

クサギカメムシ成虫による越冬集団の形成について

(独)果樹研究所 外 山 晶 敏

はじめに

クサギカメムシ *Halyomorpha halys* (Stål) はチャバネアオカメムシ *Plautia crossota stali* SCOTT, ツヤアオカメムシ *Glaucias subpunctatus* (WALKER) とともに、様々な果実を吸汁加害することから俗に果樹カメムシと呼ばれ、果樹類の重要害虫となっている (志賀, 1980)。近年は、特に北日本で個体群密度が高く推移しており、越冬世代によるリンゴへの被害がしばしば問題となる (舟山, 1996)。これに対し、果樹カメムシ類の研究がこれまでチャバネアオカメムシを中心に進められてきたこともあり、クサギカメムシを対象とした研究はごく一部に限られている。そのため、生態に関してもいまだ不明な点が多い。

本種の生態的特徴の一つに、越冬時における成虫の集団形成が挙げられる。家屋内に集団を作ることも多く、衛生上問題となることもしばしばであるが、一方でこの性質を利用した越冬個体群の密度推定も行われている。しかしながら、現象としてはよく知られた本習性も、その背景にある行動機構については全く明らかになっていない。そこで、まず我々は本種の集合習性に関していくつかの実験を行った (TOYAMA et al., 2006)。本稿ではその結果の概略を紹介するとともに、残された課題と今後の研究展望について考えてみたい。

I 越冬集団の形成

クサギカメムシ成虫による越冬集団の形成については、衛生害虫としての防除を目的に行われた渡辺らの一連の研究に詳しい (渡辺ら, 1994; 渡辺, 2001)。

観察が行われた富山県では、9月下旬ごろから越冬地への飛来が見られるようになる。渡辺らによると、最低気温が15℃を下回るようになってからの比較的暖かい日に飛来は最も盛んになる。その数は多いときで数千にものぼる。飛来した成虫はすぐに集団を形成するわけではなく、狭い隙間に潜り込んだり再び外を徘徊したりしながら、気温の低下とともに徐々に落ち着いていく。暗

く密閉性の高い狭小な空間に集団が形成されるのは、11月中下旬以降のことである。地域によってはスコットカメムシなどとともに混合集団を作ることもある。

越冬集団の形成機構についての研究は、行動スケールに照らして、①越冬地への飛来と、②飛来後における越冬地内での定着過程に分けられる。また、②については定着場所の探索と定着決定という二つのステップが含まれる。さらに、これらの過程について行動機構を考える際には、非生物的刺激に対する個々の反応と個体間に働く集合習性の両要因について考慮する必要がある。ただし、両者は排他的に作用するものではなく、相乗的に働きのう。まずは越冬集団の形成に関与する要因群と、それに対する行動反応の関連性を一つ一つ明らかにすることが重要である。

II 成虫の集合習性に関する実験

クサギカメムシの成虫に集合習性はあるのか。個々の場所に対する選好が重なり、結果的に集団が作られているだけではないのか。筆者らは、この疑問に答えるために、定着行動に焦点を絞り実験を行った (TOYAMA et al., 2006)。

横 290 × 幅 215 × 高 55 mm の透明なアクリルボックスに、各種条件下で生殖休眠状態にある成虫を10匹 (5雌5雄) 放し、一定時間後に各個体の行動および位置を記録した。分布の分析に当たっては、それぞれがコーナーを含むようにボックス内を4分割し、各区画にいる成虫数の頻度分布 (以後、実測頻度分布) を求めた。これを、ボックス内に無作為に放った駒のように10匹がランダムに位置すると仮定した際に期待される頻度分布 (以後、期待頻度分布) と比較することで分布の集中度を調べた。また、個体間の関係として、他個体と接触した状態で静止しているか否かを基準に集合傾向を記録した。

1 集合習性

10℃照明条件下 (蛍光照明 330 ~ 620 lx)、実験開始5時間後の成虫の分布について、区画内個体数の実測頻度分布をグラフに示した (図-1)。ランダム配置を仮定した期待頻度分布と比較すると、一見して7匹以上が位置した区画および0匹区が非常に多いことがわかる。このことは、10匹の個体が互いに干渉することなく、各区画に無作為に位置したのではなく、ある特定の区画に

Overwintering Aggregation of the Brown Marmorated Stink Bug, *Halyomorpha halys* (Stål) (Heteroptera : Pentatomidae). By Masatoshi TOYAMA

(キーワード: カメムシ, 越冬, 集合, 果樹害虫)

集中するケースが極端に多かったことを示している。さらに、個体同士が接触していることを目安に記録した最大集団サイズの平均は約7と、集中分布は集団の形成によるものだった。その実際の様子は図-2に示したが、接するというよりも、密着するように固まっており、本種に強い集合習性が存在することがわかる。

こうした集合は、無照明の暗条件下でも同様に起こる(表-1)。実際に集団が形成されるのは光が届かない狭小な空間であることを考えれば、結果は当然のことであるが、このことから集合形成において視覚の果たす役割が決定的ではないことがわかる。ただし、暗条件下ではやや集団が形成される速度に遅れが見られることから、移動過程においては視覚情報が使われている可能性もある。

2 触角の働き

放された個体はまず触角を時折小刻みに震わせながら、歩いたり止まったりを繰り返してボックス内を徘徊する。他の個体に接近すると触角の振動は激しくなり、その先で相手をタップする。次第に動きは落ち着いてい

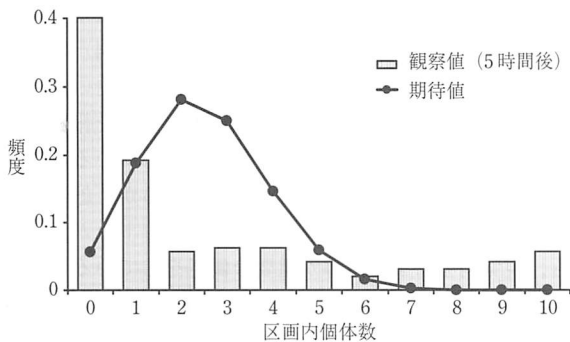


図-1 区画内個体数の実測頻度とランダム分布を仮定した場合の期待頻度との比較

10℃照明条件下において、成虫10匹(5雌5雄)を放飼。試行回数48回(雌雄30匹ずつを改組)。

き、そのまま接するように、あるいは重なって静止する。

触覚を切除すると、集団の形成は完全に妨げられてしまう(図-2)。最大集団サイズも約1.5と(単独=1)、ほぼ全個体が他個体に接することなく、バラバラに位置していた(表-2)。区画内虫数に関しても、その頻度分布はランダム仮定の期待頻度分布と有意差がなくなり、個体間に集中作用も離散作用も働かなかったことを示していた。

こうした触覚の特に重要な働きは、先端からの2節に見られる。先1節を除去しても、全除去のような集団形成の完全な阻害は見られないが、先2節を除去すると、

表-1 ボックス内に放した休眠成虫10匹の集合反応^{a)}

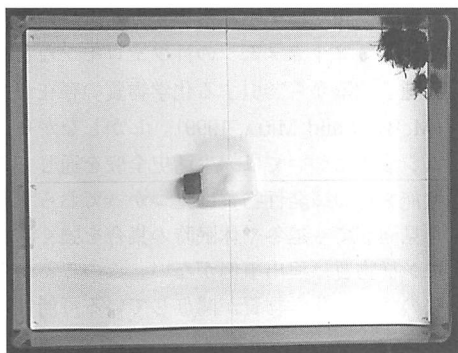
照明条件	記録	試行数	最大集団サイズ (Mean ± SD)	単独個体数 (Mean ± SD)
明 (照明)	5時間後	48	6.92 ± 2.26	2.10 ± 1.94
暗 (無照明)	5時間後	24	4.00 ± 1.91	5.12 ± 2.38
暗 (無照明)	24時間後	24	5.08 ± 2.19	3.46 ± 2.45

^{a)} 気温条件10℃。*** $p < 0.001$, ** $p < 0.01$: Wilcoxon rank sum test.

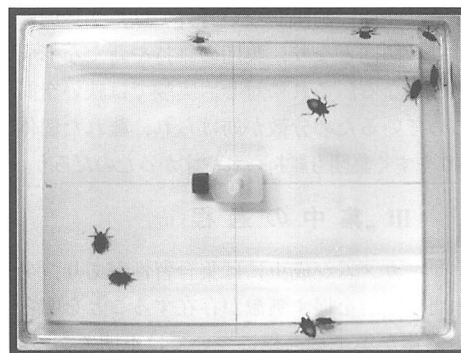
表-2 触角切除の集合行動への影響^{a)}

切除処理	試行数	最大集団サイズ (Mean ± SD)	単独個体数 (Mean ± SD)
触角すべて	19	1.47 ± 0.77 ***	8.84 ± 2.41 ***
先端2節	20	1.30 ± 0.57 ***	9.30 ± 1.38 ***
先端1節	20	3.00 ± 0.57 **	6.30 ± 2.62 ***
無処理	24	5.08 ± 2.19	3.46 ± 2.45

^{a)} 10℃, 無照明, 24時間。*** $p < 0.001$, ** $p < 0.01$: Wilcoxon rank sum test. 無処理区と比較。



(a) 正常個体



(b) 触角切除個体

図-2 ボックス内における集合の様相と触角切除の影響

表-3 集合行動に対する気温の影響^{a)}

気温 ℃	試行数	最大集団サイズ (Mean ± SD)	単独個体数 (Mean ± SD)
10	24	5.08 ± 2.19	3.46 ± 2.45
15	18	5.17 ± 2.28	4.06 ± 2.29
20	18	4.94 ± 2.90	5.11 ± 3.16

^{a)} 10℃, 無照明, 24 時間. ^{b)} Kruskal-Wallis test.

ほぼ完全に集団の形成は見られなくなった(表-2)。この2節には感覚毛が密生しており, これら細毛が他個体認識において重要な働きをするものと推察される。残念ながら, この刺激が化学的刺激, つまり匂いによるものなのか, 単なる接触による物理的刺激なのかについては現時点では明らかではない。しかしながら, カメムシ類の1齢幼体の集合に匂い物質が関与しているように(ISHIWATARI, 1976), 成虫の集合にも化学的刺激が介在している可能性は高いと思われる。

3 気温との関係

集合行動と気温との関係を見ると, 15℃, 20℃と比較的暖かい環境下でも, 10℃条件下のときとの間に有意な最大集団サイズの違いは見られず, 集合行動が抑えられることはなかった(表-3)。このことは, 集合性自体は気温の影響を直接受けないことを示している。

これに対して, 野外では越冬集団の形成・維持・解散は気温と密接な関係にある。集団の形成は明らかに秋の気温の低下に伴い, 解散は春の気温の上昇に従う。渡辺(1994)によれば, 飛来や徘徊する個体が見られなくなるのは最高気温が10℃以下になった後のことだという。また, 秋から冬の間であっても, 気温が高くなればしばしば集団から離れる個体が見うけられる。

室内実験下と自然状況下での, こうした反応の違いは両環境のスペースの違いによるものと考えられる。気温が上がると各個体の活動性は高くなり, 静止している個体も少なくなる。空間に制限がない野外では, 必然的に個体の分布は拡散傾向となり, 集団の維持や新たな形成は状況的に難しくなる。これに対し, 実験では狭い空間に虫を閉じこめているため分散が妨げられ, 離れた個体も再び元へ戻りやすく集団も維持されやすかったのだろう。

III 集中の過程

本実験はクサギカメムシ成虫には集合習性があり, 少なくとも個体間に定着を促す刺激が存在することを明らかにしたが, 個体が集まる過程については不明である。実験のような局所的に極めて高い密度状況が, 野外ではいかにして実現されるのだろうか。

飛来した個体の越冬地内における集中過程については, 可能性として個々の環境選好の集積と誘引性物質の介在が考えられる。前者は個々体の選好が重なることにより, 特定の場所への集中が結果的に生じるとする説である。実際, 本種の成虫は暗所を好み, より暗い場所に潜り込もうとする強い性質がある。越冬成虫の採集を目的としたトラップでも, 形状が捕獲効率に強く影響する(渡辺, 2001)。また, 越冬時の生存率を左右するような微気象要因に対しても選好があるかもしれない。多かれ少なかれ, こうした種内に共通した嗜好が集中過程に関与していることはまず間違いないだろう。

一方, 誘引性物質については検証事例がなく, 存在を示唆するような状況証拠も今のところ得られていない。しかし, 化学物質の関与があれば行動のコントロールもより容易になるだけに, 検証方法を含め今後慎重に検討すべき課題だと思われる。

IV 越冬地への飛来

越冬地への飛来機構に関しては, さらに謎が多い。一般には反射した紫外線など視覚情報が重要な役割を果たしていると言われている。例えば渡辺ら(1994)は, 日当たりの良い場所のほうが日陰の場所より, 白い色のほうが黒い色より, 飛来する虫の数が多いことを報告している。強い照り返しが本種の着地を誘導している可能性を示す事例だろう。また, 分類群は異なるが, 越冬集団を作るという点では最もよく知られたテントウムシ類でも, 視覚刺激による誘導が重要な働きをしていると考えられている(TEDDERS and SCHAEFER, 1994)。これらについても, 白い色に強く誘引されることが知られており(OBATA, 1986), 両者の類似は興味深い。

さらに, テントウムシ類では前年の死亡虫や排泄物が誘引源となっているという説もあり, 念入りの洗浄が飛来数を減らすという報告もある(MAJERUS, 1997)。また, カメムシ類ではチャバネアオカメムシの集合フェロモンやミナミアオカメムシの性フェロモンなど, 多くの種で同種を遠隔から誘引する化学物質の存在が知られている(McBRIEN and MILLA, 1999)。しかしながら, クサギカメムシ成虫については, 生活史全般を通じてこうした誘引機能を持つ揮発性物質は見つかっておらず, 昆虫類全体を見回しても越冬や休眠時の集合を強く誘導するフェロモン様物質は検出事例がない。このことから, 本種の飛来の誘導に化学物質が関与している可能性は低いと思われる。

一方, 「なぜ, そこに集まるのか」, 「視覚刺激だけで本当に説明が可能なのか」という疑問も少なからず残る。

この点に関しては、カメムシの通り路が存在するという説もある。まずは、飛来パターンの解析とともに、どのような場所が越冬地として選ばれているのか、いかなる情報がその場所を他の場所から差別化し個性化しているのか、マクロな視点での環境評価が必要だろう。

V 集団の機能

最後は少し視点を変え、集団形成の意義についても触れておこう。例えば、同じように越冬集団を作るスコットカメムシ *Menida scotii* PUTON では、集団が交尾機会の場として利用されることが知られている。この種では越冬前に交尾が行われ、雄は同時に生殖器官からの分泌物質を栄養物として雌に与える (KOSHIYAMA et al., 1993)。一方、本種では越冬集団にこうした交尾行動は見られない。しかし、春の分散期に交尾機会を得ている可能性もある。

ただし、交尾機会の増加仮説だけでは、「集まること」の意義は説明できても、「集団を作ること」の意義を説明することはできない。他個体と接して静止するという集合習性が本種にはある。例えば、ハムシの一種 *Stenotarsus rotundus* は、集合することにより乾期の乾燥を乗り切ることが知られている (YODER et al., 1992)。本種についても越冬環境の安定化は生存上重要な要素と推察されるので、集団形成の目的にはこうした微気象要因のコントロールがあるのかもしれない。

おわりに

休眠時における集団の形成は多くの昆虫類に見られる

習性である。しかし、その集合機構や機能に関しては、クサギカメムシ同様ほとんどの事例が未解明のままである。本現象は行動スケールも大きく、要因や反応が複雑に絡んでいることが推測され、一筋縄ではいかない問題である。研究手法についても、越冬地内での個体追跡や野外実験的手法、衛星画像や航空写真の利用など様々な工夫が必要だろう。

集団の形成機構が解明されれば、越冬個体群の密度推定技術のさらなる効率化、精度の向上が見込めるほか、行動のコントロールが可能になればより積極的なマストラップの開発も期待できる。一気に解決しうる問題ではないが、応用的見地からも現象解明に向けて一つ一つ仮説を検証していくことが重要である。

引用文献

- 1) 舟山 健 (1996): 北日本病虫研報 47: 140 ~ 142.
- 2) ISHIWATARI, T. (1976): Appl. Entomol. Zool. 11: 38 ~ 44.
- 3) KOSHIYAMA, Y. et al. (1993): ibid. 28: 325 ~ 332.
- 4) MCBRIEN, H. L. and J. G. MILLAR (1999): Pheromones of non-Lepidopteran insects associated with agricultural plants, CABI, Wallingford, p. 277 ~ 304
- 5) MAJERUS, M. E. N. (1997): Entomologist 116: 212 ~ 217.
- 6) 志賀正和 (1980): 植物防疫 34: 19 ~ 24.
- 7) TEDDERS, W. L. and P. W. SCHAEFER (1994): Entomol. News 105: 228 ~ 243.
- 8) TOYAMA, M. et al. (2006): Appl. Entomol. Zool. 41: 309 ~ 315.
- 9) OBATA, S. (1986): Kontyû 54: 218 ~ 223.
- 10) 渡辺 護ら (1994): 衛生動物 45: 311 ~ 317.
- 11) ——— (2001): ヘクサンボの家屋侵入被害阻止に関する研究, 富山県衛生研究所, 富山県, 111 pp.
- 12) YODER, J. A. et al. (1992): Entomol. Exp. Appl. 63: 203 ~ 205.

(新しく登録された農薬 25 ページからの続き)

はくさい: ハスモンヨトウ, アオムシ, コナガ, ヨトウムシ, アブラムシ類: 収穫 14 日前まで
レタス: ヨトウムシ, ハスモンヨトウ, オオタバコガ: 収穫 14 日前まで
ブロッコリー: ヨトウムシ: 収穫 14 日前まで
だいこん: アオムシ, コナガ, ヨトウムシ, アブラムシ類, ダイコンシンクイムシ: 収穫 14 日前まで
チンゲンサイ: アブラムシ類: 収穫 21 日前まで
みずな: アブラムシ類: 収穫 14 日前まで
トマト: アブラムシ類, マメハモグリバエ, オオタバコガ: 収穫前日まで
ミニトマト: アブラムシ類, マメハモグリバエ: 収穫前日まで
なす: アブラムシ類, ミカンキイロアザミウマ, ハスモンヨトウ, オオタバコガ, アザミウマ類: 収穫 7 日前まで
ばれいしょ: ヨトウムシ, オオニジュウヤホシテント, アブラムシ類: 収穫 7 日前まで
たまねぎ: ネギアザミウマ: 収穫 21 日前まで
だいず: ハスモンヨトウ: 収穫 60 日前まで

てんさい: ヨトウムシ, ヨトウムシ, テンサイトビハムシ: 収穫 45 日前まで
てんさい: テンサイトビハムシ: 育苗期 (ペーパーポット灌注)
茶: チャノキイロアザミウマ, チャノミドリヒメヨコバイ, チャノコカクモンハマキ: 摘採 30 日前まで
たばこ: ヨトウムシ, タバコアオムシ, アブラムシ類: 収穫 10 日前まで
つつじ: ツツジグンバイ: 発生初期
さつき: ツツジグンバイ: 発生初期
つばき: チャドクガ: 発生初期
さくら: アメリカシロヒトリ, モンクロシャチホコ: 発生初期
ばら: アブラムシ類, ミカンキイロアザミウマ: 発生初期
きく: アブラムシ類, アザミウマ類, マメハモグリバエ, オオタバコガ: 発生初期
グラジオラス: グラジオラスアザミウマ: 発生初期
ゆり: アブラムシ類: 発生初期
りんどう: アザミウマ類: 発生初期

(39 ページに続く)