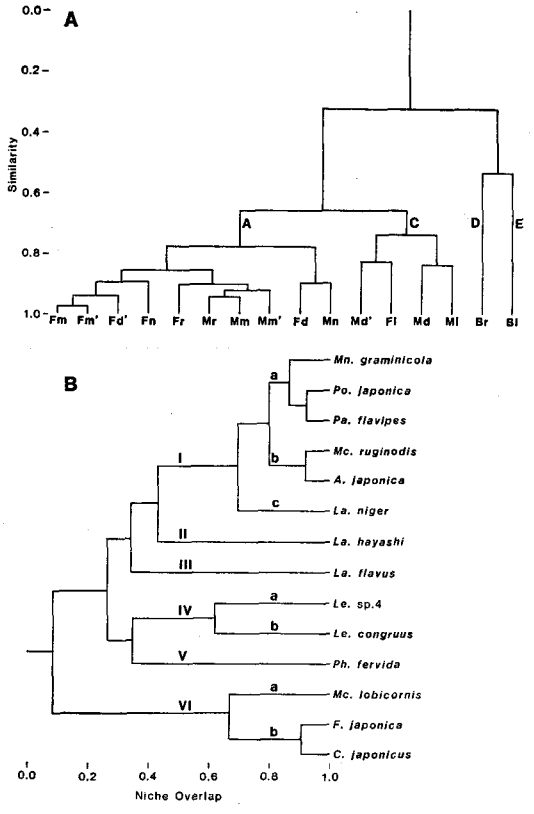

Fig. 4. Cluster analyses (UPGMA) for ant nest sites.

A : Nest site cluster analysis for similarity of nesting ant species, evaluated by HORN's (1966) measurement of overlap.

B : Ant species cluster analysis for similarity of nest site preferences, evaluated by COLWELL and FUTUYMA's (1971) γ'.

が 0.003 巣/m² 以上の 14 種について，COLWELL and FUTUYMA (1971) の非重みづけ相対ニッチオーバーラップ指数 (γ' 指数，木元，1982 を参照) を計算した。結果を Fig. 4 と Table 4 に示した。まず，営巣場所は，次の 5 つのグループに分けられた：A [Fm, Fm′, Fd′, Fn, Fr, Mr, Mm, Mm′, Fd, Mn], B [Fw, Mw], C [Md′, Fl, Md, Ml (Bn, Bm, Bd, Bd′, Bw)], D [Br, (Bm′)], E [Bl]。なお，Fw, Mw は共にその巣の密度が 0.01 巣/m² 以下であり，また，多少とも A グループに近いが，*La. hayashi* に特徴的に選好されるので，別グループとした。以上の結果は，A グループは林床性の営巣場所を代表し，C グループは，主に中間的複合環境で前者とは異なるアリによって利用される営巣場所を示し，また，裸地的環境では，裸地そのもの (E) が他の多少とも植物等に結びついた営巣場所 (D, C) と区別して利用されていることを示している。アリ各種の営巣場所選好性に関する群分析では，互いに選好性の異なる 6 つの Association (7 つの Subassociation を含む) を区別した (詳しくは後述)。これらの Association (Subassociation) と上述の営巣場所グループとの対応関係を，TODA and TANNO (1983) の方法により Table 4 に示した。

3.2 食　性

前節では，アリ種間のニッチの分化を営巣習性という側面から検討した。同じ Association あるいは Subassociation に属す種は，互いによく似た営巣環境要求性を有し，そのために，生活上密接な種間関係のもとにあると考えられる。一方，ニッチの分化に関するもう 1 つの重要な側面は食性である。ここでは，食性の分化を直接的かつ定量的に検討できるだけのデータが得られていないので，間接的あるいは定性的ないくつかの点を考慮するにとどめる。

山本ら (1981) は，当演習林におけるアリとアブラムシの共棲関係を報告し，特にアブラムシとの結びつきが強い種として，*La. niger*, *Mc. ruginodis* の 2 種を，また，比較的結びつきが強い種として，*F. fukai*, *F. japonica*, *La. hayashi*, *C. obscripes*, *A. japonica*, *La. flavus* の 6 種を挙げた。なお，これら以外の種では，アブラムシコロニーへの来訪がまったく見られないか，あっても低頻度であった。さらに，以上の 8 種の間では，地上部のアブラムシコロニーを利用するものと地下部のそれを利用するものとの分化が見られ，*La. niger* は両方，*Mc. ruginodis* 以下 5 種は地上部，最後の 2 種は地下部のコロニーを利用すると報告した。

次に，巣の調査に先立って行ったハタラキアリの調査において，地上部でハタラキアリが全く見つからなかった種は，地下活動性のアリとみなすことができる。そのような種として，*Mn. graminicola*, *Po. japonica*, *St. nipponense*, *La. umbratus*, *La. flavus* の 5 種が挙げられる。これらの種は，地下で主に小土壌動物を餌としており，地上活動性の種とは異なる食物資源を利用していると言える。

最後に，食性分化を示すもう 1 つの間接証拠として，体の大きさの違いを検討する。これまでに多くの研究者 (安部，1971, 1976; CHEW, 1977; DAVIDSON, 1977; HANSEN, 1978; WHITFORD, 1978; BERNSTEIN, 1979; EASTLAKE CHEW and CHEW, 1980 など) によって，アリ

Table 4. Ant nest densities (No./m²) at various nest sites, and

Nest Site Group / Nest Site / Association / Subassociation			A								
			Fm	Fm′	Fd′	Fn	Fr	Mr	Mm	Mm′	Fd	Mn
I	a	*Mn. graminicola*	0.013	0.003	0.011	0.001	0.003	0.004	0.003	0.001	0.003	—
		Po. japonica	0.023	0.002	0.022	—	0.003	0.002	—	0.001	0.001	—
		(*St. nipponense*)	0.004	—	—	—	—	—	—	0.001	—	—
	b	*Pa. flavipes*	0.226	0.032	0.202	0.021	0.016	0.049	0.022	0.005	0.017	0.003
		Mc. ruginodis	0.072	0.007	0.045	0.011	0.012	0.080	0.035	0.010	0.018	—
		A. japonica	0.055	0.012	0.022	0.015	0.014	0.043	0.031	0.009	0.051	0.015
		(*La. umbratus*)	—	—	0.003	—	—	—	—	—	—	—
	c	*La. niger*	0.041	0.006	0.023	0.003	—	0.009	0.003	0.002	0.018	0.003
II		*La. hayashi*	0.004	—	—	—	—	—	—	—	0.002	—
III		*La. flavus*	0.015	—	—	—	—	—	—	—	0.004	—
IV	a	*Le.* sp. 4	—	—	0.022	—	—	—	—	—	—	—
	b	*Le. congruus*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
V		*Ph. fervida*	—	—	—	—	—	—	0.004	0.001	0.001	—
		(*C. obscripes*)	—	—	—	—	—	—	0.001	—	—	—
		(*Mc.* sp. B)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
VI	a	*Mc. lobicornis*	—	—	—	—	—	0.005	—	0.002	—	—
		(*F. fukai*)	—	—	—	—	—	0.002	—	—	—	—
		(*F. sanguinea*)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	b	*F. japonica*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
		C. japonicus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Total			0.453	0.062	0.347	0.054	0.048	0.194	0.099	0.032	0.115	0.021

Correspondence between nest site groups and ant species was deduced and indicated by

classification of nest site groups and ant species association

B		C									D		E	Whole Area
(Fw)	(Mw)	Md′	Fl	Md	Ml	(Bn)	(Bm)	(Bd)	(Bd′)	(Bw)	Br	(Bm′)	Bl	
—	—	—	—	—	—	0.001	—	—	—	—	—	—	—	0.0140
—	—	0.010	—	0.001	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.0211
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.0016
—	—	0.045	0.010	0.001	0.002	—	—	—	—	—	0.005	—	—	0.2130
—	—	0.018	0.005	0.018	0.004	—	0.002	—	—	—	0.007	0.001	—	0.1200
—	—	0.027	0.001	0.013	0.003	0.001	—	—	—	—	0.008	—	0.002	0.1108
—	—	—	—	—	—	—	—	0.001	—	—	—	—	—	0.0014
—	—	0.073	0.017	0.046	0.003	0.004	0.003	0.005	0.002	0.001	0.014	—	0.003	0.0968
0.001	0.002	—	0.001	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.0031
—	—	—	—	—	—	0.001	0.001	—	—	—	0.046	0.005	0.004	0.0236
—	—	0.018	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.0138
—	—	0.009	—	—	—	—	0.001	—	—	—	—	—	—	0.0038
—	—	0.009	—	0.023	0.004	—	—	—	—	—	—	—	—	0.0162
—	—	0.001	—	0.001	0.001	—	—	—	—	—	—	—	—	0.0012
—	—	—	—	—	0.001	—	—	—	—		—	—	—	0.0003
—	—	—	—	—	—	0.002	0.001	0.001	—	—	0.018	0.002	0.026	0.0178
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.001	—	—	0.0011
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.002	—	0.001	0.0009
—	—	—	0.003	—	0.001	—	—	—	—	—	0.001	—	0.023	0.0086
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.013	0.0038
0.001	0.002	0.210	0.037	0.103	0.019	0.009	0.008	0.007	0.002	0.001	0.102	0.008	0.072	0.6729

the same method as in Table 3.

Table 5. Body length (mm) of 21 ant species

Species	*n*	Mean±S. D.	Range	99% Confidence Limits	Size Class
C. japonicus	30	8.84±1.98	6.79~14.69	7.84~9.84	i
C. obscripes	24	8.68±1.27	6.00~11.53	7.95~9.41	i
F. sanguinea	23	5.57±0.61	3.79~ 6.79	5.21~5.93	ii
A. japonica	30	5.20±0.25	4.79~ 5.92	5.07~5.33	ii
F. fukai	6	5.06±0.33	4.74~ 5.69		ii*
F. japonica	30	4.75±0.38	3.95~ 5.37	4.56~4.94	iii
Mc. ruginodis	30	4.46±0.47	3.21~ 5.29	4.22~4.70	iii
La. spathepus	12	4.08±0.41	3.47~ 4.73		iv*
La. umbratus	10	3.93±0.51	3.28~ 4.98		iv*
Mc. lobicornis	30	3.92±0.25	3.40~ 4.47	3.82~4.08	iv
La. hayashi	8	3.59±0.38	3.15~ 4.10		iv*
Mn. graminicola	30	3.09±0.22	2.71~ 3.47	2.98~3.20	v
St. nipponense	8	3.06±0.27	2.52~ 3.34		v*
La. niger	30	2.93±0.26	2.46~ 3.59	2.80~3.06	v
La. flavus	30	2.62±0.32	2.08~ 3.21	2.46~2.78	vi
Le. sp. 4	30	2.57±0.23	2.02~ 2.96	2.45~2.69	vi
Po. japonica	30	2.35±0.24	2.02~ 2.84	2.23~2.47	vi
Le. congruus	8	2.29±0.22	1.95~ 2.52		vi*
Le. spinosior	2	2.18±0.13	2.08~ 2.27		vi*
Pa. flavipes	30	2.17±0.17	1.95~ 2.65	2.08~2.26	vi
Ph. fervida	30	1.97±0.12	1.70~ 2.27	1.91~2.03	vii

The 99% confidence limits of the means are given for 14 species in which the sample size exeeds 20. The 21 species are divided into 7 size classes by the gaps of confidence limits between 2 successive species.

* Assigned subjectively to the respective classes.

各種の体の大きさとその食物の大きさとの間には密接な関係があり，大きい種は大きな食物を，小さい種は小さな食物を採ることにより，食物資源をめぐる種間競争を軽減している例が報告されている。そこで，当演習林のアリ21種（*La. fuliginosus* と *Myrmica* sp. B は除く）のハタラキアリの体長を測定し，比較してみた（Table 5）。各種の平均体長の99%信頼区間を体の大きい方から並べて比較すると，ところどころで区間が重ならないギャップが存在する。このギャップに着目して7つのサイズクラスを区別した（測定個体数が20個体以下の種については，信頼区間を計算せず，どのサイズクラスに属するかの判定は，ある程度任意に行った）。このようなハタラキアリの体のサイズクラスの違いは，種間での食物資源の分割を多少とも容易にし，ひいては共存を可能にしている1つの要因と考えることができる。そこで，前節の結果に基づいて，同じ Association あるいは Subassociation に属すメンバーの間で，つまり，営巣環境要求性のほぼ等しいアリ種間で，ハタラキアリの体長を比較してみた。小さい種/次に大きい種の比を計算すると，平均0.78（レンジ：0.54–0.99）であった（ただし，Association V の

3種については, *Myrmica* sp. B の測定値がないので, 計算に含まれていない)。この値は, いろいろな動物から得られた, 競争関係にある2種が共存するためには約20～30% の摂食活動に関係した形態差を必要とするという経験則 (McClure and Price, 1976) に合致する。

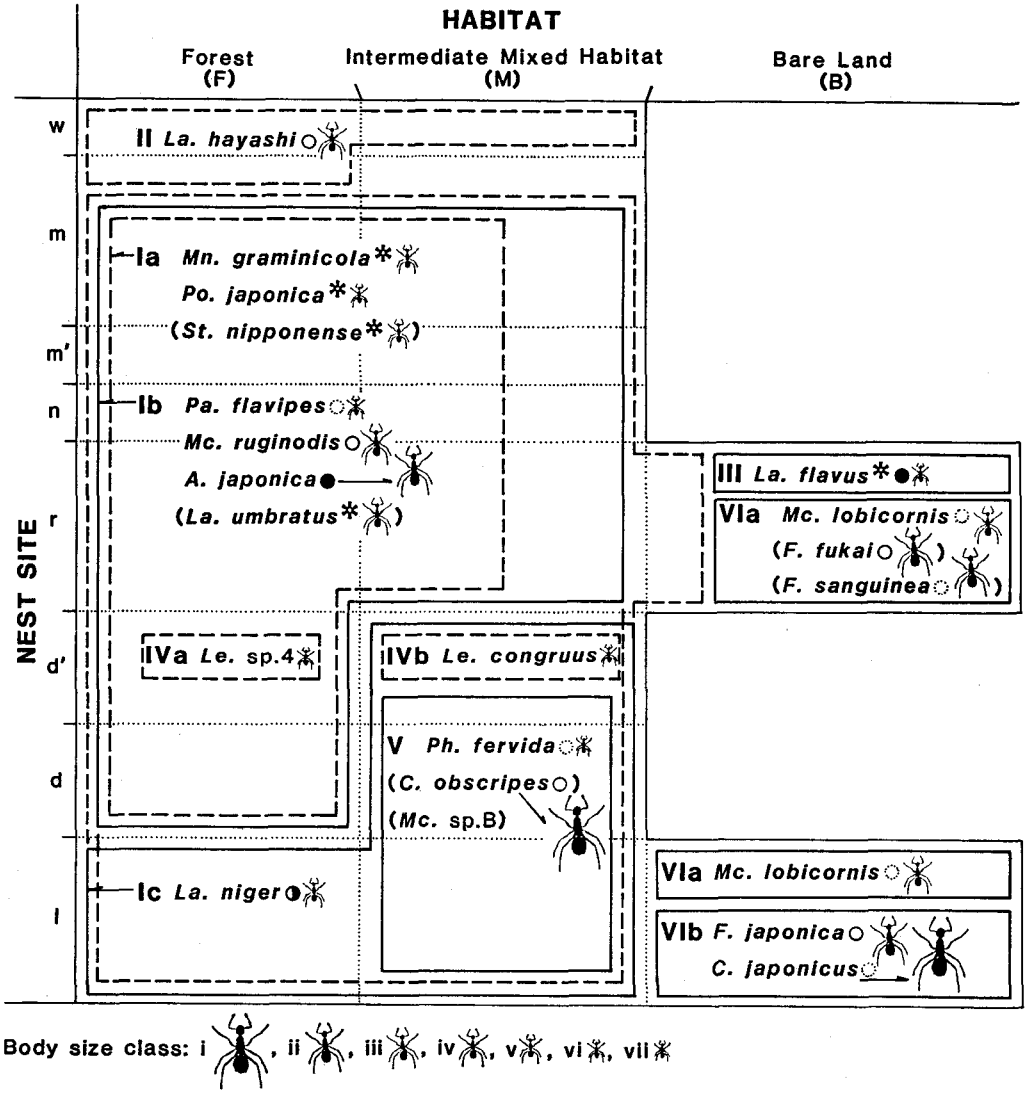

Fig. 5. Ecological structure of an ant community in the Tomakomai Experiment Forest, schematically shown in relation to the heterogeneous distribution of nest site resources.

Solid and broken enclosures of associations or subassociations correspond to those in Table 4.

ま と め

以上の結果を総合して，当演習林におけるアリ群集の生態的構造を Fig. 5 に示した。以下，各 Association (Subassociation) ごとにその構成種を示し，また，特徴を略記する。

I. 森林性 Association

主に森林環境を中心に分布するが，生息環境選好性の幅の広さの違いにより，3つの Subassociation に区分される。

Ia. 狭義の林床性 Subassociation

Mn. graminicola, *Po. japonica*, (*St. nipponense*)

いずれも比較的小型の地下活動性の種で，林床のリッター層の下，枯枝の中などに営巣する。

Ib. 広義の林床性 Subassociation

Pa. flavipes, *Mc. ruginodis*, *A. japonica*, (*La. umbratus*)

林床で最も普通に見られる種群で，森林～複合環境のあらゆる場所に営巣する。

Ic. 広所性 Subassociation

La. niger

最も広い環境選好性を示し，森林～裸地的環境に分布する。しかし，分布の中心は中間的複合環境にあり，Ib との関係は多少とも拮抗的である。

II. 樹幹営巣 Association

La. hayashi

稀な種であるが，特徴的に樹幹に営巣する。

III. 草根営巣 Association

La. flavus

裸地的環境で草本類の根のところに営巣する地下活動性種。

IV. 枯枝営巣 Association

細い中空の枯枝を特に好んで営巣する。生息環境選好性の違いにより2つの Subassociation に区分される。

IVa. 森林性枯枝営巣 Subassociation

Leptothorax sp. 4

IVb. 草地性枯枝営巣 Subassociation

Le. congruus

V. 中間的複合環境 Association

Ph. fervida, (*C. obscripes*, *Myrmica* sp. B)

VI. 裸地的環境 Association

営巣場所の違いにより2つの Subassociation に区分される。

VIa. 裸地, 草根営巣 Subassociation

Mc. lobicornis, (*F. Fukai*, *F. sanguinea*)

VIb. 裸地営巣 Subassociation

F. japonica, *C. japonica*

Fig. 5 には, 営巣場所資源の分布状態を示す環境の骨組みに重ね合せて, アリ Association 間の資源分割関係を模式的に示した。この群集構造は, これまでに北海道内で行われたいくつかの調査結果と比較して (調査環境の範囲の違い, データの処理法の違い, 用語の不統一, 種名の変更などのため, 比較しにくい面もあるが), ほぼ共通の基本構造を示している。つまり, アリ群集は, 生息環境の植被の程度の違いにより, 大きく2つに分けられる。1つは森林営巣性のアリであり, もう1つは裸地的環境に営巣するアリである。中間的複合環境として区別した生息環境は, そこに特異的に分布する種もいないわけではないが, 独立した環境というよりむしろ, 他の2つの環境の移行帯としての性格の方が強い。このように, アリ群集の最も基本的な生態構造は, 生息環境の植生の違いに対応している。一般に, 生物群集の基本構造は, 第一義的には, 外部環境条件によって規定されている場合が多いようである (例: TODA, 1984)。しかし, これは, 個々の種の生態的地位までが外部環境条件によって決定されているということではない。環境条件によって大きく区切られた枠の中で, 個々の種は, 群集内部の種間の相互作用を通して, それぞれ独自の生態的地位を確立しているものと考えられる。今回のアリ群集の場合, 森林営巣性のアリ類の中での Association あるいは Subassociation の分化には, 群集内部の種間競争による要因が働いているものと想像される。特に, その分布が多少とも拮抗的に見える, *La. niger* と *Mc. ruginodis* あるいは *A. japonica* の関係, *Pa. flavipes* と *Ph. fervida* の関係などは, 今後, 野外実験の手法も取入れて種間競争の研究を実証的に進める上でよいテーマとなるであろう。また, 同じ Association あるいは Subassociation に属するメンバーの間で, アブラムシの利用様式, 採餌空間, ハタラキアリの体の大きさを比較すると, 稀な種 (カッコ内に示した) の一部を除いて, 互いに何らかの食性の分化が見られるようである。つまり, 同じ営巣環境に共存する種は, 互いにその食性を異にし, 逆に, 食性の似た種は, 異なる営巣環境にすみわけるという, 生態的分化による共存の原理 (DEBACH, 1966) がここでも働いていることを示唆する。

アリ類は, おおむね地表活動性の昆虫で生殖個体の結婚飛行時以外は翅による移動をしない; 全て社会生活を営みコロニーを単位として生活する; 食性はほぼ雑食性で特殊化があまり進んでいない; 種間競争の現場で直接的な干渉行動が比較的よく見られる; 飼育が比較的容易である, などの特徴により, 種間競争の実験的研究をするにはすぐれた材料だと言える。人工的餌場を設置して, 種間の採餌なわばりの有無を調べたり, 実験区への餌の添加により資源量を変化させたり, 特定種の除去あるいは導入を行ったりする野外実験をすぐに思いつく。近年

群集生態学において強く求められているこうした実験的手法を用いて，今回示唆されたアリ種間の競争的関係を，今後，実証していかなければならない。

文 献

安部琢哉 1971：草地に生息する4種アリ間の食物分配について．I. 食物とその採集行動．日生態会誌，**20**：219-230.

安部琢哉 1976：草地に生息する4種アリ間の食物分配について．III. 似た食物要求をもつ2種間の餌分配．生理生態，**17**：91-100.

BARONI-URBANI, C. 1969：Ant communities of the high-altitude Appennine grasslands. Ecology, **50**：488-492.

BERNSTEIN, R. A. 1979：Relations between species diversity and diet in communities of ants. Ins. Soc., **26**：313-321.

BRIESE, D. T. and B. J. MACAULEY 1980：Temporal structure of an ant community in semi-arid Australia. Aust. J. Ecol., **5**：121-134.

CHEW, R. M. 1977：Some ecological characteristics of the ants of a desert-shrub community in southeastern Arizona. Am. Midl. Nat., **98**：33-49.

COLWELL, R. K. and D. J. FUTUYMA 1971：On the measurement of niche breadth and overlap. Ecology, **52**：567-576.

DAVIDSON, D. W. 1977：Species diversity and community organization in desert seed-eating ants. Ecology, **58**：711-724.

DEBACH, P. 1966：The competitive displacement and coexistence principles. Ann. Rev. Entomol., **6**：183-212.

EASTLAKE CHEW, A. and R. M. CHEW 1980：Body size as a determinant of small-scale distributions of ants in evergreen woodland southeastern Arizona. Ins. Soc., **27**：189-202.

HANSEN, S. R. 1978：Resource utilization and coexistence of three species of *Pogonomyrmex* ants in an Upper Sonoran Grassland Community. Oecologia, **35**：109-117.

HAYASHIDA, K. 1960：Studies on the ecological distribution of ants in Sapporo and its vicinity. Ins. Soc., **7**：125-162.

林田和男 1963：アリ類の生態的分布に関する方法論．札幌大谷短期大学紀要，**1**：1-26.

HAYASHIDA, K. 1964：Studies on the ecological distribution of ants in Kutchan and its adjacent area. J. Sapporo Otani Junior Col., **2**：107-129.

HIGASHI, S., SATO, H., SUGAWARA, H. and H. FUKUDA 1985：Myrmecofaunal changes since the 1977-78 eruptions on Mt. Usu. Jap. J. Ecol., **35**：469-479.

HIGASHI, S., HINOMIZU, H., NAKANO, S., OHTANI, T., TODA, M. J. and M. YAMAMOTO 1987：Dispersion patterns of ant nests in a cool-temperate woodland of northern Japan. Res. Bull. Col. Exp. For., Hokkaido Univ., **44**：603-610.

HORN, H. S. 1966：Measurement of "overlap" in comparative ecological studies. Am. Nat., **100**：419-424.

今村伸児 1975：北海道大学苫小牧地方演習林のアリ相及びアカヤマアリの融合コロニーに関する若干の観察．北海道大学農学部演習林研究報告，**32**：93-104.

木元新作 1976：生態学研究法講座14．動物群集研究法 I—多様性と種類組成—．共立出版，東京.

木元新作 1982：生態学研究法講座15．動物群集研究法 II—構造と機能—．共立出版，東京.

LYNCH, J. F. 1981：Seasonal, successional, and vertical segregation in a Maryland ant community. Oikos, **37**：183-198.

MCCLURE, M. S. and P. W. PRICE 1976：Ecotype characteristics of coexisting *Erythroneura* leafhoppers (Homoptera：Cicadellidae) on sycamore. Ecology, **57**：928-940.

SNEATH, P. H. A. and R. R. SOKAL 1973：Numerical Taxonomy. Freeman, San Francisco.

SØRENSEN, T. 1948: A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. Biol. Skar., **5**: 1–34.

TODA, M. J. 1984: Guild structure and its comparison between two local drosophilid communities. Physiol. Ecol. Japan, 21: 131–172.

TODA, M. J. and K. TANNO 1983: The convergence of habitat structure in tundra collembolan communities (Insecta: Order Collembola). Can. Ent., **115**: 1129–1145.

WHITFORD, W. G. 1978: Structure and seasonal activity of Chihuahua desert ant communities. Ins. Soc., **25**: 79–88.

山本道也・東 正剛・日野水仁・星川和夫・中野 進・大久保利道・大谷 剛・戸田正憲 1981: 北海道大学苫小牧地方演習林のアブラムシ相—概要, 特にアリとの共生関係について—. 北海道大学農学部演習林研究報告, **38**: 219–240.

YAMAUCHI, K. 1968: Additional notes on the ecological distribution of ants in Sapporo and the vicinity. J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. VI Zool., **14**: 382–395.

Summary

Ant nest densities were censused at 11 spots different in vegetation in the Tomakomai Experiment Forest, Hokkaido University in three seasons (spring, summer and autumn) in 1977.

1. The ant fauna in the Experiment Forest consisted of 23 species, including 6 newly recorded species, which belong to 11 genera of 3 subfamilies. A total of 976 nests of 22 species were found in the present survey.

2. Three different ant habitats, forest habitat, intermediate mixed habitat and bare land habitat, were recognized by comparing ant faunal similarities among the 11 survey spots.

3. Twenty-four kinds of nest sites and 20 ant species were classified into 5 groups and 6 associations (including 7 subassociations), respectively, by cluster analyses to determine similarties of nesting ant species and nest site preferences.

4. Interspecific differences in aphid visiting habits, foraging space (subterranean or supraterranean) and worker body size were considered as qualitative and/or indirect evidence for the interspecific partitioning of food resources.

5. Ecological structure of the ant community in the Experiment Forest is schematically represented in relation to the heterogeneous distribution of various kinds of nest site resources. It was suggested that the organization of this community is governed primarily by an external environmental factor, i. e., the thickness of vegetation cover, though the ecological niche of each component species is determined secondarily through interspecific competitive relationships within the community.