



岐阜大学機関リポジトリ

Gifu University Institutional Repository

オンシツコナジラミとタバココナジラミの種間関係
とタバココナジラミのバイオタイプ変遷に関する生
態学的研究

メタデータ	言語: Japanese 出版者: 公開日: 2018-11-01 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 杖田, 浩二 メールアドレス: 所属:
URL	http://hdl.handle.net/20.500.12099/73140

オンシツコナジラミとタバココナジラミの
種間関係とタバココナジラミのバイオタイプ
変遷に関する生態学的研究

2017年

岐阜大学大学院連合農学研究科

杖 田 浩 二

オンシツコナジラミとタバココナジラミの
種間関係とタバココナジラミのバイオタイプ
変遷に関する生態学的研究

杖 田 浩 二

目次

第1章 緒論	1
第2章 オンシツコナジラミとタバココナジラミの種間関係について	
第1節 温室内のトマトにおけるコナジラミ2種の発生実態	6
第2節 コナジラミ2種の発生時期とトマト株内分布の差に影響する要因について	27
第3章 タバココナジラミの優占バイオタイプが変遷する現象に影響する要因	
第1節 タバココナジラミバイオタイプBとQの発育および繁殖力の差、バイオタイプ間の相互作用が変遷現象に与える影響	62
第2節 殺虫剤使用がバイオタイプの変遷現象に与える影響	84
第4章 総合考察	104
第5章 摘要	113
謝辞	115
引用文献	116

第1章 緒論

オンシツコナジラミ *Trialeurodes vaporariprum* とタバココナジラミ *Bemisia tabaci* は、カメムシ目(Hemiptera) コナジラミ科 (Aleyrodidae) に属する昆虫で、近縁種である。両種は、熱帯から亜熱帯地域にかけて世界中に広く分布する農業害虫である。オンシツコナジラミは 200 種類以上、タバココナジラミは 600 種類以上の寄主植物が報告されており (Russell, 1977; Oliveria et al., 2001)、極めて食性が広い。そのため、アブラナ科、ウリ科、ナス科、マメ科、キク科などの野菜や花卉を中心に、多様な植物の害虫として記載されている (日本応用動物昆虫学会, 2006)。両種は非休眠性で、発育期間が短く繁殖力が高い。そのため、温室では個体群の急速な成長と、すべてのステージからなる安定した個体群の形成を可能にしており (中沢・林, 1975)、施設栽培の野菜や花卉などの園芸作物では被害が深刻になることが多い。両種の被害は多様で、吸汁による生育不良といった直接的な被害だけでなく、葉に付着した排泄物にカビが生えるすす病により光合成能力の低下や (Hussey et al., 1958; Yee et al., 1996) 果実等の汚染を引き起こす。さらに、両種は様々な植物病原性ウイルスを媒介する (Yamashita et al., 1979; Markham et al., 1994)。特に、タバココナジラミは近年世界中で問題となっているトマト黄化葉巻病の原因となるトマト黄化葉巻病ウイルス (Tomato yellow leaf curl virus; TYLCV) やキュウリ退緑黄化病ウイルス (Cucurbit chlorotic yellow virus; CCYV) を媒介する。両種は殺虫剤抵抗性が発達していることから、様々な作物で重要かつ難防除の害虫となっている。そのため、両種コナジラミの防除に関する研究は、各国で活発に行われている。わが国においても、効果的な殺虫剤の検討だけでなく、効果の高い散布器具の検討 (Saito, 2005)、防虫ネットや近紫外線除去フィルムによる侵入抑制 (嶋田, 1994; 小川・内川, 2004)、寄生蜂 (松井, 1995a) や昆虫寄生性糸状菌の利用 (西東, 1992; 太田ら, 1998)、栽

培終了後に施設を密閉して太陽熱を利用した根絶方法 (杖田ら, 2007) など、防除に関する多面的な研究が行われている。

両種コナジラミは広食性で、共通する寄主植物も多い。トマト *Solanum lycopersicum* のような共通する寄主植物では、両種は同所的に発生するが、その種間関係についてはほとんど調査されてこなかった。両種成虫の体長は 1mm 以下と小さく、その形態は酷似している (図 1)。そのため肉眼での識別は困難であり、これまでに両種の発生時期や寄生葉位が混同して調査されてきた可能性がある。また、両種コナジラミ成虫は、主に寄主植物の葉裏に定位し、吸汁、交尾、産卵を行う。両種の幼虫は、孵化幼虫が固着場所を探索するまでの期間は移動するものの、それ以降の未熟ステージは葉裏で固着し、吸汁、発育する。このように、両種には餌や住み場所といった資源が共通している。共通の資源を利用する 2 種が同所的に発生する条件下では、種間の相互作用により寄生部位が影響を受ける可能性が考えられる。つまり、一方の種が他方の種に対して、排他的に作用したり、相乗的に作用する可能性である。しかし、オンシツコナジラミとタバココナジラミ間における種間の相互作用については明らかにされてこなかった。両種コナジラミは数種の殺虫剤に抵抗性を発達させているだけでなく、殺虫剤感受性が種間で異なる (Elhag et al., 1983; Omer et al., 1992; Bi et al., 2002)。また、現在コナジラミ類の天敵農薬として、オンシツツヤコバチ *Encarsia formosa* とサバクツヤコバチ *Eretmocerus eremicus* が市販されているが、両種寄生蜂の宿主選好性は異なり、前者はオンシツコナジラミを、後者はタバココナジラミを主に利用すると報告されている (松井・中島, 1991; 松井, 1995b; Hoddle et al., 1998)。そのため、両種コナジラミの発生時期や寄生葉位の差、そしてこれらに影響する要因を明らかにすることは、効果的な防除につながると考えられる。

一方、タバココナジラミ種内には、形態的な差は認められないものの、寄主

適合性やウイルスの媒介能力の差などから、少なくとも 24 種類以上のバイオタイプが存在すると考えられている (Costa and Brown, 1991; Bedford et al., 1994; Perring, 2001)。現在、わが国には在来のバイオタイプを含む 4 つのバイオタイプが確認されているが、農業生産において問題となるものは、バイオタイプ B とバイオタイプ Q である。タバココナジラミバイオタイプ B とバイオタイプ Q は、オンシツコナジラミと同様に侵入害虫であり、それぞれ 1989 年と 2005 年に国内で初確認され (中村, 1975; 大戸, 1990; Ueda and Brown, 2006)、その後急速に分布を拡大した (浜村, 1997; 本多, 2008)。海外では、外来、もしくはそれまで個体数が少なかったタバココナジラミのバイオタイプが、土着もしくはそれまで個体数が多く優占していたバイオタイプとおき替わる変遷現象が確認されている。例えば、アメリカでは外来のバイオタイプ B が、土着のバイオタイプ A に代わって優占的になったことが報告されている (Brown et al., 1995)。スペインや中国では、バイオタイプ Q の個体数が増加し、これまで優占的であったバイオタイプ B に代わって優占種になったことが報告されている (Simón et al., 1999; Chu et al., 2010)。同様の現象は日本の九州地方や関東地方でも観察されており、これまで数で優占していたバイオタイプ B はほとんど見かけなくなるほど減少し、代わりにバイオタイプ Q の個体数が増加していることが報告されている (樋口ら, 2007; 大井田ら, 2007; 山城, 2007)。両バイオタイプの殺虫剤感受性には差があり (小林, 2007)、バイオタイプ Q はピリプロキシフェンや多くのネオニコチノイド系殺虫剤に対する感受性が低下していることが報告されている (Horowitz et al., 2005; Denny et al., 2010)。そのため、バイオタイプ Q が増加すると効果的な殺虫剤の種類が限定されるため、防除が困難になると予想される。したがって、優占的となるバイオタイプの変遷現象に影響する要因を明らかにすることは、効果的な防除を行ううえで重要と考えられる。

そこで、両種に共通する寄主植物であるトマトを用いて、同所的に発生する

オンシツコナジラミおよびタバココナジラミの発生時期、寄生葉位を調査し、その差を引き起こす要因を解明するとともに、両種間の相互作用の有無およびその影響について検討した (第2章)。さらに、タバココナジラミのバイオタイプ B およびバイオタイプ Q の変遷現象に影響する要因を解明するため、繁殖力の差、両バイオタイプ間の繁殖干渉、殺虫剤使用が与える影響について検討した (第3章)。そして、得られた知見をもとに、コナジラミ類の効果的な防除について検討した。



図1. オンシツコナジラミ成虫(上)とタバココナジラミ成虫(下)。

第2章 オンシツコナジラミとタバココナジラミの種間関係について

第1節 温室内のトマトにおけるコナジラミ2種の発生実態

緒言

オンシツコナジラミとタバココナジラミは広食性の農業害虫であり、トマトのような両種に共通する寄主植物では同所的に発生する。しかし、両種成虫の体長は1mm以下と微小なうえ、形態は酷似している。そのため、同所的に発生する寄主植物における両種の発生活消長の特性は明らかにされてこなかった。両種間には殺虫剤感受性に差があるだけでなく (Elhag et al., 1983; Omer et al., 1992; Bi et al., 2002)、天敵農薬として市販されている寄生蜂のオンシツツヤコバチとサバクツヤコバチの宿主選好性は異なることが報告されている (松井・中島, 1991; 松井, 1995b; Hoddle et al., 1998)。さらに、両種成虫は黄色に誘引されることが古くから報告されており、黄色粘着板が発生予察や大量誘殺に有効であることが報告されている (林, 1999)。したがって、両種の発生時期や生息部位の差を明らかにすることは、適切な殺虫剤や天敵の選択、モニタリングの精度向上に貢献すると期待される。また、両種の成虫と幼虫は同様の資源を利用している。一般的に、共通の資源を利用する2種間には正や負の種間相互作用が期待され、その結果、両種の寄生部位が影響される可能性がある。しかし、コナジラミ2種間の相互作用については、これまで検討されてこなかった。

そこで、商業レベルの温室で栽培されるトマトにおいて、オンシツコナジラミとタバココナジラミの成虫と幼虫の季節的な発生活消長と寄生する葉位を調査した。さらに、両種の分布を解析することで、両種間の相互作用について検討した。

材料および方法

調査は、岐阜大学付属農場内のビニールハウス (7.2m×30m; 2.2a) において、1992年と1993年に実施した。両年ともに5~7月(春期)と9~12月(秋期)に栽培されたトマト(品種:サターン)を用いて行った。7~8月は温室を閉鎖して土壌消毒を行った。調査は栽培期間を通じて実施したが、1992年春期の調査期間は6~7月とした。両年ともに温室内には3畝を設置し、それぞれの畝にトマトを2条植えた。栽植株数は約300とした。トマトの栽培管理は、付属農場の技官によって行われた。殺虫剤散布と摘芯作業の実施日を表1に示した。調査株は、すべての畝の両端と中央付近にある各3株に固定した計27株とした(図2左)。各調査株につき、相対的な上位3複葉(地上約160cm)、中位2複葉(同約100cm)、下位2複葉(同約30cm)を調査葉とし(図2右)、各葉位の調査葉に寄生するコナジラミ成虫を吸虫管で採集した。採集した成虫は実験室に持ち帰り、実体顕微鏡下で種ごとに頭数を調査した。各調査株から、成虫を採取した葉位と同じ葉位から小葉を2枚ずつ採集し、実体顕微鏡下で葉裏に寄生する幼虫数を種ごとに計測した。両種コナジラミの同定は、大戸(1990)に従った。調査は、原則として週1回実施した。

結果

1) 両種コナジラミの成虫と幼虫の季節的消長

両種コナジラミ成虫数の推移を図3に示した。春期の両種コナジラミ成虫数は、両年ともに6月上旬から7月上旬にかけて増加した。また、両年ともにオンシツコナジラミの方がタバココナジラミより多く発生する傾向が認められた。ピーク時の個体数比は1992年では2.6倍(90頭/35頭,7月9日)、1993年では5.0倍(384頭/77頭,7月1日)であった。秋期の両種コナジラミ成虫数は、9月上旬から10月中下旬にかけて増加し、その後減少した。1992年は調査開始当

初からタバココナジラミが多く発生し、ピーク時の個体数比は 21.1 倍 (1201 頭 / 57 頭, 10 月 17 日) であったが、1993 年はオンシツコナジラミが多く発生し、ピーク時の個体数比は 1.6 倍 (850 頭 / 518 頭, 10 月 29 日) であった。

両種コナジラミ幼虫数の推移を図 4 に示した。春期では、オンシツコナジラミの方がタバココナジラミよりも多く発生する傾向が認められた。1992 年のピーク時の個体数比は、2.4 倍 (45 頭 / 19 頭, 7 月 9 日) であった。1993 年は、7 月 9 日にタバココナジラミが多く確認されたが (74 頭)、それ以外はオンシツコナジラミが多く、個体数比は最大で 5.3 倍 (74 頭 / 14 頭, 6 月 25 日) であった。秋期の幼虫数は、1993 年のオンシツコナジラミを除けば 10 月上旬に増加し、その後減少する傾向が認められた。1992 年はタバココナジラミが多く発生し、ピーク時の個体数比は 2.8 倍 (413 頭 / 145 頭, 10 月 1 日) であった。1993 年は調査日によって個体数の多い種が変化したが、12 回の調査中 8 回でオンシツコナジラミが多く発生し、個体数比は最大で 8.8 倍 (105 頭 / 12 頭, 10 月 15 日) であった。

2) 両種コナジラミの成虫と幼虫の寄生葉位

オンシツコナジラミ成虫は、1992 年春期の調査開始当初の 6 月 4 日と 11 日には下位葉に寄生する比率が高かったが (それぞれ 40% および 55%)、それ以外の時期には上位葉に寄生する比率が高い傾向が認められた (図 5)。各調査期間を通じて確認された個体数のうち上位葉に寄生する個体数比は、いずれも 50% 以上であった (1992 年春期: 51.0%、秋期: 61.4%、1993 年春期: 85.9%、秋期: 90.4%)。この傾向は、年次および調査時期で変化しなかった (図 5)。一方、タバココナジラミ成虫は、1992 年春期の調査開始当初の 6 月 4 日と 11 日には上位葉に寄生する比率が高かったが (それぞれ 100% および 75%)、それ以外は中位葉に寄生する比率が高い傾向が認められた (図 6)。各調査期間を通じて確認された個体数のう

ち中位葉に寄生する個体数比は、1993年の春期以外50%以上であった(1992年春期:68.6%、秋期:53.5%、1993年春期:43.5%、秋期:59.1%)。また、トマトの摘芯後では、上位葉に寄生する比率が増加する傾向が認められた(図6)。

オンシツコナジラミ幼虫は、調査日によっては下位葉に寄生する比率が高い場合も見られたが、1993年春期は上位葉に、それ以外は中位葉に寄生する比率が高い傾向が認められた(図7)。各調査期間を通じて確認された個体数のうち上位葉と中位葉に寄生する個体数比は、いずれも70%以上であった(1992年春期:上位17.0%、中位70.5%、秋期:上位2.3%、中位70.5%、1993年春期:上位67.6%、中位21.0%、秋期:上位21.0%、中位74.1%)。一方、タバココナジラミ幼虫は、すべての調査期間を通じて中位～下位葉に寄生する比率が高い傾向が認められた(図8)。各調査期間を通じて確認された個体数のうち中位葉と下位葉に寄生する個体数比は、いずれも90%以上であった(1992年春期:中位86.4%、下位5.1%、秋期:中位32.1%、下位65.3%、1993年春期:中位17.0%、中位80.1%、秋期:中位48.8%、下位48.5%)。

3) 両種コナジラミの分布解析

両年ともに栽培季節に関わらず、オンシツコナジラミ成虫は上位葉に、タバココナジラミ成虫は中位葉に多く分布する傾向が認められた。またオンシツコナジラミ幼虫は上位～中位葉に、タバココナジラミ幼虫は中位～下位葉に多く分布する傾向が認められた。そこで、移動性のある両種成虫の分布の差を、種間平均込み合い度(Iwao, 1977)を用いて解析した。2種をそれぞれX、Yとすると、種Xに対する種Yの種間平均込み合い度 m_{XY}^* は以下の式を用いて算出できる(Lloyd, 1967)。

$$m_{XY}^* = \frac{\sum_{j=1}^n x_{Xj} x_{Yj}}{\sum_{j=1}^n x_{Xj}}$$

同様に、種 Y に対する種 X の種間平均込み合い度は、以下の式で算出できる。

$$m_{YX}^* = \frac{\sum_{j=1}^n x_{Xj} x_{Yj}}{\sum_{j=1}^n x_{Yj}}$$

x_{Xj} と x_{Yj} は、それぞれ j 方形区における種 X と種 Y の個体数であり、 n は総方形区数である。種 Y の平均密度である m_Y に対する m_{XY}^* の関係、種 X の平均密度である m_X に対する m_{YX}^* の関係として、以下の回帰直線を得ることでそれぞれの分布様式を検出することができる。2 種がお互い独立に分布するとき、この

$$\begin{aligned} m_{XY}^* &= a + b m_Y \\ m_{YX}^* &= a + b m_X \end{aligned}$$

回帰直線は原点を通る傾き (b) が 1 の直線となる。2 種間に正または負の相互作用があれば、この直線の上、または下にくるため、傾き $b > 1$ または $b < 1$ の場合は両種間に相互作用があることを示す (Iwao, 1977)。季節を分け、2 年間のデータを合わせて解析した結果、春期におけるオンシツコナジラミ成虫 (X) に対するタバココナジラミ成虫 (Y) の回帰直線の傾き b は 1.362、タバココナジラミ成虫 (X) に対するオンシツコナジラミ成虫 (Y) の傾き b は 1.469 となり、両種ともに $b > 1$ となった (表 2)。一方、秋期における回帰直線の傾きは、前者が 0.802 となり $b < 1$ となったが、後者は 1.095 となり $b = 1$ と有意な差が認められなかった (表 2)。

両種コナジラミ成虫と幼虫が寄生する葉位の差を比較するため、下位葉を 1、中位葉を 2、上位葉を 3 と両種成虫と幼虫の葉位別寄生虫数に重み付けをして、その平均値を算出した。平均値は両年の各季節につき算出し、 t 検定で両種間の平均値の差を比較した。その結果、1992 年の両種成虫が寄生する葉位の平均値は、春期では差がなかったものの (オンシツコナジラミ: 2.26 ± 0.35 、タバココナジラミ: 2.34 ± 0.43 、平均土標準偏差, $t = -0.36$, $p = 0.73$)、秋期ではオンシツコナジ

ラミが寄生する葉位の平均値は 2.34 ± 0.35 であり、タバココナジラミの平均値 (2.03 ± 0.20) よりも有意に大きな値を示した ($t = 3.15, p = 0.012$, 図 9)。一方 1993 年では、春期、秋期ともにオンシツコナジラミ (春期: 2.72 ± 0.29 、秋期: 2.82 ± 0.18) がタバココナジラミ (春期: 2.21 ± 0.42 、秋期: 2.15 ± 0.20) よりも有意に大きな値を示した (春期: $t = 3.21, p = 0.005$ 、秋期: $t = 8.56, p < 0.001$, 図 9)。1992 年の両種幼虫が寄生する葉位の平均値は、春期、秋期ともにオンシツコナジラミ (春期: 1.89 ± 0.35 、秋期: 1.54 ± 0.14) がタバココナジラミ (春期: 1.83 ± 0.47 、秋期: 1.44 ± 0.36) よりも大きな値を示すものの、有意な差はなかった (春期: $t = 0.24, p = 0.829$ 、秋期: $t = 1.79, p = 0.09$, 図 9)。一方 1993 年では、春期、秋期ともにオンシツコナジラミ (春期: 2.18 ± 0.89 、秋期: 2.16 ± 0.27) がタバココナジラミ (春期: 1.22 ± 0.19 、秋期: 1.58 ± 0.28) よりも有意に大きな値を示した (春期: $t = 3.15, p = 0.012$ 、秋期: $t = 5.22, p < 0.001$, 図 9)。

考察

トマト温室内でコナジラミ 2 種の発消長を調査したところ、春期の調査では両種コナジラミ成虫は調査開始から 7 月にかけて増加する傾向が認められた。一方、秋期の調査では、両種ともに調査開始から一定期間個体数が増加するものの、10 月以降徐々に減少する傾向が認められた。南カリフォルニア州における施設栽培のワタ *Gossypium hirsutum* では、タバココナジラミの個体数は 6~7 月に増加し、8 月にピークを迎え、その後徐々に減少すると報告されており (Gerling, 1967)、今回の結果もそれと同様の傾向を示した。これらのことから、両種コナジラミの個体数は気温の上昇に伴い増加し、その低下に伴い減少する 1 山型の消長を示すと考えられる。

いずれの年も春期はオンシツコナジラミの個体数がタバココナジラミよりも多い傾向が認められた。一方、秋期では、1992 年はタバココナジラミの個体数

がオンシツコナジラミの個体数より多く、1993年はオンシツコナジラミの個体数がタバココナジラミの個体数より多く、調査年によってその発生数の傾向が異なった。1993年の岐阜市のAMeDASデータによると、7月および8月の月平均気温はそれぞれ21.3℃、23.8℃と、いずれも過去30年で2番目に低く、10年間の平年値(それぞれ26.5℃、28.0℃)よりも4℃以上低い気温であった。ビニールハウスで栽培するトマトでは、オンシツコナジラミの個体数は8月に低下することが報告されている(那波ら, 1978)。また、タバコ *Nicotiana tabacum* におけるオンシツコナジラミの内的自然増加率は、21℃で0.094、30℃では0.027であると報告されている(矢野, 1981)。一方、ナス *Solanum melongena* におけるタバココナジラミの内的自然増加率は、20℃で0.107、30℃で0.169と報告されている(Wang and Tsai, 1996)。これらの報告は、(1) 寄主植物が異なること、(2) 内的自然増加率の算出に用いた性比が異なること(オンシツコナジラミ 4:1、タバココナジラミ 1.85:1、雌:雄)から単純に比較できないものの、オンシツコナジラミは30℃よりも20℃で、タバココナジラミは20℃よりも30℃で内的自然増加率が高いことを示している。したがって、両種コナジラミの個体数が多い時期は、内的自然増加率が高い温度の種間差で説明できる可能性がある。さらに、1993年の気温が平年並の気温であれば、春期にはオンシツコナジラミの個体数が、秋期にはタバココナジラミの個体数が多く、それぞれが優占する可能性が考えられる。

オンシツコナジラミとタバココナジラミは同所的に発生するにも関わらず、その株内分布の違いはほとんど調べられてこなかった。しかし、それぞれのコナジラミ種が単独で発生する場合の株内分布については、これまでにいくつかの報告がある。例えば、温室内のトマト株内では、オンシツコナジラミ成虫は上位葉に多く分布すると報告されている(Yano, 1983; Noldus et al., 1986)。また温室内のポインセチア *Euphorbia pulcherrima* におけるタバココナジラミ成虫は、

上位葉に多く寄生することが報告されている (Gerling and Lindenbaum, 1991)。さらに、露地栽培のカンタロープメロン *Cucumis melo* では、タバココナジラミの卵は未展開葉から 3 番目の展開葉に、幼虫は 8 番目の展開葉に最も多く分布すると報告されている (Gould and Naranjo, 1999)。これらのことから、両種が単独で発生する場合には、両種成虫はともに比較的上位の若い葉に多く分布する傾向にあると考えられる。しかし今回の調査から、オンシツコナジラミ成虫は主に上位葉に、タバココナジラミ成虫は主に中位葉に寄生し、両種幼虫はそれぞれ上位～中位葉および中位～下位葉に寄生する傾向が認められた。各調査時期における両種コナジラミの成虫と幼虫が寄生する葉位の加重平均値を比較したところ、それぞれ 4 分の 3、4 分の 2 の比較で有意な差が認められた (図 9)。

Aleyrodidae 科に属する両種の幼虫が移動するのは、孵化幼虫が固着するまでの間だけであり (Borrer et al., 1981)、その間のタバココナジラミの孵化幼虫の移動距離は数ミリメートルとされている (Price and Taborsky, 1992; Simmons, 2002)。したがって、両種コナジラミ幼虫が寄生する葉位の差は、成虫が産卵する葉位の差に起因すると考えられる。

成虫が定位・産卵する葉位の差には、少なくとも以下の 3 つの要因が考えられる。第 1 に、両種の内的自然増加率と温度との関係性である。今回の調査では、オンシツコナジラミは比較的気温が低い春期や冷夏の年の秋期に、またタバココナジラミは気温の高い夏期から秋期にかけて個体数が多い傾向が認められた (図 3 と 4)。寄主植物は異なるが、オンシツコナジラミの内的自然増加率は 30°C よりも 20°C の方が高く (矢野, 1981)、対照的にタバココナジラミの内的自然増加率は 20°C よりも 30°C で高いことが報告されている (Wang and Tsai, 1996)。これらの報告は、今回観察された寄生葉位の種間差は、両種の内的自然増加率の温度反応が異なり、両種成虫はそれぞれの内的自然増加率がより高い温度域にある葉位で、個体数がより多かった可能性が考えられる。しかし、今回調査

に用いた温室には天窓がなく、両側面のビニルを裾上げすることで換気が行われていた。この構造の温室では、温室下部に比較的低い温度の空気が流れ、温室上部に暖かい空気が停留すると報告されている (小澤, 1988)。両種成虫が定位した葉位は、それぞれの内的自然増加率が高い温度域にある葉位であると仮定した場合、比較的暖かい空気が停留する上位にタバココナジラミが、比較的低い温度の空気が流れる下位にオンシツコナジラミが多く分布すると予想され、実際の株内分布とは逆の傾向となる。したがって、両種コナジラミの株内分布の差を、内的自然増加率の種間差だけで説明するのは困難であると考えられる。第2に、両種間の相互作用の影響が考えられる。両種コナジラミが単独で発生する場合には、それぞれの成虫は上位葉に多く寄生することが報告されている (Yano, 1983; Noldus et al., 1986; Gerling and Lindenbaum, 1991)。また、葉の窒素含量が多いと、オンシツコナジラミの発育期間は短縮し、産卵数は増加し、羽化率は向上することが報告されている (Bentz and Larew, 1992; Jauset et al., 1998)。同様に、タバココナジラミ成虫は窒素含量の多い株に多く寄生し、産卵数も多いことが報告されている (Bentz et al., 1995)。これらのことは、高い窒素含量は両種コナジラミの内的自然増加率を向上させる効果があることを示唆している。両種成虫が、高い内的自然増加率を保証する葉に多く寄生し、産卵すると仮定すれば、両種成虫は同じ葉位に定位・産卵すると予想され、調査結果とは異なる。今回、両種成虫の分布の差を種間平均込み合い度で解析した結果、春期は2分の2の比較で両種間の分布に正の相互作用が、秋期は2分の1で負の相互作用が、2分の1で中立であることが明らかとなった (表2)。春期は、両年ともにオンシツコナジラミ成虫数がタバココナジラミよりも多く発生する傾向にあった。秋期は調査年で傾向が異なり、1992年はタバココナジラミ成虫がオンシツコナジラミ成虫より多く発生し(ピーク時の個体数比:21.1倍 (1201頭/57頭, 10月17日))、1993年はオンシツコナジラミ成虫がタバココナジラミ成虫より多く

発生する傾向にあった (ピーク時の個体数比 : 1.6 倍 (850 頭 / 518 頭, 10 月 29 日))。これらのことは、相互作用の働きは、個体数が多い優占的な種によって変化する可能性を示唆している。以上のことから、両種間には、その機構は不明ながら、種間相互作用が存在し、その影響により互いの寄生部位が変化する可能性が考えられる。第 3 に、葉質の差の影響が考えられる。両種コナジラミ成虫は定位した葉位に多く産卵すると仮定すれば、コナジラミ 2 種の株内分布の差は成虫の定位に影響する要因で説明できる可能性がある。一般的に、植食性昆虫の寄主植物の探索には視覚が重要とされ、色は植物への定位に影響すると報告されている (Prokopy and Owens, 1983)。しかし、オンシツコナジラミ成虫は波長が 500~600nm の黄緑色に (Vaishampayan, et al., 1975)、タバココナジラミ成虫は波長が 480nm 付近の黄色に誘引されると報告されており (Mound, 1962)、両種が誘引される波長はほぼ同様と考えられる。トマトの葉色が葉位によって異なり、両種コナジラミ成虫がその差に反応して定位するならば、成虫が定位する葉位には差が生じないと予想される。したがって、両種の定位に視覚だけが影響しているとは考えにくい。一方、両種コナジラミ成虫の定位には、植物の揮発物質を利用している可能性も考えられる。アブラナ科植物を加害する植食性昆虫が寄主植物に定位するには、視覚だけでなく植物から放出される揮発性物質が影響することが報告されている (Finch and Collier, 2000)。トマトの異なる葉位から放出される揮発性物質の質や量に差があり、両種コナジラミ成虫がその差に反応して定位するならば、成虫が寄生する葉位に差が生じる可能性が考えられる。

今回の調査から、両種コナジラミが同所的に発生する温室内のトマトにおいて、種間で季節的な発生活消長が異なること、トマト株内で両種の成虫と幼虫が寄生する葉位が異なることが明らかとなった。そして、発生活消長の差には両種の内的自然増加率が高い温度の差が影響すると考えられた。また両種の株内分

布の差には、少なくとも2つの要因、すなわち両種間の相互作用および定位に影響する葉質の差が影響すると考えられた。今後は、トマト株内における分布の差に影響するこれらの要因を室内実験で明らかにする必要がある。

表 1. トマト栽培期間に使用された殺虫剤および摘心日

年次	作期	殺虫剤名 (散布日)	摘心日
1992	春期	—	6月18日
	秋期	シペルメトリン水和剤 (10月2日)	10月15日
		ブプロフェジン水和剤 (10月13日)	
		ブプロフェジン水和剤 (10月20日)	
1993	春期	ペルメトリン乳剤 (5月21日)	6月20日
		ブプロフェジン水和剤 (6月22日)	
	秋期	ペルメトリン乳剤 (5月21日)	11月19日

—は殺虫剤散布を行っていないことを示す。

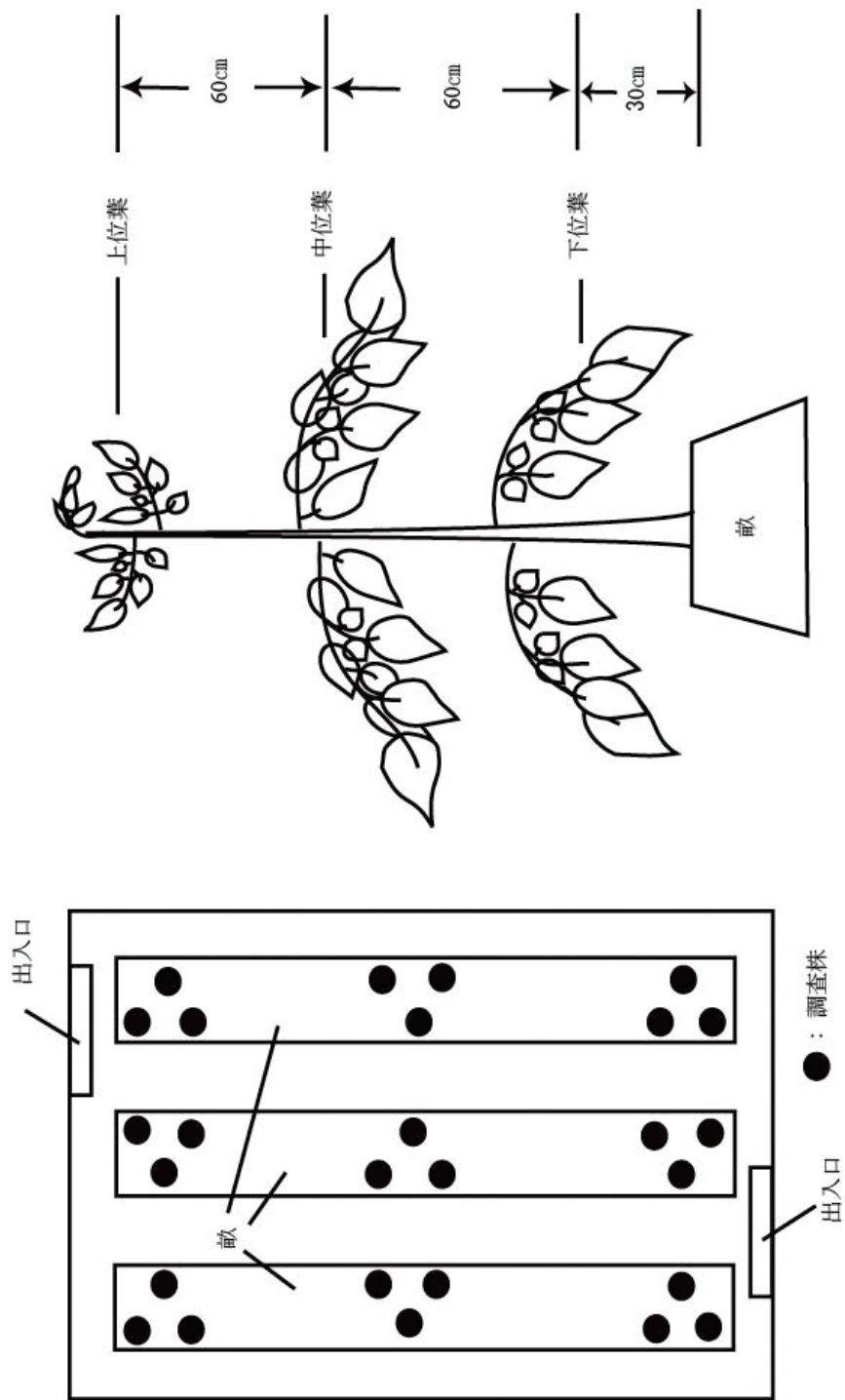


図 2. 調査ハウスにおける調査株の配置(左)と調査株の概略図(右)。調査葉位間の高さは摘心時のもの。

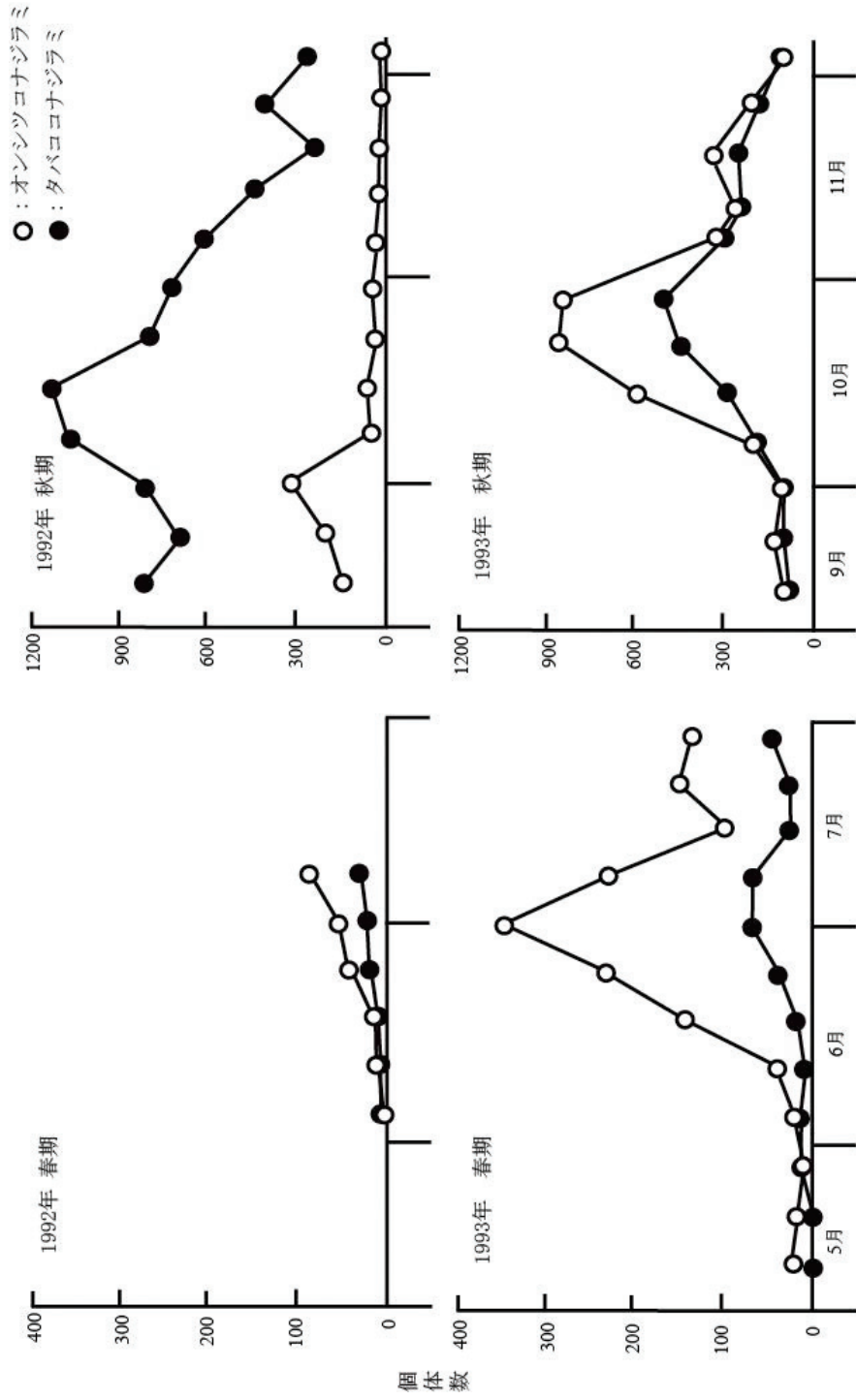


図 3. 兩種コナジラミ成虫の個体数の推移。

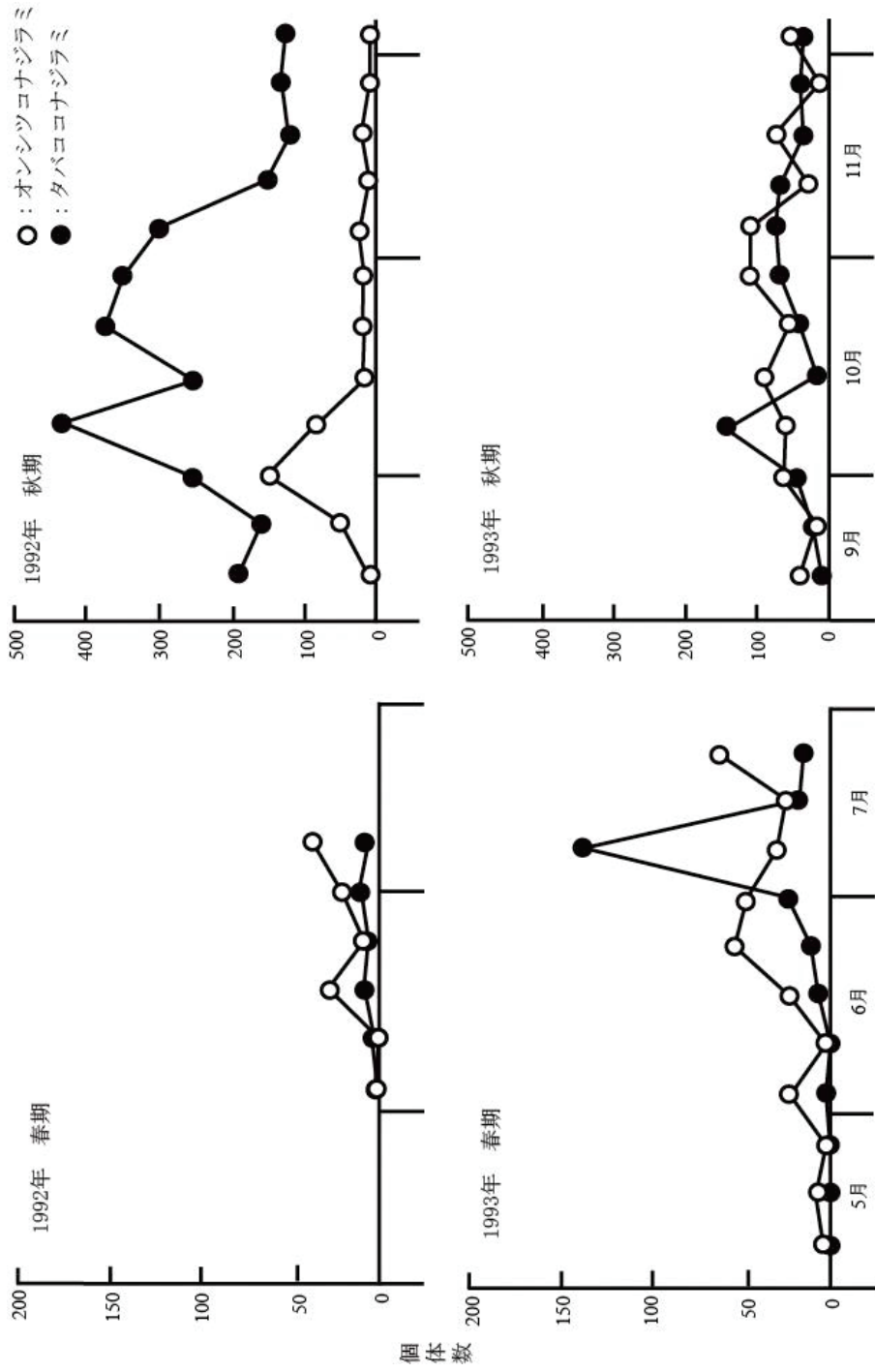


図4. 兩種コナジラミ幼虫の個体数の推移。

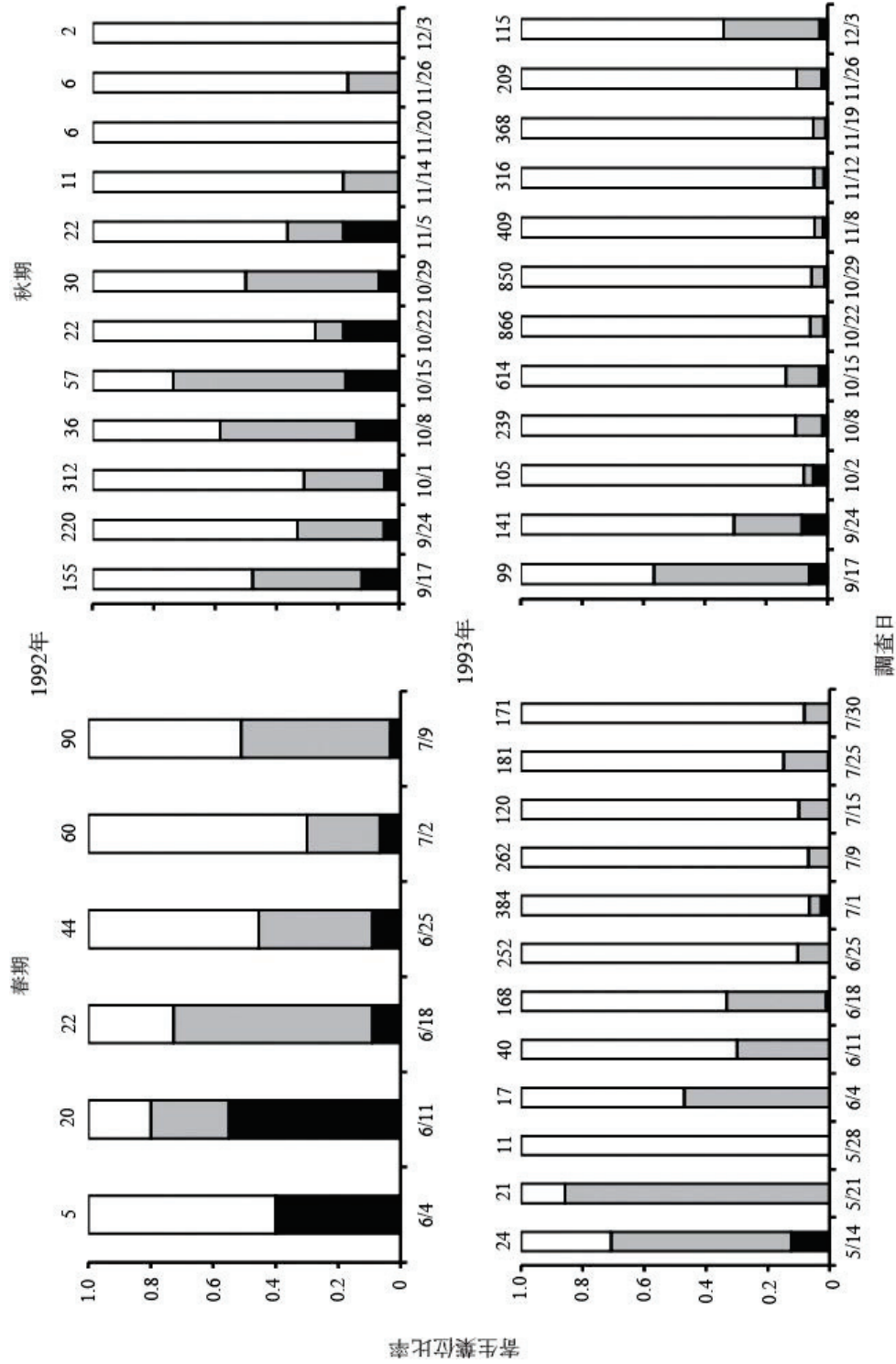


図 5. オンシツコナジラミ成虫が寄生する葉位の推移。グラフ上の数値は各調査日に確認された総個体数を示す。寄生葉位比率は、総個体数に対し各葉位に寄生する個体数から算出した。白色は上位葉、灰色は中位葉、黒色は下位葉を示す。

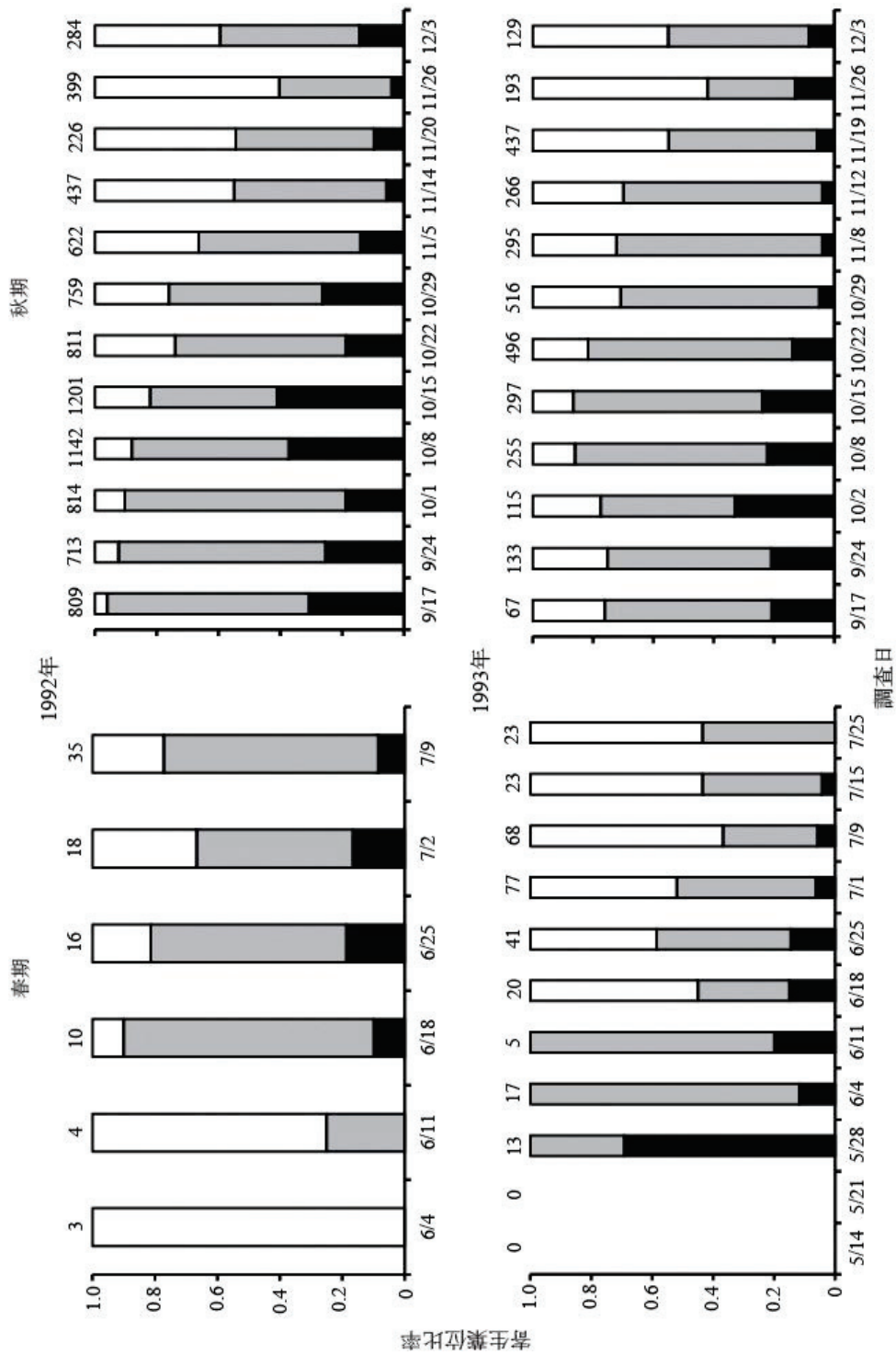


図6. タバコナジラミ成虫が寄生する葉位の推移。グラフ上の数値は各調査日に確認された総個体数を示す。寄生葉位比率は、総個体数に対し各葉位に寄生する個体数から算出した。白色は上位葉、灰色は中位葉、黒色は下位葉を示す。

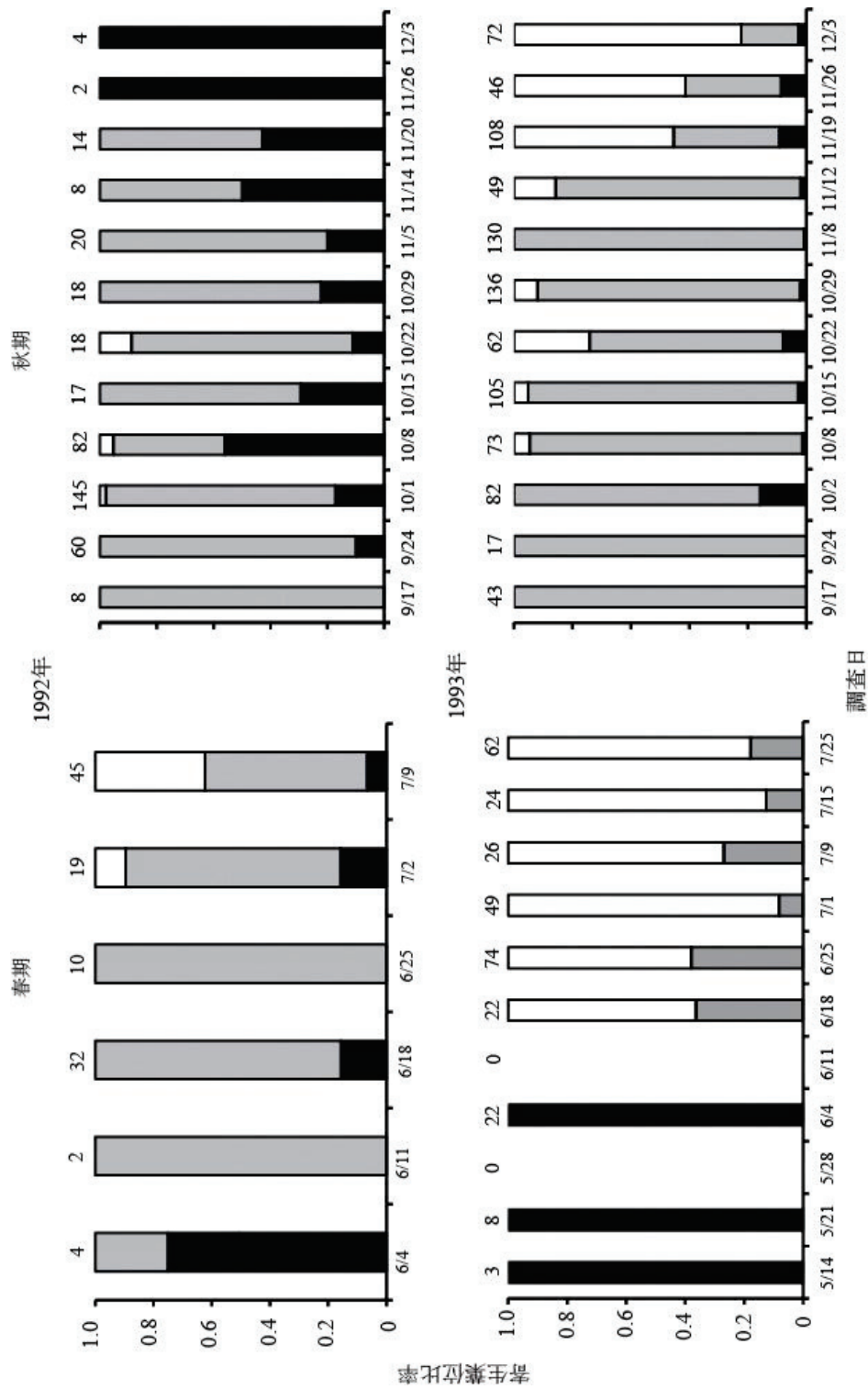


図 7. オンシツコナジラミ幼虫が寄生する葉位の推移。グラフ上の数値は各調査日に確認された総個体数を示す。寄生葉位比率は、総個体数に対し各葉位に寄生する個体数から算出した。白色は上位葉、灰色は中位葉、黒色は下位葉を示す。

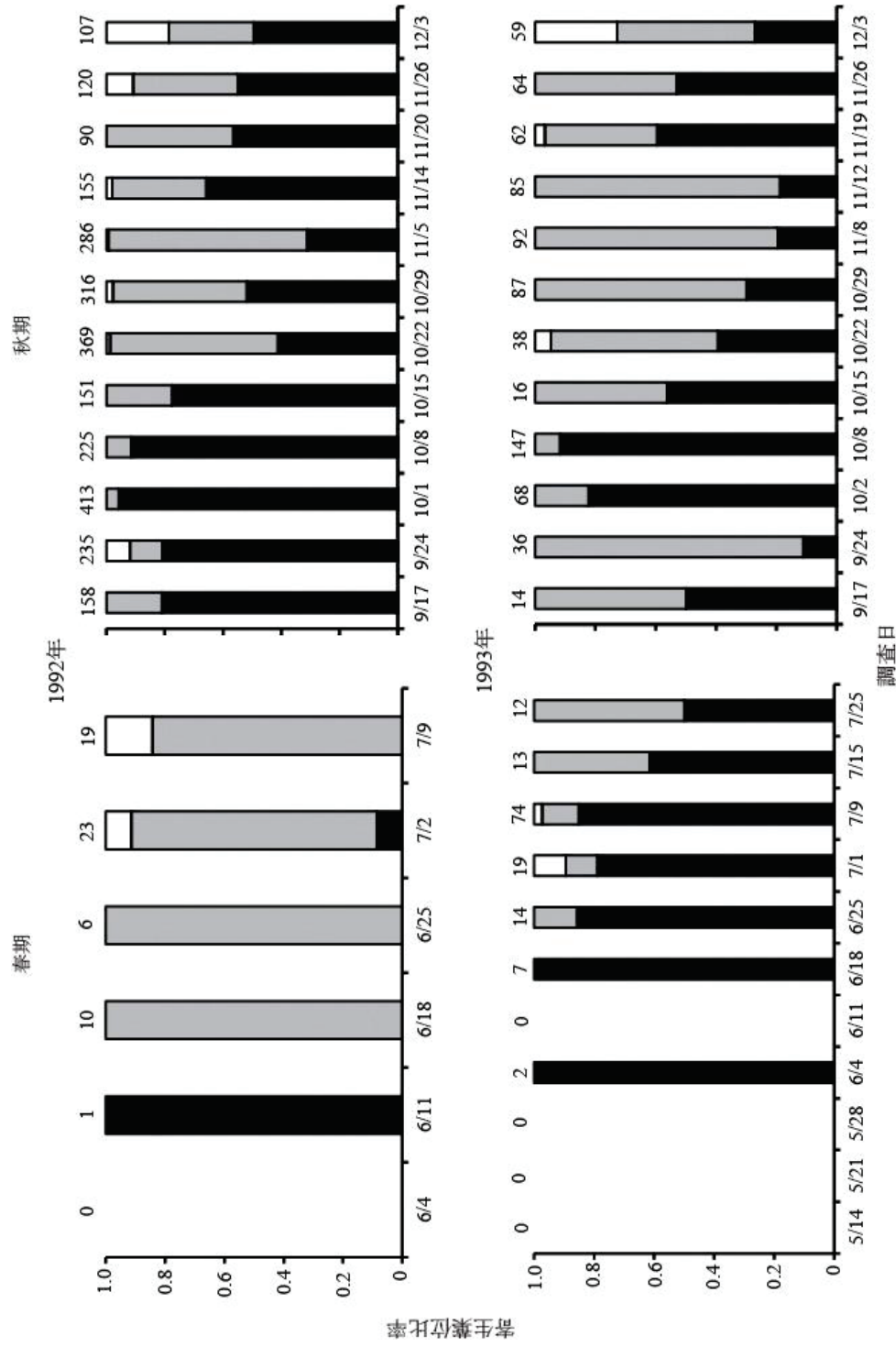


図 8. タバココナジラミ幼虫が寄生する葉位の推移。グラフ上の数値は各調査日に確認された総個体数を示す。寄生葉位比率は、総個体数に対し各葉位に寄生する個体数から算出した。白色は上位葉、灰色は中位葉、黒色は下位葉を示す。

表 2. $m-m$ 法 (Iwao, 1977) による 2 種のコナジラミ成虫の分布様式の解析

調査時期	X	Y	傾き (b)	95%信頼区間	n
春期	オンシツコナジラミ	タバココナジラミ	1.362	1.115~1.609	16
	タバココナジラミ	オンシツコナジラミ	1.469	1.225~1.713	18
秋期	オンシツコナジラミ	タバココナジラミ	0.802	0.657~0.947	25
	タバココナジラミ	オンシツコナジラミ	1.095	0.913~1.277	25

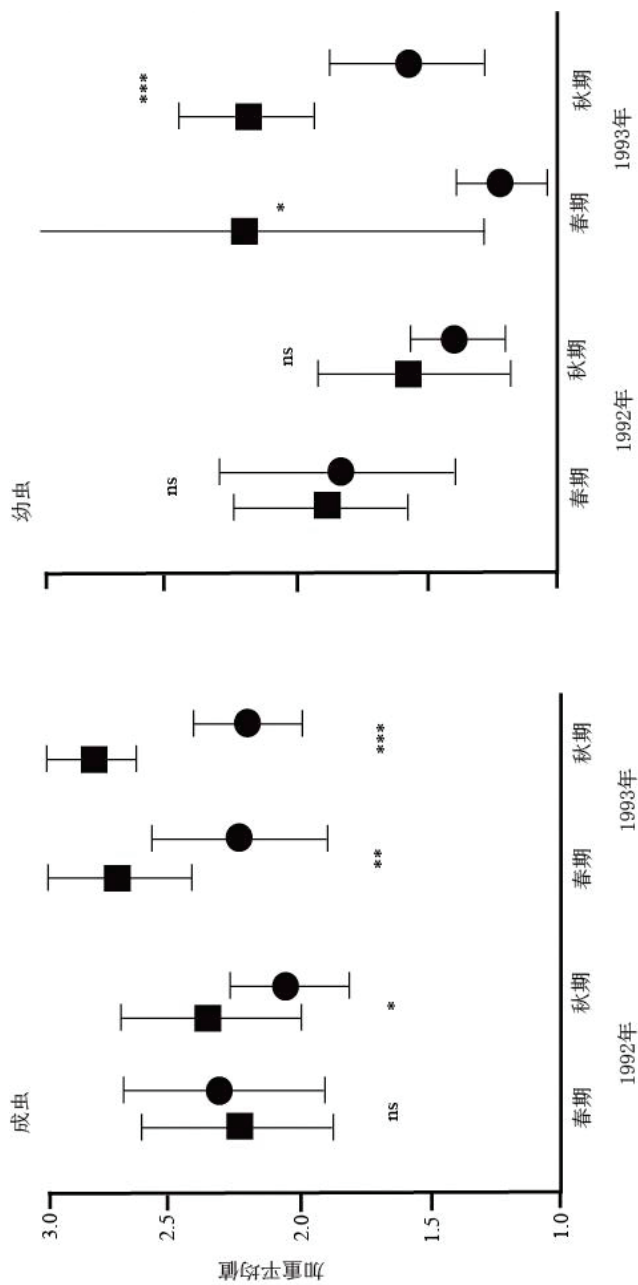


図9. 両種コナジラミが寄生する葉位の比較。上位葉を3、中位葉を2、下位葉を1として、両種成虫と幼虫の葉位別寄生数に重みづけし、加重平均値を算出した。■はオンシツコナジラミ、●はタバココナジラミ、垂線は標準偏差を示す。アスタリスクは、両種コナジラミ間の加重平均値に有意な差があることを(*: $p < 0.05$ 、 **: $p < 0.01$ 、 ***: $p < 0.001$)、nsは有意な差がないことを示す (t 検定)。

第2節 コナジラミ2種の発生時期とトマト株内分布の差に影響する要因について

緒言

今回の調査結果から、温室内のトマトではオンシツコナジラミは比較的気温が低い春期や冷夏の年の秋期に、タバココナジラミは気温の高い夏期から秋期にかけて個体数が多い傾向が認められた (図3と4)。これまでに、タバコで飼育した場合のオンシツコナジラミの内的自然増加率は30℃よりも21℃の方が高く (矢野, 1981)、ナスにおけるタバココナジラミの内的自然増加率は20℃よりも30℃で高いことが報告されている (Wang and Tsai, 1996)。そのため、今回観察された個体数が多い時期が2種間で異なるのは、内的自然増加率の温度に対する反応の種間差が影響した可能性が考えられる。これまでに、それぞれの種の発育期間や繁殖に関する報告はあるものの、同一条件下でこれらの種間差は比較・検討されてこなかった。したがって、同一条件下で両種を飼育し、異なる温度条件下での繁殖力に関するパラメータを比較することで、個体数が多い時期と温度の関係を説明できると考えられる。

今回の調査では、トマト株内における両種コナジラミの成虫と幼虫の分布は種間で異なる傾向が認められたことを報告した。すなわち、オンシツコナジラミ成虫は上位葉に、タバココナジラミ成虫は中位葉に多く寄生し (図5と6)、オンシツコナジラミ幼虫は上位～中位に、タバココナジラミ幼虫は中位～下位葉に多く寄生する傾向が認められた (図7と8)。両種の株内分布の差に影響する要因として、少なくとも以下の2点が考えられた。第1に、コナジラミ2種間の相互作用である。両種コナジラミ成虫は、それぞれが単独で発生している場合、共に上位葉に多く分布すると報告されている (Yano, 1983; Noldus et al., 1986; Gerling and Lindenbaum, 1991)。植物内の高い窒素濃度は、両種コナジラミの産卵

数と正の相関があり (Bentz et al., 1995; Jauset et al., 1998)、オンシツコナジラミの発育期間を短縮し、羽化率を上昇させる効果があると報告されている (Bentz and Larew, 1992)。師管液内で見られる炭水化物は、輸送された糖であり (Byrne and Miller, 1990)、糖の増加はタバココナジラミの吸汁を促進することが報告されている (Bentz et al., 1995)。両種コナジラミの増殖にとって好適な葉位に寄生すると仮定すると、両種成虫はどちらも窒素含量や炭素含量の多い葉に多く寄生すると考えられる。しかし、この予想は前節の調査結果とは異なっていた。両種成虫の分布の差を種間平均込み合い度で解析した結果では、その機構は不明であるが、両種間には正や負の相互作用があることが示唆された (表 2)。特に、春期では正の相互作用が認められたが、秋期には中立もしくは負の相互作用が認められた。両種が同所的に発生する場合、種間相互作用により寄生部位が影響される可能性が示唆される。両種の寄生部位に影響する相互作用として、繁殖干渉が考えられる。繁殖干渉とは、個体数で勝る種が、個体数で劣る種に対して、繁殖行動を通して少数派の種の繁殖を一方向的に阻害し、絶滅に導く機構である (Kuno 1992; Kishi et al. 2009)。タバココナジラミの異なるバイオタイプ間では、繁殖干渉が存在することが報告されている (De Barro and Hart, 2000; Pascual and Callejas, 2004; Liu et al., 2007)。タバココナジラミの異なるバイオタイプ間の交配からは、未受精卵由来のオス成虫しか得られないことから、異なるバイオタイプ間では生殖隔離が成立しており、このことはタバココナジラミが隠蔽種の複合体であるとする説の根拠とされている (Xu et al., 2010)。そのため、近縁種であるオンシツコナジラミとタバココナジラミの間にも、なんらかの繁殖干渉が存在する可能性がある。同一資源を利用する近縁種間では、繁殖干渉による影響を最小限にするため、資源分割が起きることが期待できると報告されている (Gröning et al., 2007)。したがって、オンシツコナジラミとタバココナジラミの間でも、繁殖干渉の影響を最小限にするため、どちらかの成虫の寄生

する葉位が変化する可能性が考えられる。

第2に、葉色や葉から放出される揮発性物質といった葉質の影響である。両種コナジラミ成虫が、一度定位した葉位から別の葉位に頻繁には移動せず産卵すると仮定した場合、両種の成虫が定位する葉位は、植物から離れた場所でも認識できる葉質に影響されると考えられる。葉色が両種コナジラミ成虫の定位に影響することは古くから報告されている。両種コナジラミは黄色～黄緑色に誘引されることが報告されているが (Mound, 1962; Vaishampayan et al., 1975)、葉色に対する選好性の種間差ははっきりしていない。植物から放出される揮発性成分は、昆虫が寄主植物を認識する情報物質として働くことが報告されている (Bruce et al., 2005)。このことは、トマト葉から放出される揮発性成分は、その量や質に葉位間で差があり、両種コナジラミ成虫が定位する葉位の選択に影響する可能性を示唆している。また、多くの植物はアブラムシの加害により、特定の揮発性物質を放出、または揮発性物質の放出量が増加することが報告されている (Martin and Jander, 2010)。このことは、コナジラミの加害によって、トマト葉から放出される揮発性成分の質や量に変化し、定位や産卵に影響する可能性を示唆している。

そこで、両種コナジラミ間の温度に対する繁殖に関するパラメータの差と、一方の種他種に対する繁殖に及ぼす影響を検討するために、20℃および30℃の温度で両種コナジラミを混在または単独条件で飼育し、産卵数や卵・幼虫・蛹の発育日数および羽化率を調査した (実験1)。次に、異なる葉位(上位、中位、下位)から採集したトマト小葉を用いて両種コナジラミ成虫が定位する葉位と産卵数を調査した。各葉位の葉色と葉に含まれる窒素および炭素含有量も調査した。さらに、葉から放出される揮発性物質が定位する葉位の選択に与える影響を検討するために、異なる葉位の小葉を誘引源とするY字型オルファクトメータを用いて、両種成虫の誘引性を調査した。これらの試験にコナジラミによ

る被害葉と無被害葉を用いることで、加害の有無の影響も検討した (実験 2)。そして、得られた結果をもとに、両種コナジラミのトマト株内分布の差に影響する要因について検討した。

材料および方法

実験 1 両種コナジラミの飼育試験

1) 供試虫

第 1 節で調査を実施したビニールハウスにて両種成虫を採集した。両種は、木、アクリル板およびナイロンメッシュで作成した別々の飼育容器内で、実生栽培したトマト苗 (品種：レッドペア) を与えて累代飼育した。トマト苗は 500 倍に希釈した液体肥料 (ハイポネックス原液、ハイポネックスジャパン製) を与えて管理した。一定の個体数を維持するため、トマト苗は適宜新しいものと交換した。飼育容器は恒温室で管理し、飼育温度は 25°C、日長は 12L12D とした。両種は産雄単為生殖であり (Byrne, 1991)、供試した雌成虫からは雌雄の子孫が得られたことから、供試虫はすべて既交尾であると考えられた。

2) 発育期間、産卵数、羽化率の調査

アイスクリームカップ (直径 10cm、高さ 8cm) 2 個を上下逆にして開口部を重ね、上部に 2×2cm の穴を 2 個空け、ゴース (ハニークイーン #9000; 東レ株式会社製) を貼り換気口とした飼育容器を作成し、試験を行った。供試植物は、ロックウールで実生栽培し、本葉が 2 枚展開したトマト苗 (品種：レッドペア) とした。上記飼育容器内に供試植物を入れ、コナジラミ雌成虫 2 頭を放飼した。放飼虫の組み合わせは、同種の雌成虫 2 頭 (単独条件区) および両種雌成虫 1 頭ずつ (混在条件区) とした。飼育容器は恒温器内で管理し、飼育温度は 20°C および 30°C、日長は 12L12D とした。放飼 24 時間後に成虫を除去し、放飼 3 日後に

実体顕微鏡下で産卵数を調査した。混在区では、種ごとに産卵数を調査した。両種の卵は、産卵 2～3 日後の成熟卵の色で識別した (オンシツコナジラミ：黒色、タバココナジラミ：茶褐色)。その後、毎日実体顕微鏡下で観察を行い、各ステージおよび各齢期の日数および羽化率を調査した。幼虫が固着したのち、固着部位付近の葉に異なる色の顔料インク (ユニポスカ極細、三菱鉛筆株式会社製) でマークし、葉上の個体を識別した。それぞれの試験は、少なくとも 10 反復実施した。

3) 統計処理

Mann-Whitney's U-test を用いて、単独条件と混在条件間における両種コナジラミの産卵数の差を比較した。また、各ステージおよび齢期、総発育期間の単独条件と混在条件間の差を Mann-Whitney's U-test を用いて比較した。さらに、単独条件と混在条件間における羽化率の差を、 χ^2 検定を用いて比較した。

実験 2 両種コナジラミ成虫によるトマト葉選好性試験

1) 供試虫

2006 年に海津市の施設栽培トマト (品種：桃太郎 J) からオンシツコナジラミ成虫を、2005 年に岐阜農業技術センター内のナバナ (品種：はるなつみ) よりタバココナジラミ成虫を採集した。木とポリエチレンゴースで作成した別々の飼育ケース (38cm×40cm×40cm) で実生栽培したトマト苗 (品種：ホーム桃太郎) を与えて累代飼育した。トマト苗はロックウールを用いて栽培し、500 倍に希釈した液体肥料 (ハイポネックス原液、ハイポネックスジャパン製) を適宜与えた。十分なコナジラミ頭数を確保するため、トマト苗は劣化に伴い交換した。両種コナジラミは、温度 $26 \pm 1^\circ\text{C}$ 、日長 15 L 9 D で管理した。試験開始時には少なくともオンシツコナジラミは 2 世代、タバココナジラミは 5 世代経過してい

るものを使用した。飼育したタバココナジラミは、上田 (2006) に従い PCR-RELP (polymerase chain reaction-restriction fragment length polymorphism) 法によりミトコンドリア DNA の COI (cytochrome oxidase subunit I) 領域を増幅することで、バイオタイプ B であることを確認した。

2) 供試葉

供試葉は、岐阜大学付属農場の温室 (面積 180 m²; 間口 6m×奥行 30m) で栽培されているトマト (品種：桃太郎 8) から採集した。採集時のトマト株は、約 170cm 程度に成長しており、18 枚以上の複葉が展開していた。コナジラミの定位および加害を回避するため、施設内の 18 株は 0.4mm 目合いの防虫ネット (サンサンネット SL-4200; 日本ワイドクロス製) で栽培期間中被覆した。施設内には 3 畝に 188 株のトマト株が植えられており、被覆したトマト株は施設内のそれぞれの畝から均等間隔に植えられた株を選んだ。

すべての試験には、トマト複葉から切除した小葉を用いた。トマト小葉は、トマト株の相対的に異なる 3 つの葉位、すなわち上位 (地上高約 150cm; 地上より 16~18 葉目)、中位 (地上高約 100cm; 11~13 葉目)、下位 (地上高約 50cm; 4~7 葉目) にある複葉から採集した。供試葉は、ネットで被覆したすべての株 (無被害葉) と、被覆株の近隣にある被覆していない株 (被害葉) から採集した。被害葉に付着しているコナジラミ卵および幼虫は、実体顕微鏡下でピンセットを用いて除去した。小葉の採集前には、24 株の無被覆株に寄生する両種コナジラミ成虫数も数えた。調査株は施設内均等に配置し、各株の上位、中位、下位からそれぞれ 3 複葉に寄生する成虫数を調査した。

供試葉は葉色、窒素と炭素含量を調査した。イネの葉色は葉緑素計の測定値と相関があると報告されていることから (北川ら, 1987)、葉色の測定には葉緑素計 (SPAD-502; コニカミノルタ製) を用いた。なお、葉緑素計の値が低下するに

に伴い、葉は黄色く見える。葉色値は小葉の3点を測定し、その平均値を用いた。葉色の測定には、各葉位の30小葉を用いた。窒素および炭素含量は、各葉位の20小葉を乾燥させ、まとめたものを1サンプルとし、NCアナライザー (Sumgraph NC-954; 住化ケミカル分析サービス) で測定した。反復は、各葉位につき4とした。

3) 各葉位のトマト葉選好性

トマト小葉は、水を入れアルミホイルでふたをしたバイアル管 (直径 2.0cm、高さ 5.0cm) に挿入した。小葉を水挿しした3本のバイアル管を、円筒形の透明プラスチックケース (直径 15.0cm、高さ 5.0cm) の内壁に沿って均等に配置した。プラスチックケースには、塩化ナトリウムの飽和水溶液を入れたバイアル管 (30ml) を1本入れ、相対湿度を75%に保った。

3枚の小葉の組み合わせは、異なる葉位の小葉を1枚ずつ配置して葉を選択させるもの (選択試験) と、同じ葉位の小葉を3枚配置するもの (非選択試験) とした。飼育ケースから無作為に採集したコナジラミ成虫を吸虫管で採集し、低温麻酔を施した後、面相筆を用いて雌成虫10頭をガラスシャーレ (直径 3.0cm、高さ 1.0cm) に入れた。麻酔から回復した後、ガラスシャーレをプラスチックケースの中央に配置し、シャーレのフタを取ってコナジラミを放飼し、 $26 \pm 1^{\circ}\text{C}$ 、日長 15L9D で管理した。選択試験では、放飼1、2、4、8、24、48 および72時間後に各葉位に定位する成虫数を数え、各葉位における定位率 (各葉位の定位成虫数/いずれかの小葉に定位した合計成虫数) を算出した。また選択試験と非選択試験ともに、放飼72時間後の産卵数を数え、日当たり産卵数を算出した。いずれの試験にも、無被害葉と被害葉を供試した。無被害葉は、オンシツコナジラミで10反復、タバココナジラミで9反復実施した。被害葉では、前者が10反復、後者が7反復実施した。試験に用いたコナジラミ成虫は、1回の試験ごと

にすべて入れ替えた。

4) 揮発性成分の誘引性

葉から放出される揮発性成分の両種コナジラミに対する誘引性を、Y字型オルファクトメータを用いて調査した。Y字型オルファクトメータは、ガラス製のY字管(直径1.5cm、入り口から分岐部までの長さ6cm、枝部分の長さ4cm)に3個のプラスチックカップを接続して作成した(図10)。すなわち、2個のプラスチックカップ(直径12.0cm、高さ10.0cm)を誘引源設置部としてY字管の枝部分に接続し、1個のカップ(直径9.7cm、高さ4.5cm)を放飼点として幹部分に接続した。放飼点のプラスチックカップには、ゴムチューブ(直径0.7cm)を接続し、ポンプ(ミニポンプ, MP-2N; 柴田科学製)を用いて毎分0.8Lの空気を吸引した。誘引源設置部として用いたカップの蓋は、吸気口として中央部に1個の開口部(1cm×1cm)を設置し、ポリエステルガーゼで開口部を覆った。Y字管と放飼点のカップは、アルミホイルで被覆した。誘引源には、トマトの上位葉と中位葉から採集した小葉を用いた。トマト小葉はバイアル(直径2cm、高さ5.0cm)に水挿しし、誘引源設置用プラスチックカップの中央に配置した。コナジラミ成虫はガラスシャーレ(直径3.0cm、高さ1.0cm)に10頭入れ、放飼点のカップに入れたのち、ふたを除去して放飼した。そして、いずれかの小葉に定位したコナジラミ成虫数を1、2、4、8および24時間後に数え、各小葉における定位率を算出した。誘引源のカップ内で死亡したコナジラミ成虫は、小葉に定位したものとした。いずれかの小葉に定位した成虫数が5頭に満たない場合、統計処理には用いなかった。試験は温度が $26\pm 1^{\circ}\text{C}$ 、相対湿度が35~40%の条件下で行った。反復は、オンシツコナジラミが7、タバココナジラミが11とした。

5) 統計処理

2元配置の分散分析を用いて、葉位および加害の有無が、葉色、窒素および炭素含有率に与える影響を解析した。その後、Scheffé法を用いて多重比較を行った。窒素および炭素含有率は、角変換（アークサイン変換）を行った。同様に、葉位および被害の有無が両種コナジラミの産卵数に与える影響を2元配置の分散分析を用いて解析したのち、Scheffé法を用いて多重比較を行った。放飼72時間後の各葉位の小葉における定位率は、すべての反復を合算して算出したのち、 χ^2 検定で2組間の差を比較したのち、sequential Bonferroni法で有意水準を補正した。Y字型オルファクトメータを用いた試験における各葉位の定位率は、2項検定により解析した。

結果

実験1

1) 混在条件下と単独条件下における発育および繁殖能力の比較

オンシツコナジラミの平均産卵数は、20°Cの混在条件で2.57個、単独条件では3.92個であり、30°Cではそれぞれ6.33個および5.56個であった。タバココナジラミの平均産卵数は、20°Cの混在条件、単独条件ともに4.67個であり、30°Cではそれぞれ9.40個および9.28個であった。両種の産卵数は20°Cよりも30°Cで多い傾向であったが、いずれの温度でも混在条件と単独条件の間に有意な差は認められなかった（表3）。

オンシツコナジラミの総発育期間は、20°Cでは混在条件で30.97日、単独条件で31.82日、30°Cではそれぞれ21.68日および26.11日であり、20°Cよりも30°Cで短い傾向が認められた。総発育期間は、20°Cでは混在条件と単独条件の間に有意な差は認められなかったが、30°Cでは単独条件より混在条件で有意に短かった（ $U_{cat} = 12, p < 0.05$ ）。各ステージおよび齢期間は、20°Cでは3齢幼虫期（ $U_{cat} = 15$,

$p<0.05$)と蛹期間 ($U_{cal}=14, p<0.05$) が、30°Cでは1 齢幼虫期 ($U_{cal}=10.5, p<0.05$)と蛹期間 ($U_{cal}=15.5, p<0.05$) が混在条件で有意に短かった。30°Cでは卵期間が混在条件よりも単独条件で有意に短かった($U_{cal}=13, p<0.05$)が、それ以外の各ステージと齢期間では混在条件と単独条件の間に有意な差は認められなかった (表 4)。タバココナジラミの総発育期間は、20°Cでは混在条件で 37.22 日、単独条件で 39.16 日、30°Cではそれぞれ 16.15 日および 18.02 日であり、オンシツコナジラミと同様、20°Cよりも30°Cで短い傾向が認められた。総発育期間は、いずれの温度でも単独条件より混在条件で有意に短かった (20°C: $U_{cal}=14$, 30°C: $U_{cal}=12.5$, $p<0.05$)。各ステージと各齢期間は、20°Cでは3 齢幼虫期 ($U_{cal}=11, p<0.05$)が、30°Cでは卵期間 ($U_{cal}=11.5, p<0.05$) が単独条件より混在条件の方が有意に短かった。しかし、それ以外の各ステージと齢期間では、混在条件と単独条件の間に有意な差は認められなかった (表 5)。

オンシツコナジラミの羽化率は、20°Cの混在条件では 83.8%、単独条件では 66.7%、30°Cではそれぞれ 46.0%および 23.1%であり、20°Cで高い傾向が認められた。オンシツコナジラミの羽化率は、20°Cでは混在条件と単独条件の間に差は認められなかったが ($\chi^2_{cal}=2.64, p>0.05$)、30°Cでは混在条件の方が単独条件より有意に高かった ($\chi^2_{cal}=6.77, p<0.01$)。一方、タバココナジラミの羽化率は、20°Cの混在条件では 54.5%、単独条件では 65.8%、30°Cではそれぞれ 59.9%および 79.0%であり、30°Cで高い傾向が認められた。タバココナジラミの羽化率は、20°Cでは混在条件と単独条件の間に差は認められなかったが ($\chi^2_{cal}=1.55, p>0.05$)、30°Cでは単独条件の方が混在条件より有意に高く ($\chi^2_{cal}=15.46, p<0.01$)、オンシツコナジラミとは逆の傾向が認められた (表 6)。

内的自然増加率 (r_m)、純繁殖率 (R_0)、平均世代期間 (T) を以下の式により算出した (Birch,1948; Laughlin, 1965)。

$$r_m = \frac{\ln R_0}{T}$$

$$R_0 = \sum l_x \cdot m_x$$

$$T = \left(\sum X \cdot l_x \cdot m_x \right) / \left(\sum l_x \cdot m_x \right)$$

算出に必要な各未成熟期と成虫の生存率と産卵数は上記試験で得られた結果を用い、成虫の寿命と性比はオンシツコナジラミについては矢野 (1981) がタバコで飼育し報告したデータを引用し、タバココナジラミについては Wang and Tsai (1996) がナスで飼育し報告したデータを引用した。オンシツコナジラミの産卵数は、成虫の日齢によって変化しないとされていることから(矢野、1989)、生存期間中一定と仮定して算出した。

その結果、両種の内的自然増加率は、20°Cのオンシツコナジラミでは、混在条件で 0.085、単独条件で0.087であり、タバココナジラミの値 (混在条件: 0.081, 単独条件: 0.083) よりも大きい傾向が認められた。一方、30°Cのタバココナジラミでは、混在条件で 0.172、単独条件で 0.188 であり、オンシツコナジラミの値 (混在条件: 0.128, 単独条件: 0.087) よりも大きい傾向が認められた。これらの傾向は、混在条件と単独条件で変化しなかった (表 7)。

実験 2

1) 葉色と葉の成分

温室内の無被覆トマトには、主にオンシツコナジラミが寄生していた。小葉採集前のオンシツコナジラミとタバココナジラミの複葉あたりの成虫数は、それぞれ 1.6 ± 0.7 頭、 0.2 ± 0.4 頭 (平均±標準偏差) であった。ネットで被覆したトマト株と、被覆していないトマト株の間に、外見上の差は認められなかったが、2元配置の分散分析の結果、葉位および被害の有無は、葉色値、窒素含有率および炭素含有率に対し有意な効果が認められた (表 8)。

上位葉の葉色値 (無被害葉: 36.1, 被害葉: 37.4) は、寄生の有無に関係なく中

位葉 (無被害葉: 42.2, $p<0.0001$, 被害葉: 46.2, $p<0.0001$, Scheffé 法) や下位葉 (無被害葉: 42.0, $p<0.0001$, 被害葉: 46.0, $p<0.0001$, Scheffé 法) と比較して有意に低かった。中位葉と下位葉の間に、葉色値の差は認められなかった(無被害葉: $p=0.9637$, 被害葉: $p=0.9836$, Scheffé 法)。上位葉の窒素含有率 (無被害葉: 5.19%, 被害葉: 5.43%) は、寄生の有無に関係なく中位葉 (無被害葉: 4.13%, $p<0.0001$, 被害葉: 3.37%, $p<0.0001$, Scheffé 法) および下位葉 (無被害葉: 3.89%, $p<0.0001$, 被害葉: 3.31%, $p<0.0001$, Scheffé 法) と比較して有意に高かった。上位葉の炭素含有率は (無被害葉: 40.20%, 被害葉: 41.27%)、窒素含有率と同様、中位葉 (無被害葉: 37.26%, $p<0.0001$, 被害葉: 35.44%, $p<0.0001$, Scheffé 法) および下位葉 (無被害葉: 38.03%, $p<0.0001$, 被害葉: 34.75%, $p<0.00001$, Scheffé 法) と比較して有意に高かった (表 9)。

2) 葉位の選択と産卵数

試験期間中、萎れたり枯れたトマト小葉は認められなかった。2 元配置の分散分析の結果、選択試験における放飼 72 時間後の両種の産卵数は、葉位間で有意な効果が認められたが、加害の有無や葉位と加害の交互作用では有意な効果は認められなかった (表 10)。一方、非選択試験におけるオンシツコナジラミの産卵数は葉位間で有意な効果が認められたが、タバココナジラミの産卵数は葉位、加害の有無およびそれらの交互作用に有意な効果は認められなかった (表 10)。

オンシツコナジラミ成虫は、試験開始から 4 時間後までは上位葉と中位葉の定位率は同様に推移したが、時間経過に伴い上位葉の定位率が増加して 24 時間後以降は上位葉が最も高かった。下位葉の定位率は試験期間を通じて最も低く、8 時間後以降一定であった (図 11)。一方、タバココナジラミ成虫は、放飼 2 時間後から中位葉における定位率が最も高く、次いで下位葉、上位葉の順であった。この傾向は試験期間を通じて変化せず、放飼 8 時間以降の各葉位の定位率

は一定であった。両種コナジラミが定位する葉位の変化は、無被害葉と被害葉で同様の傾向を示した (図 11)。放飼 72 時間後、オンシツコナジラミ成虫は上位葉の定位率 (無被害葉: 0.46, 被害葉: 0.48) が最も高く、下位葉の定位率 (無被害葉: 0.19, 被害葉: 0.21) と比較して有意な差が認められた (無被害葉: $\chi^2_{cal}=19.01$, $p<0.01$, 被害葉: $\chi^2_{cal}=17084$, $p<0.01$)。一方、タバココナジラミ成虫は中位葉の定位率 (無被害葉: 0.51, 被害葉: 0.56) が最も高く、上位葉の定位率 (無被害葉: 0.18, 被害葉: 0.18) と比較して有意な差が認められた (無被害葉: $\chi^2_{cal}=24.95$, $p<0.001$, 被害葉: $\chi^2_{cal}=35.33$, $p<0.001$)。72 時間後の各葉位における両種コナジラミの定位率は、無被害葉と被害葉で同様の傾向を示した (図 12)。放飼後に死亡した個体も見られたが、放飼 72 時間後の死亡率は、被害の有無に関係なく 10% 以下であった (オンシツコナジラミ: 無被害葉 6.0%, 被害葉 8.0%、タバココナジラミ: 無被害葉 7.6%, 被害葉 8.6%)。

選択試験における放飼 72 時間後の産卵数から算出したオンシツコナジラミ雌成虫の日当たり産卵数は、上位葉で最も多く (無被害葉: 6.7 ± 1.1 個, 被害葉: 6.0 ± 1.1 個; 平均 \pm 標準偏差)、次いで中位葉 (無被害葉: 4.4 ± 1.5 個, 被害葉: 3.9 ± 1.1 個)、下位葉 (無被害葉: 3.4 ± 1.0 個, 被害葉: 3.3 ± 1.0 個) の順であった (図 13)。上位葉の日当たり産卵数は、他の葉位と比較して有意な差が認められた (無被害葉: 中位葉, $p=0.0011$; 下位葉, $p<0.0001$, 被害葉: 中位葉, $p=0.0011$; 下位葉, $p<0.0001$, Scheffé 法)。一方、タバココナジラミ雌成虫の日当たり産卵数は、中位葉で最も多く (無被害葉: 10.3 ± 2.4 個, 被害葉: 10.2 ± 1.6 個)、次いで上位葉 (無被害葉: 6.4 ± 2.7 個, 被害葉: 7.3 ± 1.8 個)、下位葉 (無被害葉: 4.5 ± 1.9 個, 被害葉: 3.7 ± 1.1 個) の順であった (図 13)。タバココナジラミの日当たり産卵数は、各葉位の間で有意な差が認められた (無被害葉: 上位葉-中位葉間, $p=0.0082$, 上位葉-下位葉間, $p=0.032$, 中位葉-下位葉間, $p=0.0001$, 被害葉: 上位葉-中位葉間, $p=0.0175$, 上位葉-下位葉間, $p=0.0057$, 中位葉-下位葉間, $p<0.0001$,

Scheffé 法)。両種コナジラミの各葉位における日当たり産卵数は、無被害葉と被害葉で同様の傾向を示した (図 13)。

非選択試験における放飼 72 時間後の産卵数から算出したオンシツコナジラミ雌成虫の日当たり産卵数は、上位葉で最も多く(無被害葉: 6.8 ± 1.2 個, 被害葉: 6.5 ± 1.4 個; 平均 \pm 標準偏差)、次いで中位葉 (無被害葉: 5.4 ± 1.5 個, 被害葉: 5.2 ± 1.0 個)、下位葉 (無被害葉: 4.7 ± 1.4 個, 被害葉: 4.4 ± 1.3 個) の順であった (図 14)。上位葉と下位葉の産卵数には、有意な差が認められた (無被害葉: $p=0.0081$, 被害葉: $p=0.0042$, Scheffé 法)。これらの傾向は、選択試験と同様であった。一方、タバココナジラミの産卵数は、上位葉 (無被害葉: 10.1 ± 2.6 個, 被害葉: 10.0 ± 1.5 個)、中位葉 (無被害葉: 9.1 ± 2.7 個, 被害葉: 9.9 ± 2.0 個)、下位葉 (無被害葉: 10.3 ± 2.2 個, 被害葉: 10.3 ± 2.3 個) とともに同程度であり、いずれの葉位間でも有意な差は認められなかった (無被害葉: 上位葉-中位葉間, $p=0.6973$, 上位葉-下位葉間, $p=0.9845$, 中位葉-下位葉間, $p=0.5937$, 被害葉: 上位葉-中位葉間, $p=0.9938$, 上位葉-下位葉間, $p=0.9672$, 中位葉-下位葉間, $p=0.9340$, Scheffé 法, 図 14)。選択試験と同様、両種コナジラミの各葉位における日当たり産卵数は、無被害葉と被害葉で同様の傾向を示した。なお、放飼 72 時間後のコナジラミの死亡率は、選択試験と同様、被害の有無に関係なく 10%以下であった (オンシツコナジラミ: 無被害葉 6.0%、被害葉 5.0%、タバココナジラミ: 無被害葉 6.7%、被害葉 7.1%)。

3) 葉から放出される揮発性物質の誘引性

実験開始からの時間の経過にともない、オンシツコナジラミは上位葉に、タバココナジラミは中位葉に定位する個体が増加した。放飼 24 時間後に、いずれかの誘引源に到達したオンシツコナジラミおよびタバココナジラミの総個体数は、それぞれ 48 および 73 であった。放飼 24 時間後の上位葉におけるオンシツコナジラミの定位率は 56.3%であり、中位葉の定位率よりも高かったが、有意な

差は認められなかった (2 項検定, $p=0.079$ 、図 15)。一方、中位葉におけるタバココナジラミの定位率は 64.4%であり、上位葉の定位率よりも有意に高かった (2 項検定, $p<0.01$ 、図 15)。

考察

今回の調査では、春期や記録的な冷夏であった 1993 年にはオンシツコナジラミの個体数が多く、通常の夏期にはタバココナジラミが多く発生する傾向が認められた (図 3 と 4)。今回の実験で、異なる 2 温度 (20°C および 30°C) で発育や繁殖能力に関する要因を調査した結果、両種コナジラミの産卵数は 20°C よりも 30°C で多く、総発育期間は 20°C よりも 30°C で短い傾向が認められた。一方、オンシツコナジラミの羽化率は 30°C よりも 20°C で、タバココナジラミの羽化率は 20°C よりも 30°C で高く、2 種間で逆の傾向が認められた。これらの結果をもとに、両種コナジラミが混在する条件で 20°C および 30°C における内的自然増加率 (r_m) を算出したところ、20°C ではオンシツコナジラミ ($r_m=0.085$) がタバココナジラミ ($r_m=0.081$) よりも、30°C ではタバココナジラミ ($r_m=0.172$) がオンシツコナジラミ ($r_m=0.128$) よりも大きい傾向が認められた。

発生調査を行った温室内の気温データが不明なため、参考として岐阜市の AMeDAS による 1992 年と 1993 年の 5~10 月の平均気温および日照時間を表 11 に示した。春期栽培開始月である 5 月の平均気温は 1992 年が 17.2°C、1993 年が 18.2°C であった。両年の平均気温に大きな違いはなく、平年値 (19.0°C) と比較しても最大 1.8°C の差であった。平均気温は、春期栽培が終了する 7 月まで増加する傾向にあった (表 10)。温室内の気温は外気温よりも高いと予想されるが、栽培開始時の 5 月の平均気温は 20°C 以下であり、温室内の気温はオンシツコナジラミの内的自然増加率がタバココナジラミよりも高い 20°C 付近であったであろうと推察される。一方、秋期栽培開始月の 9 月の平均気温はそれぞれ 23.7°C

および 22.1°C であった。1993 年の平均気温は平年値 (24.1°C) と比較して 2°C 低かった。さらに、1993 年 9 月の日照時間は 116.8 時間であり、1992 年 (207.3 時間) と比較して 90 時間短かった (表 11)。日照時間の短縮は、温室内の温度上昇を抑制すると考えられる。さらに、秋期栽培では調査開始当初から 100 頭以上のコナジラミ成虫が寄生していた (図 3)。調査を行ったトマトは自家育苗していたことから、育苗期である 8 月から既にコナジラミが寄生していた可能性が高い。8 月の平均気温は 1992 年が 27.4°C、1993 年が 25.2°C であり、1993 年の平均気温は平年値 (28.0°C) と比較して 2.8°C 低かった。さらに 1993 年 8 月の日照時間は 126.時間、9 月と同様 1992 年 (150.9 時間) よりも短かった。これらのことは、1993 年のトマト栽培開始時の温室内の気温は 1992 年と比較して低く推移しており、1992 年の気温条件では、タバココナジラミの内的自然増加率の方がオンシツコナジラミのものより高く、1993 年の気温条件では、オンシツコナジラミの内的自然増加率の方がタバココナジラミのものより高かった可能性を示唆している。以上のことから、両種コナジラミの個体数が多かった時期の差は、両種の内的自然増加率が高い温度条件の差が影響していたと考えられる。

今回の調査では、両種コナジラミ成虫はトマト株内で分布する葉位が異なり、オンシツコナジラミ成虫は上位葉に、タバココナジラミ成虫は中位葉に多く分布する傾向が認められることを報告した (図 5 と 6)。一方、今回の選択試験では、オンシツコナジラミ成虫は上位葉に、タバココナジラミ成虫は中位葉に多く定位した (図 11 と 12)。この結果は、両種コナジラミ成虫の野外の発生状況と同様の傾向であった (図 5 と 6)。選択試験で供試した各葉位の窒素含有率は、上位葉が最も高かった (表 9)。高い窒素含量は、両種コナジラミの産卵数の増加、発育期間の短縮、羽化率の向上といった効果をもたらすことが報告されており (Bentz and Larew, 1992; Bentz et al., 1995; Jauset et al., 1998)、両種コナジラミの内的自然増加率を高めることを示唆している。両種成虫が単純に高い内的自然増加

率を保証する葉に多く定位し、産卵するならば、両種成虫はともに上位葉に多く定位すると予想される。したがって、タバココナジラミ成虫は、単に高い内的自然増加率を保証する葉に定位したわけではないと考えられる。

両種コナジラミ成虫のトマト株内分布の差には、種間相互作用が影響する可能性が考えられた。今回の実験で、両種が混在する条件下で飼育すると、コナジラミ2種の発育期間は、単独条件下よりも短かった(表4と5)。さらに、オンシツコナジラミの羽化率は単独条件より混在条件で高く、対照的にタバココナジラミの羽化率は単独条件より混在条件で低い傾向にあった(表6)。両種の産卵数は、単独条件下と混在条件下で差はなかった(表3)。これらの結果は、(1)他種成虫の存在が産下卵の生存率に影響した、または(2)他種が存在することで幼虫が摂取する餌量に変化した、という2つの可能性を示唆している。今回の実験では2頭の雌成虫が24時間産卵しているものの、供試したトマト苗は本葉が2枚展開しており、幼虫の餌量不足や葉質の劣化が影響したとは考えにくい。したがって、単独条件下と混在条件下では、産下卵の生存率が変化した可能性がより高いと考えられる。以上のことから、オンシツコナジラミとタバココナジラミの間には、機構は不明ながら何らかの種間相互作用が存在し、混在することでオンシツコナジラミは正の、タバココナジラミが負の影響を受けると考えられる。混在条件下で産下卵の生存率が変化するならば、両種間には繁殖干渉が存在する可能性が示唆される。繁殖干渉は、近縁種間の資源分割や生息場所の分割をもたらさうと考えられている(Kuno, 1992; Gröning and Hochkirch, 2008)。また、子にとって最適な資源であっても、親の繁殖成功を低下させる資源であれば、親はその資源を避けることが予測されると報告されている(鈴木ら, 2012)。上位葉は他の葉位と比較して窒素含有率が高く(表9)、両種コナジラミの幼虫の発育や生存に好適な資源と考えられる。しかし、タバココナジラミ成虫が繁殖干渉を避けようとするならば、オンシツコナジラミ成虫が分布し、配偶

行動を行っている上位葉に定位しないと考えられる。今回の非選択試験におけるタバココナジラミの産卵数は、いずれの葉位でも同程度であった (図 14)。このことは、タバココナジラミの産卵数は葉位の違いの影響を比較的に受けないことを示唆している。つまり、タバココナジラミはオンシツコナジラミよりも定位、産卵する葉位に対して選好性が低い可能性を示唆している。タバココナジラミ成虫が繁殖干渉を避けているのであれば、産卵葉位に対する選好性の低さは定位葉位を変化させるに都合がよい形質と考えられる。タバココナジラミ成虫の定位葉位の選好性の低さは、繁殖干渉により選択された形質かもしれない。以上のことから、タバココナジラミは定位する葉位に対して選好性が低く、種間の相互作用により定位する葉位が上位葉から中位葉に変化したことが示唆される。一方、オンシツコナジラミの産卵数は、選択試験だけでなく非選択試験でも上位葉で最も多かった (図 13 と 14)。このことは、オンシツコナジラミには上位葉に対する産卵選好性があることを示唆している。この上位葉に対する産卵選好性は、内的自然増加率から見ても矛盾無く説明できると考えられる。オンシツコナジラミの羽化率は、単独条件よりも混在条件の方が高かった (表 6)。これは、オンシツコナジラミはタバココナジラミと混在すると、むしろ、正の相互作用を受け、羽化率が向上することを示唆している。このことは、オンシツコナジラミの方が高密度条件下での羽化率が高くなる可能性を示唆しているのかもしれない。以上のことから、オンシツコナジラミとタバココナジラミのトマト株内分布の差は、2 種間の相互作用の影響によるものと考えられ、混在時に相互作用により正の影響を受けるオンシツコナジラミ成虫が繁殖に適した上位葉に、負の影響を受けるタバココナジラミ成虫が中位葉に分布したと考えられる。

今回の選択試験では、オンシツコナジラミ成虫は上位葉に、タバココナジラミ成虫は中位葉に多く定位する傾向が認められ (図 11 と 12)、ハウス内のトマト

における株内分布と同様の傾向を示した。これは、両種成虫が何らかの葉質の差を検知し、定位する葉位を決定していることを示唆している。Y字型オルファクトメータを用いた試験で、タバココナジラミ成虫は、上位葉よりも中位葉に有意に多く誘引された(図15)。また選択試験では、放飼1時間後から調査終了まで中位葉に多く定位する傾向にあった。さらに、各葉位における定位率は、放飼4時間以降ほぼ一定であった(図11)。これらのことは、タバココナジラミ成虫は一度定位した中位葉から他の葉位に移動しないことを示唆している。タバココナジラミ成虫は、セスキテルペンのジンギベレン、クルクメン、そしてモノテルペンの α テルピネン、 α フェランドレンに強く誘引され、寄主植物の選択に特定の匂いを利用していると報告されている(Bleeker, et al., 2009)。以上のことから、それぞれの葉位から放出される揮発性物質の量、もしくは質には差があり、タバココナジラミは揮発性成分を頼りに中位葉に多く定位したと考えられる。一方、オンシツコナジラミ成虫は、Y字型オルファクトメータを用いた試験で上位葉と中位葉の間に誘引性の違いは認められなかった(図15)。この結果から、葉から放出される揮発性成分がオンシツコナジラミ成虫の定位行動に影響するならば、選択試験において上位葉と中位葉に同程度の個体が定位すると期待される。実際に、今回の選択試験では、オンシツコナジラミに対する上位葉と中位葉の定位率は放飼4時間後までは同様に推移した。しかし、オンシツコナジラミ成虫が上位葉に定位する比率は時間経過とともに増加する傾向にあり、24時間以降は上位葉の定位率が最も高かった。このことは、放飼直後に中位葉に定位した個体の一部が上位葉に移動した可能性を示唆している。実験2で供試した上位葉は、窒素含有率や炭素含有率が他の葉位よりも高かった(表9)。高い葉中窒素含有量は、オンシツコナジラミの発育期間の短縮や羽化率向上といった効果をもたらすことが報告されており(Bentz and Larew, 1992; Jauset et al., 1998)、内的自然増加率の向上に寄与すると考えられる。以上のこと

から、オンシツコナジラミ成虫の上位葉への定位は、揮発性物質だけでは説明できず、葉中の窒素や炭素の含量を検知する機構が関与しているかもしれない。

今回、温室内のトマトにおけるオンシツコナジラミとタバココナジラミの個体数が多い時期の差は、それぞれの高い内的自然増加率を保証する温度条件の種間差によるものと考えられた。オンシツコナジラミとタバココナジラミの間には種間の相互作用が存在し、オンシツコナジラミはタバココナジラミから負の相互作用の影響を受けないと考えられ、高い内的自然増加率を保証する上位葉に定位すると考えられた。一方、タバココナジラミはオンシツコナジラミから負の相互作用を受け、この影響により中位葉に定位すると考えられた。タバココナジラミの定位には、葉から放出される揮発性成分を検知する機構が関与することが示唆された。今後は、両種コナジラミ間の相互作用の特定、コナジラミの定位に影響する揮発性物質の成分特定、または量の差を検討する必要がある。

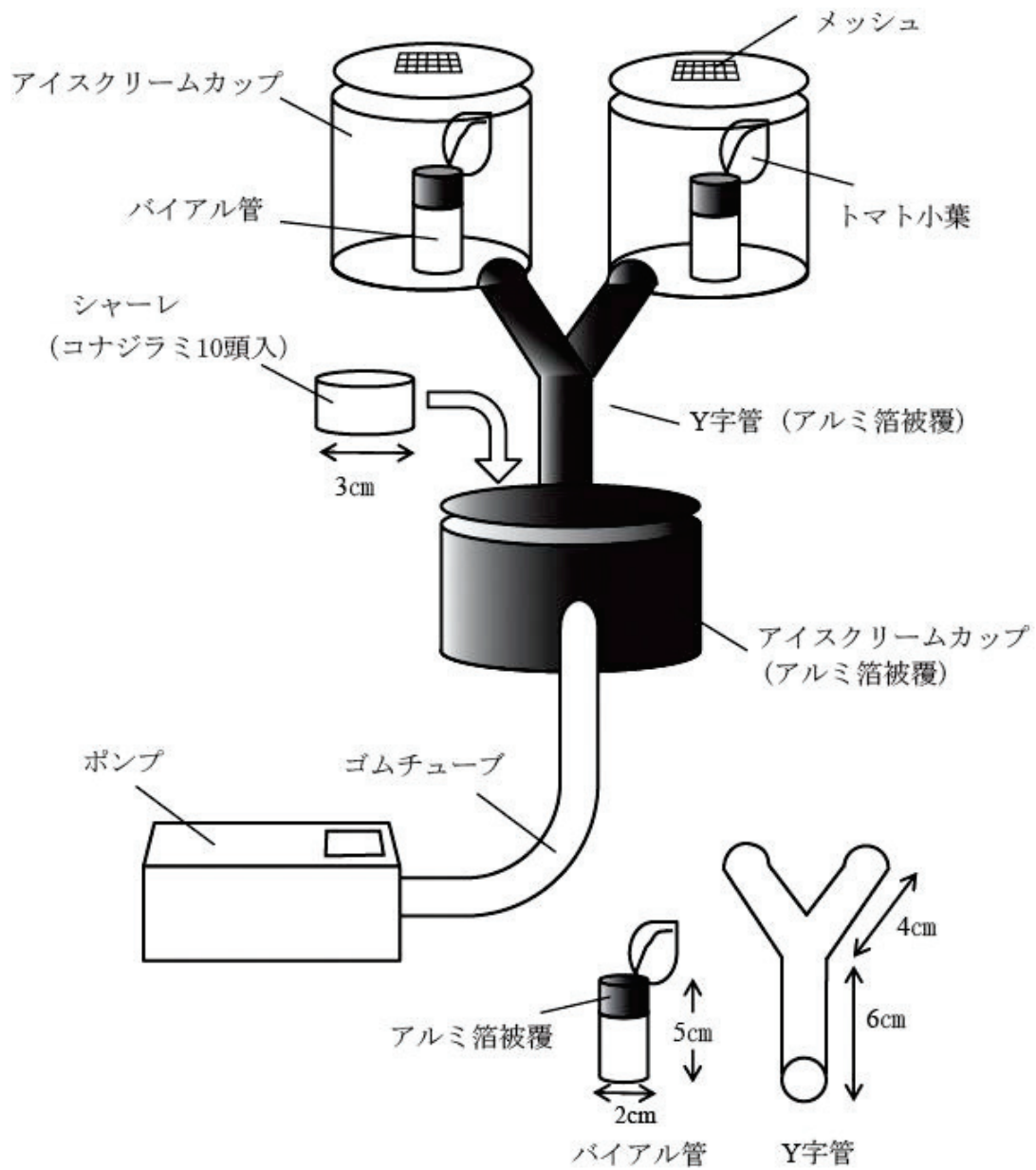


図 10. Y 字型オルファクトメータの概略図。

表 3. 混在条件および単独条件下におけるコナジラミ 2 種の産卵数

コナジラミ種	条件	20°C	30°C
オンシツコナジラミ	混在	2.57±1.64 a (13)	6.33±1.63 a (14)
	単独	3.92±0.86 a (6)	5.56±2.11 a (6)
タバココナジラミ	混在	4.67±1.57 a (13)	9.40±3.75 a (15)
	単独	4.67±0.85 a (6)	9.28±3.96 a (6)

平均±標準偏差。()内は反復数を示す。同一の英小文字は、それぞれの温度で両種コナジラミの産卵数が混在および単独条件間で差がないことを示す (Mann-Whitney's U-test, $p < 0.05$)。

表 4. 混在条件および単独条件下におけるオンシツコナジラミの発育期間(日)

温度	条件	卵	1 齢	2 齢	3 齢	4 齢	蛹	総発育期間
20°C	混在	10.77±1.81 a	4.19±1.86 a	3.61±1.71 a	3.03±1.00 a	2.77±1.27 a	6.58±1.36 a	30.97±3.04 a
	単独	9.85±1.38 a	4.43±1.26 a	3.48±1.57 a	4.26±1.56 b	2.56±1.09 a	7.25±1.54 b	31.82±2.91 a
30°C	混在	5.81±1.80 b	2.59±1.14 a	3.03±1.00 a	2.84±1.05 a	3.08±1.76 a	4.32±1.66 a	21.68±2.58 a
	単独	3.89±0.99 a	4.89±1.66 b	4.00±0.94 a	3.78±0.63 a	3.78±1.13 a	5.78±0.63 b	26.11±2.33 b

平均±標準偏差。異なる英小文字はそれぞれの温度の単独および混在条件間で有意差があることを示す(Mann-Whitney's U-test, $p<0.05$)。

表 5. 混在条件および単独条件下におけるタバココナジラミの発育期間(日)

温度	条件	卵	1 齢	2 齢	3 齢	4 齢	蛹	総発育期間
20°C	混在	12.22±1.77 a	6.52±1.93 a	4.25±2.14 a	4.25±1.65 a	3.40±1.51 a	6.59±1.86 a	37.22±3.40 a
	単独	12.44±1.75 a	7.12±1.39 a	3.52±1.42 a	6.08±2.91 b	3.28±2.11 a	6.72±2.65 a	39.16±4.52 b
30°C	混在	4.71±1.54 a	3.24±1.25 a	2.18±0.98 a	1.85±0.84 a	1.84±0.70 a	2.34±1.88 a	16.15±2.50 a
	単独	6.14±2.10 b	3.35±1.51 a	2.04±0.67 a	2.24±0.82 a	2.02±0.47 a	2.22±0.68 a	18.02±3.03 b

平均±標準偏差。異なる英小文字はそれぞれの温度の単独および混在条件間で有意差があることを示す(Mann-Whitney's U-test, $p<0.05$)。

表 6. 混在条件および単独条件下における両種コナジラミの羽化率

コナジラミ種	条件	20°C	30°C
オンシツコナジラミ	混在	83.8% a	46.0% b
	単独	66.7% a	23.1% a
タバココナジラミ	混在	54.5% a	59.9% a
	単独	65.8% a	79.0% b

異なる英小文字はそれぞれの温度の単独および混在条件間で有意差があることを示す (χ^2 -test, $p < 0.05$)。

表 7. 混在条件および単独条件下における両種コナジラミの繁殖パラメータ

温度	コナジラミ種	飼育条件	日当たり産卵数 ¹⁾	生存率(%) ¹⁾	寿命(日) ²⁾	R_0	T	r_m
20°C	オンシツコナジラミ	混在	2.57	83.8	40	27.17	39.07	0.085
		単独	3.92	67.6	40	30.78	39.51	0.087
	タバココナジラミ	混在	4.67	54.5	44	39.58	45.18	0.081
		単独	4.67	65.8	44	40.20	44.45	0.083
30°C	オンシツコナジラミ	混在	6.33	46.0	16	15.02	21.21	0.128
		単独	5.56	23.1	16	11.58	27.95	0.087
	タバココナジラミ	混在	9.40	59.9	13	20.63	17.65	0.172
		単独	9.28	79.0	13	26.37	17.43	0.188

1) 今回の試験結果。2) オンシツコナジラミは矢野 (1981) から、タバココナジラミは Wang and Tsai (1996) のデータを引用した。 R_0 : 世代あたり純繁殖率, T : 平均世代期間 (日), r_m : 内的自然増加を示す。

表 8.2 元配置分散分析による葉位および加害有無が葉色、窒素および炭素含有率に与える影響

要素	d.f.	SS	F - value	p - value
葉色				
葉位	2, 176	2357.26	74.846	< 0.001
加害有無	1, 176	454.42	28.857	< 0.001
誤差	2, 176	2771.53		
窒素含有率				
葉位	2, 20	4.83	100.241	< 0.001
加害有無	1, 20	0.25	10.224	0.045
誤差	2, 20	0.48		
炭素含有率				
葉位	2, 20	39.19	35.612	< 0.001
加害有無	1, 20	4.03	7.318	0.014
誤差	2, 20	11.00		

表 9. 各葉位の葉色、窒素及び炭素含有率

	成分			
	葉位	葉色	窒素含有率 (%)	炭素含有率 (%)
無被害葉	上位	36.1 ± 3.7 c	5.19 ± 0.11 a	40.20 ± 0.82 a
	中位	42.2 ± 3.6 b	4.13 ± 0.02 b	37.26 ± 0.23 c
	下位	42.0 ± 3.5 b	3.89 ± 0.06 c	38.03 ± 0.49 b
被害葉	上位	37.4 ± 4.7 c	5.47 ± 0.17 a	41.27 ± 0.72 a
	中位	46.2 ± 3.5 a	3.37 ± 0.14 d	35.44 ± 0.86 d
	下位	46.0 ± 4.3 a	3.31 ± 0.11 d	34.75 ± 0.90 e

同一列の異なる英小文字を付したデータ (平均±標準偏差) 間には、有意差があることを示す(Scheffe's post hoc test $p < 0.05$)。

表 10.2 元配置の分散分析による葉位および加害有無が放飼 72 時間後の産卵数に与える影響

要因	オンシツコナジラミ			タバココナジラミ		
	d.f.	F-value	p-value	d.f.	F-value	p-value
選択試験						
葉位	2, 54	35.561	< 0.001	2, 39	30.871	< 0.001
加害有無	1, 54	1,574	0.215	1, 39	< 0.001	0.987
交互作用	2, 54	0.360	0.700	2, 39	2.264	0.601
非選択試験						
葉位	2, 54	12.860	< 0.001	2, 42	0.513	0.602
加害有無	1, 54	0.679	0.414	1, 42	0.138	0.712
交互作用	2, 54	0.004	0.996	2, 42	0.189	0.828

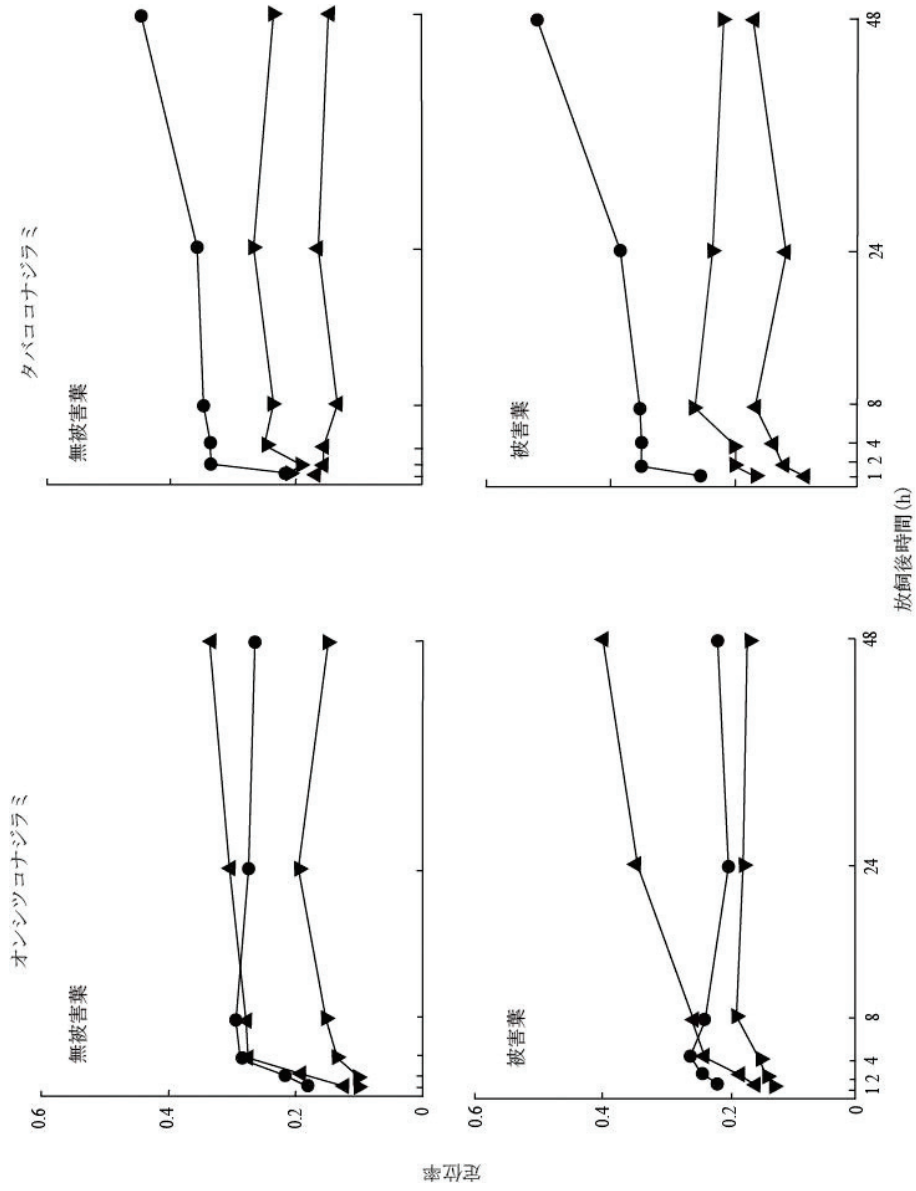


図 11. 両種コナジラミ成虫の葉位別定位置の推移。定位置はいずれかのトマト小葉に定位した個体数のうち、各葉位の小葉に定位した個体数の比率を示す。▲は上位葉、●は中位葉、▼は下位葉を示す。

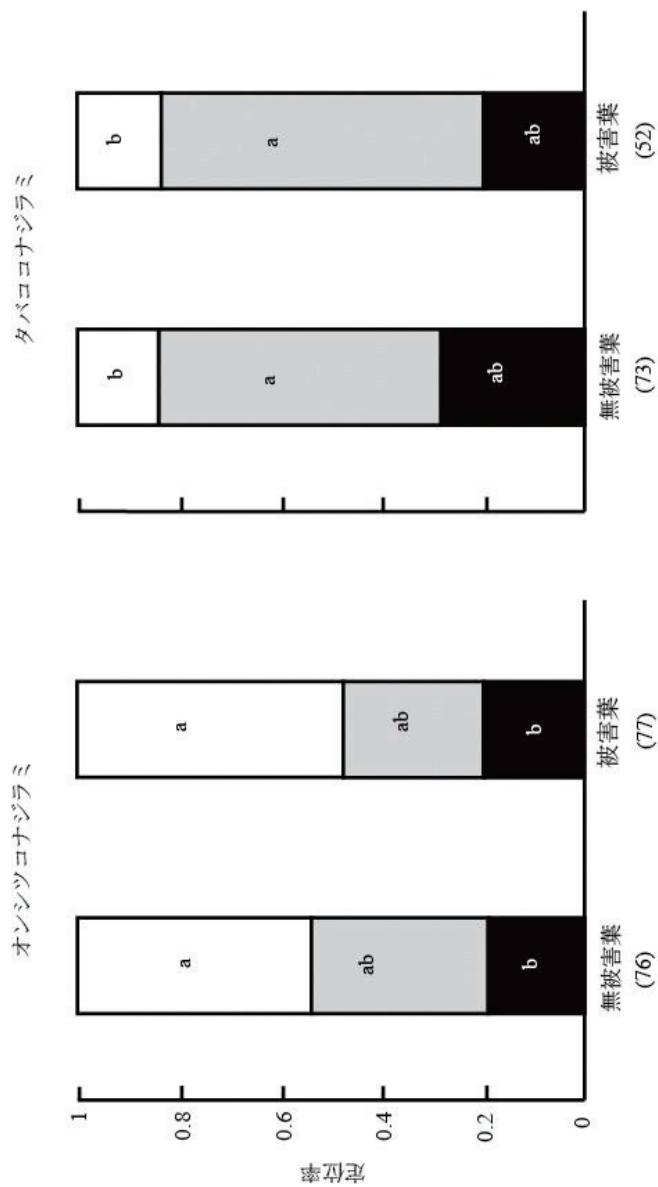


図 12. 放飼 72 時間後の両種コナジラミ成虫の葉位別定位率。各葉位の定位率は、いずれかのトマト小葉に定位した個体数のうち、それぞれの小葉に定位した個体数から算出した。0 内の数字は定位した成虫数のすべての反復の合計を示す。異なる英小文字の間には、葉位間で有意な差があることを示す (χ^2 検定後、Sequential Bonferroni 法で有意水準を補正した、 $p < 0.05$)。白色は上位葉、灰色は中位葉、黒色は下位葉を示す。

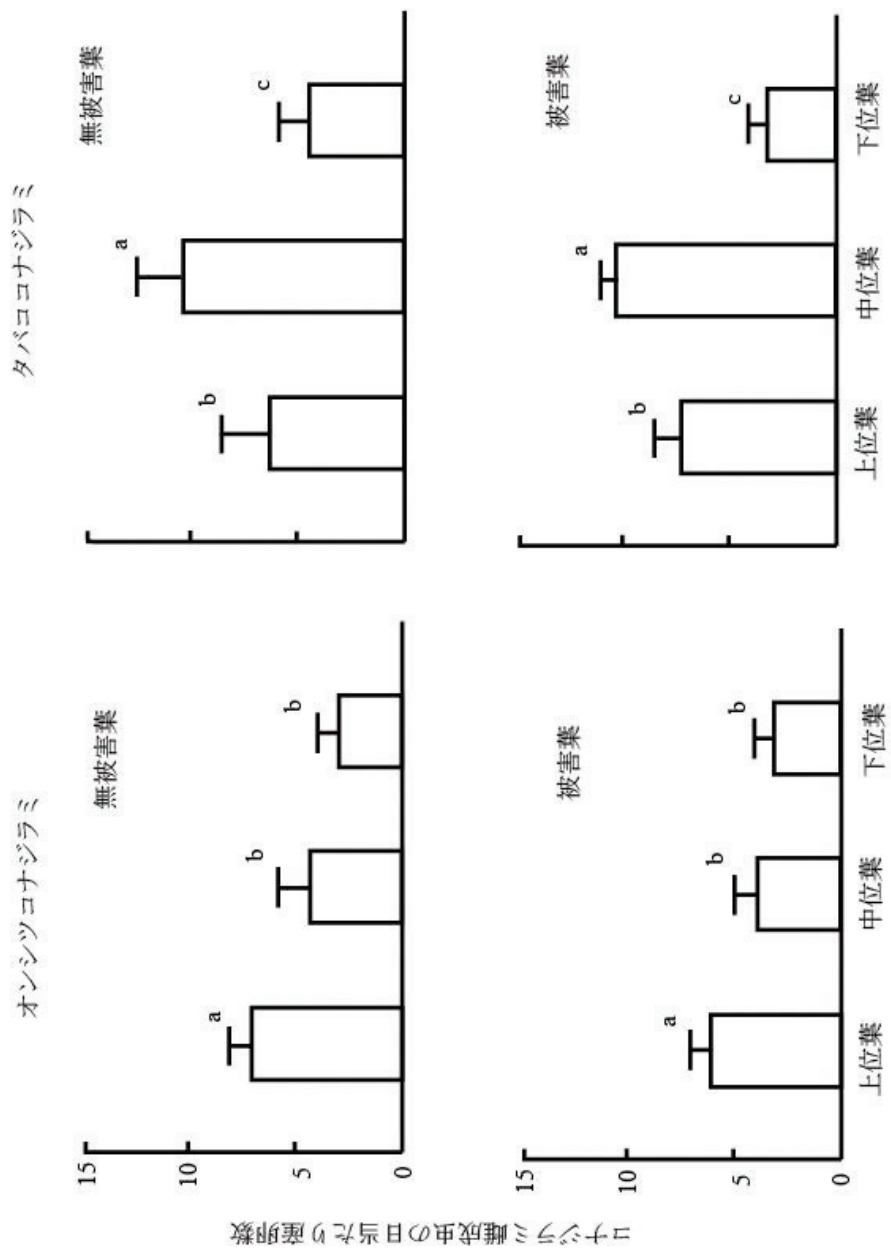


図 13. 選択試験における放飼 72 時間後の産卵数。棒グラフと垂線は、それぞれ平均日当たり産卵数と標準偏差を示す。異なる英小文字の間には、葉位間で有意な差があることを示す(Scheffé's post hoc test, $p < 0.05$)。

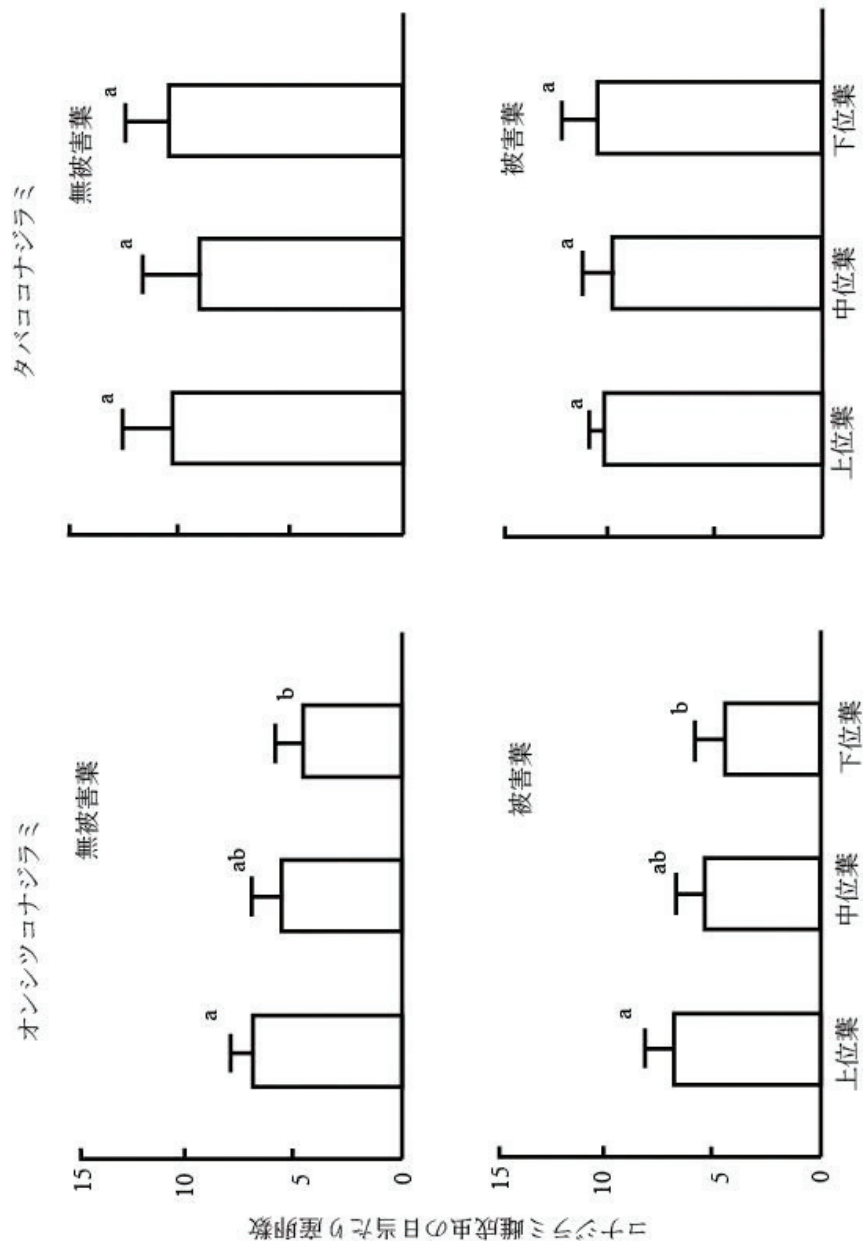


図 14. 非選択試験における放飼 72 時間後の産卵数。棒グラフと垂線は、それぞれ平均日当たり産卵数と標準偏差を示す。異なる英小文字の間には、葉位間で有意な差があることを示す(Scheffé's post hoc test, $p < 0.05$)。

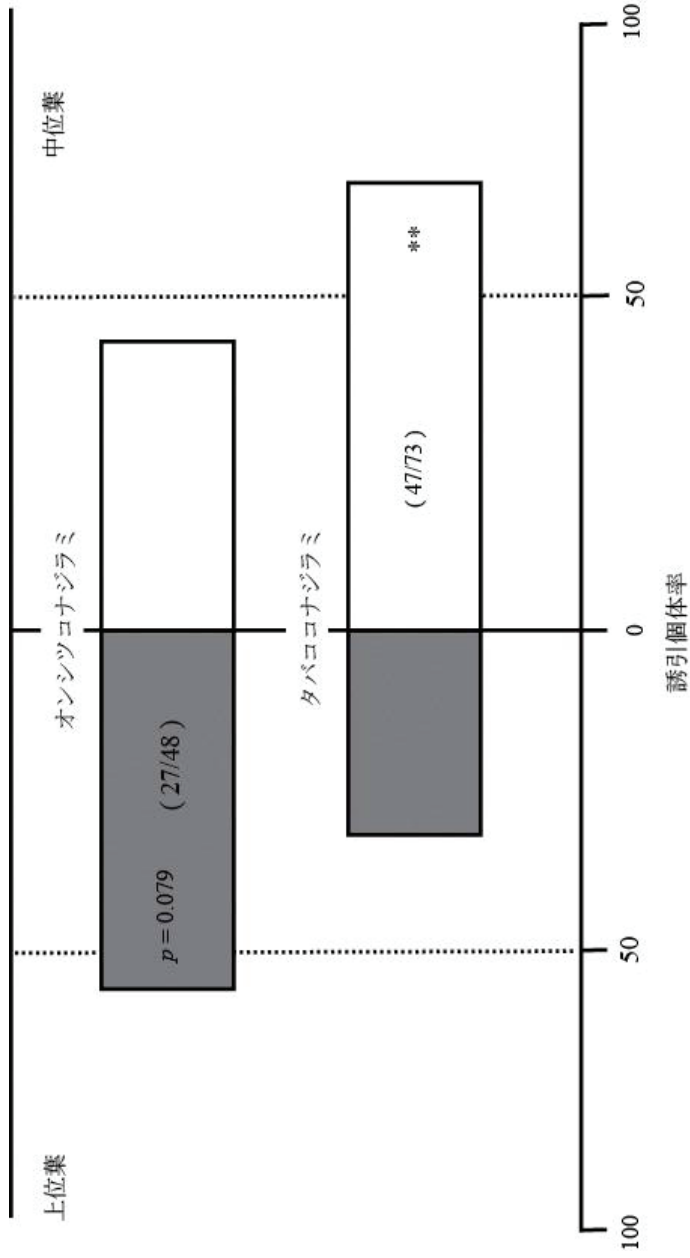


図 15. Y 字型オルファクトメータによる上位葉および中位葉に誘引された個体比率。括弧内は、すべての反復でいずれかの小葉に誘引された個体総数/いずれかの小葉に誘引された個体総数。**は葉位間で有意な差があることを示す(2 項検定, $p < 0.01$)。ns は葉位間に有意な差がないことを示す(2 項検定, $p > 0.05$)。

表 11. 1992 年および 1993 年のトマト栽培期の月別平均気温および日照時間

	5 月	6 月	7 月	8 月	9 月	10 月
平均気温 (°C)	17.2	22.5	26.6	27.4	23.7	17.8
1992 年	18.2	21.7	23.8	25.2	22.1	16.9
1993 年	19.0	22.8	26.5	28.0	24.1	18.1
平年値	200.2	176.2	205.8	150.9	207.3	151.6
日照時間 (h)	202.2	163.6	87.6	126.0	116.8	173.9
平年値	199.0	159.4	167.0	202.2	157.8	174.2

岐阜市の AMcDAS データ。平年値は 1981～2010 年の値より算出（気象庁ホームページ）。

第3章 タバココナジラミの優占バイオタイプが変遷する現象に影響する要因

第1節 タバココナジラミバイオタイプ B と Q の発育および繁殖力の差、バイオタイプ間の相互作用が変遷現象に与える影響

緒言

タバココナジラミは、寄主範囲や寄主適合性が異なること (Costa and Russell, 1975; Mound, 1963)、ウイルス媒介能力などに差があること (Bird and Maramorsch, 1978) から、遺伝的に異なる複合種と考えられている。これらの報告は、タバココナジラミはいくつかのバイオタイプの複合であるとまとめられ (Costa and Brown, 1991; Bedford et al., 1994)、現時点では地理的な分布が明らかになっているものだけでも、24 以上のバイオタイプが存在すると報告されている (Perring, 2001; Boykin et al. 2007)。現在、わが国にはスイカズラやサツマイモなどを寄主とする在来のバイオタイプ Jpl、南西諸島に分布する在来のバイオタイプ Naul に加え、1989 年頃侵入したバイオタイプ B、そして 2006 年に初確認されたバイオタイプ Q の 4 つのバイオタイプが存在する (本多, 2005; 2008)。その中で、農業において重要害虫とされるのは、外来のバイオタイプ B とバイオタイプ Q である。

タバココナジラミは、吸汁による生育不良だけでなく、排泄物にカビが生えるすす病により光合成能力の低下や (Yee et al., 1996) 果実等の生産物汚染を引き起こす。バイオタイプ B とバイオタイプ Q は、カボチャ (Yokomi et al., 1990)、トマト (Schuster et al., 1990; 松井, 1992)、サヤインゲン (上門・大園, 2008) の着色異常を引き起こすことが報告されており、外間ら(1993) はバイオタイプ B によりウリ科、アブラナ科、セリ科およびヒユ科植物 16 種で明瞭な茎葉の白化または退緑症状を再現している。さらに、タバココナジラミは Geminivirus 属を主

とする多くの植物病原性ウイルスを媒介する(Goodman, 1981; Bedford et al., 1994)。世界的に問題となっているトマト黄化葉巻病の病原ウイルスである TYLCV (*Tomato yellow leaf curl virus*) もその 1 つであり、バイオタイプ B とバイオタイプ Q の TYLCV 媒介能力は差がないことが報告されている (北村ら, 2009)。

我が国を含めて、バイオタイプ B とバイオタイプ Q が生息する地域では、これまで優占的であったバイオタイプ B の個体数が減少し、対照的にバイオタイプ Q の個体数が増加して優占的となる様なバイオタイプの変遷現象が報告されている (Simón et al., 1999; 樋口ら, 2007; 大井田ら, 2007; 山城, 2007; 鋤田ら, 2008; Chu et al., 2010)。バイオタイプ Q は、バイオタイプ B の防除に有効であったピリプロキシフェンや多くのネオニコチノイド系殺虫剤に対する感受性が低いことが報告されている (Horowitz et al., 2003; Dennehy et al., 2010)。そのため、バイオタイプ Q の個体数が増加して優占的になると、効果的な殺虫剤の種類が限定されるため、防除が困難になることが予想される。この優占バイオタイプの変遷現象の原因として、少なくとも 3 つの要因が考えられる。第 1 に、殺虫剤感受性の差である。前述したピリプロキシフェンやネオニコチノイド系殺虫剤は、バイオタイプ B の防除効果は高いものの、バイオタイプ Q への感受性が低下している。両バイオタイプが混在する条件下で、バイオタイプ B により高い防除効果を示す殺虫剤を使用すれば、バイオタイプ Q が多く生残すると予想される。このような殺虫剤を繰り返し使用すれば、個体数が多く優占的なバイオタイプは、バイオタイプ B からバイオタイプ Q へ変遷すると予想される。第 2 に、両バイオタイプ間の繁殖力の差である。両バイオタイプ間に内的自然増加率などの繁殖力に差がある場合、繁殖力の低いバイオタイプから、繁殖力の高いバイオタイプに変遷すると考えられる。バイオタイプ B の繁殖力は様々な植物で報告されているものの (Terence, 1995; Tsai and Wang, 1996; Wang and Tsai, 1996; Yee and Toscano, 1996; Nava-Camberos et al., 2001; Fancelli and Vendramim,

2002; Kakimoto et al., 2007)、バイオタイプ Q の繁殖力と比較・調査した事例は少ない。特に、同一条件下でバイオタイプ B と Q の繁殖力を比較したものは3つの報告に過ぎない (Muñiz, 2000; Muñiz and Nombela, 2001; Iida et al., 2009)。第3に、バイオタイプ間の繁殖干渉である。両バイオタイプが生息する条件下では、一方のバイオタイプが他方のバイオタイプに発育や繁殖に関して負の影響を与える可能性が考えられる。例えば、バイオタイプ B の雄成虫と処女雌成虫を、中国の土着バイオタイプ (ZHJ1) の雄成虫と一緒に放飼して得たバイオタイプ B の子供の性比 (雄比) は、バイオタイプ B の雄成虫と処女雌成虫だけを放飼して得た子供の性比と差はなかったが、対照的に、ZHJ1 の雄成虫と処女雌成虫を、バイオタイプ B の雄成虫と一緒に放飼して得た ZHJ1 の子供の性比は、ZHJ1 の雄成虫と処女雌成虫だけを放飼して得た子供の性比と比較して高くなることが報告されている (Liu et al., 2007)。子供の性比が上昇する現象は、オーストラリアの2種の土着バイオタイプ (EAN、WAN) の雄成虫と処女雌成虫を、バイオタイプ B の雄成虫と一緒に放飼した条件でも報告されている (De Barro and Hart, 2000)。一般的に、性比の上昇は内的自然増加率などの繁殖力の低下につながる。その結果、より繁殖力の高いバイオタイプへ移行する可能性が考えられる。タバココナジラミは単数・倍数体であり、未受精卵から雄が、受精卵から雌が発生する (Byrne and Berrows, 1991)。バイオタイプ B と Q は、交雑しても雌の F₁ 世代が発生しない (Elbaz et al., 2010)。したがって、上記の報告で異なるバイオタイプを一緒に飼育した場合に確認された雄比の上昇は、バイオタイプ B の雄成虫が土着バイオタイプの雌成虫にも求愛行動をとることで土着バイオタイプ内の正常な交尾が阻害され、雄に分化する未受精卵が多く産下されたことが原因と考えられている (Zang and Liu, 2007)。一方で、母親のコナジラミが不適な環境下では次世代の雄比を増加させる可能性も考えられる。例えば、コナジラミと同じ単数・倍数体の寄生蜂は、不適な環境条件下では、より生産コストが

低いと考えられる雄の子供の生産数を増加させて、子供性の比を上げるとされている (King, 1993)。このことは、繁殖干渉の影響を受けるバイオタイプの既交尾の雌成虫が、別のバイオタイプと遭遇することで未受精卵である雄卵を多く産下し、雄比が上がる可能性を示唆している。

そこで、バイオタイプ B と Q を 3 種の寄主植物を用いて異なる温度で飼育し、発育日数、羽化率、産卵数と寿命の繁殖に関する要因を調査し、バイオタイプ間で比較した。また、既交尾の雌成虫を用いて両バイオタイプが混生する条件と、それぞれ単独で飼育する条件で産卵させ、子孫の発育日数、羽化率、子孫のバイオタイプ比率と性比を調査した。そして、得られた結果をもとに、発育や繁殖のバイオタイプ間差や、バイオタイプ間の繁殖干渉が、バイオタイプの変遷現象に与える影響について検討した。

材料および方法

1) 供試虫

バイオタイプ B 成虫は 2005 年 10 月に岐阜市の農業技術センター内のナバナ *Brassica napus* (品種：はるなつみ) から、バイオタイプ Q 成虫は海津市の甘長トウガラシ *Capsicum annuum* (品種：伏見甘長) から採集した。トマト苗 (品種：ハウス桃太郎) を餌植物とし、アクリル製飼育容器内 (34 cm×26cm×34cm) で 25±2°C, 16L8D の条件下で累代飼育した個体を供試した。餌植物は 3 号ポリポットで実生栽培し、粒状肥料 (商品名：IB1 号, ハイポネックスジャパン製) を適宜与えて管理した。一定の個体数を維持するため、餌植物は劣化に伴い更新した。両バイオタイプの飼育容器は、それぞれ異なる恒温器内で個別に管理してバイオタイプが混合されるのを防ぐとともに、後述する遺伝マーカーによってバイオタイプを定期的に確認した。

2) バイオタイプの識別

DNA は、DNA 抽出試薬 (PrepMan™ Ultra Reagent, Applied Biosystems 製) を用いてコナジラミ成虫から抽出した。成虫を 1 頭ずつ 1.5ml マイクロチューブに入れ、DNA 抽出試薬を 10 μ l 加えて磨砕した。それをボルテックスミキサーで数秒間攪拌した後、100°C で 3 分間加熱し、常温で 2 分間冷却した。これに 30 μ l の滅菌水を加え、再度ボルテックスミキサーで攪拌したのち、12,000 回転で 5 分間遠心分離し、上清を回収して DNA サンプルとした。この DNA サンプルを、上田 (2006) に従い PCR-RFLP (polymerase chain reaction - restriction fragment length polymorphism) 法でミトコンドリア DNA の COI (cytochrome oxidase subunit I) 領域を増幅した。PCR プライマーは MTD-10 (5'-TTGATTTTTTGGTCATCCAGAAGT-3') と MTD-12(5'-TCCAATGCACTAATCTGCCATATTA-3') を使用した。DNA 合成酵素には *Ex Taq* ポリメラーゼ (タカラバイオ製) を用い、94°C で 3 分間アニーリングし、94°C 30 秒、52°C 30 秒、72°C 60 秒を 40 サイクル行い、72°C で 5 分間 DNA を伸長させた。DNA 増幅産物 (5 μ l) に、制限酵素 *EcoT14I* (*StyI*) または *StuI* (ともにタカラバイオ製) を 0.5 μ l、酵素用バッファー 2 μ l および蒸留水 12.5 μ l を加え、37°C で 1 時間維持して増幅産物を切断した。これらの反応物を、1%アガロースゲルを用いて電気泳動を行った。これにより、バイオタイプ Q は *EcoT14I* (*StyI*) により 555bp および 311bp の位置に、バイオタイプ B は *StuI* により 560bp および 306bp の位置に DNA 断片が観察されると期待され、バイオタイプが識別できる。

3) バイオタイプ B および Q の発育期間および羽化率

寄主植物として、トマト (品種：ホーム桃太郎)、キュウリ *Cucumis sativus* (品種：地這)、甘長トウガラシ (品種：京みどり) を供試した。いずれの植物も、

ポリポット (直径 6cm、高さ 5cm) を用いて実生栽培した。キュウリは本葉が 1~2 枚、トマトおよび甘長トウガラシは本葉が 5~6 枚展開したものをを用いた。供試植物は、コナジラミの被害を避けるため 0.4mm 目合いのネット被覆下において栽培し、試験前には実態顕微鏡下で産下卵および幼虫の寄生がないことを確認した。底に紙ウエス (キムタオル: 日本製紙クレシア製) を敷いた透明プラスチック円筒 (直径 9cm、高さ 20cm) に供試植物を入れ、飼育ケースから無作為に採集した雌成虫 2 頭を放飼した。放飼後、プラスチック円筒の上部を 2 重に折ったガーゼで覆い、輪ゴムで固定した。プラスチック円筒は、恒温器内で異なる 6 温度 (20, 23, 25, 27, 30 と 35°C) で管理した。日長条件は、14L10D とした。放飼した雌成虫は、24 時間産卵させた後、吸虫管ですべて除去した。そして、コナジラミの発育期間および羽化数を、実態顕微鏡下で毎日調査した。幼虫を個体識別するために、孵化幼虫が葉裏に固着したのち、顔料インク (ユニポスカ極細、三菱鉛筆株式会社製) で固着部付近の葉をマークした。幼虫齢は、体サイズと脱皮殻の有無で判断した。体厚が増した 4 齢幼虫は、蛹として扱った。すべての試験は、少なくとも 7 反復以上行った。そして、すべての個体から平均発育期間を算出した。

4) バイオタイプ B と Q の繁殖に関する要因

飼育ケースから蛹が付着したトマト小葉を採集し、それをプラスチックケース (直径 9cm、高さ 5cm) に入れて実験室の環境下で維持し、羽化した処女雌成虫を供試した。羽化 24 時間後以内の処女雌成虫と雄成虫を、1 頭ずつリーフケージ (直径 1cm、高さ 1cm) に入れて供試植物の葉裏に設置し、恒温器内で管理した。管理温度は 20°C または 30°C とし、日長は 14L10D とした。24 時間後、成虫を吸虫管で回収したのち、産卵数を調査した。その後、回収した雌成虫を再度リーフケージに入れ、同じ植物の同じ葉、もしくは同じ複葉の新しい部位

にケージを設置した。この手順は、雌成虫が死亡するまで繰り返した。供試植物はトマトとキュウリとし、前述の方法で栽培したものをを用いた。

内的自然増加率 (r_m)、純繁殖率 (R_0)、平均世代期間 (T) を、各未熟世代と成虫の生存率 (l_x) と産卵率 (m_x) を用いて以下の式 (Birch,1948; Laughlin, 1965) により算出した。ここで X は世代日数である。

$$\sum l_x \cdot e^{(-r_m X)} = 1$$
$$R_0 = \sum l_x \cdot m_x$$
$$T = \left(\sum X \cdot l_x \cdot m_x \right) / \left(\sum l_x \cdot m_x \right)$$

5) 単独および混在条件での飼育試験

2頭の雌成虫を前述のリーフケージに入れ、本葉が5~6枚展開したトマト苗 (品種: ホーム桃太郎) の葉裏に設置し、3日間産卵させた。雌成虫2頭の組み合わせは、(1) QB区: バイオタイプBとバイオタイプQを1頭ずつ、(2) B区: バイオタイプBを2頭、(3) Q区: バイオタイプQを2頭、の3通りとした。3日後、ケージ内の雌成虫を除去し、産卵数を調査した。そして、成虫が羽化するまでの発育期間、羽化率、および子世代成虫の性比を調査した。発育期間は、3日間の産卵期間の中央値である2日目を起点として計測した。トマト苗は、ポリポット (直径6cm、高さ5cm) を用いて実生栽培した。飼育条件は、温度25°C、日長14L10Dとした。QB区では、各バイオタイプの発育期間や性比を調査するため、孵化幼虫が葉表面に固着したのち顔料インク (ユニポスカ極細、三菱鉛筆株式会社製) で固着部付近をマークすることで、個体識別した。そして、羽化したすべての成虫を吸虫管で採集し、70%アルコールに浸漬したのち、実体顕微鏡下で雌雄を識別した。その後、前述の方法により遺伝子型を調査し、バイオタイプを識別した。バイオタイプの識別には、78頭の成虫数を用いた。雌雄判別とバイオタイプ識別の結果、産卵させたすべての雌成虫から雌の子供を得たこ

とから、供試した雌成虫はすべて既交尾であったと判定した。

6) 統計処理

発育期間と羽化率は、2元配置の分散分析を用いてバイオタイプ、温度および交互作用を解析した。その後、各ステージおよび齢期の発育期間は、バイオタイプと温度のすべての組み合わせにつき、Scheffé法により多重比較した。同様に、羽化率もバイオタイプと温度の組み合わせにつき、Scheffé法により多重比較した。羽化率は、角変換（アークサイン変換）を行った。生存虫が7頭以下の場合、検定しなかった。

結果

1) 発育期間および羽化率

2元配置の分散分析の結果、トマトおよびキュウリの各ステージおよび齢期の発育期間には、バイオタイプ（トマト:7分の3の検定、キュウリ:7分の4の検定）、各温度（両植物ともに7分の7の検定）、それぞれの交互作用（それぞれ7分の4、7分の7の検定）に有意な効果が認められた。一方羽化率は、バイオタイプおよび温度に有意な効果が認められるものの、それぞれの交互作用には有意な効果は認められなかった（表12）。

トマトにおけるバイオタイプBとバイオタイプQの総発育期間は、20°Cを除いて、有意な差は認められなかった（20°C: $p=0.0013$, 23°C: $p>0.9999$, 25°C: $p>0.9999$, 27°C: $p=0.9958$, 30°C: $p=0.9601$, Scheffé法, 表13）。卵期と1齢幼虫期の発育期間は、それぞれ6分の2および5分の4の飼育温度での比較においてバイオタイプ間で有意な差が認められたが（卵 20°C: $p=0.0065$, 23°C: $p=0.0654$, 25°C: $p=0.9087$, 27°C: $p>0.9999$, 30°C: $p=0.0002$, 35°C: $p=0.9930$; 1齢幼虫 20°C: $p<0.0001$, 23°C: $p=0.0173$, 25°C: $p<0.0001$, 27°C: $p>0.9999$, 30°C: $p=0.0124$, Scheffé

法)、2 齢以降の幼虫齢期と蛹期間は、すべての飼育温度でバイオタイプ間に有意な差は認められなかった (2 齢幼虫 20°C: $p>0.9999$, 23°C: $p=0.9997$, 25°C: $p>0.9999$, 27°C: $p=0.9943$, 30°C: $p>0.9999$; 3 齢幼虫 20°C: $p=0.8383$, 23°C: $p=0.9782$, 25°C: $p=0.9996$, 27°C: $p>0.9999$, 30°C: $p=0.9624$; 4 齢幼虫 20°C: $p=0.9692$, 23°C: $p=0.9972$, 25°C: $p>0.9999$, 27°C: $p=0.9837$, 30°C: $p>0.9999$; 蛹: 20°C: $p=0.8814$, 23°C: $p>0.9999$, 25°C: $p=0.8297$, 27°C: $p=0.9999$, 30°C: $p=0.8930$, Scheffé 法, 表 13)。両バイオタイプの各幼虫齢期の発育期間、蛹期の発育期間と総発育期間は、20°Cから 30°Cまでは温度が高くなるに伴い短くなる傾向にあったが、35°Cでは延長した (表 13)。

キュウリにおけるバイオタイプ B と Q の総発育期間は、いずれの飼育温度でもバイオタイプ間で有意な差は認められなかった (20°C: $p=0.7886$, 23°C: $p>0.9999$, 25°C: $p>0.9999$, 27°C: $p=0.5038$, 30°C: $p>0.9999$, 35°C: $p=0.9882$, Scheffé 法, 表 14)。卵期間は、6 分の 1 の飼育温度での比較においてバイオタイプ間に有意な差が認められたが (卵 20°C: $p<0.0001$, 23°C: $p>0.9999$, 25°C: $p>0.9999$, 27°C: $p=0.0658$, 30°C: $p=0.9985$, 35°C: $p=0.1083$, Scheffé 法)、その後の各幼虫齢期と蛹期の発育期間では、20°Cの 3 齢幼虫期と 4 齢幼虫期を除いて、有意な差は認められなかった (1 齢幼虫 20°C: $p=0.9942$, 23°C: $p>0.9999$, 25°C: $p=0.9988$, 27°C: $p=0.9989$, 30°C: $p>0.9999$, 35°C: $p=0.0996$, 2 齢幼虫 20°C: $p=0.9275$, 23°C: $p=0.9997$, 25°C: $p>0.8646$, 27°C: $p=0.9996$, 30°C: $p>0.9999$, 35°C: $p=0.1250$; 3 齢幼虫 20°C: $p<0.0001$, 23°C: $p=0.9872$, 25°C: $p=0.9998$, 27°C: $p=0.9929$, 30°C: $p=0.8385$, 35°C: $p=0.6806$; 4 齢幼虫 20°C: $p=0.0020$, 23°C: $p=0.9930$, 25°C: $p>0.9999$, 27°C: $p>0.9999$, 30°C: $p=0.9911$, 35°C: $p=0.8722$; 蛹: 20°C: $p>0.9999$, 23°C: $p>0.9999$, 25°C: $p>0.9999$, 27°C: $p=0.9892$, 30°C: $p>0.9999$, 35°C: $p>0.9999$, Scheffé 法, Scheffé 法, $p>0.05$; 表 14)。両バイオタイプの各幼虫齢期の発育期間、蛹期の発育期間と総発育期間は、20°Cから 30°Cまでは温度が高くなるに伴い短くなる傾向にあった

たが、35°Cでは延長した (表 14)。

甘長トウガラシでは、バイオタイプ B の卵はふ化するものの、91% (564/622) の個体は 1 齢幼虫期に死亡した。25°C以下の温度では、成虫まで発育する個体は認められなかった。27°C以上の温度でも、成虫まで発育する個体は各温度で 10 頭以下であった (表 15)。一方、バイオタイプ Q は、すべての温度で成虫まで発育した。バイオタイプ Q の各幼虫齢期と蛹期の発育期間、および総発育期間は、20°Cから 30°Cまでは温度が高くなるに伴い短くなる傾向にあったが、35°Cでは延長した (表 15)。

甘長トウガラシでは、バイオタイプ Q の羽化率がバイオタイプ B よりも高い傾向が認められた (表 16)。一方、トマトとキュウリでは、キュウリでの 35°Cを除き、バイオタイプ B の羽化率がバイオタイプ Q よりも高い傾向が認められた (表 16)。トマトとキュウリにおける羽化率は、20°Cから 30°Cの飼育温度で両バイオタイプの間には有意な差は認められなかったが、25°C付近で最も高くなる傾向にあった (トマト 20°C: $p=0.9995$, 23°C: $p=0.9963$, 25°C: $p=0.9610$, 27°C: $p=0.3480$, 30°C: $p=0.9995$, 35°C: $p=0.2787$, キュウリ 20°C: $p>0.9999$, 23°C: $p=0.9997$, 25°C: $p=0.2287$, 27°C: $p>0.9999$, 30°C: $p=0.9826$, 35°C: $p>0.9999$, Scheffé 法, 表 16)。

2) バイオタイプ B と Q の繁殖に関する要因

20°Cにおけるバイオタイプ B の日当たり産卵数 (トマト: 4.02 ± 1.09 個, キュウリ: 5.93 ± 1.22 個; 平均±標準偏差) は、バイオタイプ Q の値 (トマト: 3.09 ± 0.36 個, キュウリ: 6.11 ± 1.47 個) との間で有意な差は認められなかった (トマト: $p=0.9766$, キュウリ: $p>0.9999$, Scheffé 法, 表 17)。一方 30°Cでは、バイオタイプ B の日当たり産卵数 (トマト: 10.83 ± 2.51 個, キュウリ: 10.57 ± 1.38 個) は、バイオタイプ Q の値 (トマト: 6.18 ± 1.78 個, キュウリ: 7.14 ± 0.95 個) よりも有意

に多かった (トマト: $p=0.0002$, キュウリ: $p<0.0001$, Scheffé 法, 表 17)。バイオタイプ B の総産卵数 (トマト 20°C: 105.75 ± 34.31 , 30°C: 127.89 ± 52.88 , キュウリ 20°C: 162.14 ± 45.69 , 30°C: 135.78 ± 30.70) は、いずれの寄主植物と温度でもバイオタイプ Q より多い傾向にあり (トマト 20°C: 67.38 ± 17.78 , 30°C: 68.00 ± 28.87 , キュウリ 20°C: 149.33 ± 69.99 , 30°C: 81.83 ± 25.38)、30°Cではどちらの寄主植物でも有意な差が認められた (トマト: $p<0.0001$, キュウリ: $p<0.0001$, Scheffé 法, 表 17)。両バイオタイプの成虫の寿命は、どちらの寄主植物上でも、30°Cよりも20°Cで長い傾向にあった。しかし、飼育温度や寄主植物に関わらず、成虫の寿命はバイオタイプ間で差は認められなかった (トマト 20°C: $p=0.9914$, 30°C: $p>0.9999$, キュウリ 20°C: $p=0.9927$, 30°C: $p>0.9999$, Scheffé 法, 表 17)。

20°Cにおけるバイオタイプ B の内的自然増加率 (トマト: 0.085, キュウリ: 0.095) は、バイオタイプ Q の値 (トマト: 0.081, キュウリ: 0.104) と同様であった。一方 30°Cにおけるバイオタイプ B の内的自然増加率 (トマト: 0.201, キュウリ: 0.217) は、バイオタイプ Q の値 (トマト: 0.135, キュウリ: 0.174) よりも大きい傾向にあった。同様に、20°Cにおけるバイオタイプ B の純増加率 (トマト: 34.21, キュウリ: 47.73) は、バイオタイプ Q の値 (トマト: 26.61, キュウリ: 42.21) と同様であったが、30°Cにおけるバイオタイプ B の純増加率 (トマト: 34.48, キュウリ: 42.65) は、バイオタイプ Q の値 (トマト: 15.68, キュウリ: 20.23) よりも大きい傾向にあった (表 17)。

3) バイオタイプ混在条件下における産卵数、子供の発育期間、羽化率および性比

混在条件下における発育期間は、両バイオタイプとも単独条件下よりも長い傾向にあった。混在条件下におけるバイオタイプ Q の発育期間 (24.71 ± 0.21 日, 平均±標準偏差) は、単独条件下におけるバイオタイプ Q の発育期間 ($21.41 \pm$

0.16 日) と比較して有意に長かった ($p=0.00875$, Scheffé 法)。また、混在条件下のバイオタイプ B の発育期間 (22.62 ± 0.19 日) と比較しても、有意に長かった ($p=0.0322$, Scheffé 法, 表 18)。混在条件下におけるバイオタイプ Q の性比 ($52.8 \pm 14.8\%$) は、単独条件下 ($36.8 \pm 3.6\%$) と比較して有意に高かった ($p=0.0322$, Scheffé 法, 表 18)。一方、混在条件下におけるバイオタイプ B の性比 ($29.6 \pm 5.7\%$) は、単独条件下 ($29.6 \pm 2.6\%$) と比較して有意な差は認められなかった ($p=0.9973$, Scheffé 法, 表 18)。混在条件下での羽化成虫に占めるバイオタイプ Q の割合は、 $25.4 \pm 8.5\%$ であった。産卵数と羽化率は、混在および単独条件間で有意な差は認められなかった (産卵数 混在条件－単独条件 Q 間: $p=0.3198$, 混在条件－単独条件 B 間: $p=0.9642$; 羽化率 混在条件－単独条件 Q 間: $p=0.3198$, 混在条件－単独条件 B 間: $p=0.9642$, Scheffé 法, 表 18)。

考察

近年、バイオタイプ B の個体数が減少し、バイオタイプ Q の個体数が増加する優占バイオタイプの変遷現象が、日本を含む各地で報告されている (Simón et al., 1999; 樋口ら, 2007; 大井田ら, 2007; Chu et al., 2010)。今回の実験では、発育や繁殖力のバイオタイプ間差がこの変遷現象を説明できる要因の 1 つと考え、飼育試験を行った。その結果、トマトやキュウリのように両バイオタイプが発育を完了できる寄主植物では、バイオタイプ B の羽化率はバイオタイプ Q よりも高い傾向にあった (表 16)。さらにバイオタイプ B の日当たり産卵数と総産卵数は、バイオタイプ Q よりも多い傾向にあり、 30°C では有意な差が認められた (表 17)。発育期間 (表 13 と 14) と成虫の寿命 (表 16) は、バイオタイプ間で差はなかった。これらの要因から算出したバイオタイプ B の内的自然増加率 (r_m) と純増加率 (R_0) は、 20°C では同様であったが、 30°C ではバイオタイプ Q よりも大きかった (表 17)。これらの結果から、内的自然増加率と純増加率から見たバ

バイオタイプ Q の増加率は、バイオタイプ B よりも低く、その差は高温で顕著であることが明らかとなった。これまでに、トマトにおけるバイオタイプ Q の内的自然増加率は 21°C で 0.079、30°C で 0.123 (Bonato et al., 2007)、ナスにおけるバイオタイプ B の内的自然増加率は 20°C で 0.107、30°C で 0.169 と報告されている (Wang and Tsai, 1996)。今回の結果は、これらの報告と同様の傾向であると思われる。わが国におけるタバココナジラミの多発は、温室内の野菜や花で起こりやすいと報告されている (大戸, 1990; 松井, 1993)。一般的に温室内の温度は、外気よりも高く、かつ安定している。このことは、温室内の環境がタバココナジラミの繁殖にとって好適であることを示唆している。このことから、内的自然増加率の違いだけを考慮すると、施設栽培のキュウリやトマトではバイオタイプ B の個体数がバイオタイプ Q よりも多くなり、優占的になると予想される。したがって、バイオタイプ B の個体数が減少し、バイオタイプ Q が増加する優占バイオタイプの変遷現象は、内的自然増加率の差だけでは説明できないと考えられる。

今回、バイオタイプが混在することによる繁殖干渉が、近年のバイオタイプの変遷現象を説明できる要因と考え、両バイオタイプ成虫を混在条件および単独条件で産卵させ、子供を成虫まで飼育した。その結果、興味深い 2 つの現象を確認できた。第 1 には、両バイオタイプの発育期間は、単独条件下よりも混在条件で長い傾向にあったことである。さらに混在条件下におけるバイオタイプ Q の発育期間は、バイオタイプ B よりも有意に長かった。第 2 には、単独条件下における両バイオタイプの性比は雌に偏っていたにも関わらず、混在条件下ではバイオタイプ Q の性比だけがほぼ 1:1 であったことである (表 18)。これらの結果は、バイオタイプ B とバイオタイプ Q の間には一方向性の繁殖干渉が存在し、バイオタイプ Q はバイオタイプ B から繁殖干渉を受けることを示唆している。バイオタイプ B から他のバイオタイプに対する繁殖干渉は、これまで

にも報告されている。例えば、中国のバイオタイプ ZHJ1 やオーストラリアのバイオタイプ EAN および WAN をバイオタイプ B と混在条件で飼育すると、バイオタイプ B 以外のバイオタイプの子供の性比は単独条件で飼育した場合より有意に高いことが報告されている (De Barro and Hart, 2000; Liu et al., 2007)。タバココナジラミは単数・倍数体であり、未受精卵から雄が、受精卵から雌が発生する (Byrne and Berrows, 1991)。また、バイオタイプ B と Q は交雑しても F_1 世代を生産することがない (Elbaz et al., 2010)。上記の報告では、各バイオタイプの処女雌と雄成虫を混在させている。そのため、観察された混在条件下における性比の上昇は、同じバイオタイプの雄成虫から受け取る精子数の減少が原因と考えられている。すなわち、バイオタイプ B の雄成虫は別のバイオタイプの雌成虫に対しても頻繁に求愛行動をとるため、結果的に同じバイオタイプの雌雄が交尾する機会が減少し、雌が受け取る精子数が減少することが原因と考えられている (Pascual and Callejas, 2004)。一方、今回の試験では既交尾の雌成虫を用いたが、その場合でも、バイオタイプ Q の子供の性比は混在条件下の方が高かった。この現象には2つの要因が関与していると考えられる。第1に、バイオタイプ Q の雌成虫はバイオタイプ B 成虫からの繁殖干渉を受けるため、子供の性比が上昇した可能性である。第2に、バイオタイプ Q の雄幼虫よりも雌幼虫の発育に繁殖干渉の影響が強く現れた可能性である。コナジラミと同じ単数・倍数体の寄生蜂では、不適な環境条件下では、より生産コストが低いと考えられる雄の子供の生産数が増加し、子供の性比が上昇すると報告されている (King, 1993)。コナジラミが寄生蜂と同様な性比調節能力を持つことに関しては、まだ未解明であるが、今回の実験で性比が変化していることは、同様の性比調整能力が存在する可能性を示唆している。これらのことは、バイオタイプ Q の雌成虫は、バイオタイプ B との混在条件下では未受精卵を多く産下し、子供の性比が上昇した可能性を示唆している。一方、繁殖干渉の結果、コナジラミの未成

熟雄個体が未成熟雌個体よりも生存しやすくなる可能性については今後の検討が必要であろう。

以上のことから、内的自然増加率などの繁殖力のバイオタイプ間差、両バイオタイプ間の繁殖干渉では、バイオタイプ B からバイオタイプ Q への変遷現象を説明できないと考えられた。

表 12.2 元配置分散分析におけるバイオタイプおよび温度が発育期間および羽化率に与える影響

			トマト			キュウリ			甘長トウガラシ		
			d.f.	F	P	d.f.	F	P	d.f.	F	P
発育期間	卵	バイオタイプ	1,902	7.496	0.006	1,1402	26.604	<0.001	1,1049	24.594	<0.001
		温度	5,902	1173.420	<0.001	5,1402	1065.239	<0.001	5,1049	474.492	<0.001
		交互作用	5,902	18.314	<0.001	5,1402	31.224	<0.001	5,1049	7.832	<0.001
	1 齢	バイオタイプ	1,571	47.537	<0.001	1,1132	8.169	0.004	—	—	—
		温度	4,571	219.992	<0.001	5,1132	181.786	<0.001	—	—	—
		交互作用	4,571	19.355	<0.001	5,1132	4.430	0.001	—	—	—
	2 齢	バイオタイプ	1,551	0.272	0.60	1,1040	0.373	0.541	—	—	—
		温度	4,551	63.630	<0.001	5,1040	136.938	<0.001	—	—	—
		交互作用	4,551	1.383	0.24	5,1040	6.978	<0.001	—	—	—
	3 齢	バイオタイプ	1,522	1.444	0.23	1,992	2.771	0.096	—	—	—
		温度	4,522	70.029	<0.001	5,992	122.195	<0.001	—	—	—
		交互作用	4,522	2.226	0.065	5,992	12.970	<0.001	—	—	—
	4 齢	バイオタイプ	1,483	0.121	0.73	1,973	20.066	<0.001	—	—	—
		温度	4,483	96.392	<0.001	5,973	186.992	<0.001	—	—	—
		交互作用	4,483	1.863	0.12	5,973	5.949	<0.001	—	—	—
	蛹	バイオタイプ	1,477	1.303	0.25	1,934	1.624	0.20	—	—	—
		温度	4,477	233.014	<0.001	5,934	188.776	<0.001	—	—	—
		交互作用	4,477	3.901	0.004	5,934	3.006	0.011	—	—	—
卵→成虫	バイオタイプ	1,490	15.099	0.001	1,939	2.360	0.125	—	—	—	
	温度	4,490	964.047	<0.001	5,939	1019.028	<0.001	—	—	—	
	交互作用	4,490	4.017	0.003	5,939	7.814	<0.001	—	—	—	
羽化率	卵→成虫	バイオタイプ	1,76	35.830	<0.001	1,80	4.457	0.038	1,73	154.456	<0.001
	温度	5,76	10.964	<0.001	5,80	14.741	<0.001	5,73	2.889	0.020	
	交互作用	5,76	2.285	0.054	5,80	1.058	0.390	5,73	8.243	<0.001	

—は、分析を行わなかったことを示す（バイオタイプ B の大半の個体が 1 齢幼虫で死亡したため）。

表 13. トマトにおけるバイオタイプ B および Q の発育期間

バイオタイプ	温度 ℃	発育期間 (日)						
		卵	1 齢幼虫	2 齢幼虫	3 齢幼虫	4 齢幼虫	蛹	卵 - 成虫
B	20	12.48±1.53 (98) b	7.34±1.16 (83) b	4.42±0.98 (79) a	4.46±0.94 (74) a	4.68±0.86 (70) a	6.98±1.07 (70) a	39.87±2.55 (70) c
	23	8.40±0.82 (139) c	4.96±1.41(103) d	3.28±0.96 (98) b	3.18±1.21 (85) b	3.31±0.71 (80) b	4.55±0.84 (80) b	26.90±2.51 (80) b
	25	6.11±1.26 (94) c	4.26±0.99 (89) d	2.72±1.32 (85) b	2.49±1.16 (83) b	2.46±1.19 (81) b	4.06±1.25 (83) b	21.55±4.02 (83) b
	27	5.81±0.88 (44) c	4.54±1.15 (41) d	2.56±0.74 (39) b	2.47±0.50 (36) b	2.37±0.70 (35) b	3.68±0.50 (31) b	20.52±1.92 (31) b
	30	4.91±0.71 (105) e	3.14±1.06 (93) e	2.48±1.01 (92) b	2.50±1.20 (86) b	2.18±0.87 (80) b	3.38±0.73 (77) b	18.12±2.44 (77) b
35	4.08±0.82 (157) e	5.08±1.92 (127) de	3.73±1.44 (112) ab	4.32±2.27 (87) a	4.37±2.90 (57) a	3.88±1.24 (54) b	23.00±4.61 (54) b	
Q	20	13.65±0.92 (75) a	9.30±2.61 (49) a	4.42±0.82 (43) a	4.98±0.96 (42) a	4.33±0.96 (39) a	7.42±1.18 (39) a	42.97±3.30 (39) a
	23	7.33±0.93 (45) c	6.60±1.29 (25) c	3.00±1.19 (25) b	2.73±0.77 (22) b	3.00±1.23 (22) b	4.45±0.60 (22) b	27.18±2.99 (22) b
	25	5.70±1.19 (64) c	6.05±1.82 (58) c	2.57±1.28 (51) b	2.57±1.25 (49) b	2.55±0.71 (42) b	3.64±0.58 (42) b	21.88±2.16 (42) b
	27	5.57±0.52 (76) c	4.79±1.38 (52) d	2.63±0.61 (46) b	2.49±0.55 (41) b	2.69±0.77 (39) b	3.92±0.54 (37) b	21.43±1.42 (37) b
	30	3.90±1.58 (69) d	4.40±1.91 (57) d	2.38±0.88 (50) b	2.87±1.51 (46) b	1.96±0.83 (38) b	3.78±1.00 (37) b	19.22±3.75 (37) b
35	4.22±1.27 (36) de	- (6)	- (4)	- (1)	- (1)	- (1)	- (1)	- (1)

平均±標準偏差。括弧内の数字はサンプル数を示す。サンプル数は、すべての反復における個体数の合計であり、平均および標準偏差はすべての個体から算出した。同列内の異なる英小文字を付したデータ間には、有意な差があることを示す (Scheffé's post hoc test, $p < 0.05$)。

表 14. キュウリにおけるバイオタイプ B および Q の発育期間

バイオタイプ	温度 °C	発育期間 (日) ^a						
		卵	1 齢幼虫	2 齢幼虫	3 齢幼虫	4 齢幼虫	蛹	卵 - 成虫
B	20	12.08 ± 0.66 (95) e	6.74 ± 1.65 (70) a	4.33 ± 1.49 (63) a	4.85 ± 1.67 (60) e	4.93 ± 1.36 (59) d	6.33 ± 1.17 (57) a	38.72 ± 4.64 (57) a
	23	6.89 ± 0.48 (79) b	4.66 ± 0.96 (61) b	2.45 ± 0.65 (60) b	2.67 ± 0.54 (60) ab	3.05 ± 0.60 (59) a	3.96 ± 0.89 (57) b	23.65 ± 1.48 (57) b
	25	5.84 ± 1.12 (109) c	3.93 ± 0.87 (103) d	2.35 ± 0.72 (97) bc	1.99 ± 0.52 (94) c	2.10 ± 0.61 (94) bc	3.68 ± 0.81 (93) cd	19.83 ± 1.93 (93) c
	27	5.40 ± 0.88 (72) c	3.58 ± 0.85 (60) d	2.16 ± 0.53 (57) bc	1.84 ± 0.59 (57) c	2.42 ± 0.75 (57) bc	3.61 ± 0.70 (57) cd	18.82 ± 1.80 (57) cd
	30	4.10 ± 1.31 (227) d	2.90 ± 0.77 (209) de	2.13 ± 0.63 (209) c	2.30 ± 0.81 (176) bc	1.79 ± 0.62 (172) c	3.17 ± 0.65 (155) c	15.80 ± 2.02 (155) e
Q	20	14.46 ± 3.32 (41) a	6.31 ± 0.86 (32) a	3.90 ± 1.64 (31) a	3.52 ± 1.45 (29) a	3.59 ± 1.28 (27) a	6.39 ± 1.03 (23) a	37.09 ± 2.61 (23) a
	23	7.92 ± 0.80 (65) b	4.59 ± 1.07 (59) b	2.88 ± 0.76 (57) b	2.69 ± 0.66 (55) ab	3.26 ± 0.87 (51) a	4.50 ± 0.68 (50) b	25.72 ± 2.00 (50) b
	25	6.00 ± 1.77 (92) c	4.18 ± 1.41 (82) bd	2.02 ± 0.68 (80) c	2.14 ± 0.69 (78) bc	2.04 ± 0.59 (77) bc	3.68 ± 0.72 (76) cd	19.76 ± 2.75 (76) c
	27	4.66 ± 0.87 (228) d	3.34 ± 0.96 (194) cd	1.99 ± 0.52 (189) c	2.06 ± 0.55 (185) c	2.31 ± 0.61 (182) b	3.41 ± 0.72 (179) cd	17.62 ± 1.70 (179) d
	30	4.27 ± 1.30 (192) d	2.94 ± 1.10 (168) cd	2.09 ± 0.76 (161) c	2.06 ± 0.82 (144) c	1.58 ± 0.56 (140) c	3.23 ± 0.71 (138) c	16.00 ± 2.00 (138) e
	35	4.14 ± 1.36 (80) d	5.09 ± 2.45 (55) b	4.43 ± 1.95 (40) a	4.00 ± 1.34 (32) d	4.94 ± 2.28 (31) d	4.08 ± 1.12 (25) bd	25.52 ± 4.30 (25) b

平均 ± 標準偏差。括弧内の数字はサンプル数を示す。サンプル数は、すべての反復における個体数の合計であり、平均および標準偏差はすべての個体から算出した。同列内の異なる英小文字を付したデータ間には、有意な差があることを示す (Scheffé's post hoc test, $p < 0.05$)。

表 15. 甘長トウガラシにおけるバイオタイプ B および Q の発育期間

バイオタイプ	温度 °C	発育期間 (日) ^a						
		卵	1 齢幼虫	2 齢幼虫	3 齢幼虫	4 齢幼虫	蛹	卵 - 成虫
B	20	12.12 ± 1.02 (34) a	- (1)	- (0)	- (0)	- (0)	- (0)	- (0)
	23	7.53 ± 1.74 (58) c	- (1)	- (0)	- (0)	- (0)	- (0)	- (0)
	25	5.42 ± 1.60 (94) de	- (1)	- (0)	- (0)	- (0)	- (0)	- (0)
	27	5.83 ± 0.96 (151) d	4.78 ± 1.92 (9) bc	- (4)	- (4)	- (3)	- (3)	- (3)
	30	4.17 ± 0.59 (119) e	5.67 ± 1.85 (21) bc	2.42 ± 1.00 (12) ab	2.50 ± 0.98 (8) ab	- (4)	- (4)	- (4)
35	3.57 ± 0.72 (166) ef	5.96 ± 1.70 (25) b	3.44 ± 2.03 (16) ab	2.73 ± 1.01 (11) ab	3.44 ± 1.24 (9) ab	3.56 ± 1.01 (9) bc	20.56 ± 3.68 (9) de	
Q	20	12.33 ± 1.51 (15) a	9.67 ± 3.21 (9) a	4.33 ± 0.58 (9) a	4.00 ± 0.58 (9) a	4.50 ± 1.00 (8) a	6.88 ± 1.15 (8) a	40.88 ± 2.52 (8) a
	23	8.76 ± 1.27 (46) b	6.59 ± 2.32 (29) b	3.62 ± 1.09 (29) a	3.18 ± 1.09 (28) ab	3.52 ± 1.05 (27) a	4.48 ± 0.89 (27) b	30.22 ± 3.63 (27) b
	25	6.80 ± 2.65 (127) cd	6.24 ± 2.37 (88) b	3.12 ± 1.50 (84) a	3.11 ± 0.94 (80) a	3.19 ± 1.34 (75) a	4.52 ± 0.69 (74) b	26.82 ± 2.51 (74) c
	27	6.13 ± 0.72 (159) d	5.37 ± 1.75 (121) b	2.24 ± 0.61 (114) b	2.27 ± 0.89 (111) b	2.53 ± 0.96 (109) b	3.05 ± 0.74 (107) c	21.30 ± 2.98 (107) d
	30	4.04 ± 1.03 (75) ef	4.91 ± 1.26 (35) bc	2.56 ± 1.59 (33) ab	2.53 ± 1.07 (31) ab	1.96 ± 1.00 (27) b	4.00 ± 0.95 (24) b	18.08 ± 2.71 (24) e
35	3.88 ± 1.42 (112) f	3.68 ± 1.74 (56) c	3.27 ± 1.97 (37) a	4.04 ± 2.33 (23) a	4.17 ± 1.99 (12) a	4.90 ± 1.45 (10) b	21.30 ± 4.00 (10) de	

平均 ± 標準偏差。括弧内の数字はサンプル数を示す。サンプル数は、すべての反復における個体数の合計で、平均および標準偏差はすべての個体から算出した。同列内の異なる英小文字を付したデータ間には、有意な差があることを示す (Scheffé's post hoc test, $p < 0.05$)。

表 16.3 種植物におけるバイオタイプBおよびQの羽化率

温度 (°C)	トマト		キュウリ		甘長トウガラシ	
	B	Q	B	Q	B	Q
20	64.6±16.2 (7) ab	49.0±11.8 (7) a	56.4±11.6 (7) a	53.1±27.9 (7) a	0 (7) b	43.0±18.7 (7) a
23	55.6±18.4 (8) ab	38.5±24.2 (7) a	72.1±10.5 (7) a	52.6±21.0 (7) a	0 (7) b	51.3±18.8 (7) a
25	78.9±13.1 (9) a	54.6±32.7 (8) a	87.1±10.7 (9) a	63.6±29.7 (8) a	0 (7) b	51.3±22.7 (8) a
27	78.4±19.1 (7) a	30.0±30.6 (7) a	75.7±18.1 (7) a	72.9±11.7 (8) a	1.2±2.9 (7) b	51.3±18.8 (7) a
30	58.3±22.9 (7) ab	43.4±20.1 (7) a	65.2±22.1 (9) a	53.0±30.6 (10) a	2.7±4.0 (7) ab	28.3±17.9 (7) ab
35	32.2±22.5 (7) b	1.2±3.1 (7) b	19.5±15.3 (7) b	21.3±28.0 (7) b	4.1±2.0 (7) a	7.6±12.6 (7) b

平均±標準偏差。括弧内の数字はサンプル数を示す。同列内の異なる英小文字を付したデータ間には、有意な差があることを示す (角変換後 Scheffé's post hoc test, $p < 0.05$)。

表 17. バイオタイプ B および Q の産卵数、成虫の寿命および繁殖パラメータ

寄主植物	温度 (°C)	バイオ タイプ	n	日あたり産卵数 ^a (個/日・1雌)	総産卵数 ^a (個/1雌)	寿命 ^a (日)	R_0	T	r_m
トマト	20	B	16	4.02 ± 1.09 bc	105.75 ± 34.31 ab	24.11 ± 7.85 a	34.21	41.69	0.085
		Q	16	3.09 ± 0.36 c	67.38 ± 17.78 bc	21.38 ± 4.96 a	26.61	40.74	0.081
	30	B	14	10.83 ± 2.51 a	127.89 ± 52.88 a	11.44 ± 3.13 b	34.48	18.28	0.201
		Q	16	6.18 ± 1.78 bc	68.00 ± 28.97 bc	11.43 ± 3.69 b	15.68	20.39	0.135
キュウリ	20	B	14	5.93 ± 1.22 bc	162.14 ± 45.69 a	26.71 ± 6.18 a	47.73	40.70	0.095
		Q	14	6.11 ± 1.47 bc	149.33 ± 69.99 a	23.67 ± 8.43 a	42.22	36.03	0.104
	30	B	18	10.57 ± 1.38 a	135.78 ± 30.70 a	11.89 ± 2.76 b	42.65	17.31	0.217
		Q	16	7.14 ± 0.95 b	81.83 ± 25.38 bc	11.63 ± 2.88 b	20.23	17.23	0.174

a: 平均±標準偏差。同列内の異なる英小文字を付したデータ間には、有意な差があることを示す (Scheffé's post hoc test, $p < 0.05$)。 R_0 : 世代あたり純繁殖率, T : 平均世代期間 (日), r_m : 内的自然増加率。

表 18. バイオタイプ B および Q の単独または混在条件下における産卵数、羽化率、羽化率、発育日数および性比(雄比)

区制	放飼成虫数 (Q + B)	産卵数 (個/2 雌)	羽化率 (%)	バイオ タイプ	総発育期間 ¹ (日)	性比 ² (%)	羽化成虫中の Q 比率 ² (%)
QB	1 + 1	9.67±1.39 a	70.8±9.1 a	Q	24.71±0.21 (17) c	52.8±14.8 (7) b	25.4±8.5 (8)
				B	22.62±0.19 (61) b	29.6±5.7 (8) a	
Q のみ	2 + 0	7.00±1.11 a	63.3±5.2 a	Q	21.41±0.16 (116) a	36.8±3.6 (8) a	—
B のみ	0 + 2	10.27±1.60 a	72.3±5.9 a	B	21.04±0.14 (114) a	29.6±2.8 (7) a	—

平均±標準偏差。同列内の異なる英小文字を付したデータ間には、有意な差があることを示す (Scheffé's post hoc test, $p < 0.05$)。1: Q 混在条件下における括弧内の数字は、Ueda (2006) によりバイオタイプを識別した個体数を示す。単独条件下における括弧内の数字は、羽化成虫数を示す。2: 括弧内の数字は反復数を示す。

第2節 殺虫剤使用がバイオタイプの変遷現象に与える影響

緒言

近年、タバココナジラミバイオタイプ B の個体数が減少し、対照的にバイオタイプ Q の個体数が増加して優占的となるバイオタイプの変遷現象が、我が国を含む各地で報告されている (Chu et al., 2010; 大井田ら, 2007; Simón et al., 1999; 山城, 2007)。今回の調査で、内的自然増加率などの繁殖力のバイオタイプ間差とバイオタイプ間の繁殖干渉では、この変遷現象を説明できないことを報告した。

内的自然増加率などで表される繁殖力のバイオタイプ間差や繁殖干渉の他に、変遷現象に影響する要因として、殺虫剤使用の影響が考えられる。バイオタイプ Q は、バイオタイプ B の防除に有効であったピリプロキシフェンやイミダクロプリドなどのネオニコチノイド系殺虫剤に対する感受性が低いことが報告されている (Dennehy et al., 2010; Horowitz et al., 2003)。日本各地のバイオタイプ Q 個体群も、これら 2 剤に対する感受性は低いと報告されている (樋口, 2006; 松浦, 2006; 大井田・津金, 2008; 浦・嶽本, 2008)。これらの報告は、バイオタイプ B よりもバイオタイプ Q の防除効果が低い殺虫剤を使用すれば、バイオタイプ B をより強く淘汰し、両バイオタイプが混在する個体群中のバイオタイプ Q の比率が高まることを示唆している。実際、ピリプロキシフェンを散布したワタや、イミダクロプリドを植穴処理したワタに同数のバイオタイプ B とバイオタイプ Q の成虫を放飼すると、放飼後の日数の経過に伴い個体群中のバイオタイプ Q の比率が高くなることが報告されている (Crowder et al., 2010; Sun et al., 2013)。しかし、様々な栽培環境や栽培植物がモザイク状に分布する環境では、年間を通じて多様な殺虫剤が散布され、その中にはバイオタイプ Q にも効果を示す薬剤が含まれると予想される。両バイオタイプに効果を示す殺虫剤が使用された

後に個体数が回復した状況では、その個体群に占めるバイオタイプ比率は、繁殖力のバイオタイプ間差に影響されると考えられる。今回の調査で、トマトやキュウリにおける内的自然増加率や純増加率は、バイオタイプ Q よりもバイオタイプ B のほうが高いことを報告した (表 17)。そのため、両バイオタイプに効果を示す殺虫剤をトマトやキュウリに使用すれば、内的自然増加率などの繁殖力の差が反映されることによって、散布後はバイオタイプ B の個体数が多く優占的になる可能性がある。これらのことは、殺虫剤処理後に個体数の上で優占的となるバイオタイプは、使用する殺虫剤の種類によって異なる可能性を示唆している。

そこでまず第 1 に、両バイオタイプに対して効果が異なる 2 種の殺虫剤を植穴処理したトマトに同数の両バイオタイプのコナジラミ成虫を放飼し、個体数の推移を調査するとともに、個体群中のバイオタイプ Q の比率を調査した (実験 1)。第 2 に、岐阜県のバイオタイプ B および Q 個体群の数種殺虫剤に対する感受性を調査した (実験 2)。そして、得られた結果から殺虫剤使用とバイオタイプの変遷現象との関連性を検討した。

材料および方法

実験 1 殺虫剤植穴処理がバイオタイプ比率に与える影響

1) 供試虫

バイオタイプ B 成虫は 2005 年 10 月に岐阜市の農業技術センター内のナバナ (品種：はるなつみ) から、バイオタイプ Q 成虫は海津市の甘長トウガラシ (品種：伏見甘長) から採集した。そして、トマト苗 (品種：ハウス桃太郎) を餌植物とし、アクリル製飼育容器内 (34cm × 26cm × 34cm) で 25±2°C, 16L8D の条件下で累代飼育した個体を供試した。餌植物は 3 号ポリポット (直径 9 cm) で実生栽培し、粒状肥料 (商品名：IB1 号, ハイポネックスジャパン製) を適宜与えて管

理した。一定の個体数を維持するため、餌植物は劣化に伴い更新した。両バイオタイプの飼育容器は、それぞれ異なる恒温器内にいれてバイオタイプ間の混合を防ぐとともに、定期的に後述する手法によりバイオタイプを確認した。

2) バイオタイプの識別

両バイオタイプの識別は、村元(未発表)に従い PCR (polymerase chain reaction) 法によりミトコンドリア DNA の COI (cytochrome oxidase subunit I) 領域を増幅することで確認した。本手法は、第1節で行った上田(2006)の手法と異なり、制限酵素を使用しなくてもバイオタイプ B と Q の識別ができる。本試験では多くの個体のバイオタイプを識別する必要があるため本手法を採用した。まず 1.5ml マイクロチューブに DNA 抽出試薬 (PrepMan™ Ultra Reagent, Applied Biosystems 製) を 10 μ l 入れ、その中で供試虫を磨碎し、ボルテックスミキサーで数秒間攪拌した後、100°C で 3 分間加熱し、その後常温で冷却することで Total-DNA を得た。これに滅菌水 30 μ l を加え、ボルテックスミキサーで数秒間攪拌した後、10000rpm で 5 分間遠心分離した。上清 1 μ l を PCR チューブに移して氷上に置き、これに 10 \times Buffer を 4 μ l, 2.5M dNTP を 3.2 μ l, 3 種の PCR プライマー (Bt - CF2: 5'-TGGCTTGCTACTTTGGGTGGAATAA-3', Bt - BR1: 5'-GGTTTATTAATCTTTCATTCTAGATGCATA-3', Bt - QR1: 5'-ACCAAGCTATAATTATTTAAGGTTAAGACC-3') を各 2 μ l, DNA 合成酵素 (TaKaRa Taq Hot Start Version, タカラバイオ製) を 0.2 μ l, 滅菌水を 25.6 μ l 加え、PCR 反応液とした。反応液は、94°C で 2 分間アニーリングし、94°C 30 秒、56°C 30 秒、72°C 30 秒を 40 サイクル行い、72°C で 5 分間 DNA を伸長させた。PCR 増幅産物は、1.5%アガロースゲルで 30 分間電気泳動を行った。GelRed (和光純薬工業製) で染色した後、紫外線下でバイオタイプを判定した。バイオタイプ Q は 270bp の位置に、バイオタイプ B は 530bp の位置に DNA 断片が観察されると

期待され、バイオタイプが識別できる。

3) 供試薬剤に対する両バイオタイプの殺虫剤感受性

殺虫剤の植穴処理が個体数とバイオタイプ比率に与える影響の評価試験に先立ち、植穴処理試験に供試する殺虫剤の有効成分に対する両バイオタイプの感受性を室内試験で調査した。感受性検定に供試した薬剤は、後述する植穴処理試験と同一成分の散布剤であるイミダクロプリド水和剤 (商品名: アドマイヤー 顆粒水和剤) と、同一薬剤のクロラントラニリプロール水和剤 (同: プレバソンフロアブル 5) とした。供試薬剤 2 種の希釈濃度は、散布で使用する場合の基準に従い、それぞれ 2000 倍および 1000 倍とした。感受性検定の供試植物は、浜村 (1997) に従い顕微鏡下でも観察が容易な平面部が多いキャベツ (品種: マルシエ) とし、本葉が 4 枚展開した実生苗の未展開葉から 2 枚目の本葉を供試した。成虫に対する試験は、以下の通り実施した。供試葉を展着剤であるポリオキシエチレンアルキルフェニルエーテル 5000 倍 (商品名: アグラール) を加えた供試薬液に 10 秒間浸漬し、風乾した。風乾した供試葉は、プラスチックパラフィofilm (パラフィルム, Pechiney Plastic Packaging 製) で封をしたバイアル管 (10ml) に水挿しした。これを透明プラスチック容器 (72mm × 72mm × 100mm, SPL Life Science 社) 内に設置し、CO₂ 麻酔した各バイオタイプの成虫を約 10 頭放飼したのち、容器の蓋をした。この容器を 25 ± 2°C、16L8D で管理し、24 と 48 時間後に死亡虫数を調査した。苦悶虫は死亡虫とした。展着剤を加えた蒸留水で同様の処理を行ったものを無処理とした。いずれも反復は 7 とし、各反復の死虫率から平均死虫率を算出した。幼虫に対する試験は、以下の通り実施した。供試葉を水挿ししたバイアル管を透明プラスチック容器内に設置し、各バイオタイプの成虫を約 7 頭放飼したのち容器の蓋をし、25 ± 2°C、16L8D で 48 時間産卵させた。成虫を除去し、7 日後に 1 齢幼虫数を調査した。1 齢幼虫数が

40頭に満たないものは、供試しなかった。未孵化卵は、ピンセットで除去した。幼虫が寄生した葉片は、成虫の試験と同様、薬液および蒸留水に10秒間浸漬し、風乾した。風乾した葉片は、バイアル管に再び水挿しし、透明プラスチック容器に戻した。プラスチック容器を $25\pm 2^{\circ}\text{C}$ 、16L8Dで管理し、7日後に実体顕微鏡下で死亡虫数を調査した。幼虫の生死は、体の変形や変色により判定した。いずれも反復は4とし、各反復の死虫率から平均死虫率を算出した。

4) 植穴処理がタバココナジラミ成虫数およびバイオタイプ比率に与える影響

試験は、岐阜県農業技術センター内のガラス温室にて実施した。供試温室は、中央に通路を挟んで10個の小部屋(1.8m×3.0m)に仕切られており、側窓および通路に通じる開口部にはすべて0.4mm目合いのネットで被覆して、コナジラミ類の外部からの侵入および小部屋間の移動を防いだ。すべての小部屋には、実生栽培で本葉が5枚程度展開したトマト苗(品種：ハウス桃太郎)を8株定植した。トマト苗は0.4mm目合いの防虫ネットの被覆下で育苗し、育苗期間中に殺虫剤は使用しなかった。供試薬剤は、イミダクロプリド粒剤(商品名：アドマイヤー1粒剤)およびクロラントラニリプロール水和剤(商品名：プレバソンフロアブル5)とした。イミダクロプリド粒剤は株あたり1gを株元に散粒し、クロラントラニリプロール水和剤は100倍液を株あたり25ml株元に灌注した。殺虫剤使用量および希釈倍率は、それぞれの殺虫剤の植穴処理の基準に従った。供試薬剤の処理は、定植直前に行った。小部屋1室を1区とし、両薬剤処理区は反復3、無処理区は反復4とした。試験は2012年5月～8月と(以下、夏期間試験)、2012年10月～2013年4月(以下、冬期間試験)の2回実施し、トマトの定植はそれぞれ2012年5月8日および2012年10月5日に行った。

トマトの定植後、すべての区にバイオタイプBとQ成虫を50頭ずつ2回放飼した。放飼は夏期間試験では定植14日後と21日後に、冬期間試験では定植

21 日後と 28 日後に行った。供試虫は、バイオタイプごとに飼育容器内から吸虫管を用いて採集し、低温麻酔後に面相筆を用いて必要頭数をガラスシャーレ (直径 3cm) に移し、麻酔から回復したことを確認したのち放飼した。そして、夏期間試験では定植の 64 日後と 101 日後に、冬期間試験では 104 日後、146 日後と 180 日後に、各区すべてのトマト株につき中位 5 複葉に寄生する成虫数を調査した。

成虫寄生頭数を調査した後、トマトに寄生する成虫を吸虫管で採集した。成虫発生量の多い区は 100 頭を目途に、少ない区では確認できる成虫をすべて採集した。採集した成虫は、直ちに 70%エタノールに液浸し、実験室に持ち帰り実体顕微鏡下で雌雄を識別した。そして、雌雄別に再度 70%エタノールに液浸し、マイナス 30℃で冷凍保存した後、バイオタイプの識別に供した。バイオタイプの識別は、前述の村元 (未発表) の方法に従った。バイオタイプの識別には、雄 1 : 雌 2 の比率で各反復 20 頭以上の成虫を、それに満たない場合は採集したすべての成虫を用いた。そして、各区すべての反復におけるすべてのバイオタイプ識別個体数を合計し、バイオタイプ B の比率 (B 比率) を算出した。

5) 統計処理

株あたりの成虫寄生頭数は、Tukey-Kramer 法にて各区間の差を比較した。また各区の B 比率は、 χ^2 検定を用いて 2 区間ずつの差を比較したのち、Sequential Bonferroni 法にて有意水準を補正した。

実験 2 両バイオタイプの各種殺虫剤に対する感受性

1) 供試虫および供試薬剤

現地で発生する個体群の殺虫剤感受性を評価するため、バイオタイプ Q は 2011 年 6 月に海津市内の現地トマト圃場からタバココナジラミ成虫を採集し、

アクリル製飼育容器 (34cm×26cm×34cm) 内でインゲン苗 (品種: 本金時) を与えて累代飼育し、5 世代経過した個体を供試した。インゲンではバイオタイプ B が成虫まで発育できないため (Iida et al., 2009)、バイオタイプ Q だけを分離できると考えられる。バイオタイプ B は、2012 年 9 月に同市内の露地ヒマワリ圃場から成虫を採集し、アクリル製飼育容器内でトマト苗 (品種: ハウス桃太郎) を与えて累代飼育し、5 世代経過した個体を供試した。いずれのバイオタイプも、温度 25±2°C、日長 16L8D で維持した恒温室内で管理した。供試前には、両バイオタイプとも飼育ケース内から成虫 48 頭を採集し、実験 1 と同様に村元 (未発表) の方法でバイオタイプを確認し、バイオタイプの混合がないことを確認した。餌植物は、3 号ポリポット (直径 9 cm) を用いて実生栽培し、インゲンは本葉が 1 枚展開したものを、トマトは本葉が 4 枚程度展開したものをを用いた。

供試薬剤および希釈倍率は、合成ピレスロイド系殺虫剤のエトフェンプロックス乳剤 (商品名: トレボン乳剤) 1,000 倍、ネオニコチノイド系殺虫剤のアセタミプリド水溶剤 (同: モスピラン水溶剤) 2,000 倍、イミダクロプリド水和剤 (同: アドマイヤー水和剤) 2,000 倍、ジノテフラン水溶剤 (同: スタークル顆粒水溶剤) 2,000 倍、チアメトキサム水溶剤 (同: アクタラ顆粒水溶剤) 2,000 倍、ニテンピラム水溶剤 (同: ベストガード水溶剤)、殺ダニ剤のピリダベン水和剤 (同: サンマイトフロアブル) 1,000 倍、ミルベメクチン乳剤 (同: コロマイト乳剤) 1500 倍およびその他系統のトルフェンピラド乳剤 (同: ハチハチ乳剤) 1,000 倍とした。供試剤は、現地圃場でコナジラミ類の防除に用いられるネオニコチノイド系殺虫剤を中心に選択した。希釈倍率は使用基準に従った。

2) 殺虫剤感受性試験

供試植物は、実験 1 と同様、浜村 (1997) に従いキャベツ (品種: マルシェ) とし、本葉が 4 枚展開した実生苗の未展開葉から 2 枚目の本葉を供試した。成

虫に対する試験は、以下の通り実施した。供試葉を展着剤であるポリオキシエチレンアルキルフェニルエーテル 5000 倍 (商品名: アグラー) を加えた供試薬液に 10 秒間浸漬し、風乾した。風乾した供試葉は、プラスチックパラフィンフィルム (パラフィルム, Pechiney Plastic Packaging 社) で封をしたバイアル管 (10ml) に水挿しした。これを透明プラスチック容器 (72 × 72 × 100mm, SPL Life Science 社) 内に設置し、CO₂ 麻酔した各バイオタイプの成虫を約 15 頭放飼したのち、容器の蓋をした。この容器を 25 ± 2°C、16L8D で管理し、48 時間後に死亡虫数を調査した。苦悶虫は死亡虫と判定した。展着剤を加えた蒸留水で同様の処理を行ったものを、無処理とした。いずれも反復は 3 とした。各反復につき放飼虫数と死亡虫数から死虫率を算出し、統計処理に供した。幼虫に対する試験は、以下の通り実施した。供試葉を水挿ししたバイアル管を透明プラスチック容器内に設置し、そこに各バイオタイプの成虫を約 8 頭放飼し、25 ± 2°C、16L8D で管理して 48 時間産卵させた。成虫を除去し、7 日後に 1 齢幼虫数を調査した。未孵化卵は、ピンセットで除去した。1 齢幼虫数が 40 頭以下の葉片は、供試しなかった。幼虫が寄生した葉片は薬液または蒸留水に 10 秒間浸漬し、風乾したのちバイアル管に再び水挿しし、透明プラスチック容器に戻した。プラスチック容器を前述の条件で管理し、5 日後に実体顕微鏡下で死亡虫数を調査した。幼虫の生死は、体の変形や変色により判定した。いずれも反復は 3 とした。各反復につき処理前の幼虫数と死亡虫数から死虫率を算出し、統計処理に供した。

3) 統計処理

バイオタイプおよび殺虫剤の種類が成虫と幼虫の死虫率に与える影響は、2 元配置の分散分析にて解析した。その後、成虫と幼虫における死虫率の差を、*t* 検定で殺虫剤ごと比較した。死虫率は、角変換 (アークサイン変換) を行った後、

比較に供した。

結果

実験 1

1) 供試殺虫剤成分に対する両バイオタイプの感受性

イミダクロプリドに対する両バイオタイプ成虫の 48 時間後の平均死虫率は、バイオタイプ B が $59.7 \pm 10.7\%$ (平均±標準偏差)、バイオタイプ Q が $19.7 \pm 9.1\%$ であり、バイオタイプ B のほうが有意に高かった ($t = 4.86, p < 0.001$, 角変換後 t 検定)。一方、クロラントラニリプロールに対する平均死虫率は、それぞれ $20.6 \pm 6.8\%$ および $16.7 \pm 6.3\%$ であり、バイオタイプ間で有意な差は認められなかった ($t = 0.65, p = 0.527$, 角変換後 t 検定)。

イミダクロプリドに対する両バイオタイプ幼虫の平均死虫率は、バイオタイプ B が $82.8 \pm 12.5\%$ 、バイオタイプ Q が $14.0 \pm 8.7\%$ であり、バイオタイプ B のほうが有意に高かった ($t = 5.03, p = 0.015$, 角変換後 t 検定)。一方、クロラントラニリプロールに対する平均死虫率は、それぞれ $17.2 \pm 4.61\%$ および $19.4 \pm 9.6\%$ となり、バイオタイプ間で有意な差は認められなかった ($t = -0.43, p = 0.691$, 角変換後 t 検定)。供試した 2 種の殺虫剤成分に対する成虫と幼虫の死虫率は、同様の傾向を示した。

2) 植穴処理によるタバココナジラミ成虫数および B 比率への影響

夏期間試験における成虫数は、いずれの調査でも無処理区が最も多く (定植 64 日後 : 14.8 ± 1.1 頭, 101 日後 : 40.7 ± 4.1 頭, 平均±標準偏差)、次いでクロラントラニリプロール区 (64 日後 : 10.1 ± 0.6 頭, 101 日後 : 24.6 ± 0.8 頭)、イミダクロプリド区 (64 日後 : 3.1 ± 0.3 頭, 101 日後 : 6.5 ± 1.2 頭) の順であった。いずれの区も、成虫数は 64 日後から 101 日後にかけて増加し、無処理区では 2.8

倍に、イミダクロプリド区では 2.1 倍となった。定植 101 日後の成虫数は、各区間で有意な差が認められた (イミダクロプリド区-クロラントラニリプロール区間: 平均値の差 18.083, 棄却値 13.311 ; イミダクロプリド区-無処理区間: 平均値の差 34.219, 棄却値 12.452 ; クロラントラニリプロール区-無処理区間: 平均値の差 16.135, 棄却値 12.452, Tukey-Kramer 法, $p < 0.05$; 図 16)。

冬期間試験における成虫数は、いずれの調査でも無処理区が最も多く (定植 104 日後: 4.7 ± 0.8 頭, 146 日後: 12.6 ± 5.3 頭, 180 日後: 30.1 ± 5.8 頭, 平均±標準偏差)、クロラントラニリプロール区 (104 日後: 1.0 ± 0.5 頭, 146 日後: 1.3 ± 0.3 頭, 4.5 ± 2.5 頭) とイミダクロプリド区 (104 日後: 1.8 ± 0.6 頭, 146 日後: 0.8 ± 0.2 頭, 180 日後: 3.4 ± 1.0 頭) の成虫数は、ほぼ同様に少なく推移した (図 16)。無処理区の成虫数は定植 104 日後から 180 日後にかけて 6.4 倍に、クロラントラニリプロール区およびイミダクロプリド区は、それぞれ 4.5 倍、1.9 倍となった。定植 146 日後以降の無処理区の成虫数は、他区と比較して有意な差が認められた (146 日後 イミダクロプリド区-無処理区間: 平均値の差 15.844, 棄却値 15.564 ; クロラントラニリプロール区-無処理区間: 平均値の差 15.722, 棄却値 15.564、180 日後 イミダクロプリド区-無処理区間: 平均値の差 26.569, 棄却値 17.997 ; クロラントラニリプロール区-無処理区間: 平均値の差 25.542, 棄却値 17.997, Tukey-Kramer 法, $p < 0.05$, 図 16)。

夏期間試験における無処理区の B 比率は、定植 64 日後で 0.5、101 日後では 0.6 であった。クロラントラニリプロール区の B 比率は、定植 64 日後で 0.5、101 日後では 0.7 であり、無処理区との間に有意な差は認められなかった (64 日後: $\chi^2_{\text{cal}} = 2.211, p = 0.3480$, 101 日後: $\chi^2_{\text{cal}} = 1.526, p = 0.4663$, 図 17)。一方、イミダクロプリド区の B 比率は、定植 64 日後で 0.2、101 日後では 0.1 であり、いずれの調査でも他区より有意に低かった (イミダクロプリド区-無処理区間 64 日後: $\chi^2_{\text{cal}} = 7.538, p = 0.0231$, 101 日後: $\chi^2_{\text{cal}} = 32.523, p < 0.001$; イミダクロプリド区-

クロラントラニリプロール区間 64 日後: $\chi^2_{\text{cal}}=5.832, p=0.0492$ 101 日後: $\chi^2_{\text{cal}}=34.7, p<0.001$, 図 17)。

冬期間試験における無処理区の B 比率は、定植 104 日後で 0.6、146 日後で 0.7、180 日後では 0.9 であった。クロラントラニリプロール区の B 比率は、定植 104 日後で 0.5、146 日後で 0.7、180 日後では 0.8 であり、無処理区と同様の傾向を示した。両区間の間には、180 日後に有意な差が認められたものの ($\chi^2_{\text{cal}}=6.025, p=0.0431$)、それ以外は有意な差が認められなかった (104 日後: $\chi^2_{\text{cal}}=0.321, p=0.8517$, 146 日後: $\chi^2_{\text{cal}}=0.367, p=0.8324$)。一方、イミダクロプリド区の B 比率は、定植 104 日後で 0.5、146 日後で 0.3、180 日後では 0.4 であり、他区よりも低い傾向を示した。146 日後と 180 日後におけるイミダクロプリド区の B 比率は、他区より有意に低かった (イミダクロプリド区－無処理区間 146 日後: $\chi^2_{\text{cal}}=23.701, p<0.001$, 180 日後: $\chi^2_{\text{cal}}=46.75, p<0.0001$, イミダクロプリド区－クロラントラニリプロール区間 146 日後: $\chi^2_{\text{cal}}=13.037, p=0.0014$, 180 日後: $\chi^2_{\text{cal}}=19.643, p=0.001$, 図 17)。

実験 2

(1) 数種殺虫剤に対する両バイオタイプの感受性

2 元配置の分散分析の結果、成虫と幼虫の死亡率には、バイオタイプ、殺虫剤の種類、それぞれの交互作用に有意な効果が認められた (表 19)。各種殺虫剤による成虫の死虫率は、ジノテフラン水溶剤以外、バイオタイプ B よりもバイオタイプ Q が低い傾向にあった。エトフェンプロックス乳剤 (B: $97.2 \pm 4.8\%$, Q $62.3 \pm 3.4\%$, 平均±標準偏差)、イミダクロプリド水和剤 (B: $71.7 \pm 5.1\%$, Q $34.2 \pm 15.1\%$)、チアメトキサム水和剤 (B: $76.0 \pm 6.4\%$, Q $51.5 \pm 8.1\%$) による成虫の平均死虫率は、バイオタイプ間で有意な差が認められた (エトフェンプロックス乳剤: $t=5.46, p=0.031$ 、イミダクロプリド水和剤: $t=4.40, p=0.021$ 、チアメトキサム水

和剤: $t=4.05, p=0.015$, 角変換後 t 検定, 表 20)。一方、アセタミプリド水溶剤 (B: $93.9 \pm 10.5\%$, Q: $83.1 \pm 5.2\%$)、ジノテフラン水溶剤 (B: $83.4 \pm 14.5\%$, Q $96.7 \pm 2.8\%$)、ニテンピラム水溶剤 (B: $100 \pm 0\%$, Q: $91.4 \pm 4.4\%$) およびピリダベン水和剤 (B: $100 \pm 0\%$, Q: $96.1 \pm 6.8\%$)、トルフェンピラド水和剤 (B: $61.8 \pm 8.9\%$, Q: $55.7 \pm 4.9\%$) による成虫の平均死虫率は、両バイオタイプともに 80%以上であり、バイオタイプ間で有意な差は認められなかった (アセタミプリド水溶剤: $t=1.80, p=0.213$ 、ジノテフラン水溶剤: $t=-1.03, p=0.377$ 、ニテンピラム水溶剤: $t=2.62, p=0.113$ 、ピリダベン水和剤: $t=1.00, p=0.423$ 、トルフェンピラド水和剤: $t=1.04, p=0.374$, 角変換後 t 検定, 表 20)。

各種殺虫剤による幼虫の死虫率は、バイオタイプ B よりもバイオタイプ Q が低い傾向にあった。エトフェンプロックス乳剤 (B: $87.1 \pm 7.8\%$, Q $12.1 \pm 3.2\%$)、イミダクロプリド水和剤 (B: $57.1 \pm 7.0\%$, Q $14.0 \pm 1.6\%$)、チアメトキサム水和剤 (B: $66.1 \pm 4.2\%$, Q $13.6 \pm 2.9\%$) による幼虫の平均死虫率は、バイオタイプ間で有意な差が認められた (エトフェンプロックス乳剤: $t=9.77, p=0.010$ 、イミダクロプリド水和剤: $t=9.21, p=0.011$ 、チアメトキサム水和剤: $t=16.22, p<0.001$, 角変換後 t 検定, 表 20)。アセタミプリド水溶剤 (B: $97.2 \pm 4.8\%$, Q: $75.8 \pm 1.9\%$) とニテンピラム水溶剤 (B: $97.0 \pm 5.2\%$, Q: $77.0 \pm 1.6\%$) による幼虫の死虫率は、バイオタイプ B の方が高い傾向であったが、有意な差は認められなかった (アセタミプリド水溶剤: $t=4.14, p=0.053$ 、ニテンピラム水溶剤: $t=3.81, p=0.063$, 角変換後 t 検定, 表 20)。一方、ジノテフラン水溶剤 (B: $96.8 \pm 3.8\%$, Q: $87.9 \pm 1.4\%$)、ピリダベン水和剤 (B: $100 \pm 0\%$, Q: $90.4 \pm 1.9\%$)、ミルベメクチン乳剤 (B: $100 \pm 0\%$, Q: $85.4 \pm 3.0\%$)、トルフェンピラド水和剤 (B: $100 \pm 0\%$, Q: $90.8 \pm 1.4\%$) による幼虫の平均死虫率は、両バイオタイプともに 85%以上であり、バイオタイプ間で有意な差は認められなかった (ジノテフラン水溶剤: $t=-2.62, p=0.120$ 、ピリダベン水和剤: $t=1.71, p=0.340$ 、ミルベメクチン乳剤: $t=1.59, p=0.391$ 、トルフェンピラ

ド水和剤: $t=2.31, p=0.186$, 角変換後 t 検定, 表 20)。ミルベメクチン乳剤に対する成虫の死虫率はバイオタイプ間で有意な差が認められたが、幼虫の死虫率は差が認められず、成虫と幼虫で傾向が異なった (表 20)。

考察

今回、殺虫剤を処理しないトマトにおける B 比率は、試験時期に関わらず、処理後日数が経過するに伴い増加する傾向にあった (図 17)。殺虫剤使用のないワタに同数のバイオタイプ B とバイオタイプ Q の成虫を放飼すると、2 世代経過後にはバイオタイプ B の個体数がバイオタイプ Q より多くなり、優占的になることが報告されている (Crowder et al., 2010)。今回の結果は、この報告と同様の傾向を示している。また、クロラントラニリプロールを植穴処理したトマトにおける B 比率も、試験時期に関係なく処理後日数に伴い増加する傾向にあり、夏期間ではすべての調査で、また冬期間では 3 回中 2 回の調査で無処理区と有意な差は認められなかった (図 17)。クロラントラニリプロールの殺虫率は、成虫、幼虫ともにバイオタイプ間で差はなく、いずれも 20% 程度であった。今回の試験は同数の成虫を放飼していることから、クロラントラニリプロールを植穴処理したトマトでは、両バイオタイプの成虫と幼虫は同程度生存すると予想される。今回供試したバイオタイプ B の内的自然増加率と純繁殖率は、バイオタイプ Q よりも高かった (表 17)。したがって、殺虫剤を植穴処理しないトマトや、クロラントラニリプロールを植穴処理したトマトでは、内的自然増加率と純繁殖率の差により、バイオタイプ B の個体数がバイオタイプ Q よりも多くなり、優占的になると考えられる。一方、イミダクロプリドを植穴処理したトマトにおける B 比率は、試験時期に関係なく減少する傾向にあり、夏期間では定植 64 日後以降、冬期間では定植 146 日後以降、他の 2 区よりも有意に低かった (図 17)。イミダクロプリドによる成虫と幼虫の平均死虫率は、バイオタイプ B (成

虫 59.7%, 幼虫 82.8%) のほうがバイオタイプ Q (成虫 19.7%, 幼虫 14.0%) よりも有意に高かった。我が国のバイオタイプ Q 個体群は、成虫・幼虫ともにイミダクロプリドに対する感受性が低いことが報告されている (松浦, 2006; 大井田・津金, 2008; 浦・嶽本, 2008; 徳丸・林田, 2010)。対照的に、バイオタイプ B 個体群は、成虫と幼虫ともに本剤に対する感受性が高いことが報告されている (浜村, 1999; 渡邊ら, 2008)。したがって、これらのバイオタイプ間の殺虫剤に対する感受性の違いが、バイオタイプ B からバイオタイプ Q への変遷現象を説明する要因の一つであると考えられる。

イミダクロプリド処理区で B 比率が減少する傾向は、夏期間では定植 101 日後まで、冬期間では 146 日後まで継続した (図 17)。イミダクロプリドは植物体への浸透移行性が高く、根の近くに処理することで植物内によく吸収される (坪井, 1993)。一般に、殺虫剤成分は主に紫外線により分解されて無毒化するが、植物体内に吸収された殺虫剤の有効成分は紫外線の影響を受けにくい。そのため、植穴処理したイミダクロプリドの殺虫効果は、散布した場合と比較して長期間持続すると期待される。これらのことは、バイオタイプ B により強く影響する殺虫効果が、長期間持続することを示唆している。イミダクロプリド水和剤の 1000 倍希釈液を 50.0ml/L 植穴処理したワタに同数のバイオタイプ B とバイオタイプ Q の成虫を放飼すると、2 世代経過後にはバイオタイプ Q の個体数が増加し、優占的になることが報告されている (Sun et al., 2013)。今回供試したバイオタイプ B と Q の卵から成虫までの発育期間は、20°C~30°C までの 5/6 の温度区でバイオタイプ間に有意な差が認められず、20°C では 40 日程度、30°C では 19 日程度であった (表 12)。したがって、B 比率が有意に低くなった夏期間試験の定植 64 日後および冬期間試験の定植 146 日後には、少なくとも 3 世代が経過していたと考えられる。以上のことから、イミダクロプリドの様なバイオタイプ Q よりもバイオタイプ B により高い殺虫効果を示す殺虫剤を植穴処理すると、少

なくとも処理後3世代まではタバココナジラミ個体群中のB比率は低くなり、バイオタイプQがバイオタイプBよりも数の上で優占的になると考えられる。

我が国のバイオタイプB個体群は、有機リン剤、合成ピレスロイド剤、昆虫成長制御剤の多くに感受性が低いものの、合成ピレスロイド剤のエトフェンプロックス、イミダクロプリドをはじめとするネオニコチノイド系殺虫剤の感受性は高いと報告されてきた(伊藤・二村, 1990; 大野・廣田, 1990; 土生, 1991; 河名・福田, 1992; 浜村, 1999; 渡邊ら, 2008)。一方、我が国のバイオタイプQ個体群は、有機リン剤、合成ピレスロイド剤、昆虫成長制御剤だけでなく、イミダクロプリド、アセタミプリド、チアメトキサム、クロチアニジンといったネオニコチノイド系殺虫剤の感受性が低いことが報告されている(樋口, 2006; 松浦, 2006; 小林, 2007; 浦・嶽本, 2008, 徳丸・林田, 2010)。今回の供試個体群は、アセタミプリドに対する感受性がバイオタイプ間で差が認められなかったものの、エトフェンプロックス乳剤、イミダクロプリド水和剤、チアメトキサム水溶剤の成虫と幼虫に対する死虫率は、バイオタイプQよりもバイオタイプBの方が有意に高かった(表20)。したがって、我が国のバイオタイプBとバイオタイプQの殺虫剤感受性は、概ねこれまでの報告と同様の傾向にあると考えられる。バイオタイプBとバイオタイプQの間に、形態の差異は認められない。両バイオタイプが混在する時期に、バイオタイプBにより高い効果を示す殺虫剤が広く利用されていたと仮定すれば、バイオタイプBからバイオタイプQへの変遷現象が日本各地で短期間に報告されていることも説明できると考えられる。

今回の実験で、イミダクロプリドのようにバイオタイプQよりもバイオタイプBに対して高い効果を示す殺虫剤の使用は、バイオタイプQよりもバイオタイプBの個体数をより減少させ、結果としてバイオタイプQが個体群中に占める割合を上昇させることが明らかとなった。このことから、バイオタイプ間の殺虫剤感受性の差が、バイオタイプBからバイオタイプQへ優占的なバイオタ

タイプが変遷する現象を説明できる要因であると考えられた。一方、両バイオタイプに同程度の効果を示す殺虫剤の使用は、内的自然増加率や純繁殖率の高いバイオタイプ B の方がバイオタイプ Q よりも優占的となる逆の移行現象を引き起こす可能性が示唆された。

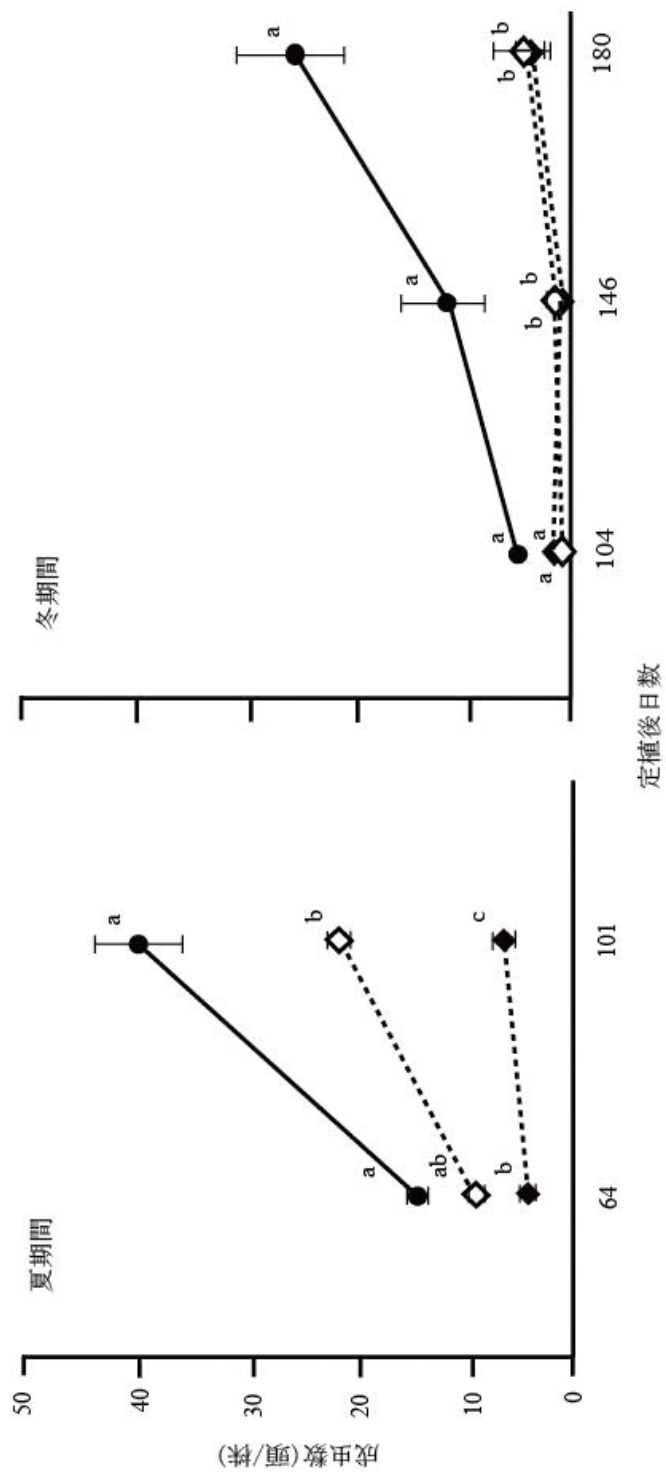


図 16. 殺虫剤植穴処理後のコナジラミ成虫数の推移。垂線は標準偏差を示す。プロットに付した異なる英小文字は、各定植後日数の処理区間に有意な差があることを示す(Tukey-Kramer's post hoc test, $p < 0.05$)。◆はイミダクプロドリ処理区、◇はクロナトラニリプロロール処理区、●は無処理区を示す。

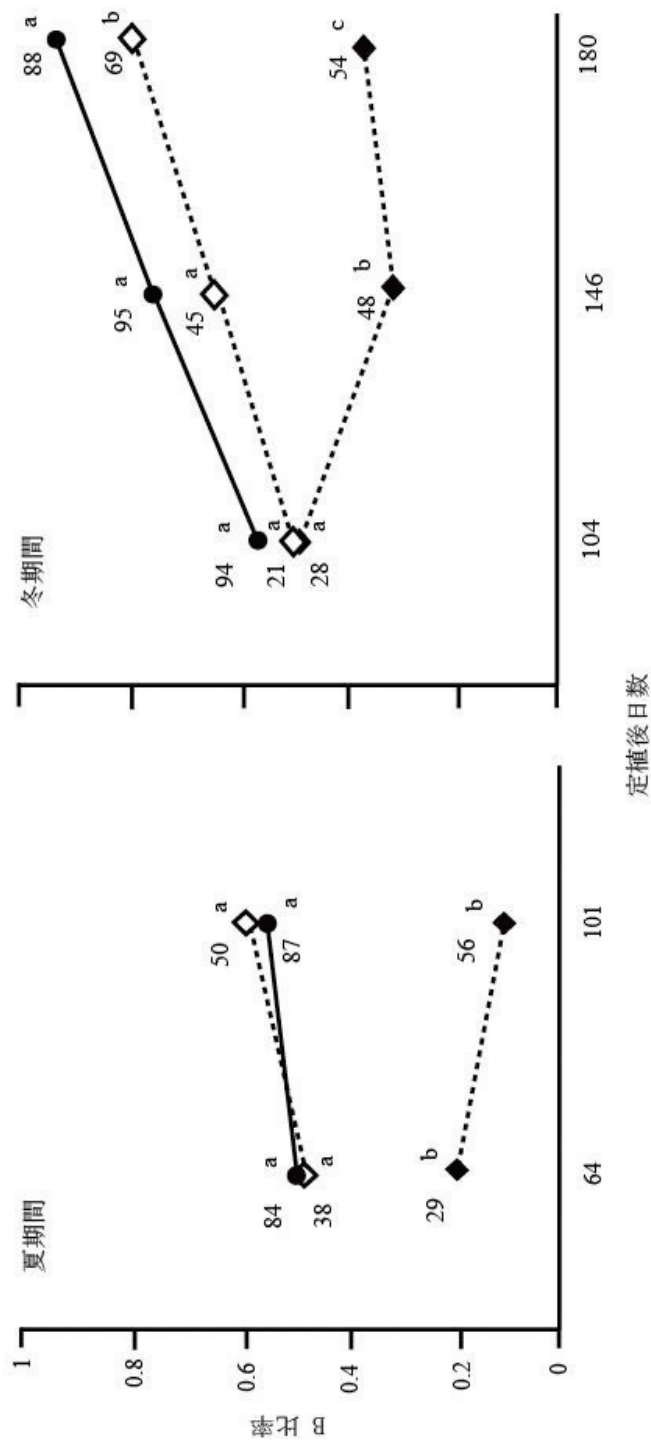


図 17. 殺虫剤植穴処理後のバイオタイプ B 比率の変化。プロットに付した数値は、バイオタイプ識別に供した成虫数を示す。異なる英小文字は、各定植後日数の処理区間に有意な差があることを示す (α 2 検定後、Sequential Bonferroni 法で有意水準を補正した, $p < 0.05$)。◇はイミダクプロリド処理区、◇はクロラントラニロド処理区、●は無処理を示す。

表 19.2 元配置分散分析によるバイオタイプおよび殺虫剤が成虫と幼虫の死亡率に与える影響

要素	d.f.	SS	F - value	p - value
成虫死亡率				
バイオタイプ	1, 40	4224.80	38.327	< 0.001
殺虫剤	9, 40	31119.88	31.368	< 0.001
交互作用	9, 40	4495.21	4.531	< 0.001
幼虫死亡率				
バイオタイプ	1, 40	13980.65	214.904	< 0.001
殺虫剤	9, 40	40073.77	68.444	< 0.001
交互作用	9, 40	3945.244	6.738	< 0.001

表 20. 各種殺虫剤による両バイオタイプの死虫率

系統	薬剤名	希釈倍率	成虫		幼虫	
			B	Q	B	Q
			合成ピレスロイド	エトフェンプロックス乳剤	1,000	97.2±4.8
ネオニコチノイド	アセタミプリド水溶液	2,000	93.9±10.5	83.1±5.2 ns	97.2±4.8	75.8±1.9 ns
	イミダクロプリド水和剤	2,000	71.7±5.1	34.2±15.1 *	57.1±7.0	14.0±1.6 *
	ジノテフラン水溶液	2,000	83.4±14.5	96.7±2.8 ns	96.8±3.8	87.9±1.4 ns
	チアメトキサム水和剤	2,000	76.0±6.4	51.5±8.1 *	66.1±4.2	13.6±2.9 *
	ニテンピラム水溶液	1,000	100±0	91.4±4.4 ns	97.0±5.2	77.0±1.6 ns
殺ダニ	ピリダベン水和剤	1,000	100±0	96.1±6.8 ns	100±0	90.4±1.9 ns
	ミルベメクチン乳剤	1,500	95.2±8.2	64.9±8.1 *	100±0	85.4±3.0 ns
その他	トルフェンピラド水和剤	1,000	61.8±8.9	55.7±4.9 ns	100±0	90.8±1.4 ns
	水 (対照)	—	10.9±5.9	15.6±3.9 ns	5.0±4.3	5.4±2.7 ns

平均±標準偏差。成虫は処理 48 時間後の、幼虫は処理 5 日後の死虫率を示す。*は各殺虫剤による死虫率がバイオタイプ間で有意な差があることを、ns は有意な差がないことを示す (角変換後 *t* 検定, $p<0.05$)。

総合考察

1) オンシツコナジラミとタバココナジラミの発生状況の違い

オンシツコナジラミとタバココナジラミは、トマトやキュウリなどの栽培作物上では同所的に発生するものの、これまで種ごとに発生時期や株内分布の違いに関しては調査されてこなかった。今回、これらコナジラミ2種の発生実態をトマト温室内で調査した結果、(1) オンシツコナジラミは比較的気温が低い春期に、タバココナジラミは気温の高い夏期から秋期にかけて個体数が多いこと、(2) 両種コナジラミの成虫と幼虫がトマト株内で寄生する葉位は異なり、オンシツコナジラミ成虫は上位葉に、タバココナジラミ成虫は中位葉に多く寄生すること、という2つの傾向が認められた。異なる2温度で飼育試験を行った結果、20℃ではオンシツコナジラミの内的自然増加率がタバココナジラミの値より高く、対照的に、30℃ではタバココナジラミの内的自然増加率がオンシツコナジラミの値より高かった。したがって、両種の個体数が多い時期の差は、内的自然増加率が高くなる温度に対する反応の種間差で説明できると考えられた。一方、供試温室内では下位よりも上位に温度の高い空気が滞留すると考えられるため、トマト株内におけるコナジラミ2種の分布葉位の差は、内的自然増加率が高くなる温度に対する反応の種間差では説明できないと考えられた。トマト葉中の窒素含有率は、上位葉が最も高かった(表9)。高い窒素含量は、両種コナジラミの産卵数増加、発育期間短縮、羽化率向上につながると報告されており(Bentz and Larew, 1992; Bentz et al., 1995; Jauset et al., 1998)、両種コナジラミの内的自然増加率の向上に寄与すると考えられる。両種成虫が、単純に高い内的自然増加率を保証する葉に多く寄生し、産卵するならば、両種とも上位葉に多く定位すると予想される。トマト株の異なる葉位から採集した葉を用いた選択試験では、オンシツコナジラミは上位葉に、タバココナジラミは中位葉に多く定位した(図11と12)。このことから、タバココナジラミ成虫は、高い内的自然増加

率を保証する葉に定位するわけではないと考えられる。両種成虫の分布の差を種間平均込み合い度で解析した結果、春期には2分の2の比較で正の相互作用が、秋期には負または中立の相互作用が示された(表2)。両種コナジラミを単独条件下と混在条件下で飼育した結果、オンシツコナジラミの羽化率は単独条件下よりも混在条件下で高く、対照的にタバココナジラミの羽化率は混在条件下よりも単独条件下で高かった(表6)。これらのことから、機構は不明ながら両種間には相互作用があり、両種が混在する条件下では、オンシツコナジラミは正の、タバココナジラミは負の影響を他種より受けることが示唆される。混在条件下と単独条件下でタバココナジラミの羽化率が変化したことは、産下卵の生存率が変化した可能性がある。混在条件で産下卵の生存率が変化するならば、両種間には繁殖干渉が存在すると示唆される。繁殖干渉は、近縁種間の資源分割や生息場所の分割をもたらさうと考えられている(Kuno, 1992; Gröning and Hochkirch, 2008)。また、子にとって最適な資源であっても、親の繁殖成功を低下させる資源であれば、親はその資源を避けることが予測されると指摘されている(鈴木ら, 2012)。これらのことから、繁殖干渉により負の影響を受けるタバココナジラミ成虫は、オンシツコナジラミ成虫が多く定位し、配偶行動を行う上位葉を避け、中位葉に定位するよう変化した可能性が考えられる。今回の非選択試験におけるタバココナジラミの産卵数は、葉位に関係なく同様であった(図14)。これは、タバココナジラミ成虫は、定位する葉位を柔軟に変更することを示唆しており、適応的な形質であると考えられる。この適応的な形質は、定位葉位の変化に都合がよく、繁殖干渉に伴う形質の変化かもしれない。一方、オンシツコナジラミの産卵数は、選択試験でも非選択試験においても、上位葉の場合に最も多かった。このことは、オンシツコナジラミ成虫が、上位葉に対する産卵選好性を有することを示唆している。窒素含有率が最も高い上位葉に対する産卵選好性は、内的自然増加率から見ても矛盾しない。また、オンシツ

コナジラミはタバココナジラミと混在しても、負の影響を受けないと考えられた。したがって、オンシツコナジラミ成虫は、高い内的自然増加率を保証する上位葉に定位したと考えられる。一方、両種コナジラミが定位する葉位の決定には、何らかの葉質の差が影響していることも考えられた。上位葉と中位葉を誘引源とした Y 字型オルファクトメータ試験では、オンシツコナジラミ成虫が誘引された葉に有意な差はなかったが、タバココナジラミ成虫は中位葉に有意に多く誘引された (図 15)。このことから、タバココナジラミ成虫は葉から放出される揮発性成分を感知して中位葉に定位すると考えられた。一方、オンシツコナジラミ成虫の上位葉への定位は、揮発性成分だけでは説明できないと考えられた。

今回明らかとなった両種の個体数が多い時期の差や、成虫と幼虫が分布する葉位の差は、コナジラミ類の効果的な防除に寄与できると考えられる。両種コナジラミはともに体長が 1mm 以下と微小であるため、生産者が圃場で発生種を識別することは困難である。しかし、両種の殺虫剤感受性には差があるため

(Elhag et al., 1983; Omer et al., 1992; Bi et al., 2002)、不適切な殺虫剤を選択すると効果が得られないことが考えられる。今回の調査結果から、春期や冷涼な夏のような比較的低温時にはオンシツコナジラミが、夏期から秋期にかけての比較的高温時にはタバココナジラミが主な発生種になると予想される。また、両種を対象とした天敵農薬として、オンシツツヤコバチ *Encarsia Formosa* (Gahan) とサバクツヤコバチ *Eretmocerus eremicus* Rose and Zolnerowich が市販されている。しかし、両種コナジラミが混在する場合、オンシツツヤコバチはオンシツコナジラミを好んで寄生すると報告されている (松井・中島, 1991; 松井, 1995b)。一方、温室内のポインセチアにおけるタバココナジラミに対しては、サバクツヤコバチはオンシツツヤコバチよりも宿主探索時間が短く、ホストフィーディングの頻度も高いと報告されている (Hoddle et al., 1998)。したがって、オンシツ

コナジラミに対してはオンシツツヤコバチを、タバココナジラミに対してはサバクツヤコバチを利用することが効果的な防除につながると期待される。つまり、春期等の比較的冷涼な時期にはオンシツツヤコバチを、夏期から秋期にかけての比較的高温な時期にはサバクツヤコバチを放飼することで、両種コナジラミ類を効果的に防除できると期待される。また、両ツヤコバチ剤は、ツヤコバチに寄生されたコナジラミ幼虫を厚紙に貼りつけた製剤（マミーカード）として出荷されており、生産者はマミーカードを植物に吊るし、そこから羽化するツヤコバチを放飼する。今回、両種コナジラミの株内分布の差が明らかになったことで、マミーカードをそれぞれのコナジラミ幼虫が多く分布する葉位に設置することも可能であろう。さらに、両種成虫は黄色に誘引されることが従来から報告されており、黄色粘着板が予察や大量誘殺に有効であることが報告されている（林, 1999）。今回明らかとなった株内分布の差から、黄色粘着板の適切な設置高を決める上で参考になると考えられ、両種成虫の発生予察の精度向上や、効果的な大量誘殺に寄与できると考えられる。

今回の研究結果から、タバココナジラミ成虫はトマト葉から放出される揮発性物質の量または質を感知し、中位葉に定位すると考えられた。これまでの研究では、揮発成分はコナジラミの定位において重要な要因ではないと報告されてきた（Mound, 1962; Vaishampayan et al., 1975）。しかし、タバココナジラミはセスキテンやジンギベレン、クルクメン、そしてモノテルペンの α テルピネン、 α フェランドレンに誘引され、寄主植物の選択に利用していることが報告されている（Bleeker, et al., 2009）。さらに、オンシツコナジラミに加害されたインゲンマメは、無加害の株と比較して4種の揮発性成分を多く放出し、それらはオンシツツヤコバチの宿主探索飛行と加害された植物への定位を促すことが報告されている（Birkett et al., 2003）。これらのことは、植物-コナジラミ-天敵の3者関係において、植物から放出される揮発性物質が重要な役割を果たしている

ことを示唆している。さらに、トマトを栽培する温室内にコリアンダーを間植することで、トマトから放出される揮発性物質をコリアンダーの揮発成分で攪乱し、タバココナジラミがトマトへ定位することを阻害する手法についても検討されている (Togni et al., 2010)。今回の結果は、タバココナジラミの寄主探索行動に、揮発成分が影響を与えている可能性を示唆しており、この定位に影響している揮発性成分を特定することで、寄主植物への定位を阻害できる可能性も示唆している。今後、タバココナジラミの定位に影響する揮発性成分を特定し、その生物検定を通して、防除資材にできる可能性を検討する必要があると考えられる。

2) タバココナジラミの優占バイオタイプが変遷する現象に影響する要因

近年、これまで個体数が多く優占していたバイオタイプ B が減少し、バイオタイプ Q の個体数が増加するバイオタイプの変遷現象が、中国 (Chu et al., 2010)、スペイン (Simón et al., 1999)、トルコ (Karut et al., 2013) で報告されている。日本各地でも同様の現象が報告されており (大井田ら, 2007; 山城, 2007; 鍬田ら, 2008)、これまで個体数が多く優占的であったバイオタイプ B は、寄主植物や栽培条件に関係なくほとんど確認できないほど減少した地域もある (樋口ら, 2007)。しかし、その変遷現象の原因は十分に検討されていないことから、その変遷現象に影響すると考えられた 3 つの要因である (1) バイオタイプ間の繁殖力の差、(2) 2 つのバイオタイプが混生することによる負の相互関係、(3) 殺虫剤の影響について検討した。

トマト、キュウリ、甘長トウガラシを用いて飼育実験を行ったところ、トマトとキュウリでは両バイオタイプともに成虫まで発育した (表 13 と 14)。トマトとキュウリにおけるバイオタイプ Q の内的自然増加率と純繁殖率は、バイオタイプ B よりも低く、特に高温時でその差が顕著であった (表 17)。このことは、

内的自然増加率や純繁殖力から見た繁殖力だけが影響する場合、トマトやキュウリではバイオタイプ B の個体数がバイオタイプ Q よりも多くなることを示している。さらに、両バイオタイプ成虫が混在する条件下で産卵させ、子供を飼育した結果、両バイオタイプが混在する条件下では、バイオタイプ B はバイオタイプ Q の影響を受けていないようであったが、バイオタイプ Q は子供の性比(雄比)が上昇した(表 18)。異なるバイオタイプが混在することで子供の性比が上昇する現象は、これまでも報告がある。例えば、中国の土着バイオタイプ(ZHJ1)やオーストラリアの土着バイオタイプ(EAN および WAN)の処女雌成虫がバイオタイプ B の雄成虫と混在すると、土着バイオタイプの子供の性比が上昇することが報告されている(Liu et al., 2007; De Barro and Hart, 2000)。バイオタイプ B の雄成虫は別のバイオタイプの処女雌成虫に対して頻繁に求愛行動をとるため、結果的に同じバイオタイプの雌雄が交尾する機会が減少し、雌が受け取る精子数が減少することが、子供の性比を上昇させる原因と考えられている(Pascual and Callejas, 2004)。バイオタイプ Q の処女雌成虫とバイオタイプ B の雄成虫が混在する場合でも、同様の現象が起きる可能性はあると考えられる。一方、今回確認された性比の上昇は、バイオタイプ B 成虫と混在する影響により、バイオタイプ Q の既交尾の雌成虫が雄に分化する未受精卵を多く産下する産卵調整が関与している可能性が示唆された。そのため、バイオタイプ Q がバイオタイプ B と混在する条件下では、処女雌だけでなく既交尾雌も雄に分化する未受精卵を多く産下し、性比が上昇すると考えられる。一般に、性比の上昇は個体数の増加に負の影響を与えると考えられる。したがって、バイオタイプ間の内的自然増加率や純増加率の差や、2つのバイオタイプが混生する場合の負の相互作用では、バイオタイプ B からバイオタイプ Q へ優占的なバイオタイプが変遷する現象を説明できないと考えられた。殺虫剤使用がバイオタイプの変遷現象に与える影響を検討したところ、バイオタイプ Q よりもバイオタイプ B

に高い効果を示す殺虫剤を植穴処理すると、100 日以上経過した時点でバイオタイプ Q の個体数がバイオタイプ B よりも多くなった。しかし、両バイオタイプに同様の効果を示す殺虫剤を処理すると、無処理と同様に、バイオタイプ B の個体数が多くなった (図 17)。以上のことから、バイオタイプの変遷現象には両バイオタイプ間の増殖率の差や両種間の相互関係の影響は比較的少なく、むしろ、バイオタイプ B により効果が高い殺虫剤の使用の影響が大きいと考えられる。また、殺虫剤使用といった人為的な影響がない限り、バイオタイプ間の内的自然増加率の差や繁殖干渉の影響により、バイオタイプ B が個体数の上で優占的になると考えられる。

わが国のバイオタイプ Q 個体群は、イミダクロプリド、クロチアニジン、アセタミプリド、チアメトキサムといったネオニコチノイド系殺虫剤に対する感受性が低い (松浦, 2006; 大井田・津金, 2008; 浦・嶽本, 2008; 徳丸・林田, 2010)。一方、バイオタイプ B は、ネオニコチノイド系殺虫剤に対して感受性が高いと報告されている (浜村, 1999 ; 渡辺ら, 2008)。今回供試した岐阜県のバイオタイプ Q 個体群は、これまでの報告とは異なり、アセタミプリドに対しては成虫と幼虫の死虫率は 75%以上と感受性が高かったものの、イミダクロプリドとチアメトキサムによるバイオタイプ Q の死虫率はバイオタイプ B よりも有意に低かった (表 20)。これらのことから、両バイオタイプの殺虫剤感受性は各地域で概ねこれまでの報告と同様の傾向を示しており、少なくともネオニコチノイド系殺虫剤の数剤は、バイオタイプ Q よりもバイオタイプ B をより強く淘汰する殺虫剤であると考えられる。ネオニコチノイド系殺虫剤は、1990 年から 2000 年頃にかけて多くの種類が市販され、コナジラミ類だけでなく、ハモグリバエ類、ウンカ・ヨコバイ類、アブラムシ類、アザミウマ類など多様な害虫に高い防除効果を示すことや、薬害がほとんど発生しないことから、水稻、野菜、果樹などの広範な害虫防除剤として急速に普及したとされている (日本植物防疫協会,

2011)。また、ネオニコチノイド系殺虫剤は浸透移行性に優れていることから、散布だけでなく植穴処理剤としても広く利用されている。バイオタイプ Q は 2005 年に我が国での初確認が報告され (Ueda and Brown, 2006)、その後急速に分布を拡大したと報告されている (本多, 2008)。このように、バイオタイプ Q が我が国で分布を拡大した年代と、ネオニコチノイド系殺虫剤が急速に普及した年代は、よく一致している。タバココナジラミ成虫の体長は 0.8mm 程度と微小で、バイオタイプ B とバイオタイプ Q の形態に差はない。そのため、バイオタイプ Q の侵入初期に、バイオタイプ B に効果の高いネオニコチノイド系殺虫剤が広く利用された可能性が考えられる。以上のことから、バイオタイプ B から Q への変遷現象には、急速に普及したネオニコチノイド系殺虫剤の使用が影響していることが示唆される。

今回、バイオタイプ Q に高い効果を示す殺虫剤は、バイオタイプ B にも高い殺虫効果を示す傾向が認められた (表 20)。しかし、バイオタイプ Q に効果を示す殺虫剤は限定的であるだけでなく (徳丸・林田, 2010)、化学殺虫剤は感受性低下が避けられない。アメリカのアリゾナにおけるタバココナジラミ個体群では、イミダクロプリドが初めて使用された 1993 年の 2~5 年後に感受性低下が認められており、感受性低下は短期間で発生する恐れがある (Dennehy et al., 1999)。また、タバココナジラミが媒介するウイルス病を防除する場合、植物に寄生するタバココナジラミ個体数を減少させることが重要と考えられる。今回の研究結果から、タバココナジラミの定位には植物から放出される揮発性物質が影響していることが示唆された (図 15)。トマトを栽培する温室内ではコリアンダーを間植することで、タバココナジラミがトマトへ定位することを阻害する手法についても検討されている (Togni et al., 2010)。これらのことから、栽培植物を別の植物との混植することや、定位に影響する揮発性物質を特定することで、コナジラミの定位を阻害できるかもしれない。コナジラミの定位に影響する揮

発性物質の特定は、今後の課題であろう。Kashima et al. (2014) は食品添加物であるグリセリン酸脂肪酸エステルを植物に散布することで、タバココナジラミに対する忌避効果が得られることを報告した。さらに Kashima et al. (2016) は、タバココナジラミに対して音響による交信阻害を報告し、特定の音域が正常な交尾行動を阻害し、その結果、子供の雄比が上昇することを報告した。今後、これらの手法を組み合わせたタバココナジラミの防除体系の構築が必要と考えられる。

摘要

1. オンシツコナジラミとタバココナジラミの生態的差異

オンシツコナジラミ *Trialeurodes vaporariprum* とタバココナジラミ *Bemisia tabaci* は、世界各地に分布する農業害虫である。両種が同所発生するトマトにおける発生消長と葉位ごとの寄生虫数を、種ごとに2年間調査した。オンシツコナジラミの個体数は春～夏期に、タバココナジラミは夏～秋期に多い傾向が認められた。オンシツコナジラミ成虫は上位葉に、タバココナジラミ成虫は中位葉に多く認められた。コナジラミ成虫の株内分布の差を、種間平均込み合い度を用いて解析したところ、春期は2分の2の比較で正の相互作用が、秋期は負または中立の相互作用が示された。異なる2温度(20℃と30℃)で両種成虫を単独または混在させて放飼し、子供を飼育した結果、オンシツコナジラミの羽化率は混在条件下で他種より高く、対照的にタバココナジラミは低かった。算出した内的自然増加率は、オンシツコナジラミは20℃で、タバココナジラミは30℃で他種より大きかった。異なる葉位の小葉を用いた選択試験では、オンシツコナジラミは上位葉に、タバココナジラミは中位葉に多く定位した。同一葉位の小葉を用いた非選択試験では、オンシツコナジラミの産卵数は上位葉で多かった。一方、タバココナジラミの産卵数は葉位間で差がなく、産卵する葉位に対する柔軟性が示唆された。上位葉と中位葉を誘引源としたY字型オルファクトメータ試験では、タバココナジラミは中位葉に多く誘引された。以上のことから、両種コナジラミの個体数が多い時期の差は、内的自然増加率が高い温度の種間差によると考えられた。株内分布の差は、種間相互作用の働きの種間差が影響すると考えられた。タバココナジラミ成虫の中位葉への定位には、葉から放出される揮発性成分を検知する機構が関与すると示唆された。

2. タバココナジラミの優占バイオタイプが移行する現象に影響する要因

近年、かつて個体数が多く優占的であったタバココナジラミバイオタイプ B が減少し、バイオタイプ Q の個体数が増加する優占種の変遷現象が確認されている。3 種の植物を用いて両バイオタイプを飼育した結果、トマトとキュウリでは両バイオタイプがすべての温度で発育を完了したが、甘長トウガラシではバイオタイプ Q だけが発育を完了した。トマトとキュウリにおける内的自然増加率は、バイオタイプ B がバイオタイプ Q よりも高かった。両バイオタイプの既交尾雌成虫を混在または単独条件で放飼し、子孫を飼育した結果、混在条件下でのバイオタイプ Q の性比は単独条件下より高かったが、バイオタイプ B の子供の性比は差がなかった。異なる殺虫剤を植穴処理したトマトに、両バイオタイプの成虫を同比率で放飼し、寄生虫数とバイオタイプ B が占める比率 (B 比率) の推移を調査した。バイオタイプ B により高い効果を示すイミダクロプリドを処理した区では、B 比率が低く推移した。一方、両バイオタイプに同様の効果を示すクロラントラニリプロールを処理した区では、無処理と同様に B 比率が高く推移した。9 種の殺虫剤に対する両バイオタイプの死虫率を調査した結果、イミダクロプリドを含む 4 剤は、バイオタイプ Q よりもバイオタイプ B により高い殺虫効果を示した。以上のことから、バイオタイプの変遷現象には両バイオタイプ間の増殖率の差や両種間の相互関係の影響は比較的少なく、バイオタイプ B により効果が高い殺虫剤の使用の影響が大きいと考えられた。また、殺虫剤使用などの人為的な影響がない限り、内的自然増加率が高く繁殖干渉を及ぼすバイオタイプ B が個体数の上で優占的になると考えられた。

謝辞

今回の研究に当たり、数多くの助言や指導、校閲を賜った、岐阜大学応用生物学部の土田浩治教授に厚くお礼を申し上げます。さらに、試験に協力いただいた元岐阜大学応用昆虫学研究室の都築朋氏、試験ほ場でトマトの管理を賜った元岐阜大学の神原正昭氏に謝意を表す。また、タバココナジラミバイオタイプ識別手法の開発および指導を賜った村元靖典氏、原稿の校閲していただいただけでなく有益な助言を賜った鈴木敏郎氏をはじめ、岐阜県農業技術センターの多くの職員にご支援をいただいた。彼らに深く感謝の意を表す。

引用文献

- Bedford, I. D., Briddon, R. W., Brown, J. K., Rosell, R. C. and Markham, P. G. (1994) Geminivirus transmission and biological characterization of *Bemisia tabaci* (Gennadius) biotypes from different geographic regions. *Ann. Appl. Biol.* 125, 311~325.
- Bentz, J. A. and Larew, H. G. (1992) Ovipositional preference and nymphal performance of *Trialeurodes vaporariprum* (Homoptera: Aleyrodidae) on *Dendranthema grandiflora* under different fertilizer regimes. *J. Econ. Entomol.* 85, 514~417.
- Bentz, J.A., Reeves, J., Barbosa, P. and Francis, B. (1995) Within-plant variation in nitrogen and sugar content of poinsettia and its effects on the oviposition pattern, survival and development of *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae). *Environ. Entomol.* 24, 271~277.
- Bi, J. L., Toscano, N. C. and Ballmer, G. R. (2002) Greenhouse and field evaluation of six novel insecticides against the greenhouse whitefly *Trialeurodes vaporariprum* on strawberries. *Crop protection* 21, 49~55.
- Birch, L. C. (1948) The intrinsic rate of natural increase of an insect population. *J. Anim. Ecol.* 17, 15~26.
- Bird, J. and Maramorosch, K. (1978) Viruses and virus diseases associated with whiteflies. *Adv. Virus Res.* 21, 77~88.
- Birkett, M. A., Chamberlain, K., Guerrieri, E., Pickett, J. A., Wadhams, L. J. and Yasuda, T. (2003) Volatiles from whitefly-infested plants elicit a host-locating response in the parasitoid, *Encarsia formosa*. *J. Chem. Ecol.* 29, 1589~1600.
- Bleeker, P. M., Diergaarde, P. J., Ament, K., Guerra, J., Weidner, M., Schütz, S., Both, M. T. J., Haring, M. A. and Schuurink, R. C. (2009) The role of specific tomato

- volatiles in tomato-whitefly interaction. *Plant Physiol.* 151, 925~935.
- Bonato, O., Rulette, A., Vidal, C. and Fargues, J. (2007) Modelling temperature-depending bionomics of *Bemisia tabaci* (Q-biotype). *Physiol. Entomol.* 31, 50~55.
- Borror, D. J., DeLong, D. M. and Woodstoch, C. A. (1981) An introduction to the study of insect, 5th edn. Asunders College Publishing, Philadelphia.
- Boykin, L. M., Shatters, R. G. Jr., Rossel, R. C., McKenzie, C. L., Bagnall, R. A., De Barro, P. and Frohlich, D. R. (2007) Global relationships of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) revealed using Bayesian analysis of mitochondrial COI DNA sequences. *Mol. Phyl. Evol.* 44, 1306~1319.
- Brown, J. K., Frohlich, D. R. and Russell, B. C. (1995) The sweetpotato or silverleaf whiteflies: biotype of *Bemisia tabaci* or species complex? *Ann. Rev. Entomol.* 40, 511~534.
- Bruce, T. A. J., Wadhams, L. J. and Woodcock, C. M. (2005) Insect host location: a volatile situation. *Trends Plant Sci.* 10, 269~274.
- Byrne, D. N. and Berrows, T. S. Jr. (1991) Whitefly biology. *Ann. Rev. Entomol.* 36, 431~457.
- Byrne, D. N. and Miller, W. B. (1990) Carbohydrate and amino acid composition of phorem sap and honeydew produced by *Bemisia tabaci*. *J. Insect Physiol.* 36, 433~439.
- Chu, D., Zhang, Y. J. and Wan, F. H. (2010) Cryptic invasion of the exotic *Bemisia tabaci* biotype Q occurred widespread in Shandong Province of China. *Florida Entomol.* 93, 203~207.
- Costa, H. S. and Brown, J. K. (1991) Variation in biological characteristics and interesterase patterns among populations of *Bemisia tabaci* and the association of

- one population with silverleaf symptom induction. *Entomol. Exp. Appl.* 61, 211~219.
- Costa, A. S. and Russell, L. M. (1975) Failure of *Bemisia tabaci* to breed on cassava plants in Brazil (Hemiptera: Aleyrodidae). *Ciencia e Cultura* 27, 388~390.
- Crowder, D. W., Horowitz, A. R., De Barro, P. J., Liu, S. S., Showalter, A. M., Kotnitsedlov, S., Khasdan, V., Shargel, A., Liu, J. and Carrière, Y. (2010) Mating behavior, life history and adaptation to insecticides determine species exclusion between whiteflies. *J. Anim. Ecol.* 79, 563~570.
- De Barro, P. J. and Hart, P. J. (2000) Mating interactions between biotypes of the whitefly, *Bemisia tabaci*. *Phytopathology* 83, 763~766.
- Dennehy, T., Dagain, B., Harpold, V., Zaborac, M., Morin, S., Fabrick, J. A., Nichols, R. L., Brown, J. K., Byrne, F. J. and Li, X. (2010) Extraordinary resistance to insecticides reveals exotic Q biotype of *Bemisia tabaci* in the New World. *J. Econ. Entomol.* 103, 2174~2176.
- Dennehy, T. J., Wigert, M., Li, X. and Williams, L. (1999) Arizona whitefly susceptibility to insect growth regulators and chloronicotynyl insecticides: 1998 season summary. In Silvertooth, J. C., Cotton A College of Agriculture Report, Series P-116. pp. 376~391. University of Arizona, College of Agriculture, Tucson, AZ.
- Elbaz, M., Lahav, N. and Morin, S. (2010) Evidence for pre-zygotic reproduction barrier between B and Q biotype of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae). *Bull. Entomol. Res.* 100, 581~590.
- Elhag, E. A. and Horn, D. J. (1983) Resistance of greenhouse whitefly (Homoptera: Aleyrodidae) to insecticides in selected Ohio greenhouse. *J. Econ. Entomol.* 76, 945~948.

- Fancelli, M. and Vendramim, J. D. (2002) Development of *Bemisia tabaci* (Gennadius) biotype B on *Lycopersicon* spp. genotypes. *Scientia Agricola* 59, 665~669.
- Finch, S. and Collier, R. H. (2000) Host-plant selection by insects – a theory based on ‘appropriate/inappropriate’ landing’s by pest insect of cruciferous plants. *Entomol. Exp. Appl.* 96, 91~102.
- Gerling, D. (1967) Bionomics of the whitefly-parasite complex associated with cotton in southern California. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 60, 1306~1321.
- Gerling, D. and Lindenbaum, M. (1991) Host-plant related behaviour of *Bemisia tabaci*. *Bull. Section Regionale Onset Palearctique*.14, 83~88.
- Goodman, R. M. (1981) Geminiviruses. *J. Gen. Virology* 240, 295~303.
- Gould, J. R. and Naranjo, S.E. (1999) Distribution and sampling of *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae) and *Eretmocerus eremicus* (Hymenoptera: Aphelinidae) on cantaloupe vines. *J. Econ. Entomol.* 92, 402~408.
- Gröning, J., Lücke, N., Finger, A. and Hochkirch, A. (2007) Reproductive interference in two ground hopper species: testing hypotheses of coexistence in the field. *Oikos*, 116, 1449~1460.
- Gröning, J. and Hochkirch, A. (2008) Reproductive interference between animal species. *Quart. Rev. Bio.* 83, 257~282.
- 土生昶毅 (1991) タバココナジラミ防除薬剤の検討. 関東病虫研報. 38, 235~236.
- 浜村徹三 (1997) 農業害虫および天敵昆虫等の薬剤感受性検定マニュアル (10) 野菜・花き害虫：シルバーリーフコナジラミ. 植物防疫 51, 290~293.
- 浜村徹三 (1999) 各種薬剤に対するシルバーリーフコナジラミの感受性. 野菜・茶業試験場研究報告 14, 177~187.
- 林 英明 (1999) 粘着板によるコナジラミ類の予察と防除. 植物防疫 53, 226~

- 樋口聡志 (2006) 熊本県におけるタバココナジラミバイオタイプ Q の 発生状況と薬剤の殺虫効果. 今月の農業 50 (9), 84~88.
- 樋口聡志, 前田美佐, 行徳 裕, 上田重文 (2007) 熊本県に発生しているタバココナジラミのバイオタイプ分布と季節的変動. 九病虫研会報. 53, 59~65.
- Hoddle, M. S., Van Driesche, R. G., Sanderson, J. P. and Minckenberg, O. P. J. M. (1998) Biological control of *Bemisia Argentifolii* (Hemiptera: Aleyrodidae) on poinsettia with inundative release of *Eretmocerus eremicus* (Hymenoptera: Aphelinidae): do release rate affect parasitism. *Bull. Entomol. Res.* 88, 47~58.
- 外間也子, 松井正春, 河野伸二, 渡嘉敷唯助 (1993) タバココナジラミ新系統の放飼により発生した各種野菜の異常症. 関東病虫研報. 40, 217~219.
- 本多健一郎 (2005) トマト黄化葉巻病と媒介コナジラミをめぐる最近の研究情勢. 植物防疫 59, 299~304.
- 本多健一郎 (2008) トマト黄化葉巻病及びタバココナジラミ・バイオタイプ Q の発生状況と防除の取り組み. 今月の農業 52 (3), 17~22.
- Horowitz, A. R., Denholm, I., Gorman, K., Cenis, J. L., Kontsedalov, S. and Isyaaya, I. (2003) Biotype Q of *Bemisia tabaci* identified in Israel. *Phytoparasitica* 31, 94~98.
- Horowitz, A. R., Kontsedalov, S., Khasdan, V. and Isyaaya, I. (2005) Biotype B and Q of *Bemisia tabaci* and their relevance to neonicotinoid and pyriproxyfen resistance. *Arch. Insect Biochem. Physiol.* 58, 216~225.
- Hussey, N. W., Parr, W. J. and Gurney, B. (1958) The effect of whitefly population on the cropping of tomatoes. *Ann. Rep. Glasshouse Crops Res. Inst.* 7, 79~103.
- Iida, H., Kitamura, T. and Honda, K. (2009) Comparison of egg-hatching rate, survival rate and development time of the immature stage between B and Q of *Bemisia*

- tabaci* (Gennadius) (Homoptera; Aleyrodidae) on various agricultural crops. *Appl. Entomol. Zool.* 44, 267~273.
- 伊藤啓二, 二村幹雄 (1990) タバココナジラミに対する各種殺虫剤の防除効果について. 関西病虫研報. 32, 38.
- Iwao, S. (1977) Analysis of spatial association between two species based on the interspecies mean crowding. *Res. Popul. Ecol.* 18, 243~260.
- Jauset, A. M., Sarasua, M. J., Avilla, J. and Albajes, R. (1998) The impact of nitrogen fertilization of tomato on feeding site and oviposition by *Trialeurodes vaporariprum*. *Entomol. Exp. Appl.* 86, 175~182.
- Kakimoto, K., Inoue, H., Yamaguchi, T., Ueda, S., Honda, K. and Yano, E. (2007) Host plant effect on development and reproduction of *Bemisia argentifolii* Bellows and Perring (*B. tabaci* [Gennadius] B-biotype) (Homoptera; Aleyrodidae). *Appl. Entomol. Zool.* 42, 63~70.
- 上門隆洋, 大園正史 (2008) タバココナジラミバイオタイプQによるサヤインゲン白化莢の発生. 九病虫研会報. 54, 109~111.
- Kashima, T., Kanmiya, K., Yoshida, K. and Arimoto, Y. (2016) Effect of a novel repellent, acetylated glyceride, on courtship behaviours and acoustic signals of *Bemisia tabaci*. *J. Appl. Entomol.* 140, 11~18.
- Kashima, T., Takeda, C., Akiyoshi, N., Yoshida, K. and Arimoto, Y. (2014) Effect of a novel repellent, acetylated glyceride, against sweet potato whitefly, *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Homoptera: Aleyrodidae). *J. Pestic. Sci.* 39, 91~97.
- Karut, K., Kayadan, M. B., Castle, S. J., Kazak, C. and Ulusoy, M. R. (2013), Study on species composition of *Beisia tabaci* (Gennadius, 1889) (Homoptera: Aleyrodidae) on cotton in Çukurova plain, *Türk. Entomol. Derg.* 38, 43~50.
- 河名利幸, 福田 寛 (1992) タバココナジラミの防除薬剤の検討. 関東病虫研

報. 39, 215~218.

King, B. H. (1993) Sex ratio manipulation by parasitoid wasps. *Evolution and Diversity of Sex Ratio in Insects and Mites* (ed. by D. L. Wrensch and M. A. Ebbert), pp. 418-441. Chapman & Hall, New York, NY, USA.

北川靖男, 岡山清司, 廣川智子 (1987) 葉緑素計によるコシヒカリの葉色と稲体窒素濃度. 富山県農技研報. 1, 1~7.

北村登史雄, 飯田博之, 大西 純, 本多健一郎 (2009) 獲得吸汁時間に応じた *Tomato yellow leaf curl virus* 成虫保毒虫率とトマトへの媒介率の増加に関するタバココナジラミバイオタイプ B, Q 間の比較. 関西病虫研報. 51, 81~83.

小林政信 (2007) コナジラミ類の薬剤感受性の特性. 植物防疫 61, 21~26.

Kuno, E. (1992) Competitive exclusion through reproductive interference. *Res. Popul. Ecol.* 34, 275~284.

鍬田龍星, 口木文孝, 衛藤友紀, 近藤知弥, 中村宏子, 古田明子, 白石祥子, 緒方和裕 (2008) 地上高 10m のネットトラップによるコナジラミ類個体数の推移と 2001 年以降に採集されたタバココナジラミのバイオタイプ. 九病虫研会報. 54, 105~108.

Laughlin, R. (1965) Capacity for increase: a useful population statistic. *J. Anim. Ecol.* 34, 77~91.

Liu, S. S., De Barro, P. J., Xu, J., Luan, J. B., Zang, L. S. Ruan, Y. M. and Wan, F. H. (2007) Asymmetric mating interactions drive widespread invasion and displacement in a whitefly. *Science* 318, 1769~1772.

Liu, T. X., and Stansly, P. A. (1995) Oviposition by *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae) on tomato: effect of leaf factors and insecticide residues. *J. Econ. Entomol.* 88, 992~997.

- Lloyd, M. (1967) Mean crowding. *J. Anim. Ecol.* 36, 1~30.
- Markham, P. G., Bedford, I. D., Liu, S. and Pinner, M. S. (1994) The transmission of geminiviruses by *Bemisia tabaci* (Gennadius). *Pestic. Sci.* 42, 123~128.
- Martin V. and Jander, G. (2010) Volatile communication in plant-aphid interactions. *Current Opin. Plant Bio.* 13, 366~371.
- 松井正春 (1992) タバココナジラミの吸汁によるトマト果実の着色異常. 応動昆. 36, 47~49.
- 松井正春 (1993) タバココナジラミの最近における発生と防除. 植物防疫 47, 118~119.
- 松井正春 (1995a) 施設トマトでのタバココナジラミ新系統に対するオンシツツヤコバチの密度抑制効果. 応動昆. 39, 25~31.
- 松井正春 (1995b) タバココナジラミ新系統 (仮称: シルバーリーフコナジラミ) とオンシツコナジラミの混在下におけるオンシツツヤコバチの密度抑制効果. 関西病虫研報. 37, 15~16.
- 松井正春, 中島武彦 (1991) タバココナジラミとオンシツコナジラミの共存下におけるオンシツツヤコバチの寄主選好性. 関西病虫研報 33, 93~94.
- 松浦 明 (2006) 宮崎県におけるタバココナジラミバイオタイプQ の発生と防除対策. 今月の農業 50 (2), 57~61.
- Mound, L. A. (1962) Studies of the olfaction and color sensitivity of *Bemisia tabaci* (Genn.). *Entomol Exp. Appl.* 5, 99~104.
- Mound, L. A. (1963) Host-correlated variation in *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae). *Proc. Roy. Entomol. Soc. Lond.* 38, 171~180.
- Muñiz, M (2000) Host suitability of two biotype of *Bemisia tabaci* (Gennadius) on some common weeds. *Entomol. Exp. Appl.* 95, 63~70.
- Muñiz, M and Nombela, G. (2001) Differential variation in development of B- and Q

- biotype of *Bemisia tabaci* on sweet pepper at constant temperatures. *Environ. Entomol.* 30, 720~727.
- 中村啓二, 中沢啓二, 乗越 要 (1975) 新害虫オンシツコナジラミ (仮称) の発生. 植物防疫 29, 7~9.
- 中沢啓一, 林 英明 (1975) オンシツコナジラミに関する研究の現状と問題点. 植物防疫 29, 215~222.
- 那波邦彦, 中沢啓一, 林英明, 細田昭夫 (1978) オンシツコナジラミの生態と防除に関する研究 (第4報) ビニールハウス内発生動態. 広島県農試報. 44, 47~58.
- Nava-Camberos, U., David, G. R. and Marvin, K. H. (2001) Temperature and host plant effects on development, survival, and fecundity on *Bemisa argentifolii*. *Environ. Entomol.* 30, 55~63.
- 日本応用動物昆虫学会 (2006) 農林有害動物・昆虫名鑑 増補改訂版 pp. 387. 日本応用動物昆虫学会, 東京.
- 日本植物防疫協会 (2011) 農薬ハンドブック 2011年版 pp. 65. 日本植物防疫協会, 東京.
- Noldus, L. P. J. J., Xu, R. M., Eggenkamp-Rotteveel, M. M. and van Lenteren, J. C. (1986) The parasite-host relationship between *Encarsia formosa* Gahan (Hymenoptera: Aphelinidae) and *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) (Homoptera, Aleyrodidae) XX. Analysis of the spatial distribution of greenhouse whiteflies in a large greenhouse. *J. Appl. Entomol.* 102, 484~496.
- 小川恭弘, 内川敬介 (2004) 物理的防除法によるトマト黄化葉巻病およびシルバーリーフコナジラミの防除効果. 九病虫研会報. 50, 72~76.
- Oliveria, M. R. V., Henneberry, T. J., and Anderson, P. (2001) History, current status, and collaborative research projects for *Bemisia tabaci*. *Crop Protect.* 20, 709~

723.

- Omer, A. D., Leigh, T. D., and Grannet, J. (1992) Insecticide resistance in field populations of greenhouse whitefly (Homoptera: Aleyrodidae) in the San Joaquin Valley (California) cotton cropping system. *J. Econ. Entomol.* 85, 21~27.
- 大井田寛, 津金胤昭 (2008) 千葉県におけるタバココナジラミバイオタイプQ成虫の薬剤感受性. 関東病虫研報. 55, 155~158.
- 大井田寛, 津金胤昭, 久保周子, 草川知行, 清水喜一, 野々宮弘明, 風戸治子, 中臺敬子 (2007) 千葉県におけるタバココナジラミバイオタイプQの発生状況および物理的防除法の検討. 関東病虫研報. 54, 143~150.
- 太田光昭, 小澤朗人, 小林久俊 (1998) 施設栽培トマトのコナジラミ類に対する *Paecilomyces fumosoroseus* 製剤の防除効果. 関東病虫研報. 45, 181~184.
- 大野 徹, 廣田耕作 (1990) タバココナジラミ *Bemisia tabaci* Gennadius に対する数種殺虫剤の防除効果. 関西病虫研報. 32, 37.
- 大戸謙二 (1990) タバココナジラミの発生とその見分け方. 植物防疫 44, 264~266.
- 小澤行雄 (1988) 園芸施設学入門 pp.200. 川島書店, 東京.
- Pascual, S and Callejas, C. (2004) Intra- and interspecific competition between biotype B and Q of *Bemisia tabaci* from Spain. *Bull. Entomol. Res.* 94, 369~375.
- Perring, T. M. (2001) The *Bemisia tabaci* species complex. *Crop Protect.* 20, 725~737.
- Price, J. F. and Taborsky, D. (1992) Movement of immature *Bemisia tabaci*. *Crop Protect.* 20, 725~737.
- Prokopy, R. J. and Owens, E. D. (1983) Visual detection of plants by herbivorous insects. *Ann. Rev. Entomol.* 28, 337~364.
- Russell, L. M. (1977) Hosts and distribution of the greenhouse whitefly, *Trialeurodes*

- vaporariprum* (Westwood). *Cooperative Plant Pest Report* 2, 449~458.
- Saito, T. (2005) Preliminary experiments to control the silverleaf whitefly with electrostatic spraying of a mycoinsecticide. *Appl. Entomol.Zool.* 40, 289~292.
- 西東 力 (1992) *Verticillium lecanii* 製剤によるミナミキイロアザミウマとタバココナジラミの同時防除. 関東病虫研報. 39, 209~210.
- Schuster, D. J., Muller, T. F., King, J. B. and Price, J. F. (1990) Relationship of the sweetpotato whitefly to a new tomato fruit disorder in Florida. *Hortscience* 25, 1618~1620.
- 嶋田知英 (1994) 近紫外線除去フィルムによるタバココナジラミの防除効果と作用機作. 関東病虫研報. 41, 213~216.
- Simmons, A. M. (2002) Settling of crawlers of *Bemisia tabaci* (Homoptera Aleyrodidae) on five vegetable hosts. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 95, 464~468.
- Simón, B., Moriones, E., Soria, C., Beitia, F., Bosco, D. and Cenis, J. L. (1999) Variación genética de poblaciones de *Bemisia tabaci* (Gennadius) en la Cuenca Mediterránea occidental. *Resúmenes del Congreso Nacional de Entomología Aplicada*. pp. 20. Jornadas Científicas de la Sociedad Española de Entomología Aplicada, Aguadulce, Spain. Juta de Andalucía..
- Sun, D. B., Liu, Y. Q., Qin, L., Xu, J., Li, F. F. and Liu, S. S. (2013) Competitive displacement between two invasive whiteflies: insecticide application and host plant effects. *Bul. Entomol. Res.* 103, 344~353.
- 鈴木紀之, 大澤直哉, 西田隆義 (2012) 繁殖干渉による寄主特殊化の進化. 日本生態学会誌 62, 267~274.
- Terence, L. W. (1995) Temperature-dependent development, mortality, and adult size of sweetpotato whitefly Biotype B on cotton. *Environ. Entomol.* 24, 1179~1188.
- Togni, P. H. B., Laumann, R. A., Medeiros, M. A. and Edison, R. S. (2010) Odour

- masking of tomato volatiles by coriander volatiles in host selection of *Bemisia tabaci* biotype B. *Entomol. Exp. Appl.* 136, 164~173.
- 徳丸 晋, 林田吉王 (2010) タバココナジラミ・バイオタイプ Q (カメムシ目 : コナジラミ科) の薬剤感受性. 応動昆. 54, 13~21.
- Tsai, J. H. and Wang, K. (1996) Development and reproduction of *Bemisia argentifolii* on five host plants. *Environ. Entomol.* 25, 810~816.
- 坪井真一 (1993) クロロニコチル系殺虫剤イミダクロプリドの殺虫活性. 植物防疫 47, 199~202.
- 杖田浩二, 田口義弘, 勝山直樹 (2007) タバココナジラミバイオタイプ B の致死温度および太陽熱を利用した施設密閉処理の防除効果について. 応動昆. 51, 197~204.
- 上田重文 (2006) タバココナジラミバイオタイプ Q の簡易識別法. 九病虫研会報. 52, 44~48.
- Ueda, S. and Brown, J. K. (2006) First report of the Q biotype of *Bemisia tabaci* in Japan by mitochondrial cytochrome oxidase I sequence analysis. *Phytoparasitica* 34, 405~411.
- 浦 広幸, 嶽本弘之 (2008) 福岡県におけるタバココナジラミバイオタイプ Q の発生状況と施設栽培トマトおよびナスに寄生するタバココナジラミ個体群の薬剤感受性. 福岡県農総試報. 27, 23~28.
- Vaishampayan, S. M., Waldbauer, G. P. and Kogan, M. (1975) Visual and olfactory response in orientation to plants by the greenhouse whitefly, *Trialeurodes vaporariprum*. *Entomol Exp. Appl.* 18, 412~422.
- Wang, K. and Tsai, J. H. (1996) Temperature effect on development and reproduction of silverleaf whitefly. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 89, 375~384.
- 渡邊丈夫, 青木英子, 藤澤春子 (2008) 香川県のタバココナジラミ (バイオタイ

- プ B) の薬剤感受性について. 香川県農試報. 59, 1~8.
- Xu, J., De Barro, P. J. and Luis, S. S. (2010) Reproductive incompatibility among genetic group of *Bemisia tabaci* supports the proposition that the whitefly is a cryptic species complex. *Bull. Entomol. Res.* 100, 359~366.
- 山城 都 (2007) 栃木県におけるタバココナジラミバイオタイプ Q の発生分布と薬剤感受性. 関東病虫研報. 54, 113~115.
- Yamashita, S., Doi, Y., Yora, K. and Yoshino, M. (1979) Cucumber yellow virus: transimission by the greenhouse whitefly, *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood), and the yellowing disease of cucumber and muskmelon caused by the virus. *Ann. Phytopath. Soc. Japan* 45, 489~496.
- 矢野栄二 (1981) オンシツコナジラミの増殖に及ぼす温度の影響. 野菜試験場報告 A.8, 143~152.
- Yano, E (1983) Spatial distribution o greenhouse whitefly (*Trialeurodes vaporariorum* Westwood) and suggested sampling plan for estimating its density in greenhouse. *Res. Popul. Ecol.* 25, 309~320
- 矢野栄二 (1989) オンシツコナジラミ個体群の増殖に影響する要因. 応動昆. 33, 122~127.
- Yee, W. L. and Toscano, N. C. (1996) Oviposition preference and development of *Bemisia argentifolii* in relation to alfalfa. *J. Econ. Entomol.* 89, 870~876.
- Yee, W. L., Toscano, N. C., Nick, C. C., Henneberry, T. J. and Nichols, R. L. (1996) *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae) action threshold and cotton photosynthesis. *Environ. Entomol.* 25, 1267~1273.
- Yokomi, R. K., Hoelmer, K. A. and Osborne, L. S. (1990) Relationship between the sweetpotato whitefly and the squash silverleaf disorder. *Phytopathology* 80, 895~900.

Zang, L. S. and Liu, S. S. (2007) A comparative study on mating behavior between the B biotype and a non-B biotype of *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) from Zhejiang, China. *J. Insect Behav.* 20, 157~171.