クモヘリカメムシの発生時期を決定する環境要因

中央農業総合研究センター　橘（たちばな）　真一郎（しんいちろう）*

はじめに

斑点米カメムシ類は，稲穂を吸汁加害することによって玄米に斑紋を生じさせ，その商品価値を低下させる。このことから，これらカメムシ類は稲作における重要害虫として，経済的被害を被らない水準に個体数を抑制すべき管理対象となっている。なかでもクモヘリカメムシ *Leptocorisa chinensis* は，アカヒゲホソミドリカスミカメ *Trigonotylus caelestialium* やアカスジカスミカメ *Stenotus rubrovittatus* とともに，管理の重要性が高い種である（渡邊・樋口，2006）。しかしながら，クモヘリカメムシの管理にあたり，実用化された有効な手法はなく，現在もその手法の開発に向けた研究が必要とされている。管理手法の発展と管理の効率化を図るには，対象種の野外発生動態を調査し，その動態の形成に影響を及ぼしている環境要因を突き止めることが重要である。クモヘリカメムシにおいては，発生動態に関する調査研究は散見されるが，発生動態の形成に及ぼす環境要因の影響を検討した研究は非常に乏しい。しかし今回，筆者が行った一連の研究により，クモヘリカメムシの発生動態の形成に環境要因がどのようにかかわっているのか，その概要が明らかとなった。ここでは，クモヘリカメムシの発育に影響する環境要因について紹介し，本種の野外における発生動態を予測するうえでどのような環境要因を考慮すべきか考えてみたい。

I　越冬成虫の遅い出現

クモヘリカメムシは成虫態で越冬する。晩秋になると，寄主植物であるイネ科植物の群落上には越冬に向けて体内に脂肪を蓄えた成虫が数多く見られる（口絵①）。成虫の越冬場所については未だ謎の部分が多いが，晩秋にイネ科植物群落の近傍にある針葉樹林上で成虫の飛翔する姿が確認されることから，針葉樹林を含む場所が越冬地である可能性が高い。そして春先から初夏にかけて次々と出穂するイネ科植物上に，越冬を終えた成虫が出現し始める。竹内ら（2005）は茨城県つくば市のイタリアンライグラス圃場における調査により，越冬後のクモヘリカメムシ成虫の出現し始める時期が6月下旬であることを明らかにしている。この出現時期は，同時に調査した別の斑点米カメムシであるホソハリカメムシ *Cletus punctiger* 越冬成虫の出現時期（5月上旬）と比べ1か月以上遅い。クモヘリカメムシはイタリアンライグラスも餌とするが，それにもかかわらずなぜ越冬後の出現時期，つまりは活動の開始時期が遅いのか？この点を明らかにすることがクモヘリカメムシの発生時期および発生動態を予測するうえで最も重要である。

II　休眠～温度に依存しない生理プロセス

変温動物である昆虫の発育は，温度依存的に進行する。特定の温度範囲内では，発育温度に発育日数を積算した値（温日度）が一定となることから，発育に要する温日度を明らかにすることで任意の温度条件下における発育日数を推測できる。これは有効積算温度の法則として知られ，これまでに数多くの昆虫の発生予測に適用されてきた。クモヘリカメムシも，卵期，幼虫期並びに雌成虫の産卵までの期間における温日度が調べられ，野外の年間世代数および発生動態の推定が試みられた（石崎ら，2002；Yamashita et al., 2005）。しかし，この試みは成功に至っていない。それは多くの昆虫に見られるように，クモヘリカメムシが温度に依存せずに発育を停止させる休眠（diapause）を行うためである。温度情報に基づいた発生予測をする場合，温度に依存しない時期があれば，実際の発生時期との間にずれが生じる。よってクモヘリカメムシの正確な発生予測法の確立のためには，成虫の休眠調節と環境要因との関係を明らかにし，発育が停止/再開する時期を正確に把握することが必須である。

III　雌を重視した成虫休眠研究

ここで，成虫休眠調節の研究について触れておきたい。成虫休眠の調節に関するこれまでの研究は，主に雌個体のみを対象に行われている。これは，休眠と発育（生殖腺の発達）という対照的な生理状態の判別を，雌では卵の形成あるいは産卵の有無によって容易に判別できる一方，雄は判別の基準が数多く存在し，かつ種によってその基準が異なるために判別が煩雑であることが挙

Environmental Factors that Affect the Timing of Occurrence in the Rice Bug, *Leptocorisa chinensis*.　By Shin-Ichiro Tachibana

（キーワード：斑点米カメムシ，クモヘリカメムシ，発生時期予測，休眠，雌雄差）

* 現所属：京都大学生命科学系キャリアパス形成ユニット

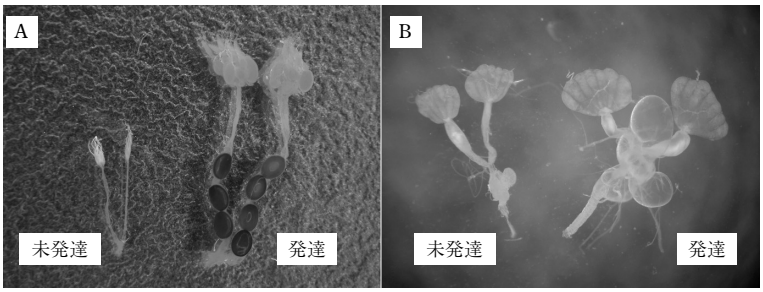

図-1　25℃条件下で羽化後30日間飼育したクモヘリカメムシ雌成虫（A）と雄成虫（B）の生殖腺
未発達は12時間日長，発達は16時間日長条件下で飼育した場合の生殖腺の状態を示している．

げられる。さらに，生存戦略に雌雄差はなく，不適な環境下で生き存えるための手段として休眠を調節するしくみにも雌雄差はないと考えられている（Pener, 1992）ことから，雌のみで対象種の休眠調節の全貌を明らかにできるという誤解を招いている。

しかし，雌雄間では繁殖における目的が異なる。雌は次世代の発育に適した時期に産卵できるように，雄は雌との交尾の機会がより多く得られるように，自らの発育を調節することが繁殖戦略上重要である（Pener, 1992）。そのため，発育の調節に直接的に関与する休眠調節のしくみは雌雄間で当然異なりうる。よって，成虫休眠の調節に関する理解を深め，管理手法の発展を図るためには，両性における発育調節のしくみを比較検討することが非常に重要と考えられる。

クモヘリカメムシの成虫休眠における生理状態は，雌では上述のように卵の形成あるいは産卵の有無によって判別でき，雄では付属腺にある袋状の組織内の分泌液の有無によって判別できる（図−1）。そこで筆者は雌雄成虫を対象に，クモヘリカメムシの休眠調節と環境要因との関係を検討した。

Ⅳ　休眠調節と環境要因

1　日長によって決まる休眠誘導時期

休眠する多くの昆虫は，成長や繁殖に不適な時期の訪れに先行して休眠に入る。それらの昆虫は主に日長情報を利用して発育を止める（休眠に入る）時期を決めている。これはクモヘリカメムシにもあてはまる。

夏に野外からクモヘリカメムシ成虫を採集し，産下された次世代個体を稲穂と粟の種子を餌として飼育する（口絵②）ことで，羽化成虫（室内飼育成虫）を得ることができる。茨城県つくば市の野外個体群から得た室内飼育成虫を，1日24時間のうち，日長（明るい時間の長さ）を10～16時間に各々調節した恒温室内（25℃）で飼育すると，13時間45分を境に，それよりも長い日長（長日）に設定した恒温室内の成虫は生殖腺を発達させ，短い日長（短日）に設定した恒温室内の成虫は生殖腺の発達を抑制し休眠成虫となる（Tachibana and Watanabe, 2007）。この13時間45分という，生殖腺の発達/抑制の切り替えが起こる日長を臨界日長（critical daylength）とよぶ。

茨城県つくば市では，野外の日長（薄明・薄暮期の1時間を加えた日の出から日の入りまでの時間）が臨界日長を下回る時期は9月上旬にあたり，野外調査でもこの時期を境にして，生殖腺が未発達である（休眠している）成虫の割合が増える（竹内ら，2005）。温度変化の著しい野外において，採集される成虫が室内飼育成虫と共通した日長への反応を示すという事実は，クモヘリカメムシが休眠に入る時期の決定のほとんどを日長情報に依存していることを示している。これは，臨界日長のみを明らかにすることでクモヘリカメムシ成虫の生殖終了期がわかることを示している。また，この臨界日長は雌雄で共通している（Tachibana and Watanabe, 2007）。

2　雌雄で異なる休眠成虫の環境要因への反応性

越冬のために休眠をする昆虫の多くは，休眠状態が誘導された後も日長や温度に対する反応性を維持している。そのため，短日下で一時的に高温となった場合や，低温下で長日となった場合でもすぐに休眠を終えて発育を再開することはない。しかし，この反応性は時間経過とともに失われ，昆虫は越冬中に休眠を終えた状態になり，冬期の低温によって発育が停止した休止（quiescence）状態に移行する。そのため越冬中に休眠を終えた昆虫は，本来なら発育を抑制するように働く環境条件下でも，気温が発育零点を越えれば発育を再開するようになる。多くの休眠昆虫に見られるこのような反応性の

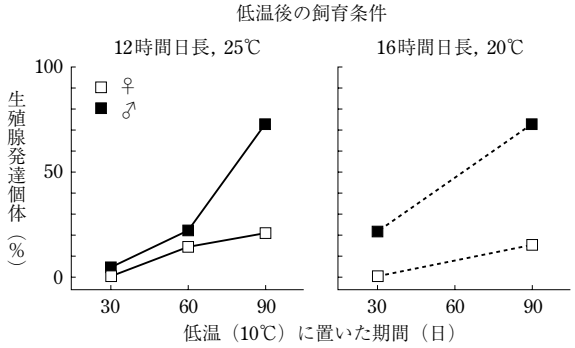

図-2　クモヘリカメムシ休眠成虫における日長と温度に対する反応の経時的変化（Tachibana and Watanabe, 2007を改変）

消失には，短日であるが気温が発育零点を越えるような早春期に速やかに発育を再開できるという利点がある。

興味深いことに，クモヘリカメムシの休眠成虫には，この日長に対する反応性の変化に雌雄間で違いが見られる。図-2は，冬を模した低温下（10℃）に休眠成虫を30～90日間置いた後，一方のグループを高温下における短日条件（12時間日長，25℃）へ，他方のグループを長日下における比較的低い発育温度条件（16時間日長，20℃）へそれぞれ移して30日間飼育し，生殖腺の発達を観察した結果を示している。こうすることで，本来ならば休眠を誘導・維持するように働く短日および緩やかな温度に対して，休眠成虫がどの程度反応性を消失したのかを知ることができる。雄成虫は，低温に置いた期間が長くなるにつれ，低温後の条件下で発育（生殖腺の発達）を再開する個体の割合が劇的に増える一方，雌はその割合にほとんど変化が見られない。これは，雄が他の多くの昆虫と同様，越冬中に日長と温度に対する反応性を失うのに対し，雌の反応性は越冬中も維持されていることを示している。この雌成虫の休眠は，長日と高温を同時に経験させることで終わらせることができる。また，これら休眠成虫の環境要因への反応性は野外成虫と共通している（Tachibana and Watanabe, 2007）。

V　越冬後の発育再開における餌の要求性

多くの昆虫は，休眠終了後の発育再開に餌を必要とする（Tauber et al., 1986）。これは発育の再開時期に餌の有無が影響することを示している。クモヘリカメムシ成虫の餌の要求性には雌雄差が見られ，雌成虫は休眠を終えた後，餌を摂取しないと生殖腺を発達させることができないのに対し，雄成虫は餌の摂取なしに生殖腺を発達させることができる。野外実験でも同様の結果が得られることから，越冬後の発育の再開は，雄成虫では温度依存的に，雌成虫では餌となる寄主植物の穂の出現以降に起こる（Tachibana and Watanabe, 2007）。

VI　飢餓成虫における代謝の抑制

ここまで生殖腺の発達を指標としたクモヘリカメムシ成虫への環境要因の影響を紹介したが，それ以外の生理面に環境要因はどう影響しているのか。CO_2の排出をもとに，代謝への環境要因の影響を見てみると，休眠中のクモヘリカメムシは雌雄共に代謝を低く抑えている。しかしこの代謝の抑制は休眠成虫に限ったことではなく，休眠を終え，高温下に置かれた飢餓状態の成虫にも見られる（Tachibana and Watanabe, 2008）。このことは，雄成虫では休眠を終えた後，餌の摂取なしに温度依存的に生殖腺が発達するのに対し，代謝の活性化には餌の摂取が必要であることを示している。雄成虫の生殖腺発達と代謝活性の促進に見られる餌摂取の要・不要は，餌という環境要因が個体の各生理学的特質の調節に一様に影響しているのではなく，別々に影響していることを示している。

VII　生理状態の切り替えのタイミングとその意義

これまでに紹介してきた，茨城県つくば市におけるクモヘリカメムシ成虫の休眠終了時期，生殖腺発達の開始時期，そして代謝の切り替え時期と環境要因との関係を図-3に示す。

越冬後の野外では，日長→気温→最適な寄主植物（エノコログサ，Ishizaki et al., 2008）の穂の出現の順にクモヘリカメムシの発育に適した環境要因が訪れる。雌は長日，高温，餌の摂取といった三つの環境要因がすべて揃わなければ生殖腺の発達が始まらないことから，野外では寄主植物の穂の出現が発育開始の決定的な要因となっている。長日と高温は寄主植物の穂の出現に先立って訪れるため，休眠は寄主植物の穂の出現以前に終わる。これは温暖な年に早く寄主植物が生育し出穂した場合に，速やかに発育を開始できるという点で適応的である。

一方，雄成虫は冬の間に休眠を終えており，生殖腺の発達に餌の摂取を必要としないため，気温が生殖腺発達および活動開始の閾値（約22℃：竹内ら，2005）を上回ることが繁殖開始の決定的な要因となっている。越冬後の雄成虫における温度依存的な生殖腺の発達は，常に雌個体よりも先に生殖（交尾）準備の完了をもたらす。雄成虫が雌成虫よりも早期に性成熟すれば生殖の機会が増えると考えられるため，温度を発育開始の決定要因と

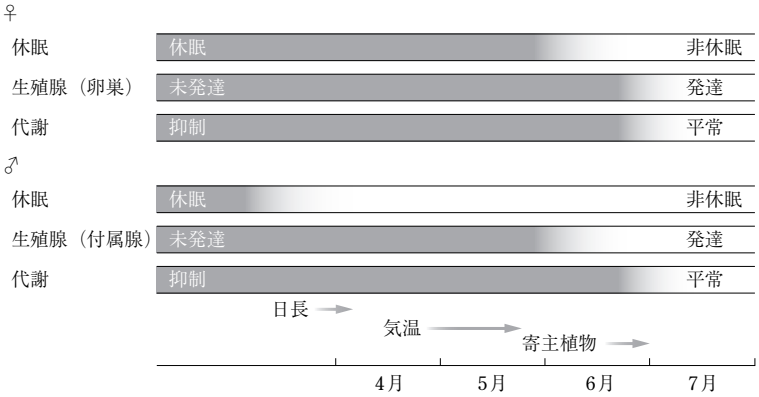

図-3　茨城県つくば市におけるクモヘリカメムシ越冬成虫の休眠，生殖腺発達，代謝に関する生理状態の切り替わり時期と，それらの切り替えを促進する環境要因の到来時期との関係（Tachibana, 2008 を改変）

することは雄の繁殖戦略上，理にかなっている。

代謝の抑制が解かれるタイミングは雌雄間で差がなく，餌の摂取後である。代謝はエネルギー消費と脱水に関係しており（Hahn and Denlinger, 2007），その調節は不適な環境下で生き存らえるために必須である。代謝調節における雌雄間の共通性は，生存戦略に雌雄差がないことを示しているのであろう。

お　わ　り　に

越冬後のクモヘリカメムシ成虫の発育開始時期を決めている要因は，雌では寄主植物の穂の出現，雄では気温の上昇である。しかしながら雄の代謝の抑制は餌の摂取によって解かれることから，雄成虫の越冬後の活動開始時期は，結果的に雌と同じく寄主植物の穂の出現によって決まっている。越冬後のクモヘリカメムシ成虫がホソハリカメムシよりも遅い時期に出現する理由は，発育の開始時期をイタリアンライグラスよりも生育に適し，かつ穂の出現時期が遅い（茨城県つくば市では例年 6 月下旬）寄主植物であるエノコログサの穂の出現に合わせた結果であると考えられる。この寄主植物の穂の出現に合わせた発育時期の調節は，単に有効積算温度の法則を適用するだけではクモヘリカメムシの正確な発生時期の予測ができないことを示している。

管理対象種の発育の調節にどのような環境要因がどう影響しているのか，そして生活環の中で有効積算温度の法則を適用できる期間はいつなのかを実験的に明らかにすることが，発生動態の予測精度の向上に不可欠である。

引　用　文　献

1）Hahn, D. A. and D. L. Denlinger（2007）: J. Insect Physiol. **53** : 760 ～ 773.
2）石崎摩美ら（2002）: 関東病虫研報 **49** : 95 ～ 96.
3）Ishizaki, M. et al.（2008）: Ann. Entomol. Soc. Am. **101** : 558 ～ 564.
4）Pener, M. P.（1992）: Chronobiol. Int. **9** : 102 ～ 113.
5）Tachibana, S.-I. and T. Watanabe（2007）: J. Insect Physiol. **53** : 1000 ～ 1007.
6）――――・――――（2008）: ibid. **54** : 445 ～ 453.
7）――――（2008）: Insect Physiology : New Research, Nova Science Publishers, New York, p. 211 ～ 229.
8）竹内博昭ら（2005）: 応動昆 **49** : 237 ～ 243.
9）Tauber et al.（1986）: Seasonal Adaptations of Insects, Oxford University Press, Oxford, 426 pp.
10）渡邊朋也・樋口博也（2006）: 植物防疫 **60** : 201 ～ 203.
11）Yamashita, K. et al.（2005）: Appl. Entomol. Zool. **40** : 621 ～ 624.