

特集：ネギアザミウマの近年の発生動向

ネギアザミウマの種内分化と遺伝的変異の解析

独立行政法人農業技術研究機構果樹研究所ブドウ・カキ研究部

と
だ
田さとし
聰

はじめに

昆虫類の遺伝的変異を分子生物学的な解析手法を用いて明らかにすることは、近年ごく一般的な方法として定着してきている。特に形態的特徴を認識しにくい微小昆虫においては有力な手段として広く利用されている。その手法としては当初アロザイム（アイソザイム）などの酵素多型解析が盛んに行われていたが、PCR法の開発とともにDNA多型解析が中心となり、現在その手法は多岐にわたっている。

本稿で取り上げるネギアザミウマ (*Thrips tabaci* LINDEMAN) は日本をはじめ、世界各地に広く分布している害虫種である。寄主範囲は極めて広く、農作物においてもネギ類を中心に様々な作物種において重要な害虫とされている。本種には寄生性、生殖様式をはじめ、様々な形質において種内変異の存在が知られているが、体長1 mm程度の微小害虫であり、外部形態から差異を見いだすのは非常に困難である。本稿ではこれまでに報告されている本種の多型形質について紹介するとともに（表-1参照）、本種における分子生物学的手法を用いた多型解析の現状について紹介する。

I ネギアザミウマの種内変異

1 繁殖形質

ネギアザミウマは他のアザミウマ類と同様に単為生殖を行う。さらに本種には生殖様式を異にする二つのタイプの存在が知られている。単為生殖の結果雄個体が生じる産雄単為生殖型と、雌のみで世代を重ね、雄を産生しない産雌単為生殖型である。産雄単為生殖型はヨーロッパ、中近東および北アメリカでその存在が古くから知られていた。しかし、地域により雄の存在比率には偏りがあり、雌：雄の比率が中東では1:1という報告もあるが（LEWIS, 1973）、アメリカ中部では6:1（KENDALL and CAPINERA, 1990）、ハワイに至っては1,000:1（SAKIMURA, 1932）と、雄の出現比率は概して低いようである。

日本では従来産雌単為生殖型のみが生息すると考えら

れていたが（今井ら, 1988）、MURAI（1990）が島根県のタマネギで、菊池・宮崎（1993）が宮城県のヒメジョオンでそれぞれ雄個体を発見し、産雄単為生殖を行う系統の分布が明らかとなっている。

また、SAKIMURA（1937）は日本各地から採集したネギアザミウマの生活史諸形質を比較し、産卵前期間、産卵数などの繁殖諸形質において特性の異なる三つの系統が存在することを示唆している。

2 形態

本種成虫には他の数種アザミウマと同様、体色に変異があることが古くから知られており、温度が関与していると考えられる。夏期の高温時には淡黄色から黄褐色の淡色型が優占するが、温度が低下するに従い体色の濃い個体が多くなり、冬期には暗褐色の暗色型が優占となるとされている（SAKIMURA, 1937）。しかしながら、体色の変化は一様ではなく、個体間差異も存在する。MURAI and TODA（未発表）は本種成虫の体色に関与して温度に対する反応性の異なる二つの系統の存在を明らかにした。これらの系統は同一温度条件下で羽化した成虫において、数値化された体色の値が有意に異なっていた。またこれら2系統は体サイズにも有意な差があることが分かっている。

また、海外においても本種成虫の体色と体サイズにより三つにタイプ分けができるという報告があり（KLEIN and GAFNI, 1996）、遺伝的な変異の存在が示唆されている。

表-1 ネギアザミウマにおける種内変異

変異形質	変異の内容	分子生物学的手法による 遺伝的変異の検出
生殖様式	産雄/産雌単為生殖型	MURAI (1990)
形態	幼虫の外部形態 成虫の体色・サイズ	KLEIN and GAFNI (1996); MURAI and TODA (未発表)
寄生性	タバコ/ネギ 寄生タイプ	JENSER et al. (2001)
ウイルス伝播 能力	カキ寄生タイプ TSWV 伝播効率の 高低	
殺虫剤感受性	合成ピレスロイド/ クロロニコチニル感 受性低下	

Intra-Specific Differentiation and Analysis of Genetic Variation in Onion Thrips. By Satoshi TODA
(キーワード：ネギアザミウマ、遺伝的変異、多型解析)

外部形態については ZAWIRSKA (1976) が前出の生殖様式の異なる二つの系統の形態的差異として、2 齢幼虫の腹部第 9 背板後縁の形状を挙げているが、両者を識別するのは困難である。

3 寄生性

ネギアザミウマは農作物だけでなく、数多くの植物を寄主とする多食性のアザミウマであることが知られているが、ZAWIRSKA (1976) は寄生性の違いにより本種には二つの異なるタイプが存在するとした。一方はタバコおよびオドリコソウに、もう一方はタマネギをはじめその他様々な植物に寄生する広食性のタイプであり、それそれを “tabaci タイプ”, “communis タイプ” と呼び区別した。

CHATZIVASSILIOU et al. (2002) はタバコで採集された産雄単為生殖個体群、ならびにリーキ (西洋ネギ) で採集された産雄および産雌単為生殖個体群についてタバコとリーキを餌として飼育し、寄主選好性を調べた。その結果、タバコ個体群は両方の餌で同様に発育・生存できたのに対し、リーキの産雄および産雌単為生殖個体群はともにタバコ上では幼成虫とともに接種後数日以内に死亡した。

日本においてはこれまでネギ類での被害が重要視されてきたが、近年これまでに問題とならなかった作物での被害が拡大している。果樹においてもカンキツでの被害が増大していることに加え (土屋, 2001), カキにおいて発生し、被害が確認されているが (森下・大植, 2001), それらの個体群が特異的な寄主選好性をもっているかどうかは不明である。

4 ウイルス伝播能力

本種はトマト黄化えそウイルス (TSWV) のベクターとしても知られている。TSWV は 40 年前にはネギアザミウマによって媒介されることが一般的であり (SAKIMURA, 1963), 様々な分離株でネギアザミウマが媒介種として位置づけられていた。しかし、近年ミカンキイロアザミウマ (*Frankliniella occidentalis*) の分布拡大とともに媒介種としての比重が同種に移り、ネギアザミウマの媒介種としての重要性が低くなってきた (WIJKANMP et al. 1995; 井上, 2000)。その理由として近年発生しているウイルスがミカンキイロアザミウマに親和性があるというウイルス側の変異と、ネギアザミウマ自体の変異が想定される。

ネギアザミウマの伝播能力変異に関しては、TSWV を媒介することができるのは前出の tabaci タイプであり、communis タイプはベクターではないとした ZAWIRSKA (1976) による報告がある。また、

CHATZIVASSILIOU et al. (2002) はさらに詳しい解析を行い、タバコの産雄単為生殖を行う個体群が最も効率よく TSWV を伝播すること、またリーキで採集された産雄単為生殖個体群は伝播効率が極めて低く、同じリーキの産雌単為生殖個体群は全く伝播しないことを明らかにしている。

5 殺虫剤感受性

薬剤感受性の低下が重大な問題となっているアザミウマとしてミカンキイロアザミウマ *Frankliniella occidentalis* と *Scirtothrips citri* が挙げられる。両種とも合成ピレスロイド、有機リン系殺虫剤など多種多様な殺虫剤に対して感受性を低下させており、そのメカニズムについても詳しく研究がなされてきている。

ネギアザミウマもミカンキイロアザミウマ同様世界的な重要害虫であり、世界各地において殺虫剤によるかなり強い防除圧がかかっていると推測される。しかし実際には、1950 年代半ばにディルドリン、アルドリンなどの有機塩素系殺虫剤に対する感受性低下の兆候の報告があるものの (RICHARDSON and WENE, 1956), それ以降に登場した各種殺虫剤を含め、抵抗性発達については世界的に重大な問題とはなっていないようである。しかし、近年我が国のいくつかの地域のネギアザミウマ個体群において、高度の薬剤感受性低下が問題視され始めており (森下・大植, 2001; 阿久津, 私信; 松本, 私信), 本形質における遺伝的な変異の存在が指摘されている。主として合成ピレスロイド系殺虫剤、クロロニコチニル系殺虫剤に対し感受性を低下させているようであり、生産現場では防除薬剤の再考を余儀なくされている。

II 遺伝的変異の解析

1 酵素多型解析

アロザイム (アイソザイム) 解析は各種酵素のサイズや電荷の違いを電気泳動により比較する方法であり、これまで広く利用してきた手法の一つである。

MURAI (1990) は日本国内で初めて発見された本種産雄単為生殖個体群と産雌単為生殖個体群の遺伝的変異をエステラーゼアイソザイムを用いて解析した。その結果、両者は明らかに異なるバンドパターンを示し、遺伝的な分化が存在することが示唆された。同様の結果は、同じく生殖様式に二型を有する同属のクロゲハナアザミウマ *Thrips negropilosus* のエステラーゼ解析においても得られている (中尾・養父, 1998)。

村井 (1990) はまた、エステラーゼアイソザイム解析において、ネギアザミウマの産雌単為生殖個体群内には変異が検出されなかつたことを報告している。クロゲハ

ナザミウマの場合も遺伝的変異が検出されているのは産雄単為生殖個体群のみであった（中尾・養父，1998）。産雌単為生殖型は産雄単為生殖型から分化したと考えるのが自然であり、また産雌単為生殖個体群では雌のみで単為生殖を繰り返し、交雑による遺伝的な組換えが起こらないことから変異が生じにくいことが予想される。したがって、産雌単為生殖を行う個体群間の変異を解析するには、より変異の検出感度が高いDNA多型解析が必要となってくると思われる。

2 DNA 多型解析

(1) RAPD-PCR

RAPD-PCRは10塩基程度の短いプライマーを用いて行うPCR法であり、その再現性あるいは等長バンドの相同性に関してしばしば問題が指摘されるるもの、DNA多型を検出しやすい分析手法の一つとして広く用いられてきた。

KLEIN and GAFNI (1996)はイスラエルにおいて雌成虫の体色および体サイズによりタイプ分け可能な三つの産雌単為生殖を行う系統について、3種類の10塩基プライマーでそれぞれ異なるDNAバンドパターンが検出されることを報告している。

また、JENSER et al. (2001)はハンガリーにおいてタバコおよびタマネギから採集したネギアザミウマの遺伝的変異をRAPD-PCRにより調べた。その結果、13種類のRAPDプライマーにより得られる再現性の高い54本のDNAフラグメントのうち、39本が両者間で異なっていることが示された。

(2) 遺伝子の塩基配列解析

ミトコンドリアおよびゲノムDNA上の遺伝子の塩基配列は情報量に富み、種間あるいは種内の遺伝的変異解析に用いる材料として適している。アザミウマ類においては系統関係の推定(CRESPI et al., 1996)あるいは種判別法への応用(BRUNNER et al., 2002; TODA and KOMAZAKI, 2002)という形でDNAの塩基配列情報が用いられている。

筆者らはヨーロッパ、アフリカ、南アメリカ、アジアの6か国、および日本国内6地域から採集されたネギアザミウマについて、ミトコンドリア上のCOI(チトクローム脱水素酵素のサブユニットI)遺伝子の一部領域の解析を行っている。その結果、塩基配列の差異により本種は大きく二つのグループに分かれることが明らかくなっている(未発表)。また各グループ内においてもその変異の程度はわずかではあるが、いくつかの遺伝子型が存在することが確認されている。BRUNNER et al.

(2002)もまたCOI遺伝子の塩基配列を解析し、少なくとも二つの遺伝子型が存在することを報告している。

MURAI and TODA(未発表)により明らかとなつた体色の異なる系統は異なる遺伝子型であることがわかっている。また、核ゲノム上のリボゾームRNA遺伝子(リボゾームDNA)のITS2(Internal Transcribed Spacer 2)と呼ばれる領域においても系統間に差異が確認されている。これらはともに産雌単為生殖を行う個体群であり、遺伝的な交流は行われていない。現在、他の多型形質と遺伝的な分化が認められた遺伝子型との関係について解析が進められているところである。

おわりに

ネギアザミウマにおいて寄主選好性、生殖様式などの形質に変異が存在することはこれまで述べてきたところであるが、これらの形質は相互に密接に関係しているという報告例も多く、本種がいくつかの系統あるいはバイオタイプからなる可能性が高いといえる。これらの諸形質と遺伝的分化の関係はこれまで各々の形質について個別に解析がなされてきたが、今後本種の種内分化を明らかにするうえでこれらを複合的に解析していくことは必要不可欠であると思われる。また、本種におけるウイルスの伝播能力や殺虫剤抵抗性といった農業上重要な形質について、その遺伝的背景が明らかになることにより、分子マーカーの開発などの形で本種の防除技術の改善に貢献することが期待される。

引用文献

- 1) BRUNNER, P. C. et al. (2002) : Agric. Forest Entomol. 4 : 127~136.
- 2) CHATZIVASSILIOU, E. K. et al. (2002) : Phytopathology 92 : 603~609.
- 3) CRESPI, B. et al. (1996) : Syst. Entomol. 21 : 79~87.
- 4) 今井國貴ら(1988)：農作物のアザミウマ(梅谷献二・工藤巖・宮崎昌久編)，全国農村教育協会，東京，pp. 283~292。
- 5) 井上登志郎(2000)：岡山大学農学研究科修士論文, 75 pp.
- 6) JENSER, G. et al. (2001) : Acta Phytopathol. Entomol. Hung. 36 : 365~368.
- 7) KENDALL, D. M. and J. L. CAPINERA (1990) : Southwestern Entomol. 15 : 80~88.
- 8) 菊池修・宮崎昌久(1993)：北日本病害虫研報 44 : 159~160.
- 9) KLEIN, M. and R. GAFNI (1996) : Folia Ent. Hung. 57 (Suppl.) : 57~59.
- 10) LEWIS, T. (1973) : Thrips, their Biology, Ecology, and Economic Importance, Academic Press, London, 349 pp.
- 11) 森下正彦・大植晴之(2001)：関西病虫研報 43 : 43~44.
- 12) MURAI, T. (1990) : Advances in Invertebrate Reproduction 5 : 357~362.
- 13) 村井保(1990)：植物防疫 44 : 229~232.
- 14) 中尾史郎・養父志乃夫(1998)：応動昆 42 : 77~83.
- 15) RICHARDSON, B. H. and G. P. WENE, (1956) : J. Econ. Entomol. 49 : 333~335.
- 16) SAKIMURA, K. (1932) : ibid. 25 : 884~891.
- 17) ——— (1937) : Oyo-Dobutsugaku-Zassi 9 : 1~24.

- 18) ——— (1963) : *Phytopathology* 53: 412~415.
 19) TODA, S. and S. KOMAZAKI (2002) : *Bull. Entomol. Res.* 92: 359~364.
 20) 土屋雅利 (2001) : 関東病虫研報 48: 153~155.
 21) ULLMAN, D. et al. (1997) : *Thrips as vectors of plant pathogens. in Thrips as crop pests* (Ed. LEWIS, T.), CAB International, pp. 539~565.
 22) WIJKAMP, I. et al. (1995) : *Phytopathology* 85: 1069~1074.
 23) ZAWIRSKA, I. (1976) : *Arch. Phytopathol. Pflanzenschutz* 12: 411~422.

新しく登録された農薬 (14.12.1~12.31)

掲載は、種類名、《商品名》(登録番号: 製造業者又は輸入業者) 登録年月日、有効成分および含有量、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 20965~20991) 新規成分にはアンダーラインを付した。

「殺虫剤」

●ペルメトリンエアゾル

ペルメトリン 0.20%

《ガーデンアースB》(20965:アース) 2002/12/11

つばき: チャドクガ, さくら: アメリカシロヒトリ, つづじ: ツツジグンバイ, きく: アブラムシ類: 噴霧液が均一に付着するように植物より 40 cm 以上離し、断続的に噴射する。

●アセフェート水溶剤

アセフェート 50.0%

《ジェネレート水溶剤》(20966:丸紅) 2002/12/20

たばこ: ヨトウムシ・タバコアオムシ・アブラムシ類: 10 日前: 2 回, つばき: チャドクガ: 発生初期: 5 回, さくら: アメリカシロヒトリ・モンクロシャチホコ: 発生初期: 5 回, ばら・ゆり: アブラムシ類: 発生初期: 5 回, きく: アブラムシ類・アザミウマ類: 発生初期: 5 回, 芝: スジキリヨトウ・シバツツガ・タマナヤガ・シバオサゾウムシ成虫: 発生初期: 5 回: 1 m² 当たり 0.3~1 l 敷布

《ジェイエース水溶剤》(20967:全農), 《ジェネレート水溶剤》(20968:興農) 2002/12/20

かんきつ: ヤノネカイガラムシ・ツノロウムシ・ルビーロウムシ・コアオハナムグリ・ミカンキイロアザミウマ・チャノキイロアザミウマ・アブラムシ類: 30 日前: 3 回, キャベツ: アオムシ・コナガ・ヨトウムシ・アブラムシ類: 7 日前: 3 回, はくさい: アオムシ・コナガ・ヨトウムシ・アブラムシ類: 14 日前: 3 回, ブロッコリー: ヨトウムシ: 14 日前: 3 回, だいこん: アオムシ・コナガ・ヨトウムシ・アブラムシ類: 14 日前: 2 回, トマト: アブラムシ類・マメハモグリバエ: 前日: 3 回, なす: アブラムシ類・ミカンキイロアザミウマ・ハスモンヨトウ・オオタバコガ: 7 日前: 3 回, ばれいしょ: アブラムシ類・オオニジュウヤホシテントウ: 7 日前: 4 回, てんさい: ヨトウムシ・テンサイトビハムシ: 45 日前: 4 回以内 (移植後は 3 回以内), てんさい: テンサイトビハムシ: 育苗期: 1 回, 茶: チャノキイロアザミウマ・チャノミドリヒメヨコバイ・チャノコカクモンハマキ: 摘採 30 日前: 2 回, たばこ: ヨトウムシ・タバコアオムシ・アブラムシ類: 10 日前: 2 回, つばき: チャドクガ: 発生初期: 5 回, さくら: アメリカシロヒトリ・モンクロシャチホコ: 発生初期: 5 回, ばら・ゆり: アブラムシ類: 発生初期: 5 回, きく: アブラムシ類・アザミウマ類: 発生初期: 5 回, 芝: スジキリヨトウ・シバツツガ・タマナヤガ・シバオサゾウムシ成虫: 発生初期: 5 回: 1 m² 当たり 0.3~1 l 敷布

●エトフェンプロックス乳剤

エトフェンプロックス 20.0%

《トレボン乳剤》(20973:シンジェンタ) 2002/12/20

稻: コブノメイガ・ツマグロヨコバイ・ウンカ類・イネドロ

オイムシ・イナゴ類・カメムシ類・イネミズゾウムシ: 21 日前: 3 回, キャベツ: アオムシ・コナガ・ヨトウムシ・アブラムシ類: 3 日前: 3 回, はくさい: アオムシ・コナガ・ヨトウムシ・アブラムシ類: 7 日前: 3 回, だいこん: アオムシ・コナガ・ヨトウムシ・アブラムシ類: 21 日前: 3 回, ねぎ: シロイチモジヨトウ: 21 日前: 2 回, レタス: ア布拉ムシ類: 14 日前: 3 回, すいか: ア布拉ムシ類: 3 日前: 3 回, メロン: ア布拉ムシ類・タバココナジラミ: 3 日前: 4 回, なす: オンシツコナジラミ・アブラムシ類: 前日: 3 回, ピーマン・オクラ: ア布拉ムシ類: 前日: 3 回, きゅうり: オンシツコナジラミ・ア布拉ムシ類: 前日: 3 回, トマト: オンシツコナジラミ・タバココナジラミ: 前日: 2 回, さやえんどう: シロイチモジヨトウ・ヨトウムシ・ウラナミシジミ・ワタアブラムシ: 7 日前: 2 回, えだまめ: マメシンクイガ・シロイチモジマダラメイガ・ダイズサヤタマバエ・カメムシ類・フタスジヒメハムシ・ハスモンヨトウ: 21 日前: 2 回, かんきつ: コアオハナムグリ・ケシキスイ類・ミカンハモグリガ・チャノキイロアザミウマ: 14 日前: 3 回, 小麦: ヒメトビウンカ・アブラムシ類: 14 日前: 2 回, とうもろこし: アワノメイガ・アワヨトウ: 7 日前: 4 回, ばれいしょ: ア布拉ムシ類: 14 日前: 3 回, かんしょ: ナカジロシタバ・ア布拉ムシ類・ハスモンヨトウ: 7 日前: 3 回, さといも: ハスモンヨトウ: 14 日前: 3 回, やまいも: ア布拉ムシ類・ヤマノイモコガ: 14 日前: 3 回, だいす: マメシンクイガ・アブラムシ類・シロイチモジマダラメイガ・ダイズサヤタマバエ・カメムシ類・フタスジヒメハムシ・ハスモンヨトウ: 14 日前: 2 回, あずき: フキノメイガ: 14 日前: 3 回, しょうが: ハスモンヨトウ: 7 日前: 3 回, ふき: タバココナジラミ: 14 日前: 3 回, てんさい: ヨトウムシ: 14 日前: 3 回, 茶: チャノホソガ・チャノミドリヒメヨコバイ・チャノキイロアザミウマ: 摘採 21 日前: 2 回, たばこ: タバコガ・ヨトウムシ・ア布拉ムシ類: 2 回, つづじ: ツツジグンバイ: 6 回, 樹木 (庭木・林木): アメリカシロヒトリ・チャドクガ・マイマイガ・エダシャク類・オビカレハ: 幼虫発生期: 6 回, ポインセチア: タバココナジラミ: 6 回, 宿根かすみそう: シロイチモジヨトウ・ヨトウムシ: 6 回, りんどう: ヒラズハナアザミウマ: 6 回, きく: カーネーション: ア布拉ムシ類: 発生初期: 6 回, ゆり: ア布拉ムシ類: 6 回, トルコギキョウ: ハスモンヨトウ: 6 回, ヨシ, オギ, ススキ, セイタカラワダチソウ等の多年生雑草が優占している休耕田: カメムシ類: 3 回, 稲: ウンカ類・ツマグロヨコバイ・イネミズゾウムシ・イネドロオイムシ・カメムシ類: 21 日前: 3 回: 25 l/10 a

(19 ページへ続く)