

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 6 月 23 日現在

機関番号：82112

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2011～2013

課題番号：23380038

研究課題名(和文) サバクトビバッタの相変異：群生相誘導刺激の感受と伝達機構

研究課題名(英文) Phase polyphenism in locusts: factors inducing gregarization

研究代表者

田中 誠二 (Tanaka, Seiji)

独立行政法人農業生物資源研究所・昆虫相互作用ユニット・研究員

研究者番号：50370664

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 14,300,000円、(間接経費) 4,290,000円

研究成果の概要(和文)：サバクトビバッタは混み合いに反応して、行動や形態、体色などを著しく変化する相変異を示す。ふだんは個体数が少なく、単独生活を好む習性があり、孤独相とよばれている。大発生すると群生相化して、体色は黒化し、集団で行進したり群飛して作物を食い荒らす群生相になる。本研究は、群生相化の刺激要因を特定し、相変異のメカニズムの解明を目指すのが目的である。孤独相幼虫の体色は緑などの薄い色だが、混み合いを経験すると黒くなる。この刺激として、視覚が重要な役割を果たしており、ビデオでバッタの集団を見せると、黒化することが分かった。

研究成果の概要(英文)：The desert locust exhibits phase polyphenism in response to population density or crowding. In this study we examined the factors controlling progeny size and color as well as nymphal body color and gregarious behavior in this locust to understand the mechanism controlling the phase polyphenism. Crowding induces phase-dependent change in body color and behavior in this locust. We found that visual stimuli alone can induce green solitary nymphs to develop black patterns. We also found that as short as 1 day of crowding can cause green solitary 3rd instar nymphs to develop black patterns. Third instar isolated nymphs, which normally avoid other individuals, required 2 days of crowding to start being attracted to other individuals. These findings would provide an excellent assay system to examine the underlying genetic mechanism regulating the phase polyphenism in this locust.

研究分野：農学

科研費の分科・細目：昆虫行動

キーワード：相変異 サバクトビバッタ 混み合い

1. 研究開始当初の背景

子世代の相特性を決定する刺激要因

バッタ類は個体群密度に反応して形態、生理、行動、生化学、分子形質を変化させ、大発生すると多大な経済的被害をもたらす。サバクトビバッタでは、低密度を経験した母親が産んだ卵からは緑色の孤独相幼虫が孵化し、一方高密度を経験したメス親からは、黒い幼虫が現れる。

本研究代表者らは、「サバクトビバッタの子の表現型決定には、交尾から産卵時までの期間に経験した混み合いが重要である」とするそれまでの概念 (Islam et al. 1995; Pener and Simpson, 2009) を覆し、「産卵サイクルに対応した感受期 (産卵前 2-6 日) の存在」を示唆した (Tanaka and Maeno, 2010; Maeno and Tanaka, 2010a)。更に、メス親がこの感受期中に経験する混み合い刺激の感受部位が、それまで幼虫の行動の群生相化に重要とされてきた後脚腿節ではなく、触角であることを報告した (Maeno and Tanaka, 2010b)。

これらの結果を基に感受刺激の特定を進め、次のような知見をえた。1) 群生相化を誘導する要因 (子の体サイズを増加させ黒い幼虫を出現させる要因) は物理的刺激ではなく、バッタの体表に存在するヘキサンで抽出可能な物質である。2) 孤独相メス成虫は、それらの混み合い刺激を光の存在下では感受し群生相化刺激として子に伝えるが、暗状態では全く反応を示さず、孤独相的な子を生産し続ける。これらの知見は、本研究の初年度に発表し (Maeno and Tanaka, 2012)、本研究の基礎となった。

幼虫の黒化と群生相化

サバクトビバッタが群生相化すると、どの幼虫も黒斑紋におおわれた体色になる。

これは実験室で集団飼育しても容易に再現できる。最近の研究 (Lester et al. 2005; Pener and Simpson, 2009) によると、サバクトビバッタの幼虫はバッタ集団からのフェロモンに反応して黒化すると結論されている。しかし、これらの実験には問題があった。サバクトビバッタの幼虫は背景色に反応して体色を変化する性質がある。これまでの実験では、この要因を考慮していなかったのである。だから、得られた結果が背景色に対する反応だったのか、別の要因であったのかを判別することが困難だった。本研究では、背景色を均一にして、群生相化刺激を特定し、そのメカニズムの解明を目指した。

集合性：群生相化と孤独相化

群生相幼虫は大集団で行進したりするので、孤独相より活発であるが、あくまでも程度の差である。しかし、2つの相の間で質的にことなる行動がある。それが集合性である。本研究では、集合性に注目して、混み合いに対する反応を調べた。

2. 研究の目的

サバクトビバッタの群生相化を誘導する要因が混み合いであることはすでに知られ、混み合いは物理的、化学的、視覚的刺激などが想定される。本研究の目的は、相変異における混み合い刺激を特定し、群生相化のメカニズムの解明を目指すことである。次世代の卵サイズや孵化幼虫の体色に影響するメス親の感受する刺激と、幼虫の行動や黒化に影響する幼虫の感受する刺激要因を明らかにし、近い将来、それらの現象を分子レベルで研究するための基礎を構築する。

3. 研究の方法

1) 成虫における群生相化刺激 次世代の卵サイズや孵化幼虫の体色に影響するメス

親の感受する刺激の特定実験には、Maeno & Tanaka (2012)の方法を用いた。組み合わせ刺激として、性成熟した成虫の体表物質が関与しており、それらの刺激は光の存在下ではじめて効果があるという Maeno & Tanaka (2012)の結果を確認し、さらに化学的分析をするために、脱脂綿に含ませたヘキサンで成熟オスの体表を洗い、その抽出物をガラス管または綿棒に塗布して、メス成虫の触角を刺激して、その効果を調べた。

2) 幼虫における群生相化刺激：体色 サバクトビバッタの孤独相幼虫の体色は様々であるが、幼虫期の高湿度条件が緑色を誘導する要因であると長い間考えられてきた (Pener & Simpson, 2009)。しかし、これらの体色変異は、湿度ではなくバッタの生息する背景色によって決まることが、最近証明された (Tanaka et al., 2012)。黄緑色の紙で覆った容器で孵化幼虫を単独飼育すると、ほぼすべての幼虫が終齢期までに緑色になる。本研究では、この飼育方法を採用し、体色にみられる群生相化のメカニズムの解明をするための実験を行った。

3) 幼虫における群生相化刺激：集合性 集合性の定量には、長径 70cm x 短径 30cm の楕円形のアリーナを用いた。アリーナの一方の端に 10 匹の群生相幼虫を入れた透明プラスチックカップをおき、もう一方の端に空のカップを置いた。そこに孤独相の終齢幼虫を 1 匹放すと、その幼虫は空のカップ側にいる確立が高いことが観察できる。同様の実験を群生相幼虫で行なうと、今度は逆に、バッタ集団のカップ側に定位する傾向がみられる。群生相は集合性をしめし、逆に孤独相は他個体をさける習性が検出できる。

4. 研究成果

1) 成虫における群生相化刺激

Maeno & Tanaka (2012)の結論によると、群生相化を刺激する物質は、性成熟した成虫の体表にヘキサンで抽出可能な活性物質が存在する。3 卵塊産んだ孤独相 (単独飼育) メス成虫の触角を性成熟したオス成虫の頭部・胸部で 1 日 3 時間、5 分ごとに 10 回こする処理を 2 日間行った。Maeno & Tanaka (2012)の結果では、約 70%のメスが反応し、次の産卵で長さにして 0.3mm 大きな卵を産んだ。しかし今回の実験では、そのようなメスは約 20%にとどまり、無処理区と有意な差が得られなかった。

そこで、オスの体でメスをこする期間を長くし、第 3 卵塊を産んだ直後の孤独相メスを 1 日 6 時間 (30 分に一度それぞれの触角を 10 回刺激) 6 日間連続して、処理する実験を行った。つまり、その後産まれる第 4 卵塊は 2 日間、第 5 卵塊は感受期全体の 4 日間刺激を得た後に産まれたことになり、後者では、群生相とほぼ同じ大きさの卵になることが期待された。しかし、予想に反して、第 4、5 卵塊ともに、反応率は約 10%であった。従って、この方法では物質を特定することが困難であると判断した。

次に、オス 2 匹を加えることによって組み合わせ刺激が見られるのかについて、検証した。上述の実験と同様、第 3 卵塊を産んだ孤独相メスにオス 2 匹を加え、その後採卵し、卵長を測定し、孵化幼虫の体色 (緑色の幼虫) の割合を調べ、無処理区の結果と比較した。オスを 2 匹加えると、緑色の孵化幼虫の割合は急激に減少した (図 1)。したがって、組み合わせ効果の検定には、孵化幼虫の体色を使うのが有効であると考えられた。

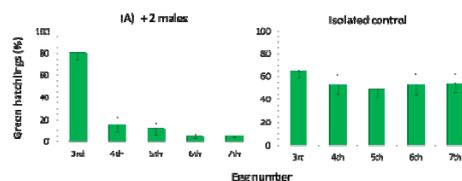


図 1 単独メス成虫にオスを 2 匹加えた場合の次世代の孵化幼虫の体色への影響 (A)。B は無処理。

2) 幼虫の体色と行動における群生相化刺激

背景色を均一（背景が黄緑色の飼育容器）にして孤独相幼虫を飼育し、黒斑紋のない幼虫を用意して、実験を行った。

におい刺激 個体飼育の緑色の2齢幼虫に、群生相幼虫150匹を入れた容器から1日中かれらのおいをポンプで送り、終齢まで飼育した。しかし、体色の黒化は起こらなかった (Tanaka and Nishide, 2012; 田中, 2014b)。

視覚的刺激 次に視覚的刺激の影響をしらべた。緑カップの底に群生相幼虫を5個体入れ、それを別の緑カップにいれた緑色の2齢幼虫にみせて飼育したところ、みせた群生相幼虫の数におうじて、緑の幼虫は少しずつ黒くなっていった。視覚とにおい刺激の相乗効果が黒化をもたらした可能性を排除するために、5匹の群生相幼虫をシャーレに入れて、それをビデオカメラで撮影し、バッタの動画を液晶モニターで緑色幼虫にみせた。群生相幼虫のはいっていない空のシャーレの映像をみせた対照区ではまったく黒化はみられなかったが、バッタの動画をみせたものには、黒斑紋があらわれた。比較のために、バッタの静止画像をみせた幼虫も試してみたが、黒くならなかった。

視覚とにおい刺激が同時に存在すると、顕著な黒化誘導効果があることが報告されているが、前述したように、背景色を考慮しなかったために、そのような現象があるかどうかは不明であった。そこで、それらの要因を分けて、孤独相幼虫に処理した。2齢から刺激を与え、4齢 (AP)、亜終齢 (P)、終齢 (L) での体色を比較したところ、視覚刺激のみと、視覚とにおい刺激を与えた場合とで、有意な差はみられなかった (図2)。におい刺激は、単独でも視覚と同時に与えても、黒化誘導効果はないと結論した。

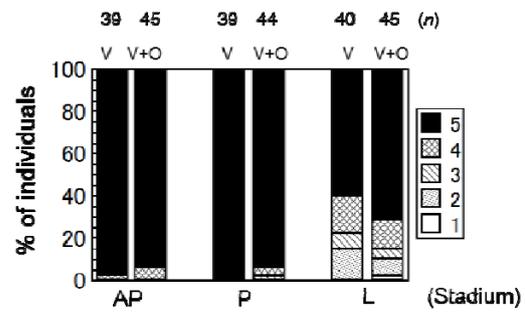


図2 視覚 (V) と視覚とにおい刺激 (O) を与えて2齢から4齢 (AP)、亜終齢 (P)、終齢 (L) まで飼育したときの体色。1-5は黒化の程度を示す (5が最も黒い)

集合性に及ぼす混み合いの影響

行動の群生相化、つまり集合性の獲得はどのようにおこるのか。孤独相幼虫を群生相幼虫の集団に移し、その後の行動変化を上述のアリーナを使って調べた。孤独相の終齢幼虫は、混み合いに数時間さらしても変化しないが、2日以上さらすと明らかに集合性がみられるようになった。

幼虫齢期による群生相化の速度の違い

群生相化のメカニズムをさらに詳しく検討するには、終齢でのアッセイは飼育に時間がかかるので、若齢幼虫でのアッセイ系の確立が理想である。そこで、3齢幼虫における混み合いの影響を終齢と比較した。終齢の場合と同様、集合性の誘導には2日間の混み合いが必要であった。

同様の混み合い処理を3齢幼虫に与え、4齢に脱皮した後の黒化の程度を記録した。4または8時間の混み合いではほとんど効果がなかったが、1日処理するとすべての個体に黒化が誘導され、亜終齢に処理した場合より、反応が顕著であった。したがって、若齢を用いたこの系は群生相化のメカニズムを分子レベルでアプローチする上で有効なアッセイ系を提供する可能性がある。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計9件)

Maeno, K., Tanaka, S. (2012) Adult female desert locusts require contact chemicals and light for progeny gregarization. *Physiological Entomology* 37: 109-118.

Tanaka, S., Nishide, Y. (2012) A green morph of the migratory locust, *Locusta migratoria* L. (Orthoptera: Acrididae) that occurred after inbreeding. *Journal of Orthoptera Research* 21: 175-177.

Tanaka, S., Harano, K., Nishide, Y. (2012) Re-examination of the roles of environmental factors in the control of body-color polyphenism in solitary nymphs of the desert locust, *Schistocerca gregaria* with special reference to humidity and substrate color. *Journal of Insect Physiology* 58: 89-101.

Harano, K., Tanaka, S., Watari, Y. and Saito, O. (2012) Phase-dependent locomotor activity in first-stadium nymphs of the desert locust, *Schistocerca gregaria*: Effects of parental and progeny rearing density. *Journal of Insect Physiology* 58: 718-725.

Tanaka, S., Nishide, Y. (2012) Do desert locust hoppers develop gregarious characteristics by watching a video? *Journal of Insect Physiology* 58: 1060-1071.

Nishide, Y., Tanaka, S. (2013) Wing dimorphism in the migratory locust, *Locusta migratoria*: differentiation of wing morph and phase polyphenism. *Entomological Science* (doi:10.1111/ens.12023).

Nishide, Y., Tanaka, S. (2013) The occurrence in the migratory locust, *Locusta migratoria* (Orthoptera: Acrididae), of a short-winged morph with no obvious fitness advantages over the long-winged morph. *European Journal of Entomology* 110: 577-583.

Zhu, D.-H., Zhao, Q., Tanaka, S. (2013) Influence of male presence on reproductive parameters of *Locusta migratoria* (Orthoptera; Acrididae) females. *Annals of Entomological Society of America* 106: DOI: <http://dx.doi.org/10.1603/AN12045>

Suematsu, S., Harano, K., Tanaka, S., Kawaura, K., Ogihara, Y., Watari, Y., Saito, O., Tokuda, M. (2013) Effects of barley chromosome addition to wheat on behavior and development of *Locusta migratoria* nymphs. DOI: Scientific Reports 10.1038/srep02577

[学会発表] (計13件)

Suematsu, S., Tanaka, S., Kawaura, K. and Ogihara, Y. (2012) Effects of barley chromosome addition to wheat on feeding preference and nymphal larval development of the migratory locust *Locusta migratoria* (Orthoptera: Acrididae). *International Congress of Entomology*, 8.22. Poster.

田中誠二・西出雄大・佐伯真二郎 (2012) サバクトビバッタの行動における群生相化機構は見直しが必要である. 日本昆虫学会大会, p. 76, 9.17.

田中誠二 (2012) 亜熱帯昆虫の休眠の意義と進化. 日本昆虫学会大会小集, P.92, 9.18.

西出雄大・田中誠二・佐伯真二郎 (2012) サバクトビバッタとトノサマバッタにおける適応的な孵化のタイミング. 日本昆虫学会大会、p. 76, 9.17.

徳田誠・末松俊二・田中誠二 (2012) オオムギ品種Betzesに対するトノサマバッタ幼虫の感受性. 日本昆虫学会大会、p. 50, 9.17.

田中誠二・徳田誠 (2013) トノサマバッタの地理的変異：正木クライン. 日本昆虫学会第73回大会、札幌 講演要旨 p.68 9.14

田中誠二 (2013) 相変異するバッタの体色と行動の制御. 日本昆虫学会九州支部大会、佐賀大学 10.19

Tanaka, S. (2014) Body color and behavioral gregarization in desert locusts. 2014. 7. 17. Detroit, Michigan, USA International Congress of Invertebrate Reproduction and Development. Abstract p. 20.

Nishide, Y. (2014) Hatching timing in locusts. 2014. 7. 17. Detroit, Michigan, USA International Congress of Invertebrate Reproduction and Development. Abstract p. 20.

田中誠二 (2014) 相変異するバッタの体色と行動の制御. 日本昆虫学会九州支部第71回大会、佐賀 10.19

田中誠二・西出雄大・佐伯真二郎・安居拓恵 (2014) バッタの相変異：混み合いに対するステージ間の感受性の違い 高知、講演要旨 p. 123. 3.27

西出雄大・田中誠二・佐伯真二郎・安居拓恵・辻井直 (2014) サバクトビバッタにおける

群生相刺激の感受と伝達機構. 高知、講演要旨 p. 122. 3.27

佐伯真二郎・西出雄大・田中誠二・安居拓恵・竹田真木生 (2014) トノサマバッタに食草選択、混合給餌の影響と広食性の意義. 高知、講演要旨 p. 122. 3.27

〔図書〕 (計4件)

正木進三・竹田真木生・田中誠二 (訳) (2012) 生態進化発生学：エコ・デボ。エボの夜明け. Gilbert, D. & Epel, D. 著, 東海大学出版会, 436 pp.

田中誠二 (2012) バッタは大発生すると変身して移動する. ひろば、18-19.

田中誠二 (分担執筆) (2014a) 行動生物学辞典. 東京化学同人, 637pp.

田中誠二 (2014b) 相変異するバッタの体色と行動の制御—サバクトビバッタ. 昆虫と自然、30-33.

〔産業財産権〕

○出願状況 (計0件)

〔その他〕

ホームページ等

6. 研究組織

(1) 研究代表者

田中誠二 (研究員)

研究者番号：50370664

(2) 研究分担者

安居拓恵 (研究員)

研究者番号：80414952

(3) 研究分担者

辻井直 (研究員)

研究者番号：40568440

(4) 協力研究者

西出雄大 (特別研究員)

研究者番号：