生 物 コ ロ ニ ー

何が敵・味方を教えるか

アリ社会を支える個体識別化学センサー

昆虫は地上における繁殖戦略を成功させ、多様な種に進化して繁栄を誇っている。中でも社会性の生活形態を確立したハチやアリは、コロニーと呼ばれる大集団の巣を造り、コロニー単位でカースト別の役割分担方式を取り入れ恒常的な巣の維持と拡大を図っている。コロニー内での統制のとれた共同生活様式は、コロニー間での排他的行動と分かちがたく結びついており、自分の巣仲間が味方、他の巣のメンバーは敵という個体識別機構の確立がその基盤となっている^(1~3)。筆者らは最近、クロオオアリにおいて、体表に分泌される炭化水素混合パターンがコロニーごとに特徴的であり、このパターンを識別する感覚子が触角にあることを見いだした⁽⁴⁾。

この研究を推進発展させていくうえで具体的に明らかにするべき項目は、①巣仲間識別フェロモンとして働く化学的シグナルの実態、②巣仲間識別フェロモン受容センサーの同定と作動様式の解明、③巣仲間識別に基づく個体間相互の排他行動を実現する神経ネットワークの同定、そして④排他行動閾値を決定する神経調節機構、⑤フェロモン受容に起因する個体・個体間相互の振る舞いへの合理的な説明づけである。

多彩な行動を観る測る

研究を始める上で、コロニー帰属性

をアリがどのような行動で体现するか、それをどのようにして研究者が測定・評価するか、がまず問題となる。

野外で観察していると、巣の外に出て採餌を行なう働きアリ（外勤ワーカー）が、出合い頭に互いの体の表面をよく動く触角で触って確かめ合っている様子がよくわかる。このような触角を使った探り合いの段階を経て現われてくる、相手への受容や攻撃を示す行動は、胃に蓄えた食べ物を互いに口移しに与える友好的な栄養交換行動から、大顎を開いて噛みついたり、腹を曲げて尾端から蟻酸を吹きつけて相手を殺すなどの激しい攻撃行動まで、実にバリエーションに富んでいる。にもかかわらず、これまでは、様々な形で現われてくる遭遇個体相互の行動を目視で重み付けを施し点数化するなど、測定者の主観に頼って判断していたため、海外はおろか国内の研究者の間でも見解が統一されず、研究結果を比較検討するうえで少なからぬ混乱をきたしてきた。

筆者らが新たに導入した評価法は、遭遇相手の代わりに相手の体表物質を塗布したガラスビーズを提示する実験を、同一コロニーに属する外勤ワーカー複数個体に対して行ない、攻撃を示した個体数の割合を評価するというものである。この評価法を確立したうえで、体表に分泌される炭化水素群が、それぞれにコロニー帰属性を背負ったアリの個体識別の指標になっていることを明らかにしていった。

多成分混合パターンが鍵を握るフェロモン

アリの巣仲間識別フェロモンは、地下の巣内でも不都合のないような不揮発性の接触化学物質であろうということは容易に想像できる。クロオオアリの体表物質には炭素数20から30の18種類の炭化水素がいろいろな割合で含まれている。炭化水素以外の成分も多少見られるのだが、それらは巣仲間識別の指標とはならず、巣仲間識別フェロモンとして働くのは体表の炭化水素群である。

別々のコロニーからそれぞれ複数の個体を取り出し、体表炭化水素を精製して個体ごとにもっている体表炭化水素成分の定量と同定を行ない、多成分判別分析した結果を図1に示す。コロニー毎にまとまったプロットがクラスターをつくっており、コロニー特有の18種類の体表炭化水素の混合パターンが同一コロニー内の個体間で類似していることがわかる。

自他の差分を読むフェロモンセンサー

次の問題は、巣仲間識別フェロモンとして働く炭化水素群を感知する感覚子を触角上に同定することである。昆虫の触角は一般に嗅覚感覚を担う器官としてよく発達している。走査型電子

図1 ■ クロオオアリの体表炭化水素混合物のガスクロマトグラムと多成分判別分析

18 ピークの成分 1: トリコセン, 2: トリコサン, 3: ペンタコセン, 4: ペンタコサン, 5: ヘキサコセン, 6: ヘキサコサン, 7: トリメチルペンタコサン, 8: (Z)-9-ヘプタコセン, 9: (Z)-7-ヘプタコセン, 10: ヘプタコサン, 11: 13-モノメチルヘプタコサン, 12: 5-モノメチルヘプタコサン, 13: ジメチルヘプタコサン, 14: オクタコサン, 15: トリメチルヘプタコサン, 16: (Z)-9-ノナコセン, 17: (Z)-7-ノナコセン, 18: ノナコサン

顕微鏡でクロオオアリの触角を観察すると、表面にはたくさんの感覚子が分布していることがわかる (図2-A)。その中の約2% に当たる長さ約10~15 μm 、直径約4 μm の鐘状感覚子に他のコロニーのアリから採った体表炭化水素を可溶化させて接触させると、複数の異なる振幅をもった活動電位からなる神経応答が記録された (B)。コロニーを取り替え炭化水素の組成比が変わっても応答した。しかも驚くべきことに、この感覚子は、自分のコロニーのアリから採った体表炭化水素に対しては沈黙したまま活動電位を出さなかったのである (図2-B)。

もちろん、自分のコロニーのアリも他のコロニーのアリも体表に同じ18

種類の組成の炭化水素混合物をもって、その組成比が異なるというだけで、なぜこのようなドラマチックな差が出てしまうのだろうか。その謎解きはさておき、この感覚子はともかくも、目前の他所のコロニー個体の存在を認知するためのセンサーとしてきわめて合理的にできているようである。ガスクロマトグラム上で自コロニーのアリの炭化水素の18ピークと他コロニーのアリの炭化水素の18ピークを比べるために重ね合わせてみると、相対的に他コロニーのほうが自コロニーよりも高いピークと低いピークが見て取れる (図1参照)。比べる他コロニーをいろいろ取り替えても、たいていはどこかに高いピークと低いピークが見

られる。何らかの機構で、この感覚子自身が自コロニーの炭化水素成分に対して順応している状態を維持できていれば、自コロニーの炭化水素成分には応答せず、他コロニーの炭化水素に触れたときには、他コロニーの炭化水素情報と自コロニーの炭化水素情報の差分 (他コロニー炭化水素の組成のどこかに必ず現われる、相対的に高いピーク) に対して応答することになる。自分以外のもの、とにかく他者でさえあれば反応するセンサーが、感覚器レベルの順応作用を巧妙に利用することによって実現できるという例であろう。

18種類中どのピークに差が現われるかは、コロニーが違えば違ってくる。それを漏らさず捉えるためには、

図2 ■ クロオオアリ触角の炭化水素感覚子 (A) とその電気生理学的応答 (B)

少なくとも18通りの受容分子、そのおのおのを発現する18個の受容細胞がこの感覚子の中に備わっていなければならない。さらにいえば、この感覚子は種類の違うアリの体表炭化水素にも応答する。種の違うアリは、クロオオアリの体表にはない炭化水素成分を身にまとっているとすれば、いったいいくつかの受容細胞をもっていけばいいのだろうか。実際に、この小さな感覚子の内部には100個以上の受容細胞が認められた。備えあれば憂いなし、たいていのよそ者はこのセンサーに触れられるだけで素性を暴かれてしまうのである。

敵・味方の足跡が闘争閾値をコントロール

このように、この感覚子は他者に対して細大漏らさず監視の目を光らせているようにみえるが、自コロニーの情報を拾い上げるようにはできていない。ところが、ワーカーを一頭連れてきて、自コロニーのアリが足跡をつけたガラスシャーレ上で他コロニーの相手と対戦させると勝率が上がるのである。逆に、対戦相手のコロニーメンバーの足跡がついた場所での戦いでは勝率が下がる(図3)。このことは、ア

リが足跡から自コロニーの情報を拾っていることを意味している。

図3-B, Cのように、対戦相手に生身のアリを使わず、その体表炭化水素を塗布したガラスビーズをガラスシャーレ上の3個所に置き、テストのアリを導入すると、シャーレに自コロニーの足跡がついているとビーズに果敢に攻撃を加えるのに、対戦相手の足跡の上では、ビーズを避けて通る運動軌跡が残ってしまうことがある。先の感覚子からの「敵あり」の情報に加えて、足跡から拾い上げた情報が脳で統合され、自分に有利か不利かが判断された末に行動が切り替わるのである。

ホームに強くアウェーに弱いのはアリでも同じなのだろう。この場合、アリがホームと感じている自コロニーの情報はどこから入力しているのか、新たなセンサーの探索が必要かもしれない。

スーパーコロニー化は仲間識別の揺らぎから

ところで、一言で社会性昆虫といわれるアリの中にも、単女王制のコロニーを造る種(クロオオアリなど)、多女王制の融合性のスーパーコロニーを造る種(エゾアカヤマアリなど)、原産地では単女王制で非融合性の巣を造るが、侵入先で定着して多女王制融合性のスーパーコロニーを造るようになる外来種(アルゼンチンアリ)など、異

図3 ■ 自コロニー、他コロニー足跡上でのワーカーどうしの対戦成績と、ビーズを使った擬似敵への攻撃・回避の運動軌跡。

A：自コロニーの足跡，他コロニーの足跡上でワーカーどうしを闘わせる。B：自コロニーの足跡上で他コロニーのビーズに出会う。C：他コロニーの足跡上で他コロニーのビーズに出会う。

なる営巣形態をとる種が存在する。アリの社会性の確立がコロニーを単位として発展し、構成メンバーのコロニー帰属性に根ざしていることは自明のように思われるのだが、融合性のコロニーを造る種では、本来は1頭の親女王の下に統制されるべきワーカーたちのコロニー帰属性が、複数の女王の娘ワーカーたちの間で共有されているようにみえる。北海道石狩浜のエゾアカヤマアリは実に10キロメートル以上に及ぶ長大なスーパーコロニーを造っている。その端々で採取されるワ

ーカーどうしが、同じコロニー帰属性を保持しているか、また神戸市街や筆者らの大学キャンパス内に侵入、定着し、もとの生態系に対する脅威となっているアルゼンチンアリについてはどうなのだろうか。これまで海外を含めて、スーパーコロニー化の原因を血縁度の高さや特定の遺伝子の社会多型に求める説が取り上げられてきたが^(5,6)、そのような説明だけから、複数の異なる女王から生まれた個体が一体となって生活している場において、個体間の寛容性をもたらす生体メカニ

ズムに触れることは期待できない。社会性の適応的变化として現われるスーパーコロニー化を化学生態学的な観点から見直し⁽⁷⁾、巣仲間識別に基づく個体間相互の排他行動の緩和（仲間識別の揺らぎ）という観点を加えて総合的に説明づけることが必要である。

フェロモン受容の分子機構から動物の個体行動や社会形態の適応変化まで、生物システムがもつ階層性のはるかな隔たりに橋を架けることができる小さいアリの振る舞いの研究に、大きい夢と希望を感じる。

- 1) B. Hoelldobler & Wilson: "The Ants", Harvard Univ. Press, Cambridge, MA, 1990.
- 2) R. K. Vander Meer, M. D. Breed, K. E. Espelie & M. L. Wilson: "Pheromone Communication in Social Insects", Westview Press, Boulder, Co., 1998.
- 3) M. L. Thomas, L. J. Parry, R. A. Allan & M. A. Elgar: *Naturwissenschaften*, **86**, 87 (1999).
- 4) M. Ozaki, A. Wada-Katsumata, K. Fujikawa, M. Iwasaki, F. Yokohari, Y. Satoji, T. Nishimura & R. Yamaoka: *Science*, **309**, 311 (2005).
- 5) T. Giraud, J. S. Pedersen & L. Keller: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **99**, 6075 (2002).
- 6) K. G. Ross & M. J. Krieger: *Science*, **295**, 328 (2002).
- 7) C. Errard, J. Delabie, H. Jourdan & A. Hefets: *Naturwissenschaften*, **92**, 319 (2005).

(尾崎まみこ, 城所 碧, 神戸大学理学部)