# 森林昆虫の共生菌

---アンブロシア菌について---

名古屋大学農学部附属演習林森林保護学研究室 **梶 村** できし **恒** 

## はじめに

現在,種の多様性という観点から考えて,地球上で最も繁栄している生物群は昆虫である。特に,森林生態系という複雑な構造と機能をもつ環境下において,その多様性はより大きいものとなる。そこでは,生物間の競争を軽減する(単独では克服できない環境に適応できる)存在様式である共生(symbiosis)が,重要な意味をもつ。

森林において競争回避に有利と考えられる環境(資源)は、圧倒的な現存量を有する木本植物(樹木)の木化組織(樹幹部)である。しかし、この部分は葉よりも硬く、乾燥し、栄養価が低い\*。特に、材質部(木部)は死んだ細胞(形成層の細胞分化の結果、原形質を失った細胞壁)が樹幹の内部に蓄積したものであり、わずかなデンプン以外は難分解性のセルロースとリグニンである。また、内樹皮(師部)は形成層から分化途上の生きた(原形質を含む)細胞が存在するため、比較的軟らかくタンパク質(窒素分)に富んでいるが、侵入者に対する防御物質(樹脂など)も備えている。

このような樹幹部を食物として利用する(樹木撃孔性)昆虫は、カミキリムシ類・ゾウムシ類を中心として4万種以上(他の鞘翅目、鱗翅目、膜翅目などを含む)存在するが、彼らの中には菌類と共生関係を結んで樹幹部をより効率的に利用しているものがいる。そのキーポイントは、菌類のセルロース分解能力(栄養改善)と病原力(防衛突破)である。本稿では、樹木を介して菌類と最も多様かつダイナミックな相互関係を進化させ、適応放散してきたキクイムシ類とその共生菌について紹介する。

## I 養菌性キクイムシの生活史・生態

キクイムシ類は鞘翅目ゾウムシ上科に属する甲虫の一 群であり、形態的にナガキクイムシ科(Platypodidae) とキクイムシ科(Scolytidae)に分類される。熱帯から

Fungi Associated with Forest Insects — Ambrosia Fungi
—. By Hisashi Kahmura

(キーワード:森林昆虫、穿孔性昆虫、キクイムシ、アンブロシア菌、共生、共進化)

寒帯まで全世界の森林に分布しており、その種数は 8.000 を超える\*。日本では、ナガキクイムシ科3属18 種とキクイムシ科 54属 304種が知られている\*。また、 食性や生息場所の違いから、樹皮下穿孔性キクイムシ (bark beetles) と養菌性キクイムシ (ambrosia beetles) の二つのグループに大別される(他に、食材穿孔 性、髄穿孔性、種子穿孔性などがある) (野淵、1974)。 キクイムシ科の約半数を占める樹皮下穿孔性キクイムシ は、内樹皮を摂食するグループで、一部の種では植物病 原菌を樹体内にもちこんで健全木を加害するため、古く から精力的に研究が行われてきた\*。これに対して、養 菌性キクイムシは、成中が衰弱木や伐倒木の材質部奥深 くまで穿孔し、その坑道内でアンブロシア菌 (ambrosia fungi) と総称される共生菌を培養する習性をもって おり、幼虫はこの菌類を摂食して成長する。また、この グループの成虫は共生菌の胞子を貯蔵・運搬するための 器官(胞子貯蔵器官)を備えている。これまでに、養菌 性キクイムシであることが確認されているのはナガキク イムシ科のほぼ全種と、キクイムシ科の10族である (Beaver, 1989).

このような養菌性キクイムシの存在が初めて明らかに されたのは、実は今から160年以上も前のことである。 これまでに、欧米を中心にその生活史・生態に関する 様々な研究が行われ、特定のキクイムシ種については、 人工飼育研究 (例えば, Norris and Chu, 1985), 総合防 除システム研究 (例えば、BORDEN, 1988), 寄生樹種選 択に関する化学生態学的研究 (例えば、KELSEY and JOSEPH. 1997) など,めざましい発展を遂げている。日 本においては、坑道形成やその周辺の変色(菌の作用と 材組織の抵抗反応による) が農林業上問題となるもの (例えば, 高木, 1967) 以外はほとんど手をつけられて いなかったが,近年になって数種類のキクイムシについ て、特に坑道内における詳細な生態が明らかになってい る(Kinuura and Hijii, 1991; Kajimura and Hijii, 1994 b; Sone et al., 1998)。また、最近では、その複雑で多様な 性比や配偶システムが着目され、キクイムシ類全体の生 活史・社会性の進化を探る試みが始まっており (Kirkendall, 1983, 1993; Kirkendall et al., 1997; Ueda. 1997),新たに開発された養菌性キクイムシの人工飼料 (水野ら、1997)は、その検証に不可欠なものとなろう。

<sup>\*:</sup>紙面の都合上,引用を省略した。

## Ⅱ アンブロシア菌の分類・特定

養菌性キクイムシの存在が知られた後、坑道内のアン ブロシア菌の観察が行われ、この菌がモニリオイドチェ ーン (monilioid chain) と呼ばれる独特の生育形態を もつことが明らかになった。しかし、アンブロシア菌は 胞子貯蔵器官内では酵母状、培養基上では菌糸状に生育 する場合が多く、このような多形態性 (pleomorphism) (Batra, 1967) (図-1) はその同定の障害となっ てきた\*。初期においては、アンブロシア菌はすべて同 一の属である\*, キクイムシの種ごとに特殊化してい る\*,あるいは同一種内においても異なる系統の菌をも ちうる\*などの考え方が支配的であった。また, FRANCKE-GROSMANN (1963) は、分類学上近縁なキクイム シの共生菌は近縁もしくは同種であり、同種のキクイム シから分離された異なる系統の菌は変種であると考え た。これに対して、BATRA (1963) は、共生菌は1種の みではなく数種が複合的に共存しているという説を提出 した。さらに、BATRA (1966) は、キクイムシの成育に おける菌の重要性によって、主要アンブロシア菌 (primary ambrosia fungi: PAF) と副次的アンブロシア菌 (auxiliary ambrosia fungi: AAF) とに分類すること を提唱した。その後、BATRA (1967) は、これまで明ら かにされたアンブロシア菌の諸性質を検討し、Ambrosiella 属など 8 属 12 種の PAF に関する検索表を作 成した。また、CARPENTER (1988) は、AAFについて Ambrodiscus 属を創設した。記載されているアンブロ シア菌の大部分は不完全菌類であり、完全世代が判明し

た一部の種は子囊菌類、半子囊菌類、担子菌類に属することが確認されている(Beaver、1989)。近年では、キクイムシが種特異的な1種類のPAFを食物としているのではなく、PAFとAAF、さらにはバクテリアや細菌類までをも包含する一つの共生微生物複合体(mutualistic microbial complex: MMC)を摂食しているという考え方が提出された(Haanstad and Norris、1985)。さらに、Nakashima et al. (1992)によれば、PAFの種類がキクイムシの形成する坑道のタイプによって異なり、また坑道の位置によってもPAFが異なる、すなわち複数種のPAFと共生するキクイムシも存在すると考えられている。

PAF と AAF は、坑道内および胞子貯蔵器官内にお ける共生菌の種構成や優占度を経時的に(キクイムシの 成育段階別に)調査することによって、その変遷から明 確に判別されるようになった (Nakashima et al., 1987; KINUURA et al., 1991: KAJIMURA and HIJII, 1992). FLT, 分離される PAF の同定も坑道内における自然状態の共 生菌を電子顕微鏡観察することによって行われるように なった (例えば, NAKASHIMA, 1992; KINUURA et al., 1991; KAJIMJURA and HIJII, 1992)。近年では、新しい化学的分類 方法として、補酵素Q(ユビキノン)システム分類 (YAMADA et al., 1987) やタンパク質パターン分析 (KAJIMURA and HIJII, 1994 a) が試行され, さらに18S rDNA解析 (Cassar and Blackwell, 1996) が行われ, そ の類縁関係も明らかになりつつある。今後、従来の形態 的分類体系を再検討しながら分子生物学的手法を導入し ていけば、アンブロシア菌の分類や同定はより簡単なも

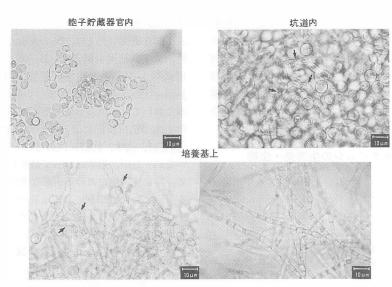


図-1 アンプロシア菌 (クスノオオキクイムシの Ambrosiella sp.) の多形態性 矢印は、モニリオイドチェーンを示す。

のとなり,その系統発生や種分化の機構に関してもより 多くの情報が得られるものと思われる。

#### Ⅲ アンブロシア菌の獲得・維持・放出

胞子貯蔵器官は Batra (1963) によって mycangia (単数形 mycangium) と命名され、その存在位置から口腔、前胸背、前胸側板、基節窩、前・中胸背、鞘翅の六つの型に大別された (例えば、Francke-Grosmann、1963)。その後、特にナガキクイムシ類については、複数部位に貯蔵器官をもつ種類が発見されるなど、その構造と機能の解明が飛躍的に進展した (例えば、Nakashima、1975)。現在、胞子貯蔵器官は約20タイプに整理され、その適応的意義 (キクイムシの分類体系、雌雄の役割との対応関係など)が議論されているが(Beaver、1989)、まだ存在位置の確認されていない種が数多く残されている。しかし、新たな器官とその貯蔵菌の発見が、養菌性キクイムシだけでなく (例えば、Cassier et al., 1996)、樹皮下穿孔性キクイムシでも続いており\*、今後の研究成果の蓄積に期待したい。

一般に、胞子貯蔵器官内への共生菌の獲得時期は脱蛹直後であると考えられ、ハンノキキクイムシの場合は新成虫の羽化後4日以内に行われることが明らかにされている(Kaneko and Takaci, 1965)。器官内への共生菌の取り込み方法については、Batra and Batra(1967)が抗道内での未成熟成虫の揺さぶり行動(rocking movement)による菌の獲得を示唆している。また、高木(1967)は、脱蛹直後の新成虫が歩行運動に伴い中胸背と後胸背の間から節間膜を反転・突出させ、この膜に胞子や菌糸を付着させて取り入れることを発見した。このような共生菌の取り込み方法は、貯蔵器官の位置や形状に由来すると考えられ、これら一連の行動は、共生菌の獲得が受動的ではなくむしろキクイムシの側からの積極的な働きかけである可能性を示唆するものと考えられる。

樹皮下穿孔性キクイムシの数種については,胞子貯蔵器官内へ複数の共生菌が獲得され,この中で種特異的な菌種のみが生育できることが示唆されている\*。また,KAIMURA and HIJII (1992) は,養菌性キクイムシのクスノオオキクイムシについて,共生菌の獲得時期と器官内での選択的培養(図-2)を実験的に証明した。すなわち,キクイムシの蛹を坑道内に接触させず無菌的に羽化・成熟させた成虫の器官内には共生菌が存在しないのに対して,坑道内で脱蛹した未成熟成虫を成熟させた場合は,実際の成熟成虫と同様に PAF のみが分離されることを見いだした。この選択的培養に関しては,貯蔵器官の付属腺からある種の化学物質が分泌され,雑菌の生育が抑

制される、あるいは共生菌の生育が促進される、またはその両方であることが示唆されている(例えば、Schneider and Rudinsky, 1969; Cassier et al., 1996)。さらに、共生菌(PAF)自身によって生産される抗生物質も重要な役割を果たすものと考えられている(Nakashima et al., 1982)。そして、このような作用は成虫の飛翔期に活発になる(温度上昇により発現する)ことがわかっている(例えば、Schneider and Rudinsky, 1969; Nakashima, 1979; 梶村、1995)。

共生菌の接種方法も胞子貯蔵器官の位置や形状に由来するものと考えられ、前胸背付近に貯蔵器官の存在する樹皮下穿孔性キクイムシでは、成虫の穿孔中に圧迫されることによって菌の胞子が器官内から搾り出されることが示唆されている\*。クスノオオキクイムシの場合も、成虫の前・中胸背面に存在する器官の開口部から大量増殖した貯蔵胞子が溢出しているのが観察されており、成虫の穿孔活動に伴って坑道内壁に塗布されているものと推察されている(梶村、1995)。

# IV アンブロシア菌がキクイムシの繁殖に 与える影響

PAFの生産するビタミン類やプロビタミンであるステロイド類は、養菌性キクイムシの変態に必須のものであると考えられている(Kok et al., 1970;Kok, 1979)。 一方、AAFについては、酵母類が栄養的に多くのビタミン類を含んでいるが、その他の菌類の役割は不明であ

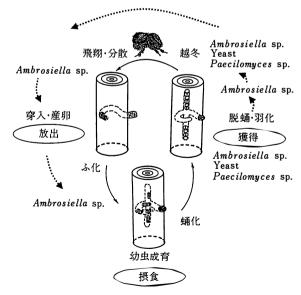


図-2 クスノオオキクイムシの生活史と胞子貯蔵器官内における 共生菌の変遷

Ambrosiella sp.は PAF, Yeast (酵母類) と Paecilomyces sp.は AAF である (Кајмика and Ніјіі, 1992).

る。今後は、PAFとAAFを混合投与するような実験系を開発し、AAFの間接効果(PAFとAAFとの化学的相互作用)を明らかにしていく必要がある。また、キクイムシ成虫を用いた飼育実験により、坑道形成後にアンプロシア菌が定着しない場合には、キクイムシの産卵が起こらない(性腺が成熟しない)ことが示され(Norris and Baker、1967; Kingsolver and Norris、1977)、さらに PAFを摂食した雌成虫のほうが AAFや無関係な雑菌類(non-ambrosia fungi: NAF)を摂食したものよりも多くの卵を産下できることも発見されている(Norris、1979)。このように、キクイムシと共生する菌類は幼虫の成育だけでなく成虫の産卵にも大きな影響を与えており、その役割や栄養価はキクイムシの全生活史を通じて総合的に検討されるべきであろう。

BATRA (1966) は、他種キクイムシの PAF, また AAFや NAFによっても人工飼育に成功している。し かし、この飼育実験は、木材中に人為的に形成した坑道 に各供試菌を接種し、この中にキクイムシ成虫を穿入さ せたか、坑道内に存在した卵や幼虫に各共生菌を与えた もので、いずれもその成育効果が正確に検出されていな いものと考えられる。なぜなら、成虫が穿入した場合 は、胞子貯蔵器官内から自分自身の PAF を接種・培養 している可能性があり、また坑道内の幼虫はすでに自種 のPAFを摂食しているからである。これに対して, KANEKO and TAKAGI (1966) は、蛹期に坑道内から取り 出して貯蔵器官内に共生菌を獲得させなかった成虫を用 いて、これらが他種のキクイムシの PAF を利用して繁 殖できることを証明した。最近では、ふ化直後の幼虫を 用いた様々なキクイムシー共生菌の組み合わせ飼育実験 が行われており(Kajimura and Hijii, 1994b; 梶村, 1995),養菌性キクイムシが種特異的な PAF を栄養源 としながらも他種キクイムシの PAF も利用できる潜在 能力を有すること,この利用可能な他種の PAF が自種 の PAF の近縁種であり、キクイムシ同士も多くの共通 する生活様式 (特に, 胞子貯蔵器官タイプや坑道型) を もつこと、さらに他種の PAF を利用した場合はキクイ ムシの成虫羽化率や体サイズが低下することなど、興味 深い事実が明らかになりつつある。

# V キクイムシ類とアンブロシア菌の共進化 (結びにかえて)

キクイムシ類と菌類との共生は、樹皮下穿孔性キクイムシが内樹皮とともにこの部位に伸長してきた菌を偶然に摂食したことから始まったと考えられている。その後、キクイムシは栄養価の低い材質部においても菌がキクイムシの成育に必要な栄養源を分解・合成できること

を利用して樹幹内部(新しい生態学的地位)へと進出し、捕食・寄生される危険の高い生息場所である樹皮下から逃れるとともに、その栄養摂取比率(食性)を木材(食靱皮部性)からエネルギー効率の良い菌(養菌性)へとしだいにシフトさせていった(Batra, 1966; Kirdendall, 1983; Beaver, 1989)。

これに対して, 樹皮下穿孔性キクイムシと養菌性キク イムシは腐朽材を摂食する食材性を原始的な習性として それぞれ独立的に進化したという説がある(Berryman, 1989)。すなわち、初期のキクイムシと菌はともに材が 腐朽した後に侵入・共存するだけの関係であったが, こ の中で菌の代謝産物を利用して腐朽材をより早く発見す るキクイムシが存在するようになった。この後、植物病 原性菌と遭遇し、この病原菌を利用する(また、フェロ モンを生産して仲間を誘引し、集中攻撃を行う) ことに よって、健全木を自力で枯死させるタイプが出現した。 さらに、この過程で菌の病原性を弱めることにより樹木 の誘導防御反応を抑え、栄養のある生きた内樹皮に穿 入・摂食し始めたグループが、樹皮下穿孔性キクイムシ へと進化した。一方, 枯死木の材質部で菌との接触を繰 り返すうちに坑道内で特定の菌を摂食し、繁殖させるよ うに進化したキクイムシが、現在の養菌性キクイムシで あると考えられた。野淵(1974)は、キクイムシ類の外 部形態, 前胃形態および生活様式に基づき, さらに複雑 で多岐にわたる生活型の進化モデルを提出している。最 近では、梶村 (1995) が、キクイムシと PAF との種特 異的な共生関係の進化ルートを説明する新しい仮説(1 種対1種型共進化由来仮説:PCM (pairwise coevolutionary mutualism) と多種対多種型共進化由 来仮説:DCM (diffuse coevolutionary mutualism))を 提案している。

樹皮下穿孔性キクイムシに関しては、遺伝的変異やクチクラ炭化水素組成が明らかにされ、その行動、形態、分類学的位置、寄主樹種、フェロモン生産との関連性についても研究が進んでいる\*。最近では、全世界のキクイムシ類(養菌性キクイムシなども含めて)がDNA解析され、その系統関係が見直されつつある(JORDAL and FARRELLS、私信)。一方、共生菌の系統は大きく二つに別れており、それぞれに樹皮下穿孔性キクイムシのものと養菌性キクイムシのものが含まれているという(図-3)。このことは、養菌性キクイムシであるナガキクイムシ類の共生菌の中にナラ類の枯死・衰退現象に関与するものがある(KILE and HALL、1988;伊藤ら、1998)こととも関連して大変興味深い。今後、キクイムシ、共生菌の両者あるいは樹木を含めた3者間の相互関係に関する遺伝的背景が明らかになれば、その共進化のメカニズムに関

```
-Ambrosiella hartigii (Xyleborus dispar<sup>a</sup>, Xyleborus sayi<sup>a</sup>, Xylosandrus germanus<sup>a</sup>)
    -Ambrosiella ferruginea (Trypodendron spp.^)
    Ambrosiella xylebori (Xyleborus compactus<sup>A</sup>, Corthylus punctatissimus<sup>A</sup>)
Ceratocystis fimbriata (Xyleborus ferrugineus^) ←植物病原菌(ココア)
Ceratocystis virescens (? B?)
  Ambrosiella sulcati (Gnathotrichus sulcatus<sup>A</sup>)
  Ambrosiella sulfurea (Xyleborinus saxeseni^)
  Ambrosiella brunnea (Monarthrum sp.A)
  Ambrosiella gnathotrichi (Gnathotrichus retusus<sup>A</sup>)
   -Ambrosiella ips (Ips sp.B)
   -Amrosiella macrospora (Ips acuminatus<sup>B</sup>)
  ·Ophiostoma piliferum (? *) ←植物病原菌(マツ)
  ·Ophiostoma ulmi (Scolytus spp.<sup>B</sup>, Hylurgopinus rufipes<sup>B</sup>) ←植物病原菌 (ニレ・ケヤキ)
     図-3 キクイムシ類と共生する菌類の系統関係(Webber and Gibbs, 1989 と
             CASSAR and BLACKWELL, 1996 を参考に作成)
           カッコ内は、キクイムシの種類(A:養菌性キクイムシ,B:樹皮下穿孔性
```

#### する議論はより説得力のあるものとなろう。

#### 引用文献

キクイムシ)を示す。

- 1) BATRA, L. R. (1963): Trans. Kansas Acad. Sci. 66: 213~236.
- (1966) : Science 153 : 193∼195.
- (1967): Mycologia 59: 976~1017. 3)
- 4) BATRA, S. W. T. and L. R. BATRA (1967): Sci. Am. 217: 112~120.
- 5) BEAVER, R. A. (1989): Insect-Fungus Interactions. Academic Press, London, pp. 121~143.
- 6) Berryman, A. A. (1989): ibid. pp. 145~159.
- 7) BORDEN, J. H. (1988): Dynamics of Forest Insect Populations: Patterns, Causes, Implications. Plenum Press, New York and London, pp. 580~596.
- 8) Carpenter, S. E. (1988): Mycologia 80: 320~323. 9) Cassar, S. and M. Blackwell (1996): ibid. 88:
- 596~601.
- 10) Cassier, P. et al. (1996): J. Insect Physiol. 42: 171~
- 11) Francke-Grosmann, H. (1963): Ann. Rev. Entomol. 8: 415~438.
- 12) HAANSTAD, J. O. and D. M. NORRIS (1985): Microb. Ecol. 11: 267~276.
- 13) 伊藤進一郎ら (1998): 日林誌 80:170~175.
- 14) KAJIMURA, H. and N. HIJII (1992): Ecol. Res. 7: 107~117.
- 15) (1994 a): J. Jpn. For. Soc. 76: 59~65.
- 16) (1994 b): Entomol. Exp. Appl. 71:121~132.
- 17) 梶村 恒 (1995): 名大演報 14:89~171.
- Канеко, Т. and К. Такаді (1965): Jpn. J. Appl. Entomol. Zool. 9: 303~304.
- 19) (1966): ibid. 10: 173~176.
- 20) Kelsey, R. G. and G. Joseph (1997): J. Chem. Ecol. 23: 1035~1051.
- 21) KILE, G. A. and M. F. HALL (1988): N. Z. J. For. Sci. 18: 166~186.
- 22) Kingsolver, J.G. and D.M. Norris (1977): Ann. Entomol. Soc. Am. 70: 1~4.
- 23) Kinuura, H. and N. Hijii (1991): Jpn. J. Entomol.

- 59: 763~773.
- et al. (1991): J. Jpn. For. Soc. 73: 197~205.
- 25) KIRKENDALL, L. R. (1983): Zool. J. Linn. Soc. 77: 293~352.
- 26) - (1993): Evolution and Diversity of Sex Ratio in Insects and Mites. Chapman & Hall, New York and London, pp. 235~345.
- et al. (1997): The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids. Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp. 181~215.
- 28) Кок, L. T. et al. (1970): Nature 225: 661~662.
- (1979): Insect-Fungus Symbiosis. Allanheld, Osmun and Co., New Jersey, pp. 33~52.
- 30) 水野孝彦ら (1997): 植防研報 33:81~85.
- 33) - et al. (1982): J. Fac. Agr. Hokkaido Univ. 61:60~72.
- 34) -et al. (1987): ibid. 63: 185~208.
- 35) -- (1989) : ibid. 64 : 99∼105.
- 36) -— et al. (1992) : ibid. 65 : 239∼273.
- 37) 野淵 輝 (1974): 植物防疫 28:75~81.
- 38) Norris, D. M. and J. K. Baker (1967): Science 156: 1120~1122.
- (1979): Insect-Fungus Symbiosis. Allanheld, Osmun and Co., New Jersey, pp. 53~63.
- and H. M. Cнu (1985): Handbook of Insect Rearing Vol. 1. Elsevier science publis hers, Amsterdam, pp. 303~315.
- 41) Schneider, I. A. and J. A. Rudinsky (1969): Ann. Entomol. Soc. Am. 62: 39~43.
- 42) Sone, K. et al. (1998): Appl. Entomol. Zool. 33: 67~75
- 43) 髙木一夫(1967): 茶業技術研究 34:1~10.
- 44) UEDA, A. (1997): Jpn. J. Entomol. 65: 677∼687.
- 45) Webber, J. F, and J. N. Gibbs (1989): Insect-Fungus Interdctions, Academic Press, London, pp. 161~ 193.
- 46) YAMADA, Y. et al. (1987): The Expanding Realm of Yeast-like Fungi. Elsevier Science Publishers, Amsterdam, pp. 299~308.