

Comparative studies of amino acid concentrations in aphid galls and host plants; the relationship between aphid life cycles and amino acid dynamics

（アブラムシゴールおよび寄主植物におけるアミノ酸量の比較研究；
アブラムシの生活史とアミノ酸動態との関連性）

学位論文内容の要旨

昆虫が寄主植物の葉や芽や茎の細胞を異常に増殖させて、昆虫自身の食物として利用する植物部位のことをゴール (gall, 虫こぶ) と呼ぶ。ゴールは、球状、コブ状、葉巻状等の種固有の形状と独特の色彩を呈する。さまざまな昆虫がゴールを誘導することが知られており、タマバチ、タマバエ、アブラムシが代表的なゴール形成者である。ゴールがどのようなメカニズムで形成されるかは、ほとんど明らかになっていない。また、ゴール組織が、本来の葉や茎の組織と比較してどのような栄養特性を持つのかについても、ほとんど報告がなかった。本研究では、ゴール形成アブラムシに注目し、ゴール組織に含まれる栄養成分を分析し、本来の植物組織の成分と比較することによって、ゴール形成アブラムシがどのような栄養を得ているのかを解明することを第一の目的とした。

ゴール形成アブラムシは、ゴール内部で単為生殖によって増殖し、1頭のゴール形成者が、多くの場合、数十頭から数百頭の第二世代を産出する。こうした高い増殖率を実現するためには、ゴールは高い濃度レベルのアミノ酸をアブラムシコロニーに対して提供していると予想される。このため、本研究ではゴール組織のアミノ酸量に注目し、各種アミノ酸量がゴール組織では本来の植物組織に比べてどのように変化しているかを分析した。

ゴール形成アブラムシの生活史は複雑で、ゴール形成が行われる1次寄主に加え、初夏には寄主植物を代え、夏から秋にかけて別の植物（2次寄主）でコロニーが単為生殖的に増殖する。初夏に1次寄主から2次寄主への移住が起こり、秋には2次寄主から1次寄主への移住が見られる。1次寄主は樹木であるのに対して、2次寄主は、ほとんどの場合、草本あるいは灌木である。こうした季節による寄主植物の使い分けを寄主転換と呼ぶが、寄主転換は、各植物の栄養レベルの季節的变化に対応して、アブラムシが各時点で最良の寄主植物を選択した結果だと解釈されてきた（栄養補完説）。ところが、こうした栄養補完説を検証する試みは、これまで全く行われてこなかった。そこで本研究では、2次寄主植物の根茎に含まれるアミノ酸成分の分析も行い、アブラムシの複雑な生活史が寄主植物の栄養量の季節的動態に対応して進化してきたとする仮説の実証を第二の目的とした。

ゴールおよび植物組織に含まれる遊離アミノ酸の種類とその量を定量化するために、アブラムシのゴール組織および葉の組織を採集し、冷蔵状態で実験室に持ち帰り、生きた植物組織を分析に用いた。採集後

2 時間以内に植物組織を 70%アルコールに固定し、アブラムシコロニーを除去後、エバポレーターによって溶液を濃縮し、ニンヒドリン反応を利用したアミノ酸分析装置を用いて各種アミノ酸量を定量化した。分析に供したアブラムシゴールは、主としてハルニレから得た。ハルニレには *Tetraneura* 属のアブラムシ 6 種が袋状ゴールを形成し、さらに *Eriosoma* 属と *Kaltenbachella* 属アブラムシが、それぞれ葉巻ゴールとコブ状閉鎖ゴールを形成する。これに加え、他の 9 種の樹木(ナナカマド、エゾノコリンゴ、ドロノキ等)から合計 10 種のゴール形成アブラムシを採集し、ゴール組織と葉組織に含まれるアミノ酸成分を比較した。アミノ酸成分の比較は、0.5g のゴール組織および葉組織に対して行った

ハルニレの葉に含まれるアミノ酸量に比べて、ゴールに含まれるアミノ酸量は、アブラムシの種によって大きな相違が見られた。*Kaltenbachella japonica*, *Eriosoma harunire*, および *Tetraneura yezoensis* のゴールに含まれるアミノ酸総量はきわめて多く、葉組織のそれぞれ、36.5 倍、24.2 倍、18.2 倍に達した。これに対して、*Tetraneura sorini* と *Tetraneura radiculicola* ゴールに含まれるアミノ酸総量は、葉のアミノ酸総量を下回った。高いアミノ酸レベルが見出された 3 種では、アスパラギンが高い濃度で存在していた。*K. japonica*, *E. harunire*, および *T. yezoensis* では、アスパラギン量は、アミノ酸総量の 70%以上を占め、葉組織のアスパラギン量に対して、1229 倍、811 倍、536 倍に達していた。一方、葉組織では、アミノ酸組成の中でグルタミン酸が最も高い割合(24%)を占めていた。ゴール組織において、これほどの高濃度のアスパラギンが検出されたのは、初めての報告である。これに対して、低いレベルのアミノ酸総量が見いだされた *T. sorini* と *T. radiculicola* ゴールでは、アスパラギンの割合も低く(約 30%)、ゴール組織に含まれるアミノ酸量を左右するのはアスパラギンであることが明らかとなった。ハルニレにゴールを形成する種を用いて、ゴール内のアブラムシ産子数の平均値とアミノ酸総量の間の相関を求めると、高度に有意な正の相関が得られた ($r_s = 0.93$, $P = 0.002$)。この結果から、ゴール内に含まれる高濃度のアミノ酸は、アブラムシの繁殖に寄与していることが明らかになった。アスパラギンは、アブラムシにとっての必須アミノ酸ではないが、アブラムシの細胞内に共生している細菌類がアスパラギン(あるいはグルタミン)を取り込み、必須アミノ酸に転換させて、アブラムシに提供していることが報告されている。アブラムシは、植物組織を化学的に操作することによって、ゴール組織に多量のアスパラギンを輸送させていることが示唆された。ハルニレ以外の樹木の葉にゴールを形成するアブラムシに関しても、大多数の種でアスパラギンあるいはグルタミンの濃度が葉組織のそれに比べて大幅に増加していた。こうしたアスパラギン類(アスパラギン、グルタミン、アスパラギン酸、グルタミン酸)の増加も、アブラムシによる操作の結果として誘導されてきたものと考えられた。

ゴール組織に多量のアミノ酸が見られなかった種 (*T. sorini* と *T. radiculicola*) に注目して、2 次寄主がこれらの種にどのような栄養レベルを提供しているのかを評価した。これら 2 種はハルニレのゴール内では、それぞれ平均 6 頭と 8 頭の第二世代を産出するが、この数はこれまでアブラムシで知られた中で最少の産子数である。*T. sorini*, *T. radiculicola* とも、夏から秋にかけて、多年生イネ科草本であるススキ、オーチャードグラスの根に寄生し無性的に増殖する。ススキとオーチャードグラスの根茎は、全体量として、ゴールよりもはるかに高いレベルのアミノ酸を提供していた。特に、高濃度のアスパラギン類が見いだされ、これらアミノ酸量は秋に向かって増加した。したがって、*T. sorini*, *T. radiculicola* では、増殖の主体が高い栄養レベルを示す 2 次寄主にあり、1 次寄主との関連性は系統的制約によって維持されていると判断された。これに対して、ハルニレのゴール内で平均 190 頭以上の第二世代を生み出す *Eriosoma harunire* は、アミノ酸レベルのきわめて低いオオバコを 2 次寄主として選択していた。

以上の結果は、ゴール形成アブラムシ類の生活史と繁殖生態が2種類の寄主植物の季節的アミノ酸動態に大きく左右されるとする仮説を強く支持するものであった。

学位論文審査の要旨

主査	教授	秋元信一
副査	教授	齋藤裕
副査	准教授	大原昌宏
副査	准教授	吉澤和徳

学位論文題名

Comparative studies of amino acid concentrations in aphid galls and host plants; the relationship between aphid life cycles and amino acid dynamics

(アブラムシゴールおよび寄主植物におけるアミノ酸量の比較研究；
アブラムシの生活史とアミノ酸動態との関連性)

本論文は、図40、表15、引用文献79編からなる総頁99頁の英文論文である。参考論文3編が添えられている。

ゴール (gall, 虫こぶ) は、昆虫によって肥大成長させられた植物組織を指し、球状、コブ状、葉巻状等の形状と独特の色彩を呈する。ゴール組織が本来の葉や茎の組織と比較してどのような栄養特性を持つのかについては、ほとんど研究例がなかった。本研究では、ゴール形成アブラムシに注目し、ゴール組織に含まれる栄養成分を分析し、本来の植物組織の成分と比較することによって、ゴール形成アブラムシがどのような栄養を得ているのかを解明することを第一の目的とした。ゴール形成アブラムシは、ゴール内部で単為生殖によって多数の次世代を産出する。高い増殖率を実現するためには、ゴールは高い濃度のアミノ酸をアブラムシコロニーに対して提供していると予想される。このため、本研究ではゴール組織のアミノ酸量に注目し、各種アミノ酸量がゴール組織では葉の植物組織に比べてどのように変化しているかを調べた。

ゴールは短期間利用されることが多く、ゴールが老化すると、アブラムシはゴールを離れ2次寄主に移動する。こうした季節による寄主植物の使い分けを寄主転換と呼ぶが、寄主転換は、各植物の栄養の季節的变化に対応して、アブラムシが各時点で最良の寄主植物を選択した結果だと解釈されてきた (栄養補完説)。本研究では、第二の目的として、2次寄主植物の根茎に含まれるアミノ酸成分の分析を行い、栄養補完説の実証を試みた。

ハルニレの葉に含まれるアミノ酸量に比べて、ゴールに含まれるアミノ酸量は、種によって大きな相違が見られた。*Kaltenbachella japonica*, *Eriosoma harunire* および *Tetraneura yezeensis* のゴールに含まれるアミノ酸総量は葉組織に比べ、36.5 倍、24.2 倍、18.2 倍に達した。これに対して、*Tetraneura sorini* と *Tetraneura radiculicola* ゴールに含まれるアミノ酸総量は、葉のアミノ酸総量を下回った。高いアミノ酸レベルが見出された3種では、アスパラギンが高い濃度で存在していた。*K. japonica*, *E. harunire*, *T. yezeensis* では、アスパラギン量は、アミノ酸総量の70%以上を占め、葉組織のアスパラギン量に対して、それぞれ1229倍、811倍、536倍に達していた。ゴール組織において、これほどの高濃度のアスパラギンが検出されたのは初めての報告である。ハルニレにゴールを形成する種を用いて、ゴール内のアブラムシ産子数の平均値とアミノ酸総量の間の相関を求めると、有意な正の相関が得られた。この結果から、ゴール内に含まれる高濃度のアミノ酸は、アブラムシの繁殖に寄与していることが示唆された。アブラムシは、植物組織を化学的に操作することによって、ゴール組織に多量のアスパラギンを輸送させていると考えられる。ハルニレ以外の樹木の葉にゴールを形成するアブラムシに関しても、大多数の種でアスパラギンあるいはグルタミンの濃度が葉組織のそれに比べて大幅に増加していた。こうしたアスパラギン類（アスパラギン、グルタミン、アスパラギン酸、グルタミン酸）の増加も、アブラムシによる操作の結果として誘導されてきたものと考えられた。

ゴール組織に多量のアミノ酸が見られなかった2種 (*T. sorini* と *T. radiculicola*) は、ハルニレのゴール内では、それぞれ平均6頭と8頭の第二世代を産出した。この数はこれまでアブラムシで知られた中で最少の産子数である。これら2種の2次寄主ススキとオーチャードグラスの根茎は、ゴールよりもはるかに高いレベルのアミノ酸を提供していた。特に、高濃度のアスパラギン類が見いだされ、これらアミノ酸は秋に向かって増加した。したがって、*T. sorini* と *T. radiculicola* では、増殖の主体が2次寄主にあり、1次寄主でのゴール形成は系統的制約によって維持されていると判断された。これに対して、ハルニレのゴール内で平均190頭の幼虫を生み出す *Eriosoma harunire* は、2次寄主として、アミノ酸レベルの低いオオバコに寄生していた。したがって、ゴール内での産子数は、2つの寄主植物の栄養レベルに応じて進化的に変化を遂げてきたと想定される。

以上の結果は、ゴール形成アブラムシ類の生活史と繁殖が2種類の寄主植物の季節的アミノ酸動態に大きく左右されるとする仮説を強く支持するものであった。本研究の成果は、アブラムシゴールの栄養レベルと寄主転換の栄養補完説の実証に関して初めての報告であり、関連学会からも高く評価されている。よって、審査員一同は、Debra Kiyomi Suzuki が博士（農学）の学位を受けるのに十分な資格を有するものと認めた。