

ミカンハダニ個体群における 遺伝的構造の時間的変化

農林水産省農業研究センター ^{おさ} 刑 ^{かべ} 部 ^{まさ} 正 ^{ひろ} 博

はじめに

I 交尾選択

殺ダニ剤開発の歴史と現状、売上高の変遷 (浅田, 1989, 1995) が物語っているように、農作物を害するハダニ類の防除にあたって最も厄介な問題は薬剤抵抗性の迅速かつ顕著な発達にある。このため、ハダニ類の薬剤抵抗性に関する数多くの研究が行われてきた。特にその遺伝様式については精力的に研究され、薬剤抵抗性の発達速度や淘汰を中断した場合の感受性の回復程度との関係なども報告されている (井上, 1980, 1993)。薬剤抵抗性の発達を個体群レベルで考えた場合、遺伝様式は淘汰直後の薬剤抵抗性遺伝子頻度に影響を及ぼすが、その後の遺伝子頻度の変化には抵抗性個体の適応度や周辺からの個体の移入と交雑が重要な影響を与えられ。例えば、薬剤抵抗性が完全劣性の場合、理論的にはわずか1回の淘汰により抵抗性遺伝子頻度が100%に固定してしまうが、一般に、薬剤抵抗性が優性遺伝の場合に比べて劣性の方が淘汰後の個体数の減少が著しいと考えられる。この場合、増殖による個体群の回復が遅れ、また個体数が減少すればするほど、遺伝子流入や遺伝的浮動の影響が大きくなる (GEORGHIOU and TAYLOR, 1977)。したがって、遺伝様式や抵抗性個体の適応度に加えて、個体の移動・分散頻度や繁殖集団の大きさなど個体群のあり方、すなわち個体群構造が薬剤抵抗性の発達に影響を与えていると考えられる (GOKA, 1999)。

個体群構造の解析では、アロザイムやDNA多型など、遺伝的変異を検出するための遺伝子マーカー (分子マーカー) が重要な役割を果たす。しかし、ハダニ類では体が微細なこともあって、マーカーとして利用できるアロザイムは極めて限られているため、ハダニ類の動態を踏まえた遺伝的構造の実証的研究の例はまだ少ない (HINOMOTO and TAKAFUJI, 1994, 1995)。そこで、著者らは室内実験によりミカンハダニの局所的個体群構造を解析し、繁殖パッチの存在と遺伝的構造の時間的変化について検討した (OSAKABE and KOMAZAKI, 1999)。

ナミハダニでは雌が自分と同じ系統の雄を交尾相手として選ぶという古い報告がある (HELLE and OVERMEER, 1973)。また、雌成虫はほとんどの卵を同じ葉に産み、ふ化した幼虫は密度が非常に高くない限り、発育途中で他の葉に移動しない (HUSSEY and PARR, 1963) ため、兄妹交配の頻度が高くなると考えられている。これに反して、WARD et al. (1982) がカリフォルニアでナミハダニの野外個体群について調査したリンゴ酸脱水素酵素の遺伝子型頻度は任意交配を示唆している。ナミハダニに関するこれらの事象が矛盾したものか否かは別の機会に考えるとしても、仮に血縁関係に基づく選択的交尾がハダニ類で一般的に行われているとしたら、薬剤抵抗性遺伝子の個体群内での保存や拡散に大きな影響がある。

ミカンハダニは交尾相手を選ぶのだろうか。そこで、非特異的エステラーゼ α -EstI 遺伝子座 (OSAKABE, 1991) が互いに異なる対立遺伝子 (A_1 および A_2) に固定している2つの系統を選抜し、それぞれの系統から同数の処女雌と雄をカンキツ葉片に導入して自由に交尾・産卵させ、次世代の雌成虫の遺伝子型頻度を調査した。雌成虫を調べる理由は、ミカンハダニでは受精卵は2倍体の雌になり、未受精卵は半数体の雄になるためである。こうして調べてみると、何らかの理由でホモあるいはヘテロに偏ることはあるものの、多くの例では、次世代の雌の遺伝子型頻度がハーディ・ワインベルグの法則に適合した。ハーディ・ワインベルグの法則は雌雄がランダムに交配した場合に、それらの親世代の遺伝子型頻度に基づいた組み合わせの確率によって子世代の遺伝子型の出現頻度が決定することを示すものである。したがって、やや短絡的ではあるが、この法則に適合することは任意交配が行われたことを示唆している。このことから、少なくとも交尾が可能な範囲内にいるミカンハダニの雌雄は、基本的に交尾相手を選ばない (任意交配) と考えて良さそうである。

II 卵、幼若虫および雌成虫の 空間分布と分散

ナミハダニの雌成虫は同じ葉に大多数の卵を産む

Change in Genetic Structure with an Increase of Population Density in the Citrus Red Mite, *Panonychus citri*. By Masahiro (Mh.) OSAKABE

(キーワード: カンキツ, ミカンハダニ, 個体群構造, 空間分布)

(HUSSEY and PARR, 1963) が、ミカンハダニは葉間を活発に動き回って複数の葉に産卵するといわれている (WANIBUCHI and SAITO, 1983)。そこで、ハダニに加害されていないカンキツの苗木にミカンハダニの雌成虫を導入して産卵場所を調査した。この結果、例えば苗木のほぼ中央の葉に導入された雌成虫は、導入された葉に91%の卵を産下し、残りの9%をその上下の葉に産み付けた (図-1)。苗木の一番上の葉や一番下の葉に雌成虫を導入した場合にも同様の傾向が見られたことから、先住者の加害による葉の劣化や汚染がない新しい葉に侵入したミカンハダニは、これまでに考えられていた以上に集中的に産卵することが明らかになった。

それでは、主にどの発育ステージで移動・分散するのだろうか。それを知るために、図-1と同じ苗木 (苗木B) と雌成虫をそれぞれ最上葉 (葉位10) および最下位葉 (葉位1) に導入した苗木 (それぞれ苗木Aおよび苗木C) について、5日後に卵、11日後に幼若虫、15日後に雌成虫の分布状況をそれぞれ調査し、発育に伴う空間分布の変化を検討した (表-1)。発育ステージ間の

分布の重なり程度を IWA0 (1977) の重なり度 (γ) によって表すと、いずれの苗木でも卵と幼若虫の分布は非常によく一致しており、 $\gamma > 0.99$ であるのに対して、雌成虫と卵あるいは幼若虫の分布の重なりはこれらに比べて明らかに低かった。ここで、比較する発育ステージの分布が完全に重なっている場合は $\gamma = 1$ であり、分布の重なりがなければ $\gamma = 0$ である。したがって、この結果は移動・分散が主に雌成虫で起こり、幼若虫は発育の途中でほとんど分散しなかったことを示している。

ハダニ類では第三静止期の雌に対する雄成虫によるゲーディング行動により、雌は成虫への脱皮の直後に交尾する確率が高い。また、雌成虫が分散した場合、移動先の葉に他のパッチに由来する雄成虫がいれば、それらとも交尾することは十分考えられる。しかし、雌成虫にとって最初の交尾が成立していれば2回目以降の交尾は無効になる (TAKAFUJI, 1986)。したがって、脱皮直後に同じパッチに由来する雄との間で正常な交尾を行っている場合、分散した雌成虫が他のパッチに由来する個体との間の交雑個体を子孫として残すことはなく、パッチ間の交雑が成立するのは次の世代になると考えられる。このため、特に低密度の場合、幼若虫期における分散の少なさは兄妹交配の頻度を高める大きな要因になり得る。

III 増殖とパッチ間の交雑

以上はミカンハダニの産卵と発育、交尾行動の基本的な性質である。それでは、異なる遺伝子を持つ2つのパッチがある場合、どのようにしてそれらパッチ間の交雑が進むのであろうか。この過程を明らかにするには、個体群の発達とそれに伴う空間分布の変化、異なるパッチに由来する個体間の交雑の頻度などを知る必要がある。そこで、前述と同様のカンキツ苗木3本 (苗木D, EおよびF) の最上葉 (葉位10) と最下葉 (葉位1) に α -EstI の異なる対立遺伝子に固定している2つの系統のミカンハダニ雌成虫を導入し (図-2)、その後の個体数の変動と遺伝子型頻度の変化を調査した。雌成虫の導入後、いずれの苗木でもミカンハダニは順調に増殖した。なお、遺伝子型を調査するために15日後と30日後 (苗木Dについては45日後も) に、葉上の雌成虫をすべて採集した。20日後と35日後に雌成虫数が減少しているのはこのサンプリングによる影響である。空間分布の変化を、すべての発育ステージを込みにした個体の集中度 (m^*/m) (IWA0, 1968) からみると、10日後から15日後に掛けて急激に減少し、その後1付近に収束した。ここで、 $m^*/m = 1$ は個体がランダムに分布していることを意味し、それより大きい場合はより集中的な分布を、小

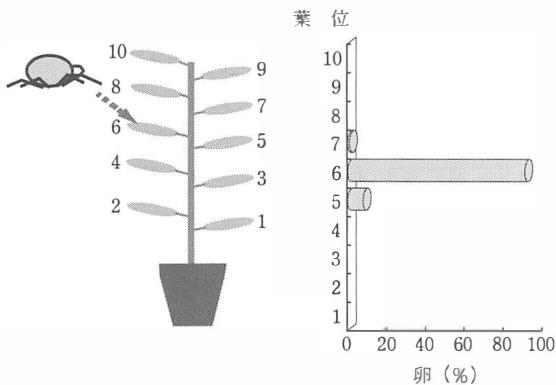


図-1 ミカンハダニ雌成虫 (3 個体) をカンキツ (シュウトウ) 苗木の中央部 (葉位 6) に導入し、5 日間産卵させた後の卵の分布

表-1 卵、幼若虫および雌成虫の空間分布の重なり程度

対象ステージの 組み合わせ ^a	重なり度 (γ) ^b		
	苗木 A ^c	苗木 B ^c	苗木 C ^c
卵 ⇔ 幼若虫	0.996	0.996	0.991
幼若虫 ⇔ 雌成虫	0.731	0.753	0.448
雌成虫 ⇔ 卵	0.703	0.778	0.396

^a 卵は雌成虫を導入してから5日後、幼若虫は11日後、雌成虫は15日後の空間分布をもとに比較した。^b $\gamma = \frac{\sum n_{1j}n_{2j}}{\sqrt{\sum n_{1j}^2 \sum n_{2j}^2}}$ (n_{1j} および n_{2j} はそれぞれ葉位 j の葉に分布していた卵数または個体数)。^c 苗木 A, B および C ではミカンハダニの雌成虫を当初それぞれ葉位 10, 6 および 1 の葉に導入した。

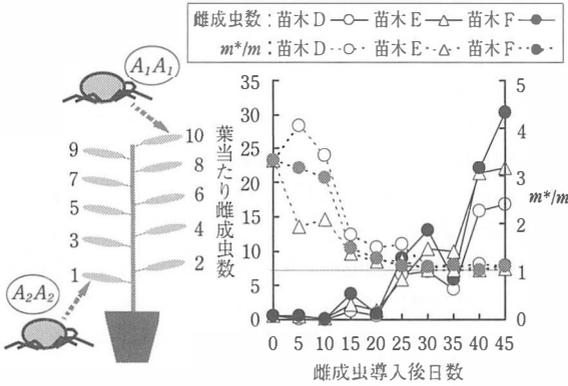


図-2 雌成虫の導入位置とその後の雌成虫数の変化ならびに全ての発育ステージを込みにした個体の集中度 (m^*/m) の変化

$m^* = \sum m_j(m_j - 1) / \sum m_j$ (m_j : 葉位 j の葉に寄生している全発育ステージを込みにした個体数, m : 一葉当たりの全発育ステージの平均個体数).

さい場合には一様の分布を示す。したがって、10~15日後の m^*/m の減少は、集中的に分布していた個体が移動・分散し、ランダム分布に近づいたことを示唆している。ミカンハダニの発育速度から、この減少時期は、ちょうど、導入された雌成虫が初期に産下した卵が成虫になった時期に当たる。したがって、発育ステージ間の分布の重なり状況 (表-1) と合わせて考えれば、発育した雌成虫が分散したことが10~15日後 m^*/m の減少の要因であることは容易に想像できる。

ミカンハダニの雌成虫は毎日数個ずつの卵をほぼ10日間産み続け、産まれた卵は10~14日程度で成虫になり、産卵を始める。このようにして増殖しながら分布を拡大する。実験では、雌成虫の導入から30日後には各苗木の全ての葉にハダニが分布し (図-3)、あたかも最初に導入した個体の子孫は交雑により完全に入り混じってしまったかのように見えた。実際に当初最上葉と最下葉に分けて導入された A_1 および A_2 の両対立遺伝子は多くの葉でともに検出された (図-4)。しかし、雌成虫の遺伝子型についてみると、観察されたヘテロ個体 (交雑個体) の頻度はハーディ・ワインベルグの法則による期待値に比べて低く、近交係数 (F) は依然として高く保たれていた (表-2)。単一の繁殖集団において任意交配が行われている場合には $F=0$ (遺伝子型頻度がハーディ・ワインベルグの法則に従う) であり、全ての個体が同系統の相手を選んで交配をする場合には $F=1$ (全ての個体の遺伝子型がいずれかの対立遺伝子のホモになる)、異系統間で交配する場合には $F=-1$ (全ての個体の遺伝子型がヘテロ) になる。ミカンハダニには血縁

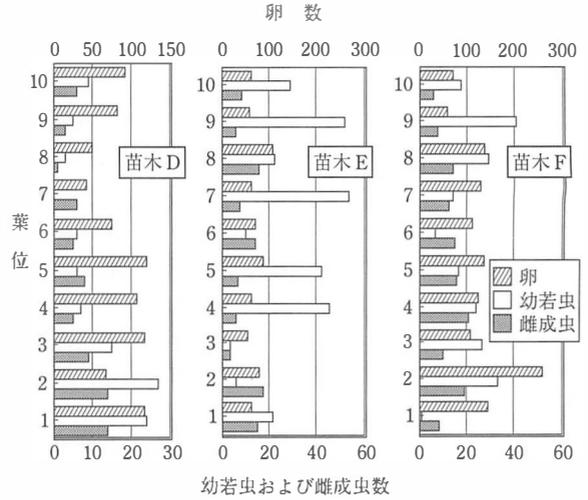


図-3 雌成虫の導入から30日後の各苗木におけるミカンハダニ各発育ステージの空間分布

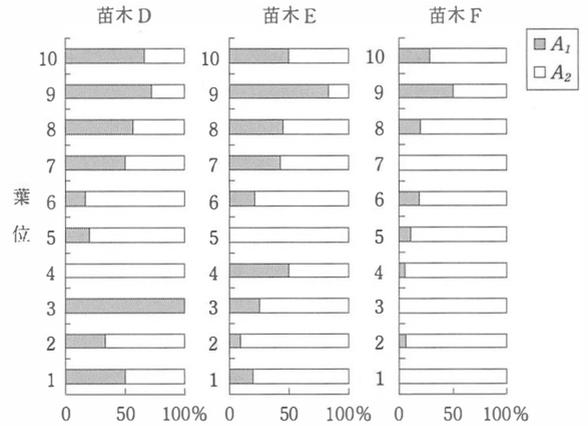


図-4 雌成虫の導入から30日後の葉位ごとの雌成虫の遺伝子頻度

関係により交尾相手を選択する傾向は見られないため、成虫が苗木全体を自由に動き回って交尾相手を獲得しているのであれば、苗木全体の近交係数は1世代の交雑によって0に近くなるはずである。それにもかかわらず近交係数が高く保たれたということは、個体の空間分布から想像されるほどにはそれぞれのパッチに由来する個体間での交雑が進んでいないことを示している。

以前に調査した野外個体群の近交係数では、むしろ0との有意差が認められない例が多かった (OSAKABE and SAKAGAMI, 1993)。しかし、その調査においてもナシおよびカラタチから採集された発生初期の個体群では近交係数が高い傾向が認められている。そこで、表-2の近交係数とそれらのサンプリング時における雌成虫の密度と

表-2 各苗木の雌成虫における α -EstI 遺伝子型頻度と近交係数 (F)

	15日後				30日後				45日後			
	遺伝子型頻度 ^a			F	遺伝子型頻度 ^a			F	遺伝子型頻度 ^a			F
	A ₁ A ₁	A ₁ A ₂	A ₂ A ₂		A ₁ A ₁	A ₁ A ₂	A ₂ A ₂		A ₁ A ₁	A ₁ A ₂	A ₂ A ₂	
苗木 D	0.36	0	0.64**	1.00	0.48	0	0.52**	1.00	0.29	0.30	0.41**	0.40
苗木 E	0.35	0	0.65**	1.00	0.31	0.10	0.59**	0.78	—	—	—	—
苗木 F	0.15	0	0.85**	1.00	0.07	0.10	0.83**	0.54	—	—	—	—

^a ダブルアスタリスクは遺伝子型頻度がハーディ・ワインベルグの法則から推定される期待値に対して統計的に有意差があることを示す ($P < 0.01$; χ^2 検定). $F = (He - Ho) / He$ (Ho : ヘテロ接合体の観察値, He : ヘテロ接合体の期待値).

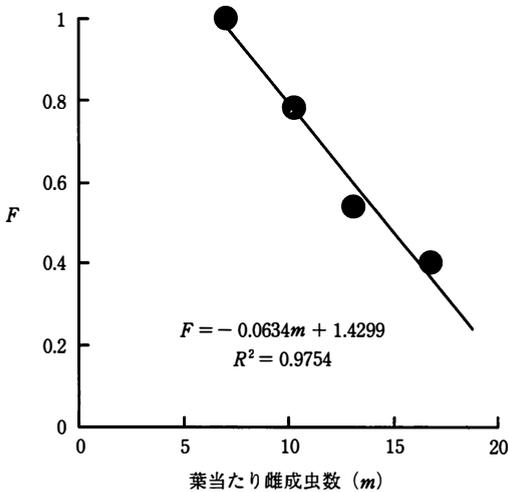


図-5 近交係数 (F) と雌成虫の密度 (m) との関係

の関係を検討したところ (図-5), 非常に高い負の相関が得られた。このことから, 個体密度の上昇に伴ってパッチ間の交雑頻度が高まり, それによって近交係数が低下していくことが推定される。このことは, 今回用いたわずか 40 cm 程度の小さな苗木内においてさえも, ミカンハダニが実質的に複数の繁殖集団を形成していることを示唆している。

IV 局所個体群の発達と遺伝的変異

以上に述べてきたことをもとに, ミカンハダニの局所個体群の発達過程における構造の変化を整理してみた。まず, ①外部から風に飛ばされたりあるいは歩行によりカンキツ樹に侵入した雌成虫は極めて低密度でランダムに定着すると考えられる。②これらの雌成虫はそれぞれが定着した葉に大部分の卵を産み, ③それらの卵からふ化した幼虫はほとんど分散せずと同じ葉の上で成虫になるまで発育する。④成虫に脱皮する直前 (第三静止期) の雌の多くは, 同じ葉上で発育した, すなわち同じパッチ内の雄成虫によってガードされ, 脱皮直後に交尾

する。⑤これらの新しい雌成虫の何割かは近隣の葉に移動・分散し, 定着した葉に大半の卵を産下し, 同様の増殖が繰り返されることにより, 分布域が拡大される。⑥近隣に由来が異なるパッチが存在する場合, パッチ間の距離は個体数の増加による空間分布の拡大に伴って短くなり, いずれ分布の重なりが生じる。⑦しかし, 分散した雌成虫はすでに同系の雄と高い頻度で交尾しているため, 分布が重複した葉における交雑は分散雌の次世代以降に進むと考えられる。⑧空間分布の重なりが拡大するに連れて徐々に交雑が進み, それに伴って近交係数が低下し, いずれは 0 に近くなると考えられる。

おわりに

はじめに触れたとおり, ここで述べた個体群構造の変化は室内で実施した小規模な実験データに基づいてミカンハダニ個体群の最も基本的な発達パターンを推定したものであり, 野外における種々の環境条件は考慮していない。野外では風による樹内分散や降雨の影響, 圃場の規模, 栽培管理など, 多くの外部要因が個体群の発達と構造の変化に影響を及ぼし, それがまた薬剤抵抗性の発達や抵抗性遺伝子の拡散に関与していると考えられる。今後は野外においてこのような個体群の発達過程に何がどのように影響し, その結果どのような構造が確立され, 保たれているのかを明らかにすることによって, 薬剤抵抗性の発達機構の解明に貢献できるものとする。

引用文献

- 1) 浅田三津男 (1989): 植物防疫 43: 603~608.
- 2) ——— (1995): 化学と生物 33(2): 104~113.
- 3) GEORGHIOU, A. P. and C. E. TAYLOR (1977): J. Econ. Entomol. 70: 319~323.
- 4) GOKA, K. (1999): Exp. Appl. Acarol. 23: 419~427.
- 5) HELLE, W. and W. P. J. OVERMEER (1973): Annu. Rev. Entomol. 18: 97~120.
- 6) HINOMOTO, N. and A. TAKAFUJI (1994): Appl. Entomol. Zool. 29: 259~266.
- 7) ——— (1995): Appl. Entomol. Zool. 30: 521~528.
- 8) HUSSEY, N. W. and W. J. PARR (1963): Ent. Exp. & Appl. 6: 207~214.

- 9) 井上晃一 (1980): 果樹試報 D2: 111~137.
 10) ——— (1993): 日本原色植物ダニ図鑑 (江原昭三編), 全国農村教育協会, pp. 260~263.
 11) IWAO, S. (1968): Res. Popul. Ecol. 10: 1~20.
 12) ——— (1977): Res. Popul. Ecol. 18: 243~260.
 13) OSAKABE, Masahiro (1991): Appl. Entomol. Zool. 26: 307~312.
 14) ——— and S. KOMAZAKI (1999): Appl. Entomol. Zool. 34: 413~420.
 15) ——— and Y. SAKAGAMI (1993): Exp. Appl. Acarol. 17: 749~755.
 16) TAKAFUJI, A. (1986): Res. Popul. Ecol. 28: 91~101.
 17) WANIBUCHI, K. and Y. SAITO (1983): Res. Popul. Ecol. 25: 116~129.
 18) WARD, P. S. et al. (1982): Ann. Entomol. Soc. Am. 75: 595~598.

新しく登録された農薬 (12.12.1~12.31)

掲載は、種類名、有効成分および含有量、商品名 (登録番号: 製造業者又は輸入業者) 登録年月日、対象作物: 対象病害虫: 使用時期および回数など。ただし、除草剤については、適用雑草: 使用方法を記載 (…日…回は収穫何日前まで、何回以内散布又は摘採何日前まで何回以内の散布の略)。(登録番号 20485~20569) なお、新規成分についてはアンダーラインを付した。

「殺虫剤」

イミダクロプリドエアゾル

イミダクロプリド 0.025%

ブルースカイスプレー (20556: 日本バイエルアグレケム) 12.26

きく・デージー・ばら・ゆり: アブラムシ類: 発生初期: 噴射液が均一に付着するように約 30 cm 離れたところから断続的に噴射する: 5 回

カズサホスマイクロカプセル剤

カズサホス 3.0%

ラグビー MC 粒剤 (20533: エフ・エム・シー, 20534: 日産化学工業, 20535: アグロカネショウ) 12.21

だいこん: ネグサレセンチュウ: 播種前, きゅうり・すいか: ネコブセンチュウ: 定植時: 全面土壌混和: 1 回

カルボスルファンマイクロカプセル剤

カルボスルファン 20.0%

ガゼット MC フロアブル (20503: 日産化学工業) 12.5

水稻 (箱育苗): イネミズゾウムシ・イネドロオイムシ: 移植前 3 日~移植当日: 育苗箱の上から均一に散布: 1 回, きく: ミカンキイロアザミウマ: 3 回

スピノサド水和剤

スピノサド 10.0%

スピノエース顆粒水和剤 100 (20563: ダウ・ケミカル日本, 20564: 日産化学工業, 20565: クミアイ化学工業, 20566: 塩野義製薬, 20567: 日本曹達) 12.26

キャベツ: はくさい・だいこん: コナガ: 3 日前: 3 回, なす: ミナミキイロアザミウマ・オオタバコガ: 前日, きく: ミカンキイロアザミウマ: 発生初期: 2 回

メタルデヒド水和剤

メタルデヒド 30.0%

マイキラ (20507: 富士グリーン) 12.5

一般畑作物の圃場周辺雑草及び花卉類栽培温室等の生息地: ナメクジ・カタツムリ類

メチルイソチオシアネートくん蒸剤

メチルイソチオシアネート 30.0%

エコヒューム (20502: ヤシマ産業) 12.5

天幕・倉庫等: 木材: カミキリムシ類・ゾウムシ類・キクイムシ類・ナガキクイムシ類等: くん蒸

DCIP・D-D くん蒸剤

DCIP 39.0%

D-D 53.0%

プラズマ油剤 (20569: エス・ディー・エス バイオテック) 12.26

トマト・きゅうり: ネコブセンチュウ: 定植の 10~15 日前: 耕起整地後 30 cm 間隔のチドリ状に深さ約 15 cm に 2

ml ずつ注入し, 直ちに覆土し, ポリエチレン, ビニール等で被覆する: 1 回

「殺菌剤」

水和硫黄剤

硫黄 52.0%

イオウフロアブル (20508: 大塚化学) 12.5

すいか: うどんこ病: 3 回, かんきつ: ミカンサビダニ, もも・あんず・うめ: 黒星病, かき・かぼちゃ・いちご: うどんこ病, トマト: トマトサビダニ, ねぎ: さび病: 4 回, 芝: さび病: 発病初期: 4 回, 麦類: うどんこ病・赤かび病・赤さび病: 5 回

ピロキロン粒剤

ピロキロン 12.0%

デジタルコラトップ霜粒剤 (20504: ノバルティスアグロ) 12.5

稲 (箱育苗): いもち病: 移植当日: 育苗箱の上から均一に散布: 1 回

フェノキサニル水和剤

フェノキサニル 20.0%

アチーブフロアブル (20529: 日本農薬, 20530: 日本サイアナミッド) 12.21

稲: いもち病: 14 日前: 3 回

フェノキサニル粉剤

フェノキサニル 1.0%

アチーブ粉剤 DL (20525: 日本農薬, 20526: 日本サイアナミッド) 12.21

稲: いもち病: 14 日前: 3 回

フェノキサニル粒剤

フェノキサニル 9.0%

アチーブ粒剤 9 (20527: 日本農薬, 20528: 日本サイアナミッド) 12.21

稲: いもち病: 出穂 10~25 日前 (収穫 21 日前まで): 湛水散布: 3 回

フェノキサニル 24.0%

アチーブ 1 キロ粒剤 24 (20547: 日本農薬, 50548: 日本サイアナミッド) 12.26

稲: いもち病: 出穂 10~25 日前 (収穫 21 日前まで): 湛水散布または無人ヘリコプターによる散布: 3 回

フェノキサニル・フルトラニル粉剤

フェノキサニル 1.0%

フルトラニル 2.0%

アチーブモンカット F 粉剤 DL (20531: 日本農薬) 12.21

稲: いもち病・紋枯病: 14 日前: 3 回

(15 ページへ続く)