

内部共生研究の新規モデル：ホソヘリカメムシ

菊池 義智

はじめに

「カメムシ」と聞いて良いイメージを持つ人はほとんどいないと思います。「カメムシの研究をしています」と言うと、多くの場合、しかめ面をされるか好奇の目で見られるかのどちらかです(今ではだいぶ慣れました)。しかし、今回ご紹介するホソヘリカメムシ(図1)はそんなネガティブイメージをものともしない、とても魅力的な研究対象です。振り返ってみると、研究者としての私のキャリアのほとんどはホソヘリカメムシとともにありました。親よりも一緒にいる時間が長いですし、結婚した時期から考えると妻よりも一緒にいる時間が長いかもしれません。今回は、私が愛してやまないそんなホソヘリカメムシについて、少しご紹介したいと思います。

昆虫の内部共生

昆虫は、全世界で100万種以上が知られる陸上最大の生物群であり、この種数は陸上動物種の約3/4を占めるともいわれています。なぜ昆虫はこんなにも多様化し繁栄することができたのでしょうか？一つには、翅を進化



図1. 大豆の葉にとまったホソヘリカメムシ

させたことでその分布域を大幅に拡大させたことがあげられます。また、その小さな体が他の大型動物では利用困難な微小環境への適応を可能にしたと考えられています。そしてもう一つ昆虫の大きな特徴として、利用可能な餌が多様である点があげられます。昆虫は植物の葉や果実に加え、木質やきのこ、腐肉や動物の糞にいたるまで、ありとあらゆるものを餌にしているといっても過言ではありません。そして中には、我々の栄養学的な常識から大きく逸脱した食生活を送る昆虫もいます。たとえば、農作物の害虫として知られるアブラムシは植物の篩管液を餌としますが、その汁液中には必須アミノ酸がほとんど含まれていません。シラミやツツエバエなどの吸血生昆虫は脊椎動物の血液を常食としますが、その中には昆虫の成長に必須なビタミンB類がほとんど含まれていません。また、普通動物は消化できないはずの木質(セルロースやリグニンが主成分)を食べて増殖するシロアリなども知られています。実はこれら昆虫達は、ほぼ例外なくその体内に共生微生物を保持しているのです。

ドイツの博物学者である Paul Buchner は、顕微鏡による詳細な組織観察により、多くの昆虫がその体内に共生微生物を持つことを明らかにしました。博士が1965年に出版した著書“Endosymbiosis of Animals with Plant Microorganisms”¹⁾は、昆虫をはじめさまざまな生物の内部共生系を詳細に記載した、現代でも十分に通じる名著です。その後の研究により、昆虫の共生微生物は、アブラムシ体内では必須アミノ酸を合成・供給することで、ツツエバエ体内ではビタミンB類を供給することで、またシロアリ体内では木質の分解に寄与することで、宿主昆虫の生存と繁殖に重要な役割を果たすことが明らかとなってきました²⁾。

昆虫はその生存に必須な共生微生物を次世代に確実に受け渡すために、「母子間伝播法」を発達させています。たとえば、母虫が共生微生物を卵表面に塗りつけて孵化した子虫が卵殻を食べることで共生微生物を獲得する「卵表面塗布」や、母体内の卵に共生微生物が感染して

伝播が起きる「卵内感染」などの方法が知られています²⁾。そして、共生微生物は昆虫の体内環境に高度に適応しているために、多くの場合宿主体外で培養することができません。

ホソヘリカメムシ

ホソヘリカメムシは東南アジアを中心に広く分布するカメムシ目昆虫で、なじみのある六角形のカメムシではなく、縦長のスリムな体型をしています(図1)。臭いもいわゆる「カメムシ臭」ではなく、実験室では数100匹単位で飼育していますがそれほど臭くありません(注:臭いの感じ方には個人差があります)。成長中の莢が吸汁加害されると種子が矮小化して売り物にならないため、ホソヘリカメムシはダイズをはじめとしたマメ科作物の害虫として忌み嫌われています³⁾。カメムシ全般に言えることですが、その生態や生活史に不明な点が多く、いまだ効果的な防除法が確立していない虫でもあります。

ホソヘリカメムシは他の昆虫と同様にその体内に共生微生物を保持しています。ホソヘリカメムシの消化管後端部には盲囊(もうのう)と呼ばれる小さな袋状器官が多数発達しており、その袋の中に*Burkholderia*(バークホルデリア)属細菌をぎっしりと保持しています⁴⁾。*Burkholderia*はβプロテオバクテリア綱に含まれる細菌で、多くは土壌細菌として知られています。上述のように、それまでに知られていた昆虫の共生微生物はすべて母子間伝播によって受け継がれ、昆虫体外での培養が困難でした。しかし、私の研究からホソヘリカメムシはその例外ともいえるユニークな共生系を発達させていることが分かってきました。まず、ホソヘリカメムシは共生細菌の母子間伝播をまったく行いません。かわりに、幼虫はその成長過程で環境土壌中に生息する*Burkholderia*共生細菌を特異的に取り込み、盲囊内に共生させます⁵⁾。そして、もっとも重要な点として、共生細菌の培養が容易であることがわかってきました。カメムシを解剖して共生器官を摘出し、その内容物を細菌用の一般的な培地(LB培地など)に塗布して好気培養すると、数日のうちに多数の共生細菌コロニーが観察されます⁶⁾。

内部共生の分子基盤を解こう

昆虫に限らず多くの動植物はその体内に共生微生物を持ち、緊密な相互作用を行っています。このような内部共生現象は自然界に広くみられますが、よく考えるととても不思議な現象です。通常、異物である微生物が宿主

の体内に侵入してきたら免疫系によってたちどころに排除されてしまいます。しかし、多くの生物では、共生微生物は宿主体内で平和的に、安定して保持されています。私達は「共生と病原性を分かつものは何か?」という、基本的な疑問にいまだ答えを見いだすことができていません。その大きな理由としては、共生の分子基盤に関する知見がまだまだ不足している点にあると言えます。

たとえば、共生微生物の全ゲノムが明らかになれば、病原微生物ゲノムとの比較によって両者間で異なる遺伝子を知ることはできます。しかし、その遺伝子が実際にどのような機能を果たすのかを明らかにするためには、遺伝子欠損株の作成など遺伝子組換えによる実験アプローチが必須と言えます。先にも触れた通り、多くの共生微生物が宿主体内に高度に適応しているために単離培養が困難であり、ゆえに遺伝子組換えも適用できないのが現状です。共生系の研究ではマメ科植物と根粒菌の研究がもっとも進んでいますが、これは根粒菌が培養可能であり遺伝子組換えも容易に行うことができるからにほかなりません。

ホソヘリカメムシ共生系の有用性

ホソヘリカメムシの内部共生系がこれまで研究されてきた昆虫の共生系と決定的に違う点は、共生微生物の培養ができる点です。私達のこれまでの研究で、培養法や遺伝子組換え法、そして組換え体をカメムシ幼虫に再導入するための人工感染法も確立されています⁶⁾。最近では*Burkholderia*共生細菌のゲノムも決定され⁷⁾、比較ゲノムに基づく共生関連遺伝子候補の抽出や、候補遺伝子の欠損株作成も鋭意進められています⁸⁾。これは、これまでの昆虫共生系の研究ではあり得なかった研究展開だと言えます。

このような共生細菌側の大きなアドバンテージに加え、宿主であるホソヘリカメムシの方もモデル系として有用です。飼育が簡便で、小型なことから省スペースで大量に飼育ができます。実験も数個体の反復ではなく数10個体、時には100個体単位の実験も容易に行うことができます。最近ではESTやRNA-seqによるトランスクリプトーム解析も進んでおり、共生器官で発現する遺伝子の情報が蓄積されつつあります⁹⁾。また、ホソヘリカメムシはRNA干渉法(RNAi)も容易に行うことができることから¹⁰⁾、発現遺伝子の機能解析を進めることができます。あえて難点をあげれば、成虫休眠はしますが休眠卵のようなものは誘導できないため、継続的に世話をしなければならぬ点があげられます。また、若齢

幼虫の間は体サイズも小さいので、共生器官を解剖・摘出するにはそれなりの練習とスキルが必要です。とはいえ、いずれも愛があれば問題ないレベルの難点だと思います。

このように、内部共生というまだまだ未開拓の分野において、ホソヘリカメムシは宿主と共生微生物の両面から実験アプローチが可能な、きわめて有用なモデル系だと言えます。

おわりに

アブラムシ、ツエツェバエ、シロアリと言えば農業害虫、衛生害虫、家屋害虫の代表選手ですが、これらはいずれも共生微生物にその生殺与奪を握られています。つまり、共生微生物を研究することで、これら難防除害虫の新規防除法の開発につなげることができるかもしれません。もちろんそのためには共生の分子基盤の理解が必要不可欠なわけですが、ホソヘリカメムシの研究はそこへアプローチするための重要なランドマークになると期待しています。

ホソヘリカメムシの魅力はまだまだ語りつくせませんが、もしこの記事を読むことで「カメムシ」への拒絶反応が少しでも和らいでいただけたのであれば、私も本稿を執筆した甲斐があるというものです。もしホソヘリカ

メムシ（とその研究）にご興味のある方がいらっしゃいましたらご遠慮なくご連絡いただければと思います。また、今回詳しくご紹介できなかった最近の研究展開に関しては、拙著^{11,12)}もあわせてご覧ください。

文献

- 1) Buchner, P.: *Endosymbiosis of Animals with Plant Microorganisms* (1965).
- 2) Kikuchi, Y.: *Microbes Environ.*, **24**, 195 (2009).
- 3) 安永智秀ら: 「日本原色カメムシ図鑑」全国農村教育協会 (1993).
- 4) Kikuchi, Y. *et al.*: *Appl. Environ. Microbiol.*, **71**, 4035 (2005).
- 5) Kikuchi, Y. *et al.*: *Appl. Environ. Microbiol.*, **73**, 4308 (2007).
- 6) Kikuchi, Y. and Yumoto, I.: *Appl. Environ. Microbiol.*, **79**, 2088 (2013).
- 7) Shibata T. F. *et al.*: *Genome Announc.*, **1**, e00441-13 (2013).
- 8) Kim, J. K. *et al.*: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **110**, e2381-9 (2013).
- 9) Futahashi, R. *et al.*: *PLoS ONE*, **8**, e64557 (2013).
- 10) Futahashi, R. *et al.*: *Insect Biochem. Mol. Biol.*, **41**, 191 (2011).
- 11) Kikuchi, Y. *et al.*: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **109**, 8618 (2012).
- 12) 菊池義智: バイオサイエンスとインダストリー, **71**, 43 (2013).