

# 昆虫嗜好性線虫の分類及び生態学的研究

神崎菜摘（森林総合研究所森林微生物研究領域）

nkanzaki@affrc.go.jp

## 線虫の多様性

無脊椎動物の一門である線虫（Phylum Nematoda）は最も多様な動物であるといわれ、その総種数の推定は 50 万 ~ 2 億以上と、研究者によって大きく異なり、統一見解が見いだせない状態である。現状の記載種数が 25,000 ~ 30,000 であることを考えれば、ほとんどの種が未記載であるといえる。

線虫の生活史も非常に多様であり、地球上のあらゆる環境に生息している。これらの中にはカイチュウやギョウチュウなどの人畜寄生虫、ネコブセンチュウ、シストセンチュウ、マツノザイセンチュウなどの農林業害虫、害虫管理において生物防除剤として使われる *Steinernema*、*Heterorhabditis* などの昆虫病原線虫、さらには、医学、薬学、一般生物学の研究材料として欠かすことの出来ないモデル生物、*Caenorhabditis elegans* などが含まれる。しかし、大半の線虫は土壌や枯れ木、水中などの自然環境で、捕食、あるいは微生物食をして生活する、いわゆる自由生活種である。これらは、生態系における物質循環のなかで、微生物と小型節足動物をつなぐ重要な役割を果たしている。

## 昆虫嗜好性線虫：研究対象

このように、多様かつ繁栄している線虫ではあるが、共通の構造的な弱点がある。一つは、移動能力が小さいこと、すなわち羽も足も持たないため、自力での長距離異動はほぼ不可能である。もう一つは、乾燥耐性の低さである。体のほぼ全てが軟組織で構成される線虫は乾燥に弱く、気中では数秒から数十秒で乾燥し、死に至る。ゆえに、長距離の移動分散手段、同時に乾燥からのシェルターとして、自分よりも体サイズの大きな動物を利用する。これらのうち、昆虫を何らかの形で利用するものを「昆虫嗜好性線虫（entomophilic nematode）」と総称し、ここには、病原線虫（entomopathogenic nematode）、捕食寄生線虫（parasitoid nematode）、寄生線虫（parasitic nematode）、便乗線虫（phoretic nematode）が含まれる。

昆虫嗜好性線虫のうち、昆虫に対して病原性、もしくは寄生性を持つ種については、生物防除資材、もしくはその候補として、これまでも研究対象となってきた。しかし、昆虫を移動手段、乗り物としてのみ利用する便乗線虫に関してはいくつかの文献において種リストの提示、もしくは簡単な種記載がなされているのみであり、生態的特性や詳細な分類学的知見が少ない状態であった。そこで、これら便乗線虫を対象として系統解析と生態的特性の解明までを含んだ記載分類学的研究を行った。便乗線虫というカテゴリーは生態群であるため、ここには複数の系統群が含まれる。本研究ではこれら多様な系統群のうち、形態的多様性や分離頻度の高い Aphelenchoididae 科、Diplogastridae 科を主な対象とした。

## Aphelenchoididae 科

Aphelenchoididae 科の一般形態を図 1 に示す。本科は口針と中部食道球を持つことによって特

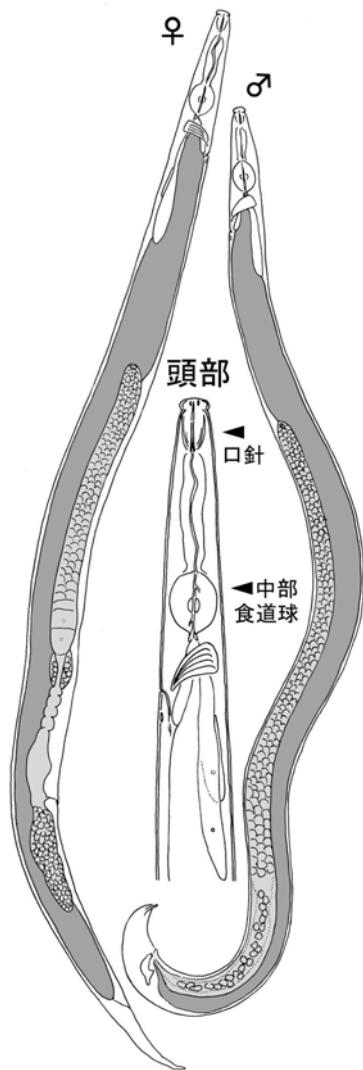


図 1. Aphelenchoidea 科線虫の雌雄成虫と頭部。

糸状菌食性線虫を祖先としていること、2) 複数回の植物寄生性が独自に発生したこと、3) 複数回の昆虫寄生性が独自に発生したこと、4) 線虫捕食性は昆虫寄生性から進化した形質であることが明らかになった (図 2)。

*Bursaphelenchus* 属 (マツノザイセンチュウ近縁種群) では、ごく近縁種間で異なる昆虫利用様式 (寄生を伴わない単純な便乗、幼虫で寄生、もしくは成虫で寄生) が、複数回独自に発生したことが明らかになり、本グループの生理生態的可塑性の高さが示された (図 3)。

徴づけられ、この口針を食餌源となる細胞に刺しこみ、口針から管 (全部食道) でつながった中部食道球をポンプとして利用することにより摂食を行う。本科の多くは糸状菌食性であり、土壌中や枯死木内部で、生息しているが、植物寄生 (病原) 線虫、昆虫寄生性線虫、捕食性線虫を含む。

これら Aphelenchoidea 科線虫に関して、シロアリ、キクイムシ、ゾウムシ、カミキリムシ、クワガタムシ、イチジクコバチなどの昆虫から分離されたものを中心に約 40 種を記載し、生態解明、系統解析を行い、その生態的特性、特に摂食様式と系統関係を比較した。この結果、これまで 7 亜科に分けられていた本科は系統的には 5 つのグループに分けられ、1) 土壌昆虫便乗性の

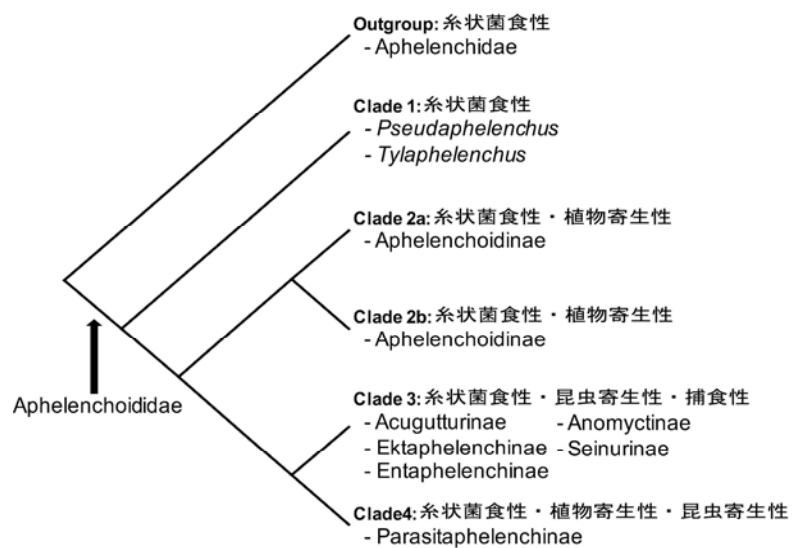


図 2. Aphelenchoidea 科の系統関係の概略。食性と、現行の分類体系での亜科を示す。

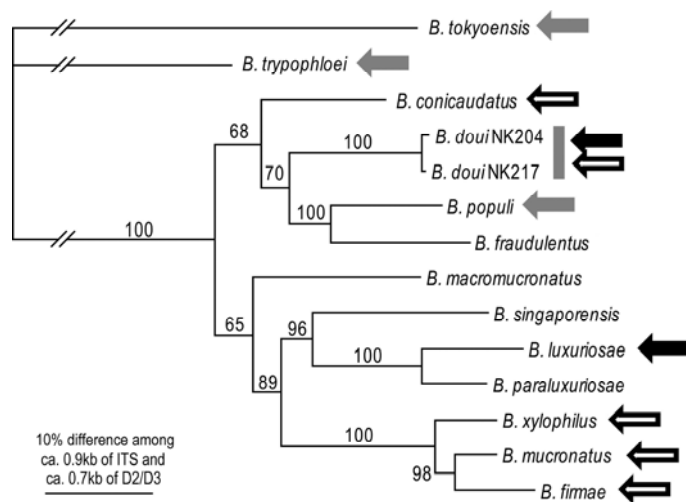


図 3. マツノザイセンチュウ近縁種群の系統関係と昆虫利用様式。便乗を白抜き、幼虫態寄生を灰色、成虫態寄生を黒矢印で示す

## Diplogastridae 科

Diplogastridae 科は主に細菌食性線虫と捕食性線虫からなるグループであり、農林業上害虫や寄生虫を含まないため、進化や発生など基礎科学の研究材料として利用されている。特に、本科の一部は摂食器官（口腔）形態に生活様式に対応した二型を持つため、形態形成研究の材料とされている（図4）。

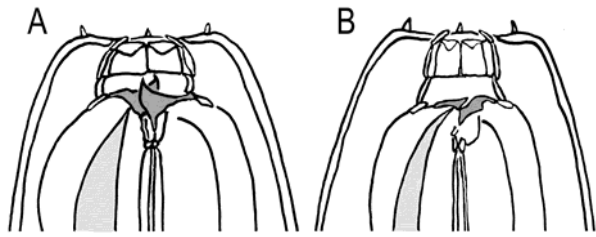


図4. Diplogastridae 科の口腔二型. A. 捕食型, B. 細菌食型. 歯を濃い灰色、食道腺を薄い灰色で示す。

本科はほとんどの種類が昆虫便乗性線虫であると考えられており、鞘翅目や膜翅目など多様な昆虫から検出される。そこで、カブトムシやクワガタムシなどのコガネムシ上科甲虫から分離したものを中心に、約 30 種を記載し、既知の多種も含めて系統解析を行った。ここでは、口腔形態と系統関係に着目した。この結果、これまで考えられていた、単純な形態から複雑な形態に進化していくという仮説が否定され、複雑な形態（大きな歯を持った捕食型）から細菌食性に適応した単純な形態に収斂していくということが明らかになった（図5）。

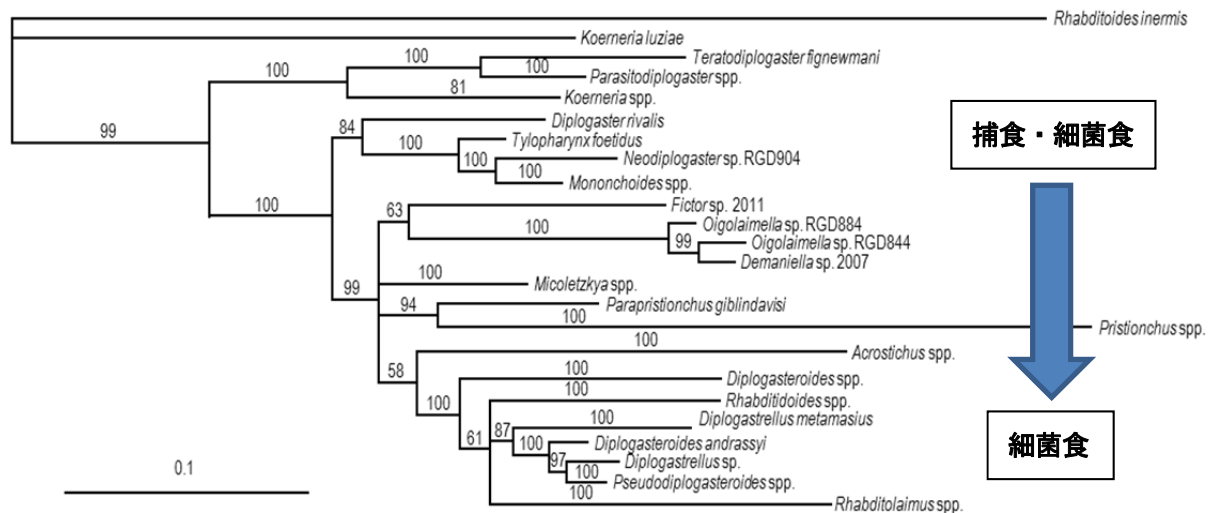


図5. Diplogastridae 科の系統関係. 複雑な口腔二型を持つ捕食/細菌食性種からより単純な口腔形態を持つ細菌食性への進化が明らかになった。

## 今後の研究展開

これまで収集、記載された線虫株は、一部培養不能な絶対寄生種や捕食性種を除き、大半が応用研究のための基礎的材料として、森林総合研究所森林病理研究室、University of Florida, Fort Lauderdale Research and Education Center (Giblin-Davis Lab)、Max Planck Institute for Developmental Biology (Sommer Lab) において培養株として維持されている。

これら線虫株を用いた実用例として、森林総合研究所におけるマツ材線虫病診断キットの開発、国内産マツノザイセンチュウ近縁種群の潜在的リスク評価、Max Planck Institute においての口腔形態形成制御や生殖様式進化に関する研究などがあげられる。また、マツノザイセンチュウ近縁種群に関しては、宮崎大学などとの共同研究において、比較ゲノム解析など森林病害防除への応用可能な研究が進められている。今後、さらなる利用可能性を広げるためにも、線虫株コレクション

ョンの整備と拡大を行っていきたいと考えている。

## 謝辞

本受賞にあたって、独立行政法人森林総合研究所からの推薦をいただきました。関係各位にお礼申し上げます。本研究を遂行するにあたって、多くの方々にご指導、ご協力いただきました。特に、線虫の生態学に関してのご指導をいただきました二井一禎京都大学名誉教授、線虫分類に関してご指導いただきました University of Florida の Robin M. Giblin-Davis 教授、また、森林総合研究所、University of Florida、Max Planck Institute、京都大学の共同研究者、研究協力者の皆様に厚くお礼申し上げます。

## 参考文献

1. Kanzaki, N. *et al.* (2013). An entomoparasitic adult form in *Bursaphelenchus doui* (Nematoda: Tylenchomorpha) associated with *Acalolepta fraudatrix*. *J. Parasitol.* 99: 803-815.
2. Kanzaki, N. *et al.* (2013). Phylogenetic status of and insect parasitism in the subfamily Entaphelenchinae Nickle with description of *Peraphelenchus orientalis* n. sp. (Tylenchomorpha: Aphelenchoididae). *J. Parasitol.* 99: 639-649.
3. Kanzaki, N. *et al.* (2012). Description of three nematode species from Japan, *Pristionchus expectatus* n. sp., *P. arcanus* n. sp., and *P. japonicus* n. sp., which form a cryptic species complex including the model organism *P. pacificus* (Diplogastridae). *Zool. Sci.* 29: 403-417.
4. Kanzaki, N. *et al.* (2012). Reverse taxonomy for tying diversity of termite-associated nematodes: a practical application of methodology. *PLoS ONE* 7: e43865. doi:10.1371/journal.pone.0043865
5. Kikuchi, T., *et al.* (2011). Genomic insights into the origin of parasitism in the emerging plant pathogen *Bursaphelenchus xylophilus*. *PLoS Pathogens* 7: e1002219.
6. Kanzaki, N. *et al.* (2011). Diversity of stag beetle-associated nematodes in Japan. *Envir. Entomol.* 40: 281-288.
7. Kanzaki, N. *et al.* (2011). An inoculation experiment of Japanese *Bursaphelenchus* nematodes on Japanese black and red pine, *Pinus thunbergii* and *P. densiflora*. *J. For. Res.* 16: 325-330.
8. Kikuchi, T. *et al.* (2009). A rapid and precise diagnostic method for detecting the pinewood nematode *Bursaphelenchus xylophilus* by loop-mediated isothermal amplification (LAMP). *Phytopathology* 99: 1365-1369.
9. Kanzaki, N. *et al.* (2009). *Pseudaphelenchus yukiae* n. gen., n. sp. (Tylenchina: Aphelenchidae) associated with *Cylindrotermes macrognathus* (Termitidae: Termitinae) in La Selva, Costa Rica. *Nematology* 11: 869-881.
10. Kanzaki, N. *et al.* (2009). The first report of a putative “entomoparasitic adult form” of *Bursaphelenchus*. *J. Parasitol.* 95: 113-119.

### Taxonomy and ecology of entomophilic nematodes

Natsumi Kanzaki (Forestry and Forest Products Research Institute)

nkanzaki@affrc.go.jp