

ウンカ・ツマグロヨコバイの殺虫剤抵抗性と変異・適応

宮田 正, 斎藤 哲夫

名古屋大学農学部
(昭和53年3月14日受理)

Adaptation and Resistance to Insecticides in the Planthopper and Leafhopper

Tadashi MIYATA and Tetsuo SAITO

Laboratory of Applied Entomology and Nematology, Faculty of Agriculture,
Nagoya University, Chikusa, Nagoya, 464, Japan

はじめに

殺虫剤抵抗性のオリジンは殺虫剤による害虫個体群淘汰による前適応現象として理解されている。2億年にわたる害虫の長い歴史の中で、殺虫剤使用後数年にして抵抗性が発達するということは害虫の適応性の強大さとともに、殺虫剤の使用が、いかに大きな淘汰圧として作用しているかを示しているといえる。

殺虫剤淘汰による抵抗性遺伝子頻度の変化率は、抵抗性遺伝子が不完全優性であれば $q(1-q)$ 、優性であれば $q(1-q)^2$ 、劣性であれば $q^2(1-q)$ に比例するので、抵抗性発達の速度は、抵抗性の遺伝子頻度や遺伝子が優性か劣性かにより、大きく左右されると考えられる。そして害虫の年発生回数（防除回数）と、殺虫剤以外の環境抵抗との相互作用も抵抗性発達に密接な関係を有する。さらに、抵抗性問題が普遍的となりつつある地域では、新殺虫剤に対する抵抗性は簡単な抵抗性発達でなく、交差抵抗性のからんだものと考えらるべきであろう。

抵抗性の発達

水稻害虫における殺虫剤抵抗性の発達については、すでに尾崎¹⁾により本誌に解説されており、イネウンカ・ヨコバイ類では、ツマグロヨコバイ、ヒメトビウンカおよびトビロウンカの3種に殺虫剤抵抗性が知られている。

わが国以外では、ツマグロヨコバイの殺虫剤抵抗性が台湾^{2,3)}で、ヒメトビウンカのマラチオン抵抗性が韓国⁴⁾で報告されている。また耐虫性イネ品種を侵すトビロ

ウンカの殺虫剤に対する感受性低下がフィリピンで認められている^{5,6)}。このことは、わが国へトビロウンカが飛来してくること⁷⁾を考えると大きな問題を示していると考えられる。

有機リン殺虫剤抵抗性系統が高アリエステラーゼ (AliE) 活性を示すことは、ツマグロヨコバイ、ヒメトビウンカ、トビロウンカをはじめ多くの昆虫で知られており⁸⁾、マラチオン抵抗性ツマグロヨコバイでは、寒天ゲル電気泳動法によって分離される E₂, E₃ および E₄ 泳動帯のエステラーゼ活性が高いことが知られており^{9,10)}、感受性の小田原系統の AliE 活性は低く、抵抗性の中川原系統では高く、小田原系統と中川原系統との中間の抵抗性を示す甲賀系統では中間活性を示した。また抵抗性個体群のエステラーゼ泳動帯の活性にも個体間で差が認められた (図1)^{11,12)}。

抵抗性の遺伝様式

イネウンカ・ヨコバイ類をはじめとする農業害虫では、ミュータントを利用して詳細な遺伝学的分析を行なうことはできないので、殺虫剤抵抗性の遺伝をしらべる場合には、抵抗性 (R) 系統、感受性 (S) 系統およびそれらの F₁, F₂ と backcross 世代の殺虫剤に対する葉量-死亡率関係から遺伝様式 (たとえば優性か劣性か、伴性遺伝か常染色体遺伝か、細胞質遺伝か染色体遺伝か等) を推定しなければならない。しかし、抵抗性が複数の因子による場合には、この方法により遺伝様式を知ることが容易ではない¹³⁾。

Ozaki & Kassai¹⁴⁾ は、マラチオン S および R ヒメ

表1 イネウンカ・ヨコバイ類における殺虫剤抵抗性の発達事例

害虫	薬剤
ツマグロヨコバイ	マラチオンおよびそのほかの有機リン剤, カーバメート剤
ヒメトビウンカ	γ -BHC, マラチオンおよびそのほかの有機リン剤
トビイロウンカ	γ -BHC, マラチオンおよびそのほかの有機リン剤

尾崎¹⁾を一部改変

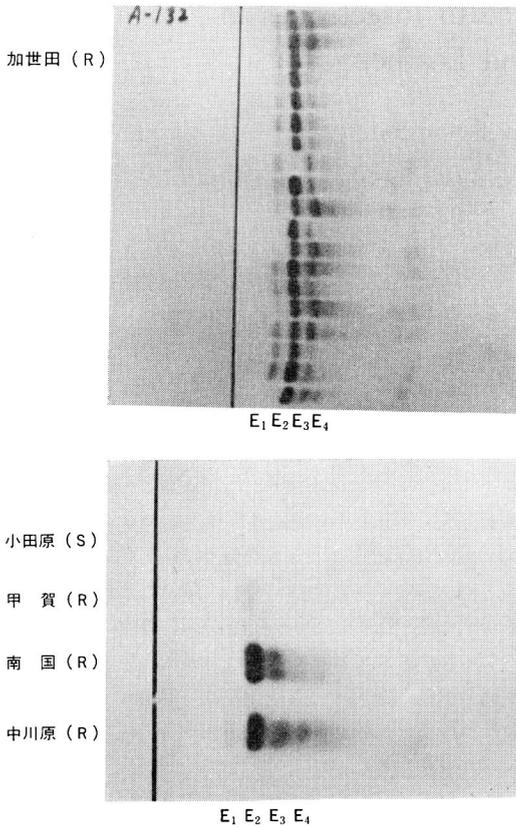


図1 ツマグロヨコバイにおけるマラチオン抵抗性と寒天ゲル電気泳動法により分離されるAliE活性

トビウンカの遺伝様式についてしらべ、ヒメトビウンカのマラチオン R 系統に対するマラチオンの LD₅₀ 値は雌では 11.2, 雄では 4.9 $\mu\text{g}/\text{試験管}$ であり, S 系統のそれらが雌 0.19, 雄では 0.086 $\mu\text{g}/\text{試験管}$ であり, R 系統は S 系統の約 60 倍であるが, F₁ の LD₅₀ 値は雌 (1.28~1.98 $\mu\text{g}/\text{試験管}$)・雄 (0.50~0.72 $\mu\text{g}/\text{試験管}$) と両親の中間を示すこと, また backcross 世代の薬量-死亡率曲線は S 系統と F₁ のそれらの間に位置し, 50%

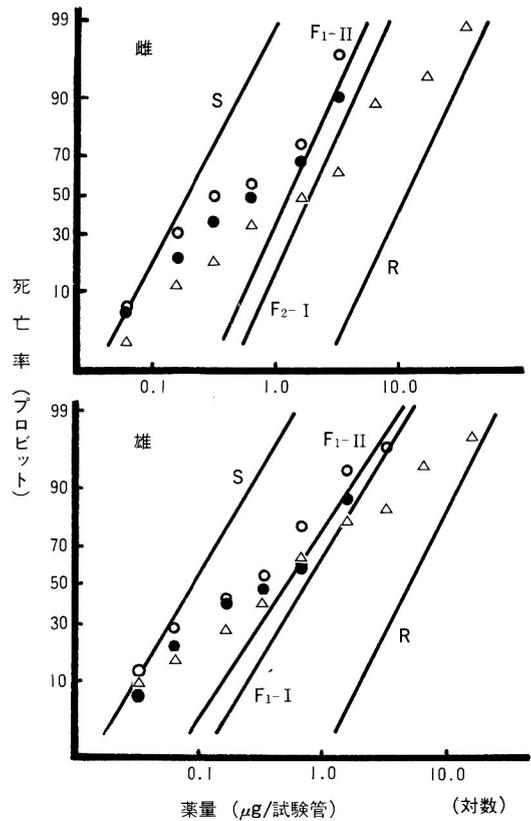


図2 ヒメトビウンカの感受性, マラチオン R, F₁, F₂ と backcross 世代のマラチオンに対する薬量-死亡率曲線¹⁴⁾

△: F₂, ●: backcross-I (S♀×F₁♂), ○: backcross-II (F₁♀×S♂)

死亡率附近でプラトウが見られること, さらに F₂ の薬量-死亡率曲線は死亡率 25% と 75% 附近でプラトウが見られることから, ヒメトビウンカのマラチオン抵抗性は常染色体の不完全優性遺伝因子によって調節されているとした (図2). さらに, 寒天ゲル電気泳動法によって分離される E₇ 泳動帯の β -ナフチルアセテートを加水分解する酵素活性の遺伝様式についてしらべたところ, R 系統ではすべて高活性であり, S 系統はすべて低活性であった. F₁ ではすべて中間活性であり, F₁ と S 系統とを backcross したものでは低活性と中間活性の割合が 1:1 であった. また F₂ では低, 中および高活性の割合は 1:2:1 となり, E₇ 泳動帯のエステラーゼ活性も, 常染色体の不完全優性遺伝因子に調節されていることが示された.

同様な遺伝様式がマラチオン抵抗性ツマグロヨコバイにおいても示された¹⁰⁾. また, 有機リン剤およびカーバ

メート剤に抵抗性を示す中川原系統と、感受性の宮城系統との F₁、および F₁ を S 系統に backcross した子世代について、プロポキサー (PHC) の薬量-死亡率曲線を求めたところ、F₁ の薬量-死亡率曲線は、S 系統と R 系統の中間のやや R 系統よりでほぼ直線となり、backcross した子世代は死亡率 50% 附近で、明らかなプラトーを示したことから、ツマグロヨコバイにおけるカーバメート剤抵抗性は不完全優性の単一因子によって支配されているとした¹⁵⁾。

交差抵抗性

一般に、ある殺虫剤に対して抵抗性を示すと、他のいくつかの殺虫剤に対しても抵抗性を示すことがあり、この現象を交差抵抗性というが、遺伝学的には、(1) 一つの殺虫剤抵抗性の遺伝子によって交差抵抗性が示されるもの。たとえば殺虫剤の分解作用がまったく同じである場合 (交差抵抗性)、(2) 別々の殺虫剤に対する抵抗性の機構の一部が、どこかで共通の遺伝子の作用に依存しているもの (部分的交差抵抗性)、(3) まったく別の抵抗性遺伝子が、たまたま同一の個体に同時に存在しているもの。見かけ上の交差抵抗性を示すもので複合抵抗性といわれるものに分けられる¹⁶⁾が、すでに述べたように農業害虫では、遺伝子レベルでの考察が困難であり、現

実はこうした分類はなされていない。

ツマグロヨコバイ¹⁷⁾とヒメトビウンカ¹⁸⁾の S 系統を、マラチオンあるいはフェニトロチオンで淘汰して得た R 系統における、各種殺虫剤に対する抵抗性のレベルを示せば、第3図のごとくである。ヒメトビウンカのマラチオン R 系統およびフェニトロチオン R 系統は、多くの有機リン剤に交差抵抗性を示し、両者の交差抵抗性の型も類似していた。ツマグロヨコバイにおけるマラチオン R 系統も、ヒメトビウンカの場合と同様、多くの有機リン剤に交差抵抗性を示した。しかし、ツマグロヨコバイではジメトエートに対し、マラチオンに対する以上に高い抵抗性レベルを示し、カーバリルに対してもやや感受性低下を示した。またヒメトビウンカおよびツマグロヨコバイのマラチオン R 系統はともに S 系統に比較し、DDT や γ -BHC に対し高い感受性を示した。木村・中沢¹⁹⁾もヒメトビウンカにおけるマラチオン抵抗性レベルと、 γ -BHC 抵抗性レベルに反比例の関係を認めている。

また、岩田・浜²⁰⁾は有機リン剤抵抗性ツマグロヨコバイをマラチオンおよびメチルパラチオンで淘汰し、マラチオン R およびメチルパラチオン R 系統の各種殺虫剤に対する抵抗性のレベルをしらべ、多くの有機リン剤に交差抵抗性を示すことを認めた。しかし、ジメトエートに対する抵抗性レベルは、マラチオンに対するより大きく、また全体的に抵抗性の発達程度が、田中ら¹⁷⁾の報告にくらべ高かった。これは岩田・浜²⁰⁾の淘汰個体群がすでにいくつかの有機リン剤に対して抵抗性を示したことが影響していると考えられた。

ツマグロヨコバイのカーバメート剤抵抗性は、すでに有機リン剤抵抗性が問題になった地域に発達したもので、有機リン剤にも抵抗性を示す。有機リン剤およびカーバメート剤抵抗性の中川原系統のツマグロヨコバイは、ナフチル系やフェニル系のカーバメート剤に対して交差抵抗性を示す^{21,22)}。浜²³⁾は感受性の宮城系統と有機リン剤とカーバメート剤に、抵抗性の中川原系統とを交配し、F₁ を S 系統に backcross し、カーバメート剤 (バッサ, BPMC) による選択により、R 系統のカーバメート剤抵抗性因子を S 系統に導入した Rmc 系統を育成した。Rmc 系統はプロポキサー、カーバリルおよび MTMC には、R 系統と同様な抵抗性レベルを示したが、メソミル等ではその抵抗性レベルは著しく低かった (表 2)。また Rmc 系統の有機リン剤に対する抵抗性レベルは、マラチオン、フェンソエートおよびフェニトロチオンでは S 系統と R 系統の中間であり、ダイアジノンでは S 系統に近く、ピリダフェンチオン、プロパホスおよびアセフェートのそれは、S 系統とほぼ同じ位置を

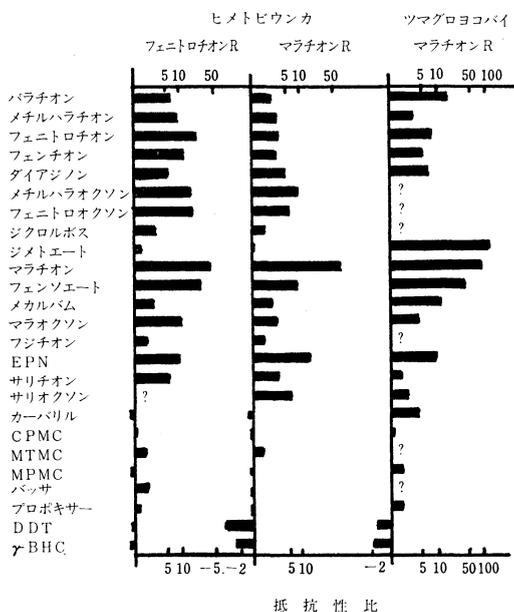


図 3 ヒメトビウンカのフェニトロチオン R とマラチオン R 系統¹⁸⁾およびツマグロヨコバイのマラチオン R 系統¹⁷⁾の各種殺虫剤に対する交差抵抗性

表2 中川原系統 (R) および Rmc 系統ツマグロヨコバイにおける各種カーバメート剤に対する抵抗性²³⁾

化合物	R/S	Rmc/S
プロポキサー	98	94
カーバリル	69	42
MTMC	19	15
カーバノレート	60	18
アリキシカーブ	32	4.2
メソミル	16	2.0

示した。

一方、抵抗性ツマグロヨコバイやヒメトビウンカが、逆相関交差抵抗性の現象を示すことがいくつか知られている^{1,17-19,24,25)}。しかし、これらが遺伝子の pleiotropic な作用かどうかは明らかではない。岩田・浜²⁴⁾はカーバメート剤抵抗性ツマグロヨコバイをプロバホスで淘汰し、プロバホスに対し原系統にくらべ4倍の抵抗性を示す系統を得、数種殺虫剤に対する感受性をしらべたところ、プロポキサーに対する抵抗性は 1/10 以下になり、プロポキサーに対するアセチルコリンエステラーゼ (AchE) 感受性も原系統より高くなり、感受性の宮城系統に近くなっていた。またマラチオン抵抗性はやや低下したが、ダイアジノンやピリダフェンチオンに対する抵抗性は増大し、プロバホス抵抗性と交差関係が認められた。

また、*N*-メチルカーバメートと *N-n*-プロピルカーバメートが逆交差抵抗性を示すツマグロヨコバイを *N-n*-プロピルカーバメートで淘汰すると、親系統に比較し *N-n*-プロピルカーバメートの抵抗性比はやや高くなるのに対し、*N*-メチルカーバメートに対する感受性は親系統よりも高くなる²⁶⁾。

抵抗性の生理、生化学

ヒメトビウンカやツマグロヨコバイの有機リン剤抵抗性と、 β -ナフチルアセテートを加水分解するエステラーゼ活性との間には、密接な関係があることが示されている¹⁾が、同様な現象は有機リン剤抵抗性トビロウカについても見られる^{27,28)}。

また、耐虫性イネ品種を侵すトビロウカは親系統より AliE 活性が高いこと²⁹⁾、また殺虫剤感受性も低下していること⁵⁾を合わせ考えると、トビロウカにおける殺虫剤抵抗性と耐虫性イネ品種に対する抵抗性には、共通の抵抗性因子が関与しているようにも思われ、大変興味深い。

フェニトロチオン抵抗性ツマグロヨコバイやヒメトビウンカでは、感受性系統にくらべ、フェニトロチオンを

分解する酵素 (酸化酵素および GSH-転移酵素) 活性が高い^{30,31)}。

カーバメート剤抵抗性ツマグロヨコバイでは、感受性系統にくらべカーバメート剤に対する AchE の感受性が低下しており、このことが主要な抵抗性機構と考えられている³²⁾。そして、これは AchE とカーバメート剤の親和性の低下によるものであることが示された²⁵⁾。さらに Takahashi *et al.*³³⁾はツマグロヨコバイの R 系統の AchE は、カーバメート剤に対して感受性の異なる複数の酵素から成り立っていることを電気泳動的および反応速度の実験から認めた。一方、Hama³⁴⁾は Rmc 系統と S 系統の AchE を精製し、それぞれイオン交換クロマトグラフィーで、単一のピークとして互いに分離されることを示し、さらに酵素の阻害実験から、これらの酵素標品は均一性が高いことを報告している³⁵⁾。両者の実験結果の違いは、酵素標品の調製法の違いも影響していると思われるが、おもに実験に供した抵抗性系統の違いによることが大きいと思われる。事実、浜³⁶⁾も中川原系統には、normal と modified の2成分の AchE が存在することを認めている。

Rmc 系統のプロポキサーに対する抵抗性レベルは表2に示すように、抵抗性の親系統とほとんど同じであり、さらに Rmc 系統 AchE のプロポキサーに対する感受性は抵抗性の親系統と同様であった。また Rmc 系統と感受性の親系統 AchE の有機リン剤に対する感受性は表3に示すごとくである²⁹⁾。Rmc 系統 AchE のマラオクソンやフェニトロオクソンに対する感受性は、S 系統の 1/10 程度であり、ダイアゾクソン、ピリダフェンチオン、そのオクソンやプロバホスに対しては S 系統よりむしろ高く、岩田・浜²⁴⁾の殺虫試験結果とも同様な傾向を示した。また Rmc 系統の ¹⁴C-メチル-マラチオン分解作用は、S 系統と同程度である³⁷⁾ことから、抵抗性の親系統 (中川原) のマラチオン抵抗性は、カーバメート剤抵抗性が発達する以前にもっていた殺虫剤分解作

表3 Rmc 系統ツマグロヨコバイにおける数種殺虫化合物の AchE 阻害度の S 系統に対する割合 (I₅₀)²⁹⁾

化合物	Rmc/S
マラオクソン	12.0
フェニトロオクソン	8.0
ダイアゾクソン	0.2
ピリダフェンチオン・オクソン	0.3
クロルフェンビンフォス	3.4
プロバホス	<0.4

用の増大などの因子に、AchE の感受性低下が加わって著しく抵抗性が増大したと思われる。

AchE 活性の測定にさいし、その簡便さから近年アセチルチオコリン(ATCh)を基質とする Ellman 法³⁸⁾が広く用いられているが、AchE の Ach と ATCh に対する反応性は、必ずしも一致するものではないこと^{35,39)}から、より慎重な利用が望まれる。われわれの研究室では、¹⁴C または ³H-アセチル標識 Ach を基質とする方法で、微小昆虫の AchE や活性が低く、しかも着色物質の多いヨトウムシの AchE の測定を行なって成果をあげている⁴⁰⁾。

ツマグロヨコバイにおけるカーバメート剤抵抗性と薬剤代謝との関連については、否定的な結果が報告されている²¹⁾が、S 系統と R 系統での体内における ¹⁴C-バッサや、MIPC の消長に差のある可能性が示されたこと⁴¹⁾、*in vitro* での ¹⁴C-バッサの代謝をしらべたところ、R 系統では S 系統にくらべ、エーテル層の放射能の減少にともない、そのほかの放射能（炭酸ガスあるいは蛋白結合物）の割合が増加したこと³⁹⁾、および ¹⁴C-カーバリルやバッサの表皮透過性は R 系統で小さく、しかも体内に入った殺虫剤は代謝されやすい⁴²⁾ことなどから、ツマグロヨコバイのカーバメート剤抵抗性には、AchE の感受性低下以外の抵抗性機構が関与していることが考えられる。

1950 年頃、有機リン剤が初めて害虫防除に使用された頃、昆虫の AchE について多くの研究が行なわれ、昆虫の Ach-ChE に関するすぐれた研究がみられた。その後、この方面の研究は若干停滞したが、ここに述べたように、AchE 阻害殺虫剤に対する抵抗性研究に再び興味ある話題を提供し、昆虫 AchE 研究の新しい展開さえ始まっており、まことに今昔の感にたえない。

おわりに

殺虫剤に抵抗性を示す害虫も、その殺虫剤の存在する環境に適応したのであって、他の殺虫剤も含め、異なった環境にも適応しているという保証はどこにもない。有機リン剤やカーバメート剤に高度に抵抗性の発達したツマグロヨコバイにおいても、いくつかの弱点を持っていることが示された。相手をよく知り、この弱点を効果的に利用することが重要である。事実、カーバメート剤抵抗性ツマグロヨコバイに逆交差抵抗性の現象を示す殺虫剤も、圃場では抵抗性レベルが高くなりつつあるという⁴³⁾。抵抗性対策として、代替薬剤、複合剤や共力剤の利用等が行なわれているが、すでに一部で行なわれているように、事前評価を行なうような努力が一層なされなければならない。

引用文献

- 1) 尾崎幸三郎: 日本農薬学会誌 **1**, 381 (1976)
- 2) T. Y. Ku, C. Y. Hsin & S. C. Wang: *Taiwan Agr. Quart.* **12** (3), 148 (1976)
- 3) T. Y. Ku & S. C. Wang: *Taiwan Agr. Quart.* **12** (4), 99 (1976)
- 4) S. Y. Choi, Y. H. Song & J. S. Park: *Kor. J. Pl. Prot.* **14**, 53 (1975)
- 5) E. A. Heinrichs: Reported at Brown Planthopper Symposium at IRRRI, 1 (1977)
- 6) B. Morallo-Rejesus & E. N. Bernardo: *Agr. At Los Baños*, Oct.-Dec. 1 (1973)
- 7) 岸本良一: ウンカ海を渡る, 中央公論社, p. 233, 1975
- 8) 宮田 正: 植物防疫 **32**, 2 (1978)
- 9) T. Kasai & Z. Ogita: *SABCO J.* **1**, 14 (1965)
- 10) K. Ozaki, Y. Kurosu & H. Koike: *SABCO J.* **2**, 98 (1966)
- 11) T. Miyata & T. Saito: *J. Pesticide Sci.* **1**, 23 (1976)
- 12) T. Saito, T. Miyata & H. Honda: Reported at the XVth Int. Cong. Ent., Washington, D.C., 100 (1976)
- 13) M. Tsukamoto: *Botyu-Kagaku* **28**, 91 (1963)
- 14) K. Ozaki & T. Kassai: *Ent. exp. & appl.* **13**, 162 (1970)
- 15) 浜 弘司・岩田俊一: 応動昆大会講演, 静岡, 58 (1971)
- 16) 荻田善一・笠井 勉: 植物防疫 **19**, 439 (1965)
- 17) 田中文一・北方節夫・小島建一・梅田兼弘・北垣忠温: 応動昆大会講演, 東京, 22 (1967)
- 18) K. Ozaki & T. Kassai: *Botyu-Kagaku* **36**, 111 (1971)
- 19) 木村義典・中沢啓一: 中国農研 **47**, 141 (1973)
- 20) 岩田俊一・浜 弘司: 防虫科学 **42**, 181 (1977)
- 21) 岩田俊一・浜 弘司: 防虫科学 **36**, 174 (1971)
- 22) 浜 弘司・岩田俊一: 応動昆大会講演, 松本, 101 (1972)
- 23) 浜 弘司: 応動昆大会講演, 札幌, 462 (1974)
- 24) 岩田俊一・浜 弘司: 応動昆大会講演, 京都, 136 (1976)
- 25) I. Yamamoto, N. Kyomura & Y. Takahashi: *J. Pesticide Sci.* **2**, 463 (1977)
- 26) 高橋洋治: 私信
- 27) 蓮井秀昭・尾崎幸三郎: 応動昆大会講演, 東京, 28 (1977)
- 28) 宮田 正・齋藤哲夫・尾崎幸三郎・葛西辰雄: 日本農薬学会大会講演, 町田, 235 (1978)
- 29) 寒川一成・宮田 正: 未発表
- 30) 齋藤哲夫・宮田 正: 殺虫剤抵抗性に関する試験成績—1976—日本植物防疫協会, p. 19 (1977)
- 31) 宮田 正・齋藤哲夫: 未発表
- 32) H. Hama & T. Iwata: *Appl. Ent. Zool.* **6**, 183 (1971)

- 33) Y. Takahashi, N. Kyomura & I. Yamamoto: *J. Pesticide Sci.* **3**, 55 (1978)
- 34) H. Hama: *Appl. Ent. Zool.* **11**, 239 (1976)
- 35) 浜 弘司: *防虫科学* **42**, 82 (1977)
- 36) 浜 弘司: 応動昆大会講演, 仙台, 87 (1978)
- 37) 宮田 正・浜 弘司・斎藤哲夫: 応動昆大会講演, 仙台, 86 (1978)
- 38) G. L. Ellman, K. D. Coutoney, V. Andres, Jr. & R. M. Featherstone: *Biochem. Pharmacol.* **7**, 88 (1961)
- 39) 斎藤哲夫・宮田 正・本多八郎: 応動昆大会講演, 京都, 134 (1976)
- 40) N. Sinchaisri, T. Miyata & T. Saito: *Botyu-Kagaku* **42**, 125 (1977)
- 41) 守谷茂雄・前田洋一: 応動昆 **20**, 198 (1976)
- 42) 風野 光・浅川 勝・宮田 正・斎藤哲夫: 応動昆大会講演, 仙台, 87 (1978)
- 43) 吉岡幸治郎: *農業技術* **32**, 208 (1977)