イナゴ属3種の単為生殖¹⁾

朱 道弘・安藤 喜一

弘前大学農学部

Parthenogenesis in Three Species of Genus *Oxya*. Zhu Dao Hong and Yoshikazu Ando (Laboratory of Entomology, Faculty of Agriculture, Hirosaki University, Hirosaki 036-8561 Japan). *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 42: 65-69 (1998)
Abstract: In three species of rice grasshoppers, *Oxya japonica* (Thunberg), *O. chinensis formosana* Shiraki and *O. yezoensis* Shiraki (Orthoptera: Catantopidae), most unfertilized eggs begin developing, but the viability of unfertilized eggs is much lower than that of fertilized eggs. The hatchability of unfertilized eggs is 17.8% in *O. japonica*, 10.4% in *O. chinensis formosana* and 5.4% in *O. yezoensis*. The number of larvae developing to the adult stage is 9.7% in *O. japonica*, 6.3% in *O. chinensis formosana* and 1.4% in *O. yezoensis*. Thus, the rate of embryonic development, hatchability and adult emergence in parthenogenesis is highest in *O. japonica*, and lowest in *O. yezoensis*. All larvae and adults produced by parthenogenesis are female. The number of chromosomes in parthenogenetic embryos of all the three species is 24 and diploid.

Key words: Rice grasshopper, *Oxya*, parthenogenesis, chromosome, development

緒 言

未受精卵から発育する単為生殖を行う昆虫はかなり知られており、バッタ目では、*Euhadenoecus insolitus* Hubbel (Lamb and Willey, 1989), *Saga ped* Pallas (Goldschmidt, 1946) のように全単為生殖の種や、*Locusta migratoria manilensis* Meyen (郭, 1956), *Schistocerca gregaria* Forsk. (Hamilton, 1955) のように本来両性生殖であるが、単為生殖も行い種がある。

ハネナガイナゴ *Oxya japonica* (Thunberg), タイワンハネナガイナゴ *O. chinensis formosana* Shiraki およびコバネイナゴ *O. yezoensis* Shiraki は主にイネ科、カヤツリグサ科の植物を摂食し、古くからイネの害虫として知られている (福原, 1982a)。ハネナガイナゴは秋田県・岩手県南部以南の日本、朝鮮半島の南部、中国河北省以南のアジア大陸と台湾、ハワイ、フィリピン、インドネシアなどに広く分布し、タイワンハネナガイナゴは日本の南西諸島および台湾、コバネイナゴは札幌・帯広以南、九州南部までの日本に分布している (夏, 1955; 福原, 1982a, b)。

筆者らはハネナガイナゴ、タイワンハネナガイナゴおよびコバネイナゴの類縁関係を明らかにするために、3種の種間交雑を試みているが、その手初めとして、3種が単為生殖を行うか否かを調査した。その結果、種によって単為生殖の発生率は異なるが、3種とも染色体数 $2n=24$ で雌のみが生じる倍数性産雌単為生殖を行うことが明らかになったので報告する。

本文に先立ち、ご校閲いただいた弘前大学の正木進三名

誉教授に感謝申し上げます。

材料および方法

1. 供試材料

ハネナガイナゴは1993年8月24日岡山県岡山市の水田より採集した成虫を、タイワンハネナガイナゴは1993年12月10日沖縄県石垣島の水田より採集した成虫を、それぞれ弘前大学農学部昆虫学研究室で累代飼育したものである。コバネイナゴは1994~1996年青森県弘前市郊外の水田より採集した越冬卵および幼虫を飼育して成虫を得た。

2. 飼育方法

幼虫および成虫は円筒形のガラスポット (径 11 cm, 高さ 18 cm) で飼育した。1ポットに孵化幼虫を10匹入れ、羽化当日に雌雄をペアにする交尾区と雌だけを1匹ずつ飼育する未交尾区を設けた。1~3齢幼虫はプラスチックカップ (径 9 cm, 高さ 4.5 cm) に土が付いたまま植えたスズメノカタビラ *Poa annua* L. を飼育容器内に入れ、4齢以後の幼虫と成虫は30 ml 三角フラスコに水差したイヌムギ *Bromus catharticus* Vahl を食草として飼育した。イヌムギを用いるとき、ポット内にろ紙を1枚敷き、水差して水を滴下して湿度を高めた。餌を換えるときろ紙も交換した。餌は摂食されつくされる前または黄化する前に交換し、常に新鮮なものを与えた。飼育温度は明期の12時間 27.5°C, 暗期の10時間とその前後の明期各1時間 22.5°C, 光周期は LD14:10 の条件下で飼育した。

3. 胚発生の調査

3種のイナゴそれぞれについて雌雄ペアにした場合と、

¹⁾ 弘前大学農学部昆虫学教室業績 133号
1997年 8月29日受領 (Received 29 August 1997)
1997年 11月21日登載決定 (Accepted 21 November 1997)

雌だけを個体飼育した場合の産下卵を 25°C LD14:10 に約 3 週間保存した。それらの卵を約 90°C の温湯に 5 分間浸漬して固定し、実体顕微鏡下で卵殻を除去して胚の形態を観察した。胚が形成されない卵とされた卵、さらに後者を正常と思われる突起形成胚と突起形成しない形態的に異常なモンスター胚とに分けた。

4. 孵化の調査

ハネナガイナゴとコバネイナゴの卵は休眠するので、産卵後 25°C で 20~30 日保存した後 10°C で約 50 日低温処理し、休眠覚醒後 25°C に移し、孵化させた。タイワンハネナガイナゴは休眠卵と不休眠卵が混ざった卵鞘を産む (Kawano and Ando, 1997) ので、産下卵は 25°C で約 40 日保存し、不休眠卵を孵化させてから 10°C で 50 日の低温処理によって、休眠を覚醒させて、25°C に戻して孵化率を調査した。

5. 染色体の観察

3 種イナゴの交尾雌と未交尾雌が産んだ卵を 25°C に 10 日保存した時点で、実体顕微鏡下でリンガー液中で解剖し、卵黄から胚を分離してスライドガラス上に滴下したアセトカーミン液の中に移して 3~5 分間染色し、カバーガラスをかけて親指の先で押し付け、パラフィンで封入した。光学顕微鏡で観察して染色体数を調査し、必要に応じて写真を撮った。

結 果

1. コバネイナゴの交尾雌と未交尾雌の産卵前期間

1995 年 9 月に弘前市の水田からコバネイナゴの終齢幼虫を採集し、羽化当日の雌雄をペアにした 54 ポットと雌成虫だけを個体飼育した 45 ポットを用いて、交尾雌と未交尾雌の産卵前期間を 25°C, LD14:10 条件下で調査した。交尾雌の産卵前期間は 14.9 ± 3.8 日 (mean $\pm$ SD) に対して未交尾雌は 16.9 ± 4.5 日であった。未交尾雌は交尾雌より産卵開始が総体的にやや遅く (Fig. 1), 平均値の差は 2 日で、有意 ($p < 0.05$, t -検定) であったが、コバネイナゴは交尾しなくても卵巣が発育し、正常に近い形で産卵することがわかった。

2. イナゴ属の 3 種の未受精卵の発生

ハネナガイナゴ、タイワンハネナガイナゴおよびコバネイナゴの未受精卵の発生率を調べた (Table 1)。発生を開始した卵では漿膜角皮 (Serosal cuticle) と胚が形成された。その発生率はハネナガイナゴが最も高く 91.7%, タイワンハネナガイナゴは 77.6%, コバネイナゴは 65.0% であった。発生を開始した未受精卵の一部には胚の形態が異常で、いわゆるモンスター胚になったものがあった。胚に突起が形成された卵はハネナガイナゴ 74.7%, タイワンハネナガイナゴ 57.9%, コバネイナゴ 27.7% となり、種によって突起形成率に違いがみられた。なお、交尾雌の産下卵では 3 種ともほぼ 100% 正常に突起形成期に達した。

3. 単為生殖卵の孵化と幼虫の発育

3 種のイナゴについて両性生殖と単為生殖の孵化率を比較した (Table 2)。3 種とも両性生殖卵の孵化率は 90% 前後であったのに対して、単為生殖卵ではハネナガイナゴ 17.8%, タイワンハネナガイナゴ 10.4%, コバネイナゴ 5.4% であった。単為生殖卵の孵化率は発生率よりはるかに低く、発生を開始した未受精卵の多くは発育途中で死亡し、孵化に至らなかった。

次に 3 種の幼虫の生存率を両性生殖と単為生殖とで比較した (Fig. 2)。両性生殖では、飼育過程に飼育容器とふたの間に挟まったりあるいは病気等で一部死亡し、孵化

Fig. 1. Preoviposition period of mated (solid circles, $n=54$) and unmated (open circles, $n=45$) females of *O. yezoensis* (25°C, LD14:10).

Table 1. Developmental rate of unfertilized eggs in *O. japonica*, *O. chinensis formosana* and *O. yezoensis*

Species	No. of eggpods	No. of eggs	Percentage of undeveloped eggs	Percentage of developing eggs	
				Appendage formation ¹⁾	Monster ²⁾
<i>O. japonica</i>	5	182	8.2	74.7	17.0
<i>O. chinensis formosana</i>	5	152	22.4	57.9	19.7
<i>O. yezoensis</i>	6	177	35.0	27.7	37.3

¹⁾ Embryos reaching appendage formation stage.

²⁾ Embryos showing abnormal morphogenesis.

Table 2. Hatchability of eggs produced by sexual reproduction and parthenogenesis in *O. japonica*, *O. chinensis formosana* and *O. yezoensis*

Species	No. of adults	No. of eggpods	Total number of eggs	No. of hatchlings	Hatchability (%)
Sexual reproduction					
<i>O. japonica</i>	9	18	578	528	91.3
<i>O. chinensis formosana</i>	7	13	380	339	89.2
<i>O. yezoensis</i>	6	19	562	518	92.2
Parthenogenesis					
<i>O. japonica</i>	29	72	2304	410	17.8
<i>O. chinensis formosana</i>	22	48	1341	139	10.4
<i>O. yezoensis</i>	33	117	2170	117	5.4

Fig. 2. Survival rate of eggs produced by sexual reproduction (solid circles) and parthenogenesis (open circles). (A) *O. japonica*. (B) *O. chinensis formosana*. (C) *O. yezoensis*.

後 50 日目の生存率はハネナガイナゴ 71.4%, タイワンハネナガイナゴ 73.3%, コバネイナゴ 73.1%であり, 3 種間とも類似していた. また, 雌雄がともに出現した. 単為生殖では, 飼育過程に多くの幼虫が死亡した. 特に 1 齢期の死亡率が高く, 孵化後 10 日目の生存率は 3 種共に 50% 以下になった. 孵化後 60 日目の生存率はハネナガイナゴで 11.0%, タイワンハネナガイナゴは 7.4%, コバネイナゴは 1.4%であり, 単為生殖の幼虫の生存率は両性生殖よりはるかに低いことがわかった. また, 単為生殖の幼虫期間は両性生殖の場合に比べ, 長くなる傾向がみられた (Table 3).

単為生殖の孵化幼虫数に対する羽化率はハネナガイナゴは 9.7% (雌成虫 15 個体), タイワンハネナガイナゴは 6.3% (雌成虫 9 個体), コバネイナゴは 1.4% (雌成虫 1 個体) であった (Table 3). 以上のように羽化率は低い, 3 種共に単為生殖で成虫が得られ, その成虫はすべて雌だけであった. なお, 市田 (1989) の方法で幼虫の雌雄を鑑別したところ, 幼虫期の途中で死亡したものも雄は全くみられず雌のみであった.

4. 胚の染色体数

3 種の両性生殖の場合の胚の染色体 ($2n$) は 24 本と 23 本の個体がほぼ同数ずつみられ, それぞれ雌雄に相当すると考えられた. 3 種の単為生殖の胚をそれぞれ 15 個体ずつ調べ, 染色体は 24 本であることを確認した (Fig. 3). すなわちハネナガイナゴ, タイワンハネナガイナゴおよびコバネイナゴの単為生殖によって生じた個体の染色体はすべて倍数性であった.

考 察

Uvarov (1966) はバッタ目に関する総説で, 多くの種の単為生殖に言及している. その中には孵化幼虫が得られただけの報告もあるが, *Melanoplus differentialis* (King and Slifer, 1934), *Schistocerca gregaria* (Hamilton, 1953, 1955), *Locusta migratoria manilensis* (郭, 1956) などでは単為生殖によって成虫が得られたと報告されている. 本実験に用

Table 3. Larval period and rate of adult emergence of offspring produced by sexual reproduction and parthenogenesis in *O. japonica*, *O. chinensis formosana* and *O. yezoensis* (25°C, LD14:10)

Species	No. of hatchlings	Larval period (days) ¹⁾	No. of emergence	Percentage of emergence
Sexual reproduction				
<i>O. japonica</i>	213	47.7±3.6	148	69.5
<i>O. chinensis formosana</i>	176	62.6±6.3	125	71.0
<i>O. yezoensis</i>	238	37.4±3.3	172	72.3
Parthenogenesis				
<i>O. japonica</i>	154	66.5±11.4	15	9.7
<i>O. chinensis formosana</i>	142	68.6±7.6	9	6.3
<i>O. yezoensis</i>	69	54.0	1	1.4

¹⁾ Mean±SD. Significant difference between larval period in sexual reproduction and parthenogenesis in *O. japonica* at $p<0.001$, and in *O. chinensis formosana* at $p<0.05$ (Mann-Whitney *U*-test)

Fig. 3. Diploid chromosome complement in embryo of *O. japonica* produced by parthenogenesis.

いたハネナガイナゴ、タイワンハネナガイナゴおよびコバネイナゴの未交尾雌は産卵し、未受精卵の大部分は発生を開始した。孵化率は低いが、一部は成虫も得られ、3種とも両性生殖を基本とする種であるが、単為生殖の能力を保持していることがわかった。

卵発生率、孵化率、羽化率などから判断して、単為生殖の能力はハネナガイナゴが最も強く、次いでタイワンハネナガイナゴであり、コバネイナゴが一番低いことがわかり、種間差が認められた。単為生殖によって生じた個体は3種とも両性生殖より幼虫期間は長くて幼虫期の死亡率が高く、正常に发育したとは考えられないから、自然界では単為生殖の有効性は大きくないと推定される。しかし、ハネナガイナゴの単為生殖によって生じた雌成虫は正常な雄と交尾すると次世代は正常に发育するので(安藤, 未発表), 自然界で分散に伴い雌が交尾相手に恵まれない場合、単為生殖は補完的意味を有すると考えられる。分布が広く、す

べての個体が長翅型でよく飛翔するハネナガイナゴの単為生殖性が強く、一般には翅が短く分散力の小さなコバネイナゴは単為生殖性が弱いことから、分散力と単為生殖率との間に関連があるのではないかと推定される。

バッタ目では、単為生殖の種である *Saga pedo* Pallas の染色体は四倍体で (Goldschmidt, 1946), Hamilton (1955) は *Schistocerca gregaria* Forsk. の发育した単為生殖の胚細胞の染色体を観察し、その染色体は二倍体、亜二倍体および単倍体があると報告した。ハネナガイナゴ、タイワンハネナガイナゴおよびコバネイナゴの胚細胞の染色体を調べた結果、両性生殖では染色体は24本(雌になる)と23本(雄になる)であった。この染色体数は篠遠(1956)が、ハネナガイナゴとコバネイナゴで報告した結果と一致する。単為生殖では染色体は3種共に24本、倍数性であった。減数分裂を終わって産下される卵核の染色体は半数性なので、単為生殖で生じた雌の倍数性染色体は雌性前核と極体との融合によって生じると推定される。

摘 要

イナゴ属のハネナガイナゴ、タイワンハネナガイナゴおよびコバネイナゴの単為生殖について調査した。3種共に未受精卵の大部分は発生を開始したが、孵化率はハネナガイナゴ 17.8%、タイワンハネナガイナゴ 10.4%、コバネイナゴ 5.4%であった。孵化幼虫数に対する羽化率はハネナガイナゴ 9.7%、タイワンハネナガイナゴ 6.3%、コバネイナゴ 1.4%であった。単為生殖によって生じた個体はすべて雌のみであった。単為生殖による卵の発生開始率、孵化率、羽化率はハネナガイナゴが一番高く、次いでタイワンハネナガイナゴとなり、コバネイナゴは最も低率であった。単為生殖胚細胞の染色体数を調べた結果、3種すべて24本で倍数性産雌単為生殖を行うことが明らかになった。

引 用 文 献

Goldschmidt, E. (1946) Polyploidy and parthenogenesis in the

- genus *Saga*. *Nature* 158: 587–588.
- 郭 郢 (1956) 東亜飛蝗 (*Locusta migratoria manilensis* Meyen) 的生殖. 昆虫学報 6: 145–167.
- Hamilton, A. G. (1953) Thelytokous parthenogenesis for four generations in the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forsk.) (Acrididae). *Nature* 172: 1153.
- Hamilton, A. G. (1955) Parthenogenesis in the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forsk.) and its possible effect on the maintenance of the species. *Proc. Roy. Ent. Soc. Lond. A* 30: 103–114.
- 福原櫨男 (1982a) 水田に見られる直翅目害虫の見分け方 (1). 植物防疫 36: 524–528.
- 福原櫨男 (1982b) 水田に見られる直翅目害虫の見分け方 (2). 植物防疫 36: 571–575.
- 市田忠夫 (1989) 青森県におけるコバネイナゴの脱皮回数と齢期の判別. 北日本病虫研報 40: 102–104.
- Kawano, S. and Y. Ando (1997) Effects of photoperiod on nymphal development, pre-oviposition period and egg diapause in the subtropical rice grasshopper, *Oxya chinensis formosana* Shiraki (Orthoptera: Catantopidae). *Appl. Entomol. Zool.* 32: 465–470.
- King, R. L. and E. H. Slifer (1934) Insect development. VIII. Maturation and early development of unfertilized grasshopper eggs. *J. Morph.* 56: 603–619.
- Lamb, R. Y. and R. B. Willey (1989) Parthenogenetic mechanism and its evolutionary potential in the cave cricket *Euhadenoecus insolitus* (Orthoptera: Rhaphidophoridae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 82: 101–108.
- 篠遠喜人 (1956) 遺伝学ハンドブック. 技報社, 東京. 1198 p.
- Uvarov, B. (1966) *Grasshoppers and Locusts*, Vol. 1. Cambridge University Press, Cambridge. 481 p.
- 夏 凱齡 (1955) 中国蝗科分類概要. 科学出版社, 北京. 239 p.
-