

チャバネアオカメムシ ——最近の研究から(1)——

農林水産省果樹試験場虫害研究室 ^{たか}高 ^ぎ木 ^{かず}一 ^お夫
 農林水産省果樹試験場天敵微生物研究室 ^み三 ^{しろ}代 ^{こう}浩 ^じ二

カメムシ類は独特の異臭を放ち、古くから人間の注目を浴びてきた。また、加害も畑作物、牧草、果樹、水稻などあらゆる農作物に及んでいる。したがって、カメムシ類を対象とした研究は古くから形態、生理、行動などあらゆる分野にわたっている。果樹の分野では最も被害の大きなチャバネアオカメムシを中心とした研究をこれまで15年以上続けてきた。そこで、最近の研究成果を中心に紹介したい。

I チャバネアオカメムシの巧妙な精子移送システム

カメムシ類の交尾メカニズムの研究は、*Oncopeltus* 属に関するものが最も詳細に行われている (BONHAG and WICK, 1953)。チャバネアオカメムシではどのようなメカニズムが存在するのだろうか？ チャバネアオカメムシは通常の昆虫と同じように、成熟した雄は交尾により雌の生殖器官に精子を送り込み、雌は産卵時の受精に備えてこれを受精囊に蓄える。この一見単純な過程が精密なマイクロマシンとも考えられる装置(器官)とその巧妙な働きによって行われる。そこで雌雄の関連器官の構造を説明し、次にその働きについて述べる。

1 雌の生殖器官

雌の内部器官は一对の卵巣と輸卵管、それが合流した腔とそこに開口する受精囊から成る (図-1 (口絵写真))。受精囊は雄からの精子を受け取り、一定期間活力を保ったまま保存する。また、産卵時に精子をタイミング良く送り出し、卵に受精する役目を持つ。受精囊には雄の付属腺分泌液を受け取る巨大な球形の交尾囊 (Bursa copulatorix) が付属している。図-2 (口絵写真) にその構造を示した。交尾囊の中心にはニードルストッパーの役割を持つ巨大な中空のキチン化した針が貫いていて分泌液の出入りを制御する (図-3, 4 (口絵写真))。この針はその先端から輸精管となるチューブを形成し、受精囊につながる。交尾囊は毛細気管を伴った薄い膜で包まれるが、この図ではそれを除去してある。交尾囊を通過してきたチューブの先端には受精囊がある。受精囊は多数の筋肉に囲まれ、キチン化した本体をその

ままでは見ることができない。第一室は中空の細い管で、後方には透明で可塑的な部分がある。第二室は繊維状のフィルターを入りに備え、精子の出入りを制御する。その先は枝分かかれた大きなこの状の精子を保存する部屋で、その中央部に精子の入り口がある。第一室と第二室の前端はキチン化して鏢状となっている (図-5 (口絵写真))。この部分は強力な筋肉で連結され、第一室を伸縮させるエネルギー源となって精子の出入りを制御する。

2 雄の生殖器官

雄の内部器官は精子を作り出す一对の精巣、作られた精子を運ぶ輸精管、精子を受け取り一時的に保持する役目の貯精囊、精子とともに雌に送る分泌液を生産する複雑な外胚葉性付属腺 (Ectadene accessory gland)、それを蓄える貯留囊 (Erection Fluid Reservoir)、雌の性器と結合する交尾器から成り立つ。図-6 (口絵写真) にその概要を示す。貯精囊と交尾器は精子と付属腺の分泌液を分離したまま送ることのできるダブルチューブ構造を持つ管で連結される。図-7 に示すように、交尾器は約2 mmの長さのキチン化した器官であり、尾端節 (Genital Capsule) (第9節) 内にある。筋肉を付属した外部移送ポンプ (Erection Fluid Pump) と輸精管、厚い層状の構造を持つ強靱な囲周膜 (Phallus)、内部ポンプ (Inner Pump)、把握器 (Aedeagus)、射精管 (Ejaculatory Duct) 等から構成され複雑な構造を持つ。内部ポンプの構造をさらに詳しく見たものが図-8である。ポンプ内部は薄い膜によって連続したいくつかの室に分かれている。ポンプの側面は薄い膜でできており、囲周膜内部の液体の圧力によってふいごのような働きをする。ポンプの下部には分泌液を吸い込む一对の孔があり、内部の第一室につながる。第二室の先端には射精管との境に弁があり逆流を防ぐ。また内部ポンプの下面には輸精管を導入する開口部があり、射精管内に輸精管を導いている。輸精管は移送ポンプの側面を通過し、囲周膜内に入る。その周囲は薄膜で保護され、その薄膜は先端がキチン化してフックとなり、開口部に固定されている。輸精管は通常射精管の先端にまで達している。

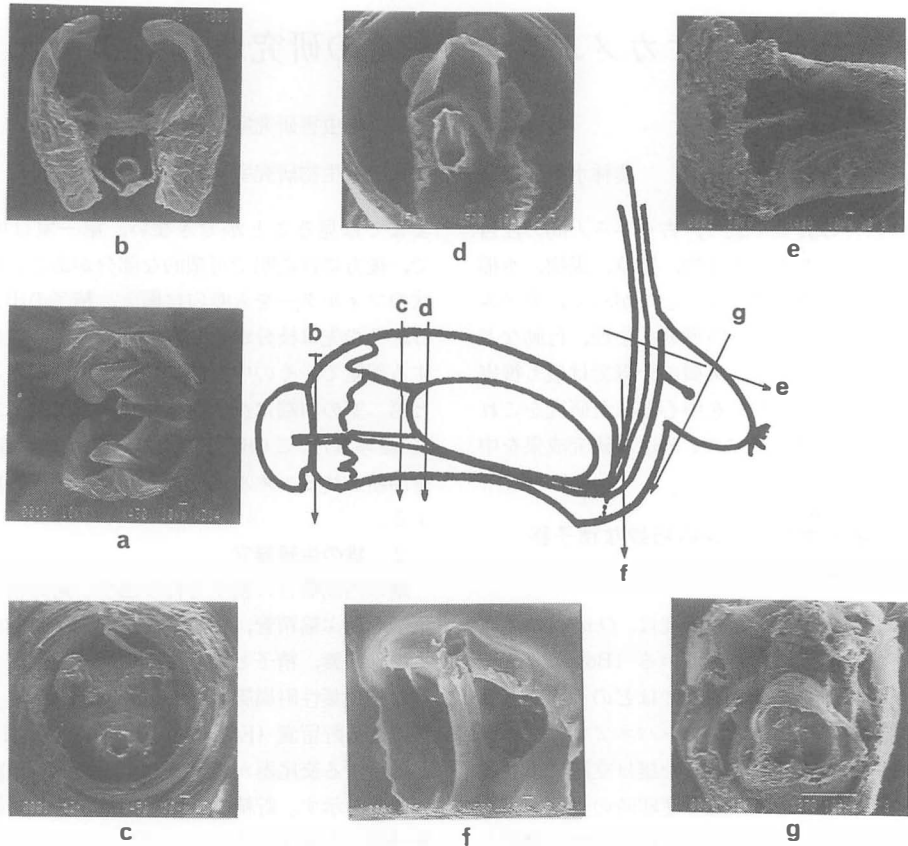


図-7 交尾器の外観と細部

a: 把握器と射精管, b: 萎縮状態の把握器, c: 内部ポンプの前端と囲周膜, d: 断面と囲周膜, e: 外部ポンプ内部構造, f: 外部ポンプの囲周膜への管, g: 囲周膜後部の輸精管導入管

3 交尾のプロセス

(1) 雌雄の行動

フェロモン、餌等の作用によって雄と雌が一定距離に近づくと雄は雌の尾端を触角でふれて、雌が尾端を上方に上げるのを待つ。その後、雄は反転して尾端を上げながら後進し、交尾器の結合を行う。

(2) 接触後のプロセス

1) 雄交尾器先端のへら状の一对のキチン化した突起が雌の陰具基節にある凹部に挿入される。

2) 雄の移送ポンプが始動して付属腺からの膨張液がへら状部に入り込み、先端部を押し広げ囲周膜内に収納されていた膜を水圧によって拡張し、把握器として特定の型を作り、雌の交尾器との結合を強固なものとする。

3) 圧力が高まると膨張液が内部ポンプの底にある一对の孔からポンプ内に吸い込まれる。さらに圧力が高まると射精管との境界にある弁が開いて、分泌液は雄の射

精管を通して雌の交尾囊方向に流れる。

4) 雌の交尾囊が萎縮している状態ではニードルストッパーは外れているので、液は囊内に流れ込む。分泌液が充満し交尾囊が球形になると自動的にニードルストッパーが開閉部を閉じる。

5) 開口部がニードルストッパーによって遮られるため雄の膨張液の圧力が高まり、内部ポンプ下部から射精管内に入り込んでいる輸精管が伸びて前進し、射精管から雌のチューブに入り、雌の交尾囊入り口に到達する。外部移送ポンプのスイッチ弁が開き、雄側から精子がチューブを通して雌側のニードルストッパーの先端に到達する。

6) 精子はニードルストッパーの内部管を通り、受精囊第一室に到達する。第一室と第二室との境界にある繊毛状のフィルターの中心から第二室に入り、保存される。精子は圧力が加わらない限り逆流はしない。

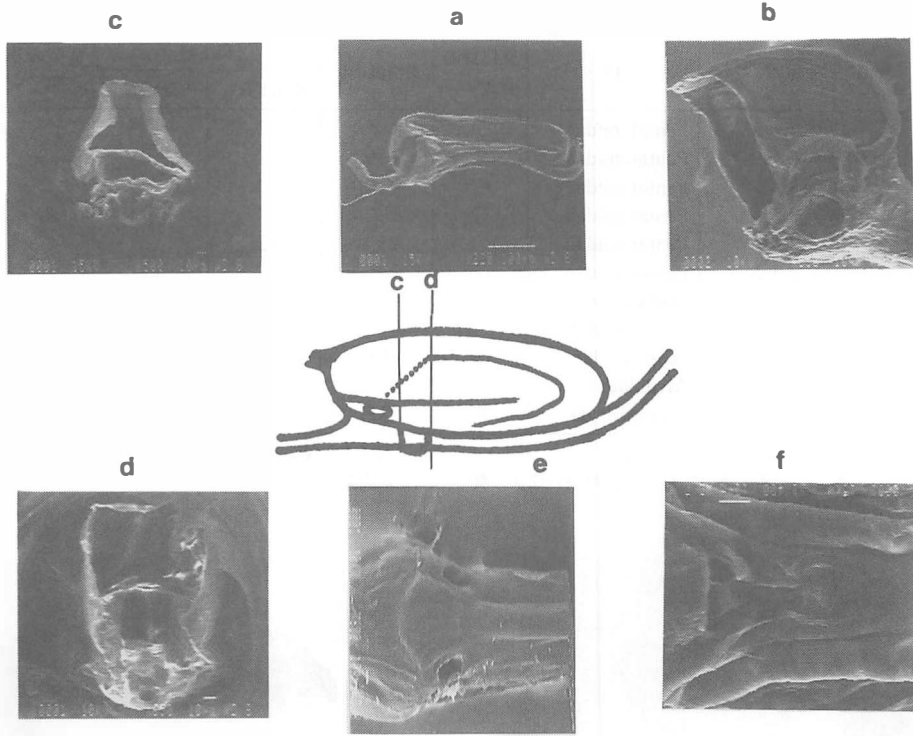


図-8 内部ポンプの細部

a 内部ポンプ全体図, b: 側面の膜状構造と吸入孔, c: 前
端の隔壁と輸精管の通路, d: c の後部, e: 輸精管の導入
部 (下面), f: 輸精管を取り除いた導入部

7) 精子の移送が完了して外部移送ポンプの活動が止まると、交尾器先端のへら状膨張部が収縮し、結合が弱くなり交尾は完了する。

4 産卵時の精子の動き

受精囊の先端部に保存されている精子は産卵が近づくと、受精囊と第二室の境にある絨毛でおおわれた孔が周囲の筋肉の力によって開き、第一室を通して交尾囊のニードルストッパーを通る輸精管に入る。その先端は腔に開口するチューブに連結され(再交尾による分泌液の取り込みによって交尾囊のニードルストッパーがセットされる可能性が高い)、精子は腔内に入る。腔内に下降してきた卵は全面を透明な粘液によって包まれており、精子はその中に入り込む。精子は、卵の上面周辺に並ぶ網目状の多数の孔を持つ精孔(Aeropyles, Micropyles)から卵内に入る。一連の精子の動きは、圧力による他動的なもの自身の運動による自動的なものによる。

II カメムシ類 (Pentatomidae) の雄交尾器・雌受精囊の形状

カメムシ類の生殖器官の形態は、科レベルで明らかに機能の差を伴う形態の差が見られる。同じ科では基本的な機能は同一でも形態に少しずつの差がある。*Onchopeltus* 属, *Nezara* 属においてこれらの形態的研究が最も進んでいて、その形態が分類上の一つの形質として採用される場合が多い (HERNANDEZ, 1990; GAFFOUR-BENSEBBANE, 1992; KIM, et al., 1992)。雌雄性器の結合は微妙な形態の差が鍵となっており、交尾器の形態の差が種間の生殖隔離の一つの要因にもなる。したがって、ミナミアオカメムシとアオクサカメムシの例のように異種間で交尾が成立する現象が見られる場合にも、交尾時間が短く、交尾器の外れることが多く、結果的に精子の移送は行われぬ (HOKYO and KIRITANI, 1973)。従来、交尾器の形態的な記載は雄交尾器を取り出し、筋肉や脂肪をとり去った後、カ性カリ水溶液で洗い、固定した材料を用いてきた。一方、実際の交尾行動では雄は大きな外胚

表-1 カメムシ類の生殖器官の形態的な違い

種類	科	交尾囊の有無	受精囊の形	交尾器		大型の分泌腺
				外部ポンプ	内部ポンプ	
チャバネアオカメムシ	Pentatomidae	○	キノコ	○	○	○
クサギカメムシ	Pentatomidae	○	キノコ	○	○	○
スコットカメムシ	Pentatomidae	○	キノコ	○	○	○
ツヤアオカメムシ	Pentatomidae	○	キノコ	○	○	○
アオサカメムシ	Pentatomidae	○	キノコ	○	○	○
イチモンジカメムシ	Pentatomidae	○	キノコ	○	○	○
シラホシカメムシ	Pentatomidae	①	キノコ	○	○	—
オオツノカメムシ	Acantosomatidae		—	○	○	—
アカスジキンカメムシ	Scutelleridae	②	棒状	?	×	×
ホソヘリカメムシ	Alydidae	×	渦巻状	○	×	×
フタモンホシカメムシ	Pyrrhocoridae	×	球形	○	×	×

① 入り口に球形の構造物を持つ
 ② 透明なゼリー状の物質を含んだ堅い球状の囊
 ? 判定できなかった。
 — 未調査

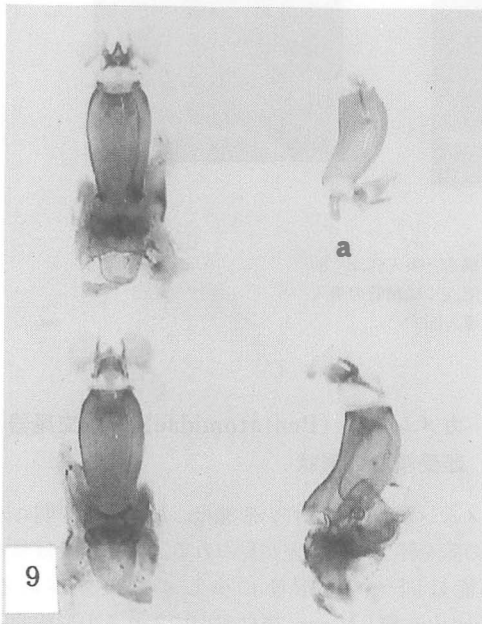


図-9 把握器の膨張状態 (チャバネアオカメムシ)
 a: 萎縮した状態

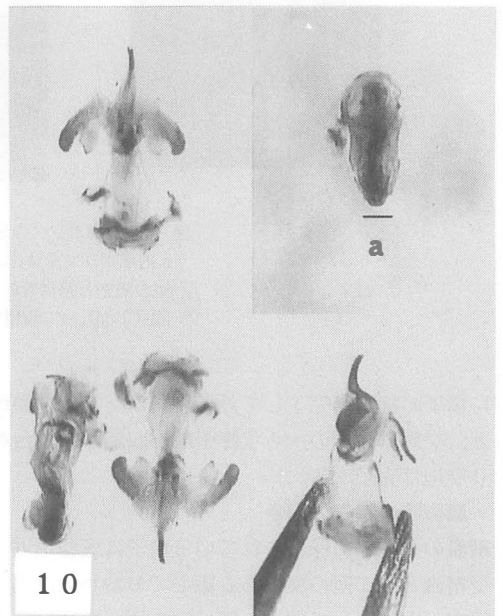


図-10 把握器の膨張状態 (シラホシカメムシ)
 a: 萎縮した状態

葉性附属腺由来の、大量の膨張液によって交尾器先端を勃起させ雌との結合をする。それに続いて雌交尾囊内に膨張液の注入を行う。雌の交尾囊は、雄からの膨張液によって輸精管と受精囊開孔部の連絡が可能となる。したがって交尾器の形態を記載する場合、メクラガメ類 (Miridae) で行われているように先端が飛び出した状態を記録することが非常に重要である。交尾器の先端部を正常な形で突出させるためには、生理的食塩水中で取り出した生殖器官を5%カ性カリ液で洗浄し、脂肪及び筋肉

を取り去った後、蒸留水中で交尾器の外部ポンプをピンセットの先端で数回押す。それによって水が内部に押し入れられ、先端の把握器が勃起し開く。カメムシ類について雌雄生殖器官の形態を比較してみると、雌の場合交尾囊の有無、受精囊の形態、雄の場合交尾器の外部ポンプ、内部ポンプ、大型の外胚葉性分泌腺の有無などに差が見られた (表-1)。

同じ Pentatomidae の中では膨張した把握器の形態、雌の交尾囊の形態、雄の外胚葉性附属腺の形状はチャバ

ネアオカメムシ, ツヤアオカメムシ, アオクサカメムシは類似性があるが, クサギカメムシ, スコットカメムシ, イチモンジカメムシは把握器のキチン化した部分が

全く異なり, シラホシカメムシについては交尾囊の入り口部分の構造が異なるシステムになっている。(図-9~12)。他の科のものは調査例が少ないが, これらの器官の形態的特徴の組み合わせがそれぞれに異なることが示されている。

III チャバネアオカメムシの摂食方法

チャバネアオカメムシは果樹の害虫として, またスギ, ヒノキの種子害虫として知られている。このカメムシの本来の餌は植物の種子である。したがって, サクラやウメのような堅い種子の殻を突き通すような頑丈な口針を持つ必要がある。走査電子顕微鏡で見る口針は大腿の先端の頑丈な3~4個の歯を持つ部分と, それに続いて

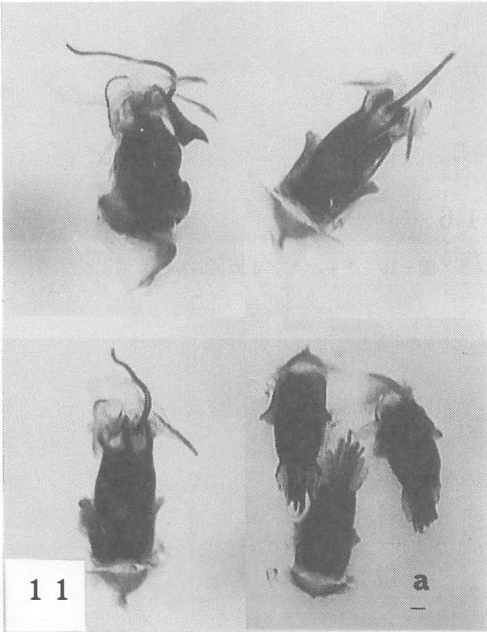


図-11 把握器の膨張状態(クサギカメムシ)
a: 萎縮した状態

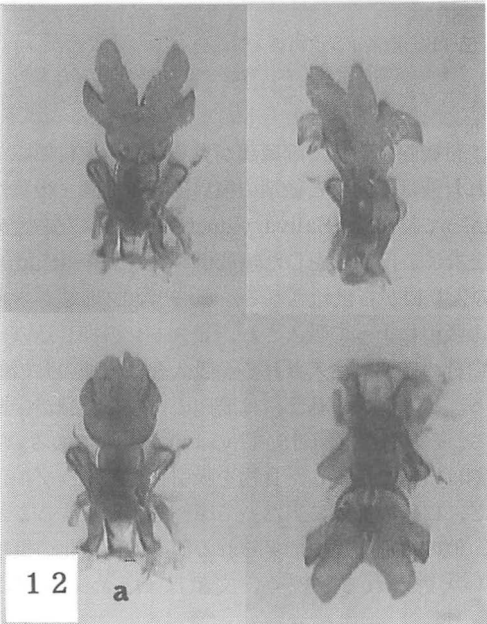


図-12 把握器の膨張状態(イチモンジカメムシ)
a: 萎縮した状態

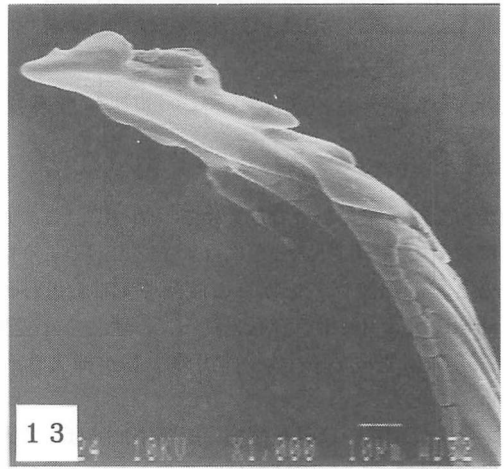


図-13 チャバネアオカメムシの大腿(口針)の先端

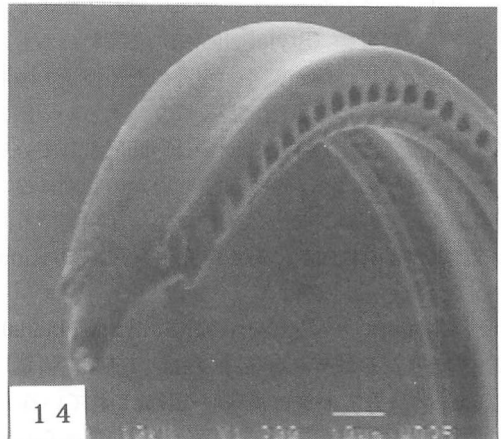


図-14 小腿の側面に分布する唾液の分泌孔

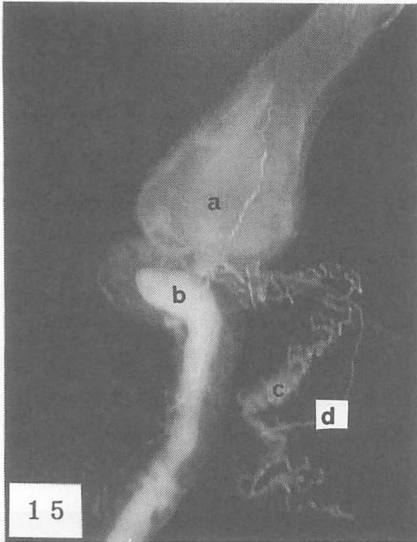


図-15 チャバネアオカメムシの唾液腺
a: 主腺 (前葉), b: 主腺 (後葉), c: 付属腺, d: 輸尿管

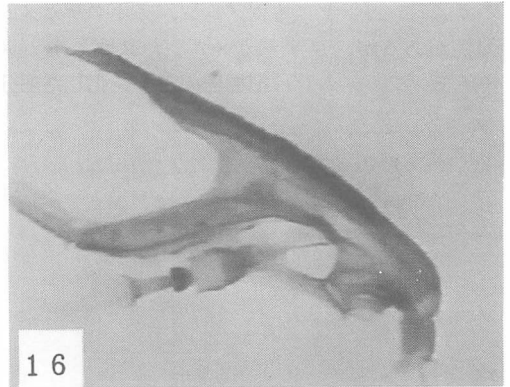


図-16 チャバネアオカメムシの唾液ポンプ

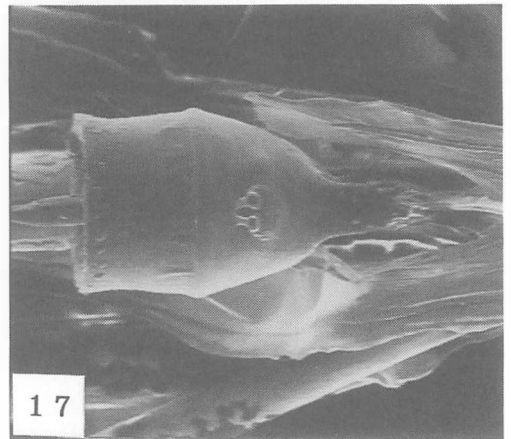


図-17 唾液ポンプの吸入管部分
(唾液管は1本に合流していないことに注意)

側面が刃を持つ蛇腹からできている (図-13)。この大脛は対になっており、押すときにはナイフの刃のように、引くときには鋸及びアンカーの役目をすると思われる (Lacerate-and-flush)。穿孔に従って、唾液の分泌管と餌の採り入れ管を形成する管状の小脛が挿入される (COHEN, 1990)。

カメムシは細長い口針を植物の組織中に伸ばして大脛で組織を細かく砕き、唾液を分泌することによって組織片を流動化し、餌の取り込みを可能にする。そのほか唾液には口針を組織に挿入する際摩擦を少なくし、スムーズに挿入する役割がある。口針の小脛側面の孔から分泌された唾液は挿入孔から溢れ、空気に触れて固まる (図-14)。それが口針鞘 (Stylet sheath) とされるものである。したがって、餌が堅く、穿孔のため多量の唾液を必要とした場合には口針鞘は長くなり、柔らかい餌の場合には短くなる。組織中や表面に長い間固着しているの、どんな種類のカメムシが加害したかの判別に役立つことがある。これはアブラムシやヨコバイ類等でも同様である。餌の吸引は頭部にある口孔ポンプ (Cibarium) によって行われる。

チャバネアオカメムシの唾液腺 (Salivary glands) は左右一対あり、それぞれが袋状の主腺 (前葉、後葉) と1本の細長い盲管である付属腺から形成されている (図-15)。前葉および後葉の腺では常時分泌液が蓄えられてい

るが、付属腺は管状で貯蔵部が見られない。付属腺で生産された液は、前葉と後葉の境界部で (前葉+後葉) 液と混ざって輸尿管 (Salivary duct) を通り、左右合流することなく、円筒形をした唾液ポンプ (Salivarium) に2個の入り口から供給される。唾液ポンプ前端からピストンの吸引によって吸入され、ピストンの押し込みによって口針の基部に注入される。吸入孔は一種の弁の役割もする。ピストンの基部には筋肉の付着した腱が接続している。その構造は図-16, 17のようなものである。唾液の役割は口針で粉碎した食物を吸引できるようなゾル化すること、口針の挿入に当たって摩擦を小さくすることであり、他の特別な昆虫で見られる餌の体外消化の役割は少ないと思われる (続く、文献はまとめて次回に示す)。