

寄生バチとともに挑む，季節適応の謎

向井 歩

はじめに

昆虫は，地球上でおよそ100万種が確認されており，これは現在記載されている生物の約半数を占める．あらゆる環境に適応した彼らは，私たちの身の回りでも頻繁に姿を見せる．「昆虫」と聞くと，「きもち悪い」という印象を抱く方が多いだろう．しかし研究の世界では，キイロショウジョウバエやカイコガに代表される「モデル昆虫」が，さまざまな生命現象の解明に携わってきた．また，3億年を超える進化の歴史を持つ彼らは，巧みな生存戦略を発達させ，自然界での地位を確固たるものとしてきた．子供のころから昆虫少年であった筆者は，昆虫が見せる驚くべき生存戦略に魅了され，その行動・生態の背景に潜む「しくみ（生理機構）」の解明を目指して研究を続けてきた．ここでは，筆者が大学院時代から現在にかけて研究を続けている「キョウソヤドリコバチ」という昆虫を題材として，昆虫が季節に適応するしくみの解明に向けた挑戦，そして応用への展望について紹介したい．昆虫好きな皆様にも，昆虫が苦手な皆様にも，この世界の片隅で繰り広げられる生存の巧者たちの生きざまに思いをはせるきっかけとなれば幸いである．

キョウソヤドリコバチとは何か

読者の皆様は，「キョウソヤドリコバチ」という生物をご存じだろうか．インターネットブラウザにこの名前を打ち込んで変換してみると，「教祖宿り小鉢」という，



図1. ナミクバエ蛹（写真下方）に産卵するキョウソヤドリコバチ（撮影，筆者）．図中左上のバーは1 mm.

どことなく怪し…いや，ありがたそうな文字列が浮かんでくる．この生物は「寄生蜂」の一種である（図1）．体長は2-3 mm程度，サイズとしては，キイロショウジョウバエと大差ない．キョウソヤドリコバチは，ニクバエやキンバエなど，大型のハエ蛹を寄生の対象（寄主）とする．ハエの蛹は，幼虫の表皮が変化した「^{いようかく}囲蛹殻」という固い殻に覆われているが，このハチは囲蛹殻に産卵管で穴をあけ，卵を産み付ける．一度の産卵で，20～100個の卵を産む．ハエの蛹は，ハチが産卵の際に打ち込んだ毒によって，成虫の外骨格を形成するキチン層の合成が阻害され，「生きているが，発育できない」状態にあるとされる．この毒はすなわち，子供たちの食料となる寄主を新鮮な状態に保つための母の愛といえる．孵化した幼虫は，ハエの蛹を摂食して発育する．幼虫による摂食で，ハエの蛹は中身が食べつくされ，囲蛹殻の中にはハチの幼虫や蛹が詰まっている．

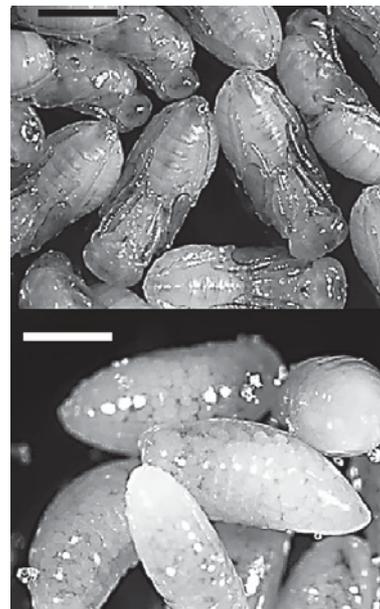


図2. 非休眠蛹（上）と，休眠幼虫（下）．長日で飼育したメス成虫，短日で飼育したメス成虫にそれぞれニクバエ蛹を与えて産卵させ，14日経過時点で囲蛹殻を開いて取り出したもの．図中のバーは1 mm.

著者紹介 摂南大学理工学部生命科学科（助教） E-mail: ayumu.mukai@lif.setsunan.ac.jp

おせっかいなおかあさん

キョウソヤドリコバチは、2種類の卵を産み分けることができる。ひとつは、速やかに成長し、3週間~1か月ほどで成虫まで育つ。もう1種類の卵は、同じように孵化して幼虫の発育が進むものの、終齢(4齢)幼虫で発育を止め、1か月たっても、半年たっても蛹以降のステージにならない。この、発育を停止した状態は、「休眠」と呼ばれる。休眠は、低温や絶食などのストレスに強い特殊な生理状態で、キョウソヤドリコバチの子供は休眠幼虫の姿で厳しい冬を乗り越える。そして、メス成虫は、自身が経験した環境に応じてどちらの卵を産むのかを決める(図2)。すなわち、春から夏にかけては、速やかに発育する「非休眠運命卵」を産み、秋には、越冬のための「休眠運命卵」を産む。このように、子の発育などに母親が経験した環境条件や生理状態が影響する現象は、「母性効果」と呼ばれる。これはすなわち、子供たちの将来を考えて、進路を決めてやるという母のおせっかいといえる。母性効果による休眠の制御は、カイコガやハエにおいてみられるものの、どのようなメカニズムによって子世代の発育制御がなされるのかについては謎である。

光周性による産み分け

キョウソヤドリコバチの母性効果による休眠誘導には、「光周性」という性質がかかわる。光周性とは、1日の明るい時間、または暗い時間の長さに反応する性質である。光周性を用いて、メス成虫は1日の日の長さ(日長)を計測し、日の長い条件、すなわち夏の環境を経験したときに非休眠運命卵を、日の短い条件、すなわち秋の条件を経験したときには休眠運命卵を産む。日本をはじめとした温帯地域に生息する多くの昆虫で、光周性による休眠の制御が確認されている。昆虫は体サイズが小さく、外温性であるがゆえに温度変化に生存を左右されやすい。冬季に休眠に入ることは、彼らが温帯地域に適応するうえで欠くことのできない性質といえる。光周性によって季節を読み取り、休眠を制御するしくみは多くの研究者の関心を集め、これまでもさまざまな昆虫で研究がなされてきた。特に注目すべきは、「どのようにして日長が計測されるか」という点である。

光周性は当初、光に反応して蓄積(または分解)されるような物質の存在を想定し、その物質の蓄積量(または分解量)を計測することで季節を読み取っていると考えられていた。しかし、さまざまな検証の結果、光周性による日長の読み取りには、体内時計(概日時計)が関

与することが知られている¹⁾。概日時計とは、活動リズムや生理現象にみられる、およそ24時間のリズム(概日リズム)を駆動する生理機構である。

光周性と概日時計

キョウソヤドリコバチは、光周性研究の題材として、実に50年以上まえから用いられてきた。ここでは、その研究の一端を紹介する。Saundersというイギリスの昆虫学者が、本種において概日時計と日長計測のかかわりを調べた。この時用いたのは、「共鳴実験」という、さまざまな非24時間の明暗周期(たとえば、12時間明期、24時間暗期の36時間サイクル)を与え、光周反応を観察し、その背景にある概日時計の動きを予測する実験であった。複雑かつ巧妙な実験であるため、詳細な説明は誌面の関係上割愛させていただくが、その実験の結果、夜明けに時刻合わせをする概日時計(夜明け時計)と、日暮れに時刻合わせをする概日時計(日暮れ時計)、2種類の独立した時計が日長計測にかかわることが示された²⁾。ここから、2つの時計によって日長を計測するしくみとして以下のような説明がなされた。2つの時計に、それぞれ特定の時刻に現れる「活性相」を想定する。夜明け時計の活性相は明期開始直後に、日暮れ時計の活性相は暗期開始から一定時間後に出現する。これらの活性相は、短日条件では重ならないが、長日条件では重なる。この、重なりの有無によって光周期が長日か、短日かを判断する³⁾(図3)。

この日長計測の様式は、「内的符合モデル」と呼ばれる。たとえるなら、常に両手に腕時計をはめている状態といえる。右手の時計は、「夜明け」の時刻に毎日時刻合わ

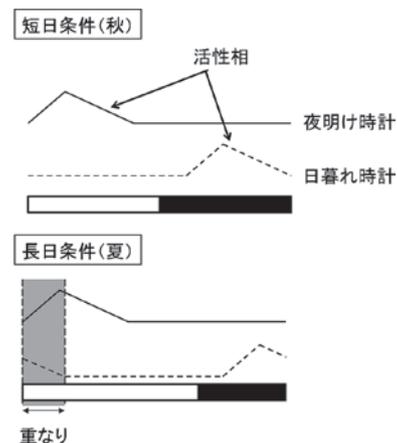


図3. 内的符合モデルの模式図。夜明け時計(実線)の活性相は明期開始直後に、日暮れ時計(破線)の活性相は暗期開始から一定時間後に現れる。2つの活性相は、短日条件では重ならず、長日条件では重なる。

せをする。左手の時計は、「日暮れ」の時刻に毎日時刻合わせをする。季節の移ろいによって、日長が変化すると、両腕にはめた時計の「時差」は変化していく。この時差を読み取って、今の季節を判断するということだ。

内的符合モデルは、飼育実験の結果から、日長を計測するしくみをよく説明できるものである。しかしながら、キョウソヤドリコバチが本当にこの通りに日長の計測を行っているのかどうかは、すなわち、このモデルの実体というべきものは、遺伝子発現や神経連絡などの生理機構の面から検証してみないことにはわからない。

RNAiを使って光周性を調べる

筆者は、大学院時代に、内的符合モデルの実体を明らかにすることを目指し、概日時計を形成する「時計遺伝子」が、キョウソヤドリコバチの光周性にかかわるか否かを調べた。

時計遺伝子とはどのようなもので、どのように約24時間のリズムを生み出すのだろうか。このことは、キイロショウジョウバエにおいて明らかにされた。CLOCK (CLK), CYCLE (CYC) という時計遺伝子の翻訳産物(タンパク質)が、二量体を形成して核内に移行し、他の遺伝子の転写を促進する。これにより、*period* (*per*), *timeless* (*tim*) という時計遺伝子のmRNAが転写される。翻訳されたPERIOD (PER), TIMELESS (TIM) タンパク質は、ヘテロ二量体を形成して核内に移行し、CLK, CYCの働きを阻害する。CLK, CYC二量体による*per*, *tim*の発現(アクセラ)と、翻訳されたPER, TIMによる転写の抑制(ブレーキ)によって形成されるフィードバックループによって、時計遺伝子の発現は一定のリズムで増減することになる。この増減のリズムがおよそ24時間で振動することが、体内の生理活性や、行動における概日リズムを形成すると考えられる(図4)。

ここで説明した時計遺伝子は、きわめて保存性が高く、キイロショウジョウバエ以外の昆虫のみならず、哺乳類

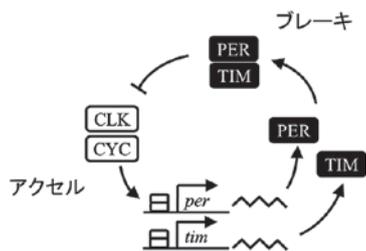


図4. 概日時計によって約24時間のリズムが駆動されるしくみ(模式図)。四角で囲ったものはタンパク質を、実線は遺伝子、波線はその転写産物(mRNA)を示す。

など、多くの生物においても相同な時計遺伝子が発見され、類似の様式によって概日リズムの形成がなされることが示されている⁴⁾。

では、この時計遺伝子が、キョウソヤドリコバチの光周性にかかわるのだろうか。その検証のために用いたのが、RNA干渉法(RNAi)である。RNAiとは、DNAのヌクレオチド鎖に対応する二本鎖RNA(dsRNA)を生体に注射することによって、対象とする遺伝子の発現を抑制する技術である。キョウソヤドリコバチでは、このRNAiによって遺伝子発現を抑制できることが明らかとなっている⁵⁾。

細いガラスキャピラリーを使い、ハチの蛹に時計遺伝子*period*のdsRNAを注射した。羽化したハチをそれぞれ長日条件、短日条件に移し、寄主を与えて産卵させた。すると、短日条件における休眠子世代の産出が抑制された。コントロールとして、キョウソヤドリコバチのゲノム中にはない遺伝子のdsRNAを注射した個体は、正常に日長を読み取って休眠子世代を産んだので、これは注射や、投与されたdsRNAそのものによる異常ではない。RNAiによる*per*の抑制が、概日時計に異常をもたらし、正確な日長の計測を阻害したと考えられた。このことから、*per*によって構成される概日時計が日長の読み取りに必須であると考えられた⁶⁾。コオロギ⁷⁾、カメムシ⁸⁾など、光周性を持ついくつかの昆虫においても、時計遺伝子が日長の読み取りに必須であることが示され、光周期の読み取りに時計遺伝子がかかわることが分類群を越えて確認されている。これらのことから、本種を含む多くの昆虫で、時計遺伝子が光周性において日長計測に必須であることが考えられた。

もちろん、キョウソヤドリコバチの日長計測に時計遺伝子がかかわることだけでは、内的符合モデルの実体を解明したことにはならない。さらなる課題として、脳内にある時計遺伝子を発現する細胞を探索し、「夜明け時計」「日暮れ時計」の存在を特定する必要がある。さらに、それらの時計がどのように相互作用するのかを明らかにすることで、内的符合モデルの存在を実証し、日長計測のしくみを解明することが求められる。

光周性を応用する

寄生バチは、寄主に対する高い索敵能力と殺傷能力から、農業害虫、衛生害虫を防除するための「生物農薬」として利用される。キョウソヤドリコバチは、衛生害虫・不快害虫に分類される、広い範囲のキンバエ、ニクバエに寄生する。このことを利用し、災害地域でのハエ防除にキョウソヤドリコバチを導入するという提案がなされ

ている。ヒトの住む都市環境は、通常は乾燥し、清潔に保たれ、病原体の蔓延しにくい環境として整備されている。しかし、地震や津波、洪水などで都市機能が停止すると、病原体の蔓延しやすい不衛生な環境が広がる。災害地域では、腐敗物、死骸などから発生したハエ類が、病原体を運搬し、感染症を媒介する恐れがある。キョウソヤドリコバチは、大量飼育が容易で、さらに休眠幼虫は長期保存が可能である。さらに、寄生したハエの蛹をほぼ確実に死に至らしめることから、ハエに対する生物農薬（天敵農薬）として魅力的な資材といえる。災害地域でのハエ防除への応用に向け、キョウソヤドリコバチの効率的な飼育・保存法の確立が求められる。

また、キョウソヤドリコバチのような研究に適した題材によって光周性機構の解明が進むことが、人類の技術に貢献することも期待される。光周性は、昆虫以外の生きものでも広く観察される。鳥類や哺乳類においても、日長の変化を感受し、脳からのホルモン分泌を変化させることで生殖腺の発達を調節し、温暖な季節に繁殖の時期を合わせる。我々ヒトも哺乳類に属する生き物だが、光周性による生殖の制御は確認されていない。しかし、ヒトではまれに季節性情動障害（冬季うつ）という、季節変化にともなう気分の落ち込みや意欲の減退がみられることがある。この原因は、我々の祖先のくらしを考えると推測できる。野外で暮らす哺乳類にとって、夏場に積極的に活動し、食料や繁殖の機会を得ることが生存に有利である。一方で冬になると、そのような活動は越冬のための貯蔵エネルギーを食いつぶす無駄な行為になりかねない。そのため、自ら意欲や積極性を低下させ、活動を抑えるような性質を進化させてきたのだと考えら

れる。冬季うつの症状は、そのような性質の名残とも考えられている。季節の読み取りにかかわる概日時計と、行動・生理を制御する内分泌系のかかわりが明らかになれば、このような季節性情動障害の治療にも貢献できると考えられる。

おわりに

キョウソヤドリコバチという昆虫を題材とし、季節適応、概日時計、そして応用という観点での研究について紹介した。1年周期の季節変動、そして24時間の日周変動にさらされることは、地球上で暮らす生きものにとって避けては通れない。このような環境に生きる隣人として、そして、陸上で生存にいち早く適応した先駆者として、昆虫の生態から学ぶことは多い。また、昆虫をはじめとして、四季を通した我々を取り巻く環境の移ろいは、古来、ヒトの感情を刺激し、豊かなものにしてきた。読者の皆様においても、時には昆虫の不思議な生きざまについて思索を深めていただければ、望外の喜びである。

文 献

- 1) Bunning, E.: *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, **54**, 590 (1936).
- 2) Saunders, D. S.: *J. Insect Physiol.*, **20**, 77 (1974).
- 3) Tyshchenko, V. P.: *Zh. Obshch. Biol.*, **27**, 209 (1966).
- 4) Tomioka, K. and Matsumoto, A.: *Cell. Mol. Life Sci.*, **67**, 1397 (2010).
- 5) Lynch, J. A. and Desplan, C.: *Nat. Protoc.*, **1**, 486 (2006).
- 6) Mukai, A. and Goto, S. G.: *Appl. Entomol. Zool.*, **51**, 185 (2016).
- 7) Sakamoto, T. et al.: *J. Biol. Rhythms*, **24**, 379 (2009).
- 8) Ikeno, T. et al.: *BMC Biol.*, **8**, 116 (2010).