

害虫タマバチの分類について

京都府立大学 阿部芳久

はじめに

タマバチ科 Cynipidae にはクリの重要害虫であるクリタマバチ *Dryocosmus kuriphilus* YASUMATSU をはじめ、森林害虫として知られる数種のハチが含まれる。小文では、クリタマバチと森林害虫のクヌギイガタマバチ *Neuroterus serratae* およびナライガタマバチ種複合体 *Andricus mukaigawae* complex (ナライガタマバチ *A. mukaigawae* (s. str.) およびカシワニセハナタマバチ *A. kashiwaphilus*, *A. targionii*) の分類について解説する。

小文で扱う 5 種のタマバチは、いずれもナラタマバチ族 Cynipini に属する。本族の種の多くは世代の交番 (heterogony) を行う。世代の交番とは、オスとメスのいる両性世代とメスだけの単性世代とを交互に繰り返す現象である。同種であっても二つの世代間でゴールの形成部位や形態並びに成虫の形態が顕著に異なる。

I クリタマバチ

クリタマバチ (図-1) は、タマバチ科のハチの中でクリ属の植物にゴールを形成する唯一の種である (MELIKI and ABRAHAMSON, 2002)。ゴールが形成された芽からは新梢が伸長しないので、本種のクリへの加害は実の収量を減少させる。*Dryocosmus* 属は全北区に分布し、クリタマバチ以外の種はシイ属またはコナラ属にゴールを形成する (STONE et al., 2002)。

クリタマバチは 1951 年に兵庫県産の個体をホロタイプとして記載されたが、本種は 41 年ごろ岡山県下で最初に発見された (YASUMATSU, 1951)。本種の起源は中国であると考えられており (村上, 1980)、韓国 (田村, 1962) やアメリカ合衆国 (PAYNE et al., 1976)、ヨーロッパ (BRUSSINO et al., 2002)、ネパール (上野, 2006) への本種の侵入も報告されている。

クリタマバチは年 1 化で、単性世代のみを繰り返す、産雌性単為生殖 (thelytoky) を行う。産雌性単為生殖であれば、たった 1 個体でも新たな個体群の創設が可能なので、本種が産卵したクリの穂木の移動が本種の地理

的分布の拡大を促進したと考えられる (ASKEW, 1984)。ナラタマバチ族のほとんどの種は世代の交番を行い、年 1 化で単性世代だけという生活環は *Plagiotrochus suberi* WELD と *Andricus quadrilineatus* HARTIG, *A. targionii* KIEFFER の 3 種のみで知られている。これら 3 種では、同種内の他個体群あるいは近縁な別種で世代の交番が認められるが、クリタマバチでは世代の交番を行う個体群は知られていない。本種は単性世代だけを繰り返すので、染色体数が他のナラタマバチ族の種とは異なっているかもしれないと考え調査してみたが、ほとんどの種と同じ $2n = 20$ であった (ABE, 1994)。

世代の交番を行うナラタマバチ族の多くの種では、両性世代のゴールは春または初夏に形成され、単性世代のゴールは同じ年の夏から秋にかけて形成される。そして、秋から春の間にゴールから脱出した単性世代成虫は寄主植物に産卵する (STONE et al., 2002)。ところがクリタマバチの雌成虫は初夏に出現してクリの芽に産卵する。本種の 1 齢幼虫は芽の中で越冬し、春、芽吹きとともにゴールを形成する。このようなクリタマバチの特異な生活環は、祖先種的生活環から両性世代が欠落した結果、生じた可能性が考えられる。世代の交番を行う祖先種的生活環における両性世代の欠落と、シイ属またはコナラ属からクリ属への寄主転換のどちらが先に生じたのかは不明である。一般に、永久的な産雌性単為生殖は進化を止めてしまうと考えられる (MAYNARD SMITH, 1986) ので、クリタマバチの祖先種においてシイ属またはコナラ属からクリ属への寄主転換が起こり、それに引き続き両性世代の欠落が生じたのではないかと筆者は想像している。

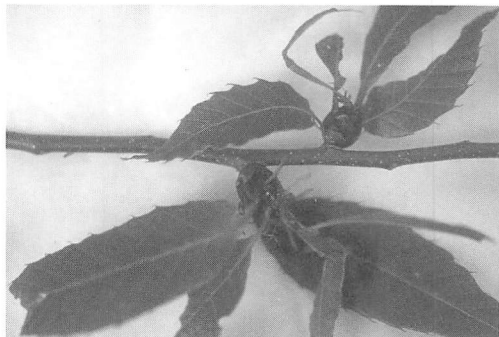


図-1 クリタマバチのゴール

Taxonomic Notes on Gallwasp Pests in Japan. By Yoshihisa ABE

(キーワード: タマバチ, 害虫, 分類, ゴール, 生活環, 世代の交番, 産雌性単為生殖, 寄主植物)

II クヌギイガタマバチ

クヌギイガタマバチ (図-2 ~ 4) は、『農林有害動物・昆虫名鑑 増補改訂版』(日本応用動物昆虫学会, 2006) にも林木の害虫として取り上げられている。本種の単性世代のゴール (図-2) が苗木の枝に多数形成されると、その発育を妨げられる。本種は札幌産の単性世代のみに基づき、*Dryophanta serratae* という学名の下に記載された (ASHMEAD, 1904)。そして MAYR (1907) は、おそらく ASHMEAD (1904) を参照することなく *Trichagalma drowardi* MAYR を記載し、本種のみに基づき *Trichagalma* を設立した。その後、門前 (1929) は *T. drowardi* を *D. serratae* の異名とみなし、本種の学名を *T. serratae* とした。門前による分類学的な取り扱い、その後タマバチの研究者により受け入れられてきた (例えば SAKAGAMI, 1952)。MELIK and ABRAHAMSON (2002) は、*Trichagalma* は *Neuroterus* HARTIG, 1840 に似るが、前者は後者よりもサイズが大きく中体節 (mesosoma) が強く弓形になり剛毛が密生しているので区別可能であると述べた。一方、LILJEBLAD (2002) は、成虫の形態に基づく系統学的な解析の結果、*Trichagalma* が



図-2 クヌギイガタマバチの単性世代ゴール



図-3 クヌギイガタマバチの両性世代ゴール

Neuroterus の異名である可能性を示唆した。

梶田 (1972) はクヌギイガタマバチの世代の交番を飼育実験により証明し、両性世代のゴール (図-3) と本種の生活環を記載した。本種の単性世代のゴール (図-2) は、夏ごろから枝上に通常は集合して形成され、その表面には毛が生えていて中空であり、一つのゴールの最大径は 1 cm くらいになる。冬季に単性世代成虫がゴールから脱出し、クヌギの花芽に産卵する。春、芽吹きとともに、クヌギの雄花の一つが変形して一つの両性世代のゴールが形成される。両性世代のゴール (図-3) は不整形で最大径は 3 mm くらいになり、形成開始後、3 週間くらい経過すると両性世代成虫がゴールから出現し、交尾後、雌成虫はクヌギの枝に産卵する。薄葉 (1995) も飼育実験を行い、本種の世代の交番を確認している。しかし、本種の両性世代成虫は記載されることはなく、*Trichagalma* の分類学的な考察は単性世代成虫の形態だけにに基づき行われてきた。そこで ABE (2006) は、本種の両性世代成虫の形態を記載し、単性世代の蛹の卵巣を用いて空気乾燥法により核型も明らかにした。二つの世代の成虫の形態と核型、ミトコンドリアのチトクローム b 遺伝子の塩基配列 (ROKAS et al., 2003) に基づき、ABE (2006) は *Trichagalma* の分類学的な取り扱いを検討した。

Trichagalma の分類学的な取り扱いを論じる前に、クヌギイガタマバチの地理的な分布と寄主植物に触れておきたい。ASHMEAD (1904) は本種の原因記載の中で、タイプ産地は札幌であり、寄主植物はコナラであると述べた。しかし、原記載以降、本種あるいはそのゴールがコナラから得られたことはない。向川 (1913) はクヌギを本種の寄主植物として初めて報告し、その後、タマバチの研究者はクヌギが本種の寄主植物であることを確かめており (SAKAGAMI, 1952; 梶田, 1972)、さらにアベマキ



図-4 クヌギイガタマバチ成虫 (両性世代オス, 同メス, 単性世代)

も寄主植物に加えられた (ABE, 1992)。コナラは北海道にも分布するがクヌギとアベマキは分布していない (北村・村田, 1984)。SAKAGAMI (1952) は、本種の北海道における分布に疑問を呈している。なお、本種は韓国にも分布する。

Trichagalma を *Neuroterus* から区別する前述の特徴 (MELIKA and ABRAHAMSON, 2002) は、ナラタマバチ族の他の属 (例えば *Andricus* や *Cynips*) と共有されており、剛毛の密生は *Neuroterus* の一種にも見られる (MELIKA et al. 1999)。さらに、クヌギガタマバチの両性世代成虫は、MELIKA and ABRAHAMSON (2002) が *Trichagalma* を類似の属から識別する表徴と考えた形質状態を、全く有していないことがわかった (ABE, 2006)。

MELIKA et al. (1999) は、*Neuroterus* の識別表徴として四つの形態学的な特徴をあげており、それらは皆、ナラタマバチ族の中では派生的な形質状態であると考えられている (LILJEBLAD, 2002)。クヌギガタマバチの単性世代成虫は四つのうち三つの特徴を有することが既に知られていたが、ABE (2006) は本種の両性世代が四つの特徴をすべて有することを明らかにした。本種の二つの世代の形態を精査したが、結局、*Trichagalma* を特徴付ける固有派生形質は見つからなかった (図-4)。

GOKHMAN and QUICKE (1995) のレビューによると、*Neuroterus* 3 種を含むほとんどのナラタマバチ族の種では染色体数が $2n = 20$ である。クヌギガタマバチの染色体数も $2n = 20$ であり、既に報告のあった *Neuroterus* 3 種とは動原体の位置で区別することは可能であるが、*Trichagalma* に固有の派生的な特徴は見られなかった。

ROKAS et al. (2003) は、クヌギガタマバチと他の *Neuroterus* 3 種を含む 62 種のナラタマバチ族の系統関係を、ミトコンドリアのチトクローム b 遺伝子の塩基配列に基づき推定した。その結果、*Trichagalma* と *Neuroterus* が異なる分岐群に所属することを支持する証拠は得られなかった。ABE (2006) は、両性世代と単性世代成虫の形態、核型、ミトコンドリアの遺伝子の塩基配列を検討した結果、*Trichagalma* は *Neuroterus* の異名と結論し、クヌギガタマバチの学名が *Neuroterus serratae* という新たな結合になることを示した。なお ABE (2006) よりもわずかに遅れて出版された『農林有害動物・昆虫名鑑 増補改訂版』では、本種の属名が *Trichagalma* になっている。

III ナライガタマバチ種複合体

ナライガタマバチ種複合体 (図-5 ~ 9) は、防風林

の害虫としても知られ (内田ら, 1948), 『農林有害動物・昆虫名鑑 増補改訂版』 (日本応用動物昆虫学会, 2006) にも掲載されている。本種群は、コナラ属の植物上で世代の交番を行う年 2 化の個体群と単性世代のみ年 1 化の個体群からなっており、両個体群の単性世代成虫は形態的に識別できない (ABE, 1986)。ABE (1986) によれば、両個体群の生活環は以下の通りである。世代の交番を行う個体群では、両性世代のゴールが春、芽吹き



図-5 ナライガタマバチの両性世代ゴール

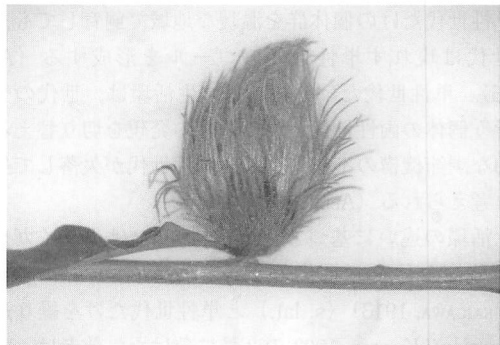


図-6 ナライガタマバチの単性世代ゴール

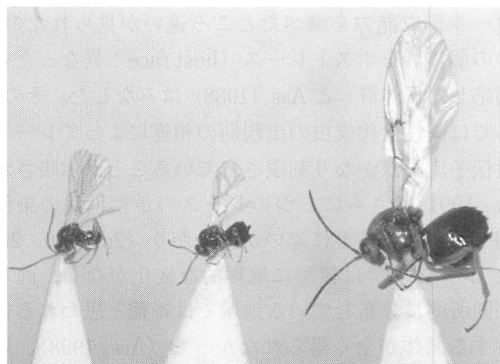


図-7 ナライガタマバチ成虫 (両性世代オス, 同メス, 単性世代)

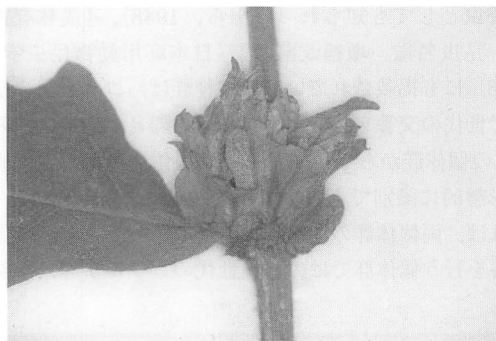


図-8 カシワニセハナタマバチの単性世代ゴール



図-9 *Andricus targionii* のカシワに形成されたゴール

とともに葉縁や中肋上に形成され、両性世代の雌成虫は交尾後、未熟な腋芽に産卵する。夏になると産卵を受けた芽が変形して単性世代のゴールが単独に形成される。単性世代成虫は冬にゴールから脱出し、腋芽内の春葉の間に産卵する。一方、単性世代だけの個体群では、春、芽吹きとともに単性世代のゴールが葉縁や中肋、葉柄、新条に形成される。このゴールは集合して形成されることが多い。単性世代成虫は冬に出現し、腋芽内の春葉の間に産卵する。

単性世代だけの個体群を温暖な地域で飼育しても、両性世代は現れず単性世代のゴールを形成する (ABE, 1986)。単性世代だけを繰り返す生活環は、世代の交番を行う個体の両性世代と単性世代の発現を切り替える遺伝的な調節機構の不能により、両性世代が欠落して生じたと考えられる (ABE, 1986)。

生活環の違いに基づき、ABE (1986) はナライガタマバチ種複合体を、世代の交番を行う *A. mukaigawae* (MUKAIGAWA, 1913) (s. lat.) と単性世代だけを繰り返す *A. targionii* KIEFFER, 1903 の 2 種に分けた。前者は、両性世代のゴールの形態は同じだが単性世代のゴールの形態が異なる 2 個体群からなっており、それらの産卵選好性やゴール形成能力を調べたところ違いが見られたので、二つの個体群をホストレース (host race: 異なった寄主に適応した個体群) と ABE (1988) はみなした。その後、野外では両性世代成虫の出現期の相違によってレース間の遺伝子流動がかなり制限されていることが示唆された (ABE, 1991)。さらに二つのレースの単性世代の染色体を調べたところ核型に違いが見つかり ($2n = 10$, $2n = 12$)、レース内では核型に地理的な変化がなく、両レースが同所的に分布している地域では雑種と思われる核型を有する個体が全く得られなかった (ABE, 1998)。以上のことから、ABE (1998) は二つのレースは別種とみなすべきであると結論した。ナライガタマバチの原記載

(向川, 1913) から判断すると、*A. mukaigawae* (s. str.) という学名はコナラやミズナラ、ナラガシワにクリのイガ状の単性世代のゴールを形成する種に適用される (図-5 ~ 7)。カシワに葉の塊のような単性世代のゴールを形成する種 (カシワニセハナタマバチ) は未記載であったので、ABE (1998) は記載して *A. kashiwaphilus* と命名した (図-8)。ナライガタマバチはカシワにもゴールを形成する能力を有しており、本種のクリのイガ状の単性世代のゴールがカシワニセハナタマバチの単性世代のゴールと同じカシワの枝上に形成されていた例もあるので、単性世代のゴールの形態的な差異は植物の相違ではなく昆虫自身の相違によると考えられる (ABE, 1988)。両種が極めて近縁であることはミトコンドリアのチトクローム b 遺伝子の塩基配列の解析結果 (ROKAS et al., 2003) からも支持されている。

A. targionii は、中国の陝西省のナラガシワの中肋に形成されたクリのイガ状のゴールから脱出した個体をホロタイプとして記載された (DALLA TORRE and KIEFFER, 1910)。ゴールの形成部位は、本種が年 1 化で単性世代だけを繰り返すことを示している (ABE, 1986)。KIEFFER (1903) によって描かれたクリのイガ状の単性世代のゴールは、ナライガタマバチによってコナラやミズナラ、ナラガシワに形成されたゴールとよく似ている。このことは、*A. targionii* がナライガタマバチの両性世代が失われて生じた可能性を示唆している。一方、カシワには現在 *A. targionii* として扱われている年 1 化で単性世代だけのハチ (図-9) と、カシワニセハナタマバチの単性世代 (図-8) が葉の塊状のゴールを形成する。単性世代のゴールの形態の類似は、前者がカシワニセハナタマバチの両性世代が失われて生じた可能性を示唆している。つまり、ナライガタマバチから派生した単性世代だけの個体群と、カシワニセハナタマバチから派生した単性世代だけの個体群とが、同種すなわち *A. targionii* と

して分類されている可能性がある。現在、*A. targionii* は年1化で単性世代だけを繰り返すという特徴によって定義されているが、本種の分類学的取り扱いは今後検討する必要がある。

引用文献

- 1) ABE, Y. (1986): Appl. Entomol. Zool. 21: 436 ~ 447.
- 2) ——— (1988): ibid. 23: 41 ~ 44.
- 3) ——— (1991): Entomol. exp. appl. 58: 15 ~ 20.
- 4) ——— (1992): Akitu N. ser. 130: 8.
- 5) ——— (1994): Appl. Entomol. Zool. 29: 299 ~ 300.
- 6) ——— (1998): Ent. scand. 29: 131 ~ 135.
- 7) ——— (2006): Gallling Arthropods and Their Associates: Ecology and Evolution, Springer-Verlag, Tokyo, p. 287 ~ 295.
- 8) ASHMEAD, W. H. (1904): J. N. Y. Entomol. Soc. 12: 65 ~ 84.
- 9) ASKEW, R. R. (1984): Biology of Gall Insects, Oxford & IBH, New Delhi, p. 223 ~ 271.
- 10) BRUSSINO, G. et al. (2002): Informatore Agrario 58: 59 ~ 61.
- 11) DALLA TORRE, K. W. and J. J. KIEFFER (1910): Cynipidae. Das Tierreich 24: 1 ~ 891.
- 12) GOKHMAN, V. E. and D. L. QUICKE (1995): J. hymenopt. Res. 4: 41 ~ 63.
- 13) KIEFFER, J. J. (1903): Marcellia 2: 5 ~ 6.
- 14) 北村四郎・村田 源 (1984): 原色日本植物図鑑, 木本編〔II〕(第10版), 保育社, 大阪, 545 pp.
- 15) LILJEBLAD, J. (2002): Phylogeny and evolution of gall wasps (Hymenoptera: Cynipidae), Ph D thesis Stockholm Univ., Stockholm.
- 16) 榊田 長 (1972): インセクタリアム 9: 222 ~ 225.
- 17) MAYNARD SMITH, J. (1986): 生物学のすすめ (木村武二訳), 紀伊国屋書店, 東京, 203 pp.
- 18) MAYR, G. (1907): Marcellia 6: 3 ~ 7.
- 19) MELIKA, G. and W. G. ABRAHAMSON (2002): Parasitic Wasps, Agroinforma, Budapest, p. 150 ~ 190.
- 20) MELIKA, G. et al. (1999): Acta Zool. Acad. Sci. Hung. 45: 335 ~ 343.
- 21) 門前弘多 (1929): 齋藤報恩会事業年報 5: 295 ~ 368, 20 pls.
- 22) 向川勇作 (1913): 昆虫世界 17: 261 ~ 264, pl.
- 23) 村上陽三 (1980): 農と園 55: 249 ~ 253.
- 24) 日本応用動物昆虫学会 (2006): 農林有害動物・昆虫名鑑増補改訂版, 日本応用動物昆虫学会, 東京, 387 pp.
- 25) PAYNE, J. A. et al. (1976): Ann. Rep. North. Nut Growers Assoc. 67: 83 ~ 86.
- 26) ROKAS, A. et al. (2003): Mol. Phylog. Evol. 26: 36 ~ 45.
- 27) SAKAGAMI, S. F. (1952): Mushi 24: 67 ~ 79.
- 28) STONE, G. N. et al. (2002): Annu. Rev. Entomol. 47: 633 ~ 668.
- 29) 田村正人 (1962): 昆虫 30: 251.
- 30) 内田登一 (1948): 松蟲 3: 11 ~ 17.
- 31) 上野 亘 (2006): 植物防疫 60: 510 ~ 512.
- 32) 薄葉 重 (1995): 虫こぶ入門, 八坂書房, 東京, 251 pp.
- 33) YASUMATSU, K. (1951): Mushi 22: 89 ~ 92, pl.

新しく登録された農薬 (18.9.1 ~ 9.30)

掲載は、**種類名**、登録番号：**商品名**（製造者又は輸入者）登録年月日、有効成分：含有量、**対象作物**：対象病虫害：使用時期等。ただし、除草剤・植物成長調整剤については、**適用作物**、**適用雑草等**を記載。（登録番号：21760 ~ 21796）下線付きは新規成分。

「殺虫・殺菌剤」

● MPP 乳剤

21788：協友バイジット乳剤（協友アグリ）2006/9/20

MPP：50.0%

稲：ニカメイチュウ第1世代、ニカメイチュウ第2世代、ツマグロヨコバイ、ウンカ類、イネハモグリバエ、イネヒメハモグリバエ、イネカラバエ、アメリカザリガニ、カメムシ類、イネシガラセンチュウ：収穫30日前まで

稲：イネシガラセンチュウ、キリウジガガンボ幼虫：は種前

ばれいしょ：テントウムシダマシ、ナスノミハムシ、アブラムシ類：収穫7日前まで

だいず：ダイズサヤタマバエ、ダイズクキタマバエ、マメシンクイガ、カメムシ類：収穫45日前まで

あずき：フキノメイガ、マメホソクチゾウムシ、マメアブラムシ、カメムシ類：収穫21日前まで

水田作物、畑作物（休耕田）〔ヨシ、オギ、ススキ、セイタカア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：—

芝：コガネムシ類：発生初期

すぎ（苗木）、ひのき（苗木）：コガネムシ類幼虫：植付前及び生育期（発生初期）

● アセフェート粒剤

21789：家庭園芸用 GF オルトラン粒剤（住化武田農薬）2006/9/20

アセフェート：5.0%

キャベツ：アオムシ、コナガ、ヨトウムシ、アブラムシ類：定植時及び収穫21日前までの生育期

はくさい：アオムシ、コナガ、ヨトウムシ、アブラムシ類：定植時及び収穫21日前までの生育期

トマト：アブラムシ類、オンシツコナジラミ：定植時及び収穫前日までの生育期

ミニトマト：アブラムシ類、オンシツコナジラミ：定植時きゅうり：アブラムシ類、アザミウマ類、オンシツコナジラミ：定植時及び収穫前日までの生育期

なす：アブラムシ類、アザミウマ類、オンシツコナジラミ：定植時及び収穫前日までの生育期

ピーマン：アブラムシ類：定植時及び収穫前日までの生育期

ブロッコリー：ヨトウムシ：定植時及び収穫14日前までの生育期

だいこん：アオムシ、コナガ、アブラムシ類：は種前

はつかだいこん：アオムシ、コナガ、アブラムシ類：は種前

かぶ：アブラムシ類：収穫14日前まで

ばれいしょ：アブラムシ類：植付前

えだまめ：ハスモンヨトウ：収穫21日前まで

花き類・観葉植物：アザミウマ類、アブラムシ類、ヨトウムシ類：発生初期

きく：ネキリムシ類、ハモグリバエ類：発生初期

宿根スターチス：コガネムシ類幼虫：発生初期

(18ページへ続く)