

ハモグリバエの飼い殺し寄生バチ *Halticoptera circulus* について

静岡大学農学部 さいとう つとむ まつだ けんたろう けんもち たいち
西東 力・松田 健太郎*・剣持 太一

はじめに

ハモグリバエの寄生バチは種類が多く、その寄生様式も多様である(小西, 1998)。飼い殺し寄生の寄生バチ *Halticoptera circulus* (コガネコバチ科) はハモグリバエ幼虫の体内に産卵し、ハエが蛹になったところで食い殺して羽化する。本種は殺虫剤に対して感受性が低いことから、殺虫剤と組合せた IPM の素材として有望である。その一方でマメハモグリバエやトマトハモグリバエに寄生できないこともわかってきた。ここでは、その概要を紹介したい。

I 殺虫剤感受性

殺虫剤の散布後にハモグリバエが増えてしまうことがある(リサージェンス)。例えば、ナモグリバエが発生したエンドウ畑にマラチオン(有機リン剤)やトラロメトリン(合成ピレスロイド剤)を散布すると、天敵の寄生バチが減少し、その結果、ナモグリバエは典型的なリサージェンスを起こす(SAITO, 2004; SAITO et al., 2008)。ところが、主要な寄生バチ(*Chrysocharis pentheus*, *Diglyphus isaea*, *D. minoens*)が軒並み減少するなかで、*H. circulus* は増加するという興味深い現象が観察された(SAITO et al., 2008; 図-1)。本種はハモグリバエ幼虫の体内で発育するため、殺虫剤の影響を受けにくいとも考えられる。そこで、成虫の殺虫剤感受性を局所施用法で調べたところ、マラチオンの LD₅₀ 値は他の寄生バチのそれより数十~数百倍も高く、むしろハモグリバエ(マメハモグリバエ, トマトハモグリバエ, ナモグリバエ)の LD₅₀ 値に近かった(MATSUDA and SAITO, 2014; 表-1)。これらの実験結果から、本種は少なくとも有機リン剤と合成ピレスロイド剤に対して抵抗性であると考えられる。この特性は殺虫剤と組合せた IPM において極めて有利であり、リサージェンスの防止にも役立つと考えられ

る。ただし、殺虫剤の散布をやめると密度は低下してしまう(図-1)。これは種間競争に弱いためとみられる。

一方、海外の報告を見ると、*H. circulus* に対する殺虫剤の影響はまちまちである。例えば、カリフォルニアで行われた圃場試験では殺虫剤(メソミル, メタミドフォス)散布の影響はみられない(TRUMBLE and TOSCANO, 1983)。さらに、シロマジンの散布後に密度は高くなったという報告もある(TRUMBLE, 1985)。逆に、フロリダの圃場試験では殺虫剤(メソミル, ペルメトリン, エンドスルフアン)の散布後に激減している(SCHUSTER and PRICE, 1985)。また、ハワイに生息する寄生バチ 5 種の中でペルメトリン感受性が最も高かったのは *H. circulus* であったと報告されている(MASON and JOHNSON, 1988)。ちなみに、ハワイの *H. circulus* は 1970~80 年代にトリニダードから導入されたものである(CULLINEY and NAGAMINE, 2000)。その後、ハワイの *H. circulus* は台湾に導入されている(LOPEZ et al., 2004)。

表-1 ハモグリバエと寄生バチのマラチオン感受性 (LD₅₀) とカルボキシエステラーゼ活性

供試虫 (雌成虫)	LD ₅₀ (ng/mg)	抵抗性比 ¹⁾	カルボキシエステラーゼ活性 ²⁾ (nmol/μg)
ハモグリバエ			
マメハモグリバエ	255	5,204	60.3 a
トマトハモグリバエ	107	2,184	44.5 ab
ナモグリバエ	29.7	606	20.7 cd
寄生バチ			
<i>Halticoptera circulus</i>	6.65	136	30.8 bc
<i>Diglyphus isaea</i>	0.133	2.7	7.1 d
<i>Chrysocharis pentheus</i>	0.068	1.4	9.9 d
<i>Hemiptarsenus varicornis</i>	0.067	1.4	9.7 d
<i>Neochrysocharis formosa</i>	0.049	1	6.2 d

¹⁾ *N. formosa* の LD₅₀ 値を 1 とした場合。

²⁾ 基質 (α-ナフチルアセテート) の分解能。異なるアルファベットをつけた値の間には有意差がある (P < 0.05)。

Status of the Leafminer Parasitoid *Halticoptera circulus* in Japan.

By Tsutomu SAITO, Kentaro MATSUDA and Taichi KEMMOCHI

(キーワード: 殺虫剤抵抗性, 免疫反応, 包圍化, マメハモグリバエ, トマトハモグリバエ, ナモグリバエ, IPM)

* 現所属: 静岡県農林技術研究所

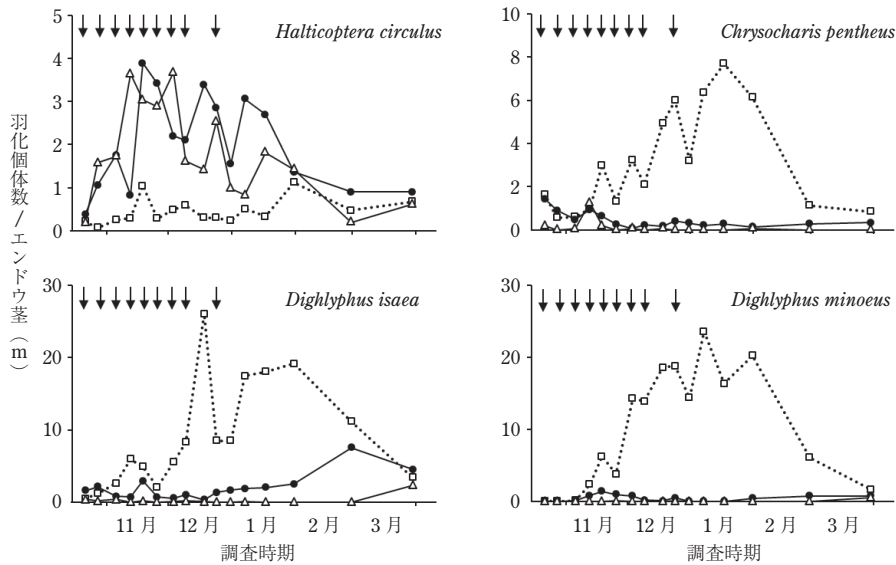


図-1 殺虫剤の散布(↓)が寄生バチに及ぼす影響
●: マラチオン, △: トラロメトリン, □: 無処理.

殺虫剤抵抗性の寄生バチはいくつか知られている。ハモグリバエの寄生バチの中では *D. begini* と *Ganaspidium utilis* が合成ピレスロイド剤とカーバメート剤に対して抵抗性を示し (SPOLLEN et al., 1995), *D. begini* では殺虫剤抵抗性の発現に薬物酸化酵素などの関与が示唆されている (RATHMAN et al., 1992)。ゾウムシの寄生バチ *Anisopteromalus calandrae* と *Habrobracon hebetor* のマラチオン抵抗性にはカルボキシルエステラーゼ活性が関与している (BAKER et al., 1998; PEREZ-MENDOZA et al., 2000)。*H. circulus* のカルボキシルエステラーゼを調べたところ、その活性値は他の寄生バチのそれらをはるかに上回り、むしろトマトハモグリバエやナモグリバエの活性値に近かった (MATSUDA and SAITO, 2014; 表-1)。カルボキシルエステラーゼ活性は本種の殺虫剤抵抗性の発現に深く関与していると考えられる。

II 分布と寄主ハモグリバエ

H. circulus は我が国のほか北～南米, カナダ, ヨーロッパ, 中東, アフリカ, インド, 中国, 韓国をはじめ世界各地に広く分布する (KAMIJO, 1983; HUANG, 1991; DOGANLAR, 2006 ほか)。国内では北海道, 本州, 九州のほか (KAMIJO, 1978), 沖縄 (KEMMOCHI et al., 2015) から記録されている。ネギハモグリバエの主要種として知られ (徳丸, 2006), ナモグリバエからも比較的良好に採集されている (TAKADA and KAMIJO, 1979; SAITO et al., 2008)。これに対し, マメハモグリバエとトマトハモグリバエか

らはまったく採集されないかまれである (例えば, 西東ら, 1996; 2008; 井村, 2005; 徳丸・阿部, 2006)。

一方, 海外ではしばしばマメハモグリバエとトマトハモグリバエの主要種として報告されている。例えば, フロリダ (SCHUSTER et al., 1991), カリフォルニア (TRUMBLE, 1985), テキサス (HERNÁNDEZ et al., 2011) のほか, ハワイ (JOHNSON and HARA, 1987) やエジプト (AAMER and HEGAZI, 2014) などでも優占種となっており, 我が国の状況と対照的である。この違いは, 後述するように, *H. circulus* に対する免疫反応の差異に起因すると考えられる。

III 産卵と発育

我が国の *H. circulus* はマメハモグリバエ, ナモグリバエ, ネギハモグリバエのいずれに対しても産卵と宿主フィーディングを行った (KEMMOCHI et al., 2015; 表-

表-2 *Halticoptera circulus* の産卵と宿主フィーディング

寄主ハモグリバエ	調査幼虫数	被産卵率 ¹⁾ (%)	被宿主フィーディング率 ²⁾ (%)
マメハモグリバエ	300	46.7	23.0 a
ナモグリバエ	300	46.3	14.0 ab
ネギハモグリバエ	300	39.7	8.9 b

¹⁾ 寄主ハモグリバエの間で有意差はない ($P > 0.05$).

²⁾ 異なるアルファベットをつけた値の間には有意差がある ($P < 0.05$).

表-3 *Halticoptera circulus* の発育日数 (日, 卵~羽化)

寄主ハモグリバエ	性	飼育温度 (°C)		
		15	20	25
マメハモグリバエ	雌	—	—	—
	雄	—	—	—
ナモグリバエ	雌	52.0	28.3	20.3
	雄	50.8	27.4	19.7
ネギハモグリバエ	雌	57.2	34.0	23.9
	雄	55.1	32.6	22.4

—: 羽化しなかったことを示す。

2)。25°Cにおける発育日数(卵~羽化)は、ナモグリバエで約20日、ネギハモグリバエで22~24日であった(KEMMOCHI et al., 2015; 表-3)。これは殺傷寄生の寄生バチの発育日数(*H. varicornis*: 9~13日, *D. isaea*: 13~16日, *C. pentheus*: 15日, *N. formosa*: 17日)(西東, 1997; 松田ら, 2009)より長く、同じ飼いで殺し寄生を行う *Dacnusa sibirica* の発育日数(16~17日)(ABE et al., 2005)と比べても長い。温度と発育日数の関係(表-3)から計算された発育零点と有効積算温度は、ナモグリバエに寄生させた場合はそれぞれ雌が8.5°Cと333日度、雄が8.5°Cと322日度、ネギハモグリバエに寄生させた場合は雌が7.9°Cと411日度、雄が8.2°Cと378日度であった。

一方、マメハモグリバエ幼虫に産卵させた場合は羽化しなかった(KEMMOCHI et al., 2015; 表-3)。その原因は、後述するように、寄主の免疫反応によるものである。

ちなみに、マメハモグリバエの生物的防除のため台湾がハワイから導入した *H. circulus* については、産卵数(約140個/雌)、成虫の寿命(雌: 約34日, 雄: 約14日)、性比(ほぼ1:1)等が調べられている(LOPEZ et al., 2004)。

IV ハモグリバエの免疫反応

寄主-寄生者間には免疫反応をめぐる攻防があるが、共進化の結果、最終的に寄生バチに軍配があがるという(CARTON and NAPPI, 1991)。寄生バチは産卵の際、毒液やポリドナウイルス等を注入して免疫反応(血球による包囲化など)を回避している(PENNACCHIO and STRAND, 2006)。事実、*H. circulus* をナモグリバエやネギハモグリバエに産卵させると包囲化は観察されなかった(KEMMOCHI et al., 2015; 表-4; 図-2 A, B)。一方、マメハモグリバエに産卵させると卵と幼虫はハエの血球によって包囲され、蛹化することなく死滅した(KEMMOCHI et al., 2015; 表-4; 図-2 C, D)。同様の包囲化は静岡県で採集された *H. circulus* ばかりでなく沖縄県の *H. circulus* においても観察され、さらにトマトハモグリバエでも本種の包囲化が認められた(KEMMOCHI et al., 2015)。我が国においてマメハモグリバエとトマトハモグリバエから *H. circulus* がほとんど採集されない理由はこうした免疫反応によって説明できよう。ナモグリバエやネギハモグリバエの免疫反応を回避するメカニズムはマメハモグリバエとトマトハモグリバエに対しては通用しないことになる。

マメハモグリバエは1970年代以降、世界各地に分布を広げてきたが、その中心地はフロリダとされている(MINKENBERG, 1988)。トマトハモグリバエも世界各地に分布を広げつつあるが、その起源は北米南部~南米とされている(岩崎ら, 2000)。両種とも我が国にとっては侵入種である(西東, 1992; 岩崎ら, 2000; 阿部, 2015)。共進化の面から考えると、我が国の *H. circulus* はこれら侵入種との相互関係の歴史が浅いため、免疫反応回避機構を未だ獲得していないとも考えられる。しかし、先に述べたように、マメハモグリバエの侵入地であるカリフォルニアやハワイ等でも *H. circulus* は主要種となっている。この事実は侵入地における共進化という見方からは説明できず、別の理由が存在することにな

表-4 *Halticoptera circulus* の卵と幼虫の包囲化率 (%)

寄主ハモグリバエ	産卵後の日数							
	1日		3日		5日		7日	
	卵	卵	幼虫	卵	幼虫	卵	幼虫	
マメハモグリバエ	0	1.1	66.7	10.2	91.4	5.1	100	
ナモグリバエ	0	0	0	0	0	—	0	
ネギハモグリバエ	0	0	0	0	0	—	0	

—: 卵はすべて幼虫になっていたことを示す。

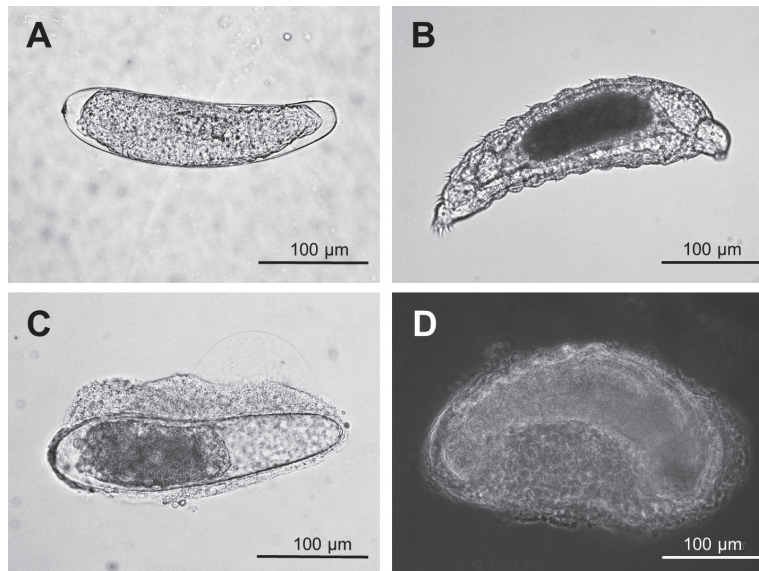


図-2 *Halticoptera circulus* の健全な卵 (A) と幼虫 (B), およびマメハモグリバエによって包囲化された卵 (C) と幼虫 (D)

る。例えば、マメハモグリバエやトマトハモグリバエが新天地に運ばれた際、免疫反応回避機構を有する *H. circulus* が寄生していた可能性もある。

寄生バチに対する免疫反応に関与する要因として寄主のサイズやトレードオフが知られている。カイガラムシに寄生するコバチの場合、齢期の進んだ幼虫に産卵するほど包囲化されやすい (KAPRANAS and TENA, 2015)。しかし、*H. circulus* の包囲化はマメハモグリバエ幼虫の齢期にかかわらず観察されたことから、寄主サイズの関与は考えにくい。トレードオフについては、ショウジョウバエが寄生バチの包囲化にコストをかけると、その分、種内競争に弱くなるというものであるが (KRAAIJEVELD and GODFRAY, 1997)、こうしたトレードオフはハモグリバエでは知られていない。

以上の知見を総合すると、詳細は不明であるが、*H. circulus* の中にマメハモグリバエとトマトハモグリバエの免疫反応を回避できる個体群とできない個体群が存在するようである。

おわりに

ハモグリバエのリサージェンスを防止するうえで殺虫剤抵抗性の寄生バチは大きな意義を持っている。我が国の *H. circulus* は有機リン剤や合成ピレスロイド剤ばかりでなく他のグループの殺虫剤に対しても抵抗性を示す可能性がある。各殺虫剤に対する反応特性の理解が深まれば、それに合わせた IPM を考案できるだろう。とり

わけ、ナモグリバエとネギハモグリバエの IPM における素材として有望である。これに対し、マメハモグリバエとトマトハモグリバエの IPM には利用できないとみられる。その原因となっている免疫反応については、今後、多面的に検討したい。

最後に、*H. circulus* の採集にご協力いただいた井村岳男氏、貴島圭介氏、ならびに土井 誠氏に深謝する。

引用文献

- 1) AAMER, N. A. and E. M. HEGAZI (2014): Egypt. J. Biol. Pest Co. 24 : 301 ~ 305.
- 2) ABE, Y. et al. (2005): Eur. J. Entomol. 102 : 805 ~ 807.
- 3) 阿部芳久 (2015): 植物防疫 69 : 733 ~ 737.
- 4) BAKER, J. E. et al. (1998): Insect Biochem. Mol. Biol. 28 : 1039 ~ 1050.
- 5) CARTON, Y. and A. NAPPI (1991): Acta Oecol. 12 : 89 ~ 104.
- 6) CULLINEY, T. W. and W. T. NAGAMINE (2000): Proc. Hawaiian Entomol. Soc. 34 : 101 ~ 113.
- 7) DOGANLAR, M. (2006): J. Appl. Sci. Res. 2 : 168 ~ 183.
- 8) HUANG, D. (1991): Sinozoologia 8 : 399 ~ 411.
- 9) HERNÁNDEZ, R. et al. (2011): J. Insect Sci. 11 : Article 61.
- 10) 井村岳男 (2005): 奈良農技七研報 36 : 29 ~ 39.
- 11) 岩崎暁生ら (2000): 植物防疫 54 : 142 ~ 147.
- 12) JOHNSON, M. W. and A. H. HARA (1987): Environ. Entomol. 16 : 339 ~ 344.
- 13) KAMIJO, K. (1978): Kontyû 46 : 455 ~ 469.
- 14) ——— (1983): Annl. Hist.-Nat. Mus. Natn. Hung. 75 : 295 ~ 311.
- 15) KAPRANAS, A. and A. TENA (2015): Annu. Rev. Entomol. 60 : 195 ~ 211.
- 16) KEMMOCHI, T. et al. (2015): Bull. Entomol. Res. DOI: 10.1017/S0007485315000930.
- 17) 小西和彦 (1998): 農環研資料 22 : 27 ~ 76.
- 18) KRAAIJEVELD, A. R. and H. C. J. GODFRAY (1997): Nature 389 : 278 ~ 280.
- 19) LOPEZ, E. D. F. et al. (2004): Internat. Symp. Trop. Agric. Agrobiotechnol. Dec. 7-9 : 301 ~ 307.

- 20) MASON, G. A. and M. W. JOHNSON (1988): J. Econ. Entomol. **81**: 123 ~ 126.
 21) MATSUDA, K. and T. SAITO (2014): Crop Prot. **55**: 50 ~ 54.
 22) 松田健太郎 (2009): 応動昆 **53**: 189 ~ 191.
 23) MINKENBERG, O. P. J. M. (1988): Bull. OEPP/EPPO Bull. **18**: 173 ~ 182.
 24) PENNACCHIO, F. and M. R. STRAND (2006): Annu. Rev. Entomol. **51**: 233 ~ 258.
 25) PEREZ-MENDOZA, J. et al. (2000): J. Econ. Entomol. **93**: 31 ~ 37.
 26) RATHMAN, R. et al. (1992): ibid. **85**: 15 ~ 20.
 27) 西東 力 (1992): 植物防疫 **46**: 103 ~ 106.
 28) ——— (1997): 同上 **51**: 530 ~ 533.
 29) ———ら (1996): 応動昆 **40**: 127 ~ 133.
 30) ———ら (2008): 同上 **52**: 225 ~ 229.
 31) SAITO, T. (2004): Appl. Entomol. Zool. **39**: 203 ~ 208.
 32) ——— et al. (2008): ibid. **43**: 617 ~ 624.
 33) SCHUSTER, D. J. and J. F. PRICE (1985): Proc. Fla. State Hort. Soc. **98**: 248 ~ 251.
 34) ——— et al. (1991): Environ. Entomol. **20**: 720 ~ 723.
 35) SPOLLEN, K. M. et al. (1995): J. Econ. Entomol. **88**: 192 ~ 197.
 36) TAKADA, H. and K. KAMIJO (1979): Kontyû **47**: 18 ~ 37.
 37) 徳丸 晋 (2006): 応動昆 **50**: 63 ~ 65.
 38) ———・阿部芳久 (2006): 同上 **50**: 341 ~ 345.
 39) TRUMBLE, J. T. (1985): Agric. Ecosyst. Environ. **12**: 181 ~ 188.
 40) ——— and N. C. TOSCANO (1983): Can. Ent. **115**: 1415 ~ 1420.

新しく登録された農薬 (28.3.1 ~ 3.31)

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。

「殺虫剤」

- フェンプロパトリンエアゾル
 23779: ベニカカミキリムシエアゾール (住友化学園芸) 16/3/2
 23780: ロビンフッド (住友化学) 16/3/2
 フェンプロパトリン: 0.020%
 りんご・なし: ヒメボクトウ: 収穫前日まで
 りんご: カミキリムシ類: 収穫前日まで
 樹木類: ケムシ類
- シアントラニリプロール・チアメトキサム粒剤
 23783: ミネクトデュオ粒剤 (シンジェンタ ジャパン) 16/3/16
 シアントラニリプロール: 0.50%
 チアメトキサム: 0.30%
 ブロッコリー: アブラムシ類, コナガ: は種覆土後~育苗期後半, アオムシ, ハイマダラノメイガ: 育苗期後半
 レタス: アブラムシ類, オオタバコガ, ナモグリバエ, ネキリムシ類: 育苗期後半
 きゅうり: アブラムシ類, コナジラミ類, トマトハモグリバエ: 鉢上げ時~育苗期後半
 なす: アブラムシ類, コナジラミ類, ハモグリバエ類, ミナミキイロアザミウマ: 鉢上げ時~育苗期後半
 トマト: アブラムシ類, コナジラミ類, ハモグリバエ類: 鉢上げ時~育苗期後半
 ピーマン: アザミウマ類, アブラムシ類: 鉢上げ時~育苗期後半
 キャベツ: アオムシ, アブラムシ類, コナガ, ハイマダラノメイガ: は種覆土後~育苗期後半, 定植時
 はくさい: アブラムシ類: は種覆土後~育苗期後半, アオムシ: 育苗期後半, コナガ: 育苗期後半, 定植時
- ミヤコカブリダニ剤
 23784: システムミヤコくん (石原産業) 16/3/16
 ミヤコカブリダニ: 100頭/パック

野菜類 (施設栽培): ハダニ類: 発生直前~発生初期

「殺菌剤」

- ベンチオピラド・メパニピリム水和剤
 23785: ピカットフロアブル (三井化学アグロ) 16/3/16
 ベンチオピラド: 8.0%
 メパニピリム: 10.0%
 きゅうり・トマト・ミニトマト・いちご: 灰色かび病, うどんこ病: 収穫前日まで

「除草剤」

- DCMU 水和剤
 23781: 丸和カーメックス D (丸和バイオケミカル) 16/3/2
 DCMU: 80.0%
 だいず: 一年生雑草
 ばれいしょ: 一年生雑草
 さとうきび: 一年生雑草, 広葉雑草
 りんご・もも・かき・かんきつ・うめ: 一年生雑草
 桑: 一年生雑草
 パイナップル: 一年生雑草
 水田作物 (水田畦畔): 一年生雑草
 樹木等: 一年生雑草, 多年生広葉雑草
- DCMU 水和剤
 23782: 丸和カーメックス顆粒水和剤 (丸和バイオケミカル) 16/3/2
 DCMU: 80.0%
 さとうきび (春植又は夏植): 一年生雑草, 一年生及び多年生広葉雑草
 さとうきび (株出): 一年生雑草, 一年生及び多年生広葉雑草
 パイナップル: 一年生雑草
 水田作物 (水田畦畔): 一年生雑草
 樹木等: 一年生雑草