

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 (1)

九州大学大学院 比較社会文化研究院 生物多様性講座 **あ べ よし ひさ** 久 芳 部

はじめに

1990年に北米原産の世界的な重要害虫であるマメハモグリバエ *Liriomyza trifolii* が日本では初めて静岡県で発見され(西東ら, 1992), 東北以南の都府県から本種の発見が相次ぎ, 1997年には西東 力先生が名著『マメハモグリバエ』を出版された。マメハモグリバエは多食性で, その寄主植物は21科120種以上に及ぶが, トマトでの発生が顕著であった(西東, 1997)。一方, 同属のナスハモグリバエ *Liriomyza bryoniae* は古くから日本に分布していて多食性ではあるが, トマトやメロンの重要害虫として知られていた(西東, 1997)。このような状況下で, マメハモグリバエとナスハモグリバエは幼虫の後部気門の形態に基づき同定できるという簡易同定法が流布していたので, 注意する必要があると思った。その簡易同定法によれば, 後部気門先端部はT字型をしており, そこに瘤状の隆起が3個あればマメハモグリバエで7から12個あればナスハモグリバエとされていた。しかしながら, アメリカ大陸原産の重要害虫であるトマトハモグリバエ *Liriomyza sativae* の後部気門先端部の瘤状の隆起も3個であり, この簡易同定法に頼るとトマトハモグリバエはマメハモグリバエと誤同定されてしまう。トマトハモグリバエは既に1990年代にアジアでは中国やインド, タイへ侵入しており, 日本への侵入が警戒されていた。さらに, 『日本産昆虫総目録』(平嶋, 1989)を参照すると, *Liriomyza* 属のハモグリバエは1989年の時点で日本から23種も記録されていたことがわかる。これら23種の成虫の外見はよく似ていて, その中には後部気門先端部の瘤状の隆起が3個の種が複数いる。野菜や鑑賞植物を加害するハモグリバエに限っても, 野外で採集された *Liriomyza* 属のハモグリバエを種レベルで同定するには雄成虫の交尾器の形態を調べる必要がある。そこで, 私は笹川満廣博士(京都府立大学名誉教授)から同定の手ほどきを受けた。これから紹介する一連の研究は, 圃場で発生するハモグリバエを正確に

同定するという, 最も基礎的なところから始まった。

I トマトハモグリバエの日本における発見

河原寿樹氏(当時, 京都府立大学農学部4回生)と私は1999年8~12月まで, 京都府長岡京市にある2棟のトマト温室(温室Aでは1,160株, 温室Bでは1,012株を同年8月に定植)に週1回, 通い, そこで発生するハモグリバエの発消長を調べた。具体的には, 各温室から100株のトマトを選び, 植物体上の終齢幼虫と蛹を採集して研究室に持ち帰り, 飼育して羽化した雄成虫を交尾器の形態に基づき同定した。

雄交尾器の形態に基づく同定が最も確実であり, しかも迅速で安上がりな方法である。その方法と注意点は以下のように要約される。雄成虫の腹部を切り取るか, あるいは体全体を10%の水酸化カリウム水溶液に入れ, 5分程度, 湯煎する。その後, 小さなシャーレなど透明な容器に水(水道水でよい)をはり, その中に虫体を移し, 実体顕微鏡下で細い昆虫針を用いて交尾器を取り出す。ここで注意すべきことは, 水酸化カリウム水溶液が突沸して目に入ると危険なので必ず湯煎することである。よく乾燥している標本ならば湯煎の時間は5分程度でよいと思うが, 乾燥していない(すなわち死亡してから時間がたっていない)標本の場合は長めに湯煎したほうがよい。水中の交尾器は下から光を当てたほうが観察しやすいので, 実体顕微鏡の照明は透過型をおすすめする。

このように雄成虫を同定して調査した結果, 一方の温室ではトマトハモグリバエとナスハモグリバエが, 他方の温室ではこれら2種に加えてマメハモグリバエも同時に発生していた(図-1, 2; Abe and Kawahara, 2001)。いずれの温室でも複数の種が発生時期のピークをずらしながら発生しており, 思いがけなく日本未記録のトマトハモグリバエの我が国への侵入を実証してしまった。笹川博士にトマトハモグリバエの同定を確かめていただいた後すぐに本種の発生を京都府病害虫防除所に通報した。これが契機となり, 当時, 私が所属していた京都府立大学農学部応用昆虫学研究室と京都府農林水産部による, トマトハモグリバエの生態解明と防除の共同研究が始まった。後で知ったことだが, 同じ1999年に山口県と沖縄県でも本種の侵入が確認されていた(岩崎ら, 2000)。

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

(キーワード: 重要害虫, 同定, 発見, 増殖, 殺虫剤感受性)

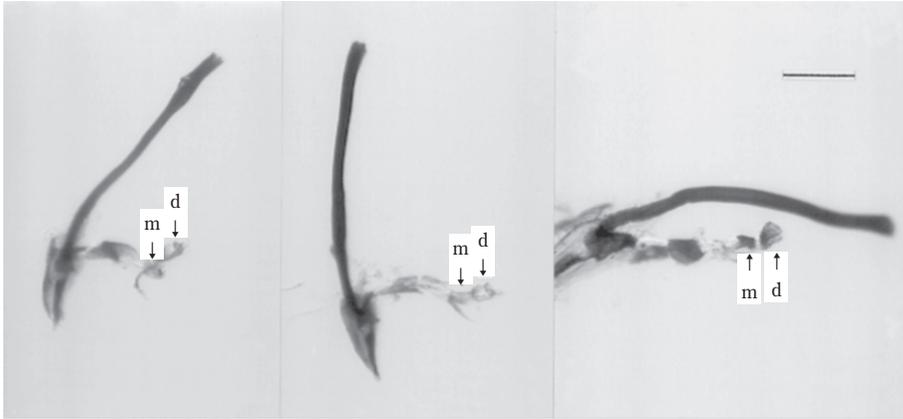


図-1 ハモグリバエ3種の雄交尾器(側面)
 左: トマトハモグリバエ, 中: マメハモグリバエ, 右: ナスハモグリバエ.
 d: デイステイファルス, m: メソファルス. スケール: 0.1 mm.
 ABE and KAWAHARA (2001) から転載.

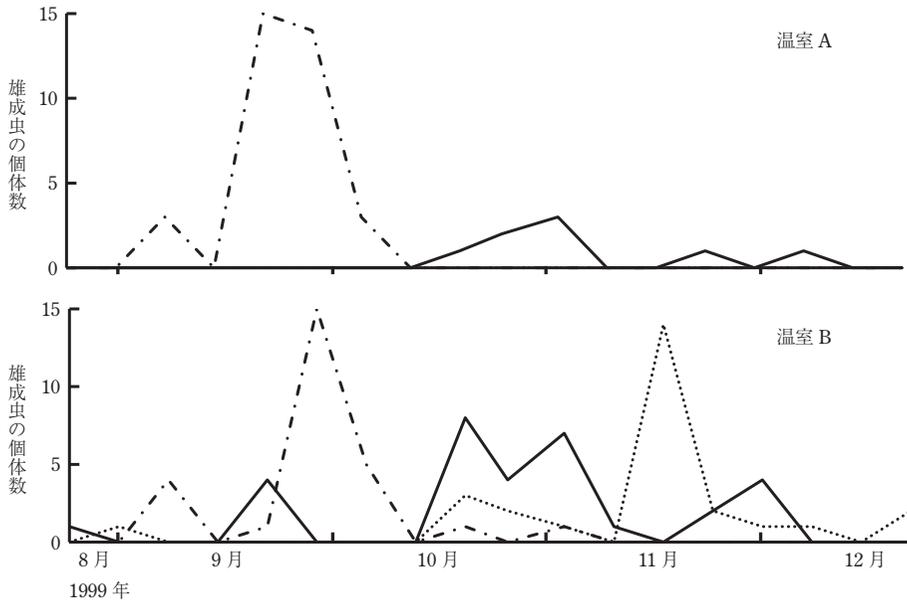


図-2 長岡市内のトマト温室におけるハモグリバエ3種の発生活消長
 — トマトハモグリバエ, マメハモグリバエ, - - - ナスハモグリバエ.

II トマトハモグリバエの発育に及ぼす温度・日長の影響ならびに増殖能力

1 研究の背景

トマトハモグリバエは1999年に日本への侵入が確認されてから急速に分布を拡大し、2003年4月までに1都2府32県から記録され、トマトやキュウリ、カボチャに大きな被害を与えていた(徳丸・阿部, 2003)。本

種はマメハモグリバエおよびナスハモグリバエと同じ施設内で同時に発生することがあり(ABE and KAWAHARA, 2001), これら2種も国の内外で農作物に大きな被害を与えている(徳丸・阿部, 2003)。そこで、害虫ハモグリバエ3種の防除対策を講じる目的で、それぞれの日本産個体群の生物学的特性を明らかにして比較検討することにした。マメハモグリバエ(西東ら, 1995; 小澤ら, 1999)とナスハモグリバエ(西東, 1988; 1989)の発育・

増殖能力とトマトハモグリバエの発育 (坂巻ら, 2003) については先行研究があった。しかしトマトハモグリバエの日本産個体群の増殖能力についての知見はなかったので、ハモグリバエ3種の日本産個体群の増殖能力を同一条件下で調査した。発育に及ぼす温度・日長の影響についても同様に調べた。

2 飼育個体群の由来と維持

トマトハモグリバエとマメハモグリバエ、ナスハモグリバエをそれぞれ京都府城陽市、沖縄県糸満市、京都府京都市で採集し、その子孫を飼育した。種の同定は採集した雄成虫の交尾器の観察に基づいている。プラスチック製飼育ケージ (20 × 20 × 20 cm) にハモグリバエの成虫を放し、ポット植えにした初生葉のみのインゲンマメの苗2,3本を24時間入れて産卵させては新しい苗に交換した。取り出したインゲンマメは根際で切り、三角プラスチックに水挿しし、葉に潜孔を作ったハモグリバエ幼虫が蛹化するため脱出する直前に葉を切り取り、アイスクリームカップに入れた。アイスクリームカップ内でハモグリバエは蛹化し、その数日後、羽化した成虫は飼育ケージに入れることを繰り返し、飼育個体群を維持した。インゲンマメはいずれのハモグリバエにとっても好適な植物であることがわかっていたので使用した。3種のハエの成虫の外観はよく似ているので一見しただけでは混じってもわからない。そこで、ハエの苗の交換は種ごとに別々の部屋で行うとともに、ときどき飼育個体群の雄成虫を取り出して交尾器を調べ、混じていないことを確認した。次回、詳しく述べるように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することがある。そのため、特にこの2種が混じることはないよう細心の注意を払って飼育した。飼育個体群の維持は25℃ 15時間明期9時間暗期 (以下15L:9Dと略記) の条件下で行った。

3 実験の方法

各種ハモグリバエの成虫を飼育ケージに10~20匹入れ、15, 18, 20, 25, 30, 35℃の6温度区を設定し、飼育個体群の維持のようにインゲンマメの苗に24時間、産卵させて飼育し、産卵から羽化までの所要日数を調べた。日長は長日 (15L:9D) を全温度区に、短日 (10L:

14D) を18℃区に設定した。

4 発育に及ぼす温度・日長の影響の結果と考察

発育零点はトマトハモグリバエが最も高く10.7℃であり、マメハモグリバエが9.7℃、ナスハモグリバエが8.1℃であった (徳丸・阿部, 2003)。この結果から徳丸・阿部 (2003) は「トマトハモグリバエは、マメハモグリバエおよびナスハモグリバエに比べて、より高温に適應した種であると考えられる」と考察した。しかし、発育零点が高ければ必ずしも高温に適應しているわけではないように思われる。その根拠はWANG et al. (2014) のデータに示されている。彼女らは中国産のトマトハモグリバエとマメハモグリバエの増殖能力を20, 25, 31, 33℃の条件下でササゲを寄主植物として調べた。内的自然増加率および純増殖率ともに、20および25℃の温度条件下ではトマトハモグリバエのほうがマメハモグリバエよりも高かったが、31および33℃ではマメハモグリバエのほうがトマトハモグリバエよりも高かった。それゆえ発育零点の低いマメハモグリバエのほうがトマトハモグリバエよりも高温に適應していると考えたほうがよさそうである。

ハモグリバエ3種はいずれも18℃短日条件下では同温度の長日条件下よりも産卵から羽化までの発育所要日数が長かった。トマトハモグリバエの発育所要日数は18℃長日条件下では30.5日であったが、同温度短日条件下では39.8日であった。注目すべきはナスハモグリバエの結果で、18℃長日条件下では29.9日であったが、同温度短日条件下では49.8日となり、中には100日を要する個体もいた。西東 (1989) は、15℃短日条件 (9L:15D) 下で、産卵から羽化まで150日以上を要した本種の個体を記録していることも考え合わせると、本種は蛹休眠をする可能性が考えられる。

5 増殖能力の結果と考察

同一条件下で求めたトマトハモグリバエとマメハモグリバエ、ナスハモグリバエの増殖能力の指標を表-1に示した。トマトハモグリバエのほうが他の2種よりも増殖能力は高いといえそうである。それぞれのハモグリバエについて増殖能力を調べた先行研究の結果と我々の結果との差異は以下のようであった。ZHANG et al. (2000)

表-1 ハモグリバエ3種の増殖能力 (寄主植物: インゲンマメ; 25℃, 15L:9D)

種	平均世代時間 (日)	純増殖率	内的自然増加率
トマトハモグリバエ	26.66	249.36	0.21
マメハモグリバエ	25.06	63.39	0.17
ナスハモグリバエ	23.08	17.86	0.12

はトマトハモグリバエの中国産個体群 1 雌当たりの総産卵数についてインゲンマメを寄主としたとき 25℃で 257.5 個と報告しており、我々の得た値 (639.6 個) よりもかなり少ない。西東ら (1995) はマメハモグリバエの静岡県産個体群 1 雌当たりの総産卵数をインゲンマメが寄主の場合 540.3 個、チンゲンサイが寄主の場合 637.7 個と報告しており、我々の得た値 (203.6 個) よりもかなり多い。LEIBEE (1984) が米国産個体群でセロリーを寄主として 25℃で調べた値 (288 個) も我々の値より大きい、PARRRELLA et al. (1983) がトマトを寄主として調べた値 (40 個) はかなり少ない。ナスハモグリバエではオランダ産個体群でトマトを寄主とした場合、我々の値 (91.4 個) より大きい報告 (MINLEMBERG and HELDERMAN 1990 : 163 個) と小さい報告 (HENDRIKSE et al. 1980 : 67 個) とがある。

これらの差異の原因として、徳丸・阿部 (2003) は温度や寄主植物 (品種)、ハモグリバエの供試個体群の違いとともに次の点を指摘している。すなわち、徳丸・阿部 (2003) は既交尾雌成虫 1 個体ごとに毎日、産卵数を調べ、その後、次世代虫を羽化まで飼育することを試み、子孫の生存率なども求めた。しかし、ハモグリバエ 3 種の増殖に関する先行研究では雌成虫に産卵させる際、複数の雌成虫を同一容器内に入れているため、産卵数に他個体が影響を及ぼした可能性も考えられる。

III トマトハモグリバエの殺虫剤感受性

1 研究の背景

トマトハモグリバエとマメハモグリバエ、ナスハモグリバエの防除対策を構築する研究の一環として、3 種の

日本産個体群の殺虫剤感受性を比較検討した。当初、以下に述べるような理由でトマトハモグリバエの日本産個体群は殺虫剤感受性が低いに違いないと予想していた。次回、種の置換について詳しく紹介するが、1970 年代の米国西部のカリフォルニア州では土着種のトマトハモグリバエが、フロリダ州などから侵入したと考えられるマメハモグリバエに置換された。その主要な要因は、多くの化学殺虫剤に対してマメハモグリバエのほうがトマトハモグリバエよりも感受性が低かったからだと考えられている。ところが、米国とは正反対に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 (Abe and TOKUMARU, 2008)。そこで、トマトハモグリバエには殺虫剤感受性に関する種内変異が存在し、マメハモグリバエよりも感受性の低い個体群が日本に侵入したに違いないと我々は予想したのであった。

2 材料および方法

実験に供試したトマトハモグリバエは京都府城陽市および同向日市、同京田辺市、広島県産の 4 個体群、マメハモグリバエは沖縄県糸満市産個体群、ナスハモグリバエは京都府久美浜町産個体群であった。殺虫剤感受性は発育段階により異なると考えられるので、卵と 2 齢幼虫、成虫について調べた。殺虫剤を用いたすべての実験は 25℃ 15L : 9D の条件下で行った。

供試薬剤は、2 齢幼虫については、有機リン剤、ネライストキシシン剤、合成ピレスロイド剤、昆虫成長制御剤、ネオニコチノイド剤およびその他合成殺虫剤の中から各 2 剤以上を選定し、合計 25 剤であったが、他の発育段階については 20 種類の薬剤について調べた (表-2, 3)。供試薬剤はすべて常用濃度とし、展着剤としてポリオキ

表-2 ハモグリバエ 3 種の幼虫の感受性を調べた薬剤

有機リン剤	アセフェート水和剤、クロロピリホス水和剤、CVP 乳剤、イソキサチオン乳剤、MEP 乳剤
ネライストキシシン剤	カルタップ水溶剤、チオシクラム水和剤
合成ピレスロイド剤	シベルメトリン水和剤、エトフェンプロックス乳剤、ベルメトリン乳剤
昆虫成長制御剤	シロマジン液剤、フルフェノクスロン乳剤、ルフェヌロン乳剤
ネオニコチノイド剤	アセタミプリド水溶剤、クロチアニジン水溶剤、ジノテフラン水溶剤、イミダクロプリド水和剤、ニテンピラム水溶剤、チアメトキサム水溶剤
その他	クロルフェナピル水和剤、エマメクチン安息香酸塩乳剤、ミルベメクチン乳剤、ピリダリル水和剤、スピノサド水和剤、トルフェンピラド乳剤

表-3 ハモグリバエ3種の成虫と卵の感受性を調べた薬剤

有機リン剤	アセフェート水剤, クロロピリホス水剤, CVP 乳剤, イソキサチオン乳剤
ネライストキシ剤	カルタップ水剤, チオシクラム水剤
合成ピレスロイド剤	シベルメトリン水剤, エトフェンプロックス乳剤
昆虫成長制御剤	シロマジン液剤, フルフェノクスロン乳剤
ネオニコチノイド剤	アセタミプリド水剤, クロチアニジン水剤, ジノテフラン水剤, ニテンピラム水剤, チアメトキサム水剤
その他	エマメクチン安息香酸塩乳剤, ミルバメクチン乳剤, ピリダリル水剤, スピノサド水剤, トルフェンピラド乳剤

シエチレンドデシルエーテル 10%, リグニンスルホン酸カルシウム 12% 製剤 (商品名: 新グラミン) の 3,000 倍希釈液を加用した。

2 齢幼虫の殺虫剤感受性を明らかにするため、インゲンマメの初生葉のみを付けた苗に対して雌成虫に産卵させ、根際で切り取り三角フラスコに水挿しし 4 日後の幼虫に薬剤処理を行った。薬液は農薬散布器を用いて葉の表裏両面に 1 cm² 当たり 0.007 ml 付着するように噴霧し、処理後は 250 ml プラスチック製アイスクリームカップに入れて飼育した。処理前の幼虫数、処理後の蛹化个体数および羽化成虫数を記録し、幼虫時と蛹時の死亡率を求めた。これらの値は水処理時の値を対照として ABBOT (1925) の方法により補正した。

成虫の殺虫剤感受性を明らかにするため、薬剤処理は以下のように行った。インゲンマメの初生葉のみを付けた苗 1 本を根際で切り、殺虫剤に 10 秒間、浸漬した。そのインゲンマメを三角フラスコに水挿しして風乾後、プラスチック製飼育ケージに入れた。ケージ内には羽化 2 日後の雄成虫および雌成虫を種別にそれぞれ 2 ~ 4 匹ずつ放飼し 48 時間後に死亡虫数を記録した。本実験と以下の二つの実験に用いたトマトハモグリバエは城陽市産個体群である。死亡率は、水処理の値を対照として ABBOTT (1925) の方法により補正した。

雌成虫の産卵および摂食に対する抑制効果を明らかにする目的で、成虫の感受性実験と同様のケージと植物を用いて羽化 2 日後の各種ハモグリバエ既交尾雌成虫をそれぞれ 2 匹ずつ放飼し 48 時間後に、葉内の産卵数ならびに成虫による摂食痕を記録した。

卵のふ化に及ぼす殺虫剤の影響を明らかにするため、

上記の実験と同様に、各種ハモグリバエ既交尾雌成虫をそれぞれ 2 ~ 5 匹ずつ放飼し 48 時間後に、葉内の産卵数を記録した。卵が認められた場合は、さらに 3 日後に潜孔の有無によりふ化幼虫の数を調べ、ふ化率を算出した。

3 結果と考察

結果の詳細は徳丸ら (2005) を参照されたい。同一圃場で同時に発生することのある害虫ハモグリバエ 3 種の幼虫と成虫の補正後の死亡率がいずれも 90% 以上となった殺虫剤はカルタップ水剤とチオシクラム水剤であった。これら 2 剤は 3 種すべての産卵数と摂食痕を著しく減少させた。しかし、3 種すべての補正殺卵率が 90% 以上となった殺虫剤は認められなかった。

トマトハモグリバエの幼虫に対する殺虫効果は、エトフェンプロックス乳剤では 4 地域個体群間で大きな違いが見られた。すなわち向日市産個体群では死亡率が 100% であったのに対し、他地域個体群では 50% 以下であった。また、害虫ハモグリバエ 3 種に対する殺虫効果が先行研究と本研究の間で異なる薬剤もあった。これは、国内の地域により使用殺虫剤の種類と散布量が異なることを反映していると考えられた。さらに、外来種のトマトハモグリバエとマメハモグリバエでは個体群の起源が異なる可能性も考えられる。

当初の予想とは異なり、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。

(12 月号に続く。引用文献は次号に掲載。)