



Title	ハモグリバエ土着寄生蜂類の多彩な生態：天敵利用に向けて
Author(s)	杉本, 毅
Citation	makoto. 2003, 124, p. 2-7
Version Type	VoR
URL	https://doi.org/10.18910/85802
rights	
Note	

The University of Osaka Institutional Knowledge Archive : OUKA

<https://ir.library.osaka-u.ac.jp/>

The University of Osaka

ハモグリバエ土着寄生蜂類の多彩な生態

—— 天敵利用に向けて ——

近畿大学 農学部

教授 杉 本 毅

はじめに

わが国の食料自給率は先進国のなかで際だって低いのに、農産物の輸入はなお増加の一途を辿っている。これに伴って、ここ20年ほど、農水省植物防疫所の懸命な検疫にもかかわらず新種害虫類の侵入定着が頻発し、まさに害虫のグローバル化が進みつつある。特に、体長1mm前後の微小害虫の侵入が近年の特徴で、花の蕾の隙間に隠れたり、葉の組織内に産みつけられた微小な卵として持ち込まれるなど植物防疫官の鋭い眼力をもってしても完璧は期し難い。本誌118号で紹介されたマメハモグリバエは、10年余り前に欧米先進国から侵入したと考えられ、侵入時にすでに高い殺虫剤抵抗性を備えていた難防除害虫である。爾来、欧州から天敵寄生蜂類を輸入して生物的防除が行われている。一方、わが国には200種以上のハモグリバエ類が生息し、多種の土着寄生蜂類の攻撃にさらされている。近年、「環境にやさしい」害虫防除手段としてこれらの土着寄生蜂類を含む天敵類の利用に大きな関心が寄せられている。本稿ではハモグリバエ類をとりまく土着寄生蜂類に見られる多彩な生態特性と興味深い寄生戦略についてご紹介し、諸賢の天敵利用についてのご理解に供したい。なお、正式な学術用語として「捕食寄生蜂」があるが、本稿では便宜上「寄生蜂」を用いる。

多彩な生態分化

わが国各地の園芸施設で採集されたマメハモグリバエから4科28種もの土着寄生蜂類が確認された。これらの寄生様式は多様で、ま

ず種によって幼虫寄生、幼虫・蛹寄生、蛹寄生などが見られるが卵寄生はない。さらに、本稿で後程詳述するが、寄主利用様式も母蜂が寄主を殺してから産卵、寄生する、いわゆる殺傷寄生性、寄主を生かしながら寄生し、自らの発育完了後殺す、飼殺し寄生性の双方の様式を持つ種が含まれる。厳密な意味での単食性種はなく、ハモグリバエ科だけを寄主とする狭食性種から、潜葉性のガ類、甲虫類、ハバチ類をも寄主とする広食性種まであり、さらに任意的高次寄生性の種もいる。また、多くは旧北区、さらには新北區にも分布するが、熱帯、亜熱帯圏にも分布する種もいる。このように、種類が多いだけでなく、生態分化が多彩に進んでいる点が大きな特徴である。

温度特性

表1に、ハモグリバエ5種とともに、それらの寄生蜂類のうち8種の発育零点と発育高温限界を示した。わが国のハモグリバエ類は、その分布域によって、北方系と南方系に仕分けできるようである。表1において、前2種の温度特性が後3種に比べて低温域に偏っているわけが納得できる。寄生蜂についても、同様にして旧北区、全北区に分布する北方系と熱帯、亜熱帯をも分布圏とする南方系に2分してみた。種1は、発育零点は高いのに、発育高温限界が際だって低いのが特徴的で、適温範囲が狭い。旧北区北部に分布する導入種2は、発育零点は最も低かったが、意外と発育高温限界が高かった。総じて、北方系寄生蜂類の温度特性は、北方系ハモグリバエ類より高いが、多少低めの種もいるとはいえ、

表1 ハモグリバエ類とその寄生蜂類の温度特性

種 名	発育零点 ^{a)} (°C)	発育高温限界 ^{a)c)} (°C)
ハモグリバエ類 (♀)		
北方系		
1 キツネノボタンハモグリバエ	3.4	25～30
2 ナモグリバエ	6.0	25～30
南方系		
3 ナスハモグリバエ	8.1	30～35
4 インゲンハモグリバエ	8.4	30～35
5 マメハモグリバエ ^{b)}	9.1	30～35
寄生蜂類 (♀)		
北方系		
1 <i>Diglyphus minoeus</i>	8.3	25～30
2 <i>Dacnusa sibirica</i> ^{b)}	5.6	30～35
ハモグリコマユバチ		
3 <i>Pnigalio katonis</i>	6.7	30～35
4 <i>Chrysocharis pentheus</i>	6.8	30～35
5 <i>Diglyphus isaea</i>	7.7	30～35
イサエアヒメコバチ		
6 <i>Diglyphus pusztenis</i>	8.8	30～35
南方系		
7 <i>Hemiptarsenus varicornis</i>	8.5	38～
8 <i>Neochrysocharis formosa</i>	8.8	38～
ハモグリミドリヒメコバチ		

a): 卵～羽化までの発育, b): 土着種でない

c): 飼育温度の上昇につれ, 発育所要日数が反転遅延したときの温度

南方系ハモグリバエ類のそれに近かった。しかし、南方系の寄生蜂種7、8は、南方系ハモグリバエ類よりもさらに高温適応的であった。このため、これらの寄生蜂が高温多湿なわが国の園芸施設内で優占種になった。

群集としての特徴

種多様性・普遍性: わが国で、比較的研究が進んでいる北方系ハモグリバエ3種、すなわちナモグリバエ、キツネノボタンハモグリバエ、スイカズラハモグリバエの寄生蜂群集についてみると、いずれも多種の寄生蜂からなり、それらの食性が広いため、寄主種が異なっても構成種は極めて似通っている。とはいえ、寄主種が北方系か南方系かの違いを反映して、多少の差異もみられる。これらの寄生蜂類について見ると、優占的な南方系寄生蜂

類のうち、表1の種8は、温度特性の違いから北方系寄主とは発生の同調性に大幅なずれがあるため極めて劣勢であったし、種7にいたっては寄生の記録すらなかった。いずれにしても、わが国では、豊かな土着寄主類をベースに、多種からなる、普遍性に富んだ寄生蜂コンプレックスがすでに構築されていたことがわかる。

群集構造の遷移: 上記3種の北方系ハモグリバエ類の寄生蜂群集の構造は、いづれも一定不変でなく、多分に温度特性の違いを反映して寄主種は同じくても季節や場所によってダイナミックな遷移がみられる。春発生に限ってみても、まず4月後半からコマユバチ科の活動が目だち、間もなくヒメコバチ科にとって替わられる。高度の異なる地点におけるスイカズラハモグリバエの寄生蜂群集を比較す

ると、京都市の平地ではヒメコバチ類を中心として種多様度の高い群集が、一方、京都市比叡山や長野県軽井沢などの高地では平地で劣勢であった表1の種1を圧倒的優占種とする種多様度の低い群集が形成されている。

寄主同調性・寄主転換：上記3種の北方系ハモグリバエ類については、近畿地方の平地では毎年9月末頃から翌年のせいぜい6月前半まで被害葉が見られ、4月末頃から寄生蜂の攻撃が活発化する。これらのハエの夏期の発生は、普通、平地では見かけられない。これら北方系ハモグリバエ類の温度特性は、既往のとおり寄生蜂類に比べて低いので、春にはハエの発生が先行するが早々に終息するので、夏前には寄生蜂が取り残され、両者の発生の同調性にずれが生じる。そこで、春、寄主に遅れて発生した北方系寄生蜂類は、春発生の寄主種を利用した後、さらに遅れて発生する南方系寄生蜂類とともに、夏～秋の高温期には夏発生のハモグリバエ類の他に、潜葉性ガ類など他の潜葉虫類を代替寄主として利用してきたようである。以上のように、寄生蜂群集は、各構成種独自の温度特性や食性などに制約を受けながら季節進行にともなってダイナミックに寄主転換を行い、侵入して間もない南方系のマメハモグリバエさえもすでにメニューに取込み、寄主資源として利用している。

2つの寄生戦略

現在、アリストライフサイエンス(株)から輸入販売されているマメハモグリバエのオランダ産天敵製剤「マイネックス」には、下記の2種の寄生蜂が混合されている。これらの寄生蜂の寄生様式(以下寄生戦略とよぶ)には際だった相違が見られる。イサエアヒメコバチの母蜂は、鋭い産卵管によってハエ幼虫に毒液を注射して殺し、その死骸の側に産卵する。ふ化した蜂幼虫は死んだハエ幼虫に外側から食いつく。他方、ハモグリコマユバチの母蜂はハエ幼虫の体内に卵を産みつけるが殺さない。ふ化した蜂幼虫は成育を続けるハエ

幼虫の体内でともに成長し、ハエが蛹になるとこれを食い尽くしてやがて羽化する。

近年、寄生蜂類の寄生戦略は、イサエアヒメコバチに見られるように殺したり永久麻痺させた寄主に寄生する殺傷寄生(Idiobiont)とハモグリコマユバチに見られる寄主を生かしたまま寄生する飼殺し寄生(Koinobiont)に2分できるとの説が世界的に有力である。まず、これら2つの寄生戦略の起源と差異について詳述した後、筆者がかって研究したハモグリバエ寄生蜂類の実例をご紹介します。

どちらが寄生の本流？

寄生蜂類の進化の跡を遡ると、殺傷して不動にした寄主に産卵し、ふ化幼虫は外部からその寄主を食う、「殺傷寄生」する外部捕食寄生蜂が寄生戦略の本流といわれている(内部

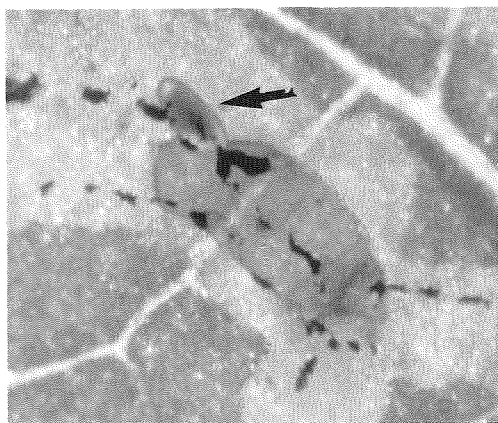


図1 ヒメコバチ科寄生蜂に殺傷寄生されたハモグリバエ幼虫。ハチ幼虫(矢印)が殺されたハエ幼虫に食いついている。

捕食寄生するものもいる)(図1)。もっとも、こうした寄主利用のしかたは、狩蜂などにいたるまで膜翅目昆虫の間で一貫して見られる様式である。不動にされた寄主はゴミムシなどの清掃昆虫の餌食になりやすいので、安全で保護的な場所に住む昆虫類、たとえば樹木穿孔虫類や潜葉虫類などが寄生のターゲットとなった。その後、進化の流れは、植物上などオープンな場所で自由生活する多くの昆虫類をもターゲットとして利用する方向に進ん

だと考えられているが、この場合には殺傷寄生された寄主は無抵抗状態で露出されたままになるので清掃昆虫などへの対策が不可欠である。かくして、寄主を殺傷するのではなく、毒液によって産卵の間だけ一時的に麻痺させ、その間に寄主の体表に産卵するグループがあらわれた。これがヒメバチ類などで見られる「飼殺し寄生」する外部捕食寄生蜂である。ところで、この場合の難題は、噛みつきなどによる寄主の反撃であり、現にガの大きな幼虫に産卵しようとした母蜂が噛み殺されるのがしばしば観察される。このように、母蜂の産卵活動は大きなリスクを伴っている。この難題の解決策として、反撃力の弱い、小さくて未熟な相手を寄主として利用するグループがあらわれた。こうした寄主は反撃力が弱いので一時麻痺の必要がない。そのかわりに、寄主のからだが小さいのでその内部に産卵し、卵や若齢幼虫の姿で寄主が十分な養分を提供できるまでに大きく成長するのを待って、その後それを旺盛に食べて急速に成長するように進化した。ただし、この場合には寄主にとって体内に産下された卵は「異物」であるから、寄主による免疫反応（生体防御反応とよばれる）が起こる。この新たな障害の突破に成功したグループがハモグリコマユバチなどの「飼殺し寄生」する内部捕食寄生蜂と考えられている。しかし、この難関の突破機構は極めて

種特異的にならざるをえないので、このグループの寄生蜂では寄主範囲が狭い。以上見てきたように、昆虫寄生の本流は「殺傷寄生」であり、「飼殺し寄生」はそれから派生した寄生戦略ということになる。

卵形成に見られる2つの様式

表2は上記の2つの寄生戦略の特徴の比較であるが、上から5項目まではすでに触れたので説明を省く。ところで、昆虫の卵形成の様式には大きく分けて、雌成虫は生涯産むべき卵を羽化時までに形成し終える事前卵形成 pro-ovigenic と羽化後に卵形成と産卵が平行してガラガラと進む同時卵形成 synovigenic の2つの様式が認められている。表2を見ると、2つの寄生戦略の間で卵形成に関する特性が対照的なまでに異なることが分かる。この違いが生じた理由はつぎのように考えられている。殺傷寄生蜂は、上述のように寄主が保護的場所に潜んでいるので頻繁に出会うことは難しく、こうした状況では事前卵形成よりも同時卵形成の方が有利であろう。さらに、コストの高い大型の有黄卵（卵黄をもつ卵）を産むためにタンパク質の獲得が必要であり、頻繁に寄主体液摂取をするようになった。寄主体液摂取とは、母蜂が産卵管で寄主の体表に孔を開けて滲み出る体液を食べる行動である。一方、未熟寄主に産卵する飼殺し寄生の場合

表2 寄生蜂類に見られる2つの寄生戦略の比較

	殺傷寄生	飼殺し寄生
寄主	主に保護的な場所にいる	主に開けた場所にいる
寄生様式	主に外部寄生	主に内部寄生
寄主への麻酔、殺傷	必ずする	外部寄生の場合一時麻酔
寄主による生理的抑制	外部寄生の場合ない	内部寄生の場合強い生体防御反応
寄主範囲	広い	狭い
雌蜂 寿命	長い	長い
卵形成様式	同時卵形成	ほとんど事前卵形成
卵の構造	大型で有黄卵	小型で無黄卵
寄主体液摂取	頻繁にする	しない

には、事情はずいぶん異なったことであろう。自然界では寄主の成育途中における死亡リスクはたいへん高いので、それらに寄生している寄生蜂の死亡リスクも当然高くなる。そこで、リスク分散のため羽化時にコストの低い小型の無黄卵（卵黄を欠く卵）を多数形成するようになったと考えられている。そのかわり、寄主体内に産下された卵は多くの場合寄主体液から養分を吸収するので、寄主体液摂取を必要としないと考えられている。

殺傷寄生蜂による寄主の使い分け

これまでの議論から、飼殺し寄生の母蜂は小さくて未熟な、できるだけ反撃力の弱い寄主に産卵するのが有利であり、逆に殺傷寄生の母蜂は子孫に十分な養分を保証するためできるだけ大きい成熟寄主に産卵する方が有利なことが分かる。事実、つぎの実験の結果

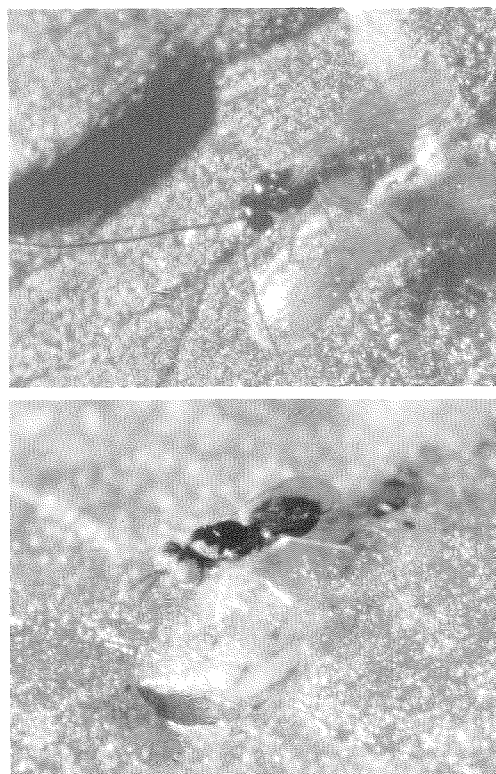


図2 ハモグリバエ幼虫を攻撃するコマユバチ *D. rufiventris* (上) とヒメコバチ *C. pentheus* (下) の雌成虫 (ともに体長1.0~1.5mm)

を見るとこの点がうなづける。下記の2種の寄生蜂に若齢から蛹化直前までの種々の大きさのキツネノボタンハモグリバエ幼虫を与えて寄生をさせた。飼殺し寄生のコマユバチ *Dapsilarthra rufiventris* では(図2上)、寄生によって得られた子世代成虫の大きさ、寿命、産卵数は寄生したハエ幼虫の大きさに左右されなかった。しかし、殺傷寄生のヒメコバチ *Chrysocharis pentheus* では(図2下)、寄主が小さいほどこれらの値も劣った。殺傷寄生では小さな寄主に寄生することは子孫にとって明らかに不利なことが分かる。

ところで、*C. pentheus* の母蜂も寄主体液摂取を頻繁に行い、この活動によっても寄主を殺す。したがって、寄主は寄生と寄主体液摂取の両方によって殺される。上記2種の寄生蜂に実験的に種々の齢期のハエ幼虫を与えて攻撃させ、蜂の羽化率を比較した(表3)。*D. rufiventris* では羽化率(=寄生率)は寄主の大きさに関係なく50%前後であったが、*C. pentheus* ではこれとはずいぶん様相が異なった。こちらの羽化率は、寄生蜂に殺されたハエ幼虫数に対する子世代の蜂が羽化できたハエ幼虫数の割合で表わされている。これに並行して行った他の実験から、殺されたのにハチが羽化しなかったハエ幼虫は寄主体液摂取による死亡と見なしてよいことが分かった。したがって、母蜂は小さなハエ幼虫を餌用に、大きな幼虫を産卵用に使い分けたことがうかがえる。さらにもう1つ驚いたことに、羽化した成虫の雌率までが寄主の大きさに著しく影響されたことである。多くの寄生蜂はご存じの通り半数倍数性で、受精卵からは雌の、未受精卵からは雄の子孫が生まれる。そして、いづれの卵を産むか、すなわち子孫の性の決定は母蜂に委ねられている。したがって、*C. pentheus* の母蜂はハエ幼虫の大きさを判別して、大きなハエ幼虫には種族維持上、重要度の高い雌卵を選択的に産んだことになる。このことは、他の実験によっても裏付けられた。さらに、こうした合理的な寄主の使い分けは、ハモグリバエ幼虫に寄生する殺傷

表3 *C. pentheus*と*D. rufiventris*の羽化率と雌率に対する寄主齢期の影響

寄主齢期	供試寄主数	羽化率 (%)	雌率 (%)
<i>C. pentheus</i>			
1 齢	6 8	2.9	0
2 齢	1 9 2	2 4.5	4.2
3 齢前半	2 0 9	4 7.9	2 2.0
後半	1 0 2	5 5.9	7 7.2
<i>D. rufiventris</i>			
1 齢	3 4	5 5.9	6 8.4
2 齢	4 2	5 7.1	7 0.8
3 齢前半	4 8	4 7.9	7 8.2
後半	2 9	5 8.6	8 8.2

寄生性のヒメコバチ類の間では普通に見られる現象であることも分かった。

以上から、ヒメコバチ類の間では殺傷寄生にともなう寄主利用上の弱点は、母蜂による寄主の大きさに応じた上記2通りの合理的な寄主の使い分けによって極めて巧妙に補われていることが分かる。

おわりに

近年、わが国でも天敵利用が次第に普及して野菜、花などの施設栽培において主に外国からの導入天敵が利用され、一方、農水省は農薬使用量半減を目標に「総合的病害虫管理プロジェクト」を立ち上げて技術開発中であるが、害虫防除の主たる手段は性フェロモンと天敵に絞られてきている。このように、わが国でも徐々に天敵利用の気運が高まってきた。他方、近年、導入生物による生態系へのリスクが世界的に問題視され、天敵もその例外でないだけに土着天敵の利用が望まれる。土着天敵の利用法には、工場で大量生産された天敵を農薬散布の要領で利用する、いわゆる生物農薬的利用法のほかに、野外に生息する天敵を保護、増強しながらその力を利用する保全的利用法がある。前者の場合には、利用すべき優良候補種の選定基準としてこれまで繁殖能力、温度特性、探索能力などが重要

視されてきたが、上記の寄生戦略も重要特性として考慮されるべきであろう。後者については、ハモグリバエ類についてみると、上記のようにわが国にはすでに濃密な寄生蜂群集が形成されている。多くのハモグリバエ類は道端や畦畔の雑草を食草とするだけに、これら雑草の適切な管理が重要となる。これは、とりまなおさず、土着天敵利用問題とはほ場も含めた生態系全体の管理問題であることを示している。