

ツヤアオカメムシの発生生態と生活史に関する研究

メタデータ	言語: jpn 出版者: 公開日: 2018-09-28 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 本田, 知大 メールアドレス: 所属:
URL	http://hdl.handle.net/10291/19663

明治大学大学院農学研究科

2015 年度

博士学位請求論文

(要約)

ツヤアオカメムシの発生生態と生活史に関する研究

【Studies on ecology and life history of *Glaucias subpunctatus* Walker (Hemiptera:Pentatomidae)】

学位請求者 農学専攻

本田知大

2015年度 農学研究科 博士学位請求論文（要約）

ツヤアオカメムシの発生生態と生活史に関する研究

学位請求者 農学専攻
本田知大

内容の要旨

ツヤアオカメムシは果樹カメムシの主要種の1種であるが、防除技術や発生予察法を開発するために必要な生態的な知見が不足している。一方で持続的な農業への転換が求められる社会的背景から、害虫防除において天敵の利用が注目されているが、ツヤアオカメムシの天敵に関する知見も不足している。天敵と寄主の相互関係を明らかにすることは寄主の生活史の理解にも繋がることから期待されるため、本論文ではツヤアオカメムシの発生生態について明らかにする一方で、天敵の種や寄生状況をとツヤアオカメムシの相互関係を明らかにし、さらに、発生予察法や天敵を利用した防除技術への応用の可能性について考察した。

本論文は6つの章から成る。まず第I章で研究の背景と目的を述べた。第II章から第V章までは大きく分けて2つの内容で構成されている。前半ではツヤアオカメムシの発生生態を明らかにすることを目的としており、第II章でツヤアオカメムシの寄主植物の転換と年間世代数を推定し、第III章では休眠特性を明らかにした。後半では天敵の生態を明らかにすることを目的としており、第IV章では卵寄生蜂の探索と生態調査を行い、第V章ではヤドリバエの寄生状況と寄生による生殖発育への影響を明らかにした。これらの結果から、第VI章では、ツヤアオカメムシの生活史について、利用する寄主植物、休眠特性、天敵との相互関係など様々な角度から総合的に考察した。以下に各章の概容を示す。

第I章 序論

果樹を加害するカメムシ類は果樹カメムシと総称される。防除に際しては、園地への飛来を確認してからの薬剤散布が主要な方法となるため、精度の高い発生予察技術が求められる。果樹カメムシの主要種はチャバネアオカメムシ、クサギカメムシ、ツヤアオカメムシの3種である。これらのうち、チャバネアオカメムシとクサギカメムシについては防除技術や発生予察技術の開発を目標として生態的、生理的な知見が蓄積されてきた。一方で、ツヤアオカメムシに関する知見は2種に比べて圧倒的に少ないのが現状である。しかし、近年は本種の分布域が拡大しており、

さらに西南暖地では地域によっては個体数が増加傾向にある。今後は本種による被害が拡大することが懸念されるため、発生予察法や防除技術の開発に向けた発生生態や生活史の解明が求められる。また、環境負荷を低減した持続的な農業への転換が求められる社会的背景から、果樹カメムシの防除においても天敵類の利用に関する研究が行われてきた。チャバネアオカメムシやクサギカメムシでは、卵寄生蜂やヤドリバエの寄生状況や生態的特性に関する知見が蓄積されている。一方、ツヤアオカメムシの天敵に関する知見は不足しており、2種のヤドリバエの記載がされているのみであった。天敵との相互関係が寄主であるカメムシの生活史に大きく影響を及ぼす事例もあるため、こうした天敵の寄生状況や生態を明らかにすることは、ツヤアオカメムシの生態のさらなる理解にも繋がる。このような背景から、本論文ではツヤアオカメムシの寄主植物、年間世代数、休眠特性などの発生生態について明らかにする一方で、新たな天敵として卵寄生蜂を探索するとともに、これらの天敵の寄生状況とツヤアオカメムシの相互関係を明らかにすることを目的とした。

第II章 ツヤアオカメムシの寄主植物の転換と年間世代数の推定

果樹カメムシは様々な植物を餌として利用するが、ツヤアオカメムシは餌として利用する以外に越冬場所として常緑植物を利用する。また、餌として利用する植物の中でも、成虫が植物上で産卵し、次世代が正常な成虫に発育する植物を寄主植物と呼ぶ。すなわち、餌として利用する植物でも、成虫の発生源となる寄主植物と、成虫が一時的に餌として利用するだけの餌植物に分けられる。したがって、ツヤアオカメムシは季節ごとに餌植物、寄主植物、越冬植物の3つを使い分けている。果樹カメムシ主要3種の寄主植物について、チャバネアオカメムシは16科20種、クサギカメムシは27科51種と極めて寄主範囲が広い。一方で、ツヤアオカメムシの寄生が確認されている植物は22種存在するが、その内、寄主植物としての利用が確認されているものは、スギ・ヒノキの2種のみであり、他の果樹カメムシ2種と比較して寄主範囲は狭いと考えられてきた。しかし、ツヤアオカメムシの寄主植物について様々な

情報を収集すると、秋に結実するナンキンハゼやハナミズキにおいて、ツヤアオカメムシの終齢幼虫が目撃されており、これらを寄主植物として利用している可能性がある。さらに、秋に結実する植物種は他にも数多く存在するため、それらの植物も寄主植物として利用している可能性を考慮し、季節ごとに利用する植物を明らかにする必要がある。また、現在までのツヤアオカメムシの年間世代数に関する報告は、寄主植物の情報からツヤアオカメムシの年間の発生経過や世代数について調査されているため、従来の知見よりも多くの寄主植物が存在し、寄主植物の利用可能な期間が長いのであれば、年間世代数は従来の知見と異なることも考えられる。本章ではツヤアオカメムシの寄主植物の探索、年間世代数、餌植物、寄主植物、越冬植物の年間の植物の移動様式を明らかにするために佐賀県、静岡県でツヤアオカメムシの採集調査を行い、雌成虫の体色、卵巣の発育程度、脂肪体の発達を観察した。また、寄主植物を探索するために、神奈川県、東京都でも補足的な調査を行った。

ツヤアオカメムシの成虫および幼虫の各種植物での寄生状況から、ツヤアオカメムシはこれまでに寄主植物として利用することが知られていたスギ・ヒノキの他にコブシ、ナンキンハゼ、クロガネモチ、クロキ、ミズキ、クマノミズキ、ハナミズキの7科9種の植物を寄主植物として利用していることが明らかになった。雌成虫の体色と卵巣の発育程度から年間世代数を推定した結果、佐賀県では第1世代成虫までが産卵可能であり、第2世代成虫と遅れて羽化した第1世代成虫が越冬するため、年間1~2世代であることが示唆された。静岡県でも第1世代成虫は産卵し、第2世代成虫と遅れて羽化した第1世代成虫が越冬するため、年間1~2世代である可能性が高いが、第3世代成虫が発生する可能性も考えられた。

本章で得られた結果からツヤアオカメムシの利用植物について以下のような仮説を立てた。越冬した成虫は5月にサクラやヒイラギで、6月にはヤマモモ、スギ・ヒノキに移動し、スギ・ヒノキに移動した個体は産卵する。7月には第1世代成虫が羽化し、スギ・ヒノキまたはコブシで産卵する。8月になると第2世代成虫と遅れて産まれた第1世代成虫が羽化する。成虫はスギ・ヒノキの球果の劣化にともない、ナンキンハゼ、クロガネモチ、ミズキ、クマノミズキなどに移動する個体もいる。また、これらの植物で産卵する個体もいるが、8月以降に羽化した雌成虫は生殖休眠に入る。9月になると成虫は越冬に向けて様々な植物で栄養を蓄積する。10月になると越冬植物へ移動する個体が増え、11月になるとほとんどの個体が越冬場所への移動

を完了し、翌春まで植物間を移動しない。

第III章 ツヤアオカメムシの休眠特性、特に高温が与える影響について

日本に生息する様々なカメムシ種では、光周期により休眠が制御されていることが知られている。果樹カメムシの休眠については、チャバネアオカメムシ、クサギカメムシともに短日条件が要因で休眠が誘導されることが明らかになっており、両種とも温度25°C日長12L-12Dの短日条件ですべての個体が休眠する。ツヤアオカメムシの休眠特性を明らかにするために、静岡県産のツヤアオカメムシを温度25°C日長12L-12Dの短日条件で飼育したところ、成虫は半数以上の個体が産卵し、他種の果樹カメムシの休眠特性とは明らかに異なっていた。第II章の結果からツヤアオカメムシは8月には休眠が開始していることが明らかになっているが、静岡県においては、8月は日長の短日化がすでに始まり、気温は1年で最も高い。高温条件により夏休眠に入る昆虫も存在するため、本種においても高温条件が休眠誘導の要因のひとつとなっていると考え、本章では温度28°C、25°Cの日長16L-8Dの長日条件、12L-12Dの短日条件で卵から飼育し、各条件で休眠に入る個体の割合を調べた。

長日条件では各温度条件ともに休眠する個体は見られなかったが、短日条件では休眠率は25°Cで40%、28°Cでは100%であった。なお、25°Cで産卵が見られた個体を解剖すると、長日条件で飼育した個体は卵形成を継続していたが、短日条件ではすべての個体が卵形成を止めて卵巣を退化させた状態であった。これらの結果から、ツヤアオカメムシは短日条件で休眠を誘導するが、高温条件が重なることさらに安定して休眠が誘導されることが示された。こうした事例は他の昆虫で報告されていない。ツヤアオカメムシは室内で高温短日条件を感受して休眠したが、実際に高温である8月に休眠する理由について、寄主植物との関係から考察した。ツヤアオカメムシは6月から10月までの間、寄主植物を利用できるが、利用可能な餌の量はスギ・ヒノキの球果の質の低下にともない、8月以降に減少していくと考えられる。スギ・ヒノキ以外で8月以降に利用できる寄主植物は、ナンキンハゼやクロガネモチ、ハナミズキがあり、これらは街路樹としてもよく利用され、植栽数が多いものもある。しかし、スギやヒノキは人工林の優占種であり、人工林は日本の国土の内1千万haを占める。したがってスギ・ヒノキに比較すると他の寄主植物は圧倒的に植栽数が少ない。スギ・ヒノキで8月まで増殖した後に、さらに増殖を続けるためには餌が不足して

いるため、8月に羽化した成虫が休眠して次世代を残さないことで餌の不足に適応していると推察される。

第IV章 ツヤアオカメムシの卵寄生蜂の探索と生態調査

卵寄生蜂は果樹カメムシの重要な天敵として知られ、チャバネアオカメムシ、クサギカメムシの卵には複数種の卵寄生蜂が寄生することが明らかになっている。中でもチャバネクロタマゴバチはチャバネアオカメムシとクサギカメムシに寄生し、野外でチャバネアオカメムシ卵塊への寄生率が90%を超えることから最重要天敵として注目され、生物的防除への利用に向けて、産卵特性や発育特性などが次々と明らかにされてきた。一方でツヤアオカメムシに寄生する卵寄生蜂については、チャバネクロタマゴバチがツヤアオカメムシ卵への産卵を避ける現象とその原因について報告されているが、実際に野外でツヤアオカメムシ卵へ寄生する卵寄生蜂の種は不明である。本章では、ツヤアオカメムシの卵寄生蜂を探索するため、卵塊トラップを2013年9月に佐賀県に設置し、さらに自然条件下で産まれたツヤアオカメムシの卵塊を2014年9月に佐賀県と静岡県で採集した。また、2015年8月と9月に明治大学生田校舎のコブシで採集した卵塊について、卵寄生蜂による寄生の有無を調査した。

2013年9月に佐賀県のクマノミズキに設置した11卵塊すべてからニホンクロタマゴバチが羽化し、卵塊への寄生率は100%であった。2014年の佐賀県で採集したツヤアオカメムシの卵塊からニホンクロタマゴバチとチャバネクロタマゴバチが羽化した。2014年の9月に静岡県のナンキンハゼから採集したツヤアオカメムシの卵塊からフタスジタマゴバチが羽化した。ツヤアオカメムシ卵には、ニホンクロタマゴバチとチャバネクロタマゴバチ、フタスジタマゴバチが寄生することが明らかとなった。明治大学生田校舎のコブシから2015年8月中旬から9月上旬までの間に、19卵塊採集した。この内17卵塊から卵寄生蜂が羽化し、卵塊への寄生率は89.5%であった。佐賀県での9月に設置した卵塊トラップへの寄生率は100%であり、8月、9月にはツヤアオカメムシの卵塊が高確率で卵寄生蜂に寄生されると考えられる。

以上の結果からこれらの卵寄生蜂がツヤアオカメムシの重要な密度抑制要因として機能していると予想されるが、寄生率の季節的な変動や種構成に関する詳細な調査の必要性が示された。

第V章 ヤドリバエの寄生状況と寄主の生殖能力に与える影響

ヤドリバエは寄生蜂と同じように生物的防除に利用できる天敵として期待されており、果樹カメムシにおいても天敵としてヤドリバエが注目され、チャバネアオカメムシとクサギカメムシに寄生するヤドリバエについてはこれまでにいくつかの報告があるが、ツヤアオカメムシに寄生するヤドリバエの生態的な情報は不足しており、*Cylindromyia petiolata* と *Ectophasia rotundiventris* の2種のヤドリバエが寄生するという報告に限られる。本章ではツヤアオカメムシに対するヤドリバエの寄生状況を明らかにするため、2013年に佐賀県小城町、徳島県勝浦町、三重県御浜町の予察灯に誘殺されたツヤアオカメムシと、2014年に佐賀県小城市、静岡県静岡市で各種植物から採集したツヤアオカメムシを解剖し、体内へヤドリバエ幼虫が寄生しているかどうか調査した。さらに、ヤドリバエの寄生が寄主の生殖能力に与える影響を明らかにするため、小城市で植物から採集したツヤアオカメムシ成虫については、生殖腺の発達程度を調べた。

ツヤアオカメムシ体内で確認されたヤドリバエの種については、幼虫の発育段階であったため、同定することが出来なかった。しかし小城市および静岡市で植物から採集したツヤアオカメムシを飼育すると、*C. petiolata* のみが脱出したことから、本章において確認されたヤドリバエは *C. petiolata* である可能性が高い。勝浦町の予察灯誘殺個体と小城市および静岡市の植物から採集した個体にはヤドリバエによる寄生が周年にわたって確認され、寄生率は7月に上昇した。7月に寄生率が上昇した原因について、ヤドリバエの産卵行動を室内で観察した状況から次のように考察した。*C. petiolata* 成虫にツヤアオカメムシ成虫を与えるとき、ツヤアオカメムシ成虫へ産卵管を刺して産卵する様子が確認された。一方、ツヤアオカメムシは *C. petiolata* が体表面に触れると、体を裏返すことや臭腺から分泌液を噴出することで、寄生を回避しようとする行動をとることが観察された。第II章において、7月にツヤアオカメムシは産卵や交尾などの繁殖活動を活発に行うことが明らかになっており、一般的に交尾中は天敵からの攻撃に無防備になると考えられているため、繁殖活動が活発になる7月にヤドリバエの寄生からの回避行動をとることが困難あるいは不可能になり、ヤドリバエによる寄生率が高くなったと考えられる。今後は交尾や産卵、摂食など異なる行動をとっているツヤアオカメムシ成虫について、ヤドリバエに対する寄生回避行動の差異を明らかにする必要があるだろう。ヤドリバエの寄生が寄主の生殖能力に与える影響については、寄生された雌成虫の多くは成熟卵を持っていなかったため、ヤドリバエの寄生によってツヤアオカメムシは産卵

能力を失うことが示された。植物から採集した雌成虫への寄生率は最大で100%になることがあった。さらに、野外で採集したツヤアオカメムシからヤドリバエ幼虫が脱出すると、ツヤアオカメムシは1から2日以内に死亡している。これらの結果からヤドリバエはツヤアオカメムシの密度抑制要因として重要であると考えられるため、今後はツヤアオカメムシに寄生するそれぞれのヤドリバエの種において生態学的な研究が展開されることが期待される。

第VI章 総合考察

本章ではこれまでの研究結果から、ツヤアオカメムシの生活史、天敵との相互関係、発生予察法や天敵を利用した防除技術への応用の可能性について考察した。

第III章でツヤアオカメムシの休眠性は餌が不足することに対する適応である可能性を述べた。一方で、第IV章では8月と9月に得られたツヤアオカメムシの卵塊のほとんどが卵寄生蜂により寄生されていたため、ツヤアオカメムシの休眠性は卵寄生蜂による選択圧も大きく働いていると考えられる。一般的に、進化のプロセスでは、自然選択を通し獲物を探し出して捕える捕食者(天敵)の能力が向上するが、その一方で捕食者に発見されるのを避けたり敵から逃げたりする被食者の能力も自然選択を通して向上しており、捕食者と被食者のあいだに見られる複雑な適応と対抗適応は、長い進化の歳月の間に繰り返されてきた軍拡競争の結果を反映していると考えられている。ツヤアオカメムシの休眠性の進化は、このような被食者と捕食者の間に起こる共進化の一部である可能性が高い。第V章でツヤアオカメムシ成虫はヤドリバエからの寄生に対して回避行動をとることが確認されたように、自力で動くことのできる幼虫や成虫は天敵からの回避行動をとることができる。一方、自力で動くことのできない卵は寄生蜂の寄生を回避するために、昆虫種によって多様な方法をとるよう進化しており、成虫が硬い卵殻の卵を産むことや、生体防御によって寄生を回避することが報告されている。ツヤアオカメムシにおいては、卵表面の物質がチャバネクロタマゴバチを忌避することが報告されている。ツヤアオカメムシの休眠性が卵寄生蜂との相互作用により進化した可能性について次のように仮説をたてた。ツヤアオカメムシは天敵である卵寄生蜂に対して、卵表面の化学物質によってチャバネクロタマゴバチの寄生を回避するよう進化したが、第IV章でツヤアオカメムシ卵に優先的に寄生していたニホンクロタマゴバチはツヤアオカメムシの卵が有する防御機構を何らかの方法で克服している。一方、8月以降にニホンクロタマゴバチの寄生が活発になると、ツヤアオカメムシは成

虫が休眠に入ることでニホンクロタマゴバチが多くの卵塊に寄生することを回避していると考えられる。

次に、本研究で得られた成果を発生予察へ応用することを念頭に置き、今後の課題について考察する。果樹カメムシは様々な寄主植物を利用するが、中でも重要度の高いものでは発生密度を知るために採集調査が行われている。チャバネアオカメムシの重要な寄主植物であるヒノキでは、球果量から発生量の推測、球果の摂食状況からヒノキからの離脱時期が推測されている。このように重要な寄主植物が明らかになれば、カメムシの発生状況を推測することができる。ツヤアオカメムシの寄主植物の中で最も重要度が高いと思われるものを推測した。ナンキンハゼ、クマノミズキ、ミズキ、クロキなどの寄主植物では8月や9月に産卵するが、8月に出現する雌成虫はほとんどが休眠しており、寄主植物として利用する個体は少数である。さらに、8月、9月に採集されるツヤアオカメムシ卵塊への卵寄生蜂の寄生率を調べると、産卵された卵塊は高い割合で寄生されていることから、8月と9月のほとんどの産卵は無効になっていると考えられる。したがって、この時期に利用する寄主植物はツヤアオカメムシの増殖に対してはあまり重要ではなく、ツヤアオカメムシの増殖を支えるために重要な寄主植物は、利用期間が6月から8月までと長く、植栽量が多いヒノキであると考えられる。ヒノキはチャバネアオカメムシも重要な寄主植物として利用しており、果樹カメムシはヒノキ球果の口針鞘数が一定の本数に達するとヒノキから離脱すると報告されているが、ツヤアオカメムシにおいては球果への口針鞘数と離脱の関係が一致しないこともあるといわれており、ツヤアオカメムシとチャバネアオカメムシの間でヒノキの利用様式について何らかの違いがあることが考えられる。今後は両種間で摂食可能なヒノキ球果の状態やヒノキ樹上での生息場所の違いなどを明らかにしていくことが望まれる。

最後にツヤアオカメムシの天敵を利用したツヤアオカメムシの防除の可能性と今後の課題について考察する。卵寄生蜂は8月以降にツヤアオカメムシの卵に活発に寄生し、ヤドリバエはツヤアオカメムシの成虫を殺すだけでなく産卵を止める能力があるため、これらの天敵を効率よく利用することでツヤアオカメムシの個体数を大幅に減少させることができると考えられる。そのためにはこれらの天敵の様々な生態的特性を解明する必要があるが、その他にも問題点が残っている。ツヤアオカメムシの主な発生源は果樹園外のヒノキの人工林であると推測されるが、その面積はあまりにも広大であるため、人工的に大量増殖した天敵を用いる放飼増強法は現実的な手段ではない。したがって、

天敵を利用してツヤアオカメムシを防除するためには発生源の周辺で土着天敵を保護・増強することが効果的であろう。第V章でヤドリバエの周年の寄生状況を明らかにしたが、予察灯誘殺個体へのヤドリバエの寄生率は地域的な違いが見られた。徳島県勝浦町では周年にわたって寄生が確認されたが、三重県御浜町では9月に急激にツヤアオカメムシの個体数が増加したにもかかわらず、寄生が確認されない時期も多く、寄生率は最大でも12.5%だった。寄生蜂やヤドリバエによる寄生率は周辺環境要因に影響し、成虫の餌である花(花蜜、花粉)の存在が必要であることが報告されている。また、天敵による害虫の密度抑制効果は植生が複雑な場所の方が高いことが報告されている。ツヤアオカメムシの主な寄主植物はヒノキであると考えられるが、実際にヒノキが多く植栽される人工林は植生が単純であり、天敵の密度が低いことが知られている。御浜町の人工林面積は民有林だけで3,997haであり、人工林の大部分がスギ・ヒノキで構成されているため、天敵による密度抑制効果が御浜町では働きにくいのかもかもしれない。今後、天敵を保護・増強し、密度抑制効果を高めるためには、ツヤアオカメムシの主な増殖場所となっていると思われるスギ・ヒノキの人工林を天敵の活動が活発になるように環境を改変していくことが必要になるだろう。