

ダイズサヤタマバエの命名と冬寄主の発見

九州大学大学院生物資源環境科学府昆虫学教室

うえ

ち

な

み

九州大学大学院農学研究院昆虫学教室

湯

川

淳

一

はじめに

ダイズサヤタマバエは、今から84年前、神澤(1918)によって山梨県で初めて発見され、ハリオタマバエ属(*Asphondylia*)の一種であると同定された。その後、各地から本種による被害(口絵写真)が報告され、現在では本州以南~奄美、また、インドネシアや中国での分布が確認されている(湯浅・熊澤, 1937; 内藤, 1964; 湯川, 1983)。本種はダイズ以外にも、マメ科7種とカラケツメイ科1種(広義のマメ科)を夏~秋寄主として利用する。特にダイズでは、若莢をゴール化して早期落莢をもたらすため、我が国の西南暖地におけるダイズの安定生産を困難にしている。本種はこのようなダイズの重要害虫の一つでありながら、生活史、特に、越冬態が解明されておらず、種の同定がなされていなかった。

越冬態としては、成虫越冬、あるいは、莢から脱出した幼虫あるいは蛹の地中越冬、マメ科植物上のゴール内での幼虫越冬、マメ科以外の寄主植物上のゴール内での幼虫越冬(寄主交代)が考えられた。まず、成虫越冬説は、本種の成虫の口器が退化しており、寿命は長くても3日程度であるため、否定された。次の地中越冬説は、本種が晩秋までに羽化し、ゴール内に残った蛹も莢の乾燥のため死亡する(大迫ら, 1980)ことや、ハリオタマバエ属の幼虫が地中越冬する事例がないことから、否定された。マメ科植物上での越冬は、我が国ではいずれの寄主も冬期には地上部が枯れるので、不可能である。最後の寄主交代については、キプロス島のイナゴマメタマバエ *Asphondylia gennadii* の事例(ORPHANIDES, 1975)が報告されていることもあり、可能性が残されていた。しかし、ハリオタマバエ類は形態的に酷似しており、異なる寄主植物を利用している種を、形態的特徴に基づいて同種と判断することは難しく、これまで、冬寄主の確認ができずにいた(湯川, 1984)。しかし、その後の研究やDNA分析技術の進展により、本種の同定と越冬態の解明が可能になったので、最近、ダイズサヤタマバエを新種として *Asphondylia yushimai* YUKAWA et UECHI と

命名した(YUKAWA et al., 2003)。ここでは、その報告をもとに、分子生物学的手法を用いて、本種の同定を行いたいきさつや、寄主交代を伴う本種の生活史を紹介する。

I 冬寄主植物候補の選定と標本の採集・保存

虫えい図鑑(湯川・榎田, 1996)には、30年以上にわたって採集されてきた日本産ハリオタマバエ類のゴールが、18科20種の植物から記録されている。それらの寄主植物のうち、バクチノキ(バラ科)、キツタ(ウコギ科)、タニウツギ属(スイカズラ科)がダイズサヤタマバエの冬寄主として浮かび上がってきた。これらの植物には冬期にゴールが存在し、ダイズサヤタマバエの分布域にも見られる。また、ダイズサヤタマバエの秋の羽化時期が、冬寄主候補の開花時期や越冬芽存在時期といった産卵に好適な時期と一致する。さらに、これらの植物上のゴールからタマバエが羽化する時期(初夏)が、早生ダイズや野生マメ科植物の開花時期に合致する。これらの植物上にあるゴールを日本各地から採集し、解剖や飼育により成熟幼虫や蛹、成虫を得て、70~75%エタノールと99.5%アセトンに保存した。

II ハリオタマバエ属各種との形態的比較

エタノールに保存したタマバエの幼虫、蛹、成虫のプレパラート標本を作製し、生物顕微鏡で形態を観察した。また、マメ科を寄主とする外国産の種については、スミソニアン博物館(アメリカ)と自然史博物館(イギリス)、植物保護学研究所(オランダ)所蔵の標本を検鏡し、原記載論文も参照した。

全北区でマメ科を利用するハリオタマバエ類は、蛹の上部顔面突起や下部顔面突起の数と配列(図-1)などによって、大きく二つのグループに分けられる。一方は、上部顔面突起を2~3本もち、もう一方は、上部顔面突起を1本だけもっている。*A. sarothamni*, *A. ervi*, *A. cytisi*, *A. lupini*, *A. miki*, *A. pongamiae* など、ほとんどの種は前者に含まれる。

ダイズサヤタマバエは、ケーパータマバエ *A. capparisis*、トウガラシサヤタマバエ *A. capsici*, *A. websteri* と

ともに後者に含まれる。これらのうち *A. websteri* は幼虫の形態的特徴から、同じグループの他種と明らかに区別できる。残りの3種については、GAGNÉ and ORPHANIDES (1992) によって、トウガラシサヤタマバエが、非常に広い寄主範囲をもつイナゴマメタマバエの新参同物異名にされるとともに、ダイズサヤタマバエとケーパータマバエもイナゴマメタマバエの新参同物異名である可能性が示唆されていた。

しかし、下部顔面突起の配列によって、ダイズサヤタマバエは、イナゴマメタマバエやケーパータマバエと区別できることが判明した。すなわち、イナゴマメタマバエとケーパータマバエでは、下部顔面突起が横一列に並んでいる(図-1)のに対し、ダイズサヤタマバエでは中央の突起が、両側の突起より下方に位置している(図-2)。これによって、ダイズサヤタマバエはマメ科を寄主とする全北区のハリオタマバエ類とは区別できたが、下部顔面突起のこのような凸凹の配列は、日本産ハリオタマバエ類の共通の形質であることが判明した(YUKAWA, 1971; 上地・湯川, 未発表)ので、それらとの区別は後述のようなDNA分析によって行った。

III DNA 分析

ミトコンドリアDNAのCOI領域は多くの昆虫の種

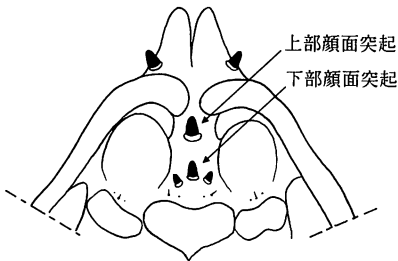


図-1 ハリオタマバエ類の蛹顔面形態 (MÖHN, 1961 より改変)

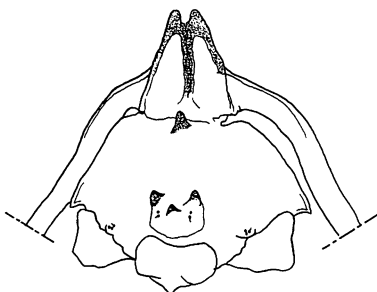


図-2 ダイズサヤタマバエの蛹顔面形態

内変異や種間関係の解析に使われている。この領域の439 bpを用い、①本種の種内変異、②本種と近縁とされていたイナゴマメタマバエ、③冬寄主候補上にゴールを形成するタマバエ類、④ヤマハギにゴールを形成する、本種とされている個体、での変異の有無・大小を調べた。②では、2001年9月にインドネシアでトウガラシの莢から採集したイナゴマメタマバエ(=トウガラシサヤタマバエ)を用いた。

①の種内変異については、3種類のハプロタイプが認められた(図-3)が、各タイプ間の変異はわずか1~3 bpと小さいものだった。これらの変異は地域変異を示すものではなく、しばしば、同一個体群内でも見られた。②の本種とイナゴマメタマバエとの間には、アミノ酸残基においても19もの差異があることがわかり、形態(蛹顔面)による種の区別が裏付けされた。③では、冬寄主候補上にゴールを形成するタマバエ類のうち、バクチノキミタマバエのハプロタイプ、3タイプすべてが、本種のいずれかと一致した(図-3)。キヅタミタマバエの塩基配列は、本種の配列と完全に一致するものはなかったが、わずか2~3 bpの違いだった(図-3)。一方、キヅタツボミタマバエや、ウツギメタマバエの配列は、本種と大きく異なっていた(図-3)。④のヤマハギから得られた個体の配列は、3タイプ中2タイプが、本種のもと完全に一致した。これらの結果から、ヤマハギから採集されたタマバエと、バクチノキミタマバエは、ダイズサヤタマバエと同一種であることが明らかとなった。ヤマハギは従来から夏~秋寄主として知られていたものであるが、バクチノキは、初めてダイズサヤタマバエの冬寄主であることが判明した。

なお、キヅタミタマバエは、塩基配列の変異が小さく、おそらく、ダイズサヤタマバエと同一種と考えているが、完全な一致を見なかったため、現時点では冬寄主と断定するのを控えている。

IV 生態情報

1 バクチノキミタマバエの冬期における齢構成の変化と羽化時期

DNA分析の結果、ダイズサヤタマバエと同一種であることが確実となったバクチノキミタマバエの越冬状況と羽化時期を詳細に知るため、1977~78年に鹿児島市の城山で、2000年春には福岡市南公園で、越冬調査や羽化調査を行った。その結果、このタマバエは1齢幼虫で越冬後、3月に入ってから2齢、3齢へと成長し、4~5月にゴールの中で蛹になり、約1週間後に成虫となって羽化することが明らかとなった(YUKAWA et al.,

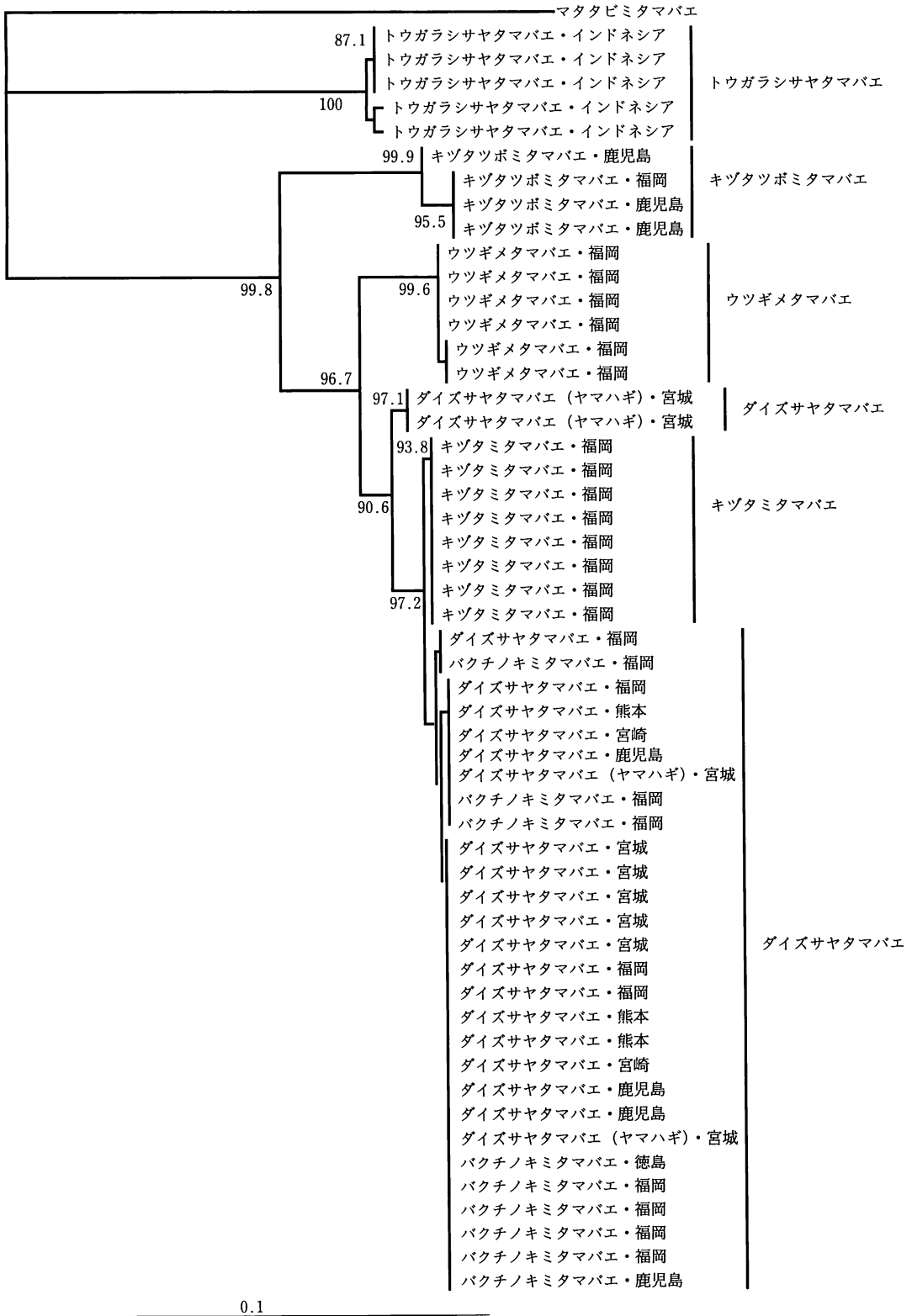


図-3 ミトコンドリアDNA (COI 領域) 439 bp に基づく近隣結合樹
 ブートストラップ確率(%)は各枝の分岐点に表示 (YUKAWA et al., 2003 より改変)。

2003)。

2 ダイズサヤタマバエの最も早い飛来・産卵時期とその分散能力

ダイズサヤタマバエは、いつごろからダイズに飛来・産卵するのだろうか？ 1980～82年に、鹿児島市で3月上旬から4月にかけてダイズを早播きし、播種後60～70日目（開花後10～20日）に、若莢内のタマバエ幼虫や蛹の有無を確認した結果、早ければ3月上旬に播種したダイズも加害されることがわかった（YUKAWA et al., 2003）。つまり、ダイズが利用可能でさえあれば、本種は5月上～中旬（若莢期）に飛来し、産卵することが明らかになった。通常、この時期にはダイズは栽培されていないため、野生マメ科植物を利用していると考えられる。

また、ダイズサヤタマバエは、最も近いダイズ栽培地から4 km以上も離れた鉢植えのダイズにも産卵したことが明らかになり、かなり高い分散能力をもっていることが証明された（YUKAWA et al., 2003）。

V 分布情報

我が国ではダイズサヤタマバエは、本州以南から奄美大島まで分布が確認されているので、冬寄主であることが判明したバクチノキに形成されたゴールと、冬寄主である可能性の高いキヅタの実に形成されたゴールの過去の採集記録を調べ、ダイズサヤタマバエとの分布の重なりを確認した。

バクチノキミタマバエのゴールは、これまで、鹿児島県からのみ記録があった（湯川・榎田, 1996）が、最近、京都市、徳島県、福岡県からも発見され、いずれもダイズサヤタマバエの分布範囲内であることが判明した（YUKAWA et al., 2003）。

キヅタミタマバエのゴールについても、すでに記録があった福岡県と鹿児島県（YUKAWA, 1976）に加え、京都市や長崎県の対馬、山口県、徳島県でも発見された。さらに、1970年代に、すでに埼玉県でも採集されていたことがわかり（薄葉, 2001, 私信）、いずれの地域もダイズサヤタマバエの分布範囲内であることが判明した。

VI 夏～秋寄主植物について

田村（1952）は寄主植物のフェノロジーに基づき、ダイズサヤタマバエの野生マメ科寄主を、ダイズの前期、同期、後期寄主に分類し、ダイズの被害程度は、野生寄主の豊富さと関わりがあることを述べた。そのため、野生マメ科寄主上のダイズサヤタマバエの研究も行われてきた（内藤, 1964 など）。

先述のように、ヤマハギが夏～秋寄主であることが確認されたので、ダイズサヤタマバエが、複数属にわたるマメ科植物を利用していることが改めて明らかとなった。他の既報の野生マメ科寄主についても、DNAによる再確認が必要ではあるが、湯浅・熊澤（1937）や田村（1952）の研究は、これらの野生マメ科植物が夏～秋寄主として利用される可能性を支持している。

ダイズサヤタマバエ以外にも、夏から秋にかけてノブドウやヤブガラシ、ハナイカダ、ヤマハゼなどを利用するハリオタマバエ類がいて、それらは蛹顔面の形状など形態的にダイズサヤタマバエと酷似している。現在、筆者らは、これらの種についてもDNA分析をすすめているが、これまでのところ、ダイズサヤタマバエと近い、あるいは、一致する塩基配列をもっているものは見つかっていない。このことから、ダイズサヤタマバエは、広義のマメ科植物だけを夏～秋にかけて利用していると考えている。

VII ダイズサヤタマバエの生活史のまとめ

ダイズサヤタマバエ成虫は、5月にバクチノキの実のゴールから羽化するが（図-4）、バクチノキの開花期は秋であり、5月に産卵可能な幼果は存在しないので、産卵できるような代替寄主を探さなければならない。標的となる植物は、田村（1952）のいう、いわゆる、ダイズ前期寄主であるクララのような野生マメ科植物に違いない。もちろん、早播きされればダイズを利用できる。

ダイズサヤタマバエは、夏～秋寄主上で2～3世代を過ごす。中～晩秋になると利用可能なマメ科植物の若莢がなくなる（大迫ら, 1980）ので、バクチノキの幼果に飛来し、産卵する（図-4）。

本種が寄主交代をするという発見は、キプロス島のイナゴマメタマバエの例に次いで、ハエ目で2番目の事例となる。これらの例から、ハリオタマバエ属においては、寄主交代が普遍に行われている可能性が示唆され

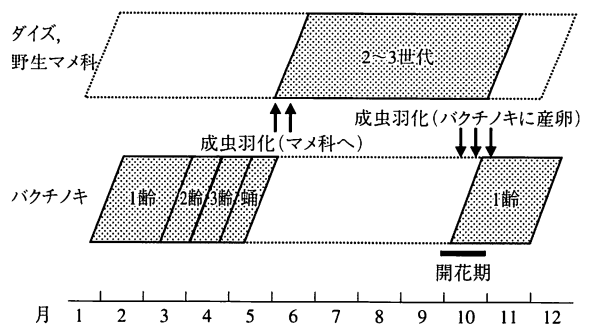


図-4 ダイズサヤタマバエの生活史の模式図

た。したがって、今後、形態的に酷似している本属のタマバエをDNAで比較することにより、さらに、夏～秋寄主と冬～春寄主の組み合わせが発見され、多くのハリオタマバエ類の生活史が明らかになるに違いない。

ダイズサヤタマバエの冬寄主の発見は、越冬世代に対する新たな防除技術の確立に貢献できるであろう。

謝辞 ダイズサヤタマバエの研究では、湯嶋 健、梅谷 献二、岡田 齊夫、内藤 篤、山下 幸彦、堀切 正俊、城所 隆、薄葉 重、郷右近 勝夫、行成正 昭、津田 みどりの諸氏、鹿児島大学農学部害虫学教室在籍の学生諸氏(当時)など多くの方々のご協力をいただいた。ここに厚くお礼申し上げる。

引用文献

- 1) GAGNÉ, R. J. and G. M. ORPHANIDES (1992): Bull. Ent. Res. 82: 313~316.
- 2) 神澤恒夫 (1918): 病蟲雜誌 5: 283~285.
- 3) MÖHN, E. (1961): Senck. Biol. 42: 131~330.
- 4) 内藤 篤 (1964): 応動昆 8: 300~304.
- 5) 大迫壮一ら (1980): 九病虫研究会報 26: 131~133.
- 6) ORPHANIDES, G. M. (1975): Bull. Ent. Res. 65: 381~390.
- 7) 田村市太郎 (1952): 大豆の虫害に関する生態学的研究, 関東東山農業試験場, 東京, 287 pp.
- 8) 湯淺啓温・熊澤隆義 (1937): 植物及動物 5: 1561~1562.
- 9) YUKAWA, J. (1971): Mem. Fac. Agr. Kagoshima Univ. 8: 1~203.
- 10) ——— (1976): ibid. 12: 109~123.
- 11) ——— et al. (2003): Bull. Ent. Res. 93: 73~86.
- 12) 湯川淳一 (1983): 応動昆 27: 265~269.
- 13) ——— (1984): 植物防疫 38: 458~463.
- 14) ———・榭田 長 (1996): 日本原色虫えい図鑑, 全国農村教育協会, 東京, 826 pp.

書評

次世代の農業開発
—ニューナノテクノロジーによる
探索と創製—
日本農業学会 編 B5判 316 ページ上製本
定価本体 8,000 円+税
(株)ソフトサイエンス社発行 ISBN4-88171-102-4

本書は日本農業学会の21世紀記念事業の一環として刊行された出版物の一つである。一読するとまずこれまでの農業・植物保護の成書とは異なる清新な印象を受ける。従来農業の探索研究における化学と生物学の関係は、一方は合成、他方は殺生効果を見出す生物検定に特化し、よそよそしさがあったともいえるが、本書では生物学の進歩、とりわけ昆虫・微生物・植物、またこれらの相互作用に関する分子生物学、分子遺伝学的知見から病害虫雑草の弱点を、また作物の防御戦略を同定し、およそ植物保護に役立ちそうな標的の窓口を大きく広げて見せている。

第I編「分子設計」では化学的視点に留まらず、遺伝子やDNA、生活環、生物間相互作用に着目して活性物質の探索を試みており、植物・微生物・昆虫起源天然物、合成物を問わず、殺生効果をこえた生物活性物質の膨大なライブラリーが今後提供されよう。特にコンビナトリアルケミストリーにより作り出される多数の化合物の評価にはハイスループットスクリーニングシステムの充実が欠かせない。他方、製造面では環境に配慮したグリーンケミストリーへの認識が重要であり、本書はこれらに触れている。

第II編「新規ターゲットの探索と新しいタイプの防除剤」は、害虫・病害・雑草防除剤にわけているが、共通してみられるのは、対象生物のゲノムが次第に判明し、ポストゲノム時代へと入りつつあることである。各種の昆虫受容体の構造、生理現象の分子的・遺伝子的基礎が判明しつつあり、害虫への選択作用剤デザインの基盤が整備されつつある。またBT剤、ウイルス剤の現況・

展望が詳述されている。病害関係では、作物の全身獲得抵抗性誘導の機構、特に plant activator による誘導機構、病害抵抗性の崩壊機構が判明しつつあり、新しい plant activator 探索のスクリーニング法も提示された。薬剤排出トランスポーターの制御は病害防除に深く係りあっている。糸状菌のゲノム解析から作用点の情報量は圧倒的に増え、病原性に関する遺伝子の検索、遺伝子クローニング、標的酵素・タンパクの発見が可能となりつつある。進歩の一例をイネいもち病の感染初期過程の分子レベルでの詳細な解析に見ることができよう。除草剤については第一次作用点がかかなり明らかになっているが、枯死にいたる過程には不明な所が多い。既存除草剤の標的をコードする遺伝子の数は植物の全遺伝子のほんの一部分にしか過ぎず、このことは多数の遺伝子機能の解明と有用遺伝子の同定の必要性を示し、遺伝子破壊などのアプローチが提示されている。雑草抑制の潜在的標的酵素・受容体がこれまででも数十種知られているが、実用剤にいたるには枯草剤から抑草剤への意識転換が必要であろう。またコンピュータ上で標的酵素の活性中心にフィットする構造をもつ化合物をライブラリーから選抜する in silico スクリーニングも行われよう。

第III編「植物機能改良剤」ではストレス耐性を植物に与えるブラシノリド、アブシジン酸の作用機構、利用可能性に加えて、各種のストレス緩和化合物と細胞の応答、これに係る遺伝子群の働きの記載がある。地球規模での汚染、予測される環境変動の時代、作物への環境ストレスの緩和は重要課題である。その他本書では、植物の内在性信号物質として近年発見された植物のペプチド因子、家庭防疫薬、ヘテロ環と創薬、コンピュータケミストリーと興味ある話題に事欠かない。

ともあれ今日の化学、生物学、コンピュータサイエンスのすべてを動員しての農業研究開発の動向が本書から見てとれよう。個別専門書としての読み方もあるが、むしろ全体を通観して時代のすう勢を感じ取り、自らの研究開発戦略の糧とされたい。

(山本 出 東京農業大学名誉教授)