

斑点米カメムシ，コバネヒョウタンナガカメムシの繁殖生態

岡山大学大学院環境学研究所 日 室 千 尋

はじめに

稲作農家にとって重要な害虫の一つに斑点米カメムシ類があげられる。斑点米は品質が低下するうえ、1,000粒に2粒あれば、コメの価格が60 kg 当たり600円から1,000円低下するなど商品価値が極めて下がり、その被害額はある県では年間1億5千万円以上ともいわれている。現在、斑点米を産出するカメムシとして65種が判明している(安永ら, 1993)。そのうちの1種として、コバネヒョウタンナガカメムシ *Togo hemipterus* (Scott) が知られている。本種は、カメムシ目ナガカメムシ科 Lygaeidae に属し、体長は6 mm 内外、体は黒色で、翅が黄褐色をしている。北海道、本州、四国、九州、韓国に生息しており、幼虫、成虫ともにイネ *Oryza sativa* (L.)、イヌビエ *Echinochloa crus-galli* (L.)、メヒシバ *Digitaria ciliaris*、エノコログサ *Setaria viridis* (L.) 等のイネ科植物の種子を吸汁する(安永ら, 1993)。地上徘徊性のカメムシ類で、強い飢餓耐性を有する。長翅型と短翅型の二型が存在するが、ほとんどが短翅型である(長翅型は1%未満; 日室, 2009)。しかしながら、繁殖行動をはじめとする本種の生態については、ほとんど何も知られていない。また、本種の形態的特徴として前脚腿節が著しく太く発達していることが明らかであるが、その機能についても何ら明らかにされていなかった。本種の繁殖生態を理解することは、その防除対策を考えるうえでも非常に重要である。本稿では、近年続々と興味深いことが明らかになった斑点米カメムシ、コバネヒョウタンナガカメムシの繁殖生態を紹介するとともに、新たな防除方法について提案する。

I コバネヒョウタンナガカメムシの配偶システム

1 闘争する雄

多くの昆虫類で、雄よりも雌のほうで体サイズが大きいことが知られている。TEDER and TAMMARU (2005) は、様々な昆虫分類群 158 種類を調査し、80% 以上で雌が雄

よりも体サイズが大きいことを明らかにした。しかしながら、コバネヒョウタンナガカメムシは、昆虫類では珍しく雄のほうが雌よりも体サイズが大きい性的サイズ二型 (male-biased sexual size dimorphism) を示している (HIMURO and FUJISAKI, 2012)。また、本種の特異的な形態的特徴である太く発達した前脚腿節は、雄のほうで雌よりも著しく発達しており、雄はこの前脚腿節を“武器”として使用し、闘争する(図-1; HIMURO and FUJISAKI, 2012)。闘争様式として、雄同士はまず、触角で激しく接触しあった後、中脚と後脚で体を支え胸部を起し、触覚を激しく振りながら前脚を使い互いに打ち合う。その様相はまるでボクシングである。この闘争行動は主に雄間で起こり、雌間、雄雌間ではほとんど起こらない。また、興味深いことに様々な操作実験から、雄の闘争行動を開発する因子として、雌ではなく餌の存在であることが明らかとなっている。一般的に、雌は卵生産するために雄よりも多くの餌資源を必要としており、雄よりも餌資源を巡って闘争すると思われる。しかしながら、本種雌は、例え厳しい飢餓状態においてもほとんど闘争行動を起こさない。これは、本種の闘争行動が雌を巡る雄間競争 (male-male competition) として機能していることを強く示している。この闘争行動における体サイズの影響を調べた結果、体サイズが大きいほうが勝利することが明らかにされている。つまり、同性間における性選択 (雄間競争) において、雄の体サイズは大きいほうに



図-1 コバネヒョウタンナガカメムシの闘争行動

Reproductive Behavior of the Seed Bug, *Togo hemipterus* (Heteroptera: Lygaeidae). By Chihiro HIMURO

(キーワード: 斑点米, コバネヒョウタンナガカメムシ, 繁殖, 射精物, 交尾抑制物質, 毒物質, 行動制御)

とって有利に働いている。この大きい雄が有利となるような性選択の選択圧が、雄のほうが雌よりも体サイズが大きい性的サイズ二型に少なからず寄与していると考えられている。また、体サイズが大きな雄ほど闘争行動を起こし、小さな雄同士ではあまり闘争行動を起こさないことが明らかになっている。これは闘争行動におけるベネフィットやコストが体サイズによって異なることを示している。小さな雄は、他の動物でも報告されているような直接の闘争を避けた代替戦略を採用している可能性もある。

2 雄による雌の誘引

性成熟したコバネヒョウタンナガカメムシ雄成虫は、しばしば餌であるイネ科植物の種子を獲得した後、吸汁しながら、腹部を持ち上げ交尾器を突出させ、性フェロモンを放出する行動が見られる(日室, 2009)。本種雄は、性フェロモンを放出することによって雌を惹き付けていることが明らかとなっている。またオルファクトメータを用いた選択試験の結果、雌は餌と雄を組合せた場合に、雄のみの場合よりも強く惹き付けられていた。雌は餌の匂いのみには惹き付けられなかったことから、餌の匂いは誘引効果を持たないものと考えられる。したがって、雄は餌を吸汁することによって性フェロモンを質的に、または量的に変化させた可能性が考えられる。雄は餌がない場合でも、餌がある場合と同様に性フェロモンを出したほうがより強く雌を惹き付けるので適応的であると考えられる。しかしながら、雌は飢餓状態の雄には惹き付けられなかった。雄は飢餓状態では生理的に性フェロモンを出すことができないのか、もしくは雌は餌がある場合の雄の性フェロモンを識別できているようである。このような識別能力は卵生産のために資源を多く必要とする雌にとってより適応的である。このように、雄間競争同様、雌の誘引においても餌は重要な鍵となっていることが明らかとなった。雄も餌の存在を示すこのほかの雄のシグナルを“盗み聞き”すれば、餌、または雌にたどり着く可能性が上がると考えられる。しかしながら、この性フェロモンに対し、他雄が惹き付けられることがなかったことから、シグナルの“盗み聞き”がうまくいっていないことが考えられる。このシグナル(性フェロモン)を巡っては、雌雄間、雄間で対立が起きているかもしれない。

3 餌の意味

雄は自身が支配している餌に対して、他雄が近寄ってきた場合に闘争行動により他雄を餌(場)から排除する。しかし、雌に対しては吸汁することを許し、しばしば求愛し、交尾に至る。このことから餌は、雄から雌に対す

る婚姻贈呈(nuptial gift)としての機能があると考えられている。

雌の分散(dispersion)は資源の分散に強く依存し、雄の分散は交尾可能な雌の分散に強く依存する。これは主に雌の繁殖成功は資源によって限定され、一方、雄の繁殖成功は雌の数に限定されるからである(BRADBURY and VEHRENCAMP, 1977; EMLÉN and ORING, 1977)。野外において、本種はイネ科植物の種子を餌としている。一般に、イネ科植物の種子は分布や量が時間的・空間的におおきくばらつくことが知られている(SOLBRECK, 1978; SOLBRECK and PEHRSON, 1979)。その結果、本種雄は特に飢餓条件下では、乏しい餌資源を他雄から雄間競争によって防衛し、性フェロモンを出して雌を惹き付け交尾に至るといった資源防衛型配偶システム(resource-defense mating system)を採用していることが明らかとなっている(HIMURO and FUJISAKI, 2012)。餌資源が乏しい場合に、雌はその乏しい餌を求め集まってくるのでこのような配偶システムはより有効であろう。一方で、餌資源が潤沢な場合、雌はハビタット中により分散するため、雄は餌資源を防衛し雌を惹き付けるよりも雌を探索したほうが適応的かもしれない。このように本種雄は、餌の量や分布様式によって代替戦略を採用していることも考えられる。この仮説は、特に飢餓条件下において雄が闘争行動を起こす割合が増加する実験結果が少なくともある程度支持している。また、そのような戦略は雄の体サイズによって異なるかもしれない。

HIMURO and FUJISAKI (2010)の研究から、餌資源は“栄養的な”機能のほかに“薬理的な”機能がある可能性が示された。コバネヒョウタンナガカメムシ雄は交尾の際に、様々な物質を射精物として雌に送り込んでいることが明らかになっている(HIMURO and FUJISAKI, 2008)。この射精物に含まれる“毒物質”によって、雌の飢餓耐性が著しく低下することが明らかとなった(HIMURO and FUJISAKI, 2010)。飢餓条件下において、未交尾雌の場合に、産卵数と生存日数において負の相関(トレードオフ)が見られたのに対し、既交尾雌は、産卵数にかかわらず平均10日で死亡した。しかしながら、餌を与えた場合に既交尾雌は平均83日間も生存することがわかっている(日室, 2009)。餌は飢餓耐性を低下させる“毒物質”に対する“特効薬”の役割を果たしている可能性がある。

II 雄による雌の再交尾抑制戦術

昆虫をはじめとする多くの生物において、雌は直接的利益(雄からの餌や水分の供給、活性のある精子、遺伝的に適した精子の確保)・間接的利益(子供の遺伝的多

様性)から、その生涯において複数の雄と交尾する“多回交尾”を行うことがよく知られている (ANDERSSON, 1994; ARNQVIST and ROWE, 2005)。しかしながら、雄にとって自分が交尾した雌の再交尾は、他雄との精子競争 (sperm competition) を引き起こす可能性が高く、父性の確保が難しくなる (ARNQVIST and ROWE, 2005)。そこで雄は、雌の再交尾を遅延または阻止し、父性を確保するために様々な戦術を用いていることが知られている (SIMMONS, 2001; ARNQVIST and ROWE, 2005)。例えば、射精終了後も交尾姿勢をとり続ける交尾後ガード、雌の交尾器末端に取り付ける交尾栓や精包、射精物に含まれる物質による雌の性的受容力の低下等。

多くのカメムシ亜目において、他雄との精子競争の危険を避けるために射精終了後も長時間交尾姿勢をとり続ける交尾後ガードという戦術を採用していることが知ら

れている。その結果、カメムシ類の多くで交尾時間がとても長いことが知られている。例えば、マルカメムシ *Megacopta punctatissima* で平均4時間、最大27時間 (HOSOKAWA and SUZUKI, 2001)、ホシカメムシ科の一種 *Dysdercus bimaculatus* では平均2.2日間、最大6日間 (CARROLL and LOYE, 1990)。精子優先度 (P2 値) が50~99%ととても高いカメムシ類において、交尾後ガードなどによる父性の確保が極めて重要である (SIMMONS and SIVA-JOTHY, 1998)。コバネヒョウタンナガカメムシの交尾時間を調べた結果、平均100分と他のカメムシ類に比べてとても短く、交尾後ガードを行っていないと考えられている (HIMURO and FUJISAKI, 2008)。では、どのようにして雄は父性を確保しているのだろうか? 雌の交尾間隔を調べた実験によると、不応期 refractory period (一度交尾した雌が次の雄の交尾を受け入れるまでの期間) が平均16.6日間ととても長く、この不応期は交尾時間と正の相関があることが示されている (HIMURO and FUJISAKI 2008)。つまり雌の不応期は雄の射精物によって誘導されており、射精物の量依存的に決定されていることを示唆している。では、雄のどのような物質が雌の不応期を導いているのだろうか? 雄を解剖し、生殖器を観察すると付属腺2種類 (A, B)、貯精囊、精巣が確認できる (図-2)。そこで付属腺2種類 (A, B)、貯精囊の内容物、および生理食塩水を未交尾雌に注射し、処理された未交尾雌がいつ交尾を受け入れるかを調べたところ、付属腺B由来物質を注射された雌は未交尾であるにもかかわらず平均11.4日間も雄を受け入れないことがわかった (図-3)。またこの付属腺B由来物質は熱によって失活

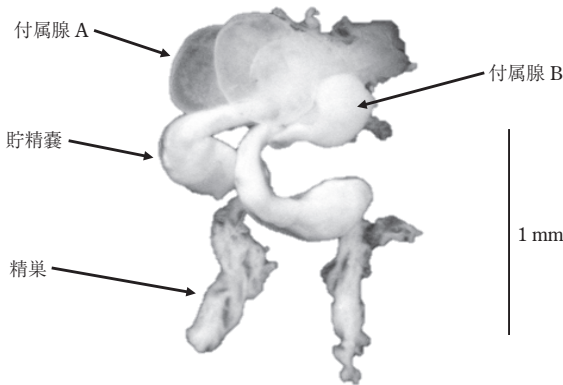
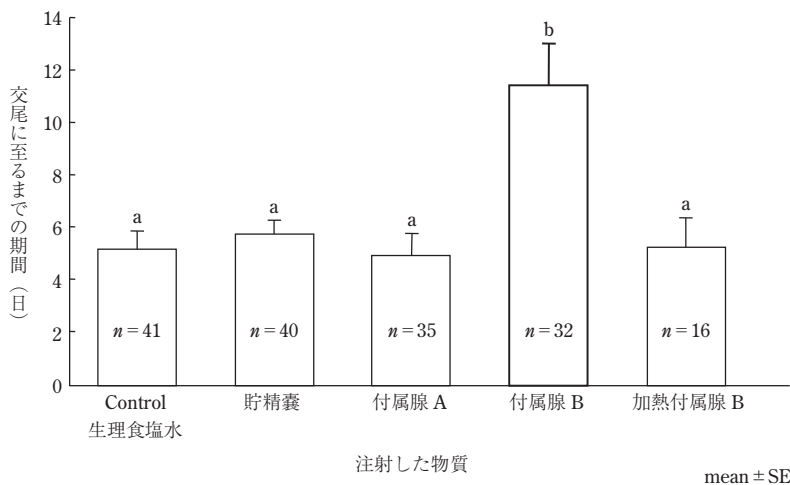


図-2 コバネヒョウタンナガカメムシ雄の内部生殖器



異なる文字間で有意差あり

Mann-Whitey U-test by the sequential Bonferroni method after the Kruskal-Wallis test ($P < 0.001$)

図-3 各処理を施された処女雌が交尾に至るまでの期間 (日)

HIMURO and FUJISAKI (2008) を一部改変.

する物質であることから、タンパク質などポリペプチドである可能性が高い。つまり、雄は付属腺由来物質、いわゆる“再交尾抑制物質”を用いた雌の再交尾抑制戦術を採用しているのである。これはカメムシ類では初めての発見である。

雌の不応期を導く再交尾抑制物質の研究はショウジョウバエ類においてなされているが (KUBLI, 2003; CHAPMAN and DAVIES, 2004), なぜそのような戦術を採用するように進化したのかに言及した研究はない。

多くのカメムシ類が交尾後ガードを採用する中、コバネヒョウタンナガカメムシの雄はいかにして“再交尾抑制物質”を用いた雌の再交尾抑制戦術を進化させたのであろうか? HIMURO and FUJISAKI (2008) は以下の三つの要因をあげている。

(1) 雌の特異な交尾器: 通常、雌の交尾器は腹部内に納められており、雄に求愛され交尾受け入れOKとした場合のみ交尾器を腹部外に出し、雄がそれを把握器で掴むことではじめて交尾に至る。そのために雄による強制交尾 (forced copulation) ができない。したがって、雄は雌の交尾衝動をコントロールすることで確実な父性の確保につなげられる。

(2) 産卵習性: 多くのカメムシ類は一度に多くの卵を産むことが知られている (HIMURO and FUJISAKI, 2008)。一方、本種雌は少ない卵をだらだらと長期間にわたって産む (一度に平均 3.4 卵を平均 45.8 日間かけて産む)。交尾後ガードによって、他のカメムシ類は数十個の卵に対して父性を確保できる一方で、本種は交尾後ガードしたとしても平均 3.4 卵のみである。しかしながら、再交尾抑制物質による平均 16.6 日間の不応期誘導で平均 80.2 個の卵に対して父性が確保できる。

(3) 交尾対形成時におけるコストの軽減: 交尾には時間依存的なコストがかかることが知られている (ARNQVIST and ROWE, 2005)。例えば、食事の時間や次の交尾機会のロス、捕食圧の増加、エネルギーロスなど。短い交尾時間はこれらのコストを軽減できる。

以上三つの要因が本種雄の“再交尾抑制物質を用いた雌の再交尾抑制”というカメムシ類では珍しい戦術の進化を促したものと考えられている。このような戦術は一方で、雌にとっては不利益を被ることになる。例えば、もし精子が不適な場合、長期間に亘って不適な精子を使い続けることになるので雌の適応度に多大な負の影響を及ぼす。また、多回交尾の利益も得られない。その結果、再交尾を巡る雌雄間の対立 (sexual conflict) が生じている可能性がある。今後さらなる研究によって“再交尾抑制物質”をめぐる雌雄間の対立が明らかになるであろう。

III 新たな防除方法の提案

現在、農作物を保護するうえで害虫に対して様々な殺虫剤が使用されている。その中で、多種多様な問題が提起されている。例えば、駆除する目的の害虫だけではなく、その他の益虫なども殺してしまうことがある。これは、生態系に与える影響や経済的損失を考慮するうえでとても重要な問題である。近年では、斑点米カメムシの防除薬がミツバチの大量死を引き起こしているとの指摘もある。

害虫を防除する農薬の多くが殺虫剤であり、その字のごとく“虫を殺す”ことを目的としている。コバネヒョウタンナガカメムシの研究において、“再交尾抑制物質”は、雌が未交尾でも交尾衝動を強く抑制した。この物質の化学的素性が明らかになれば斑点米の原因となっている本種の増殖を“雌の交尾衝動を制御する”ことによって抑える新たなタイプの農薬、“行動制御物質”としての開発も期待される。このような交尾抑制物質はキロショウジョウバエをはじめ様々な昆虫において近年報告されている。また、交尾抑制物質以外にも射精物には様々な機能をもつ物質が含まれており、その一つに致死的な“毒物質”が含まれていることが明らかとなっている。

これらの交尾抑制物質や毒物質は種特異的に効く可能性が高く、目的とする害虫の雌の繁殖のみを抑えることで、他の生物に対する悪影響も避けられ、生態系をはじめとする環境によりタイプの農薬になるだろう。

おわりに

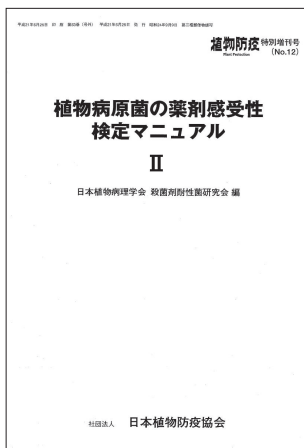
日本各地にいる普通種で、斑点米カメムシの1種コバネヒョウタンナガカメムシについて、とても興味深い生態がぞくぞくと明らかにされている。現在、筆者らは生態学の分野において未解明な部分が多い性的対立について、コバネヒョウタンナガカメムシを材料として調べている。上述したように本種雄の射精物は雌にとって“毒”になりうる。それに対し、雌は対抗適応し、雌雄間で拮抗的共進化が起こっていると考えられる。本種は通常、短翅型で移動能力が低く、個体群間で遺伝子交流が少ないと考えられるので、拮抗的共進化の程度が隔離された個体群ごとで異なっていると考えられる。そこで岡山個体群と京都個体群を用いた個体群間交尾によって拮抗的共進化にギャップを生じさせた。その結果、京都雌が岡山雄の射精物である“毒”に対抗適応できなかったために、著しく寿命が短縮した。岡山個体群、京都個体群それぞれで独自の拮抗的共進化が進んでいることが示唆された。

引用文献

- 1) ANDERSSON, M. (1994) : Sexual Selection, Princeton University Press, Princeton.
- 2) ARNQVIST, G. and L. ROWE (2005) : Sexual Conflict, Princeton University Press, Princeton.
- 3) BRADBURY, J. W. and S. L. VEHCAMP (1977) : Behav. Ecol. Sociobiol. 2: 1 ~ 17.
- 4) CARROLL, S. P. and J. E. LOYE (1990) : J. Insect Behav. 3: 33 ~ 48.
- 5) CHAPMAN, T. and S. J. DAVIES (2004) : Peptides 25: 1477 ~ 1490.
- 6) EMLEN, S. T. and L. W. ORING (1977) : Science 197: 215 ~ 223.
- 7) 日室千尋 (2009) : 京都大学大学院博士論文 (農学).
- 8) HIMURO, C. and K. FUJISAKI (2008) : J. Insect Physiol. 54: 1538 ~ 1542.
- 9) ———— (2010) : Physiol. Entomol. 35: 128 ~ 133.
- 10) ———— (2012) : J. Insect Behav. 25: 242 ~ 253.
- 11) HOSOKAWA, T. and N. SUZUKI (2001) : Ann. Entomol. Soc. Am. 94: 750 ~ 754.
- 12) KUBLI, E. (2003) : Cell. Mol. Life. Sci. 60: 1689 ~ 1704.
- 13) SIMMONS, L. W. (2001) : Sperm Competition and Its Evolutionary Consequences in the Insects. Princeton University Press, Princeton.
- 14) ———— and SIVA-JOTHY MT (1998) : Sperm Competition and Sexual Selection. Academic Press, London. p. 341 ~ 434.
- 15) SOLBRECK, C. (1978) : Evolution of Insect Migration and Diapause. Springer-Verlag, New-York Heidelberg Berlin, p. 195 ~ 217.
- 16) ———— and I. PEHRSON (1979) : Oecologia 43: 51 ~ 62.
- 17) TEDER, T. and T. TAMMARU (2005) OIKOS 108: 321 ~ 334.
- 18) 安永智秀ら (1993) : 日本原色カメムシ図鑑, 全農教, 東京, p. 269 ~ 274.

植物防疫特別増刊号 No.12

植物病原菌の薬剤感受性検定マニュアル II



日本植物病理学会 殺菌剤耐性菌研究会 編
B5判 175ページ
価格: 3,150円 (税込)

◆主な殺菌剤に対するイネ, ムギ, マメ類, 野菜, 果樹等の主要な病原菌の感受性検定方法を詳しく解説した第2弾。

内容: イネいもち病: MBI-D剤, QoI剤
コムギ赤かび病菌: ベンゾイミダゾール剤
マメ類灰色かび病: フルアジナム剤
テンサイ褐斑病菌: DMI剤
野菜類灰色かび病菌: メパニピリム剤
その他31種類の病原菌と薬剤の組み合わせについて解説
付録: 殺菌剤耐性菌に関する国内文献集

お問い合わせとご注文は

一般社団法人 日本植物防疫協会 支援事業部 〒114-0015 東京都北区中里2-28-10
郵便振替口座 00110-7-177867 TEL 03-5980-2183 FAX 03-5980-6753
ホームページ: <http://www.jppe.or.jp/> メール: order@jppe.or.jp