

# ハダニ類の殺ダニ剤抵抗性管理における問題点

日本曹達(株)農業化学品事業部普及部 やま  
もと  
あつ  
し 山 本 敦 司

## はじめに

農作物を加害する植食性ハダニ類における薬剤抵抗性発達と新規殺ダニ剤の開発がいたちごとであることは周知の事実である。生産者のみならず研究指導機関、農薬メーカーにとっても、殺ダニ剤の寿命はその薬効および薬害とともに関心の高い問題である。戦後より選択的殺ダニ剤が使用されて以来、抵抗性発達を遅延・阻止するために各種殺ダニ剤の抵抗性に関する研究やプロジェクトが実施されてきた。だが、薬効・薬害研究に比べ抵抗性研究は後手に回るケースが多かった。新規殺ダニ剤の開発には時間と費用を要するが、ハダニ類の重要害虫としての位置付けは依然として高い。したがって、殺ダニ剤の使用に際しあらかじめ抵抗性発達を遅延・阻止する使用方法を構築する(すなわち抵抗性を管理する)必要性が今後ますます高まるであろう。

ハダニ類は抵抗性を発達させやすい生物的要因を持つのに加え、後述するようにハダニ種間で、また同一種内でも系統間で抵抗性の諸性質に多様性があるため、抵抗性管理をさらに困難にしている。そこで本稿では、ハダニ類における抵抗性管理の可能性を追求するため、過去の抵抗性研究を参考にしながら今後の取り組むべき課題を考察したい。

## I 殺ダニ剤の抵抗性管理

野外における殺虫剤・殺ダニ剤抵抗性に関与する要因は、GEORGHIOUとTAYLOR(1977 a, b)によって遺伝的、生物学的および防除的要因に3大別された。そして、GEORGHIOU(1983)は防除的要因のみが人間のコントロールできるものであることに着目し抵抗性管理の一般構想を提唱したが、この構想は作物の栽培現場において具体的に対応したものではなかった。

一般に殺ダニ剤はわずか4~6回の散布で効力が減退し抵抗性が発達すると考えられているが、その一方で、散布回数が多いにもかかわらず抵抗性発達が非常に遅いケースもある(山本ら, 1995)。このような事例の中に抵抗性管理の何らかのヒントが隠されているのかもしれない。

抵抗性管理の方法は、抵抗性発達を阻止・遅延するためのものであるがゆえ、殺ダニ剤が登録認可される以前に確立されているのが望ましい。図-1には、殺ダニ剤抵抗性管理へのアプローチの一案を示した。次の4点を調査・研究し総合的に考察することで、抵抗性管理の可能性を追求できないだろうか。①殺ダニ剤の作用特性・作用機構、②ハダニの生物的・生態的特性、③ハダニが加害する農作物の栽培体系、④殺ダニ剤抵抗性の諸性質。これらの点を考慮することにより、殺ダニ剤抵抗性の特性、抵抗性発達に関与する諸要因および感受性復元の可能性が、各種殺ダニ剤において栽培作物/ハダニ種ごとに解明され得るだろう。

## II 抵抗性リスクアセスメント

抵抗性の諸性質の解明は抵抗性リスクアセスメントともいわれ(KEDING 1986)、抵抗性の特徴づけを殺ダニ剤ごとに行うために重要である。そのため、多角的な視野から体系的な研究を行うことが必要である。以下にいくつかの研究項目について、その問題点やこれまでの研究例などにふれたい。

### 1 淘汰試験

各種抵抗性研究の材料となる抵抗性ハダニの獲得、および抵抗性発達パターンの予測が淘汰試験の目的である。室内あるいは圃場淘汰試験は、抵抗性ハダニを得るためには不可欠である。しかし、抵抗性発達パターンには多くの要因が変動しながら関与するため、圃場淘汰試験での抵抗性発達パターンはある条件下での一例とみなすほうがよいだろう。また、実用化前のハダニ集団を用いた室内淘汰試験で抵抗性が発達した例はない。むしろ、抵抗性発達の予測には、それに関与する各種パラメータ(例えば、殺ダニ活性、残効性、抵抗性遺伝子の初期頻度、優性度、適応度など)を実測したうえで行ったシミュレーション結果のほうが実際にハダニを用いて行った数例の淘汰試験よりも説得力があるかもしれない。

### 2 抵抗性機構の解明

抵抗性機構の解明は、抵抗性管理の点からは抵抗性遺伝子のモニタリング法の開発、および交差抵抗性の判断にとって重要である。しかし、現状では殺ダニ剤抵抗性機構の生化学的/分子生物学的研究はあまり進展していない。近年ハダニ類でも少量検体からのDNA抽出が可

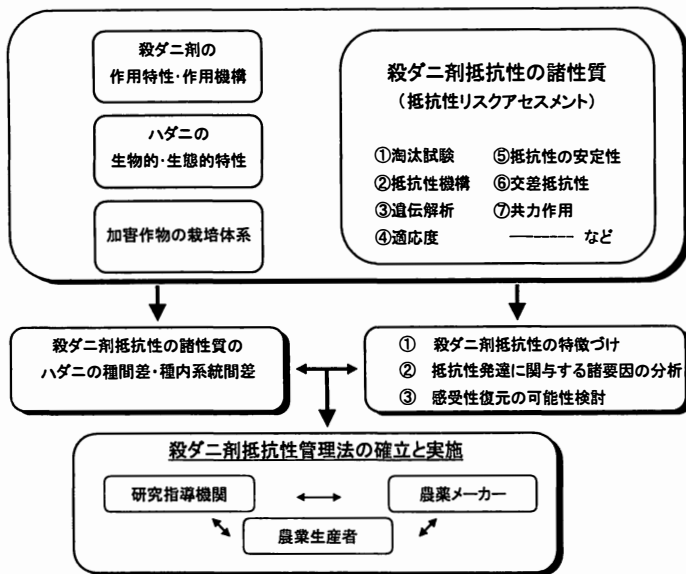


図-1 殺ダニ剤抵抗性管理へのアプローチ

能になり (SAKAGAMI et al., 1997), 遺伝子診断による抵抗性遺伝子の迅速かつ精度の高いモニタリングが今後可能になるだろう。

3 抵抗性の遺伝解析

抵抗性の優性度 (遺伝様式) は, 抵抗性の発達速度だけでなくその感受性復元にも関与する。表-1には殺ダニ剤抵抗性の遺伝様式の研究例をまとめた。そのほとんどが劣性~不完全劣性あるいは優性~不完全優性の遺伝子による核遺伝である。だが, ミトコンドリアが作用点と推測されるテトラジホンでは, 核遺伝に加え母性効果も示唆されている (PARK et al., 1996)。さらにミトコンドリアの電子伝達系を作用点とする数種殺ダニ剤の抵抗性機構が作用点の変異であるとすれば, 細胞質遺伝をすることが予測されるが報告はまだない。むしろこのタイプの殺ダニ剤の一部は核遺伝 (優性~不完全優性) すると考えられており (五箇, 1997), そうであれば抵抗性機構は作用点以外に存在するのかもしれない。

同じ殺ダニ剤でありながら抵抗性の優性度が種や系統で異なる場合がある (例えばヘキシチアゾクスやパラチオン)。これは抵抗性機構の違いによるものと推察されるが, その原因は明らかではない。

抵抗性発達速度を遺伝的側面から考察する際には, 本来の優性度とは別に殺ダニ剤の散布濃度を基準にした優性度を考慮するほうがより現実的である。すなわち, 核遺伝の場合で説明すると, 抵抗性と感受性のヘテロ接合体 (RS) の個体群は殺せるが抵抗性ホモ (RR) 個体群は殺せない薬剤濃度を基準としたとき, その抵抗性の優

性は機能的劣性 (functionally recessive) となる。一方, 感受性ホモ (SS) 個体群は殺せるが RS 個体群は殺せない濃度に対しては, 機能的優性 (functionally dominant) となる。抵抗性発達速度は, 淘汰の過程で他の条件が同じであれば優性度と感受性個体群の存在 (量) に影響されやすい。感受性個体群が存在しているときには, 機能的優性となる濃度範囲内で抵抗性発達は散布濃度が高くなるに従い速くなるが, 機能的劣性の濃度範囲内では濃度が高くなるに従い抵抗性発達は遅くなる。一方感受性個体群が存在しないときには, 優性度にかかわらず抵抗性発達は速い (TABASHNIK and CROFT, 1982)。

次に, 量的遺伝学の観点から抵抗性発達能力を定量的に評価する新しいアプローチとして抵抗性の実現遺伝率の推定がある (TANAKA and NOPPUN, 1989)。実現遺伝率 ( $h^2$ ) は表現型分散 ( $V_p$ ) に対する相加遺伝分散 ( $V_a$ ) の比, すなわち  $h^2 = V_a / V_p$  である。これは, 「抵抗性」という形質の遺伝しやすさを表す指標である。しかし, 殺ダニ剤抵抗性ではヘキシチアゾクス (YAMAMOTO et al., 1996) を除いて報告がない。

4 抵抗性と適応度の関係

適応度はハダニの繁殖能力を表すパラメータであり, 内的自然増加率で代表されることが多い。表-2に殺ダニ剤抵抗性ハダニの適応度の研究例をまとめた。ハダニ類の適応度は同一種でもハダニ系統間や寄主植物で変動しやすいため, 抵抗性発達の影響を検討するのであれば起源を同じくする抵抗性系統と感受性系統との比較が必要となる。そのような例で比較すると, 抵抗性系統の適応度は感受性系統に比べやや劣るか同等である。だが, 抵抗性発達を顕著に遅延させたり短期間に感受性復元を引き起こすほどの適応度低下は, ディコホルの例 (INOUE, 1980) を除き抵抗性系統で認められた例はない。

5 抵抗性の安定性

抵抗性の安定性を研究することで, いったん発達した抵抗性の感受性への復元の可能性が追求できる。感受性への復元には, 主要3要因 (劣性~不完全劣性の遺伝, 抵抗性系統の適応度低下, 感受性個体群の存在) が関与すると理論的に考えられる。表-3には野外で感受性が復元した殺ダニ剤を示した。この殺ダニ剤すべての遺伝様式は劣性~不完全劣性であり, 経験的にもこのタイプの遺伝様式が野外における感受性復元に貢献する重要度

表-1 殺ダニ剤抵抗性の遺伝様式

殺ダニ剤	ハダニ種	遺伝子数	遺伝様式	文献
アミトラス	ミカンハダニ	単一	不完全優性	Inoue (1984)
クロルジメホルム	カンザワハダニ	単一	不完全優性	Kuwahara (1977)
テトラジホン	リンゴハダニ	単一	完全優性	Cranham (1982b)
テトラジホン	ナミハダニ	単一	完全優性	Overmeer (1967)
テトラジホン	ナミハダニ	単一	不完全優性	Overmeer & Harrison (1969)
テトラジホン	ナミハダニ	単一	不完全優性	van Zon et al. (1964)
テトラジホン	ナミハダニ	単一	完全優性	Park et al. (1996)
ピナバクリル	リンゴハダニ	単一	不完全優性	Cranham (1982)
ヘキシチアソクス	ナミハダニ	単一	不完全優性	Herron & Rophail (1993)
ベンゾキシメート	ミカンハダニ	単一	完全優性	Matsunaga (1978)
ディルドリン	ナミハダニ	単一	不完全優性	Stone (1962)
デモン	ナミハダニ	単一	完全優性	Overmeer & Harrison (1969)
デモン	ナミハダニ	単一	不完全優性	Helle (1962)
デモン-S-メチル	リンゴハダニ	単一	不完全優性	Cranham (1982)
ジメエート	リンゴハダニ	単一	不完全優性	Cranham (1982)
マラチオン	ナミハダニ	単一	完全優性	Taylor & Smith (1956)
パラチオン	リンゴハダニ	単一	完全優性	Cranham (1982)
パラチオン	T.pacificus	単一	完全優性	Andres & Prout (1960)
パラチオン	ナミハダニ	単一	完全優性	Helle (1962)
パラチオン	ナミハダニ	単一	完全優性	Herne & Brown (1969)
フェンソエート	カンザワハダニ	単一	完全優性	Kuwahara (1977)
バミドチオン	リンゴハダニ	単一	不完全優性	Cranham (1982)
フォーメタネート	ナミハダニ	単一	完全優性	Croft et al. (1984)
シヘキサチン	T.pacificus	単一	不完全劣性	Hoy et al. (1988)
シヘキサチン	ナミハダニ	複数	完全劣性	Croft et al. (1984)
デコホル	リンゴハダニ	単一	不完全劣性	Pree (1987)
デコホル	ミカンハダニ	単一	完全劣性	Inoue (1979)
デコホル	カンザワハダニ	単一	完全劣性	Kuwahara (1977)
デコホル	T.telarius	単一	完全劣性	Zilbermints et al. (1969)
デコホル	ナミハダニ	単一	完全劣性	Zilbermints et al. (1969)
デコホル	ナミハダニ	単一	完全劣性	Overmeer & van Zon (1973)
プロバガイト	T.pacificus	単一	不完全劣性	Hoy & Conley (1989)
プロバガイト	T.pacificus	単一	完全劣性	Keena & Granett (1990)
ヘキシチアソクス	ミカンハダニ	単一	不完全劣性	Yamamoto et al. (1995)
DDT	ナミハダニ	単一	不完全劣性	Stone (1962)
デモン	ナミハダニ	複数	完全劣性	Dittrich (1960)
デモン	ナミハダニ	単一	完全劣性	Zilbermints et al. (1969)
パラチオン	ナミハダニ	単一	完全劣性	Zilbermints et al. (1969)
シヘキサチン	カンザワハダニ	複数	中間	Mizutani et al. (1988)
シヘキサチン	リンゴハダニ	複数	中間	Pree (1987)
プロバガイト	ナミハダニ	複数	中間	Keena & Granett (1990)

表-2 殺ダニ剤抵抗性と適応度との関係

殺ダニ剤	ハダニ種	適応度の比較 <sup>1)</sup>	SSとRRの起源 <sup>2)</sup>	文献 <sup>(*)3)</sup>
デモン	ナミハダニ	SS > RR	同	Dittrich (1961)
デコホル	ミカンハダニ	SS = RS > RR	異	Inoue (1980)
デコホル	ナミハダニ	SS > RR	異	*
デコホル	ナミハダニ	SS > RR	同	Kono (1987)
フェンプロパトリン	ナミハダニ	SS > RR	同	Kasamatsu & Ogawa (1992)
ヘキシチアソクス	ミカンハダニ	SS = RS > RR	同	Yamamoto et al. (1995)
マラチオン	ナミハダニ	SS > RR	異	Helle (1968)
パラチオン	ナミハダニ	SS > RR	同	Schulten (1968)
アミトラス	ミカンハダニ	SS = RS = RR	同	Inoue (1984)
ベンゾキシメート	ミカンハダニ	SS = RS = RR	同	*
シヘキサチン	ミカンハダニ	SS = RS = RR	異	Pree (1987)
シヘキサチン	カンザワハダニ	SS = RR	異	Mizutani et al. (1988)
シヘキサチン	T.pacificus	SS = RS = RR	異	*
デコホル	リンゴハダニ	SS = RR	同	Pree (1987)
デコホル	カンザワハダニ	SS = RR	同	*
フェンカプトン	ミカンハダニ	SS = RR	異	*
プロバガイト	T.pacificus	SS = RS = RR	異	*
ヘキシチアソクス	ナミハダニ	SR < SS < RR	異	Herron & Rophail (1993)

1) 適応度の比較： 内的自然増加率などの比較

SS、感受性系統； RR、抵抗性系統； RS、抵抗性と感受性のヘテロ接合体系統

2) SSとRRの起源： 感受性系統と抵抗性系統の起源

3) \*: 井上 (1989) の総説からの再引用

は高いと考えられる。また、感受性復元には感受性個体群の存在量の違いが大きく関与している場合が多く、地域個体群による差が大きいものと思われる。表-3の例では、殺ダニ剤使用中止後数年を経てやっと感受性復元が認められており、抵抗性発達後の感受性復元には時間を要することが示唆される。したがって、感受性復元の可能性のある殺ダニ剤は、高度抵抗性が発達する以前にこの現象を抵抗性管理に活用することが得策と考えられる。

### 6 交差抵抗性

農作物の生産現場では、殺ダニ剤のローテーションや混用による体系的防除が実際に行われている。ローテーションや混用散布において、組み合わせる薬剤間に交差抵抗性が認められないことは必須条件である。したがって、登録薬剤の中で交差抵抗性を示さない剤あるいは負相関交差抵抗性を示す剤の探索が重要となる。負相関交差抵抗性は数種殺ダニ剤の組み合わせで報告があるが、実用化には至っていない。

交差抵抗性を判断するうえで、殺ダニ剤間で作用機構が異なれば交差抵抗性を示さないと単純に考えてしまいがちである。しかし、抵抗性機構が同じであれば殺ダニ剤間で作用機構が異なっても交差抵抗性を示すと判断すべきであろう。一方、解釈が難しいのは、同一種のハダニであっても系統によって交差抵抗性パターンが異なる場合である。後述するように、交差抵抗性にはハダニの種間および種内系統間で多様性があり、この点が原因となっているのかもしれない。

### 7 共力作用

殺ダニ剤の効果を高めるために共力作用を示す薬剤の組み合わせ例えば、fenvalerate と azinphos - methyl (CHAPMAN and PENMAN, 1980) や fenprothrin と acephate (佐藤ら, 1992) が考えられている。また、共力剤 (tebufenpyrad など) に対する verbutin の探索も報告されている (SZÉKELY,

表-3 殺ダニ剤抵抗性の感受性への復元

殺ダニ剤	ハダニ種	文献
CPCBS	ミカンハダニ	Gilmore & Munger (1968)
シヘキサチン	ナミハダニ	Hoyt et al. (1985)
シヘキサチン	ナミハダニ	Edge & James (1986)
シヘキサチン	ナミハダニ	Flexner (1987)
デメトン	ナミハダニ	Dittrich (1961)
デメトン	ミカンハダニ	Gilmore & Munger (1967)
デコホル	ナミハダニ	Zilbermints et al. (1968)
デコホル	ナミハダニ	Kono (1987)
デコホル	カンザワハダニ	Osakabe (1973)
デコホル	ミカンハダニ	Inoue (1979)
ヘキシチアソクス	ミカンハダニ	Yamamoto et al. (1996)
バラチオン	ナミハダニ	Garman (1950)
バラチオン	リンゴハダニ	Cutright (1956)

1996)。これらは代謝酵素阻害が共力作用のメカニズムとなっており、抵抗性対策の手段としての応用も期待できる。

### III 殺ダニ剤抵抗性諸性質のハダニ種間差および種内系統間差

殺ダニ剤抵抗性発達には地域差があり、圃場ごとのハダニ個体群によって抵抗性発達が異なることが経験的に知られている。また、同一圃場内でもある部位から局所的に突然抵抗性が顕在化してくる現象も報告されている(山本ら, 1995)。さらに、同一種ハダニでも採集地によって抵抗性発達速度だけでなく交差抵抗性パターンや遺伝様式が異なる場合がある。それでは抵抗性に関する諸性質がなぜハダニの系統間で異なるのであろうか。

ハダニ類は一つの生息場所に留まり世代が重なるため近親交配が行われやすい、すなわち「ごく狭い範囲内で血縁度の高い集団サイズの小さい集団を形成しやすい」という生物的特徴を持つ。したがって、殺ダニ剤淘汰前でもハダニは小集団ごとに遺伝的組成があらかじめ異なっているもおかしくない。これら小集団に殺ダニ剤淘汰がかかると、淘汰の生存個体から創始者効果により互いに遺伝的組成(抵抗性遺伝子頻度や種類)が変化した新たな小集団に徐々に分化していくものと考えられる。したがって抵抗性の諸特性が集団ごとに異なることになり、圃場において抵抗性が局所的に発達したり交差抵抗性パターンや遺伝様式が集団によって異なることになるのかもしれない。このように、殺ダニ剤抵抗性には種間差・種内系統間差があることが当然であることをあらためて認識すべきであろう。そして、抵抗性が地域個体群全体で発達してしまうのを遅延・阻止するためには、局所的に抵抗性を発達させたハダニ小集団を早期に見出し防除することがポイントとなるだろう。

### IV 抵抗性管理の可能性

殺ダニ剤抵抗性にはハダニの種間差・種内系統間差があることを考慮すると、殺ダニ剤の使用前に抵抗性発達を一概に予測するのは難しい。だが、抵抗性リスクアセスメントにより殺ダニ剤抵抗性の諸性質が解明され特徴づけが行われると、抵抗性発達に関与する要因(促進要因、遅延要因)および感受性復元の可能性が明らかにされる。この知見により、各殺ダニ剤において栽培作物/ハダニ種ごとにある程度抵抗性管理の方向性が見えてくるのではないか。栽培作物や地域によって抵抗性の実状は異なるため、殺ダニ剤抵抗性管理の方法は作物や地域に応じて専門の指導機関・技術指導員の考え方に委ねたい。

最後に、殺ダニ剤抵抗性管理を効率的に実施するためには、総合的害虫管理の点からハダニ密度を下げる栽培体系をとることが最も重要である。そして、新規殺ダニ剤では上市前までに、既存殺ダニ剤では早急に抵抗性の諸特性を解明し、各作物の栽培体系の中でこの知見を総合的に活用したい。そして抵抗性管理の可能性を高めるためには、研究指導機関、農薬メーカーおよび農業生産者がその情報を共有化して取り組む姿勢および人的交流が最も重要な課題なのではないだろうか。

### 引用文献

- 1) CHAPMAN, R. B. and D. R. PENMAN (1980): Pestic. Sci. 11: 600.
- 2) GEOUGHIOU, G. P. and C. E. TAYLOR (1977 a): J. Econ. Entomol. 70: 319.
- 3) ——— (1977 b): ibid. 70: 653.
- 4) GEOUGHIOU, G. P. (1983): Pest Resistance to Pesticide, Plenum Press, New York: p. 769.
- 5) 五箇公一 (1997): 保全生態学研究 2: 115.
- 6) INOUE, K. (1980): J. Pestic. Sci. 5: 165.
- 7) 井上晃一 (1989): 植物防疫 43: 367.
- 8) KEIDING, J. (1986): Pesticide Resistance, Elsevier Science Publishers, Amsterdam: p. 233.
- 9) PARK, C. G. et al. (1996): Korean J. Appl. Entomol. 35: 260.
- 10) SAKAGAMI, T. et al. (1997): Appl. Entomol. Zool. 32: 523.
- 11) 佐藤泰典ら (1992): 応動昆 36: 17.
- 12) SZEKELY, et al. (1996): Brighton Crop Protection Conference -Pest & Diseases- 1996: 473.
- 13) TABASHNIK, B. E. and C. E. CROFT (1982): Environ. Entomol. 11: 1137.
- 14) TANAKA, Y. and V. Noppun (1989): Entomol. Exp. Appl. 52: 39.
- 15) 山本敦司ら (1995): 農薬誌 20: 307.
- 16) YAMAMOTO, A. et al. (1996): J. Pesticide Sci. 21: 43.

(注) 表-1~3で引用した文献は紙面の都合上割愛させていただきます。