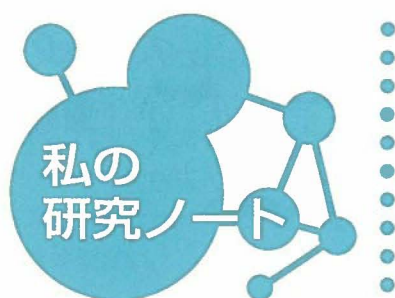


アザミウマの特殊な変態様式に関する研究

誌名	蚕糸・昆虫バイオテック = Sanshi-konchu biotec
ISSN	18810551
著者名	水口, 智江可
発行元	日本蚕糸学会
巻/号	80巻2号
巻号補足	
掲載ページ	p. 107-109
発行年月	2011年8月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat





アザミウマの特殊な変態様式に関する研究

水口 智江可

(名古屋大学大学院生命農学研究科害虫制御学研究分野)

1. はじめに

昆虫は脱皮を繰り返して、幼虫から蛹や成虫へと変態し、体サイズを大きく成長させるとともに性成熟を遂げる。昆虫の変態を大きく分類すると3つの種類があり、それぞれ、① 無変態（成長に伴う外部形態変化がほとんどなく、成虫でも無翅であるもの）、② 不完全変態（蛹の時期がなく、若虫から成虫へ変態するもの）、③ 完全変態（幼虫・蛹・成虫の順に変態するもの）、と呼ばれる。昆虫の変態を制御するホルモンに関する研究は、今まで、主にキイロショウジョウバエやカイコなどの完全変態昆虫において進められ、脱皮ホルモンと幼若ホルモン（juvenile hormone, JH）が脱皮・変態を制御する機構が明らかにされてきている。しかし、無変態昆虫や不完全変態昆虫においては、完全変態昆虫と比べて、ホルモンによる脱皮・変態の制御機構に関する研究があまり進んでいない。

アザミウマ目に属する昆虫は、植食性の種が多く、農作物に甚大な被害をもたらす世界的な要防除害虫として知られている。アザミウマは、蛹の過程が存在しない「不完全変態」として分類されているが、アザミウマの幼虫期と成虫期の間には、動きが鈍く摂食をしない「蛹のような時期」が2～3期存在し、propupa および pupa と呼ばれる。アザミウマの幼虫期には体外に翅芽が見えず、propupa 期以降に急速に翅が形成される。この点において、アザミウマの変態は、若虫期に翅芽が徐々に形成される一般的な不完全変態昆虫（ゴキブリやカメムシなど）とは異なっている。また、この時期に幼虫組織の一部が崩壊して成虫組織の形成が進行することや（Heming, 1973；塘, 2000）、アザミウマの propupa や pupa は、完全変態の蛹と異なり、ゆっくりした歩行が可能であることが知られている。このようにアザミウマの変態は、他

の不完全変態昆虫とも完全変態昆虫とも異なった特殊なものであり、不完全変態と完全変態の中間型と捉える研究者もいる。筆者らは、このようなアザミウマの特殊な変態様式に興味を抱き、ホルモンによる変態の制御という観点から、アザミウマの変態について詳しく調べたいと考えた。

今回私たちは、ナス科植物の害虫として知られるミカンキイロアザミウマ（*Frankliniella occidentalis*）と、捕食性のアカメガシワクダアザミウマ（*Haplothrips brevittus*）を用いて研究を進めた（図1）。前者のミカンキイロアザミウマは、2 齢の幼虫期と、2 期の「蛹のような時期」（propupa, pupa）を経て成虫になる。一方、後者のアカメガシワクダアザミウマは、2 齢の幼虫期と、3 期の「蛹のような時期」（propupa, pupa I, pupa II）を経て成虫になる。どちらの種も、成虫の体長が2 mm 弱という微小昆虫である。

2. 体内 JH 定量の試み

一般に、昆虫のホルモンが脱皮・変態を制御する機構を調べるためには、発育に伴う体内ホルモン濃度の変動を調べることが非常に重要である。そこで、アザミウマの発育に伴う体内 JH 濃度の変動を明らかにすることを目指し、まずアザミウマ幼虫体内に存在する JH を機器分析で検出することを試みた。ミカンキイロアザミウマ幼虫を大量に集めてすりつぶし、農業生物資源研究所の篠田徹郎博士と古田賢次郎博士のご協力により LC-MS での JH 定量を試みたが、今のところ既知構造の JH を検出するには至っていない。検出できなかった原因として、分析に用いたサンプル量が不足していたことや、ミカンキイロアザミウマ幼虫の JH の化学構造が既知の JH の化学構造とは異なっているなどの可能性を考えている。

そこで、各発育段階におけるアザミウマに JH 様活性物質（JH mimic, JHM）を局所投与し、その後の変態に及ぼす影響を調べることによって、体内に JH が存在する時期を推定した。仮に体内 JH 濃度の低い時期に JHM を投与すると、蛹や成虫への変態が阻害されることが予

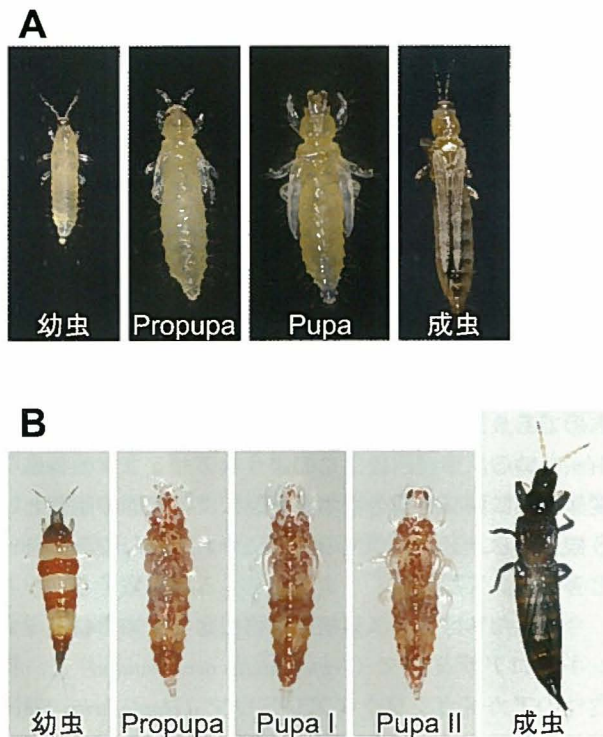


図1. 各发育段階における、ミカンキイロアザミウマ (A) およびアカメガシワクダアザミウマ (B) の写真

想される。JHM 投与実験の結果、ミカンキイロアザミウマの場合は、JHM 投与の時期に関わらず、pupa 期に入ってから死ぬ個体の割合が最も高く、アカメガシワクダアザミウマでは、pupa II 期に死ぬ割合が最も高いことがわかった (Minakuchi *et al.*, 2011)。このように JHM が pupa から成虫への変態を阻害したことから、体内 JH 濃度は幼虫期終盤から propupa 期にかけて低下し、pupa 期には極めて低いことが推定できる。

3. アザミウマの変態の進化に関する考察

完全変態昆虫では、*broad-complex (br)* という Broad-Track-Bric-a-brac (BTB) ファミリーに属する転写因子が、脱皮ホルモンと JH による発現制御を受けて蛹の遺伝子群を誘導することが知られており、いわば蛹化誘導の鍵因子と考えられる (Zhou and Riddiford, 2002)。*br* は、完全変態昆虫では蛹化前に強く発現するが (Zhou and Riddiford, 2002)、蛹期の存在しない不完全変態昆虫カメムシでは、胚発生期と若虫期に繰り返し発現し、成虫化前に消失する (Erezyilmaz *et al.*, 2006; Erezyilmaz *et al.*, 2009)。

原始的な無変態昆虫から進化して不完全変態や完全変態が発生した際には、進化に伴ってホルモンの分泌時期やホルモン誘導性遺伝子の発現時期にシフトが生じてきたと考えられる (Truman and Riddiford, 2002)。このよう

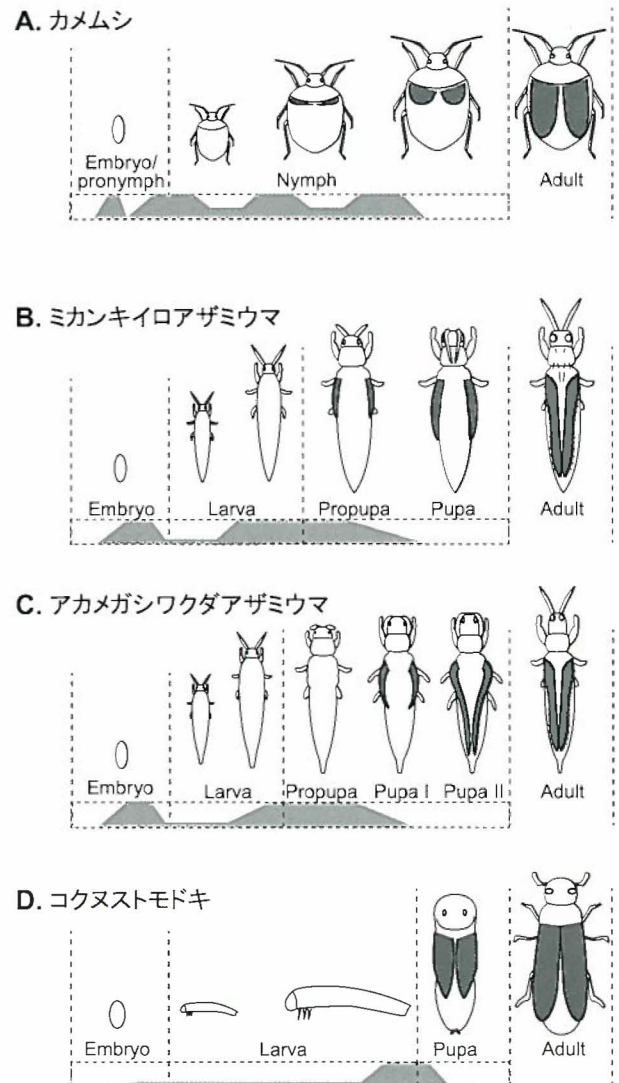


図2. カメムシ (A)、ミカンキイロアザミウマ (B)、アカメガシワクダアザミウマ (C)、および甲虫コクヌストモドキ (D) における、发育に伴う *br* mRNA 量の変動パターン

Minakuchi *et al.* (2011) の図を改変。(A) ~ (C) が不完全変態、(D) が完全変態に属する昆虫種である。図中では、翅を濃い灰色で示してある。

な昆虫の進化過程において、完全変態の蛹期が生じた経緯を調べるためには、发育に伴う *br* の発現パターンを昆虫種間で比較することが優れた指標となる (Erezyilmaz *et al.*, 2006)。そこで、2 種のアザミウマの发育に伴う *br* の発現変動を定量 PCR 法により調べたところ、胚発生の後期と、幼虫期終盤から propupa にかけて強い発現が見られた (図 2B, C) (Minakuchi *et al.*, 2011)。この結果を他種昆虫での発現と比較したところ、アザミウマの胚発生期における *br* の発現パターンは、他の不完全変態昆虫での発現パターン (図 2A) (Erezyilmaz *et al.*, 2009; Piulachs *et al.*, 2010) と類似していることがわかった。また幼虫期終盤の発現ピークは、完全変態昆虫の蛹

化前の発現ピーク(図2D)とよく一致していた。したがって、アザミウマの pupa 期は完全変態の蛹期に相当すると考えられる。しかし、胚発生期の *br* の発現パターンはアザミウマと完全変態昆虫で全く異なることから、アザミウマの変態様式は完全変態への進化途中のものというよりはむしろ、完全変態とは別個の進化を経て生じた可能性が高い。

4. アザミウマにおける JH シグナル伝達経路

完全変態昆虫であるキイロショウジョウバエやコクヌストモドキでは、*Krüppel homolog 1* (*Kr-h1*) という転写因子が JH 初期応答遺伝子として働くことが知られている (Minakuchi *et al.*, 2008, 2009)。通常、完全変態昆虫の蛹期は体内 JH 濃度が低く、*br* と *Kr-h1* の発現量も極めて低いという状況で成虫化が進行するが、この時期に JHM を局所投与すると *br* と *Kr-h1* の発現が誘導され成虫化が阻害される (Minakuchi *et al.*, 2008, 2009)。したがって、完全変態昆虫では、JHM の成虫化阻害シグナル伝達にはこの2因子が関与すると考えられる (Minakuchi *et al.*, 2008, 2009)。一方、不完全変態昆虫における JH シグナル伝達経路に関してはまだあまり調べられていない。

不完全変態のアザミウマでも同様の JH シグナル伝達が起こっているかどうかを確かめるため、propupa への脱皮後に JHM を投与した個体における *br* と *Kr-h1* の発現量を調べたところ、やはり JHM 処理個体では発現が顕著に誘導されることがわかった (Minakuchi *et al.*, 2011)。このように、アザミウマの JH シグナル伝達においても、完全変態昆虫と同様に、*br* と *Kr-h1* が関与することがわかった。

5. 今後の展望

本研究では、アザミウマの変態様式について JH による制御という観点から解析を行い、他種昆虫との共通点と相違点を明らかにすることができた。今後、JH シグナル伝達経路をより詳細に調べるためには、RNAi 法による遺伝子ノックダウンを行う必要がある。筆者らは今までにいくつかの遺伝子に関して、ミカンキイロアザミウマ幼虫に double-stranded (ds) RNA を注射してノックダウンを試みたが、今のところ高効率でのノックダウンには成功していない。今後は dsRNA の注射時期や濃度を変えたり、別の種のアザミウマで試すなどして、JH シグナル伝達関連因子の機能解析を行いたいと考えている。

謝辞

本原稿の執筆の機会をくださいました、名古屋大学大学院生命農学研究科の小林迪弘先生に感謝いたします。また、JH 定量実験にご協力下さいました、農業生物資源研究所の篠田徹郎博士と古田賢次郎博士(現・島根大学生物資源科学研究科)に心より御礼申し上げます。

引用文献

- Erezyilmaz, D. F., Riddiford, L. M. and Truman, J. W. (2006) The pupal specifier broad directs progressive morphogenesis in a direct-developing insect. *Proc. Natl Acad. Sci. USA.*, **103**, 6925-6930.
- Erezyilmaz, D. F., Rynerson, M. R., Truman, J. W. and Riddiford, L. M. (2009) The role of the pupal determinant broad during embryonic development of a direct-developing insect. *Dev. Genes Evol.*, **219**, 535-544.
- Heming, B. S. (1973) Metamorphosis of the pretarsus in *Frankliniella fusca* (Hinds) (Thripidae) and *Haplothrips verbasci* (Osborn) (Phlaeothripidae) (Thysanoptera). *Can. J. Zool.*, **51**, 1211-1234.
- Minakuchi, C., Namiki, T. and Shinoda, T. (2009) *Krüppel homolog 1*, an early juvenile hormone-response gene downstream of *Methoprene-tolerant*, mediates its anti-metamorphic action in the red flour beetle *Tribolium castaneum*. *Dev. Biol.*, **325**, 341-350.
- Minakuchi, C., Zhou, X. and Riddiford, L. M. (2008) *Krüppel homolog 1* (*Kr-h1*) mediates juvenile hormone action during metamorphosis of *Drosophila melanogaster*. *Mech. Dev.*, **125**, 91-105.
- Minakuchi, C., Tanaka, M., Miura, K. and Tanaka, T. (2011) Developmental profile and hormonal regulation of the transcription factors *broad* and *Krüppel homolog 1* in hemimetabolous thrips. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, **41**, 125-134.
- Piulachs, M. D., Pagone, V. and Belles, X. (2010) Key roles of the Broad-Complex gene in insect embryogenesis. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, **40**, 468-475.
- Truman, J. W. and Riddiford, L. M. (2002) Endocrine insights into the evolution of metamorphosis in insects. *Annu. Rev. Entomol.*, **47**, 467-500.
- Zhou, X. and Riddiford, L. M. (2002) Broad specifies pupal development and mediates the 'status quo' action of juvenile hormone on the pupal-adult transformation in *Drosophila* and *Manduca*. *Development*, **129**, 2259-2269.
- 塘忠顕 (2000) アザミウマ類—「蛹」の時期をもつ不完全変態昆虫。インセクトリウム, **37**, 146-150.



【略歴：水口智江可】

2003 年 京都大学大学院農学研究科博士課程修了、博士(農学)
2004 年 日本学術振興会海外特別研究員
2006 年 日本学術振興会特別研究員
2008 年 名古屋大学大学院生命農学研究科助教