

トビイロウンカにおける翅型多形の内分泌制御

岩永 京子¹⁾・藤條 純夫 (佐賀大学農学部)

Hormonal control of wing polymorphism in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. Kyoko IWANAGA and Sumio TOJO (Faculty of Agriculture, Saga University, Saga 840)

トビイロウンカ *Nilaparvata lugens* STÅL は、幼虫時の成育密度を感受し、長翅型あるいは短翅型の2型を示す。この昆虫の翅型発現性からみた密度感受期は、2~3齢にあるとされた(三宅・藤原, 1951; 三宅, 1959)。しかし、岸本(1965)は4齢も感受期に含まれるとし、さらに、長翅型成虫の産卵前期間は、短翅型のそれよりも約2日長く、翅型と卵巣発育との間に関連性があることを示した。

昆虫の多形現象(変態, 脱皮, 体色, 相形質, カースト制, 翅型など)が, アラタ体より分泌される幼若ホルモンの支配により制御されていることは, オオサシガメ *Rhodnius* を始めとし, タバコスズメガ *Manduca sexta*, カイコ *Bombyx mori* など, 多くの昆虫で実証されており (NUHOUT and WHEELER, 1982), また, 幼若ホルモンが卵巣発育に関与していることも報告されている (ENGELMAN, 1970; WYATT, 1972; HIGHNAM and HILL, 1977)。

翅型多形現象と幼若ホルモンとの関係については, 主にアブラムシで研究されてきたが (HALES, 1976; STEEL, 1976; LEES and HARDIE, 1981; NUHOUT and WHEELER, 1982), 最も明確にされたのは *Aphis fabae* においてである (HARDIE, 1980, 1981)。このアブラムシでは, 投与時期によって幼若ホルモンに対する反応が異なり, 4齢幼虫に塗布すると, 体内の卵の胚子形成に作用し, 卵性と胎性が変換可能となり, その卵から生じた次世代の成虫には有翅胎性雌虫が出現するが, 一方, 1齢幼虫に塗布すると, 成虫の無翅化が誘起される。

そこで, 本研究では, トビイロウンカの翅型決定のための密度感受期を調べるとともに, その時期, あるいはその前後の時期に, 幼若ホルモン様物質であるメソプレン (JHA) を塗布し, 翅型, さらに, 卵巣発育への影響を比較することにより, 翅型および卵巣発育のメカニズムを内分泌的に明らかにすることを試みた。

なお, 本研究を遂行するにあたり, 種々と御教示いた

だいた北陸農業試験場永田徹氏, メソプレンを御恵いただいた大塚化学島田秀弥氏, および御指導をいただいた佐賀大学石橋信義教授に深甚なる感謝の意を表す。

本研究の一部は農林水産省の一般別枠研究「長距離移動性害虫の移動予知技術の開発」に関する受託研究費を用いて行なったものである。

材料および方法

トビイロウンカは, 1980年6月長崎県諫早市で採集した群を, その後, 前報(岩永ら, 1984)と同じ条件で継代飼育し, 実験に供した。イネ苗3本を含む両切り試験管(内径2cm, 高さ20cm)内に, 孵化後1日以内の幼虫を1, 2, 5および10頭放飼した。上部をナイロンゴースで覆い, 羽化時まで飼育し, 密度と短翅率との関係を調べた。密度感受期を知るためには, 同じサイズの試験管を使用して, 異なる発育ステージから密度を変化させ, 短翅率への影響を調査した。幼若ホルモンの作用を知るために, 円筒型容器(直径6cm, 高さ20cm)内に孵化後1日以内の幼虫を150頭放飼し, 種々な時期に, 所定濃度の幼若ホルモン様物質, メソプレン (JHA, 大塚化学) のアセトン溶液を0.1 μ l 塗布した。トビイロウンカには, 塗布直前約30秒間炭酸ガス麻酔を施した。幼虫の場合は, 塗布後も150頭になるように幼虫数を調整し, そのまま羽化時まで飼育した。卵巣発育への影響を調べる実験の場合は, 羽化後, あるいは, 投与後6時間毎に各10頭の長翅型雌成虫を円筒型容器から選び出し, 卵巣の発育程度を調べた。

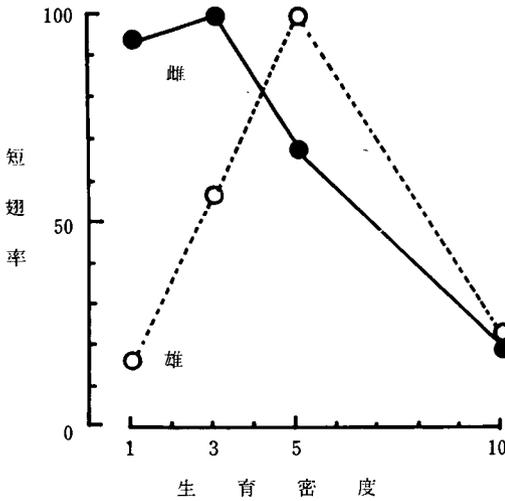
上記のいずれの実験も, 25 $^{\circ}$ C, 16時間日長条件下で行ない, イネ苗は3日毎に新しいものと交換した。

結 果

1. 密度感受期

第1図に, 幼虫生育密度と短翅率との関係を示した。雌では, 密度区1および3で短翅率は90~100%と高いが, 密度が高まるにつれ次第に低下し, 密度区10では

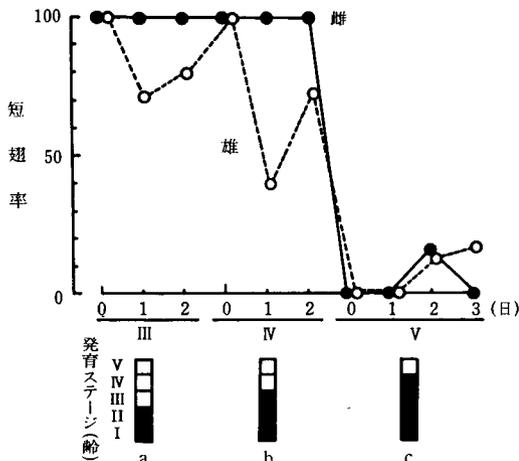
1) 現在 聖マリアンナ医科大学



第1図 幼虫生育密度と短翅率との関係

イネ芽出し苗3本を含む両切り試験管(内径2cm,高さ20cm)に孵化1日以内の幼虫を横軸に示した数だけ放飼し,羽化時まで死亡による補充は行わずに飼育した。各密度区の総個体数が30頭になるように,実験区数を設定した。値は平均値。25℃,16時間日長条件下で実験を行なった。

18%まで低下した。一方,雄では,密度区1および10では短翅率は極めて低いのにに対し,それらの中間の密度,特に密度区5では100%近くまで高まった。つまり,この検定条件では,雌は,低密度では短翅型を,密度が高



第2図 異なった发育ステージより,集団から単独飼育へ移した場合の短翅率の変化

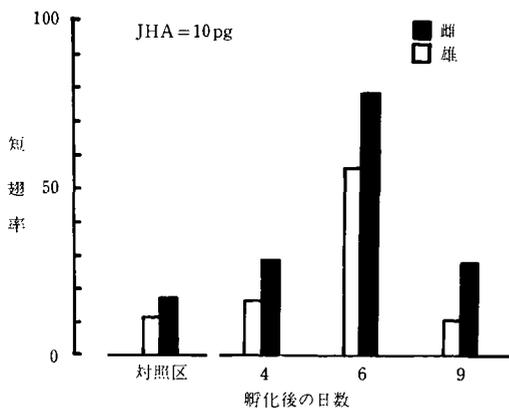
集団(■)から単独(□)飼育に移した齢期は下図のスキームに示してあり,横軸に示した各齢への脱皮後の日時から密度を変えた。各区の調査個体数は10~30頭で,平均20頭であった。飼育には両切り試験管を用いた。25℃,16時間日長条件下で実験を行なった。

まるにつれ長翅型を出現させるのに対し,雄は,低密度と高密度では長翅型を,中間の密度では短翅型を出現させる。従って,同じ容器を用いた次の実験では,低密度条件としては密度1,高密度条件としては密度10を設定した。

第2図は,集団(密度区10)で飼育した幼虫を種々な齢期から,単独飼育(密度区1)へ移した場合の短翅率の変化を比較したものである。集団飼育虫から日齢のはっきりした個体を選び出すことは非常に困難であったので,集団飼育してきたものを適当な時期に単独飼育へ移し,その後の経過を調べることにより,単独飼育に移した時の日齢を逆算した。雌では,3・4齢期のいずれの時期に単独飼育に移しても(a,b)短翅率は100%を示したのに対し,5齢期の場合にはどの時期から移しても(c)15%以下と極端に低下した。すなわち,高密度効果は,4齢期に1日でもかかる低密度によって打ち消されるわけで,4齢期に低密度に対する主要な感受期があると結論される。雄でも同様に,5齢期以降,単独飼育へ移すと(c),極端に短翅率は低下した。雄の場合,もし高密度効果が低密度条件によって消去されるならば,短翅率は20%前後になるはずであるが(第1図参照),3齢期からの単独飼育への移行(a)は,極めて高い短翅率を誘起した。すなわち,中密度効果が発現したわけで,低密度効果を発現させるためには,遅くともその前の2齢期から単独飼育に移す必要があることが判る。4齢期に1日でもかかる単独飼育(b)が,5齢期からの単独飼育に比べてかなりの短翅率上昇をもたらすことから,雄においても4齢期が低密度に対する主要な感受期であると言える。逆に,種々な齢期より単独飼育から集団飼育へ移した実験から,雌雄ともに2~4齢期に密度を感受するが,その中でも特に3齢期が主要な高密度感受期であるという結果が得られた(データ省略)。

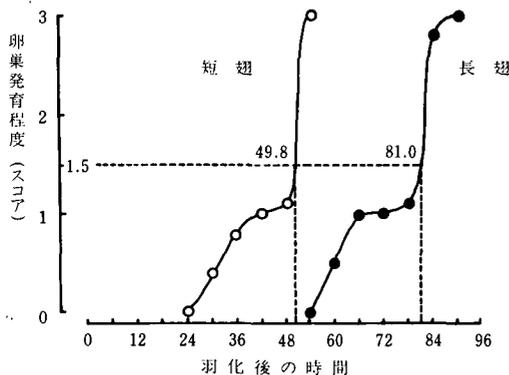
2. 翅型発現に及ぼす幼若ホルモンの影響

円筒型容器に150頭の幼虫を放飼したが,この密度は,両切り試験管での密度区10(第1図参照)にはほぼ該当すると思われる。日齢のそろった幼虫を供試することは困難であったので,孵化後の日数が同じ幼虫にメソプレンを塗布した。第3図に示すように,アセント溶媒のみを塗布した対照区では,雌雄ともに短翅率は15%前後であり,2齢末期に該当する孵化4日後,および5齢初期に該当する孵化9日後の幼虫へ,メソプレンを10pg塗布しても有意な上昇はみられなかった。一方,3齢末ないし4齢初期に該当する孵化6日後の幼虫に塗布した場合,雌では79%,雄でも56%と,対照区に比べて著しく高い短翅率を誘起した。この結果は,翅型決定のための



第3図 孵化4, 6および9日後の幼虫に幼若ホルモン様物質のメソプレン (JHA) を10 pg 塗布した場合の短翅率の変化

円筒型容器 (内径6 cm, 高さ20cm) に150頭の孵化幼虫を放飼し, JHA塗布時に再び150頭になるよう個体数を調整し, その状態で羽化時まで飼育した。値は3区の平均である。対照区では, それぞれの日齢の幼虫に溶媒 (アセトン) のみを塗布し, それらから得られた成虫の短翅率の平均値を求めた。25℃, 16時間日長条件下で実験を行った。



第4図 短翅型 (○) および長翅型 (●) 成虫における羽化後の時間経過と卵巣発育との関係

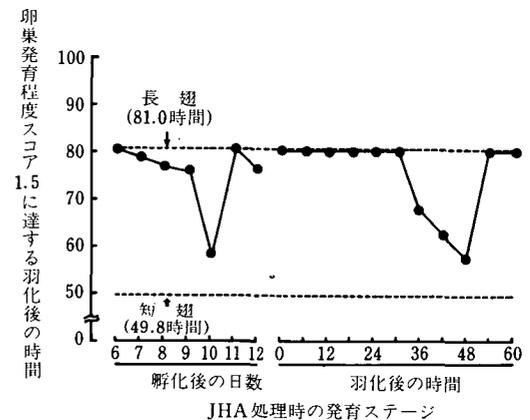
実験条件は第3図と同じである。調査は6時間毎に行ない, 各調査時に10頭を解剖した。図中には発育程度スコア1.5, すなわち中位の発育程度に達するまでの羽化後の時間を示した。

幼若ホルモン感受期が3齢末期から4齢初期に, ホルモンの作用点への到達時間を考慮すると, 恐らくは4齢期にあること, 短翅型になるものでは, この間幼若ホルモン濃度が高まることを示唆している。

3. 卵巣発育に及ぼす幼若ホルモンの影響

卵巣発育程度を, 卵母細胞および卵巣小管の大きさ, 完成卵の数などから, スコア0から3まで4段階に分類した (データ省略)。第4図は, 円筒型容器を用い, 150

頭区で得られた成虫の卵巣発育経過を翅型別に調査したものである。短翅型では, 羽化30時間後から卵黄形成が始まり, 49.8時間後に卵巣発良が中程度であるスコア1.5となり, 54時間後にはすべて完成卵となった。一方, 長翅型では, 60時間後から卵黄形成が開始し, 81.0時間後にスコア1.5に達し, 90時間後に完成卵となった。このように, 長翅型の卵巣発育は短翅型に比べ, 平均して30時間も遅れ, 翅型と卵巣発育との間にはっきりとした関連性があることを確認した。次に幼若ホルモンが翅型ばかりでなく, 卵巣発育にも関与していることが推察されたので, 種々な発育ステージの幼虫および長翅型の成虫に, 各100pgのメソプレンを塗布し, 卵巣発育への影響を比較した。第5図は, 処理虫の卵巣発育を経時的に調べ (データ省略), それから求めたスコア1.5になるま



第5図 発育ステージの異なる幼虫あるいは長翅型の成虫に塗布したメソプレン (JHA) 100 pg の卵巣発育への影響

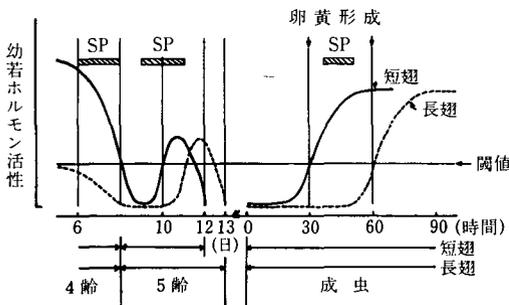
幼虫は, 第3図と同じ実験条件下で飼育した。長翅型成虫を, 羽化後あるいはJHA処理後から6時間毎に各10頭解剖し, 卵巣発育程度を調査し, スコア1.5に達するまでの羽化後の時間を求めた (第4図参照)。上部および下部の鎖線は, この実験条件下でJHA無処理区より得られた長翅型および短翅型成虫が, 卵巣をスコア1.5まで発育させるのに要した時間である。

での羽化後の時間を示したものである。5齢中期に該当する孵化10日後の幼虫と羽化36から48時間後の成虫へのメソプレン投与は; 長翅型成虫であるにもかかわらず, スコア1.5に達する時間は著しく短縮され, 短翅型での値に近くなった。以上の結果より, 長翅型では, 孵化10日後と羽化36から48時間後の2つの時期に, 短翅型に比べて幼若ホルモン活性が低いため, 卵巣発育のためのプログラム開始の遅れと, さらには, 卵黄形成期の遅れ, すなわち, 産卵前期間が延長するものと考えられる。

考 察

岸本 (1965) は、トビイロウンカでは、密度に対する反応性が雌雄で異なり、雌では、密度が高くなるにつれて短翅率が低下するのに対し、雄では、短翅型誘起のための最適密度があり、それ以下、あるいはそれ以上の密度でも短翅率が低下すると報告した。本研究でも、岸本 (1965) が用いたと同等の試験管で、全く同じようなトビイロウンカの密度に対する反応性を確かめた。さらに、岸本 (1965) は、試験管を用いての密度を途中から変える実験で、雄では、雌より密度感受期が多少早くなる傾向がみられ、1~3 齢期であるともいえるが、雌雄間で基本的には同じで、2~4 齢期に翅型決定のための密度感受期があると指摘した。本結果も、2~4 齢期に密度感受期があることを支持した。1 および 5 齢期で、密度に対する感受性が極めて低いことを示す結果も得られたが、その時期に全く感受しないというのではなく、累積効果として多少とも、翅型決定に影響を与えていると考えられる。また、密度を変えたときの短翅率の変化から判断すると、低密度に対して最も感受性の高い時期は 4 齢期であると結論される。

翅型多形現象に幼若ホルモンが関与していることは、アブラムシの一種 *Aphis fabae* (HARDIE, 1980, 1981) においてのみ証明がなされているに過ぎない。この虫では、短日条件下で、本来ならば有翅の産雌虫 (Gynopara) になるべきところが、1 齢幼虫期に幼若ホルモンを投与すると、無翅の産雌虫になること、一方、4 齢幼虫期に処理すると、その成虫の翅型は変化しないが、それから産まれた仔虫から、本来ならば無翅の卵性雌虫が生じるどころ、有翅の胎性雌虫をも生じるようになるという、



第6図 短翅型 (実線) および長翅型 (鎖線) における幼若ホルモン活性の変動

本研究結果に基づき、同じ不完全変態のバッタで明らかにされた幼若ホルモン活性の変動様相 (RIDDIFORD and TRUMAN, 1978) を参考にして推定したものである。SP (斜線部) : 翅型決定および卵巣発育のための幼若ホルモン感受期。

幼若ホルモンの投与時期によって異なる作用が発揮されることが明らかにされた (HARDIE, 1980, 1981)。トビイロウンカでも、同様に、幼若ホルモンの投与時期によって異なる効果が発現することが明らかになった。すなわち、密度に対する感受性の高い 3 齢末期および 4 齢初期に幼若ホルモン感受期が存在し、その時期に幼若ホルモンを投与すると短翅型出現率の上昇が誘起されるが、密度感受期を過ぎた 5 齢期への投与は、翅型ではなく卵巣発育に影響を及ぼし、その発育を早めた。さらには、羽化 36 から 48 時間後への幼若ホルモンの投与によっても、長翅型成虫の卵巣発育を短翅型成虫でのそれと同程度まで早めた。これらの結果から、幼若ホルモン活性の変動を第 6 図のように推定した。これは、同じ不完全変態の昆虫であるバッタで明らかにされている幼若ホルモン活性の変動様相を参考にして作成したものである (RIDDIFORD and TRUMAN, 1978)。すなわち、短翅型では、4 齢期にホルモン活性が高いため短翅型が誘起される。5 齢期の中頃にホルモン活性がある閾値を越え、卵巣発育のプログラムを開始させる。さらには、羽化 1.5~2 日後にかけてホルモン活性が上昇し、それが卵黄形成を誘起すると考えられる。一方、長翅型では、そうしたホルモン感受期にホルモン活性が低いか、あるいは上昇が遅れるため、長翅の発達と卵巣発育遅延が誘起されると推定される。

幼若ホルモンが卵巣発育を促進させることは、オオサシガメで初めて明らかにされて以来 (WIGGLESWORTH, 1936, 1948)、多くの昆虫で示されてきた (ENGELMAN, 1970; WYATT, 1972; HIGHNAN and HILL, 1977)。その後の研究で、多くの昆虫では、幼若ホルモンは脂肪体に働きかけ、卵黄タンパク質の前駆体であるヴィテロジェニンの合成を誘起するとともに、そのタンパク質の卵黄への取り込みを促進することにより、卵黄形成を制御していることが明らかにされた (HAGEDORN and KUNKEL, 1979)。トビイロウンカにおいても、幼若ホルモンは、卵巣形成の過程で、特に卵黄形成に関与していることが伺われ、同様の作用により生殖腺発育を制御しているものと推察される。

本研究では、幼若ホルモンに対する反応性から、長翅型および短翅型のホルモン活性の差異を推定したのであるが、今後は、ガスクロマトグラフ質量分析法、ラジオイムノアッセイ法などを駆使し、実際の活性変動を調べていく必要があると思われる。

摘 要

1) 異なった发育ステージで密度を変化させる実験か

ら、翅型決定に及ぼす密度の影響を調べたところ、密度感受期は雌雄ともに2~4齢期にあるが、低密度に対して最も感受性が高いのは4齢初期であることが判った。

2) 密度感受期の高い3齢末ないし4齢初期にあたる孵化6日後の幼虫に、幼若ホルモン様物質であるメソブレンを塗布したところ、短翅型個体の出現率上昇が誘起された。さらに、孵化10日後の幼虫、および羽化36から48時間後の長翅型成虫への処理は、卵巣発育を著しく促進した。このように、翅型決定、および卵巣発育の両方に幼若ホルモンが大きく関与していることが明らかになった。

3) これらの結果に基づき、幼若ホルモン活性の変動様相を推定した。4齢期の翅型決定のための幼若ホルモン感受期に、ホルモン活性が高く維持されることによって短翅型が誘起される。さらに、短翅型では、5齢期中頃にホルモン活性がある閾値を越えることにより卵巣発育のプログラムが開始されるが、卵黄形成は羽化36から48時間後のホルモン活性の上昇によって進行する。一方、長翅型では、翅型決定のための幼若ホルモン感受期にホルモン活性が低いため、翅型は長翅型に、さらに、卵巣発育のプログラムの開始と卵黄形成のための幼若ホルモン活性の上昇が、短翅型より1日遅れるため、

卵巣発育が遅延するものと考えられた。

引用文献

- 1) ENGELMAN, F. (1970) *The Physiology of Insect Reproduction*. Pergamon Press, Oxford, pp. 307.
- 2) HAGEDORN, H. H. and KUNKEL, J. G. (1979) *A. Rev. Ent.* 24 : 475-505.
- 3) HALES, D. F. (1976) *Endocrine Aspects*. Pergamon Press, Oxford. 105-115.
- 4) HARDIE, J. (1980) *Nature* 286 : 602-604.
- 5) HARDIE, J. (1981) *J. Insect Physiol.* 27 : 257-265.
- 6) HIGHNAM, K. C. and HILL, L. (1977) *The Comparative Endocrinology of the Invertebrates*. Edward Arnold, London, pp. 795.
- 7) 岸本良一 (1965) *四国農試研報* 13 : 1-106.
- 8) LEES, A. D. and HARDIE, J. (1981) *Biological Clocks in Seasonal Reproductive Cycles*, Wright, Bristol, 125-135.
- 9) 三宅利雄・藤原昭男 (1951) *応昆* 7 : 76.
- 10) 三宅利雄 (1959) *植物防疫* 13 : 311-314.
- 11) NUHOUT, H. F. and WHEELER, D. E. (1982) *Q. Rev. Biol.* 57 : 109-133.
- 12) RIDDIFORD, L. M. and TRUMAN, J. W. (1978) *Biochemistry of Insects*. Academic Press, New York, 307-357.
- 13) STEEL, C. G. H. (1976) *Endocrine Aspects*. Pergamon Press, New York, 117-130.
- 14) WIGGLESWORTH, V. B. (1936) *Quart. J. Micr. Sci.* 79 : 91-121.
- 15) WIGGLESWORTH, V. B. (1948) *J. Exp. Biol.* 35 : 1-14.
- 16) WYATT, G. R. (1972) *Biochemical Actions of Hormones*. 11 : Academic Press, 385-490.

(1985年5月2日 受領)