

アリ植物共生系に見られる多様な種間関係の化学生態

| | |
|-------|-------------|
| 誌名 | 日本生態學會誌 |
| ISSN | 00215007 |
| 著者名 | 乾,陽子 |
| 発行元 | 日本生態学会暫定事務局 |
| 巻/号 | 66巻2号 |
| 掲載ページ | p. 413-419 |
| 発行年月 | 2016年7月 |

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



特集3 東南アジア熱帯雨林林冠の節足動物の群集構造と多様性

アリ植物共生系に見られる多様な種間関係の化学生態

乾 陽子*

大阪教育大学教養学科

Chemical ecology of ant-plant dwellers and interactions with the ants

Yoko Inui*

Department of Liberal Arts and Sciences, Osaka Kyoiku University

要旨：ランビルの森に優占するフタバガキ科の林冠木の樹冠には、シダやランなどの着生植物が多く見られる。こうした着生植物が提供する微小生息場は、主として樹上性のアリ類が占有している。特に、着生のシダ（ウラボシ科）2種は、明瞭なドマティア（空隙構造）を有し、そこに著しく攻撃性の高いシリアゲアリが排他的に営巣する。このアリ種により、他の樹上性のアリ類やシロアリ類が少なくなるだけでなく、シダや林冠木の被害も低く抑えられていることがわかった。極めて多様性の高い樹冠において、シリアゲアリと着生シダのコンビネーションは多様な他種を排除し画一化を促進しているようにも見えるが、着生シダのドマティアには、この強力なアリの攻撃をかわし好適な微小生息場を得る好蟻性の節足動物が複数生息していた。そのなかで極めて豊富だったのが新属新種のゴキブリである。特筆すべきはこのゴキブリ種が自身の化学的プロフィールをアリコロニーに蔓延させ、多くの好蟻性昆虫に知られる化学擬態とは異なる方法でアリ巣に潜入していたことである。シリアゲアリ種は、着生シダさえあれば樹冠に君臨し高い排他性を示す一方で、化学的セキュリティを致命的に欠くように見える。一方、同じ調査地に分布する亜高木のオオバギ属（トウダイグサ科）アリ植物にも植物を防衛するアリの攻撃をかわし、特定のオオバギ種を専食するムラサキシジミ類（シジミチョウ科）の幼虫が知られている。このムラサキシジミ類もまた、よく知られた好蟻性昆虫の化学擬態とはまったく異なる特徴的な化学的戦略をもつと示唆される化学プロフィールを示した。熱帯雨林地域にのみ進化したアリ植物の共生系は、単に防衛アリと植物の相利的關係としても種間關係の強度が多様であることがこの十数年で明らかになったが、さらにその共生系に便乗する好蟻性昆虫も非常に多様であり、そのなかにはこれまで知られていなかった種間關係やその化学的な維持機構が潜んでいる。

キーワード：体表炭化水素、好蟻性昆虫、化学擬態

はじめに

熱帯雨林地域には、陸上の種多様性が集中的に局在するとされ、そこにしか生息しない生物種の数はいくらも計り知れない。さらに、生物種の種間關係のあり方も多様である。たとえば、熱帯雨林の昆虫で卓越するアリ類とアリ植物の關係は熱帯にのみ見られる共生關係で、さらに東南アジアのアリ植物は多種が共存し、その種間にアリとの共生關係の強さの変異が存在するなど（Itioka et al. 2000；

2015年4月12日受付、2015年9月29日受理

*e-mail: inui@cc.osaka-kyoiku.ac.jp

Nomura et al. 2000)、種間關係の多様性がわかりやすく観察される相互作用系である。アリ類は植物だけでなく、さまざまな節足動物とも関わりを持つ。その關係には、アリ類が外界認識のために大きく依存する化学刺激（化学物質）が介在する。東南アジアのアリ植物においては、アリ類と關係する節足動物種との關係を形成し維持する化学的な機構が、これまで知られていたものとは全く異なる特性を備えていることが明らかになってきた。目に見える生物種の豊富さだけでなく、多様な種をつなぐ目に見えにくい種間關係もまた多様で、それを解き明かすための手法として化学生態学的アプローチは有効である

表 1. アリ植物種を含む代表的な 10 科。

| | 代表的な属 | アリ植物種数 |
|----------|---------------------|--------|
| アカネ科 | アリノスダマ属・アリノトリテ属など多数 | 154 種 |
| ノボタン科 | トコカ属・クリデミア属 | 97 種 |
| マメ科 | アカシア属・タキガリ属 | 83 種 |
| イラクサ科 | セクロピア属 | 54 種 |
| トウダイグサ科 | オオバギ属 | 40 種 |
| タデ科 | トリプタリス属・ルブレティキア属 | 28 種 |
| キョウチクトウ科 | デスキディア属 | 23 種 |
| コショウ科 | コショウ属 | 20 種 |
| ウラボシ科 | レカノプテリス属 | 20 種 |
| ラン科 | アリノスラン属 | 17 種 |

Chomicki and Renner (2015) より抜粋

と考える。ランビルヒルズ国立公園の調査地で、林幹部着生シダのアリ植物と、亜高木になるトウダイグサ科オオバギ (*Macaranga*) 属のアリ植物を対象に、そこに登場するアリを取り巻く他の節足動物に注目し、アリとの関係を化学的な視点から紹介したい。

アリ植物とは

アリ植物 (myrmecophyte) とは、植物体の一部に特殊な空隙構造 (ドマティア domatia) を発達させて、そこにアリを住まわせる植物のことである。アリ植物種とそこに居住するアリ種の間には通常相利的な絶対共生関係であるが、その共生関係のあり方には大別して二つの様式が観察される。一つは「被食防衛型」で、共生アリのワーカーが、植食者や蔓植物などのアリ植物を傷つける外敵を攻撃して排除するという防衛サービスを提供する関係である (Janzen 1966; Davidson and McKey 1993)。この関係では、アリ植物は共生アリのコロニーに対し、営巣場所を提供するだけでなく、栄養体や花外蜜といった分泌物を餌として提供する。いわば食事付きで住み込みのガードマンを擁しているようなものである。もう一つは、「栄養共生型」とよばれ、着生植物などのように根付きにくく栄養が得にくい環境に分布するアリ植物種に見られる関係で、着生基部になる場所 (大木の幹や枝の樹皮下など) にアリが営巣することで有機物が堆積し、そこに着生植物が根をはることで強く着生し、栄養を確保できるという関係である (Huxley 1980; Gay 1993a)。着生植物にとって、居住するアリは栄養だけでなく被食防衛の効果ももたらし (Kleinfeldt 1978)、さらには種子や胞子の散布者にもなりえる (Davidson 1988)。アリにとっては、乾燥しやすく不安定な環境で、より堅牢で安定した営巣空間を得ることができる (Yu 1994)。

アリ植物種は、現在までに 50 科から約 680 種が知られているが (Chomicki and Renner 2015)、多くの種を含む代表的な分類群は限られており、上位 10 科で全アリ植物種数の 8 割近くを占める (表 1)。そして、アリ植物種はほぼ例外なく熱帯地域にのみ分布する。これらの代表的なアリ植物を含む分類群のうち、マレーシアの熱帯雨林を分布の中心として豊富に生育するのがトウダイグサ科の木本のオオバギ属とウラボシ科の着生シダである。ランビルヒルズ国立公園にも、オオバギ属と着生シダのアリ植物は多く観察される。

着生シダのアリ植物

ウラボシ科は、非種子植物で唯一アリ植物を含む科で、ほとんどの種が熱帯を中心に分布する着生植物である。ピカクシダ属の *Platyserium ridley* H. Christ とアリノスシダ属の *Lecanopteris crustacea* Copel. は、サラノキ (*Shorea*) 属を中心に少なくとも数種のフタバガキ科高木の樹冠部に着生する着生シダ類で、ランビルの調査地では必ずと言って良いほどこの 2 種混生で出現する (Tanaka and Itioka 2011)。ピカクシダ属の着生基部で重なり合う抱茎の栄養葉の層や、アリノスシダ属の匍匐茎の中空部は、樹上のアリ類にとって格好の居住空間となるドマティアである (Gay 1993a, 1993b)。この 2 種の着生シダが分布する樹木の樹冠部には、ほぼ必ず 1 種のアリ、シダスミシリアゲアリ *Crematogaster difformis* Smith がシダのドマティアの内部を中心に独占的に営巣している (Inui et al. 2009; Tanaka et al. 2009)。このシダスミシリアゲアリは非常に攻撃的で排他的であり、強力な大顎による攻撃の強度も大変高く、ほぼ昼夜を問わずワーカーが活発に活動する。そのため、シダスミシリアゲアリが定着したフタバガキの木では、着生シダだけでなく樹木の食害も著

しく低く抑えられ、さらには樹上のアリ群集の多様性が明らかに低下するほどである (Tanaka et al. 2009, 2012)。一見すると、このウラボシ科着生シダ類とシダスミシリアゲアリの組み合わせは、熱帯雨林の林冠において、多様な種で混み合う節足動物群集を一掃し均質にしているかのように見える。しかし、シダスミシリアゲアリの巣の最重要部に相当する着生シダ類の深部を探ると、そこには多種の小さな節足動物が潜んでいる。その多くは、これらの着生シダの空隙、すなわちシダスミシリアゲアリの巣内から初めて発見された新種で、シダスミシリアゲアリの巣に特有の社会寄生者であると見られている (Roth 1995; Hosoiishi and Ogata 2009; Maruyama 2010; Maruyama et al. 2014)。つまり、着生シダ類とシダスミシリアゲアリの組み合わせは、林冠の節足動物群集において、独特の多様性のサブセットを形成していると言える。

着生シダ内の好蟻性ゴキブリ

着生シダ内部の *C. difformis* の巣内に共棲する節足動物のなかで、ひときわ目立つ存在がゴキブリの一種、ユモトゴキブリ (*Pseudoanaplectinia yumotoi* Roth) である。新属として記載されたが (Roth 1995)、現在までに本種のみが属する。アリ類の巣内に潜り込み、そこで生活史の一部ないし全部を送る昆虫は好蟻性昆虫とよばれるが、基本的に同胞のみで構成されるアリ類のコロニーに寄生するため、好蟻性昆虫の巣内の存在量は宿主のアリに比べれば通常は微々たるものである。シダスミシリアゲアリの1つのコロニーは、おそらく1本のフタバガキの樹冠全体にわたるので、正確なコロニーのサイズは不明であるが、1つの成熟した着生シダ内部で、数千から2万個体ほどのアリが見つかる。その巣内で見つかった甲虫などの好蟻性昆虫は、1つの着生シダにつき数個体~10個体程度しか生息しておらず、また好蟻性昆虫でも比較的多く存在する共生者のカイガラムシでも20個体程度である。ところが、ユモトゴキブリだけは尋常ではない個体数が生息しており、その数は同じ着生シダ内のアリ個体数の1割~3割に匹敵する (Inui et al. 2009)。ユモトゴキブリは卵胎生のゴキブリであるが、卵鞘を抱えた成虫も、各成長段階の若虫も、全て豊富に着生シダの深層部で見つかるため、生活史のほとんど全部をシダスミシリアゲアリのコロニーに依存する好蟻性昆虫であると見られる (Inui et al. 2009)。好蟻性昆虫で、これほどにも高密度で生息する種は他に例がない。ユモトゴキブリが着生シダの深層部で普段どのような活動をし、シダスミシ

アゲアリとの間にどのような相互作用があるのかはまだ分かっていないが、成熟した着生シダを採集し分解すると必ず豊富なユモトゴキブリが得られるので、着生シダのアリ植物共生系はユモトゴキブリを含めた三者の相互作用系であると考えられる。

既に述べたように、シダスミシリアゲアリのワーカーは著しく攻撃性や活動性が高いが、にもかかわらず巣の重要なコンパートメントである着生シダの内部に、多量のゴキブリの共棲を許しているのは不思議なことである。樹冠部には、ユモトゴキブリ以外にも、普通種の *Blatta* 属のゴキブリなども生息している。しかし、これらはシダのドマティアの周縁部には入り込むことはあっても、非常に素早い動きによりシダスミシリアゲアリワーカーの攻撃をかわしているだけで、死傷個体はすぐさま攻撃されるので、巣の最深部には踏み入れない。一方、ユモトゴキブリはむしろ着生シダの深層部に密集していることがほとんどで、野外ではシダの外に出ることはまず無い。そして、シダスミシリアゲアリのワーカーはユモトゴキブリを攻撃することが滅多に無い (Inui et al. 2009)。

好蟻性ゴキブリがアリに攻撃されないための化学戦略

一般に、好蟻性昆虫が宿主のアリからの攻撃を回避して寄生を果たすための手法として、宿主アリが同胞認識に用いている体表の化学物質の組成を真似するという化学擬態がよく知られている (Dettner and Liepert 1994; Lenoir et al. 2001)。アリ類をはじめ、昆虫類の体表油脂は主に炭化水素類で構成されており、炭化水素の組成やその混合比率がアリの種やコロニーで異なっており、アリ類は同胞に特有の炭化水素組成や組成比を許容し、そうでない場合に攻撃を行うからである (Bonavita-Cougourdan et al. 1987; Howard 1993; van Zweden and D'Ettoire 2010)。こうした知見から、ユモトゴキブリも宿主アリであるシダスミシリアゲアリの体表炭化水素の組成や組成比を化学擬態しているのだろうと思われた。しかし、化学分析を進めると予想外のことが分かってきた。まず、野外の着生シダから採取してすぐのユモトゴキブリとシダスミシリアゲアリワーカーは、その体表に有する炭化水素の組成や組成比が非常に似通っていた。一方で、普通種の *Blatta* 属のゴキブリや、シダスミシリアゲアリに攻撃される樹上の他種のアリは、それぞれの種に特異な全く別の炭化水素組成を示した。つまり、ユモトゴキブリがシダスミシリアゲアリに攻撃されずに巣内に棲んでいるの

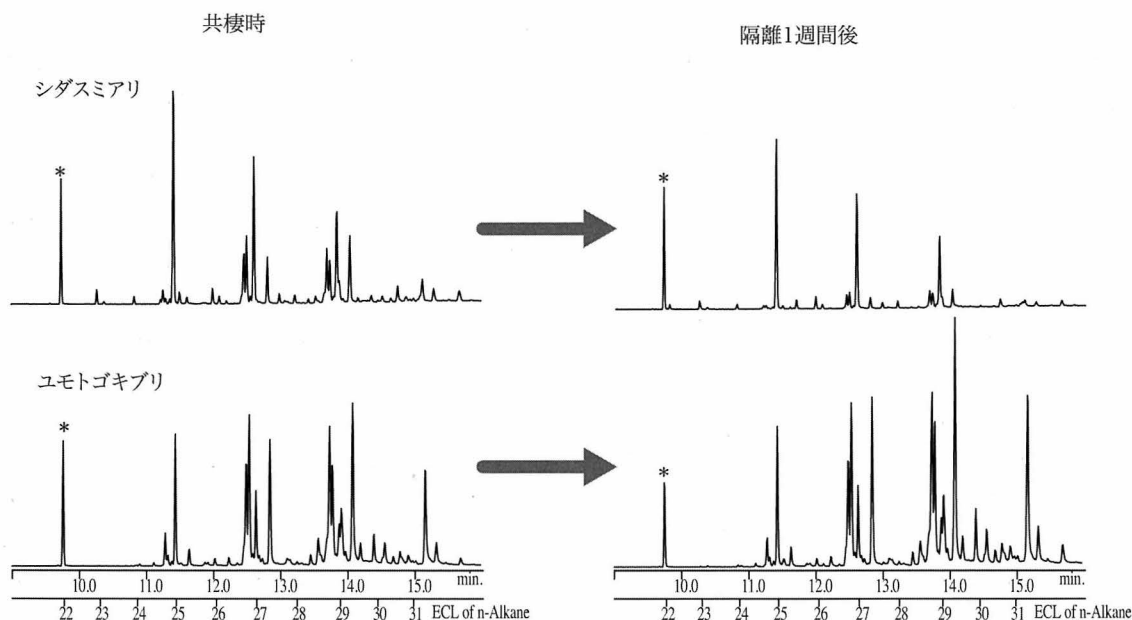


図1. 着生シダに営巣するシリアゲアリ（上段）と好蟻性ゴキブリ（下段）の体表炭化水素のクロマトグラム。図中の*は内部標準（n-ドコサン）のピークを示す。左側が採取後すぐに抽出した場合で、右側が種別に隔離飼育を1週間行ったあとに抽出した場合である。

は、化学的に巣の同胞と同様だと認識されているからと思われる。この炭化水素類を、ユモトゴキブリが化学擬態しているのかを確かめるべく、採取後に種ごとに別の容器に分け入れ、しばらくの間互いの種から隔離して飼育し、体表炭化水素の組成がどのように変化するかを追った。すると、ユモトゴキブリの体表炭化水素の組成や組成比は全くと言っていい程変化せず、量的にも維持された。つまり、この組成はゴキブリが生合成している本来の化学的なプロフィールだと思われる。一方、宿主ワーカーのほうは1週間も経たないうちに体表炭化水素のうち多くの成分が急減し、総量も低下した（乾ほか未発表）（図1）。これらの結果は、採取後に観察した2種共通の化学プロフィールが、もともとゴキブリ由来のもので、アリの体表へとうつついていたことを示唆している。しかし、体表炭化水素の化学プロフィールを巣の仲間認識に利用しているのはアリの方であり、まったく別の種で社会寄生者であるはずのゴキブリの成分にまみれることを許すなど、これまでの知見からは考えられないことである。しかし、着生シダ内部で見つかった他の稀少種の好蟻性の甲虫などでも、一部の種について体表炭化水素を調べてみたが、やはりユモトゴキブリと同じ組成を示し、また、ユモトゴキブリが圧倒的な個体数で巣内に生息することや、1個体当たりの炭化水素の総量が大き

かったことなどから、着生シダのドマティア内部はユモトゴキブリ由来の炭化水素類が蔓延していることは間違いなさそうである。隔離後、シダスミシリアゲアリに残った成分は、一般にシグナル性が低いとされる直鎖飽和炭化水素がほとんどであった。またシダスミシリアゲアリはコロニーが違って種内では攻撃をほとんどしなかった。これらのことから、シダスミシリアゲアリはそもそも特定の組成や組成比に反応して同胞認識をするというよりは、単に馴染みのない異質な組成や組成比に対して速やかに攻撃をするという機序により樹冠に君臨しているのかもしれない。しかし、もしそうだとすると、なぜユモトゴキブリの炭化水素プロフィールだけを受け入れるに至ったのかは不明である。ユモトゴキブリが着生シダ内部で多量に生息することは、アリにとって何らかの利益があるのかもしれない。なぜなら、アリに対して報酬が提供される相利的な関係においては、アリ類が同胞とは異なる化学プロフィールであっても、相手の種に固有のプロフィールを受け入れることはありえるからだ（Guerrieri et al. 2009; Hojo et al. 2014）。ユモトゴキブリは、木質のセルロースを分解するためのエンドグルカナーゼや β -グルコシダーゼを、シロアリ類に匹敵する高い活性で持つことが分かっている（湯本 私信）。これにより、フタバガキの樹皮近辺の木質部を分解し、着生シダ類が

フタバガキ高木の樹冠部で良い生育を果たすための施肥の役割を担っているとすれば、「栄養共生型」のアリ植物において、アリよりも栄養共生者としての重要度が高い共生相手だと捉えられる。しかし、仮にユモトゴキブリが着生シダにとって林冠での“土壌”形成者であったとしても、アリに対して直接的に報酬を与えるわけではないので、ゴキブリが化学的に受け入れられている理由はまだ分からない。

ウラボシ科の着生シダは、地表から遠く離れた高い木の樹冠部にあるため、ユモトゴキブリの採集は容易ではなく、ようやくその生態の一端が見え始めたところである。そして、体表成分の化学分析から見えたその一端が、この種がこれまで知られたどのアリの巣内の昆虫にもあてはまらない例外的な生態を持つことを示唆した。林冠の着生植物は栄養を得にくいその生息場の環境の要請からアリ植物が多く、アリ類がもたらす有機物が着生植物の定着に貢献する。そのため、アリをガーデナーに見立てて林冠の着生群集は「アリの庭園」“ant-garden”とよばれる (Blüthgen et al. 2001; Kaufmann and Maschwitz 2006)。高い林冠に広がるアリの庭園には、アリに追い払われずに庭園に住みつく多様な好蟻性昆虫がいて、それぞれに独特の化学的な戦略で安住を果たしているのかもしれない。天空の庭にはまだ多くの秘密が隠されている。

オオバギ属アリ植物とムラサキシジミの幼虫

林冠ほどまで高くはないが、成長すれば10～20 mほ

どになる木本のオオバギ属は、非常に多くのアリ植物種を含み、東南アジアの代表的なアリ植物である。オオバギ属アリ植物の共生系は、典型的な「被食防衛型」であり、共生するのは主にシリアゲアリの種で、そのワーカーは、実質的に生涯を宿主のオオバギの樹上のみで過ごし、宿主が分泌する栄養体や花外蜜を主要な餌とし、やってくる植食者や巻きつく蔓植物を攻撃して排除する (Fiala et al. 1989)。文字通りの“自宅警備員”だが、防衛力は高く、このアリ防衛のおかげでオオバギのアリ植物種の食害は著しく低く抑えられている (Itioka et al. 2000)。しかし、ここにもアリの攻撃をかわし、オオバギ属アリ植物を摂食して成長を果たす奇様な昆虫が登場する。アリ防衛があるため、どのオオバギ種においても野外での個体数は少ないものの、実に多様な昆虫がこれらのアリ植物に特殊化を果たしている (清水 私信)。そのなかに、シジミチョウ科ムラサキシジミ (*Arhopala*) 属の幼虫がいる (Okubo et al. 2009)。シジミチョウ科は、多くの種がアリ類に対して報酬となる蜜を分泌し、アリから保護やケアのサービスを受ける相利的な関係を持つことで有名である (Pierce et al. 2002)。しかし、オオバギ属のアリ植物を専食するムラサキシジミ属数種の幼虫たちは、寄主植物をめぐって防衛アリ種とは競合的關係になる。また、オオバギ属アリ植物に住むシリアゲアリは、食べ物を主に寄主植物の分泌物に依存しており、さらに中空の茎の内部にあるアリの巣内に絶対的に共棲するカイガラムシもいて、そこから動物性の蜜は十分に得られるので (Heckroth et al. 1998; Ueda et al. 2012)、シジミチョウ幼

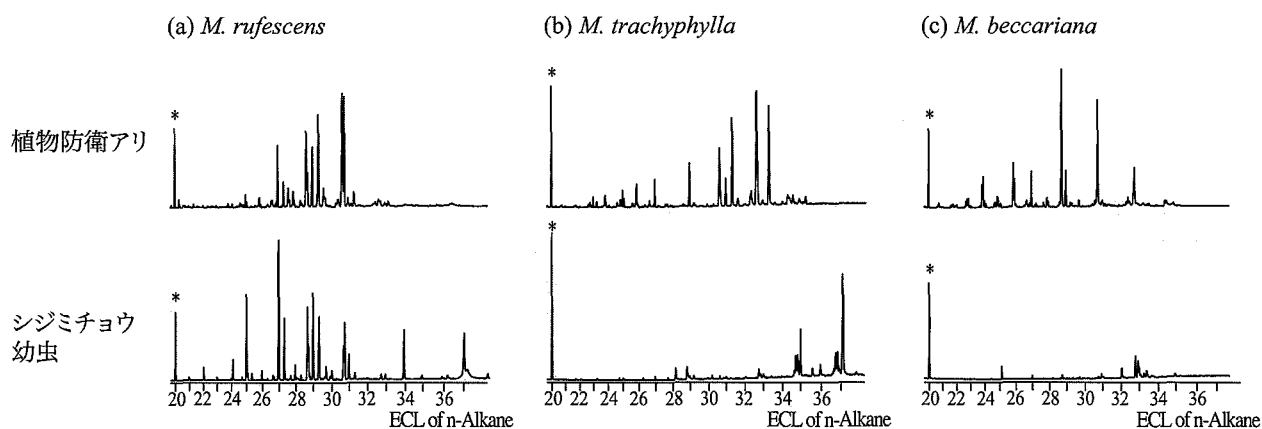


図2. オオバギ属アリ植物の *M. rufescens* (a)、*M. trachyphylla* (b)、*M. beccariana* (c) にそれぞれ営巣するシリアゲアリ種 (上段) と、それぞれの植物種を専食するムラサキシジミ幼虫 (下段) の体表炭化水素のクロマトグラム。ただし、*M. beccariana* を専食するムラサキシジミ (c の下段) に見られる ECL33 付近の2つの主成分ピークはテルペン類。*は内部標準 (n-ドコサン) のピークを示す。

虫の蜜が魅力的な餌源とはなりにくい。そのうえ、シジミチョウ幼虫の摂食は、オオバギの葉の機械的損傷を必ず伴い、傷口から揮発する匂い成分は防衛アリの攻撃行動を引き起こしてしまう (Inui and Itioka 2007)。そのため、ムラサキシジミ属の幼虫たちも、うまく化学的に防衛アリに成りすます化学擬態を行っている可能性は高い。ところが、複数の種のムラサキシジミ幼虫と、その寄主植物に住む防衛アリ種とで、体表炭化水素を分析したところ、化学擬態が見られたのはたったの1種だけで、他の種はアリとは似ても似つかぬ化学プロフィールを示した (Inui et al. 2015) (図2)。さらにそのうちの1種については、炭化水素をほとんど持っておらず、昆虫としては他に例を見ないテルペン類が体表成分の主成分を占めていた (乾未発表)。つまり、ムラサキシジミという一つの属内に、アリ防衛をかいくぐってアリ植物上に侵入するための化学的な戦略に大きな変異が存在するということである。そして、化学擬態をしていないことが分かった種は、ユモトゴキブリの例と同様に、これまでに全く知られていない化学的な戦略を採っていることが予想される。

化学で見える種間関係とその機序の多様性

東南アジア熱帯雨林には、林冠にも低木層にもアリ植物がたくさん分布する。アリ類と植物の究極的に密接な相互作用系であるアリ植物共生で、さらにそこに入り込む第三の役者である好蟻性生物に注目し、アリとの関係を化学的に調べてきた。そこで臆気ながらも明らかになったことは、アリとの詳細な関係やその関係に介在する化学生態学的なしくみすらも、予想をはるかに超えて多様だということである。多くの過去の研究で扱われてきた相互作用系や、実証されてきた化学的な機構などであっても、熱帯雨林では、似たような相互作用系にそれらの知見が当てはまらないケースが容易に見つかるということである。非常に多様性が高い熱帯雨林の節足動物群集において、アリ植物上の好蟻性昆虫群集は、アリ植物という限られた生息場にパッチ状に存在する、いわば閉じたサブセットであるが、そこにも多様な未知の種や関係が詰まっている。アリが守る秘密の庭の隅にライトを当て、目では見えにくいアリと他の生物との関係を可視化する手法として、化学生態学的な手法は有効であると考える。

引用文献

- Blüthgen N, Schmit-Neuerburg V, Engwald S, Barthlott W (2001) Ants as epiphyte gardeners?: comparing the nutrient quality of ant and termite canopy substrates in a Venezuelan lowland rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 17:887-894
- Bonavita-Cougourdan A, Clément JL, Lange C (1987) Nestmate recognition: the role of cuticular hydrocarbons in the ant *Camponotus vagus* Scop. *Journal of Entomological Science*, 22:1-10
- Chomicki G, Renner SS (2015) Phylogenetics and molecular clocks reveal the repeated evolution of ant-plants after the late Miocene in Africa and the early Miocene in Australasia and the Neotropics. *New Phytologist*, 207:411-424
- Davidson D (1988) Ecological studies of neotropical ant gardens. *Ecology* 69:1138-1152
- Davidson DW, McKey D (1993) The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationships. *Journal of Hymenoptera Research*, 2:13-83
- Dettner K, Liepert C (1994) Chemical mimicry and camouflage. *Annual Review of Entomology*, 39:129-154
- Fiala B, Maschwitz U, Pong TY, Helbig AJ (1989) Studies of a South East Asian ant-plant association: protection of *Macaranga* trees by *Crematogaster borneensis*. *Oecologia*, 79:463-470
- Gay H (1993a) Animal-fed plants?: an investigation into the uptake of ant-derived nutrients by the far-eastern epiphytic fern *Lecanopteris* Reinw. (Polypodiaceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 50:221-233
- Gay H (1993b) Rhizome structure and evolution in the ant-associated epiphytic fern *Lecanopteris* Reinw. (Polypodiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 113:135-160
- Guerrieri FJ, Nehring V, Jørgensen CG, Nielsen J, Galizia CG, D'Ettorre P (2009) Ants recognize foes and not friends. *Proceeding of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276:2461-2468
- Heckroth H-P, Fiala B, Gullan PJ, Idris AH, Maschwitz U (1998) The soft scale (Coccidae) associates of Malaysian ant-plants. *Journal of Tropical Ecology*, 14:427-443
- Hojo MK, Yamamoto A, Akino T, Tsuji K, Yamaoka R (2014) Ants use partner specific odors to learn to recognize a mutualistic partner. *PLoS One* 9:e86054
- Hosoishi S, Ogata K (2009) A taxonomic revision of the Asian endemic subgenus *Physocrema* of the genus *Crematogaster* (Hymenoptera: Formicidae). *Zootaxa*, 2062:15-36
- Howard RW (1993) Cuticular hydrocarbons and chemical communication. In: Stanley-Samuelson DW, Nelson DR (ed) *Insect Lipids: Chemistry, Biochemistry and Biology*, 179-226. University of Nebraska Press, Lincoln
- Huxley C (1980) Symbiosis between ants and epiphytes. *Biological Reviews*, 55:321-340
- Inui Y, Itioka T (2007) Species-specific leaf volatile compounds

- of obligate *Macaranga* myrmecophytes and host-specific aggressiveness of symbiotic *Crematogaster* ants. *Journal of Chemical Ecology*, 33:2054-2063
- Inui Y, Shimizu-Kaya U, Okubo T, Yamasaki E, Itioka T (2015) Various chemical strategies to deceive ants in three *Arhopala* species (Lepidoptera: Lycaenidae) exploiting *Macaranga* myrmecophytes. *PLoS One*, 10(4):e0120652
- Inui Y, Tanaka HO, Hyodo F, Itioka T (2009) Within-nest abundance of a tropical cockroach *Pseudoanaplectinia yumotoi* associated with *Crematogaster* ants inhabiting epiphytic fern domatia in a Bornean dipterocarp forest. *Journal of Natural History*, 43:1139-1145
- Itioka T, Nomura M, Inui Y, Itino T, Inoue T (2000) Difference in intensity of ant defense among three species of *Macaranga* myrmecophytes in a Southeast Asian dipterocarp forest. *Biotropica*, 32:318-326
- Janzen DH (1966) Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution*, 20:249-275
- Kaufmann E, Maschwitz U (2006) Ant-gardens of tropical Asian rainforests. *Naturwissenschaften*, 93:216-227
- Kleinfieldt SE (1978) Ant-gardens: the interaction of *Codonanthe crassifolia* (Gesneriaceae) and *Crematogaster longispina* (Formicidae). *Ecology*, 59:449-456
- Lenoir A, D'Etorre P, Errard C, Hefetz A (2001) Chemical ecology and social parasitism in ants. *Annual Review of Entomology*, 46:573-599
- Maruyama M (2010) A new genus and species of myrmecophilous aphodiine beetle (Coleoptera, Scarabaeidae) inhabiting the myrmecophytic epiphyte *Platyserium* sp. (Polypodiaceae) in the Bornean rainforest canopy. *Zookeys*, 34:49-54
- Maruyama M, Bartolozzi L, Inui Y, Tanaka H, Hyodo F, Shimizu-Kaya U, Takematsu Y, Hishi T, Itioka T (2014) A new genus and species of myrmecophilous brentid beetle (Coleoptera: Brentidae) inhabiting the myrmecophytic epiphytes in the Bornean rainforest canopy. *Zootaxa*, 3786:73-78
- Nomura M, Itioka T, Itino T (2000) Variations in abiotic defense within myrmecophytic and non-myrmecophytic species of *Macaranga* in a Bornean dipterocarp forest. *Ecological Research*, 15:1-11
- Okubo T, Yago M, Itioka T (2009) Immature stages and biology of Bornean *Arhopala* butterflies (Lepidoptera, Lycaenidae) feeding on myrmecophytic *Macaranga*. *Transactions of the Lepidopterological Society of Japan*, 60:37-51
- Pierce NE, Braby MF, Heath A, Lohman DJ, Mathew J, Rand DB, Travassos MA (2002) The ecology and evolution of ant association in the Lycaenidae (Lepidoptera). *Annual Review of Entomology*, 47:733-771
- Roth LM (1995) *Pseudoanaplectinia yumotoi*, a new ovoviviparous myrmecophilous cockroach genus and species from Sarawak (Blattaria: Blattellidae; Blattellinae). *Psyche*, 102:79-87
- Tanaka H, Inui Y, Itioka T (2009) Anti-herbivore effects of an ant species, *Crematogaster difformis*, inhabiting myrmecophytic epiphytes in the canopy of a tropical lowland rainforest in Borneo. *Ecological Research*, 24:1393-1397
- Tanaka H, Yamane S, Itioka T (2012) Effects of a fern-dwelling ant species, *Crematogaster difformis*, on the ant assemblages of emergent trees in a Bornean tropical rainforest. *Annals of the Entomological Society of America*, 105:592-598
- Tanaka HO, Itioka T (2011) Ants inhabiting myrmecophytic ferns regulate the distribution of lianas on emergent trees in a Bornean tropical rainforest. *Biology Letters*, 7:706-709
- Ueda S, Okubo T, Itioka T, Shimizu-kaya U, Yago M, Inui Y, Itino T (2012) Timing of butterfly parasitization of a plant-ant-scale symbiosis. *Ecological Research*, 27:437-443
- Yu DW (1994) The structural role of epiphytes in ant gardens. *Biotropica*, 26:222-226
- van Zweden JS, D'Etorre P (2010) Nestmate recognition in social insects and the role of hydrocarbons. In: Blomquist G, Bagnères AG (ed), *Insect Hydrocarbons: Biology, Biochemistry, and Chemical Ecology*, 222-243. Cambridge University Press, Cambridge