

未交尾のイモゾウムシ雌成虫の産卵

榊原 充隆*
(沖縄県農業試験場)

Oviposition of unmated females of the West Indian sweetpotato weevil, *Euscepes postfasciatus* (Fairmaire) (Coleoptera: Curculionidae). Mitsutaka Sakakibara*
(Okinawa Agricultural Experiment Station, Naha 903-0814, Japan)

Females of the West Indian sweetpotato weevil, *Euscepes postfasciatus*, reared on sweetpotato tuber cubes or artificial diets, were able to lay eggs without mating. Unmated females tended to lay more eggs directly in a rearing cup (90.8% on sweetpotato, 100.0% on artificial diets) than mated females (39.5% and 95.8%, respectively), without showing normal oviposition behaviors. A few eggs laid by unmated females hatched (0.060% on sweetpotato, 0.048% on artificial diets). This parthenogenesis was considered to be an exceptional event caused by mechanical shock during the eggng procedure, and could be neglected for attainment of the sterile insect technique (SIT). Conversely, the fact that unmated females could not stop laying unfertilized eggs is expected to be quite favorable for the SIT.

Key words : artificial diet, *Euscepes postfasciatus*, parthenogenesis, West Indian sweetpotato weevil

緒 言

イモゾウムシ *Euscepes postfasciatus* はサツマイモなどのヒルガオ科植物を広く加害する植物防疫法における特殊病害虫である。本種が定着している地域では、このため不妊虫放飼法 (SIT) によって本種の根絶を図っている (久場ら, 2000)。SIT の基本原理は孵化率を低下させて野外個体群を減少させることにあるため、雌成虫の繁殖行動は SIT の成功の可否に大きく影響する。しかし、未交尾の雌成虫の繁殖行動はこれまで調査されていない。イモゾウムシは野外でも数ヶ月は生存するため (Sherman and Tamashiro, 1954), SIT が成功しているミバエ類よりも根絶に時間がかかると予想される。もし雌成虫がある条件下で交尾・産卵しなければ、さらに長命になり、SIT の実効性に悪影響を及ぼす恐れがある。また、ゾウムシ科の害虫にはイネミズゾウムシ *Lissorhoptus oryzophilus* やキンケクチプトゾウムシ

Otiorhynchus sulcatus, ヤサイゾウムシ *Listraderes costirostris* 等、単為生殖を行うものが多い。イネミズゾウムシとキンケクチプトゾウムシは我が国では雌しか知られていないが、海外では雄が得られる (都築ら, 1984; 柿崎, 2001)。イモゾウムシに単為生殖が可能であれば、SIT が成立しない状況も考えられる。そのため、本種に単為生殖が可能かどうかを含めて、未交尾雌成虫の繁殖行動を明らかにする必要がある。

SIT のための本種の成虫用人工飼料はすでに試作されている (榊原, 2003a)。下地・小濱 (1994) は雌成虫に生イモを与えると口器でサツマイモ表皮に小さな穴を開け、1卵を産卵した後に糞で蓋をするといった産卵加工を行うことを報告した。しかし、産卵基質としてのサツマイモを与えない場合には産卵加工をせず、容器内に卵を産み落とすことを Shimoji and Kohama (1996a) は続いて報告し、この性質が大量増殖のための採卵に利用できる」と指摘した。そこで、成虫用飼料またはサツマイモ片で飼育した未交尾の雌成虫が産下した卵の孵化率を調べ、本種が単為生殖を行う可能性について検討した。

本文に入るに先立ち、イモゾウムシを快く供与してくださった沖縄県ミバエ対策事業所の金城邦夫氏、下地幸夫氏ほか、増殖スタッフの方々に感謝申し上げたい。

*現在 東北農業研究センター

*Present address: Department of Biology and Environmental Sciences, National Agricultural Research Center for Tohoku Region, Kuriyagawa-Akahira 4, Morioka, Iwate 020-0198, Japan

材料と方法

ミバエ対策事業所においてイモゾウムシを生イモで増殖し、Hiroyoshi et al. (1996) の方法で蛹期に雌雄を鑑別した成虫を試験に用いた。最初は雌雄別々に、羽化が同日の集団ごと (17集団, 雌成虫は平均61.2頭, 羽化日は最大20日間異なる) に、上面に1 cm 四方程度のメッシュを張り付けた空気穴をあけた円筒型のポリプロピレン製小型容器 (外寸で直径60mm, 高さ50mm, 容量約90ml) に入れ, 1 cm 立方程度に整形し, 表皮を残したサツマイモ片を餌として与えて飼育した。本種は体長が3.2~3.6mmと小型なため, この飼料サイズで餌量は十分であった。

交尾の有無と餌条件とが繁殖行動に及ぼす影響を調べるため, まず, 最も若齢の集団が羽化後11日齢の日から, 未交尾の雌成虫の産下卵を採卵した。9集団では採卵開始の16日後に, 雌成虫の飼育容器にほぼ同数の雄成虫を入れて交尾させ, さらにその7日後に餌をサツマイモ片から大きさ1 cm³程度の人工飼料での飼育に切り替えた (既交尾・サツマイモ育経由区)。残る8集団では, サツマイモ片から人工飼料への切り替えを採卵開始後16日後に行い, 雌雄の同居をその7日後とした (未交尾・人工飼料育経由区)。その後, 17日間は全集団を人工飼料で飼育・採卵した。すなわち, ここまでの産卵試験期間を採卵開始から40日間とした。飼育条件は25±1℃, 湿度約70%, 13時間明・11時間暗の日長条件とした。死亡個体は毎日除去し, 補充はしなかった。

採卵は1週間に約2回行い, 飼料をその都度交換した。サツマイモ片あるいは人工飼料中に埋め込まれた卵と, 飼育容器中に産み落とされた卵 (以下, 未加工卵) とを, それぞれ数えた。産卵加工された卵は採卵中に過半数が多少なりとも傷つけられてしまうため, 孵化率の評価ができず, 計数以外の調査を断念した。未加工卵は採卵後, 各試験区ごと蒸留水で何回か洗浄したのち, スポイトでガラスシャーレ内の湿らせた濾紙上に移して, 26±1℃で保持し, 最低2週間, 孵化幼虫が出現しなくなるまで, 孵化の有無を毎日調査した。

供試した人工飼料は榊原 (2003a) に示された開発途上のもの (Table 2の+KOH0.080mol/l区) とした。すなわち, サツマイモ粉末50g, 寒天20g, しょ糖20g, カゼイン12g, セルロース粉末10g, 酵母5g, Vanderzantのビタミン混合物2.5g, Wessonの塩混合物1.5g, 水酸化カリウム (KOH) 2.24g, p-ヒドロキシ安息香酸メチル1g, ソルビン酸1g, コレステロール0.4g, クロラムフェニコール0.3g, 蒸留水500mlを混

合・加熱し, 冷却時に練って整形したものである。

この飼料からKOHとクロラムフェニコールのどちらか一方ないし両方を抜いた飼料を供試し, これらが繁殖行動に及ぼす影響を調査した。採卵開始40日後から, 上記17集団の3集団ごとをこれらの飼料の飼育に切り替え, 残る4集団をどちらの成分も抜いていない飼料のまままで飼育し, 29日間に9回採卵した。

採卵日ごとに各試験区の未加工卵数, これに飼料中に埋め込まれた卵の数を加えた総産卵数, 生存雌個体数と総産卵数から算出した日別産卵数, 総産卵数に占める未加工卵数の割合 (以下, 未加工卵率), そして孵化虫数を未加工卵数で割った孵化率を求めた。未加工卵率と孵化率は解析に先だち逆正弦変換を行った。各観測項目について, 得られた全データを従属変数, 飼料, 日齢, 交尾の有無を説明変数とする共分散分析を行った。今回の試験では供試集団が全て未交尾・サツマイモ育で始まり, 既交尾・人工飼料育で終わるため, 日齢で変化する日別産卵数 (榊原, 2003a) 等では, サツマイモ育・人工飼料育の比較と, 未交尾・既交尾の比較に供試集団の日齢が影響を及ぼしてしまう。このため, 日齢の影響が認められたものについては, さらに回帰分析等を行なった。統計処理にはJMP 5.0.1J (SAS Institute Inc.) を用いた。

結 果

本種は, 未交尾の雌成虫も産卵を行った (Table 1)。未交尾雌も羽化後11日から産卵を開始し, 既交尾雌とはほぼ同様の日別産卵数の推移を示した。

日別産卵数には, 日齢と飼料の交互作用, 日齢と交尾の交互作用, 日齢・飼料・交尾の有無の3者間の交互作用の影響が認められたものの, サツマイモ片では既交尾雌で産卵数が多く, 人工飼料では未交尾雌で産卵数が多い傾向があった (Table 1)。また, 人工飼料からKOHを除去すると既交尾雌の日別産卵数が減少したが, クロラムフェニコール投与の影響は判然としなかった (Table 2)。

未加工卵率はサツマイモ片より人工飼料で多く, また既交尾雌より未交尾雌で多かった (Table 1)。人工飼料のうち, KOH投与飼料で既交尾雌の未加工卵率がやや低い傾向を示した (Table 2)。

既交尾の雌成虫が産下した卵の孵化率は交尾後の日数が経過するほど高くなった ($p < 0.001$)。人工飼料のなかではKOH投与飼料で既交尾雌の孵化率が高かった (Table 2)。またクロラムフェニコール投与飼料で孵化率が高い傾向にあったが, 有意差はなかった。

未交尾雌の産下卵のほとんどは孵化せず, 既交尾雌の

産下卵の孵化の終了後も観察を続けると、糸状菌や細菌に高頻度に汚染され、変色し、腐敗した。ただし、未交尾雌の産下卵においても、平均して0.1%未満ではあるが、孵化が認められた (Table 1)。この孵化は各飼育区で認められ、一部の試験区に偏ることはなかった。未交尾雌の産下卵の孵化率は日齢とともに低下する傾向にあったが、有意差はなかった ($p=0.453$)。

未交尾雌成虫の産下卵から得られた孵化幼虫に幼虫用人工飼料 (Shimoji and Kohama, 1996b) を与えると一部の個体が成育を続けた。3 齢幼虫にまで发育したものは少なかったが、3 頭が成虫にまで发育した。これらを腹部の形態 (Kohama and Sugiyama, 2000) で識別し

た結果、雌が1頭、雄が2頭と鑑別された。しかし、これらの成虫と一緒に飼育しても雌は産卵せず、次世代個体は得られなかった。

考 察

イモゾウムシの雌成虫は未交尾でも産卵を行った。未交尾雌は羽化後11日から産卵を開始したが、既交尾雌の平均産卵前期間も11.1日である (Kohama and Shimoji, 1998)。既交尾の雌成虫は生理状態が悪化すると卵を「産み捨てる」が (榊原, 2003b)、未交尾雌では通常なら産卵加工を行うはずのサツマイモ片においても未加工卵が多くなった。未加工卵は産卵基質の外部に産み落と

Table 1. Ovipositional traits of mated and unmated *Eucepes postfasciatus* females reared on sweetpotato tuber tips or artificial diets

Diet	Mating	No. of eggs ^{b)} /day/female	Unprocessed eggs (%) ^{c, d)}	Hatchability (%) ^{d)}
Sweetpotato	unmated	0.287 ± 0.030	90.8 (82.4 - 96.6)	0.060 (0.0 - 0.31)
	mated	0.414 ± 0.041	39.5 (28.8 - 50.8)	27.1 (17.0 - 38.6)
Artificial diets ^{a)}	unmated	0.426 ± 0.030	100.0 (99.3 - 100.0)	0.048 (0.029 - 0.15)
	mated	0.231 ± 0.019	95.8 (94.1 - 97.2)	26.3 (17.0 - 33.1)
<i>p</i> -value	Diet	<0.01	<0.0001	0.627
	Mating	<0.010	<0.05	<0.001
	Age	0.736	0.213	0.325
	Diet × Mating	<0.05	0.170	0.558
	Diet × Age	<0.01	0.552	0.872
	Mating × Age	0.700	0.283	0.303
	Diet × Mating × Age	<0.01	0.230	0.908

a) Constituents of the artificial diet: 20 g of agar, 50 g of sweetpotato powder, 20 g of sucrose, 12 g of casein, 10 g of powdered cellulose, 5 g of yeast extract, 1.5 g of Vanderzant's Vitamine mixture, 2 g of ascorbic acid, 1.5 g of Wesson's salt mixture, 2.24 g of KOH, 1 g of sorbic acid, 1 g of methyl paraben, 0.4 g of cholesterol, 0.2 g of chloramphenicol, and 500 ml of distilled water. b) Mean ± SEM. c) Unprocessed eggs: eggs laid directly in a rearing cup, without normal oviposition behavior reported by Shimoji and Kohama (1994). d) Mean (95% confidence limits).

Table 2. Ovipositional traits of mated and unmated *Eucepes postfasciatus* females reared on four artificial diets differing in KOH and chloramphenicol content

Mating status	Diet ^{a)}	KOH	Chloramphenicol	No. of eggs ^{b)} /day/female	Unprocessed eggs (%) ^{c, d)}	Hatchability (%) ^{d)}
unmated	Diet A	on	on	0.427 ± 0.041	100.0 (99.3 - 100.0)	0.048 (0.0049 - 0.14)
mated	Diet A	on	on	0.315 ± 0.026 a	93.7 (89.4 - 97.0) a	46.7 (33.9 - 59.7) a
	Diet B	off	on	0.143 ± 0.030 c	97.2 (93.6 - 99.3) a	13.7 (5.2 - 25.6) b
	Diet C	on	off	0.267 ± 0.029 ab	95.4 (91.1 - 98.2) a	31.4 (19.1 - 45.1) ab
	Diet D	off	off	0.175 ± 0.029 bc	97.2 (93.6 - 99.3) a	12.8 (4.8 - 23.9) b
<i>p</i> -value		KOH		<0.0001	0.1218	<0.0001
		chloramphenicol		0.7843	0.6773	0.2371
		Interaction		0.1651	0.6576	0.3174

a) Constituents of the diets are shown in Table 1. b) Mean ± SEM followed by the same letters are not significantly different by the Tukey-Kramer HSD test ($p < 0.05$). c) Unprocessed eggs: eggs laid directly in a rearing cup, without normal oviposition behavior reported by Shimoji and Kohama (1994). d) Mean (95% confidence limits) followed by the same letters are not significantly different by the Tukey-Kramer HSD test ($p < 0.05$).

される卵であるため、野外での生存率は極めて低いと考えられる。従って、不妊虫放飼を行っているような健全雄が著しく少ない条件下では、野外の雌成虫は卵形成を停止できず、未受精卵を（しかもその多くを産卵基質外に）産み捨てていくと期待される。すなわち、SITが雌成虫を長命化させてしまう危険性はないと考えられる。

未交尾雌の産下卵は、ごく一部だけが孵化した。この低率の孵化は各飼育区で認められたこと、未交尾のまま飼育を続けても孵化率は上昇しなかったこと、雄成虫と共存させると飼育虫の日齢に関わらず孵化率が増加したことから、雄が未交尾雌中に混入していた可能性は否定でき、何らかの要因によって卵が単為発生を行ったものと推測される。

供試した人工飼料に抗生物質クロラムフェニコールが混入されていること、これを除去した飼料（Table 2のDiet C及びD）でも孵化率に変化がなかったことから、ゾウムシ体内にいるゲスト微生物が単為発生に関与した可能性は考えにくい。

Takenouchi (1980) はゾウムシ類への3℃程度の低温処理によって倍数性が変化し、単為生殖系統が生じることを報告しているが、そのような低温に本種がその生息範囲において遭遇するとは考えにくく、また今回の試験でも経験させていない。

未交尾時に単為発生する卵を産下できる能力が雌成虫にあるなら、単為発生卵の生じる割合は未交尾期間の増加とともに増加するだろうし、その雌成虫が産下した卵は最終的にはすべて孵化するようになる可能性が高い。しかし、単為発生率を「未交尾雌の産下卵の孵化率」÷「既交尾雌の産下卵の孵化率」とすると、サツマイモ片で0.18%、人工飼料で0.22%となり、この数値は各試験区の雌成虫1頭がすべて単為発生する卵を生むようになったと仮定した場合より1桁ほど低い。このため、本種に単為発生系統が生じる可能性をことさらに危惧する必要はなさそうである。

これらのことを考えると、今回観察された単為発生は結局、採卵に伴う機械的な操作が未受精卵を刺激した、いわゆる人為単為生殖によるものであらうと思われる。人為単為生殖は昆虫類ばかりでなく、さまざまな動物種で観察される。最近では、マウスやウシなどの哺乳類でも人為単為生殖の研究が盛んである。人為単為生殖させた個体は多くの場合、次世代を生産する能力がなく、発育の途中で死亡する。今回の試験で、未交尾雌の産下卵から孵化した個体のほとんどが成虫にまで発育できず、羽化個体も産卵できなかったことは、この単為発生個体が自然単為生殖ではなく、人為単為生殖によって得られ

た可能性を示唆している。

イモゾウムシの雌雄鑑別法はいずれも微妙な形態的差異に基づくものである (Hiroyoshi et al., 1996; Kohama and Sugiyama, 2000)。雌雄の行動差に基づく効率的な分別技術が確立されるまでは、雌雄ともども不妊化放飼することになる。しかも、現状では野外個体との性的競争力を維持する必要上、放飼個体の不妊化率は100%ではない (鈴木・宮井, 2000)。放飼する雌成虫が不完全不妊であると、放飼された雌の存在が問題になる。M/U比 (Marked/Unmarked比: 野外虫に対する放飼虫の比の目安とする) によっては放飼雌による産卵が個体数を逆に増加させてしまうと予測されるため、M/U比の推移を見守りつつ不妊化率を制御する必要がある (鈴木・宮井, 2000)。こうした状況において、放飼個体の単為発生率が高ければ、さらに不妊化率への制限が厳しくなる。しかし、今回得られた単為発生率はかなり低く、不妊化処理による雌成虫の産卵数の激減と孵化率の低下との相乗効果も期待されるため、SITに及ぼす単為発生の影響は無視できるほど小さいと考えられる。むしろ、今回初めて判明した、未交尾のままでも時をおかず産卵してしまう本種の性質はSITにとって逆に有利に働くことが期待される。

摘 要

羽化時に雌雄鑑別をして交尾させなかったイモゾウムシ *Euscepes postfasciatus* 雌成虫も、既交尾雌と同様に羽化後11日頃から産卵を行った。未交尾雌成虫は産卵加工を行わないで卵を産み落とす率が高かった。未交尾雌成虫の産下卵は一部が孵化したが、孵化率はサツマイモ片を飼料とした場合に平均0.060%、人工飼料の場合には0.048%ときわめて低く、不妊虫放飼に与える影響は無視できると考えられた。むしろ、未交尾のままでも産卵しつづける本種の性質は、不妊虫放飼法にとって極めて有利と考えられた。

引用文献

- Hiroyoshi, S., S. Moriya and Y. Shimoji (1996) A method for sexing aged individuals of the West Indian sweetpotato weevil, *Euscepes postfasciatus* (Fairmaire) (Coleoptera: Curculionidae). *Appl. Entomol. Zool.* 31: 311-313.
- 柿崎昌志 (2001) 日本産キンケクチプトゾウムシ成虫の集合性行動. *北日本病虫研報* 52: 201-203.
- Kohama, T. and Y. Shimoji (1998) Reproductive maturity of the female West Indian sweetpotato

- weevil, *Euscepes postfasciatus* (Fairmaire) (Coleoptera: Curculionidae). Appl. Entomol. Zool. 33 :1-4.
- Kohama, T. and M. Sugiyama (2000) External characteristics for sexing in the West Indian sweet potato weevil, *Euscepes postfasciatus* (Fairmaire) (Coleoptera: Curculionidae). Entomol. Sci. 3 : 43-45.
- 久場洋之・照屋 匡・榊原充隆 (2000) 不妊虫放飼法によるゾウムシ類の根絶 (9) 久米島における根絶実証事業. 植物防疫54 : 483-486.
- 榊原充隆 (2003a) イモゾウムシ成虫用人工飼料の開発. 応動昆47 : 67-72.
- 榊原充隆 (2003b) イモゾウムシの寿命及び産卵に及ぼす成虫用人工飼料の交換間隔の影響. 九病虫研会報 49 : 106-110.
- Sherman, M. and M. Tamashiro (1954) The sweetpotato weevils in Hawaii: their biology and control. Hawaii Agric. Exp. Stn. Tech. Bull. 23 1-36.
- 下地幸夫・小濱継雄 (1994) イモゾウムシの産卵行動. 応動昆38 : 43-46.
- Shimoji, Y. and T. Kohama (1996a) A simple method for collecting eggs of the West Indian sweetpotato weevil, *Euscepes postfasciatus* (Fairmaire) (Coleoptera: Curculionidae). Appl. Entomol. Zool. 31 : 37-42.
- Shimoji, Y. and T. Kohama (1996b) An artificial larval diet for the West Indian sweetpotato weevil, *Euscepes postfasciatus* (Fairmaire) (Coleoptera: Curculionidae). Appl. Entomol. Zool. 31 : 152-154.
- 鈴木芳人・宮井俊一 (2000) 不妊虫放飼法によるゾウムシ類の根絶 (5) 不完全不妊虫の利用—理論的アプローチ—. 植物防疫54 : 469-471.
- Takenouchi, Y. (1980) Experimental study on the evolution of parthenogenetic weevils (Coleoptera: Curculionidae). J. Hokkaido Univ. Educ. (Sec. II B) 31: 1-12.
- 都築 仁・浅山 哲・天野 隆・大石一史・滝本雅竜・五十川是浩・香村敏郎・釈 一郎・高松美智則・工藤悟・伊藤和久・谷口 学・井上隆雄・井澤敏彦・加藤裕司・小島 元・福永雄一・森健治郎・澤田守男・岩田久史・加藤虎治・上林 穰・尾崎典光 (1984) イネミズゾウムシの生態と防除に関する研究. 愛知農試総研報15 : 1-148.

(2004年4月28日受領; 8月25日受理)