

滅びゆくスーパーコロニー

東 正剛

要 旨

1970年代、石狩海岸には約45,000巣からなるエゾアカヤマアリのスーパーコロニーが広がり、保存されるべき生物現象として1983年版IUCN Red Data Bookに登録された。以来、このスーパーコロニーは「世界一大きなアリのコロニー」として知られるようになったが、あくまで一部のアリに見られる特異的な現象として扱われるに過ぎなかった。しかし、20世紀末から世界的に問題となってきたアルゼンチンアリなどの外来侵入アリ類の多くがより巨大なコロニーをつくることが知られるようになると、スーパーコロニーが重要な研究課題として注目されるようになってきた。特に、エゾアカヤマアリはけっして侵略的ではなく、あくまで極東の一部に分布する在来種であり、侵略的アリ類との比較対象として重要な研究材料を提供している。しかし、1980年代から本格化した石狩湾新港開発や札幌市の人口増加に伴う海浜植生の荒廃とともにエゾアカヤマアリの巣が急激に減少しており、スーパーコロニーの消滅が懸念される。

1 はじめに

「生物多様性」と訳されている“Biodiversity”という用語の生みの親で、パラタクソノミストの養成を逸早く始めるなど、生物多様性の保全とその啓蒙活動で有名なハーバード大学名誉教授E. O. ウィルソンが、実はアリの研究者であることを知る人は意外に少ない。石狩に広がるエゾアカヤマアリのスーパーコロニーは、彼が教え子の一人であるB. ヘルドブラーと一緒に著した大著“The Ants”（ハーバード大学出版会、1990）の第1ページ目に、次のように紹介されている。

A “supercolony” of the ant *Formica yessensis* on the Ishikari Coast of Hokkaido was reported to be composed of 306 million workers and 1,080,000 queens living in 45,000 interconnected nests across a territory of 2.7 square kilometers (Higashi and Yamauchi, 1979).

1980年代は、真社会性（後述）の進化を血縁選択説によって説明したW. D. ハミルトンの理論（Hamilton, 1964）が注目され始めた時代であり、若い研究者の多くは、ダーウィン進化論の文脈から外れているように見える社会性動物の行動や習

性も、この理論によって個体選択レベルの現象として完全に説明できると信じていた。従って、ハミルトンの理論で説明しにくいスーパーコロニーは極めて例外的な現象と考える研究者がほとんどだったにもかかわらず、ウィルソンはこの現象の重要性をはっきりと認識し、自著の最初のページで紹介したのである。“supercolony”に引用符がついていることから分かるように、この用語は専門家の間でもまだあまり一般的ではなかったが、“The Ants”で紹介されたことにより、石狩海岸のスーパーコロニーは「世界一大きなアリのコロニー」として多くの昆虫学者や行動生態学者に知られるようになった。さらに、2000年代に入るとアルゼンチンアリ・アシナガキアリ・ツヤオオズアリ・ヒアリなど、侵入先の生物多様性に甚大な被害を及ぼす侵略的外来アリ類が注目されるようになり、そのほとんどがスーパーコロニーをつくる種であることが明らかとなってきた。supercolonyが引用符なしで数多くの論文、著書、雑誌で使用されるようになったのである。

1983年、石狩のスーパーコロニーはIUCN（国際自然保護連合）のレッドデータブックに登録された（The IUCN Invertebrate Red Data Book,



写真1 石狩海岸（ハマナス帯）

1983)。当時、IUCNのSSC(種の保存委員会)委員を務めていたスイス・ローザンヌ大学のD. シェリー教授も我々の論文に注目し、1980年に京都で開催された国際昆虫学会に合わせて北大に短期滞在した。その間、石狩海岸に広がるエゾアカヤマアリの巣が確かにスーパーコロニーを形成していることを確認し、帰国後、E. O. ウィルソンや優れたアリの分類学者であるロンドン博物館主任研究員B. ボルトン博士らとともに、SSCに登録を推薦した。エゾアカヤマアリは絶滅危惧種ではなく、本州・韓国の山岳地帯や札幌近郊の草地や山地でもよく見かけるごくありふれた普通種であるにもかかわらず、石狩海岸のスーパーコロニーは生物学的に非常に貴重な現象として認められたのである。絶滅危惧種としてではなく、保存に値する生物現象として日本からIUCNレッドデータブックに登録された最初の例となった。

石狩のスーパーコロニーについては、巣の分布(Ito 1971, Higashi & Yamauchi 1979)、一巣あたりの個体数(Ito 1973)、結婚飛行(Ito and Imamura, 1974; Higashi, 1983)、越冬(Imamura, 1974; Higashi, 1976)、分業(Higashi, 1974)、巣の分裂と融合(Higashi, 1976)、他個体運搬行動(Imamura, 1978)、採餌行動(Higashi, 1978a)、巣間関係(Higashi, 1978b)、他種アリとの関係(Higashi and Yamauchi, 1979)などについて既に原著論文が公表されているし、一般の雑誌でも何度か紹介されているので、本稿ではその要点をまとめ、現状を報告する。

2 石狩海岸のスーパーコロニー

通常、アリのコロニーは1~数個体の女王と多数のハタラクシアリから成り、1つの巣の中で高度な分業体制を伴う社会生活を営んでいる。これらのアリは、他種のアリ類に対してはもちろん、同種であっても異なるコロニーのメンバーに対して

噛み付くなどの攻撃行動を示すため、アリの巣間には必ず激しい敵対関係がみられる。ところが、石狩海岸のエゾアカヤマアリでは同種の巣間で敵対関係が全く見られず、ハタラクシアリが近隣の巣を自由に出入りしている。近隣の巣間だけでなく、例えば石狩町(現在の石狩市本町)で捕まえたアリにペイントでマークをつけ、約10 km離れた星置(ほしおき)の巣に置いても噛みつかれることなく受け入れられ、数ヶ月にわたって働いていた。このような人為的導入実験を100回以上行ったが、いずれの巣間にも敵対関係を見出すことができなかった。

さらに、エゾアカヤマアリは巣の廃棄・廃巣の再利用・新巣造りを繰り返し、その度にハタラクシアリや女王アリの巣間混合が起こっている。例えば、秋には半分以上の巣が廃棄され、それらの巣の個体は近隣の巣へと分散していく。このため、越冬巣の密度は、夏巣の43%にまで減少する。しかし、春には前年廃棄された巣の再利用や新しい巣の建設が盛んに行われ、多くの個体が越冬巣からそれらの巣に引っ越していく。廃棄巣の再利用率は約50%で、不足分を補うように新巣が建設される。従って、利用される巣密度の季節変動は大きいものの、少なくとも1980年代半ばまで、経年変動は小さかった。

1973年と1974年に50 m間隔で波打ち際からカシワ防風林まで行ったライントランセクト調査の結果、エゾアカヤマアリの巣は石狩町から銭函までの約13.5 kmに約45,000分布していることが明らかとなった(写真2)。多数の巣について個体数を求めたところ、1巣あたりのハタラクシアリ数は約6,800、女王数は24であり、この石狩海岸には約3億600万個体のハタラクシアリと約108万個体の女王が1つのコロニーを形成していると推定された。それまで、数十万から数百万のハタラクシアリを擁するコロニーが、熱帯に分布するハキリアリ・グンタイアリ・サスライアリ・ツムギアリ



写真2 エゾアカヤマアリの巣

りなどで報告されていたが、これらはいずれも1つのコロニーに女王が1匹しかいない単女王制の種であるため多巢化にも限界があり、1つのコロニーが広域に広がることはない。石狩海岸に広がるスーパーコロニーの特徴は、その女王の多さにある。それらの女王を解剖したところ、全ての個体が卵巣を発達させ、ほとんどの個体は受精のうに精子を貯え、産卵経験を示す黄体をもっていた。では、なぜ、これほど多くの産卵女王がコロニー内に蓄積したのだろうか。

新生有翅女王の結婚飛行を観察してみた。石狩海岸では、毎年7月末から8月初めの早朝にエゾアカヤマアリの結婚飛行を見ることができる。日の出前の4時半ごろ(気温19.1°C)、巣内からまず雄が現れ、周りにあるススキなどの植物に登り始め、葉の上じっとしている。約20分遅れて有翅女王も巣内から現れ、植物に登り始める。巣上の気温が上がるにつれて雄の動きが活発になるが、ほとんどの個体は近隣の雌には関心を示さず、空中へ飛んでいく。やがて雌の中にも、飛び立つものが現れ始める。5時50分を過ぎ、日光が巣を照らし始め、巣上気温が20°Cを超えると巣を飛び立つ有翅虫数が急増するとともに、興奮した雄が周辺にいる雌に飛びかかって交尾をする場面もたくさん見られるようになる。雄の中には、遠くの巣から飛んできた個体もいると思われるが、多くの雄は周辺の巣から出てきた個体であり、近親交配が起こっていることは明らかだ。母巣周辺で交尾した女王の中にも空中へ飛び立つ個体がわずかながらいるが、交尾を済ませた女王の多くはすぐに母巣に戻ってしまう。有翅女王を解剖したところ、受精のうに精子を持つものはほとんどいないことから、巣内に戻った有翅女王は間もなく脱翅するものと思われる。日がさらに昇り、巣上気温が22°Cを超える7時頃には未交尾の女王や雄も巣内に戻り始め、巣上気温が26°Cを超える8時には全く有翅虫を見ることはできない。飛び立てなかつ

た未交尾個体は、翌朝の機会を待つことになる。

この観察から、母巣の近くで交尾をしてしまった女王が翅を落として巣内に留まり、多女王化の原因になっていることは明らかだ。それでは、なぜ結婚飛行に飛び立つ前に交尾が起こってしまうのだろうか。結婚飛行が行われる時間帯では、風は陸から海に向かって吹いていることが多く、空中に飛び立った有翅虫のほとんどは日本海の方へ消えていった。実際、大規模な結婚飛行が見られた日の午後に海岸を歩くと、たくさんエゾアカヤマアリ有翅虫が波に打ち上げられている。少なくともこの海岸では、結婚飛行に飛び立つ有翅虫に不利な選択が作用しており、母巣周辺での交尾を促進させる一因となっているようだ。

近親交配が多女王化の原因だとすると、近隣巣間やスーパーコロニー内の血縁度は高く保たれている筈である。これを確認するため、マイクロサテライトDNA 遺伝子座の多様性を利用し、巣内・巣間・コロニー間の血縁度を測定した。その結果、近隣巣間の血縁度は、定山溪や忍路のコロニーと比較したコロニー間血縁度と同じくらい低い。同巣内の血縁度さえ巣間やコロニー間血縁度よりもやや高い程度に過ぎない。これ程低い血縁度には、近隣巣間の個体混合と近隣コロニーからの遺伝子流入が関わっているのは明らかである。遺伝子の流入ルートには、異なるコロニーから飛んできた雄との交尾と、異なるコロニーから飛んできた女王の受け入れの2つが考えられる。そこで、定山溪で採集した有翅虫と石狩海岸で採集した有翅虫を実験室で交尾させ、女王をスーパーコロニーの巣に導入してみた。その結果、定山溪の雄と交尾した石狩の雌は容易に受け入れられたが、石狩の雄と交尾した定山溪の女王は導入翌日には全個体殺されていた。

以上の観察から、他のコロニーから飛んできた雄を通じた遺伝子流入が血縁度の低下に貢献していると思われるが、この遺伝子流入だけでこれ程低い血縁度を説明するのは難しい。従って、石狩海岸で別々に発達した多女王制コロニーが融合した可能性もある。アリの巣仲間認識は体表炭化水素の組成を手がかりとしており、これには巣材や餌メニューなどの環境条件が大きく影響すると考えられている。まず、石狩海岸は砂地で、営巣環境がほぼ均一である。さらに、餌メニューもほぼ均一である。ある巣の上で、午前10時から翌朝午前10時まで、30分おきに10分間ずつ巣に運び込まれる餌を採集してみたところ、ほとんど新鮮な獲物はみられず、ごく稀に干からびたワラジムシや昆虫の殻・脚・翅などが運び込まれたただだっ

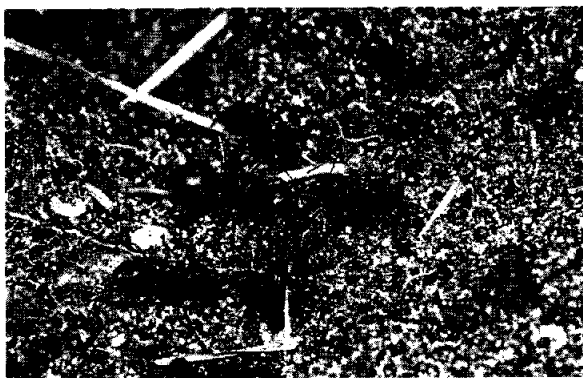


写真3 女王とワーカー

た。ただし、巣周辺のススキやカシワの上では無数のアブラムシが飼われ、24時間、小型のハタラキアリが世話をしている。これらのハタラキアリはアブラムシが排泄する甘露を集めて胃に貯め込み、これを時々訪れる大型ハタラキアリが口移しで回収し、巣に運び込む。アブラムシの甘露が成虫のエネルギー源になっていることは明らかだが、炭水化物だけでは女王に産卵させ、幼虫を育てることはできない。アブラムシを世話しているアリの行動を観察したところ、時々老齢と思われるアブラムシを大顎で抱え上げ、巣に運び込むことがある。アブラムシは「乳牛」としてだけでなく、「肉牛」としても利用されているようである。しかし、これも大量の幼虫を育て上げるタンパク源としては不十分と考えられる。そこで、ハタラキアリの寿命を推定してみたところ、1年から2年程度であることが分かった。実際、巣の近くにあるゴミ捨て場には多数のハタラキアリの死骸が捨てられているが、外骨格を形成しているクチクラ^(註1)だけであり、筋肉や脂肪は見事に食べられている。このスーパーコロニーでは、一旦コロニー内に取り込んだタンパク質をできるだけ無駄なく次世代で受け継ぎながら、コロニーが存続しているように思われる。

さらに、環境の均一性がスーパーコロニーの形成に関わっている可能性がある。このスーパーコロニーは新川によって二つに分断され、両地域間で有翅虫を通じた交流は可能なものの、地上徘徊による交流は不可能となっている。従って、両地域のエゾアカヤマアリはもともと別々にできたコロニーに由来すると思われるにもかかわらず、両地域間で女王の受け入れ拒否を含む敵対的関係はみられない。スーパーコロニーの北側を流れる石狩川の厚田側にもエゾアカヤマアリが分布しているが、厚田には砂地の海岸が少なく、わずかにある石狩川河口近くの砂地ではエゾアカヤマアリがみられない。これには、しばしば起こる石狩川の氾濫が影響しているのかも知れない。従って、厚田のエゾアカヤマアリは腐植土や粘土に巣を造っており、導入実験を行うと、石狩川両岸のエゾアカヤマアリは敵対的である。石狩川は新川よりはるかに大きな川であり、有翅虫の交流もあまりないと思われるが、スーパーコロニー内の血縁度さえ小さいことから、遺伝的交流のなさよりも、営

巣環境の違いが敵対関係を生み出す主な原因であるように見える。

2.1 スーパーコロニーの形成過程

これらの研究成果を総合すると、スーパーコロニーの形成過程は次のように推定できる。

コロニー創設：エゾアカヤマアリが属する *Formica* 亜属やツノアカヤマアリが属する *Coptoformica* 亜属の女王は、単独でコロニーを創設することができず、主にクロヤマアリなどの *Serviformica* 亜属の巣に侵入し、その女王を殺したり追い出したりして女王の座を奪い、コロニーを乗っ取ることが分かっている（一時的社会寄生によるコロニー創設）。なぜかクロヤマアリのハタラキアリはエゾアカヤマアリの侵入女王を自分達の女王と認め、その卵・幼虫・蛹の世話をするのである。エゾアカヤマアリのハタラキアリが羽化してしばらくの間、両種ハタラキアリが混在する混合コロニーとなるが、当然クロヤマアリの卵は供給されないで、やがてコロニーはエゾアカヤマアリだけとなる。

多女王化：初期コロニーはハタラキアリしか生産しないが、コロニーが大きくなると、やがて雄や新生女王などの有翅虫も生産するようになる。基本的に、これらの有翅虫は結婚飛行に飛び立つため、コロニーを創設した女王が若い間は、新生女王の居残りが起こり難いと考えられる。ただし、飛翔した有翅虫のほとんどは陸風によって日本海に運ばれていく。また、石狩海岸では、交尾した女王の寄主となるクロヤマアリも多女王化しており、その乗っ取りが難しいこともエゾアカヤマアリの飛行放棄を促している可能性がある。実際、石狩周辺では、この約40年の間にエゾアカヤマアリとクロヤマアリの混合コロニーはわずか2巣しか発見されておらず、多数の女王を擁するクロヤマアリの巣をエゾアカヤマアリの新生女王が乗っ取れる確率は高くないようである^(註2)。このように、結婚飛行時の陸風と多女王制クロヤマアリの存在は、結婚飛行に飛び立ち、一時的社会寄生によってコロニーを創設しようとする新生女王には極めて不利であり、母巣近くで交尾して巣に戻ろうとする新生女王を増やす選択として作用している筈である。

一般に、アリの女王の寿命はハタラキアリより

注1 クチクラ：(Cuticula) 生物の体の表面の細胞から分泌してきたかたい膜。昆虫(特に甲虫)や節足動物では硬タンパク質を主成分とし、外骨格を形成する。植物では主にクチンや蠟からなる。角皮ともいう。

注2 しばしば「赤いアリと黒いアリが一緒にいる巣をみつけた」という連絡を戴くが、それらは全てエゾアカヤマアリとは別種のアカヤマアリとクロヤマアリの混合コロニーである。アカヤマアリは奴隷制の種で、クロヤマアリの巣から蛹を奪って自巣に運び込み、羽化したハタラキアリを労働力として利用する。

も遙かに長く、室内で飼育されたトビイロケアリの女王が25年生きたという記録さえある。野外での平均寿命はそれよりもかなり短いだろうが、アリにとって最も安全と考えられる越冬期が約半年にも及ぶ北海道では、ハタラキアリさえ少なくとも2年間生きたと思われる個体がいることから、エゾアカヤマアリ女王の寿命は少なくとも数年から十数年に及ぶだろう。そのため、一旦多女王化が始まると、毎年わずかな新生女王しか居残らないとしても、コロニー内には急速に女王が蓄積していくことになる。

巣分かれと多巢化：一般に、多女王制コロニーは、一部の女王とハタラキアリが母巢を離れて新しい巣を造ることによって巣を増やしていく（巣分かれ）。多くのアリでは、分かれた巣間の往来はなくなって敵対関係が生じ、異なるコロニーとして成長していく。しかし、極端に多女王化する種では、巣分かれ後も巣間の往来が維持され、複数の巣からなる多巢制コロニーとしてさらに大きくなるものがしばしば報告されている。なぜ極端な多女王化が巣間の敵対性を緩和もしくは消滅させ、多巢化によるコロニーの巨大化を引き起こすのかは未解決の問題であるが、営巣環境と餌メニューの均一性が関わっているのかも知れない。同じ理由で異なる多女王制コロニーが融合し、数万の巣から成るスーパーコロニーが形成された可能性もあるが、証明は難しい。

3 なぜ生物学的に貴重な現象なのか？

ハタラキアリやハタラキバチはワーカーと呼ばれ、明らかに雌でありながら、卵巣が萎縮もしくは消失した不妊カーストである。このように不妊カーストを含む社会性を真社会性と言う。我々人間も高度な分業体制をもつ社会性動物だが、全ての大人個体に生殖能力があり、生殖分業までには至っていない。生物学的には生殖分業こそ究極の分業であることから、不妊カーストを含む社会性を真社会性と呼んでいる。そのような真社会性の進化はCh. ダーウィンを最も悩ませた問題だった。彼の進化論を一言で言えば、「より多くの子孫を残す個体の遺伝的性質が後世代に広がり、進化する」ということになる。従って、子供を全く残さないワーカーの進化は彼の理論に反する。果たして、子供を残さない性質はどのように遺伝し得るのだろうか。

この難問に答えを出したのがW. D. ハミルトンだった。彼は、各個体が後世代に遺伝子を残す

ルートには自分の直接の子孫（子や孫）だけではなく、その他の血縁者を通るルートもあることに着目した。この血縁選択説はハミルトン以前からある考え方だが、彼はこの説を単数倍数性の性決定様式をもつ膜翅目昆虫（ハチやアリ）に当てはめ、雌は一回交尾で単女王制という条件の下で、不妊カーストであるワーカー間の血縁度を計算してみた。膜翅目昆虫では、雌は受精卵（倍数体）から、雄は未受精卵（単数体）から発生するため、ある雌がもつ父由来のゲノムは妹も必ずもつ。さらに母親由来のゲノムを考慮すると、姉妹間の平均血縁度は0.75にもなってしまふ。これに対し、ある雌からみた娘との血縁度は0.5であるため、「血縁度以外の条件が同じであれば」、母親が産んだ受精卵（妹）を育てる雌は自分が産んだ受精卵（娘）を育てる雌よりも多くの遺伝子を後世代に残せることになる。しかし、「血縁度以外の条件が同じであれば」という仮定は現実的ではない。そこで、ハミルトンは不妊性の進化にとどまらず、利他行動の進化に関する一般則を考察し、 $Br > C$ というハミルトン則を導いた。これについては「社会性昆虫の進化生物学」（東・辻編著、2011）など数多くの解説書があるので、ここでは説明しないが、要するに、利他行動は血縁度の高い個体間で進化する、逆に言えば、血縁度が下がると究極の利他行動である不妊性など維持できなくなる筈だということである。実際、アリ・ミツバチ・スズメバチなどのコロニーは非血縁者の侵入を防ぎ、巣内の血縁度を高く保とうとする。巣間の敵対性は結果的に一部のコロニーが大きくなり過ぎるのを防ぎ、多くのコロニーや種の共存を促しているという研究結果もある。

石狩海岸のエゾアカヤマアリはこのルールに完全に反している。近隣巣間に敵対性がないだけでなく、10 km 以上離れた巣から人為的に運んできた個体を別の巣の上に置いても容易に受け入れられる。血縁度もかなり低い。血縁選択説によれば、このようなコロニーで不妊性を維持することはできず、血縁度の低下とともにコロニーの崩壊を引き起こす筈である。

1980年代以降の研究により、少なくともアリ類では女王の多数回交尾や多女王制コロニーがけっして珍しくないことが明らかとなってきた。スーパーコロニーほどではないが、多巢制のコロニーも少なくない。ダーウィンを最も悩ませた不妊性の進化問題が血縁選択説によって説明できるのは間違いないが、ハミルトン説はあくまで不妊性や利他行動の初期進化を説明する説であって、高度に進化した不妊性の維持をこの説だけで説明する

のは無理なようである。少なくとも卵巣を失ったハタラキアリが再び産卵能力を獲得するのは不可能だし、女王にとってもハタラキアリを失って単独生活に戻るのとは不可能である。スーパーコロニーは、不妊カースト出現後のさらに高度な社会進化の機構を考察する研究材料を提供してくれる。

4 減り行く石狩のエゾアカヤマアリ

1970年代後半から石狩新港開発が進むにつれて、スーパーコロニーの中心域で大量の巣が次々と消失し、コロニーの崩壊が懸念されるようになった。高度成長期という時代背景の中で、「アリと人間のどちらが大事だ」という次元の低い主張も少なくなかったが、貴重な生物現象として、IUCNはその保全の必要性を認めたのである。レッド・データ・ブックへの登録は、新港開発とセットで持ち上がった海浜植生保全地域指定の中で多少の影響力を発揮した。しかし、開発に伴う交通量の増加、札幌市の拡大に伴う大型廃棄物の増加、砂丘でモトクロスを楽しむ若者の増加とともに、石狩海岸の植生やアリ相は急速に変化していった。石狩海岸には、同じ *Formica* 属に属し、エゾアカヤマアリ (*Formica* 亜属) の競争者になり得るツノアカヤマアリ (*Coptoformica* 亜属)・クロヤマアリ (*Serviformica* 亜属)・アカヤマアリ (*Raptiformica* 亜属) も生息している。エゾアカヤマアリの巣密度が高かった1970年代には、アカヤマアリはカシワ林よりも内陸側でしか見かけなかったし、クロヤマアリの分布は内陸側と波打ち際に近いハマニンク帯に限られ、明らかにエゾアカヤマアリの密度が高いハマナス・ススキ帯を避けて生息していた。唯一、ツノアカヤマアリをハマナス・ススキ帯で稀に見かけたが、その密度はエゾアカヤマアリの1%にも満たなかった。しかし、1990年代から2000年代にかけてエゾアカヤマアリの巣が激減するとともに、これらの競争者がハマナス・ススキ帯で増加し、新川河口北側域のように、エゾアカヤマアリとツノアカヤマアリの巣の密度が完全に逆転してしまっところさえある。石狩海岸全域において、エゾアカヤマアリの巣の密度は1970年代の10分の1以下であり、道路による分断化が進むにつれて巣が隣接していない地域も増えており、これをスーパーコロニーと呼ぶことはもはやできないかも知れない。

なぜ、エゾアカヤマアリの巣だけがこれだけ減少したのだろうか。実は1970年代、スーパーコロ

ニーと呼べるほど大きくはないが、札幌市南区にある八剣山の麓でもエゾアカヤマアリの多巣制コロニーが見られ、比較研究に絶好の材料を提供してくれた。ところが、八剣山トンネルが貫通するとエゾアカヤマアリの巣が激減し、今ではほとんど見られなくなった。1970年代には、北海道大学の雨龍研究林がある北母子里でもエゾアカヤマアリの仲間であるケズネアカヤマアリがたくさん多巣制コロニーをつくっていたが、舗装道路の完成とともに道路周辺のコロニーが急速に減少した。どうやら、エゾアカヤマアリは土地の振動に弱く、交通量の増加とともに姿を消していくようである。石狩海岸では、単女王制でなわばり性の強いツノアカヤマアリとの競争も巣の減少に拍車をかけているように見える。

5 再び注目され始めた“スーパーコロニー”

E. O. ウィルソンら一部の研究者が注目してくれたにもかかわらず、1990年代前半まで、スーパーコロニーはごく一部のアリに見られる例外的な現象として扱われていた。しかし、1990年代半ば頃から、アルゼンチンアリ・アシナガキアリ・ツヤオオズアリなどの侵略的外来アリ類の世界的拡大が問題となり、その研究が進むにつれて、これらの種も巨大なスーパーコロニーをつくること明らかとなり、再び注目されるようになった。例えば、南米原産のアルゼンチンアリが北米を経由して侵入したヨーロッパでは、大西洋側のマドリッド付近から海岸沿いにイベリア半島を回り、地中海沿岸沿いにイタリアまでの約6,000 kmにわたってこのアリが分布しており、ほとんどの巣間に敵対性のない巨大なスーパーコロニーを形成していることが明らかとなっている (Girud *et al.*, 2002)。その後、このように巨大なスーパーコロニーがフロリダ州 (アメリカ)・オークランド近郊 (ニュージーランド)・メルボルン近郊 (オーストラリア)・瀬戸内地方 (日本) などでも次々と見つかった。東京大学の砂村らは、瀬戸内・フロリダ・地中海沿岸から生きたアルゼンチンアリを実験室に運び込み、これらのスーパーコロニー間に敵対性がないことを確認した (Sunamura *et al.*, 2009)。最近、このように広大な海を越えて形成されているスーパーコロニーは“メタコロニー”あるいは“メガコロニー”と呼ばれるようになった。

従って、石狩のスーパーコロニーは「世界一大きなコロニー」ではなくなったが、非侵略性のアリが形成している巨大コロニーとしての価値は失

われていないし、貴重な研究材料を提供してくれている。

引用文献

- Giraud, T., Pedersen, Jes S. and Keller, L. (2002). Evolution of supercolonies: The Argentine ants of southern Europe. PNAS, 99(9), 6075-6079.
- Hamilton, W. D. (1964) The genetical evolution of social behaviour, I, II. Jour. Theoretical Biology, 7(1), 1-52.
- Higashi, S. (1974) Worker polyethism related with body size in a polydomous red ant, *Formica (Formica) yessensis* Forel. Jour. Fac. Sci., Hokkaido Univ., Ser. VI, Zoology, 19(3), 695-705.
- Higashi, S. (1976) Nest proliferation by budding and nest growth pattern in *Formica (Formica) yessensis* in Ishikari Shore. Jour. Fac. Sci., Hokkaido Univ., Ser. VI, Zoology, 20(3), 359-389.
- Higashi, S. (1978a) Task and areal conservatism and internest drifting in a red wood ant *Formica (Formica) yessensis* Forel. Jap. Jour. Ecol., 28, 307-317.
- Higashi, S. (1978b) Analysis of internest drifting in a supercolonial ant *Formica (Formica) yessensis* by individually marked workers. Kontyû, Tolyo, 46(2), 176-191.
- Higashi, S. (1983) Polygyny and nuptial flight of *Formica (Formica) yessensis* Forel at Ishikari Coast, Hokkaido Japan. Insectes Sociaux, Paris 1983, 30(3), 287-297.
- 東 正剛・辻 和希編著 (2011) 社会性昆虫の進化生物学. 海游舎, 401 pp.
- Higashi, S. and Yamauchi, K. (1979) Influence of a supercolonial ant *Formica (Formica) yessensis* Forel on the distribution of other ants in Ishikari Coast. Jap. Jour. Ecol., 29, 257-264.
- Hölldobler, B. and Wilson, E. O. (1990) The Ants. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 732 pp. (邦訳: B.ヘルドブラー・E.O.ウィルソン著, 辻 和希・松本忠夫訳, 1997, 蟻の自然誌. 朝日新聞社, 319 pp.)
- Imamura, S. (1974) Observations on the hibernation of a polydomous ant, *Formica (Formica) yessensis* Forel. Jour. Fac. Sci., Hokkaido Univ., Ser. VI, Zoology, 19(2), 438-444.
- Imamura, S. (1978) Adult transport in a supercolony of *Formica (Formica) yessensis* Forel with special reference to its relation with digging. Jap. Jour. Ecol., 28, 73-84.
- International Union for Conservation of Nature (1983) IUCN Invertebrate Red Data Book. 503-504.
- Ito, M. (1971) Distribution of *Formica yessensis* Forel in Ishikari Shore, in reference to plant zonation. Jour. Fac. Sci., Hokkaido Univ., Ser. VI, Zoology, 18(1), 144-154.
- Ito, M. (1973) Seasonal population trends and nest structure in a polydomous ant, *Formica (Formica) yessensis* Forel. Jour. Fac. Sci., Hokkaido Univ., Ser. VI, Zoology, 19(1), 270-293.
- Ito, M. & Imamura, S. (1974) Observations on the nuptial flight and internest relationship in a polydomous ant, *Formica (Formica) yessensis* Forel. Jour. Fac. Sci., Hokkaido Univ., Ser. VI, Zoology, 19(3), 681-694.
- Sunamura, E., Espadaler, X., Sakamoto, H., Suzuki, S. Terayama, M. and Tatsuki, S. (2009) Intercontinental union of Argentine ants: behavioral relationships among introduced populations in Europe, North America, and Asia. Insect. Soc., 56, 143-147.

東 正剛 (ひがし せいごう)

1949年1月宮崎県生まれ。1973年、北大大学院理学研究科大学院生として石狩海岸でエゾアカヤマアリの研究を始めて以来、海外にも研究の場を広げている。1993年北大大学院地球環境科学研究科教授。以来、昆虫、魚類、鳥類、哺乳類などの専門家を数多く育て、現在に至る。