

## イエシロアリにおけるグルーミング行動を利用した 糸状菌感染防御メカニズム

柳川 綾<sup>1), 4)</sup>・横張文男<sup>3)</sup>・飯山和弘<sup>2)</sup>・青木智佐<sup>2)</sup>・清水 進<sup>2)</sup>

<sup>1)</sup>九州大学大学院生物資源環境科学府, <sup>2)</sup>九州大学大学院農学研究院, <sup>3)</sup>福岡大学理学部地球圏, <sup>4)</sup>日本学術振興会

### はじめに



図1 イエシロアリ職蟻

シロアリは熱帯地方で非常に繁栄している生物の一つであり、植物遺体(リター)のバイオサイクルに関わる重要な昆虫である(図1)。また、後腸に多様な原生生物、バクテリアなどを共生させ、植物遺体の分解、窒素源の確保など、他の生物にはみられない機能を獲得しているため、シロアリの腸内共生

系の機能に関する研究には大きな期待が寄せられている(大熊ら, 1998)。我が国には4科12属23種前後の下等シロアリが生息しており(森本, 2000)、本州では主にミゾガシラシロアリ科 *Rhinotermitidae* のヤマトシロアリ *Reticulitermes speratus* Kolbe とイエシロアリ *Coptotermes formosanus* Shiraki が生息する。ともに木造建築物の大害虫で、ヤマトシロアリは旭川から琉球列島まで、イエシロアリは関東までの温暖な海岸沿いに分布する。シロアリは集団生活をし、女王、兵蟻、職蟻の分化があるなど、社会性昆虫であるという興味深いテーマがある。兵蟻はコロニーの防衛に専念するカストで、職蟻は生殖と防衛活動を除く食物の採取、生殖虫、幼虫、卵の世話などコロニーの維持に関わる仕事を受け持つカストとされ、分業に基礎を置きながら個体間の栄養交換、フェロモンを用いた情報交換など、社会性行動によってコロニーの統合をはかっている。しかし、病原微生物に対するコロニーの防衛に、集団がどのように関与しているかは不明な点が多い。

日本で家屋害虫として最も恐れられているのはイエシロアリ *C. formosanus* Shiraki である(VARGO et al., 2003)。現在、関東地方が北限だが、家屋ではさらに北部でも生息が可能と考えられている(安部, 1989)。家屋の重要害虫にもかかわらず、昆虫病原性糸状菌とシロアリの相互関係に関する研究は少なく、シロアリの行動あるいは飼育条件と病原力との関係には不明な点が多い。世界で約3,000種が総種数として記載されているシロアリと昆虫病原性糸状菌との相互関係に関する研究の主なものの中には、アメリカオオシロアリ *Zootermopsis angusticollis* (ROSENGAUS et al., 1998; ROSENGAUS and TRANIELLO, 2001)、イエシロアリ *C. formosanus* Shi-

raki (LAI et al., 1998; YOSHIMURA and TAKAHASHI, 1998; YOSHIMURA et al., 1992)、ヤマトシロアリ *R. speratus* Kolbe (SHIMIZU and YAMAJI, 2002)、キアシシロアリ属の1種 *R. flavipes* (ZOBBERI, 1995; KRAMM et al., 1982; KRAMM and WEST, 1982; BOUCIAS et al., 1996)、およびテングシロアリ属の1種 *Nasutitermes exitiosus* (HANEL, 1981, 1982a, 1982b)を対象にしているものがある。ZOBBERI (1995)は糸状菌接種したキアシシロアリを一種のベクターとして用い、非感染個体への感染を報告している。一方、BOUCIAS et al. (1996)は、ネストメイト間でのグルーミングが糸状菌接種個体での発病を抑制していると述べている。両害虫の防除には近年まで有機塩素系殺虫剤などが用いられてきたが、環境および人体への影響が問題視され、他の生物的防除法の確立が望まれている(CULLINEY and GRACE, 2000)。一方、温帯および亜熱帯の都市型害虫であるキアシシロアリ属の1種 *R. flavipes* に対しては、天敵糸状菌による防除試験は比較的多く行われ、職蟻の行動に基づいた防除法なども検討されている(BOUCIAS et al., 1996; KRAMM et al., 1982; KRAMM and WEST, 1982)。

社会性昆虫であるシロアリでは、集団で生活することにより、単独性昆虫にはない有利な点を生んでいることが生体防御の面でも報告されているが、現在の昆虫病理学は単独性昆虫が前提となっており、社会性昆虫の生体防御機構も単独性昆虫の生体防御機構も同様に扱われている。また、生体防御反応に「行動」に関する項目はないが(TANADA and KAYA, 1993)、社会性昆虫の生体防御においては、「社会行動」が生体防御に関与している可能性が高い。そこで、社会性昆虫の防御メカニズムの解明することを視野に、病原微生物に対するイエシロアリ *C. formosanus* の生体防御機構を調査した。

### 1. 集団レベルにおける生体防御機構

シロアリの生活様式は、以下のような理由から、糸状菌の感染に好条件とされている。第1に、シロアリが高密度で生活しているため接触によって病気の感染が促されること、第2に、シロアリの生活環境が高湿度と適当な温度に保たれ糸状菌の感染に適していること、である。これまで報告された病原性糸状菌とシロアリの相互関係に関する研究は、2つに大別することができる。第1は、シロアリのグルーミングによる糸状菌の水平伝播、

<sup>1), 2)</sup> 〒812-8581 福岡市東区箱崎 6-10-1  
Tel: 092-642-3031, Fax: 092-642-4421  
連絡先: sshimizu@grt.kyushu-u.ac.jp

すなわち、感染虫から悲感染虫への病気の伝播を目的としたもので、1頭あたりの接種量が多量になってしまうことが課題となっており、糸状菌の培養法と接種法の改善が必要とされている(ZOBERI, 1995; YOSHIMURA and TAKAHASHI, 1998)。第2は、シロアリのグルーミングの制御と糸状菌の病原性の増強に関するものである。BOUCIAS et al. (1996)によると、グルーミングの制御によって *Beauveria bassiana* に対するキアシシロアリ *R. flavipes* の感受性は著しく高まる。しかし、BOUCIAS et al. (1996)の研究では、グルーミングの制御による病原力の増強は定性的であり、シロアリと環境微生物との係わりも不十分な点が多い。その後、BOUCIAS et al. (1996)の報告をもとに、SHIMIZU and YAMAJI (2002)がヤマトシロアリにおいてグルーミングと昆虫病原性糸状菌の病原性の関連性を調査し、集団レベルでの生体防御システムにおける職蟻相互間のグルーミングの関与について報告している。その原因として、社会性昆虫特有のグルーミング grooming および栄養交換 trophallaxis などの社会行動 social behavior が抵抗性に関与していると述べている。本研究でもこれらの報告をもとに、供試昆虫として福岡市で採取したイエシロアリ職蟻を使用し、まず、社会性昆虫であるイエシロアリを集団飼育すると、単独飼育に比べ病原糸状菌に対して抵抗力を著しく増強させることを見出した。イエシロアリ職蟻を個別に飼育した場合には、多くの環境微生物に対して著しく感受性になることから、菌接種時の抵抗性と飼育密度の関連性について、物理的もしくは化学的にグルーミングを制御し、それらと抵抗力との関係をさらに詳しく検討した。グルーミングの物理的な制御には、菌接種後の供試虫を個別飼育する方法を用い、化学的には神経毒のクロロニコチル殺虫剤であるイミダクロプリドを用いて制御した。イミダクロプリドは昆虫の神経毒として働き、哺乳類には低毒性である(ELBERT et al., 1991; LIU and CASIDA, 1993)。イミダクロプリドにより行動が化学的に制御された場合は、1頭飼育区と10頭飼育区の両方で高い死亡率が認められたのに対し、対照区では10頭飼育区での死亡率は1頭飼育区よりも低くなった。続けて行った飼育密度を変化させる実験により、集団による感染阻止が菌接種後24時間以内の飼育密度に依存していることも示唆された(YANAGAWA and SHIMIZU, 2005)。これらの結果に共通していえることは、死亡率が接種菌濃度のみ影響され、飼育密度によっては変化していないことである。

また、スクリーニングに用いた *Beauveria* 属、*Metarhizium* 属、*Paecilomyces* 属および *Lecanicillium* (*Verticillium*) 属を含む20菌株の昆虫病原性糸状菌のうち、*B. bassiana* OH11 および F1163 を除く18菌株がイエシロアリ職蟻に対して病原性を示した(YANAGAWA and SHIMIZU, 2005)。このことは、イエシロアリ職蟻が多くの環境微生物に対して著しく

感受性であることを示唆し、個体レベルの生体防御反応は非常に軟弱であることが予想できる。7菌株のすべてに病原性が認められた *M. anisopliae* は、桑園土壌より常に検出され、その密度は  $10^2 \sim 10^3$  / 乾土 1g であることより、土壌糸状菌の1種である可能性が指摘されている(三国ら, 1982)。柳沼(1990)は全国の果樹園、水田、野菜畑および松林の土壌712点より *M. anisopliae* の分離を試み、その検出率は79%と報告している。このことより、イエシロアリに病原性を示す糸状菌は自然界に広くかつ高密度で分布し、イエシロアリ周辺に常に存在する環境微生物であるということが出来る。事実、イエシロアリおよびヤマトシロアリに強い病原力を有する *M. anisopliae* 455 は、蚕からの分離菌株である(YANAGAWA and SHIMIZU, 2005)。

多くの昆虫において、糸状菌の侵入部位には斑点が形成される。これは、クチクラ内でのメラニン形成など宿主の生体防御反応の結果だと考えられている(福原, 1991)。イエシロアリの職蟻でも同様の病徴が観察されたが、菌株によっては病徴の見られないものもあった。ヤマトシロアリ職蟻やテングシロアリ属の一種 *N. exitiosus* などでは、病徴は観察されないと報告されている。HÄNEL (1982b) は、*M. anisopliae* の分生子を *N. exitiosus* 職蟻に接種した場合、一般昆虫に認められる菌糸侵入部における病斑の形成は認められないと報告している。SHIMIZU and YAMAJI (2002) は *M. anisopliae* の分生子をヤマトシロアリ職蟻に接種し、同様の現象を認めている。基本的な宿主抵抗性の1つであるクチクラ内でのメラニン形成の欠如は、昆虫病原性糸状菌に対する個体レベルでの抵抗性に密接に関与していると考えられる。

## 2. グルーミング行動による防御機構

社会性昆虫の代表的な社会行動の1つにグルーミングがある。岩波生物学辞典第3版(山田ら, 1983)によれば、「グルーミングとは、同種個体間での清掃行動であり、哺乳類においては毛づくろい、鳥類においては羽づくろいが例に挙げられる。本来、グルーミングはごみや寄生虫を除き、傷などを手当てする役目を持つ」とされている。KRAMM et al. (1982)によると、キアシシロアリのグルーミングはフェロモンの伝達を示唆しているが、その行動の意義については完全には理解されていない。シロアリのグルーミングと病原微生物の相互関係に関わる研究は、病原体の水平伝播に関するものが多いが(GRACE and ZOBERI, 1992; YOSHIMURA and TAKAHASHI, 1998), BOUCIAS et al. (1996), ROSENGAUS et al. (1998) および SHIMIZU and YAMAJI (2003) の研究により病原体の除去も示唆されている。

昆虫表皮に付着した糸状菌の分生子は多湿条件下で発芽し、機械的な力と菌糸先端から分泌されるクチクラ分解酵素により皮膚を貫通して昆虫の

体内に侵入する。侵入した菌糸から出芽的に blastospore が形成され、体液中で増殖する。この過程で、糸状菌から分泌される毒素もしくは水分と栄養分が急速に体内から奪われることで、昆虫は死に至るとされている (CLARKSON and CHARNLEY, 1996; 清水, 2000)。このように、昆虫病原性糸状菌における主な経路は宿主表皮からの侵入であり、侵入前に昆虫病原性糸状菌が宿主の表皮に付着する必要がある。菌の昆虫表皮への付着、侵入の過程は、1) 分生子の表皮への付着、2) 発芽前分生子と表皮との境界の接触または付着強化、および 3) 表皮における分生子の発芽伸長、の3段階に分けられる。そこで、菌感染過程の第1段階である付着がイエシロアリ職蟻相互間のグルーミングによって妨げられ、結果的に起きる菌の脱落が宿主に対する病原力の低下につながると仮定し、菌感染時におけるイエシロアリ職蟻表皮上の分生子を視覚的にとらえ、グルーミングと環境微生物の病原性の相互関係について調査した。

BOUCIAS et al. (1988) は、*M. anisopliae*, *B. bassiana* および *Nomuraea rileyi* の分生子と昆虫表皮の付着には、非特異的かつ受動的な疎水結合が働いていると報告している。この報告に基づき、本研究では分生子接種後に洗浄を行うことで表皮への付着に成功した分生子のみを残すようにし、分生子の表皮からの除去あるいは脱落には何らかの力が必要な状態にしている。イエシロアリ職蟻表皮における分生子付着量の経時的変化は、1頭飼育と10頭集団飼育で明らかに異なった。1頭飼育では付着した分生子が20%~50%程しか脱落しないが、10頭集団飼育ではほとんどの分生子が脱落していた。この結果は、10頭集団飼育で行われている相互グルーミングによって、付着した分生子が除去されたことを示唆している。また、1頭飼育区で体表面の部位によって分生子付着量に違いが現れる理由には、頭部や腹部の背側が胸部や頭部、腹部の腹側に比べて表面がなめらかであり、イエシロアリが動くことで脱落していることが考えられる。さらに、頭部において経時的かつ安定な除去率が1頭単独飼育および10頭集団飼育に共通していること、特に1頭飼育区の胸部腹側および腹部腹側における不安定な除去率は、WILSON (1971) が詳しく説明している社会性昆虫であるアリの自己グルーミング self grooming がイエシロアリにも存在することを支持している。10頭飼育においては背、腹の両側で胸部および腹部でも高い除去率を示しており、これはコロニーメイトとのグルーミング grooming nestmate によって引き起こされているとも考えられる。また、1頭飼育区で分生子除去率が安定しないのは、相互グルーミングではカバーされる個体差が自己グルーミングではカバーされないためだと考えられる。さらに、10頭集団飼育では接種3時間後にほとんどの分生子が除去されているので、接種後3時間で大部分の分生子の除去

は完了しているといえる。その結果、糸状菌分生子はグルーミングによってイエシロアリ職蟻の表皮に発芽管を伸ばす前に除去され、イエシロアリ職蟻は菌に感染しないと考えられる (YANAGAWA and SHIMIZU, 2007a)。

*B. brongniartii* 782, *P. fumosoroseus* K3 および *M. anisopliae* 455 (図2) のイエシロアリ職蟻表皮上の付着状態を観察したところ、*B. brongniartii* 782 では触角の剛毛の上に分生子が付着しているのが多く観察されたが、*P. fumosoroseus* K3 および *M. anisopliae* 455 では表皮上の凹凸や節間隙などを利用した付着が目立った。このことにより、各菌株で昆虫表皮上の付着戦略が異なることも示唆された (YANAGAWA et al., 2008a)。この他にも、ハイドロホビンの形成、分生子サイズ、分生子の発芽極性、クチクラ分解酵素や体腔内における二次代謝産物などが糸状菌の病原力に関与している (St. LEGER et al., 1986; BOUCIAS et al., 1988; CRESPO and CAFFERATA, 2000; SEGER et al., 2005; QUESADA-MORAGA et al., 2006; TALAEI-HASSANLOU et al., 2007)。キアシシロアリでは病原体の体液中での増殖は少なく、菌は表皮上から侵入し、表皮内部で増殖して職蟻を死亡させる。このことは、キアシシロアリの個体レベルの生体防衛はわずかであり、病原体に対する抵抗は集団相互作用が重要な役目を果たしていると考えられている (BOUCIAS et al., 1996)。

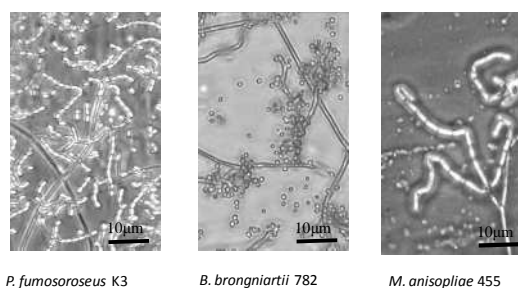


図2 3種昆虫病原性糸状菌

グルーミング行動によって表皮上から除去される分生子の除去効率の良さが、各糸状菌に対するイエシロアリの嗜好性と一致したことから、グルーミング行動と摂食行動の関連が示唆された (YANAGAWA et al., 2008b)。そこで、表皮上から失われた分生子の行方を知るために、菌接種後のイエシロアリ職蟻の消化管内を観察したところ、分生子を検出することができた (YANAGAWA and SHIMIZU, 2007a)。一般に、糸状菌の経口感染の報告は少なく、糸状菌の感染戦略は主に経皮的なものであると考えられている (YENDOL and PASCHKE, 1965)。本研究でも、相互グルーミングにより消管内に取り込まれた分生子の消化管内における発芽は認められなかったが、分生子を含む消化管を培養したところ、消化管内分生子の生存が確認された。イエシ

ロアリの前腸内では、接種 3 時間後まで分生子が残留していたが、24 時間後にはその存在はほとんど認められなかった。中腸および後腸内では分生子が認められたが、その数はわずかであった。これは、接種 3 時間以内でイエシロアリの表皮に付着した分生子がグルーミングによって口器から摂食され、6 時間後には中腸および後腸に移行し、その多くが体外に排出されたためと考えられる (YANAGAWA and SHIMIZU, 2007a, 2007b)。また、表皮上の分生子が 3 時間後にはほとんど観察できなかったことから、分生子がグルーミングを経て摂取されたことが示唆される。結果として、分生子は遅くとも 6 時間以内には前腸を経て後腸に移行しているものと考えられ、この迅速な移行は病原体が消化管から侵入することを妨げていると思われる。さらにシロアリの場合、後腸に共生微生物が存在することが報告されており (OHKUMA and KUDO, 1996; NODA et al., 2005; MINKLEY et al., 2006)、これらの共生菌はシロアリと相互に作用し合っている (HARAZONO et al., 2003; ADAMS and BOOPATHY, 2005; DOOLITTLE et al., 2007)。これらの菌との拮抗作用によって、昆虫病原性糸状菌の感染が抑えられるという報告もある (BOUCIAS et al., 1996)。近年では、消化管内共生菌が生産しており、体表に存在する蛍光物質として報告された *norharmane* という物質にも、抗菌作用があることが報告されている (SIDERHURST et al., 2005)。消化管が嫌気性であり、好気性の糸状菌が発芽しにくい環境であることも作用していると思われる (BRUNE et al., 1995)。そこで、条件を変えて消化管内分生子を培養し、その発芽率を調査したところ、消化管内では発芽に必要な養分を十分得ることが出来ず発芽が遅れることが示唆された (YANAGAWA and SHIMIZU, 2007b)。すなわち、イエシロアリのグルーミングによる病原糸状菌の無毒化のメカニズムは、24 時間に以内に行われるすばやい分生子の排出に加えて (YANAGAWA and SHIMIZU, 2007a, 2007b)、消化管内の嫌気的な環境および pH 条件、栄養条件 (YANAGAWA and SHIMIZU, 2007b) による分生子の発芽遅延に起因していることが示唆された。

### 3. グルーミングにおける触角の役割

目が退化しているシロアリは、外界を化学物質と機械的接触によって認識しているといわれる (安部, 1989)。昆虫の嗅覚の感覚子としては、触角あるいは口器のクチクラ装置の表面に多数存在する嗅孔 *Olfactory wall pores* があり (STEINBRECHT, 1999)、触角表面には多様な形態の感覚子が多数分布し、これらの感覚細胞軸索は触角神経として束ねられ、情報は電気信号として脳に伝達される (CHAPMAN, 1991)。前述の研究によって、グルーミング行動が生体防御に大きな意義を持つことが認められたが、それが生体防御を目的として昆虫

病原性糸状菌の病原性に反応して誘導されたものであるかどうかは依然明らかではない。イエシロアリのグルーミング行動の役割を検証するため、多くの社会性昆虫で社会行動の前に *antennal contact* が行われるという報告 (DHANARAJAN, 1980) に基づき、グルーミング行動における触角の役割について調査した。

まず、イエシロアリ職蟻の触角を切除して行動観察を行った。触角を失ってもイエシロアリ職蟻はグルーミング行動を行ったことから、触角はグルーミング行動の開始の要因としては重要でないことが示唆された。しかし、集団飼育区における表皮上分生子除去率は低減し、死亡率も上昇したことから、生体防御機構としてのグルーミング行動において触角が重要な役割を担っていることが示された。触角を切除されたイエシロアリ職蟻および触角を有するイエシロアリ職蟻における表皮上分生子の除去効率を比較すると、菌接種 3 時間以内では触角を切除した区および触角を有する区の両区で有意に同程度の分生子の除去が行われたが、触角を切除した区ではその後の分生子除去が緩やかとなり、接種 24 時間後にも多くの分生子が表皮上に残存していた。このことは、グルーミング行動において、イエシロアリ職蟻の触角が細部にわたる丁寧な表皮上異物除去を行うために重要であり、グルーミング期間の継続やその効果に関与していることを示唆している。シロアリが病原菌の除去を目的にグルーミングを行うためには、昆虫病原性糸状菌を認識していなければならない。また、触角を失った飼育集団においてネストメイト同士の接触が増加していたことは、触角を有する時には直接接触することなしにネストメイト表皮上の異物を見つけることができることを示唆し、触角によって分生子の発する揮発性の物質を認識しているのではないかと考えられた。KARLSHØJ et al. (2007) によると、異なる糸状菌の匂い物質の違いは電気生理学的に検出できる。そこで、糸状菌の匂い物質に対して特有の電気生理学的反応を得ることが期待できると考え触角電位図法 (EAG) を行ったところ、イエシロアリ職蟻の触角から 3 種昆虫病原性糸状菌に匂いに対して異なる反応を示している様子が観察された。

3 属の昆虫病原性糸状菌の匂い刺激に対する応答の波形は不安定で、同じ匂い刺激に対しても各個体、触角によって異なる波形を示すこともあった。これは個体差とも考えられるが、ガラス電極の製作具合、電極の刺し方および触角の切断状態などの外的要因も大きい。さらに、EAG 法では多くの細胞が反応するため、一定のデータを取ることが難しいということもあげられる (PARK and BACKER, 2002)。しかし、イエシロアリ職蟻の触角は明らかに昆虫病原性糸状菌分生子懸濁液の匂い刺激に対して応答し、刺激の種類により異なる波形を示した。また、*B. brongniartii* 782 は、5 頭～10

頭飼育間で LD<sub>50</sub> 値にグルーミング効果が見られず、嗜好性の試験においても何の嗜好性も見られなかったこと、さらに電気生理学的にも特有の応答を引き起こしたことから、糸状菌側の戦略として触角によって異物と認識されないような物質を分泌している可能性も考えられた。こうした結果から、菌株ごとに別の戦略をもって昆虫体内への侵入を試みていることが示唆され、糸状菌のどんな物質によって触角内の電位変化が引き起こされるのかということは興味深い。昆虫は外界の刺激の多くを触角から感知しており (CHAPMAN, 1991)、特にイエシロアリは複眼が退化してしまっていることから (安部, 1989)、触角がグルーミング行動において果たす役割は大きいと考えられる。生物が揮発性物質により有害な微生物を認識し、危険を回避する行動は、これまでに線虫 *Caenorhabditis elegans* において報告があり (ZHANG et al., 2005; PRADEL et al., 2007; ZHANG, 2008)、昆虫でもこのような現象が観察されたことは意義深い。

しかし、実体顕微鏡下における感染虫-健全虫の相互グルーミングの頻度に有意差はなく、イエシロアリが恒常的にグルーミングを行っていることが示された。さらに、イエシロアリ職蟻はホルマリンによって無毒化された分生子も高い割合で表皮上から除去したことから、グルーミングによる表皮上の異物の除去が病原性の有無にかかわらず行われていることが示唆された。これは、ホルマリンの強い臭いから引き起こされたイエシロアリ職蟻による異物認識の高まりも一要因であろうと思われるが、このことからイエシロアリにおけるグルーミングによる昆虫病原性糸状菌に対する抵抗戦略は、表皮上に付着している異物をグルーミングによって掃除した結果としてもたらされた副産物ではないかと考えられた。

### おわりに

以上の研究により、社会性昆虫であるイエシロアリが、社会行動の 1 つである相互グルーミング行動によって病原性糸状菌に対する抵抗性を著しく増強させていることが明らかとなった (図 3)。今後、生体防御機構におけるグルーミングをより研究していくことにより、昆虫の生体防御における「行動」の重要性を明らかにしていきたい。

糸状菌は害虫の防除に利用され、多くの成功例が報告されているが (De FARIA and WRAIGHT, 2007; FERRON, 1981)、糸状菌による害虫防除をさらに発展させるためには、糸状菌と昆虫の相互関係、特に昆虫の糸状菌に対する生体防御戦略を明らかにしていくことが重要である (RATH, 2000)。また、その他の社会行動や社会性昆虫も視野に入れ研究を進めることにより、こうした社会性昆虫特有の社会行動が社会性昆虫の進化と生体防御にどのように関わってきたのかも明らかにしていきたい。その

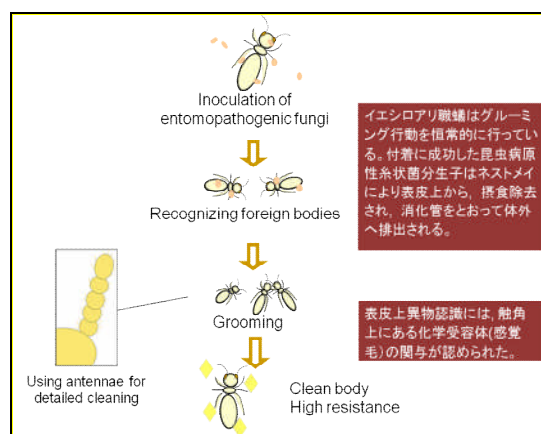


図 3 イエシロアリのグルーミングによる防御メカニズム

ためには、免疫機構も視野に入れ、電気生理学および分子生物学的な手法をより積極的に取り入れて研究を進めていくことが重要であると考えられる。TANADA and KAYA (1993) によると、現在、昆虫の生体防御反応にはこうした社会行動は含まれないが、本研究とこれまでの報告より、社会性昆虫の生体防御機構には、単独性昆虫には見られない社会行動の関与が示唆される。社会性昆虫、少なくともシロアリでは、グルーミングをはじめとする社会性昆虫特有の防御機構が成立するのではないかと考えられる。

### 文 献

- 安部琢磨 (1989) シロアリの生態, p. 494, 東京大学出版, 東京.
- ADAMS, L. and BOOPATHY, R. (2005) Isolation and characterization of enteric bacteria from the hindgut of Formosan termite. *Biore. Tech.*, **96**, 1592-1598.
- BOUCIAS, D. G., PENDLAND, J. C. and LATGE, J. P. (1988) Nonspecific Factors Involved in Attachment of Entomopathogenic Deuteromycetes to Host Insect Cuticle. *Appl. Environ. Microbiol.*, **54**, 1795-1805.
- BOUCIAS, D. G., STOKES, C., STOREY, G. and PENDLAND, J. C. (1996) The effects of imidacloprid on the termites *Reticulitermes flavipes* and its interaction with the mycopathogen *Beauveria bassiana*. *Pflanzenschutz-Nachr. Bayer*, **49**, 103-144.
- BRUNE, A., EMERSON, D. and BREZNAK, J. A. (1995) The termite Gut Microflora as an Oxygen Sink: Microelectrode Determination of Oxygen and pH Gradients in Guts of Lower and Higher Termites. *Appl. Environ. Microbiol.*, **61**, 2681-2687.
- CHAPMAN, R. F. (1991) General Anatomy and Function In: *The Insects of Australia 2<sup>nd</sup> ed.*, pp34-67, Melbourne University Press. Australia.
- CLARKSON, J. M. and CHARNLEY, A. K. (1996) New

- insights into the mechanisms of fungal pathogenesis in insects. *Trends. Microbiol.*, **4**, 197-203.
- CRESPO, R. and CAFFERATA, L. F. R. (2000) Biochemical interaction between entomopathogenic fungi and their insect-host-like hydrocarbons. *Mycologia*, **92**, 528-536.
- CULLINEY, C. W. and GRACE, J. K. (2000) Prospects for the biological control of subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae), with reference to *Coptotermes formosanus*. *Bull. Entomol. Res.*, **90**, 9-21.
- DHANARAJAN, G. (1980) A quantitative account of the behavioral repertoire of a subterranean termite (*Reticulitermes Lucifugus* var *Santonensis* feytaud). *MNJ*, **33**, 157-173.
- DOOLITTLE, M., RAINA, A., LAX, A. and BOOPATHY, R. (2007) Effects of natural products on gut microbes in Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus*. *Int. Biodeterior. Biodegrad.*, **59**, 69-71.
- ELBERT, A. B., HARTWING, J. and ERDELEN, C. (1991) Imidacloprid-ein neues systemisches Insektizid. *Pflanzenschutz-Nachr. Bayer*, **44**, 113-136.
- de FARIA, M. R. and WRAIGHT, S. P. (2007) Mycoinsecticides and Mycoacaricides: A comprehensive list with worldwide coverage and international classification of formulation types. *Biol. Control*, **43**, 237-256.
- FERRON, P. (1981) Pest control by fungi *Beauveria* and *Metarhizium*. In handbook of MICROBIAL CONTROL OF PESTS AND PLANT DISEASE 1970-1980 (Burges, H. D. ed.), chapter 24, pp. 465-482, Academic Press, London.
- 福原敏彦 (1991) 昆虫病理学 増補版, p. 234, 学会出版センター, 東京.
- GRACE, J. K. and ZOBBERI, M. H. (1992) Experimental evidence for transmission of *Beauveria bassiana* by *Reticulitermes flavipes* workers (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology*, **20**, 23-28.
- HARAZONO, K., YAMASHITA, N., SHINZATO, N., WATANABE, Y., FUKATSU, T. and KURANE, R. (2003) Isolation and characterization of Aromatics-degrading Microorganisms from the gut of the lower termite *Coptotermes formosanus*. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* **67**, 889-892.
- HÄNEL, H. (1981) A bioassay for measuring the virulence of the insect pathogenic fungus *Metarhizium anisopliae*(metsch.) Sorok. (fungi imperfecti) against the termite *Nasutitermes exitiosus* (Hill) (Isoptera, Termitidae). *Z. ang. Ent.*, **92**, 9-18.
- HÄNEL, H. (1982a) Selection of a fungus species, suitable for the biological control of the termite *Nasutitermes exitiosus* (Hill). *Z. ang. Ent.*, **94**, 237-245.
- HÄNEL, H. (1982b) The life cycle of the insect pathogenic fungus *Metarhizium anisopliae* in the termite *Nasutitermes exitiosus*. *Mycopathologia*, **80**, 137-145.
- KARLSHØJ, K., NIELSEN, P. V. and LARSEN, T. O. (2007) Differentiation of Closely Related Fungi by Electronic Nose Analysis. *J. Food Sci.*, **72**, 187-192.
- KRAMM, K. R. and WEST, D. F. (1982) Termite pathogens: effects of ingested *Metarhizium*, *Beauveria*, and *Gliocladium* conidia on worker termite (*Reticulitermes* sp.). *J. Invertebr. Pathol.*, **40**, 7-11.
- KRAMM, K. R., WEST, D. F. and ROCKENBACH, P. G. (1982) Termite pathogens: Transfer of the entomopathogen *Metarhizium anisopliae* between *Reticulitermes* sp. Termites. *J. Invertebr. Pathol.*, **40**, 1-6.
- LAI, P. Y., TAMASHIRO, M. and FUJII, J. K. (1998) Pathogenicity of six strains of entomopathogenic fungi to *Coptotermes formosanus*. *J. Invertebr. Pathol.*, **39**, 1-5.
- St. LEGER, R. J., COOPER, R. M. and CHAMLEY, A. K. (1986) Cuticle-Degrading Enzymes of Entomopathogenic Fungi: Cuticle Degradation in Vitro by Enzymes from Entomopathogens. *J. Invertebr. Pathol.*, **47**, 167-177.
- LIU, M. Y. and CASIDA, J. E. (1993) High affinity binding of [<sup>3</sup>H]imidacloprid in the insect acetylcholine receptor. *Pest. Biochem. Physiol.*, **46**, 40-46.
- 三国辰夫・河上 清・中山 緑 (1982) 蚕の硬化病菌の1種, 黒きょう病菌, *Metarhizium anisopliae* (METSCHNIKOFF) SOROKIN の桑園土壌における消長, *日蚕雑*, **51**, 325-331.
- MINKLEY, N., FUJITA, A., BRUNE, A. and KIRCHNER, W. H. (2006) Nest specificity of the bacterial community in termite guts (*Hodotermes mossambicus*). *Insect. Soc.*, **53**, 339-344.
- 森本 桂 (2000) シロアリと防除対策 第1章 シロアリ, pp. 1-119, 社団法人日本しろあり対策協会, 東京.
- NODA, S., IDA, T., KITADA, O., NAKAJIMA, H., KUDO, T. and OHKUMA M. (2005) Endosymbiotic *Bacteroidales* Bacteria of the Flagellated Protist *Pseudotriconympha grassii* in the Gut of the Termite *Coptotermes formosanus*. *Appl. Environ. Microbiol.* **71**, 8811-8817.
- OHKUMA, M. and KUDO, T. (1996) Phylogenetic diversity of the intestinal bacterial community in the termite *Reticulitermes speratus*. *Appl. Environ. Microbiol.*, **62**, 461-468.
- 大熊盛他・守屋繁春・工藤俊章 (1998) シロアリの腸内共生系, 蛋白質・核酸・酵素, **47**, 1237-1245.
- PARK, K. C. and BACKER, T. C. (2002) Improvement of signal-to-noise ratio in electroantennogram responses using multiple insect antennae. *J. Insect Physiol.*, **48**, 1139-1145.
- PRADEL, E., ZHANG, Y., PUJOL, N., MATSUYAMA, T., BARGMANN, C. I. and EW BANK, J. J. (2007) Detection and avoidance of a natural product from the pathogenic bacterium *Serratia marcescens* by *Caenorhabditis*

- elegans*. *PNAS*, **104**, 2295-2300.
- QUESADA-MORAGA, E., CARRASCO-DIAZ, J. -A. and SANTIAGO-ÁLVAREZ, C. (2006) Insecticidal and anti-feedant activities of proteins secreted by entomo-pathogenic fungi against *Spodoptera littoralis* (Lep., Noctuidae). *J. Appl. Entomol.*, **130**, 442-452.
- RATH, A. C. (2000) The Use of Entomopathogenic Fungi for Control of Termites. *Biocont. Sci. Tech.*, **10**, 563-581.
- ROSENGAUS, R. B., MAXMEN, A. B., COATES, L. E. and TRANIELLO, J. F. A. (1998) Disease resistance: a benefit of sociality in the dampwood termite *Zootermopsis angusticollis* (Isoptera: Termopsidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **44**, 125-134.
- ROSENGAUS, R. B. and TRANIELLO, J. F. A. (2001) Disease susceptibility and the adaptive nature of colony demography in the dampwood termite *Zootermopsis angusticollis*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **50**, 546-556.
- SEGER, C., ERLEBACH, D., STUPPNER, H., GRIESSER, U. J. and STRASSER, H. (2005) Physicochemical Properties of Oosporein, the Major Secreted Metabolite of the Entomopathogenic Fungus *Beauveria brongniartii*. *Helv. Chim. Acta*, **88**, 802-810.
- 清水 進 (2000) 微生物の資材化：研究の最前線, pp. 215-222, ソフトサイエンス社, 東京.
- SHIMIZU, S. and YAMAJI, M. (2002) Pathogenicity of entomopathogenic fungi to the termite, *Reticulitermes speratus*. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.*, **46**, 89-91 (in Japanese with English summary).
- SHIMIZU, S. and YAMAJI, M. (2003) Effect of density of the termite, *Reticulitermes speratus* Kolbe (Isoptera: Rhinotermitidae), on the susceptibilities to *Metarhizium anisopliae*. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* **38**, 125-135.
- SIDERHURST, M. S., JAMES, D. M., BLUNT, T. D. and BJOSTAD, L. B. (2005) Endosymbiont Biosynthesis of Norharmane in *Reticulitermes* Termites (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology*, **45**, 687-705.
- STEINBRECHT, R. A. (1999) V Olfactory Receptors. In: E. Eguchi and Y. Tominaga (eds), *Atlas of Arthropod Sensory Receptors –Dynamic Morphology in Relation to Function*, pp156-176, Springer-Verlag Tokyo, Hong Kong.
- TALAEI-HASSANLOUI, R., KHARAZI-PAKDEL, A., GOETTEL, M. S., LITTLE, S. and MOZAFFARI, J. (2007) Germination polarity of *Beauveria bassiana* conidia and its possible correlation with virulence. *J. Invertebr. Pathol.*, **94**, 102-107.
- TANADA, Y. and KAYA, H. K. (1993) INSECT PATHOLOGY, p. 666, Academic Press Inc. New York.
- VARGO, E. L., HUSSENER, C. and GRACE, J. K. (2003) Colony and population genetic structure of the Formosan subterranean termite, *Coptotermes Formosanus*, in Japan. *Mol. Ecol.*, **12**, 2599-2608.
- WILSON, E. O. (1971) *The Insect Societies*, p. 562, Harvard University Press, Cambridge.
- 柳沼勝彦 (1990) モモシクイガの病原糸状菌の土壌からの検出. *果樹試報*, **17**, 77-89.
- 山田常雄・前川文夫・江上不二夫・八杉竜一・小関治男・古谷雅樹・日高敏隆 (1983) 岩波生物学辞典 第3版, p. 349, 株式会社岩波書店, 東京.
- YANAGAWA, A. and SHIMIZU, S. (2005) Defense strategy of the termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki to entomopathogenic fungi. *Jpn. J. Environ. Entomol. Zool.*, **16**, 17-22.
- YANAGAWA, A. and SHIMIZU, S. (2007a) Resistance of the termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki to *Metarhizium anisopliae* due to grooming. *BioControl*, **52**, 75-85.
- YANAGAWA, A. and SHIMIZU, S. (2007b) Detection of entomopathogenic fungus conidia in alimentary tracts of the termite, *Coptotermes formosanus*. *Jpn. J. Environ. Entomol. Zool.*, **18**, 161-168.
- YANAGAWA, A., YOKOHARI, F. and SHIMIZU, S. (2008a) Defense mechanism of the termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki, to entomopathogenic fungi. *J. Inver. Pathol.*, **97**, 165-170.
- YANAGAWA, A., YOKOHARI, F. and SHIMIZU, S. (2008b) The role of antennae in removing entomopathogenic fungi from cuticle of the termite, *Coptotermes formosanus*. *J. Insect Sci.* (In press).
- YENDOL, W. G. and PASCHKE, J. D. (1965) Pathology of an *Entomophthora* Infection in the Eastern Subterranean Termite *Reticulitermes flavipes* (Kollar). *J. Invertebr. Pathol.*, **7**, 414-422.
- YOSHIMURA, T. and TAKAHASHI, M. (1998) Temitocidal performance of an entomogenous fungus, *Beauveria brongniartii* (SACCARDO) in laboratory Test. *Jpn. Environ. Entomol. Zool.*, **9**, 12-22.
- YOSHIMURA, T., TSUNODA, K., TAKAHASHI, M. and KATSUDA, Y. (1992) Pathogenicity of an Entomogenous Fungus, *Conidiobolus coronatus* TYR-RELL and MACLEOD, to *Coptotermes formosanus* SHIRAKI. *J. Entomol. Zool.*, **4**, 11-16.
- ZHANG, Y. (2008) Neuronal mechanisms of *Caenorhabditis elegans* and pathogenic bacteria interactions. *Curr. Opin. Microbiol.*, **11**, 257-261.
- ZHANG, Y., LU, H. and BARGMANN, C. I. (2005) Pathogenic bacteria induce aversive olfactory learning in *Caenorhabditis elegans*. *Nature*, **438**, 179-184.
- ZOBERI, M. H. (1995) *Metarhizium anisopliae* a fungal pathogen of *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Mycologia*, **87**, 354-359.