

潜葉虫を攻撃する寄生蜂の寄主探索行動

九州大学農学研究院生物的防除研究施設 ^{うえ}野 ^{たか}高 ^{とし}敏

はじめに

幼虫期に寄主植物の葉内に潜るという習性をもつ昆虫類を潜葉虫 (leaf miner) と呼び、ハエ目、甲虫目そしてチョウ目に属する昆虫類の一部に潜葉習性が認められる (CONNOR and TAVERNER, 1997)。幼虫が植物葉に残す食痕は潜孔あるいはマイン (mine) と呼ばれる。ハモグリバエ科 (Agromyzidae) やホソガ科 (Gracillariidae) には重要な害虫種が含まれ、我が国ではとりわけマメハモグリバエ、トマトハモグリバエ、ミカンハモグリガ (=ミカンコハモグリ) 等が、一部の薬剤に対する強い抵抗性を有することや増殖率が高いこともあり、しばしば問題となる。他方、これらの潜葉虫は様々な寄生蜂に攻撃され、野外において寄生蜂による死亡率は非常に高い (西東ら, 1996 ; 大野ら, 1999)。日本土着の寄生蜂種も数多く記録されており (小西, 1998)、これらの土着天敵を利用した生物的防除は、有効な防除法となると期待されている。海外では潜葉虫寄生蜂の生活史特性、生態・行動に関する多数の論文が発表され、それらの知見が蓄積してきた。我が国では土着寄生蜂の利用が急速に進んではいるものの、天敵利用上の重要な課題も含め彼らの生態や生活史に関して調べられていないことも多い。今後の研究課題に取り組むに際して、現在までに得られている知見の概要を把握しておくことは有意義であろう。そこで本稿では、潜葉虫寄生蜂の行動がより深く理解されることを目的として、主に海外で発表されている研究のうち、寄主探索に関係する知見をまとめた。

I 潜葉習性と天敵昆虫の多様性

潜葉虫の寄生蜂相は非常に豊富であり、その生活史や行動も多様であるが、まず寄生蜂が豊富であることの理由について、現在受け入れられている生態学的な根拠を手短かに解説する。

ハモグリバエ類を含む潜葉虫には多種多様な寄生蜂類が寄生するわけであるが、これには寄主の潜葉習性の進化と密接な関係がある。葉に潜るという習性には、(1) 病原菌やウイルスからの感染リスクを劇的に小さくできること、(2) 降雨・乾燥など気象要因の影響を受け

にくること、(3) 捕食者から直接攻撃される危険性を回避しやすい、といった大きなメリットがある (CONNOR and TAVERNER, 1997)。事実、潜葉虫では病気、気象要因、捕食による死亡はあまりない (CONNOR and TAVERNER, 1997; HAWKINS et al., 1997)。

一方、薄い葉内でその幼虫期を過ごすため、(1) 体は小型化せざるを得ないということに加え、(2) 葉内では動きが制限されるため一度天敵に発見されると逃げるのが著しく困難というデメリットが生じる (CONNOR and TAVERNER, 1997)。このため捕食性天敵は一般に少ないが、高度な寄主探知力と産卵管という武器をもつ寄生蜂には格好のターゲットにされてしまう (HAWKINS, 1994; HAWKINS et al., 1997)。さらに潜孔内は寄生蜂幼虫にとっても快適な發育環境となり、潜葉虫は内部寄生蜂はもちろんのこと外部寄生蜂にとっても都合の良い寄主となる。外部寄生蜂の幼虫は気象要因や外敵から無防備であるため、むき出し状態の昆虫は寄主として利用することが困難なのである (UENO, 2000) が、潜葉虫の作った潜孔は外部寄生者にとって良い隠れ家を提供する。葉の表皮はさほど厚くなく、寄生蜂の産卵管で容易に突き通すことができ、彼らに対しては物理的防御として働かない (HAWKINS, 1994)。かくして潜葉虫は、多種多様な寄生蜂により利用されることになったと考えられる。

II 寄生蜂の寄主探索プロセス

ハモグリバエ寄生蜂の寄主探索行動を説明する前に、捕食寄生者一般に認められている探索プロセスについて簡単に紹介する。捕食寄生者が寄主を探す過程は、まず寄主が潜んでいる可能性のある環境 (例えば、加害された植物個体) を発見するまでの過程と、環境発見後の集中的な探索に分けることができる。寄主が潜む環境を発見する過程では、寄主植物 (群) の発見、加害植物個体の発見、そして時には寄主が潜む部位 (葉や芽など) の特定を絞っていく行動が含まれる。ここでは比較的離れたところからも探知可能な手がかり、つまり匂いが非常に重要な役割を果たす。手がかりとなる匂いには、寄主植物に特有な物質や加害された植物個体が特異的に放出する化学物質などが含まれる (VET and DICKE, 1992)。寄主そのものから出されるフェロモンなども利用されるし、コオロギなど鳴く虫に寄生するものでは寄主の求愛歌を手がかりにする (GODFRAY, 1994; QUICKE, 1997)。

Host Searching Behavior of Leafminer Parasitoid Wasps. By Takatoshi UENO

(キーワード: 生物的防除, 天敵昆虫, ハモグリバエ, ハモグリガ, ヒメコバチ, 探餌行動)

加害植物発見や寄主のいる特定部位の発見に際しては、匂いはもちろん、至近距離からの視覚の手がかりも重要であり、加害部位の色、食痕の形やパターン、時には寄主昆虫そのものが視覚でもって直接識別される (GODFRAY, 1994)。ここまでの探索プロセスは飛翔中に起こる。

上述の過程を経て、捕食寄生者は寄主が潜んでいると思われる植物個体に降り立ち、主として歩行による探索が開始される。ここでは最終的に的を絞り込む集中的な探索がしばしば行われる。このプロセスにおいて雌蜂は複数の手がかりを同時に利用し寄主を探し出す。化学的な手がかり (情報化学物質: semiochemical) と物理的な手がかり、つまり色、形、大きさなどの視覚により認知可能なもの、音や振動といった聴覚を利用するもの、あるいは表面構造といった触覚にたよるもの、が重要な役割を果たす (VINSON and IWANTSCH, 1980; AUTHOR, 1981)。寄主を発見・認知すると、産卵管による攻撃を行うが、このプロセスにおいても最終段階となる寄主の確認が行われ、寄主体液内の化学物質構成などが認識された後、寄主の受け入れ、つまり産卵が起こる (AUTHOR, 1981)。

III 加害植物の探索

潜葉虫の寄生蜂においても、まず飛翔しながら加害植物を探し出すことにより寄主の探索が開始されると考えられる。

加害された植物の匂いは潜葉虫寄生蜂の探索行動に大きな影響を与えることがよく知られている。ハモグリバエ類を攻撃するコマユバチ *Opius dissitus* では、未加害の葉よりも加害葉の匂いに雌蜂が誘引されることが示されており (PETITT et al., 1992)、同じくコマユバチ科のハモグリコマユバチ *Dacnusa sibirica* は加害寄主植物があると風上に向かって飛び立つ個体が増加する (DICKE and MINKENBERG, 1991)。同様に、潜葉性ホソガに寄生するコマユバチでもやはり加害植物の匂いに誘引されることが報告されており (LENGWILER et al., 1994; DORN et al., 1999)、イサエアヒメコバチ *D. isaea* も加害された植物臭に反応し、匂い源に誘引される (FINIDORI-LOGLI et al., 1996; ZHAO and KANG, 2002)。ただ、加害植物に誘引されるという行動が観察されたとしても、その蜂種が加害植物上に選択的に降り立つことにつながるとは限らない (DICKE and MINKENBERG, 1991)。これらの事実とは、比較的離れたところから認知可能な物質は、加害植物の存在する方向を探し出す手がかりにはなっても、それを絞り込む手がかりにはならない場合があることを示唆している。

なお、このような植物臭に対する反応は蜂の過去の経験によって変化することが知られ、学習が関与していると考えられている。例えば *O. dissitus* では、過去の産卵

経験にかかわらず加害植物の匂いに対する選好性をもつが、寄主への産卵を経験した雌蜂は、加害植物からの匂いに対する反応性を増加させる (PETITT et al., 1992)。

IV 加害葉の探索

加害植物 (個体または群) が存在する環境にたどり着いたら、今度はどの葉上に降り立ち、本格的な探索を開始するかを決めなければいけない。この探索プロセスも飛翔中に起こるが、手がかりの認識は比較的短距離において行われる。

ヒメコバチの一種 *Diglyphus begini* は、潜孔のついた葉とついていない葉を与えると、選択的に前者の上に降り立つ (HEINZ and PARRELLA, 1990)。野外においても、このような選択行動が観察されている (CASAS, 1989)。この選択行動は、比較的至近距離から認知可能な、加害葉に存在する手がかりを蜂が利用していることにより可能となる。ハモグリバエの一種 *Phytomyza ranunculi* を攻撃するコマユバチ *Dapsilarthra rufiventris* は、同じ加害葉でも、葉からの匂いを絶った場合と絶たない場合では、匂いがする葉を頻繁に訪れ、このことから加害葉から出る匂い物質が、どの植物上に降り立つかを決定する要因であることがわかる (SUGIMOTO et al., 1988)。本種が利用する匂い物質の特性については調べられていないが、他の潜葉虫寄生蜂が長距離からの定位に利用する物質とは違う特性 (例えば分子量が大きいなど) をもつ可能性がある。

飛翔しながら植物にアプローチをかけている間、潜葉虫寄生蜂は至近距離から認識できる物理的な手がかりも利用していることが判明している。潜葉虫寄生蜂の少なくとも一部は視覚により寄主の潜孔の存在する葉としない葉を識別することが可能で、例えば *D. rufiventris* では、(蜂から見て) 潜孔が見える場合には加害葉上に選択的に降り立つが、見えない場合には加害葉と未加害葉のどちらにも区別なく訪れることが実験により示されている (SUGIMOTO et al., 1988)。一方、ハモグリコマユバチでは加害未加害の区別なく植物上に降り立つことから (DICKE and MINKENBERG, 1991)、本種では視覚を用いた探索は行わない可能性もあるようだ。同じ潜葉虫のコマユバチ科の寄生蜂であっても探索手段が異なるのなら、そのような差異をもたらす生態学的な要因について興味をもたれる。

さらに興味深いことに、*D. rufiventris* は潜孔内に潜むハモグリバエ幼虫の出す音を加害葉から離れた場所から認識できることが示されている (SUGIMOTO et al., 1988)。野外ではたとえ葉上に潜孔が存在したとしても、そこに産卵に適した健全幼虫がいるとは限らない。しばしば潜葉虫の被寄生率は高く、幼虫の多くは既に寄生されてい

たりするからである。またハエ幼虫が成熟の脱出後も潜孔は長く葉に残るため、空の潜孔も多数あるだろう。葉に降り立って探索を開始する前に、あらかじめどの葉に生きた幼虫がいるのかを識別できるというのは、探索効率の観点からは非常に有利である。他の潜葉虫寄生蜂においても飛翔探索中に寄主が出す音を手がかりに利用する種類がいるかもしれない。潜葉虫寄生蜂では、雌蜂が植物葉の真上から数 cm 以内をゆっくりとホバリングしながら飛翔しているのを見かける。このときに、視覚や聴覚を積極的に利用した寄主探索を行っているのであると解釈できる。

どの植物、あるいはどの葉、に降り立つかに影響するそれ以外の要因としては、寄主の密度が知られていて、ハモグリコマユバチは寄主が多く存在する植物個体により頻繁に降り立つ (MINKENBERG, 1990)。これはそのような潜葉虫が多い葉や植物には、量的に見て、上述した手がかりが多く含まれることによると解釈できよう。

V 植物上での探索

雌蜂は加害葉に降り立つと歩行により潜孔を探す。潜孔に遭遇すると触角を用いた集中的な探索が解発される (SUGIMOTO et al., 1990)。また同時に、コマユバチ科の *Pholetesor bicolor* や *Orgilus lepidus* では (過去の産卵経験がなくても) 潜孔上において活発な針刺行動も観察される (KELLER and HORNE, 1993; DUTTON et al., 2000 a)。このような針刺行動は、寄主幼虫を人為的に取り除いても解発される (KELLER and HORNE, 1993)。

カンムリヒメコバチ *Hemiptarsenus varicornis* は、マメハモグリバエ潜孔に遭遇すると、ハエ幼虫がいる方向を選ぶ (AYABE and UENO, 2004)。このことは線上に描かれた潜孔のどちらの方向にターゲットが潜んでいるかを認識できることを意味する。ところが寄主が既に寄生されていると方向を認識できなくなり、このことからハエ幼虫が出す活動音が方向認識に重要であることを示唆する (AYABE and UENO, 2004)。同様に *D. rufiventris* も、生きたハモグリバエ幼虫と死んだ幼虫がいる場合では、生きた幼虫が存在する葉を選好することが確かめられている (SUGIMOTO et al., 1988)。このような事実は、ハモグリバエ寄生蜂が寄主幼虫の出す音や震動を寄主探索に利用していることを強く示唆する。

潜葉性ホソガの一種 (ミカンハモグリガ近縁種) に寄生するヒメコバチ *Sympiesis sericeicornis* も寄主が発する振動や音を寄主探索に利用していることが示唆されてきた (MEYHOFER et al., 1994; 1997 a)。MEYHOFER et al. (1997 b) は潜葉虫のヒメコバチの触覚先端部や符節には、物理的な情報を認知するための受容器が集中して存在することを示し、それらの受容器が寄主の発する音を

感知する際に使われていると考えた。さらにプレイバック実験による実験的な証拠が発表された。*S. sericeicornis* を用いた実験系で、ガの幼虫が発する震動を人為的に合成して寄主不在の葉上に流してやると、ヒメコバチは探索時間を長くし、またより頻繁に針刺行動を示したのである (DJEMAI et al., 2004)。

さらに興味深いのは、同じ系を使った実験により、ヒメコバチが葉上に存在するときに生じる様々な震動のうち、葉への降り立ち、葉からの飛び立ち、歩行そのものには寄生蜂に特異的な震動は認められないが、針刺行動に伴う震動には特異的な性質が認められ、その特異的な震動にハモグリガ蛹が敏感に反応し、寄生回避行動をとることが示されていることである (DJEMAI et al., 2000; 2001)。つまり潜葉虫と寄生蜂の間には音を巡る攻防があるのである。

潜葉性ホソガ幼虫に寄生するコマユバチ *P. bicolor* においては、寄主幼虫や糞ではなく、加害葉上の潜孔そのものに雌蜂の針刺行動を解発する因子があり、それはヘキサンで抽出可能な植物由来の情報化学物質であることが示されている (DUTTON et al., 2000 a)。つまり潜葉虫寄生蜂は、加害植物の定位時に匂い物質を利用するが、植物に降り立った後にもやはり接触することにより認知できる化学物質を利用しているのである。このような植物由来の物質を探索の最終段階で利用するというのは、現在のところ潜葉虫の寄生蜂でのみ知られており、これはおそらく蜂がターゲットの寄主幼虫に直接触れることが不可能であることと関係していると思われる。その後の研究で、*R. bicolor* が利用する物質は squalene で、食害を受けると葉面上のこの物質の量が増大することが示された (DUTTON et al., 2002)。

上述した知見以外では、ハモグリコマユバチは寄主密度が高い植物個体上に頻繁に降り立つが、そのような寄主密度の高い植物上や葉上では、蜂の探索時間も長くなるということが知られる (MINKENBERG, 1990)。同様な現象は、*Opius dimidiatus* でも報告されている (NELSON and ROITBERG, 1995)。また雌蜂は葉上を探索中にマーキングフェロモンを出すため、既に自分が探索し終えた葉、あるいは同種他個体が既に探索した葉を認識でき、既に探索された葉には長くは止まらない (SUGIMOTO et al., 1986; 1990)。葉に降り立った後、そこにどれくらい止まり寄主探索を継続するべきかというのは、探索中の雌にとって重要な問題である。潜葉虫以外の寄生蜂では非常に盛んに研究されている課題であるが、潜葉虫の寄生蜂ではまだまだ詳細な研究が少ない。

他方、産卵経験の有無は蜂の寄主発見効率に影響し、経験があると未経験に比べ、寄主を早く発見できるようになるが、産卵経験が多くなればなるほど寄主発見効率

が高くなることはない (PATEL et al., 2003)。産卵未経験の蜂は探索活動が不活発であるが、産卵経験により探索活動が活性化される (DUTTON et al., 2000 b)。このように葉上での探索行動には経験や学習が関与している。

VI 寄主植物選好性

ここまでは潜葉虫の寄生蜂がいかにして寄主を見つけだしていくのかについてまとめた。加害された植物の匂いが重要であることを紹介したが、それだけではなく、植物の種あるいは品種そのものも寄生蜂の探索行動に影響するらしい。つまり寄主植物に対する選好性が寄生蜂側にも認められるのである。研究例は少なく断片的であるが、生物的防除上、これは重要な課題であると思われるので現在までの知見をまとめてみる。

寄主特異性をもつハモグリバエ *Liriomyza helianthi* を寄主植物ではない新規の植物種に移植することで、寄生蜂によるハエ寄生率が本来の寄主植物上よりも新規植物上でより低いことが示された (GRATTON and WELTER, 1998)。詳しく解析すると、寄主特異性のおそらく高い内部寄生性ヒメコバチ *Chrysocharis ainsliei* では植物種がその寄生率を左右するが、広食性の外部寄生蜂 *Diglyphus* spp. に対しては植物種の影響はほとんど見られない (GRATTON and WELTER, 1998)。このことは広食性の外部寄生性ヒメコバチでは植物選好性を示さないか、あるいは弱いことを示しており、その一方で同じヒメコバチであっても内部寄生性の種には植物に対する強い選好性を示す種があることを意味する。GRATTON and WELTER (2001) は、その後の研究でも同様な結果を出しており、*C. ainsliei* は選好する植物上にいる属の異なるハモグリバエを区別することなく攻撃していたが、同じハモグリバエでも選好しない植物上にいる場合ではほとんど攻撃していなかった。他方、コマユバチの一種 *O. dissitus* においては、植物の匂いに対する反応性に植物種間で差がある可能性が示されている (PETTIT et al., 1992)。このように寄生蜂によっては植物種に対して選好性を示すと考えられる。広食性のハモグリバエは寄生植物を選び好みすが、寄生蜂においてもやはり植物選好性が存在するのである。

さて、植物への誘引性は過去の産卵経験により変化する。例えば *O. dissitus* は、寄主を発見し産卵した植物種を学習するため、産卵経験はその植物種への選好性を劇的に高める (PETTIT et al., 1992)。同様の現象はイサエアヒメコバチでも示唆されている (COAKER and CHEAH, 1993)。さらに植物への誘引性は、雌蜂が育った寄主幼虫がどの植物上にいたかによって若干の影響を受ける

(DICKE and MINKENBERG, 1991; COAKER and CHEAH, 1993)。寄生蜂には幼虫期または羽化直前に自分が育った寄主を学習する (pre-emergence learning) ものが知られるので、潜葉虫の寄生蜂の中にも寄主が育っていた植物を学習するものがあるかもしれない。したがって、蜂の大量増殖中に使用した寄主植物と放飼対象となる作物が異なる場合、蜂による防除効果が低下するおそれもある。

引用文献

- 1) AUTHOR, A. P. (1981): In *Semiochemicals, their Role in Pest Control*, p. 97 ~ 120.
- 2) AYABE, Y. and T. UENO (2004): *Ann. Entomol. Soc. Am.* **97**: 586 ~ 591.
- 3) CASAS, J. (1989): *Ecol. Entomol.* **14**: 257 ~ 265.
- 4) Coaker, T. H. and C. A. CHEAH (1993): *Biocont. Sci. Tech.* **3**: 277 ~ 283.
- 5) CONNOR, E. F. and M. P. TAVERNER (1997): *Oikos* **79**: 6 ~ 25.
- 6) DICKE, M. and O. P. J. M. MINKENBERG (1991): *J. Insect Behav.* **4**: 489 ~ 500.
- 7) DJEMAL, I. et al. (2000): *Am. Nat.* **156**: 257 ~ 265.
- 8) ——— et al. (2001): *Proc. Royal Soc. Lond. B* **268**: 2403 ~ 2408.
- 9) ——— et al. (2004): *Anim. Behav.* **67**: 567 ~ 571.
- 10) DORN, S. et al. (1999): *Agric. Ecosys. Env.* **73**: 111 ~ 118.
- 11) DUTTON, A. et al. (2000 a): *J. Chem. Ecol.* **26**: 2259 ~ 2273.
- 12) ——— et al. (2000 b): *Entomol. Exp. Appl.* **94**: 123 ~ 132.
- 13) ——— et al. (2002): *J. Chem. Ecol.* **28**: 103 ~ 116.
- 14) FINIDORI-LOGLI, V. et al. (1996): *J. Chem. Ecol.* **22**: 541 ~ 558.
- 15) GODFRAY, H. C. J. (1994): *Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology*, Princeton Univ. Press, Princeton.
- 16) GRATTON, C. and S. C. WELTER (1999): *Ecology* **80**: 773 ~ 785.
- 17) ——— (2001): *Biol. Cont.* **22**: 81 ~ 97.
- 18) HAWKINS, B. A. (1994): *Pattern and Process of in Host-parasitoid Interactions*, Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- 19) ——— et al. (1997): *Ecology* **78**: 2145 ~ 2152.
- 20) HEINZ, K. M. and M. P. PARRELLA (1990): *Ann. Entomol. Soc. Am.* **83**: 916 ~ 924.
- 21) KELLER, M. A. and P. A. HORNE (1993): *Aust. J. Zool.* **41**: 335 ~ 341.
- 22) 小西和彦 (1998): *農業環境技術研究所資料* **22**: 27 ~ 76.
- 23) LENGWILER, U. et al. (1994): *Norw. J. Agric. Sci.* **16**: 401.
- 24) MEYHOFER, R. et al. (1994): *Physiol. Entomol.* **19**: 349 ~ 359.
- 25) ——— et al. (1997 a): *Proc. Royal Soc. Lond. B* **264**: 261 ~ 266.
- 26) ——— et al. (1997 b): *Ann. Entomol. Soc. Am.* **90**: 208 ~ 219.
- 27) MINKENBERG, O. P. J. M. (1990): *Thesis Landbouw UWA*.
- 28) NELSON, J. M. and B. D. ROITBERG (1995): *Ecol. Entomol.* **20**: 245 ~ 252.
- 29) 大野和朗ら (1999): *応動昆* **43**: 81 ~ 88.
- 30) PATEL, K. J. et al. (2003): *Fl. Entomol.* **86**: 8 ~ 14.
- 31) PETTIT, F. L. et al. (1992): *J. Insect Behav.* **5**: 623 ~ 634.
- 32) QUICKE, D. L. J. (1997): *Parasitic Wasps*, Chapman & Hall, London.
- 33) 西東 力ら (1996): *応動昆* **40**: 127 ~ 133.
- 34) SUGIMOTO, T. et al. (1986): *Appl. Ent. Zool.* **21**: 500 ~ 508.
- 35) ——— et al. (1988): *ibid.* **23**: 113 ~ 121.
- 36) ——— et al. (1990): *Res. Popul. Ecol.* **32**: 381 ~ 389.
- 37) UENO, T. (2000): *Oikos* **89**: 223 ~ 230.
- 38) VET, L. E. M. and M. DICKE (1992): *Ann. Rev. Entomol.* **37**: 141 ~ 172.
- 39) VINSON, S. B. and G. IWANTSCH (1980): *Ann. Rev. Entomol.* **25**: 397 ~ 419.
- 40) ZHAO, Y. X. and L. KANG (2002): *Eur. J. Entomol.* **99**: 445 ~ 450.