

長期累代飼育にともなうアリモドキゾウムシの家畜化の進行

鹿児島大学 教育学系 動物学研究室 栗和田

隆

はじめに

生物的防除のための天敵の増産や絶滅危惧種の保全といった様々な目的のために、野生生物を人為環境下で累代飼育する状況は近年増加している。一般に飼育環境は個体群密度が高く、餌が豊富にあり、捕食圧はほとんどないといったように、野外とは全く異なる環境である。また人間側の都合にあわせた管理スケジュールによって、繁殖のタイミングなどの生活史が変更されることも多い。したがって、累代飼育の進行とともに生物は飼育環境へと次第に適応進化していく。これを家畜化と呼び、野生状態の形質を維持したい場合には問題となる。実際に、ニジマスではわずか一世代で飼育環境に適応し、資源管理に影響することが示唆されている (CHRISTIE et al., 2012)。したがって、長期にわたって累代飼育を行う場合には、対象生物の不都合な進化をどう管理するかという問題が常に付きまとう (宮竹, 2008)。

現在、沖縄県と鹿児島県ではサツマイモの難防除害虫であるアリモドキゾウムシに対して不妊虫放飼法による根絶防除を行っており (熊野, 2015)、久米島では2013年に根絶を達成した (松山, 2013)。不妊虫放飼法を行うには、まず対象となる害虫を長期にわたって大量に増殖しなければならない (KNIPLING, 1955)。そのためには虫の生産効率を上げる必要があり、増殖に都合のよい形質を人間が意識的または無意識のうちに選択することになる。そのため、害虫の増殖環境への適応進化を促進してしまう可能性が高い。

本稿では、アリモドキゾウムシが大量増殖環境下で長期にわたって累代飼育されたことで、野生虫とどう異なるのかを紹介する。不妊虫放飼法には、大量増殖法以外にも不妊化技術などの問題があるが、それに関しては栗和田 (2013) を参照していただきたい。

I アリモドキゾウムシの生態

まずアリモドキゾウムシの生態を簡単に紹介する (詳

細は杉本・瀬戸口 (2008) を参照)。アリモドキゾウムシは幼虫・成虫ともにサツマイモやゲンバイヒルガオといったヒルガオ科植物を食害する昆虫である。成虫が寄主植物上に卵を産み付け、幼虫は寄主内部で成長する。幼虫はそのまま寄主内部で蛹化し、羽化から約1週間程度で性成熟し寄主植物外に脱出し、分散していく。成熟したメスは性フェロモンを分泌し、それに惹かれてきたオスと交尾する。交尾後にメスは1日に1, 2卵を3, 4か月にわたって産卵し続ける。

II 大量増殖環境

現在沖縄県で大量増殖され、実際に不妊虫放飼法に使用されているアリモドキゾウムシは、1997年に読谷村で採集された約10,000頭を創始集団としている。プラスチック容器 (287 × 357 × 120 mm) にサツマイモ1,800 gを入れ成虫2,000頭を放して産卵させており、週に2回 (3~4日に一度) そのイモを回収している。回収したイモから羽化後脱してきた成虫を放飼用と増殖用とに分けている。産卵期間は4週間とし、その後親虫は廃棄処分としている。2000年には週産100万頭以上生産できるようになり、最大で週産400万頭の生産も可能となっている。本稿で紹介する研究を行った時点で70~90世代にわたって累代飼育されており、現在は100世代以上経過している。

III 大量増殖による生活史の変化

先に述べたように、アリモドキゾウムシは3~4か月にわたる産卵期間を持つ。しかし、増殖環境では産卵期間が1か月と限られている。したがって、野外よりもかなり早期に繁殖を行うように強い選択がかかっていることになる。そこで、性成熟直後から1週間に残した子の数やその発育期間 (卵から羽化脱出までの日数) を野生虫と増殖虫とで比較した (KURIWADA et al., 2010 a)。その結果、増殖虫の次世代数は野生虫の約1.7倍になっており、発育期間も3日ほど野生虫より短縮されていた。このことから既に単位時間当たりの子の数や発育期間といった生活史形質が増殖環境に適応進化しつつあることが示された。これらの変化は虫を効率よく増殖するうえで歓迎すべき変化である。しかし、ウリミバエでは発育

Domestication under Mass-rearing Conditions in the Sweetpotato Weevil. By Takashi KURIWADA

(キーワード: 不妊虫放飼法, 大量増殖, 生活史, 擬死, 配偶行動)

期間を短くするように選択をかけると、交尾時刻までもが変化してしまい、野生虫と交尾時刻がずれてしまうことがわかっている (MIYATAKE et al., 1997)。同様の現象がアリモドキゾウムシでも見られれば、不妊虫放飼法の効率を著しく弱めることにつながる。今後、生活史形質と結びついた不都合な家畜化が生じていないかを検証する必要がある。

IV 大量増殖による捕食回避形質の変化

増殖環境と野外環境との決定的な違いの一つは捕食者の有無である。捕食者のいない環境で長期間累代増殖されることによって、捕食回避能力が低下することは十分に考えられる。もし捕食回避能力が低下するならば、野外に不妊虫を放飼したところで野生虫と交尾する前に捕食者に喰われてしまうかも知れない。HENDRICHS et al. (1993) は、わずか6世代でチチュウカイミバエの捕食回避能力が低下したことを示した。これは捕食回避能力の変化に着目した数少ない研究である。

アリモドキゾウムシは外部から刺激を受けた際に硬直し動かなくなる (擬死) ことが知られている (MIYATAKE 2001 a; 2001 b; KURIWADA et al., 2009)。擬死行動が捕食回避に役立つことはコクヌストモドキを材料に初めて実証された (MIYATAKE et al., 2004)。しかし一方で、擬死を行っている間は採餌や交尾といったほかの行動がとれないため、捕食回避以外ではコストである (NAKAYAMA and MIYATAKE, 2010)。したがって、捕食者のいない環境では擬死行動は消失していくと予測できる。そこで、72世代にわたって累代飼育されてきた増殖虫の擬死行動が野生虫とどの程度異なるのかを検証した。その結果、野生虫と増殖虫とで擬死の維持時間に有意な違いは見られなかった (KURIWADA et al. 2010 b)。

この予想外の結果はどのように説明できるのだろうか? 第一に、擬死のコストが増殖環境下ではほとんどない可能性がある。増殖環境下には餌も交尾相手も探索するまでもなく豊富であるからだ。第二に、擬死とほかの形質との間の遺伝的な相関関係 (遺伝相関) が考えられる。遺伝相関はある形質に選択がかかった場合に別の形質がどう応答するかを考えるうえで重要となる。アズキゾウムシでは、擬死時間の長い個体は卵サイズが大きく羽化率も高い (NAKAYAMA and MIYATAKE, 2009)。これは擬死行動とそれらの形質との間に正の遺伝相関があることによる。このような遺伝相関があると、有利な形質に引きずられる形で長い擬死時間が進化する。あるいは、擬死と活動性との間の負の遺伝相関も考えられる。活発な個体ほど擬死を行い難いことはアリモドキゾウムシでも

示唆されている (MIYATAKE, 2001 b)。飛翔や歩行を活発に行う個体ほど増殖施設から逃れやすく、擬死を行う個体のほうが残存しやすい可能性もある。捕食者の不在環境下でなぜ擬死行動が維持されているのかという疑問を解明するうえで種々の可能性を検証する必要があるだろう。

V 大量増殖による配偶行動の変化

大量増殖環境では、雌雄ともに高密度で飼育されている。異性も同性も多いという環境であり、様々な適応進化が生じている可能性が高い。アリモドキゾウムシは雌の性フェロモンに誘引された雄が飛来することから配偶

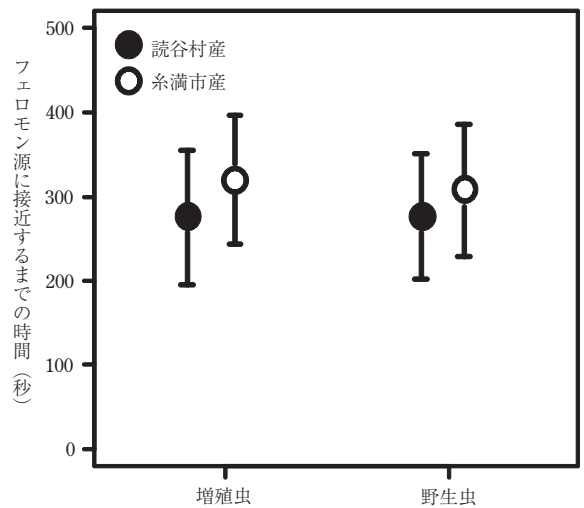


図-1 性フェロモンに対する反応性 (KURIWADA et al. (2014 a) を改変) 誤差棒は標準偏差を示す (以下同様)。

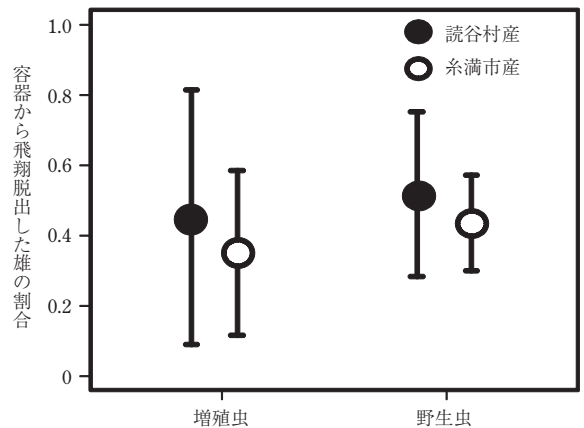


図-2 夕刻2時間の間における飛翔活動性 (KURIWADA et al. (2014 a) を改変)

行動が始まる。増殖虫には遠距離からの誘引も飛翔能力も必要ないため、野生虫に比べて劣っていると考えられる。そこで、性フェロモンへの反応性と飛翔活動を野生虫と増殖虫とで比較した (KURIWADA et al., 2014 a)。この実験では沖縄県読谷村由来の増殖虫 (97 世代) と同県糸満市由来の増殖虫 (40 世代) および両地域由来の野生虫を実験に用いた。性フェロモンへの反応性は、風洞を用いて風上においた性フェロモンに近寄ってくるまでの時間を測定することで検証した。また、飛翔活動性は夕刻に飛翔活動を示した個体の割合によって測定した。その結果、性フェロモンへの反応 (図-1) にも飛翔活動性 (図-2) にも野生虫と増殖虫とで有意な違いは見られなかった。

次に、雌の交尾への抵抗性が累代飼育とともに低下しているかを検証した。これは高密度状態では常に雄が雌に求愛するため、いちいち交尾に抵抗せず受け入れてしまったほうが雌にとってエネルギーや時間の節約になると考えられるためだ。アリモドキゾウムシには野生虫・増殖虫ともに近親交配による害が見られる (KURIWADA et

al., 2010 a)。しかし野生虫は近親者を交尾相手として避ける行動が見られる一方で、増殖虫には交尾相手の選り好みがなく近親者であってもほぼすべての雄を受け入れていた (KURIWADA et al., 2011)。この結果から増殖雌の交尾抵抗性が減少していることが示唆された。本種は雄が雌にマウントし交尾が始まる。この際、雌が歩きまわることによって雄の精子移送を拒否することができる (KURIWADA et al. 2013)。したがって、雌の交尾抵抗性をマウント中の歩行時間として定量化できる。そこで、読谷村由来 (95 世代) と糸満市由来 (38 世代) の増殖虫と野生虫とを用いて、野生雌×野生雄、野生雌×増殖雄、増殖雌×野生雄、増殖雌×増殖雄の4通りの組合せで、雌の歩行時間や精子移送成功率を比較した。その結果、雄の系統によらず増殖雌は歩行時間が短く (図-3)、精子移送率が高いことがわかった (図-4, KURIWADA et al., 2014 b)。このことから、大量増殖の進行によって雌の交尾抵抗性は低下したが、それともなう雄の交尾能力の低下は起きていないことが示された。

この結果は、雌の抵抗性が累代飼育を 38 世代経過す

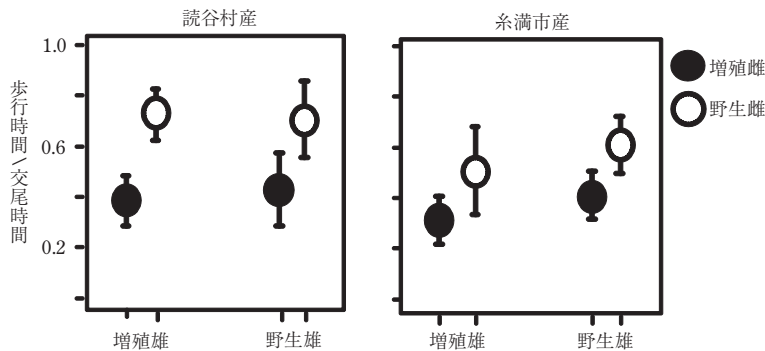


図-3 マウント中の歩行時間で見た雌の交尾抵抗性 (KURIWADA et al. (2014 b) を改変)

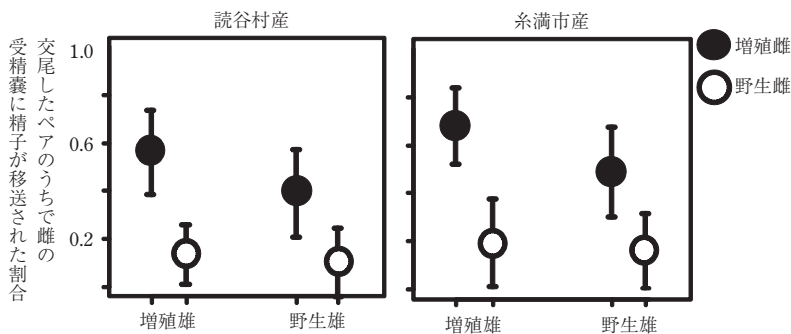


図-4 交尾した雌の精子移送成功率 (KURIWADA et al. (2014 b) を改変)

るだけで低下することを示す一方で、雄の交尾能力やフェロモンへの反応性、飛翔活動性といった形質は90世代を超えても変化しないことを示す。引切りなしに雄がアプローチしてくる環境下では雌の交尾抵抗性はかなりコストになっていると考えられる。しかし、雄にとっては、雌への求愛はたとえ高密度環境でも不利ではないと考えられる。むしろほかの雄を押しよけて交尾するためには有利な形質であろう。したがって、雄の交尾能力は低下しなかったと考えられる。

おわりに

紹介した研究の中には予測と異なる結果となるものもあった。その原因として考えられるのは複数の選択圧と、形質間の遺伝相関である。増殖環境と一口にいっても、密度や雌雄間の関係といった様々な要因がかかわっている。これらはそれぞれが異なった方向に選択をかけるだろう。さらに、形質間に遺伝相関があると、ある形質に選択がかかれば別の形質もそれに引きずられて応答することになる。家畜化に関する管理手法を開発するには、選択圧と遺伝相関の双方を解明するという難しい課題を解決しなければならない。

アリモドキゾウムシでは増殖虫が野生虫とどう異っているのかを研究し始めた段階に過ぎず、まだまだ研究課題は山積している。今後、南西諸島全域での本種の根絶を達成するには、虫質を維持管理するための戦略を構築していかなければならない。また、高い増殖率と交尾能力を持たせるといった有利な家畜化を引き起こすこと

も重要だろう。野外でどのような形質が適応度を上げるのか、またその形質と遺伝相関している形質は何かを解明していく必要がある。これらの研究はまだ端緒についたばかりであり大きな展開が期待される。

最後に本稿を読んでコメントをいただいた宮竹貴久教授(岡山大学)と若村定男教授(京都学園大学)にお礼申し上げる。

引用文献

- CHRISTIE, M. R. et al. (2012): Proc. Nat. Acad. Sci. USA **109**: 238 ~ 242.
- HENDRICH, J. et al. (1993): Management of Insect Pests: Nuclear and Related Molecular and Genetic Techniques, IAEA, Vienna, p. 453 ~ 462.
- KNIPLING, E. F. (1955): J. Econ. Entomol. **48**: 459 ~ 462.
- 熊野了州 (2015): 植物防疫 **69**: 381 ~ 385.
- 栗和田 隆 (2013): 応動昆 **57**: 1 ~ 10.
- KURIWADA, T. et al. (2009): Anim. Behav. **78**: 1145 ~ 1151.
- et al. (2010 a): J. Econ. Entomol. **103**: 1144 ~ 1148.
- et al. (2010 b): J. Appl. Entomol. **134**: 652 ~ 658.
- et al. (2011): Behav. Ecol. Sociobiol. **65**: 1483 ~ 1489.
- et al. (2013): Entomol. Exp. Appl. **147**: 225 ~ 230.
- et al. (2014 a): J. Appl. Entomol. **138**: 254 ~ 259.
- et al. (2014 b): Entomol. Exp. Appl. **152**: 77 ~ 86.
- 松山隆志 (2013): 植物防疫所 病害虫情報 **100**: 7 ~ 8.
- MIYATAKE, T. et al. (1997): Behav. Genet. **27**: 489 ~ 498.
- (2001 a): Ann. Entomol. Soc. Am. **94**: 612 ~ 616.
- (2001 b): J. Insect Behav. **14**: 421 ~ 432.
- et al. (2004): Proc. R. Soc. Lond. B. **271**: 2293 ~ 2296.
- 宮竹貴久 (2008): 不妊虫放飼法・侵入害虫根絶の技術, 海游舎, 東京, p. 177 ~ 214.
- NAKAYAMA, S. and T. MIYATAKE (2009): Evol. Ecol. **23**: 711 ~ 722.
- (2010): Biol. Lett. **6**: 18 ~ 20.
- 杉本 毅・瀬戸口脩 (2008): 不妊虫放飼法・侵入害虫根絶の技術, 海游舎, 東京, p. 241 ~ 276.

農林水産省プレスリリース (27.4.16 ~ 5.15)

農林水産省プレスリリースから、病害虫関連の情報を紹介します。

<http://www.maff.go.jp/j/press/syouan> の後にそれぞれ該当のアドレスを追加してご覧下さい。

- ◆ 「平成 27 年度 病害虫発生予報第 1 号」の発表について (4/21) /syokubo/150421.html
- ◆ 輸出植物検疫カウンターの設置について (4/22) /syokubo/keneki/150422.html
- ◆ 「平成 27 年度 農業危害防止運動」の実施について (4/24) /syokubo/nouyaku/150424.html