

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

田島 隆宣*・大橋 和典†・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: 2006 年 11 月 28 日; 掲載決定: 2007 年 3 月 5 日)

ABSTRACT

Specific adaptation of sympatric populations of the Kanzawa spider mite, *Tetranychus kanzawai* (Acari: Tetranychidae) to three host plants. Ryusen TAJIMA, Kazunori OHASHI and Akio TAKAFUJI (*Laboratory of Ecological Information, Graduate School of Agriculture, Kyoto University, Kyoto 606-8502, Japan*)

In order to elucidate whether the Kanzawa spider mite, *Tetranychus kanzawai*, adapts specifically to the host plant on which it occurs, we compared the adult maturation rate and oviposition rate in populations derived from *Nerium indicum*, *Hydrangea macrophylla* and *Kerria japonica*, on each host plant. The 3 host plants were growing within a short distance and therefore exchange of mite individuals was thought to be possible among them. In all 3 populations, the adult maturation rate was significantly larger on the plant they derived from than that on the other two plants. Each population also showed higher oviposition performance on the plant it derived from. In particular, although both species had toxic chemicals, the host adaptation of populations from *N. oleander* differed from that of populations from *H. macrophylla*: both the adult maturation rate and oviposition performance in the population from *N. oleander* were significantly lower on *H. macrophylla* than on *N. oleander*, and vice versa, showing a notable differentiation in host utilization ability between them. This suggested the existence of trade-offs in host adaptation between the two populations, and the possibility of sympatric host-race formation in this species.

Key words: *Tetranychus kanzawai*, host-race, host plant adaptation, trade-offs

緒言

植物は植食者に対する防衛戦略の一つとして植食者に対し毒性のある二次代謝産物を化学防衛物質として利用している (e.g. Awmack and Leather, 2002). このような防衛物質はそれを利用する植食者の発育や増殖を著しく阻害することから, 毒性が強いために餌として利用することが困難な植物に対し限られた植食者が特異的に適応していることが知られている (Awmack and Leather, 2002; Berenbaum et al., 1986; de Jong et al., 2000). このような植食者では, ある防衛物質に対して適応すると他の植物がもつ別の防衛物質には適応できないというトレードオフが生じ, そのため利用可能な植物の種数が制限されると考えられる (Agrawal, 2000; Schultz, 1988).

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り (Gotoh et al., 1999; 森下・高藤, 1999), その寄主範囲にはアジサイ *Hydrangea macrophylla* (Thunb. ex

* 連絡先著者: e-mail: 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
DOI: 10.2300/acari.16.21

Murray) やチャ *Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze など、二次代謝産物を豊富に含んだ植物も含まれる (Dowd et al., 1983; Takeda, 1994; Ujihara et al., 1995). しかし、チャを利用して個体群はアジサイでは発育できず、逆にアジサイを利用して個体群はチャでは発育できないことが明らかにされており、このことは各個体群がそれぞれの植物の化学防衛物質に対して特異的に適応しているためと考えられる (Gomi and Gotoh, 1997). ただ、Gomi and Gotoh (1997) が調べたチャとアジサイ個体群は互いに地理的に離れた異所的個体群であり、個体群間の遺伝的交流の欠除が食性の分化につながった可能性がある。しかしカンザワハダニは同所的に分布する複数の寄主植物を利用するのが一般的であり (森下・高藤, 1999; Nishimura et al., 2005), そのような場合でも個体群間に寄主利用能力の分化がみられるかどうかは明らかにされていない。

公園などでよく植栽されるキョウチクトウ *Nerium indicum* Mill. は動物や昆虫に対して強い毒性をもつ強心配糖体を含んでいるため (Jeong et al., 2001; Rothschild et al., 1970), それを利用する植食者はきわめて少ない (梅谷・岡田, 2003). カンザワハダニはこの毒性の強いキョウチクトウでも発生がみられ、化学防衛物質に対し特異的に適応している可能性が高い。そこで本報告では、カンザワハダニ個体群間の交流が可能な近距離内に分布するキョウチクトウ、アジサイおよびヤマブキ *Kerria japonica* (L.) DC. に発生する 3 個体群を対象に、それらに対する利用能力の指標として発育率および産卵数を比較した。その結果から、カンザワハダニが利用している寄主ごとに特異的に適応しているかどうかを進化生態学的視点から検討した。

材料と方法

個体群

2001 年 6 月 8 日に京都市左京区京都大学北部構内において、近距離内に植栽されたキョウチクトウ、アジサイおよびヤマブキ (キョウチクトウ-アジサイ間: 51.8 m, アジサイ-ヤマブキ間: 24.1 m, ヤマブキ-キョウチクトウ間: 29.1 m) の各 1 株ずつからそれぞれカンザワハダニの雌成虫を 50 匹以上ずつ採集し、それらを各寄主の個体群とした。各個体群は、プラスチック容器内に収めたシャーレ (直径 9 cm) 内の水を含ませた脱脂綿上に密着させたそれぞれの寄主であった植物の葉片上で飼育した。葉片は 10 日ごとに新しいものと交換し、3 世代目を実験に用いた。ハダニの飼育および実験はすべて 25°C, 16L: 8D の条件下で行った。

3 種寄主植物における各個体群の成虫化率

各個体群からハダニの卵をランダムに 10 個ずつ取り出し、細筆で上記シャーレ内のキョウチクトウ、アジサイおよびヤマブキの 3 種の被検植物の葉片上 (2×2 cm²) に移した。これらの卵を導入後 5 日目から 24 時間ごとに発育を観察し、成虫化率を測定した。葉片の劣化を防ぐために成虫化した個体は除去した。実験は各個体群ごとに 5 反復ずつ行った。得られた成虫化率のデータは逆正弦変換した後、分散分析を行い、成虫化率に対する個体群と被検植物の効果およびそれらの交互作用について検討した。また、個体群ごとの成虫化率に対する被検植物による違いについては Tukey-Kramer 法を用いて検定した。

3 種寄主植物における各個体群の産卵数

各個体群からそれぞれ第 3 静止期雌を 1 頭ずつ 1×1 cm² のキョウチクトウ、アジサイおよびヤマブキの葉片上に導入し、成虫化後 7 日間の未交尾雌による産卵数を測定した。実験は各個体群ごとに 24 ~ 27 反復ずつ行った。測定された産卵数について、産卵数に対する個体

群と被検植物の効果およびそれらの交互作用について検討した。また、個体群ごとの産卵数に対する被検植物による違いについては Tukey-Kramer 法を用いて検定した。

結果

寄主植物の成虫化率への効果

分散分析の結果、各植物における成虫化率には個体群および被検植物による効果はみられなかったが、それらの間には有意な負の交互作用がみられた (Fig. 1, Table 1)。成虫化率を個体群ごとにみると、それらが得られた植物上で最も高く、ヤマブキ個体群を除いた個体群では、寄主としていなかった植物上で有意に低かった (Fig. 1)。ヤマブキ個体群ではアジサイ上およびヤマブキ上の成虫化率に有意差はなかったが、ヤマブキ上での成虫化率が最も高い値を示した。これらの結果から、カンザワハダニの発育形質は寄主としていた植物に適応していることが明白であった。

寄主植物の産卵数への効果

産卵数は成虫化率とは異なり、個体群および被検植物によって有意に異なった (Table 2)。また、個体群と被検植物の間に有意な負の交互作用がみられ (Fig. 2, Table 2)、産卵数は寄主としていた植物上で最も高かった (Fig. 2)。産卵数を個体群ごとに比較すると (Fig. 2)、キョウチクトウ個体群はキョウチクトウ上だけでなくヤマブキ上でも多かったが、アジサイ上では有意に少なかった。アジサイ個体群ではアジサイ上とヤマブキ上で同程度に多かったが、

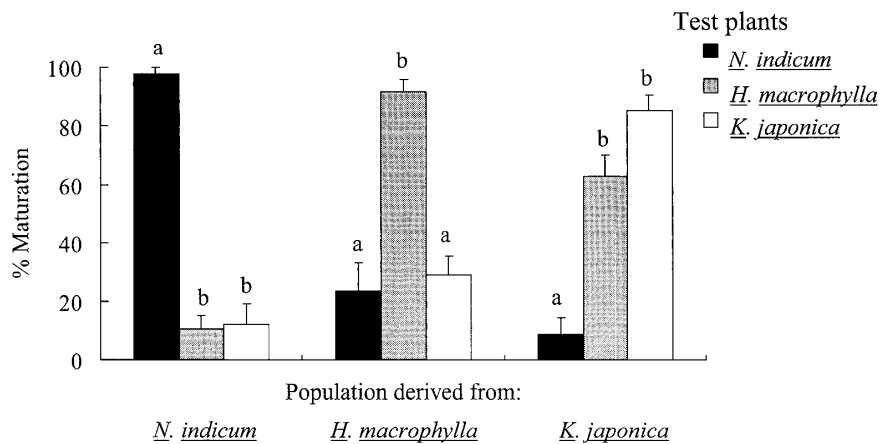


Fig. 1. The proportion of adult maturation on each of the three test plants for populations derived from one of the three plants. Bars indicate mean \pm SE ($n=5$). The same letter after the mean indicates the absence of a significant difference among the test plants for that population ($p>0.05$, Tukey-Kramer HSD test).

Table 1. ANOVA table for the proportion of adult maturation on 3 test plants in 3 populations

Source of variation	df	MS	F	P
Population	2	0.116	2.029	0.1462
Test plant	2	0.066	1.153	0.3271
Population \times Test plant	4	2.563	44.841	<0.0001
Error	36	0.057		

ANOVA on arcsine-transformed data.

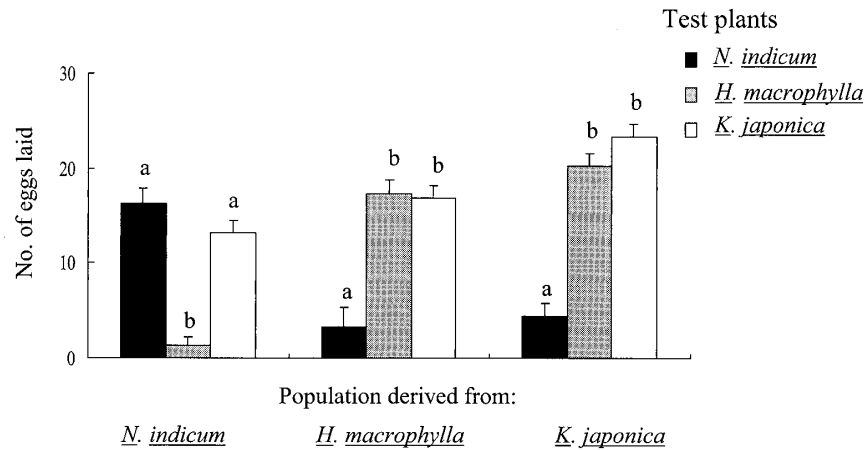


Fig. 2. The 7-day oviposition rate on each of the three test plants for populations derived from one of the three plants. Bars indicate mean \pm SE ($n=24-27$). The same letter after the mean indicates the absence of a significant difference among the test plants for that population ($p>0.05$, Tukey-Kramer HSD test).

Table 2. ANOVA table for the number of eggs laid on 3 test plants in 3 populations

Source of variation	df	MS	<i>F</i>	<i>P</i>
Population	2	609.502	12.096	<0.0001
Test plant	2	1724.800	34.230	<0.0001
Population \times Test plant	4	1860.781	36.929	<0.0001
Error	206	50.839		

キョウチクトウ上では有意に少なかった。また、ヤマブキ個体群はヤマブキ上で多かったがアジサイ上でも多く、キョウチクトウ上では有意に少なかった。このように、本研究で用いたカンザワハダニ個体群の産卵に対する寄主の好適度が3種寄主植物間で異なり、産卵数は寄主としていた植物上で有意に高いことが確認された。

考察

本研究では成虫化率と産卵数という生活上最も重要と考えられる形質を指標に用い、カンザワハダニの寄主利用能力が利用していた寄主ごとに分化しているかどうかを検討した。その結果、成虫化率は寄主としていた植物で最も高い傾向が明らかであり、産卵数についても同様の傾向がみられた。特に、キョウチクトウを利用できるのはキョウチクトウ個体群のみであり、他の個体群は成虫化率、産卵数ともに著しく低く、野外でキョウチクトウを利用するのは不可能であると考えられた。一方、すべての個体群がヤマブキ上で産卵できたがキョウチクトウとアジサイ個体群では成虫化率が低かったため、ヤマブキ上で世代を経過するのは困難であると考えられた。このように、調べたカンザワハダニ個体群は同所的に分布しているにもかかわらず、発育および産卵形質は利用している寄主ごとに分化していることが示された。

カンザワハダニはきわめて広い食性を持ち、異なった寄主植物間を移動することが知られている(森下, 1992; 森下・高藤, 1999)。本研究で調査した3種の植物から得られた個体群

はいずれも近距離内にあるため、カンザワハダニはそれぞれの寄主における個体の直接的な交流や、他の寄主植物を介した交流が可能であると考えられる。それにもかかわらず寄主植物への特殊化が同所的に起こっていた理由として、ある寄主植物に対して特異的に適応する代償として他の寄主は利用できなくなるというトレードオフの存在があげられる。事実、個体群ごとの成虫化率および産卵数には個体群と被検植物の間に有意な負の交互作用がみられ、寄主利用能力にはトレードオフが存在していることを示唆している。

強心配糖体を防衛物質として用いるキョウチクトウを利用する個体群は、アジサイ、ヤマブキ両個体群と比べ、寄主植物に対してより特異的な適応がみられ、特に、青酸配糖体を化学防衛物質として用いるアジサイとの間でトレードオフの関係が顕著であった。この結果は、キョウチクトウやアジサイなどの防衛物質の効果が高い植物ではトレードオフが作用しやすく、植食者の特殊化が促進される餌環境であることを示唆している。同様に、セイヨウキョウチクトウ *N. oleander* L. を利用する地中海地方のナミハダニ *Tetranychus urticae* Koch では、ミトコンドリアを用いた遺伝子分析の結果、セイヨウキョウチクトウを利用している個体群とそれを利用しない個体群の間に顕著な遺伝的分化が起こっていることが知られ (Navajas et al., 2000)、これは毒性の強い防衛物質に対する適応の結果、個体群の遺伝的交流が妨げられたものと推測される。

寄主植物間の頻繁な移動分散は植食者の寄主植物への特殊化の程度を弱める作用を持つ (Slatkin, 1985)。アジサイの毒性の程度は季節的に変化し、7～8月にかけては毒性が強まるためにカンザワハダニはこの時期にアジサイを離れて分散する (Gotoh and Gomi, 2000)。同様に、野外観察から7～8月にはヤマブキでもカンザワハダニの分散が生じ、きわめて低密度になる。このように、一年のうちに寄主植物からの分散が多く生じる時期があると、遺伝的交流は活発になって特殊化の程度が低くなると考えられる。一方、常緑樹のキョウチクトウ上ではカンザワハダニは一年を通して発生し、7～8月にも高い密度を維持しており、分散が顕著に生じる季節はないと思われる。

アジサイとヤマブキ上ではハダニが同時期に分散することに加え、本調査地でこれらは24 mしか離れておらず比較的近距离内に存在していたため、両個体群間で遺伝的交流が頻繁であったと思われる。事実、アジサイとヤマブキ個体群はアジサイとヤマブキ上で同程度の産卵能力を有し、またヤマブキ個体群ではヤマブキとアジサイ上で成虫化率に有意差がなかったことから両個体群の分化の程度はそれほど大きくなかったと考えられる。このように、寄主植物の毒性の季節的な変化に対応した移動分散様式は、植食者の寄主利用能力における特殊化の程度に影響を与えると考えられる。

Nishimura et al. (2005) は、カンザワハダニのマイクロサテライトを用いた遺伝分析によって、個体群の遺伝的分化は地理的な距離よりも寄主植物による効果が大きかったことを示し、同所的にホストレースが形成される可能性を指摘した。さらに本研究では、同所的個体群が寄主植物ごとに大きな遺伝的分化を生じていることを寄主利用能力の観点から明らかにした。自由交配する集団では遺伝子の種類や頻度は変化しないため、寄主植物への適応が遺伝子交流を阻害している可能性がある。今後、カンザワハダニの寄主植物に対応した遺伝的分化がどのような過程を経て生じたのか、また他の地域でも同じ遺伝的分化が生じているかどうかについて検討する必要がある。カンザワハダニが遺伝的分化を生じた要因を研究することによって、植食者のホストレース形成や寄主利用範囲の進化を解明する手がかりが得られると期待される。

摘要

個体群間の交流が可能な同所的に植栽されたキョウチクトウ、アジサイおよびヤマブキに発生するカンザワハダニ個体群が、それらが発生している寄主植物に特異的に適応しているかどうかを明らかにするため、これらの寄主植物における各個体群の成虫化率と産卵数を比較した。その結果、すべての個体群における成虫化率は、各個体群が利用していた寄主において利用していない寄主よりもはるかに高かった。また、産卵数も寄主として利用していた寄主で高い傾向がみられた。特に、毒性の高いキョウチクトウとアジサイの個体群間では寄主利用能力が著しく異なり、キョウチクトウ個体群はアジサイ上で、アジサイ個体群はキョウチクトウ上で成虫化率、産卵数ともに著しく低かった。このことから、これら2個体群間には寄主利用能力に分化がみられ、同所的にホストレースが形成される可能性が示唆された。また、それぞれの個体群が一方の寄主に特異的に適応する結果、他方に対する利用能力を喪失するというトレードオフの存在が示唆された。

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刑部正博助教授、矢野修一博士および研究室の皆様にご礼申し上げます。なお、本研究の一部は科学研究費補助金（基盤研究（B）No. 16405022）の援助を受けて行った。

文献

- Agrawal, A. A. (2000) Host-range evolution: Adaptation and trade-offs in fitness of mites on alternative hosts. *Ecology*, 81: 500–508.
- Awmack, C. S. and S. R. Leather (2002) Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annual Review of Entomology*, 47: 817–844.
- Berenbaum, M. R., A. R. Zangerl and J. K. Nitao (1986) Constraints on Chemical coevolution—wild parsnips and the parsnip webworm. *Evolution*, 40: 1215–1228.
- de Jong, P. W., H. O. Frandsen, L. Rasmussen and J. K. Nielsen (2000) Genetics of resistance against defenses of the host plant *Barbarea vulgaris* in a Danish flea beetle population. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267: 1663–1670.
- Dowd, P. F., C. M. Smith and T. C. Sparks (1983) Detoxification of plant toxins by insects. *Insect Biochemistry*, 13: 453–468.
- 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 (2000) Population dynamics of *Tetranychus kanzawai* (Acari: Tetranychidae) on hydrangea. *Experimental and Applied Acarology*, 24: 337–350.
- 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 (1992) 畦畔雑草からスイカ圃場へのハダニの移動. 日本応用動物昆虫学会誌, 36: 25–30.
- 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.
- Navajas, M., A. Tsagkarakov, J. Lagnel and M. J. Perrot-Minnot (2000) Genetic differentiation in *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae): polymorphism, host races or sibling species? *Experimental and Applied*

- Acarology*, 24: 365–376.
- 梅谷献二・岡田利承編 (2003) 日本農業害虫大辞典. 1203 p. 全国農村教育協会.
- 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.
- Rothschild, M., J. V. Ew and T. Reichstein (1970) Cardiac glycosides in the oleander aphid, *Aphis nerii*. *Journal of Insect Physiology*, 16: 1141–1145.
- Schultz, J. C. (1988) Many factors influence the evolution of herbivore diets, but plant chemistry is central. *Ecology*, 69: 896–897.
- Slatkin, M. (1985) Gene flow in natural populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16: 393–430.
- Takeda, Y. (1994) Differences in caffeine and tannin contents between tea cultivars, and application to tea breeding. *Japan Agricultural Research Quarterly*, 28: 117–123.
- Ujihara, M., M. Shinozaki and M. Kato (1995) Accumulation of phylodulcin 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.