

## 葉上の小器官「ダニ室」

西田佐知子

名古屋大学博物館 (〒464-8601 愛知県名古屋市千種区不老町)

Nishida, Sachiko: Morphology and function of domatia

葉は栄養生産の重要な舞台である一方、乾燥や湿気、食害や病気などの危険と常に隣り合った器官であり、その利用や防除は、植物体の適応度に大きな影響を与える。植物はこれまで、葉の生産能力を高めたり葉の被害を防ぐため、様々な器官を発達させてきた。その中には、stomatal crypts (乾燥などから気孔を守る窪み) や hydropoten (水生植物が持つ水や無機物を吸収する表皮構造) のように非生物的環境との関連で発達したのもあれば、花外蜜腺や捕虫囊のように生物的環境との関連で発達したものもある。これらの器官がどのような機能を持ち、どのような環境に対応するため進化・多様化したかについては、形態学的なアプローチや生態学的なアプローチから多くの研究がなされてきた(詳しくはWilkinson 1979, Juniper *et al.* 1989, Koptur 1992などを参照)。しかし中には、その機能がよく分かっていない器官も残されている。その一つがダニ室である。

ダニ室とは、葉のおもに裏の脈と脈の間に、植物がつくる小器官である。この器官は近年注目を集め、その機能を明らかにしようと、生態学的な研究がさかんに行われはじめた。総説的な内容を含む論文としては、Lundström(1887), Hamilton(1897), Jacobs(1966), Wilkinson(1979), O'Dowd and Willson(1989)などが知られているが、一方、日本語による総説は今まで書かれていない。本稿は、日本の植物にもしばしば見られるこのダニ室について、名称の定義からこれをもつ植物、形態や機能まで、仮説を含めて紹介するものである。

### 1. ダニ室の定義

現在、ダニ室 domatium(複数形は domatia)という言葉が一般的に指すのは、葉のおもに裏の脈と脈の間にできる、植物によってつくられた(病気や虫こぶとは異なる)器官である。しかし、ダニ室の定義が初めからこのようなものであったわけではない。

domatium(正確には Domatienというドイツ語)という名称は Lundström(1887)によって導入された。これは、ギリシャ語の「*δωματιον*, 小さな家」という言葉に由来する。彼の domatium に対する定義を要約すると「宿主に利益をもたらす生物の住処に適した、植物の形態や変形」である。そして彼は、中でもダニのためのものを Acaro-Domatien (acarodomatium) と名づけた。

つまりダニ室は初め、植物の器官を機能によって定義づけた言葉だった。そのため過去には、ダニ室という言葉の指す具体的な器官の範囲が、研究者によって違うこともあった。例えば Lundström(1887)は、葉の基部の縁が丸まってできた空間も「ダニ室」に含めたし、de Barros(1961)は、主脈に沿って毛が生えているところをすべて「ダニ室」と呼んでいる。し

かし現在では、このような場所をダニ室と呼ぶことはほとんどない。結局、ダニとの相互作用が類推される器官の中でも、葉のおもに裏の脈と脈の間にできる「ある程度」特定の形状（窪みやポケットや毛の束）を持つ器官を「ダニ室」と呼ぶようになり、今ではその場所と形態から「ダニ室」と呼ばれる器官が限定され、研究者は逆にその「ダニ室」の機能を探る、という本末転倒が起きている。

なお、やはり植物がつくる小器官で、アリとの相互作用のためにつくられたと考えられるアリ器官 myrmecophily を myrmecodomatium と呼ぶこともある (Wilkinson 1979)。しかし、domatium とだけ記してある場合、それは acarodomatium を指すことが多い。この総説も、myrmecodomatium は扱わず、もっぱら acarodomatium のみを扱う。また、日本語では「ダニ室」の他に「ダニ部屋」という名称が使われる場合もあるが、ここでは便宜上「ダニ室」のみを使用する。

## 2. ダニ室を持つ植物

ダニ室は双子葉の木本植物のみに見られるというのが、現在の定説である。草本や単子葉植物からダニ室が報告された例はいくつかあるが、それについて後に検証した結果は否定的なものが多い。

例えば、Hamilton (1897) はキク科ヒヨドリバナ属 *Eupatorium riparium* にダニ室があると報告しているが、Jacobs (1966) は、これはほぼ木本化した植物であり、また葉の裏に隆起した

### 科名

コシウ科	ミカン科	アオギリ科	ヤブコウジ科
クルミ科	センダン科	ビワモドキ科	エゴノキ科*
カバノキ科	キントラノオ科	マルクグラウイア科	モクセイ科
ブナ科	カイナンボク科	ツバキ科	マチン科
ニレ科	トウダイグサ科	フタバガキ科	キョウチクトウ科
クワ科	ウルシ科	ベニノキ科	ガガイモ科
モクレン科	モチノキ科	スミレ科	ムラサキ科
バンレイシ科	ニシキギ科	イイギリ科	クマツヅラ科
クスノキ科	クロタキカズラ科	ミソハギ科	シソ科
ユキノシタ科	カエデ科	サガリバナ科	ナス科
スグリ科	トチノキ科	シクンシ科	ゴマノハグサ科
クノニア科	ムクロジ科	フトモモ科	ノウゼンカズラ科
マンサク科	クロウメモドキ科	ノボタン科	キツネノマゴ科
スズカケノキ科	ブドウ科	ウコギ科	アカネ科
バラ科	ホルトノキ科	ミズキ科	スイカズラ科
アマ科	シナノキ科	リョウブ科	キク科

表1. ダニ室を持つ植物が属す科。Lundstrom (1887), Hamilton (1897), Penzig and Chiabrera (903), Schnell *et al.* (1968), O'Dowd and Willson (1989), Pemberton and Turner (1989), Walter and O'Dowd (1992) の挙げた植物をもとに作成 (\*は筆者が追加)

脈と脈の交差がかりうじてダニ室のように見えるだけである、と反論している。この植物については筆者も調べたが、ごくまれに(KYOに収蔵された標本17点中3点、その3点にある葉35枚のうち7枚のみ)に、脈同士が癒着して膜が張ったように見える部分が存在するだけであり、ダニ室としてつくられたものとは考えにくい。

また Jacobs(1966)は、アフリカのヤマノイモ科ヤマノイモ属 *Dioscorea* にダニ室が見られるという報告について、葉の縁にできた構造であり、定義の取り方でダニ室かどうかが変わってしまうとしている。de Barros(1961)が報告したカタバミ科カタバミ属 *Oxalis* のダニ室も、小羽片と葉柄の接する部分に毛が生えているのを指し、現在のダニ室の定義から外れるものである。

なお、Hamilton(1897)がサトイモ科植物 *Xanthosoma appendiculatum* にダニ室があると報告しているものについては、確認ができていない。

ダニ室がどのような種類の植物にあるのかを網羅的に調査したのは O'Dowd and Willson(1989)で、それによると、ダニ室は双子葉植物82科でみられるという。なお、筆者が文献調査した限りでは、表1に挙げた科にダニ室が見られたという報告がある。化石については O'Dowd *et al.* (1991)が、オーストラリア南部で始新世のものとみられるホルトノキ科とクスノキ科の葉からダニ室を報告している。

ダニ室を持つ植物の地理的分布は、Wilkinson(1979)によると、湿潤熱帯や亜熱帯に圧倒的に多く、冷涼な地方の植物から報告されることもあるが、常時乾燥した地域の植物からは見つかっていないという。

日本に分布する植物にもダニ室を持つ植物は多い。全種ではないが、ダニ室を持つ日本産植物の例をAppendixに挙げた。また前述した、ダニ室らしい構造が報告されている草本植物

本文での番号	O'Dowd & Willson (1989)	Lundström(1887)	Hamilton (1897)	Jacobs (1966)	Wilkinson (1979)
1. 穴型	pit	該当なし	"group 3", depression or hollow	"type 1", pit	該当なし
2. ポーチ型	pouch	Grubchen	"group 1", circular lenticular cavity	"type 4", dome	pits or crypts
3. ポケット型	pocket	"type 4"	"group 2", pouch	"type 2", pocket	pockets
4. 毛束型	tuft	"type 1"	"group 4, 5", bunch of hairs	"type 3", tuft	tuft of hairs
(5. 捲れ返った 葉の縁)	ダニ室と認めず	Zurückbiegungen	ダニ室と認めず	ダニ室と認めず	revolute margin
(6. ポケット下部が 伸張したもの)	該当なし	Beutel	"group 2"	該当なし	sacs

表2. ダニ室の、外部形態による分類。左端列は、5と6以外、O'Dowd and Willson(1989)のタイプ分けに番号と訳語をつけたもの。筆者も、5はダニ室とは考えておらず、6は3に含まれるべきだと考える。

ヒヨドリバナ属 *Eupatorium* に属す日本産の種について KYO の標本を調べたが、ヒヨドリバナ *E. chinense* とフジバカマ *E. fortunei* で非常にまれに、脈間の膜がやや張ったようになるものがあっただけで、あとの種ではダニ室は見つからなかった。

なお、ダニ室を持つとされる種でも、すべての個体のすべての葉でダニ室が見られるわけではない。Jacobs (1966) の研究によると、ダニ室を持つ植物でも種によっては、調査した葉の約3割がダニ室を持たなかったという。定量的には調べていないが、筆者も標本調査の際、ダニ室を持つはずのほとんどの種で、ダニ室を持たない個体があることを確認している。

### 3. ダニ室の形態

#### 3-1. 外部形態

ダニ室の形態は多様であり、それぞれの形に対して複数の研究者が異なる分類をし、異なる名称をつけている。ここでは筆者が支持する O'Dowd and Willson (1989) をもとに紹介する。彼らの分類が他の代表的なダニ室研究総説のどれにあたるのかについては、表2に示した。

1. 穴型 pit: 葉のおもに裏側の脈と脈の間にくぼみができただけで、開口部が膨らまないタイプ (図1 Type 1, 2A)
2. 小嚢(こぶくろ)型 pouch: 葉のおもに裏側にできる開口部に覆いが張り、そこに穴があくタイプ (図1 Type 2, 2B)
3. ポケット型 pocket: 脈と脈の間に水掻きのような幕が張り、ポケットのような空間ができるタイプ (図1 Type 3, 2C)
4. 毛束型 tuft: 脈と脈の間に、他より多量の毛が生えるタイプ (図1 Type 4, 2D)。

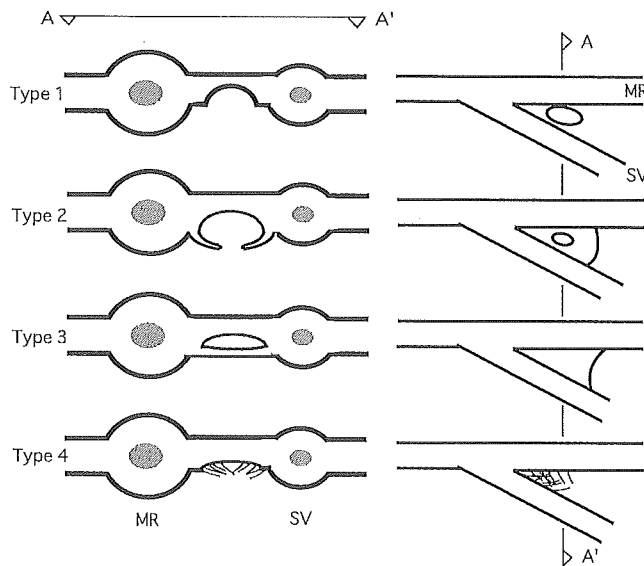


図1. 4つのタイプのダニ室の模式図(O'Dowd and Willson (1989) を改変)。右が(葉を横にして裏から)俯瞰した図で、左が断面図(切り口A-A'は右図のA-A'に対応)。タイプの番号は表1の番号に対応する。MR: 主脈, SV: 二次脈。

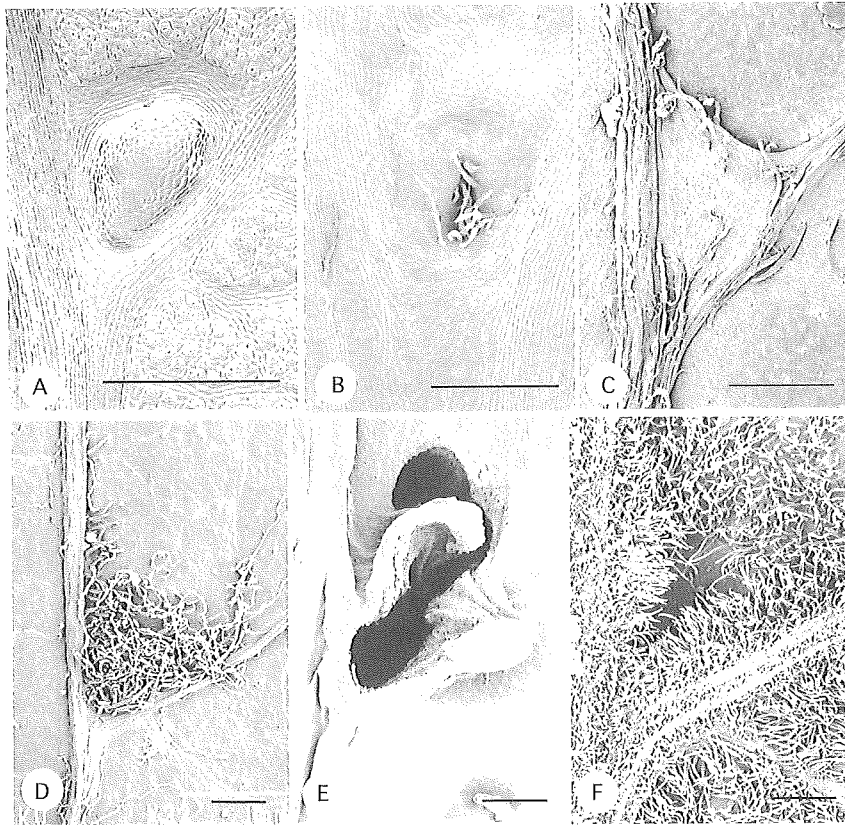


図2. ダニ室の走査型電子顕微鏡写真. A, B. クスノキ *Cinnamomum camphora*,  
 C. ノブドウ *Ampelopsis brevipedunculata* var. *heterophylla*, D. アマヅル *Vitis saccharifera*,  
 E. *Ocotea humblotii*, F. *O. thouvenotii*. スケールは0.5 $\mu$ m. 野崎ますみ氏撮影 (CとDを除く).

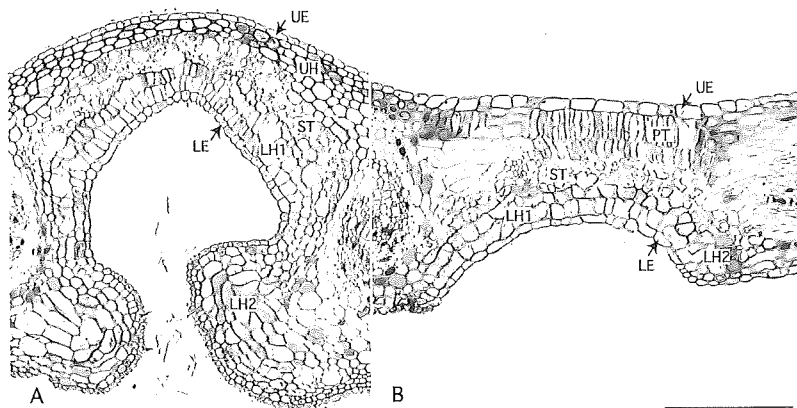


図3. クスノキ *Cinnamomum camphora* の持つダニ室のパラフィン切片写真. A. 小囊型, B. 穴型.  
 UE: 上部表皮, UH: 上部下皮, PT: 柵状組織, ST: 海綿状組織,  
 LH1: ダニ室内部の下部下皮, LH2: 口周辺の下部下皮, LE: 下部表皮. スケールは0.2mm.

上記のタイプの他に、Lundström(1887)と Wilkinson(1979)は *revolute margin at base of leaf* (葉の基部の縁が捲れ返ることで、筒のような形の空間ができたもの) (表3のタイプ5)、Wilkinson(1979)は *sac* (ポケット型の下部が袋状に伸長したもの) を独立したタイプ(表3のタイプ6)として認めている。しかし前者は現在ではダニ室と認めないことが多く、後者はポケット型に含むなど、独立したタイプとはしないことが多い。

また、上の4つのタイプそれぞれの中でも、バリエーションが見られる。例えば、クスノキ科オコテア属 *Ocotea humblotii* のダニ室は穴型に分類されるであろうが、開口部の一部が長く伸びて突き出る(図2E)。ほかにも、オコテア属 *O. thouvenotii* のダニ室は、葉の裏一面に毛が密生しているのに脈の脇だけ毛がないというタイプ(図2F)で、これは穴型の一形といえるかもしれない。Hamilton(1897)も述べているが、それぞれのタイプの中間型ともいえるダニ室もあり、はっきりどのタイプだと限定しにくいものもある。

このほかに、形の違うダニ室が同属の植物、同種の植物、また時には同じ葉の中で見られることもある。例えばクスノキ科のクスノキ *Cinnamomum camphora* では、主脈と三行脈の間にできるダニ室は小囊型になるが、三行脈と三次脈の間にできるダニ室の多くは穴型になる(Nishida *et al.* 投稿中)。ほかにも Jacobs(1966)によると、カバノキ科ハンノキ属 *Alnus glutinosa* やバラ科サンザシ属 *Crataegus oxyacantha* では、葉の基部付近にはポケット型ができるが、先端付近では毛束型ができるという。

なお、ダニ室はおもに葉の裏にできると述べてきたが、葉の表にできる例が O'Dowd and Willson(1989)によって報告されている。それによると、アカネ科ティモニウス属 *Timonius timon* は葉の表に穴型のダニ室ができ、裏には毛束型のダニ室ができるという。

### 3.2. 解剖学的構造と形態形成

こうしたダニ室が、解剖学的にはどのような構造をしているかについては、Hamilton(1897)と Wilkinson(1972)の報告に比較的詳しい。これらの報告からわかるのは、ダニ室の構造は一様ではないことである。ダニ室の外部形態によって、また、類似した外部形態でも植物種が異なると構造は多少違ってくる。このことを考慮に入れつつ、あくまでも一例として、クスノキの小囊型と穴型のダニ室の構造を紹介すると次のようになる(図3)。

小囊型のダニ室部分の横断切片(図3A)では、上から順に、上部表皮、上部下皮、海綿状組織、下部下皮、下部表皮が並んでいる。上部表皮は、クチクラの厚さや細胞の大きさなども、ダニ室以外の表皮とあまり変わらない。その下はダニ室以外の葉肉では柵状組織ができる部分だが、小囊型では下皮ができ、主脈や二次脈付近の構造に似たものとなる。ただし発達程度が低い穴型のダニ室(図3B)では、この部分に柵状組織が見られることがある。海綿状組織は約4層からなり、細胞間隙は葉の他の部分より小さい。その下の下皮は、ダニ室の内部と開口部の周辺で構造が異なる。室内部の下皮は長方形の細胞が密に並び、細脈の下に見られる構造に近い。一方開口部周辺では、丸くて厚角化した、ときに非常に大きな細胞ができる。穴型のダニ室では、開口部周辺の下皮細胞が小囊型のそれより少なく小さい。下部表皮は、ダニ室の内部では細胞がやや大きめでクチクラが薄く、葉脈以外の葉の部分のそれに似ている。開口部周辺では、表皮細胞は小さめでクチクラが厚く、主脈や二次脈の周辺で見られる細胞に似たものとなる。気孔は、発達程度が低いもの以外、ダニ室内部では見られなかった。また、これは多くのダニ室で確認されていることだが、クスノキのダニ室でも腺細胞や特殊

な分泌または吸収組織は見られなかった。

Hamilton (1897) は、小嚢型、穴型、ポケット型を中心に、10種類近いダニ室の構造を解剖学的に調べている。彼の観察によると、ダニ室の多くは柵状組織や海綿状組織に多くの葉緑体を持つ（ただし筆者の観察によると、クスノキのダニ室では葉緑体は少ない）。また種によっては、ダニ室内部の表皮や海綿状組織付近にタンニンを含む細胞がある。気孔はある種とない種があるという。クチクラも、厚い種と薄い種が見られると述べている。

一方 O'Dowd and Willson (1989) は、小嚢型、穴型、ポケット型、毛束型、それぞれのタイプのダニ室のパラフィン切片と走査電子顕微鏡写真を紹介しているが、解剖学的構造について詳しくは触れていない。彼らの観察の結論は、全タイプのダニ室に共通の形質はないというものである。また、種によってはダニ室が厚角細胞などによって構造的に補強されているが、輸送細胞や腺細胞などはみられず、クチクラの厚さは種によって異なるという。なお、彼らの紹介した切片の写真から筆者が観察した限りでは、以下のような構造が見られた。まず、クスノキ科エンディアンドラ属 *Endiandra cowleyana* の小嚢型のダニ室では、上部下皮は一層の細胞からなり、その下には柵状組織ができる。その下の海綿状組織のさらに下には5層程度の下皮が発達する。開口部が葉の裏側に大きく突き出すが、中には横長の細胞が並んでいる。アカネ科コプロスマ属 *Coprosma repens* と *C. lineifolia* の穴型のダニ室では、上部に下皮はできず、柵状組織が発達し、その下に海綿状組織、さらに2層程度の下部下皮ができる。開口部周辺の下部下皮は、ダニ室内部のそれより細胞が少し大きくなる。ホルトノキ科ホルトノキ属 *Elaeocarpus coorangooloo* のポケット型のダニ室は、脈と脈の間に膜が張るような構造で、膜の下の葉肉部分は、他の葉肉部分と構造的に異なるようには見えない。膜には、小嚢型ダニ室の開口部周辺の下皮細胞と似たものが並ぶ。毛束型のダニ室では、葉肉部分に窪みができないクノニア科カルドクルウィア属 *Caldcluvia australiensis* では、葉肉部分はダニ室以外のそれと異なるようには見えないが、やや窪みができるブナ科ナンキョクブナ属 *Nothofagus fusca* では、ダニ室部分で他より柵状組織の発達が悪いように見える。

ダニ室の形態形成は、Hamilton (1897), Tô Ngoc Anh (1966), Schnell *et al.* (1968) が数種のダニ室について簡単に報告している程度で、詳細は殆ど研究されていない。これらの研究の結果で共通しているのは、ダニ室部分の細胞では他の部分の細胞より発達・分化が遅れて見えることである。

Hamilton (1897) は、ドーム(小嚢)型、ポケット型、穴型のダニ室の形成過程を外部から観察しているが、解剖学的には観察していない。彼によると、ドーム(小嚢)型になるクロタキカズラ科ペンナティア属 *Pennantia cunninghamii* のダニ室は、葉が約6mmの長さで成長した頃、窪みができはじめ、約2cmの長さの頃、窪みはさらに大きくなり毛が生えはじめる。葉が約5cmに成長する頃、開口部の部分が厚くなり、最終的に葉が約11cmになるころ完成するという。一方、ポケット型になるセンダン科ケドレラ属 *Cedrela australis* のダニ室は、葉が約1cmに育った頃から脈の幅がやや広がりはじめ、葉が成葉の大きさになってもダニ室は完成しない。葉の成長が終わり固くなる頃になって、ダニ室は完成するという。

Tô Ngoc Anh (1966) はアカネ科コーヒー属 *Coffea* 数種とクチナシ属 *Gardenia thunbergia* の、おもに穴型と毛束型のダニ室の構造と形態形成を観察している。それによると、ダニ室は葉の長さが5-8mmに達する頃、脈の脇に小さな窪みとして現れる。そのあと、他の葉肉部分より細めの細胞でやや大きい核の染まる細胞が並ぶようになり、他の部分より細胞の発達

が遅れているように見えるという。毛束型のダニ室については、ダニ室部分で細胞の発達が遅れるため、若いときに生えた毛がそこだけ抜けずに残るのではないかと推察している。Schnell *et al.* (1968)は15種の植物にできるダニ室の形態形成を観察しているが、詳細には触れていない。彼らは観察した多くの種で、形成途中のダニ室の細胞が細く、また核がよく染まることをあげ、結論としてダニ室では他の部分より細胞の分化・発達が遅れるとしている。

#### 4. ダニ室の機能

ダニ室の機能については諸説があるが、すべてのダニ室を説明できる説はまだないと言ってよかろう。ダニ室とは何なのか、何のためにあるのか—今では否定された説も含め、これまで唱えられた主な説とその根拠(またはそれに対する反論)をここで紹介する。

##### 4-1. 機能はないという説

少なくとも現在は何の機能ももたないとする仮説であり、なぜダニ室があるかについては、制約によって起源したとする説と、過去の器官の痕跡として残ったとする説がある。

前者は、ダニ室が葉の構造的・歴史的制約によって自然にできてしまうとする説で、Schnell *et al.* (1968)が唱えている。その根拠には、ダニ室の殆どが脈の腋にできることなどを挙げている。

この説については、Hamilton (1897)や O'Dowd and Willson (1989)が否定している。その根拠は、構造的・歴史的制約であるとしたら、ダニ室を持つ植物でもダニ室のないことがある理由が説明できないこと、脈がつくられる際に自然にダニ室ができるとしても、そのダニ室にこれだけの多様性があることは説明がつかないこと、などである。

後者の説は、ダニ室は気孔を乾燥から保護する器官の痕跡であるというもので、Hamilton (1897)によって紹介されている。しかしこれに対しては彼自身が、このような器官が通常見られる場所とダニ室の見られる場所とが異なることを理由に否定している。また O'Dowd and Willson (1989)も、多くの植物のダニ室で室内に気孔が見られないこと、痕跡の器官にしては近縁な植物でも多様なダニ室が見られることを理由にこの説を否定している。

##### 4-2. 虫こぶ・病気説

ダニ室は、植物が主体的につくった器官ではなく、虫や菌などによってつくられたものだとする説で、ダニ室の定義からいってもこの説が積極的に唱えられたことはあまりない。しかし、この定義を行った Lundström (1887)でさえ虫こぶとダニ室の類似性にふれており、Hamilton (1897)、Jacobs (1966)、O'Dowd and Willson (1989)なども、否定的にはあるが、虫こぶとの比較を挙げている。その理由には、ともに中にダニがよく見られること、形状が一見似ていること(そのため、ときに形状からはダニ室と虫こぶの区別が難しいこと)などがある。

しかしこの仮説は、Jacobs (1966)による実験の結果から否定されている。彼はダニ室を持つとされる樹木数種の苗木を温室におき、殺虫剤を噴霧してダニを取り除いた後、温室内のダニを排除した環境下でこれらを育てた。その結果、3年後にはすべての個体の葉にダニ室ができたという。この実験のほかにも、クスノキの新芽に袋掛けを行いダニを排除したにもかかわらず、ダニ室ができたという報告(幸島ら <http://www.ecology.bio.titech.ac.jp/Study/plant/Kusudani.html>)もある(ただしこの実験からは、前年のうちにダニが新芽に影響を与えた可能性を否定することはできない)。これらの実験などから、ダニ室が虫こぶや病気とは



異なり、植物によってつくられているということはほぼ定説となっている。

#### 4.3. 生理学的機能説

Hamilton(1897)は、ダニ室がガスや水の交換に関わっているのではないかという仮説を立てたが、ダニ室が水の入りにくい構造をしていることから、結局はこの考えを棄却している。O'Dowd and Willson(1989)もこの説を検討したが、ダニ室内に気孔がほとんど見られないこと、ほとんどのダニ室の開口部は葉の裏に位置しており、水を吸収するには適していないこと、などを理由にこの説を否定している。このほかにHamilton(1897)は、樹液が脈腋に溜まってその部分が過度に成長した結果ダニ室ができた、という説を挙げているが、樹液が最も溜まり易いであろう葉の基部より葉の中間にダニ室がよく見られるとして、結局はこの説を否定している。

#### 4.4. ダニトラップ説

ダニ室がダニを閉じこめるためにできたとする可能性については、ダニがダニ室を自由に出入りしていること(Lundström 1886, Hamilton 1897)や、ダニ室内に多くの卵や幼虫や脱皮殻があって、ダニがそこを一定期間利用しつづけていると思われること(O'Dowd and Willson 1989)などから否定されている。

完全に閉じこめはしなくても、葉に害を与えるダニを一カ所に集めることで被害を局部的なものに抑える機能があるのではないかという仮説は、Arnold(1986)が提唱している。彼はトカゲの仲間に見られる「ダニポケット」に、ダニの被害を局部のみに抑える役割があると考え、似た現象が植物でも起こったのではないかと推察している。しかしO'Dowd and Willson(1989)は、ダニ室に見られるダニに植食性のものは少ないこと、ダニ室の内部に害を加えられた形跡があまり見られないことから、この説ではダニ室の存在理由を十分説明できないとしている。なお、ダニ室内に食害を小規模に抑えるであろう構造(結晶やタンニンや複層の表皮など)が見られることがあるが、O'Dowd and Willson(1989)は、その存在自体は捕食性・菌食性のダニとの共生関係を否定する理由にはならないとしている。

#### 4.5. 共生説

##### 1) バクテリアとの共生

O'Dowd and Willson(1989)によると、バクテリアと共生して窒素固定の利を得ているのではないかという仮説もあるそうだが、ダニ室の細胞内にバクテリアがないこと、バクテリアと共生する植物器官が持つような特殊な構造がみられないことから、この説は否定されている。

##### 2) ダニとの共生説

ダニとの共生説には、植物がダニの廃棄物から養分などを得るといふ説と、ダニによって他からの害を防ぐといふ説の二つがある。

前者は、ダニ室がダニの脱皮場所などとして機能し、代わりにそのダニの廃棄物が、分解され特殊な組織を通してダニ室に吸収されるという説で、Lundström(1887)によって紹介されている。しかし、ダニ室内にこの説を支持するような構造も特殊な酵素も見つからないことから、O'Dowd and Willson(1989)はこの説に否定的である。彼らは、これを証明するためには、ダニの糞や脱皮殻に放射同位体ラベルを施して、それらの分子が実際に植物に取り込まれるのかどうかを確認する必要があることを指摘している。現在まで、これを実際に行ったという研究例は聞かない。

後者の説は、現在もっとも注目されているもので、昨今のダニ室に関する多くの生態学的研究はこの観点から行われている。すなわち、ダニ室は植物が肉食性や菌食性のダニのために用意した器官であり、ダニはダニ室を産卵場所や脱皮場所、乾燥・天敵などからの避難場所として利用する。そして、これらのダニはダニ室を用意した葉に害を与える植食性の微小動物(おもにダニ)や菌類を退治する、という説である。

この説は Lundström (1887)の時代から取り上げられてきたが、ダニ室内にダニが必ずしもいるわけではない、などの単発的な観察から否定されることもあり (Hamilton, 1897)、量的または実験的に検証されるようになったのは20世紀も終わりに近づいてからであった。

この説の有力性を量的な検証とともに打ち出したのはまず、O'Dowd and Willson (1989)である。彼らはオーストラリアとニュージーランドの植物からダニ室内にいた生物を調べ、ダニ室を持つ植物24種のうち21種で、捕食性、菌食性、腐食性と思われるダニがダニ室を優占していることを発見した。彼らは調査の結果を元に、上に挙げた様々な仮説の評価を試み、結果として、最後に挙げたこの説が一番結果に則していることを示した。O'Dowd and Pemberton (1998)は韓国の温帯林でも同様の調査を行い、ダニ室がある植物では菌食性のダニが多いという結果を得ている。また、Pemberton and Turner (1989)は、カリフォルニア、ハワイ、コスタリカの植物32種のダニ室を調べ、ダニがいた31種のうち26種で、カブリダニ類やコハリダニ類など、植物に利益をもたらすと思われるダニがいることを確認した。この他に Walter and O'Dowd (1992)は、オーストラリアの11の林で代表的な捕食性ダニであるカブリダニの分布とダニ室の相関を調べ、ダニ室がある葉ではカブリダニ(特に卵)が多く見られたことを報告している。Walter (1992)も、オーストラリア東南部の植物で、(ダニ室とは限らないが)葉の裏の毛が密生する部分にカブリダニの仲間が多いことを確認している。

なお、実験によってこの説を検証している研究も、近年多数行われている。例えば、Agrawal (1997)はクスノキ科アボガド *Persea americana* のうち、毛束型のダニ室を持つ葉から毛を剃る実験と、逆にダニ室を持たない葉に毛束をつける実験を行い、ダニ室があることによって捕食性ダニが増えることを確認した。また、Grostal and O'Dowd (1994)は、スイカズラ科ガマズミ属 *Viburnum tinus* のダニ室を野外と実験室で観察し、ダニ室のある葉は、ない葉より捕食性や菌食性のダニが多いこと、ダニはダニ室に特に集まることを確認し、また、ダニ室が捕食性ダニの繁殖に(とくに乾燥下で)有益となることを実験によって示している。前出の Walter and O'Dowd (1992)は、ホルトノキ科ホルトノキ属 *Elaeocarpus reticulatus* のダニ室を塞ぐことで、カブリダニの数が葉一枚当たり24%まで減ったことを報告している。

では、ダニ室はダニにどのような利益をもたらすのか。これについては、他の捕食者からの回避に役立つという仮説や、ストレスのかかる環境から身を守るのに役立つという仮説が立てられ、数は少ないが、これらの仮説を実験的に検証しようとする研究も行われている。例えば前出の Grostal and O'Dowd (1994)は、*Viburnum tinus* のダニ室を除去した場合、乾燥下でのダニの産卵率が下がったことを実験で示している。また Norton *et al.* (2001)は、ブドウ科ブドウ属 *Vitis riparia* のダニ室を利用する菌食性のダニ *Orthotydeus lambi* と捕食性のダニ(カブリダニ類) *Amblyseius andersoni* にとって、ダニ室がある場合とない場合で、他からの捕食と乾燥の影響がどのように見られるかを実験した。その結果、ダニ室はこれらのダニの被食回避に有効であることは明らかになったが、乾燥からの保護に役だっているという証拠は、Grostal and O'Dowd (1994)の結果とは異なり見つからなかった。

このように、ダニ室が、捕食性や菌食性のダニとの共生関係をもたらす機能を持つという説は、観察や実験の結果から急速に支持を集めはじめている。しかし、これらの研究の多くは、この仮説の一面を証明するものの、仮説の全体を十分に裏付けるには至っていないものが多い。特に、ダニ室の存在によって捕食性や菌食性のダニが増えたことを示す研究はあっても、それによって実際に植物の適応度が上がったかどうか直接研究された例は、筆者の知る限り存在しない。その原因の一つとして、ダニ室をつくる植物が木本であり、ダニ室を持つことによる効果を測定しにくいことが挙げられよう。ダニ室を持つ葉と持たない葉で光合成量や病気・被害の量の違いなどを比べることにより、ダニ室が植物にどのような影響を与えているのかを明らかにしていくことができないか、検証していくことが期待される。

一方、この共生説とは一見矛盾すると見られる報告もある。すなわち、ダニ室内に植食性とみられるフシダニがいるという例が、クスノキのダニ室で、Pemberton and Turner (1989)、笠井ら (2002)、幸島ら (<http://www.ecology.bio.titech.ac.jp/Study/plant/Kusudani.html>)、Nishida *et al.* (投稿中) によって観察されている。さらに、笠井 (未発表) や Nishida *et al.* (投稿中) によると、クスノキにはいくつかの異なるタイプのダニ室が見られ、そのタイプによって中にいるダニの生態も異なる。このように、クスノキの葉1枚でもダニ室を占めるダニの構造が複雑であるところをみても、また、昆虫とダニ室の関係を示唆する研究もある (Agrawal *et al.* 2000) ことから、さまざまな環境のさまざまな植物にできる形異なるダニ室が、すべて同じ機能や適応を果たしているとは考えにくい。共生説の検証を進める一方で、植物や形の異なるダニ室の機能についてのより詳細な研究が望まれる。

本稿の執筆にあたっては、京都大学総合博物館の永益英敏氏および京都大学農学部西田隆義氏から貴重なご助言をいただいた。ダニに関しては、鳥取大学名誉教授江原昭三氏にご教授いただいた。ダニ室の解剖に関しては、名古屋大学博物館野崎ますみ氏に指導していただくとともに、電子顕微鏡写真を撮影していただいた。標本調査については、京都大学総合博物館 (KYO)、またその永益英敏氏にご協力いただき、世界のさまざまなダニ室の標本入手については、ミズーリ植物園、またその Henk van der Werff 氏にご協力いただいた。本稿で使用したクスノキの写真は、文部科学省科学研究費助成金 (課題番号13740487) の一部を使って採集・撮影準備を行うことができた。このほかに、大阪市立自然史博物館の内貴章世氏、人間環境大学の藤井伸二氏、兵庫県立人と自然の博物館の秋山弘之氏から、学問的・技術的なご助力をいただいた。これらの方々や団体に、心からお礼を申し上げます。

#### 引用文献

- Agrawal A. A. 1997. Do leaf domatia mediate a plant-mite mutualism? An experimental test of the effects on predators and herbivores. *Ecol. Entomol.* **22**: 371-376.
- Agrawal A. A., R. Karban, and R. G. Colfer. 2000. How leaf domatia and induced plant resistance affect herbivores, natural enemies and plant performance. *Oikos* **89**: 70-80.
- Arnold, E. N. 1986. Mite pockets of lizards, a possible means of reducing damage by ectoparasites. *Biol. J. Linn. Soc.* **29**: 1-21.

- de Barros, M. A. A. 1961. Ocorrência das domácias nas Angiospermas. Anais da Escola superior de Agricultura "Luiz de Queiroz" (Sao Paulo) **18**: 113-130.
- Grostal P. and D. J. O'Dowd. 1994. Plants, mites and mutualism: leaf domatia and the abundance and reproduction of mites on *Viburnum tinus* (Caprifoliaceae). *Oecologia* **97**: 308-315.
- Hamilton, A. G. 1897. On domatia in certain Australian and other plants. P. Linn. Soc. N. S. W. **21**: 758-792, pls. 57.
- Jacobs M. 1966. On domatia-the viewpoints and some facts. *Acad. Wetten. Amsterdam* **69**: 275-316.
- Juniper, B. E., R. J. Robins, and D. M. Joel. 1989. *The Carnivorous Plants*. Academic Press Limited, London.
- Koptur, S. 1992. Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. In Bernays, E. (ed.) *Insect-Plant Interactions*. Volume 4, pp81-129. CRC Press, Inc., Florida.
- 笠井 敦・矢野修一・西田隆義・上遠野富士夫・高藤晃雄 2002. クスノキの展葉フェノロジーに対応した domatia の空間分布パターンとフシダニの発消長. *応動昆*. **46**: 159-162.
- Lundström, A. N. 1887. *Pflanzenbiologische Studien*. II. Die Anpassungen der Pflanzen an Thiere. *Nova acta Regiae Societatis scientiarum upsaliensis*. Series **3**: 1-87.
- Norton, A. P., G. English-Loeb, and E. Belden. 2001. Host plant manipulation of natural enemies: leaf domatia protect beneficial mites from insect predators. *Oecologia* **126**: 535-542.
- O'Dowd, D. J., C. R. Brew, D. C. Christophel, and R. A. Norton. 1991. Mite-plant associations from the Eocene of southern Australia. *Science* **252**: 99-101.
- O'Dowd, D. J. and R. Pemberton. 1998. Leaf domatia and foliar mite abundance in broadleaf deciduous forest of north Asia. *Am. J. Bot.* **85**: 70-78.
- O'Dowd, D. J. and M. F. Willson. 1989. Leaf domatia and mites on Australasian plants: ecological and evolutionary implications. *Biol. J. Linn. Soc.* **37**: 191-236.
- Pemberton R. W. and C. E. Turner. 1989. Occurrence of predatory and fungivorous mites in leaf domatia. *Am. J. Bot.* **76**: 105-112.
- Penzig, O. and C. Chiabrera. 1903. Contributo alla conoscenza delle piante acarofile. *Malpighia* **17**: 429-487, pls. 16-18.
- Schnell R., G. Cusset, V. Tchinye, and Tô Ngoc Anh. 1968. Contribution à l'étude des "acarodomaties" la question des aisselles de nervures. *Rev. Gen. Bot.* **75**: 5-64.
- Tô Ngoc Anh. 1966. Sur la structure anatomique et l'ontogénèse des acarodomaties et les interprétations morphologiques qui paraissent s'en dégager. *Adansonia* **6**: 147-151.
- Walter, D. E. 1992. Leaf surface structure and the distribution of *Phytoseius* mites (Acarina: Phytoseiidae) in south-eastern Australian forests. *Aust. J. Zool.* **40**: 593-603.
- Walter, D. E. and D. J. O'Dowd. 1992. Leaf Morphology and Predators: Effect of leaf domatia on the abundance of predatory mites (Acari: Phytoseiidae). *Environ. Entomol.* **21**: 478-484.
- Wilkinson, H. P. 1979. The Plant Surface (Mainly Leaf). In C. R. Metcalfe, C. R. and Chalk, L. (eds.) *Anatomy of the Dicotyledons* (2nd ed.) Volume **1**, pp 97-165. Clarendon Press, Oxford.

## Appendix. ダニ室を持つ日本産植物の例

ダニ室を持つ種が多いとされる科について、KYOの標本をもとに調査した結果、ダニ室が確認された種を挙げた。ここに挙がっている科については、日本産の種をほぼすべて調査した。他に、ダニ室が多いとされるシナノキ科、モクセイ科でも日本産全種を調べたが、ダニ室を持つものは見つからなかった。バラ科、トウダイグサ科などについては未調査。リストの中で\*が付いた種は、ダニ室を持たない標本も多かったもの。ただし\*のついていない種でも、ダニ室のない標本がしばしば見られたので注意。リストの種と変種関係にあるものはリストには加えていないが、ほとんどでダニ室が見られた。囊=小囊型、穴=穴型、ポ=ポケット型、毛=毛束型、「or」=「または」、括弧内はまれに見られるダニ室のタイプ。

科名	種名	和名	タイプ
クルミ科	<i>Juglans mandshurica</i> var. <i>sachalinensis</i>	オニグルミ	毛
	<i>Pterocarya rhoifolia</i>	サワグルミ	毛
	<i>Platycarya strobilacea</i>	ノグルミ	毛
カバノキ科	<i>Alnus maximowiczii</i>	ミヤマハンノキ	毛
	<i>Alnus pendula</i>	ヒメヤシャブシ	毛
	<i>Alnus sieboldiana</i>	オオバヤシャブシ	*毛
	<i>Alnus japonica</i>	ハンノキ	ポ
	<i>Alnus trabeculosa</i>	サクラバハンノキ	毛
	<i>Alnus fauriei</i>	ミヤマカワラハンノキ	毛
	<i>Alnus serrulatoides</i>	カワラハンノキ	*毛
	<i>Alnus matsumurae</i>	ヤハズハンノキ	毛
	<i>Betula maximowicziana</i>	ウダイカンバ	*毛
	<i>Betula nikoensis</i>	マカンバ	毛
	<i>Betula ermanii</i>	ダケカンバ	毛
	<i>Betula davurica</i>	ヤエガワカンバ	毛
	<i>Betula globispica</i>	ジゾウカンバ	毛
	<i>Corylus heterophylla</i> var. <i>thunbergii</i>	ハシバミ	毛
	<i>Corylus sieboldiana</i>	ツノハシバミ	毛
	<i>Ostrya japonica</i>	アサダ	*毛
	<i>Carpinus cordata</i>	サワシバ	毛
	<i>Carpinus japonica</i>	クマシデ	毛
	<i>Carpinus turczaninowii</i>	イワシデ	毛
	<i>Carpinus tschonoskii</i>	イヌシデ	毛
<i>Carpinus laxiflora</i>	アカシデ	*毛	
ブナ科	<i>Fagus crenata</i>	ブナ	*毛
	<i>Quercus acutissima</i>	クヌギ	*毛
ニレ科	<i>Quercus aliena</i>	ナラガシワ	ポ
	<i>Zelkova serrata</i>	ケヤキ	*毛
	<i>Aphananthe aspera</i>	ムクノキ	*毛
	<i>Celtis jessoensis</i>	エゾエノキ	毛
	<i>Celtis sinensis</i> var. <i>japonica</i>	エノキ	*毛
	<i>Celtis biondii</i>	コバノチョウセンエノキ	毛

科 名	種 名	和 名	タイプ	
クスノキ科	<i>Celtis boninensis</i>	クワノハエノキ	*毛or(ボ)	
	<i>Ulmus davidiana</i> var. <i>japonica</i>	ハルニレ	毛(ボ)	
	<i>Ulmus laciniata</i>	オヒョウ	毛(ボ)	
	<i>Ulmus parvifolia</i>	アキニレ	毛	
	<i>Cinnamomum camphora</i>	クスノキ	囊 or 穴	
	<i>Lindera obtusiloba</i>	ダンコウバイ	*毛	
	<i>Lindera triloba</i>	シロモジ	*毛	
ウルシ科	<i>Lindera erythrocarpa</i>	カナクギノキ	*毛	
	<i>Rhus ambigua</i>	ツタウルシ	毛	
カエデ科	<i>Rhus trichocarpa</i>	ヤマハゼ	毛?	
	<i>Acer argutum</i>	アサノハカエデ	毛	
カエデ科	<i>Acer palmatum</i>	イロハモミジ	毛	
	<i>Acer amoenum</i>	オオモミジ	毛	
	<i>Acer japonicum</i>		毛	
	<i>Acer crataegifolium</i>	ウリカエデ	ボ	
	<i>Acer insulare</i>	シマウリカエデ	毛orボ	
	<i>Acer capilipes</i>	ホソエカエデ	ボ	
	<i>Acer morifolium</i>	ヤクシマオナガカエデ	ボ	
	<i>Acer micranthum</i>		毛 (ボ)	
	<i>Acer nipponicum</i>	テツカエデ	毛 (ボ)	
	<i>Acer tenuifolium</i>	ヒナウチワカエデ	毛	
	<i>Acer shirasawanum</i>	オオイタヤメイゲツ	毛	
	<i>Acer rufinerve</i>	ウリハダカエデ	毛orボ	
	<i>Acer tschonoskii</i>	ミネカエデ	毛	
	<i>Acer australe</i>	ナンゴクミネカエデ	毛 (ボ)	
	<i>Acer distylum</i>	ヒトツバカエデ	毛orボ	
	<i>Acer carpinifolium</i>	チドリノキ	毛	
	<i>Acer diabolicum</i>	カジカエデ	毛	
	<i>Acer miyabei</i>	クロビイタヤ	毛	
	<i>Acer mono</i> var. <i>marmoratum</i> f. <i>dissectum</i>	イタヤカエデ	毛	
	<i>Acer nikoense</i>	メグスリノキ	毛	
	<i>Acer cissifolium</i>	ミツデカエデ	毛	
	ブドウ科	<i>Vitis flexuosa</i>	サンカクヅル	毛
		<i>Vitis saccharifera</i>	アマヅル	毛
		<i>Ampelopsis brevipedunculata</i> var. <i>heterophylla</i>	ノブドウ	ボ
		<i>Ampelopsis leoides</i>	ウドカズラ	ボ
	ホルトノキ科	<i>Elaeocarpus sylvestris</i> var. <i>ellipticus</i>	ホルトノキ	囊
		<i>Cornus officinalis</i>	サンシュユ	毛
ミズキ科	<i>Benthamidia japonica</i>	ヤマボウシ	毛	
	<i>Acanthopanax spinosus</i>	ヤマウコギ	ボ	
ウコギ科	<i>Acanthopanax trichodon</i>	ミヤマウコギ	ボ	
	<i>Acanthopanax japonicus</i>	オカウコギ	ボ	
	<i>Acanthopanax senticosus</i>	エゾウコギ	毛	

科名	種名	和名	タイプ
リョウブ科 エゴノキ科 アカネ科	<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	コシアブラ	毛 (ポ)
	<i>Evodiopanax innovans</i>	タカノツメ	毛 (ポ)
	<i>Kalopanax pictus</i>	ハリギリ	毛 (ポ)
	<i>Oplopanax japonicus</i>	ハリブキ	ポ
	<i>Clethra barbinervis</i>	リョウブ	毛
	<i>Styrax japonica</i>	エゴノキ	毛 (ポ)
	<i>Styrax shiraiana</i>	コハクウンボク	毛
	<i>Gardenia jasminoides</i>	クチナシ	毛
	<i>Sinoadina racemosa</i>	ヘツカニガギ	毛
	<i>Adina pilulifera</i>	タニワタリノキ	穴
	<i>Randia cochinchinensis</i>	ミサオノキ	穴 (囊)
	<i>Randia canthioides</i>	シマミサオノキ	穴or囊
	<i>Randia sinensis</i>	ヒジハリノキ	毛
	<i>Guettarda speciosa</i>	ハテルマギリ	*毛
スイカズラ科	<i>Morinda citrifolia</i>	ヤエヤマアオキ	毛
	<i>Morinda umbellata</i>	ハナガサノキ	毛 (穴)
	<i>Psychotria rubra</i>	ボチヨウジ	穴
	<i>Psychotria homalosperma</i>	オガサワラボチヨウジ	囊
	<i>Uncaria rhynchophylla</i>	カギカズラ	毛
	<i>Viburnum opulus</i> var. <i>calvescens</i>	カンボク	毛
	<i>Viburnum sieboldii</i>	ゴマギ	毛
	<i>Viburnum odoratissimum</i> var. <i>awabuki</i>	サンゴジュ	穴 (囊or毛)
	<i>Viburnum suspensum</i>	ゴモジュ	毛
	<i>Viburnum furcatum</i>	オオカメノキ	*毛
	<i>Viburnum plicatum</i> var. <i>tomentosa</i>	ヤブデマリ	毛 (ポ)
	<i>Viburnum phlebotrachum</i>	オトコヨウゾメ	毛
	<i>Viburnum erosum</i>	テリハコバノガマズミ	毛
	<i>Viburnum wrightii</i>	ミヤマガマズミ	毛
	<i>Viburnum dilatatum</i>	ガマズミ	毛
	<i>Abelia spathulata</i>	ツクバネウツギ	毛
<i>Abelia serrata</i>	コツクバネウツギ	毛	

