

特集：アブラムシ生物学の新しい流れ

アブラムシの表現型多型にかかわる生理・発生機構

北海道大学大学院地球環境科学研究院 み うら とおる
三 浦 徹

はじめに

私の住む北海道では、雪の降る直前に「ユキムシ」が大量に飛ぶ。人々が「ユキムシ」と呼ぶのはトドノネオオワタムシ *Prociphilus oriens* というアブラムシの産性虫だ。この虫たちは腹部背側に分泌した白いワックス成分を着けているため白っぽく見える。したがって大量に飛んでいると雪が舞うように見えるし、雪の季節の到来を告げるという意味もあり、この名で親しまれている。この季節に大量の産性虫を飛ばすのはこのアブラムシだけではない。最近、札幌市内でトドノネオオワタムシ以上に大量の産性虫が見られるのが、ケヤキフシアブラムシ *Paracolopha morrisoni* だ。いずれの種も、夏の寄主植物である草本植物（二次寄主）から、冬の寄主植物である樹木（一次寄主）に移り、樹皮下に越冬卵を産卵するために、大群となって飛翔するのである。

この翅を持ったアブラムシが卵を産むのかというと、実はそうではない。これらは樹木に着くとオスとメス（産卵虫）を単為生殖によって産み、それらの雌雄が交尾して越冬卵を産出するのである。樹皮下で越冬した卵から、春になると幹母（卵から生まれるメスは特別にこう呼ばれる）がふ化する。幹母は多くの子を単為生殖によって産み、これらが有翅虫となりまた二次寄主である草本植物へと移動する。夏場には、ほとんどすべてのアブラムシが胎生単為生殖により指数関数的に増殖する。夏場のアブラムシの増殖力はすさまじく、生長の早い草本植物でないと、これらの虫たちをまかなえないのだろう。温帯地域では、多くのアブラムシが、種間に多少の違いこそあれ、似たような生活環を持っている。ゲノム解読の対象となったモデルアブラムシでもあるエンドウヒゲナガアブラムシ *Acyrtosiphon pisum* も同様である（図-1）。

このように、アブラムシは1年の生活環の中で、実に様々なタイプの表現型を産出する。同じゲノム情報を持っていても環境条件に依存して可塑的に表現型を変化させる現象を「表現型可塑性 phenotypic plasticity」と呼ぶ。

多くの場合、表現型は環境条件に応じて連続的に変化するが、アブラムシの翅型のように、表現型が不連続に変化し、多型を生じる現象もいくつも知られている。環境条件に応じて不連続な多型を出す場合は特に、「表現型多型 polyphenism」と呼ばれており（図-2）、アブラムシの生活型多型はその代表例である。表現型多型には、アブラムシの生活型多型のほかにも社会性昆虫のカースト多型や、ミジンコ等に見られる防御形態、また、カブトムシなどの甲虫類に見られる栄養条件による武器多型などが知られている。私の研究室では、この現象に焦点を当て、環境条件がいかにして発生機構を改編し、その条件に適した表現型を創出するのかを研究している。このような性質は、その機構が非常に興味深いだけではなく、新たな表現型を創り出す進化的なポテンシャルも兼ね備えているため、多くの研究者が注目してきた現象でもある。

I 翅多型

これまで我々の研究室では、アブラムシの表現型多型の生理発生機構に関して様々な研究をしてきた。はじめに取り組んだのが、密度条件に応じて有翅・無翅の多型が生じる「翅多型 wing polyphenism」である（口絵①）。材料はエンドウヒゲナガアブラムシに加えて近縁種であるソラマメヒゲナガアブラムシ *Megoura crassicauda* も

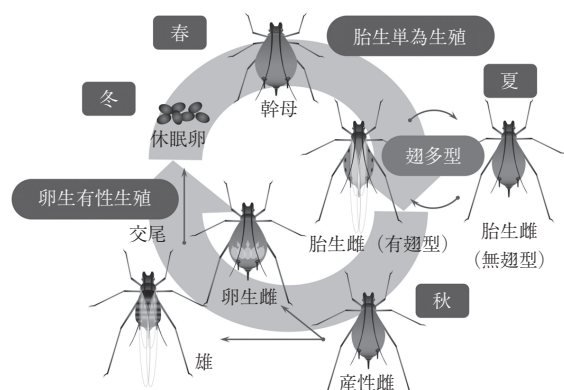


図-1 エンドウヒゲナガアブラムシの生活環
多くのアブラムシでは、1年の間に季節性や生育条件に応じて様々な表現型を変化させる。

Physiological and Developmental Mechanisms of Aphid Polyphenisms. By Toru MIURA

(キーワード：表現型可塑性，表現型多型，生活環，翅多型，繁殖多型，幼若ホルモン，胚発生，Eco-Devo)

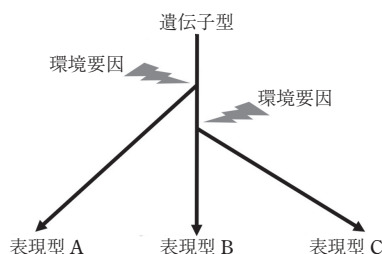


図-2 表現型多型

表現型可塑性の一つである表現型多型では、一つの遺伝子型からでも環境要因に応じて複数の不連続な表現型が創出される。アブラムシの翅多型や繁殖多型は表現型多型の代表例である。

用いた。我々の使用しているソラマメヒゲナガアブラムシの1系統が高い有翅型誘導率を示すため、有翅/無翅の表現型の比較に最適だったためである。両種はほぼ同じ飼育条件で飼うことができる。ソラマメ *Vicia faba* の種子を業者から購入し、芽だしを用いて飼育すればよいのである。最初に、有翅型・無翅型が発生する過程でどのように翅が生じたり、消失したりするのか、その組織形態学的変遷を詳細に追った (ISHIKAWA et al., 2008)。組織切片により詳細に観察してみると、面白いことに、有翅になる個体も無翅になる個体も1齢幼虫の時には翅原基を胸部に有している。それが2齢幼虫になるころには有翅型と無翅型に分化しはじめるのだ。2齢でも外部形態ではほとんど差がわからないが、内部組織を見ると大きな差が生じてきている。有翅型では翅原基細胞の増殖が始まり上皮細胞が肥厚するのに対し、無翅型では胸部の上皮細胞層はより薄くなっていく。3齢になると有翅型では明確な翅芽が生じる。このころになると、有翅型では翅原基のみならず、胸部内部の飛翔筋も大きく発達する (図-3)。4齢になるとより5齢の成虫に近い形態となり、有翅型は発達した胸部から後方に大きく突出した2対の立派な翅原基を有するようになる。5齢の成虫では翅だけでなく、飛翔・分散という行動に付随した様々な形質 (例えば複眼や個眼の形態、胸部のクチクラ、脚の長さ等) に有翅・無翅型間で差が生じることが見いだされている (ISHIKAWA and MIURA, 2007)。また、有翅型は飛翔による分散の後に、飛翔筋をアポトーシスによって分解することにより、エネルギーを繁殖に回すことが知られている (KOBAYASHI and ISHIKAWA, 1993)。実際、産子開始後の有翅型の腹部は成虫脱皮直後の有翅型に比べてかなり大きくなっている。

翅多型などの表現型多型を示す生物では通常、分散のための飛翔器官や防衛のための防御形態等はコストとな

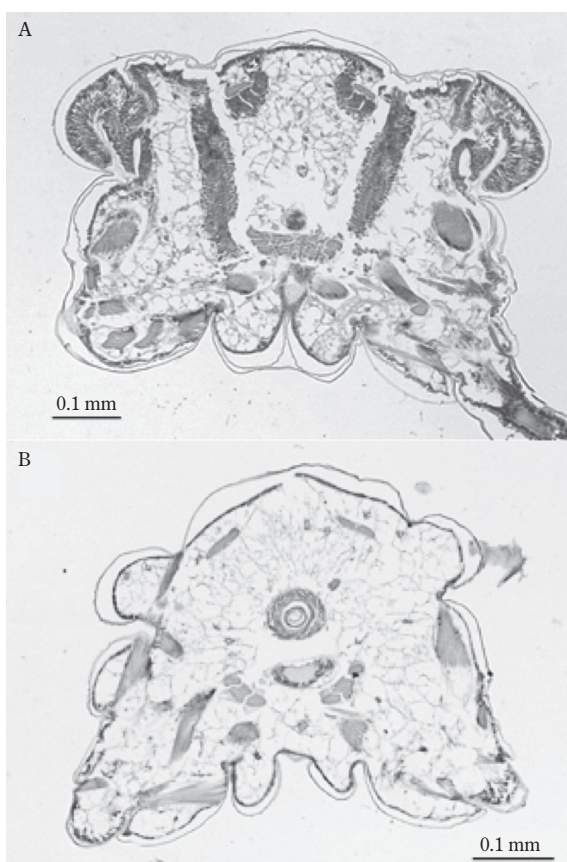


図-3 3 齢の飛翔器官形成の組織学的差違

3 齢期の中胸部横断面を示す。有翅型 (A) では、左右の背側体側に2対の翅原基が発達し、内部には飛翔筋が大きく発達する。無翅型 (B) では、翅原基は退縮し、胸部は脂肪体で占められる。

るため、それらを持つことによって成長や繁殖に何らかの負の影響が生じることが多い。アブラムシにおいても、有翅型には飛翔するための翅や膨大な量の飛翔筋が胸部に存在しているため、その分のしわ寄せがどこかに来ていると想定される。無翅型の胸部は有翅型に比べ小さいであり、内部にはわずかに脂肪体組織が見られるのみである。我々は、飛翔器官を持つ有翅型では産子される子虫に何らかの負の影響が見られるのではないかと予測して、有翅型と無翅型の生涯産子数と子虫のサイズを比較した (ISHIKAWA and MIURA, 2009)。しかし、意外なことに有翅型と無翅型の間でこれらに有意な差は検出されなかった。有意に異なっていたのは、産子開始するまでに要した期間であった。つまり、有翅型は成虫になってから子虫を産み始めるまでにより長い時間がかかるのである。1世代だけで見ればこの時間差は小さなものと思

えるかもしれない。しかし単為生殖により世代を重ねて短期間で莫大な量の子孫を残すアブラムシの繁殖生態を考えると、短い時間で子供を産むことができる無翅型の出現により、より早く世代を重ねることができるようになり、秋までに集団サイズを爆発的に大きくすることができるようになったと考えられる。また、有翅と無翅の幼虫期間の間の卵巣発達の程度を比較することにより極めて興味深い事実が判明した。胎生単為生殖世代のアブラムシの卵巣中には発生途上の胚がずらりと並ぶ。有翅型では、飛翔器官が大きく発達する3齢幼虫から飛翔を行う成虫(5齢)にかけて、この卵巣発達が無翅型に比べ大きく抑えられていることが明らかとなった(Ishikawa and Miura, 2009)。しかし、これまた面白いことに、有翅型の胚は小さくなっているとはいえ、胚発生のステージはそれほど遅れているわけではないのである。これらのことを考察すると、次のようなことが考えられる(図-4)。有翅型では3齢以降、飛翔器官を大きく発達させるために、そのしわ寄せとして卵巣発達が影響を受ける。また、より小さくて軽い腹部は、成虫になった直後に行う飛翔に適していることも考えられる。飛翔後には、多少の遅れを取るものの、飛翔筋を分解しその分のエネルギーを卵巣に回すことで速やかに繁殖開始に向か

うが、この時の時間のロスを最小限に食いとどめるために、小さくても胚のステージはそれなりに進んだ胚を体内に有しているのだろう。アブラムシは、多型性を効率よく実現するために、体内の生理システムについても実に巧妙に適応していると言えるのではないだろうか。

先に述べたように、表現型多型では同じゲノム情報を有している個体であっても環境条件に応じて異なる表現型を創出する。ということは当然、環境条件に応じて異なる遺伝子を発現していることにより異なる表現型が生じると予測される。アブラムシの有翅と無翅は完全なクローンであるので、遺伝子発現の比較により適していると言える。これまで我々のグループを含め、アブラムシの有翅/無翅間での遺伝子を比較した研究が報告されている(Brisson et al, 2007; 2010; Ishikawa et al, 2012 a; 2012 b)。遺伝子発現の解析方法には大きく分けて2種類あり、発現に差のある遺伝子を網羅的にスクリーニングする方法(マイクロアレイやディファレンシャル・ディスプレイ等)と、機能がわかっていて遺伝子のホモログをアブラムシで特定してその発現を比較する方法(候補遺伝子アプローチ)がある。これらの手法により、有翅型ではエネルギー代謝にかかわる遺伝子の発現が上昇しているほか(Brisson et al, 2007)、翅のパターン形成で重要な働

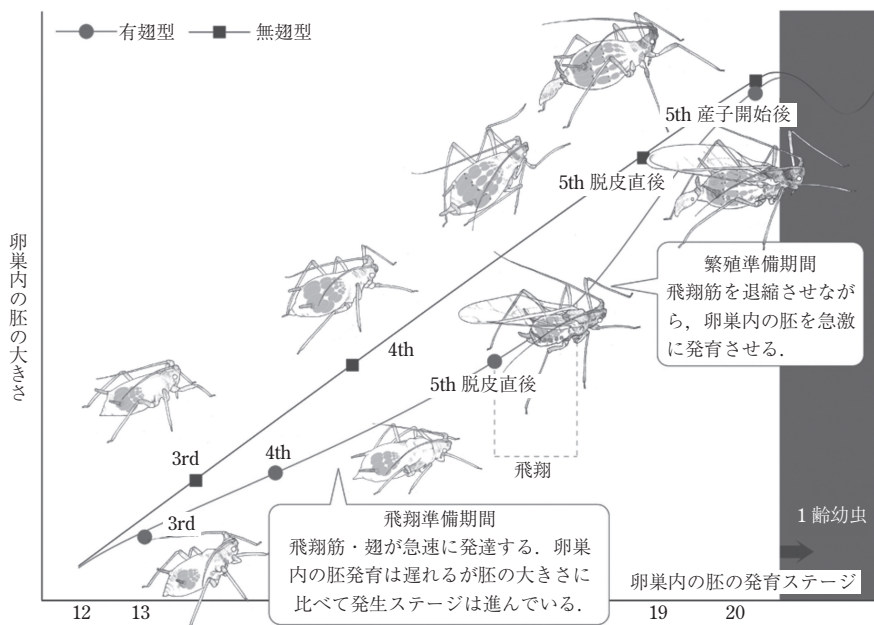


図-4 有翅無翅の卵巣発達の差違

有翅型と無翅型の幼虫期における卵巣内の胚のステージと胚のサイズとの関係。有翅型では胚の発達ステージに比して小さい胚を体内に擁しており、特に飛翔を行う5齢(成虫)脱皮直後が、その傾向が最も強い。小さい胚を持つことで飛翔をしやすく、しかし、飛翔後にはすぐに産子を開始できるように適応していると考えられる。

きをする *apterous* (*ap*) という転写因子などの発現も有翅型特異的に上昇することが示されている (BRISSEN et al., 2010)。アブラムシの遺伝子研究において全般に言えることだが、アブラムシでは残念ながら RNA 干渉法が有効に使用できないため、遺伝子機能の解析が困難である。今後何らかの方法でこの問題が解決されれば、アブラムシの翅多型の制御機構をめぐる研究はさらに進むことが期待される。

II 繁殖多型

さて、話をユキムシの話に戻そう。先にも述べたように、冬が近づくとユキムシのような産性虫が二次寄主から一次寄主へと移動する。夏の間に二次寄主上で胎生単為生殖を行っていたメスのアブラムシが、低温短日条件を感受することによって、有性生殖を行う個体が産生されるのである (本多, 2000)。では、低温短日条件を受けることにより、いったいどのような生理的な機構がはたらき、胎生単為生殖から卵生有性生殖へと繁殖方法が切り替わるのであろうか？我々はエンドウヒゲナガアブラムシのいくつかの系統の中から、低温短日条件によって最も効率よく有性生殖が誘導できる系統を用いて、分子生理学的な解析を試みた (ISHIKAWA et al., 2012 a)。多くの先行研究から、昆虫のホルモンとして最もよく知られる幼若ホルモン (JH) が、この繁殖多型に関与すると示唆されていたが、直接アブラムシ体内の JH 濃度を測定するのは困難だった。近年になり、LC-MS (液体クロマトグラフィー質量分析計) を用いることで比較的微量の試料からも JH 濃度の測定が可能となった (WESTERLUND and HOFFMANN, 2004)。この方法を用いたところ、低温短日条件に応じて JH 濃度が低下することが明らかとなった (ISHIKAWA et al., 2012 a)。また、JH 合成や分解に関与する遺伝子発現との相関を調べると、JH 分解にかかわる JH エステラーゼ (JHE) の一つの発現が低温短日により上昇し、JH 濃度との有意な負の相関が示された。これらの知見から、低温短日条件により JHE の発現上昇を介して JH 濃度が調節されることで、有性生殖世代が誘導されることが示唆されている (図-5)。

さらに面白いことに、日本の南方のエンドウヒゲナガアブラムシ系統は、冬期になっても有性生殖世代を出さずに単為生殖世代のみで、年間を通して繁殖を行う。これらの系統は低温短日条件にしても JHE の発現が上がらず、よって JH 濃度も低いままであることにより、有性世代が誘導されないようである (石川ら, 未発表)。

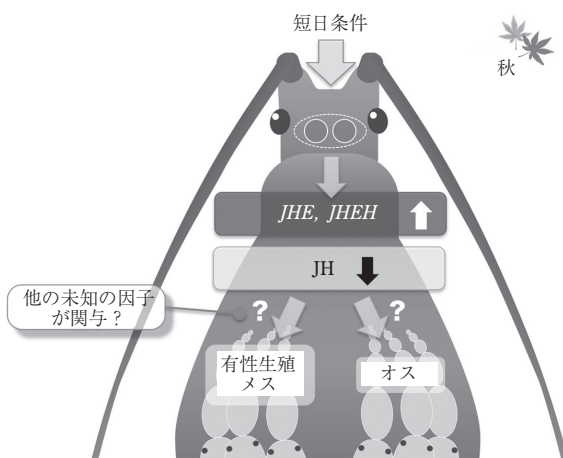


図-5 繁殖多型と JH

エンドウヒゲナガアブラムシでは、秋になり短日条件を感受すると胎生単為生殖から有性生殖へと繁殖の切替が起こる。この過程には、体内 JH 濃度の低下が関与しており、その原因として JH エステラーゼなどの分解酵素の発現が上昇することが考えられている。

III 胚発生の多型

これまで見てきた翅多型や繁殖多型では、母虫が感受する環境要因が、何らかのシグナルを介して体内の単為生殖胚に伝わることで、次世代のアブラムシの表現型が改変される。実際に異なる表現型への分化が見られる時期は後胚発生過程がほとんどで、翅原基や飛翔筋、生殖器官などの形成が改変される。しかし、昆虫の発生の最も初期に相当する胚発生の過程にも複数の発生様式がアブラムシには備わっている。1年に数十世代もの世代を介しながら増殖するアブラムシにおいて、1世代のみ胚発生過程が異なるのが、有性生殖を経て生まれた休眠卵の中で生じる胚発生である。それ以外のすべての世代は、母体内での胎生単為生殖により生じた胚である (口絵②)。アブラムシの1年を通して見ると休眠卵での有性生殖胚の発生が特別なようにも見えるが、アブラムシの進化の過程、あるいはその他の昆虫と比較してみると、アブラムシの系統でのみ獲得された単為生殖による母体内での胚発生のほうがむしろ特殊な発生過程である。筆者らは、様々な分子マーカー (初期発生時に発現するパターン形成因子に対する抗体) を用いてエンドウヒゲナガアブラムシの胎生単為生殖世代の胚発生を追跡し、有性生殖による休眠卵中での胚発生との比較を行った (MIURA et al., 2003; BRAENDLE et al., 2003)。単為生殖では受精というイベントがないため、卵形成と胚発生との

明確な区別がなく、非常に微小な卵細胞のうちから核分裂を開始し、母体の胞細胞や保育細胞から母性因子や栄養分を受け取っている。その後は、基本的に昆虫の胚発生の過程に忠実に従っているが、アブラムシにとって必須である細胞内共生バクテリアを母体から取り込む様式は単為生殖胚と有性生殖胚では大きく異なっており、極めて興味深い (MIURA et al., 2003)。休眠卵の中での胚発生では、卵形成の比較的終盤 (卵黄の蓄積がほぼ完了するころ) に、卵の後端に複数の孔が開き、そこから共生バクテリアが取り込まれる。一方、単為生殖胚では、胞胚期に胚の後端が開き、そこに共生バクテリアを保有する菌細胞が連結して胚内に共生バクテリアが注入されている (MIURA et al., 2003)。さらに、共生バクテリアを保有する菌細胞に分化する細胞核は、胚発生のかなり初期のころから分化が始まっており、初期発生時に体のパターン形成を行うことで知られるいくつかの重要な転写因子を発現していることが明らかとなっている (BRAENDLE et al., 2003)。おそらく、バクテリアの取り込みや維持のために、菌細胞は特殊化する必要があり、そのために、発生に必要な因子が使い回されている (これをコオプシオンという) のだろう。

お わ り に

近年、「表現型可塑性」は発生学や生態学等多くの研究分野から注目されつつあることとも相まって、生態学と発生学という、同じ生物学の分野でも乖離していた分野間での距離が縮まりつつある。生態学者にとっては、興味深い生態現象の適応過程での至近要因 (つまり分子発生基盤) にも目が向けられるようになっている。一方、発生学者にとっては、従来の実験室内で再現性よく起こる発生の研究から、自然界の揺らぎうる環境の中で起こ

る可塑的な発生過程に注目されるようになっている (GILBERT and EPEL, 2009)。この分野は、生態発生学 Ecological Developmental Biology, 略して Eco-Devo (エコデボ) として、次第に普及しつつある。本稿で取り上げてきた、アブラムシはまさに表現型可塑性の権化のような昆虫であり、アブラムシが示す実に様々な表現型多型は、エコデボ研究の格好の対象なのである。この時代と時を同じくして、エンドウヒゲナガアブラムシのゲノム解析が終了したことも重要な意味を持つ (The International Aphid Genomics Consortium, 2010)。ゲノム情報を様々な駆使し、さらに次世代シーケンサーやハイオインフォマティクスのような現代的な手法を用いることにより、アブラムシをはじめ多くの生物での可塑性現象の生物学的基盤とその進化過程についても加速度的に明らかにされていくだろう。今、まさにアブラムシの生物学がいよいよ面白くなってきた時代なのである。

引 用 文 献

- 1) BRAENDLE, C. et al. (2003): PLoS Biology 1: 70 ~ 76.
- 2) BRISSON, J.A. et al. (2007): Evol. Dev. 9: 338 ~ 346.
- 3) ——— et al. (2010): Insect Mol. Biol. 19 (suppl 2): 63 ~ 73.
- 4) GILBERT, S.F. and D. EPEL (2009): Ecological Developmental Biology: Integrating Epigenetics, Medicine and Evolution, Sinauer.
- 5) 本多健一郎 (2000): 多型性, 石川 統編 アブラムシの生物学, 東京大学出版会, 東京, 360 pp.
- 6) The International Aphid Genomics Consortium (2010): PLoS Biol. 8(2): e1000313.
- 7) ISHIKAWA, A. and T. MIURA (2007): Sociobiology 50: 881 ~ 893.
- 8) ——— and ——— (2009): Evol. Dev. 11: 680 ~ 688.
- 9) ——— et al. (2008): Zoomorphology 127: 121 ~ 133.
- 10) ——— et al. (2012 a): Insect Mol. Biol.: in press.
- 11) ——— et al. (2012 b): J. Exp. Zool. A: in press.
- 12) KOBAYASHI, M. and H. ISHIKAWA (1993): J. Insect Physiol. 39: 549 ~ 554.
- 13) MIURA, T. et al. (2003): Journal of Experimental Zoology 295B: 59 ~ 81.
- 14) WESTERLUND, S. A. and K. H. HOFFMANN (2004): Anal. Bioanal. Chem. 379: 540 ~ 543.

発生予察情報・特殊報 (23.12.1 ~ 12.31)

各都道府県から発表された病害虫発生予察情報のうち、特殊報のみ紹介。発生作物: 発生病害虫 (発表都道府県) 発表月日。都道府県名の後の「初」は当該都道府県で初発生の病害虫。

※詳しくは各県病害虫防除所のホームページまたは JPP-NET (<http://www.jpnpn.ne.jp/>) でご確認下さい。

■イチジク: 株枯病 (宮城県: 初) 12/5

■シカクマメ: クロメンガタスズメ (東京都) 12/21

■なし: フタモンマダラメイガ (京都府: 初) 12/22

■麦: ムギ類黒節病 (埼玉県: 初) 12/26