

研究種目：基盤研究（B）
 研究期間：2007～2009
 課題番号：19380039
 研究課題名（和文） トノサマバッタの相変異の生理生態学的研究：群生相を作る
 研究課題名（英文） Eco-physiological study on phase polyphenism in locusts
 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-昆虫・植物間相互作用研究ユニット
 上級研究員
 研究者番号：50370664

研究成果の概要（和文）：

トノサマバッタは、個体群密度の変化に反応して相変異を示し、形態や行動形質を変化させる。典型的な孤独相から群生相への変化には、数世代かかると考えられている。その仕組みを明らかにするために、トノサマバッタの幼虫と成虫を様々な条件で飼育し、形態や行動への影響を詳しく調べた。その結果、トノサマバッタの相の変化には、親世代の成虫期と子世代の幼虫期の密度が重要であることがわかった。

研究成果の概要（英文）：

The migratory locust, *Locusta migratoria*, displays phase polyphenism in which various morphological, physiological, biochemical and behavioral traits vary continuously in response to population density. The present study examined the transgenerational transmission of crowding stimuli by looking at morphological and behavioral traits of hatchlings. It was found that the rearing density in the parental generation affected hatchling body size of the progeny, which showed a significant correlation with a phase-dependent morphometric trait at the adult stage in the progeny generation. In the desert locust, *Schistocerca gregaria*, a similar phenomenon was observed with some differences. The present study has revealed that population density in both parental and progeny generations plays an important role in the control of phase-dependent morphological and behavioral traits in locusts.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2007年度	5,900,000	1,770,000	7,670,000
2008年度	5,000,000	1,500,000	6,500,000
2009年度	4,400,000	1,320,000	5,720,000
年度			
年度			
総計	15,300,000	4,590,000	19,890,000

研究分野：農学

科研費の分科・細目：農学・応用昆虫

キーワード：トノサマバッタ、サバクトビバッタ、相変異、大発生、昆虫

1. 研究開始当初の背景

B. P. Uvarov (1921)の相変異理論によると、トノサマバッタは低密度で生育すると、体色は比較的薄く定住的な孤独相になり、高密度で生育すると体色は黒化し強い集合性や群飛を示す移動性の強い群生相になる。群生相は1代で形成されるのではなく、何世代も高密度条件が継続することにより徐々に典型的な群生相へと変化してゆくとされている。その途上にあるものは中間的性質をもった転移相と呼ばれる個体となる。その後、多くの研究により、トノサマバッタ以外のバッタ類でも相変異の存在が実証され、我が国でもその要点は高校の教科書などでも紹介されている。しかし、少数の例を除いて、ほとんどの研究は断片的または不完全な実験計画に基づいており、混み合いが主要因ということ以外、本質的なメカニズムは謎のままである。

相変異は世代を通して密度効果が伝達され典型的な群生相または孤独相に到達すると考えられており、それを支持する研究結果が多数報告されている。しかし、それらの変化に何世代が必要で、どのようなメカニズムが存在しているのかについては実証されていない。

2. 研究の目的

本研究の前半では、今までブラックボックスとなっていた相変異現象の生理的メカニズムの解明を目指す。具体的には、世代を通して進行する形態的变化が温度、特に日変化、親世代の密度条件によって決まる孵化幼虫

の体サイズの変化、そして、幼虫の齢数の変化の3要素を通して、経験した密度の‘記憶’が伝達されるという独自の仮説を検証する。また、成虫期の飼育密度の時間的変化に及ぼす次世代孵化幼虫の相変異関連形質（サイズと行動）への影響を調べることにより、混み合いに対する反応の可塑性と生態的意義の解明を試みる。

本研究の後半では、幼虫の活動レベルと集合性が密度処理や日周リズムとの関連でどのように変化するのかを明らかにする。また、親世代の密度の影響がそれらの行動にどのように影響するのかを定量化し、群生相化における相特異的行動の誘導の機構を明らかにする。

3. 研究の方法

(1) トノサマバッタの孵化幼虫を単独または集団で飼育し、幼虫期と成虫期に様々な環境条件にさらし、相変異する形質（成虫の体型や子の体重など）への影響を調べた。比較のために、サバクトビバッタの幼虫も同様な条件で飼育し、幼虫期と成虫期の条件、特に、飼育密度、の影響について調べた。

(2) 幼虫の活動レベルに及ぼす親世代の密度と孵化後の密度の影響を調べるために、孵化幼虫の活動を比較した。赤外線センサーを搭載したアクトグラフを作成し、幼虫を個体毎に各シリンダー内に入れて、活動量をコンピューターに記録した。全明条件で、湿度、餌の有無、背景色、孵化後の日齢の影響を調べ、主な観察は、水無し（乾燥条件）、

餌なし、緑色の背景の条件を使って、群生相（親世代が集団飼育）と孤独相（親世代が単独飼育）孵化幼虫の活動性を比較した。アクトグラフに導入後2-5時間の平均活動レベルとその後に見られた最大活動レベル（1時間あたりの活動量）を比較した。



図1. 60個体を同時解析できるアクトグラフ

4. 研究成果

(1) 成虫の形態に見られる相蓄

成虫のF/C（後腿節長/頭幅）値におよぼす世代の影響を調べた。F/C値は、孤独相より群生相の方が小さいことがいられているが、高密度または低密度に何世代もさらされた場合、どのような変化を示すかは詳しい情報がない。群生相（集団飼育）由来の孵化幼虫を単独条件で5世代飼育したところ、F/C値は、第1世代で有意に変化しその後いくらか変動したが、第5世代まで似たような値を示した。一方孤独相（単独飼育）由来の孵化幼虫を集団飼育したところ、第1世代で有意に減少し、更に次世代も減少し、その後群生相特有の安定した値を示した。これらの結果から、F/C値は、棲息密度の変化に敏感に反応し、1ないし2世代で安定することがわかった。

(2) 相特異的な孵化幼虫の体サイズと相蓄積

孵化幼虫の大きさが孤独相より群生相

の方が大きいことは知られているが、世代の影響については分かっていなかった。まず、孤独相系統において、生産される卵鞘の順番と世代の影響を調べたところ、卵鞘の生産の早晚による有意な変化（サバクトビバッタでは、産卵初期の孵化幼虫は、その後生産されるものより大きい）、または、世代による有意な変化は認められなかった。一方群生相では、孵化幼虫の体サイズは、産卵時期が遅れるにつれて、大きくなるという顕著な傾向が見られた。従って、羽化後25日以降に産卵されたものから得られた孵化幼虫で世代間の比較を行った。孵化幼虫は、集団飼育第1世代で有意に大きくなり、その後の有意な変化は見られなかった。つまり、孵化幼虫の大きさには、相蓄積がないことがわかった。

(3) サバクトビバッタでは、親世代の混み合いが孵化幼虫の大きさを決定することが比較研究から明らかになったので（Maeno and Tanaka, 2009）、同様な現象が存在するかどうかを検証した。トノサマバッタでは、孤独相成虫を高密度にさらしても、孵化幼虫を有意に変化させることはなかった。しかし、集団条件にさらして、1、2、3週間に得られた卵から得た孵化幼虫を集団飼育すると、それ以前（単独飼育条件下）に得られた卵から孵化した個体を同様に飼育した場合と比べ、有意にF/C値が小さく群生相的であった。これを更に検証するために、群生相と孤独相の孵化幼虫を体サイズごとに分けて集団飼育し、それらのF/C値を比較した。その結果、孵化幼虫の体重とF/C値との間に有意な負の相関が検出され、孤独相の孵化幼虫が群生相に比べ、集団条件でより高いF/C値を示す現象を一部説明できることわかった。しかし、二つの相の孵化幼虫の体重が重なる12~16mgの個体間で比較した場合、両者の間には孵化幼虫の体重には差が

ないにもかかわらず、群生相由来の幼虫のほうが、有意に小さなF/C値を示した。これは、トノサマバッタでは孵化幼虫の体サイズ以外の親世代由来のエピジェネティックな要因が子に伝達され、成虫時の相変異形質に影響することを示している。

(4) 幼虫の活動レベルが、幼虫の生息密度ばかりでなく親世代の密度によって影響を受けるかどうかを検証するために、トノサマバッタの孵化幼虫の歩行活動をアクトグラフで調べた。その結果、親世代の密度が子世代の孵化直後の活動レベルに影響することがわかった(図2)。孵化後2日間集団条件にさらすと単独条件にさらしたものと比べ、活動レベルが上昇した。群生相幼虫では特に、2日間集団にさらすと、高い活動が見られ長期間持続した。これは孤独相幼虫では見られなかったもので、親世代の密度と子世代の密度の相互作用が存在することが示唆された。

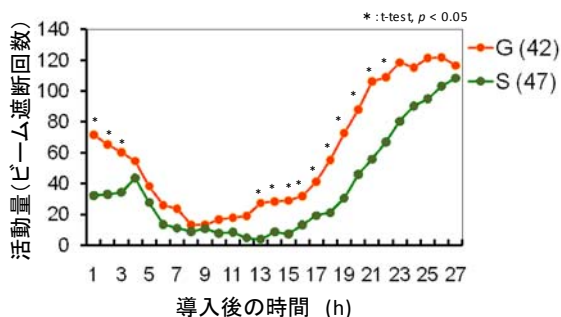


図2. トノサマバッタ幼虫の孵化当日の活動レベルの比較 (Gは群生相; Sは孤独相)

(5) ミトコンドリアDNA解析により (Tokuda et al. 2009)、世界のトノサマバッタが北と南の二つの大きなグループに分かれることが明らかになった。日本では、トカラ海峡以南では、アフリカ、オーストラリア、東南アジア系統が属する南グループが分布し、九州、本州、北海道では、中国大陸の系統が属する北グループが分布する。中国

新疆、青森、茨城、沖縄系統の群生相孵化幼虫を2日間単独または集団条件で飼育し、活動レベルを比較した。孵化後の飼育密度と系統の影響は有意であったが、系統的違い(南と北)に基づく差でないことが明らかとなった。

(6) 比較のためにサバクトビバッタの孵化幼虫の活動を、上述したような方法で調べた。孵化後数時間の活動には、トノサマバッタに見られたような孤独相と群生相幼虫との間に見られた有意な差(図2)は見られなかった。アクトグラフの導入後の最大活動レベルには、相による違いが明確に現れたが、その差は、幼虫の体サイズと高い相関を示していた。このような相関は、トノサマバッタでは見られなかったもので、二種の活動レベルの制御に質的な違いが存在することが示唆された。

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16件)

- ① Harano, K., Tanaka, S., Watari, Y., Saito, O. (2009) Measurements of locomotor activity in hatchlings of the migratory locust *Locusta migratoria*: effects of intrinsic and extrinsic factors. *Physiol. Entomol.* 34: 262-271.
- ② Tokuda, M., Tanaka, S., and Zhu, D.-H. (2009) Multiple origins of the migratory locust in the Japanese archipelago and the presence of two major clades in the world: a molecular approach using mitochondria DNA. *Biological Journal of the Linnean Society* 99: 570-581.

- ③ Yamagishi, M. and Tanaka, S. (2009) Overwintering biology and morphological characteristics of the migratory locust, *Locusta migratoria* after outbreaks on Iheya Island, Japan. *Appl. Entomol. Zool.* 44: 165-174.
- ④ Tanaka, S. and Zhu, D.-H. (2008) Geographic variation of embryonic diapause, cold hardiness and life cycles in the migratory locust *Locusta migratoria* (Orthoptera: Acrididae) in China. *Entomol. Sci.* 11: 371-383.
- ⑤ Tanaka, S. (2007) Albino corpus cardiacum extracts induce morphological gregarization in albino locusts, *Locusta migratoria*, that are deficient in corazonin. *Physiol. Entomol.* 32: 95-98.

[学会発表] (計 21 件)

- ① Tanaka, S. (2009) Roles of corazonin in the control of phase polyphenism in locusts. Symposium "Endocrinology of Growth and Reproduction". *XVI International Congress of Comparative Endocrinology*: 44 2009. 6. 23, Hong Kong.
- ② Maeno, K, Tanaka, S. (2008) Maternal effects on progeny characteristics in the desert locust: Is juvenile hormone involved? *XVI International Congress of Comparative Endocrinology*: 166 (Poster) 2008. 8. 6. Panama City, Panama.
- ③ 田中誠二 (2008) トノサマバッタの相変異: 相蓄積はあるか? *日本昆虫学会第 68*

回大会講演要旨: 45 2008. 9. 20. 香川大学、香川県、日本。

[図書] (計 4 件)

- ① 田中誠二・小瀧豊美・田中一裕 (共編共著) 2008. 「耐性の昆虫学」. 東海大学出版会、神奈川. 427pp.
- ② Tanaka, S. (2008) Corazonin. In *Encyclopedia of Entomology* (Ed. By J.L. Capinera), pp. 43-46. Springer, New York.
- ③ 田中誠二 (2007) 大発生するバッタと相変異. 「アフリカ昆虫学への招待」日高敏隆 (編) pp. 99-113. 京都大学出版、京都.

6. 研究組織

(1) 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-昆虫・植物間相互作用研究ユニット
上級研究員
研究者番号: 5 0 3 7 0 6 6 4

(2) 研究分担者

()

研究者番号: