

アリーアブラムシ共生系における今後の展望：内部共生細菌や天敵群
集を含めた複合共生系とアブラムシの適応との相互作用

簡易表題：アリーアブラムシ共生系の展望

片山 昇

京都大学生態学研究センター

Perspectives on ant-aphid mutualisms: interactions between adaptation of aphids and complex mutualisms including endosymbiotic bacteria and natural enemies of the aphids

¹Noboru KATAYAMA (Center for Ecological Research, Kyoto University)

¹ E-mail: n-kata@ecology.kyoto-u.ac.jp

相利共生とは、相互に関係する生物種が互いに相手から利益を受ける関係であり、あらゆる生態系にみられる。しかし、相利共生は状況に応じて変化し、時として解消される。相利共生は多様な生物種を生み出してきた大きな要因であるため、相利共生の動態を解明することは生態学や進化学の重要な課題となってきた。アリとアブラムシの関係は、アブラムシが甘露を提供するかわりに、アリがアブラムシの天敵を排除するという、良く知られた相利共生の一つである。しかし、アリ-アブラムシの関係は生態的あるいは進化的に変化しやすく、相利から片利、さらには敵対にいたるまで多様な形態が存在する。このようなアリ-アブラムシ系における関係の変異の創出や相利共生の維持機構について、これまでの研究ではアブラムシがアリに随伴されることに対するコストと利益を考慮した最適化理論が用いられてきたが、その範疇に収まらない例が多い。一方で、(1) アブラムシの内部共生細菌は宿主の形質を変化させる、(2) アリは局所的な昆虫の群集構造を決める、ということが明らかにされてきた。そこで本稿では、アリ-アブラムシ系を複数の生物が関わる相互作用として捉え直し、相利共生の動態について議論する。特に、(1) アリ-アブラムシ-内部共生細菌による複合共生系の存在と、(2) アリ-アブラムシの相利共生とアブラムシ天敵の群集動態とのフィードバックについて仮説を提唱する。

キーワード：相利共生、ブフネラ、ギルド内捕食、階層構造、種内変異

緒言

相利共生とは、相互に利益を与えあう種間関係であり、あらゆる生態系にみられる (Boucher et al. 1982 ; Herre et al. 1999)。たとえば、陸上の植物種の約

80%は地下部で菌根菌との共生関係をもち (Harrison 1997)、大多数の動物は消化管に共生微生物を保有する (Dillon and Dillon 2004)。しかし、相利共生の本質は、相手に利益を与えることによって自らの利益を高める利己的な相互作用であり、相手からより多くの利益を搾取し、自分の投資を少なくすることに対して選択が働く。そのため、相互作用する生物の間に利益の対立が生じ、共生者をだます種も現れる。たとえば、送粉共生において、蜜腺のない花や擬態花などは送粉者に対する「裏切り」としてよく知られている (Gilbert et al. 1991)。

相手に裏切られた場合、関係が解消されることもある。たとえば、植物と菌根菌や根粒菌の関係は条件によって変わり、土壌中に栄養塩が多い場合には、菌根菌や根粒菌は植物に対して寄生的に働く (Johnson et al. 1997)。そのため、植物はこれらの微生物の感染率を低下させ、関係を解消させることが知られている (Caetano-Anollínés and Gresshoff 1991 ; Kiers et al. 2003)。さらに第三者が系に介入する場合、相互作用によって生じる結果はより条件依存的になる (Bronstein 1994)。特に、相利的な二者間の関係を搾取する第三者 (搾取者 : exploitator) が存在する場合には (Smith and Smith 1996 ; Bao and Addicott 1998 ; Currie et al. 2003)、彼らの存在が共生者間の絶滅リスクを増加させ、相利共生がもはや維持されなくなることもある (Bronstein 2001, Ferrière et al. 2007)。

相利共生は多様な生物を生み出してきた主要な要因であり、さらに、相利共生の存在は、共生者以外の生物群に対しても作用し、しばしばその地域の群集構造を決める要因ともなる (Wimp and Witham 2001, 2007 ; Ohgushi 2005)。したがって、相利共生の動態を解明することは、生態学および進化学上の重要な課題であり、現在も多くの研究がなされている (Sachs and Simms 2006 ; Ferrière et al. 2007)。しかし、これまでの相利共生に関する研究の多くは、二者間、あるいは三者間の相互作用における関係の維持機構に焦点が当てられてきた。そのため、群集内での相利共生の維持機構についてはそれほど着目されてこなかった。し

かし、実際には生物は群集内でしばしば複数の共生系に関わっており、多種との相互作用の影響を受ける。特に、多くの動物では、体内に共生微生物をもつことで内部共生系を形作っているが、このような内部共生系が維持されなくなることによって、宿主の形質は大きく変化する (Sasaki and Ishikawa 1993)。宿主の形質の変化は、宿主と別の生物との関係を変化させ、局所的な生物の群集構造を決める。その群集構造の変化は、宿主に対する選択圧の方向を変化させる。したがって、群集内で作用する相利共生の維持機構について考える場合、相利共生を多種が関わる相互作用系として捉え、その動態を考慮しなければならない。

アリとアブラムシの関係は、アブラムシが甘露を提供するかわりにアリがアブラムシの天敵を排除する相利共生の一つとして知られている (Way 1963)。これまでもその維持機構に関して多くの研究がなされてきた (たとえば、Stadler and Dixon 1999, 2005 ; Yao et al. 2000 ; Stadler et al. 2001)。アリ-アブラムシ系には、相利から敵対関係まで多様な関係がみられ (Bristow 1991)、条件に依存してその関係が変化する (Sakata 1994, 1995)、という特徴がある。さらに近年、(1) アブラムシと共生微生物による内部共生系は、アブラムシの種内変異を生み出す (Oliver et al. 2003 ; Tsuchida et al. 2004)、(2) アリは多くの昆虫に対して攻撃的に振る舞うため、局所的な昆虫の群集構造を決める (Wimp and Whitham 2001, 2007 ; Suzuki et al. 2004)、という性質も明らかにされてきた。以上のような性質により、上述の「群集内における相利共生の動態」を考える上で、良いモデルケースとなっている。

本稿では、まず、アリ-アブラムシ系における相利共生の維持機構について、最適化理論に基づいたこれまでの研究を紹介する。次に、アリ-アブラムシ系を多者が関わる相互作用として捉え、群集内における相利共生の動態について議論する。特に、(1) アリ-アブラムシ-内部共生細菌による複合共生系の存在と、

(2) アリ-アブラムシの相利共生とアブラムシの天敵の群集動態とのフィードバックについて、著者の考え方を提唱したい。

アリとアブラムシの相利共生

アリは地球上で最も成功した分類群の一つで、熱帯から寒帯にかけて広く分布する。その生息場所も多様で、砂漠、草原、森林とあらゆる生態系にみられる。アリの食性は基本的に肉食で、エネルギー源として蜜を利用する。このようなアリの食性を利用して、様々な生物がアリと共生関係をもつことが知られている (東 1995)。

同翅亜目昆虫 (主にアブラムシ科 Aphididae、ツノゼミ科 Membracidae、カタカイガラムシ科 Coccidae およびコナガイガラムシ科 Pseudococcidae) の中でも、甘露と呼ばれる糖分に富んだ排泄物でアリを誘引するものがある。これらの昆虫が餌として利用する植物の師管液は糖が多く、栄養が特定のものに片寄っている。特に、餌の窒素不足を補うため、同翅亜目昆虫は師管液を多量に吸汁しなければならず、余剰の糖を甘露として排泄する (Dixon 1998 ; Stadler and Dixon 2005)。アリは、このような糖分に富んだ甘露を餌として利用する代わりに、同翅亜目昆虫に様々な利益を提供するのである。たとえば、アリに随伴されることによって、アブラムシの採餌速度 (Banks and Nixon 1958 ; Takeda et al. 1982) や繁殖・成長速度 (El-Ziady and Kennedy 1956 ; El-Ziady 1960 ; Buckley 1987) が増加することが知られている。これらのサービスの中で、アブラムシにとって最も利益が大きいのは、コロニーを攻撃する天敵を排除するアリの保護行動である (Banks 1962 ; Buckley 1987 ; Katayama and Suzuki 2002, 2003)。

これまでに多くの研究で、アリによる保護行動がアブラムシにとって大きな利益をもたらすことが明らかにされてきた。しかし一方で、近縁種群にもアリ

との関係をもたない種がみられる。たとえば、アリと密接な関係をもつのは全アブラムシ種の20~30%程度でしかなく (Bristow 1991; Stadler and Dixon 1998)、その種間関係は相利から片利にいたるまでの連続的な変異がみられる。さらに、環境条件によっては、関係が相利から敵対へと変化する場合は知られている (Sakata 1994, 1995; Stadler and Dixon 2005)。このような関係の変異が、系の動態や多様性の維持に大きく影響しているため、相利共生の動態に関する研究として、アリとアブラムシの関係が注目されてきた (Bristow 1991; Stadler and Dixon 1999, 2005; Shingleton et al. 2005)。

アリ-アブラムシ系の可塑性

相利共生はお互いに利益を与えあう相互作用であるが、相互作用は不変ではなく、進化的あるいは生態的なタイムスケールで変化する (Bronstein 1994)。進化的なタイムスケールで見た場合、相利共生の解消は、共生による絶滅率の増加や、相利から寄生への移行などによって引き起こされるだろう (Sachs and Simms 2006; Ferrière et al 2007)。特に、自らの生存を相手に依存する絶対的な関係では、相手の絶滅による相利共生の解消が生じやすい。また、絶対共生では寄生関係への進化的な移行も様々な系で生じている (Pierce 1987; Pellmyr et al 1996; Machado et al. 2001; Als et al 2004)。

アブラムシでもアリとの絶対共生は知られているが、特定のアリ種に依存するアブラムシはあまりみられない。むしろ、アリ-アブラムシ系は進化的に変化しやすく、同属内でもアブラムシはアリに随伴される能力を複数回に渡って獲得と喪失を繰り返してきたことが示唆されている (Shingleton and Stern 2003)。したがって、アリ-アブラムシの相利共生の創出および解消は、より生態的なタイムスケールで、コストと利益の比の条件依存的な変化によって引き起こされ

るであろう。

アリ随伴に対するアブラムシ側の要因

アブラムシがアリを誘引することにおいて、甘露の質や量は重要である (Hölldobler and Wilson 1990 ; Bonser et al. 1998)。アブラムシの甘露には、餌である師管液にない成分も含まれるため (Hendrix et al. 1992)、アブラムシの体内で甘露成分の合成が行われる。もし、アブラムシが良質の甘露を提供することに生理的なコストを伴うのなら、そのコストはアリに随伴されることに対するアブラムシ側の制限要因の一つとして働く。このようなアブラムシ側の制限要因について、いくつかの実証的・理論的研究がなされている (Völkl et al. 1999 ; Stadler and Dixon 1999, 2005 ; Yao and Akimoto 2000, 2002)。しかし、アリ随伴の生理的なコストはアブラムシ全般で検出されるとは限らず、アリとの相利共生を制限する要因として一般的ではないかもしれない。そこで、次に、アブラムシが排泄する甘露成分とアリの随伴に伴ってアブラムシにかかる生理的なコストについて再検討する。

1. 甘露成分

アブラムシがアリへ提供する甘露の主要な成分は糖とアミノ酸で、その量や成分はアブラムシや寄主する植物の種類によって異なる。アブラムシが餌として利用する植物の師管液の主要な成分はショ糖などの糖類で、アミノ酸ではアスパラギンとグルタミンが多い (Ziegler 1975 ; Sasaki et al. 1990 ; Douglas 2006)。アブラムシは、師管液中の必要なものを吸収したあと、残りを甘露として排泄する。たとえば、師管液中の全アミノ酸濃度は、約 60-200mM であるが、甘露

中のアミノ酸濃度は、師管液の30%程度にまで低下する(Douglas 1992; Sasaki and Ishikawa 1995; Liadouze et al. 1996; Febvay et al. 1999; Lohaus and Moeller 2000; Sandström and Moran 2001; Bernays and Klein 2002; Fischer et al. 2002; Wilkinson and Douglas 2003; Hunt et al. 2006)。このように、アブラムシの甘露は排泄物という点で、他の生物がアリへ提供する報酬(植物の花外蜜やフードボディー(food body)、シジミチョウ幼虫の蜜(dorsal nectar))とは、基本的に異なる。

Völkl et al. (1999) は、ヨモギギク (*Tanacetum vulgare*) に寄生する数種のアブラムシの甘露成分を調べた結果、甘露中にメレジトースを多く含むアブラムシほど、アリに随伴される傾向が高いことを見つけた。さらに、*Chaitophorus* 属のあるアブラムシでは、アリに随伴されると甘露中のメレジトースが増加し、グルコースが低下することが知られている(Fischer and Shingleton 2001; but see Yao and Akimoto 2001)。メレジトースはグルコース2分子とフルクトース1分子から構成される三糖類の1種である。植物の師管液にはこのような三糖類は含まれておらず、アブラムシは師管液中のショ糖からメレジトースを体内で合成する(Fisher et al. 1984; Douglas 2006)。したがって、メレジトースの合成は、アブラムシにとって生理的なコストを伴うと考えられるが、アブラムシがアリを誘引することにおいて、メレジトースがどの程度貢献するかについては不明な点も多い。ヨーロッパ産トビイロケアリ (*Lasius niger*) は他の糖よりもメレジトースを好むが(Völkl et al. 1999; Tinti and Nofre 2001)、オーストラリアの多くのアリではメレジトースよりショ糖の方を好む(Blüthgen and Fiedler 2004)。

アブラムシにとってメレジトースは、アリを誘引することとは無関係なくいくつかの機能がある(Douglas 2006; Wäckers et al. 2006)。たとえば、メレジトースを含む高分子のオリゴ糖は、糖濃度が高い師管液を吸う際に浸透圧を調整する働きがある(Fisher et al. 1984; Wilkinson et al. 1997; Douglas 2006)。師管液には高濃度のショ糖が含まれ、この浸透圧は昆虫の体液の浸透圧よりもはるかに

高い。アブラムシは高分子の糖を合成することで体液中の浸透圧を高め、アブラムシの体組織から師管への水分の流出を防ぐ。アリを随伴しないエンドウヒゲナガアブラムシ (*Acyrtosiphon pisum*) や寄生蜂も、高濃度のショ糖を採餌させると、メレジトースや他のオリゴ糖を腸内で合成する (Wilkinson et al. 1997 ; Ashfold et al. 2000 ; Wächers et al. 2006 ; Woodring et al. 2007)。したがって、アブラムシがアリを誘引することに関して、メレジトースは必ずしも必要とされるわけではないのかもしれない。

2. アリ随伴の生理的なコスト

分泌物としてのアリへの報酬は、植物の「花外蜜」や「フードボディー」や、シジミチョウ幼虫の「蜜」などが知られ (Koptur 1992 ; Linenmair et al. 2001 ; Pierce 2002)、これらの物質は、分泌することに多少のコストを伴うと考えられる。植物の花外蜜に関しては、分泌の代謝的なコストは小さいことが予想されているが (O' Dowd 1979 ; 片山ら 未発表)、シジミチョウ幼虫の蜜は、分泌に相当のコストを伴う (Pierce et al. 1987, 2002 ; Fraser et al. 2001, but see Fiedler and Hölldobler 1992 ; Wagner and Martinez-del-Rio 1997)。

アブラムシにおいても、アリの随伴に伴うコストが報告されている (表 1)。たとえば、マメクロアブラムシ (*Aphis fabae*) やカシワホシブチアブラムシ (*Tuberculatus quercicola*) では、アリに随伴された場合、体サイズの減少や繁殖形質に負の影響がみられる (Stadler and Dixon 1998 ; Yao et al. 2000)。しかし、同翅亜目全般で見ると、アリに随伴されることによって、逆に成長の促進など正の効果が得られることも多い (表 1)。これは、甘露が排泄物であることと関連すると思われる。甘露は糖分に富んだ排泄物であるため、これはアブラムシの罹病の原因となるが、アリは甘露を取り除くことによって、同翅亜目昆虫の

衛生状態を高める効果がある (Nixon 1951)。そのようなプラスの効果はアリ随伴のコストを上回る場合が多いと考えられる。

アリの誘引する強さにおいてアブラムシの種間で変異があることは古くから知られ、それを生み出す要因について研究されてきた。いくつかの研究では、アブラムシ側の生理的なコストに焦点を当ててきたが (たとえば、Stadler and Dixon 1999, 2005 ; Yao and Akimoto 2000, 2002 ; Stadler et al. 2001)、アリの随伴に伴う生理的なコストがアブラムシにはかからない場合も多い (表 1)。

アリの誘引する強さにおけるアブラムシの種内変異

アブラムシにみられる、アリの誘引する強さの変異に関するこれまでの研究の多くは、系統関係を考慮しない種間比較によるもので、種内変異については着目されてこなかった。進化動態を解明するためには、個体群内の遺伝子頻度の変化を追跡する必要があるが、これまでの種間比較では、個体群内の遺伝子頻度の変化を追跡していないため、アリの誘引するための形質の進化の動態を明らかにすることができなかった。

周囲の群集構造が異なる場所では、異なる方向へ集団内の遺伝子頻度が急速に変化することが知られている (Thompson 1994, 2005)。著者らが、異なる 2 カ所 (佐賀市と大津市) でマメアブラムシ (*Aphis craccivora*) のアリの随伴頻度を調べた結果、アリ随伴の強さに関して種内変異があり、それらの周囲の天敵の種類組成が異なることが明らかになった (片山ほか 未発表)。こうした地理的な種内変異も、周囲の天敵の群集構造の変異に応じてもたらされた進化の方向の違いに基づいている可能性がある。

群集内におけるアリ-アブラムシの相利共生の動態

これまでの節では、アリーアブラムシ相利共生の維持機構の過去の研究についてみてきたが、「なぜアリと共生関係をもつアブラムシともたないアブラムシがいるのか？」など、依然として解明されていない点も多い。しかし、アリーアブラムシの系を、「内部共生細菌などの生物的な要因によって系の多型が生み出され、周りの生物群集との相互作用の中でその系は維持される」ものとして捉え直すことで、新たな視点をもたらすことができる。以下の節で、(1) アリーアブラムシ-内部共生細菌による複合共生系の存在と、(2) アリーアブラムシの相利共生とアブラムシ天敵の群集動態とのフィードバックについて、著者の考え方を提唱し、群集内で作用する相利共生の動態について考察したい。

1. 内部共生細菌がアリーアブラムシの共生系へ与える影響

多くの動物は、体内に共生微生物を持つが、彼らとの相利共生によって宿主の形質は大きく変化し、それが進化動態に影響する (Thrall et al 2006)。アブラムシは、生存に必要な資源をブフネラ (*Buchnera*) という内部共生細菌から得ている (Buchner 1965)。ブフネラは菌細胞と呼ばれるアブラムシの体内にある組織の中で必須アミノ酸の合成と窒素のリサイクルを行い、アブラムシを助ける (Sasaki et al. 1991 ; Douglas 1989, 1998)。ブフネラは、糖などの生存に必要な物質をアブラムシから供給してもらうため、アブラムシなしでは生存できず、アブラムシもブフネラなしでは生存できない (Houk and Griffiths 1980 ; Ohtaka and Ishikawa 1991)。

このようなブフネラをアブラムシから除去すると、ブフネラに再利用されるはずのアミノ酸がそのまま甘露として捨てられ、アブラムシは不妊となる (Sasaki and Ishikawa 1993)。このことは、ブフネラの機能の違いや、ブフネラ-アブラム

シの内部共生系の解消が、アブラムシの甘露成分を変化させることを示唆する。アブラムシはブフネラ以外にも生存に必ずしも必要としない複数種の共生細菌を保有する。これらの共生細菌も単なる寄生者ではなく、高温 (Montllor et al. 2002 ; Russel and Moran 2006) や寄生蜂 (Oliver et al. 2003, 2005, 2006) に対する耐性、寄主植物の拡大 (Tsuchida et al. 2004) など様々な機能をアブラムシにもたらす。さらに、これらの共生細菌の間には、住み場所などを介した相互作用が存在しうることが報告されている (Koga et al. 2003 ; Sakurai et al. 2005 ; Oliver et al. 2006)。

アブラムシとブフネラの関係のように、相利的な内部共生系の多くは、必要な物質を交換しあう関係である (Douglas 1998)。しかし、内部共生系はいくつかの要因によって解消される (図1)。まず、第一に考えられることは、宿主からの物質供給の停止である (Kiers et al. 2003)。宿主が共生者に物質を供給できない状態におかれると、「宿主が裏切った」状態となり、共生者の方も物質の供給を停止することが予想される。次に、内部共生者間の相互作用がある。宿主への物質の供給は、共生者にとってコストとなるため、特に内部共生者間で競争関係がある場合、それぞれの共生者は宿主への物質の供給を減らす方向に選択が働く (Herre et al. 1999)。選択が働いて物質の供給が減らされると、宿主に対して「共生者が裏切った」状態となる。宿主は共生者への物質供給を停止することで、その関係を解消させる。内部共生系の解消は、宿主の形質を変化させ、それは宿主の体外で別の生物との関係にも影響を及ぼす。このように、(1) 宿主と共生者の間、(2) 共生者と共生者の間、および (3) 宿主と外部生物の間といった、異なる相互作用に対して選択は独立に働きながら、宿主の行動は決まると考えられる (図1)。

図1

今までに、このような内部共生細菌間の相互作用が、アリーアブラムシの相利共生の基盤として働くという証拠は見つかっていない。しかし、内部共生細菌

はアブラムシの代謝経路を変化させ、アリとアブラムシの相利共生の維持に不可欠な甘露成分、特にアミノ酸成分を変化させる可能性が高い。アリは純粋な糖溶液よりも糖とアミノ酸の混合溶液の方をより好むため (Lanze et al. 1993 ; Blüthgen and Fiedler 2004)、アリの誘引の強さにおけるアブラムシの種内変異を生み出す上で、内部共生細菌が重要な役割を果たしている可能性がある。

2. アリ-アブラムシの相利共生とアブラムシの天敵の群集動態

アリ-アブラムシの関係は、その地域のアリ相や天敵相および寄主植物などが深く関与し、周囲の生物群集の影響を受ける (Breton and Addicott 1992 ; Stadler et al. 2002 ; Kaneko 2003a ; Katayama and Suzuki 2003)。一方で、アリは局所的な昆虫群集の組成を決める要因として働くことも、近年認められてきた (Wimp and Whitham 2007)。植物上に訪れるアリは、多くの昆虫に対して攻撃的に振る舞い、その結果、その上のアブラムシ以外の昆虫の個体数や多様性は減少する (Seibert 1992 ; Wimp and Whitham 2001 ; Suzuki et al. 2004)。しかし、アリによる防衛は全ての天敵に対して効果的に働くわけではなく、逆に、アリが天敵を誘引することさえある。例えば、アリによる防衛を回避できる寄生蜂が存在し、そのような寄生蜂はアリをアブラムシ探索の手がかりとして使うことが知られている (Völkl 1992)。しかも、アリはこうした寄生蜂を寄主個体ごと捕食してしまうギルド内捕食者である大型テントウムシや二次寄生蜂を排除してくれる (Völkl 1992, 1997 ; Kaneko 2002, 2003ab)。このように、アリの存在はある種の天敵に対して *enemy-free space* を作り出すことにより、その天敵が利用できるニッチを生み出すことがある。

以上のことを考慮して、群集内でのアリ-アブラムシの相利共生の動態について考えてみたい (図 2)。まず、アリに随伴されない場合、アブラムシはテント

ウムシや寄生蜂などに攻撃されるが、上位の天敵（ギルド内捕食者）は、下位の天敵（ギルド内被食者）の個体数を制限する（図 2 a）。アリがテントウムシなどの上位の天敵を効果的に排除できる場合、アブラムシの集団中から、アリの誘引が強い個体を選択される。その結果、アリアブラムシの相利共生は強まる。しかし、寄生蜂などの下位の天敵の一部はアリの攻撃を巧みにかわし、アブラムシを攻撃できる。さらに、上位の天敵からの捕食からも免れることができるため、下位の天敵によるアブラムシへの選択圧は高まる（図 2 b）。上位の天敵による選択圧よりも下位の天敵による選択圧の方が高く、アブラムシのアリの誘引の強さと下位の天敵に対する耐性（たとえば、寄生蜂に対する生体防衛反応）の間にトレードオフがある場合、今度は逆にアリの誘引が弱い個体を選択される（図 2 b→図 2 a）。このように、アリがいない状況で上位の天敵によってもたらされるアブラムシの死亡よりも下位の天敵による死亡が高い場合には、むしろアリを随伴させないようなアブラムシが相対的により高い適応度を甘受することができると予想される。

図 2

「食うもの」と「食われるもの」の間には、攻撃と防衛形質の共進化がおこる。食われる側の防衛の形質と食う側の防衛打破への形質が相互依存的に進化した場合、互いの形質がエスカレートすることがある。いわゆる「軍拡競争」と呼ばれる共進化で（Dawkins and Krebs 1979）、この考え方は主として二者系で発展してきた。しかし、系に第三者が関与する場合、その様相は異なる。上述の仮説では、アリと天敵との相互作用によってアブラムシに対する上位の天敵と下位の天敵の影響のバランスが変化し、アリとアブラムシの関係は決まると想定している。

本稿では、アリアブラムシ系の変異を生み出し、維持する要因として、アブラムシがもつ内部共生系とアブラムシの天敵群集とアリとの相互作用に着目した。このような多種との相互作用を考慮することで、アリアブラムシの相利

共生を捉え直すことが可能であり、「なぜアリと関係をもつアブラムシともたないアブラムシが存在するか？」という問題に対して、新たな解答を提供できるだろう。

謝辞

本稿をまとめるにあたり貴重な意見を頂いた、大串隆之教授、細川貴弘博士、川越哲博博士、仲澤剛史氏に心から感謝致したい。また、これまでの研究を通して鈴木信彦教授、土田勉博士、北篠賢氏、西田貴明氏には多くの助言を頂きました。あわせて感謝致したい。本稿は二人の査読者および担当編集委員の貴重なご意見により改良された。この研究は21世紀COEプログラム(A14)の助成を受けて行った研究である。

引用文献

- Als TD, Vila R, Kandul NP, Nash DR, Yen S, Hsu Y, Mignault AA, Boomsma JJ, Pierce N (2004) The evolution of alternative parasitic life histories in large blue butterflies. *Nature* 432: 386-390
- Ashfold DA, Smith WA, Douglas AE (2000) Living on a high sugar diet: the fate of sucrose ingested by a phloem-feeding insect, the pea aphid *Acyrtosiphon pisum*. *J Insect Physiol* 46: 335-341
- Banks CJ (1958) Effects of the ant, *Lasius niger* (L.), on the behaviour and reproduction of the black bean aphid, *Aphis fabae* Scop. *Bull Entomol Res* 49: 701-714
- Banks CJ (1962) Effects of the ants, *Lasius niger* (L.) on insects preying on small populations of *Aphis fabae* Scop. on bean plant. *Ann Appl Biol* 50: 669-679
- Banks CJ, Nixon HL (1958) Effects of the ant, *Lasius niger* L., on the feeding and excretion of the bean aphid, *Aphis fabae* Scop. *J Exp Biol* 35: 703-711
- Bao T, Addicott JF (1998) Cheating in mutualism: defection of *Yucca baccata* against its yucca moths. *Ecol Lett* 1: 155-159
- Bernays EA, Klein BA (2002) Quantifying the symbiont contribution to essential amino acids in aphids: the importance of tryptophan for *Uroleucon ambrosiae*. *Physiol Entomol* 27: 275-284
- Blüthgen N, Fiedler K (2004) Preference for sugars and amino acids and their conditionality in a diverse nectar-feeding ant community. *J Anim Ecol* 73: 155-166
- Bonser R, Wright PJ, Bament S, Chukwu UO (1998) Optimal patch use by foraging workers of *Lasius fuliginosus*, *L. niger* and *Myrmica ruginodis*. *Ecol Entomol* 23: 15-21
- Boucher DH, James S, Keeler KH (1982) The ecology of mutualism. *Annu Rev Syst* 13: 315-345

- Breton LM, Addicott JF (1992) Does host-plant quality mediated aphid-ant mutualism? *Oikos* 63: 253-259
- Bristow CM (1984) Differential benefits from ant-attendance to two species of Homoptera on New York ironweed. *J Anim Ecol* 53: 715-726
- Bristow CM (1991) Why are so few aphids ant tended? In: Huxley CR, Cutler DF (eds) *Ant-Plant Interaction*. Oxford University Press, New York, pp 104-119
- Bronstein JL (1994) The Contribution of Ant-Plant Protection Studies to Our Understanding of Mutualism. *Biotropica* 30:150-161
- Bronstein JL (2001) The exploitation of mutualism. *Ecol Lett* 4: 277-287
- Buchner P (1965) *Endosymbiosis of animals with plant microorganisms*. John Wiley and Sons, New York
- Buckley RC (1987) Interactions involving plants, Homoptera, and ants. *Ann Rev Ecol Syst* 18: 111-135
- Caetano-Anollés G, Gresshoff PM (1991) Plant genetic control of nodulation. *Annu Rev Microbiol* 43: 345-382
- Currie CR, Wong B, Stuart AE, Schultz TR, Rehner SA, Mueller UG, Sung G, Spatafora JW, Straus NA (2003) Ancient tripartite coevolution in the attine ant-microbe symbiosis. *Science* 299: 386-388
- Dawkins R, Krebs JR (1979) Arms races between and within species. *Proc R Soc Lond B* 205: 489-511
- Del-Claro K, Oliveira PS (2000) Conditional outcomes in a neotropical treehopper-ant association: temporal and species-specific variation in ant protection and homopteran fecundity. *Oecologia* 124: 156-165
- Dillon RJ, Dillon VM (2004) The gut bacteria of insects: Nonpathogenic interactions. *Annu Rev Entomol* 49: 71-92

- Dixon AFG (1998) Aphid ecology. Chapman and Hall, London
- Douglas AE (1989) Mycetocyte symbiosis in insects. Biol Rev 69: 409-434
- Douglas AE (1992) The nutritional quality of phloem sap utilized by natural aphid populations. Ecol Entomol 18: 31-38
- Douglas AE (1998) Nutritional interactions in insect-microbial symbioses. Annu Rev Entomol 43: 17-37
- Douglas AE (2006) Phloem-sap feeding by animals: problems and solutions. J Exp Bot 57: 747-754
- El-Ziady S (1960) Further effects of *Lasius niger* L. on *Aphis fabae* Scopoli. Proc R Entomol Soc Lond A 35: 30-38
- El-Ziady S, Kennedy JS (1956) Beneficial effects of the common garden ant, *Lasius niger* L. on the black bean aphid, *Aphis fabae* Scopoli. Proc R Entomol Soc London Ser A 31: 61-65
- Febvay G, Rahbe Y, Rynkiewicz M, Guillaud J, Bonnot G (1999) Fate of dietary sucrose and the neosynthesis of amino acids in the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*, reared on different diets. J Exp Biol 202: 2639-2652
- Ferrière R, Gauduchon M, Bronstein JL (2007) Evolution and persistence of obligate mutualists and exploiters: competition for partners and evolutionary immunization. Ecol Lett 10: 115-126
- Fiedler K, Hölldobler B (1992) Ants and *Polyommatus icarus* immatures (Lycaenidae) - sex-related developmental benefits and costs of ant attendance. Oecologia 91: 468-473
- Fischer MK, Hoffmann KH, Völkl W (2001) Competition for mutualisms in an ant-homopteran interaction mediated by hierarchies of ant attendance. Oikos 92: 531-541

- Fischer MK, Shingleton W (2001) Host plant and ants influence the honeydew sugar composition of aphids. *Funct Ecol* 15: 544-550
- Fischer MK, Völkl W, Schopf R, Hoffmann KH (2002) Age specific patterns in honeydew production and honeydew composition in the aphid *Metopeurum fuscoviride*: implications for ant-attendance. *J Insect Physiol* 48: 319-326.
- Fisher DB, Wright JP, Mittler TE (1984) Osmoregulation by the aphid *Myzus persicae*: a physiological role for honeydew oligosaccharides. *J Insect Physiol* 30: 387-393
- Flatt T, Weisser W (2000) The effects of mutualistic ants on aphid life history traits. *Ecology* 81: 3522-3559.
- Fraser AM, Axén AH, Pierce NE (2001) Assessing the quality of different ant species as partners of a myrmecophilous butterfly. *Oecologia* 129: 452-460
- Gilbert FS, Haines N, Dickson K (1991) Empty flowers. *Funct Ecol* 5: 29-39
- Harrison MJ (1997) The arbuscular mycorrhizal symbiosis: An underground association. *Trends Plant Sci* 2: 54-59
- Hendrix DL, Wei Y, Leggett JE (1992) Homopteran honeydew sugar composition is determined by both the insect and plant species. *Comp Biochem Physiol* 101: 23-27
- Herre EA, Knowlton N, Mueller UG, Rehner SA (1999) The evolution of mutualism: exploring the paths between conflict and cooperation. *Trends Ecol Evol* 14: 49-53
- 東正剛 (1995) 地球はアリの惑星. 平凡社, 東京
- Hölldobler B, Wilson EO (1990) *The Ants*. The Belknap Press of Harvard University, Cambridge, Massachusetts
- Houk EJ, Griffiths GW (1980) Intracellular symbiotes of the Homoptera. *Ann Rev Entomol* 25: 161-187
- Hunt EJ, Pritchard J, Bennett MJ, Zhu X, Barrett A, Allen T, Bale JS, Newbury HJ (2006) The *Arabidopsis thaliana*/*Myzus persicae* model system demonstrates that a

- single gene can influence the interaction between a plant and a sap-feeding insect.
Mol Ecol 15: 4203-4213
- Johnson NC, Graham JH, Smith FA (1997) Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. New Phytol 135: 575-585
- Kaneko S (2002) Aphid-attending ants increase the number of emerging adults of the aphid's primary parasitoid and hyperparasitoids by repelling intraguild predators. Entomol Sci 5: 131-146
- Kaneko S (2003a) Different impacts of two species of aphid-attending ants with different aggressiveness on the number of emerging adults of the aphid's primary parasitoid and hyperparasitoids. Ecol Res 18: 199-212.
- Kaneko S (2003b) Impacts of two ants, *Lasius niger* and *Pristomyrmex pungens* (Hymenoptera: Formicidae), attending the brown citrus aphid, *Toxoptera citricidus* primary parasitic, *Lysiphlebus japonicus* (Hymenoptera: Aphidiidae), and its larval survival. Appl Entomol Zool 38: 347-357
- Katayama N, Suzuki N (2002) Cost and benefit of ant attendance for *Aphis craccivora* (Hemiptera: Aphididae) with reference to aphid colony size. Can Entomol 134: 241-249
- Katayama N, Suzuki N (2003) Bodyguard effects for aphids of *Aphis craccivora* Koch (Homoptera: Aphididae) as related to the activity of two ant species, *Tetramorium caespitum* Linnaeus (Hymenoptera: Formicidae) and *Lasius niger* L. (Hymenoptera: Formicidae). Appl Entomol Zool 38: 427-433
- Kiers ET, Rousseau RA, West SA, Denison RF (2003) Host sanctions and the legume-rhizobium mutualism. Nature 425: 78-81
- Koga R, Tsuchida T, Fukatsu T (2003) Changing partners in an obligate symbiosis: a facultative endosymbiont can compensate for loss of the essential endosymbiont

- Buchnera* in an aphid. Proc R Soc Lond B 270: 2543-2550
- Koptur, S. (1992) Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. In: Bernays E (ed), Insect-plant interaction Vol. IV, CRC press, Boca Raton, pp 81-129.
- Lanze J, Varga EL, Pulim S, Chang YZ (1993) Preferences of the fire ant *Solenopsis invicta* and *S. geminata* (Hymenoptera: Formicidae) for amino acid and sugar components of extrafloral nectars. Environ Entomol 22: 411-417
- Liadouze I, Febvary G, Guillot J, Bonnot G (1996) Metabolic fate of energetic amino acids in the aposymbiotic per aphid *Acyrtosiphon pisum*. Symbiosis 21: 115-127
- Linsenmair KE, Heil M, Kaiser WM, Fiala B, Koch T, Boland W (2001) Adaptations to biotic and abiotic stress: *Macaranga*-ant plants optimize investment in biotic defence. J Exp Bot 52: 2057-2065
- Lohaus G, Moeller C (2000) Phloem transport of amino acids in two *Brassica napus* genotypes and one *B. carinata* genotype in relation to their seed protein content. Planta 221: 833-840
- Machado CA, Jousselin E, Kjellberg F, Compton SG, Herre EA (2001) Phylogenetic relationships historical biogeography and character evolution of fig pollinating wasps. Proc R Soc B 268: 684-694
- Montllor CB, Maxmen A, Purcell AH (2002) Facultative bacterial endosymbionts benefit per aphids *Acyrtosiphon pisum* under heat stress. Ecol Entomol 27: 189-195
- Morales MA, Beal ALH (2006) The effects of host-plant quality and ant-tending for the treehopper *Publilia concava*. Ann Entomol Soc Am 99: 545-552
- Nixon GEJ (1951) The Association of Ants with Aphids and Coccids. Commonwealth Institute of Entomology, London
- O'Dowd DJ (1979) Foliar nectar production and ant activity on a neotropical tree,

- Ochroma pyramidale*. *Oecologia* 43: 233-248
- Ohgushi T (2005) Indirect interaction webs: herbivore-induced indirect effects through trait change in plants. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 36: 81-105
- Ohtaka C, Ishikawa H (1991) Effects of heat treatment on the symbiotic system of an aphid mycetocyte. *Symbiosis* 11: 19-30
- Oliver KM, Russell JA, Moran NA, Hunter MS (2003) Facultative bacterial symbionts in aphids confer resistance to parasitic wasps. *Proc Natl Acad Sci USA* 100: 1803-1807
- Oliver KM, Moran NA, Hunter MS (2005) Variation in resistance to parasitism in aphids is due to symbionts not host genotype. *Proc Natl Acad Sci USA* 102: 12795-12800
- Oliver KM, Moran NA, Hunter MS (2006) Costs and benefits of a superinfection of facultative symbionts in aphid. *Proc R Soc B* 273: 1273-1280
- Pellmyr O, Leebens-Mack J, Huth CJ (1996) Non-mutualistic yucca moths and their evolutionary consequences. *Nature* 380: 155-156
- Pierce NF, Kitching RI, Buckley RC, Taylor MFJ, Benbow KF (1987) The costs and benefits of cooperation between the Australian lycaenid butterfly, *Jalmenus evagoras*, and its attendant ants. *Behav Ecol Sociobiol* 21: 237-248
- 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). *Annu Rev Entomol* 47: 733-771
- Russel JA, Moran NA (2006) Costs and benefits of symbiont infection in aphids: variation among symbionts and across temperatures. *Proc R Soc B* 273: 603-610
- Sachs JL, Simms EL (2006) Pathways to mutualism breakdown. *Trends Ecol Evol* 21: 585-592

- Sakata H (1994) How an ant decides to prey on or to attend aphids. *Res Popul Ecol* 36: 45-51
- Sakata H (1995) Density-dependent predation of the ant *Lasius niger* (Hymenoptera: Formicidae) on two attended aphids *Lachnus tropicalis* and *Myzocallis kuricola* (Homoptera: Aphididae). *Res Popul Ecol* 37: 159-164
- Sakurai M, Koga R, Tsuchida T, Meng X, Fukatsu T (2005) *Rickettsia* symbiont in the pea aphid *Acyrtosiphon pisum*: novel cellular tropism, effect on host fitness, and interaction with the essential symbiont *Buchnera*. *Appl Environ Microbiol* 71: 4069-4075
- Sandström JP, Moran NA (2001) Amino acid budgets in three aphid species using the same host plant. *Physiol Entomol* 26: 202-211
- Sasaki T, Aoki T, Hayashi H, Ishikawa H (1990) Amino acid composition of the honeydew of symbiotic and aposymbiotic pea aphids *Acyrtosiphon pisum*. *J Insect Physiol* 36: 35-40
- Sasaki T, Hayashi H, Ishikawa H (1991) Growth and reproduction of the symbiotic and aposymbiotic pea aphids, *Acyrtosiphon pisum* maintained on artificial diets. *J Insect Physiol* 37: 749-756
- Sasaki T, Ishikawa H (1993) Nitrogen recycling in the endosymbiotic system of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *Zool Sci* 10: 779-785
- Sasaki T, Ishikawa H (1995) Production of essential amino acids from glutamate by mycetocyte symbionts of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *J Insect Physiol* 41: 41-46
- Seibert TF (1992) Mutualistic interactions of the aphid *Lachnus allegheniensis* (Homoptera: Aphididae) and its tending ant *Formica obscuripes* (Hymenoptera: Formicidae). *Ann Entomol Soc Am* 85: 173-178

- Shingleton AW, Stern DL (2003) Molecular phylogenetic evidence for multiple gains or losses of ant mutualism within the aphid genus *Chaitophorus*. *Mol Phylogenet Evol* 26: 26-35
- Shingleton AW, Stern DL, Foster WA (2005) The origin of a mutualism: a morphological trait promoting the evolution of ant-aphid mutualisms. *Evolution* 59: 921-926
- Smith FA, Smith SE (1996) Mutualism and parasitism: diversity in function and structure in the 'arbuscular' (VA) mycorrhizal symbiosis. *Adv Bot Res* 22: 1-43
- Stadler B, Dixon AFG (1998) Costs of ant attendance for aphids. *J Anim Ecol* 67: 454-459
- Stadler B, Dixon AFG (1999) Ant attendance in aphids: why different degrees of myrmecophily? *Ecol Entomol* 24: 363-369
- Stadler B, Dixon AFG (2005) Ecology and evolution of aphid-ant interactions. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 36: 345-372
- Stadler B, Dixon AFG, Kindlmann P (2002) Relative fitness of aphids: effects of plant quality and ants. *Ecol Lett* 5: 216-222
- Stadler B, Fiedler K, Kawecki TH, Weisser WW (2001) Costs and benefits for phytophagous myrmecophiles: when ants are not always available. *Oikos* 92: 467-478
- Stadler B, Kindlmann P, Smilauer P, Fiedler K (2003) A comparative analysis of morphological and ecological characters of European aphids and lycaenids in relation to ant attendance. *Oecologia* 135: 422-430
- Suzuki N, Ogura K, Katayama N (2004) The efficiency of herbivore exclusion by ants on the vetch *Vicia angustifolia* L. (Leguminosae), mediated by ant attraction to aphids. *Ecol Res* 19: 275-282

- Takeda S, Kinomura K, Sakurai H (1982) Effects of ant-attendance on the honeydew excretion and larviposition of the cowpea aphid, *Aphis craccivora* Koch. Appl Entomol Zool 17: 133-135
- Thompson JN (1994) The Coevolutionary Process. University of Chicago Press, Chicago
- Thompson JN (2005) The Geographic Mosaic of Coevolution. University of Chicago Press, Chicago
- Thrall PH, Hochberg ME, Burdon JJ, Bever JD (2006) Coevolution of symbiotic mutualists and parasites in a community context. Trends Ecol Evol 22: 120-126
- Tinti J, Nofre C (2001) Responses of the ant *Lasius niger* to various compounds perceived as sweet in humans: a structure-activity relationship study. Chem Senses 26: 231-237
- Tsuchida T, Koga R, Fukatsu T (2004) Host plant specialization governed by facultative symbiont. Science 303: 1989-1989
- Völkl W (1992) Aphids or their parasitoids: Who actually benefits from ant-attendance? J Anim Ecol 61: 552-560
- Völkl W (1997) Interactions between ants and aphid parasitoids: patterns and consequences for resource utilization. In: Detner K, Bauer G, Völkl W (eds) Ecological Studies. Vol. 130, Berlin, pp 225-240
- Völkl W, Woodring J, Fischer M, Lorenz MW, Hoffmann KH (1999) Ant-aphid mutualisms: the impact of honeydew production and honeydew sugar composition on ant preferences. Oecologia 118: 483-491
- Wäckers FL, Lee JC, Heimpel GE, Winkler K, Wagenaar R (2006) Hymenopteran parasitoids synthesize 'honeydew-specific' oligosaccharides. Funct Ecol 20: 790-798
- Wagner D, Martinez del Rio C (1997) Experimental tests of the mechanism for ant-enhanced growth in an ant-tended lycaenid butterfly. Oecologia 112: 424-429

- Way MJ (1963) Mutualism between ants and honeydew-producing Homoptera. *Ann Rev Entomol* 8: 307-344
- Wilkinson TL, Ashford DA, Douglas AE (1997) Honeydew sugars and osmoregulation in the pea aphid *Acyrtosiphon pisum*. *Exp Biol* 200: 2137-2143
- Wilkinson TL, Douglas AE (2003) Phloem amino acids and the host plant range of the polyphagous aphid, *Aphis fabae*. *Entomol Exp Appl* 106: 103-113
- Wimp GM, Whitham TG (2001) Biodiversity consequences of predation and host plant hybridization on an aphid-ant mutualism. *Ecology* 82: 440-452
- Wimp GM, Whitham TG (2007) Host plants mediated ant-aphid mutualisms and their effects on community structure and diversity. In: Ohgushi T, Craig TP, Price PW (eds) *Ecological Communities: Plant Mediation in Indirect Interaction Webs*, Cambridge University Press, Cambridge, pp 683-738
- Woodring J, Wiedemann R, Völkl W, Hoffmann KH (2007) Oligosaccharide synthesis regulates gut osmolality in the ant-attended aphid *Metopeurum fuscoviride* but not in the unattended aphid *Macrosiphoniella tanacetaria*. *J Appl Entomol* 131: 1-7
- Yao I, Shibao H, Akimoto S (2000) Costs and benefits of ant attendance to the drepanosiphid aphid *Tuberculatus quercicola*. *Oikos* 89: 3-10
- Yao I, Akimoto S (2001) Ant attendance changes the sugar composition of the honeydew of the drepanosiphid aphid *Tuberculatus quercicola*. *Oecologia* 128: 36-43.
- Yao I, Akimoto S (2002) Flexibility in the composition and concentration of amino acids in honeydew of the drepanosiphid aphid *Tuberculatus quercicola*. *Ecol Entomol* 27: 745-752
- Ziegler H (1975) Nature of transported substances. In: Zimmermann MH, Milburn JA (eds) *Transport in plants. I. Phloem transport*. Springer, Berlin Heidelberg New York,

pp 59-94

表 1 同翅目昆虫に対するアリ随伴の生理的コスト（天敵排除を伴わないアリの影響）

同翅目昆虫	アリの		引用
	影響	測定した形質	
<i>Publilia concava</i>	+	体サイズ	Morales and Beal 2006
<i>Metopeurum fuscoviride</i>	+	産子数	Stadler et al. 2002
<i>Brachycaudus cardui</i>	ns	産子数	
<i>Aphis fabae</i> (マメクロアブラムシ)	ns	産子数	
<i>Guayaquila xiphias</i>	+	産子数	Del-Claro and Oliveira 2000
<i>Metopeurum fuscoviride</i>	+	発育期間、体サイズ、産子数	Flatt and Weisser 2000
<i>Tuberculatus quercicola</i> (カシワホシブ チアブラムシ)	-	体サイズ、産子数	Yao et al. 2000
<i>Aphis fabae</i> (マメクロアブラムシ)	-	発育期間、体サイズ、産子数	Stadler and Dixon 1999
<i>Symydobius oblongus</i>	+	発育期間、体サイズ、産子数	
<i>Aphis fabae</i> (マメクロアブラムシ)	-	発育期間、体サイズ、産子数	Stadler and Dixon 1998
<i>Publilia reticulata</i>	ns	発育期間、体サイズ	Bristow 1984
<i>Publilia reticulata</i>	+	発育期間、体サイズ	
<i>Aphis fabae</i> (マメクロアブラムシ)	+	発育期間、体サイズ、産子数	El-Zaidy 1960
<i>Aphis fabae</i> (マメクロアブラムシ)	ns	産子数	Banks 1958

図の説明

図1 内部共生系とその崩壊の影響。(a) 生物は複数の相利共生を持ち、それぞれの相利共生には異なる選択圧が働く。(b) 宿主と内部共生者の相利共生は、(1) 宿主からの供給物質の停止や、(2) 他の内部共生者との相互作用によって、崩壊する。その崩壊は宿主の形質を大きく変化させるため、(3) 宿主と他の生物との相互作用に影響する。

図2 アリ-アブラムシの相利共生とアブラムシの天敵群集との局所的な相互作用の概念モデル。ここでは、テントウムシはアリに効果的に排除される上位の天敵の代表として、寄生蜂はアリに排除されない下位の天敵の代表として考えている。アリおよび天敵間の相互作用によって、地域の天敵の群集組成が変化し、その結果、アリとアブラムシの関係が変化する。(a) アリとの関係が弱い場合、競争に強いテントウムシが寄生蜂の個体数を制限する。(b) アリとの関係が強い場合、テントウムシが排除され、寄生蜂がアブラムシを攻撃する。

图1 片山

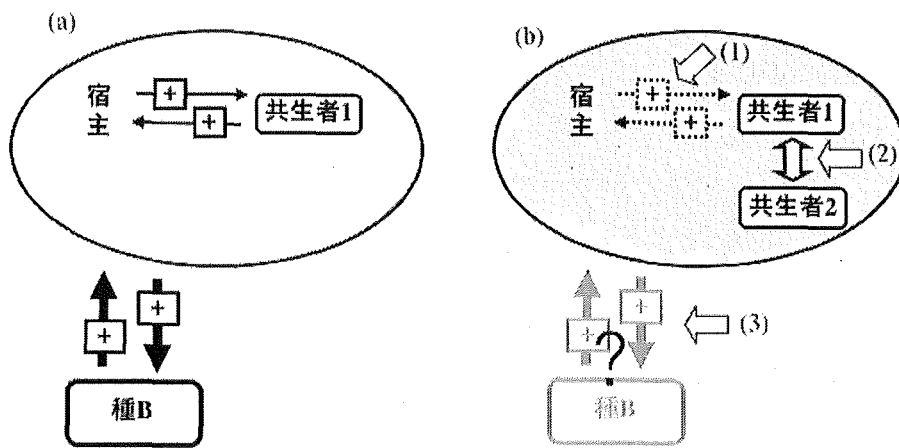


图1 片山

