

ニカメイガにおける種分化

九州沖縄農業研究センター ^{まつ}松 ^{くら}倉 ^{けい}啓 ^{いち}一 ^{ろう}郎

はじめに

ニカメイガ *Chilo suppressalis* はチョウ目ツトガ科 (Lepidoptera : Crambidae) に属し、日本を含む東アジアから東南アジアにかけて広く分布している。幼虫がイネなどの茎内に潜入してそれを食害し、1960年ごろまでは我が国における最も重要なイネ害虫として甚大な被害をもたらしてきた。しかし、1970年代以降は急激に密度が低下し、現在では一部の地域を除いて、水田内での本種の捕獲は困難になっているほどである。

しかしその一方で、本種のもう一つの主要な寄主植物であるマコモ (*Zizania latifolia*) には、現在でも多くのニカメイガが生息している。マコモは東アジアから東南アジアに分布するイネ属に近縁な多年生抽水植物であり、水田周辺の用水路や川、休耕地に群生している。また、国内のいくつかの地域では食用として栽培も行われている。

マコモには多くのニカメイガが生息しているのにも関わらず、隣接するイネにはほとんど被害を与えないのはなぜであろう。その理由の一つに、イネ・マコモそれぞれの植物を寄主とするニカメイガ間に生殖隔離が存在する、すなわち、イネを寄主とする個体群 (イネ個体群) とマコモを寄主とする個体群 (マコモ個体群) は同じ「ニカメイガ」という種でありながら別々の集団であることが考えられる。本稿ではニカメイガの二つの個体群について、近年の研究で明らかとなった両個体群間の生殖形質の違い、並びに発生生態の違いを紹介する。

I 両個体群の比較の歴史

本論に入る前に、それまでのイネ・マコモ両個体群の比較の歴史を述べておく。両個体群の比較の始まりは1930年代にまでさかのぼる。最初のきっかけは、マコモ個体群のほうがイネ個体群よりも体が大きいことであった (図-1)。そして、体の大きさの異なる二つの個体群が同一の種であるか否かは、当時イネの大害虫であったニカメイガの防除対策を考えるうえで大事な問題であった。もしマコモに生息するニカメイガもイネを食害す

るのであれば、マコモに対しても本種の防除を行う必要があったからである。当初の研究の結果、形態については幼虫、蛹、成虫いずれについても体サイズ以外の差は認められなかった (丸茂, 1930)。さらに、イネ個体群をマコモで、反対にマコモ個体群をイネで飼育しても、両個体群とも正常に発育でき (牧・山下, 1956)、飼育条件下では両個体群間の交雑、交雑個体の累代飼育が可能であることが明らかになった (小池ら, 1981)。これらの結果から、イネ個体群とマコモ個体群は、その比較研究が開始された1930年代からの約半世紀間、同一の種として扱われてきた。

II 生殖形質の違い

長い間同一の種として扱われていた両個体群であったが、近年両個体群の生殖行動に関わる形質に違いがあることが明らかとなった。一般に、生殖行動に関わる形質の違いは二つの個体群間の交雑を妨げ、いずれは別種へと分化させる要因となり得るものである。ニカメイガの二つの個体群で明らかにされた生殖行動に関わる形質の違いは、イネ・マコモ両個体群間に生殖隔離が存在し、遺伝的交流が妨げられていることを示している。本章では、両個体群で違いが明らかとなった生殖行動に関わる形質を紹介する。

1 交尾時刻

多くのガ類は、1日のうち決まった時間帯でしか交尾

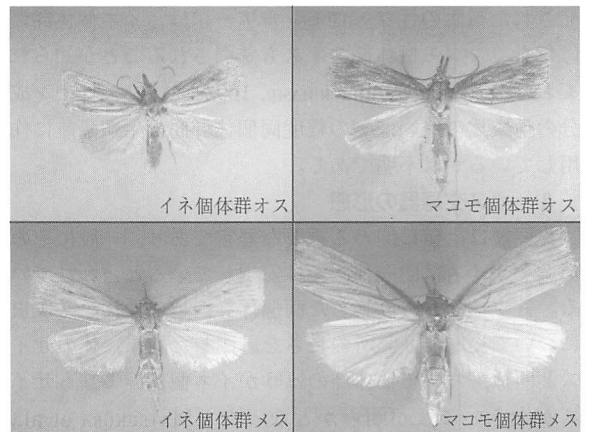


図-1 ニカメイガのイネおよびマコモ個体群の越冬世代成虫

Speciation in the Striped Stem Borer Moth, *Chilo suppressalis*.

By Keiichiro MATSUKURA

(キーワード: ニカメイガ, 種分化, イネ, マコモ)

を行わない。したがって、二つの集団間で交尾時刻の違いがあれば、仮にそれらが潜在的に交雑可能な集団であったとしても、実際には集団間での交雑は妨げられることとなる。昆野・田中 (1996) は岡山県内から採集したニカメイガのイネ・マコモ両個体群について、室内 (25℃, 15時間明期:9時間暗期) での交尾時刻を観察した。その結果、イネ個体群の交尾が消灯後、暗期の2時間30分から4時間30分に行われたのに対し、マコモ個体群は暗期の7時間30分から9時間の間に交尾を行った。この結果により、イネ・マコモ両個体群間に時間的な生殖隔離機構が存在することが明らかとなった。

この交尾時刻の違いは、さらに詳細に調査された。メスの性フェロモン放出 (コーリング) 開始時刻についても交尾時刻と同様、イネ個体群は暗期の前半、マコモ個体群は暗期の後半であったことから、これが両個体群の交尾時刻を決める一因であることが明らかとなった (SAMUDRA et al., 2002)。さらに、両個体群の交雑個体を用いて交尾時刻を観察した結果、F1の交尾時刻は両個体群の中間となり、F2もF1と同様のパターンを示した (SAMUDRA et al., 2002)。このことから、イネ・マコモ両個体群の交尾時刻の違いは、それを支配するポリジーンの違いによって生じていることが示された。

2 性フェロモン成分比

ニカメイガ (イネ個体群) のメス性フェロモンは、Z-11-hexadecenal, Z-13-octadecenal および Z-9-hexadecenal であることが知られていた (TATSUKI et al., 1983)。マコモ個体群についてもメス性フェロモンを分析し、イネ個体群と比較した結果、性フェロモンの構成成分は両個体群間で共通であったが、各成分の構成比はわずかではあるが有意に異なっていた (SAMUDRA, 2001)。しかし、イネ個体群の性フェロモン成分比に基づいて開発された市販の性フェロモンルアーには、イネ個体群だけでなくマコモ個体群のオスも誘引されることが知られており (TSUCHIDA and ICHIHASHI, 1995)、性フェロモン成分の構成比の違いがどの程度両個体群間の生殖隔離に作用しているかは不明である。

3 オス交尾器の形態

交尾器は生殖に関わる重要な器官であり、一般にその形態やサイズは同一種内では安定していると言われている。寄主植物から採集した両個体群の越冬世代オス成虫について交尾器8箇所を計測した結果、体のサイズと同様、マコモ個体群のほうがイネ個体群よりもサイズが大きいことが明らかとなった (MATSUKURA et al., 2006)。さらにそれらを主成分分析で分析した結果、サイズ要因である第1主成分だけでなく、プロポーション

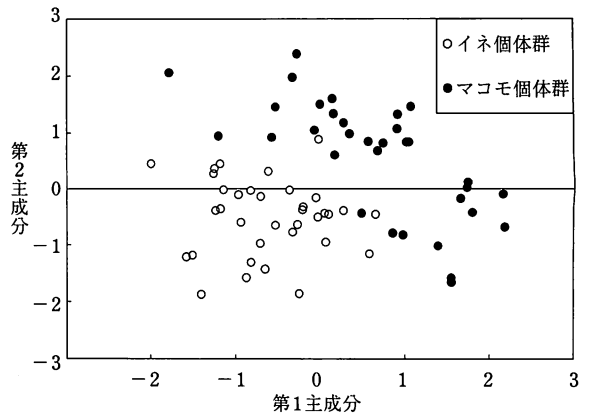


図-2 主成分分析によるオス交尾器形質の比較

第1主成分、第2主成分ともに両個体群間で有意差あり ($p < 0.001$, t検定)。

要因である第2主成分でも両個体群間で有意な違いを検出できた (図-2)。両個体群間におけるゲニタリアサイズの相対値の違いは、前節の性フェロモン成分比と同様、両個体群の分化を示す証拠と考えられる。

III 発生生態の違い

ライトトラップや性フェロモントラップを用いたニカメイガ成虫の発生消長調査は以前から行われ、多くの知見が蓄積されてきた。イネ個体群は日本の大部分では年二化であることが知られている (岸野, 1973)。その一方で、マコモ個体群については古くから年三化であることが示唆されている (丸茂, 1930; 山下・牧, 1956)。このような成虫発生生態の違いは前述の交尾時刻と同様、両個体群間の交雑を妨げる要因となりうる。筆者は、性フェロモントラップを用いて両個体群の捕獲消長を調査し、さらに、昆虫の化性を決定する主要因である発育速度、および休眠に関する形質についても調査を行った。ここではそれらの結果に基づいて検討された両個体群間の空間的・時間的隔離について紹介する。

1 オス成虫活動範囲

茨城県守谷市内のマコモ群生地、および隣接するイネ水田内部に粘着式の性フェロモントラップを設置し、捕獲されるオス成虫の帰属する個体群を前述の交尾器の形態を利用して判別した。性フェロモントラップによるニカメイガの誘殺範囲は100m程度と推定されており (近藤・田中, 1994; TSUCHIDA and ICHIHASHI, 1995)、今回設置した2基のトラップ (トラップ間の距離は約200m) による捕獲結果は、それぞれのトラップ周辺の寄主植物からの発生状況を反映すると考えられる。調査の結果、

判定された各個体群の捕獲数は2地点間で有意に異なり、マコモ個体群はマコモ群生地で、イネ個体群はイネ水田内部で、それぞれ多く捕獲された(図-3)。これは、たとえ二つの寄主植物が隣接している場合でも、両個体群はそれぞれ自己の寄主植物近辺を中心に活動していることを示している。ただし、2基のトラップにはそれぞれ別の個体群と判定されたものも捕獲され、特にイネ水田内部に設置したトラップにはマコモ個体群と判定されるオスも多数捕獲された(図-3)。したがって、本調査で示された両個体群オス成虫の活動範囲の違いが、両個体群間の隔離要因となり得るのかについては、さらに詳細な検討が必要と考えられる。

2 成虫発生時期

両個体群の隔離に関連する発生生態の違いとしては、本節で紹介する成虫発生時期の違いが最も大きな要因であると考えられる。前述の性フェロモントラップ調査で得られたオス成虫捕獲消長を交尾器形態から判定した個体群別に見ると、マコモ個体群はマコモ群生地で4月上旬から捕獲されはじめ、イネ水田内でも5月上旬より捕獲が見られた(図-3)。それに対して、イネ個体群はマコモ群生地では明瞭な捕獲ピークは見られず、イネ水田内で5月下旬から6月中旬にかけて鋭いピークがあるのみであった(図-3)。過去の研究で、越冬世代成虫発生時期はマコモ個体群のほうが早いことが指摘されており(丸茂, 1930; 山下・牧, 1956)、今回の調査はそれを裏付ける結果となった。それに加え、本調査では新たに両個体群の成虫発生期間の違いも明瞭となった。マコモ

個体群の最初の発生期間は4月上旬から6月下旬までと、かなり長期にわたる。それに対し、イネ個体群は5月下旬から6月中旬にかけての比較的短期間に集中して発生した(図-3)。これも両個体群間で異なる発生生態の一つの特徴であると考えられる。このような違いが生じた適応的理由として、多年生で春先から成長を開始するマコモは寄主植物としての利用可能期間が比較的長期であるのに対し、1年生で人為的に特定の期間に移植されるイネはエサとして利用できる期間が短く、それに適応するため、イネ個体群の発生期間が限定されたと考えられる。

3 発育速度および休眠

両個体群の発生時期が異なることを別の観点から証明するため、筆者は本種の発育生理に注目した。守谷市産の個体群を用いて非休眠世代の発育有効積算温量、および休眠に関するいくつかの形質を調査した結果、非休眠世代の発育有効積算温量および発育零点は両個体群間で有意な違いはなかった。しかし、休眠に関する形質は異なっており、マコモ個体群のほうが休眠誘導の臨界日長が15分短く、野外における休眠覚醒時期はマコモ個体群が12月、イネ個体群が1月と、マコモ個体群のほうが1か月ほど早かった。さらに、後休眠発育の形質として、休眠覚醒後、蛹化するまでの期間を測定したところ、これもマコモ個体群のほうが有意に短かった。これらの結果は、休眠に関する形質、特に休眠覚醒時期と後休眠発育速度の違いが、両個体群で越冬世代成虫の発生時期が異なる原因であることを示しており、性フェロモントラップの調査結果を生理的な観点から裏付けている。

IV 防除対策

1 イネにおける防除対策

これまで紹介したように、ニカメイガのイネ個体群とマコモ個体群は完全ではないものの、かなりの程度で分化していることが示された。実際に、筆者は本種による被害が報告されていない地域であるにもかかわらず、マコモには本種が高密度で生息している地域を確認している。これは宮下(1982)も同様に指摘しているところである。したがって、通常は本種の防除のためにマコモに生息するニカメイガを防除する必要はないと考えられる。また、冒頭でも述べたとおり、近年は国内のほとんどの地域で本種によるイネの被害は減少しており、かつてほどは重要視されていない。しかしながら、現在でも局部的に多発して被害をもたらすことがあり、依然として警戒は必要である。本節では代表的な本種の防除法を紹介する。

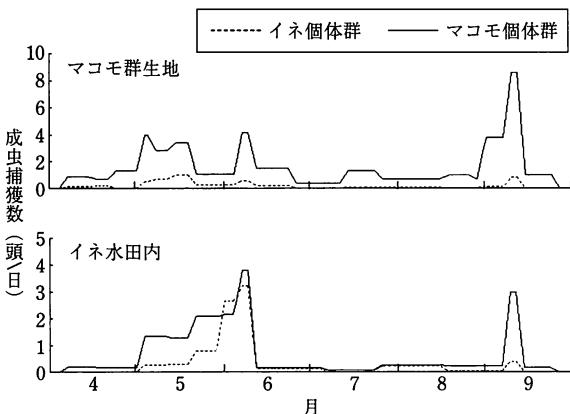


図-3 性フェロモントラップによるオス成虫捕獲消長
(茨城県守谷市, 2004)

捕獲数は数日おきに調査し、1日当たりの捕獲数を3点の移動平均で表した。交尾器形質の特徴に基づく判別式(MATSUKURA et al., 2006)により、捕獲されたオスの個体群を判別した。

(1) 薬剤

薬剤を用いた本種の防除法として最も効果的なのは、育苗箱処理である。播種後、フィプロニル粒剤を育苗箱(30×60×3 cm, 使用土壌約5 l) 1箱に対し50 g施用する。これにより大抵の場合は被害を抑制できる。育苗箱に対するケイ酸資材の施用も本種の初期防除に有効である。各地域で行われている発生予察によりその年の本種の多発生が予想される場合は、第1世代成虫の発生ピーク直後に水田において薬剤散布を行う。地域により本種の発生時期は異なるので、散布時期および薬剤の種類については各地の防除指針を参考にする。また、この時期は地域や品種によっては収穫時期の間近となるので、散布しようとする薬剤の散布可能時期について十分注意する。

(2) 稲わら処理

1970年代以降の稲わら処理法の変化は、本種の被害が激減した一因とされている。それまで収穫後の稲わらの多くは水田内や農家の庭先や納屋などに放置されていたが、コンバインが普及した1970年代以降、稲わらは収穫後細かく裁断されるようになった。本種は幼虫が収穫後の稲わらに潜入して翌年の春まで越冬するため、稲わらの裁断は本種の越冬率を著しく低下させたのである。果樹園内に除草目的で稲わらを敷いた地域で本種の被害が多発したという事例もあり、収穫後の稲わらを裁断やすき込みという形で適切に処理することは、現在でも本種を防除するうえで重要である。

2 マコモにおける防除対策

冒頭で紹介したとおり、食用のマコモは水田の転作作物として、近年国内で徐々に栽培面積が増加している。人為的にマコモ黒穂菌を接種したマコモは幼茎が肥大し、菌えいを形成する。この肥大した部分は「マコモタケ」と呼ばれ、食用として出荷される。ニカメイガはマコモの茎部であるマコモタケも食害するため、栽培マコモにとってニカメイガは重要害虫となっている。しかしながら、マコモがマイナー作物であることもあり、農業登録を含め、マコモにおけるニカメイガの効果的な防除方法は十分には確立されていない。現在のところカルタップ粒剤が唯一、マコモのニカメイガに使用可能な薬剤であり、10 a 当たり4 kgを年間3回まで施用すること

ができる(ただし収穫前75日間は散布不可)。また、マコモ栽培地域の周辺の水路や池に野生のマコモが群生している場合は、そちらに対する防除も必要かもしれない。

おわりに

本稿で紹介したように、ニカメイガのイネ個体群とマコモ個体群は互いに隔離された集団であり、これらは今後別種へと分化していく可能性が高い。このように種分化の途中にあると考えられる本種は、生物の適応や進化を研究するうえで大変貴重な種である。本種の両個体群の比較研究は、現在も東京大学や岡山大学で行われており、さらなる研究成果が期待される。

本種は害虫としては以前ほど脅威でないのは確かであるが、それでもなお農業害虫として注目すべき種であると考えられる。前述したように、栽培マコモにとって本種は最も重要な害虫の一つである。今後、マイナー作物である栽培マコモを普及させていくためには、ニカメイガの防除対策の確立が急務であろう。イネに関しては現在のところ被害が問題となっている地域は少ないが、地球温暖化が本種の発生量を増加させるというシミュレーション結果もあり(YAMAMURA et al., 2006)、今後も注意深く監視していく必要がある。

最後に、筆者のニカメイガに関する研究を終始ご指導いただき、さらに本稿の校閲をしていただいた、東京大学大学院農学生命科学研究科の田付貞洋博士に深く御礼申し上げる。

引用文献

- 1) 岸野賢一(1973):東北農業試験場研究報告 47:13~114.
- 2) 小池賢治ら(1981):北陸病害虫研究会報 29:28~31.
- 3) 近藤 章・田中福三郎(1994):応動昆 38:283~287.
- 4) 昆野安彦・————(1996):同上 40:245~247.
- 5) 牧 良忠・山下優勝(1956):兵庫県農業試験場研究報告 3:47~50.
- 6) 丸茂信勝(1930):応用動物学雑誌 2:91~95.
- 7) MATSUKURA, K. et al. (2006): Appl. Entomol. Zool. 41:529~535.
- 8) 宮下和喜(1982):ニカメイガの生態, 自費出版, 我孫子, 136 pp.
- 9) SAMUDRA, I. M. (2001): Doctoral Dissertation, The University of Tokyo, Tokyo, 112 pp.
- 10) ————— et al. (2002): Appl. Entomol. Zool. 37:257~262.
- 11) TATSUKI, S. et al. (1983): ibid. 18:443~446.
- 12) TSUCHIDA, K. and H. ICHIHASHI (1995): ibid. 30:407~414.
- 13) YAMAMURA, K. et al. (2006): Pop. Ecol. 48:31~48.