

ウンカの研究 40 年の回顧と今後の動向 (1)

前 三重大学生物資源学部昆虫学研究分野 きし もと りよう いち
岸 本 良 一

はじめに

1 1950 年代のウンカ類の研究

わたしがウンカの研究を始めたのは 1952 年で、卒論実験で飼っていたアズキゾウムシがあまりにも実験用昆虫化されていたのに嫌気がさしていたので、歴史的にも大害虫であるウンカに変え、餌植物を作ったり、野外に出て実態を調査することができると思って心が勇んだ。7 月のはじめに大阪府農業試験場におられた桑原正芳氏がセジロウンカを数匹持ってきてくださった。姿が実にいい。一目ですっかり気に入った。桑原氏はいわば中距離移動論者で、氏のなじみである大阪の南、多奈川村（当時）の小高い水田地帯で、試験管でウンカを取る方法やセジロ、トビイロの初期出現時の気象条件などを話してくれた大阪弁が大変懐かしい。あれから、はや 41 年、ウンカを扱わなかった年は一年もない。日本産のウンカ 100 種前後のうちイネを害するのはわずかに 3 種、ウンカ全体から見ればかなりかたよっているが、これが永い年月、時には賑やかに、また時には火が消えたような年もあったが、とにかく話題となった。越冬説と飛來說、長翅型と短翅型、さらにはウイルス病の流行が問題になった。この 40 年あまりの間、研究は随分進んだが、その間の研究動向や問題点について回顧し、意見を述べる機会を与えられたので、筆者の周辺で起こったことを中心に取り上げてみたい。小著「ウンカ海を渡る」にかなり述べたが、述べ足りなかったことや、その後の発展に関係の深い部分についても触れてみたい。

1950～55 年ころの日本は政治、経済ともに非常に不安定で世の中は騒然としていた。なにしろ食べ物に事欠くありさまで、大学内でも左翼の台頭、旧制度にたいする批判の嵐が吹いたが、これが一種の活力の源でもあったようだ。学会のほうは日本応用昆虫、応用動物両学会併立の状態で規模も手ごろであり、毎年 1 会場で 120～130 題程度の講演発表があり、活気に満ちていた。いわゆる個体群生態学や線虫学、農業利用による農業生産の増大をねらう試験研究の興隆期で、話題も賑やかであった。52 年の学会大会のプログラムには既にホリドール（パラチオン）の宣伝が BHC や DDT と並んで載っており、学

会発表報告の半数近くが殺虫剤ないし防除試験結果であった。ウンカ関連ではようやく“学問的”な形を取り始めたところであった。

話を進める都合上、わたしの経歴について簡単に述べさせていただきたい。1952～59 年の間助手（京都大）をしながらウンカ類の長翅型、短翅型の出現機構や休眠要因についての室内研究が主であった。1959～66 年は農林省四国農業試験場（善通寺）へ移ってトビイロウンカの個体群増殖過程の解析とイネ縞葉枯病の流行機構の解析を始めた。この間 1960～61 年の 1 年間科学技術庁の在外研究員として英国ローザムステッド試験場植物病理部で European wheat striate mosaic virus とその媒介虫である *Javesella pellucida*（キタウンカ）について研究する機会を与えられた。1966～72 年は九州農業試験場（筑後）へ移り、ウンカ類の長距離移動とイネ縞葉枯病の流行の解析をした。1972～80 年は農林水産省農事試験場（鴻巣）へ移りイネ縞葉枯病の流行の解析に力を入れた。1980 年以降、三重大学へ移ってからは研究対象のウンカの種をできるだけ広げ、ウンカ類全体の生活史をまとめたいと考えた。このように数年おきに各地を転動したが幸運にもウンカ類の主要問題について現場で研究に従事することができ、わたし自身にとっては大変有意義であったと思っている。

I ウンカ類の生活史

1 長翅型と短翅型

ウンカ類 (Delphacidae) の多くの種の成虫には正常な機能を持った長翅型と翅の発達が悪く飛しょう機能を失った短翅型があり、同一種の中でも、生育条件によってその出現頻度が変わるといふ、頸吻群 (Auchenorrhyncha: ヨコバイ、セミ、アワフキ、ハゴロモ、ツノゼミ、コガシラウンカ、ハネナガウンカなどを含む同翅亜目 Homoptera の中の 1 群) の中でも一際目立った興味深い性質がある。わたしは一番初めこの長翅型—短翅型関係に興味を持った。その前年三宅利雄氏ほかによるトビイロウンカの翅型が幼虫期間の飼育密度によって決まるという報告があった。わたしもまずセジロウンカのふ化 1 日以内の幼虫を試験管当たりの数を変えて飼育した。確かに 1 個体飼育すると雌では大部分が短翅型になり 10 匹以上の密度になるとほとんど長翅型になった

が、雄では短翅型は全く現れなかった。しかし、ヒメトビウンカでは短日条件下で幼虫休眠を誘起してから覚醒させると雄にも雌に劣らぬ高率で短翅型が現れ、さらにトビイロウンカではオスの短翅型出現には密度 5~10 あたりに最適密度があることがわかった。雌ではいずれの種も個体飼育で短翅型率が最も高く、密度を高くすると長翅型率が増加した。当時はこの翅の多型が応用的意義があるかどうか大分気になったが、後に圃場における個体群増殖、つまり、坪枯れ形成に雌の短翅型が重要な役割を持っていることがわかった。

そのころ京大昆虫学研究室では昆虫個体群増殖にみられる S 字状曲線を説明するのに、その無限の増加を制御する要因として、密度効果に大いに期待していた。密度が高くなると、出生率が低下するとか、死亡率が増加するとかという量的効果のほかに、質的にも、例えば休眠に入る個体の率が増加するとか、長翅型や有翅型が増加して移動一移出し、高密度による悪影響を回避しようとする反応が現れるに違いないというようなものである。既に B. P. Uvarov のバッタにおける相説 (phase theory) は広く受け入れられていたし、イギリスやフランスでもアブラムシ、チャタテムシなどで似たような現象がいろいろ報告され、研究室でもこれに追随するようにヨトウムシやイネアオムシあるいはアズキゾウムシを使った実験結果が出てきた。しかし、わたしはウンカ類の翅型が無批判にこれら一連の報告と同じ取り扱いを受けることを非常に危惧した。最大の理由は、これらの昆虫はそれぞれ特有の生活様式を持っており、その一つが翅型多型であり、この生活様式を十分調べる以前に実験条件下で飼育密度をどんどん高くしていくと体色が黒くなるとか、翅とその他の体部の大きさの比にバッタに似たような関係が得られるというようなことから、相変異を拡大解釈するのは恣意的過ぎると思ったからである。実際いまでもアワヨトウやその他の蛾類などで、バッタで認められているような相変異が重要な役割を持っているかどうかわたしは疑わしいと思っている。飼育密度を異常に高くすると、黒色化した幼虫や成虫が現れる例はいくらもある。

その後、餌にするイネの条件を変えて、登熟期のイネやしおれたものを与えたり、各種の塩類をイネの葉の切り口から吸わせると密度が低くても容易に長翅型が出現することがわかって、長翅型の出現には密度の増加とその付随的效果とは切り離しがたく起こっていることがわかった。それに比べてトビイロウンカの雄の短翅型出現率は餌の交換回数を増やし、密度による悪影響を減らしてやるとかえって増加することがわかった。これこそ密

度むしろ crowding の効果であると考えた。わたしはこのトビイロウンカの翅型問題が国際的に広く認知されることを願って、思い切って Nature 誌の Letters to Editors に投稿した (Kisimoto, Nature, 1956)。この報告はかなり反響もあり、それまでヨコバイとひっくりめて Leafhopper とされてきたウンカを区別して Planthopper とされるようになったし、また海外研究者との交流において名刺がわりとしても大変役だった。

その後、この密度—短翅型率曲線はトビイロウンカの翅型率の地理的変異や遺伝性を調べるときにも基本型であることがわかった。そのころわたしが用いた系統では翅型の出現率はおよそ同じ傾向であった。室内で長年継続飼育した系統で短翅型率が非常に高いものを得たのは持田氏が初めてであろう (Mochida, 1975)。短翅型は長翅型に比べて産卵前期間が短いので、世代をを繰り返す中に無意識に短翅型を選抜したことになったと考えられる。氏の報告の中でも雄の短翅型出現には 5 あたりに最適密度があることを明確に示しており、雄短翅型率は 40~60 % に達している。

わたしが 1971~72 年の冬、台湾、香港、フィリピン各地でのウンカ類の発生分布をみて回ったとき、マニラの南ラグナ州ロスバニョスにある国際稲研究所で採集し輸入したトビイロウンカ系統は、体がやや小さく雄雌共に短翅型率がきわめて高いことがわかった。そこで 1972 年農事試へ移った年、日本産のものから短翅型系統の選抜を始めた。13 代目の個体群では非選抜系統と比較してはっきりと短翅型率が増加した (Kisimoto, 1981)。2 系統間の F_1 は両者の中間の値を示し、翅型分化が遺伝性を持っていることを示した。

その後、翅型率の地理的変異のデータが次々と提出され、Nagata and Masuda (1980) は台湾、フィリピン、タイ系統について、岩永、藤條、永田 (1984)、Iwanaga, Nakasugi and Tojo (1987) では日本各地及び中国大陸、台湾、フィリピン、インドネシア、タイ各地産の系統についていくつかの型に分けられるとした。わたしも機会あるごとにアジア各地の系統を輸入して 1956 年以來の一定の方法で検定してきた。わたしは一番低い密度としては必ず 1 個体飼育することにしているが、その結果は図-1 に示したとおり、短翅型率の非常に高いフィリピン (ラグナ) やベトナム系統から低い日本各地系統まで連続していること、またフィリピン (ラグナ)、ベトナム系統でも雄の短翅型出現には最適密度が存在することがわかった。この図にはある密度における雄と雌の短翅型率の組み合わせを示してある。密度 1 では長翅型雄と短翅型雌の組み合わせが優位となり、密度が 5~10 へ増加す

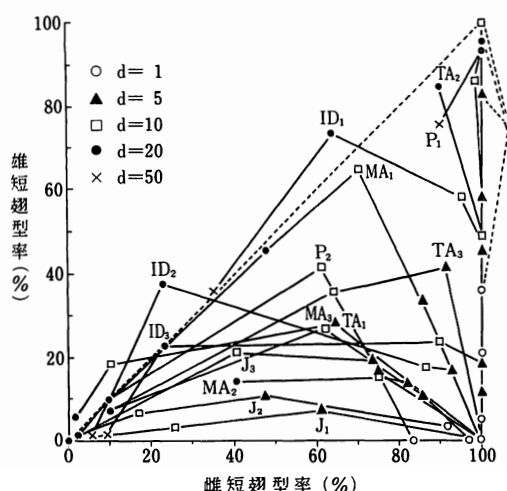


図-1 日本、南方各地産トビイロウンカについて飼育密度を高くした場合の雌雄短翅型率組み合わせ値の変化(岸本ほか, 1993)

インドネシア: ID, 日本: J, マレーシア: MA, フィリピン: P, タイ: TA, ベトナム: V

ると雌では長翅型率が増加するが、雄では短翅型率が増加するので組み合わせ値は左上へ移動する。さらに密度を高くすると雄、雌両方の長翅型率が増加するので、組み合わせ値は左下へ移動し、中高の曲線となる。この高さに系統の特徴が現れるが、その傾向は連続している。もっとも、フィリピン(ラグナ)系統でもさらに室内で短翅型選抜を続けると、雄雌共に飼育密度、イネ品種のトビイロウンカ抵抗性の型や程度にかかわらずほとんど短翅型のみを生ずる群に変わった。しかしこのような系統は一年生植物であるイネの上では自然状態では生き残れないであろう。

このような翅型の地理的変異がどのような機構で、いつごろ起こったかが大変興味あるところであるが、わたしが1972年ラグナから輸入した以前には熱帯での研究はないらしいので、いまではいかんともしがたいが、1960年代後半以降熱帯アジアにおいて大規模に起こったイネの栽培様式の変化、例えば、高収性品種の連続栽培によって室内実験と同じような選抜が起こったのではないかと考えている。周年発生可能で現在中間程度の短翅型率を示す地帯の系統を年を追って調査すれば、少しは進むのではなからうか。

近縁種のトビイロウンカモドキやニセトビイロウンカは、多年生のアシカキやタイワンアシカキの上で短翅型を主とする個体群を維持し、7~8月ころには長翅型が出現し、また時には大発生状態になるが、トビイロウンカももとは多年生の *Oryza* 属植物を寄主として短翅型

が主であったのではないかと考えている。それにしても、極端に短翅型率の高い系統が広島(1978)、上越(1983)に現れたのは驚きであった。自分で採集飼育できるまでは、にわかには信じ難い気持ちである。

翅型決定の内分泌機構については、幼若ホルモンの効果が示されており(IWANAGA and TOJO, 1986)、翅型決定の遺伝性については、トビイロウンカについて諸岡直氏、セジロウンカについて松村正哉氏らによって次々と詳しく解析されつつあるが、応用面からは遠くなったようである。

概して北ヨーロッパ産のウンカ類には高率に短翅型を生ずる種が多い。いままでわたしが調べた日本産の40~50種のものでは、短翅型を出さない種もあるが、多くの種では季節や生息条件によって翅型率が大きく変動し、長日下で長翅型が、短日下で短翅型が直接または幼虫休眠を経過することによって増加する。つまり、温帯産のウンカでは翅型多型は季節の変化に適応し、長翅型は夏の増殖期に、短翅型は秋季越冬に入る前段として出現する例が多い。そのときに個体群密度や餌植物の質もある程度影響する。

2 セジロウンカ、トビイロウンカの周年発生経過、越冬説と飛來說

セジロウンカ、トビイロウンカの周年発生経過は永年の懸案問題で、1951年以降農林省の発生予察事業の最重点解決事として、さらに1954年以降は特殊調査費を計上して、大がかりな研究態勢が組まれた。学会でも1955年には大会最終日にシンポジウムが開かれて、末永、三宅、仲野、立石、糸賀(いずれも農林省及び各県)の諸氏が発表し、質疑討論された(新昆虫, 8巻, 1955)。これらはいずれも日本内地への外からの飛来の可能性を無視または否定し、日本内地越冬を示唆もしくは確信するものであって、この考えはその後1960年代後半以降、長距離移動の実態が解明されるまで続いた。これら諸氏がみな本当に内地越冬、特に卵か幼虫の休眠を信じていたかどうか疑わしく、後に長距離飛來說が盛んになったとき、まともに反撃する人はほとんど現れなかった。趨勢とは恐ろしいもので、大きな転機が訪れるまでなかなか止まらないものらしい。研究グループをつくるときには注意することが大切だと思う。

わたしにとって興味深いのは三宅利雄氏の研究経過である。三宅氏は既に「昆虫の休眠に関する研究」(昆虫, 第6巻, 1932)や「浮塵子移動説を中心として」(広島農業特別報告, 2, 1949)の中では移動説に賛意を表していたのに、その後越冬説へ傾斜し、1960年にはセジロウンカ、1961年にはトビイロウンカが短日下で寄主転換し、

休眠卵を産み、越冬すると公表した。この考えはその後何人もの研究者に受け継がれ、いくつかの学会誌掲載論文となり、また引用もされている。わたしは何度となく「休眠卵とはどんな卵か」、「あまりにも高い供試卵の死亡率をどう解釈するか」、「内地で越冬するならば6~7月にその年最初の成虫が水田に出現する前どこを探せば幼虫が発見できるか」という単純な質問を繰り返したが、結局はっきりした答えは得られなかった。後に、同氏著「自然は教えてくれる」(92p, 1979年3月, 非売品)を贈っていただいたが、その徹底した反長距離飛来説ぶりが健在であることを知った。「ウンカ海を渡る」を贈ったが氏の同意を得るには至らなかったらしい。何が氏をかくも頑強に休眠越冬説を持続させたのだろうか、いまではもう氏と直接議論する手立てはない。

3 ウンカ類の休眠

温帯産ウンカ類の休眠越冬には、成虫(セスジナガウンカ類)、幼虫(ヒメトビウンカ、セスジウンカ、ニホンウンカ、チクゼンウンカ、クロウンカなど)、卵(ホソミドリウンカ、トビイロウンカモドキ、ニセトビイロウンカ、シロカタウンカなど、いずれも水田周辺でよくみかけるもの)の各態があり、いずれも秋季の短日に誘起される。これらに比べるとトビイロウンカ、セジロウンカやその同属のヒエウンカ(*Sogatella vibix*)、セジロウンカモドキ(*S. kolophon*)の非休眠性は歴然としており、その主たる寄主植物から考えても日本本土中北部での越冬は難しいことは容易に想像できる。ウンカ類の幼虫や卵休眠はほかの目にみられる休眠と比べて覚めやすいことは確かである。まだ越冬態がはっきりしない種もいくつかあるが、あれだけ調査したセジロ、トビイロでの休眠はまず見込みはないであろう。

ヒメトビウンカの幼虫休眠は三宅氏も古くから発表しているが、わたしもヒメトビウンカが東シナ海でセジロやトビイロとともにかなりの数採集されることがわかって、その飛来源を知る一つの方法として、休眠性を調べようと考えた。1971年以降数回にわたって東シナ海での採集虫を特別輸入許可を得て、比較した。陸上系統として北は北海道、南は奄美、種子島、その他各地のものを集めた。1972年南方を調査したとき台湾、香港はもちろんフィリピンでもヒメトビウンカを採集することができた。ロンドンのCommonwealth Institute of Entomologyから出ているDistribution Map of Pestsのヒメトビウンカの分布図の中に、ダバオの周辺が入っていた(Muir, 1917)が、実際に採集できたときにはその報告の信用性にいささかうらやましさを感じた。ルソン島中部バギオの北東40kmのボコドでも発見できたが、いずれ

もやや高い涼しい地帯である。インドネシアにも分布しているようだし、アジア各地に分布している可能性が高い。もちろん重要害虫ではないであろうが。

種子島、奄美から南の各地の系統の休眠はいずれも10~8時間明条件でやっと発育に延長がみられるという不完全なものだったが、全く反応をしないわけではないことがわかった。九州本土以北のものは明らかな4齢幼虫休眠を示し、その臨界日長に地理的変異がみられた。東シナ海のもの南方系であることがわかった(図-2)が、飛来源を特定することは無理であった。また数世代選抜しても北方系からは南方系のような浅い休眠性系統を作ることとはできず、また、南方系から深い休眠性系統を作り出すこともできなかった。

ヒメトビウンカの休眠の遺伝性を調べたとき、種子島、奄美系統と北海道系統を交配すると北海道系統が雄の場合にはF₁が正常に現れるが、種子島、奄美が雄の場合には受精囊に精子は入っているが、正常な産卵はほとんどみられなかった。不思議に思って、ボコドやダバオ、東シナ海も含めて交配実験をやってみると、筑後から南のもの間では交配は正常であった。いずれそのうちにもっと詳しく調べようと思っていたが、後に野田博明氏によって、南(西)方系と北(東)方系との間の細胞質不和合性が明らかにされた(NODA, 1984; 野田, 1987)。両者の境は神奈川あたりにあるらしい。

ついでながら、ダバオ、ボコド、台湾、香港産のヒメトビウンカからも短日下で雄雌ともに短翅型が現れた。またいずれもイネ縞葉枯病、北地モザイク病媒介能力を持っていることがわかった。これら2ウイルス病はフィリピンでは発見されていないし、台湾では北地モザイク病は発生していない。イネを寄主植物とするこれらウン

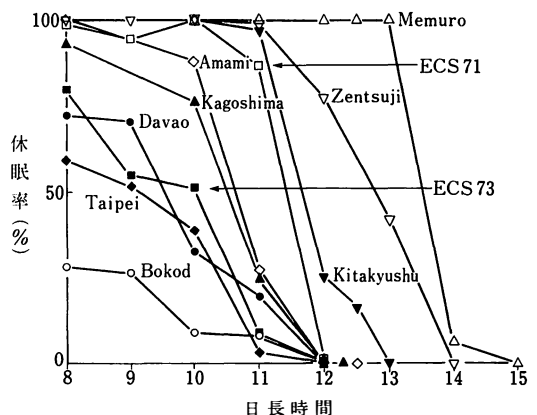


図-2 日本、南方及び東シナ海(ECS)産ヒメトビウンカの日長-休眠率反応曲線

カ 3 種がかくも広い地域にわたって分布し、その特性を保持していることは非常に印象的であった。

セジロウンカ、トビイロウンカの周年発生経過の解明についていろいろな混乱が起こったことは既に“ウンカ海を渡る”の中でかなり詳しく述べた。その原因の一つは、目的とする種以外の種についてあまり研究しなかったことも大きかったのではないかと考えられる。小型で世代の短い昆虫などでは単一種ではなく、相補ったり競争したりしながら種群としてある一定の生活圏を占めているように思われる。理論的と称して、研究対象種についての初歩的な室内実験に基づいて結論を急ぐことは戒められなければならないであろう。実験的越冬解析などもこの例ではなかろうか。

(31 ページより続く)

[派遣職員]

小金澤碩城氏(熱研センター研究第一部付)は国際農林水産業研究センター生産利用部付

(9月16日付)

野田博明氏(蚕昆研生体情報部共生機構研究室長)は農林水産技術会議事務局・併任に

(10月25日付)

関口洋一氏(種苗管理センター所長)は大臣官房審議官兼農蚕園芸局に

木田滋樹氏(大臣官房審議官兼農蚕園芸局)は種苗管理センター所長に

(11月1日付)

宮下清貴氏(技会事務局研究調査官〔環境担当〕)は技会事務局研究開発課課長補佐(開発第2班担当)に

中野正明氏(同上〔目標担当〕)は同(〔評価担当〕)に

西尾 隆氏(北陸農試水田利用部土壌管理主研)は同上(〔環境担当〕)に

三共株式会社は、9月16日付で、同社農薬研究所を農薬科学研究所と名称変更した。電話とFAX番号は従来どおり。

住友化学工業と保土谷化学工業は8月31日、12月を目的に農薬の製造・販売を行う折半出資の合弁会社「保土谷アグロス(仮称)」を設立すると発表した。当面は、保土谷化学の農薬事業の大半を引き継ぐ形となるが、両社は今後、この合弁会社と住友化学の農薬子会社アグロスとの合弁を検討している。

トモノ農薬株式会社は、創業80年を迎えるのを機に、CI導入を図り、10月1日から、社名を「株式会社トモノアグリカ」と変更、ロゴマークも一新した。トモノアグリカは、トモノ農薬とアグリカルチャーから誕生した社名である。

北海三共株式会社は、かねてより建設中であった新本社、研究棟、新工場棟(散剤工場)が下記に完成したので、10月1日に移転、10月4日より業務を開始した。

〒061-11 北海道札幌郡広島町字北の里27-4

電話 011-370-2100(代表) 電話・ファクスはダイヤ

Ⅱ トビイロウンカ、セジロウンカの水田における個体群増殖

わたしが四国農試(普通寺)へ移ったとき、西日本ではイネ縞葉枯病の流行(後出)やニカメイチュウに対するパラチオン剤の効力低下など焦眉の問題が起こっていた。しかし、高木室長はわたしに全面的に研究題目の選択の自由を与えてくれた。わたしは迷うことなくトビイロウンカ、セジロウンカの水田における個体群増殖過程、つまり坪枯れができる過程を調査することを選んだ。京都では果たせなかった夢であった。そのころはまだ、水田に発生したウンカを定期的に直接数えるなどということは向こう見ずの類であったらしい(つづく)。

ルイン方式。詳細は要問合せ

なお、営業部は従前どおり

株式会社丸山製作所では、新分野の営業部門として、営業本部の内に、グリーン事業部を発足させた。業務開始日:平成5年9月16日、電話 043-251-1175(代表)住所は、丸山製作所稲毛工場内

デュボンジャパンリミテッドは、これまで米国法人として日本で事業を展開してきたが、10月21日より、日本法人「デュボン株式会社」として新発足することになった。

ゼネカ・グループのアイ・シー・アイファーマ株式会社は、11月1日付で、社名をゼネカ薬品株式会社に変更した。これにより、ゼネカ医薬品事業グループは、ゼネカ株式会社とゼネカ薬品株式会社の両社で構成されることになる。

住友化学工業、仏ローヌ・プーラン、日産化学工業は、このほどフランスのローヌ県リヨン市に3社の農薬合弁会社、フィラグロ・フランス社を10月1日付で設立した。新会社は当面、ローヌ・プーランの除草剤、殺菌剤を中心に仏国内の販売を手掛けるが、将来的には住友化学、日産化学の製品販売を行う予定。

ローヌ・プーラン・アグロシミー社と三菱油化は、このほど日本において折半出資の合弁会社を設立する方向で検討を開始していると発表した。合弁会社の社名は、「ローヌ・プーラン油化アグロ株式会社」、1994年1月設立目標。本社は、ローヌ・プーラン・アグロシミーの100%出資の日本法人、ローヌ・プーランアグロ本社内に設置予定。

住友化学工業株式会社は、東京本社を下記へ移転し、11月22日(月)より業務を開始した。

新住所 〒104 東京都中央区新川二丁目27番1号

東京住友ツインビルディング(東館)

電話・FAX ダイヤルイン 03-5543 局

総務部 5101 FAX5901

サンケイ化学株式会社は、東京事務所を下記へ移転し、11月15日(月)より業務を開始した。

新住所 〒100 東京都台東区東上野六丁目1番7号

MSKビル3F

電話 03-3845-7951 FAX03-3845-7950