

## シロアリの社会生態に関する総合的研究

松浦健二（岡山大学大学院環境学研究科）

kenjijpn@cc.okayama-u.ac.jp

ヤマトシロアリ属のシロアリを材料として、多角的にその社会生態の解明を行ってきた。ヤマトシロアリの単為生殖を発見し、その適応的意義と細胞遺伝学的メカニズムを解明した。また、シロアリの卵に擬態した菌核を作り、シロアリに運搬・保護させる新種の菌核菌を発見し、全く新しい共生関係の実態を明らかにした。さらに、応用面でもシロアリの卵運搬本能を利用した駆除技術を発明し、現在、その実用化に向けて研究を進めている。

### シロアリの卵に擬態する菌類の発見と相互作用の解明

擬態は捕食回避、採餌、社会寄生等のための戦術として、幅広い分類群にみられる現象である。卵保護は社会性生物にとって最も基本的な行動であり、卵擬態による寄生はカッコウなどの鳥類でよく知られている。擬態は、その巧妙さが目を引くだけでなく、だます側とだまされる側の軍拡競争の好例として、進化生態学の分野で盛んに研究されてきた。動物や高等植物の擬態はよく知られているが、ここで松浦らによる世界初の「シロアリの卵に擬態する菌類（ターマイトボール）」の発見と、その相互作用に関する最新の研究結果を紹介する<sup>1)-4)</sup>。

シロアリのワーカー（職蟻）は、女王の産んだ卵を運んで山積みにし、世話をする習性がある。興味深いことに、このようにしてできる卵塊の中に、シロアリの卵とは異なる褐色の球体（松浦はこの未知の物体を「ターマイトボール」と名付けた）が見られる（**図1**）。この球体のリボソームRNA遺伝子を分析した結果、*Athelia*属の新種の糸状菌がつくる菌核であることが判明した<sup>1)</sup>（**図2**）。菌核とは菌糸が柔組織状に固く結合したもので、このかたちで休眠状態を保つことができる（**図3**）。卵塊中に菌核が存在する現象は、ヤマトシロアリ属のシロアリに極めて普遍的にみられ、日本の



**図1.** *R. virginicus* の卵塊 透明な俵型のものがシロアリの卵、褐色の球体が卵擬態菌核

*Reticulitermes speratus* では、ホストの樹種によっても多少異なるが、アカマツ材に営巣した野外のコロニーはほぼ100%卵塊中に菌核を保有する<sup>1)</sup>。奄美大島に分布する *R. amamianus* および山口県の *R. kanmonensis* の卵塊中からも卵擬態菌核菌を単離した。また、米国東部に広く分布する *R. flavipes* および米国東南部に生息する *R. virginicus* も、同様に菌核を保有する<sup>1),4)</sup>。ただし、広域調査の結果、沖縄に生息する *R. okinawanus* はこのような卵擬態菌核を保有しないことが判明した<sup>4)</sup>。

では、なぜシロアリは菌核を卵塊中に運び込むのか。様々なサイズのガラスビーズに卵認識物質をコートした擬似卵を用いてシロアリの卵認識メカニズムを調べたところ、シロアリは卵の形とサイズと、卵認識物質によって卵を認識することが分かった<sup>1)</sup>。シロアリの卵は俵型をしているが、ワーカーが運搬する際には常に短径の側をくわえる（**図4**）。卵の短径と同じサイズのガラスビーズに卵から抽出した認識物質を塗布して与えると、卵として運搬し、世話をする。そして、この菌核菌はシロアリの卵の短径と同じサイズの菌

核をつくり、さらに化学擬態もしていることが分かった。卵と菌核は色が異なるので、人が見ると容易に識別できる(図1)。しかし、視覚をもたないシロアリのワーカーにとって、ターマイトボールはシロアリの卵として認識される。低真空走査電子顕微鏡を用いて卵とターマイトボール、および近縁菌核菌の菌核の表面構造を比較したところ、ターマイトボールの表面構造上の擬態も示唆された。また、シロアリは卵の直径と同じサイズのターマイトボールだけを選択的に運搬、保護していることが明らかになった。

シロアリは抗菌活性のある糞や唾液を巣の内壁に塗って、様々な微生物の侵入から巣を守っている。卵に擬態することによって巣内に入り込んだ菌核菌は、一部が巣内で繁殖し、新たに形成された菌核はさらに卵塊中に運ばれる。卵塊中の卵よりも菌核の数の方が多きこともしばしばある。シロアリのコロニーが他の場所に移動する際や、分裂増殖する際には、菌核菌もそれに乗じて移動分散することができる。このように、競争者のいない生育環境の獲得と移動分散の手段として、菌核菌はシロアリから利益を得ている。一方、シロアリにとって、卵塊中に菌核菌が存在することは、少なくともグルーミングのコストを増すと考えられる。また、ワーカーのグルーミング頻度が低下すると、菌核が発芽し、卵を吸収してしまうことも確認された。シロアリが栄養源として菌核菌を摂食することはない。したがって、卵擬態菌核菌は卵に擬態することによりシロアリに寄生していると解釈できる。ただし、シロアリと菌核菌が互いにどのような影響を与え合っているのか、まだまだ未知の部分が多い。



図2. PDA培地上に形成された卵擬態菌核菌の菌核

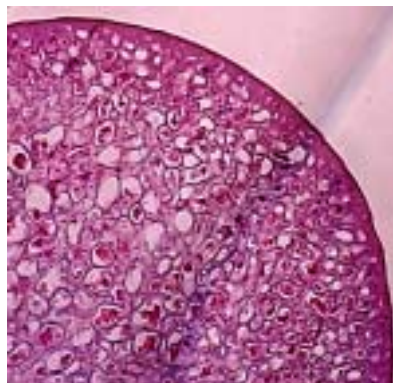


図3. ターマイトボールの切片



図4. 卵を運搬するワーカー

### シロアリの卵運搬本能を利用した駆除技術の開発

シロアリは世界で最も重要な害虫のひとつであり、住宅等への被害は火災被害にも匹敵すると言われている。そして、現在のシロアリ防除、駆除技術には様々な問題点がある。既存の駆除技術は基本的には加害された木材の外側から大量に薬剤を投入して殺虫するというものであり、シックハウス症候群などの健康被害や環境汚染につながっている。また、シロアリのコロニーの一部でも残存すると、別の箇所に被害を拡大してしまうという問題がある。最も重大な問題は、駆除に要する労働コストがかかりすぎる点である。シロアリの社会行動を利用した本技術により、簡単で、安全かつ環境にも影響のない画期的なシロアリ駆除が可能になる。上述のようにシロアリの職蟻は女王の産んだ卵を育室に運搬して世話をする習性をもつ。実際に卵擬態菌核菌はシロアリの卵に擬態することにより、シロアリに運搬、保護されている。この卵擬態を人間が利用することにより、画期的な害虫管理システムを確立することができる。我々はシロアリの卵を模した基材に卵認識物質を塗布することによって、巣内に効率的に運搬させる方法を発明した。擬似卵を卵として認識したワーカーは、速やかに生殖中枢へと運搬し、保護行動をとることが分かっている。

る。擬似卵に殺虫活性物質を含ませてシロアリ自らに生殖中枢へと運搬させることにより、駆除にかかる労力を大幅に削減できる。さらに、駆除に必要な薬剤の量がきわめて微量で済む点も重要である。卵保護行動はシロアリの種に関わらず普遍的であり、さらに、松浦の研究によりシロアリの卵認識物質は、広範囲の種に共通であることが明らかになっている。したがって、本駆除技術は日本だけでなく、世界中のシロアリに適用できる。卵運搬を利用した駆除法は、殺虫剤の大量散布や毒餌による既存の駆除法よりも格段に効率的にコロニーを駆除でき、安全かつ経済的であり、シロアリ駆除技術を刷新できると考えられる。

### シロアリの単為生殖と適応的意義

ヤマトシロアリの単為生殖によるコロニー創設を発見し、創設虫間の相互作用を明らかにした<sup>5)-10)</sup>。シロアリでは一般的に一夫一妻でコロニーが創設されるが、ヤマトシロアリでは群飛後に雄と遭遇出来なかった雌が単独、または雌同士の協同でコロニーを創設し、単為生殖を行うことを発見した<sup>6)</sup>。染色体分析およびマイクロサテライトマーカーを用いた遺伝解析により、シロアリの単為生殖が末端融合型のオートミクススであることを初めて明らかにした<sup>8),10)</sup>。そして、mtDNA マーカーを用いた親子判定などの手法により、全く新しいコロニー創設の実態を明らかにした<sup>7)</sup>。最適資源配分モデルにより、コロニー創設期における雌間の利他行動は、グルーミング相手を確保して生存率を最大化するための戦術であることを示した<sup>7)</sup>。*R. speratus* では単為生殖によるパイアビリティーの低下が小さいにも関わらず、通常は有性生殖を行い、単為生殖は雄と配偶できなかった場合の次善策である。

シロアリの場合、単為生殖には遺伝的コスト以外に、重要な生態的コストが伴うことが明らかになった<sup>7)-9)</sup>。*R. speratus* では雌の有翅虫が雄と遭遇できなかった場合、2個体の雌が協力してコロニーを創設する。二雌で協力することにより、一夫一妻と同程度の創設成功度を得られる<sup>6)</sup>。単独でも創設は可能であるが、生存率は急激に低下する<sup>6)</sup>。シロアリは個体間で体表をグルーミングしあい、抗菌活性のある唾液で体表をコートして病気の感染から身を守っている(図5)。アリやハチは自分自身でグルーミングすることが可能であるが、シロアリはその体構造上の制約により、自分で



図5. ヤマトシロアリのアログルーミング

グルーミングできるのは触覚だけである。そのため、単為生殖することは可能でも、グルーミング相手がいなければ、病気の感染によって死亡率が急上昇するという決定的な生態的制約を伴う。二雌創設では、雌同士で互いにグルーミングするため、高い生存率を維持できる。二雌創設で一方の個体が死亡すると、もう一方の個体も高い確率で死亡することが明らかになっている。このように、二雌創設では、自らの生存が相手の存在にかかっているため、雌同士がきわめて利他的に行動することが分かっている<sup>7)</sup>。ただし、利他的な行動はグルーミングパートナーを維持して自分の生存を可能にするためであり、実験的に2個体以上の雌で創設を開始させると、殺し合いが生じ、2個体のみが生き残る。また、雄がいる場合、雌同士は攻撃し合うことも分かっている<sup>7)</sup>。一夫一妻創設では雌雄間に生殖を巡る対立がないが、二雌創設では繁殖利益を分け合わなければならない。二雌創設のコロニーは、一夫一妻コロニーよりも早く繁殖虫の生産が開始されることも二雌間のコンフリクトの現れと考えられる<sup>10)</sup>。単為生殖により、配偶できなかった雌も繁殖できる一方で、単為生殖に伴う様々な遺伝的、生態学的コストも明らかになった<sup>7)-9)</sup>。さらに、種間比較により単為生殖能力の存在が、有翅虫性比を雌にバイアスさせる要因となっていることが示唆された<sup>8)</sup>。



## 謝辞

本研究の研究にご協力いただいた共同研究者、西田隆義氏(京都大)、田中千尋氏(京都大)、田村隆氏(岡山大)、五箇公一氏(国立環境研)、および大学院生に深く感謝いたします。また、貴重なご教示をいただいた Naomi Pierce 氏(ハーバード大)、Edward Vargo 氏(ノースカロライナ州立大)、辻和希氏(琉球大)、藤崎憲治氏(京都大)、中筋房夫氏(岡山大)、本推薦にご尽力いただきました白石友紀氏(岡山大)に心より感謝いたします。

## 引用文献

- 1) Matsuura, K., Tanaka, C. and Nishida, T. (2000) Symbiosis of a termite and a sclerotium-forming fungus: *Sclerotia mimic* termite eggs. *Ecological Research* **15**, 405-414.
- 2) 松浦健二: カビとシロアリの奇妙な関係: 卵に擬態する菌核菌. *蛋白質 核酸 酵素* **48**: 1711 (2003)
- 3) Matsuura, K. (2003) Symbionts affecting termite behavior. In: *Insect Symbiosis* (eds. Miller Thomas, and Kostas Bourtzis), CRC Press Inc., Boca Raton, Page 131-143
- 4) Matsuura, K.: Distribution of termite egg-mimicking fungi ("termite balls") in *Reticulitermes* spp. (Isoptera: Rhinotermitidae) nests in Japan and the United States. *Applied Entomology and Zoology* **40**, 53-61 (2005).
- 5) Matsuura, K., Kuno, E. and Nishida, T. (2002) Homosexual tandem running as selfish herd in *Reticulitermes speratus*: novel anti predatory behavior in termites. *Journal of Theoretical Biology* **214**, 63-70.
- 6) Matsuura, K., and Nishida, T. (2001) Comparison of colony foundation success between sexual pairs and female asexual units in the termite, *Reticulitermes speratus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Population Ecology* **43**, 119-124.
- 7) Matsuura, K., Fujimoto, M., Goka, K. and Nishida, T. (2002) Cooperative colony foundation by termite female pairs: Altruism for survivorship in incipient colonies. *Animal Behaviour* **64**, 167-173
- 8) 松浦健二 (2003) シロアリにおける単為生殖の進化と適応的意義. *蛋白質 核酸 酵素* **48**: 1702-1710
- 9) 松浦健二 (2005) 真社会性昆虫の社会と性. *日本生態学会誌* **55**, 227-241
- 10) Matsuura, K., Fujimoto, M. and Goka, K. (2004) Sexual and asexual colony foundation and the mechanism of facultative parthenogenesis in the termite *Reticulitermes speratus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Insectes Sociaux* **51**, 325-332.
- 11) Matsuura, K. (2001) Nestmate recognition mediated by intestinal bacteria in a termite, *Reticulitermes speratus*. *OIKOS* **92**, 20-26.
- 12) Matsuura, K., and Nishida T. (2001) Colony fusion in a termite :What makes the society " open " ? *Insectes Sociaux* **48**, 378-383.
- 13) Matsuura, K. (2002) Colony-level stabilization of soldier head width for head-plug defense in the termite *Reticulitermes speratus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **51**, 172-179.
- 14) Matsuura, K. (2002) A test of the haplodiploid analogy hypothesis in the termite *Reticulitermes speratus* (Isoptera, Rhinotermitidae). *Annals of the Entomological Society of America*. **95**, 646-649.

## The behavioral ecology of termites

Kenji Matsuura (Okayama University, Faculty of Agriculture)

kenjijpn@cc.okayama-u.ac.jp