

昆虫と微生物の栄養・代謝共生

東京大学大学院理学系研究科生物科学専攻細胞生理化学研究室 佐々木 哲 彦

はじめに

昆虫類の中には、食材料昆虫、吸血性昆虫、吸汁性昆虫など、動物の栄養源としては必ずしも好ましくない餌を常食とし、新しい生態的地位に進出しているものが数多く存在する。これらの栄養的に偏った餌を常食としている昆虫のほとんどは、消化器官やその周辺の組織に共生微生物を保有し、微生物のもつ代謝系を取り込むことによって、栄養バランスの悪い餌を利用可能にしている。宿主昆虫と共生微生物の相互依存度は、それぞれの共生系で異なるが、宿主が正常に成長・繁殖するために共生微生物は不可欠で、共生微生物にとっては、その宿主の体内が唯一の生息場所である場合が多い。このような相互依存的な共生系を構成する微生物の多くは、宿主から分離して昆虫体外で培養することができない。このため、共生系の機能を調べるうえで、昆虫と微生物を分離して系を単純化することが困難で、両者の相互作用の解析は決して容易ではない。昆虫全体の約10%が共生微生物を保有していると思われていたが、共生系の機能が明らかにされているものはむしろ例外的である。本稿では、共生系について比較的研究が進んでいるシロアリ、ゴキブリ、ウンカおよびアブラムシの4種類の昆虫について、共生系の特徴と機能を紹介する。それぞれの共生系は互いに類似点と相違点を含み、昆虫の共生現象の生物学的意義と多様性を示す格好の例である。

I シロアリの消化共生系における窒素代謝

シロアリといえば、木造家屋を食い荒らす害虫というイメージが強いが、自然界において、植物遺体、つまり樹木の材の部分や、落葉、落枝、樹皮片を分解し、栄養素をリサイクルするという物質循環上の重要な役割を担っている。植物遺体の主成分は、セルロースとリグニンで、繊維状のセルロース間に、複雑な樹枝状構造をもつリグニンが充填された極めて強固な構造をしている。また、動物の餌としては極端に窒素含量が低い。一般に昆虫の全組織での炭素と窒素の比は6:1ほどだが、植物

遺体の炭素：窒素比は100~500:1にすぎない。したがって、これを食物として利用するためには、二つの問題点を解決しなければならない。一つはセルロースの消化、もう一つは窒素の確保である。

シロアリは後腸の一部が肥大化して形成されたポーンチと呼ばれる嫌気性の袋の中に、様々な共生微生物を保有している。これらの共生微生物の機能について、不明な点も多く残されているが、直接・間接的にセルロース消化と窒素代謝に関与していると考えられている。シロアリのセルロース消化については、本特集の別の章で詳しくふれられているので、ここでは窒素代謝について述べる。

シロアリは空気中の窒素を固定する能力をもっていることが、窒素固定に必須なニトロゲナーゼ活性を測定するアセチレン還元法や、窒素の安定同位体である¹⁵N、いわゆる重窒素を用いた直接的な実験によって確かめられている (STAYLER and CHAPPELL, 1994)。窒素固定活性は後腸のポーンチで最も高く、シロアリを抗生物質処理すると活性が消失することから、この昆虫の窒素固定能は共生細菌に由来すると考えられる。実際、数種のシロアリの後腸から、窒素固定能をもつ細菌が単離培養されている。シロアリの窒素固定活性は種により、また、餌に含まれる窒素含量などの環境により、大きく異なることが知られている。

シロアリは窒素固定に加え、有機窒素のリサイクリングを行うメカニズムも備えている。多くの昆虫は窒素代謝の老廃物として尿酸を排出するが、シロアリは合成した尿酸を排出せず、脂肪体組織中に蓄えるという特徴をもっている。蓄えた尿酸を流動化して再利用するためには、尿酸分解の最初の反応を触媒するウリカーゼが必要である。ところが、シロアリ自身はこの酵素をもっていない。POTRIKUSとBREZNAK (1977) は、ヤマトシロアリ属の一種、*Reticulitermes flavipes*の後腸から、尿酸をアンモニア、二酸化炭素および酢酸に嫌気的に分解する細菌を単離した。その後の¹⁴Cと¹⁵Nを用いた一連の実験から、脂肪体に蓄えられた尿酸は、マルピーギ管経由で後腸に送られ、共生細菌により分解され、再びシロアリに吸収されることが示唆されている。また、尿酸として蓄積された窒素は、一個体内で再利用されるだけでなく、共食いを介して他個体によっても利用され、コ

Nutritional Interaction of Insects and their Symbiotic Microorganisms. By Tetsuhiko SASAKI

(キーワード: endosymbiont, nutritional physiology, nitrogen metabolism)

ロニー全体の窒素経済にも関与している。

II ゴキブリの細胞内共生細菌と尿酸の再利用

ゴキブリ目は系統的には比較的下等で、シロアリ目に近縁な昆虫である。食性はシロアリに比べ、一般に雑食傾向が強い。微生物との共生についてみると、ゴキブリ類は脂肪体内に菌細胞と呼ばれる特殊な細胞をもち、その中に細胞内共生細菌（共生体）を収納しているのが特徴である。ゴキブリの脂肪体内から細菌様の構造体が観察されたのは、今から100年以上も前で、これは昆虫の細胞内共生の最初の発見であった。ゴキブリの脂肪体には、菌細胞のほかに、尿酸細胞という尿酸を蓄えるために特殊化した細胞が存在する。ゴキブリ脂肪体の典型的な構造は、菌細胞が数個の尿酸細胞に囲まれ、それを通常の脂肪体細胞の層が包むような形になっている。共生体の機能について、研究の初期には、シロアリ後腸の共生細菌のように、窒素固定を行っているのではないかと疑われたが、現在ではこの可能性は完全に否定されている。この共生体は培養できないため、その機能については、間接的な方法による状況証拠しか得られていないが、尿酸代謝に関与していることが示唆されている。ゴキブリもシロアリ同様、尿酸を合成するが、それを排出せずに体内に蓄積する。ゴキブリを窒素含量の高い餌で飼育すると、体内に蓄積する尿酸が増加し、逆に窒素含量の低い餌で飼育すると、蓄積されていた尿酸が減少する。ところが、抗生物質やリゾチーム処理により、共生体を除去すると、昆虫の尿酸含量が20倍ほどに増大する(COCHRAN, 1985)。ゴキブリは、窒素を多く含んだ餌にありつけたときには、余分な窒素を尿酸として尿酸細胞に蓄え、十分な窒素が得られないと、共生体の代謝系により、蓄えておいた尿酸を利用すると考えられる。

III ウンカの酵母様共生体

栄養バランスの悪い食物を、微生物との共生によって利用することに成功している代表的な動物群として、植物汁液を常食としている同翅目昆虫が挙げられる。一般に、植物汁液は糖分を豊富に含む反面、有機窒素に乏しい。窒素のほとんどは遊離アミノ酸として存在するが、絶対量が少ないうえに、その組成は可欠アミノ酸が大部分を占め、必須アミノ酸含量が低く、動物の餌としては著しくバランスを崩している。この栄養上の問題と密接に関連して、同翅目に属するほとんどすべての昆虫が、微生物との共生系を発達させている。

同翅目は多数の農業害虫を含み、摂食による直接的被

害や、有害ウイルスの媒介などの間接的被害をもたらす。特に、イネの害虫であるウンカは稲作地帯の深刻な害虫である。歴史的には、1732(享保17)年のウンカの大発生は、米の収穫が平年の3分の1以下という大凶作を招き、日本史上最大の飢饉をもたらした。イネを寄主植物とする3種、ヒメトビウンカ、トビイロウンカ、セジロウンカのうち、ヒメトビウンカは日本で冬を越すが、他の2種は日本の冬を越せず、毎年6、7月ごろに梅雨前線南側を吹く温暖多湿な南西風に乗って、中国南部や東南アジアから日本に飛来し、その後、爆発的に個体数を増して被害を及ぼす。個体群の成長は、個体の成長速度と産卵能力によって規定される。例えば、トビイロウンカを25°Cで飼育した場合、卵期間が約10日、幼虫は約2週間で成虫になり、一雌当たりの産卵数は1,000個にも達する。そして、この旺盛な繁殖力は、脂肪体中の菌細胞に存在する真核性の酵母様共生体に大きく依存している。

筆者は、酵母様共生体の窒素代謝における役割を調べる目的で、トビイロウンカを材料として、無処理の正常虫と、高温処理により共生体を除去した非共生虫とで、排出物と昆虫全組織での尿酸含量を比較した。その結果、排出物にはほとんど尿酸は含まれず、昆虫全組織では、非共生虫の尿酸含量が正常虫の約3倍になっていた。次に、尿酸再利用に必須なウリカーゼ活性を測定したところ、正常虫からのみウリカーゼ活性が検出され、さらに、単離した酵母様共生体から、高い活性が検出された(SASAKI et al., 1996)。これらの実験結果は、ウンカの酵母様共生体が、ゴキブリの細菌性の共生体と同様に、尿酸を再利用していることを示唆している。

多くの昆虫は、10種類のアミノ酸を必須アミノ酸として要求する。ところが、合成培地を用いてウンカのアミノ酸要求性を調べた小山(1985)は、トビイロウンカが必須アミノ酸として要求するのは、ヒスチジン、システイン、メチオニンの三つのみであることを報告している。非共生虫のアミノ酸要求性は調べられていないが、酵母様共生体が必須アミノ酸のいくつかを宿主に供給している可能性が高い。

また、野田ら(1979)によるヒメトビウンカを用いた実験から、酵母様共生体はステロール代謝にも関与していることが示唆されている。野田らは高温処理により作成した非共生虫と正常虫のステロールを比較し、非共生虫では24-メチレンコレステロール含量が極端に低いことを見いだした。ウンカのステロール代謝の詳細は、まだ明らかにされていないが、共生体が何らかの役割を果たしていることは間違いない。

IV アブラムシの菌細胞共生系

昆虫の細胞内共生で、最も研究が進んでいるのは、ウンカと同じく同翅目に属するアブラムシであろう。農業害虫として、極めて大きな被害をもたらす昆虫の一つである。アブラムシは、その環境適応能力として、複雑な生活サイクルをもっている。典型的には、春先に越冬卵から胎生雌が生まれ、その後、単為生殖により指数関数的に個体数を増し、秋に雄虫と産卵雌虫が出現して越冬卵を残す。

胎生単為生殖世代のアブラムシの腹部には、発生段階の異なる胚が詰まっている。そして、この胚の発育に必要な栄養の重要な供給源になっているのが、菌細胞に収納された共生体である。アブラムシ類の中には、例外的に真菌を共生体として保有しているものも知られているが、ほとんどのアブラムシは細菌性の共生体をもつ。

アブラムシ菌細胞共生系の機能について、ここでは、エンドウヒゲナガアブラムシを実験材料として、これまでに得られた知見を述べる。アブラムシの共生体は抗生物質処理により、比較的容易に除去できる。例えば、リファンピシンを注射した成虫は、共生体を欠く幼虫を産む。こうして得られた非共生幼虫は、成虫にまで成長するが、次世代の幼虫を残せない不妊虫になる。共生体の窒素代謝における役割を調べる目的で、アブラムシが排出する甘露に含まれる窒素化合物を正常虫と非共生虫で比較した。まず、多くの昆虫の窒素代謝老廃物である尿酸の測定を行ったが、共生体の有無にかかわらず、尿酸は検出されなかった。また、昆虫の全組織からも尿酸が検出されなかったことから、そもそもアブラムシは尿酸を合成しないと結論された。他の窒素化合物を調べたところ、甘露に含まれる窒素化合物のほとんどは遊離アミノ酸で、非共生虫は正常虫に比べ、グルタミンとアスパラギンを多量に排出していた。そこで、合成培地を用いて、アブラムシが排出するアミノ酸をさらに詳しく分析した。その結果、非共生虫は、グルタミンやアスパラギンを全く含まない合成培地で飼育しても、これらのアミノ酸を多量に排出することが明らかになった。また、 ^{15}N で標識したグルタミンを含む合成培地でアブラムシを飼育し、このアミノ酸の利用を調べたところ、非共生虫では、可欠アミノ酸がわずかに標識されたのみであったが、正常虫では必須アミノ酸を含むほとんどすべてのアミノ酸に ^{15}N の取り込みが見られた。これらのことから、アブラムシは窒素代謝老廃物として、尿酸の代わりにグルタミンやアスパラギンを合成し、これらのアミノ酸は、共生体によって必須アミノ酸を含む他のアミノ酸

合成に再利用されることが推論された (SASAKI and ISHIKAWA, 1993)。もともとグルタミンやアスパラギンは師管液に含まれる主要なアミノ酸であり、筆者がアブラムシの飼育に用いているソラマメでは、これら二つが全アミノ酸の50%近くを占めている。したがって、これらのアミノ酸の利用度を上げることは、窒素代謝全体の効率化に大きく貢献することになる。

菌細胞や共生体を培養することはできないが、単離して短時間の代謝追跡実験を行うことは可能である。単離菌細胞に ^{15}N や ^{14}C で標識したグルタミンを取り込ませ、その代謝を追った結果、グルタミンは菌細胞の細胞質で、グルタミン酸に変換されることが明らかになった。単離共生体に ^{15}N 標識したグルタミン酸を加えると、その培養液中に、 ^{15}N を取り込んだ必須アミノ酸が放出されることも確かめられた (SASAKI and ISHIKAWA, 1995)。

アブラムシ共生系における有機窒素の流れを図-1に示した。グルタミンとアスパラギンは師管液に多く含まれ、また、アブラムシの代謝老廃物としても合成される。アスパラギンの代謝は調べられていないが、グルタミンは菌細胞に取り込まれ、その細胞質でグルタミン酸に変換され、共生体に利用される。グルタミン酸は多くのアミノ酸合成のアミノ基供与体であり、共生体に渡される窒素の形態として、極めて適した化合物であるといえる。アミノ基転移反応により、グルタミン酸は α -ケトグルタル酸になるが、これは共生体にとっての呼吸気質になる。すなわち、グルタミン酸のアミノ基は、宿主が必要とするアミノ酸の合成に使われ、残りの炭素骨格が共生体の呼吸に利用されると考えられる。

アブラムシ共生体の別の機能として、リボフラビンを合成しているという確かな証拠が得られている (NAKABACHI and ISHIKAWA, 1998)。リボフラビンを含まな

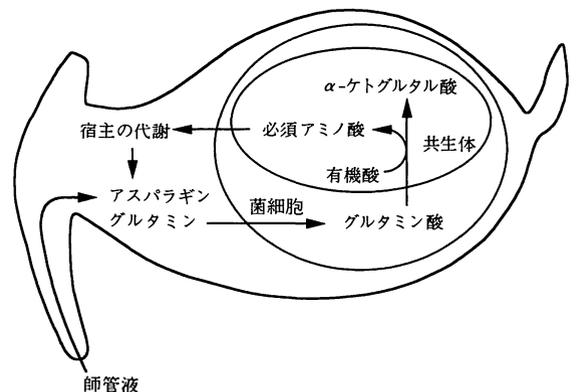


図-1 アブラムシ共生系の窒素代謝

い合成培地でアブラムシを飼育すると、正常虫の成長は阻害されないが、非共生虫はほとんど成長せずに死亡する。合成培地にリボフラビンを加えると、非共生虫の生育能力は回復する。共生体のリボフラビンシンターゼ遺伝子の発現は、盛んに繁殖している若い成虫では高いが、加齢に伴い、産仔数が減少するところには、この遺伝子の発現も低下する。リボフラビン以外のビタミン類の合成は、まだ調べられていない。

おわりに

昆虫と微生物の共生は極めて多様性に富む現象である。多様であるがために、個々の共生系に関する知見は限られ、この現象に関する我々の知識は断片的である。しかし、近年の分子生物学的手法の急速な発展により、培養できない共生微生物の同定と系統解析が可能になり、その機能について、微量の試料による遺伝子レベル

での解析ができるようになった。今後、これらの新しい手法を取り入れることによって、宿主と微生物の相互作用について、より詳細な知見が得られると同時に、昆虫の共生現象の統合的な理解が進むと期待される。

引用文献

- 1) COCHRAN, D.G. (1985): *Ann. Rev. Entomol.* 30: 29~49.
- 2) KOYAMA, K. (1985): *Appl. Ent. Zool.* 20: 424~430.
- 3) NAKABACHI, A. and H. ISHIKAWA (1998): *J. Insect Physiol.* in press.
- 4) NODA, H. et al. (1979): *ibid.* 25: 443~447.
- 5) POTRIKUS, C.J. and J. A. BREZNAK (1977): *Appl. Envir. Microbiol.* 33: 392~399.
- 6) SASAKI, T. and H. ISHIKAWA (1993): *Zool. Sci.* 10: 779~785.
- 7) ——— (1995): *J. Insect Physiol.* 41: 41~46.
- 8) ——— et al. (1996): *ibid.* 42: 125~129.
- 9) STAYTOR, M. and D.J. CHAPPELL (1994): *Comp. Biochem. Physiol.* 107 B: 1~10.

新しく登録された農薬 (10.9.1~9.30)

掲載は、種類名、有効成分および含有量、商品名(登録年月日)、登録番号(製造業者又は輸入業者)、対象作物:対象病害虫:使用時期および回数など。ただし、除草剤については、適用雑草:使用方法を記載。(…日…回は収穫何日前、何回以内散布又は摘採何日前、何回以内散布の略)。(登録番号20026~20033までの8件、有効登録件数は5369件)

【殺菌剤】

メトミノストロピン粒剤

メトミノストロピン15.0%

オリブライト1キロ粒剤(10.9.3)

20026(塩野義製薬), 20027(日産化学)

稲:いもち病:葉いもち初発10日前~10日後(収穫60日前まで)1回

チフルザミド・プロベナゾール粒剤

チフルザミド6.0%, プロベナゾール24.0%

オリゼメートグレートム1キロ粒剤(10.9.3)

20028(明治製菓), 20029(アグリード), 20030(日産化学)

稲:いもち病・紋枯病:出穂3~4週間前まで1回

【除草剤】

テニクロール・ピリブチカルブ・ベンスルフロンメチル水和剤

テニクロール4.0%, ピリブチカルブ10.0%, ベンスルフロンメチル1.4%

キングダムフロアブル(10.9.3)

20031(石原産業)

移植水稻:水田一年生雑草及びマツバイ・ホタルイ・ウリカワ・ミズガヤツリ(東北)・ヘラオモダカ(北海道)・ヒルムシロ・セリ・アオミドロ・藻類による表層はく離(北海道):移植後5~20日(ノビエ2.5葉期まで)1回:[埴壤土~埴土(減水深2cm/日以下):北海道, 埴壤土~埴土(減水深1.5cm/日以

下:東北):原液湛水散布

テニクロール・ピリブチカルブ・ベンスルフロンメチル水和剤

テニクロール4.0%, ピリブチカルブ10.0%, ベンスルフロンメチル1.0%

キングダムLフロアブル(10.9.3)

20032(石原産業)

移植水稻:水田一年生雑草及びマツバイ・ホタルイ・ウリカワ・ミズガヤツリ・ヒルムシロ(北陸, 九州を除く)・セリ(九州を除く)・アオミドロ・藻類による表層はく離(関東・東山・東海, 近畿・中国・四国の普通期):[移植後5~20日(ノビエ2.5葉期まで)1回:埴土~埴土(減水深2cm/日以下):北陸, 埴壤土~埴土(減水深1cm/日以下):関東・東山・東海の早期栽培地帯, 埴壤土~埴土(減水深1.5cm/日以下):関東・東山・東海の普通期栽培地帯, 埴土~埴土(減水深1.5cm/日以下):近畿・中国・四国の普通期栽培地帯, 移植後5~15日(ノビエ2.5葉期まで)1回:砂壤土~埴土(減水深1cm/日以下):九州の普通期栽培地帯]:原液湛水散布

グルホシネート液剤

グルホシネート0.17%

ザッソージ(10.9.25)

20033(アグレボ)

公園・庭園・堤とう・駐車場・道路・宅地・のり面等:一年生雑草・多年生雑草:雑草生育期3回:雑草茎葉散布