タバココナジラミの発生の生態的要因（1）

筑波大学生物科学系 平野 耕治・藤井 宏一

はじめに

タバココナジラミ（*Bemisia tabaci* (Gennadius)）は，熱帯，亜熱帯，ヨーロッパ及びアメリカの南部や日本に分布する広食性の害虫である（Hill, 1987）。Mound and Halsey（1978）によると，本種は350種の植物を加害する。その成虫と幼虫は口針を植物の篩管部に挿入し吸汁害を与える。また，甘露を分泌するので寄主植物にすす病を発生させることもある。さらに，本種はいくつかのウイルスの重要な媒介者でもある（Byrne et al., 1990）。

Horowitz (1986) によると，タバココナジラミの害虫としての記録は1889年のギリシャでのタバコに始まる。その後ワタでの大発生が1920年後期から1930年初期にかけてインドで始まり，今日に至るまでにスーダン，イラン，エルサルバドル，メキシコ，ブラジル，トルコ，イスラエル，タイ，アメリカ合衆国などで記録されている。ワタ以外では，ダイズでの大発生が1972～73年にブラジルで（Kogan and Turnipseed, 1987），1981～82年にインドネシアで記録されている（Samudra and Naito, 1991）。温室では，野菜への被害が1974年にトルコで，ポインセチアへの大きな被害が1986年にアメリカ合衆国と1989年に日本で記録されている（大戸，1990）。なお，後述するように，ポインセチアを加害するのは，別種であると最近報告された（Perring et al., 1993）。

タバココナジラミは古くからワタの害虫として問題視されていたが，これまで本種の生態的特性と発生様相の関係や野外個体群の変動要因について研究した例は少ない。本稿では，まず本種を研究する際に重要な本種の分類上の問題を簡潔に述べ，次にタバココナジラミが持つ生態的特性を他種と比較し，本種が害虫としてどのような特徴を持つかをインドネシアでの研究を基に検討する。そして本種の個体群変動要因を取り上げ，どのような条件下で高密度発生する可能性が高いかについて検討する。

I 分類上の問題

成虫の形態学的特徴に基づいてコナジラミ（whitefly）の種の同定を行うのは多くの場合難しく，属及び種の同定は通常4齢幼虫のいわゆる蛹殻（pupal case）の構造に基づいて行われている（Mound and Halsey, 1978）。しかし，タバココナジラミのような広食性のコナジラミの場合，摂食した寄主植物のクチクラの違いによって蛹殻の形や大きさが変化する。そのため，タバココナジラミは多数のシノニムを持つに至った（Lopez-Avila, 1986）。Mound and Halsey (1978) は，このシノニムのリストを作成している。

最近，タバココナジラミの加害がカボチャの葉の白化症（silverleaf syndrome）やトマトの果実の着色異常を引き起こすことが報告されている（Bharathan et al., 1990; Yokomi et al., 1990; Schuster et al., 1990; 松井，1992）。Perring et al. (1993) はアロザイムの分析，交配実験及び配偶行動の実験の結果から，カボチャの葉に白化症を引き起こすコナジラミは，成虫の形態からは区別できないが，タバココナジラミとは別種であるとした。かれらが別種であるとしたコナジラミは，これまでタバココナジラミのポインセチア系統と呼ばれてきたものである。Perring et al. (1993) は，まだ学名をつけていないが，この系統を新種とし，silverleaf whitefly と呼ぶことを提唱した。なお，ポインセチアから採集したコナジラミがトマトの果実に着色異常を引き起こすと報告されており（Schuster et al., 1990; 松井，1992），silverleaf whitefly がトマトの着色異常の原因となっていると思われる。1雌当たり産卵数をポインセチア系統とワタ系統で比較すると，前者のほうが多いことも報告されている（Bethke et al., 1991）。前述したようにsilverleaf whitefly にはまだ学名がついていなくて，新種とすることに反論もあるので（Bartlett and Gawel, 1993; Campbell et al., 1993），本稿で引用したタバココナジラミの文献のうち，ポインセチア系統であることがわかっているものに関しては silverleaf whitefly とせずにこれまでどおりポインセチア系統と記した。

II タバココナジラミの害虫としての生態的特性

まず，タバココナジラミが害虫としてどのような生態的特性を持っているかを他の害虫と比較する。表-1は，1984～88年の間に中部ジャワ州で主要な害虫によって加害されたダイズ畑の被害面積と被害面積率の平均値を

Causes of the Occurrence of the Whitefly, *Bemisia tabaci* (Gennadius) (1). By Kohji Hirano and Koichi Fujii

表-1　中部ジャワ州での4年間（1984～88年）における各種の害虫によるダイズの被害面積と被害面積率の平均値[a]。

順位	害虫種名	被害面積 (ha)	被害面積率
1.	ハスモンヨトウ (*Spodoptera litura* (Fabricius))	1031	0.0467
2.	キンウワバの一種 *Chrysodeixis* sp.	448	0.0203
3.	サヤメイガの類[b] シロイチモジマダラメイガ (*Etiella zinckenella* (Treitschke)) *E. hobsoni* (Butler)	310	0.0140
4.	ハムシの一種 *Phaedonia inclusa* (Stal)	203	0.0092
5.	マエウスキノメイガ (*Hedylepta indicata* (Fabricius))	192	0.0087
6.	ダイズアブラムシ[c] (*Aphis glycines* Matsumura)	82	0.0037
7.	ハモグリバエの類[d] インゲンモグリバエ (*Ophiomyia phaseoli* (Tryon)) ダイズクキモグリバエ (*Melanagromyza sojae* (Zehntner))	81	0.0037
8.	ホソヘリカメムシの一種 *Riptortus linearis* (L.)	10	0.0004
9.	ミナミアオカメムシ (*Nezara viridula* (L.))	9	0.0004
10.	タバココナジラミ (*Bemisia tabaci* (Gennadius))	4	0.0002

[a]：ここでの平均値は1回の調査当たりの被害面積と被害面積率である．なお，被害面積率は各調査時点での被害面積をダイズの栽培面積で除したもので，その平均値は栽培面積で重み付けして計算した．[b]：予察員の報告書には，*Etiella* spp. と書かれてある．インドネシアでダイズへの加害が観察されたのはここにあげた2種のみである（Hirano et al., 1992）．[c]：予察員の報告書にはアブラムシと書かれているが，ダイズアブラムシとしたのは以下の理由による．宮崎（1984）は，ジャワ島のダイズ畑から採集したアブラムシはすべてダイズアブラムシだったと報告している．筆者も現地のダイズ畑で本種しか観察していない．[d]：予察員の報告書にはハモグリバエ類と書いてある．インドネシアにおいてハモグリバエ科のうちで4種がダイズを加害することが知られているが，表中の2種が特に問題になる（Hirano et al., 1993b）．特にインゲンモグリバエによる生育初期のダイズへの加害は枯死を引き起こしやすい．

種ごとに示したものである。ここで用いたデータは，発生予察員が2週間ごとにダイズの栽培面積，被害面積と加害した害虫名を記録・報告したものである。これによると，ハスモンヨトウによる被害面積が最も大きく，タバココナジラミによるそれは最低であった。以下に，なぜタバココナジラミによる被害が少ないのかを他の害虫の生態的特性と比較することにより検討する。

図-1は，1984～88年の間の中部ジャワ州のダイズの栽培面積の季節的な変化を示したものである。ジャワ島では，一般に4～9月が乾季，10～3月が雨季である（Hirano et al., 1992）。中部ジャワ州では，個々の場所でみればダイズ栽培は一般に年1作（1作は約3か月）であり，連作の場合でもたかだか2作である。ダイズの栽培面積が1984年には乾季に，1985～88年では雨季に増加する傾向があり，ダイズの栽培面積が年あるいは季節によってかなり変動していることがわかる（図-1）。また，栽培場所も季節的に変化した。このようなダイズの栽培面積すなわち食物資源量の時間的・空間的な不規則変動に，それぞれの害虫がどのように対応しているかを知るため，ダイズの栽培面積と被害面積率との関係を調べた（図-2）。ここで，被害面積率はダイズ畑でのそれぞれの害虫の密度の相対的な指標として用いた。この図をみると，表-1に示した上位6位までの種で両変数の間に正の相関がみられ，そのうち5例でその相関は有意であった。また，下位の4種では両変数の間に負の相関がみられ，そのうち3例で有意であった。なおダイズの栽培面積は1984年を除いて雨季に多い傾向がみられたが，それぞれの種の被害面積率と降水量には有意な関係はみられなかった（Hirano et al., 1993a）。

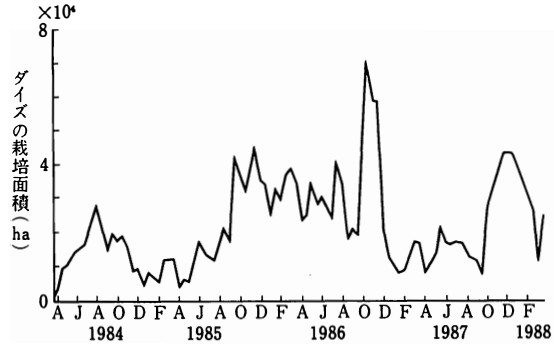
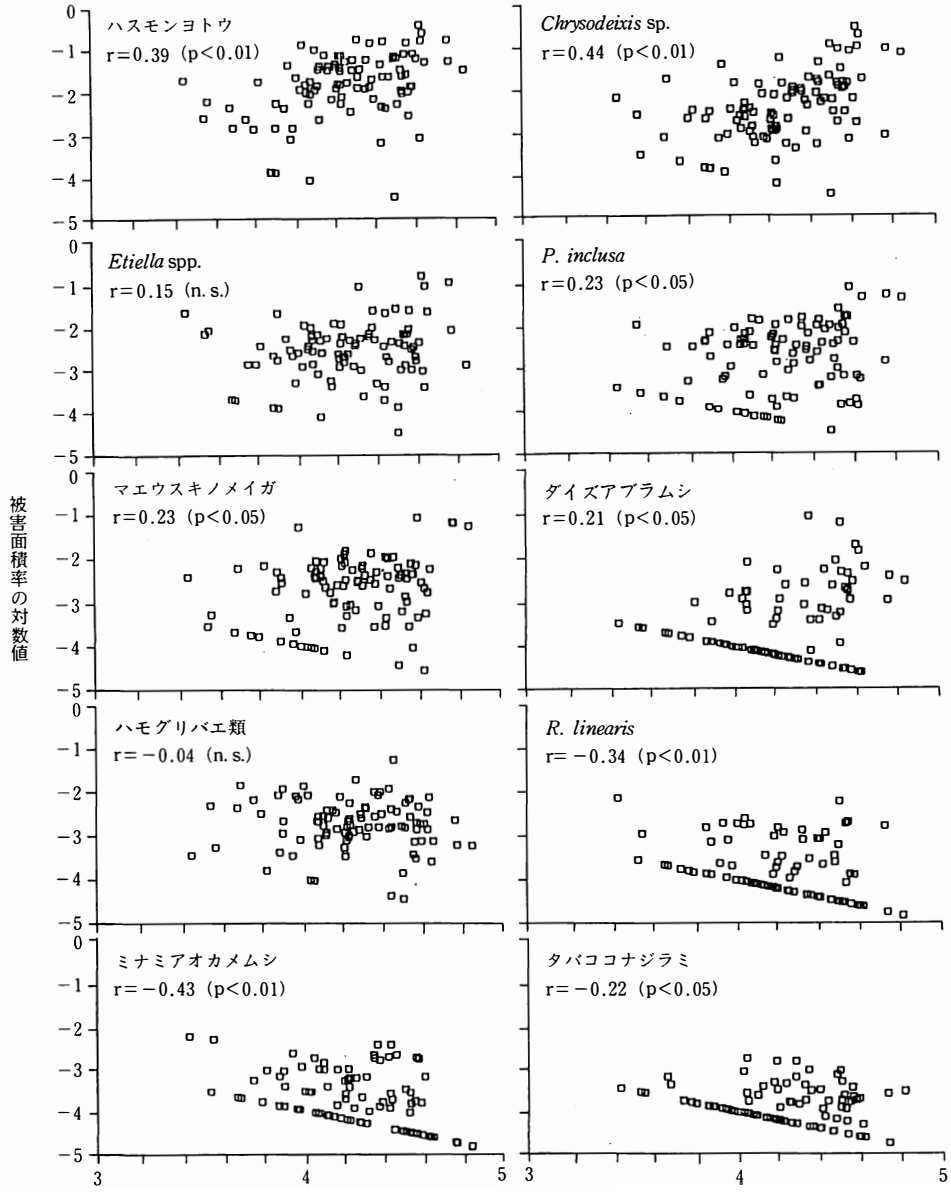


図-1　中部ジャワ州のダイズの栽培面積の季節的な変化（Hirano et al., 1992）．
横軸の記号（AJAODFの繰り返し）は，4，6，8，10，12，2月をそれぞれ示している．

ダイズの栽培面積が時間的・空間的に変動する環境下で，図-2の両変数の間になぜ正あるいは負の相関が生じるかについて推論してみる。対象とする昆虫個体群の生息地において，隣接し合う寄主植物の集団をパッチとし，生息地は複数のパッチから構成されているとする。成虫のパッチ間の移動成功率は，寄主植物の生息面積が増加するほど（すなわちパッチ間の距離が短くなるほど）高くなると考えられるので，移動成功率は〔寄主植物の生息面積/昆虫個体群の生息地域の面積〕に比例する



図－2　ダイズの栽培面積とそれぞれの害虫による被害面積率との関係
［(被害面積＋1) /ダイズの栽培面積］を被害面積率とした．相関係数を計算する際には，両変数を対数変換した．
n.s.：r=0 との間に有意差なし．

と仮定する。昆虫が，パッチへの侵入，繁殖，寄主植物の悪化に伴う他の好適なパッチへの移動を繰り返している条件下では，単位時間当たりの雌の増殖率（以後，全増加率と呼ぶ）は単位時間当たりの雌の移動成功率とパッチに到達後の雌の増殖率（以後，パッチ内増加率と呼ぶ）の積に等しい。

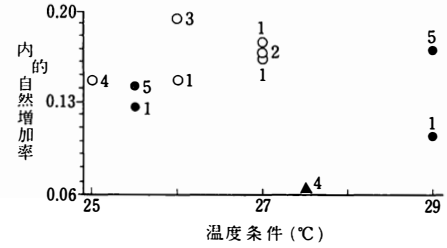
この条件下では単位時間当たりの全増加率が高い種の場合，寄主植物量と個体群密度との関係は次のように考えられる。すなわち，寄主植物量の増加とともにパッチ間移動の成功率が増加するので，個体群密度（例えば，寄主植物 1 株当たり個体数）も増加し，しばしばその地域の環境収容力のレベルにまで達する。このように個体

群密度は寄主植物量の増減とともに増減するために，図-2 の両変数の間に正の相関がみられたと思われる。

一方，単位時間当たりの全増加率が低い種の場合には，寄主植物が広面積にわたって存在する時期にはパッチ間移動の成功率が高くなるので，好適なパッチへの移動と繁殖の繰り返しによって個体数及び個体群密度が増加する。しかし，利用可能な寄主植物の期間が終わり（あるいは収穫によって）寄主植物量が減少し始める以前に，個体群密度がその地域の環境収容力のレベルに到達できるほどまでには，それらの種の単位時間当たりの全増加率は高くならない。寄主植物量が減少する初期には個体群密度はまだその地域の環境収容力のレベルよりも低いので，高密度による増殖率の減少といった影響をさほど受けず，個体数は依然として増加するであろう。さらに寄主植物量が減少すると，パッチ間移動の成功率が低くなり，その地域の個体数は減少する。そのため個体数が寄主植物量の増減に対し時間的に遅れて増減することになる。このことが，図-2 において両変数の間に負の相関を生じさせた原因だと思われる。

上記の推論を確かめるために，前述の両変数の相関とそれぞれの種の雌の増殖率，寄主植物，移動能力との関係を主に文献情報データベース（AGRIS, CAB, BIOSIS）により入手できたデータを用いて種間比較した。なお，キンウワバの一種 *Chrysodeixis* sp. とホソヘリカメムシの一種 *R. linearis* に関しては文献を入手できなかったので種間比較から除外した。単位時間当たりのパッチ内増加率は，それぞれの種の内的自然増加率，パッチ内の寄主植物の条件，競争種の密度，天敵密度，気候条件などの要因によって影響されると思われる。しかし，前述のように，それぞれの種の被害面積率が，降水量によって大きな影響を受けるようなことはなかった。また，月平均気温は約 27 °C で大きく変動することがなかったので，気候要因の変動が増加率に大きな影響を与えるとは思われなかった。寄主植物量が急速に増加している時期には，移動先のパッチが既に他種（天敵を含む）に占有されている可能性は少ないので，内的自然増加率の高低が単位時間当たりのパッチ内増加率に大きな影響を与えると思われる。したがって，本稿ではパッチ内増加率に関与する要因として，内的自然増加率のみに限定した。以下に述べる増加率の種間比較においては，全種をダイズ上で比較していないが，タバココナジラミのおおよその位置については把握できると考えられる。

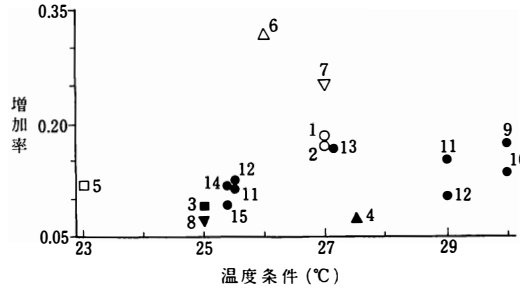
図-3 にハスモンヨトウ，タバココナジラミ，ハムシの一種 *P. inclusa* の内的自然増加率を示す。入手できた内的自然増加率の記述のある文献はこれら 3 種についての



図－3　ダイズ害虫の内的自然増加率の種間比較

●：タバココナジラミ，○：ハスモンヨトウ，▲：*P. inclusa*.

図中の数字は，実験に用いた寄主植物を示す．1．ワタ（Powell and Bellows, 1992；Balasubramanian et al., 1988；Dhandapani et al., 1989），2．トウガラシ（Dhandapani et al., 1988），3．トウゴマ（Balasubramanian et al., 1988），4．ダイズ（Chen and Hsiao, 1984；Doda, 1988），5．キュウリ（Powell and Bellows, 1992）．



図－4　ダイズ害虫の個体数増加率の種間比較

個体数増加率の計算方法については本文を参照のこと．●：タバココナジラミ，○：ハスモンヨトウ，▲：*P. inclusa*，△：ダイズアブラムシ，■：シロイチモジマダラメイガ，□：マエウスキノメイガ，▽：インゲンマメグリバエ，▼：ミナミアオカメムシ．図中の数字は実験に用いた寄主植物を示す．

1．ワタの一品種，*Gossypium hirsutum* L.（Dhandapani et al., 1989），2．ワタの一品種，*G. arboreaum* L.（Dhandapani et al., 1989），3．ダイズ*（内藤，1961；Hattori and Sato, 1983），4．ダイズ（Doda, 1988），5．ダイズ*（Bortoli et al., 1982），6．ダイズ*（酒井，1949），7．平均世代時間はインゲンマメ*（安田，1979）で 1 雌当り平均産卵数はダイズ（Talekar (1987)）に基づいた，8．ササゲ*（桐谷・法橋，1970），9．ワタ*（Gerling et al., 1986），10．トマト*（Hendi et al., 1987），11．キュウリ（Powell and Bellows, 1992），12．ワタ（Powell and Bellows, 1992），13．ワタ*（Butler et al., 1983），14．ポインセチア系統をポインセチア*上で飼育（Bethke et al., 1991），15．ワタ系統をワタ*で飼育（Bethke et al., 1991）．

* 平均世代時間は次のようにして計算した：[（卵から成虫羽化までの期間）＋（産卵前期間）＋（産卵期間の半分の日数）]．

みであった。そこで次のようにして内的自然増加率 (r) に代わる増加率の指標を求めた。r の近似値として $(\ln R_0)/T$ がよく用いられる。ここで R_0 は純繁殖率，T は平均世代時間である。卵から羽化までの間に死亡がなく，性比が 1：1 だと仮定すると，$(\ln R_0)/T = [\ln(F/2)]/T$ となる。ここでは F は 1 雌当たり平均産卵数である。ただしダイズアブラムシの場合は，無翅胎生雌虫による繁殖とし，F を 2 で除さなかった。図-4 では，$[\ln(F/2)]\ T$ を増加率の指標として用い，種間比較を行った。なお，サヤメイガ類とハモグリバエ類については，文献を入手できたシロイチモジマダラメイガとインゲンモグリバエの値を示した。図-3 でタバココナジラミの内的自然増加率はハスモンヨトウと同等あるいはそれ以下で，*P. inclusa* よりも高い傾向を示したが，同様の傾向は図-4 でもみられた。図-4 から増加率 ($[\ln(F/2)]\ T$) の高い種の順に列記すると，ダイズアブラムシ＞インゲンモグリバエ＞ハスモンヨトウ≧タバココナジラミ≧マエウスキノメイガ≧シロイチモジマダラメイガ≧ミナミアオカメムシ＝*P. inclusa* となる。インゲンモグリバエはハスモンヨトウやマエウスキノメイガよりも，タバココナジラミはシロイチモジマダラメイガよりも増加率が高いにもかかわらず (図-4)，ダイズの栽培面積と被害面積率の相関係数は負の値を示した (図-2)。この理由について考えるため，表-2 にそれぞれの種の寄主植物，移動能力，体のサイズについて示す。

まず考えられることは，ダイズ以外の寄主植物 (繁殖可能なものを含む) が豊富に存在することによって，パッチ間の移動成功率が高くなり，そのことが図-2 に示された相関関係に影響を与えた可能性がある。この点について検討してみる。ダイズアブラムシは，寄主植物がきわめて限られている (表-2)。宮崎 (1984) は，ジャワ島内でダイズアブラムシの寄主植物を調査し，ダイズ以外のマメ科の栽培植物や野生のマメ科植物上では本種を確認できなかったと報告している。筆者の調査圃場が設置されていた西部ジャワ州北部平原では，イネを年 2 作栽培した後，乾季にダイズやリョクトウを広面積にわたって栽培する。この時期に表-1 にある種のうち西部ジャワ北部平原ではハスモンヨトウ，*Chrysodeixis* sp.，シロイチモジマダラメイガと *E. hobsoni* がそれらの栽培植物に侵入・発生し，しばしば問題害虫となる。そし

表－2 ダイズ害虫の生態的特性

種 名	飛行方向の制御能力[a)]	飛しょう・移動分散の特性	成虫のサイズ	寄主植物	加害部位	引用文献
ハスモンヨトウ (ヤガ科)	高い	飛しょう活動活発，長距離移動飛行をする	前翅長：17 mm	広食性害虫，29 科 94 種以上の植物を食害[c)]	葉	WAKAMURA et al. (1990) 奥・小林(1978)， 山中ら(1975)
シロイチモジマダラメイガと *E. hobsoni* (メイガ科)	高い	飛しょう活動活発，長距離移動飛行をする	前翅長：7.5～9.0 mm	マメ科植物	子実	SINGH and DHOORIA (1971)， STONE (1965) HIRANO, et al. (1992) NAITO & HARNOTO (1987)
マエウスキノメイガ (メイガ科)	高い		前翅長：約 10 mm[b)]	マメ科植物	葉	HILL (1987)
ダイズアブラムシ (アブラムシ科)	低い	空中浮遊により移動	体長：約 0.9～1.3mm	ダイズ，ネッタイクズ，クズ，ツルマメ	芽，葉，子実から吸汁	Johnson (1969)， 田中 (1976)， 宮崎 (1984)
インゲンモグリバエ (ハモグリバエ科)	低い		体長：約 2 mm	マメ科植物	茎内	BAN DER GOOT (1930) HILL (1987)
ミナミアオカメムシ (カメムシ科)	高い	飛しょう活動活発，長距離飛行をする	体長：約 15 mm	広食性害虫	子実からの吸汁	KIRITANI and SASABA (1969) HILL (1987)
タバココナジラミ (コナジラミ科)	低い	空中浮遊により移動	体長：約 1 mm	広食性害虫 63 科以上を食害[c)]	葉から吸汁	BYRNE et al. (1990) HILL (1987)
Phaedonia inclusa (ハムシ科)	高い	のろまな飛しょう行動，めったに飛しょうしない	体長：約 5 mm	マメ科植物	葉，若枝，花，子実	KALSHOVEN (1981)

[a)]：表中の 8 種間の比較に基づく相対的評価，[b)]：吉松慎一氏 (農業環境技術研究所) 私信，[c)]：「熱帯の畑作病害虫」(国際農林業協力協会 (東京) 1986 年出版) による．

て，マエウスキノメイガがこれらの害虫に次いで問題になる。しかし，これらの害虫が，ダイズやリョクトウ以外の他の栽培植物で問題になったり，野生の寄主植物で発見されるほどの密度に達した例は観察されていない。なお，図-4に示したダイズ害虫のうちリョクトウへの加害が確認されていないのは，ダイズアブラムシと *P. inclusa* だけである。したがって，ハスモンヨトウ，シロイチモジマダラメイガ，マエウスキノメイガやダイズアブラムシの場合、図-2で相関係数が正の値を示したのは、ダイズ以外にそれらの種だけが利用できる寄主植物が十分量存在したためではないと思われる。

ダイズアブラムシやタバココナジラミは体長が1～1.3 mmで空中浮遊によって移動するため，自ら方向を制御して移動する能力は低い。インゲンモグリバエの体長も約2 mmと小さいので，自ら方向を制御して移動する能力は低いと思われる。一方，他の種は *P. inclusa* を除いて活発な飛しょう行動や長距離移動が報告されているか，その能力を持つと思われる種である（表-2）。長距離移動が可能な翅を持つハスモンヨトウ，*Etiella* spp. やマエウスキノメイガに比べて，方向を制御して移動する能力が低い種は，新たに作付けされたダイズ畑へ到達できる確率が低いはずである。これらのことから，インゲンモグリバエやタバココナジラミが図-2において負の相関を示したのは，移動中に生じる高い死亡率を補償するほどには単位時間当たりのパッチ内増加率が高くなかったためだと考えられる。

P. inclusa は，図-2において相関係数が正の値を示した他の種に比べて増加率が低く（図-4），しかも活発な飛しょう行動をしない（表-2）。にもかかわらず、なぜ *P. inclusa* は図-2において正の相関係数の値を示したのだろうか。本種は中部及び東部ジャワ州ではダイズの重要害虫である（Kalshoven, 1981）。一方，政府の奨励により約10年前からダイズの栽培面積が拡大しつつある西部ジャワ州では，中部ジャワとの州境の地域を除けば観察例は少なく，害虫として問題になっていない。本種の寄主植物としてネッタイクズ（*Pueraria phaseoloides* (Roxb.) Benth），ハギの類（*Desmodium adesendens, D. gyroides, D. tortuosum, D. ovalifolium*）が報告されている（Kalshoven, 1981；Talekar, 1987）。これらの寄主植物の存在が *P. inclusa* の移動成功率を高めたために，図-2において正の相関がみられたのかもしれない。

上記の種間比較からタバココナジラミは次のような生態的特性を持つ種と考えられる。食物資源量が時間的・空間的に変動する環境下では，タバココナジラミは移動成功率が高くなく，それを補償するほどの高い単位時間当たりパッチ内増加率も持ってないため，好適な生息場所に侵入・繁殖を繰り返して食物資源量の増加に対応してすばやく個体群密度を増加できる可能性が低い種だと思われる。したがって，タバココナジラミは，寄主植物が空間的かつ時間的に連続して存在しない場所では，害虫として問題になることは少ないと考えられる。

（つづく，引用文献は次号）

（21ページより続く）

（10月1日付選考採用）

浦野栄一郎氏（立命館大学産業社会部非常勤講師）は農研センター病害虫防除部鳥害研主研に

高木和宏氏（東洋電化工業(株)）は農環研資材動態部除草剤動態研究室へ

三浦一芸氏（科学技術庁科学技術特別研究員）は中国農試生産環境部虫害研へ

［組織再編に伴う異動］

島貫忠幸氏（北農試飼料資源部耐病性研室長）は同地域基盤研究部低温病理研室長に

井　智史氏（北農試畑作管理部畑病害研）は同地域基盤研究部低温病理研へ

本間善久氏（北農試畑作管理部畑病害研室長）は同畑作研究センター環境制御研究チーム長に

橋本知義氏（北農試畑作管理部作付体系研主研）は同畑作研究センター環境制御研究チーム主研に

佐山　充氏（北農試畑作管理部畑病害研）は同畑作研究センター環境制御チームへ

［熱帯農業研究センターは発展的に改組され，1993年10月に，国際農林水産業研究センターが新たに設立された。これに伴う異動］

仙北俊弘氏（熱研センター沖縄支所国際共同研究科長）は国際農林水産業研究センター沖縄支所国際共同研究科長に

宇杉富雄氏（同上沖縄支所作物保護研室長）は同上沖縄支所作物保護研室長に

行本峰子氏（同上主任研究官）は同上環境資源部主任研究官に

加藤邦彦氏（同上環境資源利用部主研）は同上環境資源部主研に

小泉銘册氏（同上研究第一部主研）は同上生産利用部主研に

中園和年氏（同上研究第二部主研）は同上生産利用部主研に

八木繁實氏（同上研究第一部主研）は同上生産利用部主研に

樋田幸夫氏（同上研究第一部主研）は同上生産利用部主研に

桑原雅彦氏（同上研究第一部主研）は同上生産利用部主研に

野田孝人氏（同上研究第一部主研）は同上生産利用部主研に

榊原充隆氏（同上沖縄支所主研）は同上沖縄支所主研に

（36ページに続く）