

NIAS シンポジウム

「ポストゲノム時代の害虫防除研究のあり方」
第4回 - ウンカ防除の現状と展望 -

講演要旨集

平成 23 年 9 月 9 日(金)

秋葉原コンベンションホール 5B 会議室

主催：(独) 農業生物資源研究所

はじめに

カイコは産業上の重要な昆虫であるとともに、大きな被害をもたらす鱗翅目農業害虫のモデル生物でもあります。農業生物資源研究所では、カイコゲノム研究を推進し、全ゲノム塩基配列情報、連鎖地図、BAC 物理地図、発現遺伝子情報等が統合されたデータベースの整備を進めて、データの利用が可能になっています。また、国外においてはアブラムシや寄生蜂など農業上重要な昆虫種のゲノム解読も行われています。以上のような状況を背景にして、カイコおよび他種昆虫のゲノム情報の活用による、環境負荷の低い新しい害虫防除手法の実現の可能性が急速に高まっています。

そこで、独法、大学、県、民間に所属する研究者が、それぞれの立場で情報の提供と収集を行い、害虫防除に関わる農業現場のニーズ、社会的ニーズ、技術的ニーズ及びシーズを相互に把握し、ゲノム情報から害虫防除の実現に至る研究開発の道筋を検討することを目的に、昨年に引き続き、今回 4 回目のシンポジウムを開催致します。今回は、東南アジアにおいて殺虫剤に対する抵抗性が発達したウンカ類が西日本一帯に飛来し、稲作に重大な被害を与えており、これに対し効果的かつ効率的な害虫管理技術を確立することは急務であるため、現状を正確に把握するとともに応用昆虫学研究によるアプローチの可能性について討論し、今後の展望を探ることを目的としました。

プログラム・目次

10 : 00 - 10 : 05	開会挨拶		
10 : 05 - 10 : 35	「イネの最大の害虫ウンカ：研究の歴史と現状、そして今後」 農業生物資源研究所	野田 博明 ……	1
10 : 35 - 10 : 55	「我が国におけるウンカ類の発生状況及び防除について」 農林水産省植物防疫課	黒谷 博史 ……	11
10 : 55 - 11 : 20	「熊本県におけるウンカ類の発生と防除対策」 熊本県農業研究センター	行徳 裕 ……	17
11 : 20 - 11 : 50	「イネウンカ類の薬剤抵抗性：現状と今後の課題」 九州沖縄農業研究センター	松村 正哉 ……	23
11 : 50 - 13 : 00	休 憩		
13 : 00 - 13 : 30	「イネウンカ類の長距離移動の最近の傾向」 九州沖縄農業研究センター	大塚 彰 ……	27
13 : 30 - 14 : 00	「イネウンカ類のバイオタイプ研究の現状と展望」 農業生物資源研究所	小林 徹也 ……	33
14 : 00 - 14 : 30	「トビイロウンカにおける翅型、翅長、および体色の遺伝的 制御機構」	佐賀大学名誉教授 藤條 純夫 ……	37
14 : 30 - 14 : 50	休 憩		
14 : 50 - 15 : 20	「ウンカ類によるウイルス媒介に関する研究の現状と展望」 農業生物資源研究所	中島 信彦 ……	41
15 : 20 - 15 : 50	「ウンカゲノム情報とゲノム情報活用基盤開発の現状」 農業生物資源研究所	末次 克行 ……	45
15 : 50 - 16 : 20	「トビイロウンカ神経ペプチド関連遺伝子の特徴と機能解析」 農業生物資源研究所	田中 良明 ……	51
16 : 20 - 16 : 45	総合討論		
16 : 45 - 16 : 50	閉会挨拶		
18 : 00 - 20 : 00	交流会		

イネの最大の害虫ウンカ：研究の歴史と現状、そして今後

(独) 農業生物資源研究所 野田博明

イネウンカ類といえば、トビイロウンカ *Nilaparvata lugens*、セジロウンカ *Sogatella furcifera*、ヒメトビウンカ *Laodelphax striatellus* の主要な3種があげられる。我が国では、機械化や栽培体型の変化によって、数十年まえからニカメイチュウの被害が急速に少なくなり、ウンカ類に匹敵する被害を引き起こす害虫は他にはいなくなった。東南アジアにおいても、栽培品種の変化（多収米の導入）に伴いウンカ類の多発生が恒常的にみられ、稲作の最大の害虫と言える。以下に述べるように、我が国のウンカの発生は、東南アジアの動向と密接に関わっており、国内の対応だけでなく、海外の動向にも注意を払う必要がある。

一方、植物防疫関連研究では、近年の科学技術の進歩により、従来よりもさらに踏み込んだ研究ができるようになってきており、大きく変化しつつあるといえる。その一例として、ゲノム研究に関連して発達しつつある種々の手法を導入することにより、従来に比べてより我々が望む方向へと技術開発が進められようとしている。そのような流れの中にあって、農業害虫としてのウンカを新たな研究視点から捉え直し、より安全で効果的な防除技術の開発を目指すことが期待されている。

水稻でのウンカの被害

我が国の水稻栽培では、古くからウンカの被害がみられ、江戸時代の3大飢饉の一つ享保の飢饉(1732年)は、ウンカの被害がその主体であったと言われている。この飢饉は他の飢饉と違い、西日本で米の収穫が著しく悪かったもので、ウンカの被害は、いまでも西日本で多い。これは後述のように、トビイロウンカやセジロウンカが大陸から長距離飛来するので、東日本に比べて西日本の密度が高くなるためである。

トビイロウンカの被害：ウンカの被害の最たるものは、トビイロウンカによる坪枯れである。緑の水田のなかに、茶色く枯れ上がった一坪くらいの大きさの円が所々に出現する。これは、この部分でトビイロウンカが集中的に増えたためである。トビイロウンカは他のウンカよりも水田内での移動性は低く、集中的に増殖するので、このような被害になりやすい。防除せず放置すると、水田全面が枯れ上がることもある。このトビイロウンカの坪枯れは、一般に早期早植え水稻地帯では8月末から、普通植え水稻では9月後半から被害がおこる。以前はもっぱら9月末頃から起こるのが普通で、トビイロウンカは「秋ウンカ」と呼ばれ、セジロウンカの「夏ウンカ」と区別されていたりした。海外からの飛来個体数や水稻の栽培時期、管理などが被害の出現様相に影響する。

セジロウンカの被害：セジロウンカの被害は、一般に海外から多数飛来した次の世代の幼虫期に起こる。海外からの飛来は早いと、5月くらいから見られるが、普通は6～7月で、梅雨時期に多く飛来する。梅雨末期の大雨の時に大量飛来する年もある。梅雨が明けるとほとんど飛来しなくなる。飛来した成虫はイネに産卵する。セジロウンカは、他のイネウンカと違い、産卵管でイネの葉鞘を切り裂いて卵を生み付けるので、切り裂かれた部分が茶色に変色する。また、卵から孵った幼虫がイネを吸汁するので、ウンカの数が多いと、イネが部分的に黄色くなったりする。とくに、イネを植え付けて間もない若いイネに被害が大きく、生育が遅延したりする。普通植え水稻（6月く

らいに田植えを行う)での被害は、以上のようなものであるが、早期水稻(4月末から田植えを行う)では、生育がかなり進んでいるので、このような被害は軽微である。しかし、逆に穂に被害が出ることもある。セジロウンカの大量飛来が7月後半になると、次世代の幼虫の加害が8月前半にみられる。早期水稻では、穂がでてくる発育ステージとウンカが多発生時期とが一致するので、穂ばらみ期の穂や出穂直後の穂が加害される(Noda 1986)。セジロウンカやヒメトビウンカは、出穂期の穂にたかる傾向があり、この時期にウンカの密度が高いと、穂が褐変する。被害はこれだけにとどまらず、登熟(米の成熟)不良になったり、変色米ができたりする(野田 1984)。

ウイルス病(トビイロウンカ・セジロウンカ)：ウンカ類の被害で、もう一つ重要なものに、ウイルス病の媒介がある。トビイロウンカ、セジロウンカ、ヒメトビウンカともにイネウイルス病の媒介虫である。トビイロウンカは、rice ragged stunt virus (RRSV、ラギットスタント病)、rice grassy stunt virus (RGSV、グラッシースタント病)を媒介する。ベトナム南部では数年前から、これらウイルス病が多発生して、大きな被害を出していると伝えられている。セジロウンカでは、長らく媒介するウイルス病は知られていなかったが、最近新しいウイルスである southern rice black-streaked dwarf virus (SRBSDV)を媒介することが発見された(Zhang et al. 2008)。昨年我が国でも感染しているセジロウンカが確認され、警戒を要するウイルス病になっている。このウイルス病に対しては、イネ南方黒すじ萎縮病という和名がつけられている。

ウイルス病(ヒメトビウンカ)：我が国でもっとも被害の大きいイネウイルス病は、ヒメトビウンカによって媒介されるイネ縞葉枯病であろう。上記のトビイロウンカとセジロウンカによって媒介されるウイルス病は、この2種のウンカが毎年飛来してきてからウイルス病を媒介するのにたいし、ヒメトビウンカは日本国内で休眠し(全国に分布している)、ウイルス病を体内に保毒した状態で越冬する。イネを植え付けて間もない時期に、ウイルス病を媒介できる。これまで日本各地で流行のサイクルがみられてきており、ヒメトビウンカの保毒虫率(ウイルスを体内に持っている虫の割合)が数%以上になると、要注意と言われている。このような国内でのイネ縞葉枯病発生の事例とは異なり、最近中国から飛来したヒメトビウンカによるイネ縞葉枯病の発生と考えられる事例が明らかになって(Otsuka et al. 2010)、海外の事情にも留意する必要が喚起されている。

これまでのウンカ研究と防除対策の経緯

発生予察：ウンカ類はイネの重要害虫なので、病虫害発生予察事業として、全国的に発生量調査が行われている。各都道府県で実施されている普通作予察事業(イネなど)では、60Wの白熱電球に一晩で誘引される害虫の数が調査され、毎年の発生状況データが積み重ねられてきている。この病虫害発生予察事業は昭和16年(1941年)に発足したが、これも前年のウンカの大発生がきっかけとなって全国で組織的に行われるようになったと言われている。この調査により、ウンカの発生状況を把握できるので、貴重なデータであるが、その年のウンカ類の発生量と発生時期を予測するには、早い時期のウンカの誘引データが、より重要である。とくに、トビイロウンカとセジロウンカがいつ水田に飛来したのかは防除適期(虫のステージやイネ栽培期間のうちもっとも防除効果の高い時期)を推定する情報として重要であり、飛来量は被害の大きさを推測する基礎情報となる。西日本では、6~7月のウンカの飛来を的確に把握するために、光誘引だけでなく、昼間でも飛んできたウンカを捕まえられるように、ネットトラップ(高いところにネットを掲げて、気流にのっ

て飛んできた虫をネットの中に捕獲する) を使って調査している研究機関もある。

海外飛来の証明：このように、トビイロウンカとセジロウンカが海外（大陸）から梅雨時期に飛来してくることは周知の事実で、それに基づいて研究やウンカ対策が進められている。しかし、この海外飛来が認められたのは、古いことではなく、40年くらい前のことである（岸本 1975）。ヒメトビウンカは畦畔や土手で幼虫態で越冬する。しかし、トビイロウンカとセジロウンカについては、どこでどのように冬を越しているかは不明であった。暖かい地域で、卵態で冬を越すと考えられていた。一方、国内ではいくら探しても、冬越ししている証拠が見つからないことから、海外飛来してくるのではと考える研究者もいた。この国内越冬説と海外飛來說の対立に対して、大きな影響を与えたのが、気象庁の定点観測船によって、潮岬南方 500 km でウンカの大群が発見されたことである（1967年7月）。その後、梅雨時期に東シナ海を渡るウンカがはっきりと認識され、気象データの解析からもそれらを裏付けるデータがとられてきた。しかし、どれも状況証拠なので、実際に中国で印をつけたウンカが日本で捕獲されれば、最終証明になると考えられ、そのような実験も行われたが、うまく証明するには至らなかった。まだ、ウンカの飛来条件などの詳細は今後の研究に待たねばならないが、毎年海外から我が国に移入してくることに、疑いの余地はない。

ウンカの防除：戦後有機合成農薬が作られるようになり、ウンカに対しても化学合成殺虫剤が有効で、初期には塩素系の薬剤も試されたようであるが、主体は有機リン系の殺虫剤にとって代わられた。さらにカーバメート系の殺虫剤がそれに加わり、薬剤防除が徹底して行われるようになった。しかし、ヒメトビウンカでは、すでに有機リン系殺虫剤に対する抵抗性が 1970 年頃には顕著にみられるようになっていた。これらの薬剤にさらに、ピレスロイド系の殺虫剤や、独自の作用を示す薬剤なども開発されるに至り、多くの選択枝からどの薬剤を使うかは、地域の防除暦が大きな役割を果たすようになっていた。今から 20～30 年位前は、夏になるとパイプダスターで粉剤を水田全体に散布する様子があちらこちらで見られた。ウンカ・ヨコバイ類、カメムシ類、それにいもち病を同時防除できる混合剤が水田に散布されていた。これは結構重労働であり、農家の高齢化に伴い、防除の実施が負担となっていた。そこへ登場したのが、長期残効の新規殺虫剤で、田植えの時に処理しておけば、長期に効果を発揮するものであった。また、省力化をはかった剤型が開発されて、防除作業をより楽なものにしてきた。そして、ネオニコチノイド剤の普及より、2000 年を過ぎた頃にはウンカ類の発生は大きな問題ではないと一部で考えられるようになりつつあった。この考え方が甘いものであるということが、2005 年以降のウンカの多発生によって、思い知らされることになる。

緑の革命とウンカの大発生：高収量品種を導入し、肥料を多用し、さらには圃場や施設の整備も併せて、穀物の収量を大きく上げる緑の革命が 1940～1960 年代に進められた。イネについては、フィリピンの国際イネ研究所（IRRI）が大きな役割を果たし、高収量品種（IR8）による安定生産が達成された。アジアの食料危機を救ったこの成功の裏に、トビイロウンカの多発生を引き起こす要因が隠されていた。肥料を多く施用するので、ウンカの増殖にいい環境を与えたしまったことにより、東南アジアではトビイロウンカの被害が顕在化してきた。そこで、国際イネ研究所では、トビイロウンカに対して抵抗性（耐虫性）を持つイネから交配により遺伝子を導入して、ウンカ耐虫性の水稻品種 IR26 を開発した。画期的なウンカ防除対策として考えられた抵抗性イネ品種であったが、栽培してから数年で、これを加害できるウンカが出現し始めた。抵抗性イネ品種が、いとも

簡単に崩壊したことはイネ育種家や昆虫学者を驚かせたと同時に、ウンカの防除対策が単純ではないことを認識することとなった（寒川 2010）。

ウンカの特徴とその生物学

ウンカの発育：ウンカ類は夏期にはほぼ一ヶ月で一世代を経過する。卵から5齢幼虫を経て成虫になるが、幼虫期間は25°Cで2週間である（野田 1989）。卵期間はトビイロウンカで若干長く（25°Cで8~9日）、セジロウンカで若干短い（25°Cで6~7日）。4齢幼虫期間は他の齢期よりも発育期間が若干短い傾向があるが、一つの齢期間が3日程度と考えればよい。産卵前期間は短翅型で短く（2~3日）、長翅型で長い（3~4日）。産卵数は栄養条件に大きく左右されるが、一日おきくらいにまとめて産卵し、数百個は産む。

トビイロウンカとセジロウンカは休眠しないが、ヒメトビウンカは幼虫休眠をする。ヒメトビウンカを短日条件で発育すると、3~4齢幼虫で発育遅延がおこる。国内の地域系統では、北に行くほど休眠日長が長くなり、休眠が深くなる（Noda 1992）。

ウンカの発生消長：トビイロウンカとセジロウンカは海外からの飛来個体群がその年の水田での発生源となる。トビイロウンカでは、飛来世代（G₀）と第一世代（G₁）は密度が低く、また、水田内では株元に近いところ（水面に近いところ）で生息するので、あまり目立たない。そのまま見過ごすと第二世代（G₂）でかなり増えてきて、第三世代（G₃）で大きな被害につながる。G₁とG₂期は、短翅型の雌が多く、産卵数も多い。早期・早植え水稻地帯ではG₂後半で被害が発生することも多い。一つ前の世代で防除すれば、通常は被害がでない。被害がはじめてから気がついて薬剤散布をしても、残念ながら手遅れになることもある。また、薬剤散布時期を若~中齢幼虫期に設定すると防除効果が高いことが知られている。卵が多い時期の防除はさけて、幼虫が孵化してから防除する（野田 1987）。

セジロウンカは、飛来量が多く、G₁で被害が出るのでG₁期の若齢幼虫期に防除を行う。セジロウンカはトビイロウンカに比べると、イネの上部に寄生する傾向があり、定着性も弱い。水田内で一世代を経過すると、飛翔して他の水田に移動する傾向が高い。従って、秋以降に被害を出すことはあまりない。

ヒメトビウンカは、麦や他のイネ科雑草にも寄生する。幼虫で越冬した後、羽化した成虫はイネ科雑草で一世代経過するか、あるいは早期水稻地帯では、越冬世代成虫が水田に侵入することがあると思われる。イネの栽培期間中、発生量は比較的 low、吸汁害を起こすことはほとんどないので、水稻生育初期のウイルス伝播に留意した防除が望まれる。

翅型多型：ウンカの成虫は個体ごとに翅の長い形態あるいは短い形態を示す。アブラムシの有翅型と無翅型に似ている。岸本によって、幼虫期の飼育密度が成虫になったときの翅型に影響することが示されている（Kisimoto 1956）。短翅型雌は産卵数が多く、増殖型といえる。長翅型は遠くへ飛翔して、そこで子孫を残す移動型である。長翅型と短翅型については、諸岡らによって系統が選抜されており（Morooka et al. 1988）、室内で飼育していると短翅型が選抜されやすい。短翅型には幼若ホルモン（JH）関係していることが示されている（Bertuso and Tojo 2002）。この翅型多型現象の分子的な機構に関しては、ほとんどわかっていない。

吸汁と耐虫性イネ：ウンカ類はイネの維管束からイネの汁液を吸汁する（Hattori 2001）。これは、

アブラムシやヨコバイと同様である。維管束は導管と篩管（師管）からなり、ウンカは主に篩管から糖分やアミノ酸を摂取して栄養としている。大量の汁液を摂取して、余った液体は甘露と呼ばれる液体（糖が含まれていて甘い）として排泄する。ウンカ3種のなかでは、トビイロウンカの吸汁量が一番多く、多数のウンカが多量の汁液をイネから摂取することにより、坪枯れ被害が発生する。特に、トビイロウンカはイネ以外の植物から吸汁することはないと、他の植物には吸汁を阻害する物質があるのではないかと考えられて研究が進められたりもしたが、まだまだ吸汁の機構は十分解き明かされていない。

この吸汁の機構の解明は、また、耐虫性イネがウンカに対して示す抵抗性の物質的基盤やその耐虫性イネを打破加害するウンカのもつ特性などとも絡んで、重要な課題である。近年、ウンカの加害はイネとのせめぎ合いの中に成立しており、化学物質による吸汁阻害とは異なる機械的な阻害もあると考えられている（Hao et al. 2008）。耐虫性イネの持つ耐虫性遺伝子はこれまでに20数個知られており（Zhang 2007; Jena and Kim 2010）、抵抗性遺伝子自体もイネからポジショナルクローニングなどにより、単離され明らかになりつつある。

ウンカの天敵：ウンカの野外での増殖を抑制する働きとしての天敵は重要で、これまで多くの種が報告されている。おそらく、目立たないが卵寄生蜂が重要な働きをしていると思われる（Gurr et al. 2011）。幼虫期にはクモ類やカメムシ類などの捕食性天敵も働いている（那波 1994）。体内に寄生するものとしては、カマバチ、ネジレバナ、シヘンチュウが知られている。病原菌としては、いくつかの菌がこれまでに分離されてきている（Jin et al. 2008）。

ウンカの微生物：ウンカ類はウイルス病を媒介するので、それらの病原ウイルスを体内に保持している個体が見つかる。しかし、そのほかにウンカ類は非病原性あるいは共生する微生物と密接な関係を持っている。非病原性のウイルスとしては、トビイロウンカレオウイルス（Noda et al 1991, Nakashima et al 1996）、ヒメトビPウイルス（Toriyama et al 1992）、NLCXV（Nakashima et al 2006）などが分離されている。共生微生物としては、脂肪体内に酵母様微生物（Yeast-like symbiont, YLS）を持っている。この大型の微生物は、ウンカの生存にとって必須の存在であり、卵を通じて子孫代々伝えられている（Noda 1997）。そのほかに、ウンカ類からはウォルバキアやカルディニウムといった、節足動物に広く感染している共生微生物も多く見つかる（Nakamura et al 2009）。

ウンカの地域系統：トビイロウンカとセジロウンカは東南アジアの水稻栽培地帯を中心に分布しており、ヒメトビウンカは世界的に広く分布している。おそらくヒメトビウンカは他の2種よりも移動性が低く、休眠によって各地域で年間の生活環を完結できると考えられる。そこで、ヒメトビウンカには地域系統差があると考えられる。ヒメトビウンカでは西日本の個体群と北日本の個体群との間において、細胞質不和合性（親のウォルバキア感染状況によって卵の発育が停止する）を起こす。西日本の個体群にはウォルバキアが感染しているが、北日本の個体群には感染していないことが原因である。一方、トビイロウンカとセジロウンカは、地域系統間差異が少ないと考えられる。これは、東南アジアの通年水稻栽培地帯が毎年の発生源の主体であり、さらに長距離移動によって地域個体群が混ざり合う可能性が高いことから、地域差が発達する程度が低いとめと考えられる。実際、遺伝子の配列解析（ミトコンドリアのゲノムや核リボソーム RNA 遺伝子の解析）により、このことが確認されている（Matsumoto 未発表）。

ウンカにおける課題は何か？

ウンカはこれまでも水稻栽培の重要な収量阻害要因である。現在そして今後のウンカの重要課題としては、以下のようなものが考えられる。

殺虫剤抵抗性：ウンカ類にはこれまで使用されてきた殺虫剤に対して、多かれ少なかれ抵抗性が発達してきている。新しい殺虫剤が開発されたころには、 $0.1 \mu\text{g/g}$ 体重くらいで十分殺虫効果がみられたものが、この数倍あるいは数十倍の薬量がないと効果がみられなくなる。これは、殺虫剤の継続使用により、弱いものが淘汰されてしまった結果、強いものばかりになったためと考えられる。現在もっとも有効と考えられているネオニコチノイド剤やフィプロニルに対する抵抗性が顕著になってきたことが問題である (Matsumura et al. 2008; Gorman et al. 2008)。これまで、有機リン剤、カーバメート剤、ピレスロイド剤の抵抗性の発達の機構は十分解き明かされているが、ネオニコチノイド剤の抵抗性機構は解明が始まったばかりである (Puinean et al 2010)。ウンカ類の殺虫剤抵抗性がどのように発達しつつあるのかを解明し、有効な対策につなげることが求められている。

耐虫性イネ打破ウンカ：ウンカ類に対して抵抗性を示す野生のイネ品種や系統が知られており、それらから栽培イネ品種に抵抗性遺伝子を導入することは、有効な防除対策であると同時に防除の省力化を考えたとき、非常に優れた方法である。しかし、イネのウンカに対する抵抗性は、殺虫剤による淘汰と同じように、それに対して強い系統を発達させる可能性が高い。実際、耐虫性イネを広域に栽培すると、このイネを加害して吸汁できるウンカが増えてくる。耐虫性イネの導入を有効な防除手段として維持するためには、耐虫性の機構、耐虫性イネに対して出現する強いウンカの出現機構が解明される必要がある。これは、加害する昆虫と作物との間の普遍的な昆虫-植物間相互作用を解明することにもつながる重要な課題である。

ウイルス病対策：ウンカ類はウイルス病を媒介することでも重要な害虫となっている。ヒメトビウンカなどは、イネ縞葉枯病の媒介虫として重要であり、吸汁害は問題とならない。トビイロウンカ・セジロウンカもウイルス病の感染率が高い場合は、上記の吸汁害を想定した（発生生態に即した）防除対策だけでは、何らの対策も打ち出せていないことになる。ウイルス病は、イネへの感染を防ぐのがまず重要であり、どのようにウイルスがウンカによって保持され、媒介されるかを分子レベルで解明することが重要である。また感染後に大きな被害にならないようにするには、植物側の研究も必要になってくる。

ウンカの予察と防除対策：ウンカの生理的な研究だけではなく、生態的な観点からあるいは地誌的・地理的観点からの広スケールの研究も必要であろう。ウンカの防除には、前述のように、ウンカの飛来時期・飛来量の把握が重要であり、より詳細な研究により、ウンカの飛翔に関する生理・生態学的な研究がさらに進展することが大いに役立つ。その際、ウンカの量だけでなく、飛来するウンカの質（薬剤抵抗性やイネに対する加害性、あるいは翅型発現特性などのウンカの特徴）についても把握することが重要と考えられる。

新規の殺虫剤開発：これまで優れた殺虫剤が開発されてきたが、殺虫剤使用の宿命とも言うべき抵抗性の発達が常につきまとっている。これに対して、新しい薬剤の開発が行われてきたが、多くの化合物について検討されてきた結果、新たな化合物を見つけ出すのが徐々に難しくなっており、多額の開発費が必要になってきている。また、人畜毒性の高い殺虫剤の使用を禁止しようという動きと相まって、有効な殺虫剤のレパートリーが減りつつあるといえる。現在のところ人類の食

料を補うには、薬剤の防除に頼らざるを得ない現状があると思われる。そこで、新たな殺虫剤、しかも人畜や魚類に安全で環境とも調和できる薬剤の開発が期待されている。難しい問題であるが、今後の病害虫対策を考えた場合、眼前の課題である。

新規の防除法の開発：上記の化学的防除（殺虫剤を使った防除）に頼らず、新しい防除手段を開発できないかという考えはこれまで数十年間考えられ続けてきた。天敵の増殖、土着天敵の有効利用、天敵微生物の散布など一部の害虫ではいくらか成功してきているが、防除効率を考慮した場合には十分とはいえない。ウンカ類に関しても、画期的なアイデアに基づく防除研究開発が真に必要な時にきている。

新たな展開に向けて

上記のような、ウンカの課題にたいして、研究を進め、有効な防除対策・管理体制を構築していくために、以下のような新しい研究技術開発を遂行する必要がある。基盤的な研究があればこそ、応用的な研究も展開できることは、これまでも多くの事例が示している。

ゲノム研究：今世紀に入り生物のゲノム研究が盛んになり、ゲノム情報に基づいた研究・技術開発が有効であることが明らかになってきている。ゲノム情報がない生物を対象に研究することはきわめて不利であり、新技術開発にはゲノム情報が不可欠ともいえる。トビイロウンカは 30 本の染色体を持ち（雌 XX, 雄 XY; Noda and Tatewaki 1990）、ゲノムサイズは 1.2 Gb (Kobayashi 未発表) と比較的大きなサイズである。しかし、次世代シーケンサーの出現により、短時間で大量の配列情報を取得できるようになった。配列のアセンブル（繋ぐこと）に向けた、補足配列情報（fosmid や BAC クローンの両端配列、Mate-pair 配列など）の取得やコンピューターの活用が重要になってきている。

トランスクリプトーム・プロテオーム・メタボローム：トビイロウンカの EST (expressed sequence tag) 配列はすでに 37,000 ほどが公開されている (Noda et al 2008) が、生物研ではこれまでに完全長 cDNA ライブラリーのクローン配列解析などで 15 万クローンほどの解析を進めてきている。また、海外では次世代シーケンサーによる cDNA の解析も進んでおり (Xue et al. 2010)、発現している遺伝子の解析（トランスクリプトーム解析）はかなり進んでいる。プロテオームに関しては、殺虫剤処理したトビイロウンカや唾腺のタンパク質で解析された例はあるが (Sharma et al. 2004; Konishi et al. 2009)、まだ十分ではない。また、メタボローム解析も予備的には行われているが、まだトランスクリプトーム解析以外の各種解析はこれからである。

遺伝子発現解析：EST 情報に基づいたマイクロアレイが作られ、これまでにいろいろなサンプルで解析されてきている。現在、より多くの遺伝子を網羅した発現アレイを作製中で、それを利用した殺虫剤関係の研究が進行中である。農業生物資源研究所ではオープンラボとして、マイクロアレイ解析を一般の研究者にも利用可能にしている。また、次世代シーケンサーによる RNA-seq も普及しつつあり、サンプル間で発現する遺伝子を比較することも行われつつある。

RNAi：遺伝子機能を研究するうえで、RNAi は簡便で有効な方法である。幸い、トビイロウンカは RNAi の効果が高く、遺伝子の機能をノックダウンできる。Laccase2 遺伝子の RNAi を試みたところ、脱皮後の表皮の着色をみごとに阻害することができ、大変有効であった (野田・小泉 2006 ; 河合・野田 2007)。今後、多くの遺伝子の機能解析をする上で、重要な技術であり、さらに検討を

加えている。また、特定の遺伝子をウンカの中で働かせるために、遺伝子を導入したトランスジェニックウンカの作出技術の確立も重要であるが、ウンカではまだ遺伝子導入は試みられていない。

機能解析系：そのほかに、すでに多くの報告があるように、遺伝子を特定の解析系に入れてその機能を明らかにしたり、物質の作用を調査したりといった、解析系の利用をルーチン化することも必要であろう。トビイロウンカの糖トランスポーターの働きについては、アフリカツメガエル卵母細胞で発現させ、糖の取り込みの解析が行われている (Kikuta et al. 2010)。また、トビイロウンカのニコチン性アセチルコリン受容体の遺伝子についても、アフリカツメガエル卵母細胞系で、薬剤アッセイが行える (Noda et al. 未発表)。培養細胞への遺伝子導入による機能解析も、市販の試薬で容易に研究を進められるようになってきており、これらに加えて、独自の解析系の開発も今後考えていく必要がある。

ウンカ類は東南アジア・東アジアの最大級の害虫であり、その防除対策の重要性は論を俟たない。また、上記のようにウンカ類は農業害虫としての重要な問題を多く持っており、それらを解決するためのモデル昆虫としても有用である。今後、関係研究者が情報を共有しつつ、それぞれの専門の研究を通じて、ウンカ対策に貢献するとともに、アジア各国との連携も深め、研究協力を進めることが大切であろう。なお、ウンカのゲノム研究の有用性に関する論議は、Noda (2009)を参照されたい。

引用文献

- Bertuso AG, Morooka S and Tojo S (2002) Sensitive periods for wing development and precocious metamorphosis after precocene treatment of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *J Insect Physiol* 48: 221-229.
- Gorman K, Liu Z, Denholm I, Bruggen KU and Nauen R (2008) Neonicotinoid resistance in rice brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Pest Manag Sci* 64: 1122-5.
- Gurr GM, Liu J, Read DMY, Catindig JL A, Cheng JA, Lan LP and Heong KL (2011) Parasitoids of Asian rice planthopper (Hemiptera: Delphacidae) pests and prospects for enhancing biological control by ecological engineering. *Ann Appl Biol* 158: 149-176.
- Jena KK and Kim, SM (2010) Current status of brown planthopper (BPH): resistance and genetics. *Rice* 3: 161-171.
- Jin SF, Feng, MG and Chen JQ (2008) Selection of global *Metarhizium* isolates for the control of the rice pest *Nilaparvata lugens* (Homoptera: Delphacidae). *Pest Manag Sci* 64: 1008-14.
- Hao P, Liu C, Wang Y, Chen R, Tang M, Du B, Zhu L and He G (2008) Herbivore-induced callose deposition on the sieve plates of rice: an important mechanism for host resistance. *Plant Physiol.* 146:1810-1820.
- Hattori M (2001) Probing behavior of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål (Homoptera: Delphacidae) on a non-host barnyard grass, and resistant and susceptible varieties of rice. *Appl Entomol Zool* 36: 83-89.

- 河合佐和子・野田博明 (2007) RNAi によるトビイロウンカ精巢特異的エステラーゼの阻害. 第 51 回応動昆大会要旨 p.34.
- Kikuta S, Kikawada T, Hagiwara-Komoda Y, Nakashima N and Noda H (2010) Sugar transporter genes of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*: A facilitated glucose/fructose transporter. *Insect Biochem Mol Biol* 40: 805-813.
- Kisimoto R (1956) Factors determining the wing-form of adult, with special reference to the effect of crowding during the larval period of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål; studies on the polymorphism in the planthoppers (Homoptera, Areeopidae). I. Oyo- Kontyu (Appl. Entomol.) 12:105-111.
- 岸本良一 (1975) ウンカ海を渡る. 中央公論社.
- Konishi H, Noda, H, Tamura Y and Hattori M (2009) Proteomic analysis of the salivary glands of the rice brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stal) (Homoptera: Delphacidae). *Appl Entomol Zool* 44: 525-534.
- Matsumura M, Takeuchi H, Satoh M, Sanada-Morimura S, Otuka A, Watanabe T and Van Thanh D (2008) Species-specific insecticide resistance to imidacloprid and fipronil in the rice planthoppers *Nilaparvata lugens* and *Sogatella furcifera* in East and South-east Asia. *Pest Manag Sci* 64: 1115-21.
- Morooka S, Ishibashi N and Tojo S (1988) Relationship between wing-form response to nymphal density and black colouration of adult body in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Homoptera: Delphacidae). *Appl Entomol Zool* 23: 449-458.
- 那波邦彦 (1994) ウンカーおもしろ生態とかしこい防ぎ方. 農山漁村文化協会.
- Nakamura Y, Kawai S, Yukuhiro F, Ito S, Gotoh T, Kisimoto R, Yanase T, Matsumoto Y, Kageyama D and Noda H (2009) Prevalence of *Cardinium* bacteria in planthoppers and spider mites and taxonomic revision of "*Candidatus Cardinium hertigii*" based on detection of a new *Cardinium* group from biting midges. *Appl Environ Microbiol* 78: 6757-6763.
- Nakashima N, Koizumi M, Watanabe H and Noda H (1996) Complete nucleotide sequence of the *Nilaparvata lugens* reovirus: a putative member of the genus *Fijivirus*. *J. Gen. Virol.* 77:139-146.
- Nakashima N, Kawahara N, Omura T and Noda H (2006) Characterization of a novel satellite virus and a strain of Himetobi P virus (*Dicistroviridae*) from the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *J. Invertebr. Pathol.* 91:53-56.
- Noda H (1977) Histological and histochemical observation of intra-cellular yeastlike symbiotes in the fat body of the smaller brown planthopper, *Laodelphax striatellus* (Homoptera: Delphacidae). *Appl Entomol Zool* 12: 134-141.
- 野田博明 (1984) セジロウンカによる褐変穂と黒点症状米. *農薬研究* 30: 59-62.
- Noda H (1986) Damage to ears of rice plants caused by the white-backed planthopper, *Sogatella furcifera* (Homoptera, Delphacidae). *Appl Entomol Zool* 21: 474-476.
- 野田博明 (1987) トビイロウンカの防除対策—要防除密度と防除の考え方—. *島根病虫研報* 12: 20-27.

- 野田博明 (1989) イネウンカ 3種の発育零点と有効積算温度. 応動昆 33: 263-266.
- Noda H, and Tatewaki R (1990) Re-examination of chromosomes of three species of rice planthoppers (Homoptera: Delphacidae). Appl Entomo. Zool 25: 538-540.
- Noda, H, Ishikawa, K, Hibino, H and Omura, T (1991) A reovirus in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. J Gen Virol 72: 2425-30.
- Noda H (1992) Geographic variation of nymphal diapause in the small brown planthopper in Japan. JARQ (Trop. Agr. Res. Center, Japan) 26:124-129.
- 野田博明・小泉蓉子 (2006) トビイロウンカ虫体での RNAi. 第 50 回応動昆大会要旨 p.35.
- Noda H, Kawai S, Koizumi Y, Matsui K, Zhang Q, Furukawa S, Shimomura M, Mita K. 2008. Annotated ESTs from various tissues of the brown planthopper *Nilaparvata lugens*: a genomic resource for studying agricultural pests. BMC Genomics 9:117.
- Noda H (2009) How can planthopper genomics be useful for planthopper management? "In Heong KL and Hardy B eds, Planthoppers: new threats to the sustainability of intensive rice production systems in Asia." Los Baños (Philippines):IRRI, pp 429-446.
- Otuka A, Matsumura M, Sanada-Morimura S, Takeuchi H, Watanabe T, Ohtsu R and Inoue H (2010) The 2008 overseas mass migration of the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus*, and subsequent outbreak of rice stripe disease in western Japan. Appl Entomol Zool 45: 259-266.
- Puinean AM, Foster SP, Oliphant L, Denholm I, Field LM, Millar NS, Williamson MS and Bass C (2010) Amplification of a cytochrome P450 gene is associated with resistance to neonicotinoid insecticides in the aphid *Myzus persicae*. PLoS Genetics 6: e1000999.
- Sharma R, Komatsu S and Noda H (2004) Proteomic analysis of brown planthopper: application to the study of carbamate toxicity. Insect Biochem Mol Biol 34: 425-432.
- 寒川一成 (2010) 緑の革命を脅かしたイネウンカ. ブイツーソリューション.
- Toriyama S, Guy PL, Fuji S, Takahashi, M (1992) Characterization of a new picorna-like virus, Himetobi P-virus, in planthoppers. J Gen Virol 73: 1021-1023.
- Xue JA, Bao YY, Li BL, Cheng YB, Peng ZY, Liu H, Xu HJ, Zhu,ZR, Lou YG, Cheng JA and Zhang CX (2010) Transcriptome analysis of the brown planthopper *Nilaparvata lugens*. PLoS One 5: e14233.
- Zhang HM, Yang J, Chen JP, Adams MJ (2008) A black-streaked dwarf disease on rice in China is caused by a novel Fijivirus. Arch Virol 153:1893-189.
- Zhang Q (2007) Strategies for developing green super rice. Proc Nat Acad Sci USA 104: 16402-16409.

我が国におけるウンカ類の発生状況及び防除について

農林水産省消費・安全局植物防疫課 黒谷博史

I はじめに

水稻の害虫であるウンカ類については、今でこそ梅雨時期に海外から飛来することが知られているが、江戸時代には大発生によって飢饉を引き起こす原因にもなり、化学合成農薬の無かった当時には、鯨油を用いて防除を行っていた記録もあるような古くからの重要害虫である。

ウンカ類を始めとした病害虫に対する適期的確な防除は、病害虫の発生予察情報に基づいて行うことが必要である。このため、国は病害虫の発生を予測し、これに基づく情報を関係者に提供するために、昭和 15 年の西日本のウンカや北日本のいもち病の大発生を契機に、昭和 16 年から国庫補助事業として稲のいもち病やセジロウンカ、トビイロウンカ等の 7 種及びその他都道府県が必要とするものを対象に発生予察事業を開始した。

昭和 26 年には植物防疫法により、国は指定した病害虫に対して発生予察を行い、都道府県はこれに協力することが定められた。この時指定されたのは稲や麦の病害虫であり、いもち病をはじめとしたウンカ類を含む 11 種であった。

その後、病害虫の発生動向に応じて指定する病害虫の追加及び削除が行われ、現在ウンカ類を含む 85 種類を指定し、発生予察事業を行っている。ここでは、ウンカ類のこれまでの調査方法や発生状況、防除対策等について紹介する。

II ウンカ類の洋上調査

ウンカ類について述べる上で特筆すべきことは、ウンカ類が海外飛来性の害虫であることである。ウンカ類は昭和 16 年から発生予察調査対象となったが、その後も多発年が出現するものの発生源の特定はできていなかった。

ところが、昭和 42 年 7 月に気象庁の海洋気象観測船が潮岬沖南方 500 km の洋上定点でウンカの大量飛来に偶然遭遇したことから、昭和 43 年 6 月より南方定点観測船上でウンカの飛来観測が開始された（図 1）。

これ以降収集されたウンカ類の海外飛来データは、発生予察情報発出に活用されるとともに、ウンカ類の海外飛来（長距離移動）データとして飛来予測システムの開発等の研究に利用された。開発された 3 次元イネウンカ類飛来予測システムは、現在、社団



図 1 東シナ海洋上の気象観測船上でのネットトラップによるイネウンカ類の移動調査

法人日本植物防疫協会 WEB サイト内にある JPP-NET 上で運用（都道府県が使用。）されているとともに、独立行政法人農業・食品産業技術総合研究機構の WEB サイトには、一般の方も閲覧可能な形で、ウンカのリアルタイム飛来予測が公開されている。

気象庁は地球温暖化問題への対応を強化するため海洋気象観測体制を新しく構築することとし、平成 22 年 3 月をもって観測船の一部を廃止したことで、毎年 6～7 月の九州・沖縄海域の海洋観測計画はなくなった。上述のようにイネウンカ類の飛来予測システムが実用化されたこともあり、これまで 42 年間の長期に渡り収集してきた気象庁観測船による農作物病虫害発生動向調査は平成 22 年度から取りやめることとした。

このように洋上調査の歴史は閉じられたものの、これまでの長期にわたる取り組みは、歴史的取り組みとしてその意義、貢献は大なるものがある。この紙面を借りて、乗船して調査に当たった都道府県病虫害防除所等の職員の皆様には敬意を表するとともに、御協力頂いた気象庁には感謝を申し上げたい。

Ⅲ ウンカ類の発生調査法

イネウンカ類の防除は、イネウンカ類飛来予測システムにより得られる情報を活用し、各地での成虫の飛来状況（時期、回数及び量）を把握することで発生予測を迅速かつ的確に行い、防除適期を逸しないことが肝要である。

このため成虫の飛来状況の調査は、農林水産省通知により、予察灯（図 2）、ネットトラップ、粘着トラップ及び黄色水盤を用いて行う定点調査に加え、水田における見取り、払い落とし（25 株）又はすくい取り（20 回振り）を行う巡回調査により実施している。

一方、水田内における飛来成虫の生息密度、増殖、世代経過の調査は、予察田において見取り、払い落とし（25 株）又はすくい取り（20 回振り）等を行う定点調査により実施している。



図 2 予察灯（白熱電球：水稲害虫用）

Ⅳ ウンカ類の発生状況

これまでのウンカ類の発生面積は、ウンカ・ヨコバイ類としての記録で昭和 14 年が 7 万 ha であったが、昭和 15 年に 59 万 ha と多発しており、このことが発生予察事業開始の契機となっている。その後、10 万 ha ～ 300 万 ha の幅で増減を繰り返しながら発生してきたが、1980（昭和 55）～ 1989 年、1990（平成 2）～ 1999 年、2000（平成 12）～ 2009 年の各 10 年間の平均発生面積を見ると、セジロウンカでは 104 万 ha、94.4 万 ha、70.3 万 ha、ヒメトビウンカでは 76.5 万 ha、69.8 万 ha、64.2 万 ha と減少している。しかし、この 30 年間に水稲の作付面積も約 235 万 ha から約 160 万 ha に減少しているため、全国の水稲作付面積に対する発生面積の割合（以下「発生面積率」という。）で比較すると、セジロウンカでは 47 %、47 %、42 %、ヒメトビウンカでは 34 %、35 %、38

%であり、年次の変動はあるものの、一定の割合で発生している（図3）。

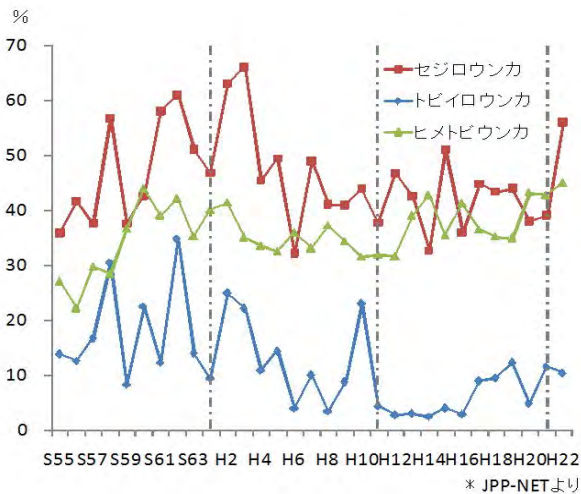


図3 ウンカ類の発生面積率



図4 ウンカ類発生地域（平成22年）

一方、トビイロウンカは、平均発生面積が 38.9 万 ha、25.3 万 ha、10.5 万 ha、発生面積率が 18 %、13 %、6 %となっており減少傾向にあるが、平成 17 年以降は再び増加傾向にある。また、トビイロウンカは、全国的に発生が確認されているセジロウンカやヒメトビウンカと異なり、西日本を中心に発生するため（図4）、主たる発生地域である中国四国及び九州地域で見ると、2000（平成 12）～ 2009 年の発生面積率は 25 %となり、比率は高くなる。

V ウンカ類の防除方法

ウンカ類の防除は農薬使用が主流であるが、平成 23 年 7 月 20 日現在の農薬登録製剤件数（殺虫殺菌剤含む。）は、ウンカ類として 634 件、セジロウンカとして 12 件、トビイロウンカが 2 件、ヒメトビウンカが 82 件ある。このうち、イミダクロプリド剤（平成 4 年登録）やフィプロニル剤（平成 8 年登録）等は、育苗箱施用剤や水稻の生育後期における本田防除の基幹防除剤として使用体系が整っている。しかし、平成 17 年以降では、イミダクロプリド剤とフィプロニル剤への抵抗性を獲得したウンカ類が確認されており（松村、2009）、使用薬剤の見直しが進められている。

一方、水稻のウンカ類への抵抗性遺伝子の解明により、抵抗性品種の育成も行われており、実用化が進められている（松村・平林、2009；岐阜県病害虫防除所、2011）。また、近年では飼料用米の生産振興が行われているが（農水省、2011）、日本型とインド型の交雑種が多い飼料用米品種の中には、セジロウンカの増殖率が高い品種があるため（鈴木・清野、1997；松村、2006）、今後、被害発生に注意する必要がある。

なお、ウンカ類への土着天敵としてコモリグモ等が確認されており（神崎ら、2004）、今後、生物多様性の観点からも防除方法の一助としての活用が望まれる。

VI 防除指導

都道府県は、重要な病害虫が発生することが予想され、かつ防除措置を講ずる必要が

ある場合に、その程度に応じて警報又は注意報を発表し、農業者に対し注意喚起を行っている。そのため、トビイロウンカが主に発生する中国四国及び九州地域では、発生面積率が高い年は、防除を呼びかけるため警報又は注意報が多く発表されている（図5）。

また、農業者が防除を行う場合の目安を「要防除水準」として都道府県が提示しており、トビイロウンカでは、「出穂期前における100株当たり成幼虫20頭以上」や「出穂期後における株当たり成幼虫5頭以上」等としている例がある。しかし、ウンカ類の飛来・発生する都道府県全てが要防除水準を策定している状況ではなく、例えば、セジロウンカとヒメトビウンカは全国で発生が確認されているが、「要防除水準」を策定しているのは、それぞれ24県、10県にとどまっている。

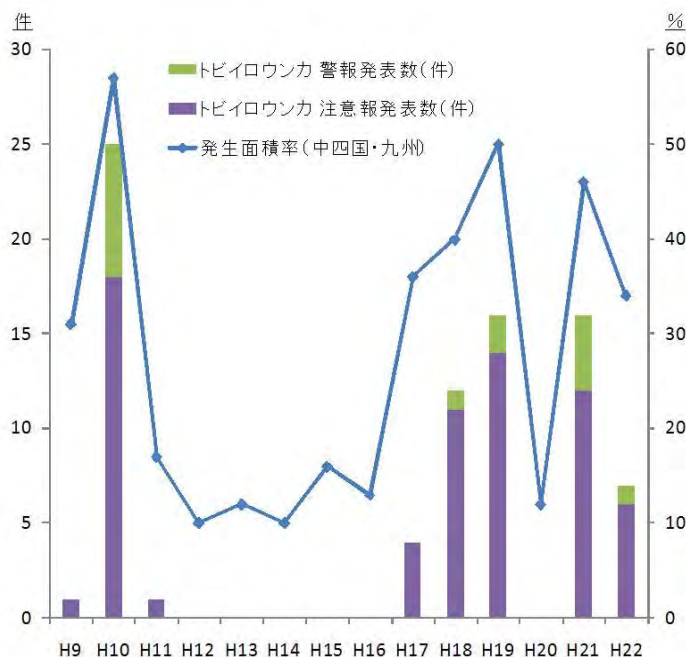


図5 九州地域におけるウンカ類の発生面積率及び警報・注意報発表回数

Ⅶ 現在の問題と課題、研究分野に期待すること

ここ数年、ヒメトビウンカ及びヒメトビウンカが媒介するウイルス病であるイネ縞葉枯病の発生面積率が増加傾向にあり、ヒメトビウンカの薬剤抵抗性発達事例も報告されている（松村・大塚、2009）。セジロウンカやトビイロウンカについても、海外で薬剤抵抗性を発達させたと思われる個体が飛来している例が発見されており、防除の効果が十分得られない場合も見られている（松村、2011b）。

また、平成22年には、セジロウンカが媒介するウイルス病であるイネ南方黒すじ萎縮病（仮称）の発生が我が国で初めて確認され（松村、2011a）、平成23年も本ウイルスを保有しているセジロウンカが飛来している。このため、平成23年度から九州沖縄農業研究センターの協力により、本ウイルスの保有虫率を検定し、結果を農林水産省から都道府県に連絡して注意喚起を行っている。さらに、農林水産省では平成23年度から3年計画で九州沖縄農業研究センター、熊本県、鹿児島県が連携して、「イネ南方黒すじ萎縮病の簡易検出法と被害発生リスクに基づく防除技術の開発」の研究課題に取り組んでいる。

このような状況の中で発生予察調査を行う際に、次の問題点が挙げられる。

- ・ 現場でできる簡便で的確な薬剤抵抗性検定方法がない。
- ・ 現場でできる簡便で的確なウイルス検定方法がない。

- ・ 発生予察事業に従事する人員が削減されつつあり、調査の省力化が求められている。これらの現状を踏まえ、今後の課題として以下の事項が考えられる。これらの課題を解決するために、研究に携わる方々の御協力をお願いする。
- ・ 省力的で効率的な予察調査方法の確立
 - 簡便で的確な薬剤抵抗性検定方法の確立
 - 簡便で的確なウイルス検定方法の確立
- ・ 要防除水準の策定数の拡充
- ・ 複数の病害虫に対する抵抗性を持った品種の育種
- ・ 病害虫の薬剤抵抗性機構の解明による薬剤抵抗性を発達させない薬剤の開発

引用文献

- 1) 神崎保成ら (2004) 天敵大辞典
- 2) 岐阜県病害虫防除所 (2011) 水稻病害虫の防除に関する技術検討会「資料6 イネ縞葉枯病の発生状況について」
http://www.maff.go.jp/j/syouan/syokubo/boujyo/pdf/suitou_6_shimahagare.pdf
- 3) 松村正哉 (2006) 主要飼料イネ品種における移動性イネウンカ類の発育・増殖特性。九州病害虫研究会報 52:38～40.
- 4) 松村正哉 (2009) アジア地域イネウンカ類の殺虫剤抵抗性の現状と今後の課題。植物防疫 63:745～748.
- 5) 松村正哉・平林秀介 (2009) トビイロウンカ抵抗性品種育成の現状と育成系統の抵抗性評価。九州病害虫研究会報 (講演要旨) 55:174
- 6) 松村正哉・大塚彰 (2009) ヒメトビウンカとイネ縞葉枯病の近年の発生状況。植物防疫 63:293～296.
- 7) 松村正哉 (2011a) 水稻病害虫の防除に関する技術検討会「資料3 セジロウンカによって媒介されるイネ南方黒すじ萎縮病について」
http://www.maff.go.jp/j/syouan/syokubo/boujyo/pdf/suitou_3_inenanpou.pdf
- 8) 松村正哉 (2011b) 水稻病害虫の防除に関する技術検討会「資料4 ウンカ類 (ヒメトビウンカ、セジロウンカ、トビイロウンカ) の薬剤抵抗性について」
http://www.maff.go.jp/j/syouan/syokubo/boujyo/pdf/suitou_4_unkateikou.pdf
- 9) 農林水産省 (2011) 水稻病害虫の防除に関する技術検討会「資料2 飼料用米の生産・利用拡大に向けた農林水産省の施策について」
http://www.maff.go.jp/j/syouan/syokubo/boujyo/pdf/suitou_2_seisan.pdf
- 10) 鈴木芳人・清野義人 (1997) イネウンカ類に対するイネの殺卵反応。植物防疫 51:451～454.

熊本県におけるウンカ類の発生と防除対策

熊本県農業研究センター生産環境研究所

行徳 裕

トビイロウンカ *Nilaparvata lugens* (Stål)とセジロウンカ *Sogatella furcifera* (Horváth)は、梅雨前線に向かって吹く下層ジェット気流に乗って中国南部から日本に飛来する海外飛来性害虫である。また、近年の研究でヒメトビウンカ *Laodelphax striatellus* (Fallén)も土着個体群の他に揚子江下流域から不定期に飛来する個体群の存在が明らかになっている (Otuka et al., 2010)。西南暖地ではウンカ類の飛来源に近く、他の地域に比べて飛来量が多いため、最も重要な水稻害虫として取り扱われてきた。しかし、1994年以降、トビイロウンカ飛来量の減少や効果が高い本田防除剤、箱施薬剤の登録により、ウンカ類に対する防除認識は低下していた。

ところが、2005年からトビイロウンカが多飛来が観察されるようになり、08年には *rice stripe virus* (RSV)保毒虫率の高いヒメトビウンカが多飛来も確認された (松村・大塚, 2009)。また、10年にはセジロウンカが媒介するイネ南方黒すじ萎縮病の発生が国内で初めて確認されるなど (酒井ら, 2011)、ウンカ類を巡る情勢は大きく変化し、様々な問題が発生するようになった。本講演では飛来の最前線に位置する熊本県におけるウンカ類の発生状況の変化とそれに対応した防除対策について概説する。

I 熊本県におけるウンカ類の発生状況

1) トビイロウンカ

熊本県におけるトビイロウンカの飛来量と発生面積の推移を図1に示した。この25年間のトビイロウンカの発生推移は、94年と05年を境にして、大きく3つに分けられる。最初の期間、85～93年は数年に一度、多飛来が観察され、発生面積も毎年20,000haを超えていた。次の94～04年では、梅雨期間中における予察灯への捕獲虫数 (以下飛来量) が100頭未満に減少し、00年代には発生面積が85～93年の1/10まで減少した。しかし、11年ぶりの多飛来が観察された05年には、発生面積が10,000haを超え、2,000haで坪枯れが発生した。西日本の広い範囲でも多飛来と坪枯れが観察されたことから大きな問題となった。06, 07, 09, 10年にも100頭を超える飛来が認められ、坪枯れも恒常的に発生するようになっている。

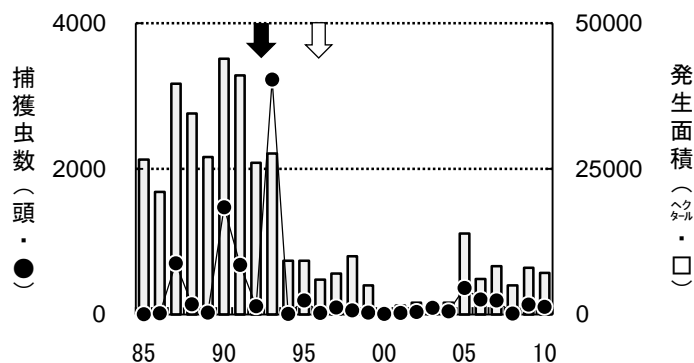


図1 熊本県における過去25年間のトビイロウンカの予察灯における捕獲虫数および発生面積の推移
↓ : イミダクロプリド箱粒剤の登録 (1992年).
↓ : フィプロニル粒剤の登録 (1996年).
捕獲虫数は6月～7月第3半旬の累積虫数.

92年に登録されたイミダクロプリド箱粒剤と06年に登録されたフィプロニル粒剤

は、ウンカ類に対して活性が高く、45 日以上持続効果を示す薬剤である（上和田・鳥越，1998；寺本，1999）。これらの長期残効性箱施薬剤が普及したことで、梅雨期間に飛来するウンカ類の定着および増殖を抑制すること可能となり、94～04 年の発生面積の減少につながったと考えられる。また、飛来量の減少は、イミダクロプリド等を有効成分とする効果の高い散布剤が北ベトナムや中国で広く使用されるようになったことが一因と推測される。

05 年にトビイロウンカのイミダクロプリドに対する感受性低下が初めて確認された（行徳，2006；行徳・口木，2007）。この現象は、飛来源を含む東アジアの広い地域でも同時に起こっており（Matsumura et al., 2008），飛来源における多発とそれにともなう飛来量増加の一因と考えられる。また、従来に比べてイミダクロプリド箱粒剤の持続期間は 10～20 日短くなり（行徳ら，2008），飛来したトビイロウンカの定着と増殖を十分に抑制することが困難となっている。05 年から認められた発生面積の増加は、このような箱施薬剤の効果低下が一因と考えられる。

ただし、坪枯れは、感受性の低下が確認されていないフィプロニル粒剤処理ほ場でも確認されており、その発生頻度はイミダクロプリド箱粒剤と差が認められない(表 1)。この結果は、発生面積、坪枯れの増加に、薬剤感受性の低下だけでなく、本田防除のタイミングや出穂後の高温、移植の早進化など複数の要因が関与していることを示唆している。

表 1 長期残効性箱施薬剤の種類，第 2 世代防除時期と坪枯れ発生ほ場率の関係^{a)}

調査項目	分類	ほ場数	坪枯れ発生ほ場率	
箱施薬剤の種類 ^{b)}	フィプロニル	25	48.0%	ns ^{d)}
	イミダクロプリド	78	64.5%	
第 2 世代防除	適期防除 ^{c)}	32	31.2%	**
	未実施または非適期に防除	81	74.1%	

a)熊本県経済連が 2005 年に 6 月移植水田 113 ほ場を無作為に選び、聞き取り調査した結果の一部をとりまとめた。b)移植時にフィプロニルまたはイミダクロプリドを含む箱施薬剤を処理した水田について比較した。c)予測式および予察田の調査から第 2 世代幼虫発生期と推定される時期に防除を実施した水田。d) χ^2 検定で ns は 5%水準で有意差がないこと，**は 1%水準で有意差があることを示す。

2)セジロウンカ

セジロウンカの飛来量および発生面積の推移を図 2 に示したが、過去 25 年間の飛来量に大きな変化は認められていない。ただし、発生面積は長期残効性箱施薬剤登録された 94 年以降、1/2 以下に減少している。05 年にフィプロニルに対する感受性低下が確認されたが（Matsumura et al., 2008），トビイロウンカと異なり、飛来量と発生面積に変化は認められていない。これは、感受性低下以降も、フィプロニル粒

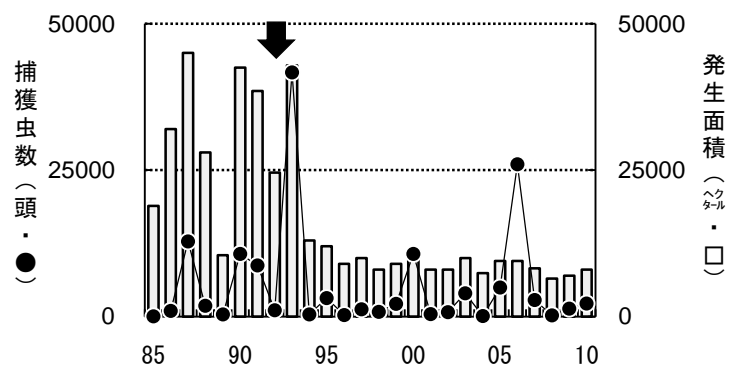


図 2 熊本県における過去 25 年間のセジロウンカの予察灯における捕獲虫数および発生面積の推移
 ↓イミダクロプリド箱粒剤の登録（1992 年）.
 捕獲虫数は 6 月～7 月第 3 半旬の累積値。

剤のほ場における効果が対無処理比 28.7 ± 4.0 と一定の水準を維持していること(図4)や飛来源におけるウンカ類を対象とする防除薬剤としての使用頻度が低いことが原因と考えられる。

一方、セジロウンカが媒介するイネ南方黒すじ萎縮病が発生し、新たな問題となっている。本病は08年に確認された新規ウイルス *southern rice black-streaked dwarf virus* (SRBSDV) が病原であり、発病株は出穂異常や不稔となる。減収の原因になるため、発生地域が拡大している北ベトナムや中国南部で大きな問題となっている。国内では10年に熊本を含む8県で発生が確認された。昨年の発生は、いずれの県も局所的であり、減収などの被害は報告されていない(松村・酒井, 2011; 東ら, 2011)。しかし、飛来する保毒虫の増加により、発生面積や被害が拡大する可能性があり、今後の動向には十分注意する必要がある。

3)ヒメトビウンカ

ヒメトビウンカでは、本種が媒介するイネ縞葉枯病が問題となる。そこで、熊本県におけるRSV保毒虫率と縞葉枯病発生面積の推移を図3に示した。縞葉枯病の流行は、過去30年間で85~94年と04年~現在の2回認められている。今回の流行は、04年のRSV保毒虫率の上昇を契機として始まった。08年に中国から保毒虫率の高い個体群が飛来したこともあり、RSV保毒虫率は現在まで縞葉枯病流行の目安とされる保毒虫率5%を維持している。

現在、県内の保毒虫率は85~94年の流行時に比べて高く推移している。また、イミダクロプリドおよびフィプロニルに対する感受性低下個体群の発生で(Sanada-Morimura et al., 2011), 長期残効性箱施薬剤の効果も低下している(図4)。このように、発生を助長する条件がそろっているが、縞葉枯病発生面積は85~94年の1/5以下で推移している。また、発病による減収被害も保毒虫率が高い一部地域に限定されており、発生様相は前回の流行時と大きく異なっている。

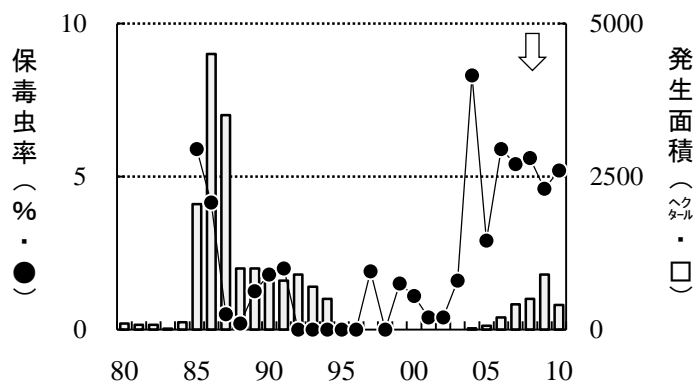


図3 熊本県の過去30年におけるヒメトビウンカのRSV保毒虫率および発生面積の推移
 ↓: 中国から多飛来を観測(2008年).
 保毒虫率は5月に調査. 84年以前は未調査.

II 発生の変化に対応した防除対策

熊本県における水稻の防除体系は、92年の長期残効性箱施薬剤登録を契機に本田散布から育苗箱処理を中心としたものに変化した。従来の体系では、ウンカ類対象の本田防除が3~4回実施されていた。しかし、現行の体系は箱施薬剤の効果に大きく依存しており、本田散布は1~2回に減少し、コブノメイガやいもち病、カメムシ類の防除を主目的とした同時防除へと変化している。この体系は、03年まで十分に機能してい

た。しかし、これまで述べたとおりウンカ類を巡る環境が変化，発生や被害が増加したことで，防除薬剤や体系の見直しが必要となっている。

1)箱施薬剤の見直し

熊本県における長期残効性箱施薬剤の普及率は80%を超え，イミダクロプリドまたはフィプロニルを殺虫成分とする箱施薬剤を中心に基幹薬剤として定着している。しかし，05年からフィプロニル粒剤のセジロウンカとヒメトビウンカ，イミダクロプリド箱粒剤のトビイロウンカ，ヒメトビウンカに対する効果が低下しており，使用する箱施薬剤の見直しが必要となっている（図4）。

箱施薬剤の種類は，各ウンカの被害，発生量を考慮して選択する必要がある。現在，イネ南方黒すじ萎縮病の発生頻度は低く，イネ縞葉枯病の発生も局地的であることから，セジロウンカとヒメトビウンカの重要性は高くない。一方，トビイロウンカによる坪枯れは，04年から恒常的に発生している。本県ではトビイロウンカを主な防除対象と考え，本種に効果が高いフィプロニルまたはピメトロジンを有効成分とする箱施薬剤を中心に選択するよう指導している。

ただし，セジロウンカやヒメトビウンカの被害が問題となる一部の地域，作型では，複数のウンカに有効なピメトロジン粒剤やイミダクロプリド・フィプロニル箱粒剤などの混合剤（樋口，2009）を種類にあわせて選択する必要がある。

2)適期の本田防除

ウンカ類の本田防除はトビイロウンカを対象とするため，その寄生部位である株元に薬剤を到達させることと，適期である幼虫ふ化揃い期に実施することが基本である。本田防除に使用されるブプロフェジン剤やエトフェンプロックス剤に対するトビイロウンカの感受性に大きな変化は認められていない（行徳，2006）。94年以前は，これらの薬剤を適期，適切に使用し，被害の発生を回避していた。また，05年以降の飛来は94年以前に比べて必ずしも多い量ではなく，これらの薬剤で十分防除可能な水準にあったと考えられる。熊本県で実施された散布履歴調査では，第2世代の防除適期に防除を実施した水田の坪枯れ発生率が防除未実施や適期外に防除した水田に比べて有意に低かった（表1）。この結果は，トビイロウンカの被害を回避するうえで，適期の本田防除が重要であることを示している。そこで，本県病害虫防除所では，飛来時期から9月下旬までウンカ類発生情報を定期的に発表し，適期防除の実施率を高めるよう努めている。

近年，無人ヘリコプターの普及が進み，主要な防除手段となっている。熊本県でも

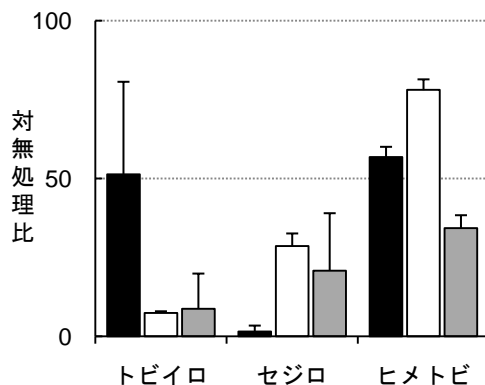


図4 05年以降に実施した長期残効性箱施薬剤の3種ウンカに対する防除効果

対無処理比：各ウンカの密度が1頭/株以上となった調査日の累積払い落とし虫数を基に算出。

■：イミダクロプリド箱粒剤，□：フィプロニル粒剤，■：ピメトロジン粒剤。図中のバーは標準誤差。n=3-5。

使用面積が増加傾向にあり、10年現在で延べ25,000haに達している。しかし、使用面積の増加は、作業スケジュールの過密を招いている。また、機体数が限られることから、広域で短期間の作業を必要とする適期防除への対応が困難となっている。今後、本田防除における適期防除の実施率を高めるには、無人ヘリコプターに替わる、低コストかつ簡便な防除手段の開発が必要と考えられる。

III 新規需要米におけるウンカ類の問題

熊本県では、飼料自給率の向上や米の需要拡大を図るため、飼料用や米粉用など新規需要米の栽培を推進しており、10年現在で水稻栽培面積の約10%、4,063haを占めている。熊本県の新規需要米は、5月下旬～6月中旬に移植されるため、飛来するトビイロウンカとセジロウンカの大部分が定着可能である。しかも、米粉用米や飼料用米は主食用米に比べて在圃期間が約1カ月長く、トビイロウンカの増殖が長期間可能となるため坪枯れの発生リスクが高い。さらに、セジロウンカに対する生体防御反応を消失した品種が含まれており、主食用米に比べて第1世代幼虫の密度が高まりやすく、生育阻害や枯死、イネ南方黒すじ萎縮病などの発生頻度も高い傾向にある。このように、新規需要米におけるウンカ類の被害リスクは主食用米に比べて大きいと考えられるが、収益性が低いため十分な防除対策が実施できないという現状がある。また、在圃期間が長い新規需要米に対する現行防除体系の適合性も不明である。今後も栽培面積が拡大すると予想されることから、新規需要米に適した低コストで効果的な防除技術や体系の検討は急務と考える。

引用文献

- 行徳 裕 (2006): 今月の農業 50(6): 50-54.
行徳 裕ら (2007): 九病虫研会報 53: 24-28.
行徳 裕・口本文孝 (2007): 植物防疫 61: 258-262.
東 貴彦ら (2011): 日植病報 77: 34-35.
樋口聡志(2009): 今月の農業 53(3): 24-29.
上和田秀美・鳥越博明 (1998): 植物防疫 52: 119-124.
Matsumura, M. et al. (2008): Pest Manag. Sci. 64: 1115-1121.
松村正哉・大塚 彰 (2009): 植物防疫 63: 293-296.
松村正哉・酒井淳一 (2011): 植物防疫 65: 244-246.
Otsuka, A. et al. (2010): Appl. Entomol. Zool. 45: 259-266.
酒井淳一ら (2011): 日植病報 77: 33.
Sanada-Morimura, S. et al. (2011): Appl. Entomol. Zool. 46: 65-74.
寺本 健 (1999): 今月の農業 43(3): 41-45.

イネウンカ類の薬剤抵抗性：現状と今後の課題

(独) 農業・食品産業技術総合研究機構

九州沖縄農業研究センター 生産環境研究領域

松村 正哉

はじめに

トビイロウンカ *Nilaparvata lugens*, セジロウンカ *Sogatella furcifera*, ヒメトビウンカ *Laodelphax striatellus* の3種はイネウンカ類と呼ばれ、古くからアジア地域の水稻の重要害虫として知られており、それらの防除のためにさまざまな殺虫剤が開発されて使われてきた。1990年代中頃からネオニコチノイド系などの新しい殺虫剤が開発され、イネウンカ類の防除に広く使われるようになった。これに伴い、日本におけるトビイロウンカとセジロウンカの発生面積は大きく減少し、今世紀中頃までイネウンカ類の小発生傾向が続いていた。

しかし、2005年以降、東アジアやインドシナ半島を中心にトビイロウンカとセジロウンカは多発生傾向にあり、各地で大きな被害が発生している。日本においても、西日本を中心にトビイロウンカの多発頻度が高まり、セジロウンカも多発生傾向にある。また、ヒメトビウンカとそれが媒介するイネ縞葉枯病の発生量も、2000年以降、中国東部の江蘇省を中心とする地域で多発生傾向にあり、このところ西日本を中心に増加傾向にある。また、2008年には、ヒメトビウンカが海外から日本に大量飛来するという、これまでになかった現象が起こっている (Otuka et al., 2010)。セジロウンカについては、これまでウイルス病を媒介することは知られていなかったが、2008年に新種のウイルス病であるイネ南方黒すじ萎縮病を媒介することが明らかになり、2010年には西日本においてこのウイルス病の発生が確認されている (松村・酒井, 2011)。

このような近年のウンカ類の多発生の最大の原因は、インドシナ半島や中国で栽培される主なイネ品種がハイブリッド米や良食味米などウンカの増えやすい品種に変わったこと、それによって殺虫剤が多用され、その結果、それぞれのイネウンカ種ごとに薬剤抵抗性が発達したことにあると考えられている (Matsumura et al. 2008 ; 松村, 2009 ; 松村・大塚, 2009)。本講演では、その現状と今後の防除対策・課題について紹介する。

イネウンカ類の発生の特徴

トビイロウンカとセジロウンカは日本では越冬不可能で、毎年、梅雨時期に季節風に乗って海外から飛来する。これら2種の一次飛来源は、ベトナム北部や中国最南部であると考えられている。これらの地域で越冬したウンカが中国南部にまず移動し、1~2世代増殖してから日本に飛来する (Otuka et al., 2008 ; 寒川, 2010)。一方、ヒメトビウンカはイネのほかには小麦など多くのイネ科植物を寄主とし、日本でも越冬可能である。ヒメトビウンカはトビイロウンカのような長距離移動はしないと考えられていたが、近年、中国から6月の麦刈り時期に西日本に大量飛来する事例が確認されている (Otuka et al., 2008; Syobu et al., 2011)。

イネウンカ類で現在おこっている薬剤抵抗性問題の特徴は、飛来源地帯で農薬を多用することによって抵抗性を発達させた虫が多発生し、それが我が国に飛来してくることである。このため、飛

来源地帯でのイネウンカ類の多発要因や薬剤抵抗性の動向を詳しく知る必要がある。九州沖縄農業研究センターではこのような観点から、2006年以降、ベトナム、中国、台湾などとの国際共同研究を通じて、イネウンカ類の種ごとの薬剤抵抗性の動向を明らかにしてきた。

トビイロウンカとセジロウンカ

2006年に日本、中国、台湾、ベトナムで採集したトビイロウンカの薬剤感受性を調べたところ、イミダクロプリド（商品名アドマイヤー）に対して抵抗性が発達していることがわかった。一方、フィリピンのトビイロウンカの半数致死薬量の値は低く、抵抗性の発達は東アジアとインドシナ半島のみで起こっていると考えられた。トビイロウンカとは対称的に、セジロウンカはイミダクロプリドに対して感受性であった（Matsumura et al., 2008）。

次に、トビイロウンカのフィプロニル（商品名プリンス）に対する感受性を調べたところ、イミダクロプリドとは対称的に、どの地域の虫も感受性であった。一方、セジロウンカではどの地域の虫も半数致死薬量の値が高く、抵抗性の発達がアジアの広範囲の地域で起こっていると考えられた。

以上から、トビイロウンカはイミダクロプリドに対して、セジロウンカはフィプロニルに対してそれぞれ種特異的に抵抗性を発達させていることが明らかになった。日本に飛来するトビイロウンカとセジロウンカの薬剤抵抗性のレベルは、2005～2006年に上記と同様な種特異的な薬剤抵抗性発達が認められ、その後2010年まで同様の傾向で推移している（Matsumura et al., 2009; Matsumura and Sanada-Morimura, 2010; 松村ら、未発表）。

ヒメトビウンカ

近年、中国の浙江省と江蘇省のヒメトビウンカにイミダクロプリド抵抗性の発達が見られている。この背景には、2000年以降に江蘇省を中心にヒメトビウンカとイネ縞葉枯病が多発してイミダクロプリド剤を使った防除が行われていることがある。これに対して九州地域では、福岡、熊本、佐賀県においてフィプロニルに対する抵抗性発達事例が報告されている。

このように、ヒメトビウンカでは、同じ種でありながら地域によって異なる薬剤に対する抵抗性発達がみられている。このような状況の中で、2008年6月に中国から日本にヒメトビウンカが大量飛来した。飛来した虫の薬剤抵抗性の性質は、中国江蘇省のものと同様でイミダクロプリドに抵抗性が発達していた（Otuka et al., 2010）。飛来したヒメトビウンカは日本で越冬可能であるため、2008年に海外飛来が起こった地域では、飛来虫と土着虫が混在・交雑することによって、2008年夏以降、イミダクロプリドとフィプロニルに対する感受性が共に低下している集団も観察されている（Sanada-Morimura et al., 2011）。今後は、地域ごとにヒメトビウンカの薬剤感受性の程度に変異が生じる可能性があるため、薬剤抵抗性のモニタリングについては県や地域ごとにきめ細かに行う必要がある。

今後の防除対策と課題

以上のように、イネウンカ類3種ともに、主な箱施用薬剤に対して抵抗性発達が確認され、単一成分の箱施用薬剤の効果持続時間が従来に比べて短くなっていると考えられる。このため、イネウンカ類の多量・多回数の飛来がある場合には、箱施用薬剤のみではなく、本田の基幹防除や臨機防

除を徹底する必要がある。

我が国の稲作においては、良食味が重視されるため、これまでウンカ類抵抗性遺伝子を導入した水稻品種はほとんど普及していない。しかし今後は、イネウンカ類の飛来量が多い西日本地域では、箱施用剤を用いた薬剤防除体系に代わる方策として、イネウンカ類抵抗性品種の導入を検討することも重要である。トビイロウンカについては、既にマーカー育種によってヒノヒカリと栽培特性・食味ともに同等の抵抗性品種「関東 BPH1 号」が育成・実用化されている。イネ縞葉枯病抵抗性遺伝子についても、現在、良食味水稻品種への導入がすすめられている。

イネウンカ類3種は、日本のみならずアジア地域を広域に移動する害虫である。このため、日本のみならず、イネウンカ類の飛来源となる地域を含めた発生予察および防除対策が必要であり、それには国際的な情報交換や共同研究が不可欠になる。また、殺虫剤の使用を前提としたウンカ類の防除対策のあり方についても、とりわけインドシナ半島などの熱帯地域では見直しが必要と考えられる。今後のウンカ類の発生予察と管理においては、飛来源地域では、①国を超えた薬剤抵抗性モニタリングとトラップ等による発生時期・量の把握、②それらの情報交換ネットワークの確立、③抵抗性品種への置き換え、④薬剤使用量の削減とそれによる天敵類の保護活用、が重要である。一方、日本では、①飛来源情報を盛り込んだ飛来予測システムの開発、②近年増加しているウンカ媒介ウイルス対策のための保毒虫率簡易検定法の開発、③防除対象種に効果の高い薬剤の選定、④移植時期をずらす等の耕種的防除の採用、⑤良食味米、飼料用米へのウンカ抵抗性遺伝子の導入、が重要である。

引用文献

- 松村正哉 (2009) アジア地域イネウンカ類の殺虫剤抵抗性の現状と今後の課題. 植物防疫, 63: 745-748.
- 松村正哉・大塚彰 (2009) ヒメトビウンカとイネ縞葉枯病の近年の発生状況. 植物防疫, 63: 293-296.
- Matsumura, M. et al. (2008) Species-specific insecticide resistance to imidacloprid and fipronil in the rice planthoppers *Nilaparvata lugens* and *Sogatella furcifera* in East and South-east Asia. *Pest Manag. Sci.* 64: 1115~1121.
- Matsumura, M. et al. (2009) Current status of insecticide resistance in rice planthoppers in Asia. pp 233-244. In Heong, K. L. and Hardy, B., eds. *Planthoppers: New Threats to the Sustainability of Intensive Rice Production Systems in Asia*. Los Baños (Philippines): International Rice Research Institute.
- 松村正哉・酒井淳一 (2011) セジロウンカが媒介するイネ南方黒すじ萎縮病 (仮称) の発生. 植物防疫 65: 244-246.
- Matsumura, M. and S. Sanada-Morimura (2010) Recent status of insecticide resistance in Asian rice planthoppers. *JARQ* 44: 225-230.
- Otuka, A. et al. (2008) A migration analysis for rice planthoppers, *Sogatella furcifera* (Horváth) and *Nilaparvata lugens* (Stål) (Homoptera: Delphacidae), emigrating from northern Vietnam from April to May. *Appl. Entomol. Zool.* 43: 527-534.
- Otuka, A. et al. (2010) The 2008 overseas mass migration of the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus*, and subsequent outbreak of rice stripe disease in western Japan. *Appl. Entomol. Zool.* 45: 259

~266.

Sanada-Morimura, S. et al. (2011) Current status of insecticide resistance in the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus*, in Japan, Taiwan, and Vietnam. *Appl. Entomol. Zool.* 46: 65~73.

寒川一成 (2010) 緑の革命を脅かしたイネウンカ. *グイーツーソリューション*, 名古屋.

Syobu S. et al. (2011) Trap catches of the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* (Fallén) (Hemiptera: Delphacidae), in northern Kyushu district, Japan in relation to weather conditions. *Appl. Entomol. Zool.* 46: 41-50.

イネウンカ類の長距離移動の最近の傾向

(独) 農業・食品産業技術総合研究機構 九州沖縄農業研究センター

大塚 彰

はじめに

トビイロウンカ、セジロウンカ、そしてヒメトビウンカは、イネの重要害虫である。特にトビイロウンカは、多発生時にはイネの坪枯れ被害を引き起こし、収量に多大な影響を及ぼす。2005年には、トビイロウンカが中国、韓国、日本など東アジアで大発生し、九州ではその被害などで作況指数が94にまで低下した。また、2008年6月にはヒメトビウンカが多量に飛来し、西日本を中心にイネ縞葉枯病を多発させた(Otuka et al., 2010)。さらに2010年には、セジロウンカが媒介する新しいウイルスが西日本各地で確認された(松村・酒井, 2011)。このように西日本ではイネウンカ類の脅威が続いている。

ウンカは長距離移動性の昆虫であり、低気圧に伴う強風を利用して東シナ海を越え、日本に飛来すると考えられている。農研機構などは、害虫管理に役立てるためにウンカの飛来を予測するシミュレーションモデルを開発し(Furuno et al., 2006)、梅雨期の日々の飛来予測のほか(Otuka et al., 2005)、様々な長距離移動解析を行ってきた(Otuka et al., 2008; 大塚ら, 2005)。以下では、東アジアにおけるイネウンカ類の長距離移動について最近のトピックを紹介する。

ベトナム北部から中国南部への1次移動の最近の傾向

日本に飛来するトビイロウンカとセジロウンカの越冬地はベトナム北部、中国海南島などイネが周年栽培される地域である。ベトナム北部では、1月に移植して6月に収穫する冬作と、2月下旬から3月上旬に移植して6月に収穫する晩春作があり(大塚ら, 2007)、こうした冬春作のイネで越冬したウンカは、4月下旬から5月上旬に移出の盛期を迎える(Otuka et al., 2008)。この時期に移出するウンカは、南西の季節風により中国南部に移動し、4月初旬に移植された早稲(2期作の1作目)に侵入する(Otuka et al., 2008)。これが1次移動の典型的な様式である。

しかし最近の研究によると、この1次移動の開始時期がベトナムと国境を接している広西壮族自治区で早期化していると報告されている。例えば、広西南部の龍州では初出現日の30年平均値より10日程度早期化しており、これは冬季のインドシナ半島北部の気温が高いことと相関がある(Hu et al., 2010)。また越冬地での2月の気温と龍州の4月の予察灯誘殺虫数との正の相関も示されている(He et al., 2010)。気候変動下のウンカ発生の観点から、今後、越冬地であるベトナム北部の冬季気温推移が、春以降の東アジアでのウンカ発生量に及ぼす影響には注目していく必要があるだろう。

中国での多発生要因

中国でウンカが多発する要因として、感受性品種の栽培、虫の殺虫剤感受性の低下、殺虫剤の多用による天敵の減少、秋の高温など複合的な要因が挙げられてきた(Cheng, 2006)。最近これらに加えて中国での稲の作型の変化も一因であることが分析されている。

1次移動で中国南部に移動したウンカは、1-2世代増殖し、6月から7月に中国長江下流域や、

日本、韓国へ長距離移動する。2次移動である。湖北省南部、湖南省北部、江西省北部、安徽省南部と中央部を含む長江下流域は、ウンカが多発地帯である。2006年8月末に南京市で観測されたトビイロウンカが多飛来は、この多発地帯の中稲で増殖した虫によって起こった。中稲とは、年1回栽培するイネであり、長江下流域では1997年以降この中稲が増加し、2期作が減少している (Hu et al., 2011)。この中稲は、5月末から6月中旬に移植し、9月から10月に収穫するので、その移植直後の若いイネが、2次移動の侵入時期である6月から7月と重なる。したがってトビイロウンカは、イネの栄養成長期という増殖に好適な時期に侵入し、初期の増殖率を上げることができ、かつ早い時期に侵入することにより、増殖世代数を3世代にでき、さらに秋の高温が重なればもう1世代増やすことも可能となる (Hu et al., 2011)。このように作期が虫の長距離移動と同期することにより増殖率がさらに増加し、ウンカ多発の要因のひとつになっている (Hu et al., 2011)。

個体群の境界を越える移動

イネにはトビイロウンカに対する抵抗性遺伝子がいくつか知られており、こうした遺伝子を持つ品種を加害できる個体群 (バイオタイプ) が調べられてきた。アジアでは地域ごとにバイオタイプの変化の時期が異なり、これを基にアジアのトビイロウンカは3つの個体群に分けられている (寒川, 1992)。日本に飛来するトビイロウンカは、ベトナム北部から中国、台湾、韓国に生息する東アジア個体群に属する。薬剤感受性の研究でも、東アジア個体群のトビイロウンカは同じような感受性を示し、東アジア個体群というまとまりが支持されている (Matsumura et al., 2008)。東アジア個体群の南に隣接するのは東南アジア個体群で、ベトナム南部、カンボジア、タイなどインドシナ半島やフィリピンに分布するトビイロウンカが含まれる。この熱帯地域のトビイロウンカは、翅型発現性 (Nagata and Masuda, 1980) や薬剤感受性 (Matsumura et al., 2008)、絶食耐性 (Wada et al., 2008)、産卵前期間の長さ (Wada et al., 2007) が東アジア個体群と異なる。

台湾は、九州に飛来するウンカの飛来源の一つと考えられ (大塚ら, 2005)、そこでのウンカの発生状況は日本に影響する。台湾の個体群は、移動解析 (Huang et al., 2010) や薬剤感受性 (Matsumura et al., 2008) から東アジア個体群に属すると考えられるが、台湾とフィリピンのルソン島との距離が近いことや、移動解析からフィリピンが飛来源と推定される事例が見つかっている (Huang et al., 2010) ことなどから、東南アジア個体群に属するフィリピン個体群が個体群間の境界を越えて遺伝的交流があるのではないかと考えられる。しかしこれまでの解析は事後の移動解析が主体であり、飛来した個体群の性質がフィリピン個体群に一致するかは不明であった。

そこで、個体群の境界を越える移動をより確かに証明するために、フィリピンから台湾への移動を予測し、その飛来直後に飛来個体群を捕獲し、個体群を特徴づける薬剤感受性を検定した。

予測で、イネウンカ類長距離移動シミュレーションモデルと日々の気象データを用いて2010年7月から9月まで行った。この期間は台湾での2期作の夏作栽培期間に当たる。シミュレーションではフィリピンのルソン島にウンカが飛び立つ飛び立ち域 (100km四方) を設定し、明け方と夕方に飛び立つとしてウンカの移動先を予測した。過去の解析でも台風が台湾に接近した時に予察灯の捕獲虫数が増加すること分かっていたので、台風の発生を待った。

7-8月は台湾に接近する台風はなかった。ところが、9月8日に台風10号が台湾南東に発生し、8日から9日に掛けて台湾とフィリピン間の海を西進した。飛来予測では、ウンカが8日夕方にルソン島

を飛び立ち、台風を中心の回りに吹く風によって反時計回りに移動し、9日朝に台湾南東部に飛来すると予測された。そこで台風通過後9月11日に台湾東南部の水田で発生調査を行った。

その結果、台東県池上郷に設置された予察灯にはトビイロウンカは誘殺されていなかったが、予察灯の南部30kmではトビイロウンカのオスが数頭捕獲された。この地域が飛来の北限と考えられた。しかし薬剤感受性検定に必要なメスは捕獲できなかった。さらに南部の台東市でようやく雌雄の長翅成虫が発生しており、メス50頭を捕獲した。調査水田では幼虫や短翅成虫は発生しておらず、飛来虫と考えられた。4世代増殖後に薬剤感受性検定を行った結果、飛来個体群はイミダクロプリドに対する半数致死量LD₅₀が0.08μg/gであり、既報の東アジア個体群の値 (Matsumura et al., 2008) より小さかった。この薬剤感受性検定と移動予測の結果から飛来個体群は、フィリピンから移動した個体群であると推定された。

薬剤感受性や翅型発現性など重要性質が異なる東南アジア個体群、特にフィリピン個体群が台湾に飛来することで起こる遺伝子交流がどのような効果をもたらしているかについては、詳細は分からない。しかしフィリピンからの飛来個体群の防除方法は、台湾個体群と異なる可能性があるため、こうした個体群境界を越えた飛来には、今後とも注意が必要である。

ヒメトビウンカの海外からの飛来

これまで紹介した2種の他に、ヒメトビウンカもイネの重要害虫である。ヒメトビウンカは、イネ縞葉枯病ウイルス (RSV) の媒介虫として知られており、休眠性を持ち日本国内で越冬可能である。このため、海外からの飛来侵入と飛来個体群のイネ縞葉枯病流行への関与については、これまでその可能性が指摘されているものの、飛来個体群と土着個体群との区別が困難であるため、詳細は明らかではなかった。

2008年6月初めに、九州西岸、中国地方日本海側でヒメトビウンカの多飛来があり、その後イネ縞葉枯病が多発生した。この飛来について、農研機構などが飛来の実態解明、飛来した個体群の薬剤感受性の検定、飛来源の推定、推定された飛来源での発生調査を行った (Otuka et al., 2010)。その結果、

1. 2008年6月5日に長崎県と鹿児島県のトラップでそれぞれ63頭と106頭のヒメトビウンカが捕獲された。その直後の鹿児島県農業開発総合センター内の水田では、株あたり4～5頭のヒメトビウンカ長翅成虫が確認された。
2. 時間を遡って気流を追跡する後退軌道解析を行ったところ、推定された飛来源は中国江蘇省であった。
3. 飛来直後に採集した個体群 (飛来個体群) のRSV保毒虫率は9.2～11.5%であり、江蘇省の同時期の保毒虫率(17.2%)と同様に高く、日本の土着個体群に比べて高かった。
4. 多飛来があった九州西岸と中国地方日本海側 (山口県、島根県) では、飛来後にイネ縞葉枯病の多発生が起こった。
5. 飛来個体群は、殺虫剤のイミダクロプリドに対して感受性低下し、フィプロニルには感受性低下はみられない。この特性は、江蘇省で採集した個体群と同様であった。一方、飛来前に採集した日本の土着個体群は、イミダクロプリドに対して感受性低下はみられず、フィプロニルに感受性低下していることから、飛来個体群と薬剤感受性が異なっていた。

6. 江蘇省での発生調査では2000年以降ヒメトビウンカとイネ縞葉枯病が大発生しており、飛来源となりうるということが分かった。6月初め前後は、小麦の収穫時期で、越冬後の世代の移出時期に当たる。

以上の結果から、2008年6月に多数捕獲されたヒメトビウンカは、長江下流域の米麦2毛作地帯から東シナ海を越えて西日本に飛来したものと考えられることが分かった (Otuka et al., 2010)。日本で越冬が可能なヒメトビウンカは、これまで土着性の昆虫と考えられてきたため、この研究はヒメトビウンカの海外飛来が示された最初の例となった。

さらに、2009年と2011年には、韓国の西側沿岸で多飛来が起こったことが報告されている。後退軌道解析により飛来源を推定した結果、この場合も中国江蘇省が飛来源であると推定されている。このように、飛来源では現在もヒメトビウンカの多発生が続いており、移動に適した気象条件になれば、6月初め前後に再び海外飛来が起こる可能性があり、今後も注意深くモニタリングする必要がある。

また、薬剤感受性が異なる飛来個体群と土着個体群は混在もしくは交雑可能である。既に九州では、2008年夏以降、主要な箱施用薬剤であるイミダクロプリド剤とフィプロニル剤の両方に感受性低下を示す個体群が確認されているため (Sanada-Morimura et al., 2011)、モニタリングの重要性が増している。

ヒメトビウンカの飛来予測技術

九州で過去に2008年のヒメトビウンカ飛来と同様な飛来がないか探索した研究は、西日本で海外飛来の起こる頻度を明らかにしている (Syobu et al., 2011)。さらに、ヒメトビウンカについても他2種と同様に飛来予測ができ、飛来時期と飛来地域が予測できれば、防除対策に有用な情報となるであろう。そのためには移動シミュレーションモデルをヒメトビウンカの移動実態に合わせる形で改良することが必要となっている。ヒメトビウンカは、熱帯性の他2種と異なり、中緯度で越冬できるので、例えば移動時の気温に対する羽ばたき特性などが異なる可能性もある。また有効積算温度を用いて飛来源での移出時期を推定することも予測精度向上にとって重要であろう。こうした研究を進めることでイネウンカ類3種の飛来予測が可能となっていくことと期待される。

<参考文献>

- J. Cheng (2006) Proc. International Workshop on Ecology and Management of Rice Planthopper, Hangzhou, China, 16-19 May 2006, 43-44.
- A. Furuno et al. (2005) Agricultural and Forest Meteorology, 133:197-209.
- G. Hu et al. (2010) Population Ecology, 39(6):1705-1714.
- G. Hu et al. (2011) Bulletin of Entomological Research, 101:187-199.
- S.-H. Huang et al. (2010) Applied Entomology and Zoology, 45(3):521-531.
- M. Matsumura et al. (2008) Pest Management Science, 64: 1115-1121.
- 松村正哉・酒井淳一 (2011) 植物防疫, 65(4):244-246.
- T. Nagata and T. Masuda (1980) Applied Entomology and Zoology, 15:10-19.
- 大塚彰ら (2005) 応動昆, 49(4):187-194.

- A. Otuka et al. (2005) *Applied Entomology and Zoology*, 40(2):221-229.
- 大塚彰ら (2007) *植物防疫*, 61(5):249-253.
- A. Otuka et al. (2008) *Applied Entomology and Zoology*, 43(4):527-534.
- A. Otuka et al. (2010) *Applied Entomology and Zoology*, 45(2):259-266.
- S. Sanada-Morimura et al., (2011) *Applied Entomology and Zoology*, 46:65-73.
- 寒川一成 (1992) *九州病虫害研究会報*, 38:63-68.
- S. Syobu et al. (2011) *Applied Entomology and Zoology*, 46:41-50.
- T. Wada et al. (2007) *Journal of Applied Entomology*, 131(9-10):698-703.
- T. Wada et al. (2009) *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 130:73-80.

イネウンカ類のバイオタイプ研究の現状と展望

(独) 農業生物資源研究所 加害・耐虫機構研究ユニット

小林 徹也

イネウンカ類におけるバイオタイプの発見

バイオタイプとは、狭義には、耐虫性の寄主作物に対して異なる加害性を獲得した集団あるいは個体である。イネウンカ類のバイオタイプに関する諸問題は、アジアにおけるウンカ抵抗性イネ品種の普及とともに生じ、特にトビイロウンカにおいて顕在化している。1960年に設立された国際稲研究所 (IRRI) は、1966年からトビイロウンカ、1970年からはセジロウンカに対する抵抗性遺伝子の探索を開始し、アジアの広範囲のイネ在来種を調査して多くの抵抗性の品種を発見した。そして、これらの品種を持つ遺伝子を高収量の IR 品種に導入して抵抗性品種を育成し東南アジア諸国での普及を図った。まず、1973年にはトビイロウンカ抵抗性遺伝子 *Bph1* を持つ最初の品種 IR26 が世に出され広く栽培された。しかし、早くも2年後の1975年にはこれを加害するウンカ個体群がフィリピンやインドネシアで発見され、抵抗性が破られたことが明らかになった。この現象は IRRI の実験室における選抜試験でも再現され、野生のトビイロウンカ集団は、抵抗性品種上で10世代選抜すればこれを加害する集団に変化することが明らかにされた。*Bph1* に対する加害性を獲得した集団は従来の個体群と区別して、バイオタイプ2と名付けられた。その後、1976年に抵抗性遺伝子 *Bph2* を持つ次のイネ品種 IR36 が普及に移されたが、やはり数年後にはそれを加害するバイオタイプの出現が報告され、1991年までに完全に抵抗性を失っている。

ウンカ抵抗性品種の現状

現在までに、野生イネ由来のものも含め、32のトビイロウンカ抵抗性遺伝子、16のセジロウンカ抵抗性遺伝子等が知られている。遺伝解析から、イネの持つウンカ抵抗性は優性または劣性の主要遺伝子が支配しているほか、QTL解析で検出されるマイナー遺伝子も寄与している。現在主に使われている抵抗性遺伝子は *Bph1*, *bph2*, *Bph3*, *bph4* であり、一部の国では *bph5*, 6, 7, 9, 10 など加わる。*Bph1* と *bph2* のもつ抵抗性は、現在のトビイロウンカ個体群に対してはすでに無力化しているものの、*Bph3*, *bph4* を導入した品種や、QTL因子を同時に持つ IR64 に対しては、これを加害するバイオタイプの出現はいまだ一部の地域に限られている。現在、抵抗性品種の育種においては、複数の抵抗性遺伝子をひとつに品種に蓄積する「ピラミディング」によりバイオタイプの出現を遅らせ、個々の抵抗性遺伝子や品種の効果を長持ちさせる試みがされている。また、施肥量や殺虫剤散布なども耐虫性に大きく影響するため、これらを考慮した栽培体系が研究されている。一方、日本においては、1980年代から90年代にかけてインディカ品種の持つ *Bph1*, *bph2*, *Bph3*, *bph4* をジャポニカ品種に導入した育種素材が次々開発された。また、2007年には、野生イネ *Oryzae officinalis* 由来の抵抗性遺伝子 *bph11* を導入した初の実用品種、関東 BPH1 号が品種登録されている。

日本に飛来するトビイロウンカのバイオタイプ

日本の水田で発生するトビイロウンカは、インドシナ半島北部から中国南部に移動して増殖し、

下層ジェットにより初夏に日本に運ばれた個体群であると考えられている。このため、日本で発生するトビロウンカには、飛来源となる地域で発達したバイオタイプが含まれる。1989年ころから日本に飛来するトビロウンカ個体群は抵抗性遺伝子 *Bph1* を加害するバイオタイプ 2 に変化し、さらに 1990 年代には *Bph1* と *bph2* の両方を加害できるバイオタイプに変化した。このため、東南アジアや東アジアの国々の抵抗性品種の栽培によって起きるバイオタイプの変化は、日本における抵抗性品種の開発にも大きく影響する。例えば、先に述べた *bph11* を導入した品種が育成されたのは、これが未だ日本以外で使用されていない抵抗性遺伝子であるからで、日本における有用性が期待されている。

トビロウンカ抵抗性品種の防御メカニズム

トビロウンカ抵抗性品種がウンカの加害に対抗する仕組みはさまざまに研究されてきた。まず、現象的にはウンカは感受性品種を抵抗性品種より選好する。抵抗性品種上ではウンカの発育は遅れ、死亡率は高い。また、成虫まで育っても体は小さく、産卵数も少ない。さらに、行動解析によると、トビロウンカは、抵抗性品種においても感受性品種と同様に吸汁場所を探索し、口針を刺す行動を示すが、感受性品種において 2 時間以上みられる師部からの篩管液の吸汁が抵抗性品種では多くは 10 分に満たない。このため、トビロウンカ抵抗性品種は、吸汁行動を阻害することによってウンカの被害を免れていると考えられる。吸汁行動を阻害するさまざまな要因が提唱・検討されており、抵抗性品種の篩管液に含まれる吸汁阻害物質についてもいくつかの候補が挙げられている。しかし、現在までに、吸汁阻害を起こす主要なメカニズムは明らかにされていない。

イネの持つ耐虫性遺伝子の単離は遅れていたが、2009 年にイネの持つトビロウンカ抵抗性遺伝子 *Bph14* の遺伝子が初めてクローニングされ、その機能解析から、*Bph14* はイネのサリチル酸経路を活性化するほか、師部にカロースを蓄積して篩管を閉塞させることなどが報告された。また、*Bph14* タンパク質はすでに知られている病害抵抗性遺伝子と同様の CC-NB-LRR 構造を持つことから、イネの耐虫性機構と耐病性機構の共通性が注目されている。

バイオタイプの遺伝

トビロウンカバイオタイプの持つ加害能力の遺伝についてはいくつかの研究例があり、そのほとんどは、加害能力がポリジェニックに支配されていることを示唆している。これは、植物と害虫の間に「遺伝子対遺伝子説」が成立するイネ—ツマグロヨコバイや、コムギ—ヘシアンバエとは大きく異なる。なぜトビロウンカの加害性の遺伝がこれらの害虫種と異なるかは明らかではない。少なくとも、トビロウンカのバイオタイプの出現は、抵抗性品種の栽培によって野生個体群が選抜され、複数の加害性因子の頻度が集団内で上昇した結果生じていると考えられる。このため、トビロウンカの抵抗性品種の加害因子を特定することは、上記の種より難しいと予想される。

バイオタイプ研究の今後

抵抗性イネ品種を利用したトビロウンカの防除は世界的にも関心が高い。抵抗性品種を利用したウンカ類の防除は、農薬の使用を抑えられるため、経済的であると同時に、天敵を保存できることなどから環境保全型農業の実現に貢献する。一方、限られた資源である抵抗性遺伝子を有効に活

用し、品種の効力を持続させるためには、バイオタイプの出現をできるだけ遅らせる必要があるが、このためには、抵抗性品種の育種や栽培体系の一層の高度化が必要となる。しかし、バイオタイプの出現と加害の分子メカニズムは現在までほとんど研究されてない。バイオタイプ研究の次の段階では、遺伝子レベルの解析が鍵となる。農業生物資源研究所では、次世代シーケンサー等を用いてトビイロウンカ等の大量の遺伝子情報を蓄積しつつあり、これらを利用したバイオタイプの遺伝子レベルでの解析が始まっている。今後、加害メカニズムの解明につながる成果が期待できるであろう。

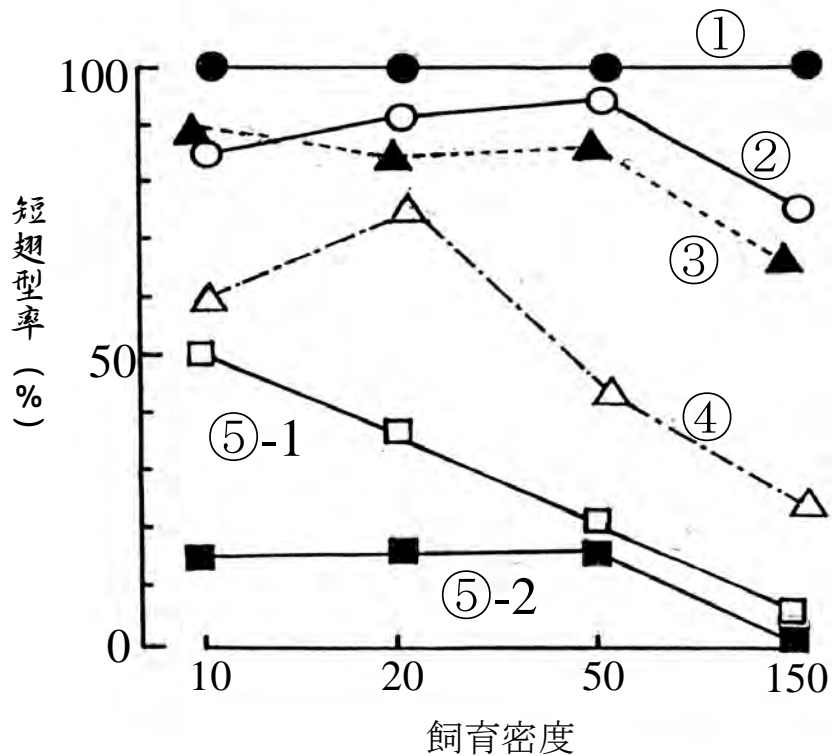
トビイロウンカにおける翅型、翅長、および体色の遺伝的制御機構

佐賀大学名誉教授

藤條 純夫

トビイロウンカの翅型発現性は、主に生息密度によって決められる。メスは、低密度では短翅型を発現し、密度が上昇するにつれて長翅型の発現率を高める。一方、オスは、低密度では、長翅型を発現する。密度の低い状態では、オスが長翅型になることによって、短翅型のメスを探索するのに都合がよい。中密度では短翅型発現性を強めるが、さらに密度が高くなると長翅型の比率を高める。密度上昇により劣化する環境から、メスとともに、分散し他所に移動するのに適応している。長翅型は、短翅型に比べて、体色が黒く、産卵前期間が長く、乾燥・絶食耐性も高く、移動に適応した形質を示す¹⁾

トビイロウンカの翅型発現性に関しては、従来、上述のようなことが認められていた。しかし、野外で採集した群の性状は、かなり異なる。永田らは東南アジアで採集したトビイロウンカは高密度でも長翅型をほとんど発現しない群が存在することを明らかにした²⁾。さらに、筆者の元の研究室では、諸岡 直が中心になって、梅雨時、あるいは梅雨明け直後、九州各地の水田から、長翅型の成虫を50頭前後採集し、それぞれの1-2世代後の孵化幼虫にイネ芽出し苗を与えて、密度以外は同じ条件で成虫まで飼育することにより、幼虫時の密度に対する成虫の翅型発現性を比較した。メスについてみると、日本で採集した43群のうち、半分は低い密度でも短翅型の発現率が低い、すなわち長翅型発現性が高い群(⑤-1、2)、1/3は、それまで知られたように、密度が高くなるにつれて短翅型の比率を減少させる密度依存性の群(④)であった。残りの6群は高い密度で飼育してもほとんどが短翅型となる短翅型発現性の高いもの(①、②、③)であった(図1)³⁻⁶⁾。それらの内、どの密度でも短翅型しか発現しなかった群(①)でも、発育段階の早いイネを吸汁させると短翅型になったが、収穫期前のイネでは20%ぐらいが長翅型になった⁸⁾。すなわち、長翅型として日本に飛来し、その後は短翅型の世代を繰り返していても、イネが枯れるころになると、一部が長翅型になり、他所に分散・移動できる群であったと判断される。図1には、インドネシア、マレーシアおよびフィリピンの36カ所で採集した群についての結果も示した。36群はすべて短翅型発現性が高く(①、②、③)、中国・台湾で採集した6群も短翅型発現性が比較的高かった(③、④)³⁻⁶⁾。



トビイロウンカ採集群の密度に対する翅型発現性に基づくグループ分け

グループ	反応パターン	採集国			
		日本	中国	台湾	熱帯アジア
短翅型発現性	① ②	3	—	—	25
準短翅型発現性	③	3	3	1	11
密度依存性	④	16	—	2	—
準長翅型発現性	⑤—1	13	—	—	—
長翅型発現性	⑤—2	8	—	—	—
合計		43	3	3	36

上図に示した密度に対する翅型反応性のどれに該当するかを示した。

熱帯アジア：インドネシア、マレーシア、フィリピン。

図1 東南アジアで採集した85群のトビイロウンカを、飼育密度以外は、同じ条件で飼育した場合の、密度と短翅型率の比較

このように、生息密度に対する翅型発現性には極めて大きな遺伝的変異がある。熱帯、亜熱帯アジアでは、定着生活に適した短翅型発現性の高いものが主体であり、それらは短翅型として周辺のイネで世代を繰り返すが、収穫期前のイネから吸汁すると長翅型となり他所に移出するものとみてよいだろう。日本で採集された短翅型発現性の高い群も、そうした地域からルートは不明だが、移入してきた可能性がある。移動を繰り返すことにより、長翅型発現性が強まり、そうした個体群が日本に移入してくる可能性が高いことを、これらの結果は示している。

諸岡は、佐賀県で採集した1つの群に由来する幼虫を高密度条件（図1，150頭／容器）で飼育し、得られた同じ翅型の成虫を選抜・交配させることを100世代近く繰り返した。その結果、広範囲の幼虫密度で、短翅型を、あるいは長翅型を極めて高率に発現する系統を作出した^{5,6,9)}。その過程で、メスには5段階の、オスには4段階の翅長があり、基本的には翅長が密度によって制御されていることをみいだした⁹⁾。彼は、こうして作出した系統を用いた詳細な交配実験の結果から、トビイロウンカでは、一対は常染色体、一対はX性染色体に存在する短翅化遺伝子が等価的・加算的に働き、数が多くなるほど、翅長が短くなり、翅型が決定されるという説を提起した⁹⁾。短翅化遺伝子を、XX型であるメスでは、0、1、2、3、4個もつ個体が、XY型であるオスでは、0、1、2、3個もつ個体が存在することになり、メスには5段階の、オスには4段階の翅長があることも、この説を裏付けるものである。短翅化遺伝子を多くもつ個体ほど翅が短くなり短翅型を、少なくともつ個体ほど翅が長くなり長翅型を発現するようになるという説である。

さらに、諸岡は体色にも遺伝的変異があり、その発現も、上記の短翅化遺伝子と同様に、一対は常染色体、一対はX性染色体に存在する黒色化遺伝子が等価的・加算的に働いて決定されるという説を提起した⁹⁾。

諸岡は、選抜によって得られた特定の体色と翅型を示す4つの純系、すなわち、BS（黒色・短翅）、BL（黒色・長翅）、YS（黄褐色・短翅）およびYL（黄褐色・長翅）の4つの系統をもちいて、一連の交配実験に1年近くも要するが、交配実験をさらに8-10回繰り返すことにより、翅型も体色も、2つの主働遺伝子によって制御されていることを確認した。現在、それらの成果を論文として発表する予定である。

生活史特性は、表1にあるように、4つの純系間でかなり異なる。短翅化遺伝子と黒色化遺伝子は、翅型や体色という表現型ばかりでなく、それらの組み合わせにより、幼虫期間、産卵前期間、寿命などといった生活史特性に多様な変異をもたらすという多面的機能をもっていることが伺われる⁹⁾。その一部の結果を報告した¹⁰⁾。

表1 トビイロウンカ4系統のメスにおける生活史特性

幼虫期間	BS	<	BL	≒	YS	<	YL
産卵前期間	BS	<	YS	<	BL	≒	YL
寿命 (未交尾)	BL	≒	YS	<	YL	<	BS
(交尾)	YS	<	BL	≒	YL	≒	BS
BS: 黒色・短翅型系統,		BL: 黒色・長翅型系統					
YS: 黄褐色・短翅型系統,		YL: 黄褐色・長翅型系統					

<参考文献>

- 1) 岸本良一: 四国農試研究報告 15: 1-106 (1965).
- 2) Nagata, T. and T. Masuda : Appl. Entmol. Zool, 15: 10-19 (1980).
- 3) Iwanaga,K., S. Tojo, T. Nagata: Entomol. Exp. Appl. 38: 101-108 (1985).
- 4) Iwanaga,K., F. Nakasuji, S. Tojo: Entomol. Exp. Appl. 43: 3-10 (1987).
- 5) Morooka, S., N. Ishibashi, S. Tojo: Appl. Entomol. Zool. 23: 449-458 (1988).
- 6) Morooka,S. and S. Tojo: Appl. Entomol. Zool. 27: 445-454 (1992).
- 7) 藤條純夫: 飛ぶ昆虫、飛ばない昆虫の謎 (藤崎憲治・田中誠二編著) 156-167. 東海大学出版会 (2004).
- 8) 岩永京子・藤條純夫: 応動昆 32: 68-74 (1988).
- 9) 諸岡 直: 鹿児島大学大学院連合農学研究科博士論文 (1992).
- 10) Morooka S., Y. Tanaka and S. Tojo: Appl. Entomol.Zool., 46: 229-237 (2011).

ウンカ類によるウイルス媒介に関する研究の現状と展望

(独) 農業生物資源研究所 昆虫微生物機能研究ユニット

中島信彦

はじめに

ウンカ類が媒介する植物病原ウイルスの代表的なグループには、レオウイルス、テヌイウイルス、ラブドウイルスがある。アブラムシで多くみられるような口針接触による媒介ではなく、虫体内に侵入したウイルスが増殖して唾液腺に到達し、吸汁時に唾液と共に吐出されて植物に伝播するものが多い。国内で問題になるのは主にイネ、海外ではイネの他にもトウモロコシやムギ類でも被害が出る。昆虫によるウイルス媒介は植物だけでなく、ヒトや家畜のウイルス病でも気候変動により媒介昆虫の生息域が拡大して被害が増加すると危惧されている。昆虫が媒介する植物ウイルス病対策としては殺虫剤施用が中心であるが、薬剤抵抗性害虫の出現などでウイルスを保毒した媒介昆虫の生息密度が高まるとウイルス病の被害が顕在化する。媒介昆虫やウイルスに対する抵抗性品種を利用できればよいが、ウイルス・媒介昆虫ともに植物に比較すれば世代更新サイクルが早く、抵抗性を打破するウイルス株や昆虫系統が出現する可能性がある。

近年、ウイルス媒介昆虫のゲノムも解析されるようになり、ウイルス媒介にかかわる昆虫側の因子を解析しようとする試みが始まっている。そのような因子の働きを抑制できれば昆虫媒介性ウイルスによる被害軽減につながるためである。ウンカ類により媒介される主なウイルスとそれらに関する最近の研究例をまとめた。

ウンカ類が媒介するウイルス

国内で発生するウイルスを中心に主要なウンカ類によって媒介される植物ウイルスを表1にまとめた。

レオウイルス

レオウイルス科のウイルスで植物病原性のものは植物と媒介昆虫両者の体内で複製・増殖する。トビイロウンカが媒介するウイルスとしてはイネラギッドスタントウイルス (RRSV) とイネグラッシースタントウイルス(RGSV)が東南アジアで継続的に発生しており、1970年代後半に九州地方でも発生が確認されている。ヒメトビウンカが媒介するイネ黒すじ萎縮ウイルス(RBSDV)はトウモロコシやムギ類にも感染し、最近の被害報告は少ないが、冷涼な地域での発生例が多い。このウイルスに近縁でセジロウンカが媒介する南方黒筋萎縮ウイルス(SRBSDV)が昨年九州で発生した。

SRBSDV と RBSDV の塩基配列相同性はゲノムセグメントの S7, S8, S9, S10 間では約 70%である (Yin et al., 2011)。ウンカ類が媒介するレオウイルスに関してはウイルス粒子を精製する際に粒子表面のスパイクタンパク質が脱落しやすく精製が難しい、ウイルス増殖可能な培養細胞がないなど研究手段に制約が多いことから、2000年ころにゲノム配列が報告されて以降あまり研究は進展しておらず、機能不明のウイルス遺伝子も残されている。しかし、ツマグロヨコバイが媒介するイネ萎縮ウイルスについてはツマグロヨコバイ培養細胞を利用して様々な研究が行われている。感染初期に発現するウイルス遺伝子の RNA サイレncingをイネで引き起こすことにより、ウイルス抵抗性の遺伝子組換えイネも作出されている(Shimizu et al., 2009)。

テヌイウイルス

ヒメトビウンカが媒介するイネ縞葉枯ウイルスが1960年代と1980年代に国内で大流行し大きな被害をもたらした。近年も発生量が増えている。トビイロウンカが媒介するイネグラッシースタントウイルスは1970年代後半に西日本で発生が確認されているが国内での大きな流行はこれまで報

告されていない。しかし、東南アジアでは継続的に発生しており、タイ、ベトナム、インドネシアなどで深刻な被害が発生している (Cabauatan et al., 2009)。

ラブドウイルス

国内ではムギ類北地ウイルスがヒメトビウンカにより媒介される。海外ではトウモロコシウンカが媒介する maize mosaic virus による被害があり活発に研究が行われている。このウイルスは神経系を伝って唾液腺に到達する (Ammar et al., 2009)。

表1. 主なウンカ類が媒介するウイルス

媒介昆虫(学名)とウイルス名	ウイルス分類
トビイロウンカ(<i>Nilaparvata lugens</i>) <i>Rice ragged stunt virus</i> イネラギッドスタントウイルス <i>Rice grassy stunt virus</i> イネグラッシースタントウイルス	<i>Reoviridae, Oryzavirus</i> (レオウイルス科オリザウイルス属) 科名未定 <i>Tenuivirus</i> (テヌイウイルス属)
ヒメトビウンカ (<i>Laodelphax striatellus</i>) <i>Rice stripe virus</i> イネ縞葉枯ウイルス <i>Rice black-streaked dwarf virus</i> イネ黒すじ萎縮ウイルス Northern cereal mosaic virus ムギ類北地ウイルス	科名未定 <i>Tenuivirus</i> (テヌイウイルス属) <i>Reoviridae, Fijivirus</i> (レオウイルス科フィジーウイルス属) <i>Rhabdoviridae, Cytorhabdovirus</i> (ラブドウイルス科サイトラブドウイルス属)
セジロウンカ (<i>Sogatella furcifera</i>) Southern rice black- streaked dwarf virus イネ南方黒すじ萎縮ウイルス	<i>Reoviridae, Fijivirus</i> (レオウイルス科フィジーウイルス属)
クロフツノウンカ(<i>Perkinsiella saccharicida</i>) <i>Fiji disease virus</i>	<i>Reoviridae, Fijivirus</i> (レオウイルス科フィジーウイルス属)
トウモロコシウンカ(<i>Peregrinus maidis</i>) <i>Maize mosaic virus</i>	<i>Rhabdoviridae, Nucleorhabdovirus</i> (ラブドウイルス科ヌクレオラブドウイルス属)

最近の研究例—ウイルス感染虫の EST 解析

ヒメトビウンカ—縞葉枯ウイルス

中国の研究グループが RSV 感染・非感染のヒメトビウンカ虫体 (各 300 頭から) 20 µg の mRNA を抽出し、cDNA 合成後、454 シーケンサーで EST 解析を行った結果が報告されている (Zhang et al., 2010)。これによると平均 230 bp で各々約 20 万 reads を解析し、両者合わせて約 41,500 の unigenes(contigs + singletons)を得ている。感染虫と非感染虫由来のライブラリを比較して発現量に差異が大きかった上位 20 種の遺伝子 (表 2) をみると、vitellogenin 遺伝子の発現量が顕著に増加している。著者らは RSV が経卵伝搬のために vitellogenin の輸送系を利用している可能性について言及している。また、鉄イオン濃度制御に関与する transferrin 遺伝子の発現量も増加しており、ウイルス複製酵素の活性促進に関与している可能性が示唆されている。さらに、60S リボソームタンパク質遺伝子の rpL4 と rpL15 も発現量が増大していた。リボソームタンパク質の中には転写複合体に組み込まれて免疫関連遺伝子の転写制御に関わる例 (rpS3 と NF-κB) も知られており、RSV 感染ヒメトビウンカでは先天性免疫反応が制御されているのかもしれない。

高発現遺伝子が実際のウイルス媒介にどのように関与しているのか、といった機能的な面についてはこれから調べる必要があるが、これまでほとんど手がかりがなかったウンカ類が媒介する植物

ウイルスの媒介にかかわる昆虫側因子の解析を行う素地ができた意義は大きい。

表2 イネ縞葉枯ウイルスへの感染の有無による発現遺伝子の差異

gene ID	リード数		感染虫における発現比率	相同性のある遺伝子名とその生物種
	RSV 感染虫	RSV 非感染虫		
1	2954	7	422	vitellogenin, BPH(トビイロウンカ)
2	422	1	422	phage tail fiber repeat family, <i>Tetrahymena</i>
3	1265	6	210	vitellogenin, BPH
4	136	1	136	vitellogenin, BPH
5	134	1	134	hexose transporter, BPH
6	221	2	110	vitellogenin, BPH
7	109	1	109	vitellogenin, BPH
8	108	1	108	protease, <i>Periplaneta</i> (ゴキブリ)
9	391	4	98	eEF1A, <i>Culicoides</i> (ヌカカ)
10	853	11	78	unknown, <i>Nasonia</i>
11	75	1	75	eIF4E, <i>Spodoptera</i>
12	72	1	72	unknown, -
13	279	4	70	unknown, <i>Tribolium</i>
14	66	1	66	unknown, <i>Corynebacterium</i>
15	65	1	65	unknown, <i>Tribolium</i>
16	509	0	-	unknown, <i>Drosophila</i>
17	436	0	-	unknown, <i>Nasonia</i>
18	380	0	-	vitellogenin, BPH
19	300	0	-	transferrin, <i>Romalea</i> (バッタ)
20	267	0	-	protease inhibitor, shrimp

Zhang et al. (2010) BMC genomics,303, Additional file 4 から簡素化して転載。

トウモロコシウンカーラブドウイルス

トウモロコシウンカは maize mosaic virus を媒介し、亜熱帯地方を中心に分布する。240 頭の消化管組織から EST 解析を行い、他の動物ラブドウイルスのレセプターであるアセチルコリンレセプター(AChR)や contactin-like cell adhesion molecule、被膜 (エンベロープ) をもつウイルスのエンドサイトシスに参与する Clathrin coat assembly protein (ap19) と相同性が高い遺伝子をトウモロコシウンカから見出している(Whitfield et al., 2011)。分類学的に近縁で研究が進んでいるウイルスで判明していることを手掛かりに今後の解析が進められると思われる。

今後の展望

2010年になってようやくウンカ類の発現遺伝子に対するウイルス感染の影響に関する報告がみられるようになった。今後、ヒメトビウンカ—縞葉枯ウイルス以外の組み合わせにおいても発現遺伝子の変動が解析されていけば、これらの情報をもとにウイルス媒介にかかわる媒介昆虫の遺伝子が浮かび上がってくる。それらをクローニングして生化学的に機能を解析した上で媒介抑制につながるような薬剤の開発に向けた取り組みが進展するよう期待している。ウンカ類が媒介する植物ウイルスについては、機能不明のウイルス遺伝子も多く残されており、それらの機能解明も行う必要がある。

昆虫媒介性ウイルスの研究を行うには、材料昆虫の飼育、宿主植物幼苗の供給、定期的なウイルス接種や温室における保毒虫の逃亡対策といった作業に要する労力はかなり負担になる。これらを軽減するために罹病植物を凍結保存して獲得吸汁させる方法 (Zhang et al., 2007) やリーフセグメントによる虫媒テストがイネ科植物でも試みられており (Hughes et al., 2008)、材料維持にかかる労力を軽減する工夫もこの分野の研究人口増加や研究効率向上のために重要である。

文献

- Ammar, ED, Tsai CW, Whitfield AE, Redinbaugh MG, Hogenhout SA (2009) Cellular and molecular aspects of rhabdovirus interactions with insect and plant hosts. **Annual review of Entomology** 54: 447-468.
- Cabauatan PQ, Cabunagan, RC, Choi IR (2009) Rice viruses transmitted by the brown planthopper *Nilaparvata lugens* Stål.. In *Planthoppers: new threats to the sustainability of intensive rice production systems in Asia*. Eds, Heong KL, Hardy B. IRRI, pp357-368.
- Hughes GL, Allsopp PG, Brumbley SM, Johnson KN, O'Neill SL (2008) In vitro rearing of *Perkinsiella saccharicida* and the use of leaf segments to assay Fiji disease virus transmission. **Phytopathology** 98: 810-814.
- Shimizu T, Yoshii M, Wei T, Hirochika H, Omura T (2009) Silencing by RNAi of the gene for Pns12, a viroplasm matrix protein of Rice dwarf virus, results in strong resistance of transgenic rice plants to the virus. **Plant Biotechnology Journal** 7: 24-32.
- Whitfield AE, Rotenberg D, Aritua V, Hogenhout SA (2011) Analysis of expressed sequence tags from Maize mosaic rhabdovirus-infected gut tissues of *Peregrinus maidis* reveals the presence of key components of insect innate immunity. **Insect Molecular Biology** 20: 225-242.
- Yin X, Xu FF, Zheng FQ, Li XD, Liu BS, Zhang CQ (2011) Molecular characterization of segments S7 to S10 of a southern rice black-streaked dwarf virus isolate from maize in northern China. **Virologica Sinica** 26: 47-53.
- Zhang F, Guo H, Zheng H, Zhou T, Zhou Y, Wang S, Fang R, Qian W, Chen X (2010) Massively parallel pyrosequencing-based transcriptome analyses of small brown planthopper (*Laodelphax striatellus*), a vector insect transmitting rice stripe virus (RSV). **BMC Genomics** 11: 303.
- Zhang S, Li L, Wang X, Zhou G (2007) Transmission of Rice stripe virus acquired from frozen infected leaves by the small brown planthopper (*Laodelphax striatellus* Fallen). **Journal of Virological Methods** 146: 359-362.

ウンカゲノム情報とゲノム情報活用基盤開発の現状

(独) 農業生物資源研究所 昆虫ゲノム研究ユニット

末次 克行

1. はじめに

近年のシーケンシング技術の向上により、配列解読に掛るコスト低下とハイスループット化が急速に進んでいる。こうした背景から、進行中のゲノム解読プロジェクト数は近年急速に伸びている(図1)。本研究グループでは現在、次世代型害虫制御技術の開発を研究の柱としており、その一つとしてトビイロウンカ(*Nilaparvata lugens*)のゲノム解析に現在着手したところである。トビイロウンカは吸汁によって発育を阻害し、ウイルス病を媒介するイネの主要害虫である。最新のシーケンシング技術を活用してトビイロウンカゲノム情報を明らかとしていくことで、薬剤耐性に関連する遺伝子の単離、耐虫性打破機構の研究基盤構築、さらには、薬剤の作用機作データベース構築へと繋げていく予定である。本講演では、これまでに得られたゲノム情報と今後の計画、トビイロウンカゲノム情報を利用するためのデータベースの開発状況などについて述べる。

2. これまでに得られているトビイロウンカのゲノム情報と今後の計画

2-1 ゲノムシーケンシング

ホールゲノムショットガン(WGS)データについては、現在のところ Roche/454 FLX Titanium によるシングルエンドリードを約 570 万リード得ている(表 1)。

表 1: これまでに得られている WGS リードの概要

Strain	<i>Izumo</i>
Number of reads	5,747,904
Total length (bp)	2,308,003,939
Average read length (bp)	402
GC content	0.35

トビイロウンカの推定ゲノムサイズは1.2Gbpであることから、現状の配列カバー率は約2となる。一般に、Roche/454 のようなロングリード型の次世代シーケンサーを使って十分に高精度なドラフト配列を得るには、20 以上のカバー率が一つの目安となる(Nagarajan *et al.*, 2010, Aury *et al.*, 2008) ため、まだ不十分な量である。今後、Roche/454 によるシングルエンドリードを増やすことでカバー率を向上させ、*de novo* アセンブルを行うことを予定している。

2-2 トランスクリプトーム

サンガー法による約 15 万の EST が既に得られている(うち、約 37,000EST については公的データベース登録済(Noda *et al.*, 2008))。現在利用可能な EST をアセンブルすることでユニークな配列のセットを作成している(表 2)。本データを基本としながら RNA-Seq によるデータを順次加え、より網羅的なデータとする予定である。

表 2: EST をアセンブルして作成したユニーク配列

Number of ESTs used	134,994
Unique sequences assembled	
Number of unique sequences	40,408
Average length (bp)	713
Median length (bp)	695
Maximum length (bp)	4,526
Minimum length (bp)	100
GC content	0.35

2-3 共生微生物ゲノム情報

トビイロウンカの腹部脂肪体細胞には酵母様共生微生物(yeast-like symbionts : YLS)が共生していることが知られている(Noda *et al.*, 1995)。YLS についても Illumina GAIIx(x115.9) と Roche GS /454 (x3.8)による配列解読が行われている。現在、これらのリードを用いて *de novo* アセンブルを行い、ゲノム配列上で遺伝子予測し、さらに、機能アノテーション情報を付加している状況である。

表 3: アセンブル結果の概要 (YLS ゲノム)

Total length (bp)	23,208,663
Number of contigs	1,979
N50 contig length (bp)	18,399
Maximum contig length (bp)	81,173
GC content	0.56

3. トビイロウンカゲノム情報データベースの開発状況

ゲノム情報はそれ自体価値のあるものだが、そのままの状態では利用者にとって使いやすいものではない。生データに対して各種解析を行うことで有用な情報を取り出し、それらを適切な形で配置するなど利用しやすい形で提供することがゲノム情報を効率良く実際の研究に結び付ける上で重要となる。その一つの形がゲノム情報データベースであり、これまでに多くのゲノムプロジェクトの手により多様なデータベースが開発・公開されている(Tweedie *et al.*, 2009, Kim *et al.*, 2009, Gauthier

et al., 2007, Lawson *et al.*, 2008)。我々の研究グループにおいても既に EST データベース (<http://bphest.dna.affrc.go.jp/>)(図2)を構築・公開しているが、今回ゲノム情報が大幅に増加することに合わせ、より多様なゲノム情報を効率的に取り扱うことのできる高度化されたトビイロウンカゲノム情報データベースの開発を進めている。これまでに、トビイロウンカのゲノム(トランスクリプトーム)情報とのホモロジー検索が行える BLAST インターフェース、EST をアセンブルすることにより得たユニーク配列のビューワやキーワード検索機能、さらに、共生微生物(YLS)に関しては、ゲノムブラウザを通して予測遺伝子といったアノテーション情報の閲覧が可能となっている。データベースは現在、評価を目的とした研究グループ内での限定公開の形をとっているが、将来は完全公開とし、内外の研究者に広く利用して貰えるようにする予定である。

言葉の解説

1. de novo アセンブル

リファレンスとなるゲノム配列を使用せずに、配列断片を繋ぎ合わせて新規のゲノムを再構築すること。

2. カバー率

得られたリードの総リード長を推定ゲノムサイズで除した値

文献

Liolios K, Chen IM, Mavromatis K, Tavernarakis N, Hugenholtz P, Markowitz VM, Kyrpides NC (1010) The Genomes On Line Database (GOLD) in 2009: status of genomic and metagenomic projects and their associated metadata. *Nucleic Acids Res* 38(Database issue):D346-54.

Noda H, Kawai S, Koizumi Y, Matsui K, Zhang Q, Furukawa S, Shimomura M, Mita K (2008) Annotated ESTs from various tissues of the brown planthopper *Nilaparvata lugens*: a genomic resource for studying agricultural pests. *BMC Genomics* 9:117.

S. Tweedie, M. Ashburner, K. Falls, P. Leyland, P. McQuilton, S. Marygold, G. Millburn, D. Osumi-Sutherland, A. Schroeder, R. Seal, H. Zhang, and The FlyBase Consortium (2009) FlyBase: enhancing *Drosophila* Gene Ontology annotations. *Nucleic Acids Res* 37: D555-D559.

Kim HS, Murphy T, Xia J, Caragea D, Park Y, Beeman RW, Lorenzen MD, Butcher S, Manak JR, Brown SJ. (2010) BeetleBase in 2010: revisions to provide comprehensive genomic information for *Tribolium castaneum*. *Nucleic Acids Res* 38(Database issue):D437-42.

Gauthier JP, Legeai F, Zasadzinski A, Rispe C, Tagu D (2007) AphidBase: a database for aphid genomic resources. *Bioinformatics* 23:783-4.

Lawson D, Arensburger P, Atkinson P, Besansky NJ, Bruggner RV, Butler R, Campbell KS, Christophides GK, Christley S, Dialynas E, Hammond M, Hill CA, Konopinski N, Lobo NF, MacCallum RM, Madey G, Megy K, Meyer J, Redmond S, Severson DW, Stinson EO, Topalis P, Birney E, Gelbart WM, Kafatos FC, Louis C, Collins FH (2009) VectorBase: a data resource for invertebrate vector genomics. *Nucleic Acids Res* 37(Database issue):D583-7.

Noda H, Kawahara N (1995) Electrophoretic karyotype of intracellular yeast-like symbiotes in rice planthoppers and anobiid beetles. *J Invertebr Pathol* 65:118-24.

Nagarajan N, Pop M (2010) Sequencing and genome assembly using next-generation technologies. *Methods Mol Biol* 673:1-17.

Aury JM, Cruaud C, Barbe V, Rogier O, Mangenot S, Samson G, Poulain J, Anthouard V, Scarpelli C, Artiguenave F, Wincker P. (2008) High quality draft sequences for prokaryotic genomes using a mix of new sequencing technologies. *BMC Genomics* 9:603.

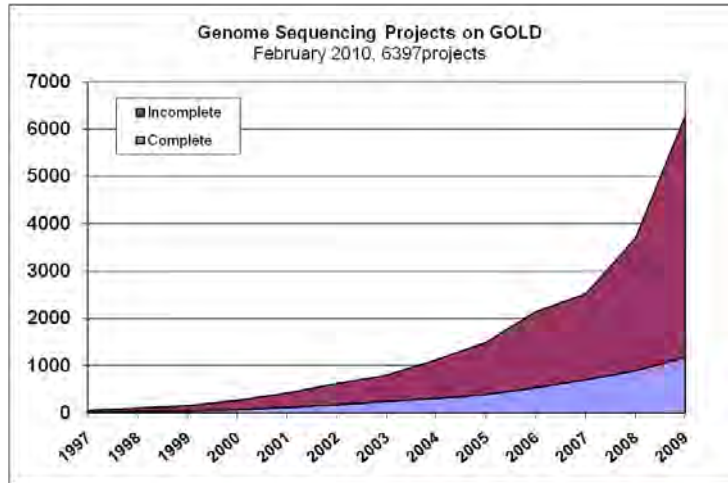


図 1 近年のゲノムプロジェクト数の推移 (GOLD: Genomes OnLine Database <http://www.genomesonline.org/> より引用)

UNKA (BPH) EST

The brown planthopper (BPH, *Nilaparvata lugens*) is called "UNKA" in Japan. This species is a vascular feeder of rice plant. Heavy infestation in the field causes 'hopper burn', complete death of the rice plants. BPH is a vector of rice plant viruses.

ESTs are derived from various [cDNA libraries](#) that were constructed from different tissues and developmental stages. The EST data are accessible by key words, clone names and Gene Ontology terms. The entries are also deposited in the public databases.

[\[UNKA \(BPH\) EST BLAST page\]](#)

Search Entry

Search Options			
Clone Name Keyword	<input type="text"/>		
Gene Ontology Keyword	<input type="text"/>		
Gene Ontology Selection	Biological Process <small>not specified</small>	Molecular Function <small>not specified</small>	Cellular Component <small>not specified</small>
Homology Value	NCBI-NR <small>not specified</small>	Drosophila <small>not specified</small>	C.elegans <small>not specified</small>
Homology Keyword	NCBI-NR	Drosophila	C.elegans
Target Sequences	<input checked="" type="checkbox"/> Representative <input type="checkbox"/> original (No Gene Ontology)		
Blast Filter	<input type="checkbox"/> ON <input checked="" type="checkbox"/> OFF		
Output Format Options			
Display items	<input checked="" type="checkbox"/> Gene Ontology <input checked="" type="checkbox"/> NCBI-NR homology <input checked="" type="checkbox"/> Drosophila homology <input checked="" type="checkbox"/> C.elegans homology		
Sort Order	<input checked="" type="checkbox"/> ASC <input type="checkbox"/> DESC		
Number of output line	<input type="text" value="10"/>		

[Notes] With no search options, all entries are displayed.

図 2 トビイロウンカ EST データベース(<http://bphest.dna.affrc.go.jp/>)
18 cDNA ライブラリから得た EST によるデータベース。BLAST 検索、機能(Gene Ontology)・ホモロジー等による配列検索を行うことができる。

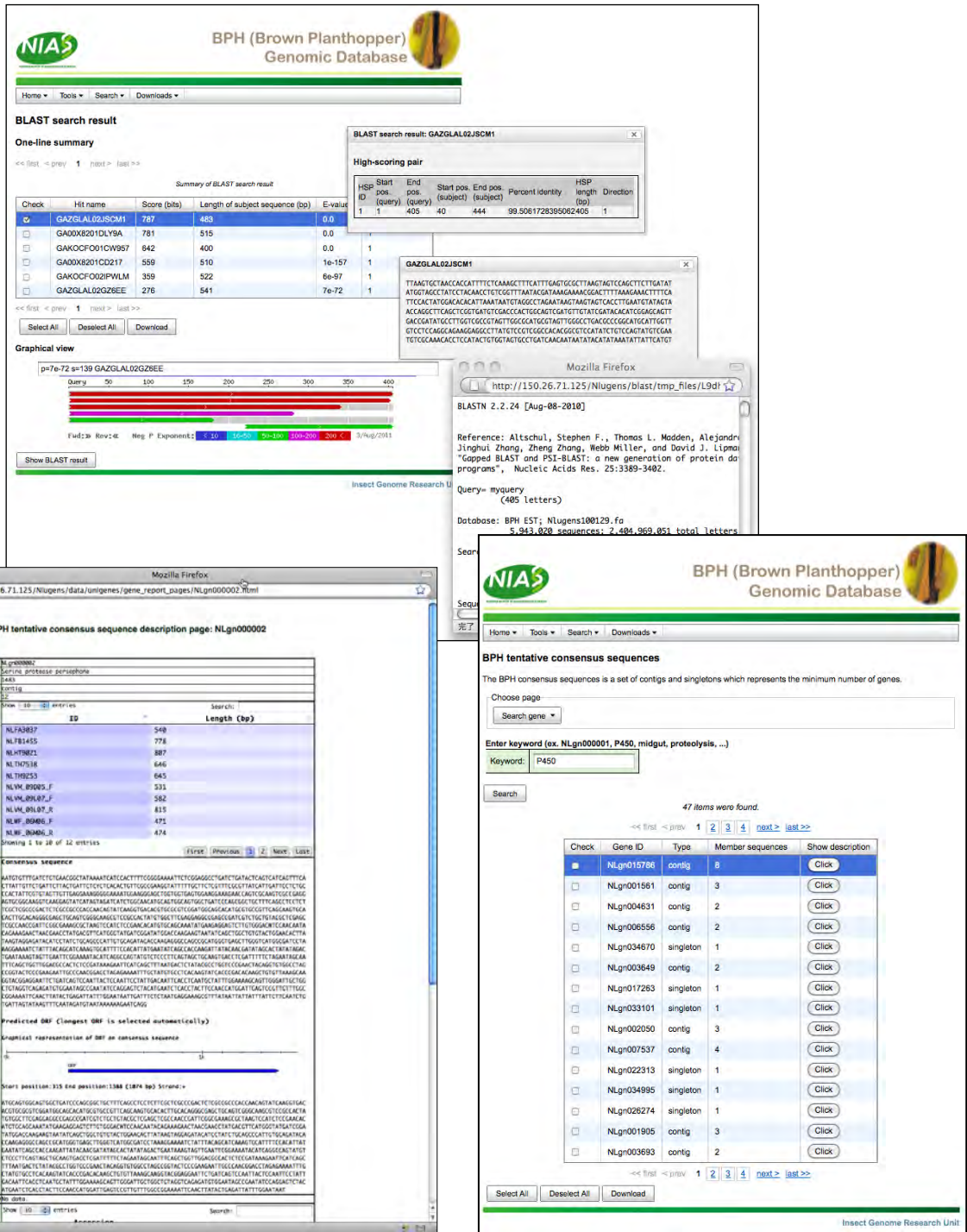


図 3 開発中のトビロウナゲノム情報データベース

BLAST インターフェースのスクリーンショット(上図)。画面は検索結果の表示画面。配列データベースには 1)WGS リード 2)EST 3)BAC-end 等が選択可能。(右下図) EST をアセンブルして作成したユニーク配列はキーワード検索が可能。図では検索結果として 47 配列が表示されている。詳しいアノテーション情報もリ

トビイロウンカ神経ペプチド関連遺伝子群の特徴と機能解析

(独) 農業生物資源研究所 昆虫成長制御研究ユニット

田中 良明

はじめに

ゲノム解析技術の進歩により、従来は神経ペプチドの研究がほとんどされていなかった昆虫でもゲノム上にコードされている神経ペプチドや受容体遺伝子のほぼ全種類を予測することが可能になった。イネの重要害虫であるトビイロウンカ(*Nilaparvata lugens*)も神経ペプチドに関する研究はほとんどおこなわれていなかったが、近年 EST(Expressed Sequence Tag)ライブラリの構築やゲノム配列の解読が進んだことにより、神経ペプチド関連遺伝子を網羅的に解析することが可能になった。また、トビイロウンカはチョウ目昆虫とは違って RNA 干渉(RNA interference; RNAi)による遺伝子のノックダウンが有効なので、同定した遺伝子の機能を解析しやすいというメリットがある。本講演では、トビイロウンカ神経ペプチド関連遺伝子の特徴と、RNAi による遺伝子の機能解析から得られた神経ペプチド関連遺伝子が農薬の新たなターゲットとなる可能性について紹介する。

ゲノム情報から明らかになったウンカ神経ペプチド関連遺伝子の特徴

一般的に神経ペプチド関連遺伝子の発現量は低いために、EST ライブラリの中には一部の神経ペプチド遺伝子しか含まれておらず、受容体遺伝子はほとんど含まれていない。したがって、遺伝子の網羅的解析には EST ライブラリだけでは不十分で、全ゲノムの配列情報が必要である。現時点で、全ゲノム情報を利用した神経ペプチド関連遺伝子の網羅的解析が行われているのは完全変態昆虫が中心で、不完全変態昆虫で神経ペプチド関連遺伝子の網羅的解析がおこなわれているのは、カメムシ目のエンドウヒゲナガアブラムシ (*Acyrtosiphon pisum*, Huybrechts et al., 2010) とベネズエラサシガメ (*Rhodnius prolixus*, Ons et al., 2011)、咀嚼目のコロモジラミ (*Pediculus humanus humanus*, Kirkness et al., 2010) である。しかし、これらの昆虫種では必ずしも精密な解析がおこなわれているとはいえない。例えば、エンドウヒゲナガアブラムシのゲノムからはコラゾニンや Pigment dispersing factor (PDF)、スルフアキニン、前胸腺刺激ホルモン(Prothoracicotropic hormone; PTTH)、イノトシン、ベネズエラサシガメでは PDF、PTTH、イノトシン、アラトスタチン-C、プロクトリン、Ecdysys-triggering hormone (ETH)、コロモジラミでは Adipokinetic hormone(AKH)/Corazonin-related peptide (ACP)、アラトトロピン、PTTH、プロクトリン、イノトシンが見つかっていない。これらの遺伝子はゲノム情報がカバーしていない領域にコードされているか、あるいは PTTH のようにもともと昆虫種間でホモロジーが低いために BLAST でうまく検索できないといったことが原因で見つからない可能性がある。

トビイロウンカも最近になってゲノム配列の解読が進んだ。しかし、公開されているゲノム断片は最長でも数 100bp 程度であり、ゲノム配列から各遺伝子がコードするペプチド前駆体の構造を予測するのは困難である。そこで、私達の研究グループは神経ペプチド関連遺伝子の一部をコードすると推測される配列を BLAST により検索し、Rapid amplification of cDNA ends (RACE)法により遺伝子の単離を試みた。その結果、約 1 年半で神経ペプチドに関してはほとんどの遺伝子、受容体遺伝

子に関しては一部を単離することに成功した(田中、未発表)。

トビイロウンカ神経ペプチド遺伝子の最も大きな特徴は、今までに網羅的解析がなされた昆虫種の中では最も神経ペプチド遺伝子の種類が保存されていることである(表 1)。カイコガ(*Bombyx mori*)には存在しないプロクトリンやイノトシン、キイロショウジョウバエ(*Drosophila melanogaster*)には存在しないアラトトロピンや ACP、ニューロパルシンなど複数の昆虫目に存在する神経ペプチドのほぼ全てが存在する。また、PTTH やイノトシンは、不完全変態昆虫に存在することが初めて確認された。特に、脱皮・変態を制御する最上位の因子と考えられている PTTH は、チョウ目やハエ目で見つかっていなかった。今回の解析では、ウンカのゲノム上からチョウ目昆虫の PTTH と約 30% 相同な配列をもち、生物活性に重要な 7 つのシステイン残基の位置が保存されているペプチドをコードする遺伝子が単離された。このペプチドが PTTH と同様に脱皮ホルモン分泌を促進する作用を示すかどうかは不明であるが、後述する RNAi による機能阻害実験の結果からは、トビイロウンカの発育に重要な作用を担っていることが示唆される。

トビイロウンカは不完全変態昆虫であり、長距離移動や翅多型、振動による交信などユニークな生活史や行動を示す。しかし、今回の解析からは完全変態昆虫と神経ペプチド遺伝子の多くが共通していることが明らかになった。このことは、昆虫の特異性を解明するためには遺伝子の網羅的解析だけでは不十分で、個々の遺伝子機能の解明など幅広いアプローチが必要であることを示している。

創農薬のターゲットとしての神経ペプチドシグナルの利用

神経ペプチドやその受容体は昆虫の発育に重要な役割を担っているが、実際にこれらの遺伝子を標的とした農薬が開発されることはなかった。これは、ショウジョウバエなどで神経ペプチド関連遺伝子をノックダウンしても致死しない例が多かったために、農薬のターゲットとしての有効性が疑問視されていたことも一因である。昆虫神経ペプチド関連遺伝子をノックダウンして致死が誘導されたという報告は、脱皮行動に関わる ETH や CCAP 受容体、bursicon 受容体で報告されているが、(Arakane et al., 2008 ; Bai and Palli, 2010)。トビイロウンカでも ETH を RNAi によりノックダウンすると全ての個体が幼虫脱皮の際に致死する。したがって、脱皮行動に関与するいくつかの遺伝子についてはトビイロウンカを含めた多くの昆虫種で農薬のターゲットとなりうると考えられる。一方、ショウジョウバエやコクヌストモドキなどでは遺伝子をノックダウンしても致死しないが、トビイロウンカでは致死する遺伝子も見つかった。ショウジョウバエで PTTH やその受容体である *torso* をノックアウトしても発育が遅れるだけで正常に成虫まで成長するが(Rewitz et al., 2009)、ウンカの PTTH 遺伝子をノックダウンすると約 60% が幼虫脱皮の際に致死する。また、トビイロウンカで前胸腺抑制ペプチド (PTSP) やその受容体、AKH 受容体、コラゾニン受容体遺伝子をノックダウンすると致死するが、ショウジョウバエを含めた他の昆虫種でこれらの遺伝子をノックダウンして致死した例は報告されていない。こうした結果は、昆虫に共通して存在する神経ペプチド関連遺伝子でもトビイロウンカのような特定の害虫を標的とした農薬の開発に利用可能であることを示している。

同じ遺伝子をノックダウンしても昆虫種によって表現型が異なる原因は不明である。しかし、昆虫種間で生活史や行動は大きく異なるのに神経ペプチド関連遺伝子の種類はほぼ共通しているこ

とからすると、同じ遺伝子であってもその遺伝子産物の機能や重要性に種間で多様性があることが示唆される。今までは完全変態昆虫を中心に神経ペプチドの研究が進められてきたが、生活史や行動が異なるトビイロウンカのような昆虫を対象とした研究は、害虫防除のみならず神経ペプチドによる昆虫の多様性発現の機構解明に大きく貢献すると思われる。

引用文献

Arakane, Y. et al. (2008) *Mech. Dev.* 125: 984-995.

Bai, H. and Palli, S.R. (2010) *Dev. Biol.* 344: 248-258.

Huybrechts, J. et al. (2010) *Insect Mol. Biol.* 19 Suppl 2: 87-95.

Kirkness, E.F. et al (2010) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 107: 12168-12173.

Ons, S. et al. (2011) *Insect Mol. Biol.* 20: 29-44.

Rewitz, K.F. et al. (2009) *Science* 326: 1403-1405.

表1. トビイロウンカ神経ペプチド遺伝子と他昆虫との比較

神経ペプチド	ウンカ	アブラムシ	サシガメ	シラミ	ショウジョウバエ	カイコ
脂質動員ホルモン (AKH)	+	+	+	+	+	+
AKH/コラゾニン関連ペプチド (ACP)	+	-	-	-	-	+
アラトスタチンA	+	+	+	+	+	+
アラトスタチンC	+	+	+	+	+	+
アラトスタチンCC	+	+	-	+	+	+
アラトロピン	+	+	+	-	-	+
Amnesiac	-	-	-	-	+	-
イトシン (バソプレッシン様ペプチド)	+	-	-	-	-	-
ボンピキシン/インシュリン関連ペプチド	+	+	+	+	+	+
パーシコン α	+	+	+	+	+	+
パーシコン β	+	+	+	+	+	+
CAPA	+	+	+	+	+	+
CCHアミド	+	+	+	+	+	+
コラゾニン	?	-	+	+	+	+
CCAP	+	+	+	+	+	+
CHHペプチド	+	+	+	+	+	+
休眠ホルモン/PBAN/ピロキニン	+	+	+	+	+	+
利尿ホルモン31 (カルシトニン型利尿ペプチド)	+	+	+	+	+	+
ヒト副腎皮質刺激ホルモン放出因子タイプ利尿ホルモン	+	+	+	+	+	+
Ecdysis-triggering hormone (ETH)	+	+	-	+	+	+
羽化ホルモン	+	+	+	+	+	+
FMRFアミド	+	+	+	+	+	+
グリコプロテインホルモン $\alpha 2$	+	+	-	+	+	+
グリコプロテインホルモン $\beta 5$	+	+	-	+	+	+
IMFアミド	-	-	-	+	-	+
キニン	+	+	+	-	+	+
ミオサプレッシン	+	+	+	+	+	+
ニューロバルシン	+	-	+	+	-	+
ニューロペプチドF (MPF)	+	+	+	+	+	+
ニューロペプチド様前駆体1 (NPLP1)	+	+	+	+	+	+
ニューロペプチド様前駆体2 (NPLP2)	-	-	-	-	+	-
ニューロペプチド様前駆体3 (NPLP3)	+	-	-	-	+	+
ニューロペプチド様前駆体4 (NPLP4)	+	-	-	-	+	+
オルコキニン	+	+	+	+	+	+
色素拡散ホルモン (PDF)	+	-	-	+	+	+
プロクトリン	+	+	-	-	+	-
前胸腺抑制ペプチド	+	+	+	+	+	+
前胸腺刺激ホルモン (PTTH)	+	-	-	-	+	+
RYアミド	+	+	-	-	+	+
性ペプチド	-	-	-	-	+	-
ショートニューロペプチドF (sMPF)	+	+	+	+	+	+
SIFアミド	+	+	+	+	+	+
スルファキニン	+	-	+	+	+	+
タキキニン	+	+	+	+	+	+

+;存在する、-;存在しない

NIAS シンポジウム「ポストゲノム時代の害虫防除研究のあり方」事務局
独立行政法人農業生物資源研究所 篠田徹郎、山本公子、塩月孝博
E-mail : insectgenome@nias.affrc.go.jp
FAX:029-838-6028