

木材食害性昆虫における消化共生*

吉村 剛**

Nutritional Symbiosis in Wood-Attacking Insects*

Tsuyoshi YOSHIMURA**

(平成5年7月31日受理)

1. はじめに

これまでに地球上で知られている生物の種数は約150万種にのぼるが、その中で最も繁栄している生物群はヒトを除けば昆虫であろう。昆虫は現在75万種以上知られており、全生物種の約半数を占めているが¹⁾、未知の種を加えると総計2,500万種以上の昆虫が生息しているという推定もあるほどである²⁾。昆虫におけるこの多様性は、主としてその生活場所が多様である事、つまり砂漠であれ熱帯雨林であれ、地球上のあらゆる環境条件下に適応した種類が存在している事によると考えられるが、その原因の一つとして高等植物との幅広い相互関係を築いた事が挙げられる。高等植物も現在25万種ほど知られており¹⁾、例えば熱帯雨林における樹木種の多様性とその樹冠部における昆虫の多様性などは、この関係をしめす好例である。また、我々ヒトも作物の受精や養蜂等、この関係を歴史的にうまく利用してきている。昆虫と植物の示す多様な関係には、当然前者による後者の摂食も含まれるが、対象植物が観賞用植物であったり、ヒトの食糧としての作物であったり、また木材として利用するための樹木である時には、これらの昆虫は害虫として扱われる事になるのである。

この様に環境に対して多様な適応を遂げてきた昆虫は、木材の摂食という面においてもまた多様な側面を見せている。木材は、伐採されてから建築用材あるいは家具用材などとして利用される間に多種多様な昆虫による食害を受ける。具体的には、製材乾燥以前の生丸太や枯死木に成虫が穿孔・産卵し、幼虫が木材を摂食した後、羽化脱出してくるいわゆる木材穿孔虫、乾燥した木材中に成虫が産卵し、同様に成虫が羽化脱出してくるいわゆる乾材害虫、および木材の状態によらず激しい食害を与えるシロアリが挙げられる。ここでは、これら木材食害性昆虫が木材を栄養分として利用するために発達させてきたユニークなシステム、特にシロアリと微生物との消化共生系について、筆者らの最近の研究成果を交えながら紹介する。

* 第48回木研公開講演会(平成5年5月14日,大阪)において講演した。

** 劣化制御研究分野(Laboratory of Deterioration Control)

Keywords: Wood-attacking insects, Nutritional symbiosis, Termite, Symbiotic microorganisms, Cellulose metabolism.

表1 木材食害性昆虫とその栄養源および消化共生系

昆虫グループ		栄養源	消化共生系	
生丸太・枯死木害虫	鞘翅目 (Coleoptera)	カミキリムシ科 (Cerambycidae)	単糖・オリゴ糖・ デンプン・原形質	?
		タマムシ科 (Buplestidae)	〃	?
		ゾウムシ科 (Curculionidae)	〃	?
		キクイムシ科 (Scolytidae)	〃 (一部の種は菌食)	アンプロシア菌 の栽培・摂食
		ナガキクイムシ科 (Platypodidae)	共生菌類	〃
		クロツヤムシ科 (Passalidae)	?	?
		膜翅目 (Hymenoptera)	キバチ科 (Siricidae)	木材分解性担子菌
ゴキブリ目 (Dictyoptera)	キゴキブリ科 (Cryptocercidae)	木材実質	原生動物・バク テリア	
	オオゴキブリ亜科 (Panesthiinae)	〃	バクテリア	
乾材害虫	鞘翅目 (Coleoptera)	シバンムシ科 (Anobiidae)	単糖・オリゴ糖・ デンプン・原形質	?
		ナガシクイムシ科 (Bostrychidae)	〃	?
		ヒラタキクイムシ科 (Lyctidae)	〃	?
		カミキリムシ科 (Cerambycidae)	〃	?
		チビナガヒラタムシ科 (Micromalthidae)	〃	?
		高等シロアリ	シロアリ科 (Termitidae)	木材実質・担子菌 (シロアリタケ)
シロアリ目 (Isoptera)	下等シロアリ	ムカシシロアリ科 (Mastotermitidae)	木材実質	原生動物・バク テリア
		レイビシロアリ科 (Kalotermitidae)	〃	〃
		オオシロアリ科 (Termopsidae)	〃	〃
		シュウカクシロアリ科 (Hodotermitidae)	〃	〃
		ミゾガシラシロアリ科 (Rhinotermitidae)	〃	〃
		ノコギリシロアリ科 (Serritermitidae)	〃	〃

2. 木材食害性昆虫と消化共生系

2.1 生丸太・枯死木害虫

表1に示した様に、生丸太・枯死木害虫の中で、いわゆる木材穿孔性害虫の殆どの種類は基本的には木材の主要構成成分である、セルロース、ヘミセルロースおよびリグニンを利用する事はできず、これらの種の幼虫は木材中に含まれる単糖類、オリゴ糖類、デンプンあるいは生きた細胞中の原形質などを自ら消化する事によって生活している³⁻⁷⁾。一方、これら穿孔虫の内キクイムシ科の一部の種およびナガキクイムシ科の全種はアンプロシア甲虫と呼ばれ、アンプロシア菌と総称される子の菌あるいは不完全菌の一種を摂食する事が知られている^{3, 7-9)}。アンプロシア甲虫は、成虫がその胞子を体内にある貯蔵器官中に入れて運び、産卵のために穿孔した坑道の内面に接種、繁殖させ、それを幼虫の餌としている。また、林床にある腐朽材を主な生息場所としているクロツヤムシ科に属する昆虫は、腸内のバクテリアによって木材の分解を行っていると考えられているが、その詳細はまだ明らかにはなっていない⁸⁾。

膜翅目キバチ科の3種の幼虫は、木材中の孔道中に繁殖した担子菌の一種を餌として成長する事が古くから知られている¹⁰⁾。これらのキバチの成虫は、他の昆虫による食害やあるいは病気などによって衰弱した樹木の材中に産卵するが、その際に産卵管の基部にある貯蔵器官に蓄えられていた胞子が木材中に接種され、それが木材を分解しながら繁殖し、孵化した幼虫の餌となるのである。

木材食害性ゴキブリとしては、キゴキブリ科およびオオゴキブリ亜科に属する種類が知られている。これらの種類は共生生物として前者が原生動物とバクテリア、後者がバクテリアを腸内に有しており、木材中の主要成分であるセルロースを分解利用していると考えられている⁸⁾。しかしながら、これらのゴキブリは一般に林内の腐朽材中に生息しており、木材害虫として我々の目に触れる昆虫ではない。

2.2 乾材害虫

乾材害虫としては、シバンムシ科等の甲虫類がよく知られているが^{3, 4, 6, 7)}、これらは一般に木材中のデンプンを栄養源としており、セルロース、ヘミセルロースおよびリグニンを分解利用しているわけではない(表1)。したがって、微生物との消化共生系は認められていないが、ナラ材、ラワン材等におけるヒラタクイムシ、あるいはタケ材におけるチビタケナガシクイムシの様に、しばしば著しい被害を与える種類もある。

2.3 シロアリ

木材食害性昆虫の中で最も有名かつ被害の激しいものはシロアリである。シロアリは基本的には熱帯性の昆虫であり、これまでに2,200種程が報告されているが、最近中国からの新種の発見が相次いでいる事などから、将来的には2,500種を越えると言われている¹¹⁾。シロアリは、その栄養源の殆どを木材などのセルロース系物質に依存している非常に特異な昆虫グループであり、そこには非常に多様な微生物との消化共生系が存在している(表1)。

2.3.1 高等シロアリにおける消化共生系

シロアリはふつう高等シロアリと下等シロアリの2つのグループに分けられる。高等シロアリはシロアリ科1科よりなるが、シロアリ目中の全属数の80%以上、全種数の74%を占めている。これら高等シロアリは、その消化管中(後腸および後腸と中腸の接合部)に多数(10^5 - 10^{11} /ml)のバクテリアを共生させており、そのセルロース系物質の分解における役割が検討されてきた。高等シロアリの後腸から単離されたある種のバクテリアは確かにセルロース分解活性を有しており¹²⁻¹⁴⁾、また高等シロアリ自身もセルロース分解酵素(以下セルラーゼと呼ぶ)を分泌する事がこれまでの多くの研究で確かめられてきている^{15, 16)}。したがって、シロアリ科におけるセルロース系物質の分解において、バクテリアとシロアリの両者が生産するセルラーゼが関与している事は間違いないが、その詳細な機構については現在のところまだ不明である。



図1 タイ東北部乾燥地帯におけるキノコシロアリの一種 (*Macrotermes* sp.) の塚。高さ約1.5m。

高等シロアリにおける消化共生系として、消化管中に生息するバクテリアとの共生関係の他に、いわゆるシロアリタケとの共生が有名である。シロアリ科キノコシロアリ亜科に属する種類は、その現存量の多さから熱帯の昆虫相を代表するものであるが¹⁷⁾、いずれもその巢内で担子菌の一種シロアリタケ属 (*Termitomyces*) を栽培する。これらの種の多くはいわゆるシロアリ塚 (図1) を作り、熱帯地方特にサバンナ地域において特異な景観をなしている事も多い。キノコシロアリの巢内には、王室のある本体を取り囲んで軽石状のいわゆる菌園が多数存在しており、そこには白色球状のシロアリタケの菌糸塊が付着している。この菌糸塊は主として若い職蟻に摂食された後、栄養交換によって幼虫に与えられるのである。

キノコシロアリにおけるこの様な菌栽培の役割については現在3つの仮説がある。第1の仮説は、窒素濃縮機構としての菌園の役割を強調する考え方である¹⁷⁾。シロアリの主な食料である木材中の窒素含有量は0.04-0.3%であるが、菌園では約1.5%、シロアリタケの菌糸塊では約7%、シロアリの体では11%である。この事から、キノコシロアリは木材という炭素/窒素比の非常に高い物質を、食物としてよりましなものに加工していると考えられるのである。第2の仮説は、体外消化管として菌園を考えるものである¹⁸⁾。木材中のセルロースはヘミセルロースおよびリグニンと強固なマトリックスを形成しており、セルロースを分解するためには、他の物質特にリグニンとの結び付きを解き放ち、セルロースを露出させる事が重要であると言われている¹⁹⁾。この仮説では、シロアリタケは菌園中に含まれるリグニンを分解する事によって、シロアリ体内でのセルロースの分解をより容易にするものであると考えられているが、シロアリタケのリグニン分解能力を具体的に調べた研究は殆どない。第3の仮説は、セルラーゼの供給源としてシロアリタケをとらえる考え方である²⁰⁻²⁵⁾。セルロースの分解がセルラーゼと総称される何種類かの酵素によって段階的に行われる事は一般に認められており、キノコシロアリは、これらの酵素の内のある種のもをシロアリタケから得ていると言うのである。確かに、シロアリタケに由来するある種のセルラーゼが、シロアリ体内でもその活性を失っていない事は、これまでの研究から間違いないと思われる。これらの仮説はどれも魅力的ではあるけれども、それ単独でキノコシロアリにおける消化共生系を説明するのは少し無理があるように思われる。おそらく、どの仮説にも少しづつ真実が含まれており、その他のまだ発見されていない要因をも取り込んだ複雑な形で、このユニークな共生システムは営まれているのであろう。

2.3.2 下等シロアリにおける消化共生系

下等シロアリと総称されるグループには、ムカシシロアリ科、レイビシロアリ科、オオシロアリ科、シュウカクシロアリ科、ミゾガシラシロアリ科およびノコギリシロアリ科の6科が含まれている。表1にも示した様に、このグループのシロアリは全てその消化管中にバクテリアおよび原生動物を有している。下等シロアリの後腸に原生動物（鞭毛虫類、超鞭毛虫類、多鞭毛虫類およびトリコモナス類）が生息している事は130年以上も前に報告されており、現在までに400種以上が記載されているが、未調査のシロアリ種も多く、この数はまだまだ増えると思われる。

下等シロアリの木材消化における原生動物の役割に注目したのは Cleveland が最初であろう²⁶⁻³⁰⁾。彼は、ミゾガシラシロアリ科の一種 *Reticulitermes flavipes*（日本にいるヤマトシロアリ *Reticulitermes speratus* の近縁種）がセルロースのみを餌として長期間生き続けられる事を観察し、セルロースの分解を後腸内に多数生息している原生動物が行っているのではないかと推測した。その事を実証するために彼らはシロアリ体内の原生動物を人工的に除去する事を考え、試験個体を飢餓状態に置く方法あるいは高酸素分圧下に置く方法を試みた。その結果、この様な方法で原生動物相を失った個体はセルロースを餌として与えた場合でも短時間で死亡したのである。

彼の先駆的な研究は、1930-40年代の Trager^{31, 32)} および Hungate³³⁻³⁵⁾ の研究に引き継がれ、下等シロアリの後腸中に生息している原生動物がセルラーゼを分泌している事が確かめられてきた。特に Hungate は一歩進んでセルロースの代謝経路に関しても考察を行い、原生動物はセルロースを嫌氣的に発酵する事によって酢酸、二酸化炭素および水素を生成し、シロアリは酢酸をその栄養源として利用しているという仮説を提唱した。この様に、50年程前には既に下等シロアリと原生動物との間でのセルロースをめぐる消化共生系が認識されていたが、シロアリ後腸内原生動物の人工培養が非常に難しい事、およびセルラーゼ活性の正確な評価方法が確立していなかった事などにより、実証的な研究によるこの仮説の検討までには、1960年代半ばになって多くの酵素学的研究が開始されるまで、約20年間待たなければならなかった。

セルロース化学の発展にともない、1960年代半ばからシロアリを用いた酵素学的研究が、日本³⁶⁻³⁹⁾ およびオーストラリア⁴⁰⁻⁴⁴⁾ において行われ、シロアリから得られた種々のセルラーゼ活性の由来についての知見が蓄積されてきている。以下にこれまでの結果をまとめて示す。

①下等シロアリ自身もエンドグルカナーゼ (C_xセルラーゼ [EC 3.2.1.4] :セルロース鎖の非晶領域をランダムに分解する) およびβ-D-グルコシダーゼ (セロビアーゼ [EC 3.2.1.21] :セロビオース等の非還元末端部のグルコース残基に作用しグルコースを生成する) を分泌しているが、その分泌場所については唾液腺であるのか中腸であるのか明確ではない。

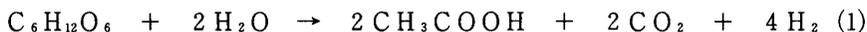
②セルロース鎖の結晶領域の分解に必須であるエキソセロビオヒドラーゼ (C₁セルラーゼ [EC 3.2.1.91] :セルロースの非還元末端部に作用しセロビオースを生成する) は、その殆どが原生動物に由来する。

③シロアリ自身の分泌するセルラーゼによって若干の分解をうけたセルロースは、その酵素とともに原生動物の体内に取り込まれ、原生動物の有するセルラーゼ (上記の3種をすべて含む) との共同作業によって完全にグルコースまで分解される。

④分解生成物としてのグルコースはグリコーゲンとして原生動物体内に蓄積され、必要に応じて発酵作用を受ける。

原生動物体内における発酵のメカニズムについては、Breznak らによって検討されている⁴⁵⁻⁴⁸⁾。彼らは、これまでに人工培養に成功したただ一種類の原生動物である *Trichomitopsis termopsidis*⁴⁹⁻⁵³⁾ を用いて詳細な研究を行い、以下の様なグルコースの分解経路を提唱している。

まず、原生動物自身がグルコースと水から次式の様に酢酸、二酸化炭素および水素を生成する。



次に、この様にして生じた水素と二酸化炭素を用いて、二酸化炭素還元性酢酸菌が酢酸と水を生産する。



シロアリは、こうして生じた3分子の酢酸を吸収し、エネルギー源としているのである。

彼らのこの仮説は、Hungate の50年前の提案を結果的に裏付けたものとなっているが、現在のところ基本的には正しいものであると考えられている。

この様に、下等シロアリにおけるセルロース代謝については、そのメカニズムについてかなり明らかになってきているが、現実の木材はセルロース、ヘミセルロースおよびリグニンのマトリックス複合体として存在しており、セルロースのみを用いた研究の結果をそのまま木材に対して当てはめる事はできない。

筆者らは、この観点からシロアリ消化管中の木材の様子を走査型電子顕微鏡を用いて観察してみた⁵⁴⁾。供試シロアリとしては、日本において最も被害の激しい種類であるイエシロアリ *Coptotermes formosanus* Shirakiを用いたが、本種は現在米国南部諸州およびハワイ州において重要な建築害虫になりつつあるものである。図2-Aに示した部分、すなわちイエシロアリ消化管中の前腸、中腸末端部および後腸末端部からの内容を観察した結果、

①前腸からの全ての木材片には、シロアリが木材から噛みとった際に生じたと思われる鋭い切口が存在し、またその表面にも分解の痕跡は全く認められなかった(図2-B)。

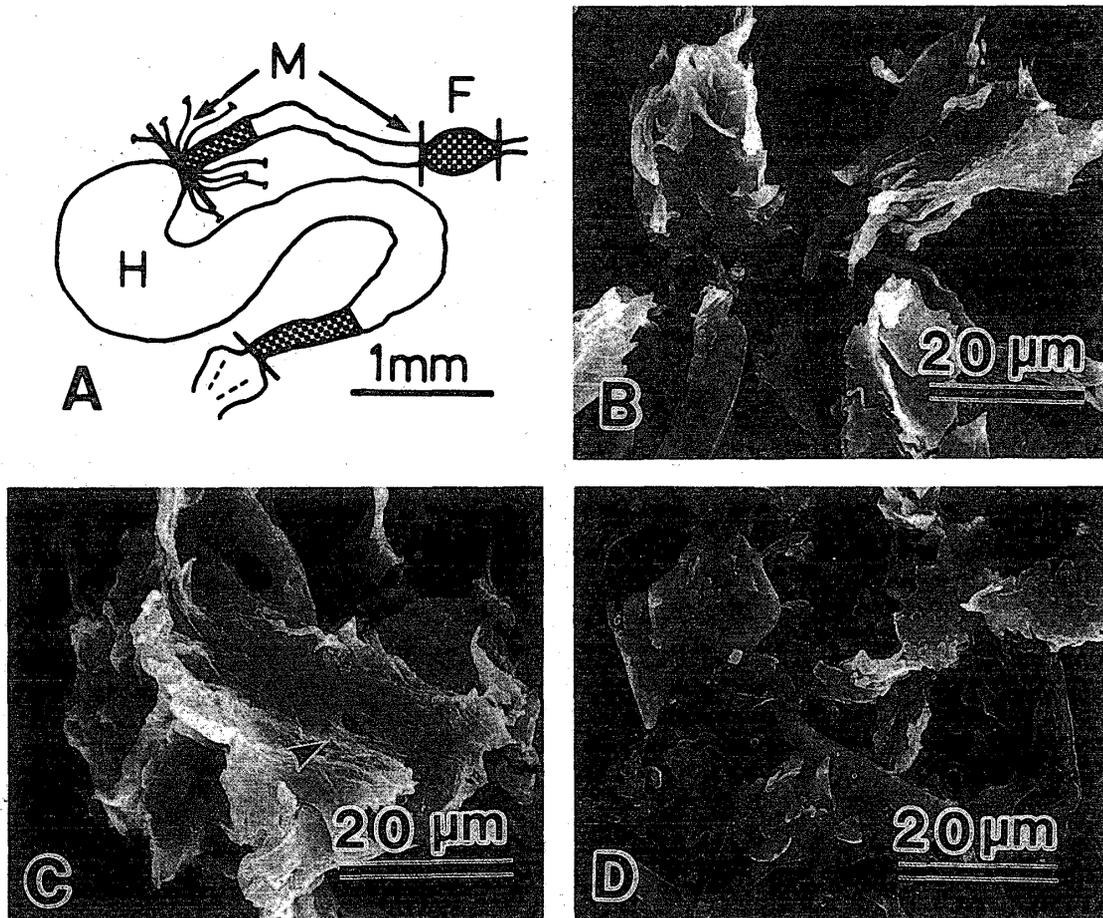


図2 イエシロアリ消化管中の木材片の走査電子顕微鏡写真⁵⁴⁾。A: イエシロアリの消化管。F: 前腸, M: 中腸, H: 後腸。アミ掛けの部分は試料採取場所を示す。B: 前腸からの木材片。試料はシロアリの口器によって作られた鋭い切口を示す。C: 中腸後端部からの木材片。矢印で示した壁孔の回りに、分解による畝が生じている。D: 後腸後端部内容物。不定形の代謝廃物に混じって未分解の木材片が存在している。

②中腸末端部からの木材片には、前腸からのものと同様に全く分解を受けていないタイプと、その表面部分に若干の分解を受けているタイプ（図2-C）の二つのタイプのものが含まれていた。

③後腸末端部の内容物は、その殆どが無定形の代謝废物であったが、一部未分解の木材片も含まれていた（図2-D）。

これらの観察は、セルロースについて示されている分解過程、つまりシロアリ自身の酵素による部分的分解とそれに続く原生動物体内での最終的分解というプロセスを支持しており、シロアリに取り込まれた木材も基本的にはこのプロセスによって分解されてゆくと考えられる。

以上述べてきたように、下等シロアリの木材分解において、その後腸中に生息している原生動物が本質的に重要な役割を果たしている事は間違いない。前述した様にこれまでに下等シロアリから発見された原生動物は400種を越え、一般に後腸内において複雑なファウナを形成している。例えば、日本で最も広く分布するヤマトシロアリには、5属11種が共生し⁵⁵⁾、その総数は10万以上にもなる⁵⁶⁾。しかしながら、これらの多様な原生動物種の木材の分解における個々の役割および種間あるいは他のバクテリア等との相互作用については、これまでのところ殆ど検討されてはいない。Yamaokaら⁵⁶⁾は、ヤマトシロアリ後腸内の原生動物相を詳細に調べ、3種の原生動物種に特徴的な分布様式が存在する事を報告したが、木材の分解における役割との関連性については検討していない。次章では、筆者らがイエシロアリを用いて行っている一連の研究成果を中心に、後腸生態系における微生物間の相互作用について紹介する。

3. イエシロアリ共生微生物間の木材消化をめぐる相互作用

3.1 後腸内での原生動物の分布

イエシロアリは世界的にみて現在最も重要な建築害虫の1種であり、その後腸に3種の原生動物が生息している事が70年程前に既に報告されている⁵⁵⁾。図3に示す様に、これら3種、*Pseudotriconympha grassii* Koidzumi, *Holomastigotoides hartmanni* Koidzumi および *Spirotriconympha leidy* Koidzumi は、その大きさおよび形から顕微鏡下で容易に区別でき、以後各々を大型原生動物、中型原生

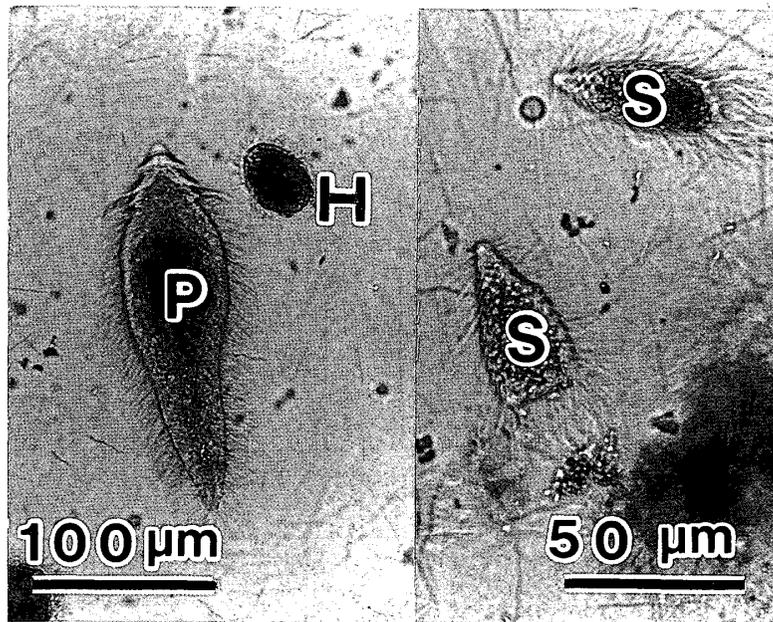


図3 イエシロアリ後腸内に生息する3種の原生動物。P：*Pseudotriconympha grassii* Koidzumi（大型原生動物），H：*Holomastigotoides hartmanni* Koidzumi（中型原生動物），S：*Spirotriconympha leidy* Koidzumi（小型原生動物）。

動物および小型原生動物と呼ぶ事にする。大型原生動物は体長200-300 μm 、体幅50 μm 程の大きさを持ち、その前端部に特徴的な構造を有している。中型原生動物は体長50-140 μm 、体幅30-80 μm 程度であり、体にらせん状の畝が多く走っている。小型原生動物は体長15-50 μm 、体幅8-30 μm 程の最も小さい種類であり、他の2種とは容易に区別できる。これまでの研究により、イエシロアリが木材を消化し、利用するためには、これらの原生動物が不可欠である事は間違いなく、また、これらの中で大型原生動物が特に重要な働きを行っていると言われてきた⁵⁷⁻⁶⁰⁾。しかしながら、これらの報告は、イエシロアリを特殊な環境状態下(飢餓状態、特殊な栄養源での飼育、高酸素分圧下など)に置いた場合に生じる原生動物の消失という現象をもとに考察を行っており、異常なシロアリを用いた実験であるとも言える。したがって、我々は正常な活動を営んでいるイエシロアリコロニーを用いた研究を行う事が必要であると考え、まず野外3コロニーおよび室内飼育3コロニーを選び、その後腸内原生動物相について1年間にわたって調査を行い、以下の様な結果を得る事ができた⁶¹⁻⁶³⁾。

① 3種原生動物の存在数は、室内飼育コロニー18回、野外コロニー15回、計33回の測定の結果、1頭の職蟻につき大型が480-2,160個体、中型が740-4,180個体、小型が2,240-10,880個体存在しており、コロニー、測定時期によらず、殆どの個体で小型>中型>大型の順となった。

② 3種原生動物は各々特徴的な後腸内での分布様式を示した。すなわち、大型原生動物は前部に偏って存在し、小型原生動物は逆に後部に偏在し、また中型原生動物は比較的均一に後腸全体に分布していた。この現象はどの個体においても認められた。図4に後腸各部における3種原生動物の比率の一例を、図5にその様子を模式的に示す。

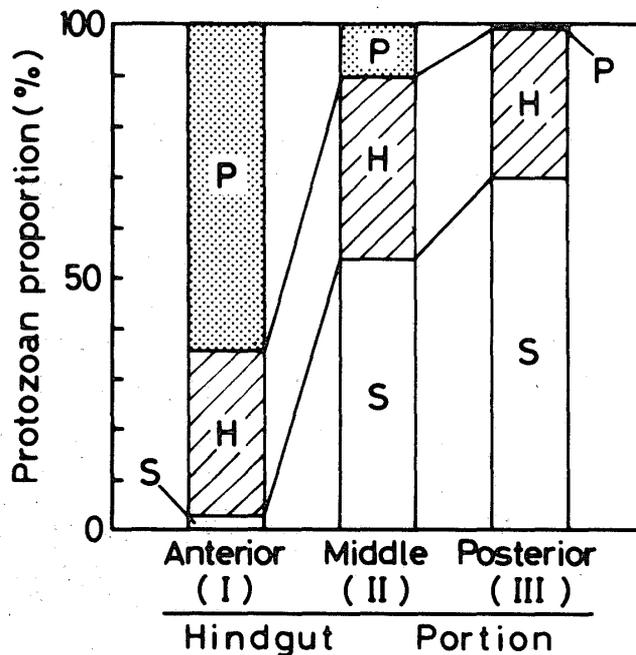
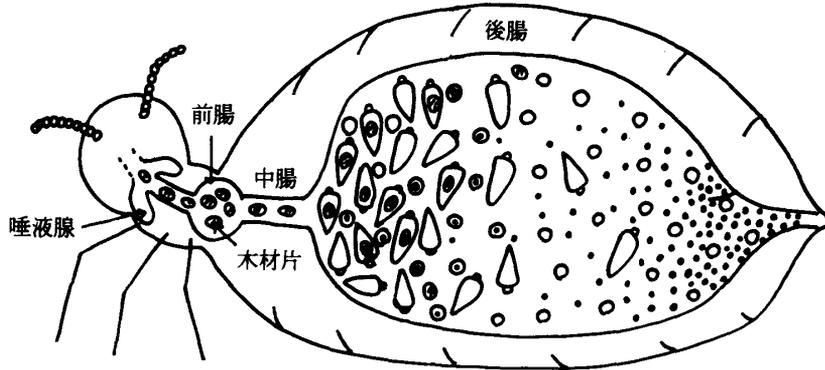


図4 イエシロアリ職蟻後腸内における3種原生動物の分布様式³⁹⁾。P：大型原生動物、H：中型原生動物、S：小型原生動物。I、II、IIIは、各々後腸前部、中央部および後部を示す。



◐: 大型原生動物 ○: 中型原生動物 ●: 小型原生動物

図5 イエシロアリ職蟻における共生3種原生動物の分布様式(模式図)⁷¹⁾。

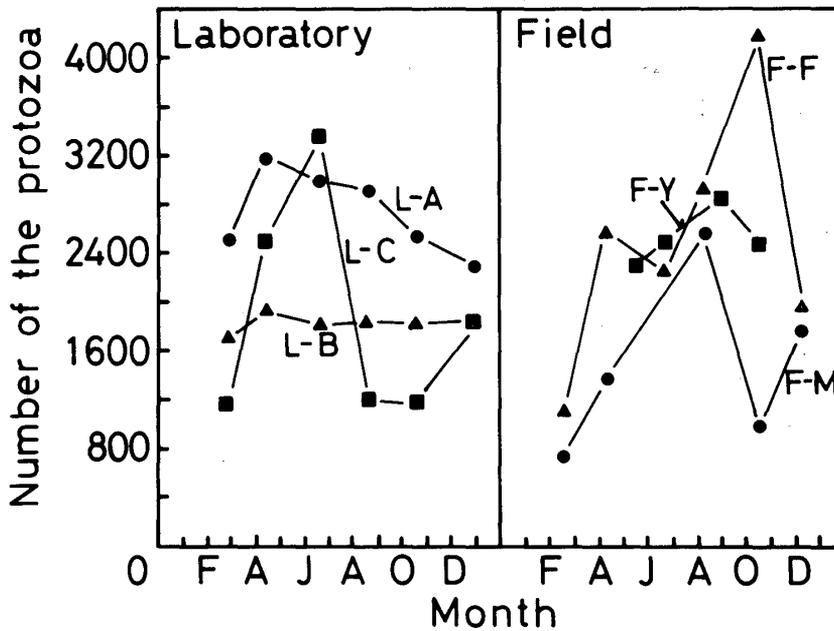


図6 イエシロアリ職蟻における中型原生動物数の季節変化⁶³⁾。L-A, L-BおよびL-C は実験室内飼育コロニー, F-M, F-FおよびF-Y は各々宮崎市, 鹿児島県吹上町および福岡県吉富町における自然コロニーを示す。横軸は採集月: F; 2月, A; 4月, J; 6月, A; 8月, O; 10月, D; 12月。

③室内飼育コロニーにおいては, 3種原生動物とも比較的安定した存在数を示し, 室内での長期間の飼育がこれらコロニーの季節感を喪失させてきたと考えられた。野外コロニーにおいても大型および小型原生動物の存在数と季節の推移との間に一定の傾向を認める事はできなかったが, 中型原生動物は全体的に見て3コロニーとも冬期に最も少なく, 晩夏から秋にかけて最も多いという一定の傾向を示していた(図6)。

3種の原生動物の存在数における順序, およびそれらの示す特徴的な後腸内分布様式が, 調査したコロニー

全てについて共通であった事から、これらの原生動物がイエシロアリにおける栄養消化において何らかの形で役割分担を行っている可能性が指摘された。特に、中型原生動物はその存在数において季節の推移との間に一定の傾向を有していた事から、注目すべき種類であると考えられた。

3.2 木材摂食活性と原生動物相との関係

もしある特定の原生動物種がイエシロアリにおける木材消化において重要な役割を有しているのであれば、供試個体の木材摂食活性とその原生動物数との間に正の相関関係が認められるはずである。この観点から、原生動物相の季節的変化の追跡とともに、同時に採取した個体を用いて、その木材摂食活性についても測定を行った⁶¹⁻⁶³⁾。

図7に6コロニーにおける木材摂食活性の季節的変化を示すが、興味深い事に、室内飼育コロニーと野外飼育コロニーとは全く異なった傾向を示していた。室内飼育コロニーの木材摂食活性は、3コロニーとも春から夏にかけて最も高く、秋から冬にかけて徐々に低下していった。一方、野外コロニーは全体的に見て

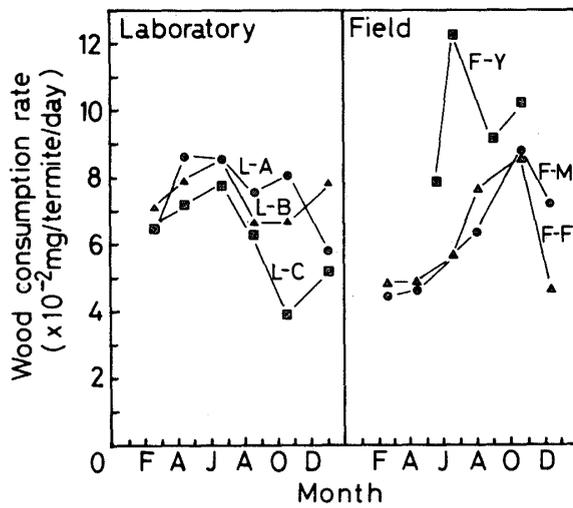


図7 イエシロアリ職蟻の木材摂食活性の季節変化⁶³⁾。略記号は図6と同じ

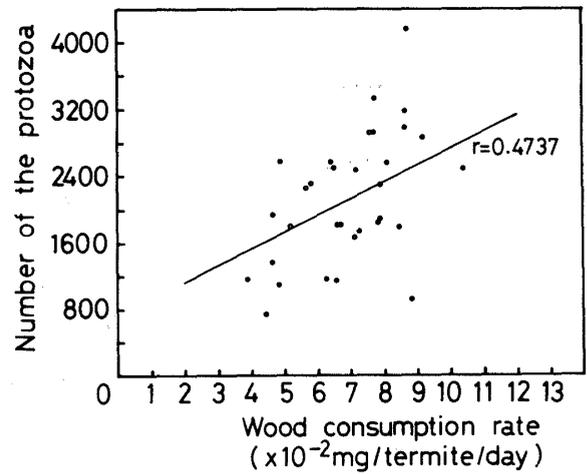


図9 イエシロアリ職蟻における中型原生動物数と木材摂食活性との関係⁶³⁾

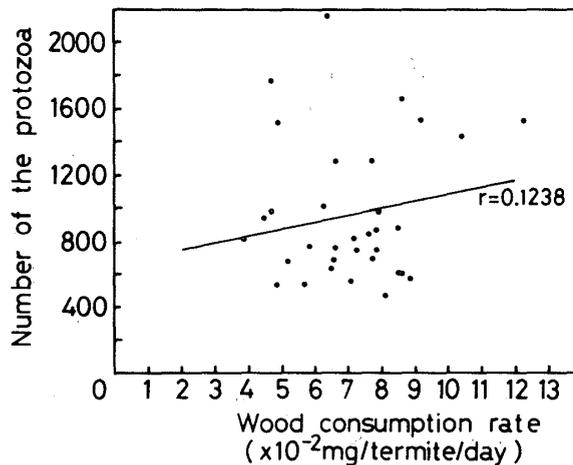


図8 イエシロアリ職蟻における大型原生動物数と木材摂食活性との関係⁶³⁾

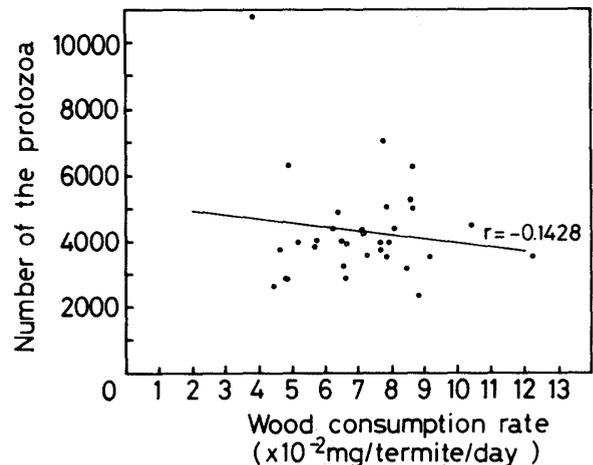


図10 イエシロアリ職蟻における小型原生動物数と木材摂食活性との関係⁶³⁾

冬期に最も少ない摂食活性を示し、春から夏にかけて徐々に増加し、秋に最大の活性を示した。野外コロニーの示したこの推移がおそらくイエシロアリの本来持っている自然のサイクルであると考えられ、冬期の不活動期を乗り切るために秋に多くの食物を摂取する必要があるのであろう。室内飼育コロニーの示した傾向は、外界の気温の推移とよく一致しており、この事は、室内飼育コロニーがその本来有している生物学的サイクルではなく、扉の開閉などによる外気との接触による飼育室内の微妙な気温変化によってその活動を支配されている事を示している。

図8から10は、6コロニーにおいて得られた3種原生動物の存在数と木材摂食活性との関係をプロットしたものである。大型原生動物（図8）においては、木材摂食活性が上昇するにつれて存在数が増加する傾向が認められたが、その相関は低く相関係数は0.1238に過ぎなかった。中型原生動物（図9）の存在数と木材摂食活性とは、明らかな正の相関関係を示し、その相関係数も0.4737と高かった。一方、小型原生動物（図10）では逆に負の相関関係を示し、木材摂食活性が上昇するにつれてその存在数が減少する傾向があった。しかしながら、この相関は低く相関係数も-0.1428に過ぎなかった。

以上の結果から、中型原生動物と木材の消化との間に密接な関係がある事が強く示唆された。中型原生動物は後腸全体に比較的均一に分布しており、この分布様式もイエシロアリ後腸内消化共生系における本種の重要性を示しているのかもしれない。実際、Yamaokaら⁶⁴⁾は、イエシロアリと同じミゾガシラシロアリ科に属するヤマトシロアリにおいて、後腸内腔表面全体にわたって存在している特殊なエピセリウム細胞の栄養吸収における重要性を指摘している。イエシロアリにおいても、中型原生動物の分布様式と相関した形で、同様の栄養吸収機構が存在する可能性が考えられ、今後の研究課題の一つである。

3.3 後腸内におけるセルロース分解活性の分布

上述の様に、3種の原生動物は各々後腸内で特徴的な分布様式を示し、また3種の中では、大型および中型原生動物、特に中型原生動物の木材消化における重要性が示唆された。この推測を補足する意味で、筆者らはイエシロアリ後腸内におけるセルロース分解活性の分布を測定し、3種原生動物の分布様式との対応関係を検討した³⁹⁾。

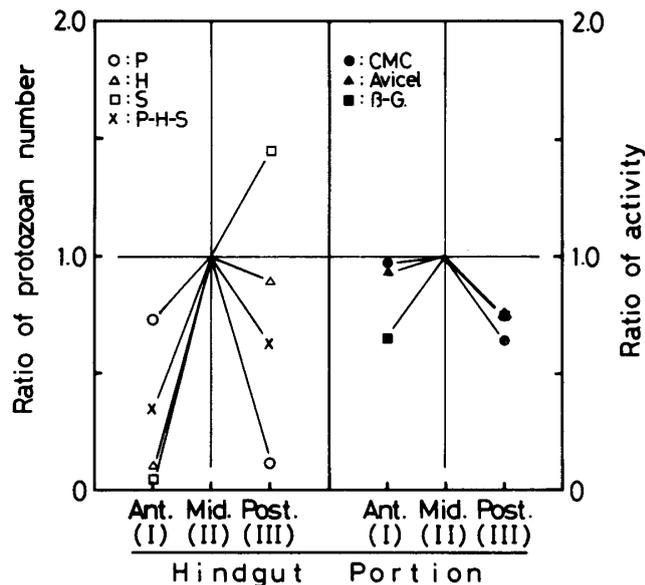


図11 イエシロアリ職蟻における3種原生動物数とセルロース分解活性の後腸内分布³⁹⁾。後腸中央部を1として示す。P：大型原生動物，H：中型原生動物，S：小型原生動物，P-H-S：各々の原生動物の大きさに応じた重みづけを行った後の値，CMC：CMC分解活性，Avicel：Avicel SF（微結晶セルロース）分解活性， β -G：セロビアーゼ活性。

図11に、3種の基質 (CMC, Avicel SF および *p*-nitrophenyl- β -D-glucopyranoside) を用いて測定したセルロース分解活性 (3種の基質を分解する活性は、各々 C_x 、セルラーゼ活性, C_1 、セルラーゼ活性およびセロビアーゼ活性と考える事ができる) のイエシロアリ体内での分布を、原生動物の分布様式と共に、後腸中央部の値を1とした比率で示した。どのセルラーゼ分解活性も中央部で最も高く、3種原生動物の示した特徴的な分布様式と個別に関係づける事はできなかった。しかしながら、各々の原生動物の大きさに応じて重みづけを行うと (大型=中型 \times 3=小型 \times 20), トータルの原生動物量も中央部で最も多くなり、この事から、セルロースの分解には複数の原生動物が関与していると考えられた。

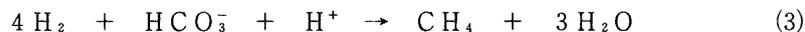
3.4 セルロースの形態と原生動物による利用性

これまでに述べてきた様に、イエシロアリ後腸中に生息する3種の原生動物が木材特にセルロースの分解において不可欠な存在である事は明らかであり、さらに、個々の種が何らかの形で役割分担をしている可能性が強く示唆された。それでは、これら原生動物はいったい何をファクターとして役割分担をしているのであろうか。我々は、その一つとしてまずセルロースの形態の違い (重合度の違い、あるいはセルロース I, II等) を考え、3種原生動物による種々のセルロース基質の利用度について検討を行った⁶⁵⁻⁶⁷⁾。

その結果、①大型原生動物は重合度20程度の低分子量セルロースを利用できない事、②大型原生動物が存在しない場合でも、中型および小型原生動物による低分子量セルロースの利用によってシロアリ自身もある程度生存し続けられる事、③中型および小型原生動物のみでは木材等の高分子量セルロース系物質を利用できない事、および④3種原生動物とも非天然セルロースであるセルロースIIを利用できる事、などが明らかになった。これらの事実は、3種原生動物のセルロース消化をめぐる役割分担において、セルロースの重合度が1つのファクターとして考えられうる事を示している。

3.5 メタンの生成をめぐる微生物間の相互作用

ここで少し視点を変えて、シロアリによるメタンの生成とその後腸生態系における意味について考えてみたい。メタンは二酸化炭素と比較して20倍もの温室効果を有するガスであり、地球温暖化現象における一つの重要な因子であると言われている。シロアリの後腸内に生息する原生動物の体内にメタン生成細菌が共生している事が知られており^{68, 69)}、嫌氣的生態系でのメタン生成に関与していると考えられている。シロアリにおけるメタン生成の意味は完全に明らかになっているとはいえないが、木材の様に窒素に比べて炭素の非常に過剰な物質を餌として利用するための適応の一つ、つまり必要な窒素分を得るために大量に摂食したセルロース系物質の分解から生じる余剰の炭素を排出するためのものではないかと考えられている⁷⁰⁾。メタン生成細菌によるメタンの生成反応としては下記の反応が一般的であり、



シロアリにおいても $\text{H}_2 + \text{CO}_2$ (原生動物によるグルコースの嫌氣的発酵によって生じると考えられている。

(1)式参照) を基質として、メタンの生成が生じていると考えられる。我々は、メタン生成細菌がその有する特殊な補酵素に由来する蛍光を発する事を指標とし、イエシロアリ共生3種原生動物についてメタン生成細菌の存在の有無を観察し、さらにイエシロアリによるメタンの生成量についても測定を行った^{71, 72)}。

3種原生動物の明視野および蛍光顕微鏡写真を比較する事により、小型原生動物にのみメタン生成細菌が共生している事が明らかになった⁷¹⁾。 *Zootermopsis angusticollis* で示されている様に⁶⁹⁾、メタン生成細菌を共生させていない原生動物、つまり大型および中型原生動物が $\text{H}_2 + \text{CO}_2$ の供給者としての役割を果たし、小型原生動物の体内に共生しているメタン生成細菌がこれを用いてメタンを生成しているのであろう。イエシロアリのメタン生成量は、職蟻1頭1時間当たり最大0.75nmolであったが⁷²⁾、この量はコロニーの個体数を100万頭とすると1日あたり1つのコロニーから約400mlのメタンが排出されている事を意味している。シロアリの生産するメタンが地球上の全メタン生産量に占める割合については議論の分かれるところであるが、ほぼ5~15%程度であると考えられており⁶⁸⁾、決して無視できない値である。

3.6 イエシロアリによる木材の分解経路

最後に、イエシロアリによる木材の分解経路についてこれまでに得られた知見をもとにまとめておく。シロアリ職蟻はまずその口器を用いて木材を表面から剥ぎ取ってゆき、細かく噛み砕く事によって木材中のセルロース表面を露出させる。この様にして分解を受け易くなった木材片は、シロアリ自身に由来する酵素(C_xセルラーゼおよび β -D-グルコシダーゼ)によって中腸を通過する間にその表面部分に若干の分解を受ける。この僅かに分解を受けた木材片がシロアリ由来の酵素とともに原生動物の体内に取り込まれ、そこで最終的な分解を受けると考えられるが、その段階における原生動物間の役割分担の違いから以下の2つの経路が考えられる。

①まず後腸前部に優先的に存在する大型原生動物に木材片が取り込まれ、ある程度の分解を受けた後に、中型原生動物が利用できる形(例えば低分子量セルロース)となって排出され、中型原生動物はこの基質を栄養源として利用する。中型原生動物はセルロースを(1)および(2)式にしたがって嫌氣的に発酵し、生成した酢酸がシロアリによって吸収、利用される。小型原生動物に共生するメタン生成細菌が、発酵生成物である水素と二酸化炭素を用いてメタンを生産し、余剰の炭素を排出する。小型原生動物自身のエネルギー源については現在のところ明確ではないが、この種がしばしば他2種の原生動物、特に中型原生動物の回りを取り囲む様にして存在している事⁶⁾、および、その存在数がシロアリの木材摂食活性と負の相関関係を有していた事などから、小型原生動物自身はおそらく木材の分解に直接関わっているのではなく、栄養的には他の2種の原生動物に依存しているのであろう。

②シロアリによる噛み砕きおよび中腸での部分的な分解によって、木材中のセルロースに高分子量の断片と低分子量の断片が生成する。大型および中型原生動物は同じように木材片を取り込むが、大型原生動物は高分子量セルロース断片のみ、中型原生動物は低分子量セルロース断片のみを各々嫌氣的発酵によって分解する。これ以降の経路は①と同様である。

我々は、イエシロアリ後腸生態系におけるこの様な微生物間の相互作用をより正確に把握するために、個々の原生動物種体内でのセルロース系物質の挙動を、偏光顕微鏡、電子顕微鏡等を用いて現在詳しく検討しており、近い将来その全貌を明らかにできる事を確信している。

4. おわりに

木材という地球上で最も豊富な天然資源(バイオマス)を利用するために、昆虫たちは非常に巧妙な微生物との共生系を発達させてきた。あるものは木材を栄養源とする微生物を栽培し、それを食物とし、またあるものは、消化管中にセルロース分解マシンとしての微生物生態系を作り上げたのである。特に、熱帯の生態系においてバイオマスの分解者として非常に重要な役割を有しているシロアリは、その消化共生系における多様性から特筆すべき存在である。一般には害虫としてしか我々の話題にのぼらない、これら小さな虫達に存在するこの様な他の生物との複雑な相互作用を知る事は、地球という一つの共生系へのより良き理解に必然的につながるものであろうし、また、シロアリの生理・生態的特徴を生かした、環境と調和した新しい防除方法の開発にも、木材消化機構の解明が必ずや役立つものであると考えられる。

引用文献

- 1) E. O. WILSON: "The Diversity of Life", Harvard University Press, p.131-162 (1992)
- 2) 岩槻邦男: "多様性の生物学", 岩波書店, p.19 (1993)
- 3) 布村昭夫: "木材保存学", (社)日本木材保存協会編, 文教出版, p.73-110 (1982)
- 4) 野淵 輝: 木材保存, 17(6), 251-256 (1991)
- 5) 野淵 輝: 同上, 18(3), 129-144 (1992)
- 6) 野淵 輝: 同上, 18(4), 190-200 (1992)
- 7) 野淵 輝: 同上, 18(5), 242-259 (1992)

- 8) 松本忠夫: "社会性昆虫の進化生態学", 松本忠夫・東 正剛共編, 海游舎, p.283-297 (1993)
- 9) R. A. CROWSON: "Fungi-Insect Relationships", Q. WHEELER and M. BLACKWHEEL eds., Columbia University Press, p.276-281 (1984)
- 10) R. L. GILBERSON: "Fungi-Insect Relationships", Q. WHEELER and M. BLACKWHEEL eds., Columbia University Press, p.134-145 (1984)
- 11) 安部琢哉: "シロアリの生態-熱帯の生態学入門", 東京大学出版会, pp.156 (1989)
- 12) O. KRELINOVA, V. KIRKU and J. SKODA: *Int. Biodeter. Bull.*, 13, 81-87 (1979)
- 13) D. W. THAYER: *J. Gen. Microbiol.*, 95, 287-296 (1976)
- 14) D. W. THAYER: *ibid.*, 106, 13-18 (1978)
- 15) J. A. BREZNAK: *Ann. Rev. Microbiol.*, 36, 323-343 (1982)
- 16) R. W. O'BRIEN and M. SLAYTOR: *Aust. J. Biol. Sci.*, 35, 239-262 (1982)
- 17) 松本忠夫: "社会性昆虫の生態-アリとシロアリの生物学", 培風館, pp.258 (1983)
- 18) P.-P. GRASSÉ and C. NOÏROT: *Compt. rend Hebdomadaires seances Acad. Sci.*, 244, 1845-1850 (1957)
- 19) 渡辺隆司: 木材研究・資料, No.28, 11-32 (1992)
- 20) M. M. MARTIN and J. S. MARTIN: *Science*, 199, 1453-1455 (1978)
- 21) N. ABO-KHATWA: *Experientia*, 34, 559-560 (1978)
- 22) C. ROULAND, A. CIVAS, J. RENOUX and F. PETEK: *Comp. Biochem. Physiol.*, 91, 449-458 (1988)
- 23) C. ROULAND, J. RENOUX and F. PETEK: *Insect Biochem.*, 18, 709-715 (1988)
- 24) C. ROULAND, A. CIVAS, J. RENOUX and F. PETEK: *Comp. Biochem. Physiol.*, 91, 459-465 (1988)
- 25) C. ROULAND, M. MATOUB, P. MORA and F. PETEK: *Carbohydrate Research*, 233, 273-278 (1992)
- 26) L. R. CLEVELAND: *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole*, 46, 177-227 (1924)
- 27) L. R. CLEVELAND: *ibid.*, 48, 289-293 (1925)
- 28) L. R. CLEVELAND: *ibid.*, 48, 309-327 (1925)
- 29) L. R. CLEVELAND: *ibid.*, 48, 455-468 (1925)
- 30) L. R. CLEVELAND: *ibid.*, 54, 231-237 (1928)
- 31) W. TREGGER: *Biochem. J.*, 26, 1762-1771 (1932)
- 32) W. TREGGER: *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole*, 66, 182-190 (1934)
- 33) R. E. HUNGATE: *Ecology*, 19, 1-25 (1938)
- 34) R. E. HUNGATE: *ibid.*, 20, 230-245 (1939)
- 35) R. E. HUNGATE: *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 36, 730-739 (1943)
- 36) Y. YOKOE: *Scient. Pap. Coll. Gen. Educ. Tokyo*, 14, 115-120 (1964)
- 37) I. YAMAOKA and Y. NAGATANI: *Zool. Mag.*, 84, 23-29 (1975)
- 38) J. AZUMA, K. NISHIMOTO and K. KOSHIJIMA: *Wood Res.*, 70, 1-16 (1984)
- 39) T. Yoshimura, T. Watanabe, K. Tsunoda and M. Takahashi: *Mater. und Org.*, 27, 273-284 (1992)
- 40) G. W. O'BRIEN, P. C. VEIVERS, S. E. MCEWEN, M. SLAYTOR and R. W. O'BRIEN: *Insect Biochem.*, 9, 619-625 (1979)
- 41) S. E. MCEWEN, M. SLAYTOR and R. W. O'BRIEN: *Insect Biochem.*, 10, 563-567 (1980)
- 42) P. C. VEIVERS, A. M. MUSCA, R. W. O'BRIEN and M. SLAYTOR: *Insect Biochem.*, 12, 35-40 (1982)
- 43) P. C. VEIVERS, R. W. O'BRIEN and M. SLAYTOR: *Insect Biochem.*, 13, 95-101 (1983)
- 44) M. E. HOGAN, M. W. SCHULZ, M. SLAYTOR, R. T. CZOLIG and R. W. O'BRIEN: *Insect Biochem.*, 18, 45-51 (1988)
- 45) D. A. ODELSON and J. A. BREZNAK: *Appl. Environ. Microbiol.*, 45, 1602-1613 (1983)
- 46) D. A. ODELSON and J. A. BREZNAK: *ibid.*, 49, 614-621 (1985)
- 47) J. A. BREZNAK and J. M. SWITZER: *ibid.*, 52, 623-630 (1986)

吉村：木材食害性昆虫における消化共生

- 48) A. BRAUMAN, M. D. KANE, M. LABAT and J. A. BREZNAK: *Science*, 257, 1384-1387 (1992)
- 49) M. A. YAMIN: *J. Protozool.*, 25, 535-538 (1978)
- 50) M. A. YAMIN: *J. Parasitol.*, 64, 1122-1123 (1978)
- 51) M. A. YAMIN: *J. Gen. Microbiol.*, 113, 417-420 (1979)
- 52) M. A. YAMIN: *Appl. Environ. Microbiol.*, 39, 859-863 (1980)
- 53) M. A. YAMIN: *Science*, 211, 58-59 (1981)
- 54) T. YOSHIMURA, Y. IMAMURA, K. TSUNODA and M. TAKAHASHI: *Int. Biodeter. Biodeg.*, in press
- 55) M. KOIDZUMI: *Parasitology*, 13, 235-309 (1921)
- 56) I. YAMAOKA, H. IDEOKA, K. SASABE and Y. NAGATANI: *Ann. Entomol.*, 1, 45-50 (1983)
- 57) R. V. SMYTHE and J. K. MAULDIN: *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 65, 1001-1004 (1972)
- 58) J. K. MAULDIN, R. V. SMYTHE and C. C. BAXTER: *Insect Biochem.*, 2, 209-217 (1972)
- 59) K. KANAI, J. AZUMA and K. NISHIMOTO: *Wood Res.*, 68, 47-57 (1982)
- 60) Y. IMAMURA and K. NISHIMOTO: *Wood Res.*, 72, 37-44 (1986)
- 61) T. YOSHIMURA, K. TSUNODA and M. TAKAHASHI: *Jpn. J. Environ. Entomol. Zool.*, 4, 115-120 (1992)
- 62) T. YOSHIMURA, K. TSUNODA and M. TAKAHASHI: *Int. Res. Group on Wood Preser.*, Doc. No. IRG/WP 93-10010 (1993)
- 63) T. YOSHIMURA, K. TSUNODA and M. TAKAHASHI: *Microbiol Ecol.*, to be published
- 64) I. YAMAOKA and Y. NAGATANI: *Zool. Mag.*, 87, 132-141 (1978)
- 65) T. YOSHIMURA, J. AZUMA, K. TSUNODA and M. TAKAHASHI: *Mokuzai Gakkaishi*, 39, 221-226 (1993)
- 66) T. YOSHIMURA, J. AZUMA, K. TSUNODA and M. TAKAHASHI: *ibid.*, 39, 227-230 (1993)
- 67) T. YOSHIMURA, J. AZUMA, K. TSUNODA and M. TAKAHASHI: *ibid.*, in press
- 68) 古賀洋介：“古細菌”，東京大学出版会，pp.150 (1988)
- 69) A. C. MESSER and M. J. LEE: *Microb. Ecol.*, 18, 275-284 (1989)
- 70) M. HIGASHI and T. ABE: *Proc. Roy. Soc. Lond. B*, 249, 303-308 (1992)
- 71) 角田邦夫，吉村 剛：平成4年度科学研究費補助金（一般研究C）研究成果報告書（課題番号 03660174），p.4-23 (1993)
- 72) K. TSUNODA, W. OHMURA, T. YOSHIMURA and M. TOKORO: *Wood Res.*, 79, 34-40 (1993)