

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 5 年 6 月 5 日現在

機関番号：17102

研究種目：基盤研究(C)（一般）

研究期間：2020～2022

課題番号：20K06829

研究課題名（和文）アリ類における音声コミュニケーションの進化を探る

研究課題名（英文）Exploring the evolution of vibrational communication in ant species.

研究代表者

村上 貴弘（Takahiro, Murakami）

九州大学・持続可能な社会のための決断科学センター・准教授

研究者番号：40374706

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,300,000円

研究成果の概要（和文）：本研究の目的はアリ類における音声を用いたコミュニケーションの実態を解明し、「文法」や「辞書」を発見することにある。独自に開発した小型高性能録音装置を用いた音声データの詳細な解析、SEM画像解析、操作実験、免疫染色を用いた聴覚器官の発見と構造の解析、独自に開発した再生システムを野外に設置し、プレイバック実験を行った。結果として、複雑な音声コミュニケーションの実態とその進化過程を解明でき、世界に先駆けて詳細な聴覚器官の構造解析に成功した。また、プレイバック実験でも特定周波数に強く反応するデータも世界で初めて得られた。このように本研究は多大な成果を上げることができた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究は、真にオリジナルのアイデアと発見に満ちており、学術的意義が高い。アリ類における振動シグナルコミュニケーションの進化は、複雑な社会構造の進化とリンクしており、他の、例えば人間社会におけるコミュニケーションの進化研究にも応用可能な普遍的な学術的価値がある。さらに、ハキリアリは中南米で大きな農業害虫であり、地域社会に甚大な被害をもたらしている。現状は農薬・殺虫剤での防除が行われているが、環境への負荷が大きく、代替の環境配慮型の手法の開発が急がれている。振動音を使った防除はこれに合致しており、ESGの観点からも社会的意義の大きな研究成果を得ることができた。

研究成果の概要（英文）：The purpose of this study is to elucidate the vibrational communication system in ants and discover "grammar" and "dictionary" within the societies. Detailed analysis of vibrational signals data using a small, high-performance recording device originally developed, SEM image analysis, signal-inhibition experiments, discovery and analysis of olfactory organs using immunostaining, and installation of a unique playback system in the field for conducting playback experiments were performed. As a result, we were able to clarify the reality of complex vibrational communication system in leaf-cutting ants and its evolutionary process, and successfully achieved a detailed analysis of olfactory organ structures ahead of the world. Additionally, data that strongly responded to specific frequencies in playback experiments were obtained for the first time worldwide. Thus, this study has achieved significant results.

研究分野：行動生態学

キーワード：音声コミュニケーション 振動コミュニケーション 社会進化 ハキリアリ 聴覚器官 プレイバック実験

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属します。

### 1. 研究開始当初の背景

真社会性昆虫であるアリは、働きアリ同士が緊密に連携しながら多種多様な行動レパートリーを駆使し、「超個体」と比喻されるほど統制のとれた集団行動をとることで知られている。これらの多様な行動はこれまで化学物質を用いた個体の相互コミュニケーションを基盤にするものと考えられてきた。例えば、侵略的外来生物のヒアリは、*Z, E-farnesene* を道するベフェロモンに利用している。「農業」をするハキリアリは、大顎腺から 4-methyl-3-heptanone を分泌し、警告フェロモンとして用いている。また、一般にアリ類の体表にはコロニーに特異的な炭化水素比をもち、それにより血縁と非血縁を区別する。

化学コミュニケーションの利点としては、特定の化学物質が特異的に結合する部位を持った感覚神経を刺激して信号を脳内に伝えるため、情報は正確で再現性も高いことが挙げられる。しかしながら、アリ類は土中や朽ち木の中など狭い空間内で生活することがほとんどで、その中で複数の種類の化学物質が分泌された場合、信号が混同する可能性がある。また、環境の急激な変化に対して迅速に情報を伝えられないという大きな問題点もある。

一方で、これまで音声を使ったコミュニケーションはアリ類では限定的だとされてきた。例えばハキリアリのメジャーワーカーが巣や葉を運ぶ行列が妨害された際に発する警戒音 (Hölldober and Wilson 1990) や運ばれる葉の上に乗ったワーカーが音声により葉を運ぶワーカーの行動を制御 (Roces and Hölldobler 1995)、巣を掘る際にワーカー間で音声によるコミュニケーションを取ることが知られている程度である (Pielström and Roces 2012)。アリ類における音声を用いたコミュニケーションはフェロモンなどの化学物質や視覚刺激よりも低位でバリエーションが少なく、効果の小さいコミュニケーション方法であると考えられてきた。

アリ類で音声が非常に大きな役目を担っていることが初めて大きく取り上げられたのは、2009年である。Barbero et al. が *Science* 誌 (vol. 323: 782-785) にシジミチョウの幼虫が宿主先のシワクシケアリの女王アリが発する音を擬態してワーカーに運んでもらうという驚くべき現象を発表したのだ。これにより、発音器官を持つフタフシアリ亜科やハリアリ亜科では巣内で音声コミュニケーションがかなりの頻度で生じている可能性が高まった。しかしながら、アリ類の音声を録音できる小型で高精度の録音装置は非常に高価で、国際的に見てもその後アリの音声コミュニケーションに関する研究は思いの外進まなかった。

### 2. 研究の目的

アリ類の音声コミュニケーションの進化を網羅的に解析するために、中南米、オーストラリアを調査対象地に主にフタフシアリ亜科とハリアリ亜科の発音器官の形態、音声頻度や行動レパートリー解析、社会構造との相関解析、遺伝解析、そして音声受容器官 (耳にあたるもの) の形態・機能解析を行う。このことにより現在新興の学問分野である生物音響学に新たな研究フィールドを構築するだけでなく、ヒアリやハキリアリなど農業被害、経済被害の大きいアリ類の新たな防除法開発にまで繋げていきたいと考えている。

### 3. 研究の方法

研究目的を達成するために3つの到達目標を設定する。一つ目はアリ類の社会進化と音声コミュニケーションの進化には一定の相関がある、という仮説の検証である。ハキリアリを含む菌食アリグループで申請者らは社会進化と音声コミュニケーションの頻度や多様性に相関があることを見出した。この相関がアリ類全体にも当てはまるのか検証する。そのために、申請者らが開発した小型高精度録音装置を用いてアリの発する音声を録音し、頻度と音声の種類を解析する。また、SEM 画像解析から発音器官のサイズ、スリット数、未知の発音器官の探索を行う。これまでの、予備実験として観察した中で発音器官をもたないとされるグンタイアリ亜科やサスライアリ亜科のアリでも音を発していたり、デコメハリアリの仲間やハリアリの仲間が発音器官は存在したが、音声を確認できなかったものもあり、発音器官の詳細な観察と音声解析を先入観にとらわれず広くアリ類で行う必要がある。研究期間中はとくに、メキシコやパナマ共和国でグンタイアリ亜科、サスライアリ亜科、カタアリ亜科のコロニーサイズの大きな種 (例えばバーチエルグンタイアリ *Eciton burchellii*、アルゼンチンアリ、ヒアリ やクロオオア

りなど) を、オーストラリアで体を巣材に打ち付けて発音する *rattle ant (Polyrhachis australis)*、最も原始的で発音器官の場所が通常のアリと異なる *Nothomyrmecia macrops*、原始的なグンタイアリ様ハリアリの *Onychomyrmex hedleyi* などを研究対象種として調査、実験を行う。発音に関連した形態形成関連遺伝子群の解析は、例えば *Hox* クラスター遺伝子など体節形成に関連した遺伝子を取り上げて解析する。この遺伝子群は発音器官の形態に密接に関連していると思われる。また、昆虫のケラチン合成に関連した遺伝子群 (*Keratin*, *NK* など) の遺伝解析などを行い、形態形成に関連した遺伝子の比較を行う。

二つ目はハキリアリにおける「言語体系」の解明を目指す。中南米を中心に分布するハキリアリを含む菌食アリはこれまでの研究から音声コミュニケーションが化学コミュニケーションよりも社会行動により有意に関連していることなどかなり詳細な研究を進めることに成功している。そこで、本研究ではさらに研究を発展させるため、野外での音声プレイバック実験を研究協力者の宮田氏と行い、行動の変容を引き起こせるかを確認する。これまでの予備的な実験からプレイバック実験の問題点は音が伝わる基質(土か木かコンクリートかなど)と再生用スピーカーの質にあることが判明している。まずは基質を一定の条件にし、再生用の小型スピーカーをさまざまな種類で試すことにより、効果的なプレイバック実験を行う。対象種はハキリアリ *Atta colombica* で調査地はパナマ共和国スミソニアン熱帯研究所周辺の熱帯雨林で、プレイバックする音源は(1)好む葉を切っている際の音、(2)葉を探索するときの音、(3)警戒音、(4)ピンセットでつままれている際の助けを呼ぶ音、(5)天敵の大型ハリアリの音を考えている。これらのデータはハキリアリにおける音声コミュニケーションの実態を解明してくれるものと考えている。

三つ目は受信機能の解明である。これまでは、アリの発音の研究が主体であったが、音の受容器官の構造や機能の解明も音声コミュニケーションの仕組みを知る上では必須である。アリの耳にあたる器官は、基質振動であれば肢の脛節にある膝下器官、あるいは腿節にある腿節内弦音器官、空気振動に対しては触角基部のジョンストン器官が参与している可能性があるが、未だにその構造を明らかにした研究者はいない。そこで、北海道大学電子科学研究所の西野浩史氏とともに聴覚器官の探索および聴覚神経除去実験を行う。これはハキリアリやパラポネラなど大型のアリ類を題材に、蛍光色素(*micro-Ruby*, *micro-Emerald*, Thermo Fisher Scientific 社)を用いた感覚神経の標識と候補となる感覚器の探索や聴覚神経が各肢に存在した場合、それを除去あるいは不活性化実験を行い社会行動に変異が生じるかを確かめる。また、シングルフック電極を用いた感覚器のプレイバック音に対する応答の記録も行いたい。

#### 4. 研究成果

2020年度は菌食アリ・ハキリアリの音声データの解析、および論文執筆を行った。これまでに収集した音声データが10時間以上あり、詳細な解析に多大な時間が必要であった。それを2020年度前半で全て終えることができた。また、操作実験として音声阻害群・フェロモン阻害群・コントロール群の行動レパートリー解析も統計の専門家に意見を聞きながら、進めることができた。聴覚器官の免疫染色については、生きた標本が必要となり、2020年度のコロナウイルス感染拡大の状況下で菌食アリ・ハキリアリを入手することが困難となり、日本国内での大型種での実験系確率を目指した。日本最大種のニシムネアカオアリ (*Camponotus hemichlaena*)、ケブカアメイロオアリ (*Camponotus monju*) の大型ワーカーを用いて、弦音器官の観察を免疫染色することで行い、良好なデータが取れた。この体サイズでの腿節内弦音器官の免疫染色に成功した例は少なく、今後の研究の進展にとって貴重な成果といえる。腿節内弦音器官(FCO)は3つの感覚細胞グループからなり、その一部は基質振動に応じると考えられる。一方脛節にある膝下器官(SGO)も発達しており、これは基質振動受容に特化した働きを持つという知見も得られた。一方で、音に応じる弦音器官を探すべく、くまなく体内を調べたが、メジャーな感覚器が見つけれなかった。体表には鼓膜は存在しておらず、音に応じる器官があるとすればそれは気管と結びついたものだと考えられるが、発見には至っていない。音声プレイバック実験によるアリの行動変容観察は、実験系の国内での確立を行った。また、オーストラリアでの生体標本やドイツにあるアリ類販売業者からのアリの入手などを検討した。実験系は、ZOOM H8 Field recorder や小型のプレーヤーとスピーカーを組み合わせることで良好な実験系を確立ことに成功した。

2021年度の研究実績は、3点である。(1)ハキリアリを中心とした菌食アリにおける音声コミュニケーションの進化に関する詳細なデータ解析を行いNatureに投稿した。(2)ニシムネアカオアリ、ケブカアメイロオアリを用いて膝下弦音器官(SGO)、腿節弦音器官(FCO)の構造を抗体染色により詳細に解明した。また、触角に存在するとされていたジョンストン器官も確認することに成功した。さらに、前肢膝下弦音器官の3次元立体構造を世界で初めて可視化し、感覚細胞数の正確な同定に成功した。(3)ヤマトアシナガアリを用いて、独自に開発した骨伝

導スピーカーを利用したプレイバック実験装置を用いた音声感受性実験を行ない、特定の周波数に反応することを発見した。

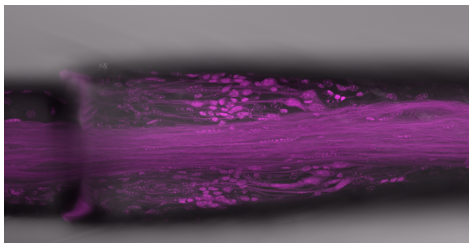
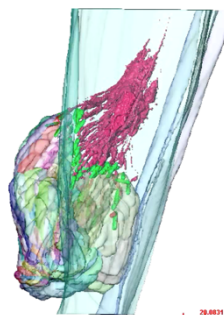


図 1. ケブカアメイロオオアリの大型ワーカーで触角のジョンストン器官の免疫染色に世界で初めて成功した。



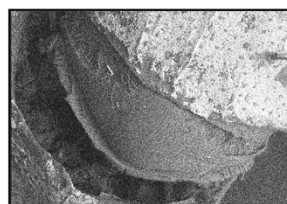
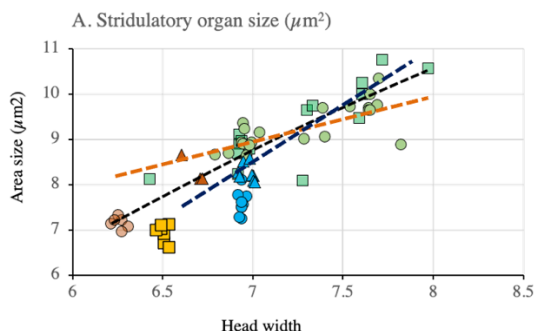
**結果5**

ニシムネアカオオアリの前膝下弦音器官 (SGO) の3次元立体構造  
 感覚細胞 (マゼンタ)、気管系 (水色)、筋肉系 (オレンジ色)、付随細胞 (多色分け)、ファロイジン染色により、感覚細胞数の正確な測定に成功 (44個)。水色の気管は胸部の側面にある穴に開口しているため、音はこの空気の取り込みから入って、SGO近側の気管を震わせるのではないから。



図 2. ニシムネアカオオアリの膝下弦音器官 (SGO) の3次元立体構造解析

2022 年度は、(1) 菌食アリの音声・振動コミュニケーションと社会進化の関係に関するデータ解析および論文執筆：パナマでの調査・実験により得られた社会進化段階ごとの音声・振動発生頻度やパターンの多様性を詳細な音素解析により解明した。また、SEM 画像解析結果から発音器官のサイズやスリットの数などの構造も、社会進化段階と相関があることが判明したが、このデータを論文中に組み込むと文字数や図の制限に達してしまうため、別の論文にすることを共同研究者と議論するなかで決断した。操作実験による化学シグナルと振動シグナルの社会行動に与える影響は非常にインパクトのあるデータとなった。これらのデータをまとめ、文章をブラッシュアップし、論理構成を精鋭化することで再度 Nature に投稿を行なった。これが一番目の大きな成果である。



*Ac. octospinosus* 後腹柄節

図 3. 菌食アリの発音器官の SEM 画像解析結果。左は発音器官の面積の測定値。右は *Acromyrmex octospinosus* の発音器官の実際の SEM 画像

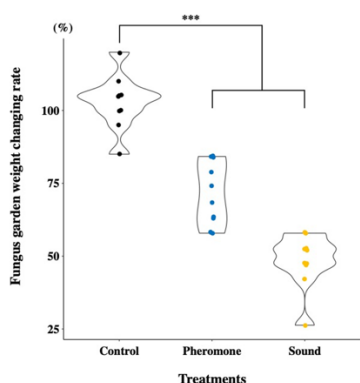


図 4. ハキリアリ *Atta colombica* におけるコミュニケーション手段の阻害実験結果。この実験結果から、音声阻害群の方がフェロモン阻害群よりも有意にキノコ畑のサイズが小さくなっており、社会行動の制御により効果を発揮していることが示唆された。

(2) 聴覚器官の探索：アリ類における聴覚器官の探索は現在までほとんど行われていない。分担者の西野博士と共同でニシムネアカオオアリなどの日本産のアリ類で初めて聴覚器官の細胞生物学的データを収集することに成功し、今年度は新たにハキリアリ *Atta cephalotes* と *Acromyrmex octospinosus* の輸入に成功したので、*Acromyrmex octospinosus* の聴覚器官の解析を行なった。

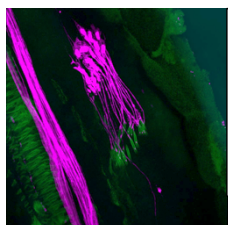


図 5. *Acromyrmex octospinosus* の大型、中型ワーカーで膝下弦音器官 (SGO) とみられる構造を確認した。同様にニシムネアカオオアリでも SGO, FCO の構造を確認した (緑：アクチンフィラメント (感覚細胞の刺激受容部位である樹状突起の先端を標識)、マゼンタ：感覚神経)

(3) プレイバック実験: 今年度の大きな成果であるパナマ共和国ガンボア市のソベラニア国立公園内でのハキリアリ *Atta colombica* へのプレイバック実験は、特定周波数に強く忌避反応することがデータとして示すことができた。これは世界初のデータである。



図6. *Atta colombica* パナマソベラニア国立公園内のトレイルにプレイバック実験用の装置を設置し、特定の周波数の音声を再生すると右の図のように有意に個体数が減少した。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計3件（うち査読付論文 3件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Murakami Takahiro, Paris Carolina, Chirino Mónica, Sasa Chifune, Sakamoto Hironori, Higashi Seigo, Sato Kazuki	4. 巻 149
2. 論文標題 Unusual chromosome numbers and polyploidy in invasive fire ant populations	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Genetica	6. 最初と最後の頁 203 ~ 215
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/s10709-021-00128-4	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Kristie L. Ebi, et al. (Takahiro Murakami)	4. 巻 17
2. 論文標題 Transdisciplinary Research Priorities for Human and Planetary Health in the Context of the 2030 Agenda for Sustainable Development	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 International Journal of Environmental Research and Public Health	6. 最初と最後の頁 1-25
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3390/ijerph17238890	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

1. 著者名 Takahiro Murakami	4. 巻 67
2. 論文標題 Non-Inseminated Queens Have Worker-Like Behaviors in Colonies of Fungus-Growing Ants, Mycetomoellerius turricifex Wheeler (Attini, Hymenoptera)	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Sociobiology	6. 最初と最後の頁 358-363
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.13102/sociobiology.v67i3.5773	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

〔学会発表〕 計2件（うち招待講演 0件/うち国際学会 0件）

1. 発表者名 Takahiro Murakami, Hironori Sakamoto, Seigo Higashi
2. 発表標題 Evolution of acoustic communication in fungus-growing ant societies
3. 学会等名 日本生態学会第69回全国大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 村上貴弘、堂前 愛、西野浩史
2. 発表標題 アリ類における聴覚器官の解剖学的研究
3. 学会等名 第66回日本応用動物昆虫学会大会
4. 発表年 2022年

〔図書〕 計2件

1. 著者名 Tetsukazu Yahara, et al. (Takahiro Murakami)	4. 発行年 2021年
2. 出版社 Springer	5. 総ページ数 251
3. 書名 Decision Science for Future Earth: A Conceptual Framework	

1. 著者名 村上貴弘	4. 発行年 2020年
2. 出版社 扶桑社新書	5. 総ページ数 246
3. 書名 アリ語で寝言を言いました	

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究分担者	西野 浩史  (Nishino Hiroshi)  (80332477)	北海道大学・電子科学研究所・助教    (10101)	

6. 研究組織（つづき）

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究 分 担 者	宮田 弘樹  (Miyata Hiroki)  (90416628)	株式会社竹中工務店 技術研究所・その他部局等・研究員 (移行)  (92502)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関