

シロアリの栄養生理と共生微生物

生物系特定産業技術研究推進機構 ^{とく}徳 ^だ田 ^{がく}岳

は じ め に

家屋害虫としてその名を世界に知られるシロアリは、我々人類にとって最も身近な昆虫の一つといってもいいだろう。誰もが認めるその驚異の木材消化能力と木材のみを主食として生活できる特異な生存能力は、消化管内に生息する微生物との共生関係の上に成り立っているといっても過言ではない。シロアリの栄養共生に関する研究はこの一世紀の間に、ゆっくりではあるが、着実に進展してきた。本稿では木材の主成分であるセルロースの消化共生に関する研究を中心にその足取りを振り返りながら、シロアリの消化管内で繰り上げられる栄養共生のメカニズムに迫ってみたいと思う。

本題に入る前に、一つお断りしておきたい。実は本稿を執筆しようとした矢先、理研の大熊らによってシロアリの腸内共生系に関する和文総説が「蛋白質・核酸・酵素」に掲載された（大熊ら，1998）。分子系統を中心にシロアリの消化管内共生微生物について大変要領よく解説されているため、本稿では共生微生物の分子系統など具体的な話はそちらに譲ることとする。是非、本稿を読まれる際にそちらも併せてご一読願いたい。

I 下等シロアリと高等シロアリ

ここでは、大ざっぱに日本のシロアリの生態と分類について述べておきたいと思う。シロアリは熱帯地方を中心に分布しており、分布の北限および南限は年平均気温 10 度のラインとほぼ一致する。つまりシロアリは、概して温暖な環境を好むのである。「シロアリ」とはシロアリ目に属する昆虫の総称で、全部で 7 科に分類され（図-1）、このうち、ムカシシロアリ科からミゾガシラシロアリ科に至る 6 科を下等シロアリと呼ぶ。日本には 3 科 6 属 15 種前後の下等シロアリが生息しているとされるが、本州で見つかるシロアリのほとんどは、ミゾガシラシロアリ科のヤマトシロアリとイエシロアリである。イエシロアリが関東までの温暖な海岸沿いに分布しているのに対して、ヤマトシロアリは北海道旭川付近までその分布を広げていると聞く。これら下等シロアリの消化管内には多数の原生動物が棲んでおり、木材消化の面で

共生関係にあると考えられている。

一方、シロアリ科に属するシロアリを、高等シロアリと呼ぶ。高等シロアリの一つの大きな特徴として、消化管内に前述の共生原生動物をもたないことがあげられる。高等シロアリはシロアリ全種のうちの 75% を占めており、ほとんどが熱帯地方に生息する。高等シロアリは四つの亜科に分類されており、3 亜科 4 属 4 種が日本に生息する。このうちキノコシロアリ亜科に属するタイワンシロアリは、日本でもっとも繁殖力（はんぶん）が強いシロアリといっ
てよい。このシロアリは自分の巣内でキノコ栽培を行うことが知られており、このキノコがシロアリの木材消化に一役買っていると考えられている。テングシロアリ亜科のタカサゴシロアリは、生きた木の樹幹などに黒いボールのような巣を作り、倒木や落枝、時には家屋の建材などの餌場まで蟻道を作って採餌に出かける。残るシロアリ亜科のニトベシロアリとムシャシロアリは土を食べるシロアリである。筆者もかつてそうであったように、シロアリといえば木を食べるものだと多くの方は思いこんでおられるだろう。しかしながら実際には、木を食べることをやめたシロアリも、数多く存在するのである。

II 共生微生物の研究の歴史

消化共生が定義される以前から、シロアリの消化管内に原生動物が生息することは良く知られていた（KOIDZUMI, 1921）。

本格的に消化共生の研究が開始されたのは 1923 年、CLEVELAND によってである。彼は一連の研究の中で、下等シロアリと原生動物が絶対的な消化共生の関係にあることを示した（CLEVELAND, 1923~26, 1928; CLEVELAND et al., 1934）。例えば、シロアリに熱処理や高酸素分圧処理を施して原生動物を死滅させると、シロアリはもはや木材を食べて生きては行けないが、原生動物を再感染させてやることで再び木材やセルロースを食べて生きていけるようになるというわけである。その後、TRAGER (1932, 1934) は、後腸の原生動物がセルロースの分解能力をもっていることを示し、原生動物によってセルロースがグルコースにまで分解され、放出されたグルコースをシロアリが腸壁から吸収すると主張した。HUNGATE (1938, 1939) はこの点についてさらに深く追求し、原生動物はセルロースを分解して得られたグルコースをさらに嫌氣的に発酵し、酢酸や水素、二酸化炭素にするこ

Nutritional Symbiosis in the Gut of Termites. By Gaku TOKUDA

(キーワード: シロアリ, 栄養共生, 消化生理, 共生微生物)

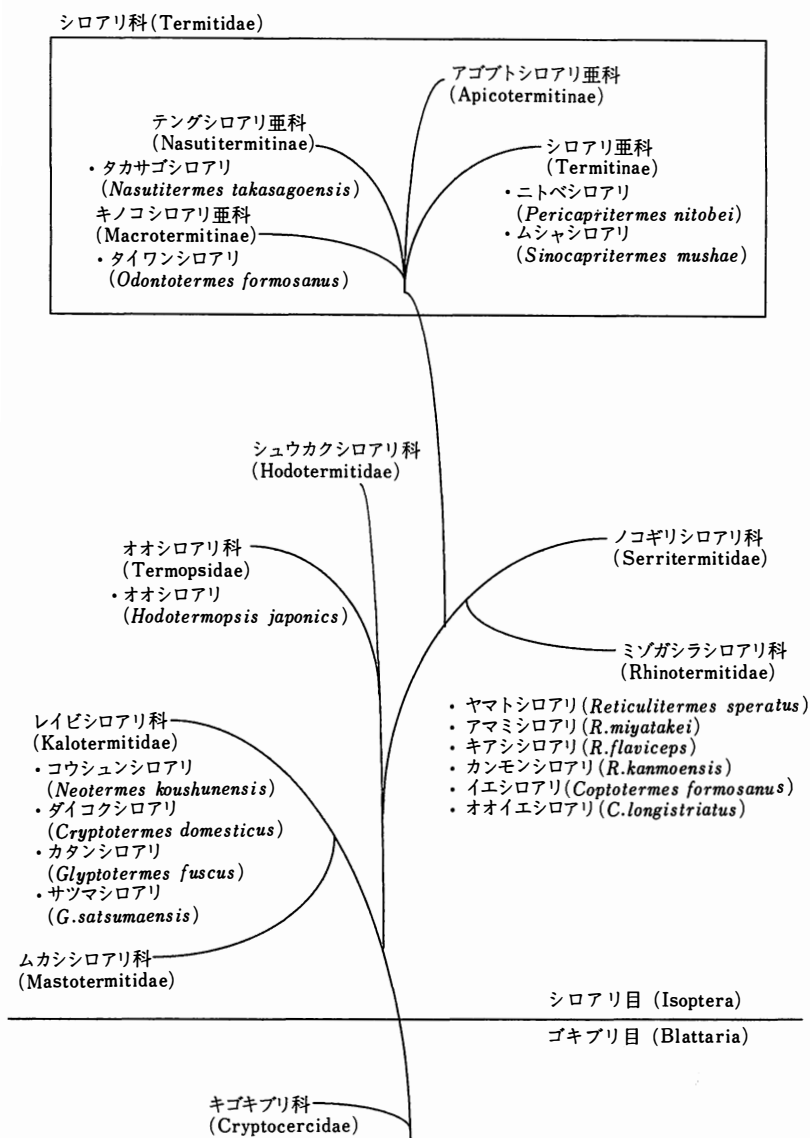


図-1 シロアリの系統関係と主な日本産シロアリの種類

にセルロースが特異的に原生動物の体内に取り込まれること、そして消化に伴って原生動物体内にグリコーゲンが蓄積されてくること、また一般に昆虫では吸収能がないはずの後腸上皮に、特殊な形態の吸収細胞が存在していることを電子顕微鏡を用いて示したのである (山岡・長谷, 1975, 1977, 1978)。これらの研究結果を踏まえ山岡は、セルロースは原生動物の体内でシロアリ由来のセルラーゼと原生動物由来のセルラーゼの協調作用によってグルコースにまで分解され、グリコーゲンとして原生動物の体内に貯蔵され原生動物自身によって利用される、そしてシロアリは原生動物の代謝産物の一部を後腸上皮細胞の特殊な構造から吸収し栄養分として利用しているという説を発表した (山岡, 1982)。後に、シロアリ由来の唾液腺セルラーゼについては性質が詳しく解明され、最近遺伝子配列が決定されるに至った (WATANABE et al., 1997, 1998)。しかしながら共生原生動物のセルラーゼについては、未だ詳しい性質さえ明らかになっていないのが現状である。

高等シロアリのセルロース消化の研究は、もっとも古いものでも 1950 年代になってからで

とを突き止めた。そこで彼は、シロアリは原生動物によって作られた酢酸などの代謝産物を吸収して酸化し、生活に必要なエネルギーを得ていると主張した。

それから 30 年ほどたった 1964 年、当時東京大学で大学院生をしていた横江がヤマトシロアリを用いて、原生動物を除去しても消化管にセルラーゼ活性があることを証明した (YOKOE, 1964)。その後、山口大学の山岡と長谷は同じヤマトシロアリを用いて、微生物のいないはずの唾液腺と原生動物の生息する後腸にそれぞれセルラーゼ活性があることを示した。彼らは唾液腺と後腸のセルラーゼの基質特異性がいくぶん異なることを示し、さら

ある (MISRA and RANGANATHAN, 1954)。研究材料としてはテングシロアリ亜科のシロアリが多く、1970 年代に行われた研究はセルラーゼ活性がバクテリアのほとんど観察されない中腸にあることを示していた (POTTS and HEWITT, 1973; O'BRIEN et al., 1979)。しかしながら 1980 年代前半までは下等シロアリの原生動物と同じように、後腸に多数棲息するバクテリアがセルロース消化に働いているのではないかという考え方が主流であった。シドニー大の SLAYTOR らの研究グループは、その後の一連の研究の中で *Nasutitermes exitiosus* と *N. walkeri* を用いて、①すべてのセルラーゼ活性が中腸にありバクテリア

の棲む後腸にはほとんど活性がないこと, ②抗生物質投与や絶食によってバクテリアを減少させてもセルラーゼ活性の低下が認められないこと, ③ EDTA+リゾチーム処理や超音波処理によってバクテリアの細胞壁を破壊しても, セルラーゼ活性が上昇しないこと, を示し, 微生物が高等シロアリのセルロース消化に関与していることを否定した (SLAYTOR, 1992)。

ところで前述したように, 高等シロアリにはキノコと共生関係をもつものがある。1978 年になって MARTIN らはオオキノコシロアリ属の *Macrotermes natalensis* を用いて消化管内の各種セルラーゼの分布を研究し, 「酵素獲得説」を提唱した (MARTIN and MARTIN, 1978)。つまり彼らは, キノコを食べることによってそのシロアリは下等シロアリの原生動物がもつ酵素と同じセルラーゼを獲得し, それとシロアリ自身ももつセルラーゼが協調的に働いてセルロースを分解すると考えたのである。1980 年代終わりになると, フランスの ROULAND らの研究グループは別のオオキノコシロアリ属のシロアリ (*M. mulleri*) を用いて MARTIN らとは異なる酵素獲得説を提唱した (ROULAND et al., 1988 a, 1988 b, 1989)。彼女らは MARTIN らの主張する酵素はシロアリ自身が最初からもっており, キノコから獲得して消化に役立っているのは別の基質特異性を示す酵素であろうと考えた。ところが, 1991 年になってさらに異なるオオシロアリ属のシロアリ (*M. subhyalinus* & *M. michaelsoni*) を用いて酵素獲得説を否定する研究が報告された。VEIVERS らは消化管抽出物とキノコからの抽出物をゲル濾過し, 両者のセルラーゼ活性の溶出曲線を重ね合わせ, シロアリのもつ全セルラーゼ活性のうちキノコに由来するものはわずか 9% にすぎないと主張した (VEIVERS et al., 1991)。その後, この問題についてはいまだに決着を見ていない。もう一つの考え方は, 体外消化管としてキノコを利用しているという考え方である。シロアリはキノコを特殊な糞の上に育てる。おそらくは自身で消化しきれなかったものをキノコに消化してもらい, 育ったキノコを食べるのではなからうかというのである (安部, 1989; VEIVERS, 1991)。キノコとシロアリの問題は, シロアリのセルロース消化共生系の進化を解明する上で大変重要な位置にあるのだが, 両者の関係がはっきりするまでには, まだしばらくの時間がかかりそうである。

III セルロース以外の消化にかかわる共生

木材の主成分としてはセルロースのほかに, ヘミセルロースやリグニンといったものが存在する。ヘミセルロースとは, 特定の多糖を指すのではなくて, キシランやガラクトマンナン, ペクチンなどといった多糖の総称で

ある。シロアリにおけるヘミセルロース分解についての研究は多くはない。最近の報告によると, ヤマトシロアリ自身もわずかにヘミセルロースの消化酵素をもつが, 主には後腸の微生物が分解を行っているようである (INOUE et al., 1997)。また, 高等シロアリではテングシロアリ亜科のシロアリで部分精製されたセルラーゼが, キシラン分解活性も併せもっていることが報告されている (POTTS and HEWITT, 1974)。最近になってシロアリから多くのヘミセルロース分解バクテリアが報告されており, 今後生体内での働きが注目される (SCHAFER et al., 1996)。また, キノコシロアリではやはり前述の ROULAND らが獲得酵素説を発表している (ROULAND et al., 1988 c)。果たして本当に食物に含まれる消化酵素がシロアリの消化管内で効率的に働くのか, 疑問が残るのも否めない。

残るリグニンは糖ではない。「メトキシ基をもつフェノール性フェノールプロパン体の重合によって生成したエーテル結合および C-C 結合で架橋された光学活性と規則性を欠いたフェノール性高分子」, という定義になる物質である。植物体においてセルロースを鉄筋とするなら, ちょうどコンクリートのような役目をするのがリグニンであり, そのおかげで植物は何メートルにもなるような体を丈夫に支えることができるのである。

シロアリのリグニン分解の研究はこの約 20 年の間細々と行われてきたが, 進行状況は芳しくない。その理由の一つとしては, リグニンを分解する生物としては白色腐朽菌とわずかのバクテリアが知られているのだが, これらはすべて好気的な条件下でのみ分解を行う。ところが微生物を抱えるシロアリの後腸は, 長い間完全な嫌気条件下にあると考えられていたので, ここではリグニン分解は起こらないだろうという考え方が根底にあったのかもしれない。また, リグニンは多糖のように加水分解酵素で行儀良く分解されたりはしない。重合の際にも分解の際にも, 酸化酵素が働くのである。モデル化合物を用いて酵素活性を定量できないわけではないが, リグニンのポリマーともなるとそれは難しくなってくる。また安定同位体 ^{14}C でリグニンを標識して呼吸の際出てくる $^{14}\text{CO}_2$ を計測する方法は煩雑であるし, 標識場所が芳香環かそれ以外の場所であるかによっても結果が変わってくるという問題もあるだろう。そんな中で現在では, シロアリの後腸が完全な嫌気条件下にはないこと, また好気条件下であればわずかの脱重合や芳香環の開裂が起きることが示唆されてきている (COOKSON, 1988; BRUNE et al., 1995; KUHNIGK and KONIG, 1997)。最近になって研究者も増えつつあり, 今後の展開に期待したい分野である。

IV その他の栄養共生

シロアリは窒素源に乏しい食物を食べるため、不足する窒素をどうやって補うのかという疑問が生ずる。SLAYTOR らの研究グループがテングシロアリ属のシロアリの後腸を調べてみると、意外なことにアンモニアやグルタミン酸、アスパラギンなどのアミノ酸が高濃度に蓄積していることがわかった (SLAYTOR and CHAPPELL, 1994)。これはなぜだろうか？ 一つにはバクテリアによる空中窒素の固定が考えられるだろう。大熊らはシロアリ腸内バクテリアにおいて、窒素固定遺伝子 (*nifH*) が広く存在していることを示した (大熊ら, 1998)。また、京大の陀安らはレイビシロアリ科のコウシュンシロアリを用いて、安定同位体比から体を構成する窒素の 50% 以上が空中窒素由来ではないかと推察した (TAYASU et al., 1994)。ただ、これはその後の研究ですべてのシロアリに当てはまるわけではないことも明らかとなった (TAYASU et al., 1997)。これとは反対に体内で作り出される尿酸などの老廃物を再利用して、体外に捨ててしまう窒素分を極力減らすという方法もあるだろう。いずれにしろ、シロアリにとっての窒素源の確保には共生微生物が大きく関与していることは間違いない。

セルロースの分解過程で水素と二酸化炭素が生ずることは前に述べた。これらの多くは酢酸菌の酢酸合成に利用されシロアリの栄養源などとして利用されるが、一部はメタン細菌によってメタンにされて大気中に放出される (BRAUMAN et al., 1992)。メタン細菌はシロアリの消化管内でしばしば単独に生活するものと、特定の原生動物の細胞内で生活するものと 2 種類が同時に観察される (SHINZATO et al., 1993)。シロアリのメタン細菌は細胞内共生の進化を考える上で、今後大変興味深い材料になるかもしれない。

おわりに

本稿では、シロアリの栄養生理に関係する共生現象について述べてきた。実はこの小さな空間の現象と同じ事がシロアリを通じて目の前でも起こっていることにお気づきだろうか？ 彼らは今この時でも森林の中で我々が利用できない木質をその体に取り込んでもくもくと分解し、肥沃な土へと変えている。そこにはまた生命が宿り、我々はその恩恵を受けている。そう、マクロな目で見れば、シロアリとはこの地球にとっての共生微生物とはいえないだろうか。

引用文献

- 1) 安部琢哉 (1989) : シロアリの生態, 東京大学出版会, 東京, 156 pp.
- 2) BRAUMAN, A. et al. (1992) : Science 257: 1384~1387.
- 3) BRUNE, A. et al. (1995) : Appl. Environ. Microbiol. 61: 2688~2695.
- 4) CLEVELAND, L. R. (1923) : Pro. Natl. Acad. Sci. USA 9: 424~428.
- 5) ——— (1924) : Biol. Bull. 46: 178~227.
- 6) ——— (1925) : ibid. 48: 289~293.
- 7) ——— (1926) : Quart. Rev. Biol. 1: 51~60.
- 8) ——— (1928) : Biol. Bull. 54: 231~237.
- 9) ——— et al. (1934) : Mem. Am. Acad. Arts. Sci. 17: 185~342.
- 10) COOKSON, L. J. (1988) : J. Insect Physiol. 34: 409~414.
- 11) HUNGATE, R. E. (1938) : Ecology 19: 1~25.
- 12) ——— (1943) : Annu. Entomol. Soc. Am. 36: 730~739.
- 13) INOUE, T. et al. (1997) : J. Insect Physiol. 43: 235~242.
- 14) KOIDZUMI, M. (1921) : Parasitology 13: 235~309.
- 15) KUHNIGK, T. and H. KONIG (1997) : J. Basic Microbiol. 37: 205~211.
- 16) MARTIN, M. M. and J. S. MARTIN (1978) : Science 199: 1453~1455.
- 17) MISRA, J. N. and V. RANGANATHAN (1954) : Proc. Ind. Acad. Sci. 39 B: 110~113.
- 18) O'BRIEN, G. W. et al. (1979) : Insect Biochem. 9: 619~625.
- 19) 大熊盛也ら (1998) : 蛋白質・核酸・酵素 43: 1237~1245.
- 20) POTTS, R. C. and P. H. HEWITT (1973) : Insectes Soc. 20: 215~220.
- 21) ——— (1974) : Comp. Biochem. Physiol. 47 B: 327~337.
- 22) ROULAND, C. et al. (1988 a) : ibid. 91 B: 449~458.
- 23) ——— et al. (1988 b) : ibid. 91 B: 459~465.
- 24) ——— et al. (1988 c) : Insect Biochem. 18: 709~715.
- 25) ——— et al. (1989) : Sociobiology 15: 237~246.
- 26) SCHAFER, A. et al. (1996) : J. Appl. Bacteriol. 80: 471~478.
- 27) SHINZATO, N. et al. (1993) : Endocytobiology V: 161~166.
- 28) SLAYTOR, M. (1992) : Comp. Biochem. Physiol. 103 B: 775~784.
- 29) ——— and D. J. CHAPPELL (1994) : ibid. 107 B: 1~10.
- 30) TAYASU, I. et al. (1994) : Naturwissenschaften 81: 229~231.
- 31) ——— et al. (1997) : Ecol. Entomol. 22: 343~351.
- 32) TRAGER, W. (1932) : Biochem. J. 26: 1762~1771.
- 33) ——— (1934) : Biol. Bull. 66: 182~190.
- 34) VEIVERS, P. C. et al. (1991) : J. Insect Physiol. 37: 675~682.
- 35) WATANABE, H. et al. (1997) : Insect Biochem. Mol. Biol. 27: 305~313.
- 36) ——— et al. (1998) : Nature 394: 330~331.
- 37) 山岡郁雄・長谷芳美 (1975) : 動物学雑誌 84: 23~29.
- 38) ——— (1977) : 同上 86: 34~42.
- 39) ——— (1978) : 同上 87: 132~141.
- 40) ——— (1982) : 遺伝 36: 52~57.
- 41) YOKOE, Y. (1964) : Sci. Papers Coll. Gen. Educ. Univ. Tokyo 14: 115~120.