

共生微生物 *Wolbachia* と天敵昆虫—特に寄生蜂について

農林水産省中国農業試験場虫害研究室 三 浦 一 芸

はじめに

Wolbachia (図-1) の基本的な紹介は本特集の石川・星崎両氏に譲るとし、ここでは天敵昆虫、主に寄生蜂と *Wolbachia* の関係について紹介する。本稿では、まず *Wolbachia* が確認されている天敵昆虫を紹介する。次に *Wolbachia* による寄主の性操作の中で産雌性単為生殖現象を取り上げる。最後に、害虫防除への *Wolbachia* の利用研究について言及してみる。

I 天敵昆虫での *Wolbachia* の確認

生物農薬等で注目されている天敵昆虫で現在までに *Wolbachia* が確認されている種を表-1 に挙げる。主だった天敵昆虫は *Wolbachia* の寄主になっていることがわかる。WERREN et al. (1995 b) は亜熱帯の昆虫各種で *Wolbachia* の感染率を調べた結果、16.9%の昆虫種が感染していることを報告した。しかし、多くの種では単一の個体群しか調査されていないので昆虫種全体の *Wolbachia* の感染率は16.9%よりはるかに高いのかもしれない。なぜなら天敵昆虫の場合、同一種でもかなり広い範囲の複数の個体群を調べた結果発見されているからである。例えば、*Trichogramma chilonis* は台湾とハワイで感染が確認されている。しかし、日本の *T. chilonis* ではまだ確認されていない。

Wolbachia は広く無脊椎動物に感染しており、様々な生殖異常、主に細胞質不適合、産雌性単為生殖化、遺伝的雄の雌化を生じることが知られている。天敵昆虫では細胞質不適合と産雌性単為生殖化が知られている (表-1)。

細胞質不適合はキョウソヤドリコバチ (*Nasonia vitripennis*) と *N. giraulti* の間で知られている (BREEUWER and WERREN, 1993)。細胞質不適合とは正常な雌雄がある組み合わせでは子どもを残すことができない現象である。この現象をつかさどる因子は核内には存在せず、細胞質に存在している。両寄生蜂種間では交尾は起こるが、雑種を生じないため未受精卵が単為発生した雄のみを生じる。しかし、抗生物質を使い *Wolbachia*

を除くと交尾すれば雑種の雌ができる。細胞質不適合の現象は系統ごとに掛け合わせた子どもの生存率や性を調査しなければならないため発見されにくい。そのため天敵の大量増殖で、知らない間に *Wolbachia* に感染 (以下、 W^+) した劣悪系統 (*Wolbachia* に感染したら劣悪になるという意味ではない) が混ざった場合、非感染 (以下、 W^-) の優良系統の母親の子どもができなくなる、という問題が生じる可能性がある。

Wolbachia による産雌性単為生殖化は主に寄生蜂で知られている。産雌性単為生殖をするある寄生蜂の *Wolbachia* を高温や抗生物質で除くと雄が出現する (STOUTHAMER et al., 1990)。これはオンシツツヤコバチ (*Encarsia formosa*) (ZCHORI-FEIN et al., 1992; KAJITA, 1993) やタマゴバチ (*Trichogramma* spp.) (STOUTHAMER et al., 1990) などで有名である。

II 産雌性単為生殖と *Wolbachia* の関係

膜翅目のいくつかの産雌性単為生殖を行う種では温度などの条件により雄が出ることが以前から知られていた (PERKINS, 1905; SMITH, 1941; FLANDERS, 1945)。最近、STOUTHAMER らはその原因は *Wolbachia* であることを明らかにした (ROUSSET et al., 1992; STOUTHAMER et al., 1993)。STOUTHAMER 氏はまず遺伝子移入 (introgress-

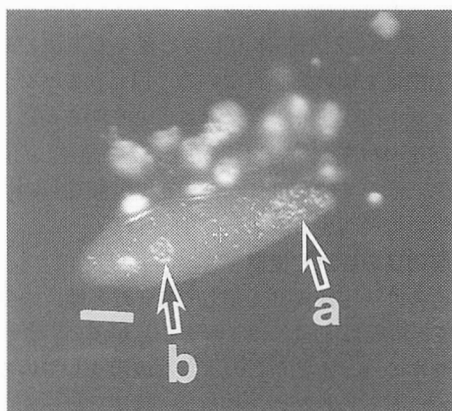


図-1 *Trichogramma kaykai* 卵の中の DAPI 染色された *Wolbachia*

a: *T. kaykai* の始原生殖細胞へかたまっている *Wolbachia* b: *T. kaykai* の染色体。バーは 20 μ m を表す。写真は産卵後 2 時間以内の卵。

Symbiotic Bacteria *Wolbachia* in Natural Enemies. By Kazuki MIURA

(キーワード: 共生微生物, 天敵昆虫, 寄生蜂, ボルバキア)

表-1 天敵昆虫と *Wolbachia*

分類群	表現型	引用文献
昆虫類 Insecta		
膜翅目 Hymenoptera		
タマゴバチ科 Trichogrammatidae		
<i>Trichogramma brevicapillium</i>	PI	STOUTHAMER and WERREN (1993)
<i>T. chilonis</i>	PI	STOUTHAMER et al. (1990)
<i>T. cordubensis</i>	PI	STOUTHAMER and WERREN (1993)
<i>T. deion</i>	PI	同上
<i>T. embryophagum</i>	PI	同上
<i>T. evanescens</i>	PI	同上
<i>T. nr. deion</i>	PI	同上
他3種		
コガネコバチ科 Pteromalidae		
<i>Muscidifurax uniraptor</i>	PI	STOUTHAMER et al. (1994)
<i>Nasomia vitripennis</i>	CI	BREEUWER et al. (1992)
<i>N. giraulti</i>	CI	同上
ツヤコバチ科 Aphelinidae		
<i>Aphytis lignanensis</i>	PI	ZCHORI-FEIN et al. (1995)
<i>A. yanonensis</i>	?	WERREN et al. (1995 a)
<i>Encarsia formosa</i>	PI	ZCHORI-FEIN et al. (1992); KAJITA (1993)
ヒメコバチ科 Eulophidae		
<i>Melittobia</i> sp.	?	WERREN et al. (1995 a)
半翅目 Hemiptera		
ハナカメムシ科 Anthocoridae		
<i>Orius sauteri</i>	?	三浦ら未発表
<i>O. similis</i>	?	三浦ら未発表
ダニ類 Acari		
カブリダニ科 Phytoseiidae		
<i>Phytoseiulus persimilis</i>	?	BREEUWER and JACOBS (1996)

PI: 産雌性単為生殖化, CI: 細胞質不適合, ? : 不明.

sion) という手法を使い *Trichogramma* の産雌性単為生殖は核遺伝子が関与していないことを明らかにした。遺伝子移入とは連続戻し交雑をすることによりその核を100%近く置換した別個体のものに変える方法である。次に抗生物質を使い細胞質にいたと思われるバクテリアを除くと雄が出現するようになることを明らかにした。そして、そのバクテリアを *Wolbachia* と同定した。

さて、どうして雌だけになるのか? 膜翅目の性決定機構を含めて説明する。

1 膜翅目の性決定機構

膜翅目の性決定様式は受精した $2n$ だと雌、未受精で n だと雄と単純に理解されていることが多い。これは教科書的な本のほとんどがこのような表現をしているので仕方がないかもしれない。しかし、現実にはそんなに単純ではなく、現在も性決定機構について盛んな議論がされている (例えば COOK, 1993; COOK and CROZIER, 1995; QUICKE, 1997)。というのも $2n$ の雄が存在するからである (例えば, *Bracon hebetor* (Whiting, 1943); *Tricho-*

gramma chilonis (深田・竹村, 1943) など)。これまでの主な性決定機構のモデルとして、① CSD 説 (complementary sex determination; 相補的遺伝子説) として一遺伝子座複対立遺伝子説 (WHITING, 1939) と多遺伝子座複対立遺伝子説 (SNELL, 1935; CROZIER, 1971), ② 遺伝子バランス説 (CUNHA and KERR, 1957; KERR, 1974), ③ 遺伝子刷り込み説 (POIRIE et al., 1992; BEUKEBOOM, 1995; DOBSON and TANOUYE, 1998) などが提唱されている。その中で CSD 説は膜翅目の系統樹上の広い範囲で確認されている (COOK, 1993; COOK and CROZIER, 1995) ので、その中の一遺伝子座複対立遺伝子説を図-2 に示した。このモデルの場合、性決定様式は単数・倍数型の単一遺伝子座・複対立遺伝子型で、単一の性決定遺伝子座について、対立遺伝子がヘテロの場合に雌、ホモあるいはヘミの場合に雄になる。このモデルでは同系交配を重ねると $2n$ の雄が出現する。

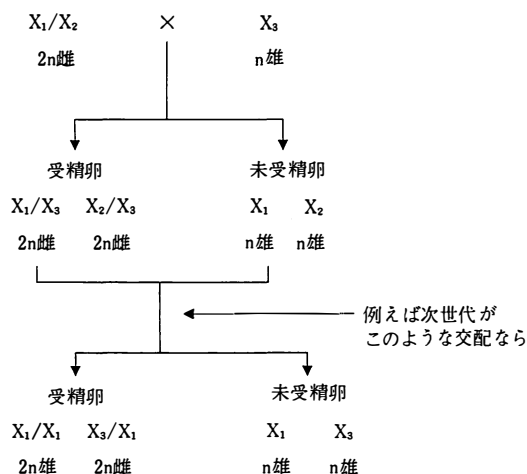


図-2 一遺伝子座複対立遺伝子説

X: 性決定遺伝子座; X_1 , X_2 , X_3 : 複対立遺伝子。

2 *Wolbachia* による産雌性単為生殖の減数分裂以降の染色体の経時的変化

一般に膜翅目の産雌性単為生殖種では減数分裂が終了する前の段階で復帰核が形成され雌になるとされている (WHITE, 1973)。一方, STOUTHAMER and KAZMER (1994) は *Wolbachia* による産雌性単為生殖種の減数分裂以降の染色体の経時的変化を観察した。その結果, *Wolbachia* 感染雌の卵は通常と変わらない減数分裂を行い, 単為発生開始後の第一卵割 (体細胞分裂) 後の核が融合して $2n$ となると考察した (図-3)。また, 彼らはいくつかの酵素の遺伝子座を用いて, W^- 系統と W^+ 系統にそれぞれ W^- 系統の雄を交配した F1 について対立遺伝子の分離比を比較検討し, 同程度に組替えが起こっていることから, W^+ 系統でも正常に減数分裂が起こっていると結論した。つまり, 同じゲノムが単純に2倍になり, どの遺伝子座をとってもホモ状態ということになる。

もし, 膜翅目全体の性決定機構が CSD 説を基本として成り立っているのであるならば, STOUTHAMER 氏らの結果が正しければ産まれてくる子どもは雄になるはずである。そこで, STOUTHAMER and KAZMER (1994) や QUICKE (1997) らは, 少なくとも *Trichogramma* を含むコバチでは CSD 説は成立しないと主張する。筆者らもこの主張を確かめるために追試を行っている (三浦・小林, 1997)。 W^+ 系統の母親と娘の酵素の電気泳動の結果を見ると, 母親と娘ではバンドパターンが同じで, ホモであることを否定することはできなかった。一方, W^- の産雌性単為生殖系統で同様なことを調べたところ, 母親がヘテロである結果が得られた。これらの結果は W^+ と W^- の産雌性単為生殖機構は異なる可能性を

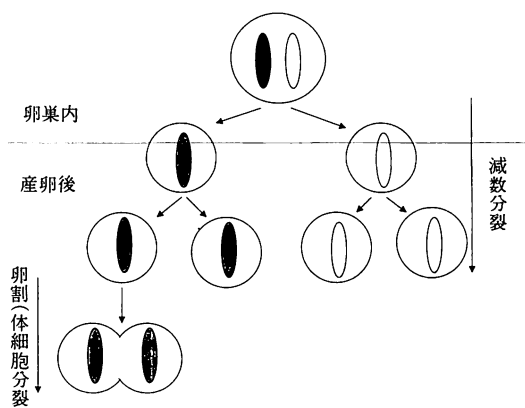


図-3 STOUTHAMER and KAZMER (1994) 説

成熟未受精卵は減数分裂第一分裂中期で分裂を停止しており, 産卵後付活されると分裂を再開する。

示している。また, STOUTHAMER 氏は産卵直後の卵から染色体観察を始めている。これはたいていの昆虫の成熟未受精卵では第一減数分裂の中期の状態にあり, 受精あるいは付活後分裂を再開し産下後に分裂を終了するからである (図-3 参照)。しかし, *Wolbachia* がいる卵巣の成熟卵を観察すると, 既に減数分裂が進行している像が得られた (三浦・小林, 1997)。これは彼らの考えより減数分裂が早く再開している可能性があることを意味する。

STOUTHAMER 氏らが主張するように CSD 説が成り立たないとすると, 彼らの結果はどのように説明したらよいのだろうか。 *Wolbachia* を取り除くと単数体雄が出現することから, *Trichogramma* では遺伝子刷り込み説で言う性決定遺伝子の突然変異が起こっているとは思えない。 *Wolbachia* は, ①遺伝子刷り込みを解除する, ②卵割核の融合を引き起こす, ということだろうか。あるいは全く別の説明があるのだろうか。いずれにせよ彼らの主張がまだ正しいかどうかかわからない。一番の問題点は, 彼らは CSD 説に代わる説得力のある説をまだ出していない, ということである。CSD 説は膜翅目全体の様々な分類群で観察されており, *Wolbachia* が関与している群だけがそうではないというのも最節約的ではない。膜翅目の性決定機構は進化生物学や大量増殖の際の問題点でもあるので (COOK and CROZIER, 1995; 野田・宮井, 1996), 早急に明らかにすべきである。

III どうやって感染してきたのか?

水平感染 (ここでは種から種への感染をいう; 垂直感染: 親から子への感染をいう) を示唆する証拠としては, ①系統樹からの推定, ②マイクロインジェクション

利用, ③遺伝子移入法, などが知られている。WERREN et al. (1995 a) は *ftsZ* 領域のシーケンス結果を基に系統樹を構築し, その中でオナジショウジョウバエ (*Drosophila simulans*) とその寄生蜂 *Asobara tabida* の *Wolbachia* のシーケンス結果が非常に類似していることから, ここで水平感染が起こったと推定している。また, SCHILTHUIZEN and STOUTHAMER (1997) は *Trichogramma* の ITS2 領域とその *Wolbachia* の *ftsZ* 領域のシーケンス結果より作成した系統樹を合わせ, 水平感染が過寄生の現象により起こっていると推定している。BOYLE et al. (1993) はマイクロインジェクションにより *Wolbachia* を W^- 系統のオナジショウジョウバエとキイロショウジョウバエ (*D. melanogaster*) へ感染させた。BREEUWER and WERREN (1993) は, 遺伝子移入の方法を利用しキョウソヤドリコバチ (*Nasonia vitripennis*) と *N. giraulti* の細胞質を置換することにより *Wolbachia* を移行させた。

筆者らは W^- の *Trichogramma chilonis* を W^+ のスジコナマダラメイガ (*Ephesia kuhniella*) 卵で飼育し感染することを確認した (三浦ら, 未発表)。系統樹からも推定されたように, 寄主と寄生者という関係が *Wolbachia* の水平感染の一つの過程であることは明らかだと考えられる。

IV 寄生蜂個体群の適応度に対する *Wolbachia* 感染の影響

Wolbachia は寄主種の細胞質中に生存し, 母から子へ経卵伝染する。雄のつくる精子にはほとんど細胞質がないので, 雄は *Wolbachia* を子へ伝ええない。ゆえに *Wolbachia* は寄主種を産雌性単為生殖化することにより自身の適応度を高めていると予測される。しかし, このことは同一種内の W^+ 系統と W^- 系統の寄生蜂の適応度を比較して結論を出さねばならない。 W^+ の産雌性単為生殖個体群の適応度は, W^- の産雄性単為生殖個体群に対して高いのか? *Trichogramma* の場合, 野外では W^- 個体群の中に W^+ 個体群が共存していたりする (STOUTHAMER and LUCK, 1993) が, W^+ 個体群は採集されることは際立って珍しい。この問題の理解は将来的に W^+ 個体群がどのような広がりを示すかを予測するためにも必要である。

STOUTHAMER and LUCK (1993) は W^+ 系統と W^- 系統の *Trichogramma deion* と *T. pretiosum* の産卵数などを比較した。その結果, W^- 系統 (普通の生殖様式) の産卵数が W^+ よりも高いと報告した。一方, 筆者らは STOUTHAMER 氏から分譲された *Trichogramma kaykai* の

W^+ 系統と W^- 系統の生活史パラメータを比較した (三浦・小林, 1998)。卵から成虫羽化までの生存率には差がなかった。産卵数は極端な差は認められなかったが, 産卵雌数は明らかに W^+ 系統が高かった。それらの結果を利用して内的自然増加率を求めたところ, 若干 W^+ 系統が高かった。これは明らかに対照的である。*Wolbachia* にとって寄主の産雌性単為生殖化が適応的かどうか, いまだに明らかではない。

V 利用方法

Wolbachia の害虫防除への利用を検討してみる。利用方法は主に二つ考えられる。一つは細胞質不適合の害虫防除への利用である。細胞質不適合は W^+ の雄と W^- の雌との組み合わせで子どもができない。人為的に W^+ の雄を作り野外に大量に放飼すれば, ウリミバエで成功をおさめた不妊化法と同様な効果が得られると考えられる。

もう一つは *Wolbachia* を利用した天敵昆虫の大量増殖への応用がある。両性生殖系統を単性生殖化するのである。天敵昆虫を大量増殖するときに, 雌雄存在する両性生殖系統を増やすより単性生殖系統を増やすほうが効率が良いはずである。

おわりに

以上, 紹介してきたようにまだわからないことが多いのが現状である。星崎 (1997) に書かれているように *Wolbachia* の研究は飛躍的に進展し, 系統学, 遺伝学, 生態学, 発生学など幅広い分野で注目されている。東京大学理学部の石川 統氏が中心となって行われている国際学術研究 (WILKINSON, 1998) のように, いろいろな分野の研究者が一堂に会しながら情報交換を行うことによって研究の進展が期待される。

なお, 本稿をまとめるに当たって, 農水省中国農業試験場 小林正弘氏, 神戸大学 大石陸生氏, 島根大学 星川和夫氏, 京都府大 阿部芳久氏, 東京大学 星崎杉彦氏にご校閲・ご助言をいただいた。ここに記して深く感謝する次第である。

引用文献

- 1) BEUKEBOOM, L. W. (1995): BioEssays 17: 813~817.
- 2) BREEUWER, J. A. J. and G. JACOBS (1996): Exp. Appl. Acarology 20: 421~434.
- 3) ——— and J. H. WERREN (1993): Heredity 70: 428~436.
- 4) BOYLE, L. et. al. (1993): Science 260: 1796~1799.
- 5) CROZIER, R. H. (1971): Am. Nat. 105: 399~412.
- 6) COOK, J. M. (1993): Heredity 71: 421~435.
- 7) ——— and R. H. CROZIER (1995): TREE 10: 281~286.

- 8) CUNHA, A. B. and W. E. KERR (1957) : Forma et Functio 1: 33~36.
- 9) DOBSON, S. L. and M. A. TANOUVE (1998) : Genetics 149: 233~242.
- 10) FLANDERS, S. A. (1945) : Am. Nat. 79: 122~141.
- 11) 深田 祝・竹村光治 (1943) : 遺伝学雑誌 19: 275~281.
- 12) 星崎杉彦 (1997) : 日本生物地理学会会報 52: 71~81.
- 13) KAJITA, H. (1993) : Appl. Entomol. Zool. 28: 115~117.
- 14) KERR, W. E. (1974) : Insectes Soc. 21: 357~367.
- 15) 三浦一芸・小林正弘 (1997) : 日本昆虫学会・応動昆虫同大会講要, p. 128.
- 16) ——— (1998) : 同上, p. 100.
- 17) ——— (1998) : 日本昆虫学会大会講要, p. 113.
- 18) 野田隆志・宮井俊一 (1996) : 日本昆虫学会・応動昆虫同大会講要, p. 198.
- 19) PERKINS, R. C. L. (1905) : Hawaii Sugar Planters Association Exp. Stat. Bull. 1: 187~203.
- 20) POIRIE, M. et al. (1992) : seminars in Develop. Biol. 3: 357~361.
- 21) QUICKE, D. L. J. (1997) : Parasitic Wasps, Chapman & Hall, London, 470 pp.
- 22) ROUSSET, F. et al. (1992) : Pro. R. Soc. Lond., B. 250: 91~98.
- 23) SCHILTHUIZEN, M. and R. STOUTHAMER (1997) : ibid. B 264: 361~366.
- 24) SMITH, S. B. (1941) : Sci. Agri. 21: 245~305.
- 25) SNELL, G. D. (1935) : Pro. Natl. Acad. Sci. USA 21: 446~453.
- 26) STOUTHAMER, R. and R. F. LUCK (1993) : Entomol. Exp. Appl. 67: 183~192.
- 27) ——— and D. J. KAZMER (1994) : Heredity 73: 317~327.
- 28) ——— and J. H. WERREN (1993) : J. Invertebr. Pathol. 61: 6~9.
- 29) ——— et al. (1990) : Proc. Natl. Acad. Sci. USA 87: 2424~2427.
- 30) ——— et al. (1993) : Nature 361: 66~68.
- 30) ——— et al. (1994) : Norwegian J. Agri. Sci. 16: 117~122.
- 32) ZCHORI-FEIN, E. et al. (1992) : Experientia 48: 102~105.
- 33) ——— et al. (1995) : Insect Mol. Biol. 4: 173~178.
- 34) WERREN, J. H. et al. (1995 a) : Proc. R. Soc. Lond. B 261: 55~71.
- 35) ——— et al. (1995 b) : ibid. B 262: 197~204.
- 36) WHITE, M. D. J. (1973) : Animal cytology and evolution. Cambridge University Press, Cambridge, 961 pp.
- 37) WHITING, P. W. (1939) : Genetics 24: 110~111.
- 38) ——— (1943) : ibid. 28: 365~382.
- 39) WILKINSON, T. L. (1998) : TREE 13: 213~214.

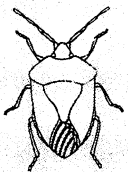
発行

日本植物防疫協会

「昆虫の飼育法」

昆虫の飼育法

湯嶋 健
釜野静也 編
玉木佳男



社団法人
日本植物防疫協会

湯嶋 健・釜野静也・玉木佳男 共編

収録種(項目)数 126種

B5判 400 ページ

定価 本体 11,650 円(税別) 送料サービス

昆虫の飼育法について、実際に飼育に従事されている方に、独特のコツを含めて詳述していただいた。総論では、共通性のある、餌の種類／人工飼料の調整／飼育虫の病気対策／虫質管理／飼育環境／飼育施設／飼育計画と作業計画などを、各論では、126種(項目)の虫につき、材料の採集／餌／飼育法／作業計画／注意事項と問題点／参考文献などを詳述。付録に、ビタミン混合とその作り方、無機塩混合物とその作り方、昆虫用市販人工飼料リストを付す。

社団法人 日本植物防疫協会

〒170-8484 東京都豊島区駒込1-43-11
Tel.03-3944-1561(代) Fax.03-3944-2103