

# カンザワハダニの種内変異と同胞種 ニセカンザワハダニの発見(Ⅰ)

茨城大学農学部応用動物昆虫学研究室

ごとう藤後哲雄

## はじめに

我が国に生息するハダニの種数は同胞種の記載を中心として、この四半世紀の間に52種(江原・真棍, 1975)から78種(EHARA, 1999)へと1.5倍に増えている。これは1990年以降、農業害虫種に関する生態学的研究が当時20~40歳代のハダニ研究者によって精力的に推進されたことと、それらの研究成果を受けた江原昭三博士が素早い的確な分類学的検討を行ったためである。事実、1975~99年の間に記載された26種のうち16種(62%)が1990年以降に記載された種である。これらの種では、かなり細かい形態差を利用した分類体系が構築され、一見すると分類が混乱しているようにも映る。しかし、そのような誤解は生態学者や応用昆虫学者から見ても、また分類学者から見ても決して好ましいことではない。記載が続いているこのような分類群であるからこそ、その渦中にある種を扱う場合にはより慎重な同定作業を行う努力が必要である。本報ではその一例であり、応用的に重要な種であるカンザワハダニを取り上げ、本種の現状とともにその背景についても触れたい。

カンザワハダニ *Tetranychus kanzawai* KISHIDA は、もともと山梨県農事試験場技師であった神澤恒夫氏がクワから採集した個体に基づいて、岸田(1927)が命名したものである。つまり、日本の養蚕業を脅かすクワの害虫という位置づけであった。その後、チャの重要害虫としてばかりでなく、ナスやブドウ、イチゴ、ダイズ、ナシ、カンキツ、オウトウ、リンゴなどの野菜や果樹をはじめ、バラやアジサイ、観葉植物などの花木類にも寄生する広食性のハダニとしての地位を得たのである(江原・真棍, 1996)。それは戦後、DDTをはじめとする有機合成農薬が大量に使用されるようになり、農業害虫が薬剤抵抗性を獲得するに至ったことと無関係ではない。カンザワハダニは、作用機構の異なるさまざまな殺

ダニ剤に対して速やかに、かつ高度な抵抗性を示す難防除害虫の一種となり、「スーパーカンザワ」と異名をとるまでになった。これは、ほかのハダニ類と同様に、世代期間が短いこと、増殖率が高いこと、吐糸行動によってできる網の中に薬液がかかりにくく一部の個体が生き残ること、ひとたび抵抗性の個体が出現すると頻繁に圃場間を移動して地域全体に抵抗性遺伝子が急速に拡がること、さらに産雄単為生殖(arrhenotoky)を営むことなどが原因と考えられている(桑原, 1984; 浜, 1992, 1995; 浅田, 1995; 五箇, 1998; 山本, 1998など)。産雄単為生殖では、雄が半数体(n)の未受精卵から、雌が倍数体(2n)の受精卵から発育するため、雄の持つ感受性遺伝子が排除されやすい。つまり抵抗性遺伝子が固定されるスピードが倍数性の生物より速いのである。さらに、カンザワハダニは南アフリカを除くとその分布が極東に限定されていて欧米各国には生息していないため、これらの国々にナシやリンゴ、ミカンなどを輸出する際の貿易障害にもなっている。

筆者がカンザワハダニの研究を企画していた1992年ごろには、チャやナシなどにおける発生消長(刑部, 1967; 内田, 1982; 井上ら, 1986; 大谷ら, 1991)や増殖特性(KONDO and TAKAFUJI, 1985; TAKAFUJI and ISHII, 1989)がすでに検討されていた。しかし、ナミハダニなどに比べて、カンザワハダニの生物学的特性に関する研究は少ないという印象があった。その背景として、刑部(1967)や内田(1982)の包括的で優れた業績があつたことやナミハダニに比べてローカルな(国際的なインパクトが低い)種であるため、研究対象として選ばれにくかったことなどが考えられる。筆者らは1993年春から調査を開始し、一連の知見を得たので、これらをまとめてここに紹介するとともに、同胞種であるニセカンザワハダニが記載されるに至った経緯を紹介したい。

## I 供試個体群の選定

実験の成否を決める最も大切なことは供試個体群の選定にあると言っても過言ではない。本研究もその例に漏れず、後述するように実験材料として大変秀逸な「個体群」に遭遇していた。カンザワハダニは冒頭で紹介したよりもともとはクワから報告されているが、北関東で

Intraspecific Variations in Host Range and Reproductive Compatibility in *Tetranychus kanzawai* lead up to the Discovery of the Sibling Species, *T. parakanzawai*. By Tetsuo GOTOH

(キーワード: カンザワハダニ, 寄主範囲, 生殖不和合性, *Wolbachia*, 同胞種, ニセカンザワハダニ)

表-1 カンザワハダニの供試個体群

| 寄主植物<br>(個体群) | 採集地     | 採集日        |
|---------------|---------|------------|
| チャ            | 静岡県金谷町  | 1993年5月19日 |
| ナシ            | 千葉県八千代市 | 1993年3月16日 |
| アジサイ          | 茨城県つくば市 | 1993年3月29日 |
| クズ            | 茨城県阿見町  | 1993年6月5日  |

(GOMI and GOTOH, 1996 を改変)

はクワでの発生が少ないとやチャの害虫として有名であったため、まずチャの個体群を選定した。ついで、ちょうど関東地方のナシ園ではナミハダニからカンザワハダニへダニ相が変化し始めた時期にあたっていたので、ナシの個体群を選んだ。さらに薬剤散布のない自然生態系の植物に寄生する個体群として、広く植栽されているアジサイの個体群と、性比が著しく変異すること(TAKAFUJI and ISHII, 1989)が知られていたクズの個体群を選んだ(表-1)。一般に人為的かく乱が少ない自然生態系の植物上ではハダニの生物学的特性や天敵との相互関係をより純粋な形で抽出できるため(森, 1977; 後藤, 1988), 農生態系の個体群との比較によってカンザワハダニの特性をより鮮明にできると考えたからである。特にアジサイ個体群は、発生消長とそれに関わる要因(例えは、天敵、寄主植物の影響、調査地の立地条件など)を解析する目的も含めて選択した(GOTOH and GOMI, 2000)。

## II 寄主植物

ハダニでは一般に、発生が見られた植物を寄主とする傾向がある。しかし、一時的に発生した植物を寄主とすることについては議論の余地がある。室内試験によって寄主植物を決める場合についても諸説があり、必ずしも一定の基準はない(表-2)。そこで、「発育が完結でき、かつ次世代に子孫を残せる植物」(後藤・高藤, 1996)という観点に立ち、幼虫から成虫までの発育率が70%以上で、かつ産卵開始後5日間の産卵数が15卵以上のものを寄主植物とした。この基準では、寄主と非寄主の判断を迷う植物はなかった。HILL and O'DONNELL (1991)は、寄主範囲の調査は1世代のみでは不十分であり、少なくとも2世代は検討する必要があるとしている。筆者らは、カンザワハダニやミカンハダニを用いて12種の植物について2世代目も検討したが、1世代目の結果と同じであったので、1世代だけの調査で十分であると考える。

寄主範囲を検討した6科44種の植物のうち、チャ、アジサイ、ナシ、クズの4個体群すべてが利用できたの

表-2 これまでに提出されているハダニの寄主植物の定義

| 発育率    | 産卵数        | 報告書                                     |
|--------|------------|---|
| ≥75%   | —          | OSAKABE (1987)                          |
| ≥75.9% | —          | OSAKABE et al. (1990)                   |
| ≥65%   | —          | OSAKABE (1993)                          |
| ≥70%   | —          | GOTOH and NOGUCHI (1990)                |
| ≥70%   | —          | GOTOH and TAKAYAMA (1992)               |
| ≥51%   | ≥11卵(生涯)   | 内田(1982)                                |
| ≥53.8% | ≥12.8卵(生涯) | ASHIHARA (1987)                         |
| ≥61.9% | ≥16.2卵/5日  | KITASHIMA and GOTOH (1995) <sup>1</sup> |
| ≥90%   | ≥1.5卵/1日   | HILL and O'DONNELL (1991) <sup>2</sup>  |
| ≥70%   | ≥15卵/5日    | GOMI and GOTOH (1996)                   |

<sup>1</sup> この値は、寄生していた植物における平均値の95%信頼限界の下限値を使っているが、実質的には≥70%と≥16.7卵になっていた。<sup>2</sup> 世代目も検討して、産卵を確認できたものを寄主植物にしている。

表-3 カンザワハダニの4個体群における寄主範囲(抜粋)

| 供試植物     | 個体群 |      |    |    |
|----------|-----|------|----|----|
|          | チャ  | アジサイ | ナシ | クズ |
| ツバキ科     |     |      |    |    |
| チャ       | ○   | ×    | ×  | ×  |
| ユキノシタ科   |     |      |    |    |
| アジサイ     | ×   | ○    | ○  | ×  |
| ガクアジサイ   | ×   | ○    | ○  | ×  |
| アマチャ     | ×   | ○    | ○  | ×  |
| ノリウツギ    | ○   | ○    | ○  | ○  |
| バラ科      |     |      |    |    |
| テリハノイバラ  | ○   | ○    | ○  | ○  |
| イチゴ      | ○   | ○    | ○  | ○  |
| ナシ(豊水)   | ○   | ○    | ○  | ○  |
| モモ       | ○   | ○    | ○  | ○  |
| ウメ       | ○   | ○    | ○  | ○  |
| サクラ      | ○   | ○    | ○  | ○  |
| リンゴ      | ○   | ×    | ×  | ×  |
| ヤマブキ     | ○   | ○    | ○  | ×  |
| マメ科      |     |      |    |    |
| クズ       | ○   | ○    | ○  | ○  |
| ムラサキツメクサ | ○   | ○    | ○  | ○  |
| インゲンマメ   | ○   | ○    | ○  | ○  |
| ハリエンジュ   | ○   | ○    | ○  | ○  |
| クワ科      |     |      |    |    |
| ヤマグワ     | ○   | ○    | ○  | ○  |
| イチジク     | ○   | ○    | ○  | ○  |
| クマツヅラ科   |     |      |    |    |
| クサギ      | ○   | ○    | ○  | ○  |
| ムラサキシキブ  | ×   | ○    | ×  | ×  |

○: 発育率≥70%, 産卵数≥15卵/5日。

×: 発育率&lt;70%, 産卵数&lt;15卵/5日。

(GOMI and GOTOH, 1996 を改変)

は5科14種であった(表-3:一部の植物のみ掲載)。いずれかの個体群が利用できた植物を含めると、6科21種に達した(表-3)。ツバキ科はハダニにとって好適な植物ではないらしく、ヤブツバキやサザンカでは全く発育できなかった。唯一チャの個体群がチャを利用できたのみであった。ユキノシタ科のアジサイ、ガクアジサイ、アマチャではアジサイとナシの個体群が良好に発育・産卵した。ノリウツギは4個体群すべてが利用できた。バラ科のリンゴではチャ個体群のみが良好な発育率と産卵数を示したのに対し、ヤマブキではクズ個体群のみが発育できなかった。クマツヅラ科のムラサキシキブはアジサイ個体群のみが利用できた。このようにカンザワハダニの広い寄主範囲は、どの個体群も発育できる共通の植物のほかに、チャで発育できる個体群やアジサイで発育できる個体群が複合した寄生性変異個体群によって達成されていることがわかった(GOMI and GOTOH, 1996)。つまり、本種にホストレースが存在することが示唆された。

### III 生殖和合性

ホストレース(host race)とは、「異なる寄主への適

応が遺伝的に支配されている同種の個体群」である(DIEHL and BUSH, 1984; FUTUYAMA and PETERSON, 1985; RONINEN et al., 1993など)。しかし、当初寄生性変異個体群と考えられた個体群の間に実は遺伝子流動(gene flow)がなく、同胞種と判定されるケースがしばしば報告されている。寄生性変異個体群が本当にホストレースであるかどうかを確認するためにはそれらの間にどの程度遺伝子流動があるかを検討する必要がある(MENKEN and ULENBERG, 1987; PASHLEY, 1988; GOTOH and NOGUCHI, 1990など)。そこで、カンザワハダニの4個体群間の交配試験を行い、遺伝子流動の有無を検討した。

個体群内交配では、卵のふ化率が94%以上、幼虫から成虫までの生存率が96%以上、そして雌率が78%以上の高い値を示した(表-4)。チャ、アジサイ、ナシの個体群間交配でも、高いふ化率、生存率、雌率を示し、いずれの値も個体群内交配の値と有意差がなかった。さらに、F<sub>1</sub>個体との戻し交配においても、これら3個体群間の交配ではいずれも高い値を示したことから、チャ、アジサイ、ナシの個体群は互いに遺伝子流動が可能な同種であると結論された。それゆえ、チャとアジサイ・ナシに寄生する個体群は、それぞれチャとアジサイ

表-4 カンザワハダニのチャ(T), アジサイ(H), ナシ(P)個体群間の正逆交配および戻し交配における産卵開始後5日間の産卵数、ふ化率、生存率および雌率

| 組合せ   |   | N <sup>1</sup> | 産卵数/雌     | ふ化率 (%)   | 生存率 (%)   | 雌率 (%)    |
|-------|---|----------------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| 雌     | 雄 |                | 平均±S.E.   | 平均±S.E.   | 平均±S.E.   | 平均±S.E.   |
| T     | T | 23             | 41.0±1.19 | 94.9±1.29 | 96.1±0.77 | 80.8±1.03 |
| H     | H | 20             | 38.8±0.79 | 98.3±0.54 | 98.6±0.39 | 78.3±0.55 |
| P     | P | 28             | 44.5±1.14 | 99.5±0.30 | 98.2±0.47 | 84.8±0.58 |
| T     | H | 23             | 32.8±1.18 | 98.6±0.64 | 95.2±1.06 | 80.7±1.34 |
| T     | P | 22             | 40.6±0.90 | 99.7±0.19 | 99.2±0.25 | 80.4±0.67 |
| H     | T | 34             | 39.8±1.01 | 99.3±0.32 | 98.3±0.38 | 80.9±0.72 |
| H     | P | 30             | 37.0±1.12 | 99.5±0.23 | 96.8±0.71 | 80.5±0.77 |
| P     | T | 24             | 28.6±1.01 | 99.6±0.37 | 95.9±0.70 | 79.0±1.02 |
| P     | H | 33             | 35.2±1.34 | 99.1±0.46 | 96.5±0.60 | 79.7±0.82 |
| (T×H) | T | 23             | 37.2±0.79 | 99.0±0.38 | 99.8±0.16 | 76.6±0.98 |
| (T×H) | H | 23             | 39.4±0.64 | 99.5±0.22 | 99.2±0.33 | 71.7±1.12 |
| (T×P) | T | 23             | 35.6±0.89 | 99.2±0.32 | 99.5±0.24 | 71.8±1.31 |
| (T×P) | P | 24             | 41.0±0.98 | 99.4±0.27 | 99.7±0.19 | 71.9±1.37 |
| (H×T) | H | 21             | 34.9±1.00 | 99.0±0.44 | 99.4±0.26 | 75.8±1.05 |
| (H×T) | T | 23             | 42.0±0.77 | 99.2±0.38 | 99.3±0.24 | 69.3±0.90 |
| (H×P) | H | 27             | 49.2±1.18 | 98.8±0.40 | 91.2±0.88 | 79.5±0.87 |
| (H×P) | P | 23             | 39.5±1.02 | 98.8±0.51 | 99.4±0.30 | 69.2±1.11 |
| (P×T) | P | 29             | 44.8±1.45 | 99.1±0.47 | 90.8±1.05 | 79.4±1.12 |
| (P×T) | T | 21             | 42.6±0.84 | 99.2±0.34 | 99.4±0.27 | 72.2±1.10 |
| (P×H) | P | 28             | 52.4±1.40 | 99.1±0.34 | 91.8±0.88 | 80.6±1.27 |
| (P×H) | H | 22             | 41.2±0.79 | 99.2±0.32 | 99.4±0.29 | 68.7±0.75 |

<sup>1</sup>供試したペア数。

(GOMI and GOTOH, 1996 を改変)

表-5 カンザワハダニのクズ(K), チャ(T), アジサイ(H), ナシ(P)個体群間の正逆交配および戻し交配における産卵開始後5日間の産卵数, ふ化率, 生存率および雌率

| 組合せ   |   | N <sup>1</sup> | 産卵数/雌     | ふ化率 (%)   | 生存率 (%)   | 雌率 (%)    |
|-------|---|----------------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| 雌     | 雄 |                | 平均±S.E.   | 平均±S.E.   | 平均±S.E.   | 平均±S.E.   |
| K     | K | 34             | 43.9±1.22 | 99.2±0.36 | 97.8±0.65 | 82.7±0.46 |
| T     | K | 21             | 37.3±0.99 | 98.8±0.50 | 99.1±0.28 | 72.6±1.32 |
| H     | K | 23             | 33.6±1.45 | 97.6±0.76 | 99.1±0.36 | 18.3±4.20 |
| P     | K | 24             | 42.1±0.93 | 99.1±0.33 | 99.7±0.16 | 20.6±5.66 |
| K     | T | 19             | 36.6±0.80 | 99.1±0.51 | 99.4±0.41 | 0         |
| K     | H | 31             | 49.1±1.11 | 99.3±0.29 | 97.5±0.74 | 0         |
| K     | P | 32             | 40.1±0.78 | 99.1±0.31 | 97.8±0.74 | 0         |
| (T×K) | T | 22             | 38.9±0.79 | 35.8±3.66 | 90.9±0.46 | 0         |
| (T×K) | K | 20             | 33.4±1.02 | 48.0±3.17 | 98.1±0.69 | 65.9±2.24 |
| (H×K) | H | 21             | 27.1±1.47 | 40.4±3.88 | 92.3±2.01 | 0         |
| (H×K) | K | 22             | 31.6±1.75 | 46.8±2.96 | 94.7±1.23 | 50.4±4.84 |
| (P×K) | P | 18             | 33.7±1.49 | 50.7±4.37 | 91.8±1.93 | 0         |
| (P×K) | K | 20             | 36.8±2.19 | 65.9±3.53 | 88.5±1.88 | 69.9±2.29 |

<sup>1</sup>供試したペア数

(GOMI and GOTOH, 1996 を改変)

を寄主植物とすることができ、かつ互いに生殖が可能なホストレスであると考えられた (GOMI and GOTOH, 1996)。

一方、クズ個体群とチャ、アジサイおよびナシ個体群との間の交配では、強い一方方向不和合性が観察された(表-5)。クズ個体群の雄とチャ個体群の雌との交配は正常であったが、アジサイやナシ個体群の雌との交配では雌率が顕著に低下した。逆にクズ個体群の雌とチャ、アジサイ、ナシ個体群の雄との交配では、雌子孫が出現しなかった。さらに、クズ個体群の雄と3個体群の雌との交配から出現したF<sub>1</sub>雌を用いた戻し交配では、クズ個体群の雄と交配するとふ化率は著しく低下するものの雌子孫が出現した。これに対し、F<sub>1</sub>雌とチャ、アジサイ、ナシ個体群の雄との交配ではふ化率が顕著に低下し、かつ雌子孫も出現しなかった (GOMI and GOTOH, 1996)。このように、カンザワハダニのクズ個体群とチャ、アジサイ、ナシ個体群の間には生殖不和合性があり、特にこの不和合性はクズ個体群の遺伝子が少しでも雌側にあるとき顕著に現れることがわかった。この現象は8世代にわたって連続的に交配を行っても変わることはなかった(後藤・五味、未発表)ので、カンザワハダニには互いに生殖不和合性を示す二つの系統が存在することがわかった。そこで、チャ、アジサイ、ナシ個体群のように、静岡県金谷町のチャ個体群と和合する個体群をT系統、茨城県阿見町のクズ個体群と和合する個体群をK系統と呼んで区別することにした (GOMI and GOTOH, 1996;

GOTOH et al., 1999)。生殖不和合性以外の形質によってT系統とK系統をわけるとすれば、ヤマブキへの寄生性を考慮できたが、この妥当性については後述する。

#### IV 寄主範囲に関与する遺伝的特性

植食性昆虫における寄主範囲の進化を理解するには、寄主範囲の広狭や新しい植物への食性の変換 (host shift) に関与する遺伝的特性、特に単一の遺伝子座で制御されているのか、複数の遺伝子座が関与しているのかを明らかにする必要がある (FUTUYAMA and PETERSON, 1985; SHECK and GOULD, 1995, 1996)。このような視点で研究されたアゲハチョウやヤガの例では、幼虫の発育に常染色体上の優性遺伝子が関与していることがわかっている。しかし、次世代を得ることや死亡した個体の性を明らかにすることはできず、遺伝解析は十分には行われていない (THOMPSON et al., 1990; SHECK and GOULD, 1993)。

カンザワハダニのT系統には、チャで発育できる個体群とアジサイで発育できる個体群があり、この二つの個体群はそれぞれアジサイとチャでは全く発育できない。加えて、これらの個体群間には生殖不和合性や雑種弱勢がない (GOMI and GOTOH, 1996) ので、寄主植物上での発育を制御している遺伝的要因は正逆交配によって容易に解析できる。なぜなら、前述のようにハダニは半数-倍数性の生殖様式を持ち、雄は母方由来の半数体(n)の未受精卵から、雌は倍数体(2n)の受精卵から

発育するため、この遺伝子型の違いに基づいた生存率の性差を利用して遺伝解析ができるからである。

最初に、チャとアジサイ個体群を交配して得た  $F_1$  の生存率に雌雄間で差があるかどうか、および雌の細胞質因子が父方の寄主植物上での  $F_1$  個体の発育に関係するかどうかの二つを確認するため、個体群内および個体群間交配から得られた幼虫をチャとアジサイ葉上で飼育した。しかしハダニの性を幼若虫期に判別することはできないので、異なる寄主植物間における生存率の差が果た

して性差によるものか否かを判定するのは困難であると考えられた。そこで、チャとアジサイ葉上の生存率をクワ葉上の生存率と比較して、この問題点をクリアした。つまり、カンザワハダニの性比は寄主植物の影響をほとんど受けないことと、クワでの発育率が95%以上であることがわかっていた (GOMI and GOTOH, 1996) ので、チャとアジサイにおける生存率の性差をクワ葉上の結果に基づいて推定したのである。

表-6に示したように、チャ個体群はチャでは発育で

表-6 カンザワハダニのチャ(T)とアジサイ(H)個体群がチャ、アジサイおよびクワ葉上において発育した雌数と雄数の比較

| 組合せ | ♀ × ♂ | チャ葉上 (T)       |     |    | アジサイ葉上 (H)     |     |    | クワ葉上 (M)       |     |    | 検定 <sup>2</sup> |        |
|-----|-------|----------------|-----|----|----------------|-----|----|----------------|-----|----|-----------------|--------|
|     |       | N <sup>1</sup> | 雌   | 雄  | N <sup>1</sup> | 雌   | 雄  | N <sup>1</sup> | 雌   | 雄  | Tvs. M          | Hvs. M |
| T   | T     | 58             | 41  | 17 | 63             | 0   | 0  | 61             | 45  | 16 | ns              | —      |
| H   | H     | 71             | 0   | 0  | 59             | 47  | 12 | 58             | 47  | 11 | —               | ns     |
| T   | H     | 156            | 110 | 46 | 162            | 113 | 0  | 170            | 113 | 57 | ns              | *      |
| H   | T     | 160            | 118 | 0  | 152            | 110 | 42 | 157            | 117 | 40 | *               | ns     |

<sup>1</sup> N は葉上に導入した幼虫の数を示す。導入したすべての幼虫が成虫まで発育したので、出現した雌雄の数と導入した幼虫数が同数になっている。

<sup>2</sup>  $\chi^2$ -検定またはFISHERの正確確率検定による性比検定。ns:  $P > 0.05$  で有意差なし; \*:  $P < 0.05$  (GOMI and GOTOH, 1997)

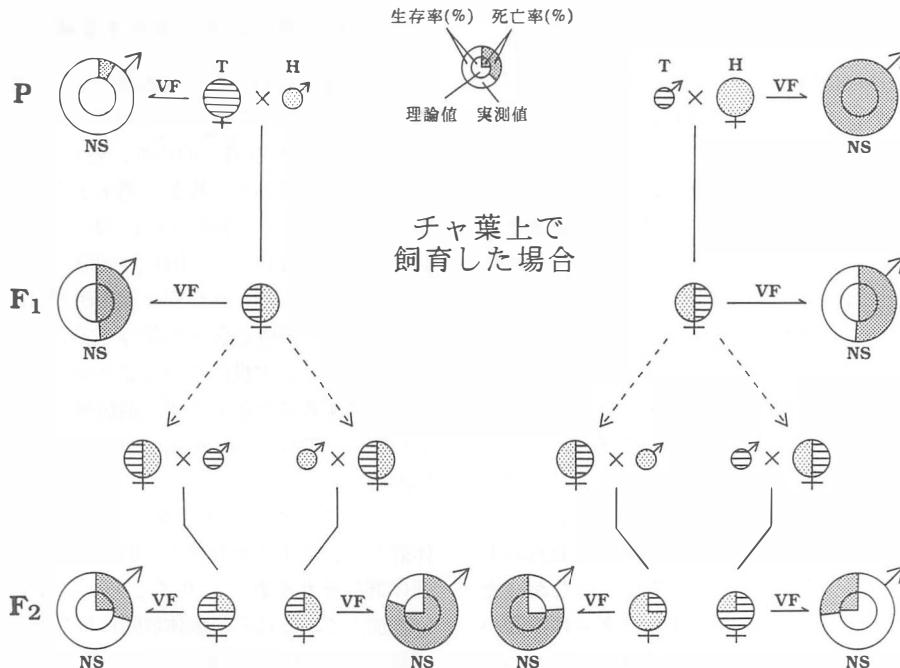


図-1 カンザワハダニのチャとアジサイ個体群の交配から得た未交尾の雌子孫が産出した雄個体のチャ葉における発育率の比較。小さい円で示した雌記号と雄記号の横線と網掛け模様はそれぞれの遺伝子頻度を表している。T: チャで発育できる遺伝子 "T"; H: アジサイで発育できる遺伝子 "H"; VF: 未交尾雌; NS: 理論値 (内円) と実測値 (外円) の間に有意差がない ( $P > 0.05$ ) ことを示す。(GOMI and GOTOH, 1997 を改変)

きたが、アジサイでは雌雄とも全く発育できなかった(GOMI and GOTOH, 1997)。同様にアジサイの個体群はアジサイでは発育できたが、チャでは発育できなかった。クワ葉上ではチャ、アジサイ個体群とも良好に発育した。チャ個体群の雌とアジサイ個体群の雄との交配における父方の寄主上(アジサイ)での死亡率は30.2%, 逆の交配における父方の寄主上(チャ)でのそれは26.3%であった。これらの死亡率は、クワ葉上で発育した雑種子孫の雄率( $T \times H$ で33.5%,  $H \times T$ で25.5%)と有意に異なることはなかったので、母方のゲノムだけを持つ雄子孫が父方の寄主植物上で死亡したことを見ている。これに対し、母方と父方の両方のゲノムを持つ雌子孫は、交配の方向にかかわらず父方の寄主上で発育できたので、チャとアジサイ葉上での発育に細胞質因子のような母性効果は関与していないことがわかった。また、発育に関与している遺伝子は優性であることが推定された。

これらの結果を受けて、次に各植物上の発育に関与する遺伝的要因を解析するため、 $F_1$ および戻し交配して得た雑種雌を未交尾のまま産卵させて、出現した雄個体の発育率を検討した。この方法を取った理由は、未交尾雌が産出する雄個体が半数体であるため、母親が持つ遺伝子頻度の解析が容易であることによる。チャ( Tea )で発育できる個体は単一の優性遺伝子 "T" を、アジサイ( Hydrangea )で発育できる個体は同様に優性遺伝子 "H" を保有していると仮定して、雑種雄子孫のチャとアジサイにおける生存率の理論値を算出した。図-1には、チャ葉上における結果を示した。一看してわかるとおり、雄の生存率の実測値は理論値と良く一致していた( $P > 0.05$ )。アジサイ葉上でも全く同じ結果が得られた(GOMI and GOTOH, 1997)ので、カンザワハダニにおける寄主特異性は、単一の優性遺伝子によって支配されていると結論された。つまり、寄主範囲の拡大あるいは食性の変換はわずかな遺伝子の変化(minor mutations)によって起こる可能性のあることが示された。

## V 性を操る微生物 *Wolbachia* と 2 系統間の生殖不和合性

カンザワハダニには、互いに生殖不和合性を示すT系統とK系統が存在する(GOMI and GOTOH, 1996)。生殖不和合性は、K系統の雌とT系統の雄との交配で顕著に現れて雌子孫が全く出現しないが、逆の交配では雌率は低下するものの雌子孫が出現する(表-5参照)。このような一方向不和合性が起こる原因の一つとして、性

を操る微生物 *Wolbachia* の関与が疑われたので、この点を検討した。

*Wolbachia* は母系伝搬する細菌であり、多くの節足動物や等脚類に感染している。*Wolbachia* が感染すると、宿主に一方向性の細胞質不和合(cytoplasmic incompatibility), 遺伝的雄の機能的雌化(feminization of genetic males), 産雌单為生殖(thelytokous parthenogenesis)の誘導、雄殺し(male-killing)を起こすことが知られている(O'NEILL et al., 1997; 野田, 1998; HURST et al., 1999)。*Wolbachia* による細胞質不和合性は、感染雄と非感染雌との間で起こり、その結果、倍数-倍数性(diplo-diploids)の宿主では子孫が全く出現せず、ハダニのように半数-倍数性(haplo-diploids)の宿主では雄の子孫だけが現れる。このように宿主の性を操ることができる *Wolbachia* の系統は、modification positive(mod+)系統と呼ばれている。一方、感染していても宿主の性には何の影響も与えないmodification negative(mod-)系統の *Wolbachia* も知られている(HOFFMANN et al., 1994, 1996; GIORDANO et al., 1995)。ダニへの感染は *Wolbachia* の *ftsZ* 遺伝子を特異的に增幅するプライマーを用いたPCR(遺伝子増幅)法で確認され、1996年に相次いで報告された(BREEUWER and JACOBS, 1996; JOHANOWICZ and HOV, 1996; TSAGKARAKOU et al., 1996)。このうち、ナミハダニ・赤色型と *Tetranychus turkestanii* は mod+系統の *Wolbachia* に感染して

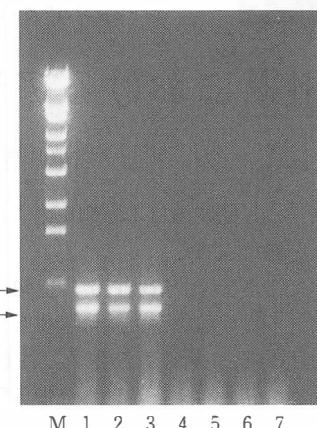


図-2 *Wolbachia* の *ftsZ* 部位(770 bp)および16S rDNA部位(890 bp)に特異的なプライマーを用いたPCR法によるカンザワハダニへの *Wolbachia* 感染の確認と抗生物質・テトラサイクリン処理による除去効果。M:マーカー; 1:チャ個体群; 2:アジサイ個体群; 3:ナシ個体群; 4:クズ個体群; 5:抗生物質処理したチャ個体群; 6:抗生物質処理したアジサイ個体群; 7:抗生物質処理したナシ個体群。(GOMI et al., 1997を改変)

表-7 カンザワハダニのチャ(T)とクズ(K)個体群間に見られる生殖不和合性に及ぼす  
抗生物質・テトラサイクリン(0.1%)処理の効果

| 組 合 せ <sup>1</sup> |       | N <sup>2</sup> | 産卵数/雌     | ふ化率 (%)   | 生存率 (%)   | 雌 率 (%)   |
|--------------------|-------|----------------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| 雌                  | × 雄   |                | 平均±S.E.   | 平均±S.E.   | 平均±S.E.   | 平均±S.E.   |
| T                  | T     | 23             | 41.0±1.19 | 94.9±1.29 | 96.1±0.77 | 80.8±1.03 |
| K                  | K     | 34             | 43.9±1.22 | 99.2±0.36 | 97.8±0.65 | 82.7±0.46 |
| K                  | T     | 19             | 36.6±0.80 | 99.1±0.51 | 99.4±0.41 | 0         |
| T (1)              | T     | 16             | 40.3±1.35 | 77.8±1.84 | 98.4±0.52 | 63.1±2.55 |
| K                  | T (1) | 20             | 48.2±1.84 | 81.1±4.18 | 95.8±1.41 | 0.5±0.37  |
| T (2)              | T     | 21             | 41.8±2.22 | 80.2±3.71 | 95.8±0.67 | 68.0±1.81 |
| K                  | T (2) | 14             | 32.3±0.80 | 74.9±6.53 | 95.6±0.63 | 0.3±0.30  |

<sup>1</sup> 下線は、抗生物質を処理して *Wolbachia* を除去した個体を示す。かっこ内の数字は、抗生物質処理後の経過世代数を示す。<sup>2</sup> 供試したペア数。  
(GOMI et al., 1997 を改変)

いることが知られている (BREEUWER, 1997)。

カンザワハダニの T 系統であるチャ、アジサイ、ナシの個体群と K 系統であるクズの個体群を PCR 法によって検討したところ、T 系統の 3 個体群が *Wolbachia* に感染しており、K 系統のクズ個体群は非感染であることがわかった (図-2)。そこで、感染している *Wolbachia* の系統を確認するため、T 系統の個体群に抗生物質を処理して *Wolbachia* を除去したのち、T 系統の感染雄と抗生物質処理雌および T 系統の抗生物質処理雄

と非感染の K 系統雌との交配を行った。表-7 に示したように、抗生物質処理の影響によるものと思われるふ化率の低下が見られたものの、交配結果は処理前の結果と同じであり、雌率には何ら変化が現れなかった。したがって、カンザワハダニに感染している *Wolbachia* は mod- 系統であり、T 系統と K 系統の間で見られた生殖不和合性にはこの細菌が関与していないことがわかった (GOMI et al., 1997)。

(12月号に続く)

## スポットニュース

## armyworm : *Pseudaletia separata*

### 石川県におけるアワヨトウ幼虫の大量発生について

石川県農業総合研究センター病害虫防除室

かさ  
笠

じま  
島

さとし  
哲

本年、北海道から北陸の日本海側を中心にアワヨトウ  
が多発し、問題になった。

本県においても、6月中旬から7月上旬にかけて、県内各地でアワヨトウの幼虫が大量に発生し、当研究センターでは、6月20日に病害虫発生予察注意報を発表して、アワヨトウの発生および農地への侵入警戒を促したことである。

今回の大量発生の要因は、5月下旬ごろに中国大陸からアワヨトウの成虫が多飛来した可能性が高く、加えて、6月の気温が高く降水量も少なかったことなどが考えられる。

本県では、1987(昭和62)年と1997(平成9年)にもアワヨトウの発生は多かったが、本年のように県内全域で、しかもこれだけの異常発生がみられたのは、初め

てのことであった。

今回の大量発生に関しては、農業分野だけでなく、衛生害虫的な側面からもクローズアップされ、さまざまなおこで大きな波紋を呼び話題になった。

河川敷や道路のり面、公園・雑草地などで大量発生した幼虫が大きくなつて食物を食い尽くし、アワヨトウ幼虫の大群が集団で移動して道路や住宅地に押し寄せた。市民からは「気持ち悪いので駆除してほしい」などといった問い合わせや苦情が相続ぎ、県都である金沢市では、10日間に約140件の駆除要請などが寄せられた。これにともない、マスコミもこぞってこれを取り上げ、道路がアワヨトウの幼虫で真っ黒になった写真や映像などが、新聞・テレビ等で報道された。