

特集：アブラムシ生物学の新しい流れ

## アブラムシの寄主レース分化と無性生殖集団の起源

北海道大学大学院農学研究院 <sup>あきもと</sup>秋元 <sup>しんいち</sup>信一・<sup>かんべ</sup>神戸 <sup>たかし</sup>崇

## はじめに

無性生殖は、動物一般を通じて例外的な現象としてとらえられることが多いが、アブラムシにおいては事情が逆である。アブラムシの各種は、生活史の一部に必ず無性生殖（クローン増殖）を含んでおり、無性生殖による増殖がアブラムシの基本的特徴（固有派生形質）となっている\*。大多数の種は、年1回、秋に有性生殖を行うために、有性生殖タイプに分類されるが、そうした種でも、春から秋までは無性生殖によって世代を繰り返す。したがって、アブラムシでは、生殖の基本が無性生殖であり、有性生殖は低温短日条件下で誘導される世代にだけ見られる特別な繁殖様式と言うこともできる。アブラムシの中には、完全に有性生殖世代を失ってしまった種が知られており、こうした無性生殖種は、大まかな見積もりでアブラムシ科の3%ほどを占めている（BLACKMAN, 1980）。一方、広域に分布する種では、比較的寒冷な地域に有性生殖集団が見られるのに対し、冬が温暖な地域では無性生殖集団が分布するのがごく一般的なパターンである（MORAN, 1993）。中間地域には、有性生殖タイプと無性生殖タイプとが混生する（例えば、ワタアブラムシの例；谷口, 1995）。

アブラムシの増殖率の高さは、農作物にとっては脅威であり、多くの種が主要な害虫となっている。なかでも、永続的に無性生殖を繰り返す無性生殖型は、冬期間を成虫・幼虫で過ごし、早春から増殖を開始するため、防除の観点から言っても最も手強い相手となる。主要害虫のワタアブラムシ *Aphis gossypii* やモモアカアブラムシ *Myzus persicae* には、無性生殖型が知られており、こうしたタイプはほぼ世界中に分布し、防除対象となっている。

アブラムシ研究においては、有性生殖集団に見られる寄主植物への適応能力や寄主レース形成に注目が集まってきたが（VIA, 1999; FERRARI et al., 2008）、無性生殖集団（種）の起源や遺伝的多様性、あるいは近縁の有性生殖集団との系統関係については詳しく調査されてこなかっ

た。本稿では、日本産のエンドウヒゲナガアブラムシ *Acyrtosiphon pisum* に焦点を当てて、無性生殖集団の遺伝的多様性、系統関係、無性生殖集団の起源について現在得られている知見を紹介する。筆者らがエンドウヒゲナガアブラムシを調べ始めるきっかけになったのは、本種の全ゲノムが解読されつつあるという情報であった。こうしたモデル生物を用いることで、将来的には、遺伝子発現や発生遺伝学の知見と本種の自然史の知見を結びつける包括的な研究が期待できる。これに加えて、エンドウヒゲナガアブラムシが研究材料として優れているのは、種内で多数の寄主レースに分かれているにもかかわらず、すべての系統をソラマメの芽出しで飼育できることである。この性質を利用すれば、室内でクローンの維持や交配実験が可能となる。

## I エンドウヒゲナガアブラムシの日本における系統

エンドウヒゲナガアブラムシは、本来はユーラシアの温帯域に分布し、マメ科植物を寄主としていた種であるが、現在は人為的影響でほぼ世界的に分布する（BLACKMAN and EASTOP, 2000）。本種には多くの寄主レース（host race あるいは biotype）が含まれていることが知られている。日本列島に分布するエンドウヒゲナガアブラムシは、二つの系統に分けられることが明らかになった（KANBE and AKIMOTO, 2009 および未発表データ）。一方は、カラスノエンドウ（ヤハズエンドウ）および外来のマメ科植物（シロツメクサ、アカツメクサ、アルファルファ、シナガワハギ）に寄生する系統である。他方は、主として北海道においてクサフジに寄生する系統である。これらの2系統は形態的にも識別でき、交配させると子孫に若干の不和合が生じる程度に遺伝的分化が進んでいる。クサフジ寄生系統は、まず間違いなく日本列島に自然分布しているタイプであるが、カラスノエンドウ（+外来マメ科植物）に寄生する系統の由来はよくわかっておらず、本来は日本および周辺地域に分布していなかった可能性もある。カラスノエンドウ *Vicia angustifolia* は、北海道を除く日本列島に広く分布する普通種で、主として人為的環境に見られるが、その起源の地はユーラシア西

Host Race Formation and Origin of Asexual Populations in Aphids. By Shinichi AKIMOTO and Takashi KANBE

（キーワード：無性生殖、有性生殖、エンドウヒゲナガアブラムシ、マメ科、系統、マイクロサテライト、クローン）

\* ここで言うアブラムシとは、アブラムシ上科を指し、アブラムシ科、カサアブラムシ科、フィロキセラ科を含む。

部の暖温帯であり、歴史以前の時代に食料としてヨーロッパ、あるいは東アジアまで人為的に持ち込まれた可能性がある（人為的移動の可能性について HANELT and METTIN, 1989; PECCOUD et al., 2009）。エンドウヒゲナガアブラムシも、寄主植物とともに人為的に日本列島まで持ち込まれた可能性を否定することは難しい。しかしながら、仮に日本列島におけるカラスノエンドウ寄生系統が人為的持ち込みによるものであったとしても、この系統は千年ほど日本列島に住み着いている可能性が高い。

この系統の由来は、他の寄主植物との関係を考慮するとさらに複雑である。江戸末期から明治期にかけて、日本列島には、さまざまな植物が欧米から導入された。マメ科では、シロツメクサ、アカツメクサ、アルファルファ、シナガワハギ等がヨーロッパから持ち込まれている。エンドウヒゲナガアブラムシは、日本列島において、これらの帰化植物にも現在、寄生が見られる。こうした外来マメ科植物に寄生する系統は、マイクロサテライトによる分析ではカラスノエンドウ寄生系統と極めて近縁であり、さらにそれぞれの植物種ごとに集団間で遺伝的な分化（寄主レース化）が見いだされた（図-1）。一方、クサフジ寄生集団が、これらの帰化植物に進出した可能性はほぼ否定できる。したがって、カラスノエンドウ+外来マメ科植物寄生系統に関しては、二つの可能性を想定することができる。一つは、長く日本に生活してきたカラスノエンドウ寄生集団の一部が、ごく最近に導入されたマメ科植物に次々に寄主を乗り換え、100年ほどの

間にそれぞれの寄主に適応を遂げた可能性である。もう一つの可能性は、ヨーロッパにおいてカラスノエンドウ、アカツメクサ、アルファルファ、シナガワハギ等に寄生していたエンドウヒゲナガアブラムシの各系統が、それぞれ独立に、人為的手段によって日本列島に導入された場合である。これら二つの可能性を系統学的に検証するのは、すべての系統が互いに近縁なため（PECCOUD et al., 2009）、容易ではない。しかし、ヨーロッパのそれぞれの寄主レースと日本の寄主レースのサンプルを合併して、詳細な系統樹を構築することで二つの仮説をテストできるかもしれない。前者の考え方が正しいとすれば、寄主レースは地域ごとに、それぞれの植物に対して並行的に進化したと考えられ、ヨーロッパの、例えばアルファルファ寄生集団と日本のアルファルファ寄生集団は独立の起源で、系統的に離れている可能性が考えられる。逆に後者が正しいとすれば、エンドウヒゲナガの移動能力は、どの系統においても極めて高いことになる。

持ち込みの可能性は、南米チリのエンドウヒゲナガアブラムシ集団で実証されている（PECCOUD et al., 2008）。チリに分布するエンドウヒゲナガアブラムシは無性生殖集団であり、わずか三つの主要クローンから成り立っている。これらの3クローンは、寄主植物に対する選好性において異なっており、ヨーロッパ集団に見られる三つの寄主レースにほぼ対応するという。よって、これらの3クローンは、ユーラシアから別々の機会に持ち込まれたものだと推測されている。しかしながら、日本列島へのマメ科植物の導入に際しては、船舶によって、ほとんどが種子の状態を持ち込まれたと考えられるために、アブラムシ自体が寄主植物に寄生して移動した可能性は、現時点ではあまり高くないと推測される。

## II 日本における生活史とその地理的変異

アブラムシのあるクローンが無性生殖型か有性生殖型かを識別するためには、低温短日条件下でクローンを飼育し、有性世代が誘導されるか否かを確認することが確実である。しかし、多くのクローンに関して生殖型の情報を得るには、この方法は非効率である。そこで、生殖型の判別には、飼育実験に加え、遺伝的な手法を一部用いた。複数の遺伝子座を利用して遺伝子型を調べた場合に、もし、ある遺伝子型が広域に分布し、しかも複数年に亘って確認された場合には、その遺伝子型を無性生殖タイプと推定した。こうしたクローンのうち、特定の地域で優占的なクローンとなっているものは、「スーパークローン」と呼ばれている。さらに、スーパークローンとはごくわずか

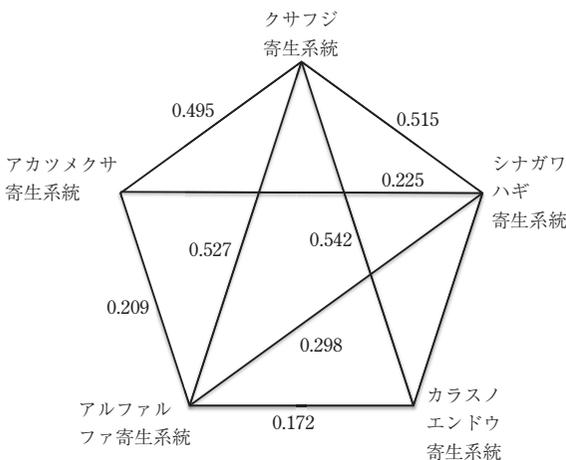


図-1 エンドウヒゲナガアブラムシの五つのマメ科植物寄生系統間の遺伝的分化

マイクロサテライト7遺伝子座を平均した集団間の *Fst* 値を表示。各寄主集団で50個体以上を分析に使用。クサフジ寄生系統と他の系統との *Fst* 値が約0.5で、それ以外の組合せでは約0.2であった。

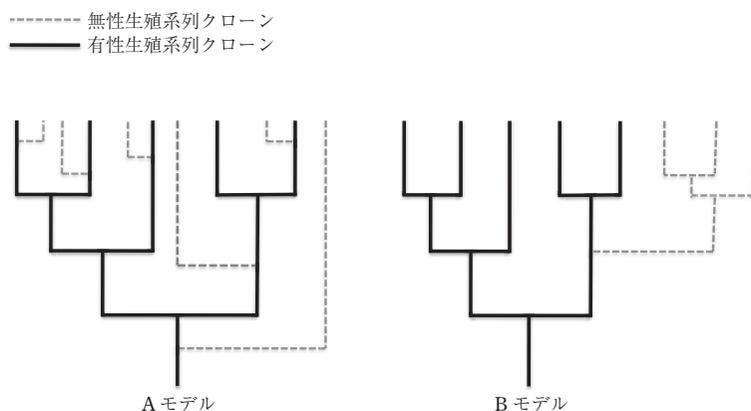


図-2 無性生殖系統の起源に関する二つの系統モデル

Aモデルは、有性生殖の系統から様々な時期に、独立して無性生殖クローンが起源する場合を表している。Bモデルは、無性生殖クローンが有性生殖クローンから、特異的な変異を起こして起源する場合を表している。

な数の対立遺伝子の違いによって区別される類似クローンも無性生殖タイプと判定した。長期間維持されているスーパークローンには、しばしばマイクロサテライト領域で突然変異が起り、新たな対立遺伝子を獲得することが起こりうるからである。一方、集団レベルで遺伝子頻度が Hardy-Weinberg 平衡を示す場合には、その集団のほとんどの個体が有性生殖型から成り立っている証拠となる。また、早春に幹母世代が見いだされた場合には、そのクローンは有性生殖クローンと判定できる。

このような判定法を組合せた結果、東京以西・以南に分布し、カラスノエンドウに寄生するエンドウヒゲナガアブラムシは、ほぼすべての個体が無性生殖系統に属していることが明らかになった。こうしたクローンは秋が深まっても、有性世代を作り出さず（あるいはクローンによっては、ごく少数のオスを産出する可能性がある）、幼虫あるいは成虫で越冬する。一方、カラスノエンドウ寄生系統の中で、本州の北端、あるいは積雪の多い日本海側に見られる系統には、有性生殖系統が一部に含まれていた\*\*。本州北端の集団において、有性生殖系統だけでなく、無性生殖系統がかなりの割合で含まれていたが、これは南方からの無性生殖系統の移住によるものと考えられる。冬が厳しい本州北部では、無性生殖型は冬期間に淘汰され（本多, 1989）、早春には有性世代のみが越冬卵から出現する。しかし、初夏から秋にかけて、南方から飛来した無性生殖型は、カラスノエンドウあるいは他のマメ科植物上で盛んに増殖を行うため、夏の期間に東北地方で採集を行うと、かなりの割合の個体が無性生殖系統に属することになる。したがって、東北地方の広い範囲では、無性生殖系統の流入と淘汰による不安

定な平衡がこれまでも続いてきたと考えられる。

札幌以东・以北の北海道の大部分では、4か月ほど続く積雪のために、無性生殖型は寄主植物上で越冬できず（寄主植物も完全に枯死する）、越冬卵を産出する有性生殖型のみが分布する。したがって、北海道の集団には、多様なクローンが存在し、一般に遺伝的多様性が高い。

### III 有性生殖・無性生殖集団の遺伝的多様性

筆者らの第一の目的は、東京以西・以南に分布する無性生殖集団の遺伝的多様性を評価することであった。アブラムシでは、有性生殖型であっても、気候条件と餌条件さえ許せば、永続的に無性生殖を継続することが可能である。本州南西部・四国・九州であれば、冬期間もマメ科植物の状態が良好で、気温の点からも越冬は可能である\*\*\*。したがって、調査以前には、有性生殖系統から完全無性生殖系統への分化は、極めて容易に生じるのではないかと想定していた。北方の有性生殖クローンが、何らかの要因で南に分散した場合には、遺伝的变化を起こすこともなく、無性生殖集団にそのまま移行する可能性があるからである。そこで、無性生殖集団の系統的起源に対しては二つの仮説を想定できる（図-2）。第一に、有性生殖系統から無性生殖系統への繰り返しの移行によって遺伝的多様性が高い場合である。この場合、系統的には、無性生殖集団は多系統的となる（Aモデル）。第二に、無性生殖系統が、極めてまれな遺伝的变化を経て起源した可能性である。このような場合には、

\*\* 北海道にはカラスノエンドウは分布しない。

\*\*\* 東京以西・以南では、カラスノエンドウは秋に発芽し冬期間も成長を続ける。

無性生殖系統は単系統的となり、一方、有性生殖系統は側系統的となるであろう (Bモデル)。この二つの仮説は極端な場合を想定しているが、作業仮説としては有効である。

実際に東京以西の無性生殖集団を調べた結果は、意外なものだった。どの地域集団でもクローンの多様性は極めて低く、5から7クローンのみが見いだされた\*\*\*\*。関東平野の3地点を見ても、主要な五つのクローンによって集団の90%以上が占められており、あとはまれなクローンがわずかに見つかるだけであった。こうしたスーパークローンは年を越えて見いだされる。遺伝子型間の距離行列に基づく系統樹を見ると (図-3)、クサフジ寄生の有性生殖系統とカラスノエンドウ寄生の有性生殖系統は単系統的なまとまりを見せたのに対し、カラスノエンドウ寄生の無性生殖集団は、側系統的であった。興味深いことに、無性生殖集団には、60%以上のブートス

トラップ値で支持された枝がいくつか存在しており (図-3において星形で表示)、無性生殖集団内に系統構造が存在することが明らかになった。これに対して、クサフジ、アルファルファ、カラスノエンドウ寄生のそれぞれの有性生殖系統では、全個体が相互交配による子孫なので意味のある系統構造は存在していない。無性生殖集団の各遺伝子型は、カラスノエンドウ寄生の有性生殖系統の内部には含まれず、それとは異なる系統群を構成していた。さらには、無性生殖クローン間の分化の程度も大きかった。これらの結果は、無性生殖系統が、何回かの特異的な遺伝的变化を経て、有性生殖系統から分化してきたことを示唆している。すなわち、無性生殖集団の起源のパターンは、前述のAモデルではなく、Bモデルに近い。しかし、Bモデルに示したように無性生殖系統は単一の起源ではなく、何回かの起源を持つことも明らかになった。

#### IV 無性生殖系統の起源

これまでの結果から、有性生殖系統のクローンがそのまま無性生殖集団に加わることはないことが明らかになった。また、同所的に見られる無性生殖クローンは、系統的にかなり離れたものが多いという特徴が見られた。無性生殖クローンの起源が、滅多に起こらない遺伝的要因によるものであれば、以下の三つの要因が考えられる。

第一の要因は、有性世代の産出経路にかかわる遺伝子に生じた突然変異である。有性世代を産出するには、①低温・短日を感じて、②内分泌系を変化させ、有性世代の発生に向けてスイッチを切り替える一連の遺伝子の働きが必要とされる。この経路には、それぞれの過程で多数の遺伝子が関与していると予想されるが、突然変異によってどの遺伝子の働きが失われても、有性世代の産出は阻止される。こうした突然変異が生じれば、その遺伝子型は無性生殖系統として永久に固定され、維持されるであろう。図-3の系統樹では、無性生殖系統は、現時点での有性生殖系統とはやや異なる位置に出現している。このことから、もし突然変異による無性生殖化が起こったとすれば、無性生殖クローンの出現時期が相当に古く、その後の突然変異の蓄積や選択圧の変化によって、両系統は遺伝的に大きく分化してしまった可能性が考えられる。

第二に、多くの昆虫では、細胞内共生細菌 *Wolbachia* の影響により無性生殖系統が起源する事例が知られている。アブラムシではこれまで、*Wolbachia* が見いだされ

\*\*\*\* 集団あたり約50個体を3mの距離をあけて採集し、多型7遺伝子座に関して遺伝子型を調べている。

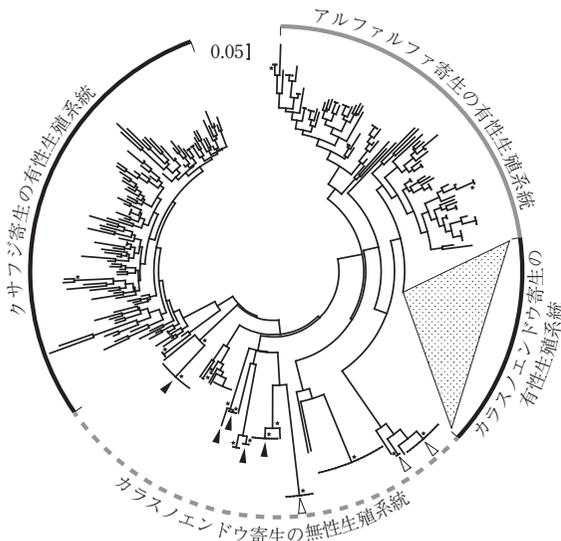


図-3 日本産エンドウヒゲナガアブラムシの系統関係  
マイクロサテライトの7遺伝子座を用いて、クサフジ寄生、アルファルファ寄生、カラスノエンドウ寄生系統の個体間の遺伝距離に基づいて作られた近隣結合樹 (KANBE and AKIMOTO, 2009 を改変)。カラスノエンドウ寄生系統は、東北北部で見いだされた有性生殖系統と東京以西の無性生殖系統に分けて表示し、このうち有性生殖系統内の詳細な系統関係は省略している。無性生殖系統の中で、核遺伝子 (Elongation factor 1 $\alpha$ ) における対立遺伝子の配列を分析したクローンは、小型の三角形で表示した。塗りつぶしたクローンは、クサフジ系統固有の配列とカラスノエンドウ有性生殖系統固有の配列を共有していた。白抜き三角形は、カラスノエンドウ有性生殖系統固有の配列のみを持っていた。

たことはないが、それ以外の細胞内共生細菌は数多く報告されている。こうした細菌のごく一部が無性生殖系統の起源に関与している可能性は決して否定できない (SIMON et al., 2007; 2011)。しかし、第一の場合と同様、この原因で無性生殖化が生じれば、新しく起源した無性生殖クローンは、祖先的な有性生殖系統とはごく近縁な系統関係を示すはずである。

第三に、すべての生物を通じて、無性生殖は、近縁種間、あるいは遺伝的に分化を遂げた遺伝的レース (地理的レース、染色体レース、寄主レースを含む) 間の交雑をきっかけとして始まる事例が数多く報告されてきた (SIMON et al., 2003)。アブラムシにおいては、フランスの研究グループがムギクビレアブラムシ *Rhopalosiphum padi* において、この可能性を実証した (DELMOTTE et al., 2003)。本種の完全無性生殖系統を用いて核ゲノムの対立遺伝子それぞれに関して配列を分析すると、いくつかの無性生殖クローンから、現在の本種の系統には存在しない配列を示す対立遺伝子が見いだされた。この事実から、本種の無性生殖系統は、未知の近縁種あるいは亜種との交雑の結果起源したと結論づけられた。アブラムシにおいては、交雑起源説を実証する事例はこの例にとどまるものの、この説は多くの無性生殖集団に当てはまる可能性がある。というのは、対立遺伝子の配列を解釈すること自体が労力を要し、他のアブラムシではほとんど試みられたことがなかったからである。

日本産エンドウヒゲナガアブラムシにおいては、数多くの無性生殖クローンが見いだせるために、すべてのクローンが同じ原因で起源したとは断言できない。上記の三つの原因は、すべて可能性がある。しかしながら、無性生殖化が突然変異あるいは細胞内共生生物の影響によって引き起こされた場合には、古い時代からごく最近に至るまで、その起源時期は大きくばらつくはずである (図-2のAモデル)。しかし、系統樹の結果は、ごく最近には無性生殖化が生じていないことを示唆している。これに対して、交雑起源説が正しければ、有性生殖クローンの系統とは大きく外れた位置に、無性生殖クローンの系統が現れることは不思議ではない。

交雑起源を証明するためには、ある核遺伝子の二つの対立遺伝子をクローニングし、配列解析を行う必要がある。この解析によって、一方の対立遺伝子がある植物寄生の有性生殖系統に固有のものであり、他方の対立遺伝子が別の植物寄生の有性生殖系統に固有のものであれば、交雑起源説が実証できたことになる。

これまでに実際に分析した八つの無性生殖クローンについて結果だけをまとめると、Elongation factor 1 $\alpha$ の

ある遺伝子領域 (エクソンとイントロンを含めて約 1,000 bp) をクローニングしたところ、5クローンに関しては、カラスノエンドウ寄生の有性生殖系統に固有の配列と、クサフジ寄生の有性生殖系統に固有の配列の両方を対立遺伝子として保有していた (神戸、未発表データ)。この結果は、これらの無性生殖クローンがカラスノエンドウ寄生の集団とクサフジ寄生の集団間の交雑起源であることを意味している。図-3の系統樹に、これら5クローンの位置を黒の三角形で示した。ただし、残りの3クローン (図-3; 白抜き三角形で表示) に関してはカラスノエンドウ寄生の配列のみを保有していたため、こうしたクローンがどのような由来を持つのかは不明である。

## V 交雑クローンの有性世代産出

ここまでの結果から、エンドウヒゲナガアブラムシの無性生殖クローンの起源の一要因として、寄主レース間交雑の可能性が高まった。しかし、この結果は、現生の無性生殖クローンの系統的起源を明らかにしているだけで、交雑が実際に無性生殖を導くか否かを実証したわけではない。そこで、人為的寄主レース間交配を行い、交雑クローンを作り出して、そのクローンが低温短日条件下でどのような子孫を産出するかを観察した。本調査は継続中であり、途中経過だけを報告する。

クサフジ系統をアルファルファ系統、シナガワハギ系統、あるいはアカツメクサ系統と掛け合わせたところ、交雑クローンは問題なく生育し、低温短日条件下で、有性メス (卵生メス) および胎生メスを産出した。ところが、クサフジ系統を片方の親として持つ交雑においては、交配の方向性にかかわらず、オスが全く産出されないか、あるいは産出されても成虫までは育たなかった。クサフジ系統とその他の系統との間には、図-1に示したように、かなりの遺伝的隔たり (*Fst* が 0.5 前後) が見られた。これに対して、アルファルファ系統とアカツメクサ系統との間で作出された交雑クローンは、低温短日下に置かれると、胎生メスに加えてオスも有性メスも産出し、それらは成虫まで育成した。アルファルファ系統とアカツメクサ系統との遺伝的距離は、クサフジ系統とその他の系統との距離よりも、はるかに小さい (*Fst* = 0.209)。遺伝的距離の大きいクサフジ系統とその他の系統との交雑個体において、オスが生じなかった現象は Haldane の原則によく適っている\*\*\*\*\*。

以上の結果から、遺伝的に分化したクサフジレースと

\*\*\*\*\* 交雑個体の生存力が低いか、あるいは不妊を示す場合には、ヘテロの性染色体の組を持つ性にそれらが現れる現象。

他の寄主レースとの交配でも、一気に胎生メスの産出、すなわち完全無性生殖には移行せず、有性メスの産出は可能であった。しかし、もしこのような交雑個体が出現し、温暖な地域に進出した場合には、有性メスだけの産出がコストになるために（冬期の胎生メスの子孫が減る）、長い時間の経過のうちに、有性メスの産出が自然選択により減少していく可能性も考えられる。実際に、オーストラリアにヨーロッパから導入されたムギヒゲナガアブラムシ *Sitobion miscanthi* は、導入直後はオスと有性メスの産出能力を持つことが明らかになったが、古い時代に導入されたクローンでは、有性世代の産出能力を失っている事例が報告されている (WILSON et al., 1999)。

## VI 今後の展望

有性生殖、無性生殖の問題は、生物学の最大の難問であるために、解明すべき点は山積みである。エンドウヒゲナガアブラムシに関しては、無性生殖集団の交雑起源を支持する証拠が次第に集まってきたが、同様のことが、ワタアブラムシやモモアカアブラムシの無性生殖集団 (高田, 1992) に適用できるかは、不明である。同様の遺伝子分析手法を用いて、今後明らかにしていく必要があるだろう。一方、無性生殖集団には、スーパークローンと称される普遍的なクローンが見られるが、こうした

クローンが有害突然変異の影響をどのように免れているのか、あるいはいないのかについても今後調べていく必要がある。アブラムシの無性生殖集団の起源にまつわる問題は、基礎生物学的に重要であるばかりでなく、害虫防除の点からも重要な視点を提供してくれる。

## 引用文献

- 1) BLACKMAN, R. L. (1980): Chromosomes and parthenogenesis in aphids. In Blackman et al. eds. *Insect Cytogenetics*, Blackwell Scientific Publications, Oxford. p. 133 ~ 148.
- 2) ——— and V. F. EASTOP (2000): *Aphids on the World's Crops*. Wiley, Chichester, 466 pp.
- 3) DELMOTTE, F. et al. (2003): *Evolution* **57**: 1291 ~ 1303.
- 4) FERRARI, J. et al. (2008): *ibid.* **62**: 2508 ~ 2524.
- 5) HANELT, P. and D. METTIN (1989): *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **20**: 199 ~ 223.
- 6) 本多健一郎 (1989): 北日本病虫研報 **40**: 110 ~ 111.
- 7) KANBE, T. and S. AKIMOTO (2009): *Mol. Ecol.* **18**: 801 ~ 816.
- 8) MORAN, N. A. (1993): Evolution of sex ratio variation in aphids. In Wrensch, D.L and M.A. Ebbert (eds) *Evolution and diversity of sex ratio in insects and mites*. Chapman and Hall, New York, p. 346 ~ 368.
- 9) PECCOUD, J. et al. (2008): *Mol. Ecol.* **17**: 4608 ~ 4618.
- 10) ——— et al. (2009): *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* **106**: 16315 ~ 16320.
- 11) SIMON, J.-C. et al. (2003): *Biol. J. Linn. Soc.* **79**: 151 ~ 163.
- 12) ——— et al. (2007): *Ecol. Ent.* **32**: 296 ~ 301.
- 13) ——— et al. (2011): *PLoS One* **6**: e21831.
- 14) 高田 肇 (1992): 植物防疫 **46**: 127 ~ 132, 172 ~ 176.
- 15) 谷口達雄 (1995): アブラムシ: おもしろ生態とかしこい防ぎ方, 農山漁村文化協会, 東京. 108 pp.
- 16) VIA, S. (1999): *Evolution* **53**: 1446 ~ 1457.
- 17) WILSON, A. C. C. et al. (1999): *Mol. Ecol.* **8**: 1655 ~ 1666.

## 新しく登録された農薬 (23.12.1 ~ 12.31)

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**：対象病害虫：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：23007 ~ 23017）種類名に下線付きは新規成分。※は新規登録の内容。

### 〔殺虫剤〕

- クロラントラニプロール粒剤 ※新製剤  
23007：プレバゾン粒剤（デュボン）11/12/14  
クロラントラニプロール：0.50%  
キャベツ：コナガ：育苗期後半～定植当日  
キャベツ：コナガ、アオムシ：育苗期後半～定植時  
はくさい：コナガ：育苗期後半～定植当日、育苗期後半～定植時
- イミダクロプリド・フルベンジアミド水和剤 ※新製剤  
23016：タフスティンガーフロアブル（日本農業）11/12/14  
23017：タフバリア DX フロアブル（バイエルクロップサイエンス）11/12/14  
イミダクロプリド：25.0%，フルベンジアミド：15.0%  
芝：チガヤシロオカイガラムシ幼虫、シバツトガ、タマナヤ

ガ、スジキリヨトウ、コガネムシ類幼虫、シバオサゾウムシ：発生初期

### 〔殺菌剤〕

- イミノクタジン酢酸塩液剤 ※新製剤  
23010：ベフラン液剤 12.5（日本曹達）11/12/14  
イミノクタジン酢酸塩：12.5%  
麦類（小麦を除く）：雪腐大粒菌核病：根雪前（散布）  
麦類（小麦を除く）：紅色雪腐病：根雪前（散布）、は種前（塗沫処理、種子吹き付け処理又は塗沫処理）  
麦類（小麦を除く）：条斑病、斑葉病、網斑病、ふ枯病、斑葉病、なまぐさ黒穂病：は種前

(38 ページに続く)