微生物とその運び屋、そして彼らを育む樹木との相互関係**

二井 一 禎***,1

近年、マツ材線虫病（マツ枯れ）やナラ類の萎凋病（ナラ枯れ）のような森林流行病が日本の森林に深刻な被害をもたらしていることは周知のとおりである。これらの病気では、昆虫が病原微生物を媒介することにより被害が拡大する（伊藤 2000）。そのため、多くの研究者が、病原微生物とその媒介者である昆虫、宿主である樹木の 3 者の関係をテーマに研究を繰り返してきた（二井・佐橋 2006）。宿主樹木の枯死によって否応無くわれわれの注意を喚起するこれら特殊な事例に限らず、森林には微生物とそれを伝播する生物の間で繰り返される様々な関係があり、森林生態系のダイナミズムの中で重要な一部を構成している。しかし、残念ながら、森林動態の推進力となるこのような微生物とその伝播昆虫の相互関係はこれまであまり研究者の関心を引かなかった。むしろ、上記二つの森林流行病を通して、このような微生物が介在する関係を研究することの重要性を、自然が教えてくれたともいえる。

本テーマは、森林で繰り返される「微生物-伝播者」関係を見直すために企画された。森林という複雑な生態系の中で「微生物-伝播者」関係が果たしている多様な役割のいくつかの例を挙げることによって、人知れず繰り返されている微生物と昆虫、樹木の躍動する関係を紹介したい。

マツ材線虫病においては、病原線虫（マツノザイセンチュウ, *Bursaphelenchus xylophilus*）がマツノマダラカミキリをはじめとする *Monochamus* 属のカミキリムシによって媒介されることは良く知られている。また、1 頭のカミキリムシが保持する病原線虫の数が、カミキリムシの宿主であるマツ類樹木に対する加害力を左右するということが良く理解されている。しかし、カミキリムシが保持する線虫の数が、樹体内の菌類相によって大きく左右される事実はあまり知られていない。つまり、樹体内の菌類相が、間接的にはあるが、この流行病の動向を決定しているといえる。このような、樹体内菌類相と病原線虫、媒介昆虫の間に長い間取り組んできた前原紀敏氏が、最近の研究成果も交えてこの興味深い関係を紹介する。

マツノザイセンチュウと媒介者マツノマダラカミキリの間には相利共生関係が成立しており、宿主樹木への感染を含む両者の生活環には、巧妙で精緻な相互制御メカニズム

が働いている。本企画の立案の時点では、この分野に精通した相川拓也氏にこの関係の最新の情報を提供してもらうことを期待した。しかし、同氏は 2006 年に私達が本誌上で企画した「マツ枯れ特集」の中で既にこの点について詳述しているので（相川 2006）、今回は最近同氏が取り組んでいるマツノマダラカミキリの共生細菌の話題を紹介していただく。昆虫類の性を制御しながら自らの遺伝子を増やしていく共生細菌ボルバキアの生態については、多くの昆虫でその興味深い戦略が明らかにされている（Werren 1997）。マツ枯れの主役の一つ、マツノマダラカミキリにおいても、この細菌（の遺伝子）が随伴し、その分布を広げているという事実には瞠目せざるを得ない。昆虫による微生物の巧妙な分布拡大のもう一つの典型をここにみることもができる。

マツノザイセンチュウは 20 世紀初頭にわが国に持ち込まれた侵入線虫であることから（de Guiran and Bruguier 1989）、媒介昆虫である日本在来種のカミキリムシとも、宿主である日本産マツ属樹種ともきわめて新しい関係にある。国内で採取されたマツノザイセンチュウの中には病原性を異にするいくつかの系統が存在するが、強い病原性の系統に限れば、それらの系統は遺伝子レベルで均一であることが知られており（Iwahori *et al.* 1998）、本種が最近の侵入種で、日本国内で急速に分布を拡大した事実とよく符合する。この点については、マツノザイセンチュウとマツノマダラカミキリをこれと良く似た別の伝播関係と比較すると明らかだ。神崎菜摘氏はマツノマダラカミキリと同族で日本在来種のキボシカミキリと、このカミキリに随伴する、やはり日本土着のクワノザイセンチュウ（*B. conicaudatus*）の伝播関係を研究した。その結果、日本各地のキボシカミキリ亜種の各個体群の間には大きな遺伝的多様性があり、また、それぞれのカミキリ亜種個体群に随伴するクワノザイセンチュウの各個体群の間にも遺伝的多様性があった。しかも両者の間には進化系統上の対応性がみられた（Kanzaki and Futai 2002）。さらに、マツノザイセンチュウが属する他の *Bursaphelenchus* 属線虫に広く目を向けると、これらの線虫の寄生性の進化が、伝播昆虫の宿主範囲の変化に委ねられている様子が浮かび上がってくる。

* Special Issue "Previously Unknown Relationships between Forest Microbes and their Vector Insects"

** Kazuyoshi Futai: Preface "Correlations between Forest Microbes, Vector Insects, and their Host Trees"

*** 連絡先著者 (Corresponding author) E-mail: futai@kais.kyoto-u.ac.jp

1 京都大学大学院農学研究科 〒 606-8502 京都市左京区北白川追分町 (Graduate School of Agriculture, Kyoto University, Kitashirakawa Oiwakecho, Sakyo-ku, Kyoto 606-8502, Japan)

同じように、移動・分散能力の小さな線虫が、媒介者の進化に自らの進化を委ねている例が、キノコバエに随伴する線虫の仲間で見られている。屋外のホダ木や、菌床に栽培したヒラタケや同属のエリンギのひだに多数の白いコブを発生させ、その商品価値を失わせるヒラタケ白こぶ病は、最初、1979年に鹿児島県屋久島や福岡県で見えられ、その後、分布域を西日本各地に拡大した。1994年までには、新潟県、長野県、山梨県、静岡県まで、さらに2008年には岩手県や宮城県の東北地方にまで被害域を拡大している。本病がヒラタケに飛来するキノコバエにより媒介される線虫、*Iotonchium unguatum*により発生することを実験的に証明したのは津田格氏で、同氏はさらに、この病気の宿主となるキノコの種を調査する中で、いくつかのキノコの分類群それぞれに特化した複数のキノコバエの種が存在し、さらに、それらキノコバエの種に固有の線虫種が存在する事実を発見した。この仲間の線虫(*Iotonchium* spp.)と媒介者であるキノコバエの関係は、単なる“phoretic relationship(便乗関係)”ではなく、明らかな寄生関係を含んでいる。その点で、カミキリムシの仲間と純粋な(栄養関係を伴わない)“便乗関係”を結んでいる *Bursaphelenchus* 属の線虫の場合とは異なる。さらに、キノコバエは、利用可能期間のきわめて短い宿主である軟質性のキノコと生活史を同調させているため、このような、媒介者に自らの繁殖を委ねている *Iotonchium* 属線虫は、伝播昆虫との間でさらに密接な関係を結ぶことを余儀なくされているともいえる。しかし、いずれの属の線虫においても、宿主と媒介昆虫の結びつきの進化的な時間経過が、随伴する線虫の種分化を決定する決め手となっていることは間違いない。

キクイムシ類と随伴する菌類の関係にも広範な多様性が存在する。それは、宿主樹木を利用するキクイムシの多様な戦略を反映しているからである。枯死木、衰弱木、健全木をそれぞれ利用するものの間では、宿主樹木の抵抗性からの回避という点から、必要な戦略が全く異なったものとなる。同様に、栄養分は豊かであっても寄生性昆虫の攻撃にさらされ易い樹皮下に繁殖するキクイムシ類と、寄生性昆虫の攻撃という点では安全であるが、栄養という点では、窒素成分を欠くという絶対的な不利益に曝される材内穿入型のキクイムシ類との間では、菌類との関わり方にも決定的な違いがある。しかし、いずれの場合にも、キクイムシの大部分の種が菌類と密接不可分な関係を維持しており、それら随伴菌のあるものには宿主樹木に対して病原性があるという点は重要である。つまり、媒介者であるキクイムシの生活史戦略の多様性に応じて随伴している菌類の病原性にも多様性がみられる。あるいは、随伴菌の病原性の強弱が、キクイムシの繁殖戦略に組み込まれていると考えられるかもしれない。このような、キクイムシ類と随伴菌類の関係、特に菌類の病原性との関係を、升屋勇人氏と山岡裕一氏が詳説する。彼らが取り組む研究テーマは、「微生物-伝播者」の关系到微生物の病原性が関与するという

点できわめて興味深い知見を提示するだけでなく、森林流行病のメカニズムを考える上でも、例えば伝播者の伝播能力と微生物の病原性の相互関係を進化的視点で解析するといった、重要な課題を提起している。

ナガキクイムシ科の仲間はすべて菌類と共生関係を持ち、これを宿主樹体内に構築した坑道に運び込み、そこでこの菌類を培養し、これを餌に繁殖するという生活史を持つ。ナガキクイムシ科の一種であるカシノナガキクイムシが日本各地のブナ科樹種、特にコナラ(*Quercus*)属の各種に急激な枯死被害をもたらして問題となっている。病原菌はナラ菌とよばれる不完全菌類の一種(*Raffaelea quercivora*)であるが、カシノナガキクイムシ(幼虫)の本来の餌資源は酵母類であると考えられている。遠藤力也氏はこのカシノナガキクイムシと関連する酵母類を研究してきたが、森林における野生の酵母類についてはそれまでほとんど情報がなかった。カシノナガキクイムシの虫体や坑道に棲息する酵母類の精緻な生態を明らかにする中で同氏は、他の森林甲虫類と酵母類の関係にも関心を向けるようになり、両者の生態関係を研究している。この特集では同氏が、分子生物学的研究手法を用いて得た、両生物グループの間の関係を概説してもらう。

このように、本総説が取りあげる関係は「微生物-伝播者」という、森林生態系の中ではきわめて小さなテーマではあるが、それらの関係が果たしている役割はきわめて多様で重要である。その関係の多様性を考えるとき、両者の関係を次の二つの視点で整理し、比較すると理解しやすいと思われる。まず第一の視点は、両者の関係の親密性である。「微生物-伝播者」の間の関係では、微生物が伝播者の表面に付着しているようなきわめて偶発的なものから、伝播昆虫が伝播のための特別な器官を備えていたり、両者の間で生活史に同調性がみられるような合目的な関係、さらには細胞内にまで入り込み、遺伝子転移を行ったりするような共生関係まで、きわめて広範である。第二の視点は、両者の関係の進化的な時間経過の長さである。関係成立後の時間的経過により伝播昆虫の間には様々なレベルの分化がみられ、それに応じた随伴微生物の分化が明らかにされている。具体例はマツノザイセンチュウを含む *Bursaphelenchus* 属線虫や、キノコバエに随伴する *Iotonchium* 属線虫にみることができ、同じ視点は他の関係にも当てはめてみる必要があるだろう。

この特集を通して、生態系における微生物と伝播昆虫、さらには宿主樹木の間で繰り広げられる関係が、時には激甚な流行病という形で森林に壊滅的な被害をもたらし、あるいは、微生物とその伝播者、そして宿主樹木の共進化現象の駆動力になっている事実に気づかされる。森林の動態を理解するためには、巨視的スケールの研究のみならず、その構成者である生物相互の关系到肉薄した微視的スケールの研究が不可欠なのである。

最後になったが、六つの原稿の英文要旨はすべてカナダ森林局太平

洋地区森林研究所の元上席研究員 H. Barclay 博士に査読していただいた。深く感謝いたします。

引用文献

- 相川拓也 (2006) マツノサイセンチュウの伝播機構—どのように媒介昆虫に乗り移りそして離脱するのか—. 日林誌 88: 407–415
- de Guiran G, Bruguier N (1989) Hybridization and phylogeny of the pine wood nematode (*Bursaphelenchus xylophilus*). Nematologica 35: 321–330
- 二井一禎・佐橋憲生 (2006) 特集「マツ枯れ」. 日林誌 88: 363–428
- 伊藤進一郎 (2000) 森林生態系を脅かす“微生物-昆虫連合軍”(森林微生物生態学. 二井一禎・肘井直樹編, 朝倉書店). 257–269
- Iwahori H, Tsuda K, Kanzaki N, Izui K, Futai K (1998) PCR-RFLP and sequencing analysis of ribosomal DNA of *Bursaphelenchus* nematodes related to pine wilt disease. Fundam Appl Nematol 21: 655–666
- Kanzaki N, Futai K (2002) Phylogenetic analysis of the phoretic association between *Bursaphelenchus conicaudatus* (Nematoda: Aphelenchoididae) and *Psacothoe hiliaris* (Coleoptera: Cerambycidae). Nematology 4: 759–771
- Werren JH (1997) Biology of *Wolbachia*. Ann Rev Entomol 42: 587–609