

## 日本におけるトマトハモグリバエの発見とその研究の展開 (2)

九州大学大学院 比較社会文化研究院 生物多様性講座 阿部芳久

### IV トマトハモグリバエとマメハモグリバエの交雑

トマトハモグリバエとマメハモグリバエは外見が似ているのみならず、同定の決め手となる雄成虫の交尾器の形態も大変よく似ており (SPENCER, 1990), 後に行われた遺伝子の DNA の塩基配列解析の結果でも両種は *Liriomyza* 属の中で最も近縁であると考えられている (MIURA et al. 2004; SCHEFFER and LEWIS 2005; 2006)。これら 2 種が交雑する可能性を検討する目的で、我々は実験を行った。同様のことを鹿児島大学の坂巻祥孝先生たちも考えておられ、ハモグリバエ 2 種の交雑に関する論文が同じ年に両グループによって独立に発表された (SAKAMAKI et al., 2005; TOKUMARU and ABE, 2005)。トマトハモグリバエとマメハモグリバエは実験室内で交雑し、次世代で羽化する雑種は不妊の雌個体のみである、という点は二つの論文の間で共通している。しかし、坂巻先生たちのご研究ではトマトハモグリバエが雌でマメハモグリバエが雄のときのみ雑種の成虫が生じ、雌雄が逆の組合せでは雑種の成虫が生じなかったのに対し、我々の結果はその反対であった。すなわち、マメハモグリバエが雌でトマトハモグリバエが雄のときのみ雑種の成虫が生じ、トマトハモグリバエが雌でマメハモグリバエが雄のときには雑種の成虫が生じなかったのである。我々の種間交雑の論文の発表とほぼ同時期に、トマトハモグリバエには遺伝子の DNA 塩基配列でしか識別できない複数の個体群が存在することを示した論文 (SCHEFFER and LEWIS, 2005) が発表された。そしてその翌年には、マメハモグリバエにおいても同様に遺伝的に異なった個体群の存在が指摘された (SCHEFFER and LEWIS, 2006)。SAKAMAKI et al. (2005) と TOKUMARU and ABE (2005) の間で、供試したトマトハモグリバエとマメハモグリバエの両種もしくは一方の種が、遺伝的に異なった個体群であったため、異なった結果になった可能性がある。

卵巣が決して発達しないため種間雑種の雌成虫が不妊になることを、坂巻先生たちのグループは明らかにして

おられる (SAKAMAKI et al., 2005)。一方、我々は成虫の密度が雑種形成に及ぼす影響を検討した。ハモグリバエ 3 種の増殖能力を調べたとき (本誌 11 月号を参照) と同じ飼育ケージ (20 × 20 × 20 cm) に羽化したてのマメハモグリバエ 1 雌成虫とトマトハモグリバエ 1 雄成虫をインゲンマメの苗とともにに入れて 4 ~ 5 日、置いてみた。増殖能力を調べた実験では、トマトハモグリバエあるいはマメハモグリバエの同種の雌雄であれば同じ条件下で 2 ~ 3 日後に産卵を開始した (徳丸・阿部, 2003) が、マメハモグリバエ 1 雌成虫とトマトハモグリバエ 1 雄成虫の組合せでは 31 反復も調べたのに全く産卵が認められなかった。各種 1 匹ずつでは交尾しないと考えられたので、成虫の密度を高くしてみたところ、マメハモグリバエ 2 雌成虫とトマトハモグリバエ 2 雄成虫を飼育ケージに投入すると産卵が認められた。いろいろな成虫密度で調べてみたが、マメハモグリバエ 3 雌成虫とトマトハモグリバエ 8 雄成虫の組合せでは 4 反復すべてで産卵が認められた。1 反復当たり平均 41.3 個の卵が産まれたが、羽化した個体は 4 反復合わせて 60 匹ですべて雌であった。さらに、トマトハモグリバエ 1 雌成虫とマメハモグリバエ 1 雄成虫の組合せ 24 反復でも同様に調べたところ、4 反復で合計 125 個の卵が産まれたものの 1 卵もふ化しなかった。トマトハモグリバエ 2 雌成虫とマメハモグリバエ 3 雄成虫に密度を高めると 8 反復すべてで産卵が認められ、合計 600 卵以上、産まれたが全くふ化しなかった。なお、トマトハモグリバエもマメハモグリバエも未交尾雌成虫が全く産卵しないことは同条件下で確認している。

なぜ成虫の密度が高くなると交雑しやすくなるのであろうか。一つの仮説を紹介したい。ハエ類は交尾する際に発音することが、いろいろな分類群で明らかにされてきた (上宮, 2011)。ハモグリバエ科では雄成虫が体を律動させ葉を揺り動かして生じる基質振動波は、交尾信号と考えられる (上宮, 2011)。この振動パターンに地域間の差は少なく、種固有の信号と考えられており、トマトハモグリバエとマメハモグリバエでは振動パターンが明瞭に異なる (上宮, 2011)。異種の組合せであれば、雌成虫は通常、自分とは別種の雄成虫の交尾信号には反応しないので交尾に至らないが、複数の雄成虫が同じ植

Discovery and Progress in the Study of the Vegetable Leafminer  
*Liriomyza sativae* in Japan. By Yoshihisa ABE

(キーワード: 交雑, 寄生蜂, 置換, 防除)

物体の上で同時に体を律動させると基質振動波が入り混じって、雌成虫はその雄成虫が自分と同種か否か識別できなくなり、別種の雄と交尾に至るのではあるまいか。

## V トマトハモグリバエとマメハモグリバエの寄生蜂

マメハモグリバエが1990年代に日本国内で分布を拡大してトマトなどの農作物に大きな被害を与えた。そのためイサエアヒメコバチ *Diglyphus isaea* のヨーロッパ個体群とハモグリコマユバチ *Dacnusa sibirica* がヨーロッパから輸入され、1997年12月に我が国で農薬として登録され、1998年以降、普及した。これら2種について西東(1997)に基づき紹介する。イサエアヒメコバチはマメハモグリバエ幼虫に寄生する際、産卵管から毒液を注入して幼虫を殺し、死体のそばに産卵する。ふ化した寄生蜂幼虫は寄主の死体を食べて成長してマメハモグリバエの潜孔内で蛹化し、羽化した寄生蜂成虫は葉の潜孔を食い破って出てくる。この寄生蜂は寄生のみならず寄主体液摂取(産卵管でマメハモグリバエ幼虫を傷つけ、にじみ出る体液を摂食する)によってもマメハモグリバエの幼虫を殺す。一方、ハモグリコマユバチは雌成虫がマメハモグリバエ幼虫の体内に産卵する。この寄生蜂の幼虫はすぐには寄主幼虫を殺さず、寄主が蛹化するまで生かしておき、寄主の体内を食べつくしてから寄生蜂が蛹化・羽化する。この寄生蜂は寄主体液摂取を行わない。イサエアヒメコバチもハモグリコマユバチも1匹のマメハモグリバエから1匹の寄生蜂成虫しか羽化してこないが、前者は比較的高温で、後者は比較的低温で寄生能力が高い。

トマトハモグリバエはマメハモグリバエと雑種を作るので、ハモグリコマユバチはトマトハモグリバエにも寄生可能と予想して我々は実験をした。すると、本寄生蜂はトマトハモグリバエの幼虫に産卵するが次世代の寄生蜂成虫が全く羽化してこないことを見いだした(Abe et al., 2005)。しかし全く同じ条件下でこの寄生蜂はマメハモグリバエのみならずナスハモグリバエの幼虫を寄主としたときには産卵して次世代の寄生蜂成虫が羽化してきた(Abe et al., 2005)。分子系統解析の結果、これら3種のハモグリバエのうちトマトハモグリバエとマメハモグリバエが最も近縁で、ナスハモグリバエが遠縁となる(Miura et al., 2004; Scheffer and Lewis, 2005; 2006)。マメハモグリバエと最も近縁で雑種もできるトマトハモグリバエに対してハモグリコマユバチは寄生が成功しない(産卵はするが次世代の寄生蜂成虫は羽化しない)のはなぜなのであろうか。この謎の解明は今後の課題で

ある。

ハモグリバエ類の生物農薬として日本産の寄生蜂が2005年6月に登録されているので紹介する。その寄生蜂はハモグリミドリヒメコバチ *Neochrysocharis formosa* である。本寄生蜂は京都府においてトマトハモグリバエやマメハモグリバエ、ナスハモグリバエの土着寄生蜂の中の優占種である(徳丸・阿部, 2006)。本種もイサエアヒメコバチ同様、寄生と寄主体液摂取によりハモグリバエ類の幼虫を殺す。本種には雄と雌のいる系統と雌だけの系統がある。安達(萩森)鉄矢博士は京都府立大学応用昆虫学研究室における卒業研究で、雌だけの系統の雌成虫に抗生物質を投与すると次世代では雄が出現することなどを明らかにし、三浦一芸博士の研究室に進学後、さらに研究を進展させ、リケッチアがハモグリミドリヒメコバチを単性化する現象について発表した(HAGIMORI et al., 2006)。その当時、宿主を単性化させる共生微生物としては *Wolbachia* と *Cardinium* しか知られていなかったため、リケッチアが宿主を単性化する現象は世界で最初の事例となった。共生微生物による宿主の単性化の研究は天敵の大量増殖技術の開発に貢献するので応用的な観点から重要である。それと同時に、このような研究は性の進化など進化生物学の重要なテーマとも関連する。本寄生蜂のリケッチアについても、未交尾の宿主雌成虫が産んだ次世代虫が雌になるメカニズムや、共生微生物の感染が宿主に引き起こす種分化に関する論文も発表されている(ADACHI-HAGIMORI et al., 2008; 2011)。

## VI トマトハモグリバエとマメハモグリバエの種の置換

種の置換という現象は生物群集の構成が変化することでもあり、今までに数多くの生態学者や進化生物学者が関心を示してきた。この現象は生物学的侵入によって引き起こされることが多く、ダニを含む害虫には侵入種が多いことから、農業害虫でも多くの事例が報告されている(REITZ and TRUMBLE, 2002 など)。

日本ではマメハモグリバエがトマトハモグリバエに置換されたが、米国と中国ではトマトハモグリバエがマメハモグリバエに置換された。同じ2種の生物の組合せで、異なった地域で逆方向の置換が生じたという報告はこのハモグリバエ2種以外にない。これら2種の置換のメカニズムの解明は害虫防除の役に立ち、かつ進化生物学や生態学の観点からも意義があると思われる。

まず米国と中国の状況について説明する。1970年代の米国のカリフォルニア州などではトマトハモグリバエが土着種であった。そこにフロリダ州からマメハモグリ

バエが侵入してトマトハモグリバエはマメハモグリバエに置換された。その原因は、マメハモグリバエがトマトハモグリバエよりも多くの化学殺虫剤に対して感受性が低かったことで説明されている (REITZ and TRUMBLE, 2002)。中国の海南島でも 1999 年以降、トマトハモグリバエからマメハモグリバエへの置換が観察されており、その原因は米国と同様にマメハモグリバエの低い殺虫剤感受性とされていた (GAO et al., 2011; 2012)。ところが、海南島は熱帯に位置し高温なので、30℃以上におけるマメハモグリバエの高い増殖能力が置換を引き起こしたという新たな仮説が提唱された (WANG et al., 2014)。

次に日本におけるハモグリバエ 2 種の置換の状況について説明する。本誌 11 月号では、京都府内のトマト温室でトマトハモグリバエを 1999 年に発見し京都府病害虫防除所に通報したことを述べた。それを受け、1999 年以降毎年、京都府病害虫防除所は京都府内 13 箇所以上で *Liriomyza* 属のハモグリバエを採集してその雄成虫の交尾器の形態に基づき同定を行った (TOKUMARU et al., 2007; 図-1)。これらの調査の中心となった研究者は当時、京都府病害虫防除所に所属しており、京都府立大学の応用昆虫学研究室でトマトハモグリバエの研修を受けた徳丸 晋博士であった。1999 年は我々が通報してから調査をしたので調べた個体数はやや少ないが、2000 年以降、マメハモグリバエが激減してトマトハモグリバエが優占種になったことがわかった。ここで重要なことは、マメハモグリバエの絶対数が減少したことである。1999 年に採集されたマメハモグリバエは 91 匹であったが、2000 年以降、1 年当たりの全調査個体数が数倍に増

えたにもかかわらず本種の個体数は 30 匹未満になってしまった。以上のデータからマメハモグリバエはトマトハモグリバエに置換されたと考えられる。同様に、奈良県 (井村, 2005) や山口県 (山本ら, 2007) でもマメハモグリバエが減少し、トマトハモグリバエが増加している。そこで置換の原因として我々は以下に述べる五つの可能性を検討した。

第一の可能性は殺虫剤感受性の違いである。本誌 11 月号で述べたように、日本に侵入したトマトハモグリバエ個体群がマメハモグリバエよりも殺虫剤感受性が低いのではないかと予想して実験したが、予想とは異なり、マメハモグリバエには高い効果がありトマトハモグリバエには効果が極端に低くなる殺虫剤は認められなかった。

第二の可能性は増殖能力の違いである。本誌 11 月号で述べたように 25℃ でインゲンマメを寄主として調べるとトマトハモグリバエがマメハモグリバエよりも増殖能力が高かった。さらに、両種はともに多食性なので、他の植物を寄主としたときのデータを採した。トマトの葉への総産卵数を数名の研究者が調べており、調べた温度が研究者により異なる (25 ~ 31℃) ので厳密な比較はできないが、トマトハモグリバエの総産卵数はマメハモグリバエの総産卵数の 2 倍以上であった。以上の結果からトマトハモグリバエはマメハモグリバエよりも増殖能力が高いといえそうである。それゆえトマトハモグリバエのより高い増殖能力は 2 種の置換の原因の一つといえるであろう。しかし、増殖能力の違いだけでは、マメハモグリバエの個体数の減少を説明できない。なぜマメハモグリバエの個体数は減少したのであろうか。

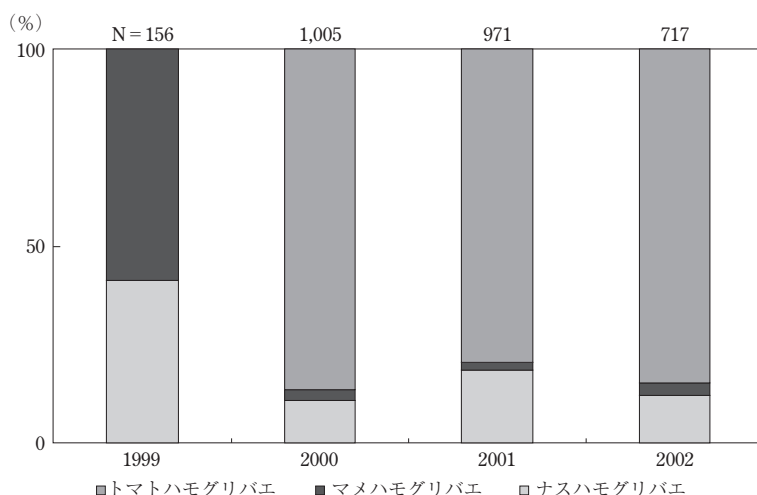


図-1 京都府内における *Liriomyza* 属ハモグリバエの種構成 (1999 年～2002 年)  
(TOKUMARU et al. (2007) より描く)

第三の可能性は餌資源をめぐる競争である。2種ともに多食性であり (SPENCER, 1990), トマトハモグリバエでは京都府内で6科22種が (徳丸・阿部, 2001), マメハモグリバエでは日本国内で12科50種以上が (西東, 1997), それぞれ寄主植物として記録されている。ハモグリバエ2種の餌資源は豊富にあると考えられるので, 種間で競争はおきにくいと思われる。

第四の可能性は生殖干渉である。「トマトハモグリバエとマメハモグリバエの交雑」の項で記述したデータを見ると, 特に高密度のときには交雑が起きると考えられる。しかし, 高密度になる場合は限定されるので, 温室内外で交雑が普通に起きているとは考えがたい。1, 2年の間に急激に置換が生じたことを考えると, 置換の主な原因とはいえないと思われる。

第五の可能性は天敵の働きであり, 特に注目した天敵はハモグリコマユバチである。「トマトハモグリバエとマメハモグリバエの寄生蜂」の項でも述べたように, 本種はトマトハモグリバエの幼虫に産卵するがその子孫は発育できない。日本では沖縄県や鹿児島県を除くとトマトハモグリバエやマメハモグリバエは野外では越冬できないので, これら2種は温室内の農作物を利用して越冬し, 春以降, 野外や他の温室へと広がって大発生する。登録されているハモグリバエの生物農薬の中でハモグリコマユバチのみが寒い時期の使用が推奨されている。なぜなら, この寄生蜂は15℃のときのほうがより高温 (20および25℃) のときよりも総産卵数が多い (MINKENBERG, 1990) からである。トマトハモグリバエとマメハモグリバエは酷似しているため, 冬季の温室に *Liriomyza* 属のハモグリバエが発生していると, ハモグリコマユバチが放飼されることになる。本寄生蜂はマメハモグリバエには高い効果があるものの, トマトハモグリバエには寄生が成功しない。つまり, このハチはマメハモグリバエだけを減らすので, 置換の原因の一つと我々は考えた (ABE and TOKUMARU, 2008)。ハモグリコマユバチが農薬として登録され広く使われ始めた時期と, マメハモグリバエからトマトハモグリバエへの置換が生じた時期もほぼ一致している。日本ではトマトハモグリバエの高い増殖能力とともに天敵に対する適合性の違いも置換の主要因となっているという仮説を我々は提出した (ABE and TOKUMARU, 2008)。

## おわりに

トマトハモグリバエの種内に見られる, 遺伝子のDNA塩基配列でしか識別できない個体群の間に生殖的隔離があるか否かの解明は, 防除の観点から今後の重要

な課題である。さらに, これらの個体群間で寄主植物嗜好性や殺虫剤感受性に違いがないか否かも, 本種に対する防除対策を考える上で調べる必要がある。

**謝辞** トマトハモグリバエなど害虫ハモグリバエとその寄生蜂の研究を筆者に勧めてくださった高田 肇博士, ハモグリバエの同定方法をご教示くださった笹川満廣博士, 研究の便宜をはかってくださった吉安 裕博士, ならびに共同研究を行った徳丸 晋博士・安達 (萩森) 鉄矢博士・三浦一芸博士をはじめ多くの皆様に感謝する。本稿の執筆の機会を与えられた後藤哲雄博士に厚くお礼申し上げる。図を作成してくださった井手竜也博士に謝意を表す。

## 引用文献

- 1) ABE, Y. and T. KAWAHARA (2001): Applied Entomology and Zoology 36: 277 ~ 281.
- 2) ——— and S. TOKUMARU (2008): Biological Invasions 10: 951 ~ 953.
- 3) ——— et al. (2005): European Journal of Entomology 102: 805 ~ 807.
- 4) ADACHI-HAGIMORI, T. et al. (2008): Proceedings of the Royal Society of B 275: 2667 ~ 2673.
- 5) ——— et al. (2011): Journal of Evolutionary Biology 24: 1254 ~ 1262.
- 6) GAO, Y. et al. (2011): Journal of Economic Entomology 104: 1771 ~ 1773.
- 7) ——— et al. (2012): PLoS ONE 7 (5): e36622.
- 8) HAGIMORI, et al. (2006): Current Microbiology 52: 97 ~ 101.
- 9) 平嶋義宏 (監修) (1989): 日本産昆虫総目録, 九州大学農学部昆虫学教室, 福岡, 1767 pp.
- 10) 井村岳男 (2005): 奈良県農業技術センター研究報告 36: 29 ~ 39.
- 11) 岩崎暁生ら (2000): 植物防疫 54: 142 ~ 147.
- 12) 上宮健吉 (2011): 昆虫の発音によるコミュニケーション, 北隆館, 東京, 104 ~ 127.
- 13) MINKENBERG, O. P. J. M. (1990): Environmental Entomology 19: 625 ~ 629.
- 14) MIURA, K. et al. (2004): Journal of Economic Entomology 97: 964 ~ 969.
- 15) 小澤朗人ら (1999): 応動昆 43: 41 ~ 48.
- 16) REITZ, S. R. and J. T. TRUMBLE (2002): Annual Review of Entomology 47: 435 ~ 465.
- 17) 西東 力 (1988): 関西病虫研報 30: 49 ~ 55.
- 18) ——— (1989): 植物防疫 43: 73 ~ 76.
- 19) ——— (1997): マメハモグリバエ, 農文協, 東京, 103 pp.
- 20) ———ら (1992): 応動昆 36: 183 ~ 191.
- 21) ———ら (1995): 同上 39: 127 ~ 134.
- 22) 坂巻祥孝ら (2003): 鹿児島大学農学部学術報告 53: 21 ~ 28.
- 23) SAKAMAKI, Y. et al. (2005): Annals of the Entomological Society of America 98: 470 ~ 474.
- 24) SCHEFFER, S. and M. L. LEWIS (2005): ibid. 98: 181 ~ 186.
- 25) ——— and ——— (2006): ibid. 99: 991 ~ 998.
- 26) SPENCER, K. A. (1990): Host specialization in the World Agromyzidae (Diptera), Kluwer Academic Publ., Dordrecht, 444 pp.
- 27) 徳丸 晋・阿部芳久 (2001): 植物防疫 55: 64 ~ 66.
- 28) ——— (2003): 応動昆 47: 143 ~ 152.
- 29) ——— (2006): 同上 50: 341 ~ 345.
- 30) ———ら (2005): 同上 49: 1 ~ 10.
- 31) TOKUMARU S. and Y. ABE (2005): Applied Entomology and Zoology 40: 551 ~ 555.
- 32) ——— et al. (2007): ibid. 42: 317 ~ 327.
- 33) WANG, H. et al. (2014): PLoS ONE 9 (6): e98761.
- 34) 山本顕司ら (2007): 山口県農業試験場研究報告 56: 71 ~ 78.