

昆虫は他者をどう認識するか？

坂本 洋典（脳科学研究所 特別研究員）

昆虫の脳

昆虫は私たちにとって最も身近な生物の一つである。家を一步出て、小さな公園にでも足を止めてみれば、たとえそこが都会のど真ん中であつたとしても、さして時間をかける必要もなく何かしらの昆虫に出会うだろう。空をひらひらと飛ぶチョウ、うるさい声で鳴くセミ、そして足元を歩いているアリ達。こうした小さな昆虫たちにも、脳は存在しているのだろうか？ 答えはイエスだ。私たち人間と同様、昆虫も神経細胞（ニューロン）の集合体である脳を持ち、意思決定を行っている。一方、昆虫と人間の大きさの差を考えれば当然ながら、昆虫の脳をつくる神経細胞の数は人間のそれに比べて非常に少ない。人間の脳が約 1,000 億個の神経細胞からできているのに対し、昆虫の脳を構成する神経細胞の数はその 10 万分の 1、100 万個程度に過ぎないと考えられている。この神経細胞数の違いは、人間と昆虫の行動決定に対する脳の役割の違いに密接に関わっている。人間の脳は、多数の神経細胞の集合体であるため、全ての感覚情報を脳に集結させたとしても、迅速かつ精密に体を反応させることが可能である。一方で、昆虫の脳は、構成する神経細胞の数が少ないために、一回に処理することができる情報は限定される。そのため、昆虫は神経細胞のかたまりである神経節を脳以外にも頭部、胸部、腹部に発達させており、それぞれの刺激を独立に処理することでスピーディな反応を可能にしている。人間の脳が中央集権型だとすれば、昆虫の脳は地方独立型であるということができよう。微小であるにも関わらず、高度でシステムチックな情報処理が可能な昆虫の脳は魅力的な題材である。

高度な記憶・学習能力を持つ「真社会性昆虫」

昆虫の脳機能を考える上で、「真社会性昆虫」が作り上げる高度な社会は非常に興味深い例だ。真社会性昆虫は、ハチやアリ、シロアリなどで知られている、繁殖に特化した役割の昆虫（女王）と、繁殖機能を持たないワーカー（働きバチ、働きアリなど）が一つの家族（コロニー）

を作り上げる昆虫である。真社会性昆虫のコロニーでは、その社会を発達させるために高度な記憶・学習能力を活かしたコミュニケーションが行われていることが知られている。例えば、花蜜を採取するミツバチの働きバチは、自らが見つけた餌場の場所という具体的な情報を、巣内の仲間に伝えるための抽象的な言語として、「8 の字ダンス」という特別なダンスを巣内で踊ることが古くから知られている（von Frisch, 1967）。さらに近年、ムネボソアリの仲間である *Temnothorax albopennis* において、哺乳類以外ではじめて「教育」を行うことが発見された（Franks & Rishardson, 2006; Richardson et al. 2007）。このアリの働きアリは、餌場を知らない別の個体に要請を受けた場合、餌場への行き方を同行して教示する（Franks & Rishardson, 2006）。この教示は教育の主要な定義である、(1) 教わる個体がいる条件下のみ、教育者は教育行動を取る (2) 教育行動にはコストがかかる (3) 教育行動を通して、教わる個体の学習効率が上がる、の 3 点を満たす。さらに、餌場への同行教示の最中に、教わる側のア리를人為的に取り除くと、教育者のアリはしばらく待機した後に立ち去る。ただし、立ち去るまでの時間が、教わる側のアリの学習効率が悪い（移動に長時間を要した）個体での場合は、学習効果が高い（短い移動時間で同じ地点に達した）アリに比して、立ち去るまでの時間は短くなった（Richardson et al. 2007）。これは、高度な教育の定義である (4) 教育者は、教育を受ける個体の能力を判断して、教育行動を変化させることを満たしており、このアリは大変高度な教育を行っているといえる。

血縁社会とスーパーコロニー

このような真社会性昆虫は、同じコロニーの血縁者には協調する一方で、同種であっても他のコロニーに属する個体には極めて排他的であり、敵対性を示すことすら珍しくない。こうした閉鎖性は、生物の進化は「種の保存」ではなく、「個の保存」を主体とし、遺伝子を共有する血縁者の繁殖成功を最大化することを原則としているこ

とに起因している。生物進化の基本が「個の保存」であることは、繁殖行動においては同種の同性個体が最大のライバルであることを考えれば、直感的に理解できるだろう。

他方、女王が異なる他コロニーに属するワーカーに対しても、同じコロニーの仲間に対するように協調行動を取り、複数のコロニーがあたかも一つのコロニーであるかのように振る舞う「スーパーコロニー」というシステムを進化させた真社会性昆虫がいる（ただし、同種全てが一つのスーパーコロニーに属するわけではなく、異なったスーパーコロニーに属するワーカーどうしは敵対性を示す）。一見して、血縁関係を優先させる基本原則に反するこのシステムは一体、どのようにして進化したのだろうか？

非血縁者からなるエゾアカヤマアリの巨大スーパーコロニー

実は日本には、世界でもまれな大きさのアリのスーパーコロニーが存在する。その主役であるエゾアカヤマアリ *Formica yessensis* は、赤く攻撃的な大型のアリである（図1）。1980年代の初頭、北海道札幌市から車で約1時間の距離にある石狩浜の約10kmの浜辺に、このアリの巣は45,000も観察された。そして、北海道大学の東正剛らによる研究によって、これら無数の巣は巨大なスーパーコロニーになっており、働きアリはどの巣でも自由に利用できることが判明した。（Higashi & Yamauchi, 1979）。これは、在来のアリによる世界最大のスーパーコロニーとして、アリ学のバイブルである



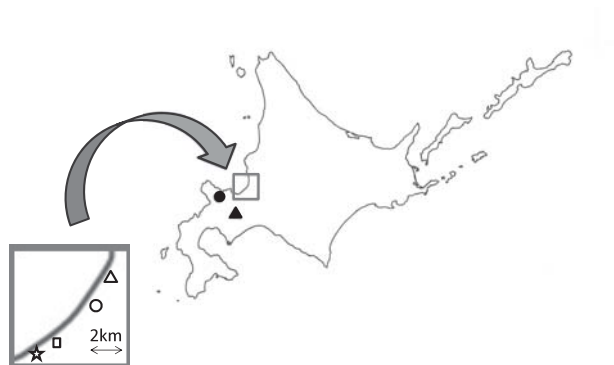
【図1】実験に用いたアリ2種

クロオオアリ *Camponotus japonicus* の働きアリ（中央）に襲いかかる、エゾアカヤマアリ *Formica yessensis* の働きアリ3個体 [撮影 小林碧（理化学研究所）]。

「The Ants」(Hölldobler & Wilson, 1990) の冒頭で紹介された。我々は、このエゾアカヤマアリのスーパーコロニーが、どのような機構で成立しているかの解明を試みた（Kidokoro-Kobayashi et al. 2012）。

まず実験に先立って、石狩浜に分布するエゾアカヤマアリがスーパーコロニーを保っているかを確認する必要がある。なぜなら、我々が研究を行った2010年代には、石狩浜のエゾアカヤマアリの巣は残念ながら環境変化により激減してしまっており、巣間の交流も同調的に減少していることが予測できた。そこで、石狩浜のエゾアカヤマアリがスーパーコロニーとなっていることを確かめるため、石狩浜の南西端付近に位置する星置のエゾアカヤマアリの巣の付近に、石狩浜内外から採集してきたエゾアカヤマアリの働きアリをマーキングして一匹ずつ放ち、星置巣の働きアリがどう反応するかを確かめた。実験に用いたエゾアカヤマアリの巣の位置を図2に示す。結果、星置巣の働きアリが石狩浜の外で採集された働きアリを敵対者とみなして噛みついた割合と比較して、石狩浜に分布する巣から得られた働きアリへの噛みつきは顕著に低かった。これらの結果から、石狩浜のエゾアカヤマアリのスーパーコロニーは健在であることが示された。

続いて、石狩浜スーパーコロニー内の血縁関係を推定するため、マイクロサテライトDNAを用いて個体間血縁度を求めた。血縁度とは、「同祖遺伝子を共有する確率」である。つまり、全く同じゲノムを持つ個体との血縁度は1、全く共通の遺伝子を持たない個体との血縁度は0となる。石狩浜スーパーコロニーに属する働きアリ同士の血縁度を求めたところ、異なる巣間では0.1以下であり、スーパーコロニーが非血縁者からできていることが示された。さらに、一つの巣内の働きアリ同士でも、0.1



【図2】実験に用いたエゾアカヤマアリの分布図

白いシンボルは石狩浜スーパーコロニーに属する巣、黒いシンボルはそれ以外。

☆星置、□新川、○樽川、△石狩、●忍路、▲八剣山。

～0.3と低い値であった。これはすなわち、異なる巣由来の個体が巣内に混ざっていることを示している。これは、血縁性を基盤として排他的な社会を構築する真社会性昆虫の中で、異端とも言える社会構造である。

スーパーコロニーにおける仲間と他者の認識

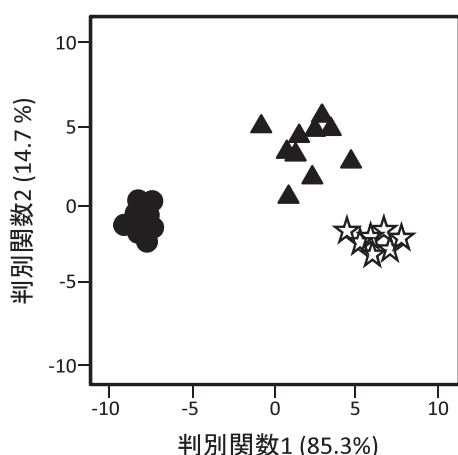
この非血縁者からなるスーパーコロニーはどのようなメカニズムで形成されているのだろうか。一般に地中性の昆虫であるアリは、仲間を見分けるために人間のような視覚ではなく、触角を用いて化学物質を検出する「嗅覚」を主に用いている。その中で、アリの体表を覆っている「体表炭化水素」が、巣仲間を識別する鍵となっていることが多くのアリで知られている。同種であれば体表炭化水素の成分は一致するが、複数の体表炭化水素をブレンドする比率が巣によって異なるため、巣仲間を識別する鍵となるのだ。そこで、エゾアカヤマアリの体表炭化水素を抽出・精製し、ガスクロマトグラフ質量分析器を用いて成分を調べたところ、炭素数 25～43 の炭化水素 30 種類以上が検出された。この結果を元に、各個体における成分比率を求め、石狩浜スーパーコロニー内外の巣間における差を判別分析により求めた（図 3）。図の座標軸において、点の位置が近いことは、個体同士が持つ体表炭化水素のブレンド比に近い「似通った匂い」を持つことを示している。すなわち、石狩浜の外の巣の働きアリと石狩浜スーパーコロニーの働きアリの間では匂いが大きく異なることが明らかになった。これは先の行動実験による巣仲間識別の結果と一致する。すなわち、エゾアカヤマアリにおいても体表炭化水素が巣仲間識別

の鍵となることが確かめられた。

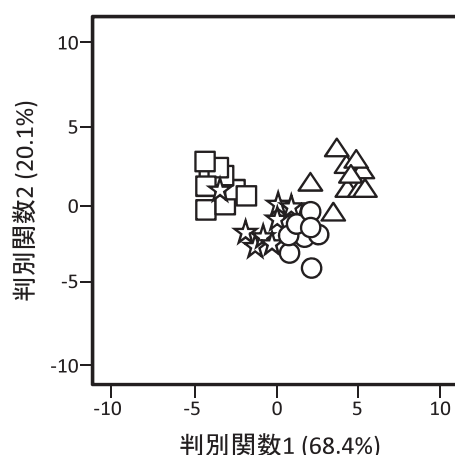
そこで我々は、エゾアカヤマアリのスーパーコロニーが形成されるメカニズムとして、スーパーコロニー内の各巣の働きアリの体表炭化水素のブレンド比が均一になっている可能性を考えた。しかし、石狩浜スーパーコロニーに属するエゾアカヤマアリであっても、体表炭化水素のブレンド比は巣によってある程度の散らばりが見られた（図 4）。すなわち、異なるスーパーコロニーとの間に比べて小さい差ではあるが、スーパーコロニー内でも体表炭化水素のブレンド比には差がみられた。

スーパーコロニーを作り出す「鈍感力」

次の仮説として我々は、エゾアカヤマアリが多少の匂いの違いを許容することによってスーパーコロニーを形成すると考えた。それを実証するために、匂い物質を認識する器官である触角の感度を電気生理学的に解析した。まず、触角に存在し、匂い物質の情報を脳に伝える情報感覚子に着目した。他のアリを用いた先行研究において、日本国内のアリの中で最大種であるクロオオアリ *Camponotus japonicus*（図 1）の触角には、形態的相違と、神経生理学的な検証に基づき、7 種類の感覚子（湿度温度感覚子、低温度感覚子、二酸化炭素感覚子、味物質感覚子、そして 3 種類の匂い物質感覚子）があることが推定されている（Nakanishi et al., 2009, 2010）。そして、この匂い物質感覚子のうち一つが、体表炭化水素の認識に用いられる体表炭化水素感覚子であることが明らかにされている（Ozaki et al., 2005）。体表炭化水素感覚子の中には感覚細胞が入っており、興味深いことに、自分



【図 3】石狩浜スーパーコロニー内外の体表炭化水素の類似性判別関数の%は判別度を表す。
一つのシンボルは一個体を表す。白いシンボルはスーパーコロニー内、黒いシンボルはスーパーコロニー外の巣。☆星置、●忍路、▲八剣山。

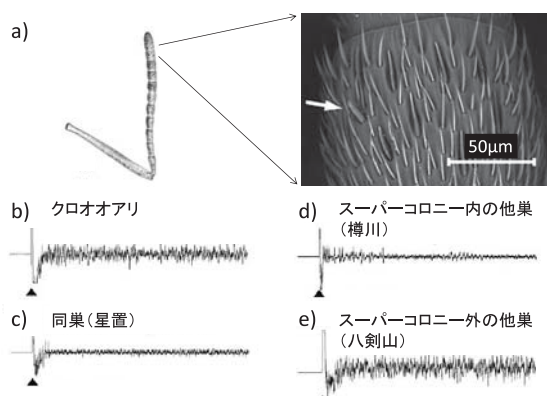


【図 4】石狩浜スーパーコロニー内の体表炭化水素の類似性判別関数の%は判別度を表す。
一つのシンボルは一個体を表す。☆星置、□新川、○樽川、△石狩。

の匂いと成分比率の差が大きい体表炭化水素を感知した時のみ、活動電位（インパルス）を発生させ、脳に信号を送る。このインパルスを脳が認識することで、仲間ではないことを識別するわけである。まず、走査型電子顕微鏡を用いて、体表炭化水素感覚子と想定できる感覚子をエゾアカヤマアリの触角から探した結果、触角1本あたり120個、体表炭化水素感覚子様の感覚子を見出すことが出来た（図5-a）。

そこで、これらの感覚子の機能を明らかにすべく、Tip-recording 法と呼ばれる電気生理学的な手法を用いて実験を行った。これは、感覚子に何らかの刺激を与えた場合、感覚子から発せられる電気応答を記録する手法である。つまり、細胞外から、感覚子の中に存在する感覚神経細胞が発する微弱な電気信号（インパルス）を記録するわけだ。感覚子への刺激物質として、アリの体表炭化水素を溶媒（0.1% TritonX100, 10mM NaCl）で溶かした溶液を準備し、それをガラスキャピラリーで感覚子に触れさせ、応答を調べた。まず、想定している感覚子が体表炭化水素感覚子であることを実証するため、別種のアリであり、明瞭に異なる体表炭化水素成分組成のクロオオアリから抽出した溶液を用いて刺激すると、95%もの割合で大きなインパルスが観察された（図5-b）。インパルスの強さを示す電圧は高く、持続的で規模が大きいものであった。他方、同巢のワーカー由来の体表炭化水素にはこのような反応は検知されなかった（図5-c）。すなわち、形態的な特徴に加え、電気生理的な手法からも体表炭化水素感覚子であることが明らかになったわけだ。

では、この体表炭化水素感覚子は、同じスーパーコロ



【図5】エゾアカヤマアリの体表炭化水素感覚子とインパルス
a) 触角と、体表炭化水素感覚子（矢印）。
b) クロオオアリの体表炭化水素による刺激で記録されたインパルス。c-e) エゾアカヤマアリの体表炭化水素に対する反応。
▲は刺激の開始点を示す。

ニー内のエゾアカヤマアリ由来の体表炭化水素をどのように認識するだろう。結論を言うと、同じスーパーコロニー内の他巢から得たエゾアカヤマアリの体表炭化水素を刺激物質として用いると、55～70%の個体でインパルスは検出されなかった。さらに、何らかのインパルスが検出された場合でも、クロオオアリ由来の体表炭化水素によるインパルスとは大きく異なり、電圧は低く、とてもまばらであったり、一瞬（0.001秒）で消えてしまうような微弱なインパルスばかりであり、脳に信号を伝えないと想定できるものであった（図5-d）。また、スーパーコロニー外のエゾアカヤマアリでは約半分の個体から強いインパルスが検出されたものの（図5-e）、残りの個体からはインパルスは検出されなかった。エゾアカヤマアリは、自分の所属する巣の仲間と、ある程度匂いが異なっている個体であっても仲間とみなしてしまえる「鈍感」な感覚入力システムを持つ。これが、他の巣の個体をも仲間としうるスーパーコロニー形成に大きく寄与しているらしい。エゾアカヤマアリは鈍感であるがゆえに非血縁者を受け入れ、それによって世界で最も巨大な在来アリコロニーと称されるほどの繁栄を勝ち取ることに成功したと考えられた。

スーパーコロニーの生態的意義

このようなスーパーコロニーを形成するアリは、同種内での競争が減少するため、コロニーの増殖力が非常に高まる。近年、外来生物の侵入が従来の生態系に破壊的な影響を及ぼすことが重大な問題として取り上げられているが、侵略的外来アリといわれるアリの仲間はとりわけ深刻な害を与えている。事実、外来生物の中で特に被害が大きい種類を掲載した侵略的外来生物ワースト100のリスト中、最多の種数を占めている生物群はアリである。これら「侵略的外来アリ」の多くはスーパーコロニーを形成する種であり、とりわけ我々が発見したアルゼンチンアリ *Linepithema humile* は北米・ヨーロッパ・アジアにまたがる巨大なスーパーコロニー「メガコロニー」は、人間以外の生物が作ったコロニーの中で最大のものと想定される（Sunamura et al. 2009）。進化生物学的な興味だけでなく、生態系保全のためにもスーパーコロニー形成の機構解明は重要であろう。

おわりに

この研究では、電気生理学的手法を用いることによって、スーパーコロニーが作られる機構を明らかにした。

本研究で用いた Tip-recording 法はアリの脳に適用するには、なかなか難しい方法であった。実験においては小さいアリの更に小さな頭部の検体を作成し、その上で余計な電気信号を除くために、神経細胞が集合している脳をきれいに取り除く必要がある。さらには、除ききれない電気信号を除くために、頭部にはアースの役割を果たす白金線を差し込むといった、周到的な準備を行う必要がある。これが、アリを用いた電気生理学的手法が困難な理由である。幸いなことに、エゾアカヤマアリはスーパーコロニーを形成するアリの中では最大のものの一つに属し、電気生理学的な実験手法を用いることが可能なサイズであった。そのおかげで、オリジナリティの高い研究に仕上がったと思う。

なお、エゾアカヤマアリにおいて一つの巣内に多くの非血縁者が含まれる直接的な原因として、冬季における巣の混合が予期されている。エゾアカヤマアリは、夏季には目立つアリ塚を作るが、秋になって気温が低くなると巣を引き払い、何もない地面の中で越冬の体勢を整え、春になるまで出てこない。この時に、越冬しやすい場所には限られるため、同じ場所で越冬を選んだ他の巣との個体混合が起これると予想されている（小林、2015）。余談であるが、本研究（Kidokoro-Kobayashi et al. 2012）の論文投稿にあたってレビューアーから追加実験を要求されたのが、ちょうどエゾアカヤマアリの巣が消える晩夏という最悪のタイミングであった。しかも、エディターは返信期限を1ヶ月以内と設定している。広大な石狩浜の海岸線を横目で見ながら、もしも自分がアリだったらどこに越冬するか直感を働かせ、何もない砂浜に次々と穴を掘っていく。日が短い秋の日の早朝から出かけ、日の沈みかけにようやく目的のエゾアカヤマアリの越冬集団を見つけた時には、思わずガッツポーズをしてしまった。

昆虫の脳研究は、そのサイズの問題もあり、未だに一部の種でしか行われていない。本研究でも、鈍感な感覚が脳に及ぼした影響までは追いきれていない。この解説を読んでもくれた読者が昆虫の脳にも興味を抱き、様々なアイデアをもたらしてくれればこれほど有り難いことはない。

References

- Franks, N. R. & Richardson, T. (2006). Teaching in tandem-running ants. *Nature*, 439, 153.
- Higashi, S. & Yamauchi, K. (1979). Influence of a supercolonial ant *Formica (Formica) yessensis* Forel on the distribution of other ants in Ishikari coast. *Japanese Journal of Ecology*, 29, 257-264.
- Hölldobler, B. & Wilson, E. O. (1990). *The Ants*. Belknap Press of Harvard University Press. 732pp.
- Kidokoro-Kobayashi, M., Iwakura, M., Fujiwara-Tsujii, N., Fujiwara, S., Sakura, M., Sakamoto, H. & Ozaki, M. (2012). Chemical discrimination and aggressiveness via cuticular hydrocarbons in a supercolony-forming ant, *Formica yessensis*. *PLoS ONE*, 7, e46840.
- 小林 碧 (2015). 世界を驚かせた巨大シェアハウスプロジェクト. アリの社会：小さな虫の大きな知恵. 東海大学出版部. pp134-151.
- Nakanishi, A., Nishino, H., Watanabe, H., Yokohari, F. & Nishikawa, M. (2009). Sex-specific antennal sensory system in the ant *Camponotus japonicus*: structure and distribution of sensilla on the flagellum. *Cell Tissue Research*, 338, 79-97.
- Nakanishi, A., Nishino, H., Watanabe, H., Yokohari, F. & Nishikawa, M. (2010). Sex-Specific Antennal Sensory System in the Ant *Camponotus japonicus*: Glomerular Organizations of Antennal Lobes. *The Journal of Comparative Neurology*, 518, 2186-2201.
- Ozaki, M., Wada-Katsumata, A., Fujikawa, K., Iwasaki, M., Yokohari, F., Satoji, Y., Nisimura, N. & Yamaoka, R. (2005). Ant nestmate and non-nestmate discrimination by a chemosensory sensillum. *Science*, 309, 311-314.
- Richardson, T. O., Sleeman, P. A., McNamara, J. M., Houston, A. I. & Franks, N. R. (2007). Teaching with evaluation in ants. *Current Biology*, 17, 1520-1526.
- Sunamura, E., Espadaler, X., Sakamoto, H., Suzuki, S., Terayama, M. & Tatsuki, S. (2009). Intercontinental union of Argentine ants: behavioral relationships among introduced populations in Europe, North America, and Asia. *Insectes Sociaux*, 56, 143-147.
- von Frisch, K. (1967). *The dance language and orientation of Bees*. Harvard University Press. 566pp.