

ホソヘリカメムシの集合フェロモン： 雄の交尾行動とフェロモン放出

和田 節・水谷 信夫・樋口 博也（九州農業試験場）

Aggregation pheromone of the bean bug, *Riptortus clavatus* THUNBERG (Heteroptera: Coreidae): mating behavior and pheromone release in male adults.
Takashi WADA, Nobuo MIZUTANI and Hiroya HIGUCHI (Kyushu National Agricultural Experiment Station, Nishigoshi, Kikuchi, Kumamoto 861-11)

We compared the activity of mating behavior in male adults of the bean bug, *Riptortus clavatus* THUNBERG, of various ages, reared under different photoperiodic conditions in the laboratory, and also investigated the pheromone releasing activity of males using male-baited sticky traps set in the field. Most males kept under long-day photoperiod in the laboratory reached sexual maturation and were able to successfully copulate with mature females within several days after eclosion. Pheromone release by males kept in the laboratory under long-day photoperiod appeared to be initiated simultaneously or a bit later than sexual maturity, according to the daily-catch records by the traps baited with young male adults. Male adults kept under short-day photoperiod in the laboratory did not show mating behavior, indicating that both males and females were induced to enter reproductive diapause by short-day length. On the other hand, when adults were reared under short-day photoperiod, the males enclosed in the trap cages attracted significant numbers of adults in field, indicating that the short-day males released an aggregation pheromone. These results imply that the function of the pheromone is not directly related to mating behavior, and thus, another function should be investigated in future.

Key Words: aggregation pheromone, bean bug, mating behavior, *Riptortus clavatus*, soybean pest

西南暖地の大豆作の重要害虫ホソヘリカメムシ *Riptortus clavatus* THUNBERG 雄成虫は集合フェロモン (aggregation pheromone) を放出して同種の雌雄成虫や幼虫を誘引する (沼田, 1990; Leal et al., 1995)。LEAL et al. (1995) は、このフェロモンを分離し、hexenyl hexenoate 2種異性体と myristyl isobutyrate との3成分の混合物であることを示した。雄成虫が放出し、雌雄成虫や場合によっては幼虫も誘引する集合フェロモンは、ホソヘリカメムシのほかミナミアオカメムシ *Nezara viridula* (L.) (MITCHELL and MAU, 1971)、チャバネアオカメムシ *Plautia stali* SCOTT (MORIYA and SHIGA, 1984)、ツヤアオカメムシ *Glaucias subpunctatus* WALKER (山田・野田, 1985) などかなりの種で報告され (沼田, 1990)、カメムシ類ではかなり一般的に存在すると思われる。研究の歴史が最も古いミナミアオカメムシの場合、当初こ

のフェロモンは性フェロモンとして報告されたが (MITEHELL and MAU, 1971; BAKER et al., 1987)、雌ばかりでなく雄成虫および幼虫も誘引すること、配偶行動との関連が必ずしも明確でないことなどから、近年では集合フェロモンとして取り扱われることが多く (HARRIS and TODD, 1980; ALDRICH et al., 1987)、本フェロモンの機能についての見解は一致していない。ALDRICH (1988) は、移動性のカメムシ類でのコロニナイザーとしての雄の重要性に注目し、集合フェロモンが不適環境からの移動プロセスで有効に働くことと推察した。また、志賀・守屋 (1989) および守屋 (1995) は、チャバネアオカメムシでは栄養不十分な個体が誘引されることから、フェロモンが餌資源探索システムで機能していると推察した。しかし、いずれの報告でも集合フェロモンの具体的な適応的意義に関し納得のいく説明はなされていない。

本報告では、集合フェロモンの適応的意義を考察する目的で雄成虫の交尾行動と集合フェロモンの放出との関連について調べた。本文に先立ち、供試昆虫の飼育をしていただいた九州農業試験場の大力 楨氏、粘着トラップを提供していただいた富士フレイバー株式会社の小野幹夫氏にお礼申し上げる。

材料および方法

1. 供試昆虫

供試昆虫は、熊本県菊池郡西合志町の農林水産省九州農業試験場で、適宜野外成虫を補充し累代飼育してきたホソヘリカメムシ個体群を用いた。実験に際し、ストックカルチャーから取り出した卵をプラスチック容器(30×25×28 cm)に収容し、孵化した幼虫に乾燥大豆とクローバ種子および水(以下、餌と称する)を与えて飼育した。羽化後の交尾活性を調べる実験では、羽化24時間以内の成虫を容器から取り出し、プラスチックカップ(直径約9 cm, 高さ4 cm)に入れて供試するまで個体飼育した。飼育温度は25℃, 日長は通常14L-10Dの長日条件としたが、短日の影響を調べる試験区では10L-14Dとした。

2. 雄の羽化後の交尾活性

羽化後の雄成虫について交尾活動の開始時期や交尾活動に及ぼす日長の影響を調べるため、雌雄1対をプラスチックカップ(直径9 cm, 高さ4 cm)に収容し、その後3時間、交尾行動を観察した。雄が雌にマウントし交尾器を挿入・結合したまま反転し交尾姿勢をとったペアを交尾したものとみなした。交尾は通常数時間続いたが、数分後に分離するペアもまれにみられた。雌成虫は短日条件下で生殖休眠に入るが、長日条件下では休眠せず羽化後1週間以内に成熟し卵巣を发育させる(Numata and Hidaka, 1982)。いずれの実験でも雄は所定の日齢の個体を用い、それと組み合わせる雌には羽化後7~10日経過した個体(長日条件の場合は性成熟した雌)を用いた。また、短日条件では羽化後1ヶ月を経過したペア、さらに雌雄で飼育日長が異なるペア(羽化後8日齢の個体)などを用いて上記の方法でペア間での交尾成立の有無を観察した。実験は25℃, 湿度約60%の恒温室内で明期の後半に行った。

3. 雄トラップ

供試した雄が集合フェロモンを放出しているかどうかを調べる目的で、雄を誘引源とした粘着トラップ(雄トラップ)を野外に設置した。雄トラップは、プラスチックケージ(13×8×10 cm)に餌と雄成虫10頭を収容し、ケージの前面に両面粘着板(20×20 cm)を付け、地上

約1.2 mの高さに設置した。

集合フェロモンの放出開始時期を調べる実験では、長日条件下で飼育し羽化した雄成虫(0日齢)をケージに収容し、その後の成虫誘殺数を毎日記録した。長日条件下で羽化後30日以上経過した成熟雄成虫を収容したトラップを対照区とした。トラップは、試験区、対照区各3個(3反復;計6個)を雑木林の東に約50 m間隔で一直線上に交互に設置した。各トラップ位置は毎日北に順次移動させローテーションした。誘殺実験は1996年9月5日から約2週間行った。両区の誘殺データは各トラップを独立と考え、MANN-WHITNEYのU-検定法により有意差検定を行った。

日長が雄成虫のフェロモン放出に与える影響を調べる実験では、長日および短日条件下で卵から飼育し羽化後30日以上経過した雄成虫を原則として10頭、上記ケージに収容し、3日毎の誘殺数を記録した。対照区としてケージに餌のみを収容したトラップを設置した。野外の日長の影響を回避するため、全てのトラップを日没後回収し、一時的に、暗期開始時間をほぼ日没時に調整した所定の日長の恒温室(25℃)に収容した。翌朝、短日区が明期になった後、再び野外に設置した。各試験区毎に2個(計6個)のトラップを一直線上に交互に設置し、トラップ位置は3日ごとにローテーションした。誘殺試験は1996年7月下旬に12日間(4反復)行った。誘殺数の有意差検定では、各試験区の二つのトラップの3日間の誘殺数を合計し対数変換後、平均誘殺数の差をTUKEY法により多重比較した。

結 果

1. 雄の羽化後の加齢に伴う交尾活性の変化

長日条件下で飼育した雄成虫は、羽化1日後には交尾行動を全く示さなかったが、3日後にはわずかながら(8%)雌にマウントする個体が見られた。また、雌の方から雄に接近する場合もしばしば見られたが、その場合は雄の方が逃げ出し、羽化3日後までは全く交尾が成立しなかった(Fig. 1)。しかし、羽化5日後では80%、7日後では84%のペアで交尾が成立した。したがって、25℃下の長日条件下では雄成虫は羽化後数日以内に性成熟し雌と交尾するものと推定される。

短日条件下で飼育した雌雄の場合、雄は羽化5日および7日後でも全く交尾行動を示さなかった(Fig. 1)。また、羽化30日後の雌雄のペアでも全く交尾は成立しなかった(Table 1)。短日条件下で飼育したペアの場合、雄が性成熟していても雌が拒否するために交尾が成立しない可能性があったので、短日条件の雄を長日条件下で性

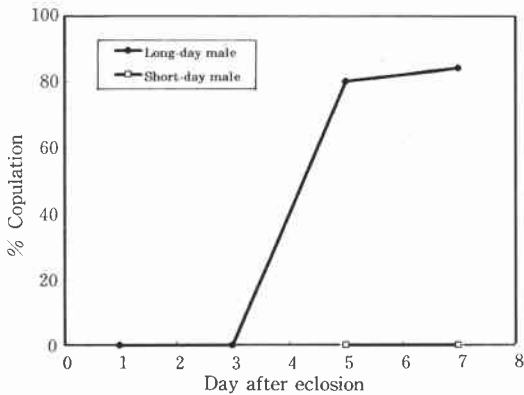


Fig. 1. Copulation of newly-emerged *Riptortus clavatus* male adults. Males were reared under long-day (4L) and short-day (10L) conditions. A male at the given age shown in the abscissa and a 7 to 10 day-old female were confined in a small plastic container and checked for copulation for three hours. The numbers of pairs used were twenty five for long-day adults and twenty for short-day adults

Table 1. Copulation of *Riptortus clavatus* adults^{a)} reared under various photoperiodic conditions.

Photoperiod ^{d)}		Adult age ^{c)}	No. pairs used	No. pairs copulated	% Copulation
Male	Female				
Short	Short	8	12	0	0
Short	Short	30	12	0	0
Short	Long	8	12	1	8
Long	Short	8	12	0	0
Long	Long	8	12	12	100

- a) A pair of adults was confined in a plastic container and was observed for copulation for three hours.
 b) The bugs used were reared under short-day (10L) or long-day (14L) conditions.
 c) Days after eclosion. Adults were tested at the age given in the table.

成熟させた雌と組み合わせた実験を行った。この場合、1対のみが交尾し(但し、数分で分離)、1頭の雄が雌にマウントを試みたが、他の雄は交尾行動を示さなかった。これらの結果から、短日条件で育った雄成虫は性成熟せず基本的に交尾行動を行わないと結論される。なお、雄を長日条件、雌を短日条件にした場合も交尾は全く成立しなかった。

2. 雄成虫のフェロモン放出開始時期

羽化直後の雄成虫を誘引源とした雄トラップには、実験開始6日後まで野外成虫はほとんど誘殺されなかった(Fig. 2)。その後、羽化直後の雄を入れたトラップによる誘殺数は、開始10日後まで対照区の成熟雄を入れたトラップに比べて少ない傾向がみられたが有意差はなかつ

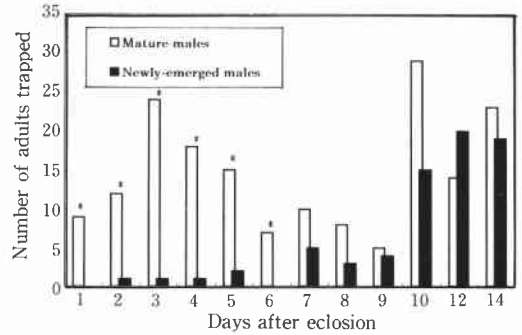


Fig. 2. Daily catch records of *Riptortus clavatus* adults by sticky traps baited with newly-emerged male bugs and mature male bugs (older than 30-day-old). Each trap was baited with 10 males at the start of experiment, and the total number of adults caught daily by the three traps was indicated in the graph. Asterisks indicate significant difference at 5% level between the records for the two sets of the traps.

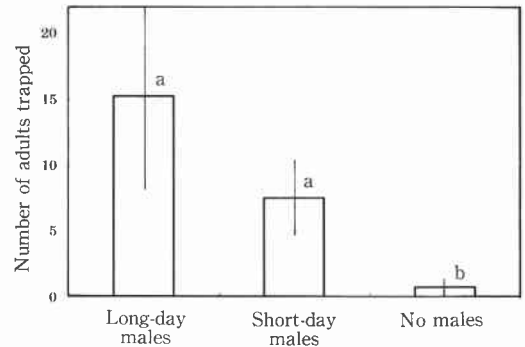


Fig. 3. Numbers of *Riptortus clavatus* adults caught over three days in the two traps baited with 10 male bugs reared under long (14L) and short (10L) day-lengths. Only insect-cages with food were used for the control trap. Values are means with s.d. (n=4). Means having the same letter are not significantly different at 5% level.

た。しかし、雄が羽化後12日、および14日に達したトラップには対照区とほぼ同等の誘殺数が記録された。これらの結果から、本種の雄成虫は羽化後1週間ごろから成熟成虫と同等の集合フェロモンを放出するものと思われる。なお、実験を行った9月上旬および中旬の平均気温はそれぞれ、25.0℃と24.4℃で、飼育室での温度条件とほぼ同等であったと考えられる。

3. 雄の飼育日長が誘殺数に及ぼす影響

羽化後1ヶ月以上実験室で飼育した雄成虫をトラップ

の誘引源としたところ、平均誘殺数(2トラップ, 3日間当たり)は長日条件下の雄トラップの方が短日条件下の雄を用いたものより多い傾向がみられたが、有意差はなかった(Fig. 3)。また、餌だけを入れたトラップにもわずかながら成虫が捕殺されたが、その平均値は雄トラップに比較して有意に少なかった。これらの結果から、短日条件下でも雄成虫は集合フェロモンを放出していることが明らかになった。

考 察

ホソヘリカメムシ雄成虫の集合フェロモンの適応的意義について検討してきた沼田(1990)は、誘引される成虫の性比が雌に偏っていないことや、誘引された雌成虫の生理状態の調査結果に基づき、誘引される成虫は交尾相手を求めているというよりは、むしろ好適な寄主植物を探索している可能性が高いと指摘している。また、幼虫に対する誘引性に関し、LEAL et al. (1995)は次のような興味ある仮説を提出している。集合フェロモンは幼虫の中でも孵化して最初に食物を摂食する(first feeding stage) 2 齢幼虫に対して誘引性が強い。また、雌成虫は、卵寄生蜂の攻撃を回避するために寄主でない植物にも産卵するらしい。非寄主植物に産下された卵から孵化した幼虫は2 齢期に寄主を探索する必要があるが、その際にこのフェロモンが寄主への誘導に機能しているというものである。

今回の実験結果から、雄成虫は羽化後、性成熟とほぼ同時かやや遅れてフェロモンを放出することが明らかになった。しかし、ほとんど交尾行動を示さない短日条件下で飼育した雄成虫も明らかにフェロモンを放出していた。また、合成フェロモンを誘引源としたトラップに、秋以降、卵巣未成熟で明らかに生殖休眠中である野外の雌成虫が多数誘引される(水谷, 未発表)。これらのことを考えあわせると、ホソヘリカメムシの集合フェロモンの機能が雌雄の配偶行動に直接関わっている可能性は非常に低いものと思われる。雄成虫のフェロモンに起因するゆるやかな集合にどのような生物学的な意義があるのか、上記仮説を含め、今後検証する必要がある。

ミナミアオカメムシでは、性成熟した非休眠雄のみが誘引性を示すこと、非休眠雌は交尾によりフェロモンに対する反応性を低下させること、また、生殖休眠中の雌成虫はフェロモンに反応しないことが明らかにされている(BRENNAN et al., 1977)。これらのことから、この虫

のフェロモンは性フェロモンとして機能していると考えられ(沼田, 1990)、ホソヘリカメムシのフェロモンとはかなり性格が異なっていることが示唆される。しかし、BRENNAN et al. (1977)が提示したデータからは、彼らの記載内容とは異なり、休眠雄がフェロモンを放出していないことや、休眠雌の反応性が全くみられないことなどは読みとれず、ホソヘリカメムシと大きく異なっているとは結論できないと思われる。チャバネアオカメムシでは、前述のように、フェロモンは不適環境からの移動や餌探索に機能することが推察されている。カメムシ類の集合フェロモンは、その誘引特異性や捕食寄生性天敵にカイロモンとして利用されていること(ALDRICH et al. 1984; 守屋, 1995; LEAL et al., 1995)など共通点が多く認められる。恐らく共通の適応的意義があるものと思われ、今後の研究進展が期待される。

なお本試験では、羽化後2~5日の雄を入れたトラップや餌のみを入れたものにもわずかではあるが成虫が誘引された(Figs. 2, 3)。これは、プラスチック製の虫ケージに試験以前にフェロモンが吸着されていたことによる可能性が高い。実際、試験に使用した後の空のトラップに野外でわずかながら誘引性があることを後に確かめた。このようなフェロモンのコンタミネーションはデータの解析を難しくしたが、最終的な試験結果の解釈には影響を与えなかったものと考えられる。

引用文献

- 1) ALDRICH, J. R. (1988) *Ann. Rev. Entomol.* **33**: 211-238.
- 2) ALDRICH, J. R., KOCHANSKY, J. P. and ABRAMS, C. B. (1984) *Environ. Entomol.* **13**: 1031-1036.
- 3) ALDRICH, J. R., OLIVER, J. E., LUSBY, W. R., KOCHANSKY, J. P. and LOCKWOOD, J. A. (1987) *J. Exp. Zool.* **244**: 171-175.
- 4) BAKER, R., BORGES, M., COOKE, N. G. and HERBERT, R. H. (1987) *J. Chem. Soc., Chem. Commun.* **1987**: 414-416.
- 5) BRENNAN, B. M., CHANG, F. and MITCHELL, W. C. (1977) *Environ. Entomol.* **6**: 169-173.
- 6) HARRIS, V. and TODD, J. W. (1980) *Ent. exp. appl.* **27**: 117-126.
- 7) LEAL, W. S., HIGUCHI, H., MIZUTANI, M., NAKAMORI, H., KADOSAWA, T. and ONO, M. (1995) *J. Chem. Ecol.* **21**: 973-985.
- 8) MITCHELL, W. C. and MAU, R. F. L. (1971) *J. Econ. Entomol.* **64**: 856-859.
- 9) 守屋成一(1995) *沖縄農試特研報* 第5号: 135p.
- 10) MORIYA, S. and SHIGA, M. (1984) *Appl. Entomol. Zool.* **19**: 317-322.
- 11) 沼田英治(1990) *植物防疫* **44**: 308-311.
- 12) NUMATA, H. and HIDAKA, T. (1982) *Appl. Entomol. Zool.* **17**: 530-538.
- 13) 志賀正和・守屋成一(1989) *果樹試報* **A16**: 133-168.
- 14) 山田健一・野田政春(1985) *福岡農試特研報* **B4**: 17-24.

(1997年5月2日 受領)