

クサギカメムシに関する最近の話題

—越冬集団の形成を中心に—

(独)農研機構 果樹研究所 ^と ^{やま} ^{まさ} ^{とし}
外 山 晶 敏

はじめに

クサギカメムシ *Halyomorpha halys* (stål) は様々な植物を吸汁加害する飛来性の難防除害虫である。分布は日本全国におよぶが、特に山間部や冷涼な地域での発生が目立つ。寄主範囲は極めて広く、加害対象もリンゴなどの果樹から、豆、野菜まで多岐にわたる。吸汁により加害された果実は、落果したり大きな窪みを生じたりと、商品価値が大きく損なわれる。また、キリてんぐ巢病の病原体であるファイトプラズマを媒介する可能性が指摘されているほか (NAKAMURA, 1998), 越冬虫が家屋へ侵入するなど衛生害虫としての側面も持つ。

本種は様々な植物を季節ごとに移動しながら繁殖する。チャバネアオカメムシやツヤアオカメムシといった、ヒノキヤスギの人工林を主な増殖源とする他の果樹カメムシ類とは異なり、それら針葉樹球果に対する依存性はさほど強くない。果樹園・畑への飛来は蝕不足の時期に重なるが、園内で卵塊や幼虫を見かけることも多く、リンゴやナシ等栽培果実上でも繁殖や発育が可能らしい (FUNAYAMA, 2004)。

防除においては、生息地が広域にわたるため、供給源を絶つ根本的な個体群制御は事実上不可能で、果樹園・畑への飛来を認めてからの薬剤散布が基本となる。各種薬剤に対する抵抗性の報告はないが、発生および飛来量は年次変動が大きく、不規則にダラダラと続くため、環境負荷軽減やリサージェンス抑制の観点からも効率的な薬剤散布が課題となる。

本稿では、本種に関する最近の話題として、近年欧米で問題化しつつある侵入害虫としての側面を紹介するとともに、その特異な越冬生態について、筆者らが行った室内実験の結果などを交えつつ、行動学的な見地から考察する。

I BMSB ~ Invasive species

2010 年秋のこと、ニューヨークなど米国東部でクサ

Current Topics of the Brown Marmorated Stink Bug, *Halyomorpha halys* (Stål) (Heteroptera : Pentatomidae). By Masatoshi TOYAMA (キーワード: クサギカメムシ, 越冬, 集合, 果樹害虫, 衛生害虫, 侵入害虫)

ギカメムシ (BMSB : the brown marmorated stink bug) の大発生が大きな話題となった (e.g. <http://agsci.psu.edu/dean/blog/2010/on-the-trail-of-the-stink-bug>)。分布はもともと東アジアに限られていたが、船荷に紛れて侵入したらしい。1996 年のペンシルベニア州アレタウンを皮切りに (HOEBEKE and CARTER, 2003), 分布は急速に広がり、現在では 33 州で生息あるいはその可能性が報告されている。なかにはカリフォルニアなども名を連ねるなど、伝搬には車など交通機関の介在もあるらしく、背後に暗所などへの潜伏を好む習性の存在が指摘されている。

その発生密度は、チャバネアオカメムシの合成集合フェロモンを併置したピラミッド型トラップで日に数百匹を 1 機で集めるというから、我々の想像を遙かに超える。市街地にもかなりの飛来が見られるようで、今回の大発生では 1 軒に数千数万という越冬虫が押し寄せた地域もあるらしい。ネット上にも数多くの報告が流れており、箒やデッキブラシで掻き集めたり、ガスバーナーで焼いたりすると、被害の様子をうかがい知ることが出来る (e.g. <http://stopstinkbugs.com/>)。

すでにリンゴなど果樹を中心に農業被害も大きな問題となりつつあるようだが、有効な天敵もいない環境下で個体群密度は今後も高い水準で推移することが予想され、被害のさらなる拡大が懸念されている。USDA (米国農務省) は危急の策として未登録農薬 (ジノテフラン) の非常時使用許可の取得を急いでいる。

研究においても、侵入経路や大発生と分布域拡大の生態的背景の解明、フェロモンを利用したモニタリング手法の開発、天敵の導入 (例えば *Trissolcus* 属の卵寄生蜂) 等、急速な展開を見せており、大発生を支える寄主植物や天敵の個体群抑制効果の検証等、日本としても成果に注目していきたい。

なお、2007 年にはスイス・チューリッヒでも本種の生息が確認されている (WERMELINGER et al., 2008)。EPP0 (ヨーロッパ地中海地域植物防疫機関) による警告をはじめとし、ヨーロッパにおいても分布の拡大が懸念されつつあるようだ (http://www.eppo.org/QUARANTINE/Alert_List/insects/halyomorpha_halys.htm)。

II 越冬集団の形成

本種は越冬時にしばしば集中的な飛来を示し、家屋やビルに侵入した虫は大なり小なり密に接した集団で見つかることが多い。先の米国の飛来量であれば、数百あるいは数千レベルでの集団も散見されたことだろう。

飛来から集団形成に至る一連の流れについては、渡辺らの報告に詳しい(渡辺ら, 1994; 渡辺, 2001)。調査が実施された富山県では、9月下旬ごろから越冬地への飛来がはじまる。その後、11月初旬にピークに達し、同月下旬には終息にむかう。飛来した成虫はすぐに越冬する場所(以下、越冬場所)に移動するわけではなく、越冬場所での個体の増加には飛来消長から1~2週間ほどの遅れが見られる。

このように集団の形成は徐々に進む。また、着陸場所と潜伏場所(=越冬場所)は必ずしも一致しない(渡辺, 2001)。これらの事実は、背景に、集団の形成という単一の行動ではくれない多層の行動ステップの存在と、多様な要因の関与があることを想像させる。少なくとも行動メカニズムの解明にあたっては、空間スケールに照らして、「越冬地への飛来」と、「越冬地内での定着・集団形成まで」の過程を分けて考えるべきである。以下では、それぞれのステップについて、非常に限られたものではあるが現時点での知見を交えつつ、時に想像力を働かせながら考察を進めてみよう。

III 越冬地への飛来

1 飛来の始まり

休眠の誘導は成虫期に感受する日長(15~14L以下)によるとされ、早い所なら7月下旬以降、遅い所でも8月下旬以降には生殖休眠状態に入る(=越冬虫)。これら繁殖活動を止めた成虫は徐々に脂肪を蓄積し、越冬の準備に入る。

越冬行動の誘起メカニズムはよくわかっていないが、気温と飛来量との関係について、渡辺ら(1994)は「飛来の始まりは最低気温が15℃以下になった後、最多飛来は最低気温が10℃以下になった後の、いずれもよく晴れた日」と考察している。また、飛来が2か月近く、ピークも3週間余りにわたっていることから、越冬地探索の誘起には、気温の低下といった外的要因に加え、脂肪体の発達など内的要因も関与していると推察される。

2 飛来から着地~越冬地の認識

最も重要な情報は視覚による。例えば、越冬虫の飛来は日当たりのよい場所に多く、林の中や大木による包圍等日陰の環境では少ない。

残念ながら、こうした越冬地の認識に関して本種には実証研究の例をみないが、同じく人工構造物に越冬集団を作るテントウムシ類での研究は類似の現象を扱った事例として参考になる。特に、NALEPA et al. (2005)は越冬期のナミテントウについて、「白い色など、強く光を反射する対象に誘引されやすい」とする通説(e.g. KOCH, 2003)に反し、「白より黒いターゲットに多く誘引される」との結果を野外実験において示した。彼女らは考察のなかで、ターゲットの背景色の違いに注目し、ターゲットの色そのものよりも背景との相対的關係、つまりコントラストやシルエットが情報として重要であると主張している。

コントラストやシルエットを頼りに、距離とともに全体像から徐々に的を絞っていく—こうした資源の認識パターンは、もともと、植食性昆虫と寄主植物や、ポリネーターと花でモデル化されたものだが、視覚による認識が昆虫類に共通した神経機構に基づくと考えられるならば、越冬地の認識への拡張も自然な展開だろう。

テントウムシ類やクサギカメムシの本来の越冬場所は、樹皮下や木や石の割れ目等である。人工構造物への飛来も、こうした自然の越冬環境に対する認識パターンの、少なくとも延長線上にあるはずだ。また、建物の色や材質は必ずしも飛来数に影響しないらしい。反射光や色に対する単純な反応だけでは、自然構造物を含めた幅広い越冬地の識別の実際を十分に説明しきれない。家などの人工構造物に虫たちが寄せられるのは、彼らが越冬地として大きな対象を好む本質的な習性を有するのに対し、それらが自然環境との色の対比から、際立って大きく明確なシルエットを持つからなのかもしれない。

一方、カメムシということもあり、フェロモンなど誘引物質の介在を想像する向きもあるだろう。しかしながら、昆虫類全体を見回しても、越冬や休眠時に働くフェロモンの存在は未だ例をみない。また、誘引する側に立てば、化学物質の合成にはそれなりのコストが予想されるのに対し、越冬期に見合うだけの利益を想像することは難しい。テントウムシ類では前年の死亡虫や排泄物が誘引源になるという報告もあるように(MAJERUS, 1997)、個々は薄くとも集積的に作用することも可能性としては考えられる。しかし、それらについても、遠隔から個体を惹きつける強い誘引源として機能を想定することは、やはり難しい。マストラップへの利用など、応用的には大いに期待したいところだが、総合的に見て、越冬地への飛来に誘引物質が介在している可能性は低いのではないのか。

IV 着陸から集団形成まで

1 潜伏行動

飛来した個体の次の行動ステップは、越冬に適した環境つまり越冬場所を探索することである。彼らは、物と物の間のような狭くて暗い場所に好んで潜り込む。我々の室内実験でも、本種が暗所に対して強い選好性を有することが示された (TOYAMA et al., 2011)。

実験には暗室と明室を設置した透明な箱 (175 × 80 × 25 mm) を用い、弱照明条件の下、14℃, 18℃, 24℃の各温度条件で、放した成虫の一定時間後の位置を記録した。表-1は、生殖休眠虫について、その定位場所を暗所 (暗室) と明所 (明室+その他) に分けて整理したものである。比較は、成虫が容器内にお互いに干渉することなく無作為に位置するとの帰無仮定の下、暗所と明所が容器内に占める面積比をもとに算出した期待頻度との間で行っている。結果を見ると、実験容器内に占める暗所の面積は明所の1/6に過ぎないが、定位はかなり暗所に偏って見られた。反応は予想以上に早く、実験開始後30分の時点で、既に多くの個体が暗室へと移動している。また、温度は活動性に影響し、18℃や24℃下では5時間後でも動き回っている個体が見られた。結果、暗所への定位数は減少したが、暗所に対する選好傾向自体に変化は見られなかった。

この実験における暗室は、中は暗いが間口も室内も狭小と言えるほど狭くはない。このことは、彼らが「暗さ」を認識し潜り込んでいることを示唆する。越冬地への飛来の節でもふれたように、明るい背景に浮かぶ黒いシルエットが、ここでも彼らを惹きつけているのかもしれない。実際においても暗い場所は閉鎖的で環境も安定していることが多く、暗さや黒さを入口にすることは、場当

たりのな越冬適地の探索において、合理的で効率的なはずだ。家屋などへの侵入も、侵入すること自体に目的があるのではなく、より暗い場所として隙間に潜り込んだ結果 (そうした場所は窓枠や戸の隙間であることも多い)、たまたま中に通じてしまうだけなのではないか。

2 定着から集団の形成へ

定着を促す刺激の一つは潜伏行動の延長にある。上の実験において、暗室への定位数は時間とともに増加した。このことから、一度暗室に入った個体は定着して外に出ないこと、つまり暗い場所に対する定着性があることがわかる。また、個体を容器に放すとコーナーや構造物の間等の狭小な空間で落ち着くことが多いが、触角を切除すると容器内に一様に位置することから、接触刺激も定着に影響していると推察される。さらに、越冬時の生存率を左右するような温度や湿度等の微気象要因に対しても選好的性質があるかもしれない。

物理的な刺激とともに、生物学的な刺激も定着を強く促す。筆者らが行ったシンプルな実験は、本種には強い集合習性があることを示している (TOYAMA et al, 2006)。

実験は、横290×幅215×高55mm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10匹の成虫を放して行われた。個体同士が接触していることを目安に記録した一定時間後の最大集団サイズの平均は約7匹で、著しい集中が見られた。実際の様子は図-2に示したが、接するというよりも密着して固まっており、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下の暗闇でも同様に起こる。一方、触覚を切除すると集合は完全に妨げられてしまう。1齢幼虫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が高い。ただし、作用が及ぶ範囲は非常に

表-1 各種温度条件下における休眠成虫の定位場所

	供試虫数 ^{a)}	経過時間 ^{b)}	暗所定位数 ^{c)}	明所定位数 ^{c)}	χ^2 検定 ^{d)}
14℃	30	0.5	17	13	**
		5	23	7	**
18℃	30	0.5	14	16	**
		5	17	13	**
24℃	30	0.5	12	18	**
		5	16	14	**
期待値 ^{e)}	30	—	5	25	

a) 雌雄各15匹：12L12D条件下で飼育した生殖休眠成虫。

b) 実験開始からの経過時間 (単位：時間)。

c) 暗所は暗室内のみ、明所はその他すべての場所。

d) ** $p < 0.01$; 期待値と観察値の χ^2 検定による比較。

e) 容器内面積比 (1:6) によって算出した定位数の期待値 (供試虫が容器内にランダムに定位すると仮定)。

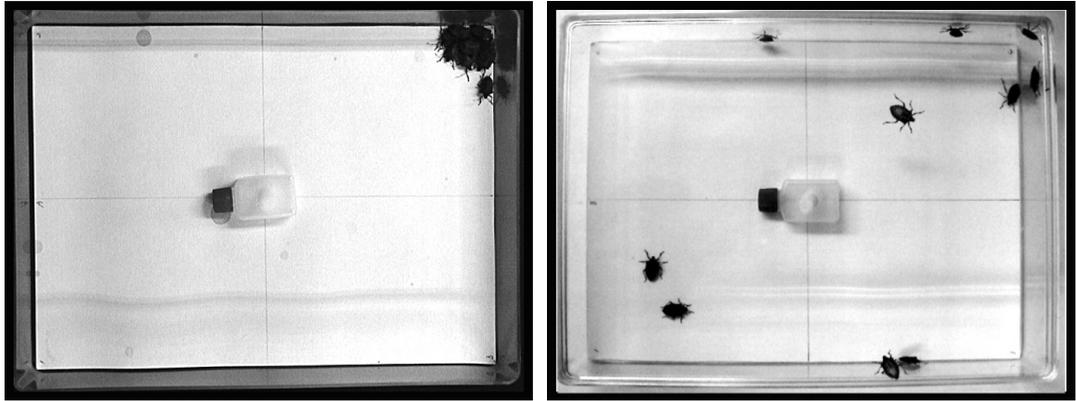


図-1 クサギカメムシ休眠成虫の集合の様子と触角切除の影響
左：正常個体，右：触角切除個体。

限られているだろう。恐らく、それは接触あるいは非常に近い距離のうちであり、誘引的な働きはないものと思われる。

「集合」は「集中」の結果だろう。越冬場所の探索は個々で独立に行われ、それもかなり場当たりに進むはずだ。にもかかわらず「集中」が生じるのは、先にも述べた暗所への選好的定位など、種の特性としての定着や越冬環境に対する強い嗜好性によるのだろう。すでに集中的飛来により高い密度が生じている越冬地において、越冬に適した限られた場所には、自然と個体が集まり、結果的に集団が形成されるのではないか。

3 生理状態と温度の関与

実は、集合性も暗所に対する嗜好性も、越冬虫（生殖休眠虫）に限った習性ではない。繁殖期の成虫（非休眠虫）も、暗所への定着を好み、同じように集合することが実験的に示されている。このことは、越冬集団の形成と維持が、休眠という状態そのものに依存したのではなく、越冬期という場（ば）との関係のなかで成立するものであることを示唆している。つまり、越冬期における、飛来から定着までという集中に向けた不可逆的な流れが、越冬集団形成の必要条件となっている。

その背景には、「活動の抑制」という点において、栄養状態と気温が深くかわる。まず、栄養状態は行動の選択に決定的な影響を及ぼす。越冬虫の発達した脂肪体は採餌欲求を低下させ、潜伏や集合行動を結果的に促進する。逆に、消耗による栄養状態の悪化は集団や越冬場所からの離脱を積極的に勧める。

一方、温度は活動性を通じて緩やかに影響する。温度の上昇は行動を多様化し、低下は沈静化を促す。上記実験では、暗所への潜伏や集合の傾向は設定温度により変わることはなかったが、同時に、高い温度では静止して

いる個体が減り、暗所への定位数や集団サイズが減少する傾向が見られた。このことは、温度はこれら集団形成にかかわる習性を直接に左右することはないが、活動性への影響を介して、定着性さらには集団の形成や維持に間接的に関与する可能性を示す。大人しくなければ集団は作れないのだ。

V 今後の展望

「どのような場所が」「どのようにして」「なぜ越冬場所として」選ばれるのか。

越冬地探索のレベルでは、まず視覚情報に基づく探索機構について、仮説の実験的な検証が必要だ。また、視覚情報が重要な役割を果たしているとしても、「何故そこに集まるのか」、「視覚だけで集中的飛来のすべてが説明可能なのか」という疑問は依然残る。この点に関しては、移動に風を利用する、川沿いに谷を移動する等、カメムシの通り路が存在するという説もあるが、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を明らかにすることが必須だろう。そのうえで、いかなる情報がある場所を他の場所から差別化し個性化しているのか、マクロな視点からの相対的な環境評価が必要だと思われる。そのためには、リモートセンシングやGISの利用等も有効な手法となるだろう。

定着と集団の形成については、栄養状態（脂肪体の発達）や温度と行動の関係、時間帯や季節に伴う行動の変化、集合や解散の過程、集団の意義等の解明が残る。筆者らは、上述の室内実験の結果を踏まえ、実験室レベルで集団を観察する方法を確立している（図-2）。課題の解明に向けては、こうした手法を用いた実験的アプローチと野外観察の相互補完的な研究の展開が有効だろう。



図-2 人為的に誘導したクサギカメムシ休眠成虫の集団

また、より基礎的な見地からは、集合の意義や、越冬場所の決定に関与しているであろう微気象要因についても解明が待たれる。さらに、本来の越冬地や越冬場所についても再度検証が必要だろう。人工構造物の利用は、そもそもが、それらの代替として考えられ、両者の比較は現状の理解と技術的応用のいずれにおいても、有用な情報を与えてくれるに違いない。

おわりに

越冬期における集団形成は、本種の個体群を管理しう

る唯一ともいえる機会である。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、現象解明に向けて一つ一つ仮説を検証していく努力が、結果的には近道となるだろう。日本のみならず、侵入先の米国においても社会的要望は日増しに大きくなっている。今後の研究の発展に期待したい。

引用文献

- 1) FUNAYAMA, K. (2004) : Appl. Entomol. Zool. 39 : 617 ~ 623.
- 2) HOEBEKE, E. R. and M. E. CARTER (2003) : Proc. Entomol. Soc. Wash. 105 : 225 ~ 237.
- 3) ISHIWATARI, T. (1976) : Appl. Entomol. Zool. 11 : 38 ~ 44.
- 4) KOCH, R. L. (2003) : J. Ins. Sci. 3 : 1 ~ 16.
- 5) MAJERUS, M. E. N. (1997) : The Entomologist 116 : 212 ~ 217.
- 6) NAKAMURA, H. et al. (1998) : J. For. Res. 3 : 39 ~ 42.
- 7) NALEPA, C. A. et al. (2005) : Environ. Entomol. 34 : 425 ~ 431.
- 8) TOYAMA, M. et al. (2006) : Appl. Entomol. Zool. 41 : 309 ~ 315.
- 9) ——— et al. (2011) : ibid. 46 : 37 ~ 40.
- 10) 渡辺 護ら (1994) : 衛生動物 45 : 25 ~ 31.
- 11) 渡辺 護 (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) WERMELINGER, B. et al. (2008) : Bull. Entomol. Suisse 81 : 1 ~ 8.

登録が失効した農薬 (23.7.1 ~ 7.31)

掲載は、種類名、登録番号：商品名（製造者又は輸入者）登録失効年月日。

「殺虫剤」

- CYAP 乳剤
7677 : 三共サイアノックス乳剤 (三井化学アグロ) 11/07/19
7680 : ヤシマサイアノックス乳剤 (協友アグリ) 11/07/19
- DDVP くん煙剤
15780 : サンスモーグ VP (三光化学工業) 11/07/11
- マラソン・NAC 水和剤
16839 : リンナックル水和剤 (協友アグリ) 11/07/07
- ペルメトリン乳剤
22189 : 北海三共アディオン乳剤 (ホクサン) 11/07/09

「殺虫殺菌剤」

- シラフルオフェン・トリシクラゾール・フェリムゾン粉剤
22190 : プラステクトジョーカー粉剤 DL (住友化学) 11/07/09
- クロチアニジン・トリシクラゾール・フェリムゾン粉剤
22191 : プラステクトダントツ H 粉剤 DL (住友化学) 11/07/09
- エトフェンプロックス・トリシクラゾール・フェリムゾン粉剤
22194 : プラステクトトレボン粉剤 DL (住友化学) 11/07/09

「殺菌剤」

- イプロジオン・銅水和剤
15808 : ヤシマダイセド水和剤 (協友アグリ) 11/07/24
15809 : ダイセド水和剤 (バイエルクロップサイエンス) 11/07/24

07/24

- イミノクタジン酢酸塩・フサライド粉剤
16845 : 三共ラブサイドベフラン粉剤 25DL (三井化学アグロ) 11/07/27
- シュードモナス フルオレッセンス剤
20862 : セル苗元気 (アリスタ ライフサイエンス) 11/07/30
- トリシクラゾール・フェリムゾン水和剤
22192 : プラステクト水和剤 (住友化学) 11/07/09
- 銅水和剤
22216 : 三共コサイド DF (三井化学アグロ) 11/07/23

「除草剤」

- リムスルフロン水和剤
19301 : ハーレイ DF (丸和バイオケミカル) 11/07/30
- オキサジアルギル粒剤
22201 : 日産キルクサ 1 キロ粒剤 (日産化学工業) 11/07/23
22202 : 協友キルクサ 1 キロ粒剤 (協友アグリ) 11/07/23
- オキサジアルギル・プロモブチド・ベンゾフェナップ粒剤
22205 : パパール 1 キロ粒剤 (協友アグリ) 11/07/23
- オキサジアルギル・ピラゾレート粒剤
22207 : ショキボンジャンボ (三井化学アグロ) 11/07/23

「展着剤」

- 展着剤
13981 : アロン A (東亜合成) 11/07/14