

ウスグロアザミウマ（総翅目：アザミウマ科）の生存，発育および翅型決定に食餌植物が及ぼす影響

近 森 ちさこ*

Effects of food type on survival, development and wing form determination in a Japanese strain of tobacco thrips, *Frankliniella fusca* (Thysanoptera: Thripidae).

Chisako CHIKAMORI

Abstract : Effects of food plants on survival, developmental rate, and wing form determination in females of *Frankliniella fusca* were investigated using rearing trials under two temperature conditions at 15L-9D. At 18°C, leaf pieces of seven plant species were provided as food for larvae. Individuals fed on strawberry died in the larval stage. On the other hand, individuals reared on green bean leaf pieces showed the highest rate of survival and development, suggesting that green bean leaves are the most suitable food among the seven plant species tested. All females molted into brachypters at 18°C. In trials using leaves of green bean, broad bean, and narcissus at 25°C, individuals reared on leaf pieces of broad bean showed the highest mortality and longest developmental time, suggesting that broad bean leaves are the most unsuitable food among the three plants. The proportions of wing forms in females reared on the different kinds of food at 25°C differed. The proportion of macropters in females reared on broad bean germinated seeds was higher than that of females reared on broad bean leaf pieces. In females provided narcissus, the proportion of macropters was higher in females reared on leaf pieces than bulbs. The body size of adult females was smallest when they were fed narcissus bulbs in the larval stage, suggesting that these bulbs are not an adequate food. Results suggest that the proportion of macropterous females decreases when they feed on unsuitable foods such as broad bean leaves and narcissus bulbs above a certain temperature. All males molted into brachypters, irrespective of food plants.

(2014年10月1日受理)

Key words : Tobacco thrips; wing form; host plant; developmental time; survival rate

緒言

ウスグロアザミウマ *Frankliniella fusca* (Hinds) (総翅目：アザミウマ科) は北アメリカ大陸に生息し、その分布域は、北はカナダから南はメキシコやプエルトリコまでに及ぶことが知られている (Stannard, 1968; Chiasson, 1986; Mound and Marullo, 1996; Johansen, 2002)。本種は広食性で、農作物に限らず雑草を含む少なくとも

23科55種の植物上で確認されており (Buntin and Bedhear, 1995; Cho et al., 1995; Toapanta et al., 1996; Chelemi et al., 1994; Groves et al., 2001; Kahn et al., 2005), ラッカセイ *Arachis hypogaea* L. (Tappan, 1986; Chamberlin et al., 1993a; 1993b; Hurt et al., 2005), ワタ *Gossypium* spp. (Eddy and Livingstone, 1931; Newsom et al., 1953) およびタバコ *Nicotiana tabacum* L. (McPherson et al., 1999; McPherson, 2006) の重要害虫である。本種

* 京都府立大学大学院生命環境科学研究科応用昆虫学研究室

Laboratory of Applied Entomology, Graduate School of life and Environmental Sciences, Kyoto Prefectural University
現在：安芸農業振興センター

Present address: Aki Agricultural Promotion Center, 1-4-36 Yanomaru, Aki City, Kochi 784-0001, Japan.

は北アメリカ大陸でミカンキイロアザミウマ *Frankliniella occidentalis* (Pergande) とともにトマト黄化えそウイルス (TSWV) (ブニヤウイルス科; トスポウイルス属) の主な媒介種として知られている (Sakimura, 1963; Groves et al., 2003)。日本では2002年に初めて、島根県の園芸店に流通したスイセン *Narcissus* spp. の鱗茎から発見された (Nakao et al., 2011)。その後、本邦での分布域の拡大や被害の顕在化は報告されていない。

本種は雌雄ともに長翅型と短翅型の翅二型を示す (Stannard, 1968)。アメリカ合衆国での本種の翅型構成比率の推移は、雌雄ともに晩春から夏にかけて長翅型が優占し、晩秋から初春には短翅型が優占する (Newsom et al., 1953; Chamberlin et al., 1992, 1993b; Wells et al., 2002)。晩春に作物上に存在する TSWV 保毒虫は、多くが圃場近隣の雑草上で発生した個体であることが示唆されている (Cho et al., 1995; Johnson et al., 1995; Toapanta et al., 1996; Chelemi et al., 1994; Groves et al., 2001, 2002)。ノースカロライナ州の圃場では本種の個体群動態と TSWV 被害の発生量の推移は類似しており、圃場内の個体数が増加する時期に TSWV の発症量が増加する (Groves et al., 2003)。ジョージア州では TSWV 根絶への対策のひとつとして、ラッカセイにおいて定植時期を TSWV の初期発生時期より遅らせることが推奨されたが (Brown et al., 2001)、タバコにおいては TSWV の初期発生時期がラッカセイよりも年次変動が大きいために、作付け時期の変更による対策は不可能という (Wells et al., 2002)。ウスグロアザミウマの翅型を決定する環境要因を解明することは、圃場への飛来時期や個体群動態を予測し、耕種的防除をおこなうための情報を提供することとなる。

ウスグロアザミウマの日本に侵入した系統では、温度が雌の翅型決定に関与する環境要因のひとつであることが明らかにされており、発育期間中の温度が高いほど長翅型の出現が高率で誘導される (Nakao and Chikamori, 2013)。翅多型性の植食性アザミウマ科では、翅型決定に関与する環境要因がクロゲハナアザミウマ *Thrips nigropilosus* Uzel とクサキイロアザミウマ *Anaphothrips obscurus* (Müller) の2種について明らかにされている。クロゲハナアザミウマ雌の翅型決定には温度と光周期が関与するが (Nakao, 1993)、食餌植物の種は関与しないことが知られている (Nakao, 1994)。クサキイロアザミウマの翅型決定には光周期が関与し (Köppä, 1970; Kamm, 1972)、食餌植物の種も影響を及ぼすという (Köppä, 1970)。数種の翅多型性昆虫では食餌物の栄養的な質が翅型決定に関与することが知られているが (Harrison, 1980)、食餌植物が翅型決定に与える影響はその他の穿孔亜目アザミウマでは解明されていない。

そこで本研究では、幼虫期に異なる植物種の葉および同一植物種の異なる部位を餌として飼育した個体の翅型

を調査して、食餌植物の種や部位がウスグロアザミウマの翅型決定に及ぼす影響を明らかにするとともに、孵化から羽化までの生存率と発育期間、ならびに成虫の体サイズから食餌物としての葉の適性を植物種間で検討した。食餌植物にはアメリカ合衆国で本種の寄生が確認された3科の植物、および日本で寄主植物として確認されたスイセンを含む、合計4科7属7種の植物を供試した。本文に先立ち、終始ご指導くださった中尾史郎准教授 (京都府立大学大学院)、アザミウマ系統を提供いただいた奈良井祐隆氏 (島根県農業技術センター)、アメリカ合衆国におけるウスグロアザミウマの知見をご教示くださった Dr. S. Reitz (Oregon State University)、オランダ王国の植物検疫現場でのウスグロアザミウマの動向をお知らせくださった Dr. G. Vierbergen (Plant Protection Service, The Netherlands)、そして統計解析の一部を遂行してくださった増田倫士郎氏 (京都府立大学大学院) に御礼申し上げる。

材料および方法

1. 供試虫と食餌植物

供試虫には、2002年10月に島根県出雲市の園芸店に流通した福島県産のスイセン鱗茎から採取した個体 (Nakao et al., 2011) を創設者として、22.5°C 長日 (15L-9D) 条件下でソラマメ催芽種子 (レース鳩飼料, 販売元: コクサイペットフード株式会社) を餌および産卵基質として Murai and Loomans (2001) の方法に従って累代飼育中の系統を用いた。

食餌植物として、インゲンマメ *Phaseolus vulgaris* L. (品種: つるなしプラス菜豆, 販売元: タカヤマシード)、ソラマメ *Vicia faba* L. (レース鳩飼料, 販売元: コクサイペットフード株式会社) およびラッカセイ (品種: 千葉半立)、ラッパズイセン *Narcissus pseudonarcissus* L., ナス *Solanum melongena* L. (品種: 千両二号)、サツマイモ *Ipomea batatas* L., およびイチゴ *Fragaria ananassa* Duch. (品種: 宝交早生) の葉を用いた。インゲンマメでは葉の表面を、その他の食餌植物では葉の裏面を与えた。このうち、インゲンマメ、ソラマメおよびラッカセイは25°C 長日 (15L-9D) 条件下で栽培したものをを用いた。ラッパズイセン、ナス、サツマイモおよびイチゴは京都府立大学生命環境学部附属農場 (当時、京都市左京区下鴨) で栽培中のものをを用いた。このうち、ラッパズイセンの葉は、3月下旬から5月下旬の間に花茎の出ている鱗茎から伸びたものを採取して用いた。さらに、ラッパズイセンとソラマメについては、葉だけでなく、それぞれ鱗茎と催芽種子を餌として用いた。鱗茎は同農場でプランター栽培中の、芽が出ている親球と側球2個がついた大径6 cm 程度のものを2008年11月下旬から1月の間に適宜掘り起こして与え、ソラマメの催芽種子は累代飼育に用いたものと同様のものを与えた。

2. 異なる食餌物による飼育

異なる種の植物の葉を餌として与えた飼育では、Nakao (1993) と同様に両切りプラスチック管（内径 18 mm, 高さ 49 mm）を飼育容器として用い、TS フィルム®（東洋紡エンジニアリング株式会社）またはパラフィルム®（Pechiney Plastic Packing 社）で葉片を固定した。累代飼育中の雌を蛹期以降、インゲンマメの葉を固定した飼育容器に移し、約 30 匹を 18°C 長日（15L-9D）条件下で、約 30 匹を 25°C 長日（15L-9D）条件下で羽化するまで飼育した。これらの雌成虫を羽化後 2～3 日目に、2～5 日齢の未交尾雄成虫と交尾させ、雌成虫を 1 つの飼育容器あたり 2 匹ずつ収容し、羽化させた温度条件と同じ条件下でインゲンマメの葉を固定した飼育容器に毎日移し替えて産卵させた。産下された個体は孵化後 24 時間以内に、18°C 条件ではインゲンマメ、ソラマメ、スイセン、ラッカセイ、ナス、サツマイモ、イチゴの 7 種の植物の葉を、25°C 条件ではインゲンマメ、ソラマメおよびスイセンの 3 種の植物の葉をそれぞれ固定した飼育容器に 2～6 匹ずつ収容し、羽化するまで同条件下で飼育した。葉片の交換は、18°C 条件では 4～5 日ごと、25°C 条件では 2～3 日ごとにおこなった。蛹期以降は毎日観察して孵化から羽化までの発育期間を記録し、生存率を算出した。得られた雌雄の成虫は羽化後 3 日以内に AGA 液（工藤, 1988）中に保存した。

ラッパズイセンの鱗茎およびソラマメの催芽種子を餌として与えた飼育では、飼育容器に半透明のポリプロピレン容器（内径 9.7 cm, 高さ 6.5 cm）を用いた。蓋には径 1.7～2.0 cm の通気孔をあけ、寒冷紗を貼った。スイセン鱗茎を収容する際は、容器に湿らせたキムタオルを敷き、ジルコニアボール（直径 1 mm, ZrO₂ 95%）を敷き詰めた中にスイセンの鱗茎を全体の 5 分の 1 程度埋めた。ソラマメの催芽種子を収容する際は、容器に湿らせたキムタオル®（日本製紙クレシア株式会社）を敷き、その上に催芽種子を約 40 個収容した。これらの容器で次の手順によって供試個体を集団飼育した。まず、累代飼育中の雌 1 匹を蛹期に 25°C 長日条件でインゲンマメの葉を固定した飼育容器に移し、羽化後 2～3 日目に 2～5 日齢の未交尾雄成虫と交尾させ、同条件下でインゲンマメの葉を固定した飼育容器に毎日移し替えて飼育した。次に、この既交尾雌が産下した個体を孵化後に 2～5 匹ずつインゲンマメの葉を固定した飼育容器に収容し、同条件下で 2～3 日ごとに新たな容器に移し替えて羽化まで飼育した。このようにして得られた雌成虫 10 匹と雄成虫 5 匹を、既述したスイセン鱗茎およびソラマメ催芽種子を収容した飼育装置内に放飼し、25°C 長日条件で 5 日間飼育した。その後、放飼した雌雄成虫を取り除き、さらにその 2 週間後に、飼育装置内の子世代の成虫を回収して AGA 液中に保存した。この一連の操作を 3 反復おこなった。

3. 頭幅、体長および前翅長の測定

上記の実験で得られ、AGA 液中に保存した成虫を Nakao and Chikamori (2013) の方法に準じてプレパラート標本とした。乾燥後、位相差顕微鏡（Nikon, OPTIPHOTO-2）下で顕微鏡に装着した接眼マイクロメーターを用いて、40～400 倍の倍率で頭幅、体長および前翅長を測定した。前翅長/頭幅を相対翅長として算出し、Nakao and Chikamori (2013) と同様の基準で翅型を類別し、異なる食餌物で発育した個体の翅型構成比率を調査した。なお、カバーガラスの圧により歪んだ標本は測定から除外した。

4. 統計解析

統計解析には PASW Statistics 18 (SPSS Inc., USA) および R ver. 2.15.3 (R development Core Team, 2013) を用いた。本実験では、異なる餌植物における生存率を同一飼育容器に雌雄混在の条件で調査した。また、飼育容器あたりの生存率は収容個体数が 6 匹以下の場合には個別飼育の場合と差異がないこと（近森・中尾, 未発表）から、全ての反復を合計して、各餌条件における生存率を比較した。その際、有意水準の補正には Holm 法を適用した。また、給餌植物には生存率が極めて低い種を含み、結果として異なる密度条件で発育期間を調査することとなった。そのため、発育期間の比較における有意水準の補正には Holm 法を適用せず、Bonferroni の方法を用いた。

結果

生存と発育期間

長日の 18°C 条件で 7 種の植物葉を与えて飼育した結果、ナス、サツマイモ、ラッカセイ、ソラマメ、およびスイセンの植物葉上で本系統は羽化までの発育を完了した (Fig. 1)。一方、イチゴの葉上では発育を完了できなかった (Fig. 1)。ソラマメおよびスイセンの葉を与えた場合は、その他 4 種の植物葉で飼育した場合よりも孵化から羽化までの生存率が低かった (Fig. 1: Fisher の正確確率検定, Holm 法による補正有意水準: $\alpha < 0.007$)。孵化から羽化までの発育期間は雌雄ともに、インゲンマメの葉で最も短く、ナス、サツマイモ、およびラッカセイの葉ではソラマメとスイセンの葉よりも短かった (Fig. 2: 一元配置分散分析の後に Bonferroni の多重比較法, $p < 0.05$)。

25°C 長日条件で 3 種の植物葉を与えて飼育した結果、孵化から羽化までの生存率は、インゲンマメで最も高く、ソラマメで最も低かった (Fig. 3: χ^2 検定, Holm 法による補正有意水準: $\alpha < 0.003$)。孵化から羽化までの発育期間は雌雄ともにインゲンマメで最短であり、ソラマメで最長だった (Fig. 4: Mann-Whitney の U 検定, Bonferroni 法による補正有意水準: $\alpha < 0.017$)。

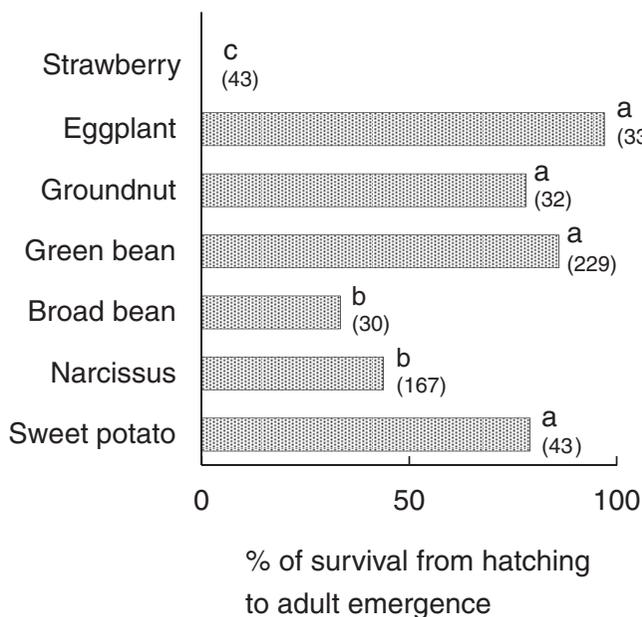


Fig. 1. Survival rate from hatching to adult emergence of *Frankliniella fusca* reared on leaf pieces of different food plants at 18°C under 15L-9D. Numbers in parentheses indicate sample size. Bars with the same letters were not significantly different at the 1% level by Fisher's exact test with the Holm adjustment ($\alpha = 0.007$).

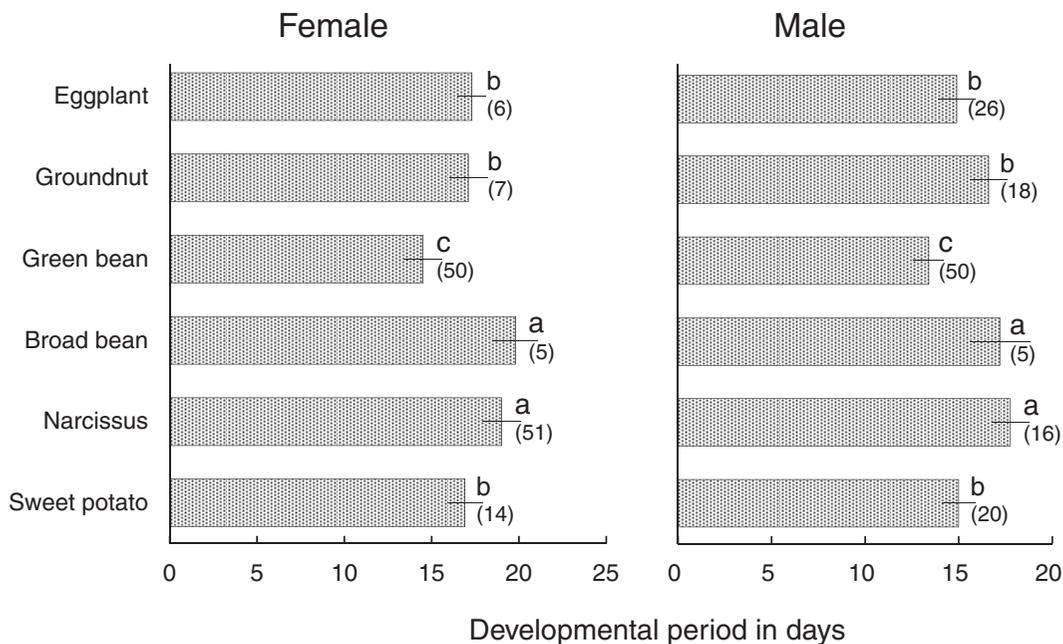


Fig. 2. Developmental period from hatching to adult emergence of *Frankliniella fusca* reared on leaf pieces of different food plants at 18°C under 15L-9D (mean \pm S.D.). Numbers in parentheses indicate sample size. Bars with the same letters in the same column were not significantly different at the 5% level by Bonferroni multiple comparison method following one-way ANOVA.

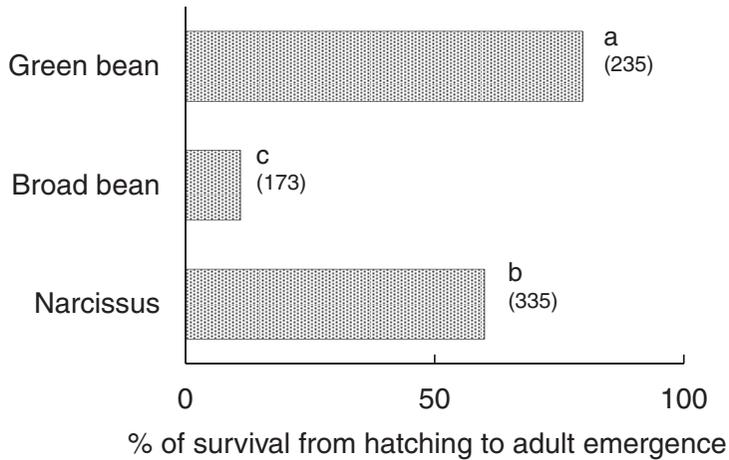


Fig. 3. Survival rate from hatching to adult emergence of *Frankliniella fusca* reared on leaf pieces of different food plants at 25°C under 15L-9D. Numbers in parentheses indicate sample size. Bars with the same letters were not significantly different at the 1% level by χ^2 test with the Holm adjustment ($\alpha = 0.003$).

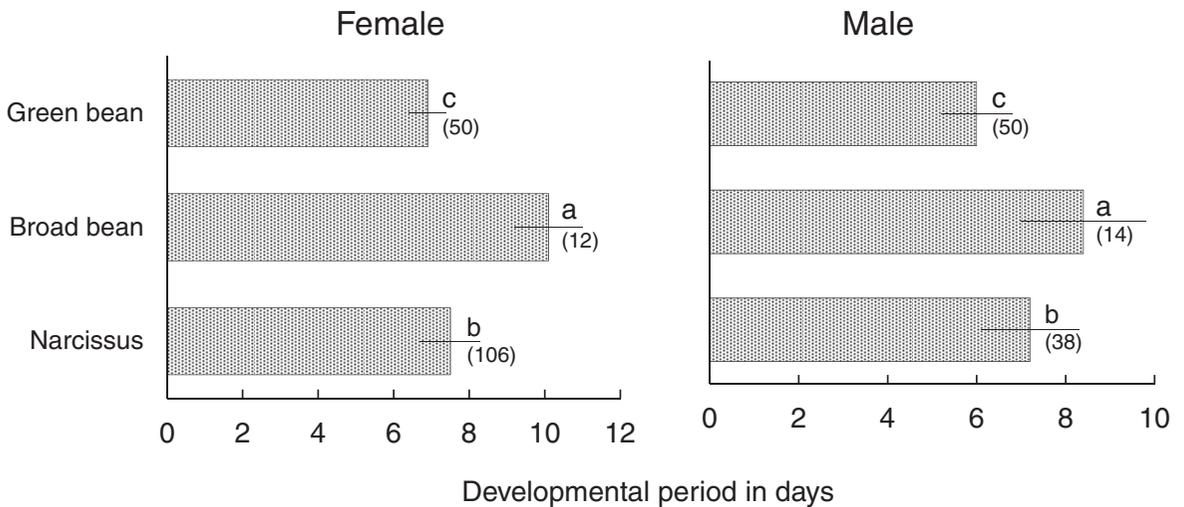


Fig. 4. Developmental period from hatching to adult emergence of *Frankliniella fusca* reared on leaf pieces of different food plants at 25°C under 15L-9D (mean \pm S.D.). Numbers in parentheses indicate sample size. Bars with the same letters in the same column were not significantly different by Mann-Whitney *U*-test with the Bonferroni adjustment.

翅型

長日の 18°C 条件で発育した雌成虫はすべて短翅型であった (Fig. 5)。25°C 長日条件で発育した雌成虫には長翅型と短翅型が出現し、異なる食餌物で発育した雌の翅型構成比率の間に有意差があった (Fig. 5: χ^2 検定, $p < 0.05$)。同一植物種の異なる部位を摂食して発育した雌の長翅型率を比較すると、ソラマメの催芽種子での長

翅型率 (80.7%) はソラマメの葉での長翅型率 (8.3%) より有意に高く (Fig. 5: Fisher の正確確率検定, $p < 0.001$)、スイセンの葉を餌として発育した雌の長翅型率 (34.9%) はその鱗茎で発育した雌の長翅型率 (5.4%) より有意に高かった (Fig. 5: Fisher の正確確率検定, $p < 0.001$)。単一雌の次世代複数雌が 2 種類の餌条件下で産下した子世代雌の翅型には 3 反復ともで有意差があり、

ソラマメ催芽種子での長翅型率がスイセン鱗茎での長翅型率より高かった (Table 1; Fisher の正確確率検定, $p < 0.001$)。なお, 雄は 18℃ と 25℃ のどちらの温度条件でもすべて短翅型であった。

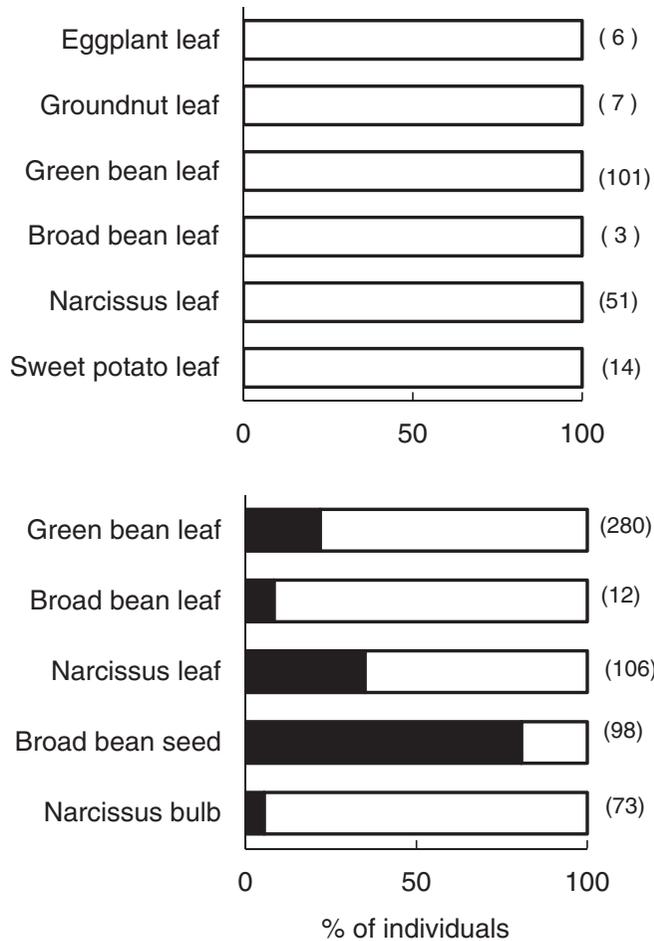


Fig. 5. Wing form composition of female *Frankliniella fusca* reared on different food types under 15L-9D at 18°C (upper panel) and 25°C (lower panel). Numbers in parentheses indicate sample size. ■: macropter, □: brachypter.

Table 1. Wing form composition of female *Frankliniella fusca* reared on different food plants at 25°C under 15L-9D

Replication	Food plant	N	No. of		p-value
			macropters	brachypters	
1	Broad bean	30	16	14	< 0.001
	Narcissus	9	1	8	
2	Broad bean	41	38	3	< 0.001
	Narcissus	40	0	40	
3	Broad bean	27	25	2	< 0.001
	Narcissus	24	3	21	

* Numbers of female adults in a group of offspring from 10 females introduced into a container containing bulbs or germinated seeds in each replication. The 20 females in each replication were produced by once-mated isofemale from a stock culture.

頭幅, 体長および相対翅長

長日の 18°C 条件で発育した雌では, インゲンマメの葉を餌として発育した個体で体長と翅長が長く, 相対翅長は大きい傾向にあった (Table 2: Bonferroni の多重比較法, $p < 0.05$)。雄においても, インゲンマメの葉で発育した個体で体長と翅長が長く, 相対翅長は大きい傾向にあった (Table 3: Bonferroni の多重比較法, $p < 0.05$)。

長日の 25°C 条件下で発育した雌では, 短翅型において, インゲンマメとスイセンの葉を餌として発育した個体で頭幅および体長が長い傾向にあった (Table 4: Bonferroni の多重比較法, $p < 0.05$)。またインゲンマメの葉を餌とした個体で翅長が長く, 相対翅長が大きい傾向にあった (Table 4: Bonferroni の多重比較法, $p < 0.05$)。一方, スイセン鱗茎を餌として発育した個体で頭幅, 体

長および翅長が短く, 相対翅長が小さい傾向にあった (Table 4: Bonferroni の多重比較法, $p < 0.05$)。長翅型においては, スイセンの葉で発育した個体で頭幅および体長が長く, 相対翅長は小さい傾向にあった (Table 4: Bonferroni の多重比較法, $p < 0.05$)。ただし, 翅長には食餌物間で差がなかった (Table 4: 一元配置分散分析, $P = 0.453$)。雄においては, スイセンの葉を餌として発育した個体で頭幅および体長が長い傾向にあり, スイセン鱗茎で発育した個体で頭幅と体長が短い傾向にあった (Table 5: Bonferroni の多重比較法, $p < 0.05$)。また, インゲンマメの葉を餌として発育した個体で相対翅長が大きく, 翅長も長い傾向にあり, スイセン鱗茎を餌として発育した個体で相対翅長が小さく, 翅長も短い傾向にあった (Table 5: Bonferroni の多重比較法, $p < 0.05$)。この傾向は短翅型雌でも同様であった。

Table 2. Biometric data of *Frankliniella fusca* females reared on leaf pieces of different food plants at 18°C under 15L-9D (mean \pm S.E.)

Food plant	<i>N</i>	Head width (mm)	Body length (mm)	Left fore wing length (mm)	Ratio of left fore wing length to head width
Eggplant	6	0.159 \pm 0.001 b	1.618 \pm 0.025 b	0.098 \pm 0.004 b	0.612 \pm 0.023 b
Groundnut	7	0.170 \pm 0.004 ab	1.657 \pm 0.022 b	0.099 \pm 0.007 b	0.577 \pm 0.026 b
Green bean	101	0.166 \pm 0.001 b	1.735 \pm 0.007 a	0.143 \pm 0.003 a	0.859 \pm 0.020 a
Broad bean	3	0.164 \pm 0.001 ab	1.547 \pm 0.030 b	0.113 \pm 0.007 ab	0.685 \pm 0.038 ab
Narcissus	51	0.173 \pm 0.001 a	1.759 \pm 0.008 a	0.124 \pm 0.002 b	0.718 \pm 0.010 b
Sweet potato	14	0.169 \pm 0.001 ab	1.639 \pm 0.018 b	0.121 \pm 0.006 ab	0.712 \pm 0.031 ab

Values with the same letters in the same column were not significantly different at the 5% level by Bonferroni multiple comparison.

Table 3. Biometric data of *Frankliniella fusca* males reared on leaf pieces of different food plants at 18°C under 15L-9D (mean \pm S.E.)

Food plant	<i>N</i>	Head width (mm)	Body length (mm)	Left fore wing length (mm)	Ratio of left fore wing length to head width
Eggplant	12	0.135 \pm 0.001 b	1.138 \pm 0.017 ab	0.076 \pm 0.003 ab	0.569 \pm 0.001 ab
Groundnut	8	0.138 \pm 0.003 ab	1.094 \pm 0.037 b	0.069 \pm 0.004 b	0.502 \pm 0.023 b
Green bean	51	0.138 \pm 0.001 b	1.210 \pm 0.011 a	0.088 \pm 0.002 a	0.634 \pm 0.013 a
Broad bean	2	0.134 \pm 0.004 ab	1.050 \pm 0.020 b	0.064 \pm 0.001 ab	0.477 \pm 0.004 ab
Narcissus	15	0.144 \pm 0.001 a	1.218 \pm 0.019 a	0.082 \pm 0.002 ab	0.572 \pm 0.018 ab
Sweet potato	10	0.137 \pm 0.003 b	1.139 \pm 0.017 ab	0.070 \pm 0.001 b	0.514 \pm 0.015 b

Values with the same letters in the same column were not significantly different at the 5% level by Bonferroni multiple comparison.

Table 4. Biometric data of *Frankliniella fusca* females reared on different food types at 25°C under 15L-9D (mean ± S.E.)

Food type	Wing form	N	Head width (mm)	Body length (mm)	Left fore wing length (mm)	Ratio of left fore wing length to head width
Green bean leaf	macropter	61	0.160 ± 0.001 ab	1.695 ± 0.006 b	0.737 ± 0.003 n.s.	4.621 ± 0.033 ab
	brachypter	219	0.161 ± 0.001 a	1.696 ± 0.006 a	0.203 ± 0.006 a	1.260 ± 0.039 a
	total	280	0.161 ± 0.000	1.696 ± 0.005	—	—
Broad bean leaf	macropter	1 [*]	0.168	1.780	0.777	4.597
	brachypter	11	0.154 ± 0.002 b	1.595 ± 0.030 b	0.109 ± 0.004 bc	0.704 ± 0.021 b
	total	12	0.155 ± 0.002	1.610 ± 0.031	—	—
Narcissus leaf	macropter	37	0.162 ± 0.001 a	1.719 ± 0.007 a	0.739 ± 0.004 n.s.	4.564 ± 0.028 b
	brachypter	69	0.162 ± 0.001 a	1.700 ± 0.007 a	0.137 ± 0.004 b	0.847 ± 0.024 b
	total	106	0.162 ± 0.001	1.706 ± 0.005	—	—
Broad bean seed	macropter	79	0.156 ± 0.001 c	1.691 ± 0.008 ab	0.733 ± 0.002 n.s.	4.684 ± 0.018 a
	brachypter	19	0.155 ± 0.001 b	1.634 ± 0.024 ab	0.142 ± 0.010 bc	0.915 ± 0.062 b
	total	98	0.156 ± 0.004	1.680 ± 0.008	—	—
Narcissus bulb	macropter	4	0.158 ± 0.003 abc	1.530 ± 0.057 c	0.740 ± 0.013 n.s.	4.680 ± 0.028 ab
	brachypter	69	0.140 ± 0.001 c	1.392 ± 0.016 c	0.092 ± 0.002 c	0.640 ± 0.011 b
	total	73	0.144 ± 0.001	1.400 ± 0.016	—	—

Values with the same letters in the same column for each wing form were not significantly different at the 5% level by Bonferroni multiple comparison.

^{*}n.s. indicates no significant difference at the 5% level.

^{*}A single individual was excluded from the statistical analysis because of small sample size.

Table 5. Biometric data of *Frankliniella fusca* males reared on different food types at 25°C under 15L-9D (mean ± S.E.)

Food type	N	Head width (mm)	Body length (mm)	Left fore wing length (mm)	Ratio of left fore wing length to head width
Green bean leaf	51	0.133 ± 0.001 ab	1.220 ± 0.020 a	0.091 ± 0.002 a	0.685 ± 0.012 a
Broad bean leaf	6	0.133 ± 0.006 ab	1.200 ± 0.024 a	0.074 ± 0.003 bc	0.562 ± 0.031 bc
Narcissus leaf	8	0.138 ± 0.002 a	1.223 ± 0.015 a	0.084 ± 0.007 abc	0.609 ± 0.055 abc
Broad bean seed	19	0.133 ± 0.001 ab	1.227 ± 0.011 a	0.090 ± 0.002 ab	0.676 ± 0.016 ab
Narcissus bulb	17	0.129 ± 0.001 b	1.108 ± 0.022 b	0.076 ± 0.003 c	0.586 ± 0.019 c

Values with the same letters in the same column were not significantly different at the 5% level by Bonferroni multiple comparison.

考察

寄主としての食餌植物の適性

供試系統は、イチゴを除く4科6種の植物葉を餌として羽化までの発育を完了できた (Fig. 1)。北アメリカ大陸ではウスグロアザミウマはタバコ圃場でTSWVを蔓延させる主要害虫であり (McPherson et al., 1999; McPherson, 2006)、ジョージア州のタバコでは、1997年に1,270万ドルの損失をもたらしているが (Bertrand, 1998)、Nakao and Chikamori (2014) はタバコ属3種の葉が寄主として不適合であることを日本個体群で示している。ジョージア州やノースカロライナ州のタバコ圃場では本種の成虫がタバコの葉上で他種のアザミウマよりも多く採集された一方、花からは少数しか採集されなかったことから (Eckel et al., 1996; McPherson et al., 1999)、ウスグロアザミウマの成虫は花よりも葉を選好すると考えられる。しかし、本種の幼虫がタバコを摂食して発育することを実証した報告は著者の知るところ皆無である (Dr. S. Reitz, 私信; Nakao and Chikamori, 2014)。一方、ウスグロアザミウマがタバコの定植時期

にタバコ葉に飛来定着する要因として、同時期に飛散散布されるマツ類花粉がタバコの葉に定着することが指摘されている。タバコではトリコムヤニおよび毛茸に花粉が定着しやすいと考えられる。ある種のマツ花粉は、窒素組成率が葉、師管液および果実など、ならびに他の植物種の花粉よりも高く、アザミウマ類に効率的にアミノ酸を供給すると考えられる (Riley et al., 2007)。そして、実際にウスグロアザミウマとミカンキイロアザミウマでは雌成虫が花粉のない葉よりも花粉が散布された葉を選択し、そこに定位して、より高い増殖率を達成できることが示唆されている (Riley et al., 2007; ただし、Chitturi et al., 2006)。したがって、アメリカ合衆国のタバコ圃場におけるTSWVの被害は、圃場内外の目的作物以外の植物種上で発育および保毒したウスグロアザミウマが飛来して、一時的にタバコ上に寄生することで発生している可能性が高い。そのため、本種発生源としての各種植物の適性、およびそこで出現する成虫の移動性(翅型)の差異は、TSWV被害の発生と拡大に直結すると考えられる。

ウスグロアザミウマの一時的な採食植物として多種が

確認されているが (Buntin and Bedhear, 1995; Cho et al., 1995; Toapanta et al., 1996; Chelemi et al., 1994; Groves et al., 2001; Kahn et al., 2005), 幼虫期の生存率や発育所要日数は2種の雑草 (Stumpf and Kennedy, 2005), ならびにワタ (Eddy and Livingstone, 1931; Watts, 1934) とラッカセイ (Lowry et al., 1992) といった僅かな栽培植物でしか調べられておらず、農作物の食餌物としての適性の高低は検討されていなかった。本研究において、18°C長日条件での高い生存率と短い発育期間から、食餌物としての葉の適性は、供試した植物種の中ではインゲンマメが最も高いと考えられる (Fig. 1, 2)。また、25°C長日条件での生存率と発育期間から、食餌物としての葉の適性はインゲンマメ、スイセン、ソラマメの順に高いと考えられる (Fig. 3, 4)。インゲンマメとソラマメはともにマメ科であるが、それぞれで飼育したウスグロアザミウマの生存率には大きな差があり、同じ科の植物でも種間で適性が異なることが明らかになったといえる。ミカンキイロアザミウマ *Frankliniella occidentalis* (Pergande) の寄主適性は植物に含まれる芳香族アミノ酸の濃度と関係すると示唆されているが (Brodbeck et al., 2001), ウスグロアザミウマではこの関係は見いだせず、食餌物の窒素濃度よりも二次生成物や物理的構造が適性上重要と考えられている (Brodbeck et al., 2002)。本研究でインゲンマメとソラマメを与えた際の生存率に大きな差があった要因として、葉表面のワックス (Martin and Juniper, 1970; 福田ら, 2000) や毛茸の量 (福田ら, 2000) などの物理的性質の関与が疑われる。

食餌物が翅型決定に及ぼす影響

食餌植物の種および部位は雌の翅型発現に明瞭な影響を及ぼした。ただし、短翅型しか出現しない18°C以下の温度条件下では食餌植物の影響は顕在化しなかった。つまり、一定以上の気温となる季節には、長翅型となる雌の割合が採食植物種および摂食部位によって異なると思われる。Nakao and Chikamori (2013) は22.5°C以上で発育したウスグロアザミウマの雌に長翅型が出現することを確認しており、長翅型出現の温度閾値は18°Cから22°Cの間にあるといえる。本種については、野外の特定場所で発育した個体群の翅型構成比率の推移を調査した事例は少なく (Newsom et al., 1953; Chamberlin et al., 1992, 1993b; Wells et al., 2002), 異なる作物間での被害発生時期の差異、および同一作物での多発生時期の地域間相違をもたらす要因が把握できていないことが本種の防除体系の確立を困難にしてきた。同一地域の異なる作物間でのTSWVの初期発生時期の相違、ならびに年次変動の大きさの違いは (Wells et al., 2002), 気象条件の僅かな相違よりも幼虫時に寄生していた植物種やその部位が、雌の圃場への飛来侵入や増殖率に大きな影響を与えるためかも知れない。本研究に供試した系統の雄は、

18°Cから27.5°Cの温度範囲でインゲンマメの葉を餌として発育した場合に短翅型のみを発現することが知られていた (Nakao and Chikamori, 2013)。本研究では、雌の翅型発現に影響する種々の餌植物を摂食した場合でも雄には短翅型しか出現しないことが確認できた。本種は産雌性単為生殖で繁殖する (Jacobson et al., 2013; Nakao and Chikamori, 2013)。本種の雌雄 (二倍体と単数体) 間の翅型発現の相違に関わる遺伝機構の解明が望まれる。

食餌物としての適性が高いと考えられたインゲンマメの葉では、18°Cおよび25°C長日条件下で発育した短翅型の雌雄の体サイズは大きいと考えられ、相対翅長も大きい傾向にあった (Table 2, 3, 4, 5)。それに対して、雌雄ともにスイセン鱗茎を餌として発育した個体の頭幅と体長は短く、体サイズは最小と考えられた (Table 4, 5)。そして、その相対翅長は小さい傾向にあった (Table 4, 5)。これらからスイセン鱗茎は食餌物としての適性が低いと考えられる。食餌物としての適性が低いと考えられたソラマメの葉では雌の長翅型率は低い傾向にあり (Fig. 5), 同様にスイセン鱗茎では雌の長翅型率が最も低かった (Fig. 5)。このことからウスグロアザミウマは、アブラムシ類など篩管液吸汁性の一部の昆虫で一般的に知られているように不適な環境条件で長翅型の発現を促進する機構 (Harrison, 1980) とは異なる機構をもつことが示唆される。ウスグロアザミウマは北アメリカ大陸原産の広食性害虫であり、アジア諸国のみならずヨーロッパ諸国でも侵入が特に警戒されている。オランダ王国の植物検疫ではヒガンバナ科のアマリリス属とスイセン属の鱗茎での発見が注目されていた (Vierbergen, 1995)。そして、2000年以降の日本での発見はスイセン鱗茎に寄生した状態であった。本研究では、スイセンは適性が特に高い食採物ではないことが示唆されたが、発育及び繁殖が十分可能な資源であることを示した。本研究は本種がスイセン鱗茎上で発生可能なことを実験的に確認した最初の事例である。鱗茎は葉や花よりも栄養資源としての価値を長期維持できる。そして本研究では、比較的高い温度条件でも、スイセン鱗茎を摂食して羽化した雌雄の成虫の大部分が短翅型となることが明らかとなった。このことは、鱗茎上の集団が飛翔移動で霧散する可能性が低く、長期に渡って維持されることを示唆する。これは、本種がオランダ王国のスイセン鱗茎の検疫対象種として注目されてきたこと (Dr. G. Vierbergen, 私信) と整合する。

アザミウマ科の翅多型性の植食性種における食餌物の適性と翅型の関係については農業害虫2種で検討されている。クロゲハナアザミウマの雌では、幼虫の生存率と発育期間の点で適性が低いと考えられるソラマメ *Vicia fava* L. と適性の高いキク *Chrysanthemum morifolium* Ramat. などを餌として発育した場合に、翅型構成比率に差が生じないことが明らかになっている (Nakao, 1994)。イネ科植物の害虫であり、産雌性単為生殖する

クサキイロアザミウマでは、オートムギ（エンバク）*Avena sativa* L. を餌として発育した場合は多くが長翅型となるが、チモシー（オオアワガエリ）*Phleum pratense* L. を餌として発育した場合には大部分が短翅型となったことから、採食植物の種が翅型決定に関与すると考えられてきた（Köppä, 1970）。しかし、これらの植物種の採食物としての適性については言及されておらず、翅型と寄主適性の関連は不明であった。近年、クサキイロアザミウマでは、窒素濃度が高くて質の高いチモシーで発育した場合には、質の低いチモシーで発育した場合よりも長翅型率が高いことが示された（Reisig et al., 2010）。ウスグロアザミウマは適性の低い食餌物で発育した場合には、適性の高い食餌物で発育した場合よりも長翅型率が低くなるという点で、クサキイロアザミウマと同様の傾向を示すといえる。

摘要

食餌植物がウスグロアザミウマの生存と発育期間に及ぼす影響を明らかにするため、18°C 長日（15L-9D）条件下で幼虫に5科7属7種の植物葉を与えて飼育したところ、イチゴの葉上では発育を完了できなかった。インゲンマメの葉では生存率が高く、発育期間が雌雄ともに最も短かったことから、7種の葉の中では最も適性が高いと考えられた。さらに25°C 長日条件下で幼虫にインゲン、ソラマメおよびスイセンの3種の葉を与えて飼育したところ、ソラマメの葉では生存率が著しく低く、発育期間が雌雄ともに最も長かったことから、3種の葉の中では適性が最も低いと考えられた。次に、食餌物が雌の翅型決定に及ぼす影響を明らかにするため、25°C 長日条件で3種の植物葉を餌として発育した個体の翅型を調査した。さらに、同条件下でソラマメ催芽種子とスイセン鱗茎を摂食して羽化した個体の翅型を調査した。その結果、5種の食餌物を摂食した雌の翅型構成比率に有意差が認められ、ソラマメでの長翅型率は葉よりも種子を与えた場合に高く、スイセンでは鱗茎よりも葉を与えた場合に長翅型率が高かった。雄の翅型はすべて短翅型であった。成虫の体サイズはスイセン鱗茎で発育した際に最小であった。一定以上の温度条件では、適性が低い食餌物は雌の長翅型率を低下させる可能性が高いと考えられた。

引用文献

- Bertrand, P. (1998) Tobacco disease losses. *Univ. Ga. Coop. Ext. Serv. Publ.* 4: 1-98.
- Brodbeck, B. V., J. Stavisky, J. E. Funderburk, P. C. Anderson and S. M. Olson (2001) Flower nitrogen status and populations of *Frankliniella occidentalis* feeding on *Lycopersicon esculentum*. *Entomol. Exp. Appl.* 99: 165-172.
- Brodbeck, B. V., J. Funderburk, J. Stavisky, P. C. Anderson and J. Hulshof (2002) Recent advances in the nutritional ecology of Thysanoptera, or the lack thereof. In *Thrips and tospoviruses: proceedings of the 7th International Symposium on Thysanoptera, 1-8 July 2001, Reggio Calabria, Italy* (R. Marullo and L. A. Mound, eds.). Australian National Insect Collection, Canberra, Australia, pp.145-153.
- Brown, S. L., J. W. Todd, A. K. Culbreath, J. Baldwin, J. Beasley, B. Kemerait and H. R. Pappu (2001) Tomato spotted wilt of peanut: identifying and avoiding high-risk situations. *Univ. Ga. Coop. Ext. Serv. Bull.* 1165R.
- Buntin, G. D. and R. J. Beshear (1995) Seasonal abundance of thrips (Thysanoptera) on winter small grain in Georgia. *Environ. Entomol.* 24: 1216-1223.
- Chamberlin, J. R., J. W. Todd, R. J. Beshear, A. K. Culbreath and J. W. Demski (1992) Overwintering hosts and wingform of thrips, *Frankliniella* spp., in Georgia (Thysanoptera: Thripidae) : implications for management of spotted wilt disease. *Environ. Entomol.* 21: 121-128.
- Chamberlin, J. R., A. K. Culbreath, J. W. Todd and J. W. Demski (1993a) Detection of *Tomato spotted wilt virus* in tobacco thrips (Thysanoptera: Thripidae) overwintering in harvested peanut fields. *J. Econ. Entomol.* 86: 40-45.
- Chamberlin, J. R., J. W. Todd, A. K. Culbreath, W. C. Johnson and J. W. Demski (1993b) Post-harvest management of tobacco thrips (Thysanoptera: Thripidae) overwintering in peanut fields. *J. Econ. Entomol. Sci.* 28: 433-446.
- Chelemi, D. O., J. E. Funderburk and D. W. Hall (1994) Seasonal abundance of flower-inhabiting *Frankliniella* species (Thysanoptera: Thripidae) on wild plant species. *Environ. Entomol.* 23: 373-382.
- Chiasson, H. (1986) A synopsis of the thysanoptera (thrips) of Canada. *Lyman Entomol. Mus. Res. Lab. Mem.* 17: 1-153.
- Chitturi, A., D. G. Riley and P. H. Joost (2006) Effect of pine pollen on settling behavior of *Frankliniella occidentalis* and *Frankliniella fusca* (Thysanoptera: Thripidae) on tomato and peanut. *Environ. Entomol.* 35: 1396-1403.
- Cho, K., C. S. Eckel, J. F. Walgenbach and G. G. Kennedy (1995) Overwintering of thrips (Thysanoptera: Thripidae) in North Carolina. *Environ. Entomol.* 24: 58-67.
- Eckel, C. S., K. Cho, J. F. Walgenbach, G. G. Kennedy

- and J. W. Moyer (1996) Variation in thrips species composition in field crops and implications for *Tomato spotted wilt* epidemiology in North Carolina. *Entomol. Exp. Appl.* 78: 19-29.
- Eddy, C. O. and E. M. Livingstone (1931) *Frankliniella fusca* Hinds (thrips) on seedling cotton. *S. C. Agric. Stn. Bull.* 271: 1-23.
- 福田直子・湯川智行・松村 修 (2000) 積雪下におけるソラメ葉の無機養分含量の変化の品種による違いと茎葉の形態特性との関連. 日作紀69: 86-91. [Fukuta, N., T. Yukawa and O. Matumura (2000) Relationship between the varietal difference in the content of mineral nutrients in leaves under cover and morphological characteristics in broad bean (*Vicia faba* L.). *Jpn. J. Crop Sci.* 69: 86-91.]
- Groves, R. L., J. F. Walgenbach, J. W. Moyer and G. G. Kennedy (2001) Overwintering of *Frankliniella fusca* (Thysanoptera: Thripidae) on winter annual weeds infected with *Tomato spotted wilt virus* and patterns of virus movement between susceptible weed hosts. *Phytopathology* 91: 891-899.
- Groves, R. L., J. F. Walgenbach, J. W. Moyer and G. G. Kennedy (2002) The role of weed hosts and tobacco thrips, *Frankliniella fusca*, in the epidemiology of *Tomato spotted wilt virus*. *Plant Dis.* 86: 573-582.
- Groves, R. L., J. F. Walgenbach, J. W. Moyer and G. G. Kennedy (2003) Seasonal dispersal patterns of *Frankliniella fusca* (Thysanoptera: Thripidae) and tomato spotted wilt virus occurrence in Central and Eastern North Carolina. *J. Econ. Entomol.* 96: 1-11.
- Harrison, R. G. (1980) Dispersal polymorphism in insects. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11: 95-118.
- Hurt, C. A., R. L. Brandenburg, D. L. Jordan, G. G. Kennedy and J. E. Bailey (2005) Management of spotted wilt vectored by *Frankliniella fusca* (Thysanoptera: Thripidae) in Virginia market-type peanut. *J. Econ. Entomol.* 98: 1435-1440.
- Jacobson, A. L., J. S. Johnston, D. Rotenberg, A. E. Whitfield, W. Booth, E. L. Vargo and G. G. Kennedy (2013) Genome size and ploidy of Thysanoptera. *Insect Molecular Biology* 22: 12-17.
- Johansen, R. M. (2002) The Mexican *Frankliniella fusca* (Hinds), *F. pallida* (Uzel) and *F. schultzei* (Trybom) species assemblages, in the "intonsa group" (Insecta, Thysanoptera: Thripidae). *Acta Zool. Mex.* (n. s.) 85: 51-82.
- Kahn, N. D., J. F. Walgenbach and G. G. Kennedy (2005) Summer weeds as hosts for *Frankliniella occidentalis* and *Frankliniella fusca* (Thysanoptera: Thripidae) and as reservoirs for Tomato spotted wilt tospovirus in North Carolina. *J. Econ. Entomol.* 98: 1810-1815.
- Kamm, J. A. (1972) Environmental influence on reproduction, diapause and morph determination of *Anaphothrips obscurus* (Thysanoptera: Thripidae). *Environ. Entomol.* 1: 16-19.
- Köppä, P. (1970) Studies on the thrips (Thysanoptera) species most commonly occurring on cereals in Finland. *Ann. Agric. Fenn.* 9: 191-265.
- 工藤 巖 (1988) 採集法. 農作物のアザミウマ (梅谷献二・工藤 巖・宮崎昌久 編), 全国農村教育協会, 東京, pp. 353-356. [Methods of collecting thrips. In *Pest thrips in Japan* (K. Umeya, I. Kudo and M. Miyazaki, eds). Zenkoku Noson Kyoiku Kyokai Publishing, Tokyo, pp. 353-356.]
- Lowry, V. K., J. W. Smith, Jr. and F. L. Mitchell (1992) Life-fertility tables for *Frankliniella fusca* (Hinds) and *F. occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae) on peanut. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 85: 744-754.
- Martin, J. T. and B. E. Juniper (1970) The cuticles of plants. Edward Arnold, Edinburgh. 347pp.
- McPherson, R. M., H. R. Pappu and D. C. Jones (1999) Occurrence of five thrips species on flue-cured tobacco and impact on spotted wilt disease in Georgia. *Plant Dis.* 83: 765-767.
- McPherson, R. M. (2006) Incidence of thrips and tomato spotted wilt *Tospovirus* in flue-cured tobacco protected from early season insect pest infestations. *J. Econ. Entomol.* 99: 764-770.
- Mound, L. A. and R. Marullo (1996) The Thrips of Central and South America: An introduction (Insecta: Thysanoptera). *Mem. Entomol. Int.* 6: 1-488.
- Murai, T. and A. J. M. Loomans (2001) Evaluation of an improved method for mass-rearing of thrips and a thrips parasitoid. *Entomol. Exp. Appl.* 101: 281-289.
- Nakao, S. (1993) Effects of temperature and photoperiod on wing form determination and reproduction of *Thrips nigropilosus* Uzel (Thysanoptera: Thripidae). *Appl. Entomol. Zool.* 28: 463-472.
- Nakao, S. (1994) Effects of food type on wing form determination and development in female *Thrips nigropilosus* Uzel (Thysanoptera: Thripidae). *Appl. Entomol. Zool.* 29: 273-278.
- Nakao, S. and C. Chikamori (2013) Temperature-dependent wing dimorphism in a Japanese strain of tobacco thrips, *Frankliniella fusca* (Thysanoptera: Thripidae). *Appl. Entomol. Zool.* 48: 337-343.
- Nakao, S. and C. Chikamori (2014) Developmental and reproductive performance of the tobacco thrips,

- Frankliniella fusca* (Hinds) (Insecta: Thysanoptera), on leaves of *Nicotiana* spp. *Agri.Sci.* 5: 555-559.
- Nakao, S., C. Chikamori, S. Okajima, Y. Narai and T. Murai (2011) A new record of the tobacco thrips *Frankliniella fusca* (Hinds) (Thysanoptera: Thripidae) from Japan. *Appl. Entomol. Zool.* 46: 131-134.
- Newsom, L. D., J. S. Roussel and C. E. Smith (1953) The tobacco thrips: its seasonal history and status as a cotton pest. *La. Agric. Exp. Stn. Tech. Bull.* 474: 1-36.
- Reisig, D. D., L. D. Godfrey and D. B. Marcum (2010) Plant quality and conspecific density effects on *Anaphothrips obscurus* (Thysanoptera: Thripidae) wing dimorphism and population ecology. *Environ. Entomol.* 39: 685-694.
- Riley, D. G., Chitturi, A. and A. N. Sparks, Jr. (2007) Does natural deposition of pine pollen affect the ovipositional behavior of *Frankliniella occidentalis* and *Frankliniella fusca* ? *Entomol. Exp. Appl.* 124: 133-141.
- Sakimura, K. (1963) *Frankliniella fusca*, an additional vector for the *Tomato spotted wilt virus*, with notes on *Thrips tabaci*, another vector. *Phytopathology* 53: 412-415.
- Stannard, L. J. (1968) The thrips, or Thysanoptera, of Illinois. *Bull. Illi. Nat. Hist. Surv.* 29: 309-312.
- Stumpf, C. F. and G. G. Kennedy (2005) Effects of tomato spotted wilt virus (TSWV) isolates, host plants, and temperature on survival, size, and development time of *Frankliniella fusca*. *Entomol. Exp. Appl.* 114: 215-225.
- Tappan, W. B. (1986) Tobacco thrips (Thysanoptera: Thripidae) number after peanut foliage bud and flower excision. *J. Econ. Entomol.* 79: 1082-1084.
- Toapanta, M., J. Funderburk, S. Webb, D. Chellemi and J. Tsai (1996) Abundance of *Frankliniella* spp. (Thysanoptera: Thripidae) on winter and spring host plants. *Environ. Entomol.* 25: 793-800.
- Vierbergen, G. (1995) The genus *Frankliniella* in The Netherlands, with a key to the species (Thysanoptera: Thripidae). *Entomol. Ber. (Amst.)* 55: 185-192.
- Watts, J. G. (1934) A comparison of the life cycles of *Frankliniella tritici* (Fitch), *F. fusca* (Hinds) and *Thrips tabaci* Lind. (Thysanoptera-Thripidae) in South Carolina. *J. Econ. Entomol.* 27: 1158-1159.
- Wells, M. L., A. K. Culbreath, J. W. Todd, A. S. Csinos, B. Mandal and R. M. McPherson (2002) Dynamics of spring tobacco thrips (Thysanoptera: Thripidae) populations: Implications for tomato spotted wilt virus management. *Environ. Entomol.* 31: 1282-1290.