

## 発育期に利用した寄主植物がカンザワハダニ *Tetranychus kanzawai* (Acari: Tetranychidae) 雌成虫の寄主選好性に及ぼす影響

田島 隆宣\*・大橋 和典†・刑部 正博・高藤 晃雄

京都大学大学院農学研究科生態情報開発学研究室, 〒 606-8502 京都市左京区北白川追分町  
(受領: 2007 年 7 月 31 日; 掲載決定: 2007 年 9 月 6 日)

### ABSTRACT

Host plants utilized during the immature development of *Tetranychus kanzawai* (Acari: Tetranychidae) determine the preference of the adult females for the plants. Ryusen TAJIMA\*, Kazunori OHASHI†, Masahiro OSAKABE and Akio TAKAFUJI (Laboratory of Ecological Information, Graduate School of Agriculture, Kyoto University, Kyoto 606-8502, Japan)

Some polyphagous herbivores prefer the host plants on which they developed. This enhances the genetic differentiation among populations on different host species, and thus they specialize on separate host species. The polyphagous spider mite *Tetranychus kanzawai* includes populations that have adapted to toxic plants such as *Hydrangea macrophylla* and *Nerium indicum*. We examined the influence of the host plants utilized during immature development of the mites on the host preference of adult females, in populations derived from *H. macrophylla* and *N. indicum*. When each population was reared on its original plant during the immature stage, they showed significantly higher preference for the original plant than when they were reared on *Phaseolus vulgaris* (suitable host). Thus, the preference for the host plant from which each population was derived is induced by exposure to the plant during the mite's immature development.

**Key words:** *Tetranychus kanzawai*, host preference, diet-induced preference

### 緒言

複数の異なる寄主植物を利用する植食者において、各寄主植物上の個体群がそれぞれの発育した植物を選好し、その植物上もしくはその植物の近辺で交配を行う場合、異なる植物を利用する個体群間の遺伝的交流が抑制され、遺伝的分化が進むと考えられる (Berlocher and Feder, 2002)。したがって、植物に対する植食者の選好性とその機構の解明はホストレースの形成や種分化を考える上で重要である。

カンザワハダニ *Tetranychus kanzawai* Kishida は寄主範囲の広い植食性のハダニである (Gotoh et al., 1999; 森下・高藤, 1999)。例えば、インゲンマメ *Phaseolus vulgaris* L. やクワ *Morus alba* L. などは、カンザワハダニのほぼすべての個体群が利用できる好適な寄主植物である (Gomi and Gotoh, 1996; Gotoh and Gomi, 2003)。一方、多くの個体群はアジサイ *Hydrangea macrophylla* (Thunb. ex Murray) やキョウチクトウ *Nerium indicum* Mill. などのように植食者に対して毒性の高い二次代謝産物を豊富に含む植物 (Jeong et al., 2001; Ujihara et al., 1995) は寄主として利用できない (Gomi and Gotoh, 1996; Gotoh et al., 1999; 田島ら, 2007)。しかし、こ

\* 連絡先著者: e-mail: [tajima@kais.kyoto-u.ac.jp](mailto:tajima@kais.kyoto-u.ac.jp)

† 現在: 長崎大学熱帯医学研究所生物環境分野, 〒 852-8523 長崎市坂本 1-12-4

これらの植物に対してもそれぞれ特異的に適応した個体群が存在し、他の個体群とは遺伝的に分化していることが知られている (Gomi and Gotoh, 1997; 田島ら, 2007)。

このようなアジサイおよびキョウチクトウに特異的に適応したカンザワハダニ個体群間でも寄主利用能力が異なり、アジサイ個体群はキョウチクトウを寄主として利用できず、逆にキョウチクトウ個体群はアジサイを寄主として利用できない (田島ら, 2007)。また、アジサイおよびキョウチクトウをそれぞれ利用する個体群の好適な寄主植物 (インゲンマメ) 上での産卵数は、これら以外の植物を利用する個体群と同等であり、毒性の高い寄主植物を利用する代償として産卵能力が低下するというトレードオフはみられない (田島, 未発表)。したがって、毒性をもつ寄主植物と好適な寄主植物間に個体群交流が頻繁に起これば、交雑によって寄主利用能力が異なる個体群間に遺伝的交流が生じる。異なる寄主植物間における植食者の頻繁な移動分散とそれに伴う遺伝的交流は、各寄主植物間における植食者個体群の遺伝的分化を抑制し、寄主植物への特殊化を弱めるように作用する (Slatkin, 1985)。しかし、最初に述べたように植食者が発育した植物を選好するなどの理由によって、異なる植物で発育した個体群間の遺伝的交流の頻度が低くなる場合、寄主植物間で植食者個体群の遺伝的分化が促進され、寄主植物への特殊化が進行すると考えられる。

ハダニは寄主植物の好適度を植物上に到達した後に吸汁することにより評価し、好適であればそこに定着する (Yano et al., 1998)。そこで、植物に対する定着率を指標として選好性を評価し、カンザワハダニの植物に対する選好性が発育した寄主植物によって決定するかどうかを検証した。

## 材料と方法

### 供試個体群

2003年5月に大阪府高槻市 (A地点) にあるアジサイおよびキョウチクトウ (植物間の距離 130 m) および、そこから約 24 km 離れた京都市左京区 (B地点) にあるアジサイおよびキョウチクトウ (距離 25 m) の各 1 株から、カンザワハダニ雌成虫をそれぞれ 20 頭以上採集した。採集したハダニは実験室に持ち帰り、シャーレ (直径 9 cm) 内の水を含ませた脱脂綿上に密着させたインゲンマメの初生葉 (以下マメ葉) 上に移して実験に用いるまで採集地点および寄主植物ごとに分離して飼育 (25°C, 16L8D) し、それぞれアジサイおよびキョウチクトウ個体群とした。

アジサイまたはキョウチクトウにおけるハダニの定着率

幼若虫期の餌条件が雌成虫のアジサイおよびキョウチクトウに対する選好性に及ぼす影響について、Yano et al. (1998) にならい、被検植物葉片に対する定着率により評価した。シャーレ内に湿った脱脂綿を敷き、その上に被検植物葉片としてアジサイまたはキョウチクトウ葉片 (各  $1 \times 1 \text{ cm}^2$ ) のどちらかと、マメ葉片 ( $1 \times 1 \text{ cm}^2$ ) を約 40 mm 離れた位置に 1 枚ずつ配置し、これらをパラフィルム片 (長さ 40 mm, 幅 2 mm) で架橋した。被検植物葉片にハダニが定着しなかった場合、ハダニはパラフィルムの橋を渡って移動し、いったんマメ葉片に到達すると再びアジサイまたはキョウチクトウに戻ることはない (Yano et al. 1998)。

実験では被検植物種ごとに、(1) 元の寄主植物 (それぞれの個体群が野外で利用していた植物) で発育したアジサイおよびキョウチクトウ個体群の元の寄主植物への定着率、(2) マメ上で発育した各個体群の元の寄主植物への定着率、(3) マメ上で発育した各個体群の相互の寄主植物 (アジサイ個体群ではキョウチクトウ、キョウチクトウ個体群ではアジサイ) への定着率を調査した。

まず、(1) では、被検植物葉片がアジサイの場合はアジサイ個体群、キョウチクトウの場合はキョウチクトウ個体群を用い、各個体群の元の寄主植物であるアジサイおよびキョウチクトウの葉片 ( $4\text{ cm}^2$ ) 各 16 枚に、各個体群から任意に選んだ 16 頭の雌成虫を 1 頭ずつ導入して 3 日間産卵させた。雌成虫を葉上から取り除いた後、産まれた卵をそのまま飼育し、11～12 日後に各葉片から 1～2 頭の第 3 静止期の雌を任意に選んでパラフィルム上に移し、脱皮後 1 時間以内の未交尾の雌成虫を 1 頭ずつ被検植物葉片に導入した。次に、(2) では、(1) と同様に、被検植物葉片がアジサイの場合はアジサイ個体群、キョウチクトウの場合はキョウチクトウ個体群を用い、 $4\text{ cm}^2$  のマメ葉片に雌成虫 1 頭ずつを導入して産卵させた後に取り除き、成虫化直後まで発育した雌成虫を各被検植物葉片に導入した。(3) では、(1) および (2) とは異なり、被検植物葉片がアジサイの場合はキョウチクトウ個体群、キョウチクトウの場合はアジサイ個体群を用い、それぞれの個体群から任意に選んだ 16 頭の雌成虫 1 頭ずつを  $4\text{ cm}^2$  のマメ葉片に導入して産卵させ、成虫化直後まで発育した雌成虫を各被検植物葉片に導入した。

このような方法で、それぞれの処理について雌成虫を 20–27 個体ずつ供試し、 $25^\circ\text{C}$ 、16L8D の条件下で、12 時間おきに 72 時間後まで被検植物葉片への定着率を調査した。(1) と (2) の比較によって、同一個体群内で幼若虫期の餌条件が異なる場合に被検植物葉片に対する定着率に差異が生じるかどうかを検討し、(2) と (3) の比較から、異なる植物を利用していた個体群が同じ好適な植物上で発育した場合に被検植物葉片に対する定着率に個体群間で差異が生じるかどうかを検討した。

各処理における被検植物葉片上での滞在期間について生存時間分析を行い、ボンフェローニ補正後、処理間の定着率の違いを検定した。

## 結果

Fig. 1 に A 地点 (上段) および B 地点 (下段) から採集した個体群の各処理におけるアジサイへの定着率の時間的变化を示した。どちらの地点の個体群についても結果は同様に、アジサイ個体群がアジサイで発育した場合のほうがマメで発育した場合に比べてアジサイへの定着率が高かった。また、マメで発育したアジサイ個体群とキョウチクトウ個体群はいずれも導入後 24 時間以内に 8 割以上の個体が移出し、定着率は同程度に低かった。

Fig. 2 に A 地点 (上段) および B 地点 (下段) に各処理におけるキョウチクトウへの定着率の時間的变化を示した。アジサイに対する定着率の場合とほぼ同様の傾向がみられ、キョウチクトウ個体群がキョウチクトウで発育した場合のほうがマメで発育した場合に比べてキョウチクトウへの定着率が高かった。また、マメで発育したキョウチクトウ個体群とアジサイ個体群はいずれも 24 時間以内にほぼ 7 割以上の個体が移出し、定着率は同程度に低かった。

以上の結果から、アジサイやキョウチクトウに適応しているカンザワハダニ個体群が幼若虫期にこれらの植物を餌として発育した場合、それらの植物への定着率はそれぞれの植物に適応していない個体群に比べて高いことが明らかになった。しかし、これらの植物に適応している個体群においても、好適寄主であるマメ葉上で発育した場合にはそのような選好性が発現していないことが明らかになった。

## 考察

Hawthorne and Via (2001) は、QTL 解析により、エンドウヒゲナガアブラムシ *Acyrtosiphon*

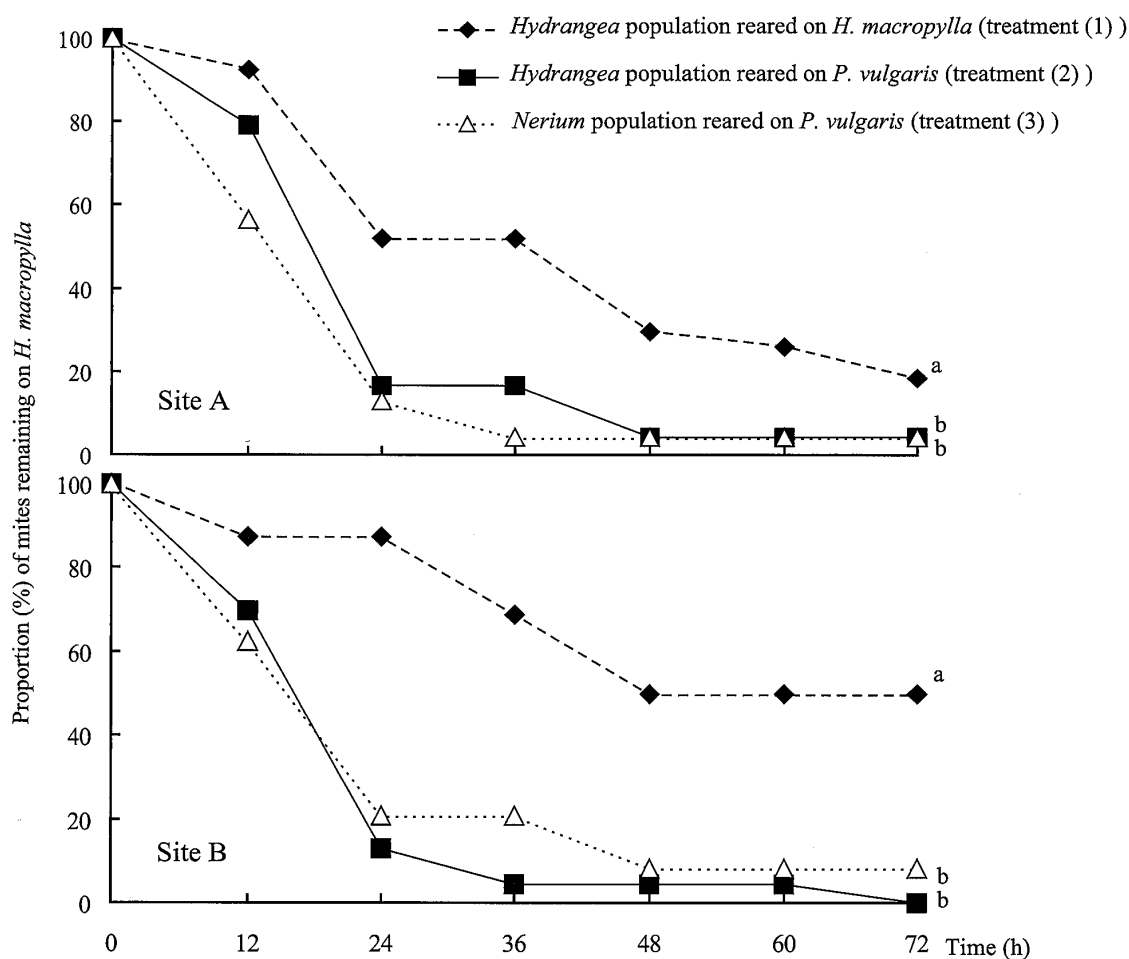
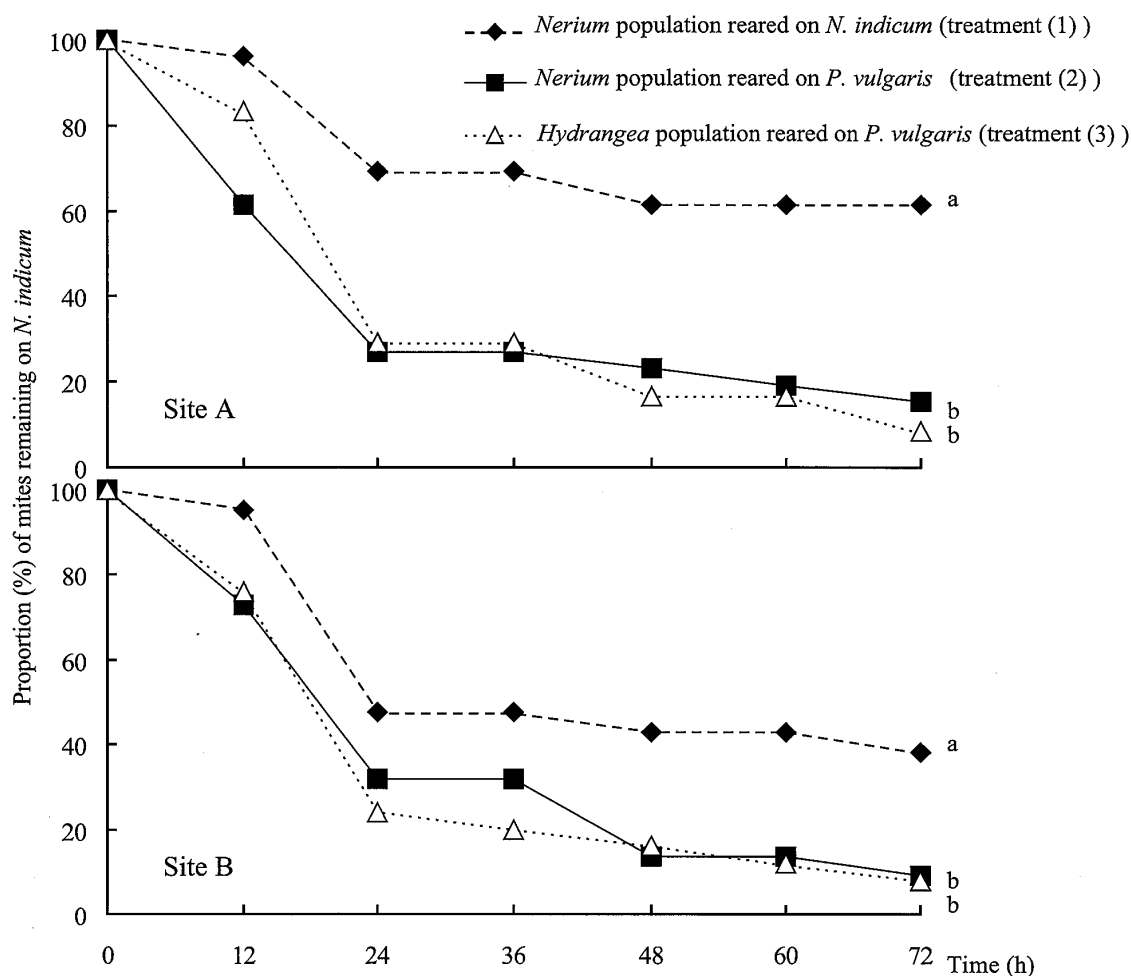


Fig. 1. Change in the proportion of adult females remaining on *H. macropylla* leaves during 3 days after introduction, in *T. kanzawai* populations derived from *H. macropylla* or *N. indicum* growing at two sites (A and B). The mites were reared on *H. macropylla* or *P. vulgaris* (suitable host) during immature development. The same letters after objects indicate the absence of a significant difference among treatments ( $p > 0.05$ , Log-rank test after Bonferroni correction).

*pisum* (Harris) の寄主植物上でのパフォーマンスとそれに対する選好性に関与する遺伝子が連鎖していることを明らかにした。このことから、植食者の寄主利用に関わる形質や寄主選好性に関わる形質が進化的に結びついて個体群の遺伝的構成が決定され、それによって植食者個体群間の分化が生じると考えている (Via and Hawthorne, 2005)。このように、ある植物を餌として利用できなければその植物への選好性を示さない可能性が高く、本研究で調べたカンザワハダニでは、キョウチクトウを利用できないアジサイ個体群およびアジサイを利用できないキョウチクトウ個体群は、互いの寄主植物に対して定着できないと予想される。本研究の結果からも、アジサイおよびキョウチクトウ個体群を相互の寄主植物葉片へ導入した場合の定着率はいずれも顕著に低かった。これに比べて、元の寄主植物で発育したアジサイおよびキョウチクトウ個体群の元の寄主植物への定着率が高かった。しかし、好適な寄主植物上で発育すると元の寄主植物に対して選好性を示さなくなることから、アジサイおよびキョウチクトウへの選好性は、これらの個体群が有する遺伝的背景と発育時の環境 (寄主植物の種類) の相互作用によって決定されると考えられる。すなわち、毒性が高い植物に適応した個体群でも他の植物で発育した場合には元の寄主植物への選好性が誘導されず、毒性が



**Fig. 2.** Change in the proportion of adult females remaining on *N. indicum* leaves during 3 days after introduction, in *T. kanzawai* populations derived from *H. macropylla* or *N. indicum* growing at two sites (A and B). The mites were reared on *N. indicum* or *P. vulgaris* (suitable host) during immature development. The same letters after objects indicate the absence of a significant difference among treatments ( $p > 0.05$ , Log-rank test after Bonferroni correction).

高い植物に適応した個体群がそれらの植物で発育することによりはじめて選好性が誘導されることが考えられた。

アジサイやキョウチクトウに適応したカンザワハダニ個体群のこれらの植物に対する選好性がその植物上で発育することによってはじめて誘導されると仮定した場合、他の植物で発育した個体ではそれらに対する選好性が低下し、その結果、これらの植物への移入が抑制されると推測される。Agrawal et al. (2002) は、ナミハダニ *Tetranychus urticae* Koch の雌成虫が幼若虫期に発育した寄主植物とは異なる植物へ移動分散し、その新たな植物を5日間摂食を経験すると、その植物への選好性が誘導され、定着率が增大することを示した。ナミハダニと同属のカンザワハダニにおいても成虫化後に移動分散を行い、到達した新たな植物上でその植物に対する選好性が誘導されるものと思われる。しかし、本研究の結果から、アジサイやキョウチクトウのような毒性が高い植物においては、カンザワハダニは選好性が誘導される前に移出してしまうと考えられた。このことから、毒性が高い植物に適応したカンザワハダニ個体群が移動分散し、その後、他の植物の個体群と交配しても、再びアジサイやキョウ

ウチクトウを寄主として利用する可能性が低いと考えられる。したがって、アジサイやキョウチクトウなどの毒性が高い植物に適応したカンザワハダニ個体群における選好性の誘導機構は、他の寄主植物の個体群との遺伝的分化を促す要因の一つであると考えられる。

一方、ナミハダニでは成虫期以降の経験によっても選好性が誘導されることが明らかにされており (Agrawal et al., 2002), カンザワハダニにおいても幼若虫期とは異なる寄主植物を利用せざるをえない状況においては、成虫期に寄主選好性が誘導される可能性は否定できない。すなわち、他の植物の個体群と交配した交雑個体がアジサイやキョウチクトウなどの毒性が高い植物に到達し、他の好適な植物には分散しにくい場合、一定期間後にその毒性の高い植物に対する選好性が誘導される可能性がある。また他の植物から毒性の高い植物に到達した雌成虫が、移出するまでにその植物上で少数の卵を産む可能性もある。これらの現象は、移動分散を通じて、寄主植物間におけるカンザワハダニの遺伝的分化を抑制する方向に作用すると考えられるので、寄主植物の空間的構成が寄主利用能力の分化におよぼす影響を検討する必要がある。

カンザワハダニは、通常、産卵された植物の上で成虫まで発育し、交配後にそこから分散するが、餌資源として安定した木本のような寄主植物で発育した場合、それらの寄主植物上で世代を繰り返す可能性が高いと考えられる。このような生活史の特性は同系交配を促して遺伝的分化を引き起こし、カンザワハダニがホストレースを形成する要因の一つとなる。事実、マイクロサテライトを用いたカンザワハダニ個体群間の遺伝的構成の解析により、寄主植物間でカンザワハダニ個体群に顕著な遺伝的分化が認められている (Nishimura et al., 2005)。前述のように、アブラムシでは寄主利用と選好性に関する形質が連鎖していることが明らかになっている (Hawthorne and Via, 2001; Via and Hawthorne, 2002)。カンザワハダニにおいてもそのような研究が必要であろう。

## 摘要

多食性の植食者が、発育した寄主植物を選好することによって、他の植物で発育した個体群との遺伝的交流の頻度が低くなり、その結果、遺伝的分化が促進されてその寄主植物への特殊化が進行すると考えられる。多食性のカンザワハダニにはアジサイやキョウチクトウなどの毒性が高い植物に対しても、それぞれ特異的に適応した個体群が存在する。そこで、アジサイおよびキョウチクトウで発生する個体群について、幼若虫期に利用した寄主植物が雌成虫の寄主選好性に及ぼす影響を調査した。その結果、いずれの個体群においても、元の寄主植物上で発育した場合のほうが、好適な寄主植物であるインゲンマメ上で発育した場合よりも元の寄主植物に対する選好性が有意に高かった。このことからアジサイおよびキョウチクトウへの選好性は、これらの植物に適応した個体群がこれらの植物上で発育することによってはじめて誘導されることが明らかになった。

## 謝辞

本研究に有益なご助言を賜りました京都大学大学院農学研究科生態情報開発学研究室の矢野修一博士および研究室の皆様にご礼申し上げます。また、英文を校閲していただいた Malcolm Fitz-Earle 教授に感謝いたします。なお、本研究の一部は科学研究費補助金 (基盤研究 (B) No. 16405022) および 21 世紀 COE 「昆虫科学が拓く未来型食料環境学の創生」の支援を受けて行った。

## 文献

- Agrawal, A. A., F. Vala and M. W. Sabelis (2002) Induction of preference and performance after acclimation to novel hosts in a phytophagous spider mite: Adaptive plasticity? *American Naturalist*, 159: 553–565.
- Berlocher, S. H. and J. L. Feder (2002) Sympatric speciation in phytophagous insects: Moving beyond controversy? *Annual Review of Entomology*, 47: 773–815.
- Gomi, K. and T. Gotoh. (1996) Host plant preference and genetic compatibility of the Kanzawa spider mite, *Tetranychus kanzawai* Kishida (Acari: Tetranychidae). *Applied Entomology and Zoology*, 31: 417–425.
- Gomi, K. and T. Gotoh (1997) Genetic basis for host range in *Tetranychus kanzawai* Kishida (Acari: Tetranychidae). *Applied Entomology and Zoology*, 32: 638–641.
- Gotoh, T., K. Gomi and T. Nagata (1999) Incompatibility and host plant differences among populations of *Tetranychus kanzawai* Kishida (Acari: Tetranychidae). *Applied Entomology and Zoology*, 34: 551–561.
- Gotoh, T. and K. Gomi (2003) Life-history traits of the Kanzawa spider mite *Tetranychus kanzawai* (Acari: Tetranychidae). *Applied Entomology and Zoology*, 38: 7–14.
- Hawthorne, D. J. and S. Via (2001) Genetic linkage of ecological specialization and reproductive isolation in pea aphids. *Nature*, 412: 904–907.
- Jeong, S. E., Y. Lee, J. H. Hwang and D. C. Knipple (2001) Effects of the sap of the common oleander *Nerium indicum* (Apocyanaceae) on male fertility and spermatogenesis in the oriental tobacco budworm *Helicoverpa assulta* (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Experimental Biology*, 204: 3935–3942.
- 森下正彦・高藤晃雄 (1999) エンドウスイカ作付圃場および畦畔植生におけるカンザワハダニの発生と移動. 日本応用動物昆虫学会誌, 43: 129–134.
- Slatkin, M. (1985) Gene flow in natural populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16: 393–430.
- Nishimura, S., N. Hinomoto and A. Takafuji (2005) Gene flow and spatio-temporal genetic variation among sympatric populations of *Tetranychus kanzawai* (Acari: Tetranychidae) occurring on different host plants, as estimated by microsatellite gene diversity. *Experimental and Applied Acarology*, 35: 59–71.
- 田島隆宣・大橋和典・高藤晃雄 (2007) 同所的に発生するカンザワハダニ *Tetranychus kanzawai* (Acari: Tetranychidae) の寄主利用能力の分化. 日本ダニ学会誌, 21–27.
- Ujihara, M., M. Shinozaki and M. Kato (1995) Accumulation of phylloidalin in sweet-leaf plants of *Hydrangea serrata* and its neutrality in the defence against a specialist leafmining herbivore. *Researches on Population Ecology*, 37: 249–257.
- Via, S. and D. J. Hawthorne (2002) The genetic architecture of ecological specialization: Correlated gene effects on host use and habitat choice in pea aphids. *American Naturalist*, 159: S76–88.
- Via, S. and D. J. Hawthorne (2005) Back to the future: genetic correlations, adaptation and speciation. *Genetica*, 123: 147–156.
- Yano, S., M. Wakabayashi, J. Takabayashi and A. Takafuji (1998) Factors determining the host plant range of the phytophagous mite, *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae): A method for quantifying host plant acceptance. *Experimental and Applied Acarology*, 22: 595–601.