

ヤドリバエの寄主探索行動と繁殖戦略

国際農林水産業研究センター なかむら 中村 さとし 達・いちき 一木 りょうこ 良子

はじめに

ヤドリバエ類はこれまでに世界で約 8,500 種、日本国内で約 500 種が記録されており、ハエ目の中でも最も大きな科の一つである。農林業害虫の天敵として、ヤドリバエは同じ捕食寄生性昆虫である寄生蜂と並び非常に重要と考えられてきた (GREATHEAD, 1986; GRENIER, 1988)。しかし、寄生蜂に比べて世界的に研究事例が少なく、その生理・生態は未知な部分が多い (例えば, STIREMAN, 2006)。この一つの原因として、室内飼育の難しさが上げられている (GREATHEAD, 1986; WAAGE, 1990)。

ヤドリバエの中には飼育容器等の限られた空間で交尾させることが難しいため、小さなバイアルに雌雄一対を入れて素早く振ったり、強い光を当てたりなどの工夫をして交尾させているものがある。東アフリカ一帯に分布する大型のヤドリバエ *Linnaemya longirostris* (口絵①) では、親世代を室内で交尾させることに成功して次世代を得たものの、この“次世代”が交尾・受精しないために、何度も飼育が途絶えたことがある。この問題を克服しコロニーを確立させるまでには数年を要した。

ヤドリバエは寄生蜂に比べ近交弱勢が生じやすく、ようやく確立したコロニーも短期間で維持できなくなる場合がある (NAKAMURA, 1996)。いずれにしろ、このような失敗例はほとんど報告されないことや、研究事例が少ないことから、継代飼育が成功しない原因は明らかにされていない。当研究室では、現在、寄生様式 (I 章参照) の異なる 6 種のヤドリバエのコロニーを維持しているが、それぞれの種に最適と考えられる方法を取り入れ、循環交配させたり、頻繁に野外から新しい血を入れるなど近交弱勢を防ぐ工夫をしている。

ここではヤドリバエのもつ多様な寄生様式について簡単に説明するとともに、ヤドリバエの生態・行動に関する最近の研究動向と我々の研究結果の一部を紹介する。

I 寄生様式

ヤドリバエは多くの昆虫種、特に植食性のチョウ目幼

虫やコウチュウ目・カメムシ目の幼虫・成虫に寄生するが、そのほかにもムカデやクモ、サソリなどに寄生する種が知られている。また昆虫を寄主とする場合、幼虫・成虫に寄生する種はあるが、卵や蛹を攻撃する種は知られていない。すべてのヤドリバエは、幼虫期を寄主体内で過ごす内部寄生性を示す。雌は寄生蜂のような鋭い産卵管や寄主を麻痺させる毒液等をもたない。ハエ幼虫が寄主体内に寄生している間も寄主は成長を続けるため、koinobiont (飼い殺し寄生) と呼ばれる。

ヤドリバエの最も大きな特徴の一つとして、寄生様式の多様性を上げることができるだろう。ヤドリバエの雌の卵の産み方には、受精後間もない卵を産む「卵生」と、総輸卵管内で卵の胚発生を進めてから産む「卵胎生」の 2 種類がある。また、雌の産卵様式は、雌が寄主を探索し、発見後に直接寄主に産卵する「直接型」と、寄主の近くや生息場所に産卵する「間接型」の二つに分けることができる。

1 直接型

直接型は、寄主体表に卵を貼り付ける種と、寄主体内に卵を産み込む種 (第 7 節腹板が産卵管状に特化) に分けられる。これらの産卵様式の中に、さらに卵生と卵胎生の種が存在する。

卵生で寄主体表に卵を貼り付ける種では、卵がふ化するまで数日かかるため、その間に寄主が脱皮すると卵はすべて無駄になってしまう。一方、同じように寄主体表に卵を貼り付ける種でも卵胎生の場合には、産下された卵はすぐにふ化して寄主体表に穴を開け寄主に潜り込むことから、ひとたび卵が寄主体表に貼り付けられれば、高い確率で幼虫は寄主体内に潜り込むことができる (口絵②)。また雌成虫が寄主体内に直接卵を産み込む種では、ほぼ確実に寄主体内に侵入できる。

2 間接型

これに属する種はすべてが卵胎生を示すと考えられ、寄主にたどり着くまでの過程によりさらに細かく分類できる。

(1) 探索型

雌成虫が寄主の近くやその生息場所に産卵し、ふ化した幼虫が自ら寄主を探索して寄生する (口絵③)。この中には雌成虫が直接たどり着けない植物の茎内に潜る寄主や、土中に住む寄主に寄生する種もある。

Foraging Behavior and Reproductive Strategies of Tachinid Flies (Diptera : Tachinidae). By Satoshi NAKAMURA and Ryoko ICHIKI

(キーワード: ヤドリバエ, 寄生バエ, 捕食寄生性昆虫, 寄主探索行動, 繁殖戦略)

(2) 待機型

産下されふ化した幼虫は、その場に留まり、近くを通りかかった寄主に取り付いて寄生する方法をとる。寄主を待つ間、産み付けられた場所に立って待つ種と、伏せて待つ種があるようだ。身体の乾燥を防ぐためか、体表に鱗状の皮をもつ種も多い(口絵④)。

(3) 微小卵型

寄主の食草となる植物の葉に雌成虫が小さな卵を貼り付け、寄主が食草とともに卵を摂食することにより寄生する。これらの卵は、寄主の消化管に入るとすぐにふ化し、速やかに寄主体内の決まった部位に移動する。これは寄主の生体防御から逃れる行動と考えられている。例えばカイコノウジバエでは神経球に、カイコノクロウジバエでは絹糸腺に移動する。ここでしばらく留まった後、体腔に移動し急激に成長する種が多い。

なお、ヤドリバエの寄生様式の進化と分類については、畠 (1989) および畠・一木 (2001) を参照されたい。

II 寄 主 探 索

前章で示したように、寄主への接近方法により直接型と間接型に分けたが、いずれの場合も雌成虫はまず寄主の生息場所を探さなければならない。寄主の生息場所に到達した後は、直接型と間接型で、寄主への定位の方法は大きく異なる。ここでは、ヤドリバエの寄主探索を、「寄主の生息場所への定位」と「寄主への定位」という二つの段階に分け、後者についてはさらに直接型と間接型に分けて述べることにする。

1 寄主の生息場所への定位

捕食寄生者の雌成虫は、寄主探索の手がかりとして様々な情報を利用する。中でも匂い(化学物質)の利用はよく知られている。ヤドリバエの雌成虫は、フェロモンや糞といった寄主自身が排出する物質に加え、寄主が加害した植物の出す匂いを手がかりに寄主の生息場所へ近づく。南米に生息する直接型の *Trichopoda pennipes* は、寄主であるミナミアオカメムシの雄成虫が出す匂いに誘引される(HARRIS and TODD, 1980)。この匂いは集合フェロモンと考えられ、採餌する雄が同種の雌雄成虫を誘引するが、同時に雌バエに対してカイロモンとなる。同じような関係は、日本のマルボシハナバエとチャバナアオカメムシでも報告されている(守屋ら, 1993) また直接型のブランコヤドリバエは、寄主が加害した植物の出す匂いに誘引される(KAINOH et al., 1999)。

ヤドリバエは大きな複眼をもつことから、視覚が重要な情報源となることが予想される。ブランコヤドリバエでは、寄主が加害した植物の匂いとともに植物の色を認

識し、寄主の食草を探索することが我々の研究で明らかになってきた(未発表)。

さらに最近注目されているものとして、聴覚を頼りに寄主探索するヤドリバエを上げることができる。コオロギやキリギリス、ケラなどに寄生する *Ormini* 族のヤドリバエは「前胸腹板に発達した鼓膜状の聴覚器官」をもち、寄主の鳴き声を手がかりに寄主に接近する。このヤドリバエは、スピーカーから出る寄主の鳴き声に対し、真っ暗な中でも音源から平均で約 8 cm の距離に着地できることが実験で明らかにされている(MULLER and ROBERT, 2001)。雄が配偶相手となる雌を呼び寄せるために発した鳴き声が、同時に天敵であるハエも呼び寄せることになる。この状況下で、これらの雄が求愛を続けつつ、いかに捕食寄生者から逃れるかが最近の行動生態学の研究材料として注目を集めている。雄はハエの密度が高くなる時間帯を避けて活発に鳴いたり(BERTRAM et al., 2004)、ハエの密度の高い地域では、雄が鳴き止んでから鳴き始めるまでの間隔が長くなる傾向がある(Lewkiewicz and Zuk, 2004)。

2 寄主への定位

(1) 直接型

直接型では、寄主の生息場所まで到達した雌成虫は、さらに寄主に直接産卵できる距離まで接近し寄主を検査・確認する行動をとる。野外では、寄主の生息場所に侵入した直接型のヤドリバエが盛んに葉上を歩き回り、前足で辺りを探る行動をしばしば観察できる。寄主に遭遇すると、前脚の付節で寄主に触れて寄主を確認する行動を示すが、室内実験では産卵対象物の表面の色や形、材質や化学物質、さらに寄主の動きが産卵行動に重要な要素となることがわかっている(例えば、YAMAWAKI and KAINOH, 2005)。特に寄主の動きは重要で、寄主が動くと産卵衝動を高めて産卵管を寄主に向ける行動をとるが、寄主が動かずにいると、雌成虫は寄主から 1~2 cm の距離を保ったまま 1 時間以上静止し、寄主が動くまで待つことがある(NAKAMURA, 1997)。

(2) 間接型

これに対して間接型のヤドリバエでは、雌成虫が寄主に直接遭遇する必要はなく、寄主の生息場所に産卵後、すぐにその場を離れることになる。

微小卵型では、産下された卵は植物上で寄主が植物とともに摂食されるのをひたすら待たなければならない。カイコノクロウジバエの卵は、卵胎生のため産下されたときに既に 1 齢幼虫が卵殻内に存在しているが、25℃の条件下では 1 か月以上、5℃では半年以上も生存できる。卵は寄主となるチョウ目の幼虫に摂食されやすいよう、

葉の周辺部に産み付けられる傾向がある (HUANG, 1981)。

トウモロコシの茎内に生息するズイムシ類に寄生する探索型のヤドリバエは、ズイムシが茎に侵入するために開けた穴の周辺に産卵する。すぐにふ化した幼虫は、自ら茎の中をはって寄主にたどり着き寄生する。待機型のヤドリバエ幼虫では、寄主が近くまで来ると身体を揺らしたり、伏せていた身体を勢いよく跳ね上げて寄主体表に付着し、体表に穴を開けて体内に潜り込む。しかし、このような探索型や待機型のヤドリバエ幼虫に関する研究はほとんど行われていない。探索型幼虫は何を頼りに寄主に接近するのか、待機型幼虫は接近してきたものすべてに反応して付着しようとするのか、寄主を見分けることができるのかなど、その行動については謎が多い。また待機型幼虫の鱗状の皮膚は、乾燥に対する備えと考えられているが、これらの幼虫が様々な自然条件下で寄主を待ちながらどの程度生存できるのかも明らかではない。

なお、前述の Ormiini 族は探索型だが、ふ化直前の卵を寄主の周辺や時として寄主上に産むことがある (WINERTER and WALKER, 1990)。また *Linnaemya longirostris* は待機型だが、野外調査時に寄主であるオオタバコガ幼虫に直接産卵するのが目撃された。このことから、間接型のヤドリバエでも、種によっては寄主の生息場所にたどり着いた後、寄主のより近くに産卵しようとするのかもしれない。

III 学 習 能 力

ある種の寄生蜂では、視覚や臭覚など、寄主や餌と結びつきが強い刺激を学習 (連合学習) する能力をもつことが知られている。これに対してヤドリバエでは、研究例が少なく 2 種について学習能力の報告があるに過ぎない (MONTEITH, 1963; STIREMAN, 2002)。どちらの報告も、直接型の産卵様式をもつ雌成虫が、寄主にかかわる視覚刺激を学習することを示している。直接型の雌成虫が、産卵時に寄主の動きや糞の匂いを学習し、その後の寄主探索の手がかりとしてより効率的な寄主探索を行うことは考えやすいが、間接型の雌成虫はこのような学習能力をもつのか、もつとすればどのような報酬により学習をするのか非常に興味深い点である。

IV 雄 の 役 割

これまで捕食寄生性昆虫の行動に関する研究では、寄主探索、産卵・性比調節、既寄生寄主の識別・学習などといった雌の寄主選択行動ばかりが注目されてきた。こ

れに比べ雄の行動に関する研究は非常に少ない。特に寄生蜂では、半数倍数性の性決定により雌成虫が交尾なしでも子孫を残せることや、一部に雌のみで雄が存在しないような種があること、また交尾に際し特別な交尾前行動や求愛行動を示す種が少なく、雄の体サイズが雌のそれとほぼ同じか小さいことなども研究が雌に偏ってきた理由として上げられるかもしれない (GODFRAY, 1994)。

ヤドリバエも同様、これまで雄の行動に関する研究はほとんどない。ブランコヤドリバエでは、雄の体サイズが雌より有意に大きい (NAKAMURA, 1995)。この種では、交尾を試みる雄に対して雌は常に交尾拒否行動を示し、雄が嫌がる雌を押さえつけて初めて交尾に至ることから、雄の体サイズが交尾成功に大きく関係していることが予想される。同じサイズの雌でも体サイズの大きい雄と交尾した場合は産卵数が増加し、一部の雌では卵の生存率が上昇する傾向が見られたことから (未発表)、この雌の交尾拒否行動が体サイズの大きい雄を結果的に選択している可能性がある。これまで捕食寄生者では、雄の行動はあまり注目されてこなかったが、今後この分野の研究の発展を期待したい。

お わ り に

ヤドリバエは一般的に寄主範囲が広いといわれ、その理由の一つに寄主の生体防御に対する適応性の高さが上げられてきた。寄生蜂では、雌成虫が産卵と同時に寄主に毒液やウイルスを注入して寄主の生体防御を抑えるが、ヤドリバエにはこのような戦略は進化しなかった。寄生蜂幼虫が寄主体内で皮膚呼吸すると考えられるのに対して、ヤドリバエ幼虫はファネル (funnel) と呼ばれる漏斗状の構造物で自分の後部気門を寄主の気管や体表に接続して呼吸する。直接型や間接型を含め、ほとんどすべてのヤドリバエ幼虫は発育のいずれかの時点でファネルをもつことが知られている。このファネルは、ハエ幼虫が寄主体内に侵入することに対する寄主の生体防御、すなわち寄主の血球細胞による包囲作用を、ハエ幼虫が逆に“道具”として利用するためにできるといわれている (SALT, 1968)。このような寄主の生体防御への対抗手段の獲得が、結果的に寄主範囲を広くすることに結びついたと考えられているが、ファネルの組成や成り立ちは不明なままで詳細な研究はほとんど行われていない。ヤドリバエと寄生蜂では、同じ捕食寄生者として進化してきたものの、寄主の生体防御への対抗戦略の面でも全く異なる道を歩んできたのであろう。

これまで農林業害虫に対する天敵利用の実用化を考える場合にも、主に注目されるのは寄生蜂であった。しか

しながら、多様な産卵様式をもつヤドリバエの中には、新しい害虫防除資材として可能性を秘めたものもある。例えば、従来のように成虫を放飼するのではなく、微小卵や探索型・待機型幼虫を害虫の生息場所や餌植物に直接散布するという方法が開発できれば、これまでにない新しい天敵利用の道が開けるかもしれない。このような応用面について考えるうえでも、今後ヤドリバエについてさらに詳しい研究を進めていく必要があるに違いない。

引 用 文 献

- 1) BERTRAM, S. M. et al. (2004) : *Ethology* 110 : 963 ~ 975.
- 2) GODFRAY, H. C. J. (1994) : *Parasitoids*, Princeton Univ. Press, New Jersey, 473 pp.
- 3) GREATHEAD, D. J. (1986) : *Insect parasitoids*, Academic Press, London, p. 289 ~ 318.
- 4) GRENIER, S. (1988) : *Anz. Sch. dlingskd. Pflanz. Umweltschutz*. 61 : 49 ~ 56.
- 5) HARRIS, V. E. and J. M. TODD (1980) : *Entomol. Exp. Appl.* 27 : 117 ~ 126.
- 6) HUANG, P. (1981) : *Z. Pflanzenkr. Pflanzenschutz* 88 : 177 ~ 188.
- 7) KAINOH, Y. et al. (1999) : *Appl. Entomol. Zool.* 34 : 463 ~ 467.
- 8) LEWKIEWICZ, D. A. and M. ZUK (2004) : *Behav. Ecol. Sociobiol.* 55 : 569 ~ 573.
- 9) MONTEITH, L. G. (1963) : *Can. Ent.* 95 : 418 ~ 426.
- 10) 守屋誠一ら (1993) : 果樹試験場報告 24 : 73 ~ 90.
- 11) MULLER, P. and D. ROBERT (2001) : *J. Exp. Biol.* 204 : 1039 ~ 1052.
- 12) NAKAMURA, S. (1995) : *Appl. Entomol. Zool.* 30 : 425 ~ 431.
- 13) ——— (1996) : *ibid.* 31 : 433 ~ 441.
- 14) ——— (1997) : *ibid.* 32 : 189 ~ 195.
- 15) 嵩 洪 (1989) : *インセクタリウム* 26 : 4 ~ 9, 46 ~ 51, 88 ~ 94, 120 ~ 126.
- 16) ———・一木良子 (2001) : ハエ学, 東海大学出版会, 東京, p. 109 ~ 138.
- 17) SALT, G. (1968) : *Biol. Rev.* 43 : 200 ~ 232.
- 18) STIREMAN, J. O. III. (2002) : *J. Insect Behav.* 15 : 715 ~ 732.
- 19) ——— (2006) : *Annu. Rev. Entomol.* 51 : 525 ~ 555.
- 20) WAAGE, J. K. (1990) : *Critical issues in biological control*, Intercept, Hants, p. 135 ~ 157.
- 21) WINERTER, S. A. and T. J. WALKER (1990) : *Entomophaga* 35 : 621 ~ 632.
- 22) YAMAWAKI, Y. and Y. KAINOH (2005) : *Zoo. Sci.* 22 : 563 ~ 570.

(新しく登録された農薬 20 ページからの続き)

●アセフェート・MEP・トリホリンエアゾル

21811 : GF オルトラン C (住化武田農薬) 2006/10/4

アセフェート : 0.19%, MEP : 0.17%, トリホリン : 0.15%

ばら : アブラムシ類, チュウレンジハバチ, うどんこ病, 黒星病 : —

きく : アブラムシ類 : —

つつじ : ルリチュウレンジハバチ, ツツジゲンバイ, —

さるすべり : うどんこ病 : —

ペゴニア : うどんこ病 : —

さくら : アメリカシロヒトリ : —

つばき : チャドクガ : —

さざんか : チャドクガ : —

「殺菌剤」

●銅・バリダマイシン粉剤

21809 : ST バリダボルドー粉剤 DL (住化武田農薬) 2006/10/4

塩基性塩化銅 : 8.4%, バリダマイシン A : 0.30%

稲 : 紋枯病, 稲こうじ病 : 出穂 10 日前まで

●ジチアノン水和剤

21816 : デランフロアブル (BASF アグロ) 2006/10/18

ジチアノン : 42.0%

かんきつ : 黒点病, そうか病, 炭疽病 (さび果) : 収穫 30 日前まで

りんご : 輪紋病, モニリア病, 斑点落葉病, 黒星病, 炭疽病, 黒点病, 褐斑病 : 収穫 60 日前まで

かき : 炭疽病, 落葉病 : 収穫 90 日前まで

もも : セン孔細菌病, 灰星病, ホモブシス腐敗病, 黒星病, 縮葉病 : 収穫 7 日前まで

ネクタリン : セン孔細菌病, 灰星病, ホモブシス腐敗病, 黒星病, 縮葉病 : 収穫 90 日前まで

うめ : 黒星病, すず斑症 : 収穫 45 日前まで

なし : 黒星病, 黒斑病, 輪紋病, 赤星病, 疫病, 炭疽病, 芯腐れ症 (胴枯病菌) : 収穫 60 日前まで

ぶどう : 枝膨病, ベト病, 黒とう病, 晩腐病 : 落弁期まで但し、収穫 75 日前まで

ぶどう : 黒とう病, 晩腐病 : 休眠期

いちご : 炭疽病, 育苗期

●トリシクラゾール水和剤

21817 : ST ビームエイトゾル (住化武田農薬) 2006/10/18

トリシクラゾール : 8.0%

稲 : いもち病 : 収穫 7 日前まで (空中散布, 無人ヘリコプターによる散布)

●ベノミル・TPN 水和剤

21818 : ST ダコレート水和剤 (住化武田農薬) 2006/10/18

ベノミル : 20.0%, TPN : 50.0%

稲 (箱育苗) : 苗立枯病 (リゾープス菌), 苗立枯病 (トリコデルマ菌) : は種時から緑化期 但し、は種 14 日後まで

稲 (箱育苗) : 苗立枯病 (フザリウム菌) : は種時

もも : 灰星病, ホモブシス腐敗病, 黒星病, 枝折病 : 収穫 3 日前まで

アスパラガス : 茎枯病, 斑点病 : 穫終了後

たまねぎ : 灰色かび病 : 収穫 7 日前まで

●チウラム・TPN 水和剤

21820 : ST ダコグリーン (住化武田農薬) 2006/10/18

チウラム : 30.0%, TPN : 50.0%

芝 : 葉腐病 (ブラウンパッチ), ヘルミントスポリウム葉枯病 : 発病初期

「除草剤」

●カフェンストロール・ダイムロン・ベンスルフロメチル・ベンゾビシクロン粒剤

21797 : 三共シロノック H ジャンボ (三共アグロ),

21798 : シロノック H ジャンボ (デュボン),

21799 : SDS シロノック H ジャンボ (エスディーエスバイオテック) 2006/10/4

(42 ページに続く)