

共生細菌が変えるアブラムシの環境適応

富山大学先端ライフサイエンス研究拠点

はじめに

自然界において、生物は単独で生きているのではなく、様々な環境に応答し、時には相互作用しあって存在している。生物は、土壌、気候等の物理・化学的環境に加え、天敵捕食者や寄生者、寄主植物等の生物的環境の影響を著しく受けている。環境適応は、生物の繁栄に直結する問題であり、また生態系における外来種の制御や、農業生態系における病虫害・雑草管理の観点からも重要である。近年、環境への適応能力は、生物自身の性質だけで決まるのではなく、体内に共生する微生物の影響を強く受けていることが、アブラムシを対象とした研究を発端として続々と明らかにされてきた。本稿では、共生細菌がアブラムシの環境適応に果たす役割について、筆者らの研究成果を交えて概説する。

I 過酷な餌環境への適応を可能にするアブラムシの共生細菌

アブラムシは、農作物、園芸作物を含む植物上で大繁殖し、直接的・間接的な被害をもたらす害虫として悪名高い（石川，2000）。その増殖力は極めて高く、産まれて1週間で成虫になり、その後2週間くらいの間に100頭もの仔が産出される。このような大増殖のためには多大な材料やエネルギーが必要となるが、アブラムシは栄養価の高い餌を食べているわけではない。アブラムシが生涯唯一の餌とするのは、植物の師管液である。その中には、糖類は多く含まれるものの、動物が自分でつくることのできない必須アミノ酸はほとんど含まれていない。このような餌だけでは、普通の動物は生存することさえままならないが、アブラムシはこの過酷な餌環境に適応し、大増殖できるのである。

大増殖を可能にする秘密は、アブラムシの体内に生息する共生細菌である（石川，2000）。全世界で4,400種ほど知られているアブラムシの多くは、菌細胞という肥大化した細胞内に、ブフネラ（*Buchnera*）という細菌

Symbiotic Bacteria Change Environmental Adaptations of Aphids. By Tsutomu TSUCHIDA

(キーワード：アブラムシ，共生細菌，高温耐性，植物適応，補食-被食関係，体色)

を共生させている（口絵①：本特集，中鉢氏の記事も参照）。プフネラは，師管液成分に欠乏する必須アミノ酸やビタミンを合成し，宿主に与えている。そのおかげで，アブラムシは栄養の偏った師管液だけを餌に増殖ができる。プフネラはアブラムシにとって必須の存在であり，抗生物質などで除いてしまうと，アブラムシの成長は遅延し繁殖できなくなってしまう。プフネラは，卵巣内で胚に感染することで次世代へと安定して伝えられていく，アブラムシにとって機能的にも空間的にも極めて親密な存在である。

II アブラムシに見られる多様な共生細菌

アブラムシの共生細菌は、実はブフネラ1種類とは限らない。多くのアブラムシでは、同一体内にブフネラとは異なる細菌が共存しているのが頻繁に観察される。これらは、総称して二次共生細菌と呼ばれている。二次共生細菌の研究が盛んに行われてきたエンドウヒゲナガアブラムシ *Acyrtosiphon pisum* からは、これまでにセラチア (*Serratia*)、ハミルトネラ (*Hamiltonella*)、レジエラ (*Regiella*)、リケッチア (*Rickettsia*)、スピロプラズマ (*Spiroplasma*)、パックス (Pea Aphid X-type Symbiont)、さらには筆者らが最近発見したリケッチエラ (*Rickettsiella*) を加えた7種類の二次共生細菌が報告されている。これらは、ブフネラとは異なる細胞(口絵①)や体液中に存在しており、ブフネラ同様に卵巣内の胚に感染することで次世代に安定して伝えられていく。近年、多くの二次共生細菌は、本種アブラムシの環境適応に重要な役割を担っていることが明らかになってきた。次節からは、その具体例を紹介しよう。

III 二次共生細菌が担う多彩な環境適応作用

1 高温環境への適応

二次共生細菌セラチアを保有するアブラムシは、高温に曝されたときに、プフネラだけを保有しているものと比べて産仔数が増えることが実験的に示されている (MONTILLOR *et al.*, 2002)。セラチアは垂直伝播によって仔に伝えられていくので、高温下ではその割合が増えていくことが予想される。実際、野外調査の結果も、高温に曝される夏にセラチアを保有するアブラムシの割合が多

くなることを示した (MONTLLOR et al., 2002)。ブフネラ除去システムを用いた実験から、セラチアはブフネラの機能を一部肩代わりすることが示されており (KOGA et al., 2003)、高温で衰退したブフネラの機能をセラチアが補っているのではないかと推察されている。また、高温条件下に置かれたいくつかの系統のアブラムシ体内では、セラチア量の減少とそれに伴う栄養素の増加が確認されている。そのことから、高温によってセラチアが分解され、溜め込まれていた栄養素が放出されることによって、アブラムシの高温耐性が生じているという可能性も示唆されている (BURKE et al., 2010)。

2 アブラムシを天敵から守る

寄生蜂エルビアブラバチ *Aphidius ervi* は、アブラムシの体内に卵を産みつける天敵昆虫である。ふ化した幼虫はアブラムシを体の中から食べて成長し、アブラムシをミイラ化させてしまう。しかし、ハミルトネラを保有するアブラムシは、体内にいる寄生蜂の幼虫を高確率で殺すことができる (OLIVER et al., 2003)。寄生蜂を入れたケージ内の実験から、非保有のアブラムシは寄生をうけて減少し、ハミルトネラによって耐性が賦与されたアブラムシの割合が増えていくことが示された (OLIVER et al., 2008)。寄生蜂耐性機構としては、ハミルトネラに存在する APSE というファージ (ウイルスの一種) が持つ細胞毒性蛋白質の関与が示唆されている (MORAN et al., 2005)。またアブラムシの二次共生細菌セラチア (OLIVER et al., 2003) やレジエラの一部の系統 (VORBURGER et al., 2010) にも寄生蜂耐性作用が示されているが、これまでに APSE は検出されていない。

アブラムシにとって、寄生菌もやっかいな天敵である。寄生菌 *Pandora neoaphidis* は、アブラムシ体内に侵入すると、菌糸を伸ばして増殖、ついにはアブラムシを殺し、体を突き破って胞子を形成する。しかし、レジエラを保有したアブラムシでは、寄生菌の胞子にさらされた場合の死亡率が大きく減少することが実験的に示されている (SCARBOROUGH et al., 2005)。

3 苦手な餌植物を利用可能にする

植食性の昆虫はふつう、ごく限られた植物しか効率的に利用できない。“寄主植物特異性”と呼ばれる本性質は、植食者の食物や生活場所を規定するだけでなく、植物上で相互作用する他の生物にも影響を与えるため、生態的に極めて重要な性質である。エンドウヒゲナガアブラムシには同種内に植物利用能力が遺伝的に異なる系統 (パイオタイプ、あるいはホストレースと呼ばれる) が存在する。アルファルファ上に存在するパイオタイプはアカクロバでは効率よく繁殖できず、逆にアカクロ

バパイオタイプはアルファルファでは産仔できない。従来、このような性質は、当然のことながら、アブラムシ自身の遺伝子によって支配されていると考えられてきた。しかし実は、アブラムシの植物適応に共生細菌が強く影響している場合があることが、筆者らの研究で明らかになった (TSUCHIDA et al., 2004)。

野外においてエンドウヒゲナガアブラムシは、カラスノエンドウとシロツメクサ (口絵②) を餌としてよく利用している。本種アブラムシは、カラスノエンドウでは生涯に 100 頭程を産仔できるのに対し、シロツメクサではその半分くらいの子しか産めない。しかし、アブラムシがレジエラを保有すると、シロツメクサを餌にした場合の産仔数が倍増することが実験的に示された。2 種類の植物上で共生細菌叢を野外調査すると、シロツメクサ上に分布するアブラムシの大多数がレジエラを保有していることが判明した (TSUCHIDA et al., 2002)。このことは、野外においても確かにレジエラは本種アブラムシのシロツメクサ適応に深く関与していることを示唆している。適応のメカニズムとしては、シロツメクサ師管液に特に不足する必須アミノ酸の供給や、シロツメクサが持つ防御物質である青酸配糖体の無毒化等に、レジエラが関与している可能性が挙げられる。

レジエラが他の昆虫種に感染拡大すると、シロツメクサ利用能も同時に拡大する可能性が考えられる。筆者らは、シロツメクサを全く利用できないソラマメヒゲナガアブラムシ *Megoura crassicauda* にレジエラを移植し、植物適応に与える影響を解析した。シロツメクサ上でレジエラを移植していないソラマメヒゲナガアブラムシを飼育したところ、80% は移行後 2 日以内に死亡した (図-1)。一方、レジエラを移植したソラマメヒゲナガアブラムシでは、3 系統のうち 2 系統で、シロツメクサ上での生存期間が有意に延長し、成虫での生存期間が伸びたことで産仔数も増加した (図-1) (TSUCHIDA et al., 2011)。これらの研究は、昆虫の植物適応という性質が共生細菌によって大きく影響を受け、さらには生物種を超えて伝播し得ることを示している。自然界における植物と昆虫の関係や、食性の進化、新興害虫の起源等の解釈に新たな観点を与えるものと言えよう。

このような共生細菌による植物適応への関与は、エンドウヒゲナガアブラムシ以外においても示唆されている。イネ科作物を加害するムギミドリアブラムシ *Schizaphis graminum* の中には、害虫抵抗性を示すソルガム品種を効率よく利用できるパイオタイプが存在する。この性質が母系遺伝することから、同じ遺伝様式を示す共生細菌が関与している可能性が示唆されている

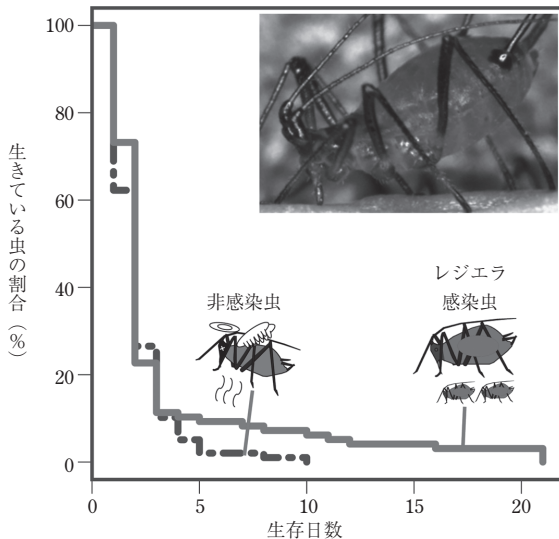


図-1 ソラマヒゲナガアブラムシ (右上) のシロツメクサ上での生存

レジェラ感染虫 (実線) および非感染虫 (破線) とともに、3日令幼虫 100 個体ずつを供試した。レジェラの感染により、これまで餌として利用できなかったシロツメクサ上での生存期間が有意に伸び (一般化線形モデル, $p < 0.05$), 成虫にすられなかった系統でも産仔が確認されるなど、植物適応が改善された。

(EISENBACH and MITTLER, 1987)。また、害虫マルカメムシにおいては、マメ科作物を効率よく利用できる性質に腸内の必須共生細菌 *Ishikawaella* が関与していることが、実験的に明確に示されている (HOSOKAWA et al., 2007)。

4 細菌がアブラムシの体色を変え、天敵からの逃れやすさにも関与？

アブラムシ類の中には、同一種でありながらも様々な体色が見られるものも少なくない (森津, 1983)。欧米のエンドウヒゲナガアブラムシには、同一地域内にも、赤色と緑色の体色の多型が存在することが知られている。この体色の違いは、天敵からの逃れやすさに大きな影響を及ぼしている。赤色の虫はテントウムシにより高確率で捕食されやすい (LOSEY et al., 1997) のに対し、緑色の虫は寄生蜂エルビアブラバチに高率で卵を産みつけられるのである (LIBBRECHT et al., 2007)。したがってアブラムシの体色は、他の生物の体色と同様に、捕食-被食関係等に影響を与える重要な生態的性質であると言える。筆者らは、野外に分布する本種アブラムシの緑色型の一部は、もともと赤色アブラムシの体色が、共生細菌の感染によって変化したものであることを発見した (口絵③) (TSUCHIDA et al., 2010)。以下に、その経緯について述べる。

ヨーロッパの野外集団から本種アブラムシを採集して実験室内で飼育していた筆者らは、いくつかの系統では、緑色の母虫から赤色の幼虫が産み出されるのを観察した。これらの系統の体色は成長するにつれてだんだん緑色っぽくなり、4 令幼虫から成虫にいたると完全に緑色になった。そして成長した成虫から、また赤色の虫が産み出されるのが繰り返された。体色の変化するアブラムシ系統の体内に生息する共生細菌叢を細菌 16S rRNA 遺伝子の塩基配列に基づいて解析したところ、これまでアブラムシからは報告のなかったリケッチエラ (*Rickettsiella*) 属の共生細菌が検出された。抗生物質処理や人工接種法を用いて解析したところ、リケッチエラを保有している場合に限って、本来赤色だったアブラムシの体色が緑色へと大きく変化することが明らかになった。定量 PCR を用いた解析の結果は、アブラムシ体内の *Rickettsiella* の感染密度が高くなるほど体色が緑色に変化するという有意な関係を示した。これらの結果から、*Rickettsiella* の感染がエンドウヒゲナガアブラムシの赤色系統の体色を緑に変える要因であると明確に示された。

Rickettsiella 感染による体色変化は、どのようなメカニズムで生じているのであろうか？アブラムシ色素の分析やその遺伝子発現解析により、リケッチエラが感染すると、赤色のアブラムシが本来少ないながらも保有する緑色多環性キノン系色素の生産が活性化されることが判明した。その結果、体色の変化が生じているものと考えられる。

本項目の最初に述べたように、アブラムシの体色は捕食あるいは寄生の回避に重要な役割をはたしている。ゆえに、リケッチエラに感染して体色が赤色から緑色に変化すると、テントウムシには食べられにくくなる (LOSEY et al., 1997) が、寄生蜂の攻撃は受けやすくなる (LOSEY et al., 1997; LIBBRECHT et al., 2007) ことが予想される。しかし研究を進めると、リケッチエラ感染虫は、別の機構で寄生蜂からの捕食寄生を回避している可能性が浮かび上がってきた。リケッチエラに感染しているアブラムシの内部共生細菌叢を調べると、その大部分 (約 80%) はハミルトネラもしくはセラチアという二次共生細菌にも感染していた (図-2A)。III-2 で述べたように、これらの共生細菌はアブラムシに寄生蜂耐性を賦与することが知られている (OLIVER et al., 2003)。このことは、リケッチエラはアブラムシの体色を緑色に変えてテントウムシに捕食されにくくすると同時に、(緑色のアブラムシに好んで産卵する) 寄生蜂への耐性をあたえる共生細菌と共存することにより、宿主アブラムシの生存率、ひいては、自らの生存率を上げている可能性を示唆している。

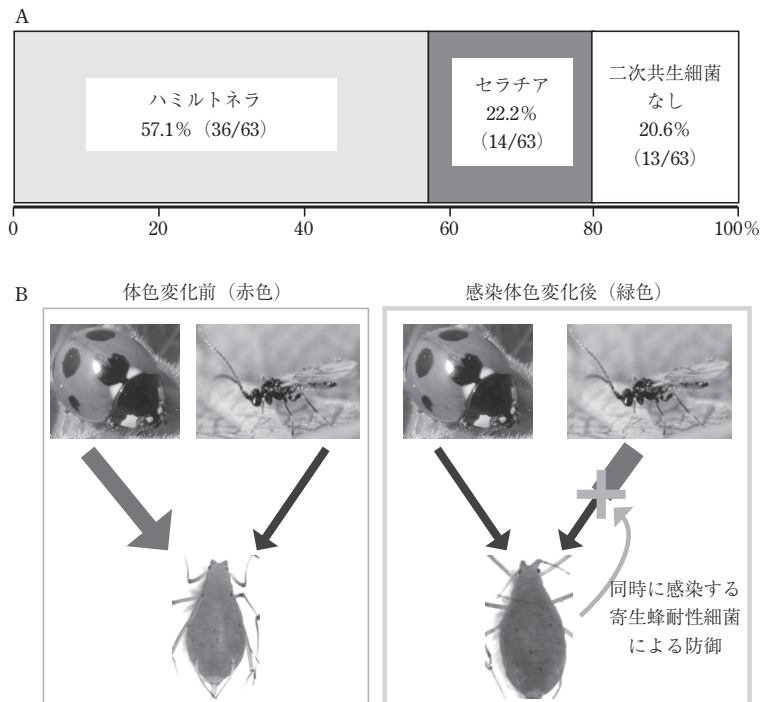


図-2 リケッチエラの保有がアブラムシの捕食-被食関係に及ぼす影響

(A) リケッチエラ感染虫が同時に感染していた二次共生細菌, (B) リケッチエラ感染による捕食者および寄生者との関係の変化 (捕食者から伸びている矢印の太さは, 捕食圧の強さを表す). リケッチエラを保有することで体色が緑に変化してテントウムシからは逃れやすくなり, 同時に寄生蜂耐性を示す細菌をも保有することになるため, 寄生蜂に捕食されるリスクも減少する.

(図-2 B)。

おわりに

本稿では, アブラムシの環境適応に共生細菌が与える影響を概説したが, これらは害虫管理などの観点からも重要な意味を持つ。地球温暖化の影響が現れてきた現在, 共生細菌によってアブラムシをはじめとする害虫が高温耐性を獲得する (本稿 III-1) ことは, 農業に深刻な被害を与えることにつながるかもしれない。有機農業の現場では, 昆虫病原微生物や天敵昆虫等が害虫防除資材として利用されているが, 共生細菌によって害虫が防御されたり (III-2), 天敵からの逃れやすさが変化する (III-4) と, これらの有効性が低下してしまうことが懸念される。さらに共生細菌は, 植物利用効率にも影響を与えており (III-3), 抵抗性作物を加害する害虫の能力への関与も示唆されている (EISENBACH and MITTLER, 1987)。今後, 害虫管理の効率をあげる上で, 共生細菌の影響を考慮し, あるいは細菌共生系を防除の標的にした制御技術の開発が有効となろう。現在, 筆者らの研究

室では, 昆虫と微生物の内部共生の成立や, 内部共生によって賦与される新規機能のメカニズムを分子のレベルから解明し, 害虫防除などに役立てるための研究に鋭意取り組んでいるところである。

引用文献

- BURKE, G. R. et al. (2010): ISME J. 4: 242 ~ 252.
- EISENBACH, J. and T. MITTLER (1987): *Experientia* 43: 332 ~ 334.
- HOSOKAWA, T. et al. (2007): *Proc. Biol. Sci.* 274: 1979 ~ 1984.
- 石川 統編 (2000): アブラムシの生物学, 東京大学出版会, 東京, 344 pp.
- KOGA, R. et al. (2003): *Proc. Biol. Sci.* 270: 2543 ~ 2550.
- LIBBRECHT, R. et al. (2007): *J. Insect Behav.* 20: 25 ~ 32.
- LOSEY, J. E. et al. (1997): *Nature* 388: 269 ~ 272.
- MONTLLOR, C. B. et al. (2002): *Ecol. Entomol.* 27: 189 ~ 195.
- MORAN, N. A. et al. (2005): *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102: 16919 ~ 16926.
- 森津孫四郎 (1983): 日本原色アブラムシ図鑑, 全国農村教育協会, 東京, 545 pp.
- OLIVER, K. M. et al. (2003): *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100: 1803 ~ 1807.
- et al. (2008): *Proc. Biol. Sci.* 275: 293 ~ 299.
- SCARBOROUGH, C. L. et al. (2005): *Science* 310: 1781.
- TSUCHIDA, T. et al. (2004): *ibid.* 303: 1989.
- et al. (2010): *ibid.* 330: 1102 ~ 1104.
- et al. (2011): *Biol. Lett.* 7: 245 ~ 248.
- et al. (2002): *Mol. Ecol.* 11: 2123 ~ 2135.
- VORBURGER, C. et al. (2010): *Biol. Lett.* 6: 109 ~ 111.