

不妊虫放飼法によるゾウムシ類の根絶(1) 生活システム

近畿大学農学部昆虫学研究室 ^{さくらたに}桜谷 ^{やすゆき}保之・^{すぎもと}杉本 ^{つよし}穀
 沖縄県ミバエ対策事業所 ^こ小 ^{はま}濱 ^{つぐ}継 ^お雄

はじめに

アリモドキゾウムシとイモゾウムシはいずれも卵～羽化までサツマイモ塊根（以下イモと略称）という閉鎖的空間内で生活し、羽化後にイモから脱出して、開放的空間で生活を送る。したがって、繁殖システムもこうした空間的違いを反映しており、特に卵～羽化の時期はイモのサイズや質および他個体の影響を強く受けていると考えられる。また、成虫期には土中と植物体上などの場で生活しており、これも繁殖行動と密接に関係していると考えられる。ここではこうした点を中心に、これら2種の生活システムについて概説する。

なお、アリモドキゾウムシは二つの亜種に分けられることもあり、それぞれ地理的分布を異にするが、ここでは主として日本産のアリモドキゾウムシに関する知見について述べる。

I アリモドキゾウムシ

1 繁殖行動

(1) 成虫

本種成虫は雌雄とも夜行性で、交尾や産卵、摂食などの行動は夜間に行われる。成虫は羽化後数日間はイモ内にとどまり、その後イモから脱出してくるが、その個体数は早朝にピークを示す。イモに対する摂食行動は夜間に認められ、交尾は主に日没後数時間内に行われる。産卵は深夜に行われる傾向にあった (SAKURATANI et al., 1994)。

奄美大島でイモを植えたケージで夏季における微生物場所を調査したところ、時刻や成虫の日齢、性によって違いが認められた。5日齢の雄は夜間はイモの葉上にいることが多く、昼間は土中にいる割合がやや増加した。これは15～30日齢の個体でもほぼ同様であった。一方、5日齢の雌はかなりの個体が土中にいることが多かった

Eradication of Weevils by Sterile-Insect-Release Method
 (1) Life Systems of *Cylas formicarius* and *Euscepes postfasciatus*.
 By Yasuyuki SAKURATANI, Tuyoosi SUGIMOTO and Tsuguo KOHAMA

(キーワード:アリモドキゾウムシ, イモゾウムシ, 繁殖, 行動, 生活史)

が、夜間は多少葉上にいる個体が目立った。15～30日齢では夜間葉上にいる個体の割合はやや低下した。秋季と冬季には雌雄とも葉上にいる個体の割合はかなり低下し、特に老齢雄は昼夜とも地表にいる個体が目立った。また、雌は時刻に関係なく土中にあることが多かった。

同じケージで行動も調査したところ、夏季には交尾はすべて夜間に限って認められた。歩行は雌雄とも昼間も多少認められたが、特に雄では日齢に関係なく夜間に多く認められた。秋季・冬季には全般に静止している個体の割合が増加した。

夏季の夜間についてみると、イモ畑の土中やイモトラップで採集した雌は、スイーピングで採集した葉上の雌よりも精子や成熟卵を持つ割合が高かった。

以上のことから、未交尾雌は夜間、イモなどの葉上で性フェロモンを分泌し、活発に歩行している雄を誘引して交尾に至ると推察される。交尾した雌は卵が成熟して、土中に入って産卵するものと推察される。

雌のフェロモンの分泌は生涯行われるが、一度交尾すると分泌されなくなる (SUGIMOTO et al., 1996)。雌は初期には交尾を繰り返す行い、いわゆる初期多回交尾型であるが、フェロモンの分泌特性から野外では1回の交尾が大部分と思われる。一方、雄成虫は生涯、交尾が可能で受精能力を持っており、生涯多回交尾型である。したがって、それだけ不妊雄放飼法は効果が期待できるが、不妊雄の野生虫に対する性的競争力が問題となる。性的成熟は雌雄とも5日齢くらいからで、これは羽化後数日して、イモから脱出した直後に当たる。産卵前期間は28℃で約1週間である (アリモドキゾウムシ研究会, 1992)。

雌成虫はイモの表皮に口器で穴をあけ、その中に1個づつ産卵し、産卵後は糞状の物質で栓をする。成虫の食害痕はこのような栓がないので区別できるが、この栓のために産卵数を把握することは難しい。産卵は表面にランダムに行われることが多いが、物に接した部分に好んで産卵される。したがって、イモに均一に産卵させ、飼育の効率化をはかるには発泡スチロールのチップなどの材料内にイモを埋める必要がある (上門ら, 1993)。

雌成虫は羽化後数日を経て産卵を開始し、数日で日当

たり2~3卵とピークに達する。その後はほぼコンスタントに雌の寿命である3~4か月間日当たり1卵くらいを産卵し続ける。生涯の産卵数は飼育条件下では1雌当たり平均64個である (SUGIMOTO et al., 1996)。イモに含まれるカイロモン (triterpenol acetate) が摂食や産卵に有効に働いていることが明らかにされている (NOTTINGHAM et al., 1989)。しかし、こうした物質を合成して実用的に雌を誘引するまでには至っていない。

本種は熱帯~亜熱帯に分布する昆虫であるが、交尾が行われ受精能力がある限界温度は10°Cであることが実験的に確認された (SUGIMOTO et al., 1996)。また、産卵限界温度は14°Cで、これらの温度は奄美大島の最寒月である1月の平均気温よりも低い。したがって、奄美大島では冬季にも繁殖が可能であると考えられる。

(2) 幼虫・蛹

ふ化幼虫はイモ内にもぐり、摂食をはじめ。この場合、イモに産卵された卵数が少ないと食い付きが悪く、孵化幼虫期の死亡率が高い。したがって、ある程度の数が産卵されたほうが生存率がよく、これは幼虫の摂食による Terpenoid-inducing factor の生成がイモの細胞を破壊して摂食しやすくしているためと考えられている (URITANI et al., 1975)。また、低密度では羽化日 (発育期間) のばらつきが大きくなり、不妊化のための放射線照射に支障をきたすことになる。しかし、幼虫密度が高すぎると幼虫が小型化し、次世代の繁殖能力に影響する。したがって、羽化成虫の体サイズや増殖率、羽化の斉一性などから考えると、飼育幼虫密度はイモ150g当たり親世代密度で65対前後が適当と考えられた (SAKURATANI et al. 投稿中)。

蛹化はイモ内に幼虫期に作った空隙で行われる。かなり食害を受けたイモはボロボロになり比較的簡単に分解でき、蛹を取り出すことができる。蛹は湿度が適当であれば羽化させることができる。なお、蛹化時刻は不明である。

2 生活史と繁殖

発育零点は卵では13.7, 幼虫10.1, 蛹13.2, 卵~成虫12.3, 産卵前期間12.6°Cである。有効積算温度は、卵では108.7, 幼虫270.3, 蛹92.6, 卵~羽化454.6, 産卵前期間119.1日度である (アリモドキゾウムシ研究会, 1992)。発育零点も有効積算温度も鱗翅目をはじめとする多くの昆虫類の値と同様で、特に高くはないが、コクゾウなどの貯穀害虫よりはやや低い (桐谷, 1991)。

これらのパラメーターから、奄美大島での年発生回数は5回~6回と推定される。これはフェロモントラップによる発生消長のピークの数 (アリモドキゾウムシ研究

会, 1992) とおおよそ一致する。

本種は奄美大島では老齢幼虫や蛹として土中のイモ内で越冬することが多い (瀬戸口, 1992)。奄美大島における最寒月である2月の地中温度は地下50cmで15.3°Cであるので (気温は14.6°C) こうした越冬虫の温度環境は外気温よりやや高く維持されていることになる。

ただし、本種には短日条件下 (臨界日長は13L11D) での成虫休眠が知られており、長日条件下でも22°C以下の温度で卵巢の発育は抑制されるという (金城, 1996)。したがって、野外では冬季には繁殖は行われなまいと考えられる。

近年、本種の九州本土や四国への侵入・定着が認められたが (本誌特集号参照), 上記のパラメーターからこれらの地域での定着の可能が裏付けられる。また、温暖化にともなう今後の北上化傾向は予測が難しいが、土中の塊根内での発育が主体になるので、その可能性は十分考えられる。本種の成虫期における耐寒性温度は2~3°Cと推定されている (筆者ら, 未発表)。土中50cmの最寒月の地温がこの値になる地域は東北地方で (気象協会, 1959 (ただし, 気象庁では現在は地中温度は測定していない)), 今後温暖化にともない北上の可能性は強まるものと考えられる。

II イモゾウムシ

1 繁殖場所

イモゾウムシはヒルガオ科植物を寄主としている (SHERMAN and TAMASHIRO, 1954; RAMAN and ALLEYNE, 1991)。日本においてはサツマイモ *Ipomoea batatas*, グンバイヒルガオ *I. pes-caprae*, およびノアサガオ *I. indica* などが寄主として確認されている (栄, 1968)。本種幼虫はこれらの茎や塊根の内部で育ち、成虫も茎や塊根、葉を食べて生活する。成虫は発達した後翅をもっているが飛べない (TUCKER, 1937; SHERMAN and TAMASHIRO, 1954; ALLEYNE, 1982)。移動は主として歩行によるので、自力で移動できる範囲は限られていると考えられる。

成虫は夜間に活発に歩行し (SHIMIZU and MORIYA, 1996)、繁殖行動も夜間に活発になる (下地・小濱, 1994)。イモ畑における観察では、成虫は日中、地際付近の茎や地上で見られ、夜間は地際の茎や地上で見つかるほか、葉上でも活動している。しかしながら、野外における成虫の微生物場所や交尾場所、また繁殖行動についてはほとんど調査されていない。

2 繁殖行動

(1) 交尾

雄は雌に接触すると直ちに雌にマウントし、中・後脚で雌の体の側面を前後にこする(ストローク行動)。マウントされた雌は歩き回り、体を激しく左右に揺すったり、腹部を高く持ち上げ雄を振り落とす行動を繰り返す。雌が腹部を持ち上げたときに、雄は体を雌の腹端へ移動させ、交尾する。交尾姿勢はユニークで、雄は雌の腹端部にしがみつきの、雌の体軸に対してほぼ垂直になるように姿勢を保つ。交尾が解けると雄は再びマウントし、ストロークを行う。雌も交尾と同様に、歩き回り、体を激しく揺らし、腹部を持ち上げる行動を示す。その後、雄が雌から降りて一連の交尾行動を終える。雌雄の接触から交尾を終えるまでの時間は36~92分である(小濱, 未発表)。

成虫の後胸腹板に性的二型が認められる(馬場・米田, 2000; KOHAMA and SUGIYAMA, 2000)。雄の後胸腹板には中央部にへこみがあり(雌は平坦)、鱗片が密に生えている。交尾の際に雄の胸部腹面と雌の鞘翅先端が接しているため、雄の後胸腹板の形態は雄の交尾姿勢を保つのに役立っていると考えられる(KOHAMA and SUGIYAMA, 2000)。

成虫は、腹部背面にあるトゲと前翅裏面のヤスリ状の面をこすり合わせて発音する(安田・宮良, 1992)。音は2種類あり、一つは雌雄とも発する妨害音、もう一つは雄のみが発するコートシップソングである。後者は雌との交尾にいたる行動の一つのステップと考えられ、雌はコートシップソングを感知して交尾を受け入れ、拒否の場合は妨害音を発して交尾拒否を示す。雄が雌にマウントした場合、下の雄が妨害音を発することも観察されている(YASUDA and TOKUZATO, 1999)。

雄は多回交尾を行う。雄の生涯交尾回数は平均で35回であった。また雄は一晚に5雌と交尾することができる。この場合、最初の雌は多数の精子を受け取っているが、2番目以降の雌が受け取る精子量はわずかである。雄を複数の雌と連続的に交尾させると雄の精子がほぼ枯渇するようで、交尾した雌の受け取る精子量はわずかか、ほとんど見られない(山岸, 未発表)。

雌も多回交尾を行う。雌の受精囊の精子収容力に限界があるので、交尾回数が増えても、受精囊内の精子量は増加しない。したがって後で交尾した雄の精子の大多数は貯蔵されないで廃棄されていると考えられる。あるいは精子置換が起こっている可能性もある。雌の再交尾率は、交尾後数日間はかなり低いが、10日目以降は高くなる(山岸, 未発表)。

(2) 産卵

産卵前期間は25°Cで羽化後約11日(KOHAMA and

SHIMOJI, 1998)、摂食しないと卵が発育しない(安田, 1996)。

雌はイモ塊根の表皮に口吻で孔をあけ、その中に1卵を産卵し、産卵後に液状の排泄物(糞ふた)で卵および孔口を覆う(下地・小濱, 1994)。糞ふたはアリ・ダニのような捕食者から卵を守り、また卵の乾燥を防ぐと考えられている(TUCKER, 1937; ALLEYNE, 1982)。このように通常、卵は植物組織内に産み込まれるが、飢餓条件下では雌は成熟卵をポロポロと産み落とす(SHIMOJI and KOHAMA, 1996)。またこの場合は糞ふたをかぶせることはない。

雌当たり日当たり産卵数は平均1個(ALLEYNE, 1982)から4個(岩永ら, 未発表)である。1雌の生涯産卵数について、TUCKER(1937)は平均425個、ALLEYNE(1982)は平均180個(最大362個)、また岩永ら(未発表)は平均で約260個(最大662個)と報告している。成虫は寿命が長く、雌は4~6か月以上に渡って卵を産み続けることができる(TUCKER, 1937; ALLEYNE, 1982; 吉田, 1984)。ただし岩永ら(未発表)によると、産卵数のピークは羽化後20~30日にあり、この期間に日当たりで平均6個産卵するが、産卵数はその後すぐに減少し、羽化後50日以降はピーク時の半数あるいはそれ以下になるといふ。

(3) 増殖曲線

親虫の密度に対する子世代密度の関係(増殖曲線)は、いわゆる共倒れ型の曲線を示す。すなわち、ある親虫密度までは親虫密度の増加にともない子世代密度は増加するが、それ以上の親虫密度になると子世代密度は減少する。また親虫密度が高くなるにつれ、子世代成虫の体サイズは減少する(杉山・小濱, 未発表)。これは、幼虫密度が高まるにつれ、幼虫は十分な資源が得られなくなり、ついには幼虫が育つのに必要な最低限の餌量が確保できなくなるためと考えられる。幼虫期の環境は、後で述べるように羽化後の生殖にも影響を及ぼす。

3 生活史

(1) 発育日数

24~26.8°Cにおいて、卵期間は8~10日、幼虫期間は18~23日、蛹期間は8~10日(SHERMAN and TAMASHIRO, 1954; ALLEYNE, 1982; 吉田, 1985など)と報告されている。羽化後、成虫は寄主植物内にしばらく留まる。

羽化後に利用できる餌資源が残っていれば、成虫は羽化後10日から2週間ほど寄主内に留まり、性成熟後に寄主外へ出てくる(岩田ら, 1994; KOHAMA and SHIMOJI, 1998)。しかし、利用できる餌資源がなくなれば、未成熟のまま成虫は7日程度で脱出してくる(杉山・小濱,

表-1 アリモドキゾウムシとイモゾウムシの繁殖特性の比較

| 特 性 | アリモドキゾウムシ | イモゾウムシ |
|-----------------------------|---|------------------------------|
| 成虫の行動性 | 雌雄とも夜行性 (交尾, 産卵とも夜間) | 雌雄とも夜行性 |
| 成虫の生活空間 | 雄: 夜は葉上, 雌: 夜は地表 雌雄とも昼間は土中 | 地表, 土中. 夜間は葉上 |
| 性成熟期 (日令) | 雄: 7, 雌: 5~7 (27°C) | 雄: 8, 雌: 11 (25°C) |
| 雌雄間の交信 | 雌のフェロモンによる | 音 (コートシップソング) |
| 交尾 | 雄: 生涯多回交尾, 雌: 初期多回交尾 (野外では1回?) | 雌雄とも多回交尾 |
| 産卵 | 1卵/日, 生涯産卵 (総産卵数平均: 65個/雌) | 4卵/日, 生涯: 260個/雌 |
| 交尾限界温度 (°C) | 10 | — |
| 産卵限界温度 (°C) | 14 | — |
| 発育零点 (t ₀) (°C) | 卵 (13.7), 幼虫 (10.1), 蛹 (13.2), 卵~羽化 (12.3), 産卵前期間 (12.6) | 卵~成虫脱出 (雄: 12.7, 雌: 12.4) |
| 有効積算温度 (K) (日度) | 卵 (108.7), 幼虫 (270.3), 蛹 (92.6), 卵~羽化 (454.6) 産卵前期間 (119.1) | 卵~成虫脱出 (雄: 741, 雌: 762) |
| 化性 (推定年世代数) | 奄美大島: 5~6回 | 沖縄本島: 4回 |
| 越冬態 | 奄美大島: 主に老齢幼虫と蛹 | 沖縄本島: 全ステージ |
| 休眠 | 生殖休眠 (冬季) | なし? |
| 成虫平均寿命 (日) | 雄: 126.3±59.9, 雌: 114.5±54.0(27°C) | 雌: 約90 |
| 純繁殖率 (R ₀) | 60.65 (27°C) | — |
| 内的自然増加率 (r) | 0.104/♀/日 (27°C) | — |

アリモドキゾウムシに関してはアリモドキゾウムシ研究会 (1992), SAKURATANI et al., (1994), SUGIMOTO et al., (1996) などによった. イモゾウムシに関しては ALLEYNE (1982), SHERMAN and TAMASHIRO (1954), SHIMIZU and MORIYA (1996), YASUDA and TOKUZATO (1999) などによった.

未発表)。

卵から成虫が塊根から羽化脱出するまでの期間について, 吉田 (1985) は 26°C で約 56 日, 岩田ら (1994) は 27°C で雄の平均約 45 日, 雌約 47 日と報告している。安田 (1998) は, いくつかの飼育温度で卵から羽化後成虫が塊根から脱出するまでの期間を調査し, 19°C で 127~128 日, 23°C で約 65 日, 27°C で約 54 日, 31°C では 60~67 日, 雌雄間で差はないと述べている。また, 15°C, 17°C の飼育温度では成虫まで発育せず, 31°C では高温による発育遅延が認められるという。

(2) 年間世代数

安田 (1998) は, 有効積算温度 (卵から成虫の塊根脱出まで) を雌 762 日度, 雄 741 日度, 発育零点を雌 12.4°C, 雄 12.7°C と推定し, 沖縄島において年間 4 世代の発生が可能と述べている。また, 栄 (1968) は, 飼育結果をもとに奄美大島において 4~5 世代経過すると推定している。沖縄においては, サツマイモやノアサガオなどの寄主植物が年中生育しており, イモゾウムシの各ステージが周年観察されているので, 繁殖は一年を通じて行われていると考えられる。また成虫の寿命が長い

ため, 野外においては各世代が混ざり合っていると考えられる (安田, 1998)。

III アリモドキゾウムシとイモゾウムシの繁殖特性の比較

以上, これまでに得られた結果から両種の繁殖特性をまとめると表-1 のようになる。両種とも卵~羽化までイモ内という閉鎖的環境を生活空間としていて, イモから脱出後は植物体上や土中といった場を生活空間としている。しかし, イモゾウムシは飛翔能力がなく, 配偶行動は音によっており, 飛翔能力があり配偶行動がフェロモンによるアリモドキゾウムシとはこの点で著しく異なっている。また, イモゾウムシのほうが生涯の産卵数は多いが, 有効積算温度が高いことなどが注目される。両種とも今後明らかにすべき項目はいくつか残されているが, こうした繁殖特性を比較し, 今後の分布拡大の予測, 防除や根絶, さらには両種の種間関係などの解明に役立てていきたい。

(「引用文献」は省略)