

# 昆虫の加害によってイネに発現する誘導抵抗性

九州沖縄農業研究センター 佐藤 雅\*  
香川大学農学部 五味 剣 二

## はじめに

九州沖縄農業研究センターでは、九州農業試験場時代からイネのウンカ類の研究を続けてきたが、その中で、イネがウンカの加害に対応して様々な防御反応を起こす誘導抵抗性現象をいくつか発見してきた。一つ目は、セジロウンカ（口絵①，以下：セジロ）に産卵されたイネで、産卵された部位に生成された安息香酸ベンジルが卵のふ化率を低下させる殺卵現象である（清野・鈴木，1996）。この現象はトビイロウンカ（以下トビイロ）による産卵でも起きるが、特にセジロの産卵によってよく起こることや、インディカ種ではほとんど見られず、品種による差はあるがジャポニカ種でよく起きることも明らかになっている（清永ら，1997）。二つ目は、セジロの加害による、ウンカの生育を悪化させる抵抗性誘導であり、セジロが加害したイネでは、セジロおよびトビイロの幼虫の生育期間が長くなり、死亡率および有翅虫率が高くなることを明らかにしている（MATSUMURA and SUZUKI, 2003）。

さらに、当研究センターの害虫管理システム研究室長であった菅野は、セジロに加害をさせたイネにはいもち病に対する抵抗性が誘導されるという現象を発見した（KANNO and FUJITA, 2003）。詳細な試験の結果、この現象はセジロの食害によって引き起こされること、イネの株元（葉鞘部）をセジロに加害させた場合でも加害部位から離れた葉（葉身部）もいもち病に抵抗性を示す全身的な抵抗性であること、イネに傷を付けただけではこの現象は起きないことから、セジロの唾液が抵抗性の誘導に関与していると示唆されることなどを明らかにした。その後、本研究には佐藤や五味らが加わり、この現象は水田でも再現可能であることや、イネの植物体内で抵抗性が誘導されるメカニズムとして、感染特異的タンパク質（pathogenesis-related protein；PRタンパク質）群や抗菌性をもつファイトアレキシン等の生成が関与している

と考えられることなどを明らかにした（KANNO et al., 2005；佐藤ら，2005）。これらについては、本誌の第56巻および第59巻で既に報告しているところである（菅野ら，2002；佐藤・菅野，2005）。本稿では、その後明らかになった、イネの植物体内でこの抵抗性が誘導されるメカニズムに関する知見と、イネの誘導抵抗性の研究・利用の現状について報告することとしたい。

## I セジロの加害による誘導抵抗性の白葉枯病への効果

最近の研究で我々は、セジロの加害によるイネの誘導抵抗性は、糸状菌病であるいもち病のみならず、細菌病である白葉枯病にも効果があることを明らかにした（口絵②，図-1）。また、いもち病菌の場合と同様に、この抵抗性がセジロの食害により誘導される全身的な現象であること、機械的刺激のみでは誘導されないこと等を室内試験で確かめた。また、圃場試験も実施し、水田にお

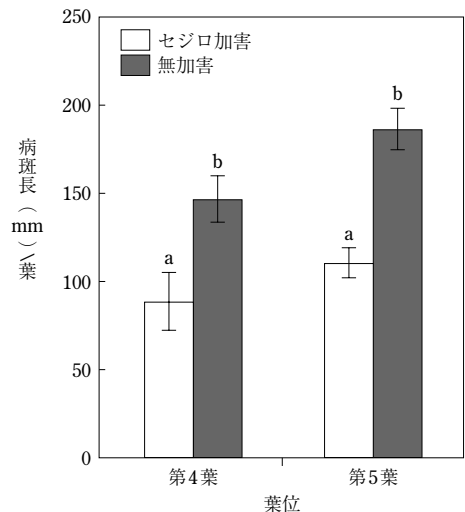


図-1 セジロウンカの加害が白葉枯病の発病に及ぼす影響 (Gomi et al., 2010 より)

セジロを48時間イネに加害させた後に取り除き、その後に白葉枯病菌 *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* を接種して2週間後に病斑長を計測した（各値は平均±SE）。同一葉位の異なるアルファベット間には Student の *t* 検定 ( $p = 0.05$ ) により有意差あり。

Induced Resistance in Rice infested with Insects. By Masaru SATOH and Kenji GOMI

(キーワード：イネ，誘導抵抗性，セジロウンカ，hydroperoxidase 2, 青葉アルデヒド)

\* 現所属：横浜植物防疫所調査研究部

いてもいもち病菌での試験と同様の結果 (①セジロを放した水田のイネに白葉枯病菌を接種すると、セジロを放していない対照区よりも白葉枯病の病斑の長さが短くなる, ②殺虫剤の育苗箱施用によりセジロを防除した水田のイネに白葉枯病菌を接種すると、無防除の水田と比較して病斑長が長くなる) となることを確かめた。②の結果は、防除によりセジロのイネへの加害が抑制された結果、イネ体内での病害抵抗性の誘導も抑制されたためと考えられる (Gomi et al., 2010)。

植物には、病原菌や植食者の攻撃に対して積極的に抵抗するための能動的な防御機構があることが知られている。病原菌に対する防御機構である過敏感反応, 全身獲得抵抗性 (systemic acquired resistance : SAR), 局部獲得抵抗性 (localized acquired resistance : LAR) については、本誌第 59 卷 (佐藤・菅野, 2005) で解説しているので参照されたい。これらの現象が起きる際、植物体内では PR タンパク質やファイトアレキシンの合成, 細胞壁の強化等, 様々な防御反応が起きることが明らかになっている (島本ら編, 2004)。セジロの加害による病害抵抗性の誘導現象においても、イネの体内でこのような防御反応が起きていることが考えられる。そこでまず、非親和性のいもち病菌や白葉枯病菌を接種することによりイネで発現することが知られている六つの抵抗性関連遺伝子、*PBZ1*, *POX22.3*, *OsPR1a*, *OsPrb1*,

*OsWRKY67* および *OsWRKY70* の発現量を、定量的 PCR によって、セジロ加害後 6 時間, 12 時間, 24 時間, 48 時間経過したイネで解析した。その結果、ほとんどの遺伝子でセジロ加害 24 時間以内に発現が認められた (図-2) (SATO et al., 2009)。次に、セジロに加害されたイネの遺伝子発現を、アジレントテクノロジー社の 22 k オリゴ DNA マイクロアレイシステムで網羅的に解析した。その結果、防御関連遺伝子を含む非常に多くの遺伝子がセジロの加害によって発現することが明らかになった (Gomi et al., 2010)。

## II トビイロ加害に対するイネの応答反応との比較と hydroperoxide lyase 2 の効果

このようにセジロの摂食加害がイネに引き起こす生理状態の変化は、外面的には病害 (やうんかの生育) に対する抵抗性誘導という形で現れ、内面的には非常に多くの遺伝子の発現という形で窺い知ることができる、ドラスティックなものであることがわかった。それでは、セジロ以外のウンカによる加害によってもイネの生理状態は同じように変化するものなのだろうか。そこで、セジロと同じようにイネを加害するトビイロでも同じような実験を実施した。その結果、トビイロに加害されたイネでは、セジロと異なりほとんど病害抵抗性は誘導されないことが明らかになった (図-3) (Gomi et al., 2010)。

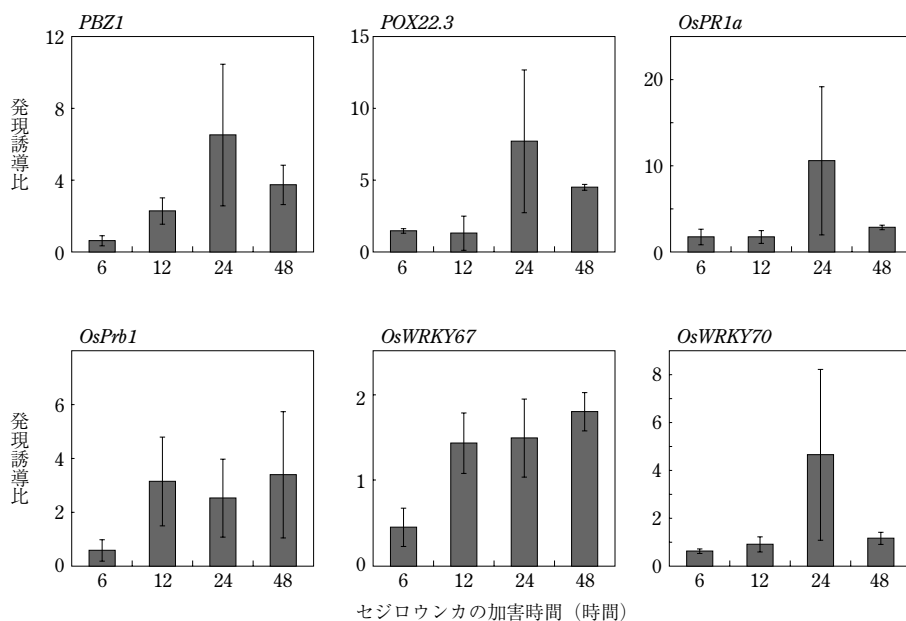


図-2 セジロウンカ加害イネにおける抵抗性関連遺伝子の発現量の経時変化 (平均値 ± SD) (SATO et al., 2009 より)

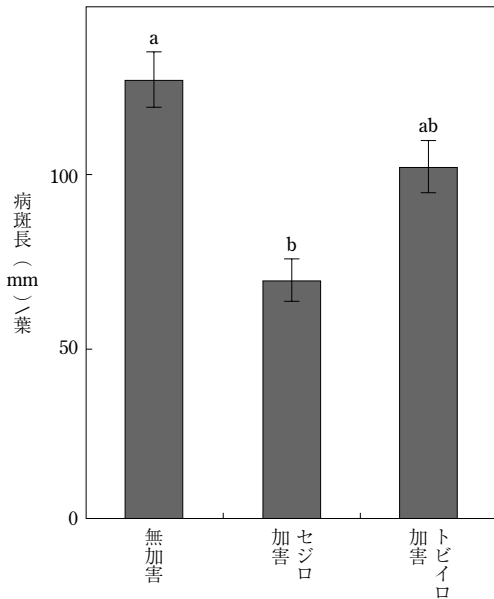


図-3 セジロウンカまたはトビイロウンカの加害によって誘導される白葉枯病への抵抗性の比較 (Gomi et al., 2010 より)

24時間各ウンカをイネに加害させた後にウンカを取り除き、その後に白葉枯病菌を接種して2週間後に第5葉の病斑長を計測した (各値は平均±SE)。異なるアルファベット間には Tukey-Kramer 検定 ( $p = 0.05$ ) により有意差あり。

セジロもトビイロもイネの篩管液を吸汁する昆虫であり、口器の構造にもほとんど差はない。我々は、これらのウンカがイネを吸汁加害する際にイネの体内に注入する唾液成分の中に、抵抗性を誘導させる物質が存在する可能性を検討している。現在、セジロに存在し、抵抗性を誘導しないトビイロには存在しない遺伝子産物や物質の同定を試みているが、セジロの唾液腺にのみ強く発現している遺伝子が実際に存在することが明らかとなりつつある。

トビイロの加害はイネにほとんど病害抵抗性を誘導しないということから、セジロの加害によって発現が誘導されるが、トビイロの加害では発現が誘導されないイネの遺伝子の中に、この誘導抵抗性現象のキーとなる遺伝子 (群) が含まれている可能性が考えられる。そこで、それぞれのウンカの加害を受けたイネでの遺伝子発現をマイクロアレイで網羅的に解析した。その結果、無加害の対照区のイネと比較して2倍以上発現が誘導された遺伝子は、セジロの加害では382個、トビイロの加害では144個であったが、両種の加害で共通して発現が誘導された遺伝子は33個しかなかった。また、同様に2倍以

上発現が抑制された遺伝子は、セジロの加害では167個、トビイロの加害では76個であったが、両種の加害で共通して発現が抑制された遺伝子はたったの5個であった。この結果から、加害様式がよく似た両種に対するイネの反応が、遺伝子発現レベルでも現象面と同様になり異なることが明らかとなった。我々はさらに、セジロ加害時のみに発現誘導される遺伝子について詳細な調査を行うために、トビイロの加害では発現が誘導されず、セジロ加害で3倍以上発現が誘導された37の遺伝子をピックアップした。マイクロアレイで定量できる遺伝子の発現量は雑把なものであることから、これらの遺伝子のより正確な発現量を定量的PCRで定量したところ、増幅できなかった1遺伝子を除いて、ピックアップしたすべての遺伝子でセジロ加害時の発現量がトビイロ加害時を上回り、マイクロアレイの結果が正しいことが確かめられた (Gomi et al., 2010)。

これらセジロウンカ加害時のみに発現誘導される遺伝子の中には、PRタンパク質や、病害抵抗性に重要と考えられているシグナル伝達機構に関与するタンパク質等が多く含まれていた。セジロウンカ加害による病害抵抗性誘導現象は前述したように全身的な抵抗性であることから、セジロの加害部から離れた場所で発現する抵抗性関連遺伝子の中に、本現象において重要な役割を果たしている遺伝子が含まれている可能性が考えられる。そこで、セジロウンカ加害時のみに発現誘導される36遺伝子の発現量を定量的PCRで定量してそのような遺伝子を探したところ、hydroperoxide lyase 2 (HPL2) 遺伝子がセジロの加害部から離れた場所で特に強く発現していることがわかった。HPLは「緑のかおり」と呼ばれる、植物の青臭さの成分である(E)-2-ヘキセナール(青葉アルデヒド)や、キュウリなどの匂いの主成分であるノナジエンールなどの合成に必須の酵素であり、イネゲノム中には3個(HPL1~3)存在することが明らかとなっている (CHEHAB et al., 2006)。セジロウンカ加害で誘導されるHPL2遺伝子は、通常時の発現量は三つのHPL遺伝子の中では最も低い遺伝子であったことから、セジロの加害やその他未知の特殊な条件下で発現する遺伝子であることが推察された。HPLなどの酵素によって生成される「緑のかおり」は、植物の防御応答において重要な役割を果たしていることが明らかになってきている。その機能としては、直接的な防御機能である糸状菌などへの抗菌活性 (HAMILTON-KEMP et al., 1992; Gomi et al., 2003 a) のほか、曝露処理による植物の抵抗性の増強 (Gomi et al., 2003 a; 2003 b; KISHIMOTO et al. 2005) や、食害する昆虫の天敵昆虫を誘引することも明らかになっ

ており (SHOJIRI et al., 2006), 移動能力をもたない植物の情報交換ツールとしての役割を担っていると考えられている。しかし, イネにおける緑のかおりに関する研究は非常に少ないことから, まず, セジロ加害時の HPL2 遺伝子の発現誘導に伴ってイネ体内に蓄積する緑のかおり成分を解析した。その結果, 青葉アルデヒドの量が顕著に増加していた。さらに, トビイロが加害したイネでは青葉アルデヒドは増加しないこと (図-4), 青葉アルデヒドには白葉枯病菌の増殖を抑制する効果があること (図-5), 青葉アルデヒドを 24 時間曝露処理したイネでは白葉枯病に対する抵抗性が強化されること (図-6), 青葉アルデヒドを曝露したイネではいくつかの抵抗性関連遺伝子の発現が誘導されていることが明らかとなり, 青葉アルデヒドが様々な機能をもっていることが明らかとなった。これらの実験結果から, HPL2 がセジロウシカ加害によって起こる誘導抵抗性において重要な役割をもっていることが明らかとなった (Gomi et al., 2010)。

本誘導抵抗性のメカニズムには, HPL2 や前述の PR タンパク質のほかにも, マイクロアレイ解析で判明したセジロ加害時に誘導される 300 個以上の遺伝子が単独で, あるいは複合的に関与しているものと思われる。我々は現在, それら遺伝子の中で機能既知の遺伝子解析から新たな抵抗性機構の解明を始めており, 他の植物揮発性物質や植物ホルモンを介したシグナル伝達機構が重要であることがわかりつつある。また, 機能未知の遺伝子も多数含まれているので病害抵抗性に重要な新規遺伝

子を発見できる可能性もある。

### III イネの誘導抵抗性に関する研究の状況

植物の防御応答機能を活性化させることにより病害を防除する薬剤のことを, plant activator (抵抗性誘導剤) と呼んでいる (KESSMANN, 1994)。世界初の plant activator は, いもち病を対象として開発された明治製菓(株)

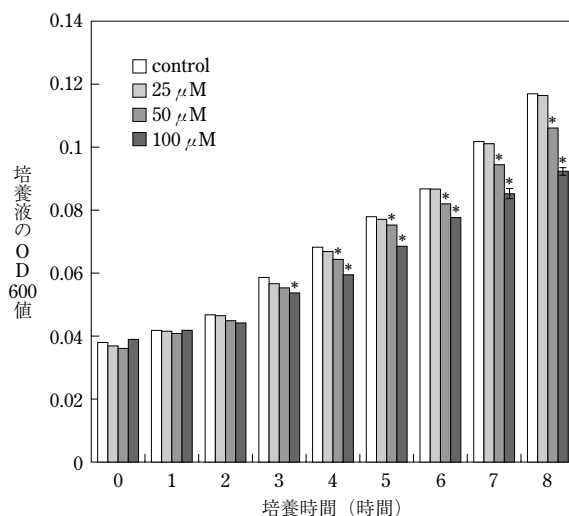


図-5 液体培地に添加された青葉アルデヒドの白葉枯病菌に対する濃度依存的効果 (Gomi et al., 2010 より) 各値は平均±SE。\*は Williams 検定 ( $p = 0.05$ ) によりコントロールとの間に有意差あり。

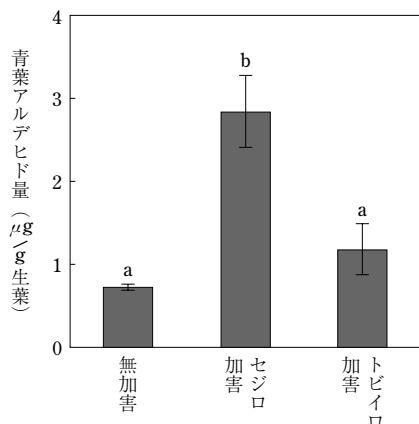


図-4 セジロウシカまたはトビイロウシカの加害イネ中の青葉アルデヒド量 (Gomi et al., 2010 より) 24 時間各ウシカを加害させたイネの葉身中の青葉アルデヒド量 (各値は平均±SE)。異なるアルファベット間には Tukey-Kramer 検定 ( $p = 0.05$ ) により有意差あり。

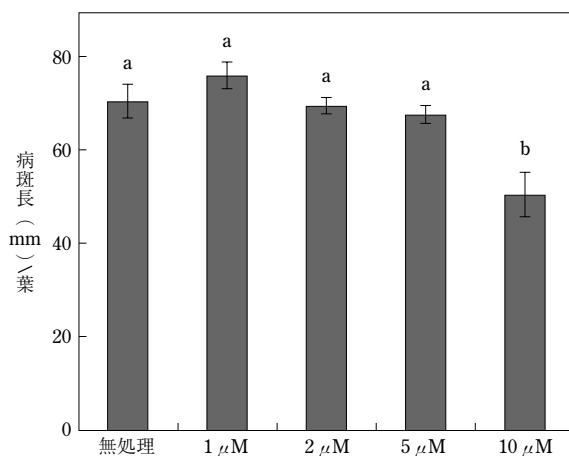


図-6 青葉アルデヒド処理が白葉枯病の発病に及ぼす影響 (Gomi et al., 2010 より) 各値は平均±SE。異なるアルファベット間には Williams 検定 ( $p = 0.05$ ) により有意差あり。

のプロバナゾール (商品名オリゼメート, Dr.オリゼ等) で、1974年に農業登録されていることから、イネの誘導抵抗性は既に36年前から農業の現場で実用化されていたということになる。しかしながら、その後進展していった誘導抵抗性の研究では、シロイヌナズナやタバコ等が主な研究対象となっており、イネの研究は立ち遅れている現状にある。双子葉植物に関しては、糸状菌、細菌、ウイルス、昆虫等の様々な生物の攻撃により、SARやLAR等の誘導抵抗性が起きることが報告されており、その詳細なメカニズムも明らかになってきている (島本ら編, 2004)。一方イネでは、ウンカを含めた昆虫による抵抗性誘導現象がいくつか研究されている (KARBAN and CHEN, 2007)。例えば、熱帯アジアに分布するイネノシントメタマバエ *Orseolia oryzae* が産卵したイネでは、イネの防御反応によりふ化幼虫が死亡する現象が起きることが知られている。さらに、この反応を起こしたイネでは、その後のイネノシントメタマバエの産卵に対して防御反応が起きやすい状態が数週間続くという誘導抵抗性現象も見られる (BENTUR and KALODE, 1996; HARRIS et al., 2003)。また、ヤガの一種、*Spodoptera frugiperda* の幼虫が食害したイネにも抵抗性が誘導され、その後に加害させた *S. frugiperda* 幼虫の生育量や、イネミズゾウムシ *Lissorhoptrus oryzophilus* 雌成虫の産卵数が減少することが確かめられている (STOUT et al., 2009; HAMM et al., 2010)。さらに、*S. frugiperda* 幼虫が食害したイネから放出される揮発性成分は、*S. frugiperda* の天敵である内部寄生蜂、*Cotesia marginiventris* を誘引する (YUAN et al., 2008)。同様に、トビイロガが加害したイネから放出される揮発性成分は、トビイロの卵寄生蜂、*Anagrus nilaparvatae* を誘引する (LOU et al., 2005)。これらの研究では、イネに植物ホルモンの一種であるジャスモン酸 (jasmonic acid; JA) を処理すると、*S. frugiperda* 幼虫の生育量やイネミズゾウムシ雌成虫の産卵数が減少し、*C. marginiventris* が誘引されることも確かめられていることから、これらの抵抗性誘導現象にはJAがかかわっていると考えられている。双子葉植物での研究では、JAは傷害や咀嚼性の口器をもつ昆虫の食害により誘導される、植食性昆虫への抵抗性の発現機構において重要な役割を果たしていることが明らかになっており、イネでの研究結果は、まだ例は少ないものの双子葉植物で得られた知見と矛盾のない結果となっている (KARBAN and CHEN, 2007)。

しかしながら、双子葉植物では詳細に研究がなされている病菌への感染応答に関しては、イネやコムギ等の単子葉植物は、双子葉植物の場合とはかなり様相が異なる

ことが知られており、そのこともあってかあまり研究が進んでおらず、まだまだ不明な部分も多い。いもち病や白葉枯病の非病原レースの感染により過敏反応が起きることは知られているが、SARやLAR等の反応はイネでは確認されていない。ただし、非病原菌である *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* の接種により局部的に抵抗性が誘導されることが確かめられている (SCHWEIZER et al., 1999)。イネに関しては、SARのシグナル物質であるサリチル酸 (salicylic acid; SA) の含量が他の植物と比べて著しく高く (RASKIN et al., 1990)、SAの誘導抵抗性への関与については否定的な報告も多い (SILVERMAN et al., 1995; YANG et al., 2004)。一方でイネは、双子葉植物がもつSAで誘導される抵抗性関連遺伝子群のホモログ (共通祖先由来遺伝子) をもっている (KOGEL and LANGEN, 2005)。また、プロバナゾールやアシベンズラル Sメチル等の plant activator は、双子葉植物においてはSA伝達系に作用することが明らかになっているが、イネでもこれらの薬剤の処理によって病害抵抗性は誘導される。イネでのこれらの薬剤による病害抵抗性誘導には、SAが重要な役割を果たしているという報告もあることから (IWAI et al., 2007; SHIMONO et al., 2007)、SAの役割を含むイネの誘導抵抗性のメカニズムの決定的な解明には、さらなる研究が必要と思われる。

## おわりに

plant activator は、それ自身には殺菌・殺虫力が必要とされないため、環境への負荷や食品残留が問題になりにくいという利点がある。また、植物体内に誘導される多様な防御関連物質によって殺菌・殺虫力が発揮されることから、単一の有効成分に頼る化学農薬と異なり病害虫に抵抗性が発達しにくいと考えられている。実際、プロバナゾールは使用開始から既に三十数年が経過しているにもかかわらず、多くの殺菌剤のように耐性菌問題に悩まされることもなく、いもち病の防除を中心に使われ続けている。誘導抵抗性の研究は、新たな plant activator の開発へと結びつく可能性があることから、安全安心で持続的な農業生産の実現に貢献することが期待できる。また、育種の分野においても、抵抗性品種の育成は化学農薬の使用量低減のためにも重要であるが、導入した抵抗性を侵害する突然変異菌がまん延し、新品種が罹病化するという抵抗性崩壊を繰り返してきた。この分野でも、誘導抵抗性の研究で得られた知見や遺伝子等は、植物が本来もっている抵抗性を改変・増強させた、抵抗性崩壊が起きにくい、安定的な耐病・耐虫性品種の育成に役立つことが期待できる。

しかしながら、前章でも言及したように、誘導抵抗性に関する研究はイネでは進んでいるとは言い難い状況にある。研究対象として圧倒的に多いのはシロイヌナズナであるが、これは扱いやすいうえに世代期間が短く（1世代が2か月程度）、一定期間当たりで得られるデータ量にイネなどとは大きな差が生じることから、結果として研究成果の量にも差が出てしまうためであろう。しかしながら、シロイヌナズナやタバコ等のモデル植物で得られた知見は、他の有用植物に応用することが目的であるはずである。今後は、人類が生存していくうえで不可欠な、イネを含む穀類や、野菜・果樹等の食用作物での研究がさらに盛んに取り組まれることを期待したい。

### 引用文献

- 1) BENTUR, J. S. and M. B. KALODE (1996) : Entomol. Exp. Appl. **78** : 77 ~ 81.
- 2) CHEHAB, E. W. et al. (2006) : Plant Physiol. **141** : 121 ~ 134.
- 3) GOMI, K. et al. (2003 a) : J. Plant Physiol. **160** : 1219 ~ 1231.
- 4) ——— et al. (2003 b) : Plant Mol. Biol. **53** : 189 ~ 199.
- 5) ——— et al. (2010) : Plant J. **61** : 46 ~ 57.
- 6) HAMM et al. (2010) : J. Chem. Ecol. **36** : 192 ~ 199.
- 7) HAMILTON-KEMP, T. R. et al. (1992) : J. Chem. Ecol. **18** : 1083 ~ 1091.
- 8) HARRIS, M. O. et al. (2003) : Annu. Rev. Entomol. **48** : 549 ~ 577.
- 9) IWAI, T. et al. (2007) : Plant Cell Physiol. **48** : 915 ~ 924.
- 10) 菅野絃男ら (2002) : 植物防疫 **56** : 463 ~ 465.
- 11) KANNO, H. and Y. FUJITA (2003) : Entomol. Exp. Appl. **107** : 155 ~ 158.
- 12) ——— et al. (2005) : Appl. Entomol. Zool. **40** : 91 ~ 97.
- 13) KARBAN, R. and Y. CHEN (2007) : Bull. Entomol. Res. **97** : 327 ~ 335.
- 14) KESSMANN, H. et al. (1994) : Annu. Rev. Phytopathol. **32** : 439 ~ 459.
- 15) KISHIMOTO, K. et al. (2005) : Plant Cell Physiol. **46** : 1093 ~ 1102.
- 16) KOGEL, K. H. and G. LANGEN (2005) : Cellular Microbiol. **7** : 1555 ~ 1564.
- 17) LOU, Y. et al. (2005) : J. Chem. Ecol. **31** : 1985 ~ 2002.
- 18) MATSUMURA, M. and Y. SUZUKI (2003) : Ecol. Entomol. **28** : 174 ~ 182.
- 19) RASKIN, I. et al. (1990) : Ann. Bot. **66** : 369 ~ 373.
- 20) SATOH, M. et al. (2009) : Planthoppers : new threat to the sustainability of intensive rice production systems in Asia, IRRI, Los Baños, p. 327 ~ 339.
- 21) 佐藤 雅ら (2005) : 応動昆 **49** : 105 ~ 111.
- 22) ———・菅野絃男 (2005) : 植物防疫 **59** : 415 ~ 419.
- 23) SCHWEIZER et al. (1999) : Eur. J. Plant Pathol. **105** : 659 ~ 665.
- 24) 清野義人・鈴木芳人 (1996) : 九病虫研報 **42** : 67 ~ 68.
- 25) 島本 功ら編 (2004) : 新版分子レベルから見た植物の耐病性, 秀潤社, 東京, 214 pp.
- 26) 清永 徹ら (1997) : 九州農業研究 **59** : 75.
- 27) SHIMONO, M. et al. (2007) : Plant Cell **19** : 2064 ~ 2076.
- 28) SHIOJIRI, K. et al. (2006) : Proc. Natl. Acad. Sci. USA **103** : 16672 ~ 16676.
- 29) SILVERMAN, P. et al. (1995) : Plant Physiol. **108** : 633 ~ 639.
- 30) SROUT, M. J. et al. (2009) : Environ. Entomol. **38** : 1174 ~ 1181.
- 31) YANG, Y. et al. (2004) : Plant J. **40** : 909 ~ 919.
- 32) YUAN, J. S. et al. (2008) : Plant J. **55** : 491 ~ 503.

## 植物防疫特別増刊号 No.10

# 植物ダニ類の見分け方

B5判 120頁 口絵カラー  
価格 2,520円税込 (本体 2,400円)

◆ 農作物に寄生するダニ類および天敵のカブリダニ類の見分け方を詳しく解説。

### 掲載内容



- I. ハダニ科の見分け方 (江原昭三・後藤哲雄 著)
  - 1) ハダニ科の概説と日本産の種のリスト
  - 2) ビラハダニ亜科のハダニ
  - 3) ナミハダニ亜科のハダニ
- II. ヒメハダニ科およびケナガハダニ科の見分け方 (江原昭三 著)
- III. フシダニ類の見分け方 (上遠野 富士夫 著)
  - 1) フシダニ類の概説とナガクダフシダニ科およびヨツゲフシダニ科
  - 2) フシダニ科群の概説と属への検索
  - 3) ハリナガフシダニ科の概説と属への検索
- IV. コナダニ類の見分け方 (岡部 貴美子 著)
  - 1) コナダニによる作物被害とダニの見分け方
  - 2) コナダニ類の同定 I 標本の作製から科の同定まで
  - 3) コナダニ類の同定 II 成虫と第2若虫から属への同定
- V. カブリダニ科の見分け方 (江原 昭三 著)
  - 1) カブリダニ科の概説と日本産の種のリスト
  - 2) ムチカブリダニ亜科
  - 3) ホンカブリダニ亜科
  - 4) カタカブリダニ亜科