

ミニ特集：昆虫の音響交信とその利用

イモゾウムシの発音変異と防除に向けた展望

琉球大学農学部 立 田 晴 記

はじめに

西インド諸島が原産とされるイモゾウムシ *Euscepes postfasciatus* FAIRMAIRE はサツマイモを加害することで知られ、中南米諸国や日本の南西諸島に侵入・定着している (RAMAN and ALLEYNE, 1991)。南西諸島では 1947 年に沖縄本島・勝連半島で定着が確認されて以来、およそ 50 年で奄美諸島まで分布が広がった (宮路・田中, 1998)。沖縄県では 1994 年より、放射線を照射して不妊化したオスを野外に散布する「不妊虫放飼法 (SIT: Sterile Insect Technique)」による本種の根絶事業を行っているが、期待される成果が挙がっているとは言いがたい。これには SIT に適さない本種の特長 (世代時間が長い、分散能力が低い、大量飼育が難しい) が大きく影響していると考えられる (SATO et al., 2010)。また本種の性フェロモン剤ははまだ完成しておらず、他の害虫で実施されているような誘引駆除が行えないのが現状である。地球温暖化により本種のような熱帯原産の病害虫が北方へ分布を拡大しつつある現状を考えると、環境負荷が低く、どの地域でも可能な新たな防除手法の確立が急務であると言える。

害虫とされる昆虫で、発音や振動を個体間コミュニケーションの手段として利用するものは少なくない。例えばウンカ類、コナジラミ類では、寄主植物に振動信号を与えて個体間コミュニケーションを行っていることが判明している (ICHIKAWA et al., 1975; KANMIYA and SONOBE, 2002)。イモゾウムシでも同様に、寄主植物のサツマイモを介した音響コミュニケーションが行われているか定かではないが、これまでの研究から、すべての個体が発する「ストレス音 (disturbance song)」と、オスのみ発する「求愛音 (courtship song)」の存在が明らかになっている (YASUDA and TOKUZATO, 1999)。本種と系統的に近縁なグループでは、音信号に種で固有の特徴が存在しており (RIEDE and STÜBEN, 2000)、また他の甲虫類では、

このような音は他者への攻撃行動の一環として、またメスに交尾を促す求愛にも用いられることから (BREIDBACH, 1986)、本種の発音もこうしたコミュニケーションの手段として用いられていると考えられる。もし他の鳴く虫のように、発音が繁殖成功を上げる要となる形質であるなら、音のかく乱を利用して繁殖を妨害することなども可能かもしれない。道程は険しいが、こうした応用面へ淡い期待を持ちながら、まずは本種の発音特性を知ることから開始した。また各島嶼に分布するイモゾウムシの侵入起源は不明であるが、侵入時期が異なっていることから、島嶼個体群間でも発音に何らかの変異が見られる可能性がある。ここでは、これまでに明らかになったイモゾウムシの発音特性とその変異について概説する。なおここで報告する発音は、イモゾウムシをつつくなどして外部刺激を与えたときに発する「ストレス音」を指す。また本研究は、住友財団環境研究助成「侵入害虫イモゾウムシの発音メカニズムとその機能：防除技術の確立に向けた基礎研究」の一環として実施されたものである。

I イモゾウムシの発音器官

本種が含まれるゾウムシ科クチカクシゾウムシ亜科 (Curculionidae, Cryptorhynchinae) には、成虫が発音する種が存在する。これらのゾウムシでは、鞘翅裏面に鑷状器を持ち、腹板をこの部位に擦り合わせることで発音している (RIEDE and STÜBEN, 2000)。イモゾウムシを手にとって優しく触ってやると、ジジジ…という小さなストレス音を聴くことができる。実際にイモゾウムシの鞘翅を走査型電子顕微鏡で観察してみると、腹板末端が当たる部位に鑷状器の溝状構造が観察できる (図-1)。この溝に当たる“摩擦片 (pectrum)”の役目を果たす器官として、RIEDE and STÜBEN (2000) は第 8 腹板の角質化したトゲを挙げているが、イモゾウムシではそれに該当する器官は見当たらない (立田ら, 未発表)。また安田・宮良 (1992) によれば、腹板に生える剛毛を候補として挙げているが、鞘翅の裏面と対合している腹板上面は鞘翅に直接触れていないことから、摩擦片はほかに存在していると思われる。

Variation in Disturbance Songs in the West Indian Sweet Potato Weevil *Euscepes postfasciatus* and a Future Perspective of its Control.
By Haruki TATSUTA

(キーワード：イモゾウムシ, エキーム, ストレス音, 求愛音, 変異)

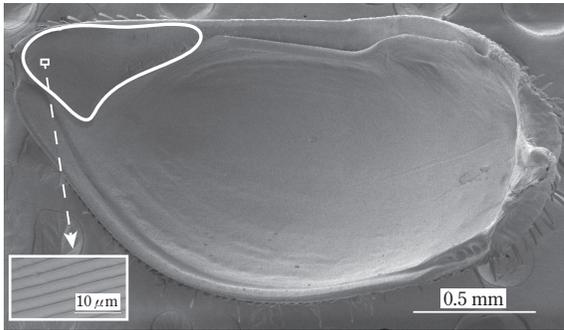


図-1 イモゾウムシ鞘翅裏面の電子顕微鏡写真
白線で囲まれた部分に溝状構造が認められる。左下は溝を拡大した電子顕微鏡写真。

II イモゾウムシの発音特性と地域変異

1 周波数特性

イモゾウムシのストレス音は接触などの外部刺激により容易に発せられることから、あらかじめ容器内で固定した虫体をピンセットで刺激することで強制的に発音させることで、ストレス音の周波数特性を詳細に調べた。音声信号はコンデンサーマイクロフォンとメジャーリングアンプ (Brüel & Kjaer, 2610, 4939) との組合せによりパソコンに接続したハードディスク上に記録し、音声解析ソフトウェア Avisoft-SASLab Pro (Avisoft Bioacoustics, Germany) を用いて波形解析を行った。

図-2に示されるように記録された信号のうち、エキームに相当する部位を切り出し、まずは振幅を75%に基準化して音量を統一した。次にバックグラウンドノイズを消去するためにフィルターをかけ、1 kHz以下の周波数をカットした。こうして残った情報に対してスペクトル解析を行い、ピーク周波数を算出した。また YASUDA and TOKUZATO (1999) の平均ピーク周波数とその標準誤差を参考にして、平均周波数の推定幅をほぼカバーすると考えられる 8 kHz以下のパワーの割合を個体ごとに求めた。ここでは雌雄を区別せず、三つの地域 (徳之島、久米島、与那国島) の音を比較した。

図-2から、一つのエキームの持続時間はおおよそ0.2秒弱と大変短いことがわかる。また一つのエキームは多数のインパルスで構成されており、腹部を鞘翅裏面に1回擦り合わせて生じる音の一つのエキームに相当していると思われる。まずピーク周波数については、与那国島で平均 10.38 kHzと最も高く、久米島と徳之島では7.84~7.85 kHzとほぼ同じレベルであった。次に音に含まれている 8 kHz以下のパワーの割合については、与那国

島で 14.19%と最も少なく、久米島と徳之島では 19~22%とやや高かった (図-3)。これらをまとめると、与那国島のイモゾウムシは久米島、徳之島と比べると、高めの周波数で発音していることがわかった。

2 体サイズと音の関係

先述の通り、イモゾウムシは鞘翅裏面と摩擦片を擦り合わせることで発音していると考えられる。昆虫の体の各パーツは、体サイズの大きな個体ほど、それらのパーツも比例して肥大する傾向が見られる。発音器官の大きさも体サイズの成長と連関して肥大する傾向があるなら、体の大きい個体は小さな個体と比べ、長い音を出している可能性がある。するとエキーム長の比較を地域個体群間で行う際、体の大きな個体が多い系統のエキームは、体の小さい個体が多い系統と比べると長くなるだろう。体の大小は幼虫期に摂取する栄養量に大きく左右されやすく、エキーム長を比較する際に、摂取した栄養量の影響と、地域集団の (遺伝的) 固有性の違いを混同して評価することになりかねない。そこで、発音を記録した個体を撮影し、前胸背板の幅を画像解析ソフトウェア ImageJ (<http://rsbweb.nih.gov/ij/>) で計測、記録した。次に各個体について、ピンセットで体を突いた直後から発せられる、1番目から3番目までのそれぞれのエキーム長、および1番目と2番目、2番目と3番目のエキーム同士の間隔を計測した。これらの計測は先述の Avisoft-SASLab Pro を用いて行った。

まず前胸背板幅を雌雄で比較したところ、メスがオスと比べ、有意に大きかった (t 検定, $p < 0.001$)。また幅のバラツキに雌雄差はなかった (レーベン検定, $p > 0.5$)。次に前胸背板幅と三つのエキーム長をそれぞれプロットし、前胸背板幅に対するエキーム長を予測する1次回帰式を最小自乗法により雌雄別に求めた。刺激を開始して最初に発せられたエキーム長と前胸背板幅との関係を図-4に示す。ここから雌雄ともに、前胸背板幅が大きいほど、長いエキームを発する傾向があることが見て取れる。大変興味深いことに、回帰直線の傾きは雌雄間でほぼ同じであった (一般線型モデル, $p > 0.9$)。ここには示さないが、2番目、3番目のエキームでも全く同じ傾向が見られた。一方で、エキーム同士の間隔は前胸背板幅と有意な相関関係が見られなかった。これらから予測できることは、体サイズが大きい個体は長いエキームを発する傾向があり、その理由として、体の大きな個体は小さい個体と比べ、発音器官の面積も大きいためではないかと考えられる。エキームの間隔が体サイズと相関していなかったことから、腹板を鞘翅にこすりつけるリズムは体の大きさに依らず、ほぼ一定であると考えら

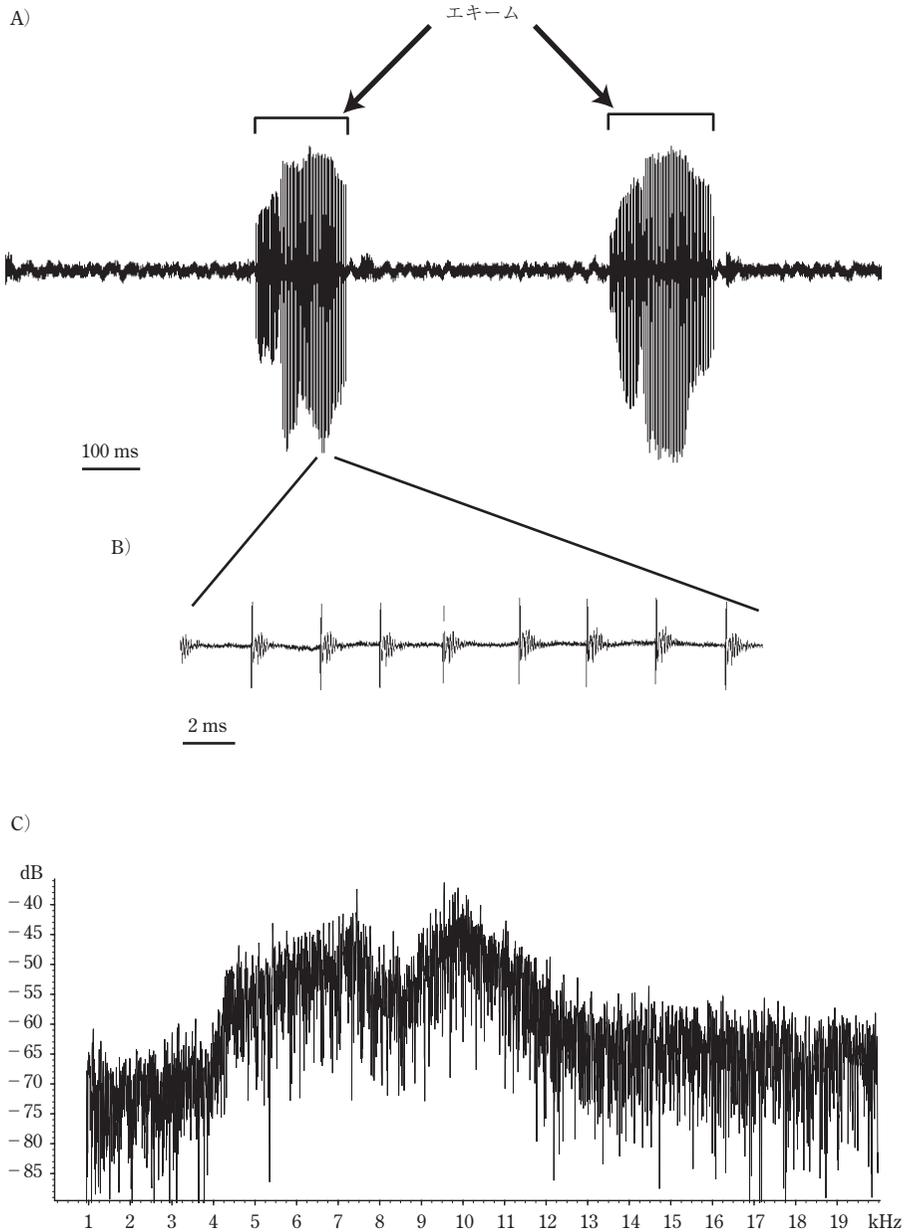


図-2 ストレス音の波形図とパワースペクトル

A) ストレス音の波形図. 一つのエキームが1回の腹部擦り合わせで生じる音に相当すると考えられる. B) エキーム部分を拡大した波形図. C) ストレス音のパワースペクトル (Window=Hann).

れる。

3 発音の地域間変異

前胸背板幅とエキーム長に有意な相関関係が見いだされたことから、回帰直線を利用してエキーム長に含まれるサイズの影響を取り除いた。先に求めておいた1次回

帰式を用いて、各個体の前胸背板幅スコアから予測されるエキーム長を回帰式から求め、そこからエキーム長の実測値との偏差を計算した。こうすることで、エキーム長から体サイズの効果を差し引くことができる。三つのエキーム長についてこれらの処理を行い、地域系統間で

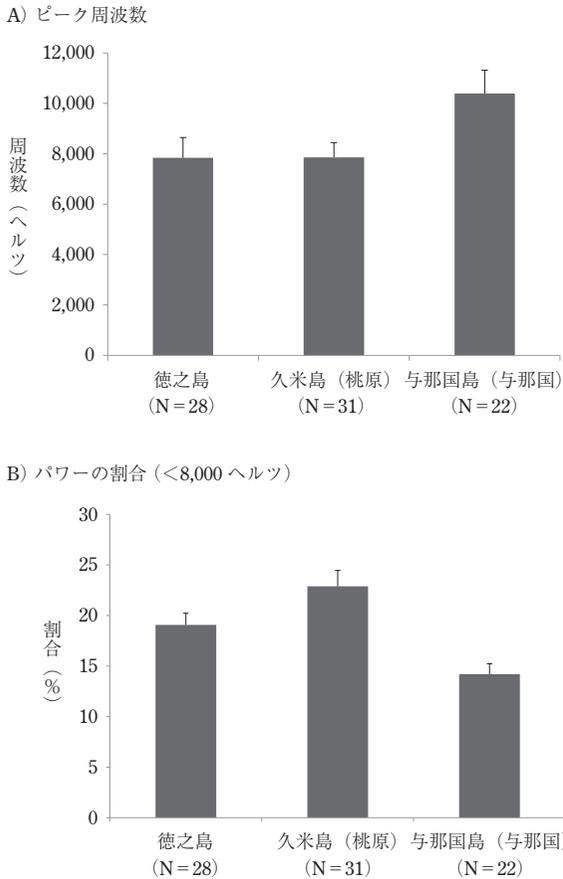


図-3 ストレス音の地域間変異

A) ストレス音の平均ピーク周波数. B) 8,000 ヘルツ以下のパワーの割合
バーのヒゲは標準誤差を示す。

残差スコアを比較した。

1 番目のエキーム長に関する結果を図-5 に示す。ここでは室内で長期累代飼育された読谷村系統を含む、計 8 系統を雌雄別に比較した。ここで興味深いのは、久米島、与那国島内の異なる系統間で有意な差が見いだされたこと、また各系統の平均値の変化パターンが雌雄間で酷似していることである。これらの傾向は他のエキームにも同様に当てはまった。

まず、同じ島の系統であるにもかかわらず、エキーム長が大きく異なっていたことについては、比較的地理的に近接している野生集団であっても、個体の移動による遺伝子流動が極めてまれであることを示唆している。イモゾウムシの鞘翅を取り除くと、そこには飛翔が、立派な後翅が格納されている。それにもかかわらず、本種は飛翔することができず、移動距離は自ずと制限される。

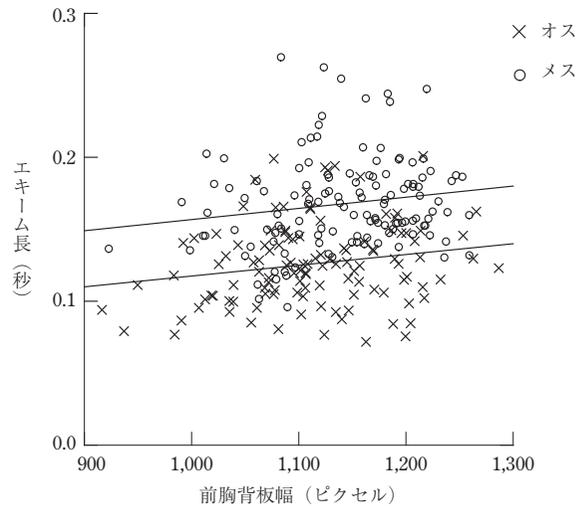


図-4 第 1 エキーム長と前胸背板幅 (体サイズの代表値) の雌雄別に見た関係

図中の直線は最小自乗法による 1 次回帰直線を示す。雌雄の回帰直線の傾きに有意差はない (一般線型モデル, $p > 0.9$)。

沖縄県で実施されている SIT の成功には、放飼した不妊虫ができる限り広範な地域に分散することが望ましいが、本種のこうした行動特性は SIT 事業の大きな足かせになっている。同じ島内で見つかった音形質の大きな差異は、本種の低い移動性を裏付ける証拠と考えられる。

次にエキーム長の変化が雌雄で酷似している点については、発音に関与する遺伝的基盤が雌雄で共通しており、集団間ではそれぞれ異なっている可能性、また共通する生育環境による類似の可能性が考えられる。前者の可能性を検証するには、他種で判明している音声形質発現に関与する遺伝子に着目し、そのはたらきの度合を比較するといった至近的アプローチは有望であろう。また集団間比較を行うに際し、各島嶼へ侵入した歴史的経緯、および地域集団間の遺伝的分化がどの程度進んでいるのかを遺伝マーカーを手がかりに探る必要があるだろう。

おわりに

ここではストレス音に着目し、その周波数特性と発音特性が地域系統間で大きく異なっていることを述べてきた。これらは発音コミュニケーションの進化を考えるうえで興味深い知見である一方、防除を念頭に置くのであれば、冒頭でも触れた繁殖を妨げる新たな方法を考案しなければならない。そのためにはストレス音はもちろん、オスが発するとされる求愛音の解析が必須である。

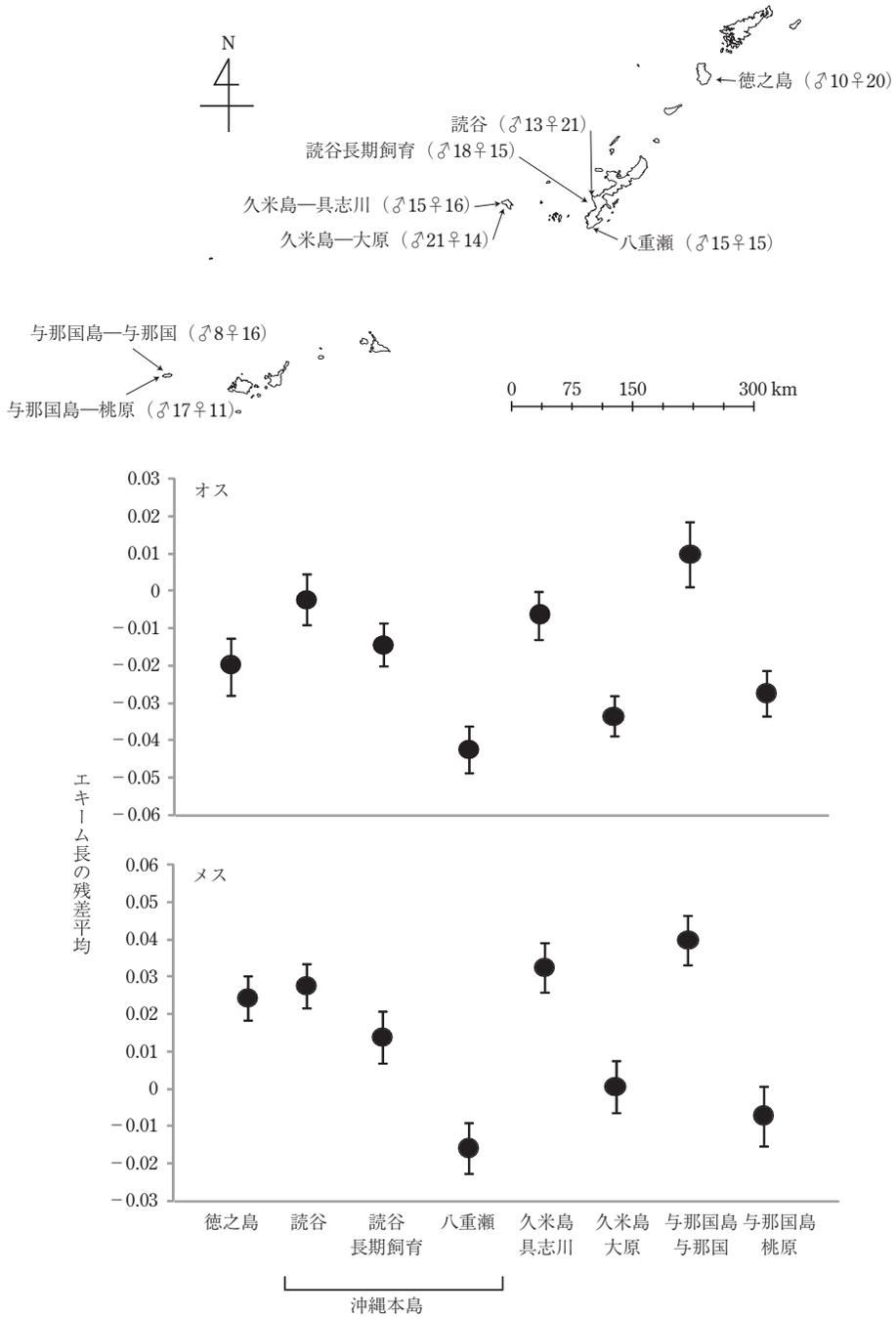


図-5 第1エキーム長の残差平均
平均 ± 標準誤差. 上図の括弧内の数字は解析標本数を示す.

ストレス音で明らかになったように、求愛音に遺伝的基盤があり、その特徴にも集団間で相違が見られるのであれば、メスの好みによる性選択によってそのような差異が生じた可能性がある。このような場合には、メスに好まれる鳴き声を出すオスを不妊化して放飼することで、SITの効率化を図るなどの応用的利用が可能になるかもしれない。求愛音を解析するうえでの問題となるのは、体を刺激することで容易に得られるストレス音と比べると、オスが自発的に鳴くのをひたすら待たなくてはならない点である。また交尾は暗がりで行われるため、行動観察もしにくい。いささか気の長い研究にはなるだろうが、現在の研究を応用の場で生かすためには、今後

乗り越えなければならない壁である。

引用文献

- 1) BREIDBACH, O. (1986): Behav. Processes 12: 169 ~ 186.
- 2) ICHIKAWA, T. et al. (1975): Appl. Entomol. Zool. 10: 162 ~ 171.
- 3) KANMIYA, K. and R. SONOBE (2002): Appl. Entomol. Zool. 37: 487 ~ 495.
- 4) 宮路克彦・田中丈雄 (1998): 九病虫研究会報 44: 88 ~ 92.
- 5) RAMAN, K. V. and E. H. ALLEYNE (1991): Sweet Potato Pest Management: A Global Perspective, Westview Press, Colorado, p. 263 ~ 281.
- 6) RIEDE, K. and P. E. STÜBEN (2000): SNUDEBILLER 1 (CD-ROM), Mönchengladbach, p. 307 ~ 317.
- 7) SATO, Y. et al. (2010): J. Appl. Entomol. 134: 303 ~ 312.
- 8) 安田慶次・宮良安正 (1992): 九病虫研究会報 38: 89 ~ 91.
- 9) YASUDA, K. and M. TOKUZATO (1999): Appl. Entomol. Zool. 34: 443 ~ 447.

植物防疫特別増刊号 No.10

植物ダニ類の見分け方

B5判 120頁 口絵カラー
価格 2,520円税込 (本体 2,400円)

◆ 農作物に寄生するダニ類および天敵のカブリダニ類の見分け方を詳しく解説。

掲載内容



- I. ハダニ科の見分け方 (江原昭三・後藤哲雄 著)
 - 1) ハダニ科の概説と日本産の種のリスト
 - 2) ピラハダニ亜科のハダニ
 - 3) ナミハダニ亜科のハダニ
- II. ヒメハダニ科およびケナガハダニ科の見分け方 (江原昭三 著)
- III. フシダニ類の見分け方 (上遠野 富士夫 著)
 - 1) フシダニ類の概説とナガクダフシダニ科およびヨツゲフシダニ科
 - 2) フシダニ科群の概説と属への検索
 - 3) ハリナガフシダニ科の概説と属への検索
- IV. コナダニ類の見分け方 (岡部 貴美子 著)
 - 1) コナダニによる作物被害とダニの見分け方
 - 2) コナダニ類の同定 I 標本の作製から科の同定まで
 - 3) コナダニ類の同定 II 成虫と第2若虫から属への同定
- V. カブリダニ科の見分け方 (江原 昭三 著)
 - 1) カブリダニ科の概説と日本産の種のリスト
 - 2) ムチカブリダニ亜科
 - 3) ホンカブリダニ亜科
 - 4) カタカブリダニ亜科