

植物ダニと紫外線：ナミハダニは なぜ葉裏にいるのか？

京都大学大学院 ^{おさかべ} 刑部 ^{まさひろ} 正博・^{おおつか} 大塚 ^{けいこ} 恵子

はじめに

1980年代から2000年に至る地球規模での成層圏オゾン層の崩壊と南極オゾンホール拡大(WMO/UNEPオゾン層破壊の化学アセスメント, 2006; <http://www.data.kishou.go.jp/obs-env/ozonehp/report2006/o3assessment.pdf>)により, 太陽光中の中波長の紫外線(UV-B; 波長280~315 nm)の地上への到達量の増大とそれに伴う生物への影響の増大や生態系への影響に重大な関心が集まっている。陸生の動物は, 外骨格や被毛, 羽毛, さらにには損傷修復機構の発達などにより, 紫外線損傷から本来よく守られていると考えられてきた。その一方で, 農業用の紫外線除去フィルムなどを用いて, 太陽光UV-Bの照射量を人為的に減少させると, 昆虫による植物の食害が増加することが最近の研究によりわかってきた(BALLARÉ et al., 2001; ROUSSEAU et al., 2001; CAPUTO et al., 2006; ROBERTS and PAUL, 2006)。つまり, 植食性昆虫の活動は, 太陽光中のUV-Bによって相当程度抑制されているようである。

そこで, 我々はナミハダニ(*Tetranychus urticae*)に対する紫外線の影響を調査してきた。その結果, 紫外線ランプによるUV-Bの照射や太陽光中の紫外線の照射が, ナミハダニに対して, 致死や発育遅延など, 予想以上に強い影響を及ぼすことが明らかになってきた。ここでは, まだ初期の段階ではあるが, 紫外線に関する我々の研究成果(OHTSUKA and OSAKABE, 2009)について, 関連する文献を交えて紹介したい。

I ナミハダニの空間分布と紫外線環境

ナミハダニは, 特に1990年代以降, 著しい薬剤抵抗性の発達によって, 世界的な難防除害虫となっている。このハダニは, 通常, 寄主植物葉の下面に生息している(FOOTT, 1963; MORIMOTO et al., 2006; OSAKABE et al., 2006)。例えば, OSAKABE et al. (2006)が, 2004年に秋田県果樹試験場内のリンゴ園で調査したナミハダニ雌成虫4,563

個体内の内, 葉の上面に分布していたのはわずかに0.2%であり, 05年の調査でも1.4% ($n = 1,283$)であった。したがって, 野外では, 実際に大多数の個体が葉の下面に生息する。このような空間分布は, しばしば風雨による生存率の低下を避けるための適応であると説明されてきた(JEPPSON et al., 1975)。しかし, OSAKABE et al. (2006)の調査の多くは雨が降っていないときに行われており, 晴天でも変わらないと言える。

そこで, 2007年5月の快晴の日にナシとモモの葉の上面と下面での紫外線量を比較してみたところ, 葉の下面では, 上面に比べて, 紫外線(290~390 nm)のほぼ90%が遮断されていることがわかった(OHTSUKA and OSAKABE, 2009)。これは, 陸生の植物自身が内部の組織を守るために, フラボノイドなどの二次代謝物質を葉の表面組織に蓄積し, 紫外線の透過を減少させて防いでいるためであろう(LAVOLA et al., 1998; ROUSSEAU et al., 2004; TEGELBERG et al., 2004; IZAGUIRRE et al., 2007)。したがって, ナミハダニは葉の下面に生息することにより, 結果的に太陽光のUV-B照射を避けていることになる。

II 紫外線に対するハダニの反応

ナミハダニは胴部前方の両側面に, 光受容体として機能する赤色の眼をもっている。ナミハダニは長波長の紫外線(UV-A; 315~400 nm)領域の波長375 nmの光に最も敏感に反応し, 緑色に相当する525 nmに2番目の反応ピークをもっており, これらの波長に誘引されることがわかっている(NAEGELE et al., 1966; SANCHEZ et al., 1966)。一方, MAZZA et al. (1999; 2002)は, アザミウマ類の一種*Caliothrips phaseoli*が自然界のUV-Bを直接認識し, 忌避することを明らかにした。BARCELO (1981)の実験では, ナミハダニの雌成虫もUV-Bが照射されている場所を避け, 強制的にUV-Bを照射すると産卵数が減少した。この実験では生存率の低下は見られなかったが, BARCELOは夏の強い紫外線がナミハダニの個体群増殖を抑制する可能性を指摘している。

UV-Bによって昆虫の生存率が低下するかも知れないことは, 過去にも指摘されている(BOTHWELL et al., 1994; McCLOUD and BERENBAUM, 1999)。しかし, 昆虫の植食に対するUV-Bの影響に関する研究の多くは, 寄

Spider Mites and UV Radiation : Why Does the Two-spotted Spider Mite, *Tetranychus urticae* Remain on the Lower Leaf Surfaces of Their Host Plants? By Mh. OSAKABE and Keiko OHTSUKA

(キーワード: ハダニ, 空間分布, UV, 紫外線損傷)

主植物の二次代謝物質生産の変化に伴う間接的な効果によるものであり (BALLARÉ et al., 2001 ; IZAGUIRRE et al., 2003 ; 2007 ; PAUL and GWYNN-JONES, 2003 ; BASSMAN, 2004 ; ROUSSEAU et al., 2004 ; CAPUTO et al., 2006 ; ROBERTS and PAUL, 2006 ; but see LAVOLA et al., 1998), UV-B 照射の直接的効果やそれが植物上の節足動物群集に及ぼしている影響については不明な点が多い。

III 紫外線照射がナミハダニの生存に及ぼす影響

気象庁の観測データによれば、UV-B の日積算照射量の年間平均 (1991 ~ 2007 ; つくば市のみ 1990 ~ 2007) は、札幌市、つくば市および鹿児島市でそれぞれ 10.97, 13.58 および 17.38 kJ m^{-2} である。そこで、UV ランプによる 1 日当たりの照射量を 12 kJ m^{-2} と決めて、ナミハダニの雌成虫、幼虫および卵への影響を調査することにした (OHTSUKA and OSAKABE, 2009)。実験には、UV-A と UV-B を用いた。太陽光中の紫外線の大部分は UV-A であり、その点では UV-A の照射量は自然界に比べて相当小さくなっているが、ここでは波長の特性を比較するため、あえて UV-B の照射量に合わせて実験した。

脱皮後 24 時間以内の雌成虫に、毎日、UV ランプで UV-A または UV-B を照射し、それ以外のときは 25°C の恒温室内に置いた。その結果、UV-A を照射された雌成虫では、生存率の低下や産卵数の減少は見られなかったのに対して、UV-B では 3 日目以降に生存率が顕

著に低下して 6 日目には全滅し、産卵数も顕著に低下した (図-1)。幼虫に UV-B を照射した場合には、2 日目ではほとんどの個体が死亡した。卵に対しても、UV-B の影響は著しく、照射された卵は全くふ化しなかった。しかし、この場合も、UV-A ではほとんどの卵がふ化した。なお、これらの実験における UV-B 強度は $667.1 \mu\text{W cm}^{-2}$ で、自然界での強度に比べてかなり強かったため、より自然界に近い強度 ($44.5 \mu\text{W cm}^{-2}$) でも実験を行ったが、UV-B を照射されたナミハダニの卵は全くふ化しなかった。

これらのことから、ナミハダニは UV-A からはあまり悪影響を受けないが、UV-B からは致死的な影響を受けることがわかった。しかし、これらはあくまでも UV ランプを用いた人工的な UV 照射の結果である。一方、太陽光には UV-B による DNA 損傷の修復 (光回復) に関与する近紫外線や可視光も含まれている。光回復では UV の影響で形成されたピジミジン 2 量体が、光エネルギーを吸収した光回復酵素によって修復される (中川, 2000 ; 藤堂, 2000)。そこで我々は、次に太陽光に含まれる UV の影響を検証した。

IV 太陽光紫外線はナミハダニに悪影響を及ぼすか?

太陽光 UV-B の生態系への影響については、オゾンホールの影響を直接受ける南半球の高緯度地方を中心に行われてきた。これに対して、UV-B 照射量の増加が相対的に小さい低緯度および中緯度地方での UV-B 照射の生物学的および生態的影響については、あまり多くの研究は見られなかった。しかし、UV-B 照射量は太陽高度の影響を強く受けるため、一般的に、緯度が低いほど照射量は多くなる。太陽光 UV-B の通常の照射量が、特に葉の下面に生息するダニ類や昆虫類に重大な損傷を与えるとすれば、植物上におけるそれらの群集の構成や個体群動態、あるいは種間相互作用に大きな影響を及ぼしている可能性が高い。

そこで、UV-B の影響を強く受けると考えられる卵とふ化幼虫の発育に対する太陽光 UV の影響を調べることにした (OHTSUKA and OSAKABE, 2009)。まず、太陽光の紫外線 (< 400 nm) をほぼすべて遮断できる農業用の UV 除去フィルム (カットエースクリンキリナイン, MKV プラテック ; UV-) と UV-B から UV-A にわたる波長域 (280 ~ 400 nm) をほぼ 80% 透過するポリエチレンフィルム (ダイニチ ; UV+) と (図-2) を京都大学農学部総合館の屋上に設置した。このとき、太陽からの直射日光だけをこれらのフィルムで遮るように設置

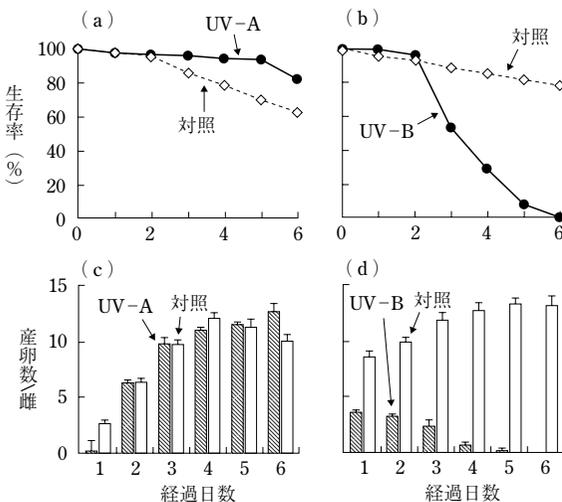


図-1 UV-A (a) および UV-B (b) を毎日照射されたナミハダニ雌成虫の生存率 (上段) と産卵数 (下段) (OHTSUKA and OSAKABE, 2009 より改変)

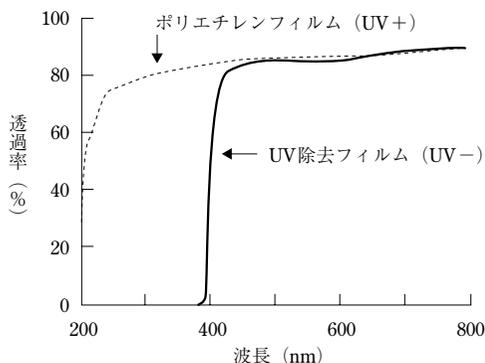


図-2 UV量の調整に用いたフィルムの光透過率 (OHTSUKA and OSAKABE, 2009より改変)

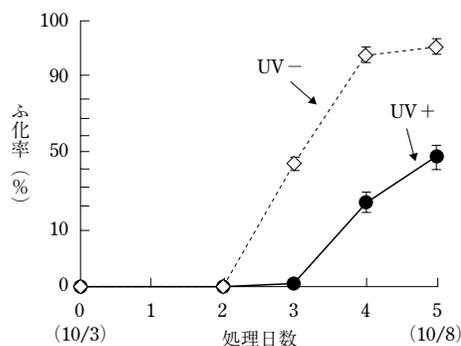


図-3 UV除去フィルム (UV-) およびポリエチレンフィルム (UV+) 下で太陽光に暴露されたナミハダニの卵のふ化状況

し、その周囲は開放状態で、空気の流れや気温は実験装置の周辺とほぼ同様になるようにした。ナミハダニの卵が産下されたインゲンマメ葉片をシャーレ (直径9 cm) 内の湿った脱脂綿上に乗せ、2007年10月3～7日の間、それぞれのフィルムの下に毎日6時間 (10～16時) 設置した。なお、これらのフィルムは、いずれも400～800 nmの可視光をほぼ80%を透過する (図-2)。卵のふ化状況を、毎朝 (フィルムの下に設置する前) に調査し、最後の処理日の翌朝 (10月8日) には、ふ化状況と共にふ化した個体の発育状況を調査した。

その結果、UV除去フィルムの下 (UV-) に置いた卵は、実験開始から5日目 (10月7日) の朝にはほとんどふ化したのに対して、ポリエチレンフィルムの下 (UV+) に置いた卵では6日目でもふ化率が47.3%であった (図-3)。10月8日の朝には、UV-では生存個体の67.3% (ふ化個体全体の62.0%) が第一若虫まで発

表-1 UV除去フィルム (UV-) およびポリエチレンフィルム (UV+) 下で太陽光に暴露されたナミハダニの卵からふ化した個体の実験開始後6日目 (2007年10月8日) における発育状況

処理	調査 個体数	ふ化した個体の発育状況 (%)				
		幼虫	第一 静止期	第1 若虫	死亡	逃亡
UV-	379	0.5	29.6	62.0	0	7.9
UV+	175	69.1	8.6	0	0.6	21.7

育したのに対して、UV+では89% (ふ化個体全体の69.1%) が幼虫のままであった (表-1)。したがって、太陽光中のUVもナミハダニ卵のふ化およびふ化後の発育に大きな負の影響を及ぼしていると考えられる。ただし、この実験では280～400 nmのUVの内、どの波長域が損傷を引き起こしているかは明らかではない。また、UVランプによる室内実験に比べると、卵の死亡率は半分程度であった。これらの点については、現在、詳細に検討しているところである。

V 葉裏にいることが太陽光紫外線による損傷を軽減するか？

前章までに述べたように、植物葉はUVに対して遮蔽効果をもつため、葉の上面 (葉表) と下面 (葉裏) では異なるUV環境が形成されている。一方、ナミハダニは野外の寄主植物上ではほとんどすべての個体が葉の下面に存在する (OSAKABE et al., 2006)。そこで、このような空間分布が、実際に野外でのナミハダニの生存率を高めるかどうかを検討することにした (OHTSUKA and OSAKABE, 2009)。

実験室内でナミハダニ雌成虫にインゲンマメの初生葉の上面 (葉表) と下面 (葉裏) に産卵させ、前章までに述べた実験と同じ2007年10月3～7日の間、毎日6時間 (10～16時)、野外 (前章までに述べたものと同じ屋上) で太陽光に暴露した。その後、10月8日にふ化状況と発育状況を調査した。その結果、葉裏への分布によって、前章までに述べた実験でUV除去フィルムの下に卵を置いたものとはほぼ同様の効果が得られた。すなわち、葉表では約40%の卵しかふ化しなかったのに対して、葉裏ではほとんどの卵がふ化した (表-2)。また、10月8日の時点で、葉表では依然としてふ化個体全体の81.3%が幼虫のまま留まっていたのに対して、葉裏ではほとんどが第1静止期もしくは第1若虫に発育していた (表-2)。

表-2 インゲンマメ葉の上面と下面に産下されたナミハダニ卵の実験開始後6日目(2007年10月8日)におけるふ化および発育状況

産卵場所	調査卵数	ふ化率 (%)	ふ化した個体の発育状況 (%)				
			幼虫	第一静止期	第1若虫	死亡	逃亡
葉表(上面)	249	40.5	81.3	7.5	0	9.3	1.9
葉裏(下面)	218	97.7	0	38.6	59.0	1.4	1.0

これらの実験だけではナミハダニがUVを忌避して葉裏にいるのか、あるいは走地性など主に別の理由によって葉裏にいるのかはわからない。しかし、これらの結果を見ると、ナミハダニはいずれかの理由によって葉裏に存在することで、結果的に太陽光UVによる損傷を避けることができていると考えられる。また、室内実験の結果を合わせて考えると、太陽光UVにおいても、ナミハダニに損傷を及ぼすのはUV-Bである可能性が高い。BARCELO (1981) は他の光条件がない暗室でナミハダニにUV-Bを照射し、忌避行動を観察しているが、ほとんどが可視光やUV-Aで構成されている太陽光中のUV-Bをナミハダニが認識するかどうかは不明である。このような、損傷と認識の関係についても、現在詳細に検討中である。

おわりに

ハダニに対する紫外線の影響について、ごく簡単なレビューと共に我々のナミハダニに関する研究を紹介した。UV-Bの生物に対する影響については他の生物においても数多く知られている。しかし、太陽光が、ナミハダニに対して、生死にかかわるほどの影響を及ぼしていることは我々にとって大きな驚きであった。我々自身、当初は半信半疑であった。しかし、ここで紹介した実験の後、これまでに何回も実験を繰り返して同様の結果が得られている。また、今回は紹介しなかったが、UV-Bはカブリダニの卵に対しても大きな影響(致死効果)を及ぼす(OHTSUKA and OSAKABE, 2009)。まだわか

らないことが沢山あるが、植物葉上におけるダニ群集の構成や動態に対して太陽光がどのように影響しているのか、今後、じっくりと研究してみたい。

農業的に見ると、ナミハダニは薬剤抵抗性を顕著に発達させた難防除害虫である。「はじめに」で述べたように、特にUV-B照射の生態影響は、重大な環境問題である。その一方で、UV-Bの効果はナミハダニのような難防除害虫に対する新たな防除法開発のヒントを内包しているようにも思える。応用研究も視野に入れて、今後様々な角度から、UVの影響とそれに対するダニ類の反応を検討していきたい。

引用文献

- 1) BALLARÉ, C. L. et al. (2001): *J. Photochem. Photobiol. B Biol.* **62**: 67 ~ 77.
- 2) BARCELO, J. A. (1981): *Photochem. Photobiol.* **33**: 703 ~ 706.
- 3) BASSMAN, J. H. (2004): *ibid.* **79**: 382 ~ 398.
- 4) BOTHWELL, M. L. et al. (1994): *Science* **265**: 97 ~ 100.
- 5) CAPUTO, C. et al. (2006): *Oecologia* **149**: 81 ~ 90.
- 6) FOOTT, W. H. (1963): *Can. Entomol.* **95**: 45 ~ 57.
- 7) IZAGUIRRE, M. M. et al. (2003): *Plant Physiol.* **132**: 1755 ~ 1767.
- 8) ——— et al. (2007): *Ann. Bot.* **99**: 103 ~ 109.
- 9) JEPSON, L. R. et al. (1975): *Mites Injurious to Economic Plants*, University of California Press, Berkeley, Calif.
- 10) LAVOLA, A. et al. (1998): *Syst. Ecol.* **26**: 1 ~ 12.
- 11) MAZZA, C. A. et al. (1999): *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **96**: 980 ~ 985.
- 12) ——— et al. (2002): *Ecol. Lett.* **5**: 722 ~ 726.
- 13) McCLOUD, E. S. and M. R. BERENBAUM (1999): *Entomol. Exp. Appl.* **93**: 233 ~ 247.
- 14) MORIMOTO, K. et al. (2006): *J. Econ. Entomol.* **99**: 678 ~ 684.
- 15) NÄEGELE, J. A. et al. (1966): *J. Insect Physiol.* **12**: 1187 ~ 1195.
- 16) 中川紀子 (2000): *生物の光障害とその防御機構*, 共立出版, 東京, p. 17 ~ 35.
- 17) OHTSUKA, K. and Mh. OSAKABE (2009): *Environ. Entomol.* **38**: 920 ~ 929.
- 18) OSAKABE, Mh. et al. (2006): *Oecologia* **150**: 496 ~ 505.
- 19) PAUL, N. D. and D. GWYNN-JONES (2003): *Trends Ecol. Evol.* **18**: 48 ~ 55.
- 20) ROBERTS, M. R. and N. D. PAUL (2006): *New Phytol.* **170**: 677 ~ 699.
- 21) ROUSSEAU, M. C. et al. (2001): *Global Change Biol.* **7**: 467 ~ 478.
- 22) ——— et al. (2004): *Oecologia* **138**: 505 ~ 512.
- 23) SANCHEZ, R. A. et al. (1966): *Science* **154**: 782 ~ 785.
- 24) TEGELBERG, R. et al. (2004): *Plant Cell Environ.* **27**: 1005 ~ 1013.
- 25) 藤堂 剛 (2000): *DNA 損傷・修復の化学プロセスと機能, 生物の光障害とその防御機構* (日本光生物学協会編), 共立出版, 東京, p. 154 ~ 165.