

果樹カメムシ類の天敵、 マルボシヒラタヤドリバエの寄生生態

農業技術研究機構果樹研究所 ひ 桧 垣 がき もり 守 お 男

は じ め に

ヤドリバエ科昆虫はすべて内部寄生性で、様々な分類群の昆虫に寄生する。これまでに世界から約 8,200 種が記録されており、ハエ目の中で最大のグループを形成している（島・一木、2001）。ヤドリバエは外部形態や内部形態のほか、生活史や生理的特性にも非常に大きな多様性が認められている（島・一木、2001）。また、多くの種が植食性の昆虫に寄生することから、害虫の生物的防除における天敵資材として、寄生蜂類に匹敵するほどの利用可能性を有すると考えられている（GREATHEAD, 1986）。しかしながら、一般的にヤドリバエ科昆虫についての研究は少なく、不明な点が多い。

ヤドリバエの多くは寄主に卵を産み付け、ふ化幼虫が寄主体内に食入する。しかし、幼虫は寄主をすぐ殺すのではなく、生存している寄主の体内で発育する。このことは、寄主がヤドリバエの寄生を受けても、しばらくの間摂食や発育を続けることを示しており、寄主が害虫の場合には、作物に対する加害がしばらく続くことになる。また、寄主が成虫の場合には、繁殖活動が継続し、個体群の増殖に寄与することも考えられる。そのため、寄生が寄主の発育や繁殖にどのような影響を与えるのかを明らかにすることは、ヤドリバエの天敵としての働きを評価するために必要不可欠である。

マルボシヒラタヤドリバエ (*Gymnosoma rotundatum*) は、ヒラタヤドリバエ亜科の中でも最も有名な種の一つである。ヒラタヤドリバエ亜科はほとんどの種がカメムシ科昆虫を寄主として利用しており、マルボシヒラタヤドリバエも果樹の重要害虫であるチャバネアオカメムシ (*Plautia crossota stali*) の成虫に寄生する天敵として知られている。本種に寄生されたカメムシは比較的短期間のうちに死亡することから、本種はカメムシの密度低下に有效地に働いていると考えられている（山田・宮原、1979）。

Development of a Tachinid Parasitoid, *Gymnosoma rotundatum* (Diptera: Tachinidae) on *Plautia crossota stali* (Heteroptera: Pentatomidae), and its Effects on Host Reproduction. By Morio HIGAKI

(キーワード：ヤドリバエ科、マルボシヒラタヤドリバエ、カメムシ科、チャバネアオカメムシ、寄生)

田・宮原、1979)。しかしながら、本種の寄主体内での発育や、寄主の生殖能力への影響に関する詳細な研究はこれまで行われてこなかった。ここでは、筆者がこれまでに得た結果 (HIGAKI, 2003) をもとに、マルボシヒラタヤドリバエの寄生が寄主チャバネアオカメムシの生殖能力に及ぼす影響、およびチャバネアオカメムシの性差や栄養状態がマルボシヒラタヤドリバエの発育に及ぼす影響、の 2 点を中心述べる。

I 野外での発生経過

マルボシヒラタヤドリバエ成虫は雌雄ともチャバネアオカメムシ雄成虫が放出する集合フェロモンに誘引されることが知られている (守屋ら, 1993; 三代・大平, 2002)。チャバネアオカメムシの集合フェロモンはすでに構造が決定され (SUGIE et al., 1996), 人工的な合成も可能となっている。茨城県つくば市の果樹研究所内で 1999 年から 2002 年までの 4 年間、この合成集合フェロモンを用いてマルボシヒラタヤドリバエの飛来消長を調査したところ、年次変動はあるものの 4 月から 10 月まで連続して成虫が飛来することがわかった。ただし、飛来数が夏場に減少するため、飛来消長は春と秋の二つのピークをもつ。

越冬は寄主体内で幼虫態で行う。1999 年秋に野外で寄生個体を採集して網室で飼育したところ、9 月下旬までに採集された個体からは年内にハエ幼虫が脱出して蛹化・羽化へと至ったが、10 月以降に採集された個体からは年内の幼虫脱出はわずかで、大多数が翌春に脱出した (桧垣, 未発表)。

II 寄 生 様 式

マルボシヒラタヤドリバエの雌成虫は、チャバネアオカメムシの背中に飛び乗り、カメムシが振り落とそうと暴れて翅を開いた瞬間に、堅い卵殻に包まれた卵を腹部背面、つまり翅の下の柔らかい体表に直接産み付ける。このように卵を柔らかい体表上に産み付ける行動は、ふ化幼虫のカメムシ体内への食入を容易にするための適応であろうと考えられている (山田・宮原, 1979)。

野外では寄主に産み付けられる卵は通常 1 個のみであるが、時には、2~3 個産み付けられる場合もある。産

み付けられた卵は数日でふ化し、ふ化幼虫はカメムシ体内に入り込んで発育する。寄主体内で呼吸するために、ハエ幼虫は自分の腹部末端にある気門をファネル (funnel) と呼ばれる漏斗状の構造物で寄主の気管に接続する。寄生されたカメムシを解剖しても筋肉や組織を食べられた様子はなく、ハエ幼虫は主に寄主の体液を摂取していると思われる。十分発育した幼虫は寄主の肛門付近から脱出し、数時間で団蛹を形成する。寄主は、ハエ幼虫の脱出後数日以内に例外なく死亡する。

III 累代飼育法

マルボシヒラタヤドリバエ成虫の飼育は、ステンレス製金網で囲った飼育ケージ（30×30×30 cm）内で行い、餌として角砂糖と脱脂綿に含ませた水を供した。採卵のために、当研究室で累代飼育しているチャバネアオカメムシ成虫を飼育ケージ内に放し、1日後に回収した。寄生の有無を調査し、寄生された個体は次のようにして飼育した。スチロール製容器（直径 15 cm×高さ 9 cm）内に、寄生個体約 30 頭を収容し、生落花生、大豆種子および脱脂綿に含ませた水を与えた。通気のため、容器の上蓋には直径 6 cm の穴を開け、ナイロン製の網で塞いだ。カメムシの体内から脱出し、蛹化したハエは、底に湿らせたティッシュペーパーを敷いたプラスチック製容器（直径 5 cm×高さ 4 cm）内に保存した。容器の上蓋には通気のために、ピンセットで多数の小さな穴を開けた。以上の飼育は、すべて 22.5 °C、16 L–8 D 条件で行った。

IV ハエの産卵能力と寿命

マルボシヒラタヤドリバエの交尾は小さなプラスチック製容器(直径5cm×高さ4cm)内でも容易に起こり、羽化当日から観察された。産卵は羽化翌日には始ま

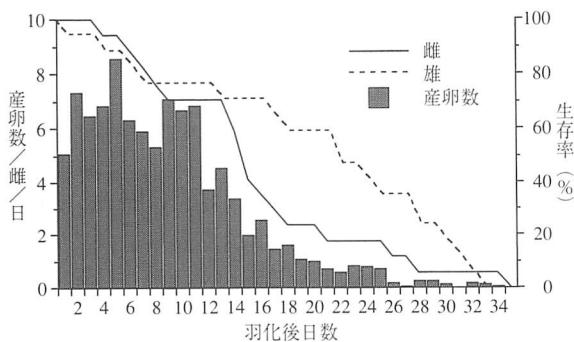


図-1 マルボシヒラタヤドリバエの産卵数と生存率の時間的变化 (HIGAKI, 2003)
羽化後, 21~22 °C, 16 L–8 D 条件で飼育した。

り、21~22 °Cでは産卵期間は平均で14.9日（範囲：2~34日）、産卵数は98.1個（範囲：8~208個）であった。雌成虫は生存期間中ほぼ毎日産卵した（図-1）。平均寿命は雄成虫で20.1日、雌成虫で15.8日であった。

V 寄主の性、体サイズおよび寄主当たり 産卵数がハエ幼虫の発育に及ぼす影響

マルボシヒラタヤドリバエはチャバネアオカメムシの雌雄いずれにも寄生するが、チャバネアオカメムシの体サイズには性差があり雌の方が大きいため、寄主の性がハエ幼虫の発育に影響している可能性がある。また、野外ではときおり卵を複数個産み付けられているカメムシが観察されるが、その際産み付けられた卵の数がハエ幼虫の発育に影響を与えている可能性がある。この2点について調査した。

ハエの飼育ケージに供試するカメムシの数あるいは供試時間を調節して、卵を1個または2個産み付けられた雌雄個体を用意した。それらのカメムシをガラスシャーレ（直径9cm）内で個別飼育し、カメムシ体内から脱出・蛹化したハエ個体について生体重を測定した。得られた実験データについて、二要因（寄主の性と産み付けられた卵の数、あるいは寄主の性とハエの性）の分散分析を行った（詳細は HIGAKI, 2003 を参照されたい）。

その結果、卵を2個産み付けられてもカメムシ体外に脱出するハエ幼虫は例外なく1匹であった。また、カメムシに産み付けられた卵の数が異なっても、ハエの幼虫期間 ($p=0.428$) や体サイズ ($p=0.305$) はほぼ同じであった(表-1)。寄主の性差に関しては、カメムシ雌成虫に寄生した個体の方が雄成虫に寄生した個体よりも幼虫期間が長く ($p<0.001$)、体サイズが大きくなつた ($p<0.001$) (表-1)。

表-2に、カメムシの雄、雌それぞれを寄主にした場合について、出現したハエの幼虫期間、蛹期間、成虫の頭幅、体重を雌雄別に示した。寄主が雄の場合と雌の場合に分けてみると、幼虫期間 ($p=0.017$) 以外はどの

表-1 寄主の性と産み付けられた卵の数がハエの幼虫期間、蛹生体重に及ぼす影響 (HIGAKI, 2003)

寄主の性	寄主当たりハエ卵数	N	脱出幼虫数	幼虫期間(日) ^{a)}	蛹生体重(mg)
雄	1	50	27	15.22±0.22	35.66±0.74
	2	50	26	15.65±0.28	34.51±0.86
雌	1	50	30	16.73±0.30	42.34±1.07
	2	50	31	16.84±0.45	41.39±1.22

平均土標準誤差。飼育条件は 22.5 °C, 16 L-8 D. 羽化後 10 日目のチャバネアオカメムシを寄主として用いた。^{a)} 卵期間を含む。

表-2 寄主の性がハエの幼虫・蛹期間、成虫体サイズに及ぼす影響 (HIGAKI, 2003)

寄主の性	ハエの性	幼虫期間 (日) ^{a)}	蛹期間 (日)	成虫頭幅 (mm)	成虫体重 (mg)
雄	雄	15.28±0.26 (25)	12.00±0.13 (25)	2.85±0.02 (23)	25.40±0.60 (22)
	雌	15.65±0.29 (23)	12.44±0.14 (23)	2.79±0.03 (23)	24.71±0.70 (23)
雌	雄	16.17±0.20 (24)	12.46±0.12 (24)	2.98±0.03 (24)	29.35±0.70 (24)
	雌	17.20±0.38 (25)	12.36±0.10 (25)	2.98±0.02 (24)	32.03±0.79 (24)

平均土標準誤差 (n)。飼育条件は 22.5°C, 16 L-8 D。羽化後 10 日目のチャバネアオカメムシを寄主として用いた。^{a)}卵期間を含む。

表-3 寄主の餌条件の違いがハエの幼虫期間・蛹サイズ・羽化率、寄主の産卵数に及ぼす影響 (HIGAKI, 2003)

餌条件 (区)	N	脱出幼虫数	羽化成虫数	幼虫期間 (日) ^{a)}	蛹体重 (mg)	寄主の産卵数
毎日給餌	60	40	雄 15 雌 19	16.07±0.35 16.32±0.29	42.49±1.42 41.98±1.50	36.75±2.47
	60	36	雄 20 雌 9	16.65±0.26 17.33±0.37	41.33±1.24 44.16±2.07	21.61±1.24
無給餌	80	39	雄 17 雌 16	15.82±0.27 16.63±0.58	27.42±1.20 27.23±1.66	18.23±1.78

平均土標準誤差。飼育条件は 22.5°C, 16 L-8 D。羽化後 14 日目のチャバネアオカメムシを寄主として用いた。^{a)}卵期間を含む。

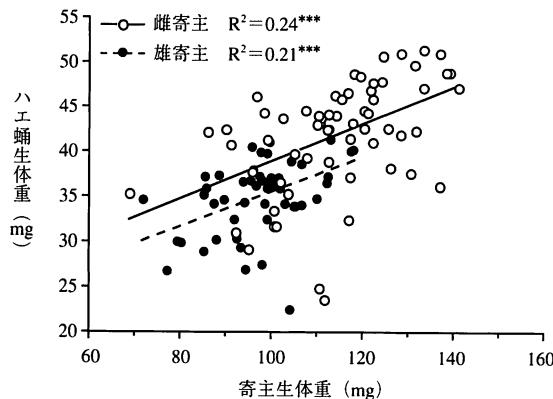


図-2 寄主とハエ蛹の体サイズの関係 (HIGAKI, 2003)
寄生されたカメムシを 22.5°C, 16 L-8 D 条件で飼育した。*** 0.1% 水準で有意。

項目でも 5% 水準でハエの雌雄間に有意差はなかった (蛹期間 : $p=0.170$, 成虫頭幅 : $p=0.265$, 成虫体重 : $p=0.151$)。したがって、寄主の性がハエの発育に大きく影響していることが明らかとなった。

寄主の体重とその寄主から脱出したハエの蛹体重をプロットしてみた (図-2)。カメムシの体サイズは雄より雌の方が大きいこと、また、ハエも雌に寄生した場合の方が雄に寄生した場合よりも体サイズが大きくなる傾向にあることがわかる。さらに、寄主が雌雄どちらの場合でも、体の大きな寄主からは体の大きなハエが出てくるという関係があった。

VI 寄主の栄養状態がハエの幼虫発育に及ぼす影響

マルボシヒラタヤドリバエ幼虫は寄主から栄養分を摂取しながら寄主体内で発育するため、寄主の栄養状態はハエ幼虫の発育に影響を与えると予想される。そこで、羽化後 14 日目の成熟したチャバネアオカメムシ雌成虫を寄主として用い、これらを寄生開始日に、毎日給餌区、5 日に 1 回給餌区、無給餌区の 3 区に分けた。いずれの区にも、給水は行った。得られた実験データについて、ハエ幼虫の脱出率と羽化率については χ^2 乗検定を、寄主の産卵数については一要因の分散分析を行った。また、ハエの幼虫期間と蛹体重については二要因 (寄主の栄養条件とハエの性) の分散分析を行い、有意性の見られた要因について一要因の分散分析を行った (詳細は HIGAKI, 2003 を参照)。その結果、蛹化率・羽化率には 5% 水準で処理区間に有意な差がなく (蛹化率 : $p=0.094$ 、羽化率 : $p=0.195$)、幼虫期間も処理区間でほぼ同じ ($p=0.079$) であったが、寄主の産卵数とハエの蛹体重には違いが見られた (表-3)。寄主の産卵数は毎日給餌区が他の 2 区に比べて有意に多く ($p < 0.001$)、蛹体重は無給餌区で他の 2 区に比べて有意に軽い ($p < 0.001$) ことがわかった。5 日に 1 回給餌区に着目すると、蛹体重は毎日給餌区とほぼ同じであるのに、産卵数は有意に少なく、無給餌区と変わりない。このことから、5 日に 1 回給餌区では、外部から取り入れた栄

養分がハエの発育に使われてしまい、寄主卵の発育には使われなかつたと推測される。

VII 寄生が寄主の生殖能力へ及ぼす影響

1 雌成虫

ヤドリバエの寄生がカメムシ類の雌成虫の産卵能力を減少させるいくつかの例が知られている。例えば、*Trichopoda pennipes* に寄生されたミナミアオカメムシは非寄生個体に匹敵する産卵能力を保持し続けるが、寿命が短縮するため、生涯産卵数では非寄生個体に劣る (HARRIS and TODD, 1982)。あるいはほかの例として、*Hyalomya aldrichi* に寄生された *Nysius ericeae* ではほとんど産卵できないことが報告されている (CLAUSEN, 1940)。そこで、チャバネアオカメムシ雌成虫の産卵能力に対するマルボシヒラタヤドリバエの寄生の影響を知るために、以下のような実験を行った。羽化後4日目 (未成熟個体) と14日目 (成熟個体) に寄生を受けたカメムシ雌成虫の2群を作り、シャーレ (直径9cm) 内で、寄生雌1匹と非寄生雄1匹をペアにして飼育した。そして、産卵数と卵の眼点形成率 (正常な胚子発生率) および成虫の死亡を調査した。

4日目寄生区でも産卵は起こるが、産卵期間は約1週

間であり、産卵数は非常に少なかった。14日目寄生区では、4日目寄生区よりは産卵数が多いものの産卵期間は寄生後約10日間であった。両区とも寄生を受けてから20日弱でハエ幼虫が脱出し、寄主が死亡した (図-3 A, B)。また、産卵数は、両区とも非寄生区に比べて著しく少なかった (表-4)。

図-3 C, D は、カメムシの産下卵のうち、眼点の形成された卵の割合を示している。4日目寄生区、14日目寄生区ともに、産卵数が減少していくのに伴い、正常に発育できる卵の割合も減少した。このように、カメムシ雌成虫に対するハエの寄生の影響は産卵数の減少だけではなく、産下卵中の健全卵の割合の減少という形でも現れた。

産卵に対する寄生の影響は、卵塊サイズや卵サイズにも及ぶ。通常チャバネアオカメムシは14卵粒の卵塊で産卵する。非寄生個体は安定して約14卵の卵塊を産むが、寄生個体は日を追うごとに卵塊サイズが小さくなっていく。また、産下卵の直径を測ったところ、非寄生個体の産下卵では直径は一定しているのに対し、寄生個体では寄生されてから6日を過ぎると卵の直径が急激に小さくなかった。

以上のように、ハエの寄生を受けると産卵数が減少す

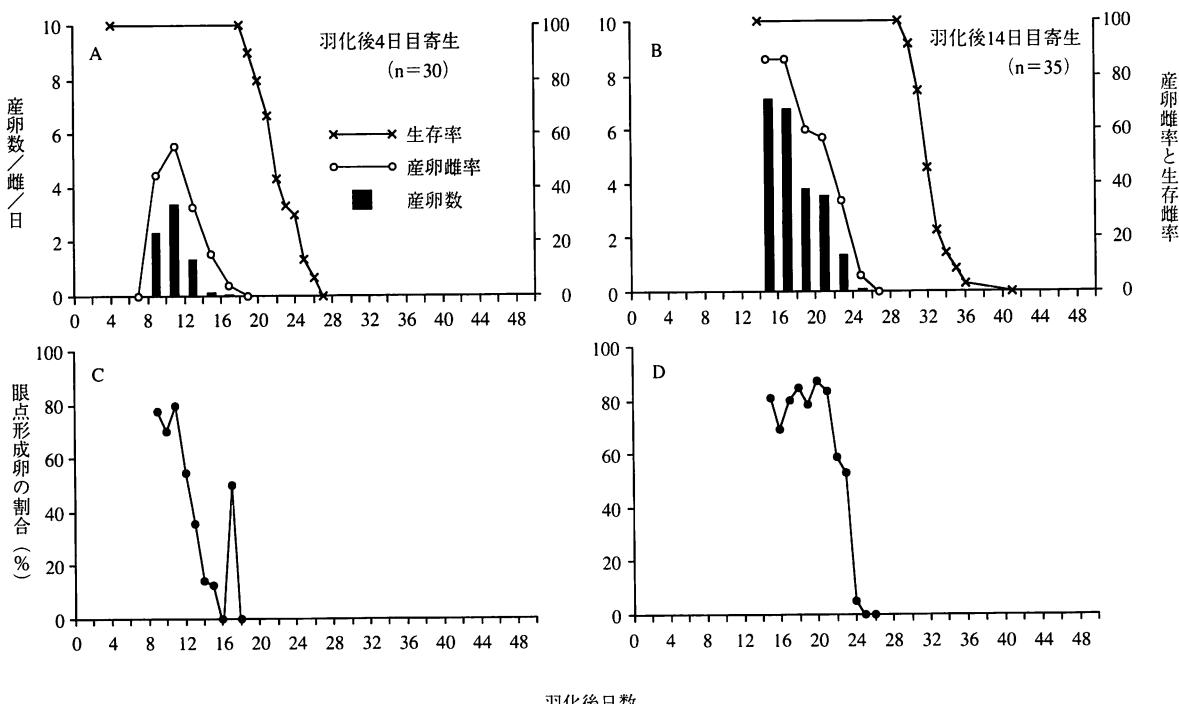


図-3 ハエの寄生がカメムシ雌成虫の産卵・寿命に及ぼす影響 (HIGAKI, 2003)

羽化後4日目と14日に寄生されたカメムシ雌成虫を22.5°C, 16 L-8 D 条件で飼育した。

表-4 ハエの寄生が寄主の生存期間と生殖能力に及ぼす影響 (HIGAKI, 2003)

	N	生存期間 (日)	産卵数	眼点形成卵数
羽化後 4 日目寄生	30	22.63±0.44 (18.63±0.44) ^{a)}	14.40±1.39	8.63±1.23
羽化後 14 日目寄生	35	31.71±0.34 (17.71±2.11) ^{a)}	45.26±2.59 ^{b)}	34.80±3.20
対照 (非寄生)	40	42.45±3.31	212.45±21.73 (166.48±20.20) ^{b)}	170.93±18.32 (135.60±16.74) ^{b)}

平均±標準誤差。飼育条件は 22.5 °C, 16 L—8 D。^{a)} 寄生後の寿命。^{b)} 羽化後 14 日目以降の卵数。

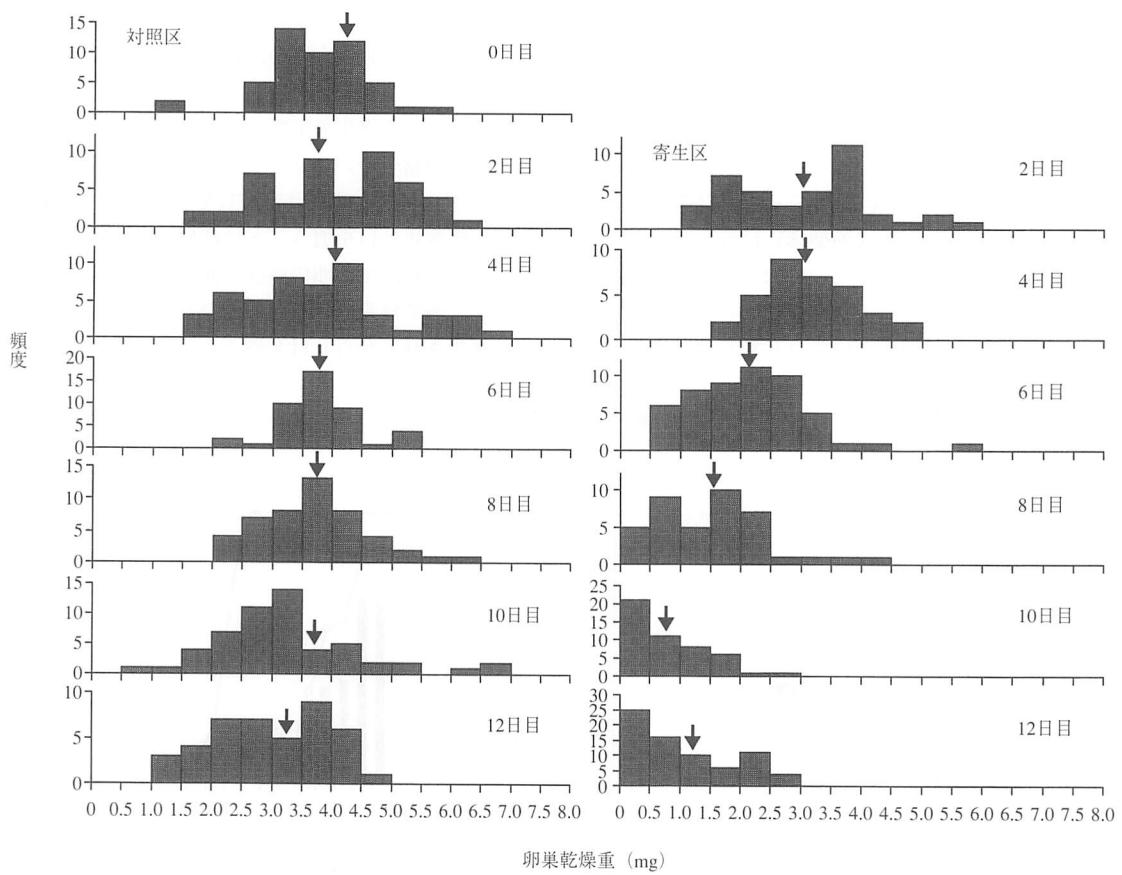


図-4 ハエの寄生がカメムシ雌成虫の卵巢に及ぼす影響 (HIGAKI, 2003)

寄生区では、羽化後 14 日目に寄生されたカメムシ雌成虫を用いた。図中の日数は、いずれの区も羽化後 14 日目を 0 日目としている。22.5 °C, 16 L—8 D 条件で飼育した。矢印は平均を表している。

るとともに、卵塊サイズ・卵サイズも減少することが明らかとなった。寄生されたカメムシを解剖して観察したところ、寄生後 6 日を過ぎると卵巢が急速に萎縮していくのが観察された(図-4)。

2 雄成虫

寄生されたカメムシ雌成虫の生殖能力は比較的調べられているものの、寄生されたカメムシ雄成虫の生殖能力

を調査した例はほとんどない。BEARD (1940) の報告は数少ない例の一つであり、*Trichopoda pennipes* に寄生された *Anasa tristis* 雄成虫について、寄生雄の精巣は萎縮するものの生殖能力は減少しないことを明らかにした。しかし、彼の論文には生殖能力の経時的な調査データが示されていない。そこで、マルボシヒラタヤドリバエの寄生がチャバネアオカメムシ雄成虫の生殖能力に及

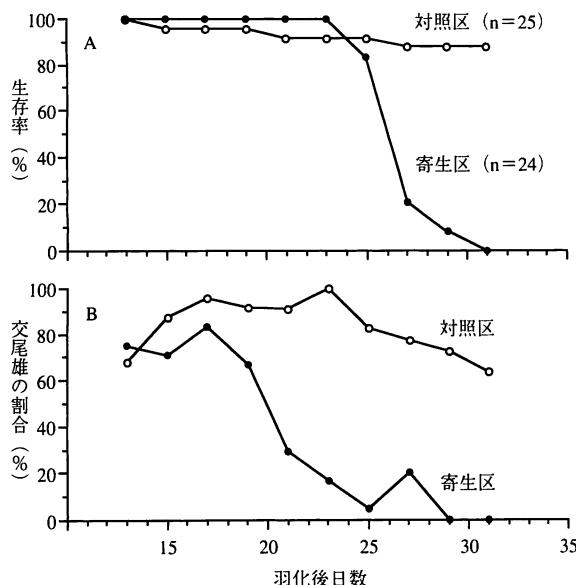


図-5 ハエの寄生がカメムシ雄成虫の交尾能力・寿命に及ぼす影響 (HIGAKI, 2003)

寄生区では、羽化後11日目に寄生されたカメムシ雄成虫を用いた。22.5°C, 16L-8D条件で飼育した。

ぼく経時的な影響を知るために、次のような実験を行った。羽化後11日目の成熟雄を用意し、寄生と非寄生の2群を作り、それらの個体をシャーレ内で個別飼育した。各シャーレに成熟した処女雌を導入し、2日間ペア飼育した後、雌を回収した。それらの雌は個別飼育を続け、産下卵の眼点形成率を調査した。雄の入ったシャーレには新たな処女雌を導入し、同様に2日後に回収した。この作業を雄が死ぬまでくり返した。カメムシ雌が産んだ卵が眼点を形成すれば、カメムシ雄は交尾して、精子を雌に渡すことができたと考えられる。実験の結果、寄生個体は約半月で死亡したが(図-5 A)、生殖能力に対する寄生の影響は寄生個体の生存中にすでに現れ、非寄生区では20日目まで高い受精成功率をキープしているのに対し、寄生区では寄生されてから約1週間を過ぎると受精成功率は急激に減少した(図-5 B)。このように、寄生後約1週間を過ぎた雄は生きてはいるものの、生殖能力を失っていることが明らかとなった。

おわりに

マルボシヒラタヤドリバエの寄生によってチャバネアオカメムシの寿命が短くなるだけでなく、生存中の生殖能力も雌雄成虫ともに損なわれる。また、ハエの成虫はチャバネアオカメムシ雄成虫が放出する集合フェロモンをカイロモンとして利用している可能性が示唆されている(三代・大平, 2002)。このように、本種はチャバネアオカメムシの個体群動態に密接に関わっている可能性がある。しかしながら、野外での寄生の実態は明らかではない。寄生率に関してはいくつかの調査例があるものの、調査年次・調査時期・調査場所・調査方法などにより寄生率はまちまちである(山田・宮原, 1979; 小田, 1980; 三代・大平, 2002)。マルボシヒラタヤドリバエはチャバネアオカメムシのほかにアオクサカメムシ、ミナミアオカメムシ、シラホシカメムシへの寄生が知られているが(安松・渡辺, 1964), こうした寄主との関係について扱っているのが唯一の例で、詳細な研究は行われていない。今後、マルボシヒラタヤドリバエの野外での生態を理解するためには、チャバネアオカメムシ以外の寄主との関係も含めた包括的な研究が必要であろう。

引用文献

- 1) BEARD, R. L. (1940) : J. Econ. Entomol. 33: 269~272.
- 2) CLAUSEN, C. P. (1940) : Entomophagous Insects. Hafner, New York, 688 pp.
- 3) GREATHEAD, D. J. (1986) : Parasitoids in classical biological control. In: Insect Parasitoids (J. K. WAAGE and D. J. GREATHEAD eds.). Academic Press, London, pp. 289~318.
- 4) HARRIS, V. E. and J. W. TODD (1982) : Entomol. Exp. Appl. 31: 409~412.
- 5) HIGAKI, M. (2003) : Appl. Entomol. Zool. 38: 215~223.
- 6) 桐谷圭治・法橋信彦(1970) : 農林水産技術会議指定試験(病害虫) 9: 1~259.
- 7) 三代浩二・大平喜男(2002) : 九病虫研会報 48: 76~80.
- 8) 守屋成一ら(1993) : 果樹試報 24: 73~90.
- 9) 小田道宏(1980) : 植物防疫 34: 309~314.
- 10) 嵩 洪・一木良子(2001) : 寄生者として生きる—ヤドリバエの生活—(篠永哲・嵩洪, 編著) ハエ学, 東海大学出版会, 東京, pp. 109~138.
- 11) SUGIE, M. et al. (1996) : Appl. Entomol. Zool. 31: 427~431.
- 12) 山田健一・宮原実(1979) : 福岡園試研報 17: 54~62.
- 13) 安松京三・渡辺千尚(1964) : 日本産害虫の天敵目録, 第1編, 天敵・害虫目録, 九州大学農学部昆虫学教室, 166 pp.

お詫びと訂正

前6月号誤りがございましたので、ここに深くお詫びすると訂正させていただきます。

表紙の特集号タイトルは「野菜・花き・果樹における病害抵抗性育種」が正しいタイトルです。

口絵写真の上から3段目中央の写真説明は、「チュー

リップ球根腐敗病抵抗性簡易検定法のための植え付け作業」

本文50ページ「新農薬紹介」の左段下から25行目は「……それぞれ包埋体 1×10^{11} 個/ml を含む……」となります。