

シロアリ社会の進化:ゴキブリとの関連

東京大学大学院総合文化研究科・広域科学専攻・教授・松本忠夫

2003年より、高等学校で新しい指導要領が実施されます。その中で、『理科総合B』という科目が新設されます。今回は、『理科総合B』の著者の1人である松本忠夫先生の研究を紹介します。

1. はじめに

シロアリ類は、今まで世界中で約2400種類が知られていて、熱帯や亜熱帯の低地多雨林、サバンナなどの自然生態系において著しい現存量を示し、実に多様な生活を展開している。中には高さ10m以上にもなる巨大な塚を作るカセドラルシロアリ、アリ類とそっくりの黒色で長距離の採餌行進をするコウゲンシロアリ、あるいは菌園を作ってキノコを栽培するキノコシロアリなど、人々の興味を大変そそる種類もいる。しかし、大多数の種類はコロニーの個体数も少なく、人目にふれることなく自然の中で秘かに生息していて、ふだんは人間生活とはほとんど関わりのないものである。そして、主たる生息地が先進国の研究者が多い温帯地域ではなく、容易にはアクセスできない熱帯のジャングルなどの遠隔地であるため、まだほとんど調べられていない種類が多い。

2. シロアリ類の3つの大きな特徴

シロアリ類は他の昆虫に比べていくつかの顕著な特徴を持っている。すなわち、「社会性」、「食性」、「消化共生」といったキーワードで示される生活内容である。ここではそれらを概括し、どのように、そしてなぜそのような生活様式が進化したのかをみてみよう。

「社会性昆虫」としてのシロアリ

シロアリ類のすべての種類に共通する第1の大きな特徴は、かれらは巣を作って集団生活していること、そして、その集団は等質の個体からなる単なる集合ではなく、生態学的にみると「真社会性」と言われる状態になっていることである。

この「真社会性」とは、常時集団で生活している動

物のなかで、次の3つの性質を持ったものをさしている。

- 同種の複数個体が協同して子どもを育てる。
- 生殖のみを行う個体(女王や王カースト)と、生殖を行わない個体(ワーカーや兵隊カースト)がいる。
- 親世代と子世代が共存している。

昆虫界では、このような真社会性のものはシロアリ類のほかに、膜翅目昆虫の中のミツバチ、アリ、スズメバチ、アシナガバチ、ハリナシバチなど12系統における多数の種類、さらにはアブラムシ目の中で兵隊を保有する数十種類、アザミウマ目の若干の種類などで知られている。

「食性昆虫」としてのシロアリ

シロアリ類の第2の特徴は、基本的には食物源を植物の枯死体としていることであり、中でも樹木の

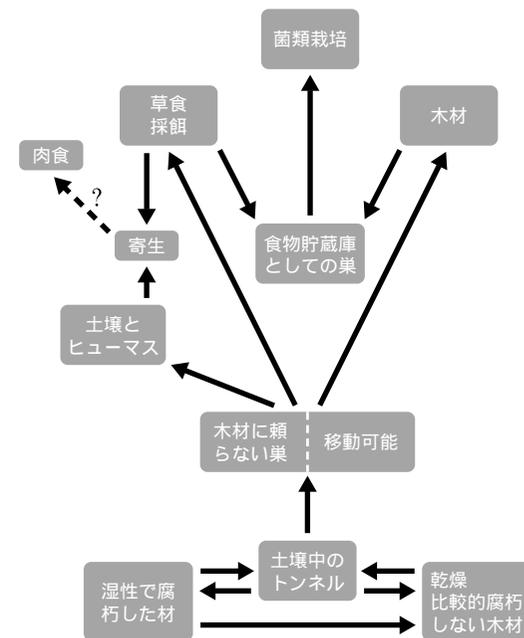


図1 シロアリの栄養と採餌様式の進化

下等な種は腐朽材の中にすみ、それを摂食する。高等になっていくに従って食性が多様化していく。最も高等な段階では、食物貯蔵庫としての巣を作るようになり、また、それが転化して巣内で、菌類栽培を行うようになったと考えられる(Miller 1997)。

材部を摂食するものが多い。つまり、シロアリの祖先的かつ基本型としての種類は食性といえる。生きた植物を直接的に摂食する種類はほとんどない。ただし、生きた樹木における幹の中心部は死んだ部分なので、そこの材を摂食する種類はいる。

下等シロアリのほとんどは材部に穿孔し、すみかとしつつ、すみかそのものを食物としている種類が多い。このようにすみかであり食物でもある材が、ある程度腐朽したものを好む種類を「湿材シロアリ」、乾燥したものを好む種類を「乾材シロアリ」とよんでいる。日本にいたる種類では、ヤマトシロアリやオオシロアリは前者であり、ダイコクシロアリは後者である。

高等シロアリは種類数が多く、食性も多様である。そして、熱帯生態系において重要で、特に熱帯多雨林では倒木、落枝、落葉、樹皮などの分解者として、大活躍している。熱帯でも乾燥しているサバンナ地域ではイネ科草本を収穫する種類が多い。なお、シロアリ類の中で変わった食性をもつものに地衣食のコウゲンシロアリがいる。

シロアリにおける「消化共生系」

シロアリの第3の特徴は、さまざまな微生物と共生生活をしていることである。そして、食物である植物の枯死体の消化において密接な関係を持っている。下等シロアリは、後腸内に多数の原生動物とバクテリアを生息させている。高等シロアリにおいては、後腸には原生動物がほとんど生息していないが、その代わり多量のバクテリアが生息している。

これらの微生物のこまかい役割に関しては、まだ全面的に分かったとはいえないが、食物のセルロース分解、分解産物のグルコースからの酢酸生成、ビタミン類の生成、窒素固定、代謝終産物の尿酸分解などに大きく関与していると考えられている。

菌類と何らかの関わりも持ったシロアリが多い。中でも東南アジアからアフリカにかけて分布しているキノコシロアリ類は、巣の中でシロアリタケ類というキノコ担子菌類を栽培することで有名である。このシロアリタケはシロアリの巣以外には生息していないから、シロアリと強い共生関係にあると考えられている。その他のシロアリでも菌類がはびこっている程度分解した材を好むものが多いが、この場合は菌類との共生というほどではない。

3. シロアリ類において社会性が進化した理由

シロアリの祖先とおぼしき昆虫の翅が1億年前の地層の水成岩から出現しているから、おそらく、シロアリの進化史の中で社会性を獲得したのは、それ以上の長い歴史を持ったものである。このようにシロアリ類の起源は遠い過去のことであり、どこまで遡れるかは化石のような証拠がないかぎり本当のところは知り得ない。しかも、残念ながら社会習性の化石はほとんど残らないので、その進化の道筋を推定するのは、難問である。

生物の進化の研究においては、化石が残っていない場合、一般に、現実には生きているさまざまな種類を比較することによって進化の道筋を推定する方法がよくやられている。昆虫の社会進化に関しては、現実に生きている種類の中で、単独性、亜社会性、原始的な真社会性、高度な真社会性のものと系列をおって比較するのである。その時、同時に形態、生理あるいはDNA分子の情報も比較して、総合的に系統関係を考察する。しかし、シロアリ類においては、ハチ類と異なって単独性や亜社会性の種類が現存していないことが、かれらの社会性の進化の道筋を考察する上で障害となっている。そこで、後述するように、シロアリ目に近縁のゴキブリ目において、ある程度の社会性の萌芽が見られる種類(家族性ゴキブリ)があるので、それらを調べることによって何らかのヒントは得ている。

昆虫の社会性の起源およびその維持機構に関して、今までいろいろな説が提出されている。ここではその主なものを見てみよう。

血縁選択説

昆虫の社会性進化の理論では、Hamilton(1964)の「血縁選択説」がもっとも有名である。ミツバチ、アリ、スズメバチなどの社会性の膜翅目昆虫においては、雄が単数体(一倍体)であり、雌が二倍数体の「単・二倍数性」である。そこで、この説では母娘間よりも姉妹間(娘どうし)の方が、血縁度が高くなるので(1/2に対して3/4)、不妊カーストが出現しやすかったのだと説明する。つまり、自らの子供を持つよりも妹の世話をする個体であるワーカーが進化しやすかったというのである。これはいわゆる「4

分の3仮説」といわれているものである。この血縁選択説では、利他行動は「包括適応度」の上昇の戦略と理解できる。包括適応度とは、ある個体のそれ自身の適応度に、直接の子孫以外の近親の適応度に対するその個体が与える影響を加えたもの、すなわち、ある個体に関する血縁選択の全影響である。

しかし、シロアリ類に対しては、この説は適用できない。なぜなら、シロアリにおいてはワーカーや兵隊には雌雄の両方がいて、その雌雄ともに二倍体であるからである。したがって親子間とシブ(兄弟姉妹)間の血縁度はいずれも1/2であり、膜翅目で見られるような血縁度の不均衡を社会進化の要因にするわけにはいかない。

近親交配説

シロアリに対しては上記のように、単・二倍体性の生物の場合に見られる血縁度の違いを社会性進化の要因として適用する事ができない。そこで、Hamilton(1972)やBart(1979)は、シロアリのコロニー内で起こっている特有な近親交配を社会進化の要因として取り上げている。シロアリのコロニーでは、近親交配はおもに親子間で起こっている。女王(母親)あるいは王(父親)が死ぬと子供たち(ワーカーやニンフ)から補充生殖虫が育ち、生き残っている方の親と交配するのである。コロニーの寿命は長いからこのような近親交配が何代も起こっていけば、構成員の血縁度が高まっていく。そうするとコロニー内にちょうど単・二倍体性の昆虫に見られるような状況と同様の血縁度の不均衡が引き起こされるだろうとHamiltonとBartは考察したのである。

親による子の操作説

Alexander(1974, 1991)は、Hamiltonの血縁選択説に含まれる「4分の3仮説」あるいはその拡張としての「近親交配説」に批判的であり、動物が社会性を発達させた要因として親による子の操作が重要であると唱えている。そして、親による子の操作が起こる背景としての生態的圧力を重要視している。私は彼の考え方が最も妥当であると思っている。

親による子供の長期間の世話と、穴や割れ目の中への入り込みを伴ったシロアリの一夫一妻制は、おそらく真社会性に長く先行していたことであろう。シロアリの営巣場所は、カリバチやミツバチの巣と同

様、子供を養育するのに重要な資源である。親が死んだとき親から引き継げる機会があるゆえに、もし成虫となった子供がその営巣場所に留まったとすると、親は利益を得る。親はさらに次の2つで利益を得ることになる。(1) 巣資源を求めての有害な競争からそのような子供を守る。(2) 健康な親と成虫となった子供が共存したとき、彼らの親としての行動を親の投資の観点で用いる。このように長期間続く巣と、一時的なワーカーとして働く子供と親の共存によって、長い寿命の親が自然選択される。また、おそらく究極的に、完全に不妊の子供が選択されたことであろう。ヘルパーとしての子供を作る親の能力は、しばしば繁殖資源としての巣の存在期間を増加させ、また全過程を強化させる傾向にあったであろう。

4. シロアリ類のルーツとゴキブリ類との関係

シロアリの社会性の起源を考察する上で、Cleveland et al(1934)以来、世界で約4000種いる現生のゴキブリ目昆虫の中で、特に北米と東アジアに生息しているキゴキブリ類(*Cryptocercus*)が注目されてきている。その理由はこのゴキブリはシロアリと同様に食材性であること。そして、後腸内に下等シロアリが保有しているのと同様の共生原生動物を保有していること。また、一夫一妻とその子どもたちからなる家族を形成することなどがあげられている。この家族には約30匹ぐらいの子虫がいて、数年間は持続するようである。コロニーに兵隊がない事を除けば、まさにシロアリの初期コロニーと生息状況がよく似ているのである。このキゴキブリについてはアメリカのNalepa女史による一連の詳しい研究がある(最近の総説はNalepa1995)。キゴキブリはゴキブリ目のなかでの系統学的な位置づけでは、もっとも下等なものとされている。

5. 最近の分子系統学的研究

ミトコンドリアDNAなどの分析によって、生物の系統を知ろうという分子系統学は近年とみに盛んになってきている。そして、最近ではDNAシーケンサーという便利な器械やPCR法の開発などの影響もあって、昆虫系統学の分野にも多大の成果もたらされてきている。このDNA分析の手法によ

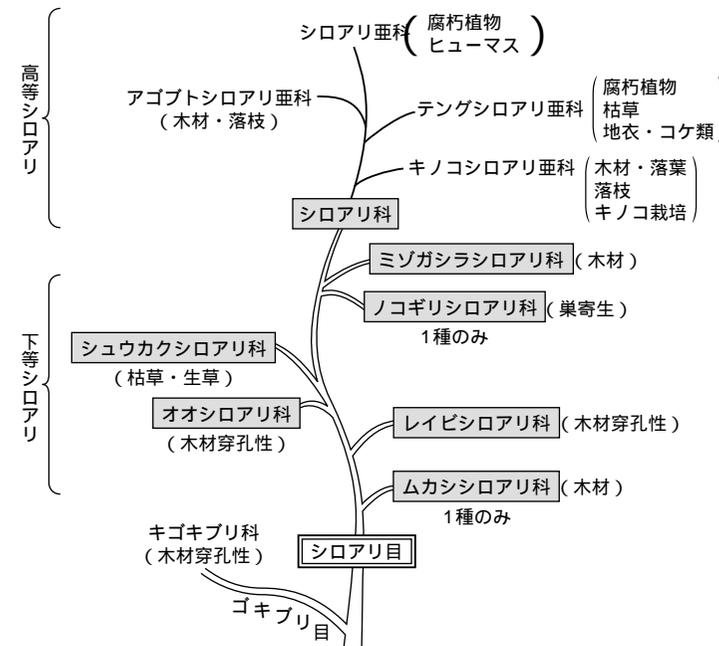


図2 シロアリの系統と食性
シロアリ科のみ亜科まで分けてある。

てシロアリとゴキブリとの系統学的関係においても研究がなされはじめている。シロアリのなかでオーストラリアのみに生息している原始的なムカシシロアリはゴキブリ一般と同様に脂肪体の細胞中にバクテリア様の共生微生物を保有している。Bandi(1995)は、それらの共生微生物の16SrDNAをPCR法によって調べ、系統樹を描いた。その結果、従来の形態分析に基づいた系統樹と樹形が良く一致していた。このことは、これらの昆虫の進化に伴って共生微生物も並行進化していることを示している。すなわち、ずっと長期間にわたって親から子へと垂直感染している可能性が高いのである。

分子系統学の手法は生物の進化を知る上でたいへん強力な武器である。シロアリ目を構成している7つの科、数十の亜科、約200の属、そして約2400の種、そしてゴキブリ目との関係といったさまざまなレベルの系統関係の研究において、もうしばらくするとかなりのことが分かるようになるであろう。

参考文献

- (1) 松本忠夫：社会性昆虫の生態，シロアリとアリの生物学，培風館(1983)
- (2) 松本忠夫：シロアリの真社会性の起源とその維持機構，松本忠夫・東正剛 共編，社会性昆虫の進化生態学，p.246-297，海游舎(1993)
- (3) 松本忠夫：動物における社会性の進化，科学，64：484-494(1994)
- (4) 松本忠夫：シロアリの栄養生態学，遺伝，49：31-38(1995)
- (5) 松本忠夫：熱帯から温帯にかけての食材性昆虫群集の変異とそれらの生態系における地位 - 東アジアとオーストラリアの場合 - ，*Tropics* 9：229-238(2000)
- (6) 松本忠夫：シロアリ社会(コロニー)の精密設計，第15回「大学と科学」公開シンポジウム組織委員会編「昆虫から学ぶ生きる知恵」，クパプロ，p.92-105(2001)
- (7) 松本忠夫，三浦徹：社会性昆虫としてのシロアリ，その繁殖戦略とカースト分化，化学と生物，39：482-488(2001)