

同翅目昆虫の酵母様共生微生物と昆虫寄生菌

工業技術院生命工学工業技術研究所昆虫寄生共生微生物グループ 深 ^{ふか} 津 ^つ 武 ^{たけ} 馬 ^ま

は じ め に

この地球上の生命の多様性には、まさに驚嘆すべきものがある。それらの多種多様な生物は決して単独で生きているのではなく、周囲の環境や他の生物との様々な形のかかわりの中で、それぞれの生態的地位を確立している。他の生物とのかかわりかたには、競争、捕食—被食、寄生など様々な姿があるが、最も密接な関係は“共生”と呼ばれるものの中にある。なかでも宿主生物の体内に他の生物（ほとんどの場合、微生物）が取り込まれ、恒常的に共存している“内部共生”は、最大の空間的近接性で成立する共生系であり、したがって、そこには極めて高度な生物間相互作用が存在するものと考えられる。

生物進化における内部共生の適応的意義は、“新規なまとまった生物機能の獲得”にあるといえる。微生物のもつ特殊かつ効率のよい代謝系をまるごと取り込むことによって、微生物には安住の地を与え、自らは単独では利用困難な新たな生態的地位へ進出することが可能になる。実際、内部共生系がよく発達したいろいろな生物を見てみると、共生微生物の助けによって利用困難な食物、栄養源を利用するのに成功して繁栄しているものが多い。このような内部共生関係というのは、相互依存の程度や様式に差はあれ、動物・植物・藻類・菌類・原生動物などに極めて普遍的に見られる現象なのである。

そういった高度な内部共生関係においては、長い年月にわたる相互作用と共進化の結果、宿主と共生体の双方が大きな特殊化を遂げ、特に共生微生物の側には著しい性質の変化や単純化が見られることが多い。こうなると、両者はもはや不可分の一つの生命体といってもよいくらいである。このような段階に達すると、あまりに高度な特殊化のために、共生微生物の正体や起源については形態などをいくら調べたところで見当のつけようもない。しかし、そのような共生微生物も、もともとは宿主生物とは別個に自由生活を送っていた微生物であったはずである。それは、どのような微生物だったのだろうか？ 言い換えると、高度な内部共生関係を構成するような共生微生物の進化的起源はどうなっているのだろうか？

か？

本稿ではこの問題について、同翅目昆虫の酵母様の内部共生微生物に関する最新の知見を中心に紹介してみたい。

I 昆虫類における微生物との内部共生

昆虫類は地球上の既知の生物種の4分の3以上を占めるともいわれ、生物多様性の中核となる生物群である(WILSON, 1988)。その繁栄の理由としては、体が小さいために微小な生態的地位に特殊化できること、翅をもっていて飛行分散能力に優れていること、変態による休眠・ニッチェ分割が可能であること、そしてその食性が極めて多様であることなどが挙げられよう。昆虫類には普通の動物にはなかなか利用困難である食物を利用することに特殊化して繁栄しているものが多いが、そのような“ゲテモノ食”の多くは、実は昆虫類が体内に保有している内部共生微生物の働きによって可能になっているのである。共生微生物は細菌の場合が多いが、真菌や原生動物の例もたくさん知られている。腸内微生物として保有している場合には、しばしば腸の特定の部分が膨大化していたり(シロアリなど)、腸壁に特別な盲嚢が発達していたり(カメムシなど)して、共生微生物が安定して保持されて働くようになっている。腸壁の細胞の中にまで微生物が入り込んでしまっている場合もあり(シバンムシ、アリなど)、そのような腸壁細胞はしばしば形態的にも分化・特殊化を呈している。さらに体腔の内部の組織中にまで微生物が入り込んでしまったもの(ウンカなど)、はては体腔中に共生のための特別な器官(マイセトーム)を発達させてその特殊細胞内に微生物が入り込んでしまっているもの(アブラムシ、ヨコバイなど)など、その内部共生の様式は多種多様である(深津, 1993; 石川, 1994)。昆虫類の少なくとも数十%が何らかの微生物と内部共生関係を結んでいるという推定もあり(BUCHNER, 1965)、自然界の生物多様性を考えるうえで、内部共生という現象は決して無視することのできない一般性と重要性を有すると考えられているのである。

II 同翅目昆虫の酵母様共生微生物

セミ、ヨコバイ、ウンカ、アブラムシ、カイガラムシ、コナジラミなどの同翅目昆虫は、針状の口器をもち、その一生を通じて植物の汁液を食物とする不完全変

Yeast-Like Symbionts of Homopteran Insects and Entomoparasitic Fungi. By Takema FUKATSU

(キーワード: 内部共生, 酵母様共生微生物, 同翅目昆虫, 冬虫夏草, 寄生と共生)

態昆虫である。ところで、植物の汁液というのは栄養学的見地から見て極めてアンバランスな食物である。糖分はショ糖の形で多量に含まれているものの、タンパク質や脂質はほとんど存在せず、ほぼ唯一の有機窒素源はアミノ酸で、しかもその組成は極めて偏ったものである(DIXON, 1998)。普通の動物がこのような食物のみに依存して生きていくのは困難だといってよい。ところが同翅目昆虫は、非常に繁栄した昆虫群の一つであり、アブラムシ、コナジラミ、ウンカなどは極めて重要な農業害虫にまでなっていることは周知のとおりである。その理由の一つには、内部共生微生物の働きがある。実は同翅目昆虫というのは、昆虫類の中でもとりわけ高度かつ多様な微生物との内部共生関係を発達させているグループなのである。

アブラムシ類の細胞内共生細菌 *Buchnera* は、最もよく研究されている昆虫内部共生微生物の一つである。アブラムシは腹部に多数の菌細胞と呼ばれる巨大細胞をもち、その細胞質中に無数の球状の細菌 *Buchnera* を共生させている。この共生細菌は母親の体内において初期胚や卵に垂直感染的に伝達される母性遺伝因子であり、ほぼすべての現生のアブラムシ類において高度に保存されている。1億年以上前にアブラムシ類の共通祖先で獲得されたものが今日まで綿々と垂直伝達のみによって伝えられてきたものと考えられている。この共生細菌が、植物の篩管液中に不足している必須アミノ酸を合成して、宿主のアブラムシに供給しているのである。アブラムシはこの共生細菌がいないと不妊になってしまうし、共生細菌のほうもアブラムシの体外ではもはや生存不可能であるという、絶対的な相互依存関係にある。他の同翅目昆虫、コナジラミ、キジラミ、コナカイガラムシ、ヨコバイなども、それぞれ独自の異なるタイプの内部共生細菌を保有しており、やはりそれらも宿主にとっての必須な機能を担っているものと推測されている(深津, 1996, 1998)。

しかし内部共生微生物は細菌ばかりではない。多くの同翅目昆虫において、真菌の内部共生微生物をもつものも知られている。ヒメトビウンカやトビイロウンカなどの酵母様共生真菌はそれらの中でも比較的良好に調べられているものである。この共生真菌はウンカの腹部にある脂肪体細胞内に収納されており、酵母のような単細胞の形状をしている(口絵写真上段A)。やはり母虫の体内で卵に垂直伝達される母性遺伝因子であり、この共生真菌なしではウンカは子孫を残すことはできない。実際にステロール合成(NODA et al., 1979)や窒素老廃物のリサイクリング(SASAKI et al., 1996)などの重要な生物学的機能を担っていることが示されている。他にもハゴロモ、テングスケバなどのハゴロモ上科の多くや、コナフキカイガラムシ類(口絵写真上段B)やカタカイガラム

シ類、さらにはアブラムシ類のうちでも例外的にツノアブラ族という小さなグループ(口絵写真上段C)などに、酵母様の内部共生真菌を保有している多数の同翅目昆虫が知られている。

III 酵母様共生微生物の分子系統学的解析

これらの内部共生微生物であるが、おそらく昆虫体内という特殊な環境に長い年月にわたって高度に順応してきたためであろう、ほぼ例外なく培養困難である。いわゆる古典的な微生物学においては、目的の微生物が単離培養できなければ詳細な研究は実質上不可能であった。そのため、これら昆虫の内部共生微生物の系統分類学的位置というのは、長い間にわたって謎であり続けた。

ところが近年のPCR法や、DNA高速塩基配列決定法などの分子生物学的技術、そして分子系統学の理論と手法の発展により、難培養性の微生物であってもDNAさえとればその系統的位置を迅速かつ正確に決定することが可能になってきた。当然、このような研究手法は同翅目昆虫の酵母様共生真菌にも適用されていくことになった。

まず3種のイネウンカ類、ヒメトビウンカ、セジロウンカ、トビイロウンカについて、酵母様共生真菌の18S rDNAの塩基配列が決定された(NODA et al., 1995)。次いでツノアブラ族に属するハクウンボクハナフシアブラムシについて、やはり酵母様共生真菌の18S rDNAの配列が報告された(FUKATSU and ISHIKAWA, 1996)。得られた結果は、いくつかの点で意外なものであった。まず、それらはいずれも子囊菌類であり、その中でもアカパンカビなどと同じ核菌綱という糸状菌のグループに属することが判明した。すなわち酵母様の形状はしているが、もとは糸状菌に由来するものと考えられた。さらに、ウンカ類とツノアブラ類の酵母様共生真菌は、系統学的に見ると独立起源であると考えるのが妥当であるにもかかわらず、極めて近縁だったのである(FUKATSU and ISHIKAWA, 1996)。

IV 冬虫夏草類との近縁性

さらに詳しく分子系統解析を進めていったところ、実はこれら同翅目昆虫の酵母様共生真菌というのは、子囊菌亜門・核菌綱のなかでも、特に冬虫夏草の仲間に系統的に近縁であることが判明した(深津, 1996, 1998)。

冬虫夏草というのは、生きた昆虫にとりついて殺したあとに奇妙な形のキノコをはやすという風変わりな生態と形態をもつ菌類で(口絵写真下段参照)、漢方の世界で強壮剤として非常に珍重されて高価で取引されることもあり、一般の人々に大変に神秘的な印象を与えるようで、その知名度はなかなか高い。さて、その正体はというと *Cordyceps* 属をはじめとした昆虫寄生性バクカキ

ン科菌類の総称である。いろいろな昆虫類やクモ類に寄生する種類が知られているが、どんな寄主にでも寄生できるわけではない。一般に非常に寄主特異性が高く、特定の菌は特定の昆虫にしか寄生しない。セミタケはニイニゼミの幼虫にしかつかないし、サナギタケは鱗翅目の幼虫や蛹にしか感染しないのである(清水, 1994)。

V 酵母様共生微生物の進化的起源

同翅目昆虫の酵母様内部共生真菌の進化的起源が、このような冬虫夏草類であるというのはなかなか魅力的な仮説である。なにしろ冬虫夏草類にはセミ、アワフキムシ、ウンカ、ヨコバイ、カイガラムシなどの同翅目昆虫に寄生する種類がとてたたくさん知られている(清水, 1994)。さらに冬虫夏草類の感染過程にも示唆的なものがある(図-1)。まず昆虫体表のクチクラに付着した孢子が発芽する。生じた菌糸は付着器という独特の器官を形成してクチクラ表面に固着し、そこから菌糸がクチナーゼやプロテアーゼを分泌しながらクチクラを貫通して体内へ侵入していく。そして菌糸が体腔内へと到達すると、そこで短菌糸という酵母様の形態に変化して増殖を始め、最終的には虫を殺して菌糸をのぼし、子実体を形成することになる(CLARKSON and CHARNLEY, 1996)。この「短菌糸」の形態および生体内局在は、まさに酵母様共生真菌と酷似しているのである。

以上のような一連の状況証拠を総合して、筆者が提唱しているのは、ウンカやアブラムシの酵母様共生真菌というのは、もともとは同翅目昆虫を宿主として寄生生活を送っていた冬虫夏草のような糸状菌が、その生活環のなかの短菌糸の状態を宿主を殺すことなく無害化し、水平感染ではなく卵などに垂直感染するようになり、やが

ては相互依存的な関係を深めていくに至ったものなのではないか、という仮説である。

お わ り に

近年の分子系統学の発展によって、様々な昆虫類において、従来は培養できないために謎であった内部共生微生物の系統分類学的位置が、次々と明らかにされていく時代が到来した。それらの成果をながめていて気がつくことは、本稿で紹介した同翅目昆虫の酵母様共生真菌と冬虫夏草類の関係以外にも、寄生生活に特化した微生物のグループから昆虫内部共生微生物が進化してきたらしい例がとて多く見られるということである(深津, 1996, 1998)。どうやら寄生微生物と内部共生微生物の間には、かなり一般的に進化的・系統的な連関性があるように思われる。こういった最新の知見から浮かび上がってくるのは、すべてではないにせよ多くの内部共生関係が、寄生関係を前段階として進化してきたのではないかとこのビジョンである。

なにしろ、寄生微生物はそれらの特定の宿主生物の生体防御機構を回避する能力を獲得し、体内環境に順応して増殖することができるわけであるが、こういった能力は内部共生微生物であるための必要条件でもある。しかも、特定の宿主生物の体内でその生活史の大部分を過ごすわけであるから、高度な相互作用を発達させるべく機会も保証されているのである。

こういったことを考えると、これからは内部共生という現象と寄生という現象とを、一連のものとして、統一的にとらえていくようなアプローチが有効になっていくのではないだろうか。

引 用 文 献

- 1) BUCHNER, P. (1965): Endosymbiosis of Animals with Plant Microorganisms, Interscience, 909 pp., New York.
- 2) CLARKSON, J. M. and A. K. CHARNLEY (1996): Trends Microbiol. 4: 197~203.
- 3) DIXON, A. F. G. (1998): Aphid Ecology 2nd Ed., Chapman & Hall, London, 300 pp.
- 4) 深津武馬 (1993): インセクダリウム 36: 26~33.
- 5) ——— (1996): 科学 66: 806~816.
- 6) ——— (1998): 蛋白質核酸酵素 43: 1227~1236.
- 7) FUKATSU, T. and H. ISHIKAWA (1996): Insect Biochem. Molec. Biol. 26: 383~388.
- 8) 石川 統 (1994): 昆虫を操るバクテリア, 平凡社, 東京, 230 pp.
- 9) NODA, H. et al. (1979): J. Insect Physiol. 25: 443~447.
- 10) ——— et al. (1995): Insect Biochem. Molec. Biol. 25: 639~646.
- 11) SASAKI, T. et al. (1996): J. Insect Physiol. 42: 125~129.
- 12) 清水大典 (1994): 原色冬虫夏草図鑑, 誠文堂新光社, 東京, 381 pp.
- 13) WILSON, E. O. (1988): Biodiversity, National Academy Press, Washington D. C., 521 pp.

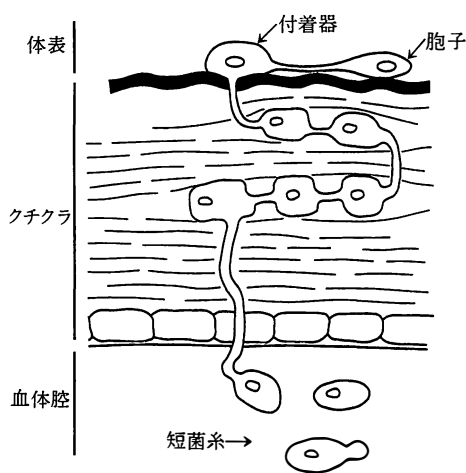


図-1 昆虫寄生性の糸状菌類の感染過程 (CLARKSON and CHARNLEY, 1996 を改変)
短菌糸と酵母様共生真菌との形態・局在の類似性に注目。