

ホソヘリカメムシの3種卵寄生蜂幼虫の 寄主卵内における種間競争

水谷 信夫 (九州農業試験場)

Interspecific larval competition among three egg parasitoid species on the host, *Riptortus clavatus* (THUNBERG) (Heteroptera : Alydidae). Nobuo MIZUTANI (Kyushu National Agricultural Experiment Station, Nishigoshi, Kumamoto 861-11)

Interspecific competition among three major egg parasitoids, *Ooencyrtus nezarae* ISHII, *Gryon japonicum* (ASHMEAD) and *G. nigricorne* (DODD) of the bean bug, *Riptortus clavatus* (THUNBERG) (Heteroptera : Alydidae), was examined using the host eggs attacked at various intervals in laboratory experiments.

The outcome of interspecific competition between *O. nezarae* and either of the *Gryon* species depended on the order and interval of attacks. *Gryon* species did not oviposit host eggs parasitized 7 or more days previously by *O. nezarae*. *O. nezarae* emerged from host eggs when it had a head start of at least 3 days on its competitor. This parasitoid seemed to be a facultative secondary parasitoid of the *Gryon* species when it attacked hosts 3-7 days after an attack by the *Gryon* species. However, *Gryon* species tended to be the successful competitor when the parasitoids attacked the hosts at a short interval of 1 day or less. In the combination of two *Gryon* species, multiparasitism by both species occurred if the oviposition interval was 3 days or less. The competition was asymmetric in this case and *G. nigricorne* had a consistent advantage over *G. japonicum*.

緒 言

ダイズ加害性カメムシ類の卵寄生蜂は寄主範囲の広い種が多く、その寄主・寄生者関係は複雑なものとなっている(高須・廣瀬, 1985)。各々の寄主カメムシの卵寄生蜂ギルドは数種で構成され、これら卵寄生蜂間には寄主をめぐり相互作用があると考えられる。このうちダイズ加害性カメムシとして最も重要な種の一つであるホソヘリカメムシ *Riptortus clavatus* (THUNBERG) では、カメムシタマゴトビコバチ *Ooencyrtus nezarae* ISHII, ヘリカメクロタマゴバチ *Gryon japonicum* (ASHMEAD), ホソヘリクロタマゴバチ *Gryon nigricorne* (DODD) の3種が九州における卵寄生蜂ギルドの主要な構成種である(高須・廣瀬, 1985; 水谷, 未発表)。これら3種の卵寄生蜂の競争については共寄生させた寄主卵でのヘリカメクロタマゴバチとカメムシタマゴトビコバチに関する報告がある(野田, 1993)が、他の組み合わせについてはほとんど明らかにされていない。

そこで、室内で人為的に2種卵寄生蜂を同一寄主に寄生させ、寄生の順序と寄生間隔が3種卵寄生蜂種間の優劣関係に及ぼす影響を調べたので報告する。

本文に先立ち、本稿をご校閲いただいた九州農業試験場の和田節博士に厚くお礼申し上げる。

材 料 お よ び 方 法

実験には1993年9月に熊本県菊池郡西合志町の九州農業試験場内のダイズ圃場で採集し、その後室内で乾燥ダイズ種子と水(アスコルビン酸ナトリウムおよびシスティン1塩酸塩を付加)により継代飼育したホソヘリカメムシ卵を用いた。卵寄生蜂は1991年7~8月に九州農業試験場内の夏ダイズ圃場およびマメ科雑草地に人為的に設置、回収したホリヘリカメムシ卵より羽化し、その後室内でホソヘリカメムシ卵を寄主として継代飼育した蜂を用いた。実験には交尾を確実にするため羽化後約1日雄蜂と同居させた後個体飼育した羽化後3~5日齢の産卵未経験の雌蜂を用いた。雌蜂には実験期間中餌として蜂蜜を与えた。

実験は以下の手順で行った。室内で麻ひもに産卵させた産卵後24時間以内の寄主卵を1頭の雌蜂に与え、約4時間後に回収した。この寄主卵を一定期間後に別種の1頭の雌蜂に与え、約4時間後に寄主卵を再び回収し室内に静置した。卵寄生蜂の産卵の有無はカメムシタマゴト

ビコバチは卵柄 (egg stalk), ヘリカメクロタマゴバチおよびホソヘリクロタマゴバチは産卵後のマーキング行動の有無によって判定した。寄主卵から羽化した卵寄生蜂の羽化数を種別に記録した。卵寄生蜂が羽化した後、すべての卵を解剖し卵寄生蜂の死亡の有無を調べた。死亡が認められた場合には種と死亡数を記録した。死亡した卵寄生蜂の種が確認できないものは種不明寄主卵とした。これらの値をもとに以下の式で羽化率および死亡率を求め、寄生間隔別に卵寄生蜂間の優劣を比較検討した。

$$\text{卵寄生蜂 A の羽化率 (\%)} = (\text{卵寄生蜂 A が羽化した寄主卵数}) / (\text{供試寄主卵数}) \times 100$$

$$\text{卵寄生蜂 A の死亡率 (\%)} = (\text{卵寄生蜂 A が死亡した寄主卵数}) / (\text{供試寄主卵数}) \times 100$$

これらの操作を上記 3 種の卵寄生蜂のすべての組み合わせについて 0 (2 時間), 1, 3, 7, 12 日の間隔で行い、各々の寄生間隔について 20~50 の寄主卵を供試した。なお、実験はすべて 25°C 16L8D の飼育室内で行った。

結 果

3 種卵寄生蜂の各々の組み合わせの結果を Fig. 1~3 に示した。ホソヘリカムシ卵からはヘリカメクロタマゴバチとホソヘリクロタマゴバチは 1 卵当たり 1 頭が羽化し、カムシタマゴトビコバチはほとんどの場合 1 卵から 2 頭以上の蜂が羽化した。カムシタマゴトビコバチが 1 頭のみ羽化した寄主卵も認められたが、1 つの寄主卵から同時に 2 種の卵寄生蜂が羽化することはなかった。

1) カムシタマゴトビコバチ対ヘリカメクロタマゴバチ

カムシタマゴトビコバチが先に産卵した場合、寄生後 7 日以上の寄主卵に対しヘリカメクロタマゴバチはドラミングおよびドリリング行動を示したが、産卵管を引き抜いた後マーキング行動を示さず産卵しなかった。これらの寄生間隔ではカムシタマゴトビコバチが 100% 近い羽化率を示した (Fig. 1)。カムシタマゴトビコバチの寄生後 0, 1, 3 日の既寄生寄主卵に対してはヘリカメクロタマゴバチは産卵した。これらの寄生間隔ではヘリカメクロタマゴバチの羽化が認められ、間隔が 1 日以下ではヘリカメクロタマゴバチの羽化率は 50~60% にまで上昇し、カムシタマゴトビコバチの羽化率を上回った。

一方、ヘリカメクロタマゴバチが先に産卵した場合には、寄生後 0 および 1 日の既寄生寄主卵に対しカムシタマゴトビコバチは産卵した。これらの寄生間隔ではカムシタマゴトビコバチおよびヘリカメクロタマゴバチの羽化率は 30~40% でほぼ互角であった。ヘリカメクロ

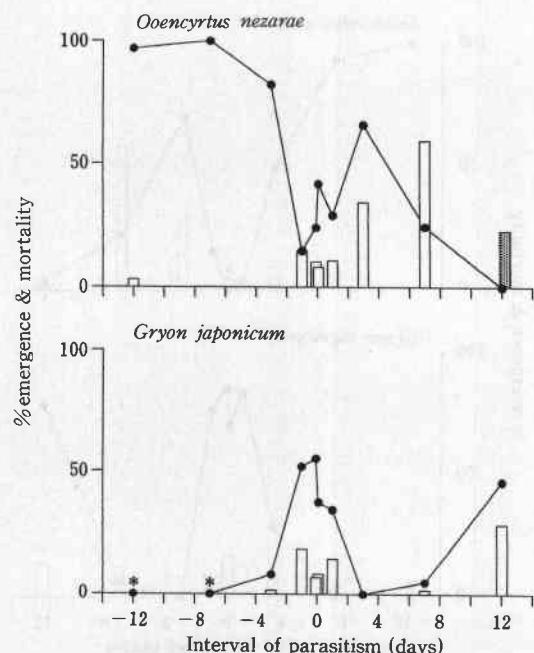


Fig. 1 The outcome of interspecific competition between *O. nezarae* and *G. japonicum*, when the parasitoids attacked the same host eggs at several intervals of parasitism. Negative values of the horizontal axis indicate that *O. nezarae* oviposition preceded *G. japonicum* and positive values indicate that *G. japonicum* oviposition preceded *O. nezarae*. A solid line indicates the percentage emergence of each parasitoid. Hollow bars indicate the mortality rate of each parasitoid and dotted bars indicate the percentage of *O. nezarae* dead in the body of *G. japonicum*.

* *G. japonicum* did not oviposit the host eggs parasitized by *O. nezarae* at this interval.

タマゴバチの寄生後 3 日および 7 日の既寄生寄主卵に対してもカムシタマゴトビコバチは産卵した。これらの寄生間隔ではヘリカメクロタマゴバチの羽化はほとんど認められず、カムシタマゴトビコバチが羽化したが、羽化率は寄生間隔の増加とともに低下した。また、カムシタマゴトビコバチの死亡率が寄生間隔の増加とともに上昇した。ヘリカメクロタマゴバチの寄生後 12 日の既寄生寄主卵に対してもカムシタマゴトビコバチは産卵したがほとんど羽化できなかった。この時ヘリカメクロタマゴバチは 50% 近い羽化率を示したが、死亡した個体も多く、カムシタマゴトビコバチ成虫を体内に保有して死亡した蛹も認められた。

2) カムシタマゴトビコバチ対ホソヘリクロタマゴバチ

ホソヘリクロタマゴバチはヘリカメクロタマゴバチと同様にカムシタマゴトビコバチの寄生後 7 日以上の寄主卵に対しては産卵を示すマーキング行動を行わなかっ

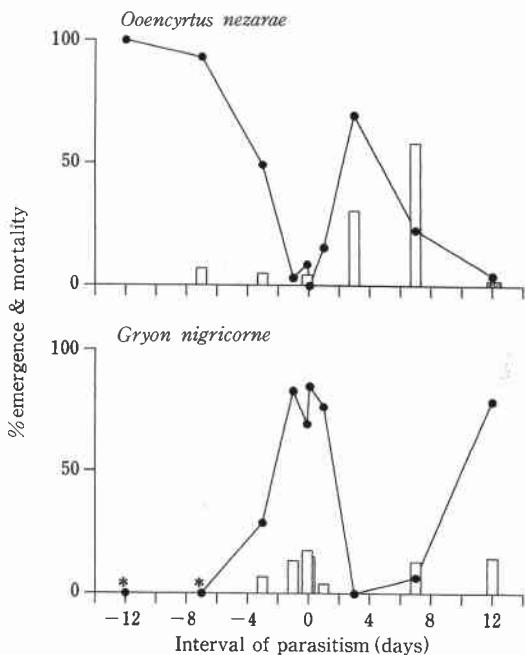


Fig. 2 The outcome of interspecific competition between *O. nezarae* and *G. nigricorne*, when the parasitoids attacked the same host eggs at several intervals of parasitism. Negative values of the horizontal axis indicate that *O. nezarae* oviposition preceded *G. nigricorne* and positive values indicate that *G. nigricorne* oviposition preceded *O. nezarae*. A solid line indicates the percentage emergence of each parasitoid. Hollow bars indicate the mortality rate of each parasitoid and dotted bars indicate the percentage of *O. nezarae* dead in the body of *G. nigricorne*. * *G. nigricorne* did not oviposit the host eggs parasitized by *O. nezarae* at this interval.

たが、他の寄生間隔の既寄生卵には産卵した。ホソヘリクロタマゴバチの羽化が認められた寄生間隔は1)でヘリカメクロタマゴバチの羽化の認められた寄生間隔と一致し、いずれの間隔においても羽化率はヘリカメクロタマゴバチのそれに比べて高い値を示した(Fig. 2)。カムシタマゴトビコバチはすべての既寄生卵に対し産卵し、その羽化率および死亡率は1)とほぼ同様の結果を示した。ホソヘリクロタマゴバチの寄生後12日目に産卵させた寄主卵ではカムシタマゴトビコバチがホソヘリクロタマゴバチの蛹に寄生し羽化したケースが1例認められた。

3) ヘリカメクロタマゴバチ対ホソヘリクロタマゴバチ

この組み合わせでは上記2つの組み合わせと異なる結果が得られた。2種卵寄生蜂は寄生間隔が7日以上の寄主卵に対してはドリリングをしたがほとんどマーキングをしなかった。しかし、これらの寄生間隔では先に寄生

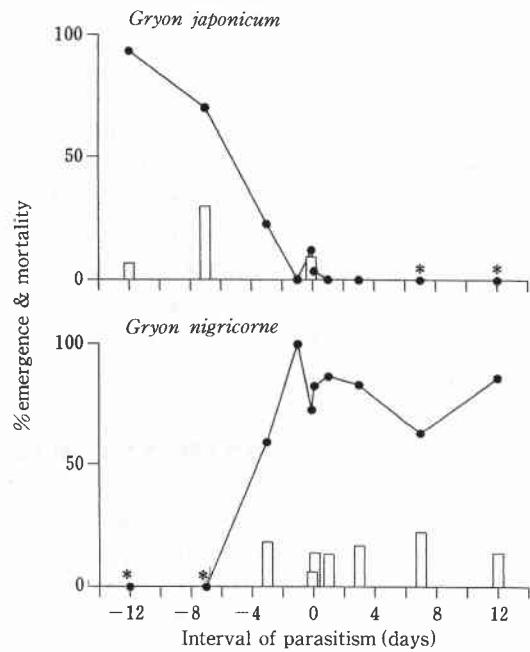


Fig. 3 The outcome of interspecific competition between *G. japonicum* and *G. nigricorne*, when the parasitoids attacked the same host eggs at several intervals of parasitism. Negative values of the horizontal axis indicate that *G. japonicum* oviposition preceded *G. nigricorne* and positive values indicate that *G. nigricorne* oviposition preceded *G. japonicum*. A solid line indicates the percentage emergence of each parasitoid and hollow bars indicate the mortality rate of each parasitoid.

* *G. nigricorne* and *G. japonicum* did not oviposit the host eggs parasitized by the other species at this interval.

した種は100%羽化することはできず死する個体がしばしば認められ、その値は寄生間隔が短い程高かった(Fig. 3)。

寄生間隔が3日以下の場合にはヘリカメクロタマゴバチはほとんど羽化することができず、ホソヘリクロタマゴバチが高い割合で羽化した。その値は寄生間隔が短いほど高い傾向がみられ、いずれの寄生間隔においてもホソヘリクロタマゴバチの死亡が認められた。

考 察

寄生蜂の種間での既寄生寄主の識別は同種他個体による既寄生寄主の識別に比べ一般的でない(van ALPHEN and VISSER, 1990)。本試験においても供試した3種卵寄生蜂はいずれも他種による既寄生寄主卵に対し産卵行動を示した。しかし、*Gryon*属の2種卵寄生蜂ヘリカメクロタマゴバチとホソヘリクロタマゴバチはいずれも寄生後7日以上経過した既寄生寄主卵に対しては産卵管を

挿入するものの産卵しなかった。寄生後7日以上の寄主卵内では卵寄生蜂幼虫の発育が進んでおり寄主卵内の卵黄はかなり消費されていることが予想される。ヘリカメクロタマゴバチは寄主の卵黄が産卵刺激となっている可能性が高く(野田, 1993), 産卵を誘発する卵黄の欠乏によりこれらの既寄生寄主卵には産卵しなかったものと考えられる。

ヘリカメクロタマゴバチとカムシタマゴトビコバチによる種間競争の結果は野田(1993)の報告とほぼ一致した。ヘリカメクロタマゴバチによる既寄生寄主卵を3および7日後にカムシタマゴトビコバチに与えた場合、カムシタマゴトビコバチは寄主卵いっぱいに発育したヘリカメクロタマゴバチの任意二次寄生蜂となることが明らかにされている(野田, 1993)。同様にカムシタマゴトビコバチはヘリカメクロタマゴバチの近縁種であるホソヘリタマゴバチにも任意二次寄生すると予想される。このような二次寄生の例は *Heliothis virescens* (F.) の多寄生性の卵寄生蜂である *Trichogramma pretiosum* RILEY について調べられており、本寄生蜂が寄主卵いっぱいに成長した単寄生性の *Telenomus heliothidis* ASHMEAD に二次寄生することが報告されている(STRAND and VINSON, 1984)。これら2種卵寄生蜂においても *T. pretiosum* が任意二次寄生できる期間は *T. heliothidis* が寄主卵いっぱいに発育した寄生後80~96時間に限られており、この期間の前後では物理的に *T. pretiosum* は二次寄生できない。ホソヘリカムシ卵におけるカムシタマゴトビコバチもほぼ同様の原因により *Gryon* 属の2種卵寄生蜂に二次寄生できる期間が限られていると考えられる。また、これら二次寄生した寄主卵では高い割合でカムシタマゴトビコバチの死亡が認められた。野田(1993)の報告では二次寄生していると思われる時期のカムシタマゴトビコバチの羽化率は100%近い高い値を示しており、本報告とは異なる結果が得られている。野田(1993)が産卵を経験した雌蜂を使用して、産卵経験の有無が任意二次寄生における生存率に何らかの影響を及ぼしている可能性が考えられた。このようにカムシタマゴトビコバチは任意二次寄生するものの *Gryon* 属の2種卵寄生蜂による既寄生寄主への産卵は本種にとって必ずしも好ましいものでないことが示唆される。

共寄生における2種寄生蜂の種間競争では、寄生の順序が種間競争の結果に重要な影響を及ぼす場合があり、エンドウヒゲナガアブラムシ *Acyrthosiphon pisum* (HARRIS) の寄生蜂 *Aphidius smithi* SHARMA & SUBBA RAO, *Ephedrus californicus* BAKER および *Praon pequodorum* VIERECK では

最も老齢の幼虫が競争に強いことが明らかとなっている(CHOW and MACKAUER, 1984, 1985, 1986)。本実験におけるカムシタマゴトビコバチと *Gryon* 属の2種卵寄生蜂では *T. pretiosum* と *T. heliothidis* の種間競争(STRAND and VINSON, 1984; STRAND, 1986)と同様に寄生の順序だけでなくその間隔も競争の結果に大きく関与していた。カムシタマゴトビコバチは先の二次寄生を含め寄生間隔が3日以上と長い場合に優位であり、逆に *Gryon* 属は0ないし1日の短い寄生間隔で優位であった。寄生蜂の過剰個体の除去機構には様々なものがあり、初齢幼虫による他個体の攻撃はその一つである。(SALT, 1961; 志賀, 1973; GODFRAY, 1993)。*Gryon* 属の2種卵寄生蜂は他の単寄生性の寄生蜂と同様に1齢幼虫時に攻撃用の大腮を持つことが観察されている(野田, 1993; 水谷, 未発表)。これに対し、カムシタマゴトビコバチは幼虫の5つの齢期全てに大腮が認められ、その大きさは齢期が進むほど大きくなり硬化することが知られている(TAKASU and HIROSE, 1989)。幼虫の全期間を通じた大腮の存在は本寄生蜂の特徴の一つであり、その大きさと堅さの変化から齢期が進むほどその攻撃能力は増すと予想される。共寄生させた寄主卵内におけるカムシタマゴトビコバチと *Gryon* 属の2種卵寄生蜂の幼虫の大腮による攻撃能力には幼虫の齢期による差が考えられ、各々の寄生間隔における両者の種間競争の勝者を決める一因となっていると考えられる。

これに対し、共寄生では一方の種が他種に対し一貫して競争に勝利する場合も少なくない(GODFRAY, 1993)。本実験におけるヘリカメクロタマゴバチとその近縁種であるホソヘリタマゴバチの種間競争では、ホソヘリタマゴバチの7日以上の既寄生寄主卵を除くすべての場合において圧倒的に優位であった。また、ホソヘリタマゴバチはカムシタマゴトビコバチとの競争においてもそれぞれの寄生間隔での羽化率がヘリカメクロタマゴバチのそれに比べて高かった。よって、本寄生蜂は種間競争においてヘリカメクロタマゴバチよりも高い競争能力を持つことが示唆される。

寄生蜂の過剰個体の除去機構には攻撃のような物理的な抑圧の他に産卵時の雌成虫による毒液の注入、幼虫自身の有毒物質の分泌あるいは酸素欠乏による窒息などの生理的抑圧が挙げられている(SALT, 1961; 志賀, 1973; GODFRAY, 1993)。本実験における3種卵寄生蜂の種間競争の優劣関係は複雑なものであったが、各々の種間の優劣はこれらの機構の組み合わせによって決まるものと考えられる。よって、今後は優劣関係を決定づける要

因についてより詳細に検討するとともに野外における共寄生の実態について把握する必要があると考えられる。

引 用 文 献

- 1) van ALPHEN, J. J. M., and VISSER, M. E. (1990) Annu. Rev. Entomol. **35**: 59-79.
- 2) CHOW, F. J. and MACKAUER, M. (1984) Can. Ent. **116**: 1097-1107.
- 3) CHOW, F. J. and MACKAUER, M. (1985) Can. Ent. **117**: 133-134.
- 4) CHOW, F. J. and MACKAUER, M. (1986) Entomol. exp. appl. **41**: 243-254.
- 5) GODFRAY, H. C. J. (1993) Parasitoids. Princeton University

- Press. 473p.
- 6) 野田隆志 (1993) 農環研報 **9** : 1-51.
- 7) SALT, G. (1961) Symp. Soc. Exp. Biol. **15**: 96-119.
- 8) 志賀正和 (1973) 植物防疫 **27** : 97-101.
- 9) STRAND, M. R. (1986) Insect Parasitoids (J. K. WAAGE and D. GREATHEAD, eds.) Academic Press, London. pp. 97-136.
- 10) STRAND, M. R. and VINSON, S. B. (1984) Ann. Entomol. Soc. Am. **77**: 679-686.
- 11) 高須啓志・広瀬義躬 (1985) 九病虫研会報 **31** : 127-131.
- 12) TAKASU, K. and HIROSE, Y. (1989) Jpn. J. Ent. **57**: 398-401.

(1994年4月30日 受領)