

斑点米カメムシの水田内侵入における 寄主植物香気の役割

東北大学大学院農学研究科 ^{ほり} 堀 ^{まさ} 雅 ^{とし} 敏

は じ め に

斑点米カメムシはイネの子実を吸汁することで斑点米を生じさせるカメムシ類の総称である。斑点米は等級検査時に着色粒として扱われ、混入率が0.1%を超えると2等に、0.3%を超えると3等に、0.7%を超えると等外にと、米の等級落ちの大きな原因になっている。東北地方における平成22年産米の斑点米カメムシによる落等率は5.5%であり、甚大な経済的被害を与えている（東北農政局食料部米検査結果より）。

斑点米カメムシはイネの出穂・開花を契機に周辺のイネ科雑草地や牧草地から水田内に侵入することが知られている（八谷, 1999；中田, 2000）。しかし、そのメカニズムは長い間、明らかにされていなかった。一方で、昆虫が寄主植物を探す際、植物の香気を手掛かりにしていることが、カメムシ類をはじめ多くの種で明らかにされている。そこで、斑点米カメムシも開花期イネの香気成分に誘引されて水田内に侵入するのではと考え、研究を行ってきた。なお、ここでの植物香気とは、植物から放出される揮発性物質群のことである。昆虫におけるフェロモンとは異なり、必ずしも種特異的な物質ではなく、多くの場合は複数の一般的物質の組成の違いにより香気は種特有のものとなる。

本稿では、斑点米カメムシの主要種であるアカヒゲホソミドリカスミカメ *Trigonotylus caelestialium* およびアカスジカスミカメ *Stenotus rubrovittatus* について、寄主植物のイネやイネ科雑草、水田雑草香気の誘引性が水田内侵入にどのように関与しているか、これまでに得られた知見（Niiyama et al., 2007；Hori, 2009；Fuji et al., 2010 a,b）を紹介する。

I イネ科雑草および水田雑草香気の誘引性

1 イネ科雑草香気のアカヒゲホソミドリカスミカメに対する誘引性

アカヒゲホソミドリカスミカメの越冬卵は秋にメヒシ

バやオヒシバ等のイネ科雑草上に産みつけられる。越冬卵からふ化した幼虫はスズメノカタビラなど近くにあるイネ科雑草に移動し、成長する（八谷, 1999；菊池・小林, 2004）。そこで、代表的な寄主のイネ科雑草であるスズメノカタビラ、スズメノテッポウ、メヒシバ、オヒシバ香気のアカヒゲホソミドリカスミカメに対する誘引性をオルファクトメーターを用いて調査した。オルファクトメーターはある香気に対する昆虫の行動反応をとらえるための装置である。供試虫に異なる二つの香気、AとBを与え、どちらか一方の匂いを選択させる。香気Aを選択した個体数と香気Bを選択した個体数を比較することで、AとBどちらの香気を好むか評価する。本研究の誘引性評価には、次式より導き出されるEPIを用いた。

$$EPI = (nt - nc) / (nt + nc)$$

nt：処理区選択虫数；nc：対照区選択虫数

EPIは-1～1の値をとり、EPI > 0であれば誘引を、EPI < 0であれば忌避を表す。EPIが1に近いほど強い誘引性があることを、-1に近いほど強い忌避性があることを意味する。

スズメノカタビラ香気に対しては雄と幼虫は強く誘引された（図-1）（Niiyama et al., 2007）。雌も統計的な有意差は得られなかったものの、誘引傾向を示した。成虫においては交尾経験の有無、交尾後の日数による誘引性の違いも比較したが、雄で未交尾個体のほうが既交尾個体よりも強く誘引される傾向が見られたものの、これらの生理状態の違いによる誘引性の大きな変化はなかった。幼虫がスズメノカタビラ香気に強く誘引されたことから、越冬卵からのふ化幼虫は寄主植物香気を利用して、近くにある適切な寄主を探索し、移動しているものと考えられる。

スズメノテッポウ、メヒシバ、オヒシバについては、穂と茎葉に分けて香気の誘引性を調査したところ、スズメノテッポウ、メヒシバの穂に強い誘引性が認められた（図-2）（Niiyama et al., 2007；Fuji et al., 2010 a）。スズメノカタビラ同様、雌よりも雄のほうが強く誘引される傾向が見られた。オヒシバでは穂の香気が雌に対して有意な誘引性を示した。統計的な有意差が得られなかった試験区でも、誘引傾向が認められたことから、これらのイ

The Role of Host-Plant Volatiles in Paddy Field Invasion of Rice-Ear Bugs. By Masatoshi Hori

（キーワード：斑点米カメムシ、イネ、香気、誘引、アカヒゲホソミドリカスミカメ、アカスジカスミカメ）

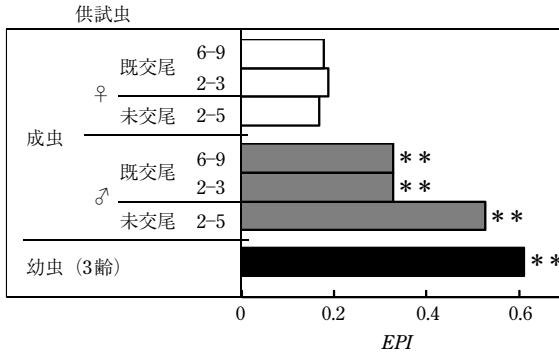


図-1 スズメノカタビラ香気に対するアカヒゲホソミドリカスミカメの反応

- 注1) 2-3, 2-5, 6-9はそれぞれ、羽化後2~3, 2~5, 6~9日目の個体。既交尾の雌では、羽化後2~3日目の個体は交尾後産卵前、6~9日目の個体は交尾後産卵経験のある個体が大部分を占める。
- 注2) スズメノカタビラは開花期の地上部全草を供試。
- 注3) EPIは本文参照。
- 注4) **はウィルコクソンの符号付き順位検定で $p < 0.01$ で有意差あり ($n = 16$, 1回の反復で10頭の供試虫を使用)。

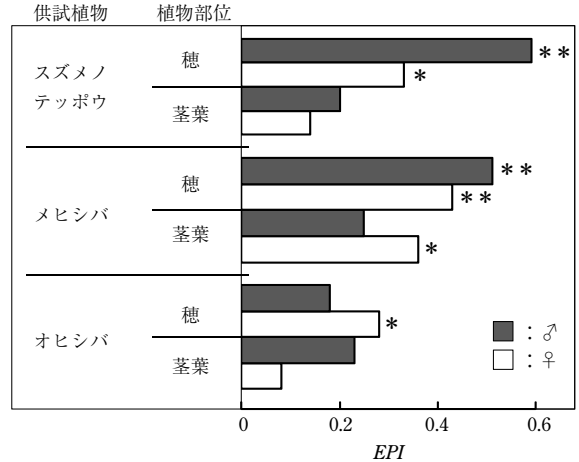


図-2 各種イネ科雑草香気に対するアカヒゲホソミドリカスミカメの反応

- 注1) EPIは本文参照。
- 注2) イネ科雑草は開花期のものを供試。
- 注3) **, *はウィルコクソンの符号付き順位検定で $p < 0.01$, 0.05 で有意差あり ($n = 12$, 1回の反復で10頭の供試虫を使用)。

ネ科寄主植物は、穂、茎葉ともにアカヒゲホソミドリカスミカメの雌雄両成虫を誘引するものと考えられる。ただし、茎葉よりも穂の香気のほうをより好むことを示している。

2 水田雑草イヌホタルイ香気のアカヒゲホソミドリカスミカメに対する誘引性

アカヒゲホソミドリカスミカメでは、水田にイヌホタルイが発生すると侵入時期が早まり、侵入量も増えることが知られている(加進ら, 2009)。そこで、この原因を解明するために、イヌホタルイ香気のアカヒゲホソミドリカスミカメに対する誘引性を調べたところ、イヌホタルイの開花期の小穂香気が雌雄両成虫を強く誘引することが明らかになった(図-3)(Hori, 2009)。イヌホタルイの稈香気に対する反応は雌雄で異なり、雌は誘引、忌避どちらの反応もしないが、雄は強く忌避することが示された。結果、イヌホタルイの地上部全草に対しては、雌は誘引され、雄はどちらの反応もしないことが明らかになった。また、出芽直前のイヌホタルイもアカヒゲホソミドリカスミカメに対して誘引性を示した。これらの結果から、イヌホタルイ発生水田でアカヒゲホソミドリカスミカメの侵入量が増えるのは、イヌホタルイの香気为本種に対して誘引性をもつことが一つの要因になっていると考えられる。また、侵入時期が早まるのはイヌホタルイの開花期がイネの開花期よりも早い

ため、イヌホタルイ香気に誘引されたアカヒゲホソミドリカスミカメがイネ開花前に侵入するためであると考えられる。

II イネの生育に伴うイネ香気の誘引性の変化

1 イネ香気のアカヒゲホソミドリカスミカメに対する誘引性

斑点米カメムシの水田への侵入はイネの出穂・開花を契機に起こり、開花期を過ぎると侵入量は減少する。カメムシの侵入がイネ香気誘引性によるものだとすれば、イネ香気誘引性はイネの生育に伴って変化し、開花期に強くなると考えられる。そこで、アカヒゲホソミドリカスミカメに対するイネ香気誘引性の変化をオルファクトメーターで調べた。その結果、イネ香気誘引性はイネの生育に伴い変化することが明らかになった(図-4)(Niiyama et al., 2007)。すなわち、4葉期、幼穂形成期、開花期、乳熟期、成熟期のうち、幼穂形成期と開花期のイネ香気のみが誘引性を示した。開花期については穂と茎葉とに分けて誘引性を調べ、穂が開花期イネの誘引部位であることも明らかになった。幼穂形成期のイネ地上部全草の香気は雌雄両成虫に対して統計的に有意な誘引性を示したが、開花期の穂は雌にのみ強い誘引性を示し、雄には有意な誘引性は示さなかった。ただし、雄も開花期穂の香気に誘引される傾向は認められた。

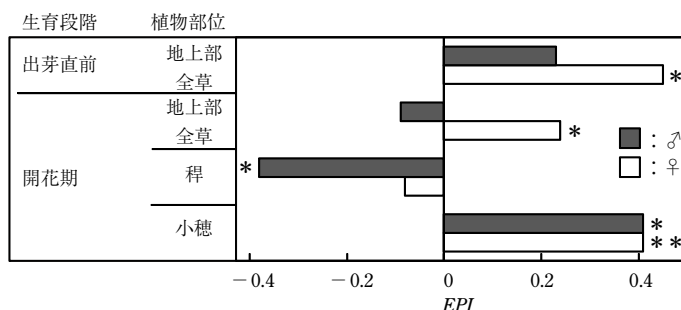


図-3 イヌホタルイ香気に対するアカスジカスミカメの反応

注1) EPIは本文参照。

注2) **, *はウィルコクソンの符号付き順位検定で $p < 0.01$, 0.05 で有意差あり ($n = 12$, 1回の反復で10頭の供試虫を使用)。

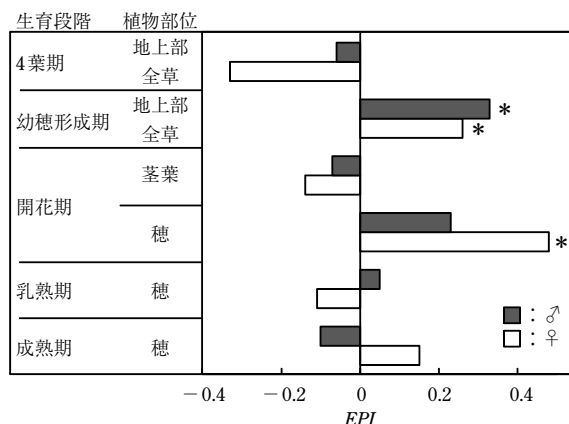


図-4 イネ香気に対するアカヒゲホソミドリカスミカメの反応

注1) EPIは本文参照。

注2) *はウィルコクソンの符号付き順位検定で $p < 0.05$ で有意差あり ($n = 12$, 1回の反復で10頭の供試虫を使用)。

2 アカヒゲホソミドリカスミカメのイネ香気とイネ科雑草香気に対する選好性の季節的变化

上記ではイネの香気のみを与えたときのカメムシの反応を見た。しかし、実際の野外では、カメムシはイネ科雑草の香気とイネの香気を選択できる状態にある。すなわち、ある時期のイネ香気は彼らに誘引性を示したとしても、周辺にあるイネ科雑草やイネ科牧草がより強い誘引性を有していれば、イネにはあまり誘引されないものと考えられる。そこでアカヒゲホソミドリカスミカメにイネとイネ科雑草の香気を選択させ、選好性がイネの生育に伴い変化するか調べた。その結果、カメムシの選好性はイネの生育に伴って変化し、幼穂形成期まではその

時期の主要なイネ科雑草であるスズメノカタビラやスズメノテッポウの香気を好むことが明らかとなった(図-5) (Fujii et al., 2010 a)。イネのみを与えたときには、幼穂形成期のイネ香気は誘引性を示したが、イネ科雑草との選択条件下ではイネ科雑草のほうが選択された。幼穂形成期のイネが誘引性をもつにもかかわらず、この時期にあまりカメムシが水田に侵入してこないのは、このことが原因であるのかもしれない。イネの穂が開花し始めると、イネ科雑草とイネとの間に選好性の違いは見られなくなり、開花中期になるとイネのほうをやや好むようになった。乳熟期以降はイネ科雑草とイネとの間に選好性の違いは再び見られなくなった。

以上の結果から、イネの出穂・開花を契機にアカヒゲホソミドリカスミカメが水田に侵入するのは、イネの生育に伴いイネ香気の誘引性が変化し、開花期の時期になるとイネ科雑草の香気よりもイネ香気のほうを好むようになるためと考えられる。開花期のイネ穂が誘引性をもつことから、イネの開花穂が本種に対する誘引物質を放出し、これにより周辺のイネ科雑草で繁殖したカメムシの一部が水田内に侵入してくるものと考えられる。

3 イネ香気のアカスジカスミカメに対する誘引性

アカスジカスミカメもアカヒゲホソミドリカスミカメ同様、イネの出穂・開花を契機に水田に侵入する。そこで本種についてもイネの生育に伴う誘引性の変化を調査したところ、やはり開花期のイネ穂香気に雌雄両成虫とも強く誘引された(図-6) (Hori, 2009)。しかし、アカヒゲホソミドリカスミカメとは異なり本種は成熟期のイネ穂香気にも誘引された。成熟期のイネ子実は水分含量が少なく硬くなるため、餌としては不適であることから、この時期に加害することはあまり考えられない(竹内ら, 2004)。ゆえにこの時期のイネ穂香気に本種が誘

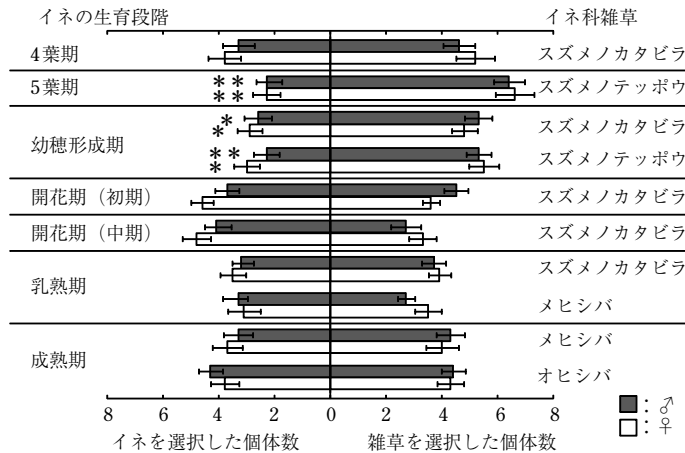


図-5 イネ香気とイネ科雑草香気に対するアカヒゲホソミドリカメの選好性の変化

- 注1) イネ科雑草は各イネの生育時期に優占的な種の開花期のものを供試。
- 注2) イネは4葉期～幼穂形成期では地上部全草を、開花期以降は穂を供試。イネ科雑草はスズメノカタビラでは地上部全草を、その他は穂を供試。ただし、イネ幼穂形成期のスズメノテッポウは地上部全草を供試。
- 注3) 横軸はそれぞれを選択した虫数の平均値。
- 注4) 開花初期は穂の半数の小穂が開花、開花中期はすべての小穂が開花している段階。
- 注5) **, *はウィルコクソンの符号付き順位検定で $p < 0.01$, 0.05 で有意差あり ($n = 12$, 1回の反復で10頭の供試虫を使用)。

イネ生育段階 植物部位

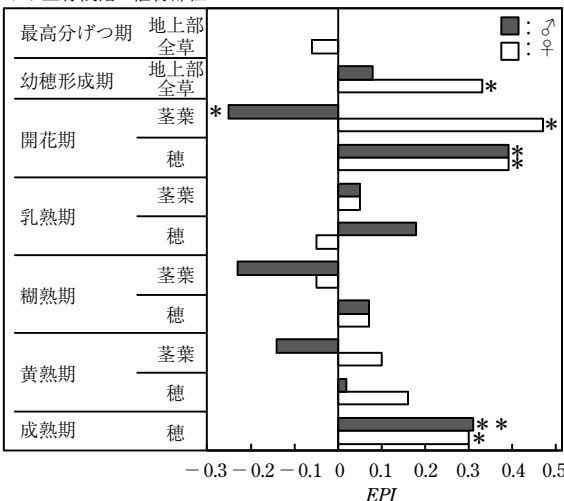


図-6 イネ香気に対するアカスジカメの反応

- 注1) EPIは本文参照。
- 注2) **, *はウィルコクソンの符号付き順位検定で $p < 0.01$, 0.05 で有意差あり ($n = 12$, 1回の反復で10頭の供試虫を使用)。

引される生物学的な意味は不明である。その他にも両種の間にはいくつかの違いが見られた。アカヒゲホソミドリカメは雌雄ともに幼穂形成期のイネ香気に誘引されたが、アカスジカメは雌のみが誘引された。また、アカスジカメでは開花期の茎葉に対する反応が雌雄で大きく異なり、雌は茎葉にも強く誘引されたが、雄は逆にこれを忌避した。イヌホタルイ香気に対する反応でも、アカスジカメの雄は稈の香気を強く忌避したが、雌は忌避しなかった。アカスジカメでは植物香気に対する反応で雌雄間に大きな違いが存在し、雄は雌よりも茎葉の香気（青臭い匂い）を嫌う傾向が強いのかもしれない。

III 生育に伴うイネ香気成分の変化

斑点米カメムシに対するイネ香気の誘引性がイネの生育に伴い変化することは明らかになったが、実際にイネの香気成分も変化しているのか、また、穂と茎葉で香気成分がどのように異なっているのか調査した。イネ香気成分の分析は固相マイクロ抽出（SPME）を用いて行った。分析の結果、イネの香気成分組成は生育に伴い大き

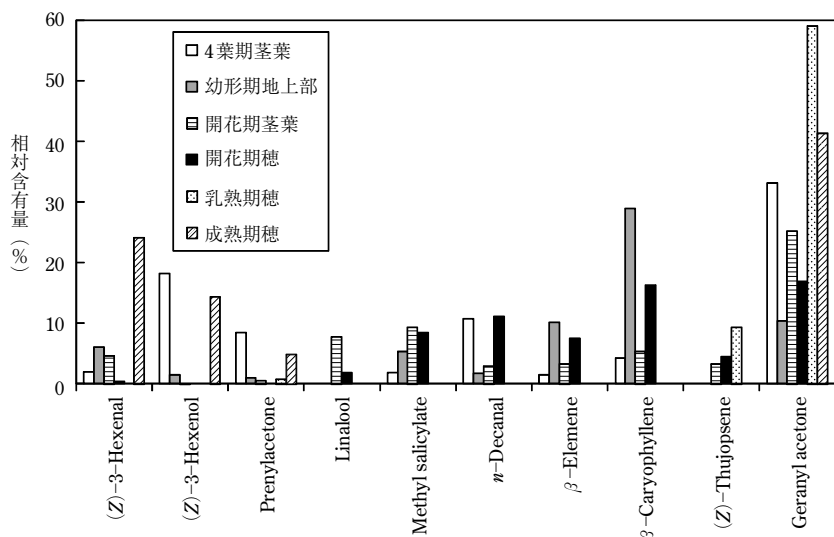


図-7 イネ主要香気成分の生育に伴う変化

注1) 香気成分は各植物サンプルのヘッドスペース成分を固相マイクロ抽出 (SPME: 100 μ m polydimethylsiloxane) で30分間抽出し、ガスクロマトグラフ質量分析計 (GC-MS) で分析。

注2) 相対含有量 (%) はGC-MSのトータルイオンクロマトグラムにおける各成分のピーク面積比の平均値 (3反復)。

く変化することが明らかになった (図-7) (FUJII et al., 2010 b)。幼穂形成期の地上部全草および開花期の穂の香気では、セスキテルペンの β -caryophyllene (図-8) や β -elemene の相対含有量がほかに比べて高くなっていた。4葉期茎葉ではこれらの成分の相対含有量は低く、乳熟期および黄熟期の穂においては全く検出されなかった。幼穂形成期茎葉や開花期穂で見られたカメムシに対する誘引性はこれらの物質の相対含有量が高くなったことが一因になっていると考えられる。成熟期の穂でもこれら2成分は検出されなかったが、乳熟期や黄熟期の穂ではあまり高くなかった (Z)-3-hexenal や (Z)-3-hexenol, prenylacetone といった成分の相対放出量が高くなっていたほか、香気物質の総放出量も増加していた。これらの成分の増加が成熟期穂香気のアカスジカシカメに対する誘引性の一因になっていると考えられる。

イヌホタルイの香気成分についても比較のため分析したところ、興味深いことに、開花期小穂の香気成分の主成分は β -caryophyllene で、その相対放出量は約40%にもなることが明らかとなった。この物質は出芽直前のイヌホタルイ地上部全草や開花期の穂からは検出されなかった。アカスジカシカメがイネ開花穂やイヌホタルイ開花小穂の香気に誘引される要因に、この物質が関与している可能性は高い。一方で、出芽直前のイヌホタル

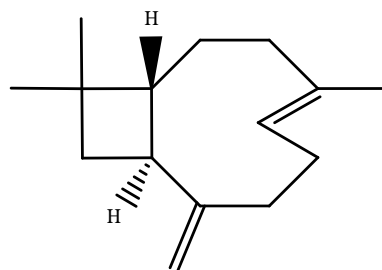


図-8 β -Caryophyllene の構造式

イ香気では (Z)-3-hexenol や (Z)-3-hexenyl acetate の相対放出量が多かった。イネ成熟期穂の香気でも (Z)-3-hexenol の相対放出量が高いことから、この物質がイネの成熟穂香気と出芽直前のイヌホタルイ香気の誘引性に関与しているのかもしれない。

IV β -Caryophyllene の誘引効果

幼穂形成期のイネや開花期のイネ穂で高い相対放出量を示した β -caryophyllene について、アカヒゲホソミドリカシカメに対する誘引効果をオルファクトメーターで調べた。 β -caryophyllene はいくつかの濃度段階を設け、ゴムキャップに処理して徐放させた。その結果、雄に関しては供試したいずれの濃度でも、誘引、忌避ともに認められなかったが、雌では濃度に依存した反応の変

化が見られた (図-9) (Fujii et al., 2010 b)。すなわち、10%という高濃度の β -caryophyllene に対して雌成虫は忌避反応を示したが、濃度が低くなるに従い忌避反応は弱まり、0.001%濃度では有意な誘引反応を示した。さらに濃度を低くすると、誘引、忌避反応とも見られなくなった。0.001%濃度で処理したゴムキャップからは、イネの開花穂とほぼ同程度の量の β -caryophyllene が放出していることが、分析の結果、明らかになった。このことは、イネの開花穂から放出される本物質の誘引性が、イネの出穂・開花を契機としたカメムシの水田内への侵入の一因になっていることを示している。

一方で、イネ開花穂で見られた雄への誘引傾向は、 β -caryophyllene では認められなかった。また、雌に対する誘引性も β -caryophyllene のほうが実際のイネ開花穂香気よりも劣っていた。 β -caryophyllene はイネに特有の物質ではなく、広く様々な植物香気に含まれていることが知られている。ゆえに β -caryophyllene だけではイネ開花穂の香気と認識することはできない。イネの香気成分は、いずれの生育段階、部位でも、特異的な物質を含んでおらず、一般的な物質で構成されていた。したがって、イネ開花穂の香気としてカメムシが認識するには、単独の物質の存在ではなく、複数の物質の組成比が重要になると考えられる。 β -caryophyllene はイネ開花穂の誘引性に大きな役割をしているものの、ほかの複数の物質との組成比が誘引性にはより重要に働いているものと考えられる。実際、 β -caryophyllenene のほかに複数の物質を加えたイネ開花穂合成香気を与えると、雌への誘引性だけでなく雄にも誘引傾向を示すという結果を得ている。

現在、アサスジカスミカメについてもイネ開花穂香気中の誘引物質について研究を進めているが、この種の場合は β -caryophyllene だけでは雌雄ともに有意な誘引性を示さないことが明らかになっている。しかし、この物質を含めた複数物質から成るイネ開花穂合成香気を与えると、雌はこれに強く誘引されることが示されている。アカヒゲホソミドリカスミカメとアサスジカスミカメでは誘引性を示す合成香気の組成に若干の違いが見られることから、 β -caryophyllene がイネ開花穂香気の認識に関与しているという点は両種で共通しているものの、両種の誘引因子には異なる点もあると考えられる。

おわりに

斑点米カメムシの水田への侵入要因は長い間、未解明であったが、イネ開花穂が放出する香気の誘引性が大きな要因の一つであることが一連の研究を通じて明らかに

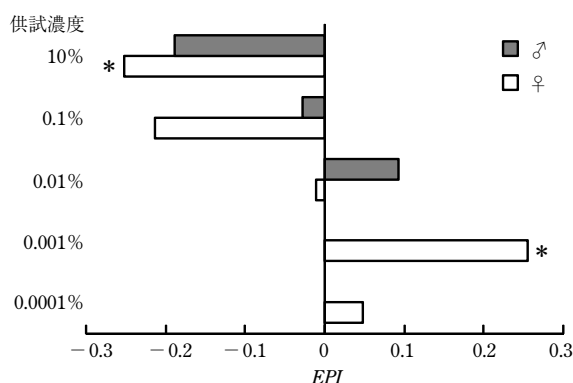


図-9 β -Caryophyllene に対するアカヒゲホソミドリカスミカメの反応

注1) β -caryophyllene はヘキサンで各濃度に希釈し、100 μ l をゴムキャップに含浸させて供試。

注2) EPI は本文参照。

注3) * はウィルコクソンの符号付き順位検定で $p < 0.05$ で有意差あり ($n = 12$, 1 回の反復で 10 頭の供試虫を使用)。

なってきた。この知見を効果的・効率的な防除技術の確立に活かしていけるよう、研究が続けているところである。現在、斑点米カメムシ類の発生予察は全国的に行われているが、捕虫網を用いたすくい取りによるモニタリングがいまだに主流である。この方法は労力を要するだけでなく、調査する人により精度にバラツキが生じる。アカヒゲホソミドリカスミカメではすでに性フェロモンを用いたトラップが市販され、一部で使用されているが、性フェロモンは雄が交尾相手を探すために利用する化学情報であるので、必ずしも水田に侵入しようとしている生理状態の個体をモニタリングしているわけではない。一方、イネ開花穂香気は水田への侵入要因となっている化学情報であるので、これをモニタリングトラップの誘引源として利用できれば、水田への侵入の可能性のある斑点米カメムシの数をあらかじめ推定するのに利用できるかもしれない。今後さらに研究を進めることで、野外でも実用的な誘引効果を示すイネ開花穂香気成分の組成を明らかにしていきたい。

引用文献

- 1) Fujii, T. et al. (2010 a) : Agric. Forest Entomol. 12 : 99 ~ 105.
- 2) ——— et al. (2010 b) : J. Chem. Ecol. 36 : 999 ~ 1005.
- 3) 八谷和彦 (1999) : 植物防疫 53 : 268 ~ 272.
- 4) Hori, M. (2009) : J. Appl. Entomol. 133 : 438 ~ 443.
- 5) 加進丈二ら (2009) : 応動昆 53 : 7 ~ 12.
- 6) 菊池淳志・小林徹也 (2004) : 北日本病虫研報 55 : 149 ~ 154.
- 7) 中田 健 (2000) : 植物防疫 54 : 316 ~ 321.
- 8) NiYAMA, T. et al. (2007) : J. Appl. Entomol. 131 : 513 ~ 517.
- 9) 竹内博昭ら (2004) : 応動昆 48 : 281 ~ 287.