

コナジラミ類の配偶行動と交尾信号

久留米大学医学部生物学教室 かん みや けん きち
 上 宮 健 吉

はじめに

コナジラミ類は分類の困難なグループである。成虫に分類学的な特徴が乏しく、もっぱら蛹（4 齢幼虫）の外部形態に依存するからである。特に分類の困難な種群に RAPD-PCR 法などの分子遺伝学的解析が始まり、従来の野生型タバココナジラミ *Bemisia tabaci* (A タイプ) に対する新系統 (B タイプ) が独立種シルバーリーフコナジラミ *B. argentifolii* とされた (BELLows et al., 1994)。この記載はより詳細な形態形質に加えて、交雑実験、アイソザイム、DNA 分析の総合的な判断によるようである。しかし、特定遺伝子のパターンやアミノ酸組成の類似性を見ても、具体的な形態や行動との関連の把握は困難であり、ゲノムの断片情報では A タイプと B タイプが同種か別種かの扱いに異論もあり、*argentifolii* の記載に用いた供試虫が隔離集団に生じた遺伝子浮動とか、選択された実験室系統で、新種と認めない研究者も出てきた (BARTLETT and GAWEL, 1993)。

ゲノム情報のネックと形態情報の不足の間を結ぶものとして、配偶行動にかかわる情報は重要と考える。生得的解発機構が関与する一連の行動連鎖には、認知システムにかかわるリリーサを含む行動ユニットがあり (後述, 図-5, 6), 当然遺伝情報が介在するだろう。それらは配偶者選択に直接かかわる形質として、淘汰に関与し、生殖的隔離の程度や種の識別の重要な分類基準となる可能性がある (KANMIYA, 1996 a)。

筆者は、コナジラミ害虫種に腹部振動による雌雄の交信を初めて明らかにした (上宮, 1995; KANMIYA, 1996 a)。蛹で容易に識別できないスイカズラ由来のタバココナジラミと、園芸・栽培作物由来のシルバーリーフコナジラミが交尾信号によって容易に識別できる意義を認め、その後国内の他の種について交尾信号がこの科に普遍的なものかを調査した成果の一部をここに報告したい。

I コナジラミ類の交尾信号

キジラミ, コナジラミ類が交尾信号を出すことは永ら

く未知であった。それは、腹部振動波が非常に微弱で、耳に聞こえず、ウンカ, ヨコバイ類と同様に特別の防音条件下で、信号検出に工夫しないと聞けないからであろう。オンシツコナ (以下末尾のジラミを省略) の配偶行動時の腹部振動を AHMAN and EKBOM (1981) が記述したが、基質を伝わる振動信号とはわからなかった。コナジラミ類の交尾信号は腹部または胸部を素早く律動させ、その力が脚を介して葉に伝わる強制振動波で (KANMIYA, 1996 a), 各種に明瞭な音響学的固有性がある (KANMIYA, 1996 b; 上宮, 1997)。極言するなら、ただ 1 個の信号で種の区別が可能である。

コナジラミ科はわが国に 26 属 63 種が記録されている (宮武, 1980)。今回、その主要な属であるミカンコナジラミ属 *Dialeurodes*, アオキコナジラミ属 *Aleurotuberculatus*, カタバミコナジラミ属 *Aleyrodes*, アケビコナジラミ属 *Odontaleyrodes*, ツツジコナジラミ属 *Pealius*, タバココナジラミ属 *Bemisia*, マーラットコナジラミ属 *Aleurolobus* 等に交尾音を確認した。このことはわが国の全種に交尾信号がある可能性を示唆する。図-1 に代表的な 13 種の雄交尾信号を 800 ms 間のオシログラムで示した。交尾信号には独立した持続波と、いくつかの分節したパルス波、そしてその二つをそらえたものに大別される。タバココナ, シルバーリーフコナ,

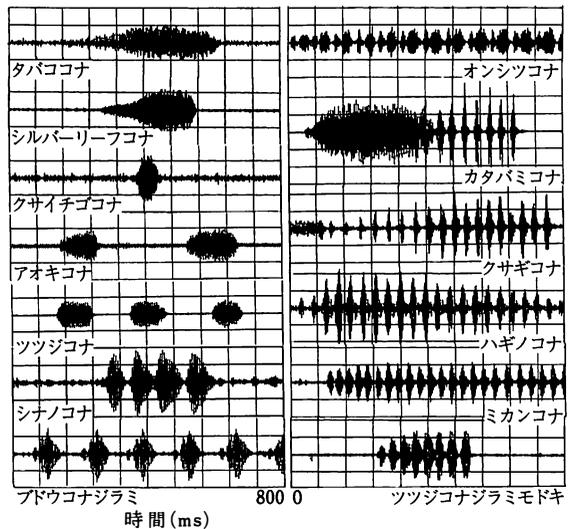


図-1 日本産コナジラミ各種の雄交尾信号オシログラム

Mating Behavior and Vibratory Signals on Whiteflies.
 By Kenkichi KANMIYA
 (キーワード: コナジラミ類, 配偶行動, 振動信号, 音響解析)

ミカンコナを除く他の種はこの800 msの枠を超えて信号が規則的に連続するパターンとなる。

交尾信号の音響特性によって種の区別がきわめて容易である。一個のバースト波（一連の持続波：60～700 ms長）が170 ms以上離れて配置するか、あるいは数個の短いバースト波（約60 ms長）またはパルス波（短瞬波：20 ms長以下）が50 ms以下の短い間隔で並んで配置して1群（パルストレイン）を構成するかで大別される。長いバースト波（150 ms以上）が不規則な間隔に配置するタバココナとシルバーリーフコナの詳細な識別は後述する。短いバースト波（60 ms前後）が規則的な間隔で配置するクサイチゴコナ、アオキコナ、ツツジコナ3種はバースト波の数と周期で区別できる。上記5種を除く他の種は、パルス波の基本波が220～250 Hzの低い周波数で緩やかに振動する群と、パルス波の基本波が320～430 Hzの高い周波数で激しく振動する群に分かれ、前の群はパルス波総数が6個前後のシナノコナ、パルス波が9～10個のブドウコナに区別でき、後の群は、パルス波に先行して連続するパルス波とほぼ等長のバースト波があるカタバミコナとクサギコナと、パルス波の前に連続的なバースト波はなく、もしある場合には独立したパルス波的な短い予備振動となる群に分かれる。これらはパルス波の前のバースト波の周波数や、パルス波の数で区別され、あるいはオンシツコナのように長短の二形の波形が交互に配置するか、あるいはパルス波はすべて同波形であるかで容易に区別できる。数種の雌にも腹部振動が認められ、自発的に、あるいは雄の信号に対して応答の信号を出す。シルバーリーフコナの

雌は1分を超える顕著な連続振動波を示す。

II *tabaci* と *argentifolii* の問題

タバココナのBタイプが新種シルバーリーフコナとされた分類学的扱いの経緯については、他の知見とともに矢野(1994)や本誌上で松井(1995)が詳しく解説している。PERRING et al. (1993)の分子遺伝学的解釈と、BELLWOS et al. (1994)のより詳細な形態学的差異のデータから、両種は識別が可能とされたものの、顕微鏡的に区別できるのは蛹の前気門と後気門のワックス突起の幅がタバココナよりも狭い点や刺毛列の差である。ワックス突起の幅による判別は走査電顕下でないといふ困難で、詳細な統計的分析はない。BARTLETT (1996)は、昨年の国際昆虫学会議で世界の50地域の広義の*tabaci*をRAPD-PCR法によるDNAバンドパターンで比較し、野生型のタバココナと栽培型のシルバーリーフコナは同一種の遺伝子多型のな構成集団と見なした。遺伝子解析ではサンプルの表現形質の分散と、交雑による妊性をチェックし、行動生理的な形質に基づいて、異なる遺伝子集団との混同を避けようとするだろう。しかし、*Bemisia*属は世界に26種(MOUND and HALSEY, 1978)を数えるため、分析に形態差の少ない同胞種を同一サンプルと扱う危険性は分子的手法のジレンマとして残る。その意味で、交尾信号は妊性の有無とともに、集団の均質性を計るパラメータになるだろう。図-2に400 ms間のタバココナ(スイカズラ由来)とシルバーリーフコナ(トマト由来)の雄交尾信号の周波数構成を比較した。最下段のオシログラムでは、タバココナのバースト波は

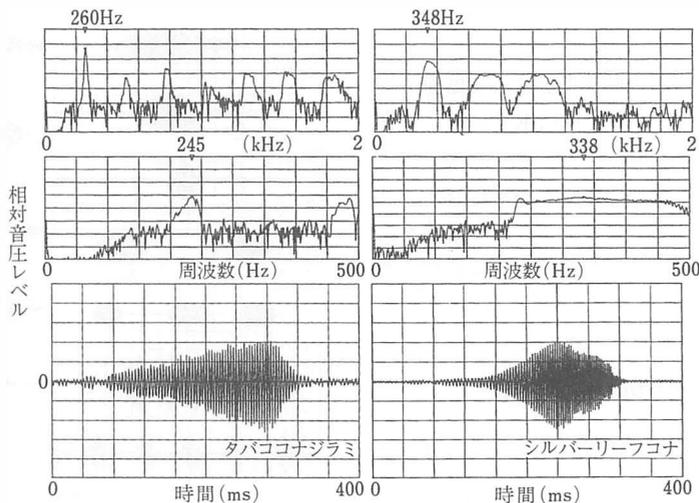


図-2 タバココナジラミとシルバーリーフコナジラミの雄交尾信号のオシログラム(下段)と周波数スペクトル(上2段)

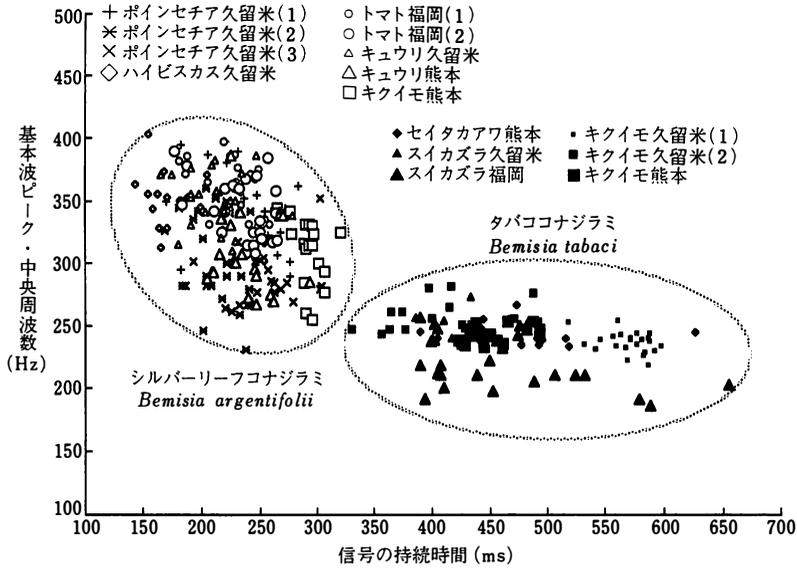


図-3 雄交尾信号によるタバココナジラミとシルバーリーフコナジラミの寄主植物別による識別

常に 300 ms を超え、普通 450 ms である。シルバーリーフコナは 230 ms 程度で 300 ms を超えることはめったにない。顕著な周波数変調の有無が、信号の長さの差よりも種の判別をより可能にする。タバココナの発音を端的に表現すると「モー」となり、シルバーリーフコナのそれは「フィッ」となる。図の中段はその一音を 500 Hz 帯域で解析したスペクトルで、タバココナの振動波はほぼ一定で、基本周波数がピーク 245 Hz の前後の狭い範囲にあるが、シルバーリーフコナは 270 Hz から 450 Hz の広い範囲で、台形にスペクトルが現れる。つまり 180 Hz の幅で周波数変調がある。そのため、シルバーリーフコナの基本波帯域は広く、最上段の 2 kHz 帯域のスペクトルでは 3 個の広い山が示される。一方、タバココナは狭帯域で 7 個のハーモニクスが明瞭に現れる。この明瞭な差が両種で常に現れることは、雄の腹部振動の律動パターンを司る神経支配が異なることを示し、雌へのリリーサに差のあることをうかがわせる。図-3 に、栽培作物やキクイモ、ハイビスカス、ポインセチアから得たシルバーリーフコナと、スイカズラ等の野生植物から得たタバココナの各 2~3 頭の雄の出した約 20 個の交尾信号について、横軸に交尾信号の長さ、縦軸に基本周波数のピーク値(タバココナ)か中央値(シルバーリーフコナ)をプロットした。異なる時期に採集した熊本産のキクイモ由来の集団では、2 種が最も接近してプロットされる。その他のサンプルでは 100% の正判別率が得られる。タバココナの交尾音は持続時間

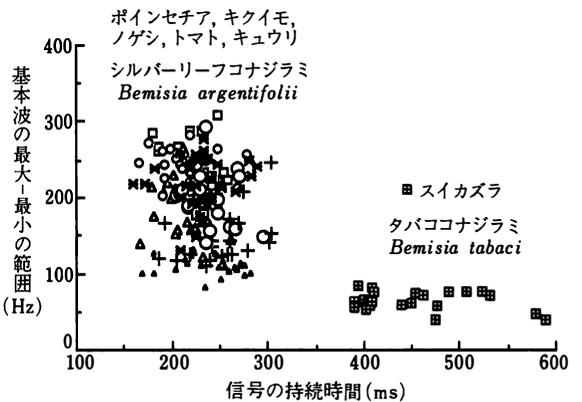


図-4 雄交尾信号によるタバココナジラミとシルバーリーフコナジラミの周波数変調(基本波の最大-最小差)による識別

が 330~650 ms とバラツキが見られ、一方、シルバーリーフコナでは基本周波数が 230~405 Hz とバラツキが見られる。図-4 は判別の一方法として、横軸に信号の長さ、縦軸に基本波の最大と最小の周波数範囲をとって両種を比較したものである。タバココナ(1 集団)は、基本波が明瞭なピークを示すため、最大-最小周波数は 100 Hz 以下となるが、シルバーリーフコナは顕著な周波数変調があるため、その範囲は 100~300 Hz となり、両種の別は容易である。

III 配偶行動の特徴

雄の配偶行動がオンシツコナ (LAS, 1979, AHMAN and

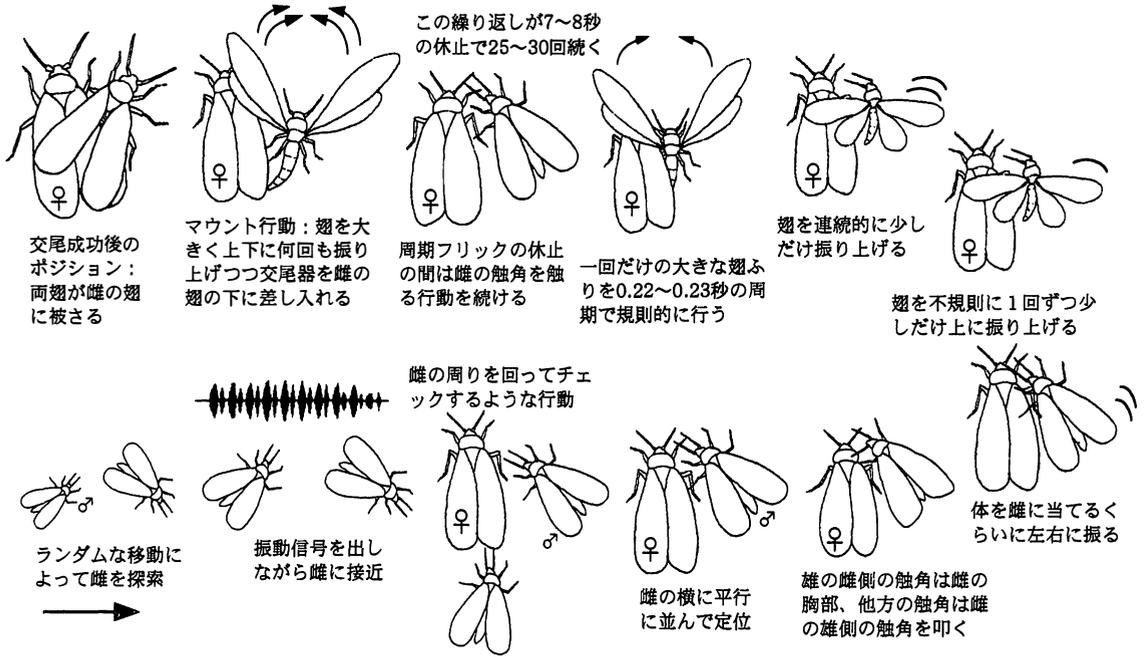


図-5 オンシツコナジラミの雄の配偶行動における行動連鎖

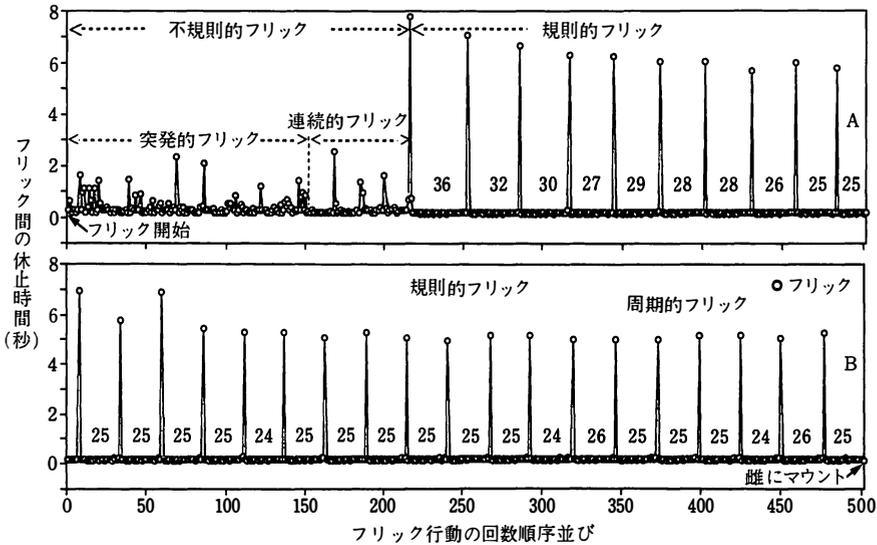


図-6 オンシツコナジラミの雄の雌到着から交尾までの翅ふり行動の時間配置

EKBOM, 1981; LI and MACHWITZ, 1985) と、タバココナ (LI et al., 1989) に報告されている。筆者も映像と音響的記録を同時的に行い、いくつかの種について調査した (上宮, 1995, 1997; KANMIYA, 1996 a, b)。顕著な交尾前行動を示すオンシツコナでは、雄がランダム探索の後に雌に到着し、周囲を回りつつ触角や前脚で雌の体や触角をさわり、羽化直後の雌でないなら雌に平行に並び、規則的な間隔で雌へ体を寄せる行動の合間に翅を小さくふ

り、次に上で両翅が当たるほどに大きな翅振り (フリック) が見られる。それは図-5 のように行動連鎖の明確に分かれたステップをなし、この手続きを踏まないで雌の交尾受諾はない。

交尾に成功した雄の行動連鎖の時間的なユニットは厳密で、雌に平行→雌に体を振りつける→翅を不規則に弱く上げる→それが連続的となり→短く不規則の休止が現れ→弱い翅ふりは連続的になり→休止が規則的になり→

数秒の休止のあと翅を大きく上に振り上げるフリック→マウントとなる。これを省略した雌は交尾に失敗する。図-6にフリック行動の時間的推移を示した。翅を大きく振り上げる規則的フリックの数は、初めは8秒近くの休止の間に30回を超えるが、しだいに減少し、休止の間隔(ブロック)の長さも7秒前後から6秒前後に落ち着き、ブロック内のフリック数も25~26回に定まる。最後のフリックのあと、両翅を上で完全に合やすほどに振り上げる行動が10回以上続いて交尾する。交尾後は雄の両翅が雌の翅上に被さる。マウント後の交尾時間は約3.64分(9個体)である。雌に到着してからマウントするまでの総時間は交尾成功雄11個体が 13.4 ± 2.8 分、失敗29個体が 10.2 ± 2.5 分で、有意な差($p < 0.005$, Mann-Whitney U-test)があった。フリック回数やブロック数には有意な差がなかった。マウントまでの時間に有意な差があった要因を検討したら、顕著な時間的差が、突発的な小翅ふりから連続的な小翅ふりまでの経過時間にあった。ここは交尾信号が発信される時間帯に相当する。マウントまでの規則的なフリック回数は図-6では760回を数えている。平均フリック回数は交尾成功11個体では 675.1 ± 128.4 回、失敗29個体では 707.1 ± 159.5 回であった。小翅ふりを含めると雄の交尾までの翅上げ行動は合わせて1,000回を超える。この大きなコストにもかかわらず、雄の交尾成功率は低く、11.8% (11/93)であった(上宮, 1996)。高い率の雌の交尾拒否と、執拗な翅のフリックによる雄の高いコストの背景には、雄に大きく片寄る性比の不均衡が関係し、雄選択について雌の配偶戦略があるかもしれない。

IV コナジラミの交尾信号の発見の意義

信号の多様性は単に信号作出に関する遺伝的なネットワークだけでなく、外環境圧に対抗する物理的な要素(筋肉パワー)も関係するかもしれない。例えば、葉という基質から信号を出すには、その強制振動は葉の持つ弾性率に応じて最も効果的な外圧を加えるパターンになるかもしれない。同翅類昆虫に祖先形質的として認められる交尾音はコナジラミ類の雄にも恐らく普遍的にあり(KANMIYA, 1996; 上宮, 1997)、現在のところわが国に分布する主要な害虫種が交尾信号で明瞭に区別できること、さらには交尾信号以外にも配偶行動と行動連鎖の時間的なユニットが種特異的に介在すると考えられる。例えば、野外で数頭の雄が雌に並んでいるのはタバココナカシルバーリーフコナで、1雄が付きまとっているのはオンシツコナと区別できる。それは、オンシツコナが長い翅ふり行動を単独で行うからである。前2種はマウン

ト直前だけにフリックがあり、数頭の雄がマウント時まで競合できるからである。雄の交尾信号のレパートリーは一つではなく、さらに、雌にも雄の信号に対して、あるいは自発的に同様の腹部振動を発する種がいる。また、未成熟雌や交尾直後の雌を雄が理解すること、雌の交尾拒否はできるだけ最後に切り札を切ることで、雄優占のなかで雌が邪魔されずに吸汁と産卵をする適応的な行動が考えられる。そのため、音響学的形質は成虫や蛹の少ない形態形質による分類を補う、より具体的な情報を包含すると見なされる。

おわりに

コナジラミ類がいかに重要な作物害虫であるかは、USDAが算定した1991年以降毎年5億ドル以上の被害損失額から理解される。栽培規模によって被害の認識度が異なることを、今年の5月に私の研究室を訪問したUSDA-ARSの一研究者のスライドで痛感した。そこには、コナジラミの集団移動が、野を焼く白煙の空を流れゆくように、そして、ひとたび襲われた広大な圃場が無残な姿になっている情景が現れた。世界のコナジラミの研究は個体群動態、天敵利用、寄主選択性、防除技術、ウイルス媒介性などと多岐に及んでいる。被害は以前の散発的なものから、最近の施設園芸の発展や花き植物の愛好に伴い、移動分散による被害が世界的になり、抵抗性系統の出現も問題を大きくしている。減農薬果菜類の要求とポリネーターと放飼天敵の導入もコナジラミの薬剤防除を困難にしている。コナジラミ類の寄主植物はアブラムシ、カイガラムシと比較して寄主特異性が低く、極端な例としてシルバーリーフコナは70科500種に及び、ほぼ全世界に被害が報告されている。USDAではコナジラミの防除に1993年から5か年のNational Research & Action Planを設定し(WWW: Bemisia tabaci homepage, USDA)、またInternational Bemisia Workshopには数百人が参加する。わが国のコナジラミ研究者は最近激減しているが、国内の問題が解決されたということではないだろう。

配偶行動における交尾信号の発見と、定型的な行動連鎖の情報は、単に種の客観的識別の手法として寄与することのほかに、種分化の機構の解明や配偶者選択システムの考察にかかわる好材料になることが期待される。

最後に、本研究に懇切なご指導をいただいた大阪市立自然史博物館の宮武頼夫氏と、研究設備等に関するご援助をいただいた住友化学工業株式会社、並びに久留米大学石橋研究財団に対し、深謝申し上げる。

引用文献

- 1) AHMAN, I. and B. S. EKROM (1981): Entomol. Exp. Appl. 29: 330~338.
- 2) BARTLETT, A. C. (1996): Proc. XX Intern. Congr. Entomol. p. 475.
- 3) ——— and N. J. GAWEL (1993): Science 261: 1333~34.
- 4) BELLOWS, T. S. JR. et al. (1994): Ann. Entomol. Soc. Am. 87: 195~206.
- 5) LAS, A. (1979): Behaviour 72: 107~126.
- 6) LI, T. Y. and U. MASCHWITZ (1985): Acta Entomol. Sinica 28: 233~235.
- 7) ——— et al. (1989): Environ. Entomol. 18: 800~806.
- 8) 上宮健吉 (1995): 昆虫学会・応動昆合同大会講演要旨 p. 103.
- 9) ——— (1996): 同上, p. 41.
- 10) KANMIYA, K. (1996 a): Appl. Entomol. Zool. 31: 255~262.
- 11) ——— (1996 b): Proc. XX Intern. Congr. Entomol. p. 475.
- 12) 上宮健吉 (1997): 応動昆大会講演要旨, p. 197.
- 13) 松井正春 (1995): 植物防疫 49: 111~114.
- 14) 宮武頼夫 (1980): Rostria 32: 291~330.
- 15) MOUND, L. A. and S. H. HALSEY (1978): Whitefly of the World. Wiley, New York.
- 16) PERRING, T. M. et al. (1993): Science 259: 74~77.
- 17) ROSELL, R. C. et al. (1995): Int. J. Ins. Morp. Embr. 24: 297~306.
- 18) 矢野栄二 (1994): インセクタリウム 31: 402~405.

本会発行図書

『芝草病虫害・雑草防除の手引き』

芝草農薬研究会 編 A5版 口絵カラー40ページ 本文256ページ
 本体 3,398円(税別) 送料 310円

芝草に有害な病虫害・雑草について口絵カラー写真による紹介と病害編, 害虫編, 雑草編, 農薬編, 付録に分けた解説書。各編ともに総論での解説と, 各論ではそれぞれの学名・英名・別名を取り上げ, 発生, 生態, 防除法までを詳しく解説し, 付録ゴルフ場での芝生管理を基本的な要点と実際について解説してあります。ゴルフ場など芝草を栽培管理する関係者にとりその病虫害・雑草防除の適切な方法が求められている現在, 関係指導者も含めて必携となる指導・解説書です。

お申し込みは前金(現金書留・郵便振替)で直接本会までお申し込み下さい。

■ 日本植物防疫協会 発行 ……シリーズ図書 植物保護ライブラリー

虫たちと不思議な匂いの世界

B6判: 本文187頁

農学博士 玉木 佳男 著

本体1,263円(税別) 送料240円

農作物を害虫から守るには, 雄と雌の交尾に重要な匂い物質を利用するのも一つの方法です。性フェロモンの権威である著者が, その研究の歴史と活用までの苦労話を紹介してくれました。

お申し込みは, 直接本会出版情報グループに申し込むか, お近くの書店でお取り寄せ下さい

(社)日本植物防疫協会 〒170-8484 東京都豊島区駒込1-43-11 TEL: (03)3944-1561 FAX: (03)3944-2103