

アリ類の行動制御物質と害虫管理への利用

——(I) セミオケミカルによるアリ類の行動制御(2)——

農林水産省蚕糸・昆虫農業技術研究所

京都工芸繊維大学生物有機化学研究室

あき

秋

やま

山

の

野

おか

岡

とし

順

りよう

亮

はる

治

へい

平

II アリとセミオケミカル：異種間相互作用

アリ類には、異種の昆虫や植物、ときには菌類とも密接にかかわりあって生活しているものが多数知られている(HÖLLDOBLER and WILSON, 1990, 1995)。そのような異種とのかかわり合いにおいては、種間の交信にセミオケミカルが重要な役割を担っている。ここでは、シロアリのフェロモンをカイロモンとして利用してシロアリの巣を襲うハリアリの一種 *Megaponera* と、食用菌(キノコ)の栽培用に植物葉を採集し、ときには樹木さえ丸裸にしてしまうことで有名な、ハキリアリの植物選択と共生菌類とのかかわりについて紹介する。

1 シロア리를襲うアリ

アフリカに広く分布する *Megaponera foetens* は、菌を培養する大型のオオキノコシロアリ属の *Macrotermes bellicosus* や中型の *Odontotermes* spp. にとって最大の天敵である(FLECHER, 1973)。これらのシロアリは、土粒や糞を唾腺分泌物で固めたシェルターを作りその下で“安全に”活動している。一方、*Megaponera foetens* のワーカーは普段は単独で採餌探索を行うのだが、ひとたびシロアリのシェルターを発見するとすぐに巣に戻り、数十から百以上の同巣仲間を動員して集団でシロアリのシェルターを破壊する。そして、シロア리를殺して持ち帰り食用にするのである(LONGHURST and HOWSE, 1978)。

この *M. foetens* によるシロアリ襲撃の過程とそれに影響するセミオケミカルは、おおよそ図-5に示したようなものと考えられている。シロアリ巣のシェルターに含まれるシロアリの唾腺分泌物をアリワーカーが感知すると、このアリの動員行動が解発される。アリのワーカーは道しるべフェロモンを分泌しながら巣に戻り、このフェロモンによって同巣仲間が動員される。道しるべには警報フェロモンも含まれており、そのためシロアリの襲撃に向かう *M. foetens* の集団は、警戒行動を伴った隊列を形成する。このような“動員されたワーカー”

は、シロアリのワーカーや兵アリの防御物質を感知すると逆に攻撃性を増し、さらにより多くの個体が動員されるようになる。単独で採餌中のワーカーでは、シロアリの防御物質によって忌避的な行動が解発されるのだが、動員モードに切り替わることによってその反応性が変化するものと考えられる。動員されたワーカーは、シロアリの唾液腺分泌物を手がかりにシロアリのシェルターを次々と見つけだし、シロアリと戦う。その時に、自ら分泌した警報フェロモンはシロアリの巣を破壊する行動を解発し、シロアリが分泌した防御物質はアリワーカーを呼び寄せるとともにその攻撃性を増大させる。

このようにして、シロアリにとっては悪夢のような襲撃が起こるのであるが、*M. foetens* が、機能が異なる複数のフェロモンを用いたり、異種昆虫のフェロモンをカイロモンとして利用することによって、巧みなシロアリ襲撃システムを確立していることがうかがえる。一方この例とは逆に、アリを捕食するヘビ *Leptotyphlops dulcis* は、餌となるグンタイアリの一種 *Neivamyrmex nigrescens* の道しるべフェロモンや警報フェロモンを手がかり、すなわちカイロモンとして利用し、アリを捕食していることが知られている(WATKINS et al., 1969; BLUM et al., 1971)。

2 ハキリアリと菌とのコミュニケーション

南アメリカから中央アメリカにかけて分布しているハキリアリ類では、形態分化をも伴ったワーカーのサブカスト化が進んでいる。最も大きな体を持つ兵アリの体長はおおよそ20 mm、葉を刈り取るワーカー(leaf cutter)はおおよそ15 mm、葉を運ぶワーカーは中型で8~9 mm、そして裁断された葉に菌を移植したり、菌の生育具合を管理するワーカー(gardener)は2~3 mmという分化が認められている。このアリの巣内には、共生関係にある菌類だけを純粋培養している大きな菌園が経営されており、ガーデナーは雑菌やバクテリアが増殖するのを防ぐためにミルミカシン(β -ヒドロキシデカン酸)を、共生菌類の生育を調整するためにインドール酢酸やフェニル酢酸を分泌する(MASCHWITZ et al., 1970; SCHILDKNECHT and KOOB, 1971)。この共生菌は、ハキリアリに培養されているときにのみ子実体(ganglydium)

Control of Ant Behaviour by Using Semiochemicals. By
Toshiharu AKINO and Ryohei YAMAOKA

(キーワード：アリ，セミオケミカル，行動制御，害虫管理)

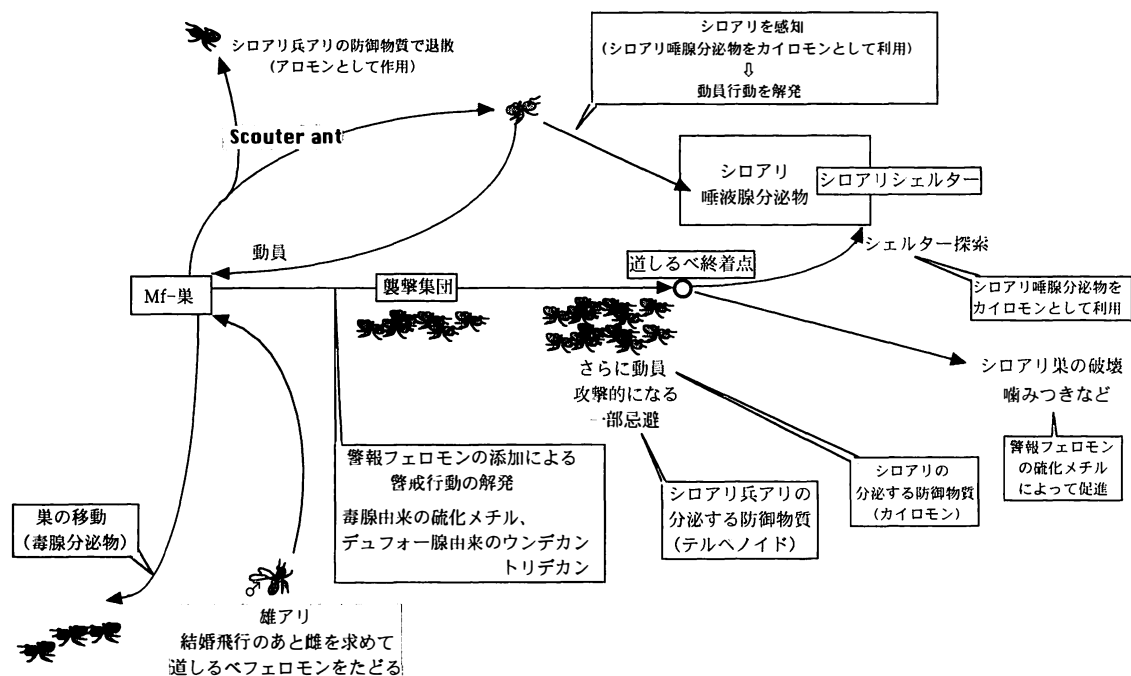


図-5 *Megaponera foetens* の襲撃行動を引き起こすセミオケミカル
(BRADSHAW and HOWSE, 1983 より引用)

を形成し、それがアリの餌となる。しかしこの子実体は、菌の増殖にとってはあまり重要な器官ではないらしく、人工的に培養した場合にはほとんど形成されない。

KNAPP et al. (1990) によると、ハキリアリのワーカーが植物の葉を刈り取る時の行動には、次の五つのパターンが認められている。(1)恒常的にその種の植物の葉を好んで刈り取る、(2)当初は好んで葉を刈り取り巣に運び帰るが、数日後(あるいは数週間後)突然に刈り取るのをやめてしまい、以後まったく刈り取らなくなる、(3)葉を刈り取るが、当初から選好性は低くしだいに刈り取る頻度が減少していく、(4)葉を切り取ったり切れ目をいれたりするが、途中でその作業をやめてしまい、巣には持ち帰らない、(5)当初からまったく刈り取らない。これら五つの反応のうち、(4)と(5)は、それぞれ植物葉内部に含まれる“味”物質、および葉表面に含まれる化学物質に対する反応と考えられる。

特に興味深いのは(2)の反応である。アリの巣内の菌園でこのような植物葉によって培養された菌類は数日後に変調をきたすことになる。つまり、その植物が菌類の生育に悪影響を及ぼすために、ハキリアリはある日突然その植物葉の刈り取りを中止してしまうのである。そこで、“どのようにして培養役のワーカーは菌の変調を感じるのか”、“その情報を刈り取りや運搬に携わる他の

サブカストにどのようにして伝達するのか”、“どのようにして特定の植物の刈り取りだけを中止するように指示するのか”、といった新たな疑問が次々といくつも生じてくる。この結果は、菌から発せられる何らかの情報がハキリアリの採餌行動に大きな影響を及ぼすことを示しており、一連の反応には、学習や記憶が関与した複雑な交信システムが存在することを示唆している。

III 化学物質によるアリの制御

これまでに、害虫としてのアリを制御するためにはさまざまな化学物質が用いられてきた。例えば、農作物に深刻な被害をもたらすハキリアリや、家畜や愛玩動物、人に被害を及ぼすヒアリに対しては、シアンガスや有機塩素系殺虫剤を用いた防除が行われてきた。特にハキリアリによる被害が大きい南アメリカでは、今もこのような殺虫剤を用いた防除法が主流となっている。しかし、これらの殺虫剤は、防除対象のアリばかりでなく、人を含む他の生物に対しても深刻な被害を及ぼすことがあることや、薬剤の取り扱いには熟練が要求されることなどから、使用量を減らそうとする動きが現れてきている。近年では、それらの薬剤に替わって、遅効性の毒物質やアリの誘引物質をペレットに混ぜた剤が効果をあげてきている。これは、ワーカーが餌を巣に持ち返って同

巣仲間に与える習性を利用したもので、先のシアンガスや有機合成殺虫剤と比べるとはるかに人畜に対する安全性が高い。このような剤は日本国内でも販売されているが、その効能が一目でわかるようなネーミングがなされているので見かけたことがある人は多いだろう。このような剤は、ヒアリや、衛生害虫として知られるイエヒメアリ *Monomorium pharaonis* の駆除においてはかなりの効果をあげている。また、毒物質の替わりに昆虫に特異的に作用するホルモン剤を混ぜて、巣内の女王の産卵阻害を狙った剤も市場に出ている。これらは、人や環境などに対する安全性はより高いものの、その剤が有効な効果をあげるまでかなりの時間を要することが問題である。

これに対して、フェロモンなどのセミオケミカルを用いてアリの行動制御を行う試みはあまり行われていない。特に日本においては、農作物や家畜などに深刻な被害を与えるアリ類があまり分布していないことなどから、アリ類の化学物質による行動制御を目的とするような研究プロジェクトは皆無に近い。ヨーロッパやアメリカでは、その必要に迫られてではあるが、公立機関や企業において、アリの行動制御に関する複数の研究プロジェクトが設けられており、それらが新しい防除法の開発を可能にしている。その一例として、今、まさに実用化されつつあるハキリアリの新しい防除法について、その概要を紹介する。

先に述べたように、ハキリアリは共生菌を培養するために大量の植物の葉を刈り取るが、その植物選択には、植物成分のほかに共生菌が分泌する物質も影響を及ぼしている (KNAPP et al., 1990; RIDLEY et al., 1996)。ハキリアリのワーカーは、それらのシグナルを学習し、しかも長期間の記憶にとどめるといふ。新しい防除法はこれらの学習・記憶効果を応用したものである。例えば、オレンジの木への被害を抑えたい場合、共生菌類に対し毒性を示すシクロヘキサミドを内包したオレンジ顆粒をオレンジ周辺に散布する。ワーカーはその顆粒も植物葉と同様に巣に持ち返るが、やがて数日後にはコロニー内で共生菌の生育に悪影響が始まるため、そのコロニーのすべてのワーカーがオレンジの葉を刈り取るのを止めてしまう。この記憶は長期にわたって持続するので、そのハキリアリコロニーがオレンジを襲う心配はなくなるのである。

この例は、セミオケミカルによるアリ類の行動制御の見事な成功例といえるが、アリの生態や行動を十分理解した上で行われているこの方法は、殺虫剤に頼る従来の防除法よりもはるかに効果的で持続的である点は強調し

たい。アリ類を含め、高度なコミュニケーションシステムを持つ真社会性昆虫においては、その生態や行動を十分に理解することによって、新しい形での防除や害虫管理に、彼らを利用することは十分可能なのである。

また、「アリを害虫として駆除する」という観点からだけではなく、多くの食植性昆虫にとってはアリが最大の捕食性天敵である点に着目した上で、セミオケミカルによるアリの行動制御について目を向けていく必要がある。中国では、古くから食植性昆虫の被害から農作物を守るためにアリを用いてきた。また、実際、今日でも東南アジア諸国ではアリによる害虫管理が行われている。それらはいずれも、アリの自然巣を農園内に放すだけのいたって単純な方法であるが、農薬を必要以上に散布する必要もなく、かなりの効果をあげている。日本においては、幸いにもアリによる深刻な被害がない反面、不幸にもアリの有益性については適正な評価がなされていない。過剰な合成農薬の使用が問題視されている今日においては、アリのように有力な捕食性天敵の利用はその視野にいられていく必要がある。

本稿を執筆するにあたり、多大な示唆とご協力をいただいた蚕糸・昆虫農業技術研究所若村定男博士、安田哲也氏、並びにハキリアリの興味深い生態とその防除について教えていただいたサウザンプトン大学 P. E. ハウス博士、C. W. ジャクソン、J. J. ナップ博士および R. ノース博士に深謝したい。

参 考 文 献

- 1) 秋野順治ら (1995): 農化誌 69: 1581~1586.
- 2) 秋野順治・山岡亮平 (1996): 応動昆 40: 233~238.
- 3) ATTYGALLE, A. B and E. D. MORGAN (1983): Nature 70: 364~365.
- 4) ——— et al. (1988): Naturwissenschaften 75: 315~317.
- 5) ——— et al. (1991): ibid. 78: 90~92.
- 6) BARBIER, J. and E. LEIDERER (1960): Comp. Rend. Sea. Acad. Sci. Paris 251: 1131~1135.
- 7) BLUM, M. S. (1959): Annu. Rev. Entomol. 14: 57~80.
- 8) ——— et al. (1969): J. Ga. Entomol. Soc. 4: 145~148.
- 9) ——— and H. R. HERMANN (1978 a): In Arthropod Venoms (S. Bittini ed.), Springer-Verlag, Berlin and New York, p. 801~869.
- 10) ——— and ——— (1978 b): Naturwissenschaften 67: 144~145.
- 11) ——— et al. (1971): Comp. Biochem. Physiol. 38 B: 103~107.
- 12) ——— and S. L. WARTER (1966): Ann. Entomol. Soc. Am. 59: 774~779.
- 13) ——— et al. (1966): J. Insect Physiol. 12: 419~427.
- 14) BRADSHAW, J. W. S. and P. E. HOWSE (1983): In Insect Chemical Ecology (C. Bell ed.), Chapman and Hall, London, pp. 429~473.
- 15) ——— et al. (1975): Nature 258: 230~231.
- 16) BROWN, W. L. (1968): Am. Nat. 102: 188~191.

- 17) ——— et al. (1970) : Bioscience 20 : 21~22.
- 18) BUTENANDT, A. et al. (1959) : Experimentale 48 : 13~19.
- 19) CALLOW, R. K. and N. C. JOHNSTON (1960) : Bee World 41 : 152~153.
- 20) CAMMAERTS-TRKOT, M. C. (1973) : J. Insect Physiol. 19 : 1229~1315.
- 21) CAMMAERTS, M. C. et al. (1981) : ibid. 27 : 225~231.
- 22) ——— et al. (1982) : Physiol. Entomol. 7 : 119~125.
- 23) ——— et al. (1983) : J. Insect Physiol. 29 : 659~666.
- 24) CASNATI, G. et al. (1967) : Chimica e l'Industria 49 : 57~58.
- 25) CAVILL, G. et al. (1980) : J. Chem. Ecol. 6 : 371~384.
- 26) ——— et al. (1979) : Experimentia 35 : 889~890.
- 27) CHADHA, M. S. et al. (1962) : J. Insect Physiol. 8 : 175~179.
- 28) CREWE, R. M. and M. S. BLUM (1971) : Ann. Entomol. Soc. Am. 64 : 1007~1010.
- 29) ——— and ——— (1972) : J. Insect Physiol. 18 : 31~42.
- 30) CROSS, J. H. et al. (1979) : J. Chem. Ecol. 5 : 187~203.
- 31) ——— et al. (1982) : ibid. 8 : 1119~1124.
- 32) DUFFIELD, R. M. et al. (1980) : Fla. Entomol. 63 : 203~206.
- 33) DUMPERT, K. (1972) : Z. Vergl. Physiol. 76 : 403~425.
- 34) EVERSHEED, R. P. and E. D. MORGAN (1983) : Insect Biochem. 13 : 469~474.
- 35) FALES, H. M. et al. (1972) : J. Insect Physiol. 18 : 1077~1088.
- 36) FLECHER, D. J. C. (1973) : In Proc. VII Int. Cong., IUSSI, London, pp. 116~120.
- 37) ——— and M. S. BLUM (1981) : Science 212 : 73~75.
- 38) HAYASHI, N. and H. KOMAE (1977) : Experientia 33 : 424~425.
- 39) HEFETZ, A. (1985) : Z. Vergl. Physiol. 40 : 665~666.
- 40) ——— and T. ORION (1982) : Israel J. Entomol. 16 : 87~97.
- 41) HÖLLDOBLER, B. and E. O. WILSON (1990) : The ants, The Berknap Press of Harvard University Press, 733 pp.
- 42) ——— and ——— (1995) : Journey to the ants, The Berknap Press of Harvard University Press, 228 pp.
- 43) HUWYLER, S. et al. (1975) : J. Insect Physiol. 21 : 299~304.
- 44) KARLSON, P. and M. LÜSCHER (1959) : Nature 183 : 155~176.
- 45) KNAPP, J. J. et al. (1990) : in Applied Myrmecology : A world Perspective (A. Cedeno, et al., eds.), Westview Press, Boulder, Colorado, pp. 382~409.
- 46) LÖFQVIST, J. (1976) : J. Insect Physiol. 22 : 1331~1346.
- 47) LONGHURST, O. and P. E. HOWSE (1978) : Anim. Behav. 26 : 1213~1218.
- 48) ——— and ——— (1979) : Insect. Soc. 26 : 85~91.
- 49) ——— et al. (1980) : J. Insect Physiol. 26 : 551~555.
- 50) MASCHWITZ, U. et al. (1970) : ibid. 16 : 387~404.
- 51) ——— et al. (1979) : Naturwissenschaften 66 : 213~214.
- 52) MÖGLICH, M. (1979) : J. Chem. Ecol. 5 : 35~52.
- 53) MORGAN, E. D. et al. (1978) : Physiol. Entomol. 3 : 107~114.
- 54) ——— and D. G. OLLETT (1987) : Naturewissenschaften 74 : 596~597.
- 55) MOSER, J. C. et al. (1968) : J. Insect Physiol. 14 : 529~535.
- 56) NORDLUND, D. A. (1981) : In Semiochemicals. (D. A. Nordlund et al., eds.) John Wiley, New York, pp 13~27.
- 57) ——— and W. J. LEWIS (1976) : J. Chem. Ecol. 2 : 211~220.
- 58) OLUBAJO, O. et al. (1980) : Ann. Entomol. Soc. Am. 73 : 93~94.
- 59) PAVAN, M. (1956) : La Ricerca Scientifica 26 : 144~150.
- 60) QUILICO, A. et al. (1956) : ibid. 26 : 177~180.
- 61) ——— et al. (1957) : Tetrahedron 1 : 177~185.
- 62) ——— et al. (1960) : XII International Kongress für Entomologia Agraria dell'Universita di Pavia, Italy.
- 63) REGNIER, E. E. and E. O. WILSON (1968) : J. Insect Physiol. 22 : 1331~1346.
- 64) ——— and ——— (1971) : Science 172 : 267~269.
- 65) RIDLEY, P. et al. (1996) : Experientia 52 : 631~635.
- 66) RILEY, R. G. et al. (1974) : J. Insect Physiol. 20 : 651~654.
- 67) RITTER, F. J. et al. (1977) : Tetrahedron Lett. 30 : 2617~2618.
- 68) SCHILDKNECHT, H. and U. KOOB (1971) : Angew. Chem. Int. Ed. 10 : 124~125.
- 69) 寺山 守 (1992) : インセクタリウム 29 : 368~370.
- 70) TOMALSKI, M. D. et al. (1987) : J. Chem. Ecol. 13 : 253~263.
- 71) TRAVE, R. and M. PAVAN (1956) : Chimica e l'Industria (Milan) 38 : 1015~1019.
- 72) TRIVERS, R. (1985) : Social Evolution, Benjamin/Cummings Pub. [中嶋康裕・福井康雄・原田恭志訳 (1990) : 生物の社会進化, 産業図書, 東京, 582 pp.]
- 73) VANDER MEER, R. K. (1983) : Fla. Entomol. 66 : 139~161.
- 74) ——— et al. (1980) : Ann. Entomol. Soc. Am. 73 : 609~612.
- 75) VAN VORHIS KEY, S. E. et al. (1981) : J. Insect Physiol. 27 : 363~370.
- 76) ——— and T. C. BAKER (1982 a) : J. Chem. Ecol. 8 : 3~14.
- 77) ——— and ——— (1982 b) : ibid. 8 : 1057~1063.
- 78) WALTER, F. et al. (1993) : Naturewissenschaften 80 : 30~34.
- 79) WATKINS II, J. R. et al. (1969) : Ecology 50 : 1098~1102.
- 80) WHEELER, J. W. and M. S. BLUM (1973) : Science 182 : 501~503.
- 81) ——— et al. (1975) : ibid. 187 : 254~255.
- 82) WILSON, E. O. (1971) : The Insect Societies. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass., 548 pp.
- 83) ——— and F. E. REGNIER (1971) : Am. Nat. 105 : 279~289.