

社会性昆虫の繁栄の秘密 —シロアリ類を中心にして—

松本 忠夫

社会性昆虫には、その大所として膜翅目のミツバチ／ハリナシバチ類 (bees), スズメバチ／アシナガバチ類 (wasps), アリ類 (ants) など、それに等翅目であるシロアリ類 (termites) があげられる。これらは地球上で特に熱帯域において大きな現存量をしめしている。いわば、現状においてもっとも大繁栄している昆虫群といえる (表 1)。

ここでとりあげるシロアリ類とアリ類は、前者が食物として植物枯死体という低栄養物におもに依拠しているのに対して、後者は動物体、蜜、種子などの高栄養物に依拠している。そして、大胆に規定するなら、両者は「歩行型」の社会性昆虫としてのさまざまな類似点があり、いわば進化の収斂現象をみせているといえる。また、シロアリ類は被食者として、アリ類はその捕食者として熱帯生態系の中で際立って現存量が多く、両者は拮抗しているといえる。一方、

ミツバチ類とスズメバチ類は、「飛翔型」の社会性昆虫であり、そして両者も被食者と捕食者の関係にあり、がっぷりと四つに組んで生活しているといえるよう。

シロアリという呼び方は、アリと似た名前でもぎらわしいが、本当はゴキブリ類にごく近い昆虫であり、膜翅目に属しているアリとは系統学的にはたいへん離れている。にもかかわらず、日本においてシロアリという名前がずっと使われているのは、もちろんアリとの類似性をイメージさせているからである (英語ではそれぞれ termite と ant であり、今は似た言葉ではないが、ずっと昔はシロアリの事を white ant といっていた)。

両者の類似性を、以下に列記してみよう。

- ① 通常、大きな集団で生活している。
- ② 堅牢な巣を作るものが多い。
- ③ ワーカーによる幼虫の保育行動が発達して

表 1 熱帯域における社会性昆虫の代表的なものを著者のフィーリングで比較した (多分に我田引水である)。三重丸, 二重丸, 丸, 三角の順に規模が小さくなる。シロアリ類には「記憶・学習能力」以外の項目において傑出した種類を含んでいる。

分類群	シロアリ	アリ	ミツバチ ハリナシバチ	アシナガバチ スズメバチ
生活型	歩行型		飛翔型	
食性	材・リター食	肉食・雑食	花粉・蜜食	肉食
コロニーの個体数	◎1	◎1	○	○
巣の大きさ、構造	◎1	○	◎1	◎1
カースト分化の程度	◎1	○	○	○
生殖虫の寿命	◎1	○	○	△
生態系における役割	◎1 (分解者)	◎1 (捕食者)	○ (花粉媒介者)	○ (捕食者)
食物の社会的貯蔵	◎1	◎1	◎1	△
記憶・学習能力	△	◎	◎1	◎1

いる。

- ④ 集団による食物の獲得を行い、社会的貯蔵がなされている。
- ⑤ フェロモン、身ぶりなどによる個体間のコミュニケーションの手段が発達している。
- ⑥ 女王（王）、ワーカー、兵隊など職能による分業（カースト）がみられる。
- ⑦ 翅（はね）をもっていない個体がほとんどで、歩行によって移動する。

上記の⑦を除いて、ミツバチ、ハリナシバチ、アシナガバチ、スズメバチ類などといった飛翔型の社会性昆虫などにおいても、似たような特徴があてはまる。しかし、シロアリとアリのコロニーの生活圏は、彼らが翅を落したがゆえに、おもに2次元的（面的）な拡がりで見られるのに対して、飛翔型の社会性ハチ類での生活圏は、3次元的（空間的）な拡がりとなっていてずっと大きい。したがって個体間のコミュニケーションにおいては、シロアリとアリは臭い（フェロモン）に依るところが大きい。ハチ類では臭覚もさることながら視覚がたいへん重要なことと、胸部の翅が発達していることが大きく異なっているわけである。

高度なシロアリ類の社会（コロニー）

シロアリ類は世界で約2800種が知られている。面積当たりの種類数は、熱帯の赤道直下が一番多く、南北に緯度がのぼるにしたがって急速に減少していく。日本は、シロアリ類の北限地帯に位置していて、北海道から沖縄県に南下するにしたがって次第に種類数が増すが、全土の合計でも20種程度にすぎない。本州で目立つ種類は、ヤマトシロアリとイエシロアリのみで、これらによって家屋に被害を受けた人以外は、おそらくまったく見たことのない珍しい昆虫である。ところが、熱帯域の森林やサバンナにおいては、著しく種数が多く、マレー半島などでは、まとまった1つの森で100種類以上も数え上げられている。

オーストラリアやアフリカや南米の低地サバンナ域では、大きなシロアリ塚を作る種類が多く、それらによって独特の景観を形成している。

しかし、外界に姿をさらして生活しているハチ類やアリ類とは異なって、シロアリ類の姿は容易には見ることができない。それは後述するように、彼らが生物群集の中で常に被食者側にあり、巣や地下道や蟻道の中などで隠れた生活をしているからである。そのような巣領域には、大きなものになると実は何十万、何百万匹というシロアリ達がすんでいる。社会性昆虫としては、アリ類におけるグンタイアリやハキリアリと同様に巨大な個体数をかかえているわけで、ひとたび巣を暴いて観察することができると、彼らの生産力のすさまじさには驚かれる。このように膨大な数の個体のうちで、子供をつくることのできる生殖個体は、女王と王のペアか、わずかの副女王（王）のみで、大多数の不妊虫であるワーカーや兵隊たちは、子供をまったく残さないのである。いわば、彼らの生涯は生殖個体につくすのみということになる。長大な寿命を持つ女王（王）による生殖力の大きさはほんとうに驚異的である。

ところで、シロアリ類の兵隊ときたら、口器である大顎がすっかり武器に変化してしまっている。自身では餌採りもできず、ワーカーから口移しに反吐餌をもらわなければ生きていけない。武器として他に頭部の額腺が知られているが、そこからは天敵がいやがる忌避物質や毒物質が出される。アリ類にもあまり多くはないが、兵隊と称されているカーストをかかえている種類がいる。しかし、アリ類におけるそのようなカーストは防衛にのみ特化しているのではなく、ワーカー的な役割もするから、シロアリ類における兵隊カーストの方が、徹底した防衛上の任務を行っているといえる。シロアリ類においては、ほとんどの種類が兵隊カーストを保持している理由は、彼らが生物群集中で常に被食者側にいることである。コロニー構成員の一定の割合を、防衛に特化させたカーストにするが条件となって生き延びているのである。

また、シロアリの巣は一般に大変堅牢である。これも捕食者に対する防衛上の理由が大きい。巣の形や大きさは種によって実に様々で、その材料は土、糞などである。それら分泌物をこね

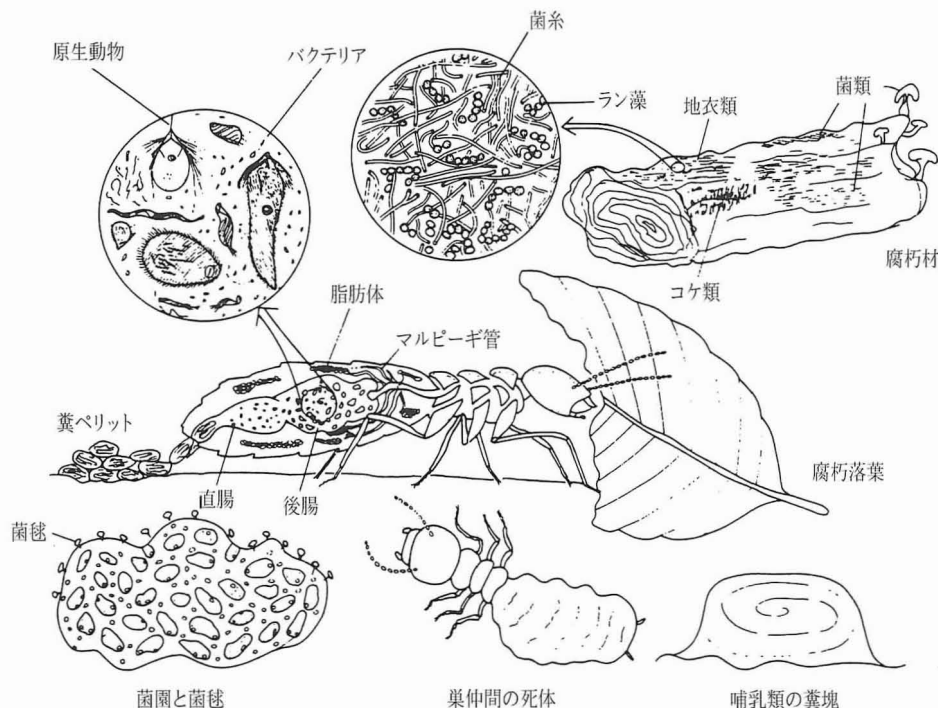


図1 シロアリ類は植物の枯死体をおもな食物としているが、それらを消化吸収するのに、菌類、原生動物、バクテリアなどの多様な共生生物を利用している。(松本, 1995より改変)

合わせるとかたくしまる。個々のシロアリのワーカーは、ハチ類に比べると実に頼り無いひ弱な個体であり、また行動様式も可塑性に乏しいステレオタイプなものだが、大集団の力を発揮して大きな仕事を成し遂げるのである。シロアリの脳は、視覚にすぐれ学習能力の大きな膜翅目に比べるとあまり発達していない。それでも、キノコシロアリ類などにおいては、空調設備のあるような精巧な塚を作る種類もいる。そのようなシロアリの塚は、いわば敵に対処する「砦」であり、子育てのための「保育所」であり、餌の「貯蔵庫」でも、また餌の加工工場でもある。

シロアリ類の分子社会生物学的研究

現生のさまざまなシロアリあるいは化石の形態比較から、シロアリ類の祖先は、ゴキブリ様の単独性昆虫と考えられている。では、そのような単独性の昆虫からどのような経路をへて、シロアリ類における複雑な社会システム（真社会性）が発達していったのだろうか。私達の研

究室では、シロアリ類の社会性進化の道筋を解明するために、さまざまな現生種の生態・行動・生理などの比較を行なっている。さらに、より精緻な系統関係を探るため、最近になって急速に発展してきている分子系統学の技術を取り入れて研究している。また、捕食者や競争者あるいは共生者のような生物的環境、あるいは食物の分布や栄養組成についても多角的にとりあげて検討している。特に、シロアリにおいては、食物のなかのセルロースを分解する能力が必要であり、それと関係した原生動物、バクテリア、菌類などの共生微生物の役割の研究にもタッチしてきた(図1)。

ところで、シロアリ類では、高等になるにしたがって、ワーカーと兵隊の形態や生理の特殊化が大きく起こってきたと考えられる。また、食性が多様化し、集団行動が複雑になり、結果として巣の形態は精巧になる傾向にある。ワーカーとか兵隊とかいったカーストの特殊化には、シロアリ個体間のフェロモンによる相互作

用が大きく関係していると考えられている。40年も前に、Luscherは*Kaloterms flavicollis*を用いた一連の飼育実験による状況証拠から、口移しあるいは肛門食、つまり栄養交換によって、このカースト分化の促進あるいは抑制のフェロモンが巢内に広まっていくのであると言っている。カースト分化フェロモンはどうやら、臭いのような空中を伝わって働くような物質ではないらしいのである。しかし、残念ながらそれらのフェロモン物質がなんであるかはいまだに分かっていない。その分泌腺の場所すらも、想像はされているがいまだに確認されていなく、こういったフェロモンの問題は「シロアリ生物学の最大の謎」の一つである。

ところでカースト分化は、体内のホルモン環境の変化によってもたらされることが知られている。特に幼若ホルモン(JH)が重要であるが、これはシロアリの発育段階で異なった機能を持っている。ピリプロキシフェンなどの幼若ホルモン類似体(JHA)を投与した実験系では、幼虫に対しては、幼体としての形質を保つようにし有翅虫やネオテニックへの発達を妨げる。JHは一方、生殖虫に対しては生殖腺刺激ホルモンとしてはたらき、ネオテニックの分化には重要である。また、ワーカーから前兵隊への脱皮は高いJHレベルで引き起こされることも分かっている。

私の研究室の三浦らは、最近この問題に対してたいへんおもしろい実験結果を見出した。JHAをネバダオオシロアリ *Zootermopsis nevadensis* のいろいろな発育ステージのニンフ(有翅虫の前段階で翅芽を保有する)に投与したところ、濃度に応じて有翅虫と兵隊との中間カーストがさまざまな形で現れたのである。その様子は有翅虫としての形質と兵隊としての形質がトレードオフになっていることを示している。

とにかく、いろいろな生息状況からは存在していると推定されているカースト分化の刺激や抑制に関係したフェロモン物質が、今後ははっきりと同定された時、シロアリ生物学が飛躍的に進展するのは間違いないであろう。これらの解

明には、最近になって急速に発展してきている遺伝子発現の研究技術が大いに役に立つものと思われる。社会性昆虫の繁栄の謎解きは、分子生物学を導入した新たな展開を見せる時期に至っているといえよう。

(〒153-8902 目黒区駒場3-8-1

東京大学大学院総合文化研究科)

参考文献

- 松本忠夫. 1983. 社会性昆虫の生態—シロアリとアリの生物学. 培風館, 東京. 154 pp.
- 松本忠夫・東正剛. 1993. 社会性昆虫の進化生態学. 海遊舎, 東京. 390 pp.
- 松本忠夫. 1995. 遺伝 49:31-38.
- 松本忠夫. 2000. Tropics 9:229-236.
- 松本忠夫・三浦徹. 2001. 化学と生物 39:482-489.
- 三浦徹. 1999. 日本生態学会誌 49:167-174.
- Miura, T. et al., 1999. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 96:13874-13879.
- 三浦徹, 2000. 昆虫と自然 35:4-10.
- Luscher, M. 1961. Symp. Roy. Entomol. Soc. Lond. 1, 57-67.
- Nijhout, H. F. 1994. Insect Hormones. Princeton Univ. Press, New Jersey. 267 pp.
- Noirot, C. 1991. Ethology Ecology and Evolution, Special Issue 1:3-7.
- Wilson, E. O. 1971. The Insect Societies. Harvard Univ. Press, Cambridge. 548 pp.

TADAO MATUMOTO. Mystery of prosperity in social insects. *Honeybee Science* (2002) 23(1): 1-4. Department of Biology, Graduate School of Arts & Sciences, Univ. of Tokyo., Meguro-ku, Tokyo, 1153-8902.

Termites are typical social insects living in highly organized colonies. Termites and ants are called as "walking type social insects". The former is prey and the latter is predator. Both insects are predominant in tropical ecosystems. In this paper, I explained how the termites are living in natural areas, and I discussed the reason and the molecular mechanism of caste determination of termites.