

# シジミチョウとアリ

寄生から相利共生まで

ピアス ナオミ

The remarkable life histories of lycaenid butterflies By Dr. Naomi E. Pierce

\*

シジミチョウの仲間は地味な色の種が多いし、小型ですから、自然でも、博物館の標本のなかでも、そう目立つ虫とはいえません。観客の目は、巨大なトリバネアゲハや見事な縞模様のアゲハチョウや、金属光沢のモルフォチョウのほうにひきつけられるでしょう。しかしシジミチョウは（チョウの種の40%もがこの仲間なのですが）、成虫の大きさや色の派手さとは別の魅力をもっています。それは彼女たちの生活史の変異の多様さで、とても他の鱗翅目がかなわないものです。

大部分のチョウの生活はどうでしょう？ 幼虫は植物を食べる芋虫で、捕食者や捕食寄生者から身を守るために採用しているのは、せいぜい保護色か警戒色ぐらいです。シジミチョウも大部分はこういう簡単な生活史をもっていますが、なかには鱗翅目の基本型とはまるでちがう生活様式を進化させたものがたくさんあります。私にとってシジミチョウは、標本タンスの一番下に入っている目立たない存在ではなくて、チョウのうち最も興味があるグループなのですが、それはこの「基本型からずれた生活」のためなのです。

シジミチョウの生活史が変化に富むわけのひとつは、彼女たちの幼虫とアリとの連合関係にあります。シジミチョウの幼虫は、アリを誘引するたくさんの特別な表皮性器官をもっていて、これがアリとの関係の基礎となっています。これまで調べられたシジミチョウの幼虫すべてがこの器官をもっていますから、アリとの連合関係（好アリ性 myrmecophily）は、シジミチョウ科の進化の初期に出現したものであり、シジミチョウの祖先は皆好アリ性だったのだらうと思います。これまで

わかっている範囲で、現存のシジミチョウの約30%が何らかの方法でアリと関係をもっており、残りの70%は二次的に好アリ性を失ったもの——したがって、この仲間がもつ器官は痕跡器官である——と考えられます。

私が皆さんに紹介しようとするのは、シジミチョウとアリにはどんな種類の関係があるか？ また、この関係はシジミチョウの生活史にどんな影響をもっているか？ ということです。

## 肉食になったシジミチョウ

シジミチョウとそれにつくアリとの関係は、大きく二つに分けられます。寄生と共生です。私の研究は大部分共生関係に関するものですが、それに入るまえにちょっと、シジミチョウの生活史の多様さを眺めてみましょう。

シジミチョウがアリに寄生的に関係している有名な例は、日本のシジミチョウのもので、キマタラルリツバメ・クロシジミ・コマシジミ・オオコマシジミの幼虫は、アリをたましてアリの巣のなかに“客”として迎え入れられます。そして一度巣に入ると、キマタラルリツバメとクロシジミの幼虫は、アリから食べ物の吐き戻しを受けて成長する寄生者になります。一方、コマシジミとオオコマシジミの幼虫は「ヒツジの皮をかぶったサテカミ」のように、アリの幼虫や卵を食べてしまうのです。どの場合にも、幼虫たちがアリをたまして攻撃されぬようにするには化学物質を使って、それによってアリは、チョウの幼虫を自分の幼虫とまちがえるか、巣にとって必要な訪問者であるかのように振舞ってしまうのです。

しかし、寄生的なシジミチョウがどれでもアリに歓迎されているわけではありません。世界最大のシジミであるオーストラリア産のピロウドアリノスジミ *Liphyra brassolis* の幼虫は戦車のように硬く厚い外皮をもっていて、ツムギアリ *Oecophylla smaragdina* [木の葉を綴ってボール状の巣を作るアリ。大集団をなし、凶暴である] の巣の中に入りこんだとき、ワーカーたちの凶暴な攻撃もはねかえしてしまい、アリの幼虫を食べるのです。シジミチョウの幼虫に起こった肉食への転換は、ほとんどが植物食である鱗翅目のなかで、きわだったものといえましょう。進化という観点からすると、これは一つの革命ともいえます。植物組織を消化するための酵素と動物組織を利用するための酵素とは、まるでちがうのですから。この点でさらに驚くべきことは、一生のあいだに植物食から肉食へと転換する種さえあることです。たとえば、ゴマシジミとオオゴマシジミは3令幼虫を終えるまでは草の葉を食べ、4令と5令は寄主となるアリの巣内に移動して肉食専門になります。

シジミチョウ幼虫の食性の特異さは、アリに寄生することだけではありません。共食いするものも多いし、同翅目(アブラムシやカイガラムシ)の出す甘露を食べる種もあり、また同翅目の虫を捕食する種もあります。たぶん同翅目を捕食するという性質は、アブラムシなど吸汁性昆虫の甘露をもらう生活から進化したのでしょう。ここでも良い例が日本にあります。それはゴイシシジミで、

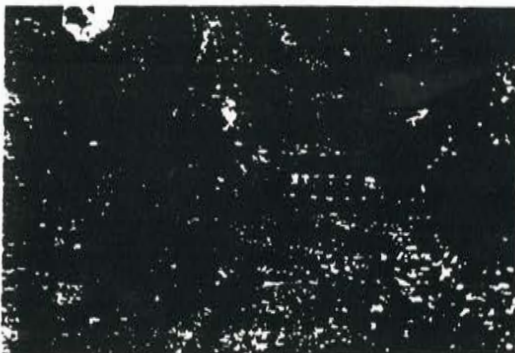


写真1 オオヤドリギシジミ *Ogyris genovea* の幼虫が、アリとともに食物の根元のアリの通路に潜んでいる  
Larva of *O. genovea* with its attendant ant in the gallery at the base of its food plant  
(以下、記載のないものは著者撮影)

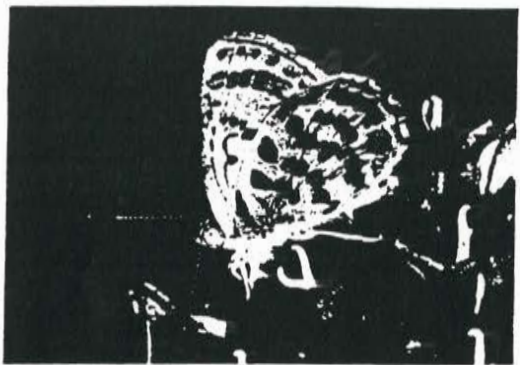


写真2 ニシキシジミの一種  
*Hypochrypsops ignitus*

幼虫はササコナフキツノアブラムシ *Ceratovacuna japonica* [一部の図鑑ではタケツノアブラムシ] の捕食者です。このアブラムシがゴイシシジミの生活にとってどんなに重要かということは、成虫も花蜜を吸わないで、代わりにアブラムシの甘露を吸うことにも示されています。ゴイシシジミの生活史はどの部分も、ササコナフキツノアブラムシをめぐる動いているわけです。

### シジミチョウとアリの相利共生

しかし、シジミチョウの場合、寄生よりも多く見られる関係は、それによってアリもシジミチョウも共に利益を受ける相利共生関係(mutualistic relationship)です。アリは、チョウの幼虫を捕食者や捕食寄生者から守ってやり、そのかわり幼虫の外皮にある特別な腺から分泌される食物をもらいます。シジミチョウの側からいうと、共生関係の緊密さは、それなしにも生活できる任意的関係から、それなしには生存できない絶対的關係までいろいろあります。北アメリカのシジミチョウの場合、アリとの関係の大部分は前者、すなわち「ルースな任意的関係」に入ります。なぜなら、これらの種は永続的にアリについているわけでもなく、また10種以上ものいろいろなアリと同居できるからです。たとえば私がアメリカのコロラド州で行なった野外実験では、アメリカカバイロシジミ *Glaucopsyche lygdamus* (写真7)の幼虫はアリがいると寄生される率が明らかに低下しましたが、アリなしでも幼虫の一部は蛹になることができました。



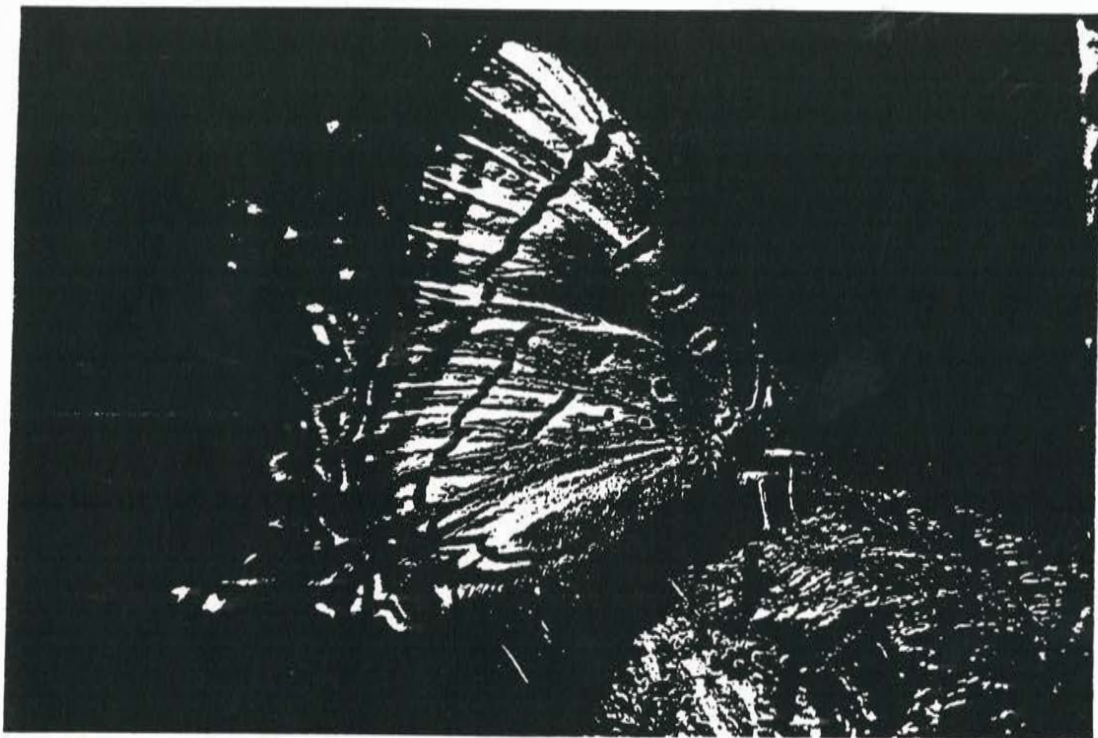


写真3 アリのいる所に産卵中のルリアリヒスイシジミ *Jalmenus evagoras* laying eggs with attendant ants standing by

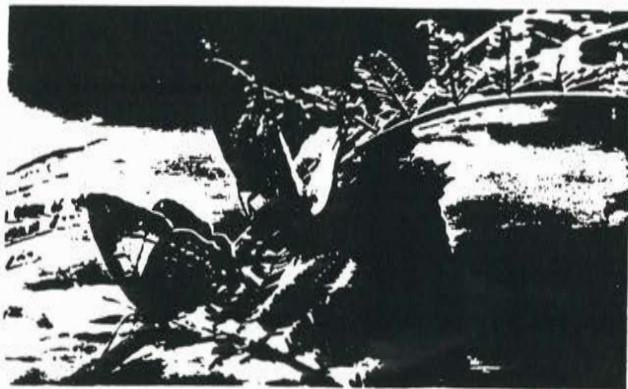


写真4 メスの羽化を待ちかまえるルリアリヒスイシジミのオスの求愛団塊  
"Mating ball" of *J. evagoras* males waiting for the hatching of a female

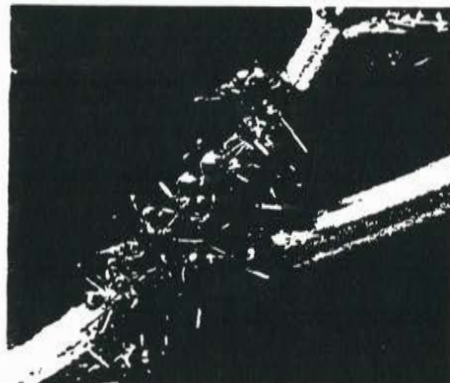


写真5 ルリアリヒスイシジミの幼虫を覆ったアンケブスルリアリ  
Larva of *J. evagoras* almost hidden under the protective layer of ants

これに対し絶対的共生関係 (obligatory mutualistic association) の場合は、シジミチョウがアリなしでは生存できません。私がオーストラリアのプリズベンで調べたルリアリヒスイシジミ *Jalmenus evagoras* [イワカワシジミのような長い尾をもつ、翅の表面が銀青色に輝く美しいチョウ。フタオドリシジミなどに近い属；写真3] の幼虫は、それにいつもついてるルリアリ属のアンケブスルリアリ *Iridomyrmex anceps* を除去し

てしまうと捕食者と捕食寄生者によってすべて殺されてしまいます。アリがいさえすれば幼虫の生存率はとても高いのです。

こういう絶対的共生の特に発達した例は、オーストラリア産のオオヤドリギシジミ *Ogyris geneveva* と、それにつくナナアリ属 (*Camponotus*) の一種に見られます (写真1, 6)。本種の幼虫は捕食や寄生の危険が少ない夜のあいだに、ニーカ

りの木に寄生しているヤドリギの葉を食べ、日中は木の根元にアリが作った覆いの下に入っています。明け方、アリは幼虫がヤドリギから離れて根元の覆いの所に降りてくるよう誘導します。夕方にはまた、アリが幼虫につきそってヤドリギのある枝へと登るのです。まるで羊飼いと羊のようですね！

任意的共生関係 (facultative mutualistic association) の場合は、種はそれほど特定の組合せではありません。アメリカカバイロンジミにはヤマアリ属の *Formica altipetens* や *F. obscuripes* など、何種ものアリがついているのが見られます。ですからこの幼虫の出す食物はいろんな種のアリにとって魅力的なのでしょう。これに対し、寄生的なシジミチョウは特定のアリの巣に入りこむために、特別な、また種特異的な化学物質を作るのでしよう。この物質がアリの攻撃性をなだめ、自分をアリの巣内に運ばせるようにするのです。たとえばルリアリヒスイシジミはルリアリ属のアリとしか共生しません。もっと極端なのはオーストラリアのニシキシジミ属の一種 *Hypochrysops ignitus* (写真2) です。本種は少なくとも17種におよぶ植物を食べるのに、これにつくアリはたった1種、ルリアリ属の *Iridomyrmex nitidus* だけなのです。こういうたった1種のアリに特殊化したシジミチョウの幼虫は“間違ったアリ”。つまりそれと共生関係にない種のアリのなかに置くとアリに殺されてしまいます。以上のことは、種特異的な関係においてはシジミチョウの幼虫とアリとのあいだにコミュニケーションがあることを示しています。寄生性の種では寄主の

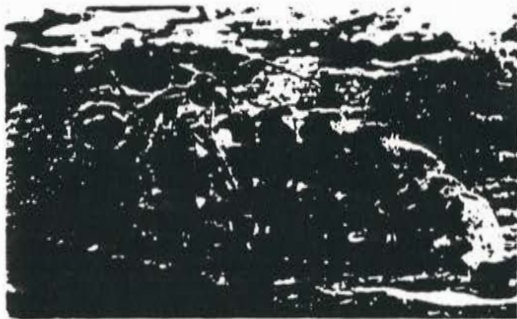


写真6 オオヤドリギシジミ *Ogyris genoveva* の幼虫にオオアリの一種 *Camponotus* sp. がついているところ  
Ant. *Camponotus* sp. tending a larva of *Ogyris genoveva*

アリをだまして良いお客だと思わせねばなりませんし、ルリアリヒスイシジミはルリアリ属のアリだけをいつも周囲にいるよう説きふせねばならないわけです。

### アリとシジミチョウの化学的交信

ブリズベンにあるプリフィス大学のピーター・ロジャーズと私は、オーストラリア産のヒスイシジミ類 (*Jalmenus* 属) の数種がアリに与えている分泌物がアミノ酸であることをつきとめました。アミノ酸の組成や配合比率は種ごとに違っていました。こういう種ごとのアミノ酸組成の違いによって、成虫の形態では互いに良く似ているヒスイシジミ属の各種が、幼虫期にそれぞれ特異なアリと対応しているのです。すなわちルリアリヒスイシジミ *J. evagoras* はアンケブスルリアリ *Iridomyrmex anceps* と、イクチヌスヒスイシジミ *J. ictinus* は同じルリアリ属の *I. purpureus* と、ニセイクチヌスヒスイシジミ *J. pseudictinus* はコスカアリ族の *Froggattella kirbyi* と共生していました。アリの各種はそれと結びついた種の幼虫が出すアミノ酸メニューに特異的に反応しますから、シジミチョウの側の分泌アミノ酸組成とアリの側のアミノ酸選好性とは共進化したのでしよう。

私はこの共進化の様子を知るため、アリの方のアミノ酸の選好を調べましたが、両者には対応関係があることがわかってきました。たとえばルリアリヒスイシジミの分泌物の主成分はセリンですが、これにつくアンケブスルリアリは供試した20種のアミノ酸溶液のなかで明らかにセリンを好みました。

しかし、アミノ酸以外の化学物質も種の識別に関与していないとはいえません。なぜならシジミチョウの幼虫はアリに、彼女らを食うかわりに彼女らにつきそうように説得せねばならないのですから〔アミノ酸が欲しいだけなら食べてしまえば良い〕。事実シジミチョウの幼虫は、アリに対する化学的カムフラージュのほか、すごく厚いクチクラ層をもっていて、アリの大顎で噛まれても生活器官に届かないようになっています。



### 成虫もアリを区別できる

こういう種特異的でまた絶対的な共生は、ルリアリヒスイシジミのようなチョウの生活史と行動に、どんな影響もっているのでしょうか？ まず、チョウのメスがアリの存在を産卵のための合図(cue)にしているということが重要です。そうでなければ幼虫はアリに保護されず、すでに見てきたように死んでしまうでしょうから。さらに、ルリアリヒスイシジミとアンケブスルリアリのような種特異的な関係では、チョウのメスは産卵の前にそこにいるアリが自分にとって正しい種かどうかを同定できねばなりません。私とケンブリッジ大学のマーク・エルガーの実験で、ルリアリヒスイシジミのメスは実際に産卵のときアリの存在に反応し、他種でなくアンケブスルリアリが占有している木に産卵することがわかりました。

興味あることにメスは、彼女たちと共生しない種のアリよりもアンケブスルリアリを好むばかりでなく、野外でときどきこのチョウが共生してい

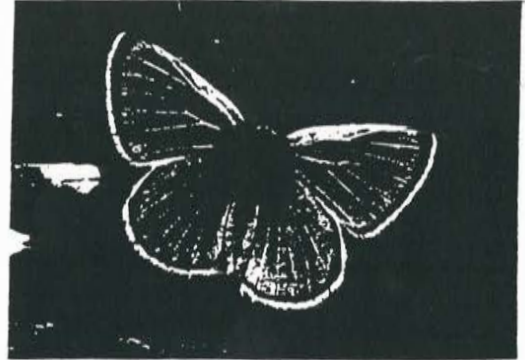


写真7 アメリカカバイロシジミ  
*Glaucopsyche lygdamus*

るルフォニゲルルリアリ *I. rufoniger* とくらべても、アンケブスルリアリを好むことがわかりました。なぜ、どちらも共生できるのに、片方のアリだけが特に好かれるのでしょうか？ 理由は簡単です。このチョウにとってアンケブスルリアリはルフォニゲルルリアリよりも良い共生者で、前者がついている幼虫は、後者と一緒にいる幼虫よりも良く生き残れたのです。

ここから私達は、種特異性の進化の経路を見る

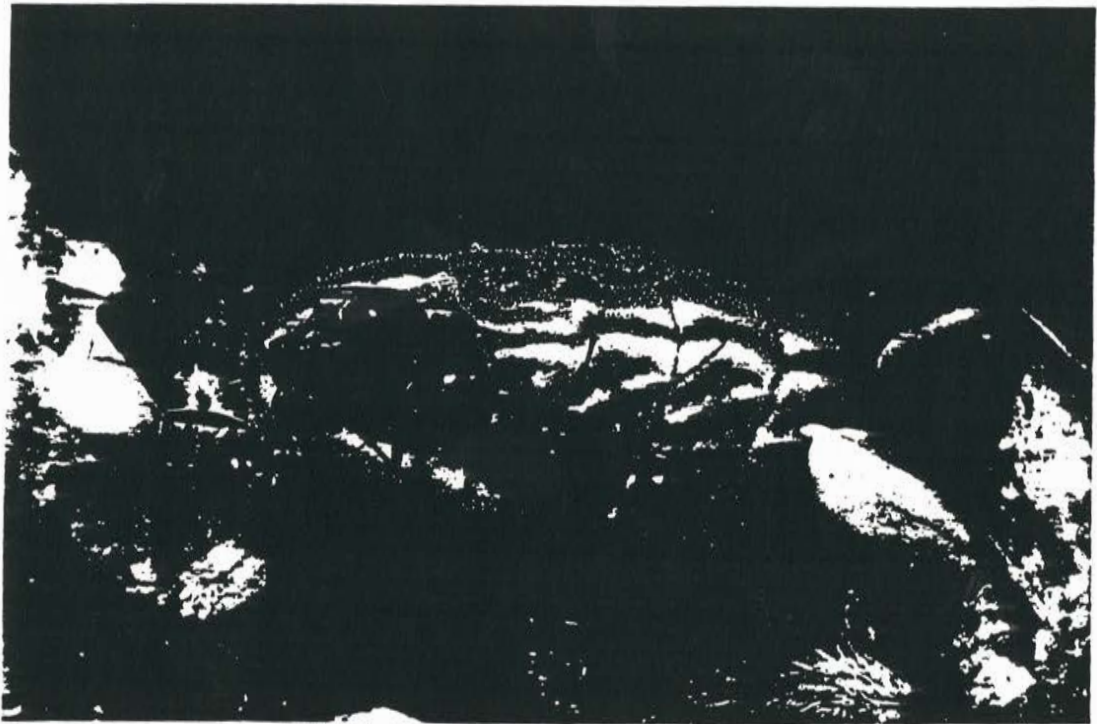


写真8 アメリカカバイロシジミの分泌物をめぐる争う2匹のアリ *Formica altipetens* (A.フォーサイス 撮影)  
Larva of *G. lygdamus* being tended by two *F. altipetens* workers competing for secretion (Photo by Adrian Forsyth)



写真9 アメリカカバロシジミの幼虫につきまとうヤマアリの一種  
Larva of *G. lygdamus* being tended by *Formica altipetens*

ことができます。2種のアリを区別でき、アンケブスルリアリのいる木に産卵できるルリアリヒスイシジミのメスは、2種のアリの区別ができないため、幼虫を充分守ってくれないルフォニゲルルリアリのところにも産卵して、その結果幼虫がたくさん死んでしまうメスよりも、自然淘汰の上でずっと有利だったでしょう。ですから共生関係の種特異性は、産卵するチョウによるアリの種の識別と、幼虫の出す分泌物の組成にもとづくアリによるシジミチョウの種の識別という、二つの内的識別機構をもとにしているといえます。

### ア리를養うコスト

シジミチョウの立場からすると、その種独特の用心棒のアリを周囲にとどまらせ、養ってやるには、相当な負担(コスト)がかかります。チョウの幼虫がアリにタン白質に富んだ食物を与えねばならないからです。実験してみると、アリがまといっているルリアリヒスイシジミの蛹は、アリがついていない蛹よりも5日間に25%余計に体重を失いました〔ルリアリヒスイシジミは幼虫だけでなく蛹もアリに守られている〕。ルリアリヒスイシジミの幼虫60匹からなるコロニーから出るアリと戻ってくるアリの体重を比較して、私はこのシジミチョウの幼虫からアリが得た食物は、少なくとも毎日100匹の若い働きアリを生産するエネルギーに等しい、という計算結果を得ました。アリがいるときといないときの個体群の動きを調べれば、ルリアリヒスイシジミの生活史に対するこのコストの影響を知ることができますが、この仕事

は野外ではできません。なぜならアリのついていないチョウの幼虫集団はすぐ捕食者や捕食寄生者にやられてしまうからです。私はこの問題を室内で調べることにしました。アリがいるということの大きな効果は、チョウの成虫のからだ小さくなることです。もしアリがいなければ、アリにまわる分の食物が幼虫の成長にまわったと思われま

ず。  
自分についてくれるア리를養うためタン白質に富んだ分泌物を作り出すということは、他面で好アリ性のシジミチョウに一つの制限を課します。すなわち、彼女たちは寄主植物をととも栄養の多い種に限定せざるをえないのです。シジミチョウの幼虫は、それ自身の成長のためにチッ素を餌からとるだけでなく、アリに与えるチッ素も取込んで、分泌してやらねばならないからです。シジミチョウの仲間の寄主植物を調べてみると、アリと結びついている種はいない種よりタン白質に富んだ食事をとっていることがわかります。いいかえれば、シジミチョウのある種がアリにとりまかれていたら、その種はマメ科かその他のチッ素の多い寄主植物を食べているだろうと予想できます。シジミチョウには植物体のなかでもとくにチッ素の多い部分を食べる種がたくさんいますが(たとえば若葉や花や、できかけの実莢を食う種類)、これもそのためでしょう。たとえばここでとりあげたヒスイシジミ属の種はどれもアカシアの仲間を食べますが、これらはとくにタン白質の多いマメ科に属しています。

子孫の繁栄のために、ルリアリヒスイシジミの成虫は正しい寄主植物に産卵するだけでなく、正しい種のアリが歩きまわっている株を選んで産卵する必要があります。しかし植物の分布もアリの分布も限られていますから、両方がうまく重なっているところはごく限られており、その結果チョウの分布も大変局地的となっています。シジミチョウの収集家が良く知っているように、アリと関係をもつシジミチョウの分布はひどく局限し、また飛び飛びであるのが普通ですが、それはこのためでしょう。ですから、好アリ性シジミチョウ類が示すパッチ状分布は、収集家にとってだけでなく、進化生物学者にとっても大変興味があるので、このテーマを調べることから、進化史的時



のなかでの系統の動きを知ることができるでしょう。種分化についての最近の説は、分化をもたらす遺伝的な変化は小さな隔離された個体群に一番生じやすいことを示唆しています。だからアリとの共生関係は、シジミチョウが特別種の多様性に富んでいることの一つの原因かも知れません。

### 蛹も成虫も集合するヒスイシジミ

アリと共生しているシジミチョウのもうひとつの特徴は（これもパッチ状分布と関連しているのですが）、幼虫が集合生活をしているということです。たとえばルリアリヒスイシジミのメスマカ所に約20個の卵を卵塊で産みつけますが、そのさい自種の幼虫がすでにいるということを刺戟として使うようです。その結果1本の株に、いろんな令期のたくさんの幼虫が共存することになります。さらにルリアリヒスイシジミでは、蛹も幼虫同様アリに守られますから、本種の蛹は他のチョウやガの蛹のように隠蔽されていません。蛹も幼虫と同様に集合しています。ブリスベン近くの私の調査地では、アカシアの1種 *Acacia irrorata* の1本の株(高さ1m位の灌木)にシジミチョウの全発育段階が同時に見られるのが普通でした。なんと、卵も、各令の幼虫も、蛹も、みな株上にいて、そのまわりをメス・オスの成虫が飛びまわっているのです。

この集合性は、ヒスイシジミの行動と個体群動態にどんな影響を与えるでしょう？ 私はまず、オゴくたくさんの幼虫が1本の枝に集まっていることは多いけれども、集合は自動的にできるわけではないことを知りました。若い幼虫はアリがいるときだけ集合するのです。

このことは、幼虫と蛹を守るためには、ある臨界値以上のアリの数が必要なことを示唆しています。また、集合は、シジミチョウの幼虫がアリの保護効果を増やしつつアリに与える食物の1匹あたりの産出量を減らすメカニズムであることも示唆しています。集合ということには、損もあります。たとえば幼虫同士が食物を争ったり、カビや菌のような病原体が感染しやすくなったり、捕食者や捕食寄生者に見つかりやすくなったりするでしょう（実際にルリアリヒスイシジミの幼虫に寄

生するコマニハチの一種 *Apanteles* sp. はアリとシジミチョウの幼虫の集団の存在を産卵刺戟として用いているようです）。しかし集合によって低コストで十分な防禦を得るという上記の利益は、これらの損失を上まわっていると思われれます。

驚いたことに、アリが作り出しているルリアリヒスイシジミの集団行動は、チョウの交尾行動にまで影響をもっていました。本種の蛹はアリに守られ、集団をなしています。これはとても目立ちます。1本の枝の先端にブドウのように10から20の蛹がくっついていることさえあります。ですから蛹がバラバラに分散している他のチョウやガと違って、早く羽化したオスの成虫は他の個体の羽化を見ることができ、メスが羽化してくるとそれとわかるのです。さらにルリアリヒスイシジミの蛹は羽化の12時間も前からオスをひきつける匂いを放出します。するとそのへんのオスはみな交尾のためこの蛹のまわりに集まるのです（写真4；メスは1生に1回しか交尾しません）。1タースものオスの「求愛団塊」ができ、そのなかでオスたちはメスを得るため激しく争います。面白いことにオス成虫はある蛹がメスの蛹かオスの蛹かを羽化まで知ることができず、無駄な努力をしているあいたに他のオスがメスをとってしまうこともあるようです。

競争の結果をくわしく研究して、私は全体で40%ものオスが交尾できないことを知りました。一方、一生にわたって観察しつづけることができたあるオスは7匹のメスと交尾しました。なんてこんな差が生ずるかという、ひとつの要因はからだの大きさです。大きいオスは「求愛団塊」内のトーナメントに勝つことができます。メスの繁殖力(一生産卵数)もからだの大きさによって決まります。すなわち体サイズはどちらの性にとっても繁殖成功の重要な決定要因であり、そのサイズはアリとの関係で決まっているというわけです。アリがついた幼虫の方がアリなしで実験室で育てた幼虫より成虫になったとき小型です。ここには進化でおなじみの「トレード・オフ」があります。個体は生存のためにはアリについてもらねはならないが、そのことが反面繁殖成功を減らすことにもなるわけです（成虫のサイズはこの損得のバランスで決まるのでしょう）。

## まとめ

以上をまとめると次のことがいえます。ルリアリヒスイシジミの生態の研究から、本種につきまといっているアリが、このチョウの生活史のあらゆる側面に強い影響をもっていることがわかりました。アリは本種の寄主植物選択にも、メス成虫の産卵行動にも、幼虫の集合性にも影響を与え、さらに最後の点を通じて成虫の配偶行動にも影響していたのです。ルリアリヒスイシジミとそれにつくアリとの関係はシジミチョウの生活史がどんなに複雑でまた面白いかを示していますし、2種生物の共生の進化の研究にとってどんなに良い材料かも示しています。じっさい生物学者はずっと昔から進化研究におけるチョウの価値を認識していました。1867年、有名なH. W. ベイツは『アマソンの博物学者』〔戦前改造社の文庫として上巻だけ邦訳されたが下巻は出なかった〕にこう書きました。「それゆえ、チョウというつまらないものの典型とされるムシの研究は、軽蔑されるどころか、やがては生物学の最も重要な一分野として尊重されるようになるであろう。」〔A. R. ウォレス『熱帯の自然』谷田専治・新妻昭夫訳、平河出版社p. 77より引用〕。著名な生態学者のG. E. ハッチンソン〔1986年 京都賞基礎科学賞受賞〕が私に語ってくれたことも同じです。「たった1ページで進化の原理を色つきで図示できるものなんてチョウ以外にありゃあしないよ」。

〔オックストン大学生物学科 助教授〕

## 訳者付記 / 伊藤嘉昭

ヒメス ナオミさまは、名古屋大学の椿宜高氏が1983年に、私が1984年に、オーストラリアのフリスベンを訪れたときの良き友である。お母さんが日本人である彼女は日本が好きで、私達の研究の話や考えも熱心に聞き、鋭い質問や示唆で私達を多いに勉強させてくれた。この文の後半にでてくるルリアリヒスイシジミの面白い生活史、直接見せてもらった。また1985年、オックスフォードの研究員をしていたときは、私とW. D. ハミルトン教授をひきあわせ、同教授が「兵隊アフラムシ」に強い関心をもつきっかけを作ったのも彼女であった。そういう縁で、編集部からこの論文の訳を頼まれたとき、すぐ

引受けた次第である。日本のチョウの生活史研究はすごく進んでいて、アリとの関係についても多くの種の複雑な生活史が判明しているが、ここで紹介されたような量的な研究や科学交信の研究はほとんどないようだ。今後の仕事への刺激になれば著者も喜ぶと思う。

〔名古屋大学農学部助教授 理博〕

## 文 献

- 〔1〕シジミチョウとアリとの関係の総説  
Atsatt, P. R. (1981) Lycaenid butterflies and ants: selection for enemy-free space. *Amer. Nat.* 118: 638-654  
Common, I. F. B., D. F. Waterhouse (1981) Butterflies of Australia. 2nd edn. Angus and Robertson, Sydney  
Cottrell, C. B. (1983) A phytophagy in butterflies: its relationship to myrmecophily. *Zool. J. Linn. Soc.* 79: 1-57  
Eliot, J. N. (1973) The higher classification of the Lycaenidae (Lepidoptera): a tentative arrangement. *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Entomol.* 28: 375-505  
福田晴夫・湯榮一・辻谷健・高橋昭・高橋真弓・田中善・田中洋・若林平馬・津辺廣之 (1984) 『青色日本経類生態図鑑(Ⅲ)』保野社、東京  
Hinton, H. E. (1951) Myrmecophilous Lycaenidae and other Lepidoptera—a summary. *Proc. So. Lond. Entomol. Nat. Hist. Soc.* 1951: 111-175  
Holldobler, B. (1971) Communication between ants and their guests. *Sci. Amer.* 224: 86-93
- 〔2〕この総説で紹介したこと原論文  
Elgar, M. A., N. E. Pierce. (In press) Mating success and fecundity in ant-tended lycaenid butterfly. In: Clutton-Brock, T. H. (ed.) *Reproductive success: studies of selection and adaptation in contrasting breeding systems*. University of Chicago Press, Chicago  
Kitching, R. L. (1985) Myrmecophilous organs of the larvae and pupae of the lycaenid butterfly, *Jalmenus evagoras* (Donovan). *J. Nat. Hist.* 17: 471-481  
Pierce, N. E. (1985) Lycaenid butterflies and ants: selection for nitrogen fixing and other protein rich food plants. *Amer. Nat.* 125: 888-895  
Pierce, N. E., S. Easteal. (1986) The selective advantage of attendant ants for the larvae of a lycaenid butterfly, *Glaucopsyche lygdamus*. *J. Anim. Ecol.* 55: 451-462  
Pierce, N. E., M. A. Elgar. (1985) The influence of ants on host plant selection by *Jalmenus evagoras*, a myrmecophilous lycaenid butterfly. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 16: 209-222  
Pierce, N. E., P. S. Mead. (1981) Parasitoids as selective agents in the symbiosis between lycaenid butterfly caterpillars and ants. *Science* 211: 1185-1187  
Pierce, N. E., W. R. Young. (1986) Lycaenid butterflies and ants: two species stable equilibria in mutualistic, commensal, and parasitic interactions. *Amer. Nat.* 128: 216-227

・本文中の 内は訳者による。