

吐糸を介したハダニの種間関係

京都大学大学院農学研究科 おさかべ まさひろ もりもと けんじ
刑部 正博・森本 健次*

秋田県農林水産技術センター果樹試験場 ほんごう きみこ ふなやま けん おおすみ せんいち
本郷 公子**・舟山 健・大隅 専一

はじめに

ハダニ類の生活史は吐糸行動によって特徴付けられ、吐糸によって不規則立体網を形成する CW型 (the complicated web type) と立体的な網を形成しない LW型 (the little web type), 網によって巣を形成する WN型 (the web nest type) の3タイプに区別される (SAITO, 1985)。代表的な農業害虫であるナミハダニ *Tetranychus urticae* やカンザワハダニ *T. kanzawai* は CW型に、また果樹害虫のリンゴハダニ *Panonychus ulmi* やミカンハダニ *P. citri* は LW型である。WN型としてはタケやササに発生し、亜社会性をもつタケスゴモリハダニ *Schizotetranychus celarius* の仲間が知られている。

CW型が形成する不規則立体網にはハダニの生息場所を気温や雨、風などの環境変化から守る働きがあるといわれ、天敵に対する防御機構としての働きももつと考えられている (JANSSEN et al., 1998)。リンゴやナシなどの落葉果樹では、ナミハダニやカンザワハダニ、オウトウハダニ *Amphitetranychus viennensis* などの CW型のハダニと、リンゴハダニやミカンハダニ、クワオオハダニ *P. mori* 等の LW型のハダニの両方が発生するため、CW型が形成する不規則立体網が LW型の増殖に影響を及ぼすだろうと古くから考えられてきた。特にリンゴハダニからナミハダニへの発生種の季節的变化については、それが種間競争によって生じる現象か否かについて歴史的に議論されてきた (LIENK and CHAPMAN, 1951; RODRIGUEZ, 1958; FOOTT, 1962; 1963)。FOOTT (1962; 1963) は、実験室およびガラス室における実験では、ナミハダニがリンゴハダニを抑制するとの観察結果を得たものの、野外条件下では抑制効果は認められず、吐糸を介した種間競争の存在は明らかにならなかった。近年でも、BELCZEWSKI and HARMSEN (1997) や SLOANE and CROFT (2001) が、両種の発生量や分布から、落葉果樹におけるハダニ類の種構成の決定に及ぼす種間競争の効果を検

証しようとしたが、明瞭な結果は得られなかった。

そこで筆者らは、不規則立体網が LW型の発育に及ぼす影響について、室内実験により検討したうえで (MORIMOTO et al., 2006) 秋田県果樹試験場 (現 秋田県農林水産技術センター果樹試験場; 秋田県横手市平鹿町) 内のリンゴ園で操作実験を行い、ナミハダニの存在がリンゴハダニの発生に及ぼす影響を調査した (OSAKABE et al., 2006)。本稿では、これらの研究の概要について紹介する。

I 吐糸が他種の発育に及ぼす影響

ミカンハダニなどの *Panonychus* 属のハダニ (LW型) をリーフディスクで増殖しようとすると、個体数が増えるに従って幼虫や若虫の死亡が目立つようになり、思うように増えないことがある。これらのハダニは立体的な網こそ形成しないが、常に糸を吐き、それを葉の表面に固定しながら歩行している。よく見ると、死んだ個体は葉面上にはほぼ平らに蓄積された吐糸に背中の毛 (胴背毛) や脚先の爪間体が引っかかって絡み付いてしまっているようである。不規則立体網を形成するナミハダニなどの *Tetranychus* 属は柔らかい胴背毛と粘毛状の爪間体をもつて対して、*Panonychus* 属では胴背毛は長くて硬く、爪間体は爪状になっており、入り組んだ吐糸の間を行き

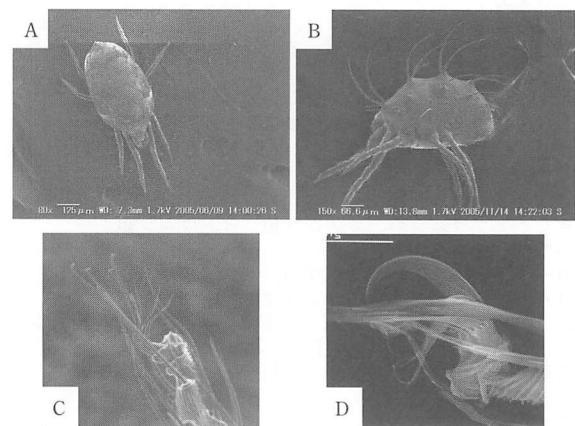


図-1 雌成虫の形態 (上段) と第1脚先端の爪間体 (下段) のハダニ種間の違い

A, C: ナミハダニ, B, D: ミカンハダニ。

Amensalism Via Webs in Spider Mites. By Masahiro OSAKABE, Kenji MORIMOTO, Kimiko HONGO, Ken FUNAYAMA and Senichi OSUMI.

(キーワード: 片害作物、競争排除、落葉果樹)

* 現所属: 愛知県東三河農林水産事務所農業改良普及課

** 現所属: 秋田県農林水産技術センター企画經營室

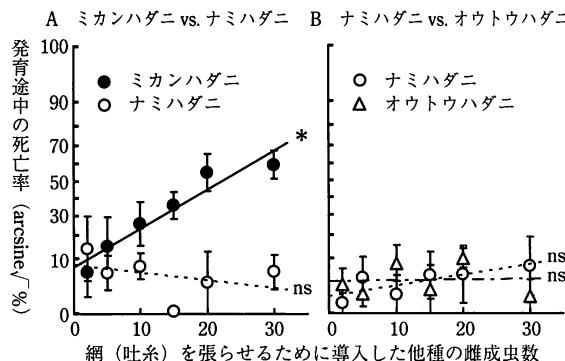


図-2 卵の上に他種の雌成虫が網(吐糸)を張った場合の発育途中の死亡率と葉片に導入した他種の雌成虫数との関係

MORIMOTO et al. (2006) より改変。アスタリスクは直線回帰が5%水準で有意であることを示す。

来るするのにはいかにも不便そうに見える(図-1)。

そこで、ハビタットにおけるナミハダニの不規則立体網の存在がミカンハダニの発育に及ぼす影響を調査した。まず、ミカンハダニが産卵したナシ葉片(2×2 cm; 20卵)にナミハダニの雌成虫を導入して24時間放置し、不規則立体網を形成させた。その後、不規則立体網の構造を破壊しないように細心の注意を払いながら導入した雌成虫とそれらが産んだ卵を除去し、ミカンハダニがふ化してから成虫になるまでの発育状況を調査した。この結果、ミカンハダニの死亡率は導入したナミハダニの雌成虫数が増加するとともに上昇し、30個体を導入した場合にはミカンハダニのほぼ70%の個体が発育途中で死亡した(図-2A)。ナミハダニの代わりに、やはりCW型のオウトウハダニの雌成虫を導入した場合にもミカンハダニの死亡率は上昇した。また、この関係はリンゴハダニとナミハダニまたはオウトウハダニとの間でも同様であった。しかし、逆にナミハダニやオウトウハダニの卵があるナシ葉片にミカンハダニやリンゴハダニの雌成虫を導入しても、ナミハダニの死亡率が高まることはなかった(図-2A)。また、ナミハダニとオウトウハダニの間においても、このような死亡率の変化は見られなかった(図-2B)。これらのことから、CW型のハダニが形成する不規則立体網の存在が、LW型のハダニの発育を一方的に阻害する効果(片寄作用)をもつことが立証された。

II 不規則立体網とミカンハダニの産卵場所選択

ナミハダニやカンザワハダニなどの *Tetranychus* 属が

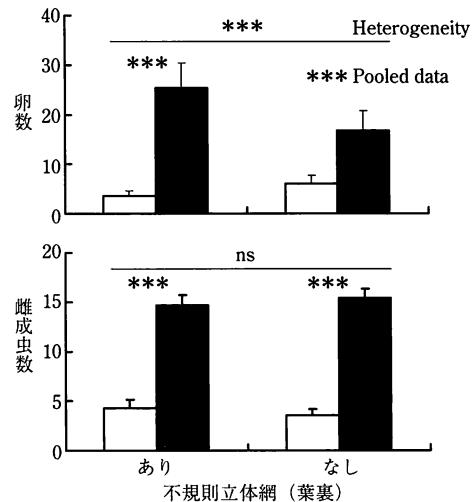


図-3 ナミハダニの不規則立体網が葉裏にある場合とない場合のミカンハダニ雌成虫および卵の分布

□: 葉表, ■: 葉裏。MORIMOTO et al. (2006) より改変。Heterogeneity (処理間の空間分布の違い) および pooled data (葉表と葉裏の分布の違い) のいずれにおいても、アスタリスクは0.1%水準で有意差が認められたことを示す。

葉裏(下面)にいるのに対して、ミカンハダニやリンゴハダニなどの *Panonychus* 属は一般的に葉表(上面)に分布すると考えられている。CW型の不規則立体網が LW型の発育を阻害するとしても、これらの種間で空間分布が異なっていればそのような種間相互作用の影響は小さくなる。しかし、野外で実際に観察してみると葉裏にも相当程度の個体が分布している。実験的に雌成虫に自由に産卵させてみると、ナミハダニだけではなくミカンハダニも葉裏により多くの卵を産んだ(MORIMOTO et al., 2006)。FOOTT (1963)によれば、リンゴハダニも葉裏に好んで産卵し、葉表に産卵された場合でも、ふ化した幼虫は直ちに葉裏に移動することである。

ナミハダニとミカンハダニが共に好んで葉裏に産卵することはわかったが、LW型の幼若虫は不規則立体網により顕著に発育を阻害される。それでは、不規則立体網がある場合、LW型の雌成虫はどこに産卵するのだろうか? そこで、表面の半分だけナミハダニの不規則立体網で覆われたナシ葉片(2×4 cm)を準備し、濡れた脱脂面上に置いた。そこにミカンハダニの雌成虫を導入して産卵場所を観察した。すると、ミカンハダニは不規則立体網があるほうにも相当数の卵を産んだが、それがないほうにより多く産卵した(MORIMOTO et al., 2006)。このように、同一平面上ではミカンハダニはナミハダニの不規則立体網を避けて産卵する傾向が見られたが、葉

表より葉裏を産卵場所として選ぶ傾向は不規則立体網の存在によっても全く影響されず、雌成虫自身も葉裏に多く存在した(図-3)。

つまり、同じ葉にミカンハダニとナミハダニがいる場合、ミカンハダニの幼若虫は葉裏に存在するナミハダニの不規則立体網の影響を強く受け、発育が抑制されると考えられる。さらにFOOTT(1963)は、ナミハダニとリンゴハダニが共に葉裏の主脈沿いに好んで産卵するため、そこでふ化するリンゴハダニの幼虫がナミハダニの不規則立体網の影響を強く受けるだろうと予測している。

III リンゴ樹でのリンゴハダニの発生に及ぼすナミハダニの影響

リンゴハダニは枝上に産み付けられた休眠卵で越冬し、春にふ化した幼虫はそのままリンゴ樹上で発育して繁殖する。これに対してナミハダニでは、休眠した雌成虫がリンゴ樹の樹皮下や落葉の下などで越冬する。春には、越冬した雌成虫が下草に移動してそこで繁殖する。その後、下草で増えたナミハダニの一部がリンゴ樹に移動し、樹上で繁殖を始める(RODRIGUEZ, 1958; KIM and LEE, 2003)。このとき、ナミハダニによるリンゴハダニの競争排除が起こる可能性がある。

そこで、2004年と05年に秋田県果樹試験場内のリンゴ園で操作実験を行い、競争排除がこれら2種間で起きたかどうかを検証した(OSAKABE et al., 2006)。圃場でリンゴ樹6本を選び、4月下旬にリンゴハダニの休眠卵が付着している剪定枝をこれらの1年枝の基部付近に針金で取り付け、粘着剤(フジタングル)で枝を隔離し、カブリダニの侵入を防いだ(図-4A)。このような枝を各リンゴ樹について3本ずつ準備した。なお、試験に使ったリンゴ樹には、もともとリンゴハダニの休眠卵は全くなく、また周囲の下草にはナミハダニの発生は見られなかった。一方、3月からリンゴ樹上でフツウカブリダニ *Anthoseius vulgaris* が観察されていた。粘着剤で隔離し

た3本の1年枝で伸張した新梢から6月中旬にリンゴハダニが寄生しているものを選び、葉数を10枚に整えてそれらの基部に粘着剤を塗布してさらに隔離した。これらの内2本については、その基部付近にナミハダニ雌成虫を接種したインゲンマメ葉をパラフィルムなどを用いて取り付けた(寄生しているリンゴハダニ雌成虫:ナミハダニ雌成虫=1:1および1:5; 図-4B)。残りの1本の枝では、同様に1本の新梢を選び、ナミハダニは導入せずに粘着剤の塗布のみを行った。このようにして、ナミハダニの導入以降、2週間ごとに各新梢のすべての葉について、葉の表と裏にいるリンゴハダニとナミハダニの雌成虫数を調査した。

ナミハダニを導入しなかった新梢ではリンゴハダニが増殖し、56日後には1葉当たりほぼ7個体の雌成虫の寄生が観察された(図-5)。これらの新梢では、ナミハダニは56日後にわずかに発生したが、それまではほとんど発生が見られなかった。一方、ナミハダニを導入した新梢ではナミハダニがよく繁殖し、42日後に雌成虫数がピークに達した。これらの新梢では放飼比率1:1

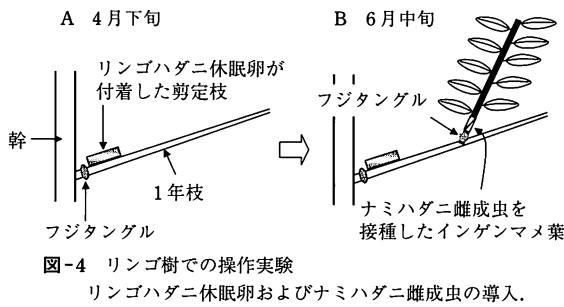


図-4 リンゴ樹での操作実験
リンゴハダニ休眠卵およびナミハダニ雌成虫の導入。

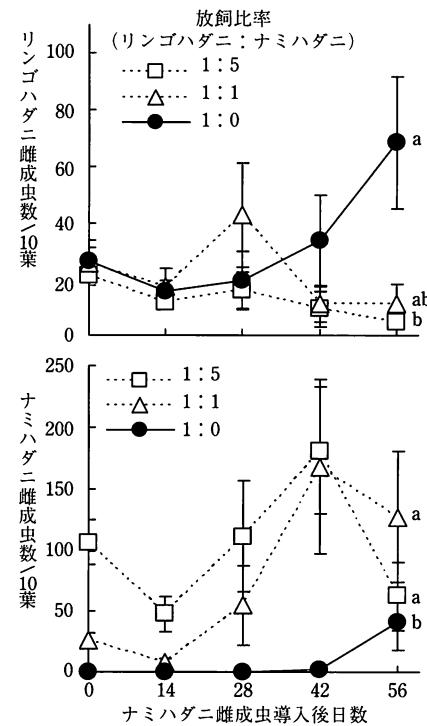


図-5 ナミハダニを導入した新梢におけるリンゴハダニおよびナミハダニ雌成虫の個体数変動(2004年)
OSAKABE et al. (2006) より改変。異なるアルファベットは反復測定分散分析の後のTukey-Kramer法により、5%水準で有意差があったことを示す。

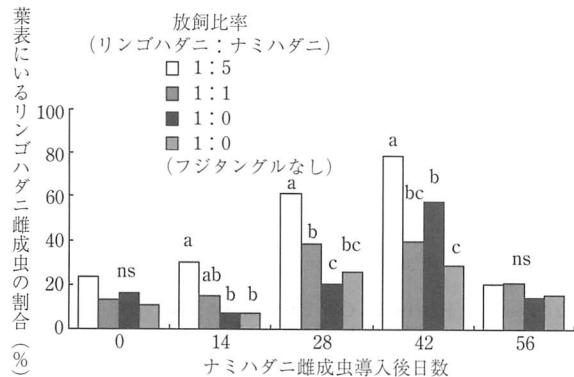


図-6 葉表に分布するリンゴハダニ雌成虫の比率の変動(2004年)

OSAKABE et al. (2006) より改変。異なるアルファベットは G-検定後の homogeneity 検定により 5% 水準で有意差があったことを示す。

の場合には 28 日後にやや増加が見られたものの、ナミハダニを導入しなかった新梢に比べてリンゴハダニの繁殖が顕著に抑制された。この間のリンゴハダニの葉内分布を見ると、実験開始から 42 日後に掛けて葉表に分布する雌成虫の割合が増加する傾向が見られ、この傾向はナミハダニがない場合に比べて、いる場合により強かった(図-6)。ナミハダニはほとんどすべての個体が葉裏に生息しており、またリンゴハダニ自身も当初は大半が葉裏に分布する傾向があったため、この結果は葉裏の生息環境の劣化に伴う変化を表していると考えられる。なお、ナミハダニがない場合でもリンゴハダニの葉表への分布割合が増加する理由として、自らが歩行中に吐いた糸の蓄積が考えられる。

2005 年にも同じ圃場で実験を行い、同様の結果を得た(OSAKABE et al., 2006)。そこで、2 年間のデータをもとに、分布相関(2 種が独立に分布するときを基準とした相対的な重なり度: ω ; IWAQ, 1977)とそれぞれリンゴハダニおよびナミハダニの密度との関係を調べた(図-7)。その結果、リンゴハダニ雌成虫の密度は両種の分布の重なりに影響しないが、ナミハダニの雌成虫が増加すると両種の分布の重なりが小さくなること(負の相関)が明らかになった。これは、ナミハダニの密度の増加に伴って不規則立体網が高密度に形成された葉裏を避けて、リンゴハダニの雌成虫が葉表に移動したためと考えられる(図-6)。しかし、前述のミカンハダニと同様に、リンゴハダニの卵や幼若虫も葉裏に多くが分布する(Foott, 1963)ため、ナミハダニの不規則立体網による発育阻害を受け、結果的に図-5 に示したように繁殖が抑制されるものと思われる。

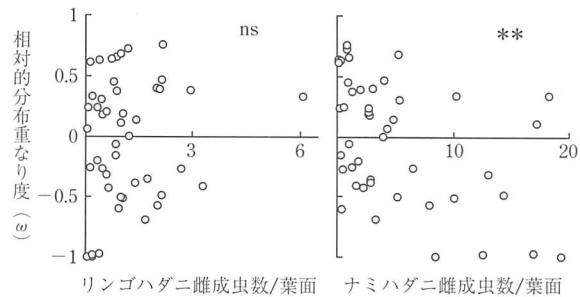


図-7 独立分布に対する相対的分布重なり度とリンゴハダニおよびナミハダニの密度との関係

OSAKABE et al. (2006) より改変 (** Kendall's coefficient of rank correlation: $P = 0.001$)。

このような空間分布における負の相関は、葉表と葉裏をそれぞれ別の方形区として集計することにより検出された。しかし、葉全体を一つの方形区とした場合には、リンゴハダニの密度はもちろん、ナミハダニの密度に対しても負の相関は全く見られなかった(OSAKABE et al., 2006)。このことは、先行研究において両種の空間分布から種間関係が検出できなかった(SLONE and CROFT, 2001)理由の一つであろう。つまりナミハダニが繁殖しても、リンゴハダニの雌成虫はその葉を避けて別の葉に移動するような行動をあまりとらないようである。ハダニ類はもちろん翅をもたないが、上昇気流や風を利用して空中分散することが古くから知られている。したがって、ナミハダニの繁殖によるリンゴハダニの繁殖抑制効果には、種間競争上の弱者であるリンゴハダニの空中分散を促進する効果も含まれている可能性がある。

おわりに

落葉果樹に発生するハダニの種構成は過去 40 ~ 50 年間に変化してきた。例えばリンゴでは、1950 年代初期に有機リン剤が使用され始めとともにオウトウハダニの多発が認められ(福島, 1957), 60 年代にはリンゴハダニが優占し、70 年代から 80 年代初期にかけてはナミハダニの発生量がリンゴハダニより多くなった(KADONO, 1998)。類似の種構成の変化はナシやモモでも知られている。また最近では、複合交信かく乱法の利用などによる殺虫剤散布量の削減により、リンゴ園における優占種がナミハダニから再びリンゴハダニに変化する例も知られている(岡崎, 2000; TOYOSHIMA, 2003)。

本稿で紹介した我々の研究では、ナミハダニとリンゴハダニの間では吐糸を介した片害作用が働くため、リンゴにあらかじめリンゴハダニが発生していても、その後ナミハダニが侵入することによりリンゴハダニの繁殖が

抑制され、不完全ながら局所的に競争排除が起きることが明らかになった（ただし、リンゴハダニの行動の変化は両種の共存機構の一つとも考えられる）。KISHIMOTO (2002) は、病害虫防除圧の変化により、殺ダニ剤に関わりなくハダニの種構成が変化することを証明した。興味深いことに、ナミハダニが最も防除圧の高い（すなわち天敵類が最も活動し難い）条件下で優占するのに対して、同様に不規則立体網を形成し *Panonychus* 属に対して競争的に優位なオウトウハダニは対照的に防除圧の最も低い（すなわち天敵類が最も活動しやすい）条件下で優占する。さらに興味深いことには、ハダニ類の有力な土着天敵であるケナガカブリダニ *Neoseiulus womersleyi* はナミハダニよりもオウトウハダニを好み、その選好性の原因が卵の質ではなく、その周辺に存在する不規則立体網にあることが、最近の研究から明らかになった (FURUICHI et al., 2005)。本稿で示した片害作用では、天敵不在の環境下においてリンゴハダニからナミハダニへ優占種が変化する機構については説明できても、逆方向の変化に対しては説明できない。さらに、天敵の存在下での *Panonychus* 属とオウトウハダニとの種間競争の結果については、おそらく高次栄養段階における種間関係（例えば、ギルド内捕食など）も加味した議論が必要に

なるだろう。

最後に、野外操作実験の実施に当たっては秋田県果樹試験場の阿部 仁場長をはじめ、佐藤 廣部長、深谷雅子部長には多大なご協力とご助言をいただいた。また、清水川順子氏ならびに研修生の皆さんには調査にご協力いただいた。ここに記して御礼申し上げる。

引用文献

- 1) BELCZEWSKI, R. and R. HARMSEN (1997) : Exp. Appl. Acarol. 21 : 463 ~ 471.
- 2) FOOTT, W. H. (1962) : Can. Entomol. 94 : 365 ~ 375.
- 3) ———— (1963) : ibid. 95 : 45 ~ 57.
- 4) FURUICHI, H. et al. (2005) : J. Appl. Entomol. 129 : 336 ~ 339.
- 5) 福島正三 (1957) : 応動昆 1 : 226 ~ 237.
- 6) IWAQ, S. (1977) : Res. Popul. Ecol. 18 : 243 ~ 260.
- 7) JANSSSEN, A. et al. (1998) : Exp. Appl. Acarol. 22 : 497 ~ 521.
- 8) KADONO, F. (1998) : Agrochem. Jpn. 72 : 4 ~ 7.
- 9) KIM, D. and J. LEE (2003) : Exp. Appl. Acarol. 31 : 191 ~ 208.
- 10) KISHIMOTO, H. (2002) : Appl. Entomol. Zool. 37 : 603 ~ 615.
- 11) LIENK, S. E. and P. J. CHAPMAN (1951) : J. Econ. Entomol. 44 : 623.
- 12) MORIMOTO, K. et al. (2006) : ibid. 99 : 678 ~ 684.
- 13) 岡崎一博 (2000) : 農業技術 59 : 409 ~ 413.
- 14) OSAKABE, Mh. et al. (2006) : Oecologia 150 : 496 ~ 505.
- 15) RODRIGUEZ, J. G. (1958) : J. Econ. Entomol. 51 : 369 ~ 373.
- 16) SATO, Y. (1985) : Spider Mites, Their Biology, Natural Enemies and Control, Vol. 1A (HELLE, W. and M. W. SABELIS eds.), Elsevier, Amsterdam, p.253 ~ 264.
- 17) SLOANE, D. H. and B. A. CROFT (2001) : Exp. Appl. Acarol. 25 : 109 ~ 126.
- 18) TOYOSHIMA, S. (2003) : Appl. Entomol. Zool. 38 : 387 ~ 391.

(新しく登録された農薬 23 ページからの続き)

いちご：ハダニ類、アブラムシ類、ミカンキイロアザミウマ：収穫 3 日前まで
カリフラワー：アブラムシ類、アザミウマ類、アオムシ：収穫 3 日前まで
プロッコリー：ア布拉ムシ類、アザミウマ類、アオムシ：収穫 3 日前まで
キャベツ：ア布拉ムシ類、アザミウマ類、カブラハバチ、アオムシ：収穫前日まで
はくさい：ア布拉ムシ類、アザミウマ類、カブラハバチ、アオムシ：収穫前日まで
だいこん：ナモグリバエ、アオムシ、ア布拉ムシ類：収穫 14 日前まで
かぶ：ア布拉ムシ類：収穫 7 日前まで
セルリー：ア布拉ムシ類：収穫 3 日前まで
レタス：ア布拉ムシ類：収穫 3 日前まで
ほうれんそう：ア布拉ムシ類：収穫 14 日前まで
ねぎ：ア布拉ムシ類、アザミウマ類、ネギハモグリバエ：収穫 7 日前まで
たまねぎ：ア布拉ムシ類、アザミウマ類、ハモグリバエ類：収穫 7 日前まで
なす：ハダニ類、ア布拉ムシ類：収穫前日まで
トマト：ハダニ類、ア布拉ムシ類：収穫前日まで
ピーマン：ハダニ類、ア布拉ムシ類：収穫前日まで
すいか：ハダニ類、ア布拉ムシ類：収穫前日まで
かぼちゃ：ハダニ類、ア布拉ムシ類：収穫前日まで
きゅうり：ハダニ類、ア布拉ムシ類、ウリハムシ：収穫前日まで

メロン：ハダニ類、アブラムシ類、ウリハムシ：収穫前日まで
しろうり：ハダニ類、ア布拉ムシ類、ウリハムシ：収穫前日まで
にがうり：ア布拉ムシ類：収穫前日まで
にんじん：ア布拉ムシ類、キアゲハ、ヤサイゾウムシ：収穫 14 日前まで
だいず：コガネムシ類、ハダニ類、アザミウマ類、ア布拉ムシ類、マメシンクイガ、ハモグリバエ：収穫 7 日前まで
あずき：コガネムシ類、ハダニ類、アザミウマ類、ア布拉ムシ類、マメシンクイガ、ハモグリバエ：収穫 7 日前まで
えんどうまめ：コガネムシ類、ハダニ類、アザミウマ類、ア布拉ムシ類、マメシンクイガ、ハモグリバエ：収穫 7 日前まで
いんげんまめ：コガネムシ類、ハダニ類、アザミウマ類、ア布拉ムシ類、マメシンクイガ、ハモグリバエ：収穫 7 日前まで
豆類（未成熟）：コガネムシ類、ハダニ類、アザミウマ類、ア布拉ムシ類、インゲンテントウ、マメシンクイガ、ハモグリバエ類、カメムシ類：収穫 7 日前まで
食用ブリムラ：ア布拉ムシ類：収穫 7 日前まで
食用金魚草：ア布拉ムシ類：収穫 7 日前まで
花き類・観葉植物：ア布拉ムシ類、ハダニ類、アザミウマ類：発生初期
きく：ヨトウムシ類：発生初期
サルビア：オンブバッタ：発生初期
マリーゴールド：ハモグリバエ類：発生初期
(31 ページに続く)