

## アリが触角で診たセミオケミカルミクロコスモス

和田綾子<sup>1</sup>, 秋野順治<sup>2</sup>, 山岡亮平<sup>2</sup>

人類は脊椎動物の進化の頂点に立っている。しかし広く生物進化を眺めると、他にもその進化の頂点に立つ生物は地球上に数多く見つかる。その一つが無脊椎動物門で大多数を占める昆虫綱において進化の頂点に位置していると言われているアリたちである。

本総説では、3人の著者のさまざまな研究を紹介しながら、地球上で最も繁栄しており、人類と全く異なった手法で周囲の情報を処理しているアリたちと、そのミクロコスモスを構成する種々の情報化学物質（セミオケミカル）との相互作用に化学生態学的メスを入れてみたい。

## はじめに

地球上のアリの数は1京頭すなわち1億の1億倍頭棲息していると言われ、全生物の百頭に一頭はアリということになる。アリはバイオマスの的にも人類とほぼ同じ重さを占め、地球上で最も繁栄している生物と言える。

若い時代蛾類の性フェロモンの世界で一番優れた構造決定法の開発<sup>1)</sup>に生き甲斐を感じていた著者の1人は、ある時不遜にもその仕事は完成したと感じ80年代後半から次第にフェロモンコミュニケーションの最も発達しているアリの世界の化学生態学的解明に入り込んで行った<sup>2,3)</sup>。

地上を歩き回っているアリが、その周囲の状況を把握するのは殆どの場合我々人間のように目による視覚ではな

く、触角を用いての嗅覚による。

本総説では我々のグループの3人の筆者によるさまざまな研究を中心にその進展の流れに沿って、アリがその触角を通して周囲のミクロコスモスを構成する種々のケミカルを情報としてどのように捉えているのかを診ていきたい(図1)。中でも重要な課題と考える同巢識別フェロモンと化学擬態については特に別部を設けて解説する。なお第1部は山岡、第2部は秋野、第3部は和田がと、それぞれ得意分野を担当した。

## 第I部：アリのセミオケミカル

## 1. さまざまなフェロモン類

セミオケミカル(semiochemical)とは生物間相互作用に関係する情報化学物質の総称で、同種間の相互作用に関係するフェロモンと他種間で作用するアレロケミックスに分類できる。

アリ類は地球上の生物の中で最も多くの外分泌腺を持っている。殆どのアリで認められるその代表例が、大顎腺、毒腺、デュホー氏腺、背板腺、腹板腺、肛門腺などである。しかし、分泌腺と分泌物のフェロモンとしての機能はアリの種によってまちまちである。その筋の第一人者ベルギーのBillen博士によれば、電子顕微鏡観の結果全てのアリの場合を総合すれば50種以上の外分泌腺細胞の存在箇所が認められると言うが、その機能やフェロモンの構造については全く不明である場合も多い<sup>4)</sup>。

アリ類のフェロモン類をその機能で分類すると以下のようになるが、我々グループで研究対象としたもののみそれ

<sup>1</sup> 京都大学大学院農学研究科応用生命化学化学生態学研究室 (〒606-8502 京都市左京区北白川追分町)

<sup>2</sup> 京都工芸繊維大学大学院工芸科学研究科応用生物学専攻化学生態学研究室 (〒606-8585 京都市左京区松ヶ崎御所海道町)

Ants semiochemical microcosmos investigated by the antennae

Ayako K. Wada<sup>1</sup>, Toshiharu Akino<sup>2</sup>, and Ryohei Yamaoka<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Chemical Ecology Laboratory, Graduate School of Agriculture, Kyoto University

<sup>2</sup> Chemical Ecology Laboratory, Graduate School of Science and Technology, Kyoto Institute of Technology

<sup>1</sup> Oiwakecho Kitashirakawa, Sakyo-ku, Kyoto 606-8502, Japan

<sup>2</sup> Goshokaidocho Matsugasaki, Sakyo-ku, Kyoto 606-8585, Japan

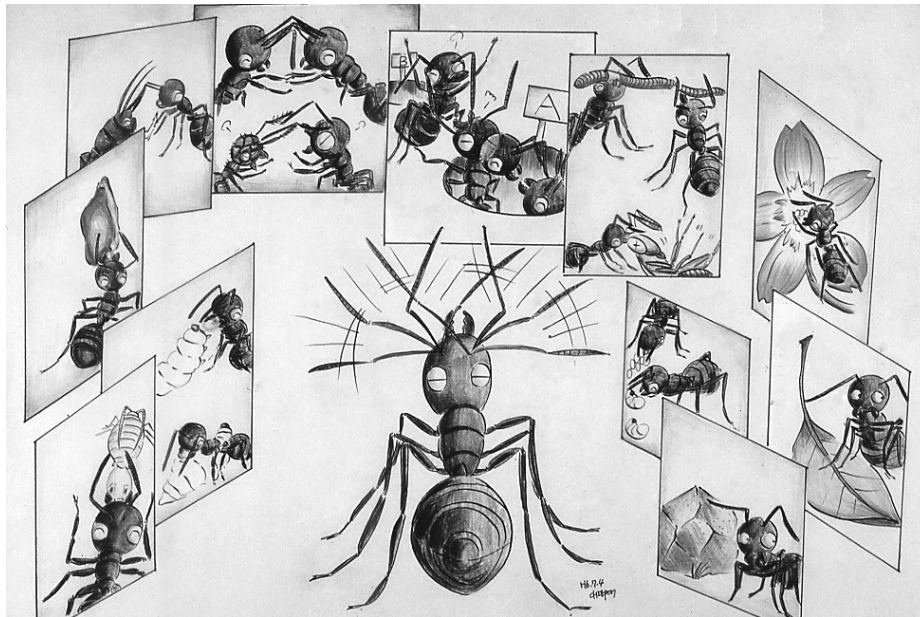


図1 触角で診たアリのセミオケミカルマイクロコスモス

らの文献番号の一部を付しておく。それらは性フェロモン<sup>5)</sup>、道しるべフェロモン<sup>5)</sup>、警報フェロモン<sup>6)</sup>、誘引フェロモン、集合フェロモン、巣仲間識別フェロモン<sup>7)</sup>、死体認識フェロモン<sup>8)</sup>、縄張りフェロモン<sup>9)</sup>、帰巣フェロモン<sup>10)</sup>、幼生識別フェロモンなどさまざまである。個々の詳細については以下の文献を参照されたい<sup>11)</sup>。

## 2. セミオケミカルとしての動・植クチクラ炭化水素類の重要性<sup>12,13)</sup>

アリの各種フェロモンについての日本での学会デビューは1984年の第28回日本応用動物昆虫学会で、講演タイトルは“クロヤマアリの蛹認識フェロモン”であった。発表者は大学院生であったが私個人としては、蛹認識フェロモンは警報フェロモンや道しるべフェロモンのように既知のものではなく世界初の発表であったため、恩師の石井象二郎先生からはお褒めの言葉がいただけるに違いないと内心密かに期待していた。ところが先生は顔を合わすなり、“山岡君あれは趣味だよ”と言われた。この時受けたショックが、私に何が本当に研究として面白いのかを深く考えさせるきっかけとなった。

### 1) アリのコロニー臭の正体

その当時社会性昆虫の研究者の間では、同じ種類のアリでも巣が異なる個体同士が出逢うと激しいケンカが起こりその原因がコロニー臭であるとされていた。しかしコロニー臭と呼ぶ以上ケミカルであるはずだがその正体についてはだれも答えられなかった。

頭の隅にコロニー臭の正体に迫れるのは化学生態学者し

かないし、研究テーマとしてもベストだと思いながら、1986年まずはアリの分類ができないと何も分からないとの思いから学生と一緒にアリの化学分類研究を始めた。私の得意のキャピラリー GC/MS の技術をアリの分類に生かせないかとの考えからだ。日本中からアリを50種以上採集しその体表成分の抽出法の検討から始め、ヘキサンで5分間抽出するのが最適であること、またTLC分析などから体表成分の98%以上が炭化水素類であることが判明した。シリカゲルカラムでの精製後の炭化水素画分のGC、GC/MS分析の結果その組成は全てのアリ種で異なり見事に種特異的であり、体表炭化水素組成 (cuticular hydrocarbon composition: 以下CHCと略す) を用いての化学分類は可能であった。ここでさらに運が良かったのが、日本中からアリを採集したときに同じ種類のアリであっても重複して持ち帰らせていたことであった。体表炭化水素分析も全てのサンプルについてバカ正直に行っていたため、自然に同種異巢の個体からのデータも多数集まってくるようになった。なぜそうしたのか今では不明だが、M2の藤岡嬢は巣の異なる八つのクロオオアリと六つのトビイロシワアリの体表炭化水素のGC分析データの縮小したものを同じ紙に貼りつけて並べて見せてくれた(図2)。彼女は私にそのクロマトグラムに現れた組成比がバラバラなことについて、“あれだけキャピラリーGC分析は教えたのにこのデータのばらつきは何だ”と怒られた。しかし、その時の彼女の返事が状況を一変させた。同じ巣のアリについてはどの個体の体表炭化水素を分析してもそのパターンはいつも同じです、と言うのだ。もしここでこの巣毎に異なる組成比の違いをアリが識別できると仮定すれば、これがコロ

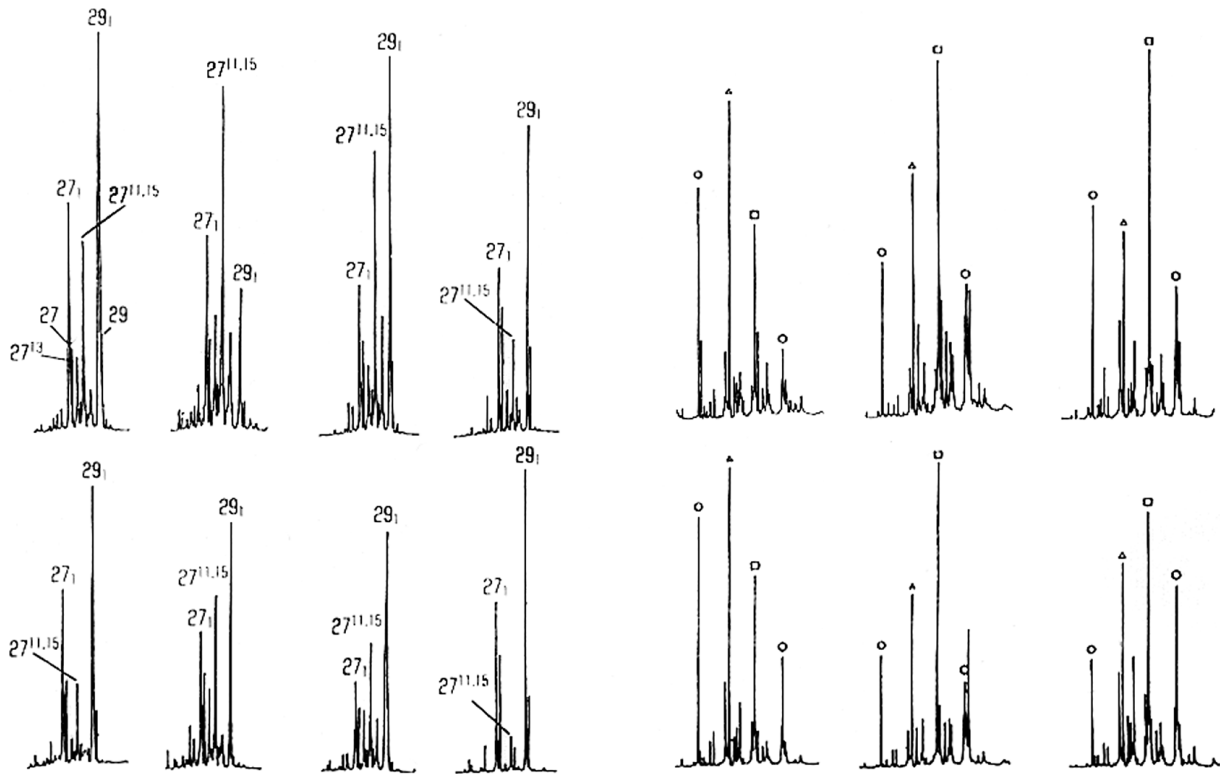


図2 クロオオアリ（左図）とトビイロシワアリ（右図）のワーカーのコロニー別体表炭化水素組成比 CHP の比較

ニ臭すなわち巣仲間識別フェロモンの正体ではないのか。この事実は88年にカナダのバンクーバーで行われた国際昆虫学会議で“Possibility of Cuticular Hydrocarbons as Chemical Cues of Ants for Recognition of Nestmate, Family and Species”のタイトルで発表した<sup>14)</sup>。巣仲間識別フェロモン研究のその後の発展については最重要課題として第III部に取り上げる。

これと平行してアリの種が異なるとそのCHCが異なり、それが原因で異種のアリ同士がケンカすることを証明したかった。どうすれば直接証明できるのか。月並みな手法で体表成分抽出物をシリカゲルカラムで精製し炭化水素画分をガラスビーズに塗りつけ異種のアリの前に提示しそのアリの攻撃の有無を調べれば証明できるのかもしれない。でもこれでは周囲を納得させるだけの必要十分な証明にはならない。そこで異種のアリが同じ巣内に同居しているサムライアリとそのドレイアリの場合に着目し、なぜ同居できるのかの化学生態学的解明にも取り組んだ。その詳細は“第II部 化学擬態”の章にゆずることとする。

## 2) 体表炭化水素組成比統一のメカニズム

続いて取り組んだのが、もし巣仲間識別フェロモンがコロニー特異的な体表炭化水素組成比 (cuticular hydrocarbon profile: CHP) であるとする、なぜ同巣内の個体のCHPが同じになりうるのか。遺伝的に決まっているならば母親

の女王アリとその子供のワーカー（働きアリ）は遺伝子の類似度は1/2で明らかに異なっているはずだ。この問題については女王アリのいない巣のワーカーのCHPが統一性にかけることを見いだした。実験的に女王不在になるとその巣の個体のCHPの統一は崩れはじめ、それは女王アリの再導入により回復することが証明できた。この結果、女王アリの集合フェロモンによる同巣個体メンバーの密なる集合の結果起こる個体間の接触がCHPの統一に重要な役割を果たすことが明らかとなり、1990年夏にインドのバンガロールで開催された第11回国際社会性昆虫学会議で発表された<sup>15)</sup>。

## 3) 足跡物質の発見とその生態学的重要性

インドで社会性昆虫学会が行われていた同じ時期に日本の御殿場では黒澤明監督の映画“8月の狂詩曲”が米国の有名俳優リチャード・ギアを迎え、アリの行列が真っ赤なバラに登っていく最重要シーンの撮影に入っていた。同年の6月に黒澤プロダクションから依頼を受け、クロクサアリを使っての行列シーンの準備を行って来た。準備の段階で一番困ったのが、紙や床の上なら私がアリ由来の道しるべフェロモンを使って引いてやった線をアリたちは見事に辿って歩いてくれたが、この同じ線を地面に引いてやるとアリたちは全く辿ろうとしなかったことであった。この問題は地表面を撥水処理することにより見事に解決されて

いたはずだったが私がない御殿場ロケではうまく行かず、長時間待機させられたギア氏は“二度とアリとは共演しない”と言い残して帰ってしまったとの話である。

このシーンの再撮影は黒澤監督の右腕と言われた本多猪四郎監督を迎え、9月末に京都に舞台を移して修学院の鶯森神社で行われ紆余曲折はあったが映像的には大成功で終了した。撮影が無事終了して余裕が出始め考えたのが、クスギ林ではクロクサアリは地面の上でも行列を作って歩いているのではないか。なぜ私が直接地面に引いてやった道しるべフェロモンの線は辿ってくれないのか？ この疑問から新たな研究テーマが芽生えた。

クロクサアリはその道しるべフェロモンを腹部の先端から分泌する時に地面への吸着を防ぐために何らかの工夫をしているのではないか。アリを数頭ガラスシャーレ内を歩かせ、経時的にシャーレ内をヘキサンでリンスしその洗液をGC分析に供した。ちなみにアリは歩くとき符節の爪の部分だけを地面につけ体の他の部位が地面に着くことは無い。GC分析の結果は足跡物質 (foot print hydrocarbon: FPH) と呼ぶる巢仲間特異的 CHP 類似の炭化水素類がシャーレの底に残され、その量は時間に比例して増加していた。その後の研究でこの地面に残された FPH が縄張り標示フェロモン、帰巢フェロモンなどとして機能しさまざまな情報を与えていることが明らかとなりはじめ、1994年パリで開催された国際社会性昆虫学会議で“Ecological importance of cuticular hydrocarbon secreted from the tarsus of ants” と題して発表した<sup>10)</sup>。

#### 4) 昆虫の自己主張物質一種特異的体表炭化水素組成—

昆虫の体表を覆っている炭化水素類 (cuticular hydrocarbon: CH) は大別すると3種に分類できる。それらは総炭素数が23以上と不揮発性で直鎖の *n*-アルカン類、その長い鎖の途中にメチルの枝分かれが1個から複数個認められる分枝アルカン類および炭素炭素二重結合を持った長鎖オレフィン類である。炭素と水素のみからできておりその構造が単純であるため軽視されがちだが、いずれの化合物も立派なコンタクトセミオケミカルと成りうる。

今日までに発表されているデータを眺めて見ると、それぞれ種が異なる昆虫の CHC は全て異なっており種特異性が認められている。同種の昆虫の場合その CHC が雌雄で全体としては異なるところはあるが、必ず一部同じ組成部分を持っておりそれが同種認識シグナルとして機能し、種としての生殖隔離が成り立つ。また残りの部分は雌雄の性フェロモンとなる場合も多い。

昆虫は地球上に3000万種以上いると言われているが、まさに全ての昆虫種において種特異性の認められる CHC は自然界のバーコードと言える。

#### 5) 昆虫界と植物界を分けるセミオケミカルとは

この節では生物界で生きる生物を動物と植物の2者に分けた。アリが巣外で採餌活動を行う場合、ハキリアリ以外の大部分の種では植物の存在を全く意識せずに歩きまわっているように見える。しかしそこで昆虫類に出逢うと狩りを始める。なぜ植物は攻撃せず、昆虫類なら攻撃を加えるのか。その原因は両者の体表面に存在するクチクラワックス組成の違いにあるのではないかと考え調べてみることにした。

両者のヘキサン粗抽出物やシリカゲルカラム分画後の炭化水素画分とそれ以外の極性画分に対するアリの攻撃行動を調べた結果、原因が植物と昆虫のクチクラワックス成分の炭化水素組成の違いによることが明らかとなった。昆虫類が前節で述べたように CHC として *n*-アルカン類、分枝アルカン類、オレフィン類を合わせ持っているのに対し、植物は *n*-アルカンのみしか持っていなかったのである。アリは昆虫類の体表面に存在する *n*-アルカン以外の分枝アルカン類やオレフィン類の存在を触角の化学感覚毛により識別し敵 (餌) と判断して攻撃していると考えられる。

このような化学の目で“アリとアブラムシの共生”に注目すると面白いことが分かってきた。約4千種いると言われるアブラムシの中でアリとの共生が認められるのは四分の一の千種ほどで残りの三千種についてはアリは全く興味を示さなかった。アリが無視したアブラムシの CHC は、そのほとんどが *n*-アルカンのみで植物と区別が不可能であったのに対し共生種の CHC には分枝アルカンの存在が認められた (山岡他未発表)。

以上のように昆虫界と植物界を分けるケミカルシグナル、それは両者の体表面に存在する有機化合物としては一番単純な長鎖炭化水素類の組成の違いであった。これらの成果は昨年夏筑波で開催の環太平洋学生生態学会議のシンポジウムで、“Cuticular Hydrocarbon, the most important semiochemicals in maintaining complex ant societies” のタイトルで発表された<sup>10)</sup>。

## 第Ⅱ部 化学擬態 (図3)

アリ社会の安定性と安全性は他種生物にとっても利となるらしく、アリ社会に取り入る生存戦略“好蟻性”は、系統進化的に節足動物種で独立して何度も採択されてきた。好蟻性の程度は、宿主アリとほとんど係わり合いを持たないものから、宿主アリから給餌をうけるもの、あるいは宿主アリの幼虫や卵を貪食するものまで、多岐に及ぶ。これら好蟻性生物は、化学戦術を駆使することで、アリの化学情報社会を操作することがわかってきた。同様に、他種アリ社会のインフラや労働力を搾取する社会寄生性アリが、化学戦術を駆使し、宿主となるアリ種の化学情報社会を操作することもわかってきた。彼らの化学戦術には互いに共

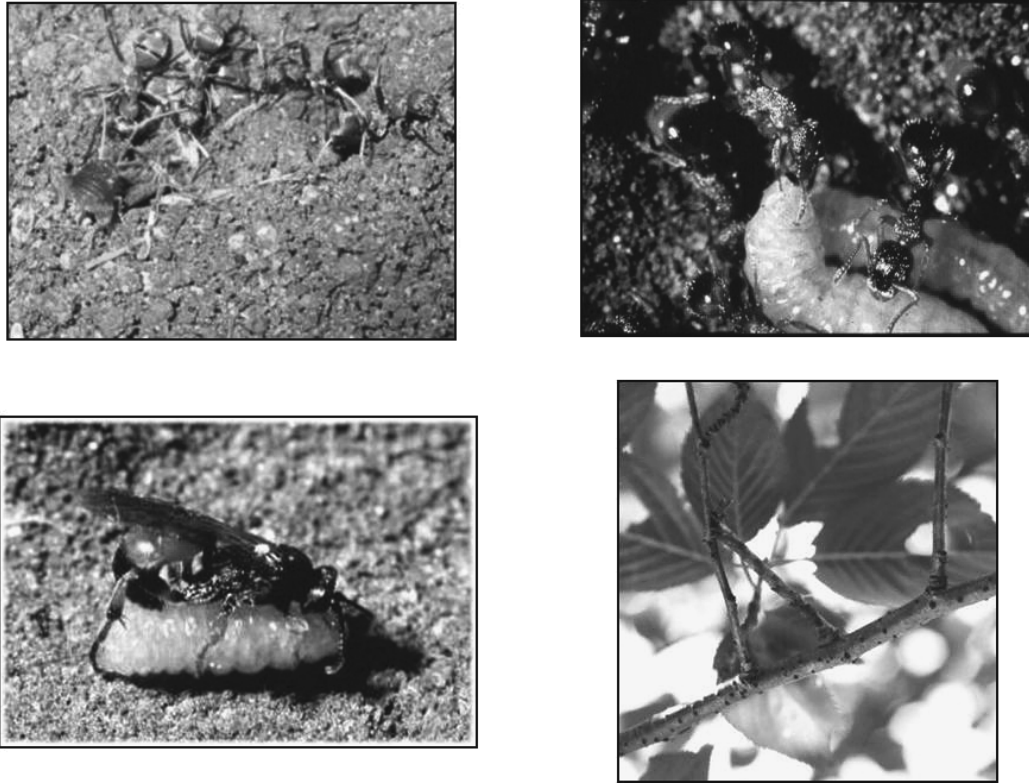


図3 化学戦術を弄する昆虫

クロヤマアリとアリヅカココロギ(左上), シェンキクシケアリとレベリゴマシジミ幼虫(右上), レベリゴマシジミ幼虫に産卵するヒメバチ(左下), サクラを加害するトビモンオオエダシャク幼虫(右下).

通点があり, (1)宿主アリに成りすます「羊の皮をかぶった狼」戦術, (2)宿主アリが感知できなくする「隠蔽」戦術, (3)宿主アリを錯乱させる「攪乱」戦術, の三つに大別することができる. 本項では, これら三つの化学戦術について, 著者らの研究例を交えながら紹介したい.

### 1. 羊の皮をかぶった狼戦術

羊の皮をかぶった狼戦術は, 宿主アリと深く係わり合うタイプの好蟻性生物や, 宿主アリの労働力を搾取する社会寄生性アリが頻繁に採択する戦術である. これは, 宿主アリが, その同巣仲間であるワーカーを異種や同種異巣のワーカーから識別する際に頼っている化学情報: 同巣認識フェロモンを盗用することによって, 宿主アリの巣仲間になりすます戦術といえる.

例えば, クロクサアリの隊列に入り込むクロツヤアリノスハネカクシは, クロクサアリの同巣認識フェロモンである体表炭化水素を, その組成のみならず組成比までそっくりそのまま保有している. そのおかげであろう, クロツヤアリノスハネカクシは, アリに見咎められることなく, 時折クロクサアリ同士の吐き戻し液を横取りすることにも成功している<sup>17)</sup>. クロクサアリの巣内には他にも様々な好蟻性生物が居候しているが, アリヅカムシの一種もクロクサ

アリのCHC・CHPをそっくり真似ている<sup>17)</sup>.

複数種の宿主アリに馴染む能力を持つアリヅカココロギも同じ戦術をとる<sup>18)</sup>. このココロギは, 体長がわずか4ミリメートルぐらいの小型で, 現在までに30種ほどのアリの巣から採集されている. 主に, アリやその死骸の体表面を舐めたり, アリ同士の吐き戻し液を横取りしたりして生活している. 巣内で宿主アリから攻撃されることはないが, 人為的に別種もしくは同種でも別の巣に移した場合には, 移入先のアリから威嚇される. しかし, その敏捷性からアリに噛み付かれることは滅多になく, 1週間もすると逆にアリ集団内に入り込むようになる. 例えば, トビイロケアリの巣内に生息するココロギは, 宿主であるトビイロケアリとそっくり同じ体表炭化水素を持っているが, クロヤマアリの巣に移入して1週間経過すると, クロヤマアリとそっくり同じCHCを示すように変化した. さらに, クロヤマアリの巣からクロクサアリの巣にココロギを移入させて1週間経過すると, そのCHCはクロクサアリと酷似したものに变化した. いずれのアリ種においても, CHPは巣仲間識別フェロモンとして機能している. 一方, アリから隔離した状態で飼育し続けたココロギは, アリ様の体表炭化水素を喪失してしまう. このようにアリヅカココロギは, そのCHCを共に暮らすアリの種類に応じて獲得・

変化させる能力を持っている。

シジミチョウは好蟻性種を多く含むグループだが、ヨーロッパに棲息するレベリゴマシジミもその一種である<sup>19)</sup>。この幼虫は、若齢期には花芽を食べて成長するが、三齢をすぎると地面の上に自ら落下して宿主であるクシケアリとの出会いを待つ。同所的に3~6種のクシケアリが棲息しているが、そのうちのシェンキクシケアリだけがレベリ幼虫を完全に養育し成虫に育て上げることができる。この種特異的な受け入れ態勢を支えているのは、三齢のレベリゴマシジミ幼虫が体表面に持つ炭化水素成分である。幼虫は、シェンキクシケアリと遭遇したことがないにもかかわらず、シェンキクシケアリに特有の炭化水素成分を体表面に提示しており、これがシェンキクシケアリの攻撃性を抑えると共に巣への連れ帰り行動を解発するものと考えられる。レベリゴマシジミの体表炭化水素は、アリの巣内に連れ込まれた後には、シェンキクシケアリの体表炭化水素と組成・組成比が合致するように変化し、それにつれて本家のアリ幼虫と同じように振舞うようになる。成長するとアリの幼虫の何倍にも大きく育つさまは、オオヨシキリに餌をもらうカッコウの雛を思い起こさせる。

クロシジミは、日本に分布する好蟻性シジミチョウの代表格であるが、近年絶滅危惧種に指定されるほどに生息数が激減している。クロシジミ幼虫は宿主であるクロオオアリに蜜を提供するが、この蜜には糖とともに高濃度のグリシンが含まれている。このグリシンは単独ではクロオオアリの摂食刺激にならないが、糖と混合させるとクロオオアリの糖に対する味覚応答を増大させることがわかった<sup>20)</sup>。クロシジミ幼虫は自身が分泌する蜜にグリシンを混ぜ合わせることで、クロオオアリを強く引きつけることに成功しているのだろう。また、クロシジミ幼虫は若齢の間はアブラムシの甘露を餌として成長するが、三齢になるとクロオオアリにくわえられて巣に連れ帰られる。このときクロシジミ幼虫は、養育者であるクロオオアリの巣仲間識別フェロモンとして機能するCHCを真似ているばかりか、より集中的に巣内で養育を受けられるようにクロオオアリの特定カーストに特有なCHPを持つことがわかった<sup>21)</sup>。

「羊の皮」戦術は、好蟻性昆虫だけの専売特許ではなく、社会寄生性アリによっても採択されている。北米に分布するキショクアリ属のアリはいずれもクシケアリ属の特定の種を宿主とするが、単独では繁殖できない寄生性アリである。その種のいずれもが、対応する宿主クシケアリのCHCを、羽化後1日目に獲得することがわかった。おそらく、これによってクシケアリから排斥されることなく巣内に寄生し続けることが可能になるのだろう<sup>22)</sup>。

奴隷狩りをするタイプの社会寄生者であるサムライアリでは、その有翅雌アリは交尾後に寄生対象となるヤマアリの巣に単身乗り込んでいく。侵入前のサムライ有翅雌アリ

の体表ワックス組成は非常にシンプルで、むしろヤマアリの幼虫のものに近い組成を示す。しかし、侵入後巣内でヤマアリ女王を殺して巣をのりつめた時点でヤマアリとそっくり同じ組成のCHCを獲得する。サムライ女王は、残されたヤマアリの遺児ワーカーを酷使して繁殖を行うが、やがて遺児ヤマアリの数が減少してくるため、サムライアリワーカーが周辺にあるヤマアリの巣を襲い、幼虫や蛹を誘拐・強奪する。そこから成虫になったヤマアリの奴隷として酷使するためである。このときのサムライアリワーカーは、奴隷となるヤマアリに似たCHCを持っている<sup>2)</sup>。

アリと共生するアブラムシに寄生する寄生蜂：アブラバチも、同じ戦術を弄する。ヨモギの根につくナシマルアブラムシは、トビイロシワアリやオオズアリ、トビイロケアリなど多種多様なアリからの随伴を受けるが、トビイロケアリに随伴されている場合に特異的にエイコアブラバチの寄生をうける。エイコアブラバチが、ナシマルアブラムシに産卵管をつきたてていてもトビイロケアリの攻撃を受けないのは、トビイロケアリの巣仲間識別フェロモンである体表炭化水素を真似ているからだと考えられる<sup>23)</sup>。

## 2. 化学的隠蔽戦術

化学的隠蔽戦術は、シャクガ幼虫が採択している方法で、おそらくアリからの捕食を免れるために機能するものと考えられる。工業暗化で有名なオオシモフリエダシャクと同属のトビモンオオエダシャクは、1年に1回しか成虫がみられない年一化の大型のガである。その幼虫は、サクラやツバキ、シイなど多種植物を寄主とする多食性を示し、幼虫期間はおよそ6ヶ月におよぶ。幼虫の外部形態は、寄主である木本植物の枝に酷似していることから、通称を「土瓶割り」ともいう。シャクガ類をふくめ鱗翅類の幼虫には、植物の枝に似せた外観を持つものが多い。これは、おそらく視覚によって餌を探索する鳥類の捕食を免れるために生じた隠蔽的形態擬態の結果と考えられる。

しかし、鳥類だけが恐るべき捕食者ではない。トビモンオオエダシャクの二齢期にあたる春から終齢期をむかえる盛夏にかけては、彼らの好む樹種の上で多種多数のアリ類が徘徊・探索活動を行っている。これらアリ類は、視覚刺激よりも化学刺激に対して敏感であるため、トビモンオオエダシャクの隠蔽的視覚擬態はあまり役立たないと推定される。ところが、アリはトビモンオオエダシャクの体の上を、植物の枝上を歩くように通り過ぎてしまう。これには、化学物質が関与していた。

トビモンオオエダシャク幼虫は、サクラを寄主とする場合には、サクラの枝に似た外観を持つと同時に、サクラの枝の表皮ワックスとまったく同じ組成のワックスを体表に提示している<sup>24)</sup>。ツバキやスダジイを寄主とする場合には、ツバキあるいはスダジイの枝に似た外観を持つと同時

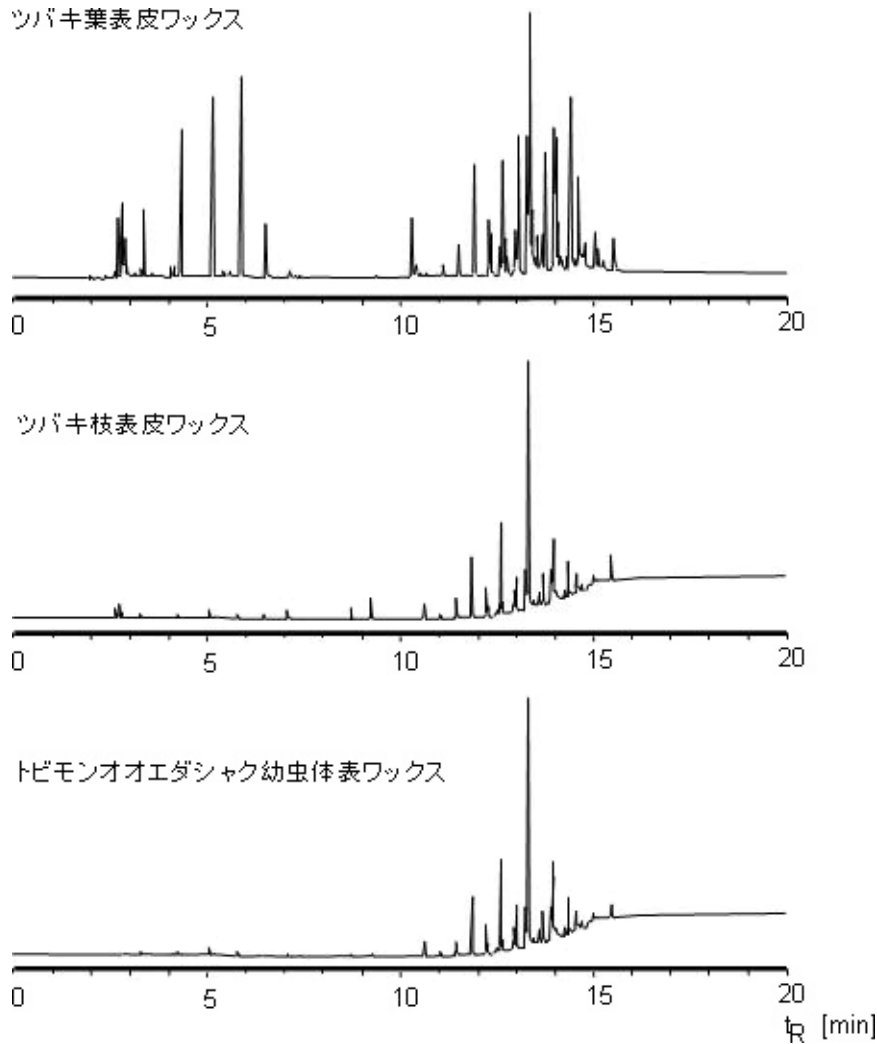


図4 隠蔽的化学擬態を示すガスクロマトグラム  
ツバキの葉及び枝の表皮ワックスと、ツバキを加害しているトビモンオオエダシャク幼虫の体表ワックスの比較。

に、ツバキあるいはスダジイの枝の表皮ワックスとまったく同じ組成のワックスを体表に提示している(図4)。サクラで育てた幼虫を、三齢期にツバキあるいはスダジイで飼育しはじめると、脱皮を経るにつれて、その体表ワックス成分がそれぞれツバキ、スダジイの枝表皮ワックスと同じ組成に変化する。つまり、食べることによって体表ワックス組成を変化させ、寄主植物の表皮ワックスと似るように調整する能力を持つことがわかった。アリは、表面ワックスを対象認識の手がかりとして利用するため、植物の表皮と同じ組成の体表ワックスを持つトビモンオオエダシャク幼虫を、背景の植物枝から見分けることができないのだろう。このように、トビモンオオエダシャクは、視覚的に隠蔽擬態を施すだけでなく、化学的にも隠蔽擬態を施すことによって、鳥類のみならずアリ類をも欺き、その捕食から免れているものと考えられる。まだあまり知られていないが、アリの捕食を免れようと化学隠蔽擬態戦略を採択

するものは他にも存在するであろう。

### 3. 攪乱戦術

攪乱戦術は、警報・警戒システムを化学情報に頼るアリに対しては、有効に作用する一つの戦術である。カメムシの仲間が持つ臭い物質などは、とりわけアリに対する効果が高いと示唆されており、中にはアリの警報フェロモンと同じ物質を持つ種もいる。これは、大量に警報シグナルを発することで捕食者のアリ集団にパニック状態を引き起こし、その混乱に乗じて逃走するという生存戦略が基盤にあると考えられる。

例えば、レベリゴマシジミ幼虫に寄生するヒメバチは、レベリゴマシジミの養育者であるシェンキクシケアリにパニックを起こさせる化学物質を蓄えている<sup>25)</sup>。その化学物質はZ9-イコセノール、Z9-ドコセノール、Z9-テトラコセノール、イコサナール、ドコサナール、テトラコサナール

から構成されている。ヒメバチがこれらの物質を吹きかけると、シエンキクシケアリはあろうことか、同士討ちをはじめてしまうのである。合成物にも同等の活性が認められたことから、これらの化学物質が、強固な同巣仲間の結束を打ち破ってしまうほどのパニック状態をシエンキクシケアリに引き起こすことがわかる。シエンキクシケアリが同士討ちをしている間に、ヒメバチはレベリゴマシジミ幼虫への産卵を終え、あるいは羽化を終え、アリ巣内から無事に脱出する。類似の機能を持つ情報化学物質は、ときおりプロパガンダ物質と呼ばれており、奴隷狩りをする社会寄生性のアリ類によって利用されることが知られている。

このように、化学情報に依存したアリの社会は、化学情報を利用する生物種によってつけこまれる危険を常に孕んでいるのである。今回紹介した例以外にも、アリをめぐる化学情報戦に関しては数多くの研究が行われており、その詳細は総説<sup>26~29)</sup>を参照されたい。

### 第三部 アリの巣仲間識別

社会性昆虫であるアリは、コロニーと呼ばれる集団で生活している。コロニーには生殖個体である女王、女王の子であるワーカー（すべて不妊雌）、幼虫、また次世代の繁殖個体（未交尾の雄と雌）が含まれ、分業別におおまかなカースト（階級）に分けられる。また幾種かのアリでは、オオズアリやハキリアリの兵アリのように、ワーカーのカーストが形態や羽化後の日齢に依存する分業能力によって、更に細かく分けられる。このようなコロニーメンバーそれぞれが自ら属するカーストに相応しい行動、すなわち繁殖、採餌、育児、警護行動などの行動を示すことで、コロニー全体の秩序は保たれている。

それではアリ達の統制の取れた社会行動は、どのような手法で引き起こされるのだろうか？ 秩序を守るために、一つのコロニー、あるいは一つのカーストに属する立場から、アリは出会った相手に対し適切な行動を示す必要がある。もしアリが巣仲間識別能力（もしくは血縁識別能力）を失ってしまえば、近親交配の危険にさらされることは勿論、餌資源を確保しテリトリーを作るといったコロニーの維持保全が不可能になる。それは同時に、よそ者である捕食者や寄生者の進入や略奪を容易に許してしまうだろう。また、もしカースト識別能力を失えば、ワーカーは、女王や幼虫、あるいは次世代の繁殖個体に対するケアをしなくなってしまうだろう。

アリにとって自他を区別することは、適切な社会行動を示しコロニーを形成するために必要不可欠な事柄である。次に巣仲間識別とカースト識別について、最近行われている研究を順に紹介をする。

#### 1. 巣仲間識別 (Nestmate recognition)

巣仲間識別能力は、アリがコロニー形成に成功するかどうかという点で重要なボーダーラインとなる。アリは巣仲間へ給餌しグルーミング（身繕い）をしてやるといった利他的な社会行動を示すが、巣仲間以外に対しては攻撃や逃避といった排他的な行動を示す。この社会行動の切り替えがアリのコロニー形成の成功の鍵を握ると考え、アリの生態がよく観察された二十世紀初頭から、研究者達は社会行動の切り替えにどのような環境情報が関わるのか、また巣仲間識別には神経生理学的にどのような情報処理メカニズムが関わるのかといった問題に興味を抱いていた。

アリにおける環境情報のソースの大部分が化学物質であり、またアリ自身も多種多様な化合物を生合成して巣仲間とのコミュニケーションツールに用いているといった考えは、十九世紀半ばに「フェロモン」という概念が確立され化学物質の分析技術が飛躍的に向上した時期から強められてきた。しかしながら、たとえばアリの尾端の毒腺に含まれる蟻酸や揮発性の複数の炭化水素が、巣仲間を招集したり逃避させたりする警報フェロモンに用いられていることや、餌場へ行列を作るために道しるべフェロモンが用いられているといった研究は進んでも、巣仲間識別に関わる化学物質と化学受容メカニズムの研究には近年までなかなか手が届かなかった。

これはアリが相手を識別しているかどうかを観察者側から判断する時、行動実験のパラメータとして、攻撃や逃避行動の発現、あるいはアンテナション（触角による触診）や栄養交換（口移して胃の内容物などを相手に与える社会行動）に費やす時間以外のものを持ち込むことが難しいこと、また、様々な研究者の手による化学分析の末、巣仲間識別に用いられるフェロモンは警報フェロモンや道しるべフェロモンのように特殊な分泌線から放出される単一あるいは比較的種類数の少ない化合物の混合ではなくて、餌や生息場所、コロニー内の女王や幼虫の有無、季節などの環境要因によっても影響を受け得る「とらえどころのない化合物群」だというイメージが持たれたからである。

巣仲間識別フェロモンの正体のすべては、現在でも明らかにされていない。しかしながら最も有力な候補化合物はアリの体表に存在する不揮発性の炭化水素群中に存在すると考えられている<sup>30)</sup>。一般に体表炭化水素群は昆虫の体表を覆うクチクラリピッドに95-99%程度含まれている。これらは炭素が23から50ほど横並びに繋がった長鎖状の基本骨格を持ち、そこにメチル基が分枝したり、直鎖の内部に二重結合や三重結合が1ないし複数個含まれるといった構造を持つ。昆虫の体表にはおよそ10-70以上の種類の体表炭化水素が混合された状態で存在し、体内の水分蒸散の防止や病原微生物の進入の防止に役立っている<sup>31)</sup>。組成は遺伝的バックグラウンドに支えられた生合成経路に関連し



て決定され、種特異性<sup>32,33)</sup>と性特異性<sup>34)</sup>を示す。アリにおいては更に、炭化水素組成比 (CHP) に巣仲間特異性 (または血縁特異性) が認められること<sup>2,34~39)</sup>、カースト特異性<sup>40)</sup>が認められること、個体の生理状態 (日齢, 妊不妊) の違いによっても CHC と CHP が変化すること<sup>32,41)</sup>などが統計学的な解析を通して明らかにされている。

アリが出会った相手を識別するために、CHC や CHP がどれほど有用であるかといった検証, また CHP がコロニーごとにほぼ均一に保たれるメカニズムの解明は常に試みられている。フトハリアリ属三種のアリでは、様々な体表炭化水素のうち、メチル側鎖を持つ化合物群が種認識に役立っていることが行動実験で示されている<sup>42)</sup>。Hefetz のグループは *Camponotus fellah* の CHP がコロニーごとに均一に調節されるメカニズムの研究をてがけ、炭化水素群がエノサイトなどで生合成され、個々のアリの後部咽頭腺 (postpharyngeal gland: アリ科昆虫特有の器官の一つで、脳を覆うような房状の袋が口器に向かってダクトを伸ばしている。化合物を生合成するような細胞は見つかっていないので貯蔵器官であると考えられている) に一旦貯蔵されること (図 5A), また個体間のグルーミングや栄養交換によって他の個体の体表炭化水素が後部咽頭腺に混入することを<sup>14</sup>C アイソトープの追跡実験で示した<sup>43)</sup>。彼らは後部咽頭腺内で混ざり合った任意の個体同士の炭化水素群は、後に別の個体との相互グルーミングや栄養交換を通して受

け渡され、その結果、コロニーメンバーの体表には複数個体由来する体表炭化水素群の混合物が、均一な組成比として塗り広げられる可能性があると考えている。

巣仲間識別に関わる化学受容の研究については、十九世紀後半以降に行われるようになった。アリは触角で相手の体に接触してから攻撃などの巣仲間識別行動を起こすため、巣仲間識別フェロモンの受容器が触角にあることは古くから予想されていた。アリの触角上の感覚子の形態観察は 1970 年代から行われ、これまでアリ科昆虫が持つ特異的な形態の感覚器や、カースト間や雌雄の差異が報告されている。ほか、ヒアリにおいてはクチクラ表面に向けてダクトを持つ外分泌腺が触角の各節に存在することが明らかになっている<sup>44)</sup>。ただし各感覚子の機能は形態学的な情報だけでは明らかにできず、巣仲間識別フェロモンの受容器の特定は、2005 年の尾崎・和田らによる、クロオオアリを用いた研究報告を待つこととなった<sup>45)</sup>。

尾崎・和田らはクロオオアリの巣仲間識別フェロモンが体表炭化水素群であることと、ワーカーの触角上には炭化水素を受容する化学感覚器が存在することを明らかにした。

クロオオアリは日本国内で一般的に見られる大型のアリで、古い神社や公園の石畳や木の根元に営巣している。巣穴間の距離が 10 センチ程と近接していても、それぞれの巣に属するワーカーは自らの巣穴を識別し、異巣の個体に

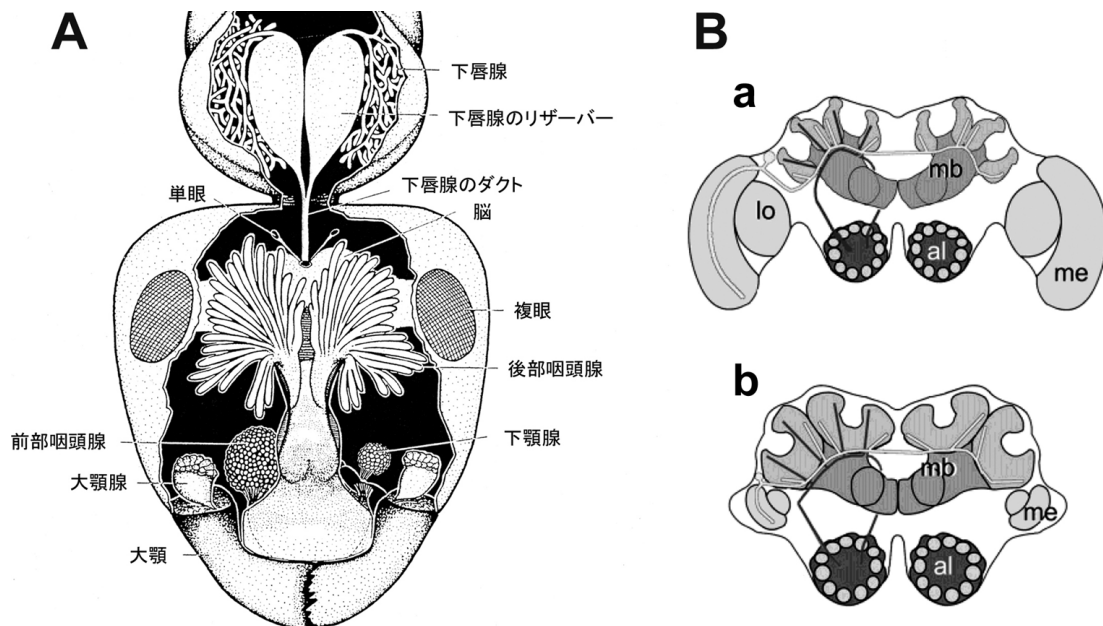
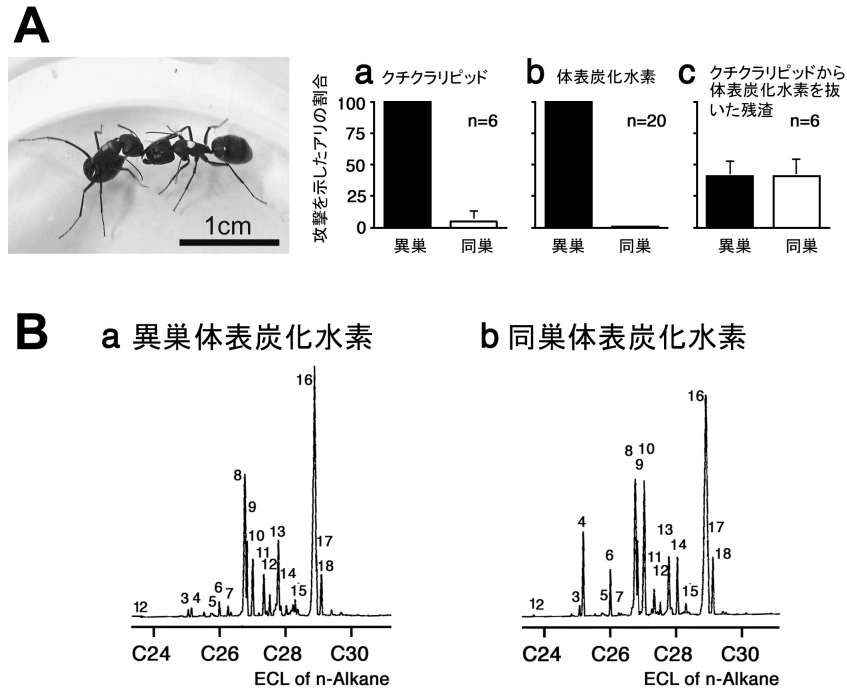


図 5 アリ頭部の解剖図と脳

A. アリは体のいたるところに分泌線を持つが、後部咽頭腺には分泌細胞の存在は確認されていない。後部咽頭腺は体表炭化水素の貯蔵に利用され、巣仲間同士は口移しによって後部咽頭腺内の炭化水素を交換すると考えられている (Hölldobler and Wilson, 1990 改変<sup>50)</sup>。

B. セイヨウミツバチ (a) とワーカー (b) の脳の模式図。高次中枢であるキノコ体 (mb) は視葉領域 (me, medulla; lo, lobula) や触覚葉 (al) からの入力を受ける。ミツバチと異なり、アリは視覚に関わる神経領域よりも、化学情報を処理する触角葉の占有割合が大きい (Gronenberg, 2001 改変<sup>60)</sup>。



- 1: 9-tricosene; 2: n-tricosane (nC23); 3: 9-pentacosene; 4: n-pentacosane (nC25);  
 5: 9-hexacosene; 6: n-hexacosane (nC26); 7: 5, 7, 12- and 7, 9, 12-trimethylpentacosane;  
 8: 9-heptacosene; 9: 7-heptacosene; 10: n-heptacosane (nC27); 11: 13-methylheptacosane;  
 12: 5-methylheptacosane; 13: 7, 15-dimethylheptacosane; 14: n-octacosane (nC28);  
 15: 5, 7, 12-trimethylheptacosane; 16: (Z)-9-nonacosene; 17: (Z)-7-nonacosene;  
 18: n-nonacosane (nC29)

図6 クロオオアリの触角上に存在する体表炭化水素感受性感覚子と感覚子より得られる体表炭化水素に対する電気生理学的な応答

A. クロオオアリは巣の異なる個体間で攻撃行動を示す(写真)。同巢または異巢のクロオオアリの体表から抽出したクチクラリピッド(a)、クチクラリピッドから精製した体表炭化水素(b)、クチクラリピッドから炭化水素を抜き出した残渣(c)をそれぞれガラスビーズのダミーに塗布し、ワーカーに提示したところ、アリは異巢から抽出したクチクラリピッドと体表炭化水素に対して攻撃行動を示した。nは試験回数を示し、一試験で20匹の個体を使用している(Ozaki, *et al.*, 2005 改変<sup>45)</sup>。  
 B. 体表炭化水素のガスクロマトグラムと各ピークの化合物名。異巢と同巢の体表炭化水素は、組成が同じでも組成比が異なっている。

触角で触れると攻撃的に振舞う(図6A)。本種の炭化水素群は炭素数23から29にまたがる約18個の化合物であり、その組成にはコロニー間で差異はないが、組成比でコロニー特異性を示す(図6B)。尾崎・和田らは同巢、異巢それぞれのワーカーのクチクラリピッドに含まれる体表炭化水素群を抽出し、ワーカーは、同巢特異的な組成比の炭化水素群に対しては攻撃行動を示さず、異巢特異的な組成比の炭化水素群に対して攻撃行動(巣仲間識別行動)を示すことを明らかにした。

また彼らは触角上で炭化水素群を受容する化学感覚器をチップレコーディング法という電気生理学的手法で探索した。一般に昆虫は触角、口器、足などに、クチクラでできた毛状や板状の化学感覚器を多数有している。毛状の化学感覚器はそのクチクラ壁に、味覚器の場合の一つ、嗅覚器

の場合は多数の小孔を有し、感覚器内には一から複数個の化学感覚神経とリンパ液を分泌する支持細胞が含まれている。環境中の化合物はクチクラ壁の小孔を通過して感覚器の中へ入り、感覚神経の樹状突起上に存在する受容タンパク質などの受容サイトで受容される。尾崎・和田らの調査の結果、炭化水素感受性の感覚器は形態的に嗅覚タイプの特徴(多数の小孔)を有し、内部には100個以上の感覚神経が含まれていることが分かった(図7A)。昆虫の嗅覚感覚器の研究はこれまで揮発性の高い化合物の受容に絞られていたため、不揮発性の炭化水素群もまた嗅覚器で受容されることが明らかになったことは画期的であった。加えて、この感覚器が多数の感覚神経を含んでいることは、アリが炭化水素群に対する大きな受容キャパシティを持つことも想像させた。

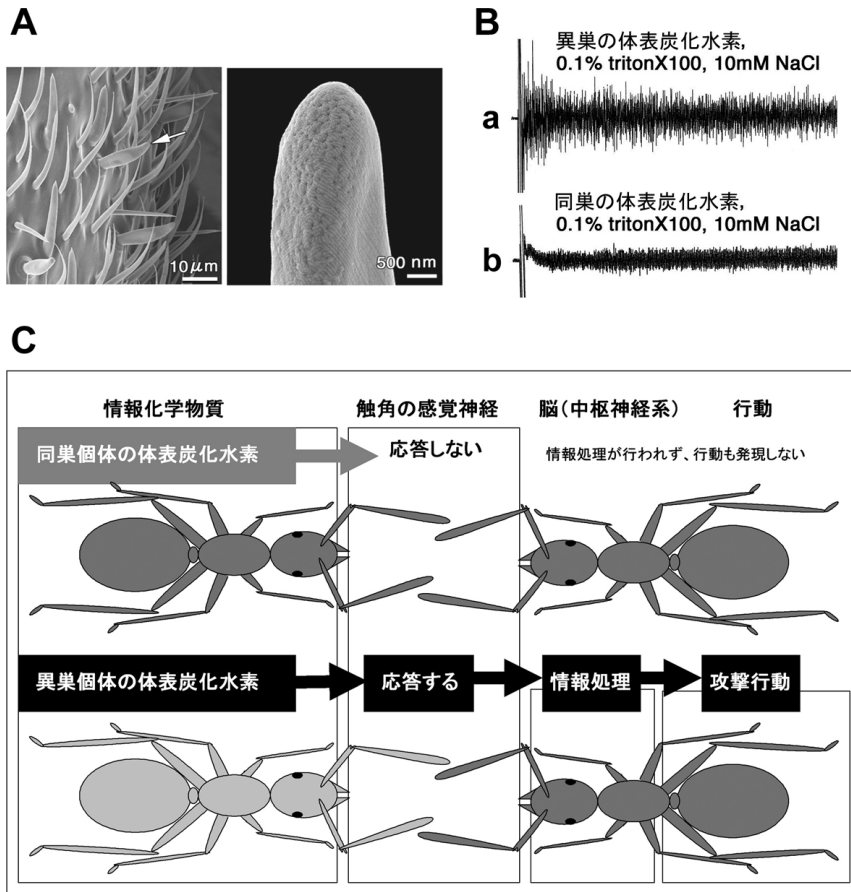


図7 クロオオアリの触角上に存在する体表炭化水素感受性感覚器と体表炭化水素に対して感覚器より得られる電気生理学的な応答

- A. 体表炭化水素感受性感覚器は形態により鐘状感覚子に分類され(写真左, 矢印), 先端表面にのみ無数の嗅孔が確認できる(写真右). 内部には100個以上の感覚神経を含んでいる(Ozaki, *et al.*, 2005 改変<sup>45)</sup>).
- B. 感覚器は異巢の炭化水素の組成比に電気生理学的な応答を示し(a), 同巢の炭化水素の組成比に対しては応答を示さない(b) (Ozaki, *et al.*, 2005 改変<sup>45)</sup>).
- C. 同巢の炭化水素組成比には触角の感覚神経は電気生理学的な応答をしないのでその後の行動も発現しない(上). 一方, 異巢の炭化水素組成比に対し感覚神経は応答を示し, 神経シグナルが脳へ伝達される結果, 攻撃行動が発現すると考えられる(下).

尾崎・和田らはこの体表炭化水素感受性感覚器に含まれる感覚神経が, 同巢または異巢に由来する炭化水素群の組成比に対してどのように応答するのかも調べている. 彼らは, 体表炭化水素は疎水性なので, 感覚器の小孔を通過しても, 感覚器内のリンパ液へ自在に溶け込んで感覚神経上の受容サイトには到達できないと考え, 体表炭化水素感受性感覚器内に多量に含まれている親油性化合物運搬タンパク質(chemosensory protein: CSP)を探索し, 大量発現系で組換えCSPを作成した. 組換えCSPを溶かした水溶液溶媒へ同巢あるいは異巢由来の体表炭化水素群を分散させた. また同時に, 一般的な界面活性剤であるTritonX-100水溶液にも炭化水素群を分散させた. 各溶媒へ分散させた同巢あるいは異巢の炭化水素群を刺激とし, 炭化水素感受性感覚子に対するチップレコーディング実験を行った. そ

の結果, 感覚器内の感覚神経は同巢由来の刺激に対して神経生理学的な応答を示さず, 異巢由来の刺激に対しては激しい応答を示した(図7B). 刺激である炭化水素群の組成は同巢と異巢で共通であるので, 条件の異なるCHPの違いが感覚神経の応答性の違いに影響を与えたと考えられた. このことは, 炭化水素感受性感覚器内の感覚神経は, 異巢の炭化水素の組成比情報を選択的に高次の中枢神経系(脳)へ伝達し, 同巢の炭化水素の組成比情報は伝達しない仕組みを備えていることを示唆している. そして, この感覚器の炭化水素群に対する応答率は, 実際に生きた個体に同巢または異巢の体表炭化水素を与えた時の攻撃行動の発現率によく対応していたことから, 尾崎・和田らはクロオオアリの巣仲間識別に起因する攻撃行動の発現にとって, この感覚器の応答性が重要な役割を果たしていると考え

えている。従来、同巢と異巢の情報は脳に伝達され処理されるとの推測が主流であったが、巢仲間識別行動のための情報が感覚器レベルで振り分けられるという尾崎・和田らの研究結果は、巢仲間識別フェロモンの識別メカニズムに新説を与えることとなった(図7C)。

体表炭化水素感受性感覚器内の100個以上の感覚神経が、クロオオアリの脳のような部分へ異巢の炭化水素の情報を伝達するのかといった発表はまだされていない。しかしながら最近、西川らによって、クロオオアリのワーカーと次世代の繁殖個体(次世代の女王と雄)の触角葉(antennal lobe: AL)の詳細な形態比較が行われた<sup>46)</sup>。

触角葉とは昆虫の脳に存在する嗅覚の一次中枢で、哺乳類ではしばしば臭球に例えられる。触角の嗅覚感覚神経は触角葉へ投射し、触角葉内で局所介在神経や出力神経と共に糸球体(glomeruli)と呼ばれるシナプスの球状構造体を多数形成する<sup>47,48)</sup>。各糸球体は、数や大きさにおいて、匂い情報の重要度や特異性に対応した機能的ユニットとなっている。

同じ膜翅目に属するアリとミツバチの脳を比較すると、アリはミツバチと異なり、視覚に関わる神経領域よりも、化学情報を処理する触角葉の占有割合が大きい。このことから、アリにとって環境中の化学情報を拾うことがいかに大切であるかがうかがえる(図5B)。西川らは、糸球体の数や大きさに昆虫の生態や生活様式を反映した種特異性が見られることから、アリではコロニー内の分業特化がコロニーメンバーそれぞれの触角葉糸球体構造に反映されるのではないかと考えた。その結果、彼らはクロオオアリにおいてワーカーと次世代の女王には約430個の糸球体が、また雄では雄特有の大糸球体と約215個の糸球体が存在することを発見した。一般に糸球体の数はショウジョウバエで43個、カイコガで約60個、セイヨウミツバチの働きバチで166個ほどなので、クロオオアリの糸球体の数は昆虫種間でも非常に多いことになる。また触角葉のpostero-medial region(後部内側領域)では性差が激しく、ワーカーおよび次世代女王はその領域に非常に多くの糸球体群を有する一方、雄ではその領域の糸球体群は大幅に減少していた。クロオオアリの生活史では雄は交尾後すぐに死亡し、ワーカーや女王はコロニーを長期間形成して次世代を育てる。西川らは、雄における大糸球体は雄にとって重要な交尾行動、例えば雌の性フェロモンの受容に関与し、ワーカーや女王が特に多く持つ糸球体群は雄が直接関係しない社会行動に関与するのではないかと推測している。

結婚飛行時期まで巢外へ出ず、交尾後もコロニー形成に関与しない雄が、もし巢仲間識別をする必要のないメンバーであるとしたら、西川らの結果は、コロニー形成に重要な巢仲間識別フェロモンの情報処理系が、ワーカーや女王で特に多い糸球体群の中に存在することも示唆されるこ

とになるだろう。クロオオアリについては、巢仲間識別の情報処理系の詳しい解析が更に期待される。

## 2. カースト識別(Caste recognition)

巢仲間同士のアリは相手とのコミュニケーションを通してそれぞれのカーストに従った社会行動を示す。例えばほとんどの種のワーカーは、女王を識別し、終始何頭かが側につきそって体を舂め、吐き戻した餌を与える。ヒアリのワーカーはコロニーの維持に不要な女王を察知するとそれを直ちに殺して巢内の女王数を調節する<sup>32,49,50)</sup>。これらの現象には女王特有のフェロモンの関与が想像される。またワーカーが卵や発達段階の異なる幼虫、蛹を識別して別々の場所に分けることは一般に知られる現象で、ヒアリでは幼虫を識別するための化合物が幼虫フェロモンとして同定されている<sup>51)</sup>。更に、ワーカーのカースト内では形態や羽化後の日齢に応じてコロニーの防御、採餌や育児などに分業特化した個体がいる。Gordonらのグループは、シュウカクアリのワーカーで、もっぱら採餌に携わる個体は、巢をガードする役目の別個体が巢の周辺のパトロールを終えて帰巢しないと採餌に出かけないことを行動実験で明らかにした。採餌個体の行動はパトロール個体の識別を通して発現することが示唆されている。またこの識別にはパトロール個体のCHPが重要であることも示されている<sup>52,53)</sup>。

このように給餌やグルーミングなどアリの様々な社会行動がカースト間のコミュニケーションの上で成立するといった研究がある一方、カーストを分化、維持させるためのカースト分化フェロモンや分業特化メカニズムについての研究も行われている。トゲオオハリアリの女王は体表に不揮発性の化学物質を分泌し、自ら巢内をパトロールしてできるだけ多くのワーカーのアンテナーションを受ける。アンテナーションの儀式を通してワーカーの卵巣発達は抑制され、女王に接触しなかったワーカーは卵巣が発達し始める<sup>54)</sup>。これはミツバチでよく知られる、コロニー内のカーストを分化させ維持するカースト分化フェロモンにあたる考えられている。また、オオズアリ属では兵アリの割合がコロニー内で常に一定の値を保つように調節されており、この現象にもフェロモンが関与していると考えられる<sup>55)</sup>。ヒアリでは女王の毒腺由来の化合物がワーカーの触角による識別を通してカースト分化・維持に機能するとの報告がある<sup>56)</sup>。

ワーカー内での分業特化については羽化後の日齢の影響などが注目されている。ミツバチでは若齢の働きバチは巢の中で育仔に従事し高齢の働きバチは巢外での採餌を行う傾向があるが、シュウカクアリのワーカーの脳でも*Pbfor*という遺伝子の発現量が齢依存的に変わる。採餌活動をする高齢個体では遺伝子発現量が少なく、巢内で他の仕事をする若齢個体の脳では発現量が多いので、この遺伝子が採

餌活動の制御に関わっている可能性がある<sup>57)</sup>。 *Pheidole dentata* では齢依存的に変化するワーカーの分業内容と脳内アミンの関係が報告されている<sup>58)</sup>。

ここまで記したように、アリは相手が巣仲間であるかどうかをはじめ、相手がどのような仕事に携わっているかということまで識別する。相手を識別することは、個体が次の行動を適切に示すのに重要で、アリが社会性を維持する根幹に関わると考えられる。

他の社会性昆虫であるミツバチ、アシナガバチ、シロアリなどでも巣仲間識別フェロモンやカーブ識別フェロモンの研究は進められてはいるが、アリを含め、社会性昆虫の自他の識別に関する情報が今後も多く提示され体系付けられることが期待される。

### おわりに

生物界で最も繁栄していると言えるアリの触角に存在する最高級ケミカルセンサーを通して診た周囲の世界についてアリの立場にたって解説した。三人の著者がそれぞれの専門部分を分担執筆したため文体に統一性を欠くきらいもあるが“餅屋は餅屋”としてご容赦願いたい。

### 文 献

- 1) Yamaoka, R., Tokoro, M., & Hayashiya, K. (1987) *J. Chromatogr.*, **399**, 259–267.
- 2) Yamaoka, R. (1990) *Physiol. Ecol. Jpn.*, **27**, 31–52.
- 3) 山岡亮平 (1990) 化学, **49**, 625–632.
- 4) Billen, J. & Morgan, E.D. (1998) Pheromone Communication in Social Insects (Vander Meer, R.K., Breed, M.D., Espelie, K. E., & Winston, M.L. eds.), pp. 3–33, Westview Press, Boulder, Colo.
- 5) 秋野順治, 山岡亮平 (1996) 日本応用動物昆虫学会誌, **40**, 233–238.
- 6) Fujiwara-Tsujii, N., Yamagata, N., Takeda, T., Mizunami, M., & Yamaoka, R. (2006) *Zool. Sci.*, **23**, 353–358.
- 7) Akino, T., Yamamura, K., Wakamura, S., & Yamaoka, R. (2004) *Appl. Entomol. Zool.*, **39**, 381–387.
- 8) 秋野順治, 山岡亮平 (1996) 日本応用動物昆虫学会誌, **40**, 265–271.
- 9) Akino, T. & Yamaoka, R. (2005) *Chemoecology*, **15**, 21–30.
- 10) Yamaoka, R. & Akino, T. (1994) *Les Insectes Sociaux* (Lenoir, A. ed.), pp. 222, Published by Univ. Paris Nord, Proceedings of 12th IUSI.
- 11) 山岡亮平 (1990) 日本農芸化学会誌, **64**, 1749–1753.
- 12) Howard, R. & Blomquist, G. (1982) *Ann. Rev. Entomol.*, **27**, 149–172.
- 13) 山岡亮平 (1994) 日本生態学会誌, **44**, 201–210.
- 14) Yamaoka, R., Fujioka, M., Yoshimura, T., & Hayashiya, K. (1988) 18<sup>th</sup> International Congress of Entomology, Abs. pp. 247.
- 15) Yamaoka, R. & Kubo, H. (1990) *Social Insects and Environment*, (Veeresh, G.K. ed.) pp. 406–407, Oxford & ZBH Pub. Co. LTD, Proceedings of 11<sup>th</sup> IUSI.
- 16) Yamaoka, R. (2007) 4<sup>th</sup> Asia-Pacific Conference of Chemical Ecology, pp. 21.
- 17) Akino, T. (2002) *Chemoecology*, **12**, 83–89.
- 18) 秋野順治, 望月理絵, 森本雅之, 山岡亮平 (1996) 日本応用動物昆虫学会誌, **40**, 39–46.
- 19) Akino, T., Knapp, J.J., Thomas, J.A., & Elmes, G.W. (1999) *Proc. Roy. Soc. B*, **266**, 1419–1426.
- 20) Wada, A., Isobe, Y., Yamaguchi, S., Yamaoka, R., & Ozaki, M. (2000) *Chem. Senses*, **26**, 983–992.
- 21) Hojo, M.K., Wada-Katsumata, A., Akino, T., Yamaguchi, S., Ozaki, M., & Yamaoka, R. (2007) 4<sup>th</sup> Asia-Pacific Conference on Chemical Ecology, pp. 116.
- 22) Lenoir, A., Malosse, C., & Yamaoka, R. (1997) *Biochem. System. Ecol.*, **11**, 379–389.
- 23) Akino, T. & Yamaoka, R. (1998) *Chemoecology*, **8**, 153–161.
- 24) Akino, T., Nakamura, K., & Wakamura, S. (2004) *Chemoecology*, **14**, 165–174.
- 25) Thomas, J.A., Knapp, J.J., Akino, T., Gerty, S., Wakamura, S., Simcox, D.J., Wardlaw, J.C., & Elmes, G.W. (2002) *Nature*, **417**, 505–506.
- 26) Dettner, K. & Liepert, C. (1994) *Ann. Rev. Entomol.*, **39**, 129–154.
- 27) 秋野順治 (1998) 生物科学, **50**, 129–136.
- 28) Lenoir, A., D'Etorre, P., & Errad, C. (2001) *Ann. Rev. Entomol.*, **46**, 573–599.
- 29) Howard, R.W. & Blomquist, G.J. (2005) *Ann. Rev. Entomol.*, **50**, 371–393.
- 30) Lucas, C., Pho, D.B., Jallon, J.M., & Fresneau, D. (2005) *J. Insect Physiol.*, **51**, 1148–1157.
- 31) Wiggsworth, V.B. (1964) *The Life of Insects: The World Natural History* (Carrington, R. ed.), The New American Library, New York.
- 32) Cuvillier-Hot, V., Cobb, M., Malosse, C., & Peeters, C. (2001) *J. Insect Physiol.*, **47**, 485–493.
- 33) Klobuchar, E.A. & Deslippe, R.J. (2002) *Naturwissenschaften*, **89**, 302–304.
- 34) Vander Meer, R.K. & Morel, L. (1998) Pheromone Communication in Social Insects (Vander Meer, R.K., Breed, M.D., Espelie, K.E., & Winston, M.L. eds.), pp. 79–103, Westview Press, Boulder, Colo.
- 35) Blomquist, G.J., Tillman, J.A., Mpuru, S., & Swybold, S.J. (1998) Pheromone Communication in Social Insects (Vander Meer, R.K., Breed, M.D., Espelie, K.E., & Winston, M.L. eds.), pp. 34–54, Westview Press, Boulder, Colo.
- 36) Lenoir, A., Fresneau, D., Errard, C., & Hefetz, A. (1999) Information Processing in Social Insects (Detrain, C., Deneubourg, J.L., & Pasteels, J.M. eds.), pp. 219–237, Birkhauser Verlag, Basel, Switzerland.
- 37) Van Wilgenburg, E., Ryan, D., Morrison, P., Marriott, P.J., & Elgar, M.A. (2006) *Naturwissenschaften*, **97**, 309–314.
- 38) Nowbahari, E., Lenoir, A., Clement, J.L., Lange, C., Bagnères, A.G., & Joulie, C. (1990) *Biochem. Syst. Ecol.*, **18**, 63–74.
- 39) Nielsen, J., Boomsma, J.J., Oldham, N.J., Pertersen, H.C., & Morgan, E.D. (1999) *Insect. Soc.*, **46**, 58–65.
- 40) Langen, T.A., Tripet, F., & Nonacs, P. (2000) *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **48**, 285–292.
- 41) Hölldobler, B. (1995) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **92**, 19–22.
- 42) Lucas, C., Pho, D.B., Fresmeau, D., & Jallon, J.M. (2004) *J. Insect Physiol.*, **50**, 595–607.
- 43) Soroker, V. & Hefetz, A. (2000) *J. Insect Physiol.*, **46**, 1097–1102.
- 44) Ishidro, N., Romani, R., Velasquez, D., Ranthal, R., Bin, F., &

- Vinson, S.B. (2000) *Insect. Soc.*, 47, 236–240.
- 45) Ozaki, M., Wada-Katsumata, A., Fujikawa, K., Iwasaki, M., Yokohari, F., Satoji, Y., Nisimura, T., & Yamaoka, R. (2005) *Science*, 309, 311–314.
- 46) Nishikawa, M., Nishino, H., Misaka, Y., Kubota, M., Tsuji, E., Satoji, Y., Ozaki, M., & Yokohari, F. *Zool. Sci.* (in press).
- 47) Anton, S. & Homberg, U. (1999) *Insect Olfaction* (Hansson, B.S. ed.), pp. 97–124, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- 48) Hansson, B.S. & Christensen, T.A. (1999) *Insect Olfaction* (Hansson, B.S. ed.), pp. 97–124, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- 49) Krieger, M.J.B. & Ross, K.G. (2002) *Science*, 295, 328–332.
- 50) Krieger, M.J.B. (2005) *BioEssays*, 27, 91–99.
- 51) Glancey, B.M., Stringer, C.E., Craig, C.H., Bishop, P.M., & Martin, B.B. (1970) *Nature*, 226, 863–864.
- 52) Wagner, D., Tissot, M., & Gordon, D.M. (2001) *J. Chem. Ecol.*, 27, 1805–1819.
- 53) Greene, M.J. & Gordon, D.M. (2003) *Nature*, 423, 32.
- 54) Tsuji, K., Egashira, K., & Hölldobler, B. (1999) *Anim. Behav.*, 58, 337–343.
- 55) Johnston, A.B. & Wilson, E.O. (1985) *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 78, 8–11.
- 56) Vargo, E.L. (1998) *Pheromone Communication in Social Insects* (Vander Meer, R.K., Breed, M.D., Espelie, K.E., & Winston, M.L. eds.), pp. 293–313, Westview Press, Boulder, Colo.
- 57) Ingram, K.K., Oefner, P., & Gordon, D.M. (2005) *Mol. Ecol.*, 14, 813–818.
- 58) Seid, M.A. & Traniello, J.F.A. (2005) *Naturwissenschaften*, 92, 198–201.
- 59) Hölldobler, B. & Wilson, E.O. (1990) *The Ants*, pp. 732, Belknap Press of Harvard University Press.
- 60) Gronenberg, W. (2001) *J. Comp. Neurol.*, 435, 474–489.
-