

博士論文

植食性昆虫ミバエ類における
寄主利用決定要因の解明

Determinants of host utilization in tephritid fruit flies
(Diptera: Tephritidae)

2023 年 4 月 12 日

滋賀県立大学大学院 環境科学研究科 環境動態学専攻 生態系保全研究部門

久岡 知輝

目次

第1章	はじめに.....	4
第2章	敵対的共進化説・天敵回避説による寄主利用の検討	13
2.1.	はじめに.....	13
2.2.	材料と方法.....	15
2.2.1.	インドネシア・西ジャワ州 Bogor を中心とした寄主植物調査.....	15
2.2.2.	天敵の寄生率.....	17
2.3.	結果.....	18
2.4.	考察.....	19
2.5.	図表.....	27
第3章	資源競争説による寄主利用の検討.....	31
3.1.	はじめに.....	31
3.2.	材料と方法.....	33
3.2.1.	密度を変えた資源競争の検証.....	33
3.2.2.	<i>Bactrocera carambolae</i> と <i>B. dorsalis</i> 幼虫間の闘争行動の検証.....	35
3.2.3.	統計解析.....	37
3.3.	結果.....	38
3.3.1.	マンゴー果実上での資源競争.....	38
3.3.2.	初齢幼虫間にはたらく闘争行動の検証.....	39
3.4.	考察.....	40
3.5.	図表.....	44
第4章	<i>Bactrocera calambolae</i> と <i>Bactrocera dorsalis</i> の野生虫を用いた繁殖干渉の検証.....	46
4.1.	はじめに.....	46
4.2.	材料と方法.....	48
4.2.1.	野生虫を用いた繁殖干渉の検証.....	48
4.2.2.	統計解析.....	50
4.3.	結果.....	51
4.4.	考察.....	52
4.5.	図表.....	56
第5章	沖縄県で発見されたナスミバエ個体群間の産卵選好性の差異.....	58
5.1.	はじめに.....	58
5.2.	材料と方法.....	60
5.2.1.	各個体群のナスミバエの産卵選好性.....	60

5.2.2. 統計解析	62
5.3. 結果	62
5.4. 考察	63
5.5. 図表	68
第6章 沖縄県に侵入したナスミバエの系統解析.....	73
6.1. はじめに.....	73
6.2. 材料と方法.....	75
6.3. 結果.....	79
6.4. 考察.....	81
6.5. 図表.....	87
第7章 ナスミバエの個体群間の相互作用の検証.....	116
7.1. はじめに.....	116
7.2. 材料と方法.....	118
7.2.1. ナスミバエの配偶行動の観察.....	118
7.2.2. 統計解析.....	121
7.3. 結果.....	124
7.4. 考察.....	127
7.5. 図表.....	131
第8章 総合考察.....	141
謝辞.....	159
引用文献.....	162

第1章 はじめに

多くの昆虫は植物を利用して生息している。昆虫と植物との間には、食と被食、送粉、産卵などの相互作用がはたらいっている場合が多い。特に植物を食べる昆虫（植食性昆虫）と植物の関係は生物間相互作用の主要な部分を占めると考えられている（Strong et al., 1984）。一方で、植食性昆虫の98%が1種もしくは少数の近縁な植物のみを餌とするスペシャリストであると考えられており（Jaenike, 1990）、広食性の昆虫は極めて稀である。野外では膨大に植物が存在しているにも関わらず、植食性昆虫がなぜ特定の植物しか利用しないのか、スペシャリスト種とジェネラリスト種がいるのは何故なのかといった寄主利用についての問いは生態学的、進化学的な大きな謎となっている。

この現象を説明するために昆虫と植物の共進化説（Ehrlich and Raven, 1964）、天敵回避説（enemy free space 仮説）（Jeffries and Lawton, 1984）、資源競争説など様々な仮説が考えられ、検証されてきた。植物と昆虫の共進化説とは、植物の防御と昆虫の対植物戦略の拮抗的な進化の結果、寄主利用が決まるという考え方である。植物は昆虫に食べられないように特殊な化学物質を生成させたり、物理構造を進化させたりするなどの被食防御機構を進化させる。昆虫はそれに対抗して特異的な解毒作用や形態を進化させる。植物と昆虫の共進化説とは、このような現象が繰り返し生じる結果として、ある昆虫種は特

定の植物しか利用できなくなってしまうという考え方であり (Ehrlich and Raven, 1964)、しばしば arms-race (軍拡競走) に例えられている。しかし、数種類の植物しか利用しない狭食性の種やある植物種のみを利用する単食性の種でも、生理的に利用できる食性幅は、実際に利用している食性幅よりもずっと広いと考えられている。なぜならば、野外で利用しない植物であっても、実験的に昆虫に与えてやれば、正常に発育・繁殖することがしばしば知られているからである (Jaenike, 1990; Hereford, 2009)。天敵仮説は、天敵が植食性昆虫の寄主特殊化において重要な効果を与えているという仮説である。これは昆虫にとって好適な寄主に天敵が存在するため、幼虫が捕食される可能性が高く、それを避けるために別の寄主植物を利用するようになったとする考え方である。この仮説に対する批判として、天敵は一般的に植食性昆虫よりも行動範囲が広いため寄主特異的な効果を与えにくいこと (Jermy, 1988) と、近縁な昆虫種は基本的に捕食者に対する防衛能力が似通っていることが指摘されている (Keese, 1997)。資源競争説は種間で餌資源などを争うことにより、競争により強い方がより良い寄主植物を利用するという考え方である。しかし、野外において植食性昆虫の餌資源の大半は消費されず残るため、資源競争はめったに生じないことが指摘されている (Strong et al., 1984)。これらの仮説を検証した研究は多く存在しているが (e.g. Ehrlich and Raven, 1964; Jeffries and Lawton, 1984; Chesson, 2000)、いずれの研究も植食性昆虫の寄主利用の普遍的なパターンを上手く説明できなかった。

そこで、それらの研究の代替仮説として繁殖干渉仮説に注目した。繁殖干渉とはオスが間違った種認識によって他種のメスに求愛や交尾などを行い、他種メスの繁殖成功を低下させることで、他種の個体数を急激に減少させる現象である。繁殖干渉の具体的なメカニズムとしては、繁殖を成功させるために必要なシグナルの送受信が他種によって妨害される交信攪乱 (signal jamming) (Landolt and Heath, 1987; Gröning and Hochkirch 2008)、種間の求愛行動から雑種の形成までのあらゆる段階で生じる誤った配偶行動 (Valero et al., 2008; Friberg et al., 2013; Hill et al., 2020) などが考えられる。繁殖干渉は理論的に近縁種間の隔離分布やすみわけ、生息場所や寄主植物への特殊化をもたらすことが示されている (Nishida et al., 2015)。繁殖干渉がこのような強い効果をもたらす原因として、正の頻度依存性が挙げられ (Kuno, 1992; Gröning and Hochkirch, 2008)、相対的に頻度の高い種から低い種に対して強くはたらく (Rebeiro and Spielman, 1986; Kuno, 1992)。すなわち、相対的に頻度が低ければ、たとえ餌資源が豊富にあっても、繁殖干渉ははたらく。植食性昆虫において、繁殖干渉は成虫期にのみ生じる相互作用であり、成虫の寄主選択や産卵選好性に影響を与えると考えられている (Noriyuki et al., 2012)。近縁種間に繁殖干渉が存在する場合、どのような寄主利用パターンが生じるかは理論的に検討されている (Nishida et al., 2015)。この理論モデルでは、格子上の空間に多数のセルが分布し、個々のセルには2種のうちいずれかの寄主植物が存在することが想定されている。そのような状況の下で、2種の植食性昆虫が2種の寄主植物をめぐる、互いに資源

競争と繁殖干渉を及ぼしあいながら個体群成長と移動分散を繰り返す。ただし、2 種の植食性昆虫はいずれの寄主植物も利用可能だが、より好適な寄主植物は異なっている。このような状況で、どのような寄主利用パターンが進化するかを調べたところ、寄主植物の利用パターンは、以下の3 つに分かれると理論的に予測された: 繁殖干渉が強いときには大きな空間スケールで排他的に分布し、寄主植物の分化は生じない; 繁殖干渉が弱いか中程度のときには、寄主植物を違えて共存する; 繁殖干渉がないかごく弱いときには、寄主植物を違えずに共存する (Nishida et al., 2015)。また、資源競争や寄主の好適性の違いだけでは、寄主分化や排他分布は生じにくいと予測された (Nishida et al., 2015)。これらの研究を受け、繁殖干渉仮説が植食性昆虫の寄主利用の主因であることを実証したのは Ohsaki et al. (2020) がはじめてである。Ohsaki et al. (2020) は *Pieris* (モンシロチョウ) 属の2 種を用いて、寄主を利用した時の発育パフォーマンス、野外ケージを用いた繁殖干渉実験を通じ、繁殖干渉で *Pieris* 属2 種の寄主利用を説明できることを示した。しかし、実証されたのはこの1 例のみであり、ほかの分類群での検証が必要であると考えられる。多くの分類群での実証により繁殖干渉説が寄主特殊化の究極要因であるという普遍性を示すことができるかもしれない。そのため、繁殖干渉説に着目し、従来考え方である寄主を利用した時の発育パフォーマンスや天敵の影響などを組み込んで包括的に寄主利用を説明することが重要になるだろう。

本研究では植食性昆虫の寄主利用を解明する上でミバエに着目している。ミバエは双

翅目ミバエ科に属する昆虫の総称であり、東南アジアや太平洋地域を中心に広く分布している (Doorenweerd et al., 2018)。ミバエ科の中でも *Bactrocera* 属と *Zeugodacus* 属は経済的に最も重要であり (White and Elson-Harris, 1992)、かつ種多様性が著しく高く *Bactrocera* 属は 461 種、*Zeugodacus* 属は 196 種が記載されている (Doorenweerd et al., 2018)。両属の中でも少なくとも 50 種が大害虫であると考えられており、ほとんどが広食性である (Vargas et al., 2015)。ミバエは植食性昆虫の中でも特に広食性のジェネラリストが多いグループであり、40%近い種が 2 つ、もしくはそれ以上の科の植物を利用すると考えられている (Clarke, 2017)。また、ミバエは地域ごとに食性が異なることも知られている。たとえば、チチュウカイミバエ *Ceratitidis capitata* (Wiedemann, 1824) はマンゴー *Mangifera indica* L. などの果実を食害するが、ハワイではコーヒー *Coffea arabica* L. を利用している (Christenson and Foote, 1960)。ミバエ類の寄主植物利用が多様であるのは、異なる種間だけでなく、同種の個体群間でも寄主利用が異なることが予想されている。具体的には、ナスミバエ *Bactrocera latifrons* (Hendel, 1915) は東南アジアではウリ科の植物を利用しないが、侵入先のほとんどの地域でウリ科の植物を加害することが知られている (小濱, 2014)。すなわち、同じ寄主植物があるにも関わらず地域によって利用植物が異なるという現象が生じている。逆に同種のミバエであっても食性が異なっている場合、ミバエの起源が異なっている可能性がある。ミバエの寄主利用はどのように決まっているのか、何故ジェネラリストが多いのかは未解明な部分が多い。

そこで、本研究では、寄主植物利用の異なる2つの系に着目した。第一の系は、非常に近縁な2種のミバエ: ミカンコミバエ *Bactrocera dorsalis* (Hendel, 1915) とその近縁種 *Bactrocera carambolae* Drew and Hancock, 1994 である。第二の系は、琉球列島に複数回にわたり侵入し、同種でありながら個体群間で寄主植物利用が異なると予想されるナスミバエ *B. latifrons* である。

Bactrocera dorsalis と *B. carambolae* は、主に利用する果実が異なることが知られている。すなわち、*B. dorsalis* は主にマンゴーを *B. carambolae* は主にスターフルーツ *Averrhoa carambola* L. を利用していることが報告されている (Iwaizumi, 2004; 藤井ほか, 2016)。藤井 (2016) はマンゴー、スターフルーツ、グアバ *Psidium guajava* L.、ローズアップル *Syzygium jambos* (L.) Alston の4種の果実における幼虫の発育パフォーマンスを調べた。両種はともにマンゴー、スターフルーツおよびグアバ、ローズアップルの順に幼虫の生存率が高いことが報告された (藤井, 2016)。また、マンゴーはスターフルーツと比べて果皮が厚く (藤井, 2016)、マンゴーよりもスターフルーツの方が観察される天敵の寄生蜂の種数も多いことが知られている (Chinajariyawong et al., 2000)。実際に、野外で同所的に存在する他の果実に比べて、マンゴーでの寄生率は低いことが報告されている (e.g., van Sauers-Muller, 2005; Vayssières et al., 2011; Vargas, et al., 2012)。一方、Kitano et al. (2018) は *B. dorsalis* から *B. carambolae* に対して非対称的な繁殖干渉が生じることを実証し、繁殖干渉が両種の寄主決定に影響を与えていることを示唆した。以上の結果を統

合すると、繁殖干渉で優位にある *B. dorsalis* がもっとも好適な資源であるマンゴーを主に利用し、繁殖干渉で劣位にある *B. carambolae* は次善の策としてスターフルーツを主に利用すると考えられる。しかし、最終的な結論を下すにはいまだに未解明な点が残されている。第一に、マンゴー、スターフルーツ、グアバ 3 種の果実を餌とした時の発育パフォーマンスに差はあったものの統計的には有意でなく (藤井, 2016)、栄養的な質の違いが繁殖干渉を媒介して寄主分割をもたらしたかどうかは確かではない。第二に、寄主果実による寄生率の違いについても、調査されたのはいずれも侵入先であって原産地ではなく (e.g., van Sauers-Muller, (2005): 南米のスリナム; Vayssières et al., (2011): アフリカのベニン; Vargas et al., (2012); 南太平洋のタヒチ)、侵入先では、寄生者相も、ミバエ相も原産地とは異なる可能性が高い。第三に、繁殖干渉に関する知見は累代飼育虫を用いた実験により得られたものであり、野生虫における繁殖干渉の実態は未だに不明である。近年、累代飼育虫と野生虫とでは、繁殖特性を含む生態学的特徴がしばしば異なることが認められている (Miyatake, 1998)。したがって、野生虫における繁殖干渉に関する知見が必要であると考えられる。本研究では、これらの未解明な点について検討し、*B. dorsalis* と *B. carambolae* の寄主選択について繁殖干渉の観点から総合的な解明を試みる。新しい理論である繁殖干渉説に着目し、従来の仮説も取り込みで包括的に資源利用を説明することで、繁殖干渉の妥当性と普遍性が評価できると考えられる。

第二の研究対象として、種内で寄主利用の異なる *B. latifrons* についても研究を行っ

た。*B. latifrons* は沖縄県に侵入した個体群で寄主植物利用の違いが指摘されてきた。沖縄県の実施する寄主植物調査から沖縄県で確認された *B. latifrons* のうち与那国島ではじめて発見された個体群はナス *Solanum melongena* L. やトマト *Solanum lycopersicum* L.、テリミノイヌホズキ *Solanum Americanum* Mill. を多く利用し、キダチトウガラシ *Capsicum frutescens* L. をほとんど利用しない (Shimizu et al., 2007) のに対し、沖縄本島で発見された個体群はキダチトウガラシを特に多く利用することが報告されている (小濱, 2014)。そのため、与那国島で確認された個体群と沖縄島に侵入した個体群は侵入源が異なる可能性が考えられた。そこで、本研究では、遺伝情報を用いてその由来を特定すること、および寄主植物に対する選好性と発育パフォーマンスを実験的に検証すること、および両個体群間で配偶行動を比較することで、侵入個体群の由来と、分布拡大と個体群間の駆逐の実態を説明することを試みた。

本論文の構成について、概略を述べる。第 2 章から第 4 章までは種間で寄主利用の異なる *B. carambolae*, *B. dorsalis* を対象として研究をおこなった。第 2 章ではインドネシア・ジャワ島での寄主植物調査により、*B. carambolae* と *B. dorsalis* の天敵である寄生蜂を調査し、天敵回避説の妥当性を検証した。併せて藤井 (2016) で検証された果実での幼虫の発育パフォーマンスを組み込んで総合的な果実の質を求めた。第 3 章では生態学的現象の帰結をもたらすと伝統的に考えられてきた資源競争説を検討した。第 4 章では、Kitano et al. (2018) の検証をもとに野生虫での繁殖干渉の実証を目指した。第 5

章から第 7 章までは種内で寄主利用の異なる *B. latifrons* を対象とした。第 5 章では、野外で観測されている寄主利用の違いについて、室内実験により定量的に評価した。第 6 章では、寄主植物利用が異なると指摘されてきた、与那国島ではじめに発見された個体群と沖縄島で発見された個体群が別の系統であるかを遺伝学的な観点から検証した。沖縄島のほぼ全域で採集された *B. latifrons* の標本から DNA の抽出を行ない、ミトコンドリア・核遺伝子の一部の配列をダイレクトシーケンス解析によって決定し、分子系統解析をおこなった。第 7 章では、両個体群の配偶行動を観察し、個体群間での行動の違いや個体群間での相互作用を定量的に評価した。得られたデータから両個体群の寄主利用やその背景について議論した。第 8 章では得られたすべてのデータを総合的に考察した。ミバエ類では寄主選択に加えて、競争排除や資源分割、側所分布などが数多く観測されている (Duyck et al., 2004)。これらの現象については様々な観点から検討されてきたが、メカニズムの解明には至っていない (Duyck et al., 2004, 2008)。本研究では得られたデータをもとにこれらの現象の説明も試みる。また、併せてこれからのミバエ防除法についても議論した。

第2章 敵対的共進化説・天敵回避説による寄主利用の検討

2.1. はじめに

ミバエは、東南アジアおよび太平洋地域の果実および野菜作物の主要な害虫を多く含むグループである (Vargas et al., 2015)。ミバエの多くは狭食性であるが、*B. carambolae* とミカンコミバエ *B. dorsalis* は超広食性で、これまでに複数の科のそれぞれ 77 種と 280 種の寄主植物が記録されている (Allwood et al., 1999)。*Bactrocera carambolae* と *B. dorsalis* はインドネシアのジャワ島で同所的に生息し (Kago et al., 2012; 藤井ほか, 2016)、主にウルシ科のマンゴー、カタバミ科のスターフルーツ、フトモモ科のグァバ、およびフトモモ科のローズアップルを加害することが報告されている (藤井ほか, 2016)。しかし、両種の宿主範囲は非常に広いにもかかわらず、寄主利用はある程度分割されていた (藤井ほか, 2016)。*Bactrocera dorsalis* はマンゴーを主要な寄主にしているのに対し、*B. carambolae* はスターフルーツが主要な寄主植物であった (藤井ほか, 2016)。

近年、繁殖干渉が近縁種間の宿主特化や排他的分布を説明する有力な代替仮説として、理論的に予測され (Nishida et al., 2015)、実証されている (Noriyuki et al., 2012; Friberg et al., 2013; Ohsaki et al., 2020)。繁殖干渉は成虫間のみで生じる性的な相互作用であり、成虫の寄主選択に大きな影響を与えていると考えられている (Noriyuki et al., 2012)。ミバ

エにおいても、*B. dorsalis* から *B. carambolae* に対して非対称的な繁殖干渉が存在することが、累代飼育システムを用いた室内実験により実証されている (Kitano et al., 2018)。両種間の繁殖干渉は *B. dorsalis* のオスが *B. carambolae* のメスの繁殖成功度を低下させるが、*B. carambolae* のオスは *B. dorsalis* のメスの繁殖成功度にあまり影響を与えないという非対称的なものであった (Kitano et al., 2018)。この非対称な繁殖干渉の存在が両種の寄主利用に大きな影響を与えていることが示唆された (Kitano et al., 2018)。寄主利用についての繁殖干渉の理論 (Nishida et al., 2015) に基づけば、繁殖干渉で優位な *B. dorsalis* が質の良い寄主植物を、劣位な *B. carambolae* が質の悪い植物を利用すると予測される。

Bactrocera carambolae と *B. dorsalis* の寄主植物ごとの発育パフォーマンスはすでに検証されている (藤井, 2016)。この研究ではマンゴー、グァバ、ローズアップル、スターフルーツの 4 つの寄主植物の各果実片をそれぞれ幼虫に与え、1 個体ずつ飼育した時の幼虫の生存率と成虫の体サイズなどの発育パフォーマンスを調べている (藤井, 2016)。その結果、両種にとって最も良い寄主植物はマンゴーであり、次いでスターフルーツとグァバ、圧倒的に質が悪いのはローズアップルであった (藤井, 2016)。ただし、マンゴー、スターフルーツおよびグァバの質には統計的な有意差はなかった (藤井, 2016)。成虫の体サイズについては、*B. dorsalis* がローズアップルで成長した時のみ小さくなり、*B. carambolae* は発育期間が長くなるものの体サイズは変わらなかった (藤井, 2016)。

ここで注意が必要なのは、寄主植物の質は、メス成虫がそれぞれの植物に産卵した場

合に期待される適応度であり、幼虫の発育パフォーマンスだけでは決まらないことである (Nishida et al., 2015)。寄主植物の質には、寄主に特異的な天敵からの捕食圧が重要であることが、すでに示唆、確認されている (Jeffries and Lawton, 1984; Bernays and Graham, 1988; Ohsaki and Sato, 1994; Ohsaki et al., 2020)。ミバエの天敵の中では、特に寄生蜂が幼虫の生存率や個体群動態に大きな影響をもたらすと考えられており、実際にミバエの害虫防除対策として寄生蜂の放飼が世界的に行われている (Vargas et al., 2012a)。そこで、本研究では、*B. carambolae* と *B. dorsalis* に対する天敵の影響を、両種の主要な寄主植物であるマンゴー、グアバ、ローズアップル、スターフルーツで調査し、藤井 (2016) で検証された果実の質と総合して、統合的な寄主植物の質を推定した。そして、推定された寄主植物の統合的な質と、繁殖干渉の理論から予測された両種の寄主利用が合致するかを検討した。

2.2. 材料と方法

2.2.1. インドネシア・西ジャワ州 Bogor を中心とした寄主植物調査

2018 年～2019 年にかけてインドネシア西ジャワ州 Bogor を中心に寄主植物調査を行った。この調査では *B. carambolae* および *B. dorsalis* の寄主とされる果実をサンプリングした。サンプリングした果実はウルシ科のマンゴー *Mangifera indica* (採集地: Jatisari

(6°23'05.9"S, 107°30'24.5"E), Indramayu (6°32'01.4"S, 108°17'34.6"E)), ウリ科のトカドヘチマ *Luffa acutangular* (L.) Roxb (採集地: 6°32'40.5"S, 106°44'27.9"E)、ウリ科のツルレイシ (ニガウリ) *Momordica charantia* L. var. *pavel* Crantz (採集地: 6°32'40.5"S, 106°44'27.9"E)、クワ科のパラミツ (Jack fruit) *Artocarpus heterophyllus* Lam. (採集地: 6°33'21.9"S, 106°43'39.8"E)、フトモモ科のグアバ *Psidium guajava* (採集地: 6°32'43.3"S, 106°44'25.1"E) とミズレンブ (ローズアップルの近縁種) *Syzygium aqueum* (Burm.f.) Alston (採集地: 6°32'41.0"S, 106°44'26.9"E)、カタバミ科のスターフルーツ *Averrhoa carambola* (採集地: 6°33'13.8"S 106°43'17.5"E; 6°33'27.0"S, 106°43'50.0"E (IPB-I); 6°33'36.5"S, 106°43'16.6"E (IPB-II))、ムクロジ科のランブータン *Nephelium lappaceum* L. (採集地: 6°33'35.1"S, 106°43'14.7"E)、アカテツ科のカニステル *Pouteria campechiana* Baehni (採集地: 6°33'28.5"S, 106°43'41.4"E) の 7 科 9 属 9 種である。ただし、調査期間中 Bogor ではマンゴーを採集することができなかったため、Jatisari および Indramayu で果実を採集した。また、併せて Bogor にある果実店でマンゴーを購入した。

採集した果実は実験室内で容器内に静置した。果実を静置する容器として、直径 13 cm、深さ 13 cm の円柱型のプラスチック容器を利用した。容器の底面にはおがくずを深さ 1.5 cm 程度敷いて、その上にプラスチックシートをひき、果実をおいた。容器の上面部は、約 1 mm のメッシュ (水切り用ゴミ袋 浅型排水溝用 (ネクスタ株式会社, 東京)) で覆い幼虫が外部に出ないようにした。この状態で、幼虫が自発的に果実から脱出

しおがくずの中で蛹になるまで、室温 22 ~ 28 °C、自然日長の条件下で保管した。果実を採集してから 7 日後、11 日後、15 日後の計 3 回、果実の下に敷いたおがくずに篩いをかけ、蛹を取り出し計数した。この調査スケジュールを設定したのは、*B. dorsalis* の卵期間と幼虫期間の合計が 8.9 ~ 11.5 日である (Ibrahim and Rahman, 1982) ことを考慮して、できるだけ多くの蛹を得るためである。15 日目に果実を解体し、まだミバエ類の幼虫がいた場合はおがくずを敷いた底面直径 4.8 cm、上面直径 7 cm、深さ 6.5 cm の容器に移した。取り出した蛹も同様の容器に入れ、成虫の出現を待った。出現したミバエは Kago et al. (2012) と Drew and Hancock (1994)、寄生蜂は Carmichael et al. (2005) および寄生蜂のデータベース (Parasitoids of Fruit-Infesting Tephritidae (<http://paroffit.org>) (managed by Wharton and Yoder)) に従い同定した。

2.2.2. 天敵の寄生率

Bactrocera 属のミバエを寄主とする寄生蜂は、基本的に単寄生蜂であり、1 頭のミバエに対して 1 頭の寄生蜂が寄生することが報告されている (Vargas et al., 2012b)。そのため、寄生率は下記の式で求めた。

$$\text{果実ごとの寄生率} = \frac{\text{出現した寄生蜂数}}{\text{出現したミバエ数} + \text{出現した寄生蜂数}}$$

この方法では、寄生による死にごもり個体 (寄生されてミバエは死亡したが、寄生蜂が出現しなかった個体) が寄生率の計算に含まれないため、寄生率がやや過小評価にな

る可能性がある。

2.3. 結果

2018 年～ 2019 年にかけて、Bogor 付近の野外から *B. dorsalis* と *B. carambolae* の寄主とされる 7 科 9 属 9 種の植物を採集した。それらの果実から出現したミバエは *Bactrocera albistrigata* (Meijere, 1911)、*B. carambolae*、*B. dorsalis*、*Zeugodacus cucurbitae* (Coquillett, 1899) であり、寄生蜂は *Fopius arisanus* (Sonan, 1932)、*Fopius vandenboschi* (Fullaway, 1952)、*Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead, 1905)、*Pysttalia fletcheri* (Silvestri, 1916) であり、寄生蜂以外の捕食寄生者は出現しなかった。マンゴーからは、*B. carambolae* と *B. dorsalis* が出現したが寄生蜂は観察できなかった (表 2-1)。ウリ科の植物からはウリミバエ *Z. cucurbitae* と寄生蜂 *P. fletcheri* が出現し、寄生率はトカドヘチマで 13.25%、ツルレイシで 26.92%であった (表 2-1)。グアバからは *B. albistrigata* と *B. carambolae*、*B. dorsalis*、寄生蜂である *F. arisanus* が出現した (表 2-1)。採集日全体を通じたグアバにおける寄生率は Bogor で 60.91%、Jatisari で 0.00%であった (表 2-1)。ミズレンブからは *B. albistrigata* と *B. carambolae* が出現し、寄生蜂は *F. arisanus* と *F. vandenboschi* が出現した (表 2-1)。ミズレンブにおける採集日全体を通じた寄生率は 3.93%であった (表 2-1)。スターフルーツからは *B. carambolae* と *B. dorsalis* が出現し、

寄生蜂は *F. arisanus*、*F. vandenboschi*、*D. longicaudata* の 3 種が出現した (表 2-1)。スターフルーツにおける採集日全体を通じた寄生率は 61.17%であった (表 2-1)。上述した以外の果実カニステル、パラミツ、ランブータンからはミバエ、寄生蜂ともに出現しなかった (表 2-1)。

2.4. 考察

インドネシア西ジャワ州 Bogor を中心に 9 属 9 種の植物を採集し、出現するミバエと寄生蜂を調査した。出現したミバエは *B. albistrigata*、*B. carambolae*、*B. dorsalis*、*Z. cucurbitae* の 2 属 4 種であり、出現した寄生蜂は *F. arisanus*、*F. vandenboschi*、*D. longicaudata*、*P. fletcheri* の 3 属 4 種であった (表 2-1)。*Bactroceta albistrigata* は、主にマンゴーや *Syzygium* 属を加害するミバエであり、8 属 11 種の植物を利用していることが報告されている (Allwood et al., 1999)。*Zeugodacus cucurbitae* は東南アジアでは、ウリ科の植物を中心に 25 属 42 種の植物を加害する大害虫として知られている (Allwood et al., 1999)。本研究で採集された寄生蜂は少なくとも 2 種以上のミバエを加害した報告があり (Wharton and Gilstrap, 1983; Chinajariyawong et al., 2000)、*F. arisanus*、*F. vandenboschi*、*D. longicaudata* に関しては *B. albistrigata*、*B. carambolae*、*B. dorsalis* の 3 種ともに寄生報告がある (Chinajariyawong et al., 2000)。そのため、寄生圧が特定のミバエ種だけに特

異的に働く可能性は低いと考えられる。ただし、寄主果樹の野外での存在量や果皮の厚さなどによって寄生圧は大きく変わる可能性がある。

本研究で求められた天敵の寄生圧はグアバ、スターフルーツで高く、マンゴー、ローズアップルでは低かった (表 2-1)。グアバ、スターフルーツは相対的に果皮が柔らかく、寄生先であるミバエ幼虫の発育パフォーマンスも良いため (藤井, 2016)、寄生蜂も好んで利用したことが考えられる。一方で、ローズアップルは宿主であるミバエ幼虫の発育パフォーマンスが悪いため (藤井, 2016) 忌避された可能性がある。一方で、マンゴーは果皮が厚く、ミバエ類も果皮に傷がついた状態でないと産卵が難しいため (藤井, 2016)、天敵の寄生率が低かったことが考えられる。それぞれの果実での寄生率に藤井 (2016) によって得られた各果実での発育パフォーマンスを組み込むことによって、各果実の総合的な質を評価することができる。ただし、本研究ではローズアップルが手に入らなかったため、寄生率は同属近縁種で果実の形状も類似しているミズレンブの寄生率を代用した。藤井 (2016) の研究によると各果実での *B. carambolae* の発育パフォーマンスはマンゴーで 78%、グアバで 57%、ローズアップルで 11%、スターフルーツで 61%であった (表 2-2)。*Bactrocera dorsalis* の発育パフォーマンスは、マンゴーで 80%、グアバで 57%、ローズアップルで 11%、スターフルーツで 61%であった (表 2-2)。一方、本研究で得られた天敵圧はマンゴーで 0.00%、グアバで 68.42%、ミズレンブ (ローズアップル近縁種) で 4.03%、スターフルーツで 55.95%であった (表 2-2)。従って、発育パフォ

ーマンス (幼虫の生存率) に天敵回避率 (1-寄生率) を乗じて求めた各果実の総合的な質は、*B. carambolae* の場合、マンゴーで 78%、グアバで 22%、ローズアップルで 11%、スターフルーツで 24%であった。*Bactrocera dorsalis* の発育パフォーマンスは、マンゴーで 80%、グアバで 25%、ローズアップルで 23%、スターフルーツで 25%であった。この結果から、*B. carambolae* ではマンゴーが最も好適で、次いでスターフルーツ、グアバの順に質がよく、ローズアップル (ミズレンブ) が最も質が低かった。*Bactrocera dorsalis* ではマンゴーが最も好適で、次いでグアバ、スターフルーツの質が同じくらいよく、ローズアップル (ミズレンブ) が最も質が低かった。

ただし、マンゴーおよびローズアップルでの寄生率の評価には注意が必要である。調査期間中に Bogor でマンゴーが採集できなかったため、市場で購入した採集場所が不特定のマンゴーでの寄生率を代用せざるを得なかった。これが果実の質の評価にある程度影響した可能性は否定できない。しかし、マンゴーにおけるミバエの寄生率は、他の地域でも一貫して低いことが知られているので (e.g. Vargas et al., 2012a)、マンゴーが最適な寄主であるという結論は揺るがないだろう。また、ローズアップルに関しては近縁種であるミズレンブの寄生率として代用している。ミズレンブを利用するミバエとしては *B. albistrigata*、*B. carambolae*、*Bactrocera correcta* (Bezzi, 1916)、*B. dorsalis*、寄生蜂としては *D. longicaudata*、*F. arisanus*、*F. vandenboschi* であり、一方で、ローズアップルではミバエは *B. albistrigata*、*B. carambolae*、*B. caryeae*、*B. correcta*、*B. dorsalis*、*Bactrocera*

zonata (Saunders, 1842) が、寄生蜂は *D. longicaudata*、*Psytalia* sp. nr *fletcheri*、*Psytalia makii* Sonan, 1932 が記録されている (Allwood et al., 1999; Chinajariyawong et al., 2000)。利用するミバエ相は大幅に重複しているが、寄生蜂相はかなり異なっていることに留意する必要があるかもしれない。

Bactrocera carambolae のローズアップル類の利用には大きな地域差があった。すなわち、Jatisari ではローズアップルをほとんど利用しないのに対して (藤井ほか, 2016)、Bogor ではその近縁種であるミズレンブをかなり利用していた (表 2-1)。Jatisari では、寄主植物によらず寄生蜂の報告はない (藤井ほか, 2016) のに対して、Bogor では全般的に寄生率が高い (表 2-1)。そのため、発育パフォーマンスと寄生回避を統合した寄主植物の質は、寄生圧により大きく変わることになる。スターフルーツやグァバでの寄生率が低い場合には、ローズアップル類の質がもっとも低くなり、逆に寄生率が高い場合には、ローズアップル類の質はスターフルーツやグァバの質に匹敵するだろう。したがって、*B. carambolae* は、寄生圧が低いと推定される Jatisari ではローズアップルを利用せず、逆に寄生圧が高い Bogor ではミズレンブも利用したのではないかと推察できる。これに対して、*B. dorsalis* はマンゴーが利用できない時期であっても、ローズアップル、ミズレンブからは出現しなかった。*Bactrocera dorsalis* は、ローズアップルでの幼虫の生存率が著しく低いだけでなく、成虫の体長も有意に小さくなることが報告されている (藤井, 2016)。これと対照的に、*B. carambolae* はローズアップルで飼育しても、成虫の

体サイズは小さくならなかった (藤井, 2016)。したがって、ローズアップルの質は *B. dorsalis* にとってはとりわけ劣悪で、生存や繁殖に対して大きな負の影響を与える可能性がある。*Bactrocera dorsalis* が、マンゴーを利用できない時期でもローズアップルを利用しないことは、この可能性を考慮すると説明できるかもしれない。

Bactrocera carambolae と *B. dorsalis* の寄主利用を比較すると、*B. carambolae* は主にスターフルーツを (Bogor では加えてミズレンブも利用)、*B. dorsalis* は主にマンゴーを寄主としていた (藤井ほか, 2016; 表 2-1)。この寄主利用のパターンは、植物と昆虫の敵対的共進化説でも天敵回避説でも説明できない。敵対的共進化説は、実際に利用している寄主果実での発育パフォーマンスが最大であると予測する。しかし、両種にとって発育パフォーマンスに最適なのはマンゴーであった (藤井, 2016)。実際、ミバエ類では、昆虫と寄主との敵対的な共進化は生じにくいことが指摘されている (Clarke, 2017)。なぜならば、ミバエ類の幼虫は果実が成熟した段階で果肉を食害することが多く (Fletcher, 1987)、食害が植物の種子数や発芽に悪影響を及ぼさないことが実験的に示されている (Webber and Woodrow, 2004; Wilson et al., 2012) からである。また、ミバエ類の幼虫による摂食は果肉の早熟を助長し (Drew, 1987)、種子の発芽率を高め発芽速度を大きくすることが報告されており (Wilson et al., 2012)、宿主植物にとって有益であるとも考えられている (Drew, 1987; Drew, 1988)。ただし、*Z. cucurbitae* がウリ科の植物を、*B. latifrons* がナス科の植物を中心に利用している (Allwood et al., 1999) ように、ミバエ類の食性幅が

寄主植物の科を超えたレベルではある程度制限されていることは、敵対的共進化説で説明できるかもしれない。たとえば、アフリカで寄主拡大を起こした *Z. cucurbitae* は (De Meyer et al., 2015)、原産地とは違う新しい寄主であるマンゴーやスターフルーツを利用するが、新しい寄主での発育パフォーマンスは、主要寄主植物であるウリ科植物に比較してあまり良くないと報告されている (Hafsi et al., 2016)。この現象は *Z. cucurbitae* がウリ科植物に適応した結果、ウリ科以外の他の寄主果樹での発育パフォーマンスが低下したと考えることもできる。一般に、植食性昆虫の寄主利用能力にはトレードオフが存在せず (Wicklund, 1975)、さらに寄主植物に対する母親の産卵選好性と幼虫の発育パフォーマンスも合致しない例が多くある (Mayhew, 1997)。したがって、敵対的共進化説は、寄主植物を制限する潜在的な要因にはなりうるものの、寄主利用を決定する主因になることは難しいだろう。

一方で、天敵回避説は、実際に利用している寄主果実で天敵圧が最も低いと予測する。しかし、ミバエの天敵である寄生蜂の影響が最も小さい寄主植物はマンゴーであった (表 2-1)。Bogor ではスターフルーツやグアバにおける天敵の寄生が特に高く、マンゴーではほとんど寄生されなかった (表 2-1)。そのため、寄生圧は寄主植物としてのスターフルーツやグアバの価値を大きく低下させていた。一方で、マンゴーでは寄生率は著しく低いので (表 2-1)、*B. dorsalis* の寄主利用は説明できるが、*B. carambolae* の寄主利用は説明できなかった。ミバエ類の主要な天敵としては、卵～幼虫期には寄生蜂

(Hymenoptera: Braconidae: Opiinae)、幼虫～蛹期にはアリやオサムシ、ダニ、ハサミムシ、コオロギなどのジェネラリスト捕食者、成虫ではネジレバネ (Strepsiptera) などが報告されている (Allwood, 1997)。本研究で調査した寄生蜂はミバエ類の最も重要な死亡要因であり、個体群動態に最も影響を与えられている (Vargas et al., 2012a)。そして、それゆえに寄生蜂は天敵放飼によるミバエ防除策として世界各地で利用されている (Vargas et al., 2012a)。しかし、いずれの寄生蜂も広食性であり、*Anastrepha* 属、*Bactrocera* 属、*Ceratitis* 属、*Dacus* 属、*Zeugodacus* 属など幅広いミバエ種に寄生するので (e.g., Paladino et al., 2010; Vayssières et al., 2011)、寄生圧が特定のミバエ種だけに特異的に働く可能性は低いと考えられる。ただし、天敵回避は、ミバエ類の寄主拡大には寄与することが指摘されている (Clarke, 2017)。その理由は、主要な天敵である寄生蜂は、ミバエの探索に寄主植物由来のにおいを利用するため、新たな寄主植物を利用することで寄生回避できるからだと考えられている (Eitam et al., 2003; Rousse et al., 2007)。たしかに、寄主植物の栄養的な質が高くても、天敵による死亡率が非常に高い場合には、ミバエは天敵圧の低い寄主植物を選好する場合があります。しかし、捕食者は一般に植食者よりも行動範囲が広いため寄主特異的な効果を与えにくいこと (Jermy, 1988)、近縁な昆虫は基本的に捕食者に対する防衛能力が似通っていること (Keese, 1997) などから、天敵回避がミバエ類の寄主特異性をもたらす主要な選択圧とみなすのは難しいと考えられる。

以上のように、幼虫の発育と天敵回避の両方を組み込んだ統合パフォーマンスで評価した寄主植物の質はマンゴーが圧倒的に高く、繁殖干渉に優位な *B. dorsalis* (Kitano et al., 2018)が優占的に利用すること、逆に繁殖干渉に劣位な *B. carambolae* (Kitano et al., 2018)がスターフルーツなどマンゴー以外を主要な寄主としていることと整合的であった。ただし、Kitano et al. (2018) は、累代飼育系統のミバエを用いて、繁殖干渉の検証をしているので、この結果が野生虫にでも妥当であるかは慎重に検討する必要があると思われる。

2.5. 図表

表 2-1. インドネシア・ジャワ島で採集した植物から出現したミバエ種と寄生蜂と算出された寄生率. また, マンゴーについては市場で購入したものの寄生率も含んでいる.

fruit crop species	No. fruits	No. emerged fruit fly species	No. emerged parasitoid	parasitism rate (%)	fruit fly species	parasitoid species	sample location	collection date	
ANACARDIACEAE									
mango	<i>M. indica</i>	3	0	0	-		Bogor (market)	2018/10/5	
mango	<i>M. indica</i>	3	0	0	-		Bogor (market)	2018/10/12	
mango	<i>M. indica</i>	3	0	0	-		Bogor (market)	2018/10/20	
mango	<i>M. indica</i>	6	0	0	-		Bogor (market)	2018/10/30	
mango	<i>M. indica</i>	31	103	0	0.00	<i>B. carambolae, B. dorsalis</i>	Indramayu	2018/11/6	
mango	<i>M. indica</i>	3	0	0	-		Bogor (market)	2018/11/9	
mango	<i>M. indica</i>	3	0	0	-		Bogor (market)	2018/11/11	
mango	<i>M. indica</i>	102	1736	0	0.00	<i>B. carambolae, B. dorsalis</i>	Indramayu	2018/11/23	
mango	<i>M. indica</i>	3	0	0	-		Bogor (market)	2018/12/8	
mango	<i>M. indica</i>	3	0	0	-		Bogor (market)	2018/12/12	
mango	<i>M. indica</i>	3	0	0	-		Bogor (market)	2018/12/15	
mango	<i>M. indica</i>	30	50	0	0.00	<i>B. carambolae, B. dorsalis</i>	Bogor (market)	2019/1/7	
mango	<i>M. indica</i>	3	0	0	-		Bogor (market)	2019/1/13	
mango	<i>M. indica</i>	3	0	0	-		Bogor (market)	2019/1/18	
mango	<i>M. indica</i>	3	18	0	0.00	<i>B. carambolae, B. dorsalis</i>	Jatisari	2018/12/21	
CUCURBITACEAE									
angled luffa	<i>L. acutangula</i>	9	72	11	13.25	<i>Z. cucurbitae</i>	<i>P. fletcheri</i>	Bogor	2018/11/15
bitter melon	<i>M. charantia</i>	6	19	7	26.92	<i>Z. cucurbitae</i>	<i>P. fletcheri</i>	Bogor	2018/11/15
MORACEAE									
Jack fruit	<i>A. heterophylli</i>	1	0	0	-		Bogor	2018/12/2	
MYRTACEAE									
guava	<i>P. guajava</i>	22	24	52	68.42	<i>B. albistrigata, B. carambolae, B. dorsalis</i>	<i>F. arisanus</i>	Bogor	2018/10/13
guava	<i>P. guajava</i>	8	113	0	0.00	<i>B. albistrigata, B. carambolae, B. dorsalis</i>	Jatisari	2018/12/21	
guava	<i>P. guajava</i>	3	0	0	-		Bogor	2019/1/17	

表 2-1. 続き

fruit crop species	No. fruits	No. emerged fruit fly species	No. emerged parasitoid	parasitism rate (%)	fruit fly species	parasitoid species	sample location	collection date	
MYRTACEAE									
guava	<i>P. guajava</i>	9	10	1	9.09	<i>B. carambolae</i> , <i>B. dorsalis</i>	<i>F. arisanus</i>	Bogor	2019/1/25
MYRTACEAE									
watery rose apple	<i>S. aqueum</i>	36	524	22	4.03	<i>B. albistrigata</i> , <i>B. carambolae</i>	<i>F. arisanus</i> , <i>F. vandenboschi</i>	Bogor	2018/10/14
watery rose apple	<i>S. aqueum</i>	11	14	0	0.00	<i>B. carambolae</i>		Bogor	2019/10/6
OXALIDACEAE									
starfruit	<i>A. carambola</i>	17	27	57	67.86	<i>B. carambolae</i>	<i>F. arisanus</i> , <i>F. vandenboschi</i> , <i>D. longicaudata</i>	Bogor	2018/10/27
starfruit	<i>A. carambola</i>	3	4	11	73.33	<i>B. carambolae</i>	<i>F. arisanus</i> , <i>D. longicaudata</i>	Bogor (IPB-I)	2018/11/4
starfruit	<i>A. carambola</i>	3	8	2	20.00	<i>B. carambolae</i> , <i>B. dorsalis</i>	<i>F. arisanus</i>	Bogor (IPB-I)	2018/11/11
star fruit	<i>A. carambola</i>	59	83	139	62.61	<i>B. carambolae</i> , <i>B. dorsalis</i>	<i>F. arisanus</i> , <i>F. vandenboschi</i> , <i>D. longicaudata</i>	Bogor	2018/11/14
starfruit	<i>A. carambola</i>	3	22	5	18.52	<i>B. carambolae</i>	<i>F. arisanus</i> , <i>F. vandenboschi</i>	Bogor (IPB-I)	2018/11/18
starfruit	<i>A. carambola</i>	5	22	22	50.00	<i>B. carambolae</i> , <i>B. dorsalis</i>	<i>F. arisanus</i> , <i>F. vandenboschi</i>	Bogor (IPB-I)	2018/11/25
starfruit	<i>A. carambola</i>	3	24	18	42.86	<i>B. carambolae</i>	<i>F. arisanus</i> , <i>F. vandenboschi</i>	Bogor (IPB-I)	2018/12/2
starfruit	<i>A. carambola</i>	3	13	23	63.89	<i>B. carambolae</i>	<i>F. arisanus</i> , <i>D. longicaudata</i>	Bogor (IPB-I)	2018/12/9
starfruit	<i>A. carambola</i>	3	12	7	36.84	<i>B. carambolae</i>	<i>F. arisanus</i> , <i>D. longicaudata</i>	Bogor (IPB-I)	2018/12/23
starfruit	<i>A. carambola</i>	6	4	52	92.86	<i>B. carambolae</i>	<i>F. arisanus</i> , <i>F. vandenboschi</i>	Bogor (IPB-II)	2018/12/23
starfruit	<i>A. carambola</i>	3	5	6	54.55	<i>B. carambolae</i>	<i>F. arisanus</i> , <i>F. vandenboschi</i>	Bogor (IPB-I)	2018/12/30
starfruit	<i>A. carambola</i>	3	1	12	92.31	<i>B. carambolae</i>	<i>F. arisanus</i> , <i>F. vandenboschi</i> , <i>D. longicaudata</i>	Bogor (IPB-II)	2018/12/30
starfruit	<i>A. carambola</i>	3	22	8	26.67	<i>B. carambolae</i>	<i>F. arisanus</i> , <i>F. vandenboschi</i>	Bogor (IPB-I)	2019/1/6
starfruit	<i>A. carambola</i>	6	21	29	58.00	<i>B. carambolae</i>	<i>F. arisanus</i> , <i>F. vandenboschi</i> , <i>D. longicaudata</i>	Bogor (IPB-II)	2019/1/6
starfruit	<i>A. carambola</i>	3	6	28	82.35	<i>B. carambolae</i> , <i>B. dorsalis</i>	<i>F. arisanus</i>	Bogor (IPB-I)	2019/1/13
starfruit	<i>A. carambola</i>	6	24	26	52.00	<i>B. carambolae</i>	<i>F. arisanus</i> , <i>F. vandenboschi</i>	Bogor (IPB-II)	2019/1/13
starfruit	<i>A. carambola</i>	3	11	8	42.11	<i>B. carambolae</i> , <i>B. dorsalis</i>	<i>F. arisanus</i> , <i>F. vandenboschi</i>	Bogor (IPB-I)	2019/1/20
starfruit	<i>A. carambola</i>	6	24	60	71.43	<i>B. carambolae</i>	<i>F. arisanus</i> , <i>F. vandenboschi</i> , <i>D. longicaudata</i>	Bogor (IPB-II)	2019/1/20
starfruit	<i>A. carambola</i>	3	12	17	58.62	<i>B. carambolae</i>	<i>F. arisanus</i> , <i>F. vandenboschi</i>	Bogor (IPB-I)	2019/10/6
starfruit	<i>A. carambola</i>	6	31	9	22.50	<i>B. carambolae</i>	<i>F. arisanus</i> , <i>F. vandenboschi</i>	Bogor (IPB-II)	2019/10/6
starfruit	<i>A. carambola</i>	3	9	24	72.73	<i>B. carambolae</i>	<i>F. arisanus</i> , <i>F. vandenboschi</i>	Bogor (IPB-I)	2019/10/13
starfruit	<i>A. carambola</i>	6	5	35	87.50	<i>B. carambolae</i>	<i>F. arisanus</i> , <i>F. vandenboschi</i>	Bogor (IPB-II)	2019/10/13
starfruit	<i>A. carambola</i>	3	0	10	100.00		<i>F. arisanus</i> , <i>F. vandenboschi</i>	Bogor (IPB-I)	2019/10/20

表 2-1. 続き

fruit crop species	No. fruits	No. emerged fruit fly species	No. emerged parasitoid	parasitism rate (%)	fruit fly species	parasitoid species	sample location	collection date
OXALIDACEAE								
starfruit	<i>A. carambola</i>	6	5	33	86.84	<i>B. carambolae</i>	<i>F. arisanus, F. vandenboschi</i>	Bogor (IPB-II) 2019/10/20
starfruit	<i>A. carambola</i>	3	20	39	66.10	<i>B. carambolae</i>	<i>F. arisanus, F. vandenboschi</i>	Bogor (IPB-I) 2019/10/27
starfruit	<i>A. carambola</i>	6	9	34	79.07	<i>B. carambolae, B. dorsalis</i>	<i>F. arisanus, F. vandenboschi</i>	Bogor (IPB-II) 2019/10/27
starfruit	<i>A. carambola</i>	3	3	2	40.00	<i>B. carambolae</i>	<i>F. arisanus, F. vandenboschi</i>	Bogor (IPB-I) 2019/11/3
starfruit	<i>A. carambola</i>	6	6	14	70.00	<i>B. carambolae</i>	<i>F. arisanus, F. vandenboschi, D. longicaudata</i>	Bogor (IPB-II) 2019/11/3
starfruit	<i>A. carambola</i>	3	1	7	87.50	<i>B. carambolae</i>	<i>F. arisanus, F. vandenboschi, D. longicaudata</i>	Bogor (IPB-I) 2019/11/10
starfruit	<i>A. carambola</i>	6	6	6	50.00	<i>B. carambolae</i>	<i>F. arisanus, F. vandenboschi, D. longicaudata</i>	Bogor (IPB-II) 2019/11/10
starfruit	<i>A. carambola</i>	3	3	2	40.00	<i>B. carambolae</i>	<i>F. arisanus</i>	Bogor (IPB-I) 2019/11/17
starfruit	<i>A. carambola</i>	3	2	2	50.00		<i>F. arisanus, D. longicaudata</i>	Bogor (IPB-II) 2019/11/17
starfruit	<i>A. carambola</i>	3	43	26	37.68	<i>B. albistrigata, B. carambolae</i>	<i>F. arisanus, F. vandenboschi, D. longicaudata</i>	Bogor (IPB-I) 2019/11/24
starfruit	<i>A. carambola</i>	5	0	0	-			Bogor (IPB-II) 2019/11/24
starfruit	<i>A. carambola</i>	3	6	5	45.45	<i>B. carambolae</i>	<i>F. arisanus, F. vandenboschi</i>	Bogor (IPB-I) 2019/12/1
starfruit	<i>A. carambola</i>	3	0	0	-			Bogor (IPB-II) 2019/12/1
starfruit	<i>A. carambola</i>	3	2	4	66.67	<i>B. carambolae</i>	<i>F. arisanus, F. vandenboschi</i>	Bogor (IPB-I) 2019/12/8
starfruit	<i>A. carambola</i>	3	1	1	50.00	<i>B. carambolae</i>	<i>F. arisanus</i>	Bogor (IPB-II) 2019/12/8
SAPINDACEAE								
rambutan	<i>N. lappaceum</i>	10	0	0	-			Bogor 2018/11/21
SAPOTACEAE								
canistel	<i>P. campechianu</i>	6	0	0	-			Bogor 2018/11/21

表 2-2. 各果実における *B. carambolae* および *B. dorsalis* の果実片上での幼虫生存率*, 天敵である寄生蜂の寄生率 (本研究), 果実の統合的な質 (生存率と天敵回避率の積).

	mango <i>M. indica</i>		guava <i>P. guajava</i>		rose apple <i>S. jambos</i>		starfruit <i>A. carambola</i>	
	<i>B. carambolae</i>	<i>B. dorsalis</i>	<i>B. carambolae</i>	<i>B. dorsalis</i>	<i>B. carambolae</i>	<i>B. dorsalis</i>	<i>B. carambolae</i>	<i>B. dorsalis</i>
survival rate (SR)	0.78	0.80	0.57	0.63	0.11	0.24	0.61	0.65
rate of parasite avoidance (PA)		1.00		0.39		0.96		0.39
SR×PA (survivorship)	0.78	0.80	0.22	0.25	0.11	0.23	0.24	0.25

* : (藤井, 2016)より引用

第3章 資源競争説による寄主利用の検討

3.1. はじめに

生態学では資源をめぐる種間競争 (資源競争) によってニッチ分割や競争排除など重要な生態的現象の帰結が決まると考えられてきた (Tilman, 1977; Chesson, 2000)。資源競争は個体同士が生存や繁殖に必要とする“資源”を奪い合うことで生じる (巖佐, 2010)。資源競争には2つのタイプがあり、1つは資源消費型の競争 (exploitative competition)、もう1つは干渉型の競争 (interference competition) である (Birch, 1957)。資源消費型の競争は、ある種が自らの生育に必要な資源を消費することによって、他種に負の影響を与える競争であり、干渉型の競争は行動的に干渉することにより他種の資源利用を間接的に制限する競争である (Birch, 1957; 巖佐, 2010)。また、資源競争の大きな特徴として、負の密度依存性 (密度に依存した負の効果) がある (Nicholson, 1954; Antonovics and Levin, 1980; Peters, 2003)。種間競争における負の密度依存性は、競争相手種の影響で生じており、相手種の密度が増加するほど自種の個体群増殖率が減少するという様式で機能すると考えられている (Antonovics and Levin, 1980)。そのため、植食性昆虫においても資源競争に強い種がより良い寄主植物を、弱い種が質の悪い植物を利用するとかつて考えられた。また、植食性昆虫においては、

特定の寄主植物に特殊化することにより寄主利用能力を高めると同時に、ジェネラリストとの資源競争を減少させることで、特定の植物をめぐる競争でジェネラリストに対して優位になると想定されてきた (Jaenike, 1990)。

第2章では *B. carambolae* と *B. dorsalis* の寄主利用決定要因として、敵対的共進化説と天敵回避説を検討した。その結果、両種の最適な寄主植物はともにマンゴーであり、これら2つの仮説では両種の寄主利用を説明できないことがわかった。そこで、本章では、ニッチや生息場所の分割など重要な生態学的な帰結をもたらすと伝統的に考えられてきた資源競争について検討する。ミバエ類では、寄主分割や侵入種による先住種の排除が数多く観測されており、なんらかの強力な負の種間相互作用が生じていると考えられる (Duyck et al., 2004)。そのような負の種間相互作用として、寄主植物をめぐる資源競争が伝統的に想定されてきた (Prokopy and Roitberg, 1984)。ただし、さまざまな植食性昆虫で研究が進んだ結果、現在は植食性昆虫の間に資源競争はほとんど存在しないとみなすのが通説である (Strong et al., 1984)。それにもかかわらず、ミバエ種間に資源競争が生じうる裏付けとして、もっとも注目されるのは、幼虫間に生じる闘争行動である。ミバエ類の一部の種では幼虫に大きな牙が発達しており、この牙を使った激しい闘争行動により他の幼虫を排除することが報告されている (馬場, 1990)。

インドネシア・ジャワ島で共存する *B. carambolae* と *B. dorsalis* は寄主植物幅が大きい。

く重複している (Allwood et al., 1999)。実際に両種が同一の果実から出現する報告例もあり (藤井ほか, 2016)、幼虫間で資源競争が生じる可能性は否定できない。そこで、本研究では、*B. carambolae* と *B. dorsalis* の幼虫間に生じる資源競争に注目し、それを検証した。

3.2. 材料と方法

3.2.1. 密度を変えた資源競争の検証

本研究では、インドネシア西ジャワ州 Karawang 県のインドネシア農業省病害虫予察センター (Balai Besar Peramalan Organisme Pengganggu Tumbuhan (BBPOPT)) で飼育されていた *B. carambolae* および *B. dorsalis* の累代飼育系統個体を供試虫として用いた。この累代飼育系統は、*B. caramboale* では 2009 年～2010 年に南ジャカルタで採集されたスターフルーツに由来し、*B. dorsalis* では 2005 年に西ジャワ州 Karawang 県で採集されたマンゴーに由来する。本実験で用いた個体は *B. carambolae* が 89 世代目、*B. dorsalis* が 129 世代目であった。

実験を行うにあたり羽化した 40 ペアの *B. carambolae* および *B. dorsalis* をそれぞれ直方体の飼育ケージ (底面 40 cm×50 cm、高さ 36 cm) で飼育した。飼育ケージには餌

(砂糖と酵母 (PT Sangra Ratu Boga, Jakarta) を 3:1 の比で混ぜたもの) を円柱形のプラスチック容器 (底面直径 4.5 cm, 上面直径 5.5 cm, 高さ 4.8 cm) に入れたものと、水を含ませた脱脂綿を置いた。

採卵器を用いて、*B. carambolae* と *B. dorsalis* の採卵をした。この採卵器は 2 つのカップ状のプラスチック容器 (上面直径 6 cm, 底面直径 8 cm, 高さ 11 cm) を重ねて作製した。ミバエの産卵を促すため、重ねた内側の容器の側面にグアバジュースを塗布した。また、採卵器の外側の容器側面には、産卵のための穴を 360 個あけた。この採卵器の穴の部分にミバエが産卵し、内側のプラスチック容器の側面に卵が産み落とされるため、採卵が容易にできる。採卵器は 8 時に設置し、15 時に回収した。採卵器に産み落とされた卵は、湿らせた筆を用いて薄く切ったパイヤ片に移し、2 日間室温で静置した。2 日後に一齢幼虫個体を選別し、両種の発育に最適であるマンゴー (藤井, 2016) に移植した。資源競争が 2 種におよぼす影響を明らかにするため、2 種の密度を変えて 5 つの処理区を設定した。各処理区の密度 (*B. carambolae*: *B. dorsalis*) は、10: 10、20: 20、40: 40、40: 0、0: 40 とし、計 3 反復を準備した。使用したマンゴーは Bogor の市場で購入し、重さ約 200 g のもののみを使用した。市場で購入したマンゴーは、5 日間室温で静置して、下記の基準に基づいてミバエが産卵していないことを確認してから実験に用いた。5 日間室温で静置後に、果実の状態を調べ、果実の一部もしくは全体が熟していたもの、または果実が変形していたものは、ミバエが既に野外で産卵していた可能性が

あると判断し、取り除いた。マンゴー果皮は強靱で、幼虫が未加害の果実内に潜り込むのは困難 (藤井, 2016) なので、果皮に 100 個の穴をピンセットであけて、幼虫が果実内部に潜りやすくした。これらの処理を終えたマンゴーを、底面におが屑を敷いた円柱型のプラスチック容器 (直径 13 cm, 深さ 13 cm) に静置した。このプラスチック容器には約 1 mm のメッシュ (水切り用ゴミ袋 浅型排水溝用 (ネクスタ株式会社, 東京)) を被せて、容器から幼虫が脱出するのを防いだ。室温を 22~28 °C、自然日長の条件下で、幼虫が蛹化のために自発的に果実から脱出しおがくずの中で蛹になるまで保管した。

蛹化した個体は円柱形のガラス瓶 (底面直径 1.6 cm, 高さ 5.4 cm) に入れて羽化するまで保管した。羽化した個体は Drew and Hancock (1994) に基づいて種判別し、羽化率を記録した。

3.2.2. *Bactrocera carambolae* と *B. dorsalis* 幼虫間の闘争行動の検証

ミバエでは、孵化直後の幼虫が激しい闘争行動をし、闘争に負けた個体が死亡する場合があると報告されている (馬場, 1990)。 *Bactrocera carambolae* と *B. dorsalis* の孵化幼虫間で、激しい闘争行動があるかどうか、そして闘争がある場合、どちらの種が優位であるかを検証するために、本実験を行った。本実験では、供試虫として、3.2.1 と同様の由来を持つ累代飼育虫を使用した。この時の *B. carambolae* は累代飼育 96 代目、 *B. dorsalis* は 135 代目であった。実験を行うにあたり羽化した約 100 ペアの *B. carambolae*

および *B. dorsalis* をそれぞれ直方体の飼育ケージ (底面 40 cm×50 cm×高さ 36 cm) で飼育した。ミバエの飼育に必要な水と餌は 3.2.1 と同様の方法に従って与えた。

9 時から 17 時にかけて採卵器を用いてミバエの採卵を行った。採卵器に産み落とされた卵は、湿らせた筆を用いて厚さ約 2 mm に切ったグアバ片に移植した。幼虫の段階で *B. carambolae* と *B. dorsalis* の種判別をすることは極めて困難であるため、着色料を使って幼虫を標識し、種を識別した。餌であるグアバにあらかじめ種ごとに異なる着色料 (黄色 (食品添加物・着色料製剤 (私の台所 (株), 宮崎)) と赤色 (食品添加物・着色料製剤 (私の台所 (株), 宮崎)) を添加した。この処理により、孵化したミバエの幼虫が着色したグアバを摂食すると、幼虫の体内の一部が着色料の色に染まることにより種判別が可能になった。この着色料は一時的にミバエ幼虫の消化管を着色することができるが、観察により、1 日後にはすべて排出され、幼虫の生存に影響しないことを予め確認した。着色したグアバと孵化したミバエ幼虫をシャーレ (底面直径 9.0 cm, 高さ 0.5 cm) に入れて、室温で 48 時間静置し、静置後に一齢幼虫を選別した。

着色した一齢幼虫を、湿らせた筆を用いて各種 1 頭ずつ取り出し、グアバ片 (5 mm×5 mm×5 mm) 上に移した。この果実片にはあらかじめ中央部に 2.5 mm の穴をあけておき、幼虫が容易に果実内部に入り込めるようにした。どちらの種の幼虫を先に入れるかは、実験区ごとに変更した。果実片は、プラスチック容器 (底面 5.1 cm, 上面 7 cm, 高さ 7.3 cm) に入れて 6 時間室温で静置した。6 時間後、果実片を分解し、中にいる幼虫の生死

を確認した。この実験はそれぞれ 24 回行った。

3.2.3. 統計解析

マンゴー果実上における *B. carambolae* と *B. dorsalis* の資源競争の検証では、種間の影響を検証するため、両種の総密度が同じである *B. carambolae* および *B. dorsalis* がそれぞれ 20 頭ずつの処理区とそれぞれの単独区 (40 頭) を対照区として比較した。まず資源競争が両種の蛹重量 (体サイズ) に影響するかを検証した。分析には線形混合モデル (LMM) を用いた。目的変数は各実験区でのそれぞれの種の蛹重量とし、説明変数は処理 (処理区または対照区) とした。また、変量効果として実験に使用したマンゴーを組み込んだ。推定値の統計的有意性については、Satterthwaite 法を用いて評価した。解析には R 4.2.2. (R Development Core Team, 2022) の lme4 パッケージ (Bates, 2022)、 p 値の推定には lmerTest パッケージ (Kuznetsova et al., 2022) を用いた。

次に *B. carambolae* と *B. dorsalis* の生存率がそれぞれもう一方の種に影響されるかについて二項分布を仮定した一般化線形混合モデル (GLMM) によって解析した。この解析では目的変数は実験区での幼虫の生存個体数とし、説明変数は処理 (処理区または対照区) とした。また、変量効果として実験に使用したマンゴーを組み込んだ。統計的有意性については、Wald 検定を用いて評価した。この解析には R 4.2.2. (R Development Core Team, 2022) の glmmML パッケージ (Bronstöm et al., 2022) を用いた。

各密度区での *B. carambolae* と *B. dorsalis* の生存率の差を比較した。この解析には二項分布を仮定した一般化線形混合モデル (GLMM) を用いた。この解析では目的変数は実験区での幼虫の生存個体数とし、説明変数は種 (*B. carambolae* または *B. dorsalis*) とした。また、変量効果として実験に使用したマンゴーを組み込んだ。統計的有意性については、Wald 検定を用いて評価した。この解析には R 4.2.2. (R Development Core Team, 2022) の glmmML パッケージ (Bronstöm et al., 2022) を用いた。

3.3. 結果

3.3.1. マンゴー果実上での資源競争

Bactrocea carambolae と *B. dorsalis* の 1 齢幼虫を同一のマンゴー果実片に密度を変えて導入し、両種間にはたらく資源競争の影響を定量化した。*Bactrocera carambolae* と *B. dorsalis* がそれぞれ 20 頭ずつの処理区と、両種の単独区 (40 頭) を比較したところ、両種の蛹重量は他種の有無に影響をほとんど受けなかった (LMM, *B. carambolae*: 推定値 \pm SE = -0.000641 ± 0.000632 , $t = -1.014$, $p = 0.371$; *B. dorsalis*: 推定値 \pm SE = -0.000137 ± 0.000673 , $t = -0.204$, $p = 0.848$) (図 3-1)。また、蛹の重量は、両種とも密度にかかわらずあまり変化がなく、むしろ密度が最も低い処理区で低い傾向であった (図 3-1)。

次に生存率を比較した。*Bactrocera carambolae* と *B. dorsalis* がそれぞれ 20 頭ずつの

処理区と、両種の単独区 (40 頭) で両種の成虫までの生存率を比較すると、*B. carambolae* では単独区よりも処理区の方が生存率が有意に高く (GLMM, 推定値±SE=-1.5630±0.4285, $z=-3.6472$, $p<0.01$)、一方で *B. dorsalis* では単独区と処理区に大きな差はなく有意でもなかった (GLMM, 推定値±SE=-0.4802±0.5818, $z=-0.8254$, $p=0.409$) (図 3-2)。

両種の一齢幼虫をそれぞれ 10 頭ずつ導入した処理区では、*B. carambolae* の生存率 (53%) は *B. dorsalis* (27%) の約 2 倍であった (GLMM, 推定値±SE=-1.148±0.5549, $z=-2.069$, $p=0.0386$) (図 3-2)。両種を 20 頭ずつ導入した処理区では、生存率は *B. carambolae* (48%) のほうが *B. dorsalis* (35%) よりも高い傾向にあったが、統計的な有意差はなかった (GLMM, 推定値±SE=-0.5626±0.3780, $z=-1.4883$, $p=0.137$) (図 3-2)。これに対して、両種を 40 頭ずつ導入した処理区では、幼虫の生存率は両種ともに 12%で低く、GLMM の当てはめでパラメータが収束しなかった (図 3-2)。導入する密度が高くなるにつれて、*B. carambolae* の生存率は一貫して低下したが、*B. dorsalis* の生存率は中程度の密度である両種を 20 頭ずつ導入したときにもっとも高かった (図 3-2)。両種をそれぞれ 1 種だけ 40 頭導入した対照区では、生存率は *B. carambolae* で 17%、*B. dorsalis* で 26%と、*B. dorsalis* のほうが生存率は高かった (図 3-2)。

3.3.2. 初齢幼虫間にはたらく闘争行動の検証

グアバ片上 (5 mm × 5 mm × 5 mm) で *B. carambolae* と *B. dorsalis* の初齢幼虫間闘争の

検証を行った。その結果、*B. carambolae* の生存率は 94%、*B. dorsalis* の生存率は 89%とほぼ同じであった (図 3-3)。死亡した少数の幼虫がどこで死亡したのかを確認すると、果実片外で死亡したのは *B. carambolae*、*B. dorsalis* とともに 24 個体中 1 個体ずつであった。これに対して、果実内部で死亡したのは、*B. carambolae* が 1 個体、*B. dorsalis* が 3 個体であった。

3.4. 考察

Bactrocera carambolae と *B. dorsalis* を同一果実上に入れて両種間にはたらく資源競争の影響を定量化した。マンゴー果実片に両種の密度を変えて導入した結果、両種の総密度が同じである *B. carambolae*:*B. dorsalis*=20:20 の処理区とそれぞれ種の単独区(40 匹)では、蛹重量にほとんど差はなかった (図 3-1)。そのため、資源競争はこの密度レベルでは、両種の蛹の重さ (体サイズ) にはほぼ影響を与えないと考えられる。一方で、生存率をみると、*B. carambolae* の幼虫では、同種のみを導入した場合よりも、*B. dorsalis* とともに導入した場合の方が、生存率が高かった (図 3-2)。この結果は、*B. carambolae* では種内競争の方が種間競争よりも強い可能性を示す。この可能性が妥当であれば、*B. carambolae* では種内競争が *B. dorsalis* の存在によって緩和されて、幼虫生存率が高くなったことが考えられる。また、実験区全体をみると、両種の一齢幼虫をそれぞれ 10 匹

ずつ導入した処理区では *B. carambolae* の方が生存率が高い傾向にあり、両種を 20 匹ずつ導入した処理区でも *B. carambolae* の方が生存率が高かった (図 3-2)。また、両種を 40 匹ずつ導入した処理区では両種の生存率は大きな差がなかったことから (図 3-2)、低密度の場合には *B. carambolae* の方が優位で、高密度になると *B. carambolae* の優位さは失われることが分かった。この一連の結果は、全般的にみて *B. carambolae* のほうが資源競争に優位なことを示すので、野外での両種の寄主利用を説明することはできない。

ただし、今回の実験で確認された幼虫生存率は、低すぎる可能性がある。今回使用したマンゴーは、重さが約 200 g と小さく、成熟状態から少なくとも 5 日以上の日数が経過しているため、通常よりもミバエにとって状態が良くなかった可能性がある。先行研究によれば、両種ともマンゴーでの生存率は 80% を越えると報告されている (藤井, 2016)。成熟しすぎた果実は両種の幼虫の発育にとって良くなかったのかもしれない。

グァバ果実片上で両種の幼虫を 1 個体ずつ導入した幼虫間闘争の検証では、*B. carambolae* の生存率は 94%、*B. dorsalis* の生存率は 89% と両種ともに高く、ほとんど差はなかった。さらに、死亡した幼虫の状態を観察しても、種内・種間を問わず、他個体から物理的な傷を受けた痕跡は認められなかった。馬場 (1990) は、別属のミバエ *Zeugodacus scutellatus* (Hendel, 1912) において、同種の孵化幼虫間に激しい闘争があり、幼虫がしばしば死に至ることを報告している。孵化幼虫には鋭い牙状の口器があることも、孵化幼虫間の激しい闘争を示す根拠と考えられてきた (馬場, 1990)。しかし、*B.*

carambolae や *B. dorsalis* の孵化幼虫にも牙状の口器が存在する (White and Elson-Harris, 1992; Frias et al., 2008) にもかかわらず、激しい幼虫間闘争は確認できなかった。この結果は、*B. carambolae* や *B. dorsalis* の孵化幼虫では、鋭い牙状の口器は幼虫間闘争よりも、果実に穿孔するための機能を持つとみなすほうが合理的だと考えられる。

ミバエ類の幼虫間に生じる資源競争は、ミバエ類にはたらく資源利用の決定や種の置き換わりをもたらすメカニズムとして注目され、研究されてきた (e.g., Duyck et al., 2004; Ekesi et al., 2009)。その理由として、孵化幼虫間の闘争行動 (馬場, 1990)、資源競争が寄主果実内で生じること (Prokopy and Roitberg, 1984)、産卵場所をめぐるメス間闘争が様々な種で観察されていること (Benelli, 2015)、メス間闘争には幼虫間で生じうる同一果実上での資源競争を避ける機能があると考えられている (Benelli, 2015) ことなどが挙げられる。しかし、いずれの研究も寄主分割や種の排除が急速に生じた理由を説明できなかった。たとえば、グアバ上で検証された *B. dorsalis* と *C. capitata* の幼虫間の干渉型資源競争実験では、*B. dorsalis* は *C. capitata* の発育をある程度抑制したが、種の置き換わりが生じるほどの影響はなかった (Keiser et al., 1974)。また、インド洋のレユニオン島では、かつて在来種の *Ceratitidis catorii* が生息していたが、*C. capitata*、*Ceratitidis quilicii* De Meyer, Mwatawala and Virgilio, 2016、*B. zonata* の順に侵入が起こり、先住種の急速な排除が生じた (Duyck et al., 2006)。種の排除が生じた要因として、干渉型資源競争やメス間闘争の検証が行われ、新たに侵入し先住種を排除した種は、先住種よりも競

争的に優位な傾向があった (Duyck et al., 2006)。Ekesi et al. (2009) は *B. dorsalis* が *Ceratitis cosyra* (Walker, 1849) を排除する要因として、干渉型資源競争や闘争行動などの検証を行い、*B. dorsalis* の競争能力が高いことを示唆した。これらの研究から、ミバエ種間にはある程度の干渉型資源競争やメス間闘争が存在するが、その強度は急速な種の排除を引き起こすほど強くないと結論付けられた (Duyck et al., 2006; Ekesi et al., 2009)。本研究で対象とした *B. carambolae* と *B. dorsalis* 間の資源競争実験でも幼虫間の資源競争の優劣で *B. carambolae* と *B. dorsalis* の寄主利用を説明することはできなかった。

3.5. 図表

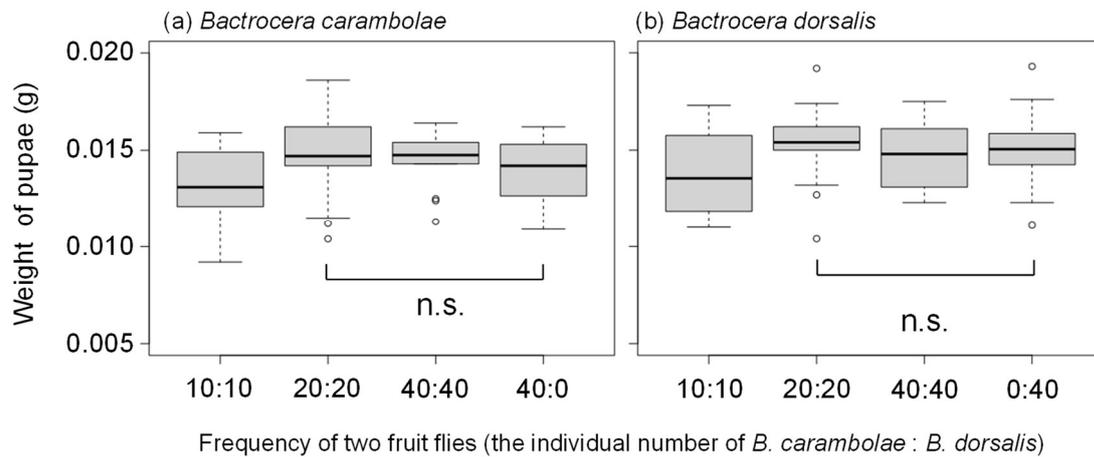


図 3-1. マンゴーに (a) *Bactrocera carambolae* と (b) *B. dorsalis* の幼虫を異なる密度で導入したときに、出現した蛹の重さ。図中の太線は中央値を、ボックスの上下はそれぞれの四分位点を表す。また、バーは四分位点から 1.5 倍の範囲内にある最大値および最小値を、丸いシンボルは四分位点から 1.5 倍の範囲外にある値（外れ値）を表す。n. s.: $p > 0.05$ (Wald 検定)。

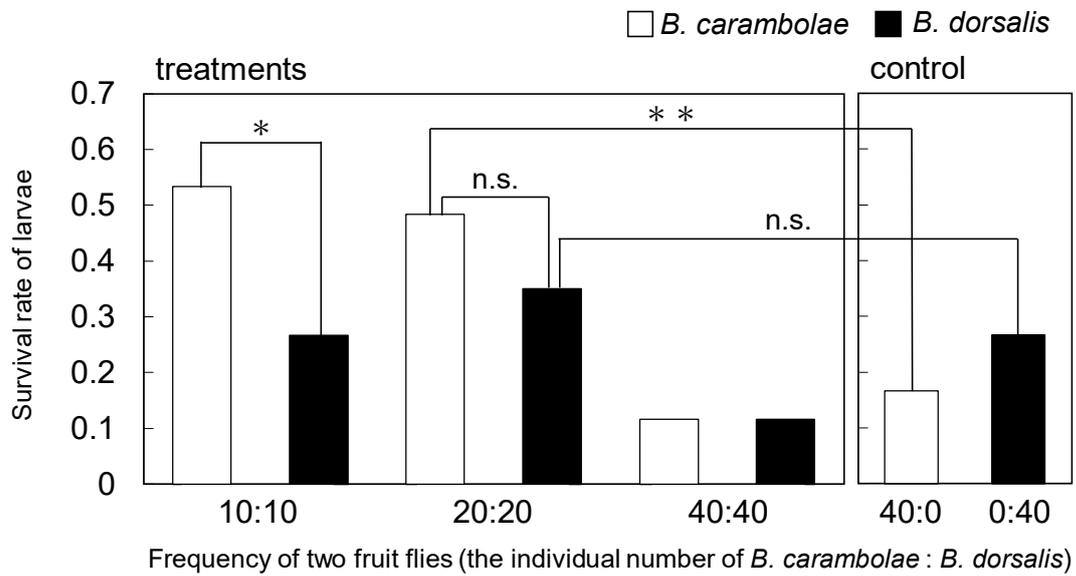


図 3-2. 異なる密度でマンゴーに (a) *Bactrocera carambolae* と (b) *B. dorsalis* の幼虫を導入したときの、成虫までの生存率. 両グラフの右端にある棒グラフが対照区を示す. n. s.: $p > 0.05$, *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$ (Wald 検定).

第4章 *Bactrocera calambolae* と *Bactrocera dorsalis* の野生虫を用いた繁殖干渉の検証

4.1. はじめに

植食性昆虫はほとんどが、少数の近縁な植物のみを餌とするスペシャリストであると考えられている (Jaenike, 1990)。特に、生理的には利用可能なのに、好適な寄主植物を利用しない例はしばしば報告されおり (e.g., Roininen and Tahvanainen, 1989; Ohsaki and Sato, 1994)、生態学・進化学上の難題である (Mayfield, 2006)。多くの植食性昆虫がスペシャリストであること説明するために、これまでに昆虫と植物の共進化 (軍拡競走) 説 (Ehrlich and Raven, 1964)、天敵回避説 (Enemy free space 説) (Jeffries and Lawton, 1984)、および資源競争説 (Chesson, 2000) などが提唱され、検証されてきたが、いずれの説もうまく説明できなかった。そこで、代替仮説として繁殖干渉説が提唱された (Nishida et al., 2015)。そして、実証研究はごく少ないものの、繁殖干渉に優位な種が幼虫の発育にとって良い寄主を、劣位な種が優位な種を避けるように発育に劣悪な寄主を利用していることが実証されている (Noryuki et al., 2012; Ohsaki et al., 2020)。

第2章と第3章の結果から、*B. carambolae* と *B. dorsalis* の寄主選択が、寄主植物に特異的な寄生圧や餌資源をめぐる競争では説明できないことがわかった。さらに、藤井

(2016) によって寄主植物での発育パフォーマンスでも部分的にしか説明できないことが分かった。寄生圧は、マンゴーではほぼ皆無で、ミズレンブ (ローズアップルの代替種) でも低く、スターフルーツとグアバでは高かった。また、餌資源をめぐる競争では *B. carambolae* と *B. dorsalis* はお互いに負の影響を与えあっているが、*B. carambolae* の方が相対的に優位なことが示唆された。以上から、マンゴーが圧倒的に質の高い寄主植物であることは分かったが、資源競争で劣位にある *B. dorsalis* が主要寄主として利用すること、および資源競争で優位にある *B. carambolae* が主要寄主として利用しないことは説明できなかった。

現在、*B. dorsalis* とその近縁種でも累代飼育系統を使って繁殖干渉を実験的に調べ、*B. dorsalis* から *B. carambolae* に対して非対象的な繁殖干渉があることが実証されている (Kitano et al., 2018)。本研究により、天敵の影響 (第 2 章) および資源競争の影響 (第 3 章) では、*B. carambolae* の寄主利用は説明できないことが分かった。これに対し、室内実験で得られた繁殖干渉の結果 (Kitano et al., 2018) が、野外でもあてはまるのであれば、*B. dorsalis* および *B. carambolae* の寄主利用は繁殖干渉説からの予測と合致する。

しかし、得られた繁殖干渉に関する知見はすべて累代飼育虫を用いたものであり (Kitano et al., 2018)、野外における繁殖干渉の実態は未だに不明である。同じミバエ科である *Z. cucurbitae* において、累代飼育虫と野生虫とでは、繁殖特性を含む生態学的特徴がしばしば異なることが認められている (Miyatake, 1998)。したがって、野外での寄主

利用の実態を解明するためには、野生虫を用いて野外における繁殖干渉を明らかにする必要がある。そのため、本研究では半野外環境で、*B. dorsalis* と *B. carambolae* の野生虫を用いて、繁殖干渉の実態が実験室で得られた結果 (Kitano et al., 2018) と同じであるかどうかを検証した。

4.2. 材料と方法

4.2.1. 野生虫を用いた繁殖干渉の検証

本実験では、供試虫として、2018 年 10 月に西ジャワ州 Bogor で採集したスターフルーツから出現した *B. carambolae* および、同月に Indramayu で採集したマンゴーから出現した *B. dorsalis* を用いた。また、付加的に導入した *B. carambolae* と *B. dorsalis* のオスは、いずれも Bogor にてメチルオイゲノールトラップで採集されたものである。

羽化後 5 日以内の個体を雌雄に分けて、立方体の飼育ケージ (縦 30 cm, 横 30 cm, 高さ 30 cm) に入れて飼育した。このミバエの飼育法は第 3 章と同様の方法に従った。

Bactrocera carambolae は羽化後、最短 5 日で、性成熟した個体にみられるメチルオイゲノールに対する反応を示す (Wee and Tan, 2000)。この報告に基づき、羽化 7 日後から、実験に使用する個体を飼育ケージに入れて屋外に置き、野外の日長と温度環境に慣らした。屋外の設置場所には屋根があり、飼育ケージには直射日光および雨が当たらないよ

うに配慮した。付加的に導入した両種のオスは、メチルオイゲノールを誘引剤とするトラップで採集した。この誘引剤トラップは 600 ml のペットボトルを利用して以下の手順で作成した。ペットボトルの底面付近に直径 1 cm の穴を 2 つあけてミバエが侵入できるようにした。誘引剤としてメチルオイゲノールを用いたが、ミバエがメチルオイゲノールを直接摂取できないようにペットボトル内を 1 mm メッシュで仕切った。採集したミバエのオスは Drew and Hancock (1994) によって種判別し、実験に用いるまで、立方体の飼育ケージ (縦 30 cm, 横 30 cm, 高さ 30 cm) に入れて飼育した。

繁殖干渉、特に異種のオスがそれぞれ 2 種のメスの配偶成功におよぼす影響を明らかにするため、総個体数を 48 頭に固定し、2 種のオスの頻度を変えて以下の 4 つの実験区を設定した: (1) *B. dorsalis* の雌雄それぞれ 12 頭ずつと *B. carambolae* のオスを 24 頭、(2) *B. carambolae* の雌雄それぞれ 12 頭ずつと *B. dorsalis* のオスを 24 頭、(3) *B. carambolae* の雌雄それぞれ 12 頭ずつと同種オスを 24 頭、および (4) *B. dorsalis* の雌雄それぞれ 12 頭ずつと同種オスを 24 頭である。以上 4 つの実験区のミバエをそれぞれ野外ケージに導入した。

野外ケージ (縦 2 m × 横 2 m × 高さ 2 m) は、ボゴール農科大学の野外圃場 (6°33'27.0"S, 106°43'50.0"E) に設置した。ケージの枠は木材で作成し、側面は 0.5 mm の布製のメッシュで覆い、雨がかからないようにプラスチックシートで屋根を作った。ミバエ類は寄主植物やその周辺でレックを形成し、配偶を行うことが報告されている (Segura et al.,

2007; Beneli et al., 2014)。そのため、ケージの中に高さ約 80 ～100 cm の鉢に植えられた
グァバの木を 8 本導入し、これを長さ 180 cm、横幅 60 cm、高さ 70 cm の長机の上に
置いた。さらに、長机の両脇に高さ約 2 m のゴムノキを 2 本設置した。

実験に使用するミバエのオス個体は 15:30 にケージに入れ、メス個体は 16:00 にケ
ージに入れ 20:00 まで自由に求愛・交尾させた。これら 2 種の交尾はほとんどの場合で数
時間継続するので、交尾が成立したペアは 20:00 の時点でも交尾を継続していた。これ
らの交尾ペアの数を記録したうえで交尾ペアを回収し、翌朝 5:00 に残り全てのミバエ
を回収した。回収できなかった個体は、同日の 10:00 頃に再び回収した。回収した交尾
済みメス個体はすべて 1 個体ずつ飼育容器に隔離し、1 日経過後に 2 日間グァバに産
卵させた。飼育容器は底面直径 6 cm、上面直径 10 cm、高さ 10 cm のプラスチック容器
を逆さまに向けたもので、水を含めた脱脂綿と餌を入れた。2 日後に産卵用のグァバを
回収し、産卵の有無と産卵数を確認した。また、各実験を行う前の 10:00 にケージに水
をかけて洗浄した。これらの実験はすべての実験区で 2 回おこなった。

4.2.2. 統計解析

Bactrocera carambolae と *B. dorsalis* の交尾率がそれぞれもう一方の種に影響されるか
について、二項分布を仮定した一般化線形混合モデル (GLMM) によって解析した。こ
の解析では目的変数は実験区での交尾したメスの数とし、説明変数は他種オスの有無と

した。また、変量効果として実験に使用した実験区を組み込んだ。推定値の統計的有意性については、Wald 検定を用いて評価した。この解析には R 4.2.2. (R Development Core Team, 2022) の glmmML パッケージ (Bronstöm, 2022) を用いた。ただし、*B. carambolae* については後述する通り交尾ペアが全く観察されなかったため、GLMM におけるパラメータがマイナス無限大に発散し推定値を得られないことが明らかであったため、2 反復の結果をプールした上で、交尾率と *B. dorsalis* の有無の関係を Fisher の正確確率検定を用いて調べた。この解析には R 4.2.2. (R Development Core Team, 2022)を用いた。

4.3. 結果

Bactrocera carambolae および *B. dorsalis* の野生虫を用いて、両種間にはたらく繁殖干渉の影響の定量化を行なった。同種の雌雄を導入した対照区では、*B. carambolae* のメスは導入した個体のうち 25%が交尾ペアを形成し、*B. dorsalis* のメスは導入した個体のうち約 20%が交尾ペアを形成した (表 4-1)。これに対して、*B. carambolae* のメスでは、*B. dorsalis* のオスを導入した混合区で、同種間あるいは異種間を問わず交尾は観察されず (表 4-1)、実験区の間交尾率の差は有意であった (Fisher's exact test, $p=0.04965$)。一方で、*B. dorsalis* のメスでは、*B. carambolae* のオスを導入した混合区で、約 13%の個体が同種オスと交尾ペアを形成したことが観察されたが、異種オスとの交尾は観察されなか

った (表 4-1)。実験区の間での交尾率の差は有意ではなかった (GLMM, 推定値 ± SE=0.125 ± 1.56, Wald 検定, $z=-0.768$, $p=0.443$)。同種オスと交尾ペアを形成した *B. dorsalis* のメスの平均産卵数は、対照区で 0.500 卵、処理区では 0.542 卵であった (表 4-2)。同種オスと交尾ペアを形成した *B. carambolae* のメスの平均産卵数は、対照区で 1.083 卵、処理区では交尾は生じなかったため算出できなかった (図 4-3)。

4.4. 考察

大型の野外ケージに野生虫の *B. carambolae* および *B. dorsalis* を導入し、両種間にはたらく繁殖干渉の影響を検証した。この実験では、大型の野外ケージに寄主植物を入れて野外と同じような環境を整えたのにも関わらず、ミバエの交尾率は最も高い実験区で 20%前後と低かった。過去のミバエ類の多くの研究は、実験室内で累代飼育虫を用いて行われてきた (e.g., Wee and Tan, 2000; Bo et al., 2014; Kitano et al., 2018; Verschut et al., 2018)。野生虫ではなく累代飼育虫を使う理由として、野生虫の交尾率が極端に低いことが指摘されている (Wee and Tan, 2000)。おそらく、今回の結果も、野生虫の交尾率が低いゆえに生じた可能性が推察される。しかし、交尾率が低かったにもかかわらず、野生虫でも *B. dorsalis* のオスから *B. carambolae* のメスに対して繁殖干渉が生じている傾向が検出された。Kitano et al. (2018) は、*B. carambolae* と *B. dorsalis* の間にはたらく繁

殖干渉の特徴として、繁殖干渉が同種との交尾に成功するか否かという段階で生じていること、また、*B. carambolae* が一方的に不利益を被っており、*B. dorsalis* にはほとんど影響がないことを指摘した。本研究の結果、*B. carambolae* のメスは、同種オスだけが存在するときには交尾に成功し、正常に産卵する場合があったが、異種オスが存在するとまったく交尾できなかった (表 4-1)。これに対して、*B. dorsalis* のメスは、異種オスが存在しても、交尾成功はある程度低下したが、交尾したメスの産卵成功はむしろやや高かった (表 4-2)。つまり、*B. dorsalis* のメスは弱い繁殖干渉を受けるに過ぎなかった。このことは *B. carambolae* のメスは、*B. dorsalis* のオスによって一方的に不利益を被るが、*B. dorsalis* のメスは *B. carambolae* のオスからわずかしか不利益を被らないことを示唆した。Kitano et al. (2018)の結果と、本研究の結果を総合すると、*B. dorsalis* と *B. carambolae* の野生虫でも、累代飼育虫と同じように非対称的な繁殖干渉が生じており、寄主利用に大きな影響を与えているとみなせる。

繁殖干渉が近縁種間の資源分割をもたらすことは、理論的には予測されていた (Nishida et al., 2015)。しかし、繁殖干渉による寄主特殊化を実証した研究はごく限られていた (Noriyuki et al., 2012; Ohsaki et al., 2020)。その理由として、同所的に分布する近縁種間には繁殖干渉だけでなく、群集生態学で伝統的に重視されてきた資源競争も同時に生じることが考えられる。繁殖干渉と資源競争は同じような生態学的帰結を予測するため、両者の影響を分離して評価するのが難しいことや、さらに繁殖干渉によって寄主

が完全に分割した場合には、過去に生じた寄主分割の過程を実証的に調べるのが非常に難しい。これらのことが実証研究を妨げた要因として挙げられる。実際に、繁殖干渉と寄主特殊化の関連が初めて示唆されたのは Colwell (1986) によるハチドリに寄生するダニ類の寄主特殊化の研究である。この研究では、ダニ類はハチドリに寄生するためにハチドリが訪問する植物の花を選択するだけで、寄主植物はダニの餌資源ではない。それゆえに、普遍性のない特殊な事例とみなされたのだろう。一方で、同所的に分布し、寄主植物が異なる近縁種同士では、オスの種認識のエラーから種間で配偶行動が生じることは珍しくない。例えば、ヒメシロチョウ属の *Leptidea sinapis* と *Leptidea reali* では、両種とも配偶のための種認知が不完全なため、種間で求愛行動が生じることが知られている (Friberg et al. 2008)。ミバエ類においても、*B. carambolae* と *B. dorsalis* の間で種間交尾が起きることが、実験室内・野外ともに知られていた (Wee and Tan, 2005; Schutze et al., 2013)。Kitano et al. (2018) は、累代飼育系統を用いて *B. carambolae* と *B. dorsalis* 間の繁殖干渉を実験的に調べ、*B. dorsalis* が *B. carambolae* に対して一方的に不利益を与えることを示した。本研究により、このパターンは野生虫でも同じように生じていることが明らかになった。これらの結果に基づけば、*B. carambolae* と *B. dorsalis* の寄主利用パターンはうまく説明できる。すなわち、繁殖干渉に優位な *B. dorsalis* は最適な寄主であるマンゴーを利用し、劣位な *B. carambolae* は次善の寄主であるスターフルーツやローズアップルを利用せざるを得ないということである。

以上の検討の結果、敵対的共進化説、天敵回避説、資源競争説はいずれも *B. carambolae* と *B. dorsalis* の寄主利用パターンを説明できないが、繁殖干渉説を組み込むことでうまく説明できることが分かった。すなわち、*B. carambolae* は *B. dorsalis* との繁殖干渉を避けるためにやむを得ずスターフルーツを主に利用していると考えられる。

4.5. 図表

表 4-1. 野外ケージで観察されたメスの交尾率. ケージに同種 12 ペアと同種オスもしくは異種オスを 24 頭入れて, 合計 48 頭を導入して観察を行った. 各実験区につき 2 反復を設けた. *Bc* は *B. carambolae*, *Bd* は *B. dorsalis* を表す. なお, 両種とも異種間交尾は生じなかった.

treatment		combination of pair	rate of mating pair	
♂	♀		repetition 1	repetition 2
<i>Bc</i> : <i>Bd</i>	<i>Bc</i> : <i>Bd</i>			
36:0	12:0	<i>Bc</i> ♂ - <i>Bc</i> ♀	0.167	0.250
12:24	12:0	<i>Bc</i> ♂ - <i>Bc</i> ♀	0.000	0.000
		<i>Bd</i> ♂ - <i>Bc</i> ♀	0.000	0.000
0:36	0:12	<i>Bd</i> ♂ - <i>Bd</i> ♀	0.167	0.250
24:12	0:12	<i>Bc</i> ♂ - <i>Bd</i> ♀	0.000	0.000
		<i>Bd</i> ♂ - <i>Bd</i> ♀	0.167	0.083

表 4-2. 野外ケージでの配偶行動観察に用いたメス個体の平均産卵数. 観察条件の概要と図内記号の意味は, 表 4-1 の説明を参照のこと.

treatment		combination of pair	average number of eggs	
♂ <i>Bc</i> : <i>Bd</i>	♀ <i>Bc</i> : <i>Bd</i>		repetition 1	repetition 2
36:0	12:0	<i>Bc</i> ♂ - <i>Bc</i> ♀	1.167±0.599	1.000±0.514
12:24	12:0	<i>Bc</i> ♂ - <i>Bc</i> ♀	0.000	0.000
		<i>Bd</i> ♂ - <i>Bc</i> ♀	0.000	0.000
0:36	0:12	<i>Bd</i> ♂ - <i>Bd</i> ♀	0.500±0.344	0.500±0.344
24:12	0:12	<i>Bc</i> ♂ - <i>Bd</i> ♀	0.000	0.000
		<i>Bd</i> ♂ - <i>Bd</i> ♀	0.583±0.381	0.500±0.479

第 5 章 沖縄県で発見されたナスミバエ個体群間の産卵選好性の差異

5.1. はじめに

害虫とされるミバエは広食性とみなされやすい (Vargas et al., 2015) が、実際には地域間で主要な寄主植物利用に違いがあることが多い (Clark et al., 2004)。そのため、異なる地域から害虫ミバエが侵入した場合、侵入元で利用していた主要な寄主植物に対する防除対策が必要になる可能性が高い。侵入元の主要な寄主植物を推定するためには、侵入直後のメス成虫を対象として、その産卵選好性を潜在的な寄主植物に対して調べることが必要と考えられる。

第 4 章までは、種間で寄主植物利用の異なる *B. carambole* と *B. dorsalis* を研究の対象として、その寄主利用決定要因の解明を試みた。その結果、両種の寄主植物利用が、寄主植物の栄養的な質、寄主特異的な天敵圧および繁殖干渉の 3 つの要因で説明できることを示した。ここからは種内で寄主植物利用の違いが報告されているナスミバエ *B. latifrons* を対象として寄主植物利用の違いについて探求する。まずは、沖縄の複数の *B. latifrons* 個体群が寄主植物に対する異なる選好性を持つことについて検討する。

Bactrocera latifrons はナス科の植物を中心に 50 種以上の植物を加害することが知られる (Allwood et al., 1999) ジェネラリストである。本種はもともと東南アジア、中国南

部、インド、スリランカ等を原産としており (Vargas et al., 2015)、1983 年にハワイに (Vargas and Nishida, 1985)、2006 年にはタンザニアに侵入・定着し (De Meyer, 2007; Mwatawala et al., 2007)、現在も分布を拡大している。日本においては、本種は 1984 年に与那国町で初めて発見された (金田ほか, 1985)。与那国島の個体群は 2011 年に不妊虫放飼法により根絶されたが、根絶直前の 2010 年に沖縄本島で新たに発見された。その後 *B. latifrons* は急速に分布を広げており、沖縄県のほぼ全域だけでなく、さらに分布域を北上させる状況となっている (Kohama, 2014; Taniguchi et al., 2018)。

時期をずらして与那国島と沖縄島に侵入した *B. latifrons* は野外での寄主植物利用パターンが異なることが指摘されていた。すなわち、過去に与那国島に侵入した個体群はナスやトマト、テリミノホオズキを主に利用し、キダチトウガラシをほとんど利用しない (Shimizu et al., 2007) のに対し、沖縄本島個体群はキダチトウガラシを特に多く利用する (Kohama, 2014)。これに加えて、*B. latifrons* の与那国での根絶 (2011 年) と沖縄本島への侵入の時期 (2010 年) が近いことや、与那国と沖縄本島の距離が 600 km 以上も離れていることを考慮し、本研究では両島の個体群はそもそも侵入源が異なるという仮説を立てた。幸いなことに、かつて与那国島に侵入した個体群も、沖縄島へ侵入した個体群も、沖縄県農業研究センターで累代飼育され系統保存がなされている。そのため、この両累代飼育系統を用いれば、両系統が本来持っていた寄主植物への産卵選好性を推定できる可能性が高い。そこで本研究では、両累代飼育系統を用いて、その寄主植物選

好性を調べ、それが野外での寄主植物利用と合致するかどうかを定量的に評価した。

5.2. 材料と方法

5.2.1. 各個体群のナスミバエの産卵選好性

本研究では、沖縄県農業研究センターで累代飼育されていた根絶前の与那国個体群と、現在の沖縄島個体群を供試虫として用いた。根絶前の与那国個体群は 2000 年 11 月に与那国島で採集された個体に由来する累代飼育 162 世代目であり、現在の沖縄島個体群は 2010 年 12 月に沖縄島で採集された個体に由来する 76 世代目であった。両個体群はともに沖縄県農業研究センターのミバエ大量増殖施設 (室温: $25\pm 1^{\circ}\text{C}$ 、相対湿度: 60 ~ 70%、日長: 15L : 9D) で飼育されていた。両個体群の幼虫はともに人工飼料 (表 1) で飼育され、メス成虫の採卵には産卵を促すためにトマトジュースを利用している。人工飼料は、ウリミバエの大量飼育用に開発されたもの (Nakamori et al., 1992) を、幼虫期間が長い *B. latifrons* 用に保存料として p-ヒドロキシ安息香酸メチルを加えて改良したものである。

実験では、この飼育虫の蛹を両個体群とも 300 頭程度とり、それぞれガラスシャーレの上に静置し、水、成虫飼料 (粗糖+酵母エキス (AY-80)+水を混ぜたもの) とともに金属製の網ケージ (30×30×45 cm) に入れた。羽化した個体を 3 日以内に雌雄を分けて

それぞれ別のケージに水、ミバエ用の餌とともに入れて、未交尾の状態を維持した。

実験は室温 $25\pm 1^{\circ}\text{C}$ 、相対湿度 60~70%、15L:9D に設定された実験室内で行った。午前 9:00 (明期開始から 5 時間後) から金属製の網ケージ (30 ×30 ×45 cm) に水、成虫飼料および、羽化後 2 週間以上経過し性成熟したオス 20 個体とメス 20 個体を入れた。

B. latifrons は日没直前から配偶活動を開始するため、暗期開始時間である 19:00 から飼育ケージ内を観察し、未交尾の個体を取りのぞいた。翌朝 9:00 に飼育ケージからメス個体のみを取り出し、実験装置に 1 個体ずつ隔離した。

実験装置はプラスチックカップ (直径 13 cm×深さ 9 cm) を以下のように改修して作成した。底面には直径 10 cm の穴をあけ、その穴の部分を覆うようにメッシュ (目合い: 2 mm) を貼った。側面には 2 ヶ所、直径 10 mm の穴を開けた。この装置を逆さまにして実験装置とした (図 5-1)。側面の穴からは、吸水させた脱脂綿およびミバエ成虫用の餌を与えた。

メス個体を隔離した翌日の 10 時 (明期開始から 6 時間後) にナス (成熟果, 沖縄県産)、トマト (成熟果, 沖縄県産)、ピーマン (成熟果, 沖縄県産)、キダチトウガラシ (成熟果, 沖縄県産) の果実片 (1.5 cm×1.5 cm) を底面の上に設置した。果実片はあらかじめピンセットを用いて産卵用の穴を 2 箇所空けておき、果皮面を上にして静置した。その後、13:00 (明期開始から 9 時間後) から *B. latifrons* の産卵行動を 1 時間観察した。産卵行動は *B. latifrons* が果実片上で産卵場所を探索する行動の回数および各果実片に

産卵管の差し込みを行った回数に分けて記録した。17:00 (明期開始から 13 時間後) に実験を終了し、その後、各果実片に産み付けられた卵の数を計数した。

5.2.2. 統計解析

Bactrocera latifrons が各果実片に対して行なった産卵行動 (産卵場所を探索する行動の回数、各果実片に産卵管の差し込みを行った回数) および各果実への産卵数について Steel-Dwass 検定で果実間の多重比較を行なった。パラメトリック法による比較を行わなかったのは、データセットが正規分布とは有意に異なっており (Shapiro-Wilk 検定, $p < 0.05$)、パラメトリック法を行うための条件が満たされていなかったためである。この解析には R (ver. 4. 0. 3) (R Development Core Team, 2014) の NSM3 パッケージ (Schneider et al., 2020) を用いた。

5.3. 結果

沖縄県農業研究センターの沖縄島産、与那国島産それぞれの累代飼育 *B. latifrons* にピーマン、キダチトウガラシ、トマト、ナスを提示し、その産卵選好性を調べた。与那国島産の累代飼育系統では、産卵場所を探索する行動の回数は、ナスが最も多く (Steel-Dwass 検定, $p < 0.05$)、次いで、トマト、ピーマン、キダチトウガラシであった (図 5-2)。

各果実片に産卵管の差し込みを行った回数はナス、トマト、ピーマンの順に多かったが有意差はなかった(図 5-3)。キダチトウガラシに産卵管の差し込みをした個体はいなかった(図 5-3)。各果実での産卵数はナスが最も多く(Steel-Dwass 検定, $p < 0.05$)、トマト、ピーマンの順でキダチトウガラシには産卵がなかった(図 5-4)。一方、沖縄島産の累代飼育系統では、産卵場所を探索する行動の回数は、トマトが最も多く(Steel-Dwass 検定, $p < 0.01$)、次いでナス、ピーマン、キダチトウガラシの順だった(図 5-2)。産卵管の差し込みを行った回数もトマトが最も多く(Steel-Dwass 検定, $p < 0.05$)、ナス、ピーマン、キダチトウガラシの順に多い傾向であった(図 5-3)。産卵数はトマトが最も多く(Steel-Dwass 検定, $p < 0.01$)、ナス、ピーマン、キダチトウガラシにはほとんど産卵がなかった(図 5-4)。

5.4. 考察

先行研究により、1984 年に与那国島で発見された *B. latifrons* と 2010 年に沖縄島で確認された *B. latifrons* は寄主植物利用が異なることが指摘されていた(小濱, 2014)。寄主植物調査では与那国の個体群はナスやトマト、テリミイヌホオズキを多く利用し、キダチトウガラシをほとんど利用しなかった(Shimizu et al., 2007)。一方で、沖縄島で確認された個体群はキダチトウガラシを特に多く利用した(小濱, 2014)。本研究では、これ

らの個体群の累代飼育虫を用いることによって、選好性を定量的に評価した。その結果、与那国島の個体群はナスを最も好み、沖縄島の個体群はトマトを最も好むことがわかった (図 5-2, 5-3, 5-4)。このことから、与那国島の個体群は寄主植物調査に準ずる選好性を示したことがわかった。すなわち、ナスに選好性があり、キダチトウガラシに産卵しなかった。一部の個体は、キダチトウガラシの果実片上で探索行動を行ったが、産卵管をつきたてる行動はみられなかった。一方で、沖縄島の個体群は寄主植物調査とは違う傾向を示した。沖縄島の個体群はトマトを最も好み、キダチトウガラシをほとんど利用しなかった。

沖縄島の個体群において、野外で行われた過去の寄主植物調査 (小濱, 2014; 沖縄県防除技術センター, 2022) と実験の結果が異なった理由について以下に考察する。第 1 の理由として、メスの産卵選好性と幼虫の発育に最適な寄主植物が一致しない可能性が考えられる。トマトの成熟果を与えると幼虫の死亡率が高くなることが経験的に言われている (沖縄県農業研究センター, 未発表)。そのため、トマトを利用した個体の多くが死亡することにより、結果的にキダチトウガラシから多く出現したという可能性が考えられる。昆虫と寄主植物の関係の研究では、メス成虫が自由に産卵植物を選択できるならば、メス成虫は幼虫の発育や生存にとって好適な寄主に産卵すると予測されてきた (Thompson, 1988)。この予測が妥当ならば、与那国個体群にとってはナスが、沖縄個体群にとってはトマトが、幼虫の発育と生存にとって最も好適な寄主植物になるだろう。

今後、本研究で調べた寄主果実での *B. latifrons* 幼虫の成長パフォーマンスを調査することで、予想の検証をする必要がある。

第2の理由として、累代飼育の過程で寄主植物に対する選好性が意図しない人為選択によって変わってしまった可能性がある。本研究で実験に用いた累代飼育系統では、産卵を促すためにトマトジュースを使用していた。そのため、トマトに対する産卵選好性が選択されて高まった可能性がある。しかし、以下の3つの理由からその可能性は低いと考えている。沖縄島個体群をピーマンで飼育して、予備的に産卵選好性実験を行なった時も、トマトを最も好んだので(松浦・久岡, 未発表)、ピーマンに対する選好性は高まらなかったことになる。次に、与那国個体群も採卵を促すのにトマトジュースを利用して累代飼育されていたが、トマトではなくナスに対する選好性が最も高かった。これらの結果から考えると沖縄島の個体群でのみ、人為選択によりトマトに対する選好性が高まった可能性は低く、むしろ沖縄島の個体群ではもともとトマトに対する選好性があった可能性が高いと考えられる。3つ目の理由として、これらの野菜の栽培方法の違いが関係している可能性が考えられる。経済栽培されているトマトやピーマン、ナスなどは、通常温室で栽培され、害虫防除のために農薬が使用されているが、キダチトウガラシは基本的に農薬を使うことのない家庭菜園で栽培されている(谷口ほか, 2018; 沖縄県防除技術センター, 2022)。使用されている農薬はミバエ類を対象としたものではないが、*B. latifrons* はこれらに対して高い感受性を示す(谷口ほか, 2018)。そのため、経

済栽培されている野菜を利用した個体は防除されて出現せず、結果的にキダチトウガラシから多く出現しているという可能性が考えられる。しかしながら、同様のことは与那国島の野生個体群についても言える。加えて、寄主果実調査では上記の様なバイアスを排除するために、果実の採集は基本的に防除が行われていない庭木や家庭菜園で行われている (沖縄県防除技術センター, 未発表)。

以上の理由から、沖縄島の個体群で寄主植物に対する選好性が過去の寄主植物調査 (小濱, 2014; 沖縄県防除技術センター, 2022) と今回の実験で異なったのは、選好性が実際に変化したと考えるほうが合理的ではないだろうか。 *Bactrocera latifrons* はその名前通り一般的にナス科の植物を多く加害しているものの、潜在的に幅広い寄主植物を利用できる (Allwood et al., 1999)。原産地のひとつである東南アジアでは寄主植物はナス科が大半であるものの、その他にミカン科の植物やフトモモ科の植物等が含まれている (Allwood et al., 1999)。タンザニア、ハワイ、与那国島などの侵入地では *B. latifrons* がウリ科の植物を加害する事例が多く報告されている (Liquidó, 1994; Shimizu et al., 2007; Mziray et al., 2010)。しかし、東南アジアでの調査ではウリ科の植物も多く調査されているにも関わらず、*B. latifrons* の寄生は観察されていない (Allwood et al., 1999)。また、沖縄本島では、*B. latifrons* の近年の急速な分布拡大と棲息密度の増大に伴って、マンゴーやグアバといった熱帯果樹にも寄生するようになった (沖縄県防除技術センター, 2022)。これらのことは、*B. latifrons* が潜在的に持つ幅広い寄主範囲が、棲息地ごとに異

なる何らかの要因で制限されていることを示唆している。本研究の産卵選好性実験で対象とした *B. latifrons* 個体群は侵入初期から同一条件で長期間人工飼料を用いて累代飼育されてきたものである。そのため、両個体群の選好性の違いは原産地での寄主利用の状態を反映した結果である可能性が考えられた。

5.5. 図表

表 5-1. ナスミバエの幼虫用人工飼料の材料組成.

Ingredient	Quantity
Wheat bran	294.00 g
Defatted soybean meal	65.10 g
Beer yeast	65.10 g
Crude sugar	126.00 g
Sodium benzoate	1.06 g
Methyl p-Hydroxybenzoate	3.16 g
Coarse tissue paper	48.20 g
Hydrochloric acid (HCl) (3.5%)	100 ml
Distilled water	1400 ml
Total	2.10 kg

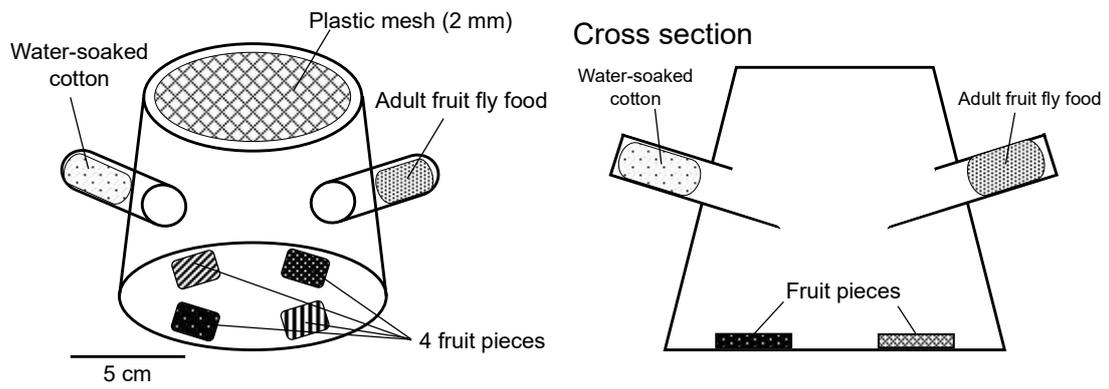


図 5-1. 産卵選好性を観察するための実験装置. 底面に, 4 つの果実片 (トマト, ナス, ピーマン, キダチトウガラシ) を静置した. 側面の二つの穴から水とミバエ用の餌を与えた.

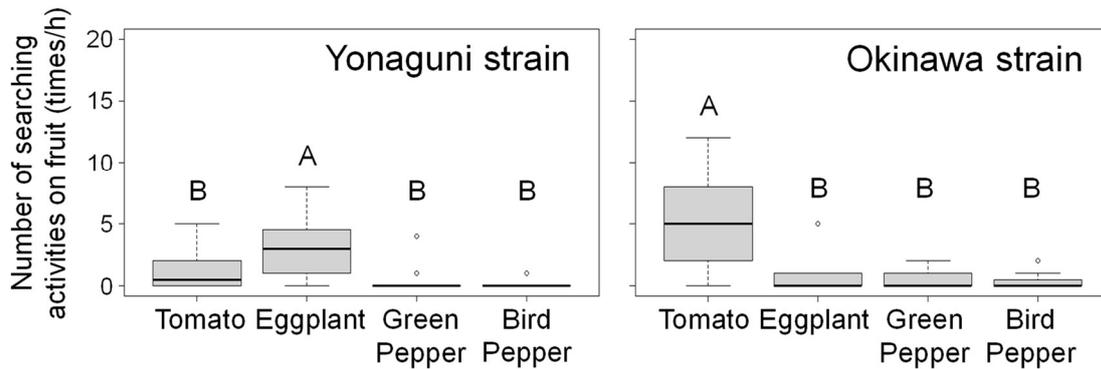


図 5-2. 与那国個体群および沖縄個体群のメスが、同時に提示された 4 つの果実片 (トマト, ナス, ピーマン, キダチトウガラシ) 上で産卵のための探索行動を行なった回数を比較した. 図中の太線は中央値を, ボックスの上下はそれぞれの四分位点を表す. また, バーは四分位点から 1.5 倍の範囲内にある最大値および最小値を, 丸いシンボルは四分位点から 1.5 倍の範囲外にある値 (外れ値) を表す. 異なるアルファベットを付した区間に有意な差があった (Steel-Dwass 検定, 与那国個体群: $p < 0.05$, 沖縄個体群: $p < 0.01$).

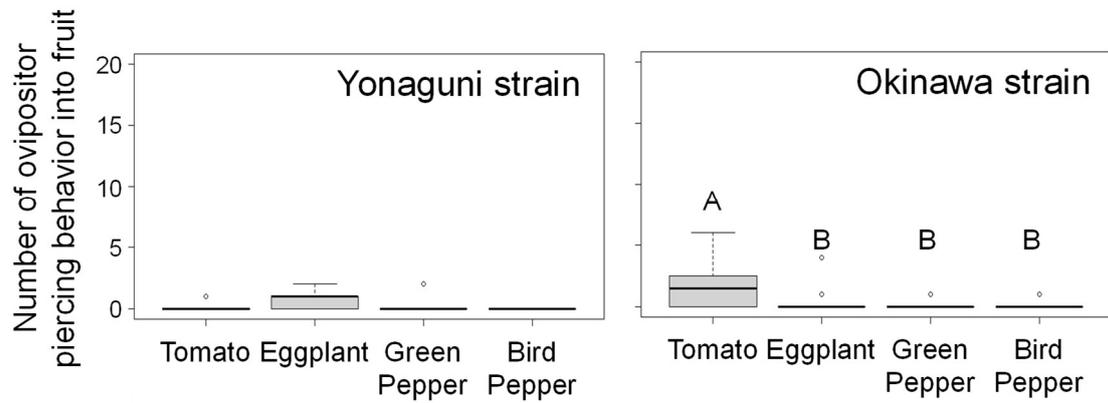


図 5-3. *Bactrocera latifrons* 与那国個体群および沖縄個体群のメスが、同時に提示した4つの果実片(トマト、ナス、ピーマン、キダチトウガラシ)上で、果実に産卵管を突き刺す行動を行なった回数を比較した。箱ひげ図の詳細については、図 5-2 の説明を参照。異なるアルファベットを付した区間に有意な差があった (Steel-Dwass 検定, $p < 0.05$).

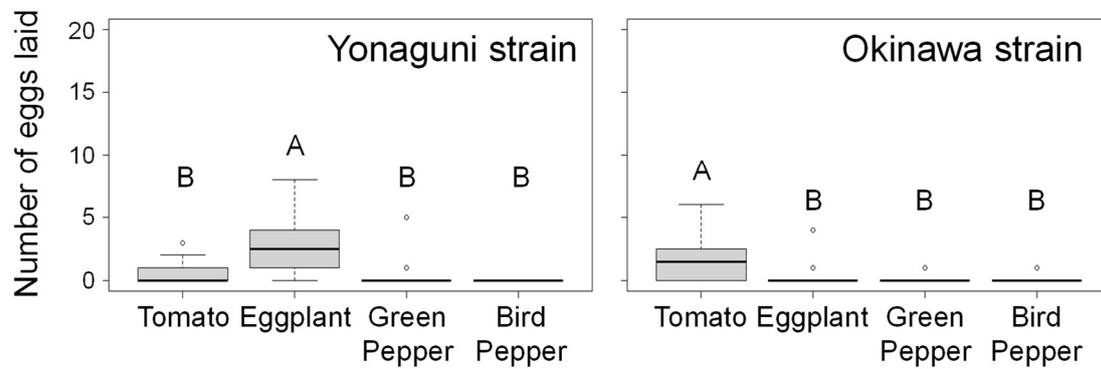


図 5-4. *Bactrocera latifrons* 与那国個体群および沖縄個体群のメスが、同時に提示した4つの果実片(トマト、ナス、ピーマン、キダチトウガラシ)に産み付けた卵の数を比較した。箱ひげ図の詳細については、図 5-2 の説明を参照。異なるアルファベットを付した区間に有意な差があった (Steel-Dwass 検定, 与那国個体群: $p < 0.05$, 沖縄個体群: $p < 0.01$).

第6章 沖縄県に侵入したナスミバエの系統解析

6.1. はじめに

グローバル化が進むにつれ、地球規模での人と物の移動はますます活発になっている。地球規模での人と物の移動は生物の分布拡大の主因の一つになっており、特に植物の移動と共に多くの昆虫がその分布を広げてきた (Pimentel et al., 2001)。物流を伴う侵入は、水面下で進んでいくことが多いため、侵入生物の実態把握には遺伝解析が効果的であるだろう。分子遺伝マーカーを用いて、侵入集団の遺伝的構造を比較することで、侵入集団の由来や侵入経路の特定につながることもある (Barr et al., 2014)。

日本の南西端に位置する沖縄県では、その地理的な条件から熱帯地域からの侵入種が数多く報告されている (e.g., Morimoto and Kiritani, 1995; Kiritani, 1998)。たとえば、ミカソコミバエ *Bactrocera dorsalis* (Ohno et al., 2009) やナスミバエ *B. latifrons* (Shimizu et al., 2007)、*Zeugodacus synnephes* (Hendel, 1913) (Ohno and Tamura, 2008)、ウリミバエ *Z. cucurbitae* (Kakinohana et al., 1997)、セグロウリミバエ *Zeugodacus tau* (Walker, 1849) (Ohno et al., 2008) などが過去に侵入している。特に *B. dorsalis* と *Z. cucurbitae* は南西諸島に定着し、大きな被害をもたらした (Yoshizawa, 1997)。*Bactrocera dorsalis* は雄除去法により 1986 年に (Koyama et al., 1984)、*Z. cucurbitae* は不妊虫放飼法により 1993 年に根絶され

たが (Kakinohana et al., 1997)、本章の研究対象である *B. latifrons* は現在でも沖縄県全域に蔓延している (小濱, 2014; 谷口ほか, 2018; 沖縄県病害虫防除技術センター, 2022)。

第5章で、沖縄諸島に侵入したナスミバエ *B. latifrons* が異なる寄主選好性を持つことが示唆された。ミバエ類の国内への侵入は、物の輸入や旅行者による持ち込み、および日本周辺の生息地域からの飛来によると考えられている (桐谷, 2000; Iwaizumi, 2004; 大塚ほか, 2018)。そのため、日本に侵入してくる害虫ミバエの分布域は広範囲におよぶ (Iwaizumi, 2004)。害虫ミバエ類はさまざまな寄主植物の利用報告があるため広食性種とされるものの、実際には地域間で主に利用する寄主植物に違いがあることが多い (e.g., Clarke et al., 2005; De Meyer et al., 2015)。そのため、侵入種の由来する地域を特定できれば、有効な防除策の策定が期待できる。現在、遺伝情報を用いた解析は、このためのもっとも有効な手法である (西川ほか, 2009; Barr et al., 2014)。そこで、本章では、寄主選好性の異なる個体群の侵入元が実際に異なっているかどうかを系統地理学的解析により検討する。

Bactrocera latifrons は2回にわたって沖縄県に侵入・定着した (金田ほか, 1985; 小濱, 2014)。1回目の侵入は1984年に与那国町で発見された (金田ほか, 1985) が、2011年に不妊虫放飼法により根絶された (福ヶ迫・岡本, 2012)。2回目の侵入は与那国島での根絶事業中の2010年に沖縄本島で新たに発見された (小濱, 2014)。その後 *B. latifrons* は沖縄県の全域へと急速に分布を広げるだけでなく、さらに分布域を北上させている (小

濱 2014; 谷口ほか, 2018; 沖縄県病害虫防除技術センター, 2022)。

この 2 つの侵入個体群は野外での寄主植物調査から寄主利用のパターンが異なることが指摘されていた (小濱, 2014)。実際に、2 つの個体群で産卵選好性を比較したところ、両個体群は異なる選好性を示した (第 5 章; Hisaoka et al., 2023)。また、*B. latifrons* の与那国島での根絶事業中 (2011 年) に沖縄本島への侵入 (2010 年) が生じたことや (小濱, 2014)、与那国島と沖縄島の距離が 600 km 以上も離れていることを考慮すれば、両島の個体群は独立に侵入源が異なる地域から侵入した可能性が高い。そこで本研究では、与那国島で根絶前に発見された個体群と沖縄島で発見された個体群が遺伝的に別の系統であるかを分子系統学的手法を用いて検証した。これに加えて、沖縄県全域で採集された過去 20 年間の *B. latifrons* の標本を用いて遺伝解析を行うことで、両個体群の現在の分布や遺伝的多様性が異なるのかを検証し、どのように本種が侵入し、分布拡大をしたのかを推定した。

6.2. 材料と方法

本研究では、沖縄県全域で採集された *B. latifrons* の生体・乾燥および液浸標本の 230 個体を利用した。これらのサンプルは沖縄県病害虫防除技術センター、沖縄県農業研究センターおよび琉球大学熱帯生物圏研究センターから提供をうけた。併せて沖縄県病害

虫防除技術センターに保管されていたハワイ産 *B. latifrons* の液浸標本 14 個体をサンプルとして利用した。これらの *B. latifrons* はトマト、キダチトウガラシ、テリミノイヌホオズキ、キダチイヌノホオズキ *Solanum spirale* auct. non Roxb.、セイバンナスビ *Solanum torvum* Sw.、ピーマン、オキナワスズメウリ *Diplocyclos palmatus* (L.) C. Jeffrey に由来している (表 6-1)。また、サンプルの中には沖縄県農業研究センターで累代飼育されていたものも含まれている。

乾燥・液浸標本は全身から、生体標本については、腹部消化管を摘出して DNA 抽出を行なった。DNA 抽出作業は Gentra Puregene Tissue Kit あるいは QIAamp DNA mini (QIAGEN, Venlo, Netherland) を付属プロトコルに従って行った。対象とする遺伝領域はミトコンドリア遺伝子である cytochrome *c* oxidase subunit II (COII, 576 base pairs [bp])、NADH-ubiquinone oxidoreductase chain 4 (ND4, 669 bp)、核遺伝子の *cryptochrome 1* (*cry1*, 700 bp) である。COII については一般的に用いられるフォワードプライマー mtD13、リバースプライマー mtD20 を、ND4 および *cry1* についてはミバエ類に特異的なプライマーを新規にデザインしてそれぞれ Teph_ND4F1_v2、Teph_ND4_R1_v2、*cry1* は *Bactrocera_cry_F1*、*Bactrocera_cry_R1* として使用した (表 6-2)。PCR 反応は BIOTAQ™ DNA Polymerase (Meridian Bioscience, Memphis, TN, USA) あるいは TaKaRa Ex Taq I (TaKaRa Bio Inc., 滋賀) を添付プロトコルに従って、1 反応あたり 10 μ L で行った。得られた PCR 生成物に対して Exonuclease I (*E. coli*) (New England BioLabs Inc., Ipswich, MA,

USA) および Alkaline Phosphatase (Shrimp) (SAP) I (TaKaRa Bio Inc., 滋賀) で精製し、SuperDye™ v3.1 Cycle Sequencing Kit (AdvancedSeq, Pleasanton, CA, USA) および DNA シーケンサーABI PRISM 3130xl Genetic Analyzer (Thermo Fisher Scientific, Waltham, MA, USA)によりダイレクトシーケンス解析を行なった。得られたシーケンス配列の中から採集地、寄主植物、ミトコンドリアおよび核の遺伝配列の多型情報に従って代表的なサンプルを選定した (表 6-3)。これらの代表サンプルに対しては、追加で cytochrome *c* oxidase subunit I (COI) 領域 (1203 bp) の配列 (フォワードプライマー; LCO149011、リバースプライマー; P2V2)(表 6-2) を決定し、すでに公開されているほかの地域 (マレーシア、イタリア、ハワイ) の配列との比較解析に用いた。

得られた塩基配列のマルチプルアラインメントは、MEGA11 (Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 11) (Tamura et al., 2021) のソフトウェアパッケージ内のプログラム MUSCLE (10) (Edgar, 2004) で作成した。曖昧な塩基配列の部位は、遺伝子解析ソフト CLC Main Workbench (QIAGEN, Venlo) および MEGA11 を用いて手動で修正あるいは削除した。分子系統解析は、代表的な配列をもつ種 (表 6-3) および Genbank に登録されている世界各地の *B. latifrons* の配列 (イタリア: MZ621833, MZ621834, MZ621835; マレーシア: FJ903490, JX129505, KT881556; 中国: MG020799; 与那国: AB687549) とその近縁種の配列 (*B. albistrigata*: MH374118; *Bactrocera arecae* (Hardy and Adachi, 1954): KR23325; *Bactrocera frauenfeldi* (Schiner, 1868): MZ520731; *Bactrocera limbifera* (Bezzi,

1919):NC037722) を対象として行なった。シーケンス解析で得られた COI、COII、ND4 の配列を結合することで、近縁な集団間の異なるハプロタイプを検出する分解能を向上させるとともに、報告ごとに異なる単一の遺伝子断片のみ登録されていた国外集団の配列も取り入れた。分子系統解析を行うにあたり、まず ModelTest-NG v0.1.7 (Darriba et al., 2020)により、修正済み赤池情報量基準に基づいて解析した結果、それぞれ負の対数尤度の最も低い塩基置換モデルを最良として選択した (COI: TIM2+G, COII: TN93+G, ND4: TPM2uf+I)。分子系統解析プログラム RAxML-NG (Kozlov et al. 2019) により 3 つの遺伝子を結合した配列を用いてランダムに最尤系統樹を 20 回構築したのち、ブートストラップテストを 1000 回行なった。

また、長期間の保存により DNA の劣化、分解により PCR 増幅に失敗した一部のサンプルについては COI、COII、*cry1* の短い領域 (300~500bp) を対象に再度 PCR 反応を行い、増幅が確認できた場合に再度ダイレクトシーケンス解析を行なった。この時使用した COI のフォワードプライマーは LCO1490、リバープライマーは HCO2198、COII はそれぞれ Bla_COII_F1、Bla_COII_R1、*cry1* はそれぞれ Bactrocera_cry_F1、Bactrocera_cry_R2 および Bactrocera_cry_F2、Bactrocera_cry_R1 である (表 6-2)。配列を決定できた標本に関しては上述の手法で決定した配列と多型領域を比較することで、共通の配列をもつグループに分類した。

6.3. 結果

沖縄県全域で採集された *B. latifrons* の生体・乾燥および液浸標本およびハワイ産のナスミバエの液浸標本から DNA 抽出を行なった。抽出した DNA からミトコンドリア COII 領域、ND4 領域、COI 領域の DNA シーケンス解析により、*B. latifrons* の遺伝配列の一部を決定した。その結果、得られた配列は大きく三つのパターンに分かれた。この変異パターンは COII 領域で 5 座位 (表 6-3)、ND4 領域で 8 座位(表 6-4)、COI 領域で 13 座位 (表 6-5) が検出された。与那国島で採集された多数のサンプルおよび 2012 年、2013 年、2015 年に沖縄島で採集されたそれぞれ 1 サンプル (サンプル番号: H173 (2012 年), H175 (2013 年), A006 (2015 年)) が共通した配列を示した (表 6-6)。一方で、先の 3 サンプルを除く沖縄県全域で採集されたサンプルおよび与那国島で採集された 14 サンプル (サンプル番号: H007, H009, H039, H106, H107, H108, H109, H110, H111, H139, H143, H145, H155, 407) が上と異なる共通した配列を示した (表 6-6)。

Bactrocera latifrons のミトコンドリア遺伝子 COI 領域、COII 領域および ND4 領域の配列を決定し、最尤法系統樹を作成した。この系統樹には沖縄県全域で採集された *B. latifrons* から選出した代表的な配列をもつ 25 サンプル (表 6-3)、および GenBank に登録されていた世界各地の *B. latifrons* とその近縁種の配列、合計 12 サンプルが含まれている。作成した系統樹から *B. latifrons* は大きく 2 つの系統群に分かれることがわかつ

た (図 6-1)。1 つ目のクレード (ブートストラップ支持率 100%) は与那国島で採集された個体のみを含んでいた (以下、ハプロタイプ A) (図 6-1)。2 つ目のクレードは与那国島を除く沖縄県で採集されたサンプルおよび与那国島で採集された 6 サンプルを含んでいた (図 6-1)。後者のクレードにはイタリア、ハワイ、マレーシア、中国の配列も含まれていた (図 6-1)。マレーシアの 1 配列と中国の 1 配列は 82%のブートストラップ確率で、他の配列と分岐した。残りの配列は 95%の高い支持率でマレーシアと沖縄 (以下、ハプロタイプ B)、イタリアで形成される大きなクレードとハワイのクレード (以下、ハプロタイプ C) に分岐した (図 6-1)。前者のクレードはさらに 77%のブートストラップ確率でハプロタイプ B とイタリア集団に分岐した。それぞれのハプロタイプの地理的な分布をみると、ハプロタイプ A は与那国島と 2015 年以前の沖縄本島に少数存在し、それ以降の沖縄本島と残りのすべての島ではハプロタイプ B に属していた (図 6-2)。

また、核遺伝子の *cry1* についてダイレクトシーケンス解析を行った結果、10 個体以上で変異がみられた 5 座位を抽出した (表 6-7)。そのうち 2 座位に関してはミトコンドリア遺伝子で同定されたハプロタイプ A とハプロタイプ B の間で明確な違いがあった。主にハプロタイプ A はその 2 つの一塩基多型 (SNP) が存在する座位においてヘテロ接合を示した (以下、ジェノタイプ A)。その一方で、ハプロタイプ B は同じ 2 塩基がホモ接合であった (以下、ジェノタイプ B)。具体的には、配列を決定したはじめの座

位から 261 番目の塩基がジェノタイプ A では C、G または S (C と G のダブルピーク) となっていた (表 6-7)。また、ジェノタイプ A の 438 番目の塩基は A、G または R (A と G のダブルピーク) となっていた (表 6-7)。それに対して、ジェノタイプ B では 261 番目の塩基が C、438 番目の塩基は G を示した (表 6-7)。また、2012 年と 2013 年の沖縄島および 2020 年の石垣島の各 1 サンプルは同じ集団の他の全ての個体がジェノタイプ B と判定された中で、例外的にジェノタイプ A を示した。

ここまでの解析で、2 つの異なるクレードに属する個体が混在していた与那国島に注目し、それぞれの遺伝型の出現頻度の年ごとの変遷を追ったところ、ミトコンドリアでは、根絶前の 2004 年のすべての個体および再侵入後の 2018 年、2019 年の個体がハプロタイプ A であった。その後、2020 年にハプロタイプ B が出現し、43% がハプロタイプ B になった (図 6-3)。2021 年も 42% がハプロタイプ B であった。核遺伝子による解析では、2018 年には既に 31% がジェノタイプ B を示し、2019 年では 43% まで増加し、2020 年も 43% であった (図 6-3)。しかし、2021 年には 25% にまで減少した (図 6-3)。

6.4. 考察

ナスミバエの系統解析

沖縄県全域で採集された *B. latifrons* について、ミトコンドリアの COI 領域、COII 領

域および ND4 領域、3 つの配列の一部を用いて分子系統解析を行なった。その結果、大きく 2 つの系統に分かれることがわかった (図 6-1)。与那国島で初めて発見された個体 (根絶事業前の 2004 年のサンプル) はハプロタイプ A を示した。ハプロタイプ A は、今回比較した海外のサンプル (イタリア、ハワイ、マレーシア、中国) と類似した配列ではなく、それらとは別の場所に由来すると考えられた。一方で、2016 年以降に沖縄県全域で採集された個体はすべてハプロタイプ B を示した。ハプロタイプ B はイタリア、マレーシア、ハワイ産の個体と近縁であり、ハプロタイプ A とは系統的にみても明らかに区別できる遺伝型であった。このことから沖縄島はもちろん、イタリアやハワイに侵入した個体群もマレーシアやその付近の東南アジア諸国から侵入した可能性が考えられる。

また、核遺伝子の *cry1* についてヘテロ接合度の解析を行った結果、10 個体以上で変異がみられた 5 座位を抽出した (表 6-7)。抽出した 5 座位のうち 2 座位に関しては、ハプロタイプ A におけるヘテロ接合性が維持されていた (表 6-7)。そのため、ジェノタイプ A はジェノタイプ B より集団内の遺伝的多様性が高く、複数の遺伝的背景をもつ個体同士が何度も交配している可能性が高い。それを裏付けるように特に与那国島においてハプロタイプとジェノタイプの型が一貫しておらず、両者の遺伝子流入がみられた (図 6-3)。一方で、ハワイ由来の累代飼育虫では検出された SNP のパターンの多様性が少ない (表 6-7)。つまり、与那国島では複数の由来を持つ集団が繰り返し侵入して混成

しており、それに反して沖縄県全体では画一的なジェノタイプ B が現在優占的に繁殖していると考えられた。

沖縄県へのナスミバエの侵入

本研究で得られた、遺伝学的解析の結果を踏まえて沖縄県の *B. latifrons* の動態を時系列に整理すると下記のようなになる: 1984 年に *B. latifrons* のハプロタイプ A が与那国島で発見された。これらの個体はナスを選好し (第 5 章)、野外でもナスを中心に利用しており、キダチトウガラシをほとんど利用しなかった (小濱, 2014)。2011 年には不妊虫放飼法によりハプロタイプ A が根絶されたが、直前の 2010 年に沖縄本島へ *B. latifrons* のハプロタイプ B の侵入が確認された。ハプロタイプ B はハプロタイプ A がほとんど利用しなかったキダチトウガラシを多く利用したため (沖縄県病害虫防除技術センター, 2022)、本格的な防除対策に取り組む前に急速に県内全域に分布拡大して、2018 年には与那国島にも侵入した。しかしながら、本研究により同時期の少し前にハプロタイプ A も与那国島に再度出現していた。両遺伝型は現在も与那国島に共存しており、交雑している。また、現在の与那国島ではハプロタイプ B の個体だけでなく、ハプロタイプ A の個体もキダチトウガラシも利用するようになったことから交雑が寄主選好性に影響を与えたことが示唆される (表 6-6)。

次に、2 つのハプロタイプが出現した与那国島におけるそれぞれの系統の変遷を追っ

たところ、ミトコンドリアでは根絶前の 2004 年のすべての個体および再侵入後の 2018 年、2019 年の個体はハプロタイプ A であった。その後 2020 年にハプロタイプ B が出現し、約 40%がハプロタイプ B になった (図 6-3)。核遺伝子で変遷を追うと 2018 年には 31%がジェノタイプ B を示し、2019 年では 43%まで増加した (図 6-3)。2021 年には 25%の割合でジェノタイプ B が出現していた (図 6-3)。これらのことから、2018 年に侵入したジェノタイプ B が先住のジェノタイプ A と交雑し、ジェノタイプ B の割合が徐々に大きくなっていることが示唆された。ただし、2021 年には再びジェノタイプ A が増加しているため、両ハプロタイプの侵入歴および交雑の実態は未だに不明である。ハプロタイプ B にハプロタイプ A の遺伝子が流入しているだけで、表現型はよりハプロタイプ B 化しているのかもしれない。

2012 年と 2013 年、2015 年の沖縄島ではそれぞれ 1 サンプルずつハプロタイプ A が出現した (表 6-6)。また、2012 年、2013 年の沖縄島の 1 サンプルずつ、および 2020 年の石垣島の 1 サンプルはジェノタイプ A を示した (表 6-6)。そのため、沖縄島には少数ながらハプロタイプ A の *B. latifrons* が生息していたことが示唆される。ハプロタイプ A が沖縄島で検出された理由として二つの可能性が考えられる。一つの可能性は、原産地から与那国島に侵入したのと同じような経路で沖縄島に侵入したか、あるいは与那国島から直接侵入した可能性である。ただし、2020 年以降は 41 サンプルと他の年よりも多くシーケンス解析を行なったが、ハプロタイプ A を示す個体は検出できな

った。そのため、仮に与那国島から侵入があったとしても少数で多くは定着できていないと考えられる。もう一つの可能性として、ハプロタイプ A の *B. latifrons* が 2010 年に発見される前に少数ながら沖縄島に侵入・定着していた、もしくは在来種であることが考えられる。ハプロタイプ A を示す与那国の個体群はテリミノイヌホオズキやオキナワズメウリといった野生寄主植物を多く利用する (小濱, 2014)。ただし、*B. dorsalis* や *Z. cucurbitae* の根絶前はそれらの防除のために多く寄主植物調査がなされてきたが (Kakinohana et al., 1997)、1984 年に与那国島で発見されるまで *B. latifrons* は出現しなかった点には注意が必要である。また、石垣島のサンプルで検出したジェノタイプ A の個体は地理的に近い与那国島からの持ち込みや飛来という可能性もある。

現時点ではデータが十分でないが、沖縄島にもかつてハプロタイプ A の個体が定着または侵入していたことが示唆された。しかし、過去 4 年以内の琉球列島の島々に侵入した *B. latifrons* のスクリーニング調査では、与那国島以外でハプロタイプ A を示す個体は見つけられなかった。そのため、ハプロタイプ B をもつ個体群がなんらかの適応的に有利な形質を持つことによりハプロタイプ A をもつ個体群を排除している可能性が考えられた。ハプロタイプ B の個体群がハプロタイプ A の個体群を排除する機構をもっていると考えると与那国島以外にハプロタイプ A の個体群が広がっていないことも説明できる。また、ハプロタイプ A が多く検出された与那国島でも 2018 年～2020 年までは急激なハプロタイプ B の遺伝子浸透がみられた。この現象もハプロタ

イプ B の個体が与那国島に少数侵入したことで説明可能である。しかし、2021 年はハプロタイプ A がやや盛り返しているため、ハプロタイプ B が再び増加するかどうかについては、引き続き追跡し、検証する必要がある。また、ハプロタイプ間の交雑が進行すると、ハプロタイプと表現型が一致しなくなる可能性も考えられ、性的対立で優位に立つ個体の頻度が高くなっていったとしても、ハプロタイプの頻度はたいして変化しなくなっている可能性も考えられる。

6.5. 図表

表 6-1. 沖縄県全域で採集された *B. latifrons* のサンプル番号, 寄主植物, 採集地, 採集年. 併せてミトコンドリア遺伝子である COI, COII, ND4, 核遺伝子である *cryI* のアクセッション番号を示す. また, S. Okinawa: south part of Okinawa, C. Okinawa: Central part of Okinawa, N. Okinawa: north part of Okinawa を示す.

ID	sex	host plant	sample location	amplifying date	Collector	accession number			
						COI	COII	ND4	<i>cryI</i>
H001	M	tomato	Yonaguni Is.	6/14/2018	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785872			LC788489
H002	M	tomato	Yonaguni Is.	6/14/2018	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785873			LC788490
H003	F	tomato	Yonaguni Is.	7/22/2019	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785874			LC788491
H004	F	tomato	Yonaguni Is.	7/22/2019	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785875			LC788492
H005	F	tomato	Yonaguni Is.	7/22/2019	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785876			LC788493
H006	F	tomato	Yonaguni Is.	7/22/2019	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785877			LC788494
H007	F	green pepper	Yonaguni Is.	7/1/2021	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785878			LC788495
H008	M	green pepper	Yonaguni Is.	7/1/2021	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785879			LC788496
H009	M	green pepper	Yonaguni Is.	7/1/2021	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785880			LC788497
H010	F	bush red pepper	Kume Is.	7/15/2019	Yu Matsuura	LC785881			LC788498
H011	M	bush red pepper	Kume Is.	7/15/2019	Yu Matsuura	LC785882			LC788499
H012	M	bush red pepper	Kume Is.	7/15/2019	Yu Matsuura	LC785883			LC788500
H013	F	bush red pepper	Kume Is.	7/15/2019	Yu Matsuura	LC785884			LC788501
H014	F	American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	Kume Is.	7/15/2019	Yu Matsuura	LC785885		LC788502
H015	M	pepper	<i>Capsicum annuum</i> 'Parvo-acuminatum'	Kume Is.	7/15/2019	Yu Matsuura	LC785886		LC788503
H016	M	American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	Kume Is.	7/15/2019	Yu Matsuura	LC785887		LC788504
H017	M	Turkey berry	<i>Solanum torvum</i>	C. Okinawa Is.	6/18/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785888		LC788505
H018	F	Turkey berry	<i>Solanum torvum</i>	C. Okinawa Is.	6/18/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785889		LC788506
H019	F	Turkey berry	<i>Solanum torvum</i>	C. Okinawa Is.	6/18/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786280	LC785890	LC786143 LC788507

表 6-1. 続き

ID	sex	host plant	sample location	sampling date	Collector	accession number				
						COI	COII	ND4	<i>cryI</i>	
H020	M	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	N. Okinawa Is.	6/17/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785891			LC788508
H021	F	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	N. Okinawa Is.	6/17/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785892			
H022	F	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	N. Okinawa Is.	6/17/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785893			LC788509
H023	F	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	N. Okinawa Is.	6/17/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785894			LC788510
H024	F	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	C. Okinawa Is.	6/18/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785895			LC788511
H025	F	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	C. Okinawa Is.	6/18/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785896			
H026	F	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	C. Okinawa Is.	6/18/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785897			
H027	F	American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	S. Okinawa Is.	6/9/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786281	LC785898	LC786144	LC794439
H028	F	American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	S. Okinawa Is.	6/9/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785899			
H029	F	American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	S. Okinawa Is.	6/9/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785900			
H030	M	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	Miyako Is.	10/13/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786282	LC785901	LC786145	LC788512
H031	M	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	Miyako Is.	10/13/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785902			
H032	M	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	Miyako Is.	10/13/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785903			
H033	F	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	Iriomote Is.	9/30/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785904	LC786146		LC788513
H034	F	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	Iriomote Is.	9/30/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785905	LC786147		LC788514
H035	M	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	Iriomote Is.	9/30/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785906	LC786148		LC788515
H036	M	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	C. Okinawa Is.	6/18/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785907	LC786149		
H037	M	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	C. Okinawa Is.	6/18/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785908	LC786150		
H038	F	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	C. Okinawa Is.	6/18/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785909	LC786151		
H039	F	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	11/25/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786283	LC785910	LC786152	LC788516
H040	F	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	11/25/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786284	LC785911	LC786153	LC788517
H041	F	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	C. Okinawa Is.	12/2/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785912	LC786154		LC788518
H042	M	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	C. Okinawa Is.	12/2/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785913	LC786155		

表 6-1. 続き

ID	sex	host plant	sample location	sampling date	Collector	accession number				
						COI	COII	ND4	<i>cryI</i>	
H043	M	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	S. Okinawa Is.	8/3/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785914	LC786156		
H044	M	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	S. Okinawa Is.	8/3/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785915	LC786157	LC788519	
H045	F	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	Tarama Is.	10/12/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785916	LC786158	LC788520	
H046	M	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	Tarama Is.	10/12/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785917	LC786159		
H047	F	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	N. Okinawa Is.	6/17/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785918	LC786160	LC788521	
H048	M	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	N. Okinawa Is.	6/17/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785919	LC786161		
H049	F	American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	Ie Is.	6/15/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785920	LC786162		
H050	M	American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	Ie Is.	6/15/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785921	LC786163	LC788522	
H051	F	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	C. Okinawa Is.	6/18/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785922	LC786164		
H052	M	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	C. Okinawa Is.	6/18/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785923	LC786165	LC788523	
H053	F	green pepper	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Taketomi Is.	11/11/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785924	LC786166	LC788524	
H054	M	green pepper	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Taketomi Is.	11/11/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785925	LC786167	LC788525	
H055	F	pepper	<i>Capsicum annuum</i> 'Parvo-acuminatum'	Iheya Is.	9/24/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785926	LC786168	LC788526	
H056	M	pepper	<i>Capsicum annuum</i> 'Parvo-acuminatum'	Iheya Is.	9/24/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785927	LC786169		
H057	F	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	N. Okinawa Is.	6/17/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785928	LC786170	LC788527	
H058	F	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	N. Okinawa Is.	6/17/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785929	LC786171		
H059	F	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	Izena Is.	7/8/2019	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785930	LC786172	LC788528	
H060	M	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	Izena Is.	7/8/2019	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785931	LC786173		
H061	F	green pepper	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Taketomi Is.	7/1/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786285	LC785932	LC786174	LC788529
H062	F	green pepper	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Taketomi Is.	7/1/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.		LC785933	LC786175	LC788530
H063	F	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	N. Okinawa Is.	6/17/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785934	LC786176		
H064	F	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	N. Okinawa Is.	6/17/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785935	LC786177		
H065	F	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	C. Okinawa Is.	6/18/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785936	LC786178		

表 6-1. 続き

ID	sex	host plant	sample location	sampling date	Collector	accession number				
						COI	COII	ND4	<i>cryI</i>	
H066	M	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	C. Okinawa Is.	6/18/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785937	LC786179		
H067	F	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	Zamami Is.	6/29/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785938	LC786180		
H068	M	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	Zamami Is.	6/29/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785939	LC786181		
H069	F	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	Tokashiki Is.	6/27/2018	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785940	LC786182		
H070	M	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	Tokashiki Is.	6/27/2018	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785941			LC788531
H071	F	American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	S. Okinawa Is.	6/17/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785942	LC786183		
H072	M	American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	S. Okinawa Is.	6/17/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785943	LC786184		
H073	F	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	Aka Is.	6/29/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785944	LC786185		
H074	F	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	Aka Is.	6/29/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785945	LC786186		
H075	F	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	C. Okinawa Is.	6/18/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785946	LC786187		
H076	M	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	C. Okinawa Is.	6/18/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785947	LC786188		
H077	F	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	C. Okinawa Is.	6/18/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785948	LC786189		
H078	M	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	C. Okinawa Is.	6/18/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785949	LC786190		
H079	M	green pepper	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Taketomi Is.	11/11/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785950	LC786191		
H080	M	green pepper	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Taketomi Is.	11/11/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785951	LC786192		
H081	F	green pepper	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Tonaki Is.	7/14/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785952	LC786193		
H082	M	green pepper	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Tonaki Is.	7/14/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785953	LC786194		
H083	F	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	S. Okinawa Is.	9/4/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785954	LC786195		
H084	M	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	S. Okinawa Is.	9/4/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785955	LC786196		
H085	F	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	Awakuni Is.	7/15/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785956	LC786197		LC788532
H086	M	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	Awakuni Is.	7/15/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785957	LC786198		LC788533
H087	F	green pepper	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Awakuni Is.	7/15/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785958	LC786199		
H088	M	green pepper	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Awakuni Is.	7/15/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785959	LC786200		

表 6-1. 続き

ID	sex	host plant	sample location	sampling date	Collector	accession number				
						COI	COII	ND4	<i>cryI</i>	
H089	F	pepper	<i>Capsicum annuum</i> 'Parvo-acuminatum'	Irabu Is.	10/13/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785960	LC786201	LC788534	
H090	F	Turkey berry	<i>Solanum torvum</i>	Miyako Is.	6/17/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785961	LC786202		
H091	F	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	N. Okinawa Is.	6/17/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786286	LC785962	LC786203	LC788535
H092	F	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	C. Okinawa Is.	6/18/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785963	LC786204	LC788536	
H093	F	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	Iriomote Is.	9/30/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785964	LC786205	LC788537	
H094	M	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	Iriomote Is.	9/30/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785965	LC786206	LC788538	
H095	F	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	N. Okinawa Is.	6/17/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785966	LC786207		
H096	M	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	N. Okinawa Is.	6/17/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785967	LC786208	LC788539	
H097	F	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	Iriomote Is.	9/30/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785968		LC788540	
H098	M	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	C. Okinawa Is.	6/18/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785969	LC786209		
H099	F	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	N. Okinawa Is.	6/17/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785970	LC786210		
H100	F	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	N. Okinawa Is.	6/17/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785971	LC786211		
H101	F	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	Minamidaito Is.	10/11/2016	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785972			
H102	M	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	Minamidaito Is.	10/11/2016	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785973			
H103	F	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	Minamidaito Is.	10/11/2016	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785974		LC788541	
H104	M	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	Minamidaito Is.	10/11/2016	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785975			
H105	F	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	12/1/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786287	LC785976	LC786212	LC788542
H106	F	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	12/1/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785977	LC786213	LC788543	
H107	F	eggplant	<i>Solanum melongena</i>	Yonaguni Is.	12/1/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786288	LC785978	LC786214	LC788544
H108	F	eggplant	<i>Solanum melongena</i>	Yonaguni Is.	12/1/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786289	LC785979	LC786215	LC788545
H109	M	eggplant	<i>Solanum melongena</i>	Yonaguni Is.	12/1/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786290	LC785980	LC786216	LC788546
H110	M	eggplant	<i>Solanum melongena</i>	Yonaguni Is.	12/1/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785981	LC786217	LC788547	
H111	larva	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	7/1/2021	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785982		LC788548	

表 6-1. 続き

ID	sex	host plant	sample location	sampling date	Collector	accession number				
						COI	COII	ND4	<i>cryI</i>	
H112	larva	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	Yonaguni Is.	7/1/2021	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785983			
H113	larva	pepper	<i>Capsicum annuum</i> 'Parvo-acuminatum'	Iriomote Is.	6/28/2019	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785984	LC786218	LC788549	
H114	larva	pepper	<i>Capsicum annuum</i> 'Parvo-acuminatum'	Iriomote Is.	6/28/2019	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785985	LC786219	LC788550	
H115	larva	pepper	<i>Capsicum annuum</i> 'Parvo-acuminatum'	Iriomote Is.	6/28/2019	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785986	LC786220	LC788551	
H116		striped Cucumber	<i>Diplocyclos palmatus</i>	Yonaguni Is.	7/26/2004	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.		LC786221		
H117		tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	7/26/2004	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.		LC786222	LC788552	
H118		tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	7/26/2004	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785987	LC786223	LC788553	
H119		tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	7/26/2004	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.		LC786224	LC788554	
H120		tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	7/26/2004	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785988	LC786225	LC788555	
H121		eggplant	<i>Solanum melongena</i>	Yonaguni Is.	7/26/2004	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785989	LC786226	LC788556	
H122		tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	7/26/2004	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785990	LC786227		
H123		tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	7/26/2004	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785991			
H124		tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	7/26/2004	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785992	LC786228		
H125		tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	7/26/2004	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785993			
H126	F	-	-	Hawaii (lab. Strain)	1993	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785994	LC786229		
H127	F	-	-	Hawaii (lab. Strain)	1993	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785995	LC786230		
H128	F	-	-	Hawaii (lab. Strain)	1993	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785996	LC786231		
H129	F	-	-	Hawaii (lab. Strain)	1993	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785997	LC786232		
H130	F	-	-	Hawaii (lab. Strain)	1993	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785998	LC786233		
H131	M	-	-	Hawaii (lab. Strain)	1993	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC785999	LC786234		
H132	M	-	-	Hawaii (lab. Strain)	1993	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786000	LC786235		
H133	M	-	-	Hawaii (lab. Strain)	1993	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786001	LC786236		
H134	M	-	-	Hawaii (lab. Strain)	1993	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786002	LC786237		

表 6-1. 続き

ID	sex	host plant	sample location	sampling date	Collector	accession number				
						COI	COII	ND4	<i>cryI</i>	
H135	M	-	Hawaii (lab. Strain)	1993	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786003	LC786238			
H136	F	American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/16/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786004		LC788557	
H137	M	American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/16/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786005		LC788558	
H138	F	American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/16/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786006		LC788559	
H139	M	American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/16/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786007		LC788560	
H140	M	American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/15/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786008		LC788561	
H141	M	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	6/15/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786009		LC788562	
H142	F	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	6/15/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786010		LC788563	
H143	M	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	6/15/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786011		LC788564	
H144	F	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	Yonaguni Is.	6/29/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786012		LC788565	
H145	F	American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/29/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786013		LC788566	
H146	F	American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/29/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786014		LC788567	
H147	F	eggplant	<i>Solanum melongena</i>	Yonaguni Is.	10/3/2019	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786015		LC788568	
H148	M	eggplant	<i>Solanum melongena</i>	Yonaguni Is.	10/3/2019	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786016		LC788569	
H149	M	eggplant	<i>Solanum melongena</i>	Yonaguni Is.	9/19/2019	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786017		LC788570	
H150	M	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	Ishigaki Is.	7/1/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786018		LC788571	
H151	F	green pepper	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Ishigaki Is.	7/1/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786019		LC788572	
H152	M	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	Ishigaki Is.	7/1/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786020		LC788573	
H153	F	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	Ishigaki Is.	7/1/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC794187	LC786021	LC786239	LC788574
H154	M	American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/27/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786022		LC788575	
H155	M	American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/27/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786023		LC788576	
H156	F	American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/27/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786024		LC788577	
H157	M	American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/27/2020	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786025		LC788578	

表 6-1. 続き

ID	sex	host plant	sample location	sampling date	Collector	accession number				
						COI	COII	ND4	<i>cryI</i>	
H158	F	American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/14/2018	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786026			
H159	F	American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/14/2018	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786027			LC788579
H160	F	pepper	<i>Capsicum annuum</i> 'Parvo-acuminatum'	C. Okinawa Is.	5/31/2011	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786291			LC788580
H161	M	pepper	<i>Capsicum annuum</i> 'Parvo-acuminatum'	C. Okinawa Is.	5/31/2011	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786292			LC788581
H162	F	eggplant	<i>Solanum melongena</i>	C. Okinawa Is.	6/22/2011	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786293			LC788582
H163	M	eggplant	<i>Solanum melongena</i>	C. Okinawa Is.	6/22/2011	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786294		LC786240	LC788583
H164	F	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	C. Okinawa Is.	7/5/2011	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786295		LC786241	LC788584
H165	M	green pepper	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	C. Okinawa Is.	8/3/2011	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786296		LC786242	LC788585
H166	F	green pepper	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	C. Okinawa Is.	8/3/2011	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786297			LC788586
H167	M	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	C. Okinawa Is.	12/15/2011	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786298			LC788587
H168	F	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	C. Okinawa Is.	12/15/2011	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786299			LC788588
H169	M	American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	C. Okinawa Is.	6/8/2012	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786300			LC788589
H170	F	eggplant	<i>Solanum melongena</i>	C. Okinawa Is.	6/9/2012	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786301			LC788590
H171	M	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	C. Okinawa Is.	7/20/2012	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786302			LC788591
H172	F	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	C. Okinawa Is.	7/20/2012	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786303			LC788592
H173	F	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	C. Okinawa Is.	8/21/2012	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786304			LC788593
H174	M	American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	N. Okinawa Is.	8/9/2012	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786305			LC788594
H175	F	American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	N. Okinawa Is.	8/9/2012	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786306			LC788595
H176	F	American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/14/2018	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.				LC788596
H177	F	American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/14/2018	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.				
H178	M	American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/14/2018	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786044			
H179	F	American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/14/2018	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786045			LC788597
H180	M	American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/14/2018	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786046			LC788598

表 6-1. 続き

ID	sex	host plant	sample location	sampling date	Collector	accession number				
						COI	COII	ND4	<i>cryI</i>	
H181	M	American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/14/2018	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786047			LC788599
H182	F	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	6/14/2018	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786048			LC788600
H183	F	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	6/14/2018	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786049			LC788601
H184	M	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	6/14/2018	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786050			LC788602
H185	M	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	6/14/2018	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786051			LC788603
H186	M	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	6/14/2018	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786052			LC788604
H187	F	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	6/14/2018	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786053			LC788605
H188	F	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	6/14/2018	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786054			LC788606
H189	F	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	6/14/2018	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786055			LC788607
H190	M	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	6/14/2018	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786056			LC788608
128	F	habanero chilli	<i>Capsicum chinense</i>	S. Okinawa Is.	12/4/2015	Dai Haraguchi	LC786307	LC786057	LC786243	LC788609
179	F	American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	C. Okinawa Is.	4/7/2016	Dai Haraguchi	LC786308	LC786058	LC786244	LC788610
238	F	-	-	Hawaii (lab. Strain)	1988	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.				
239	F	-	-	Hawaii (lab. Strain)	1988	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.				
240	F	-	-	Hawaii (lab. Strain)	1988	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.				
241	M	-	-	Hawaii (lab. Strain)	1988	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786309	LC786059	LC786245	LC788611
242	M	-	-	Hawaii (lab. Strain)	1988	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.		LC786060		LC788612
243	M	-	-	Hawaii (lab. Strain)	1988	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.		LC786061		LC788613
244	F	striped Cucumber	<i>Diplocyclos palmatus</i>	Yonaguni Is.	2004	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786310	LC786062	LC786246	LC788614
245	F	striped Cucumber	<i>Diplocyclos palmatus</i>	Yonaguni Is.	2004	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.		LC786063	LC786247	LC788615
246	M	striped Cucumber	<i>Diplocyclos palmatus</i>	Yonaguni Is.	2004	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.		LC786064	LC786248	LC788616
247	M	striped Cucumber	<i>Diplocyclos palmatus</i>	Yonaguni Is.	2004	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.		LC786065	LC786249	LC788617
248	M	striped Cucumber	<i>Diplocyclos palmatus</i>	Yonaguni Is.	2004	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.		LC786066	LC786250	LC788618

表 6-1. 続き

ID	sex	host plant	sample location	sampling date	Collector	accession number				
						COI	COII	ND4	<i>cryI</i>	
249	F	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	2004	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786311	LC786067	LC786251	LC788619
250	F	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	2004	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.		LC786068	LC786252	LC788620
251	F	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	2004	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.		LC786069	LC786253	LC788621
252	M	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	2004	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.		LC786070	LC786254	LC788622
253	M	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	2004	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.		LC786071	LC786255	LC788623
254	M	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	2004	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.		LC786072	LC786256	LC788624
255	F	-	-	Hawaii (lab. Strain)	1993	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786312	LC786073	LC786257	LC788625
256	F	-	-	Hawaii (lab. Strain)	1993	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.		LC786074		LC788626
257	F	-	-	Hawaii (lab. Strain)	1993	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.		LC786075		LC788627
258	M	-	-	Hawaii (lab. Strain)	1993	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.				LC788628
259	M	-	-	Hawaii (lab. Strain)	1993	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.				LC788629
260	M	-	-	Hawaii (lab. Strain)	1993	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.				LC788630
291	F	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	Miyako Is.	7/25/2019	Yu Matsuura	LC786313	LC786076	LC786258	LC788631
360	M	green pepper	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Kume Is.	7/27/2019	Yu Matsuura	LC786314	LC786077	LC786259	LC788632
367	M	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	6/13/2019	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786315	LC786078	LC786260	LC788633
368	F	American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/13/2019	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.		LC786079	LC786261	LC788634
369	F	American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/13/2019	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786316	LC786080	LC786262	LC788635
370	F	American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/13/2019	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.		LC786081	LC786263	LC788636
371	M	American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/13/2019	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786317	LC786082	LC786264	LC788637
372	M	American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/13/2019	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.		LC786083		LC788638
373	M	American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/13/2019	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.		LC786084	LC786265	LC788639
374	F	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	C. Okinawa Is.	10/14/2022	Yu Matsuura		LC786085	LC786266	
375	F	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	C. Okinawa Is.	10/14/2022	Yu Matsuura		LC786086	LC786267	

表 6-1. 続き

ID	sex	host plant	sample location	sampling date	Collector	accession number				
						COI	COII	ND4	<i>cryI</i>	
378	M	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	C. Okinawa Is.	10/14/2022	Yu Matsuura	LC786087	LC786268		
380	M	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	C. Okinawa Is.	10/14/2022	Yu Matsuura	LC786088	LC786269		
403	F	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	S. Okinawa Is.	6/7/2021	Yu Matsuura	LC786318	LC786089	LC786270	
407	F	green pepper	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Yonaguni Is.	7/1/2021	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786319	LC786090	LC786271	LC788640
408	F	green pepper	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Yonaguni Is.	7/1/2021	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.				LC788641
409	M	green pepper	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Yonaguni Is.	7/1/2021	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.				
410	M	green pepper	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Yonaguni Is.	7/1/2021	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.				LC788642
411	M	green pepper	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Yonaguni Is.	7/1/2021	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.				
412	M	green pepper	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Yonaguni Is.	7/1/2021	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786320	LC786091	LC786272	LC788643
523	F	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	Yonaguni Is.	6/16/2022	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.		LC786092		LC788644
524	F	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	Yonaguni Is.	7/13/2021	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.		LC786093		LC788645
525	F	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	Yonaguni Is.	7/13/2021	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.		LC786094		LC788646
526	F	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	Yonaguni Is.	7/13/2021	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.		LC786095		LC788647
527	F	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	Yonaguni Is.	7/13/2021	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.		LC786096		LC788648
528	F	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	Yonaguni Is.	7/13/2021	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.				LC788649
529	F	bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	Yonaguni Is.	7/13/2021	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.		LC786097		LC788650
530	M	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	7/19/2022	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.		LC786098		LC788651
531	M	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	7/19/2022	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.		LC786099		LC788652
532	F	eggplant	<i>Solanum melongena</i>	Yonaguni (lab. strain)	2022	Okinawa Pref. Agric. Res. Centr.		LC786100		LC788653
533	F	eggplant	<i>Solanum melongena</i>	Yonaguni (lab. strain)	2022	Okinawa Pref. Agric. Res. Centr.		LC786101		LC788654
534	F	eggplant	<i>Solanum melongena</i>	Yonaguni (lab. strain)	2022	Okinawa Pref. Agric. Res. Centr.		LC786102		LC788655
535	M	eggplant	<i>Solanum melongena</i>	Yonaguni (lab. strain)	2022	Okinawa Pref. Agric. Res. Centr.		LC786103		LC788656
536	M	eggplant	<i>Solanum melongena</i>	Yonaguni (lab. strain)	2022	Okinawa Pref. Agric. Res. Centr.		LC786104		LC788657

表 6-1. 続き

ID	sex	host plant	sample location	sampling date	Collector	accession number			
						COI	COII	ND4	<i>cryI</i>
537	F	green pepper	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Miyako Is.	7/19/2022	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786105		LC788658
539	M	green pepper	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Miyako (lab. strain)	11/12/2022	Reiko Sekine	LC786106		LC788659
A006		American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	S. Okinawa Is.	5/20/2015	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786115		LC788667
A007		green pepper	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	C. Okinawa Is.	5/26/2015	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786116		LC788668
A008		American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	N. Okinawa Is.	6/1/2015	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786117		LC788669
A009		habanero chilli	<i>Capsicum chinense</i>	N. Okinawa Is.	9/1/2015	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786118		LC788670
A010		pepper	<i>Capsicum annuum</i> 'Parvo-acuminatum'	N. Okinawa Is.	9/1/2015	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786119		LC788671
A011		American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	S. Okinawa Is.	5/20/2016	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786120		LC788672
A012		bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	C. Okinawa Is.	6/3/2016	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786121		LC788673
A013		bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	N. Okinawa Is.	6/9/2016	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786122		LC788674
A014		bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	N. Okinawa Is.	6/9/2016	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786123		LC788675
A015		American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	S. Okinawa Is.	5/24/2017	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786124		LC788676
A016		green pepper	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	N. Okinawa Is.	5/24/2017	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786125		LC788677
A017		bush red pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	C. Okinawa Is.	6/7/2017	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786126		LC788678
A018		green pepper	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	S. Okinawa Is.	1/4/2018	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786127		LC788679
A019		American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	N. Okinawa Is.	6/7/2018	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786128		LC788680
A020		tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	C. Okinawa Is.	6/5/2018	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786129		LC788681
A021		American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	Ishigaki Is.	6/13/2019	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786130		LC788682
A022		American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	Ishigaki Is.	6/13/2019	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786131		LC788683
A023		American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	Ishigaki Is.	6/13/2019	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786132		LC788684
A024		American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	Ishigaki Is.	7/13/2019	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786133		LC788685
A025		American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	Ishigaki Is.	7/13/2019	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786134		LC788686
A026		American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	Ishigaki Is.	7/13/2019	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786135		LC788687

表 6-1. 続き

ID	sex	host plant	sample location	sampling date	Collector	accession number			
						COI	COII	ND4	<i>cryI</i>
A027	American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	Ishigaki Is.	7/13/2019	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786136			LC788688
A028	green pepper	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Ishigaki Is.	7/1/2021	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786137			LC788689
A029	green pepper	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Ishigaki Is.	7/1/2021	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786138			LC788690
A030	green pepper	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Ishigaki Is.	7/1/2021	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786139			LC788691
A031	eggplant	<i>Solanum melongena</i>	Ishigaki Is.	7/1/2021	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786140			LC788692
A032	eggplant	<i>Solanum melongena</i>	Ishigaki Is.	7/1/2021	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786141			LC788693
A033	eggplant	<i>Solanum melongena</i>	Ishigaki Is.	7/1/2021	Okinawa Pref. Pl. Prot. Centr.	LC786142			LC788694

表 6-2. 本研究で用いたプライマー. また, 塩基の IUPAC 表記に従い R : A または G, M : A または C, Y : C または T, H : A, T または C, D : A, T または G, N : A, T, G または C を示す.

Gene	Primer	Sequence 5'-3'	temp (°C)	Ref.
COI	LCO1490	GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG	50	R Folmer et al. (1994)
	HCO2198	TAAACTTCAGGGTGACCAAAAATCA	50	R Folmer et al. (1994)
	P2V2	CDGCHGGNGGDGTRTTTTG	55	This study
COII	mtD13	AATATGGCAGATTAGTGCA	52	Simon et al. (1994)
	mtD20	GTTTAAGAGACCAGTACTTG	52	Simon et al. (1994)
	Bla_COII_F1	TCCTTCTGTTTCATCG	50	This study
	Bla_COII_R1	GTCATCTAATGAAAGTTATGAAT	50	This study
ND4	Teph_ND4F1_v2	TAGAGTDTGTGAAGGTGCTTTRGG	55	This study
	Teph_ND4R1_v2	GCHACNGAHGAATAMGCAATHARAGCC	55	This study
<i>cry1</i>	Bactrocera-cry-F1	CCYACDCCTGAGGACTT	58	This study
	Bactrocera-cry-R1	GCCAAYTCBGGTACATACT	58	This study
	Bactrocera-cry-F2	AATGTCCGTAAATAATCCTTA	55	This study
	Bactrocera-cry-R2	TAAGGATTATTTACGGACATTGTAT	55	This study

References:

- Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R., Vrijenhoek R. (1994) Mol. Mar. Biol. Biotechnol. 3: 294–299.
- Simon C., Buckley T. R., Frati F., Stewart J. B., Beckenbach A. T. (1994) Ann. Entomol. Soc. Am. 87: 651–701.

表 6-3. 系統解析に使用した代表的なサンプルと対応するハプロ/ジェノタイプ.

ID	sex	host plant	sample location	sampling date	Haplotype / Genotype				
					COI	COII	ND4	<i>cryI</i>	
H019	F	Turkey berry	<i>Solanum torvum</i>	Okinawa	2020/6/18	B	B	B	B
H027	F	American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	Okinawa	2020/6/9	B	B	B	B
H030	M	bird pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	Miyako	10/13/2020	B	B	B	B
H039	F	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni	2020/11/25	B	B	B	A
H040	F	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni	2020/11/25	A	A	A	B
H061	F	green pepper	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Taketomi	2020/7/1	B	B	B	B
H091	F	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	Okinawa	2020/6/17	B	B	B	B
H105	F	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni	2020/12/1	A	A	A	A
H107	F	eggplant	<i>Solanum melongena</i>	Yonaguni	2020/12/1	B	B	B	B
H108	F	eggplant	<i>Solanum melongena</i>	Yonaguni	2020/12/1	B	B	B	A
H109	M	eggplant	<i>Solanum melongena</i>	Yonaguni	2020/12/1	B	B	B	A
H153	F	bird pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	Ishigaki	2020/7/1	B	B	B	A
128	F	Habanero chilli	<i>Capsicum chinense</i>	Okinawa	2015/12/4	B	B	B	B
179	F	American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	Okinawa	2016/4/7-8	B	B	B	B
241	M	-	-	Hawaii	1988	C	C	C	C
244	F	Striped Cucumber	<i>Diplocyclos palmatus</i>	Yonaguni	2004	A	A	A	A
249	F	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni	2004	A	A	A	A
255	F	-	-	Hawaii	1993	C	C	C	C
291	F	bird pepper	<i>Capsicum frutescens</i>	Miyako	2019/7/25	B	B	B	B
360	M	sweet pepper	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Kume	2019/7/27	B	B	B	B
367	M	tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni	6/13/2019	A	A	A	B
369	F	American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni	6/13/2019	A	A	A	A
371	M	American black nightshade	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni	6/13/2019	A	A	A	A
407	F	green pepper	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Yonaguni	7/1/2021	B	B	B	A
412	M	green pepper	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Yonaguni	7/1/2021	B	B	B	A

表 6-4. 配列を決定したミトコンドリア COII 遺伝子 (576 bp) の各ハプロタイプ (Haplotype) で検出されたヌクレオチド多型. H. type A: ハプロタイプ A, H. type B: ハプロタイプ B, H. type C: ハプロタイプ C を示す.

COII			
Base No.	H. type A	H. type B	H. type C
169	G	C	A
312	T	C	C
340	G	A	A
387	A	G	G
454	G	G	A

表 6-5. 配列を決定したミトコンドリア ND4 遺伝子 (669 bp) の各ハプロタイプ (Haplotype) で検出されたヌクレオチド多型. H. type A: ハプロタイプ A, H. type B: ハプロタイプ B, H. type C: ハプロタイプ C を示す

ND4			
Base No.	H. type A	H. type B	H. type C
187	C	T	T
349	T	C	C
390	A	G	A
417	T	C	T
447	G	A	A
465	T	C	C
477	T	C	C
651	C	T	T

表 6-6. 配列を決定したミトコンドリア COI 遺伝子 (1203 bp) の各ハプロタイプ (Haplotype) で検出されたヌクレオチド多型. H. type A: ハプロタイプ A, H. type B: ハプロタイプ B, H. type C: ハプロタイプ C を示す

COI			
Base No.	H. type A	H. type B	H. type C
147	A	G	G
192	G	A	A
279	G	A	A
492	T	C	C
525	A	G	G
597	C	T	T
633	A	G	A
729	G	A	A
894	C	T	T
948	T	C	C
999	A	G	A
1071	C	T	T
1122	A	G	G

表 6-7. 配列を決定したサンプルと対応するハプロ/ジェノタイプ。また、S. Okinawa: south part of Okinawa, M. Okinawa: middle part of Okinawa, N. Okinawa: north part of Okinawa を示す。

ID	sample location	sampling date	Haplotype / Genotype				
			COI	COII	ND4	<i>cryI</i>	
H001	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.		A		A	
H002	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.		A		B	
H003	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.		A		A	
H004	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.		A		B	
H005	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.		A		B	
H006	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.		A		B	
H007	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Yonaguni Is.		B		A	
H008	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Yonaguni Is.		A		A	
H009	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Yonaguni Is.		B		A	
H010	<i>Capsicum frutescens</i>	Kume Is.		B		B	
H011	<i>Capsicum frutescens</i>	Kume Is.		B		B	
H012	<i>Capsicum frutescens</i>	Kume Is.		B		B	
H013	<i>Capsicum frutescens</i>	Kume Is.		B		B	
H014	<i>Solanum americanum</i>	Kume Is.		B		B	
H015	<i>Capsicum annuum</i> 'Parvo-acuminatum'	Kume Is.		B		B	
H016	<i>Solanum americanum</i>	Kume Is.		B		B	
H017	<i>Solanum torvum</i>	C. Okinawa Is.		B		B	
H018	<i>Solanum torvum</i>	C. Okinawa Is.		B		B	
H019	<i>Solanum torvum</i>	C. Okinawa Is.	B	B	B	B	
H020	<i>Capsicum frutescens</i>	N. Okinawa Is.		B		B	
H021	<i>Capsicum frutescens</i>	N. Okinawa Is.		B			
H022	<i>Capsicum frutescens</i>	N. Okinawa Is.		B		B	
H023	<i>Capsicum frutescens</i>	N. Okinawa Is.		B		B	
H024	<i>Solanum lycopersicum</i>	C. Okinawa Is.		B		B	
H025	<i>Solanum lycopersicum</i>	C. Okinawa Is.		B			
H026	<i>Solanum lycopersicum</i>	C. Okinawa Is.		B			
H027	<i>Solanum americanum</i>	S. Okinawa Is.	6/9/2020	B	B	B	
H028	<i>Solanum americanum</i>	S. Okinawa Is.	6/9/2020		B		
H029	<i>Solanum americanum</i>	S. Okinawa Is.	6/9/2020		B		
H030	<i>Capsicum frutescens</i>	Miyako Is.	10/13/2020	B	B	B	B
H031	<i>Capsicum frutescens</i>	Miyako Is.	10/13/2020		B		
H032	<i>Capsicum frutescens</i>	Miyako Is.	10/13/2020		B		
H033	<i>Capsicum frutescens</i>	Iriomote Is.	9/30/2020		B	B	B
H034	<i>Capsicum frutescens</i>	Iriomote Is.	9/30/2020		B	B	B
H035	<i>Capsicum frutescens</i>	Iriomote Is.	9/30/2020		B	B	B
H036	<i>Capsicum frutescens</i>	C. Okinawa Is.	6/18/2020		B	B	
H037	<i>Capsicum frutescens</i>	C. Okinawa Is.	6/18/2020		B	B	
H038	<i>Capsicum frutescens</i>	C. Okinawa Is.	6/18/2020		B	B	

表 6-7. 続き

ID	sample location	sampling date	Haplotype / Genotype				
			COI	COII	ND4	<i>cryI</i>	
H039	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	11/25/2020	B	B	B	A
H040	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	11/25/2020	A	A	A	B
H041	<i>Capsicum frutescens</i>	C. Okinawa Is.	12/2/2020		B	B	B
H042	<i>Capsicum frutescens</i>	C. Okinawa Is.	12/2/2020		B	B	
H043	<i>Capsicum frutescens</i>	S. Okinawa Is.	8/3/2020		B	B	
H044	<i>Capsicum frutescens</i>	S. Okinawa Is.	8/3/2020		B	B	B
H045	<i>Capsicum frutescens</i>	Tarama Is.	10/12/2020		B	B	B
H046	<i>Capsicum frutescens</i>	Tarama Is.	10/12/2020		B	B	
H047	<i>Capsicum frutescens</i>	N. Okinawa Is.	6/17/2020		B	B	B
H048	<i>Capsicum frutescens</i>	N. Okinawa Is.	6/17/2020		B	B	
H049	<i>Solanum americanum</i>	Ie Is.	6/15/2020		B	B	
H050	<i>Solanum americanum</i>	Ie Is.	6/15/2020		B	B	B
H051	<i>Capsicum frutescens</i>	C. Okinawa Is.	6/18/2020		B	B	
H052	<i>Capsicum frutescens</i>	C. Okinawa Is.	6/18/2020		B	B	B
H053	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Taketomi Is.	11/11/2020		B	B	B
H054	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Taketomi Is.	11/11/2020		B	B	B
H055	<i>Capsicum annuum</i> 'Parvo-acuminatum'	Iheya Is.	9/24/2020		B	B	B
H056	<i>Capsicum annuum</i> 'Parvo-acuminatum'	Iheya Is.	9/24/2020		B	B	
H057	<i>Capsicum frutescens</i>	N. Okinawa Is.	6/17/2020		B	B	B
H058	<i>Capsicum frutescens</i>	N. Okinawa Is.	6/17/2020		B	B	
H059	<i>Capsicum frutescens</i>	Izena Is.	7/8/2019		B	B	B
H060	<i>Capsicum frutescens</i>	Izena Is.	7/8/2019		B	B	
H061	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Taketomi Is.	7/1/2020	B	B	B	B
H062	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Taketomi Is.	7/1/2020		B	B	B
H063	<i>Solanum lycopersicum</i>	N. Okinawa Is.	6/17/2020		B	B	
H064	<i>Solanum lycopersicum</i>	N. Okinawa Is.	6/17/2020		B	B	
H065	<i>Solanum lycopersicum</i>	C. Okinawa Is.	6/18/2020		B	B	
H066	<i>Solanum lycopersicum</i>	C. Okinawa Is.	6/18/2020		B	B	
H067	<i>Solanum lycopersicum</i>	Zamami Is.	6/29/2020		B	B	
H068	<i>Solanum lycopersicum</i>	Zamami Is.	6/29/2020		B	B	
H069	<i>Capsicum frutescens</i>	Tokashiki Is.	6/27/2018		B	B	
H070	<i>Capsicum frutescens</i>	Tokashiki Is.	6/27/2018		B		B
H071	<i>Solanum americanum</i>	S. Okinawa Is.	6/17/2020		B	B	
H072	<i>Solanum americanum</i>	S. Okinawa Is.	6/17/2020		B	B	
H073	<i>Capsicum frutescens</i>	Aka Is.	6/29/2020		B	B	
H074	<i>Capsicum frutescens</i>	Aka Is.	6/29/2020		B	B	
H075	<i>Solanum lycopersicum</i>	C. Okinawa Is.	6/18/2020		B	B	
H076	<i>Solanum lycopersicum</i>	C. Okinawa Is.	6/18/2020		B	B	
H077	<i>Solanum lycopersicum</i>	C. Okinawa Is.	6/18/2020		B	B	
H078	<i>Solanum lycopersicum</i>	C. Okinawa Is.	6/18/2020		B	B	
H079	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Taketomi Is.	11/11/2020		B	B	

表 6-7. 続き

ID	sample location	sampling date	Haplotype / Genotype				
			COI	COII	ND4	<i>cryI</i>	
H080	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Taketomi Is.		B	B		
H081	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Tonaki Is.		B	B		
H082	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Tonaki Is.		B	B		
H083	<i>Capsicum frutescens</i>	S. Okinawa Is.		B	B		
H084	<i>Capsicum frutescens</i>	S. Okinawa Is.		B	B		
H085	<i>Capsicum frutescens</i>	Awakuni Is.		B	B	B	
H086	<i>Capsicum frutescens</i>	Awakuni Is.		B	B	B	
H087	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Awakuni Is.		B	B		
H088	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Awakuni Is.		B	B		
H089	<i>Capsicum annuum</i> 'Parvo-acuminatum'	Irabu Is.		B	B	B	
H090	<i>Solanum torvum</i>	Miyako Is.		B	B		
H091	<i>Solanum lycopersicum</i>	N. Okinawa Is.	6/17/2020	B	B	B	B
H092	<i>Capsicum frutescens</i>	C. Okinawa Is.	6/18/2020		B	B	B
H093	<i>Capsicum frutescens</i>	Iriomote Is.	9/30/2020		B	B	B
H094	<i>Capsicum frutescens</i>	Iriomote Is.	9/30/2020		B	B	B
H095	<i>Solanum lycopersicum</i>	N. Okinawa Is.	6/17/2020		B	B	
H096	<i>Solanum lycopersicum</i>	N. Okinawa Is.	6/17/2020		B	B	B
H097	<i>Capsicum frutescens</i>	Iriomote Is.	9/30/2020		B		B
H098	<i>Capsicum frutescens</i>	C. Okinawa Is.	6/18/2020		B	B	
H099	<i>Solanum lycopersicum</i>	N. Okinawa Is.	6/17/2020		B	B	
H100	<i>Solanum lycopersicum</i>	N. Okinawa Is.	6/17/2020		B	B	
H101	<i>Capsicum frutescens</i>	Minamidaito Is.	10/11/2016		B		
H102	<i>Capsicum frutescens</i>	Minamidaito Is.	10/11/2016		B		
H103	<i>Capsicum frutescens</i>	Minamidaito Is.	10/11/2016		B		B
H104	<i>Capsicum frutescens</i>	Minamidaito Is.	10/11/2016		B		
H105	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	12/1/2020	A	A	A	A
H106	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	12/1/2020		B	B	A
H107	<i>Solanum melongena</i>	Yonaguni Is.	12/1/2020	B	B	B	B
H108	<i>Solanum melongena</i>	Yonaguni Is.	12/1/2020	B	B	B	A
H109	<i>Solanum melongena</i>	Yonaguni Is.	12/1/2020	B	B	B	A
H110	<i>Solanum melongena</i>	Yonaguni Is.	12/1/2020		B	B	A
H111	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	7/1/2021		B		B
H112	<i>Capsicum frutescens</i>	Yonaguni Is.	7/1/2021		A		
H113	<i>Capsicum annuum</i> 'Parvo-acuminatum'	Iriomote Is.	6/28/2019		B	B	B
H114	<i>Capsicum annuum</i> 'Parvo-acuminatum'	Iriomote Is.	6/28/2019		B	B	B
H115	<i>Capsicum annuum</i> 'Parvo-acuminatum'	Iriomote Is.	6/28/2019		B	B	B
H116	<i>Diplocyclos palmatus</i>	Yonaguni Is.	7/26/2004			B	
H117	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	7/26/2004			B	A
H118	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	7/26/2004		A	A	A
H119	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	7/26/2004			A	A
H120	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	7/26/2004		A	A	A

表 6-7. 続き

ID	sample location	sampling date	Haplotype / Genotype			
			COI	COII	ND4	<i>cryI</i>
H121	<i>Solanum melongena</i>	Yonaguni Is.	7/26/2004	A	A	A
H122	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	7/26/2004	A	A	
H123	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	7/26/2004	A		
H124	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	7/26/2004	A	A	
H125	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	7/26/2004	A		
H126	-	Hawaii (lab. Strain)	1993	C	C	
H127	-	Hawaii (lab. Strain)	1993	C	C	
H128	-	Hawaii (lab. Strain)	1993	C	C	
H129	-	Hawaii (lab. Strain)	1993	C	C	
H130	-	Hawaii (lab. Strain)	1993	C	C	
H131	-	Hawaii (lab. Strain)	1993	C	C	
H132	-	Hawaii (lab. Strain)	1993	C	C	
H133	-	Hawaii (lab. Strain)	1993	C	C	
H134	-	Hawaii (lab. Strain)	1993	C	C	
H135	-	Hawaii (lab. Strain)	1993	C	C	
H136	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/16/2020	A		A
H137	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/16/2020	A		B
H138	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/16/2020	A		A
H139	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/16/2020	B		B
H140	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/15/2020	A		A
H141	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	6/15/2020	A		B
H142	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	6/15/2020	A		A
H143	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	6/15/2020	B		A
H144	<i>Capsicum frutescens</i>	Yonaguni Is.	6/29/2020	A		B
H145	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/29/2020	B		A
H146	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/29/2020	A		A
H147	<i>Solanum melongena</i>	Yonaguni Is.	10/3/2019	A		A
H148	<i>Solanum melongena</i>	Yonaguni Is.	10/3/2019	A		A
H149	<i>Solanum melongena</i>	Yonaguni Is.	9/19/2019	B		B
H150	<i>Capsicum frutescens</i>	Ishigaki Is.	7/1/2020	B		B
H151	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Ishigaki Is.	7/1/2020	B		B
H152	<i>Capsicum frutescens</i>	Ishigaki Is.	7/1/2020	B		B
H153	<i>Capsicum frutescens</i>	Ishigaki Is.	7/1/2020	B	B	A
H154	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/27/2020	A		B
H155	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/27/2020	B		B
H156	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/27/2020	A		B
H157	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/27/2020	A		B
H158	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/14/2018	A		
H159	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/14/2018	A		A
H160	<i>Capsicum annuum</i> 'Parvo-acuminatum'	C. Okinawa Is.	5/31/2011	B		B
H161	<i>Capsicum annuum</i> 'Parvo-acuminatum'	C. Okinawa Is.	5/31/2011	B		B

表 6-7. 続き

ID	sample location	sampling date	Haplotype / Genotype				
			COI	COII	ND4	<i>cryI</i>	
H162	<i>Solanum melongena</i>	C. Okinawa Is.	6/22/2011	B			B
H163	<i>Solanum melongena</i>	C. Okinawa Is.	6/22/2011	B		B	B
H164	<i>Capsicum frutescens</i>	C. Okinawa Is.	7/5/2011	B		B	B
H165	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	C. Okinawa Is.	8/3/2011	B		B	B
H166	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	C. Okinawa Is.	8/3/2011	B			B
H167	<i>Capsicum frutescens</i>	C. Okinawa Is.	12/15/2011	B			B
H168	<i>Capsicum frutescens</i>	C. Okinawa Is.	12/15/2011	B			B
H169	<i>Solanum americanum</i>	C. Okinawa Is.	6/8/2012	B			B
H170	<i>Solanum melongena</i>	C. Okinawa Is.	6/9/2012	B			B
H171	<i>Capsicum frutescens</i>	C. Okinawa Is.	7/20/2012	B			B
H172	<i>Capsicum frutescens</i>	C. Okinawa Is.	7/20/2012	B			B
H173	<i>Capsicum frutescens</i>	C. Okinawa Is.	8/21/2012	A			B
H174	<i>Solanum americanum</i>	N. Okinawa Is.	8/9/2012	B			A
H175	<i>Solanum americanum</i>	N. Okinawa Is.	8/9/2012	A			B
H176	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/14/2018				A
H177	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/14/2018				
H178	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/14/2018		A		
H179	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/14/2018		A		A
H180	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/14/2018		A		A
H181	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/14/2018		A		A
H182	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	6/14/2018		A		B
H183	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	6/14/2018		A		B
H184	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	6/14/2018		A		A
H185	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	6/14/2018		A		B
H186	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	6/14/2018		A		B
H187	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	6/14/2018		A		A
H188	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	6/14/2018		A		A
H189	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	6/14/2018		A		A
H190	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	6/14/2018		A		A
128	<i>Capsicum chinense</i>	S. Okinawa Is.	12/4/2015	B	B	B	B
179	<i>Solanum americanum</i>	C. Okinawa Is.	4/7/2016	B	B	B	B
238	-	Hawaii (lab. Strain)	1988				
239	-	Hawaii (lab. Strain)	1988				
240	-	Hawaii (lab. Strain)	1988				
241	-	Hawaii (lab. Strain)	1988	C	C	C	C
242	-	Hawaii (lab. Strain)	1988		C		C
243	-	Hawaii (lab. Strain)	1988		C		C
244	<i>Diplocyclos palmatus</i>	Yonaguni Is.	2004	A	A	A	A
245	<i>Diplocyclos palmatus</i>	Yonaguni Is.	2004		A	A	A
246	<i>Diplocyclos palmatus</i>	Yonaguni Is.	2004		A	A	A
247	<i>Diplocyclos palmatus</i>	Yonaguni Is.	2004		A	A	A

表 6-7. 続き

ID	sample location	sampling date	Haplotype / Genotype			
			COI	COII	ND4	<i>cryI</i>
248	<i>Diplocyclos palmatus</i>	Yonaguni Is.		A	A	A
249	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	2004	A	A	A
250	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	2004		A	A
251	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	2004		A	A
252	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	2004		A	A
253	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	2004		A	A
254	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	2004		A	A
255	-	Hawaii (lab. Strain)	1993	C	C	C
256	-	Hawaii (lab. Strain)	1993		C	C
257	-	Hawaii (lab. Strain)	1993		C	C
258	-	Hawaii (lab. Strain)	1993			C
259	-	Hawaii (lab. Strain)	1993			C
260	-	Hawaii (lab. Strain)	1993			C
291	<i>Capsicum frutescens</i>	Miyako Is.	7/25/2019	B	B	B
360	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Kume Is.	7/27/2019	B	B	B
367	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	6/13/2019	A	A	A
368	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/13/2019		A	A
369	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/13/2019	A	A	A
370	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/13/2019		A	A
371	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/13/2019	A	A	A
372	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/13/2019		A	A
373	<i>Solanum americanum</i>	Yonaguni Is.	6/13/2019		A	A
374	<i>Capsicum frutescens</i>	C. Okinawa Is.	10/14/2022		B	B
375	<i>Capsicum frutescens</i>	C. Okinawa Is.	10/14/2022		B	B
378	<i>Capsicum frutescens</i>	C. Okinawa Is.	10/14/2022		B	B
380	<i>Capsicum frutescens</i>	C. Okinawa Is.	10/14/2022		B	B
403	<i>Capsicum frutescens</i>	S. Okinawa Is.	6/7/2021			
407	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Yonaguni Is.	7/1/2021	B	B	B
408	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Yonaguni Is.	7/1/2021			A
409	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Yonaguni Is.	7/1/2021			
410	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Yonaguni Is.	7/1/2021			A
411	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Yonaguni Is.	7/1/2021			
412	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Yonaguni Is.	7/1/2021	B	B	B
523	<i>Capsicum frutescens</i>	Yonaguni Is.	6/16/2022		A	B
524	<i>Capsicum frutescens</i>	Yonaguni Is.	7/13/2021		A	A
525	<i>Capsicum frutescens</i>	Yonaguni Is.	7/13/2021		A	A
526	<i>Capsicum frutescens</i>	Yonaguni Is.	7/13/2021		A	B
527	<i>Capsicum frutescens</i>	Yonaguni Is.	7/13/2021		A	A
528	<i>Capsicum frutescens</i>	Yonaguni Is.	7/13/2021			A
529	<i>Capsicum frutescens</i>	Yonaguni Is.	7/13/2021		A	A
530	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	7/19/2022		A	A

表 6-7. 続き

ID	sample location	sampling date	Haplotype / Genotype			
			COI	COII	ND4	<i>cryI</i>
531	<i>Solanum lycopersicum</i>	Yonaguni Is.	7/19/2022	A	A	A
532	<i>Solanum melongena</i>	Yonaguni (lab. strain)	2022	A	A	A
533	<i>Solanum melongena</i>	Yonaguni (lab. strain)	2022	A	A	A
534	<i>Solanum melongena</i>	Yonaguni (lab. strain)	2022	A	A	A
535	<i>Solanum melongena</i>	Yonaguni (lab. strain)	2022	A	A	A
536	<i>Solanum melongena</i>	Yonaguni (lab. strain)	2022	A	A	B
537	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Miyako Is.	7/19/2022	B	B	B
539	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Miyako (lab. strain)	11/12/2022	B	B	B
A006	<i>Solanum americanum</i>	S. Okinawa Is.	5/20/2015	A	A	B
A007	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	C. Okinawa Is.	5/26/2015	B	B	B
A008	<i>Solanum americanum</i>	N. Okinawa Is.	6/1/2015	B	B	B
A009	<i>Capsicum chinense</i>	N. Okinawa Is.	9/1/2015	B	B	B
A010	<i>Capsicum annuum</i> 'Parvo-acuminatum'	N. Okinawa Is.	9/1/2015	B	B	B
A011	<i>Solanum americanum</i>	S. Okinawa Is.	5/20/2016	B	B	B
A012	<i>Capsicum frutescens</i>	C. Okinawa Is.	6/3/2016	B	B	B
A013	<i>Capsicum frutescens</i>	N. Okinawa Is.	6/9/2016	B	B	B
A014	<i>Capsicum frutescens</i>	N. Okinawa Is.	6/9/2016	B	B	B
A015	<i>Solanum americanum</i>	S. Okinawa Is.	5/24/2017	B	B	B
A016	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	N. Okinawa Is.	5/24/2017	B	B	B
A017	<i>Capsicum frutescens</i>	C. Okinawa Is.	6/7/2017	B	B	B
A018	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	S. Okinawa Is.	1/4/2018	B	B	B
A019	<i>Solanum americanum</i>	N. Okinawa Is.	6/7/2018	B	B	B
A020	<i>Solanum lycopersicum</i>	C. Okinawa Is.	6/5/2018	B	B	B
A021	<i>Solanum americanum</i>	Ishigaki Is.	6/13/2019	B	B	B
A022	<i>Solanum americanum</i>	Ishigaki Is.	6/13/2019	B	B	B
A023	<i>Solanum americanum</i>	Ishigaki Is.	6/13/2019	B	B	B
A024	<i>Solanum americanum</i>	Ishigaki Is.	7/13/2019	B	B	B
A025	<i>Solanum americanum</i>	Ishigaki Is.	7/13/2019	B	B	B
A026	<i>Solanum americanum</i>	Ishigaki Is.	7/13/2019	B	B	B
A027	<i>Solanum americanum</i>	Ishigaki Is.	7/13/2019	B	B	B
A028	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Ishigaki Is.	7/1/2021	B	B	B
A029	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Ishigaki Is.	7/1/2021	B	B	B
A030	<i>Capsicum annuum</i> 'Grossum'	Ishigaki Is.	7/1/2021	B	B	B
A031	<i>Solanum melongena</i>	Ishigaki Is.	7/1/2021	B	B	B
A032	<i>Solanum melongena</i>	Ishigaki Is.	7/1/2021	B	B	B
A033	<i>Solanum melongena</i>	Ishigaki Is.	7/1/2021	B	B	B

表 6-7. 核遺伝子 *cryI* のヘテロ接合体アリルに検出されたヌクレオチド多型.

Sample location	Haplotype	Genotype	Base No. <i>cryI</i>					N
	COI/COII/ND4	<i>cryI</i>	156	261	336	438	492	
Ryukyu Islands	B	B	A	C	C	G	G	10
Ryukyu Islands	B	B	A	C	C	G	A/G	1
Ryukyu Islands	B	B	G	C	T	G	A	42
Ryukyu Islands	B	B	G	C	T	G	A/G	8
Ryukyu Islands	B	A	G	C	T	A/G	A	1
Ryukyu Islands	B	B	G	C	A/G	G	A	1
Ryukyu Islands	B	B	G	C	T/C	G	A/G	1
Ryukyu Islands	B	A	G	G	T	A	A	1
Ryukyu Islands	B	B	A/G	C	T	G	G	1
Ryukyu Islands	B	B	A/G	C	C	G	G	2
Ryukyu Islands	B	B	A/G	C	C	G	A/G	5
Ryukyu Islands	B	B	A/G	C	T/C	G	G	7
Ryukyu Islands	B	B	A/G	C	T/C	G	A/G	17
Ryukyu Islands	B	A	A/G	G/C	C	A/G	A/G	1
Yonaguni Is.	A	B	A	C	C	G	G	3
Yonaguni Is.	A	A	G	G	T	A	A	27
Yonaguni Is.	A	A	G	G	C	G	G	1
Yonaguni Is.	A	A	G	G	T/C	G	G	1
Yonaguni Is.	A	A	G	G	T/C	A/G	A/G	1
Yonaguni Is.	A	B	G	C	T	G	A	8
Yonaguni Is.	A	A	G	C	T	A/G	A	1
Yonaguni Is.	A	B	G	C	T/C	G	A/G	1
Yonaguni Is.	A	A	G	A/G	T/C	A/G	A/G	1
Yonaguni Is.	A	A	G	G/C	T	G	A/G	1
Yonaguni Is.	A	A	G	G/C	T	A/G	A	6
Yonaguni Is.	A	A	G	T/C	T/C	G	G	1
Yonaguni Is.	A	-	A/G	C	C	G	-	1
Yonaguni Is.	A	B	A/G	C	T/C	G	A/G	1
Yonaguni Is.	A	B	A/G	C	T/C	G	G/C	1
Yonaguni Is.	A	A	A/G	G	C	G	G	1
Yonaguni Is.	A	A	A/G	G/C	T/C	A/G	A/G	9
Yonaguni Is.	A	A	A/G	G/C	T/C	G/C	A/G	1
Yonaguni Is.	B	B	G	C	T	G	A	1
Yonaguni Is.	B	B	G	C	T	G	A/G	1
Yonaguni Is.	B	A	G	G	T	A	A	2
Yonaguni Is.	B	A	G	G	T	A	A/G	1
Yonaguni Is.	B	A	G	G/C	T	A/G	A	4
Yonaguni Is.	B	A	G	G/C	T	A/G	A/G	2
Yonaguni Is.	B	A	A/G	G/C	C	A/G	A/G	1
Yonaguni Is.	B	B	A/G	C	C	G	A/G	1
Yonaguni Is.	B	B	A/G	C	T/C	G	A/G	1
Yonaguni Is.	B	A	A/G	G/C	T/C	A/G	G	1
Yonaguni Is.	B	A	A/G	G/C	T/C	A/G	A/G	1
Yonaguni Is.	-	A	G	G	T	A	A	2
Yonaguni Is.	-	A	G	G/C	T	A/G	A	1
Yonaguni Is.	-	A	A/G	G/C	C	G	A/G	1
Miyako (mass-reared)	B	B	G	C	T	C	A	1
Yonaguni Is. (mass-reared)	A	A	G	G	T	A	A	1
Yonaguni Is. (mass-reared)	A	A	A/G	C	C	A/G	A/G	1
Yonaguni Is. (mass-reared)	A	A	A/G	G/C	C	A/G	A/G	1
Yonaguni Is. (mass-reared)	A	A	A/G	G/C	T/C	A/G	A/G	2
Hawaii (mass-reared)	C	C	G	C	T	G	G	8
Hawaii (mass-reared)	C	C	G	C	T	G/C	G	1

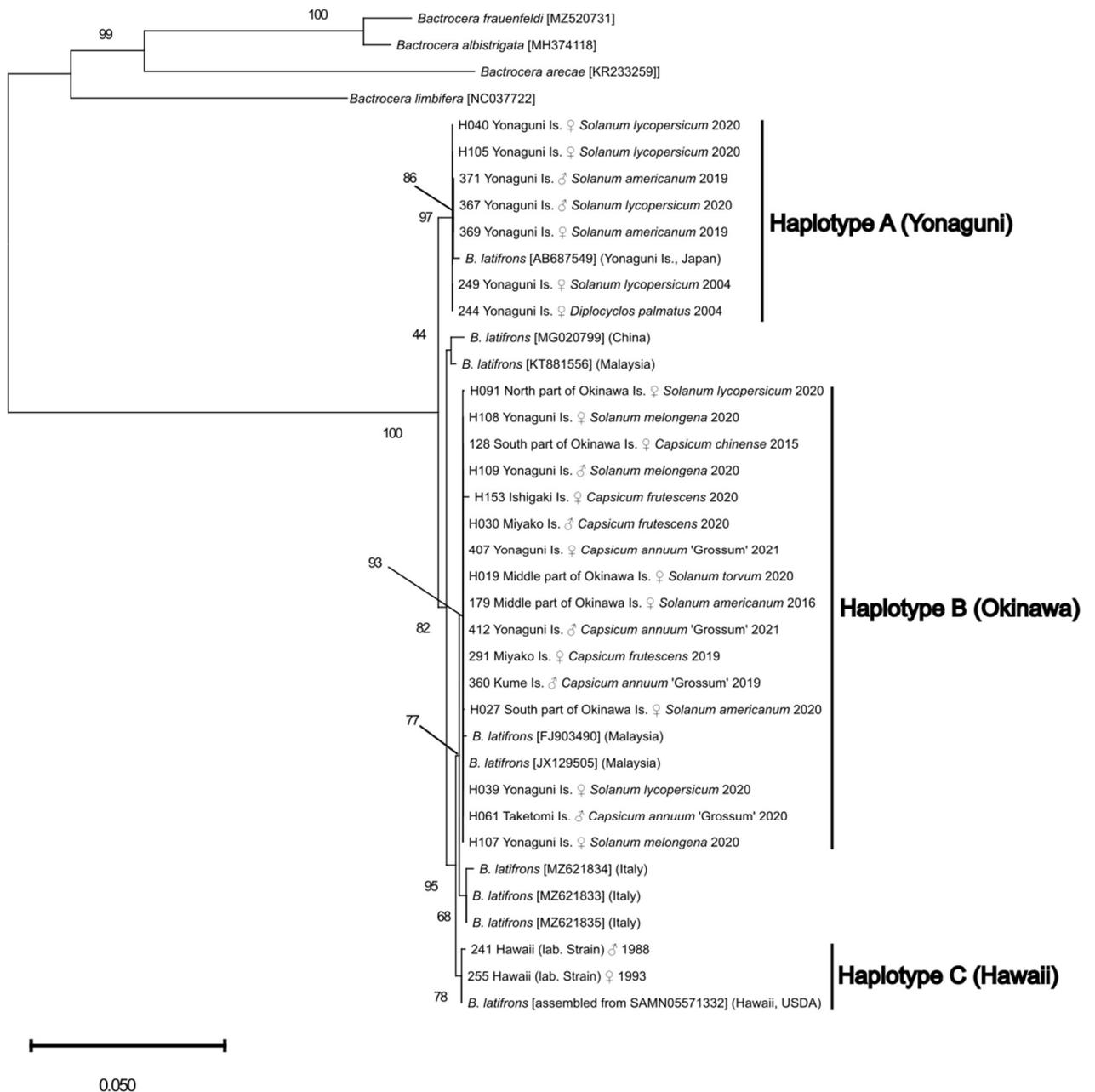


図 6-1. 沖縄県に侵入した *B. latifrons* の代表的な遺伝配列をもつサンプルから得られた COI, COII, ND4 の配列を組み合わせて系統解析し、作成した系統樹。枝の左の数字は最尤法によるブートストラップ支持値を示す。枝の右の数字はサンプル番号を示し、続けて産地、雌雄、寄主植物、採集年の順に記した。また、種名の横の[括弧]は Genbank から取得した配列のアクセッション番号を示す。

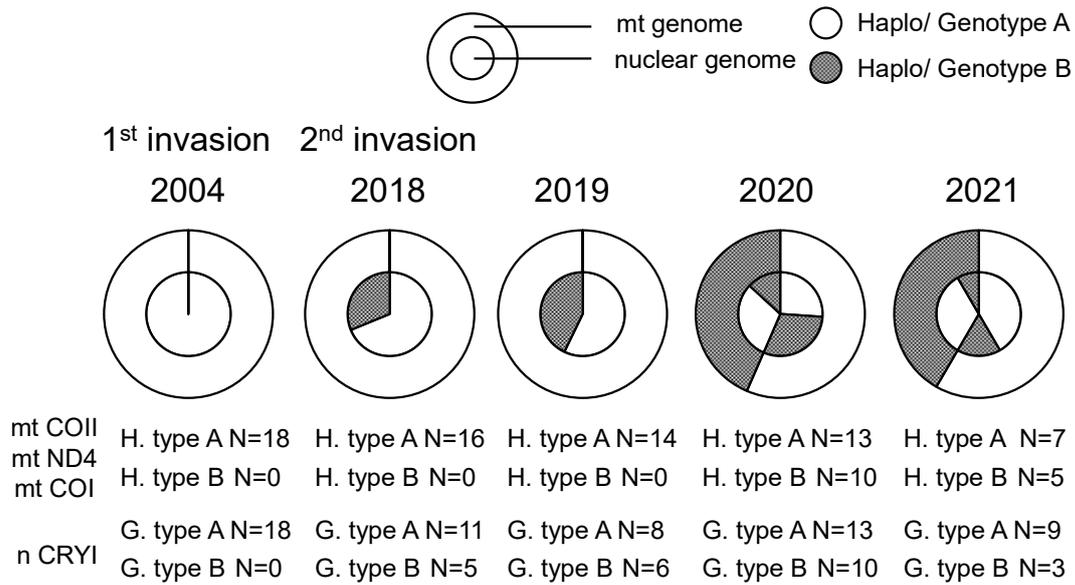


図 6-3. 与那国島に侵入した *B. latifrons* のミトコンドリア遺伝子から決定したハプロタイプと核遺伝子 *cry1* の遺伝配列から決定したジェノタイプの割合を年ごとに表した。グラフの白い部分はハプロ/ジェノタイプ A, 黒い部分はハプロ/ジェノタイプ B を示す。

第7章 ナスミバエの個体群間の相互作用の検証

7.1. はじめに

生物種間の共存パターンや分布を決定する要因として繁殖干渉は重要な現象であると考えられている (Gröning and Hochkirch 2008; Nishida et al., 2015)。従来の繁殖干渉の研究では、近縁な異種間の性的相互作用だけが研究の対象だった。なぜならば、そもそも繁殖干渉とは異種間に生じる負の性的な相互作用を意味し (Gröning and Hochkirch, 2008; 本間ほか, 2012)、一方、同種内の負の性的相互作用は性的対立 (sexual conflict) とみなされてきた (Arnqvist and Rowe, 2005) からである。性的対立とは、繁殖を巡る雌雄間の利害の対立のことである (Trivers, 1972; Parker, 1979)。性的対立は、雌雄が異なる配偶戦略をとることに起因しており (Bateman, 1948; Trivers, 1972; Parker, 1979)、繁殖形質における軍拡競走を引き起こすと考えられている (Arnqvist and Rowe, 2005)。そのため、たとえ同種であっても異なる個体群では雌雄の配偶行動が異なる可能性があり、それゆえ異所的な個体群が二次的に接触した場合に繁殖干渉に似た現象 (以下、単に繁殖干渉と呼ぶ) が生じる可能性がある。実際、性的対立の程度が異なる個体群間の交尾では、オスの射精物に含まれる物質によって性的対立の弱い個体群のメスが死亡することが実証されている (Himuro and Fujisaki, 2008)。理論的にも、移動個体が稀な個体群間で繁

殖干渉が生じた場合、繁殖干渉に優位な個体群が劣位な個体群を駆逐する、あるいは形質置換や空間的な隔離によって個体群の融合が妨げられ、長期的にみると種分化が繰り返し生じることが示唆されている (Yamaguchi and Iwasa, 2015)。

第6章では、沖縄県に侵入した *B. latifrons* の系統解析の結果、2つのハプロタイプ、ハプロタイプ A と B が存在することが示された。かつて与那国島に侵入し、根絶された個体群はハプロタイプ A だけで構成され、一方、沖縄本島に侵入後に沖縄諸島全体に分布を拡大しつつある個体群では、発見初期しかハプロタイプ A は見つかっておらず、その後はハプロタイプ B が席卷している。根絶後に *B. latifrons* が再発見された与那国島でも再発見当初はこの2つのハプロタイプが存在していたが、その後、ハプロタイプ B の割合が増加していた。つまり、どちらの地域個体群においても、ハプロタイプ B が圧倒的に優占する集団と、ハプロタイプ A だけをもつ集団が同じ地域に侵入した場合、前者が後者を排除していることが示唆された。そこで、本章では個体群の性的対立に着目し、その排除のメカニズムについて検討した。

沖縄県に複数回にわたり侵入した *B. latifrons* は、上述したように分子系統解析の結果から、ハプロタイプ B をもつ個体群がハプロタイプ A をもつ個体群を排除するメカニズムをもっていると考えられた。両個体群の侵入源は地理的に隔離された地域である可能性があり、それぞれ独自の繁殖形質を発達させている可能性がある。性的対立は、あらゆる方向に進化するため (Arnqvist and Rowe, 2005)、両個体群の配偶行動の違いが片

方の個体群に思わぬ不利益をもたらすかもしれない。*Bactrocera latifrons* の配偶行動は Jackson and Long (1997) にまとめられている。大きな流れとしては、オスがメスに対してコーリング行動を行ない、反応したメスに対面する (Jackson and Long, 1997)。その後マウント行動を行ない、交尾を試みる (Jackson and Long, 1997)。また、一連の配偶行動のあらゆる段階でメスは交尾を拒否する行動を示すことがある (Jackson and Long, 1997)。このような配偶過程で、オスの配偶に関わる過剰な行動がメスの適応度の低下をもたらす可能性があると考えた。つまり、個体群間においてオスの配偶に関わる行動をおこなう頻度に違いがあれば、頻度の高い個体群のオスは頻度の低い個体群のメスの適応度をより低下させるかもしれない。

以上のことから、本研究では性的対立を原因とした個体群間の配偶行動の違いが侵入個体群間に繁殖干渉を生じさせ、一方の個体群の排除をもたらすと考えた。そのため、異なるハプロタイプをもつ 2 つの個体群の *B. latifrons* を用いて、配偶に関わる行動の頻度およびそれぞれのメスの個体群の適応度を測定し、この仮説を検証した。

7.2. 材料と方法

7.2.1. ナスミバエの配偶行動の観察

本研究では、与那国島の個体群は根絶前の与那国島で採集され沖縄県農業研究センタ

ーで飼育されていた累代飼育系統、沖縄島の個体群は沖縄県農業研究センターおよび沖縄県病害虫防除技術センターで飼育されていた累代飼育系統を供試虫として用いた。沖縄県農業研究センターの飼育虫は第 5 章と同じ由来、同じ世代である。沖縄県病害虫防除技術センターで累代飼育されていた沖縄島個体群は 2019 年に沖縄島で採集された個体に由来する 6 世代目であった。すべての個体群はそれぞれの施設で室温: $25\pm 1^{\circ}\text{C}$ 、相対湿度: 60~70%、日長: 15L:9D の条件で飼育されていた。

実験では、この飼育虫の蛹を両個体群とも 300 頭程度とり、それぞれガラスシャーレの上に静置し、水、成虫飼料 (粗糖+酵母エキス (AY-80)+水を混ぜたもの) とともに金属製の網ケージ (30×30×45 cm) に入れた。羽化した個体を 3 日以内に雌雄を分けてそれぞれ別のケージに水、ミバエ用の餌とともに入れた。

実験は室温 $25\pm 1^{\circ}\text{C}$ 、相対湿度 60~70%、15L:9D に設定された実験室内で行った。実験には、羽化後 2 週間以上経過した未交尾の成虫 *B. latifrons* を用いた。午前 10:00 (明期開始から 6 時間後) に雌雄および由来個体群を区別するため、ポスカ水性サインペン中字丸芯 (三菱鉛筆 (株), 東京) を用いてマーキングを行なった。*Bactrocera latifrons* を一頭ずつネットに入れ、入れた個体の周囲を外側から押し下げて固定し、中胸背板にインクを塗布した。マーキングに使用した色は緑色、黄色、桃色の 3 色である。マーキングした個体は行動観察に使用する金属製の網ケージ (30×30×45 cm) に水、成虫飼料とともに入れた。*Bactrocera latifrons* が配偶活動を開始するのは日没直前であるため

(Jackson and Long, 1997)、17:30 (明期開始から 13 時間 30 分後) から明期の終わりである 19:00 まで行動観察を行なった。

両個体群間の行動の違いや配偶をめぐる個体群内・個体群間の相互作用を定量化するために、以下の 2 つの実験を行った。実験 1 では、与那国および沖縄個体群のオスが存在する状況下に与那国あるいは沖縄いずれか一方の個体群のメスを導入して、それぞれの個体群のオスの配偶行動を記録した。総個体数を 18 頭に固定した 2 つの処理区 (処理区 1 と 2) を設定した。処理区 1 では、沖縄個体群のオス 6 頭と与那国個体群のオス 6 頭、与那国個体群のメスのみ 6 頭を導入した。処理区 2 では、沖縄個体群のオス 6 頭と与那国個体群のオス 6 頭、沖縄個体群のメスのみ 6 頭を導入した。オスの配偶行動として記録したのは、コーリング行動の回数、マウント回数、交尾妨害行動の回数、および交尾数である。メスの配偶行動としては交尾ペア数と産卵数を記録した。また、ここでの交尾の妨害行動は、すでに交尾の成立しているペアのメスに対して、別のオスがさらにマウントする行動やメスの体に交尾器を突き立てる行動、メスに頭突きする行動といったメスに対して影響をもたらすような行動とした。本研究では観察が比較的容易なこれら 3 つの行動が、他個体群の繁殖成功を妨げる可能性があるという仮説をたてた。すなわち、コーリング行動は自個体群との交尾ペア形成率に影響を及ぼし、マウント行動、交尾妨害行動は性的ハラスメント (sexual harassment) としてはたらきメスの適応度の低下をもたらす可能性があると考えた。

次いで、各個体群のオスが、両個体群のメスがともに存在する条件下で、どのような配偶行動を行うかを観察した (実験 2)。総個体数を 18 頭に固定した 2 つの処理区 (処理区 3 と 4) を設定した。処理区 3 では、与那国個体群のオス 12 頭に対して、両個体群のメスをそれぞれ 3 頭、計 6 頭を導入した。処理区 4 では、沖縄個体群のオス 12 頭に対して、両個体群のメスをそれぞれ 3 頭、計 6 頭を導入した。記録した配偶行動は、実験 1 と同じである。

行動観察後、メス個体 (交尾していた個体はペアごと) を取り出し、5.2.1 で用いた実験装置に隔離し、吸水させた脱脂綿およびミバエ成虫用の餌を与えた。翌朝 9:00 に各装置からオス個体のみを取りのぞき、産卵基質として与那国個体群のメスにはナス (成熟果, 沖縄県産)、沖縄個体群のメスにはトマト (成熟果, 沖縄県産) の果実片 (1.5 cm×1.5 cm) を果皮面を上にし、ピンセットで産卵用の穴を 2 箇所あけた状態で与えた。両果実はそれぞれの個体群のメスが最も高い産卵選好性を示した果実である (第 5 章)。その後、15:00 に果実を取り出し、産み付けられた卵の数を計数した。

これらの実験はすべての処理区を 4 つの実験ケージで同時に行い、6 回繰り返した。

7.2.2. 統計解析

観察時間中にナスミバエのオス (与那国および沖縄個体群) が与那国および沖縄個体群のメスに対して行った配偶に関する行動 (コーリング行動とマウント行動、交尾

を妨害する行動) の回数を比較した。まず、いずれか一方の個体群のメスだけが存在する条件下 (実験 1) で両個体群のオスが、メスに対して行った行動の回数について、ポアソン分布を仮定した一般化線形混合モデル (GLMM) によって分析した。目的変数は実験ケージごとのオスの合計行動回数とし、説明変数はオスの由来個体群、メスの由来個体群およびそれらの交互作用とした。また、変量効果としてそれぞれの実験ケージを組み込んだ。次に実験 1 でのそれぞれのメスの産卵数を比較した。この解析ではそれぞれの個体群のメス 1 頭あたりの産卵数を目的変数とし、オスの由来個体群、メスの由来個体群およびそれらの交互作用を説明変数としてポアソン分布を仮定した GLMM を用いた。また、変量効果としてそれぞれの実験ケージを組み込んだ。与那国および沖縄個体群のメスが、与那国個体群のオスと沖縄個体群のオスと交尾ペアを形成した割合に関しては、二項分布を仮定した GLMM によって分析した。目的変数は各実験区で観察された両個体群のプールしたペア数とし、説明変数はなく切片のみとした。また、変量効果としてそれぞれの実験ケージを組み込んだ。このモデルでは切片が 0 の場合、両個体群の交尾率が 0.5 となり、個体群間の交尾率に差がないことを表す。推定値の統計的有意性については、Wald 検定を用いて評価した。

両個体群のメスが存在する条件下で (実験 2)、それぞれの個体群のオスがメスに対して行った配偶に関する行動 (コーリング行動とマウント行動、交尾を妨害する行動) の回数を比較した。コーリング行動については、対象としているメスが複数いた時、ま

た対象メスが判断できなかつた時が多かつたため、それぞれの個体群のオスの合計行動回数を比較した。両個体群のオスが、メスに対して行ったコーリング行動の回数について、ポアソン分布を仮定した GLMM によって分析した。目的変数は実験ケージごとのオスのコーリング行動の合計回数とし、説明変数はオスの由来個体群とした。また、変量効果としてそれぞれの実験ケージを組み込んだ。次にマウント行動、交尾を妨害する行動について個体群ごとに比較した。この解析では目的変数は実験ケージごとのオス個体群の合計行動回数とし、説明変数はオスの由来個体群、メスの由来個体群およびそれらの交互作用として、ポアソン分布を仮定した GLMM を用いた。また、変量効果としてそれぞれの実験ケージを組み込んだ。

次に実験 2 におけるそれぞれのメスの産卵数をポアソン分布を仮定した GLMM によって分析した。目的変数は実験ケージごとのメス 1 頭あたりの産卵数とし、説明変数はオスの由来個体群、メスの由来個体群およびそれらの交互作用とした。また、変量効果としてそれぞれの実験ケージを組み込んだ。

以上の解析には R 4.2.2. (R Development Core Team, 2021) の lme4 パッケージ (Bates et al., 2022) および glmmML パッケージ (Bronstöm, 2022) を用いた。また、推定値の統計的有意性については、Wald 検定を用いて評価した。統計解析の概略については表 7-1 にまとめた。

7.3. 結果

一方の個体群のメスだけが存在する条件下での両個体群オスの配偶行動

与那国個体群と沖縄個体群の行動の違いや個体群間の配偶をめぐる相互作用を定量化するために、総密度を一定にし、それぞれの雌雄個体の組み合わせを変えた実験区を設定し、配偶行動を観察した。まず、実験 1 でいずれか一方の個体群のメスだけが存在する条件下で、両個体群のオスの配偶行動を観察した。その結果、与那国個体群のオスのコーリング行動の回数の方が高い傾向にあったが (GLMM, 与那国個体群のオスの効果の推定値 \pm SE=-0.3773 \pm 0.265)、有意な差はなかった (Wald 検定, $z=-1.424$, $p=0.155$) (図 7-1)。また、両個体群のコーリング行動は、メスの由来個体群によらずほとんど同じであった (GLMM, メスの由来個体群の効果の推定値 \pm SE=-0.1214 \pm 0.2466; Wald 検定, $z=-0.492$, $p=0.623$) (図 7-1)。オスの由来個体群とメスの由来個体群の交互作用にも依存しなかった (GLMM, 推定値 \pm SE=0.316 \pm 0.3701; Wald 検定, $z=0.839$, $p=0.401$)。

次に、メスに対するオスのマウント行動の回数について述べる。いずれか一方の個体群のメスだけが存在する条件下 (実験 1) で観察したオスのマウント行動はオスの由来個体群によって回数に有意な差はなかった (GLMM, オスの由来個体群の効果の推定値 \pm SE=-0.1823 \pm 0.6055; Wald 検定, $z=-0.301$, $p=0.763$) (図 7-2)。また、オスのマウント行動の回数は、メスの由来個体群によらずほとんど同じであった (GLMM, メスの由来個体

群の効果の推定値 \pm SE=-0.748 \pm 0.8975; Wald 検定, $z=-0.834$, $p=0.405$) (図 7-2)。また、オスの由来個体群とメスの由来個体群の交互作用にも依存しなかった (GLMM, 推定値 \pm SE=-0.2231 \pm 1.095; Wald 検定, $z=-0.204$, $p=0.839$) (図 7-2)。

次いで、交尾を妨害する行動について述べる。いずれか一方の個体群のメスだけが存在する条件下 (実験 1) で観察した両個体群のオスの交尾を妨害する行動は、沖縄個体群のオスの方が与那国個体群のオスよりも交尾妨害数が多い傾向にあったが (GLMM, オスの由来個体群の効果の推定値 \pm SE=-0.5753 \pm 0.4167)、統計的には有意ではなかった (Wald 検定, $z=-1.381$, $p=0.167$) (図 7-3)。また、交尾妨害の回数は、メスの由来個体群によらずほとんど同じであった (GLMM, メスの由来個体群の効果の推定値 \pm SE=-0.6254 \pm 0.9673, $z=-0.897$, $p=0.370$) (図 7-3)。また、オスの由来個体群とメスの由来個体群の交互作用にも依存しなかった (GLMM, 推定値 \pm SE=0.932 \pm 0.645; Wald 検定, $z=1.444$, $p=0.149$) (図 7-3)。

両個体群のメスの産卵数は、同じ個体群のオスと交尾した時の方が多く (GLMM, オスの由来個体群の効果の推定値 \pm SE=-0.890 \pm 0.2623, Wald 検定, $z=-3.393$, $p<0.001$)、これに加えて、沖縄個体群の方が産卵数が多かった (GLMM, 推定値 \pm SE=-0.1.021 \pm 0.2845, Wald 検定, $z=-3.588$, $p<0.001$) (図 7-4)。また、オスの由来個体群とメスの由来個体群の交互作用も有意であった (GLMM, 推定値 \pm SE=1.577 \pm 0.3913, Wald 検定, $z=4.031$, $p<0.001$)

交尾ペアの形成率をみると、与那国個体群のメスは、いずれの個体群のオスともよく

似た割合で交尾ペアを形成していた(GLMM, 切片推定値±SE =0.1823±0.3496, $z=0.5215$, $p=0.602$)。一方、沖縄個体群のメスは同じ個体群のオスと交尾ペアを形成する傾向があったが (GLMM, 切片推定値±SE =-0.4054±0.345)、統計的な有意差はなかった (Wald 検定, $z=-1.175$, $p=0.24$) (図 7-5)。また、実験 1 全体を通じて、観察終了の翌朝、処理区 1 の沖縄個体群のオスと交尾した与那国個体群メス 1 頭が死亡していた。

両個体群のメスが存在する条件下での各個体群オスの配偶行動

各個体群のオスが、両個体群のメスがともに存在する条件下で (実験 2)、どのような配偶行動を行うかを観察した。その結果、沖縄および与那国個体群のオスはコーリング回数については、あまり変わらなかった (GLMM, 推定値±SE =9.696±0.3679, Wald 検定, $z=0.85$, $p=0.395$) (図 7-6)。オスがメスにマウントをする回数については、両個体群ともに観察できた回数が少なく (図 7-7)、GLMM の当てはめでパラメータが収束しなかった。交尾を妨害する行動については、与那国個体群の方が多い傾向にあったが (GLMM, 推定値±SE =0.705±1.55)、統計的な有意差はなかった (Wald 検定, $z=1.754$, $p=0.0795$) (図 7-8)。また、いずれの個体群のオスも、メスの由来個体群によってコーリング行動の回数に有意な差はなかった (GLMM, 推定値±SE=0.4407±1.640; Wald 検定, $z=1.095$, $p=0.2734$) (図 7-8)。また、オスの由来個体群とメスの由来個体群の交互作用にも依存しなかった (GLMM, 推定値±SE=0.0969±1.876; Wald 検定, $z=-0.625$, $p=0.5321$)。

次に産卵数について述べる。両個体群のメスの産卵数は沖縄個体群のオスと交尾した

時より、与那国個体群のオスと交尾した時に多くなった (GLMM, オスの由来個体群の効果の推定値 \pm SE = 0.8088 ± 0.3117 , Wald 検定, $z=2.595$, $p=0.00946$) (図 7-9)。また、メスの由来個体群によらずほとんど同じであり (GLMM, メスの由来個体群の効果の推定値 \pm SE = 0.2318 ± 0.2775 ; Wald 検定, $z=0.835$, $p=0.404$)、オスの由来個体群とメスの由来個体群の交互作用にも依存しなかった (GLMM, 推定値 \pm SE = -0.3350 ± 0.3434 , Wald 検定, $z=-0.976$, $p=0.239$) (図 7-9)。

また、実験 2 全体を通じて、観察終了の翌朝、処理区 4 で沖縄個体群のオスと交尾した与那国個体群のメスが 2 頭および沖縄個体群 1 頭が死亡していた。

7.4. 考察

ハプロタイプ A をもつ与那国個体群とハプロタイプ B をもつ沖縄個体群の配偶行動を観察した。いずれか一方の個体群のメスだけが存在する条件下で、両個体群のオスの配偶行動を観察した実験 1 (処理区 1, 2) では、両個体群のコーリング行動の回数とマウント行動の回数、他個体の交尾行動を妨害する行動ともに、2 個体群間で大きな違いはなかった。両個体群のオスの配偶行動に違いがなかった理由としては、以下の 2 つが考えられる。1 つは、*B. latifrons* の配偶行動が地域個体群間でほとんど変わらない可能性である。2 つ目は、累代飼育過程で生じうる意図しない人為選択によって本来の配偶行

動から変わってしまった可能性である。特に両個体群は似たような環境条件の大量増殖施設で飼育されてきたため、同じような交尾行動が選抜されやすかったのかもしれない。一方で、メスの産卵数は、両個体群ともに自個体群のオスと交尾した時に多かった（図7-4）。両個体群のオスがともに存在する条件下で、いずれの個体群のメスも同じ個体群のオスと交尾した場合に産卵数が多かったことは、両個体群間で生殖隔離がやや進行しており、異なる個体群のオスから何らかの不利益を被る可能性を示すものと考えられる。

実験2では、各個体群のオスが、両個体群のメスがともに存在する条件下で、どのような配偶行動を行うかを観察した。その結果、マウント行動の回数は沖縄個体群のオスの方が与那国個体群のオスに比べて多かったが、統計的な有意差はなく、その他の行動（コーリング行動、交尾の妨害行動交尾）の回数に大きな差はなかった。また、与那国個体群のメス、沖縄個体群のメスはともに、沖縄個体群のオスと交尾した場合に産卵数が少なくなった。このことから、産卵数に対する両個体群の影響は非対称的で、沖縄個体群から与那国個体群に対して強い負の影響があると考えられた。

ただし、このように結論づけるには注意が必要である。なぜならば、実験1では自個体群のオスと交尾した方が産卵数が多くなったのに対し、実験2ではどちらの個体群のメスも沖縄個体群のオスと交尾したときの方が産卵数が低下していたからである。2つの実験の重要な違いは、実験2ではオスは一方の個体群だけを個体数を2倍にして導入し、一方、メスは両方の個体群を自種密度を半減させて導入したことである。この

ことから、ナスミバエの密度は変わらず、メスが出会うオスの系統ごとの頻度が実験 2 が実験 1 よりも 4 倍大きくなっている。そのため、沖縄個体群のオスでより顕著に見られる負の影響は、メスの立場からみれば頻度依存的に働いたと推定できる。今後、負の影響がメスに対して頻度依存的にはたらく可能性を考慮しながら、メスの適応度の低下をもたらす要因を検証する必要がある。

メスの繁殖成功に対して負の影響を与えたのは今回観察した 3 つの行動 (コーリング行動とマウント行動、交尾を妨害する行動) だけではない可能性が高いだろう。負の影響をもたらす他の要因としては、オスの交尾器の長さの違いやオスがもつメスの性的受容力を低下させるような物質の違いなどが考えられる。実際、オスの地域ごとに異なる交尾器の長さがメスの適応度に影響を及ぼすことがアオオサムシ *Carabus insulicola* Chaudoir, 1869 で実証されている (Takami et al., 2018)。また、ミバエ類は多くの種で不応期があることが報告されており (Pérez-Staples and Abraham, 2023)、キイロシヨウジョウバエ *Drosophila melanogaster* Meigen, 1830 のようにオスがメスの再交尾を抑制する物質を分泌 (Kubli, 2003) している可能性が考えられる。このような物質の濃度や量が個体群ごとに異なり、メスの適応度に影響を与えた可能性が考えられる。

性的対立は、配偶集団内における雌雄間の負の相互作用であり、配偶に関わる形質にさまざまな変化をもたらす (Arnqvist and Rowe, 2005)。種は、多数の地域個体群から形成されているので、個体群により性的対立の様相は異なり、地理的なモザイク構造を示

す場合がある (Thompson, 2005)。そのため、個体群の組み合わせによっては、個体群間ではたらく性的対立の強度が非対称になり、その結果として一方の個体群に絶滅をもたらすことが予測できる。今回検証した個体群は累代飼育系統であり、配偶行動が野生個体群と異なっている可能性はある。しかし、ハプロタイプ B を示す沖縄個体群のオスがメス個体に適応度の低下をもたらしており、この効果が野外でも実現している可能性は高いだろう。この推測が妥当であるならば、ハプロタイプ A の個体群はハプロタイプ B の個体群との非対称な性的対立により排除されている可能性が考えられる。沖縄個体群のオスは高密度になると両個体群のメスともに適応度を低下させ、与那国個体群のメスにより大きな影響を与えることがわかった。このことは、沖縄個体群から与那国個体群に対する負の影響が逆よりも大きい可能性を示唆している。そのため、沖縄個体群のオスは個体群間に生じる個体群間に生じる性的対立が、種間で生じる繁殖干渉のように、与那国個体群を排除することができる可能性があると考えられる。

7.5. 図表

表 7-1. 本実験で用いた統計モデルのまとめ. ex.1 は実験 1, ex. 2 は実験 2 を示す.

experiment	model	family	response variable	explanatory variable	random effect
ex. 1	GLMM	poisson	the total number of male actions per experimental cages	origin of male population origin of female population their interaction	experimental cages
ex. 1	GLMM	poisson	the number of eggs female laid	origin of male population origin of female population their interaction	experimental cages
ex. 1	GLMM	binomial	the number of pooled pairs of both populations	none	experimental cages
ex. 2	GLMM	poisson	the total number of calling activities for both populations	origin of male population	experimental cages
ex. 2	GLMM	poisson	the total number of male actions per experimental cages	origin of male population origin of female population their interaction	experimental cages
ex. 2	GLMM	poisson	the number of eggs female laid	origin of male population origin of female population their interaction	experimental cages

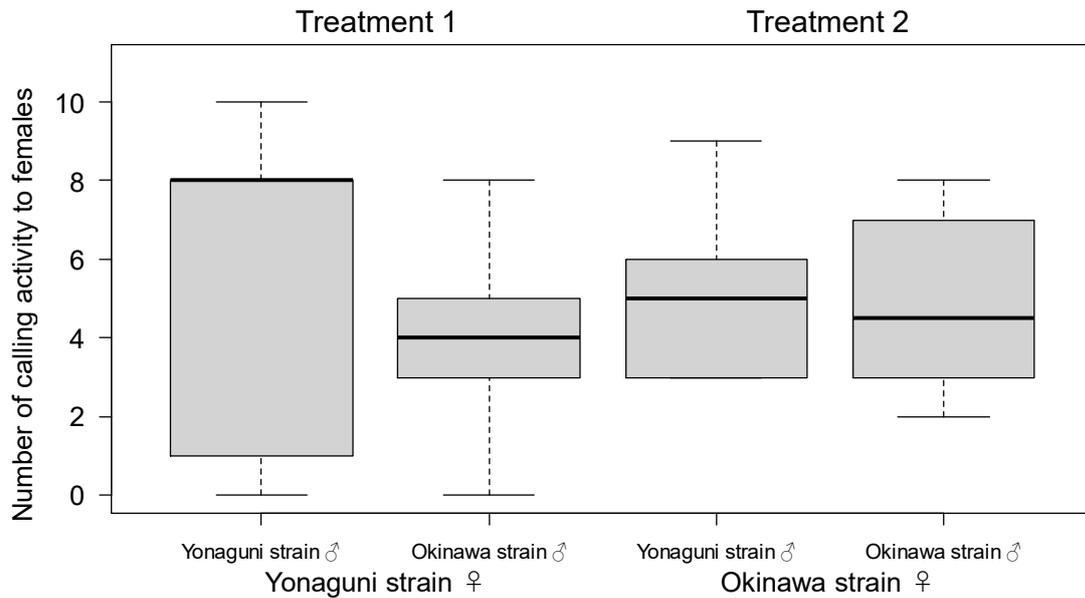


図 7-1. ナスミバエのオス（与那国および沖縄個体群）が、与那国あるいは沖縄個体群のメスだけが存在する条件下で、メスに対してコーリング行動を行った回数。与那国および沖縄両個体群のオスそれぞれ 6 頭と、いずれか一方の個体群のメスだけが 6 頭存在する条件下で、オスのコーリング回数をそれぞれ記録した。左側が与那国個体群のメスに対するコーリング行動、右側が沖縄個体群のメスに対するコーリング行動の回数を示す。図中の太線は中央値を、ボックスの上下はそれぞれの四分位点を表す。また、バーは四分位点から 1.5 倍の範囲内にある最大値および最小値を、丸いシンボルは四分位点から 1.5 倍の範囲外にある値（外れ値）を表す。

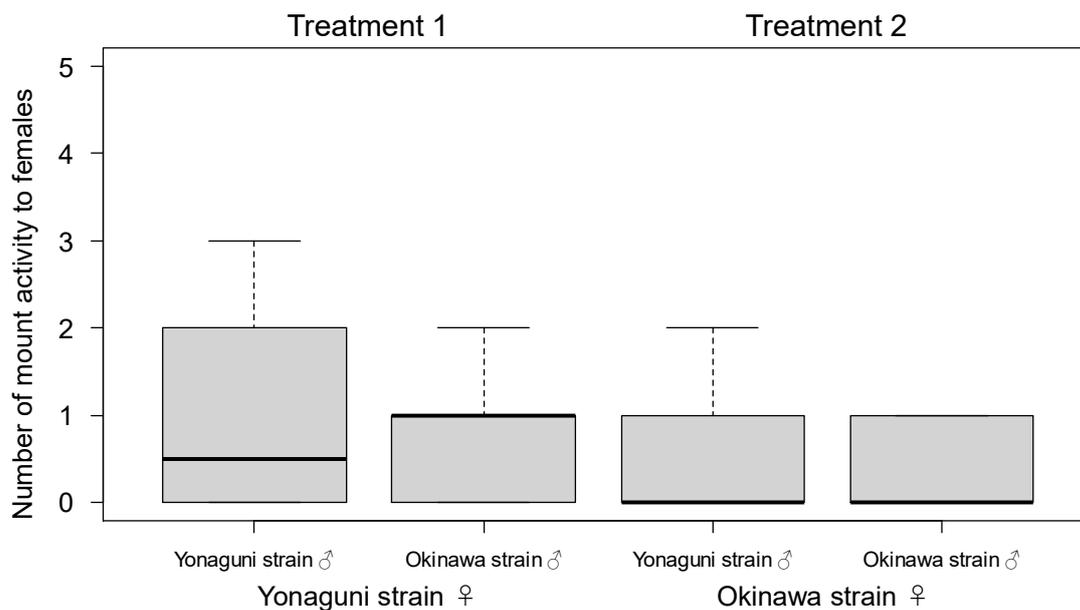


図 7-2. ナスミバエのオス（与那国および沖縄個体群）が、与那国あるいは沖縄個体群のメスだけが存在する条件下で、メスに対してマウント行動を行った回数。与那国および沖縄両個体群のオスそれぞれ 6 頭と、いずれか一方の個体群のメスだけが 6 頭存在する条件下で、オスのマウント回数をそれぞれ記録した。左側が与那国個体群のメスに対するマウント行動、右側が沖縄個体群のメスに対するマウント行動の回数を示す。箱ひげ図の詳細については、図 7-1 の説明を参照。

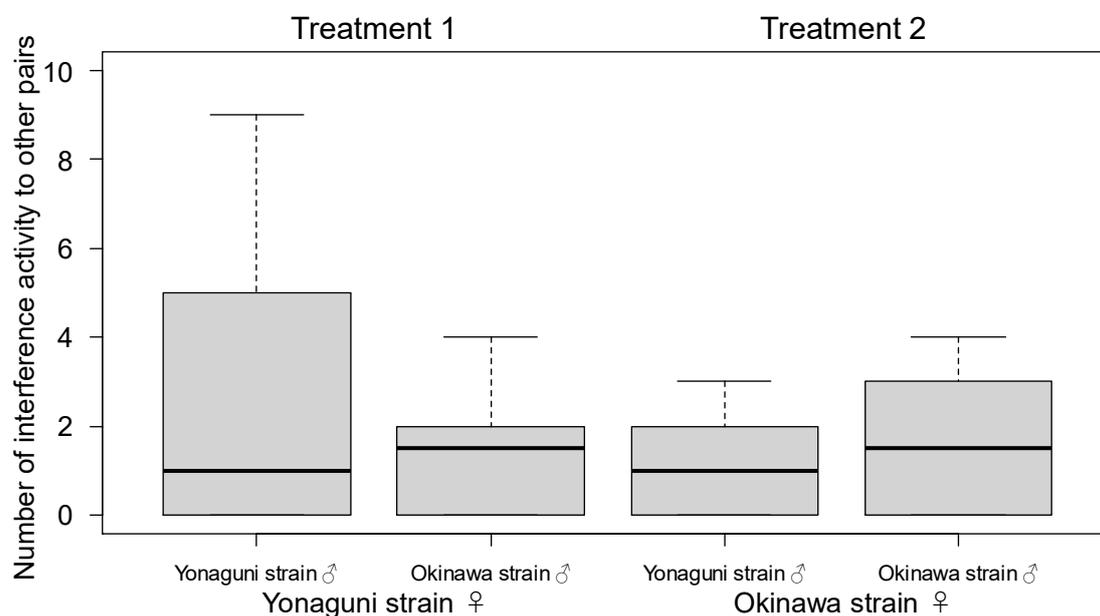


図 7-3. ナスミバエのオス（与那国および沖縄個体群）が、与那国あるいは沖縄個体群のメスだけが存在する条件下で、メスに対して交尾妨害を行った回数。与那国および沖縄両個体群のオスそれぞれ 6 頭と、いずれか一方の個体群のメスだけが 6 頭存在する条件下で、オスの交尾妨害の回数をそれぞれ記録した。左側が与那国個体群のメスに対する交尾妨害行動、右側が沖縄個体群のメスに対する交尾妨害行動の回数を示す。箱ひげ図の詳細については、図 7-1 の説明を参照。

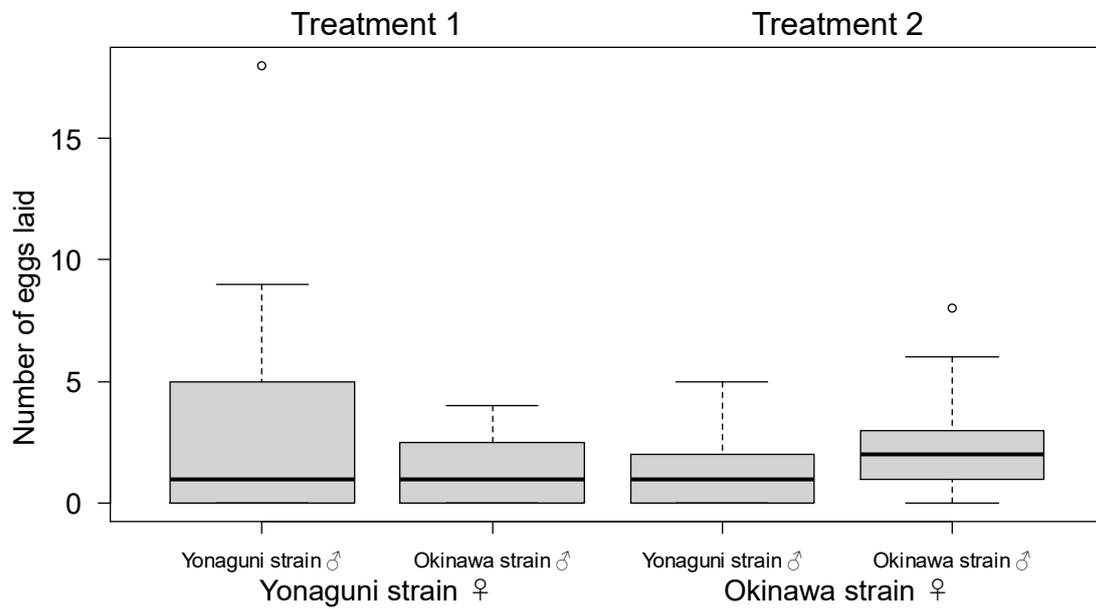


図 7-4. 与那国および沖縄個体群のメスが、両個体群のオスが存在する環境下で交尾後に産んだ卵数。左側が与那国個体群のメスの産卵数、右側が沖縄個体群のメスの産卵数を示す。箱ひげ図の詳細については、図 7-1 の説明を参照。

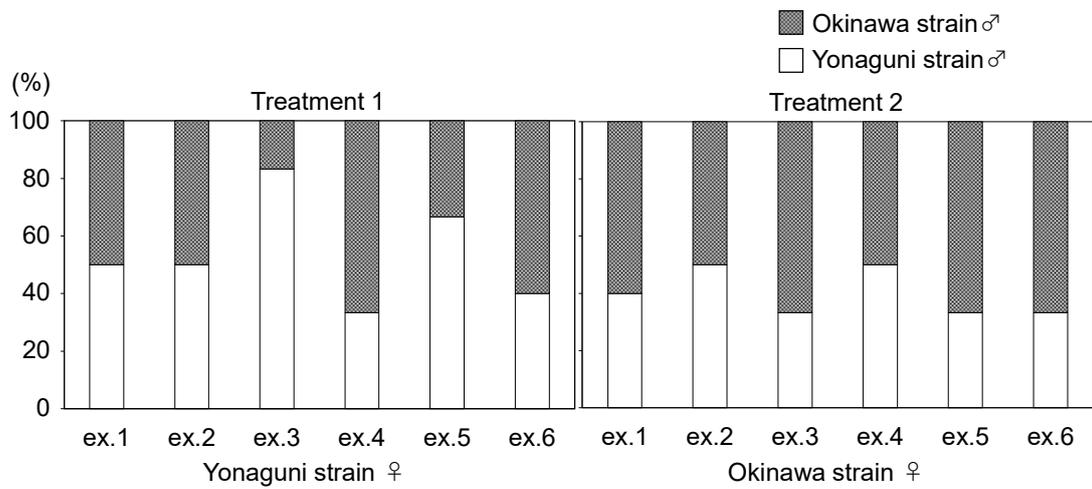


図 7-5. 与那国および沖縄個体群のメスが，与那国個体群のオス（白）と沖縄個体群のオス（網掛け）と交尾ペアを形成した割合を，実験ケージごと（ex.n）に示した．左側が与那国個体群，右側が沖縄個体群のメスの交尾率を示す．

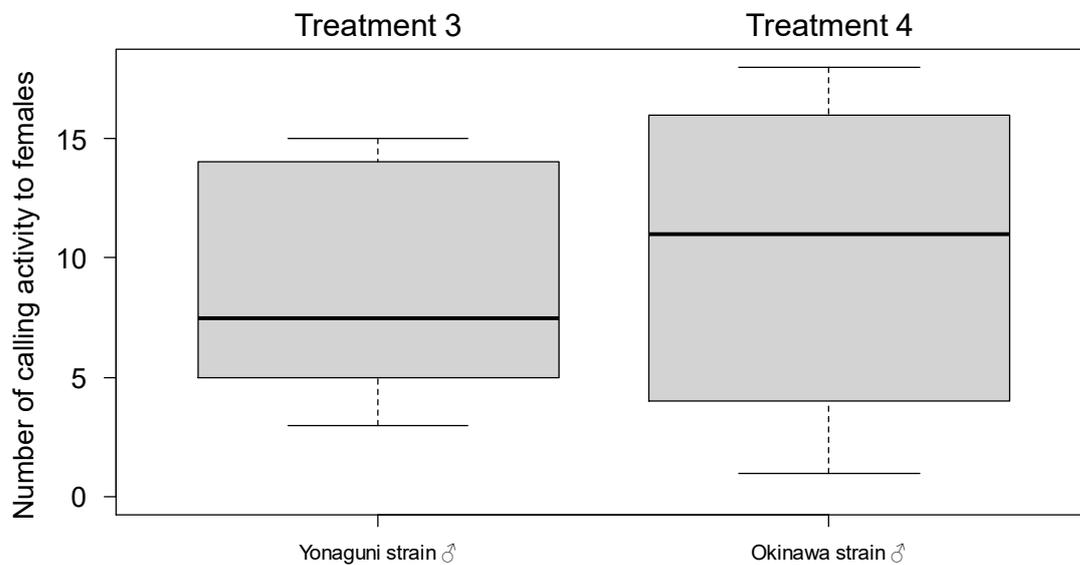


図 7-6. 与那国，沖縄両個体群のメスがいる条件下で，与那国（左）および沖縄（右）個体群のオスがコーリング行動を行った回数．与那国個体群のオス 12 個体または沖縄個体群のオス 12 頭に対して，両個体群のメスをそれぞれ 3 頭，計 6 頭を導入した．箱ひげ図の詳細については，図 7-1 の説明を参照．

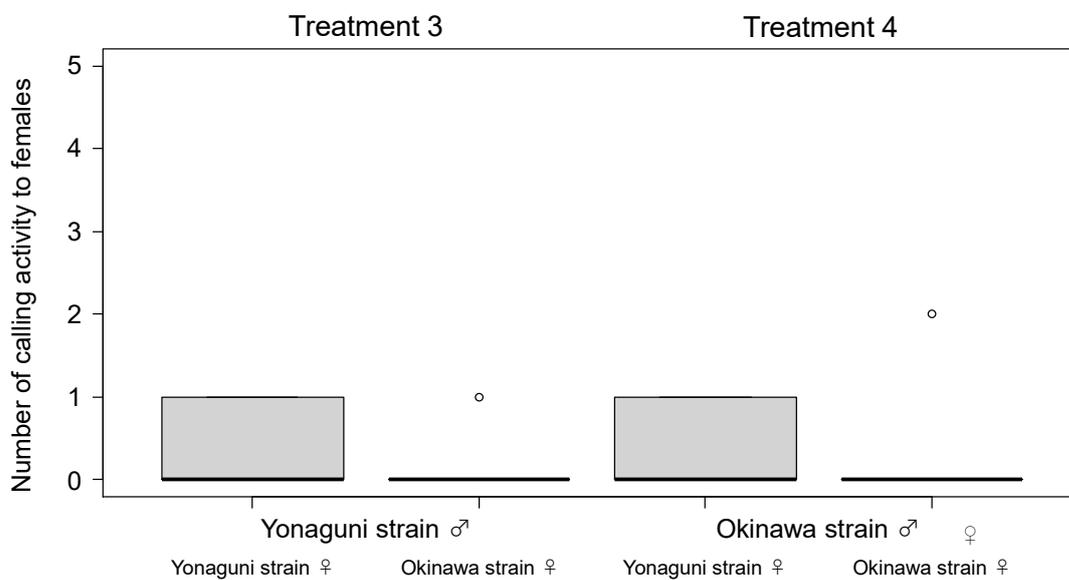


図 7-7. 与那国，沖縄両個体群のメスがいる条件下で，与那国（左）および沖縄（右）個体群のオスがマウント行動を行った回数．与那国個体群のオス 12 頭あるいは沖縄個体群のオス 12 頭に対して，両個体群のメスをそれぞれ 3 頭，計 6 頭を導入した．箱ひげ図の詳細については，図 7-1 の説明を参照．

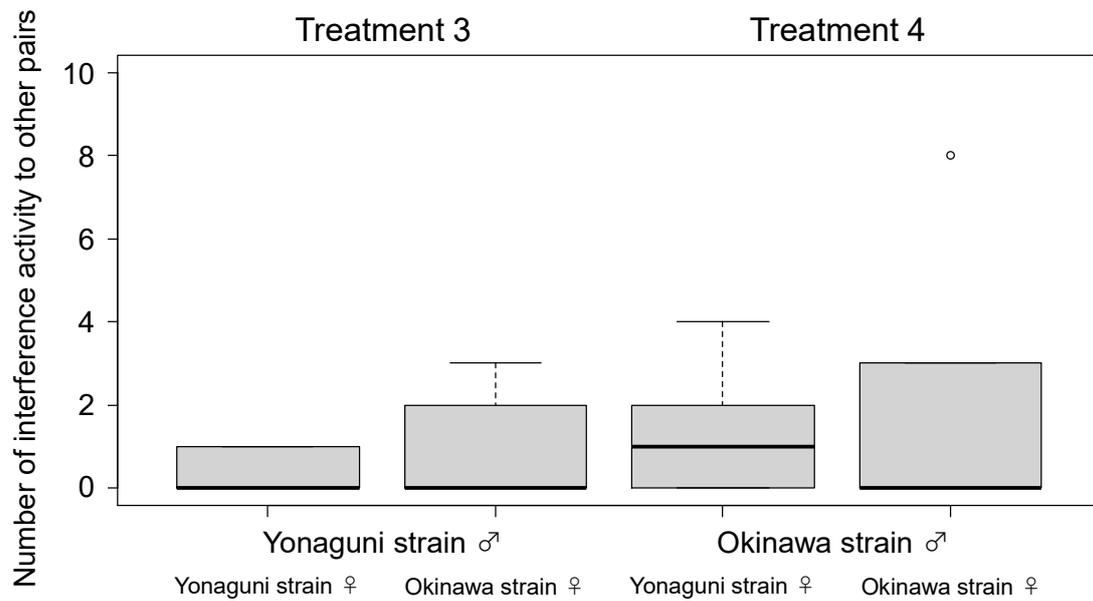


図 7-8. 与那国，沖縄両個体群のメスがいる条件下で，与那国（左）および沖縄（右）個体群のオスが交尾妨害行動を行った回数．与那国個体群のオス 12 頭あるいは沖縄個体群のオス 12 頭に対して，両個体群のメスをそれぞれ 3 頭，計 6 頭を導入した．箱ひげ図の詳細については，図 7-1 の説明を参照．

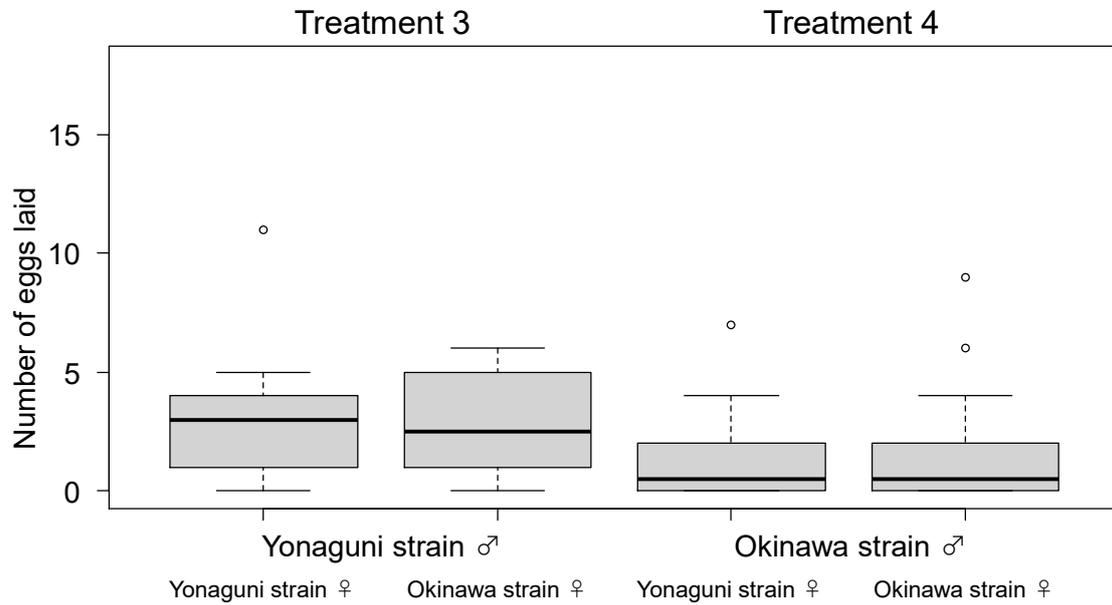


図 7-9. 与那国および沖縄個体群のメスが、与那国個体群のオスのみ、あるいは沖縄個体群のオスのみが存在する環境下で交尾した場合の産卵数。左側が与那国個体群のオス、右側が沖縄個体群のオスと交尾した時の産卵数を表す。箱ひげ図の詳細については、図 7-1 の説明を参照。

第 8 章 総合考察

本研究では、植食性昆虫がなぜ特定の植物しか利用しないのか、スペシャリスト種とジェネラリスト種がいるのはなぜなのかといった寄主利用についての問いに対し、植食性昆虫ミバエ類を対象としてその解明を試みた。まず、寄主利用の異なる 2 種の近縁ミバエ: *B. dorsalis* と *B. carambolae* を対象として 4 つの寄主利用決定要因を検討し、繁殖干渉が両種の寄主利用分割の究極要因であることを示唆した (第 2 章, 第 3 章, 第 4 章)。また、種内で寄主植物利用の異なる *B. latifrons* を対象として、遺伝解析を行い、産卵選好性が異なるのは両種の由来が違う結果であることを明らかにし (第 6 章)、続いて配偶行動の実験から、沖縄個体群が与那国個体群に対して繁殖干渉 (あるいは性的対立) で優位にあることを示した (第 7 章)。

ミバエ類の寄主利用

1984 年に与那国島で発見された *B. latifrons* と 2010 年に沖縄島で確認された *B. latifrons* は寄主植物利用が異なることが指摘されていた (小濱, 2014)。本研究ではそれらの *B. latifrons* の累代飼育システムを利用し、産卵選好性を調査した。その結果、与那国島で発見された個体はナスを、沖縄島で発見された個体はトマトを選好していることがわかった (第 5 章)。また、これらの *B. latifrons* を分子系統解析することにより、両

個体群は由来の異なる集団であることがわかった (第 6 章)。これらの飼育系統は侵入初期から累代飼育されてきたものであり、産卵選好性の違いは原産地での寄主利用を反映した可能性が高いと考えられた。ミバエの寄主利用は原産地ごとに異なることが知られており、たとえば、*B. dorsalis* はインドネシアやフィリピンではマンゴーを中心に利用し (Weems et al., 2012; 藤井ほか, 2016)、西パキスタンではモモ、アプリコット、イチジクなどの果実で 50~80% の蔓延が記録されている (Weems et al., 2012)。沖縄県では、かつて柑橘類やグアバが主要寄主植物であった (Weems et al., 2012)。また、第 4 章で示したように、ミバエは近縁種の存在によりその寄主利用が制限されることが先行研究により示唆されている。たとえば、ウリミバエ *Z. cucurbitae* は原産地ではウリ科を中心に加害していたが、アフリカに侵入した個体群では寄主範囲がマンゴーなど熱帯果樹にまで拡大した (De Meyer et al., 2015)。沖縄県では、侵入種であるウリミバエの根絶後、同属のミスジミバエ *Z. scutellatus* がウリミバエの寄主であったキュウリなどへ寄主範囲を広げた (大野ほか, 2006)。このようにミバエ類の寄主範囲は原産地では大きく制限されている場合が多いが、侵入先で、原産地で共存する近縁なミバエから解放されると、寄主拡大すると考えられる。

現在報告されているミバエ類の寄主範囲をみると、近縁種の中に広食性の種と狭食性の種が存在することがわかる。たとえば、ミカンコミバエ種群 *B. dorsalis* species complex は、*B. dorsalis* とその姉妹種約 72 種 (2005 年時点 (Clarke et al., 2005)) で構

成される種群である。ミカンコミバエ種群の中で、*B. dorsalis* は 300 種以上、*B. carambolae* は 50 種以上の寄主範囲を持つ超広食性の種であり (Allwood et al., 1999)、*Bactrocera endiandra* (Perkins and May, 2005) と *Bactrocera kandiensis* Drew and Hancock, 1994 はそれぞれ 24 種と 22 種の寄主範囲をもつ広食性の種である。しかし、*Bactrocera caryeae* (Kapoor, 1971) や *Bactrocera propinqua* (Hardy and Adachi, 1954) など 17 種は 10 種以下の寄主範囲しかもたない狭食性の種であり、*Bactrocera cognata* (Hardy and Adachi, 1954) など 6 種は単食性の種である (Clarke et al., 2005)。さらに、ミカンコミバエ種群に属する他の種に関しては寄主植物さえ不明である (Clarke et al., 2005)。ミカンコミバエ種群は重要な害虫を多数含むので、寄主植物調査がこれまで精力的におこなわれてきたことを考慮すると (Allwood et al., 1999)、寄主植物が不明な種は、少数の寄主植物しか利用しない狭食性の種である可能性が高いだろう。ミカンコミバエ種群以外の近縁種群でも、超広食性種の近縁種には広食性の種がほとんどいないことが指摘されている (Clarke et al., 2011)。

近縁種の中に広食性の種と狭食性の種が存在する現象は、繁殖干渉説に基づけばうまく解釈できる。繁殖干渉は系統的に近縁であるほど生じやすく (本間ほか, 2012)、広食性の種ほど繁殖干渉に強いと予想され (Nishida et al., 2015)、種間競争においても優位である (Duyck et al., 2004)。したがって、広食性の種に近縁な種ほど、繁殖干渉の影響を強く受けてしまう。その結果、狭食性や単食性と呼ばれる種は、利用していた

寄主植物から広食性の種によって駆逐されてしまう。つまり、狭食性の種は、広食性の種を避けて寄主植物を選ぶために必然的に寄主範囲が狭くなってしまうと考えられる。そのため、狭食性と分類されているミバエであっても、栄養生理的に発育可能な寄主の範囲はもっと広い可能性がある (Clarke et al., 2005)。たとえば、*B. latifrons* はナス科の植物を中心に加害するジェネラリストであるが (Liquido et al., 1994)、侵入先の多くでウリ科植物の加害が報告され (小濱, 2014)、近年沖縄県ではマンゴーなどの熱帯果樹への加害も報告されている (沖縄県病害虫防除技術センター, 2022)。*Bactrocera latifrons* の原産地である東南アジアには、ウリ科植物を中心に利用する *Z. cucurbitae*、*Z. tau* や、熱帯果樹を中心に利用する *B. dorsalis*、*B. carambolae*、*B. zonata* などといった広食性種が多く生息している (Allwood et al., 1999)。*Bactrocera latifrons* のこのような寄主利用パターンは、*B. latifrons* の寄主範囲は、潜在的には広いが、他の広食性ミバエの影響から解放された侵入先でのみ寄主拡大能力を発揮できることを示唆する。すなわち、ミバエが侵入地で寄主利用を拡大する現象は、原産地では寄主利用が制限されていた可能性を示すと考えられる。

ミバエ間における繁殖干渉

ミバエ類において繁殖干渉が実証されたのは Kitano et al. (2018) のみである。しかし、いくつかの研究はミバエ類における繁殖干渉の存在を示唆していた。分布域外に

侵入したミバエが先住の近縁ミバエ類を排除した記録は多数ある (e.g. Duyck et al., 2004; Mwatawala et al., 2009)。たとえば、ハワイでは、大害虫であるチチュウカイミバエ *C. capitata* が侵入・蔓延したが、*B. dorsalis* の侵入後に *C. capitata* は農地から姿を消し、高地のコーヒー農園だけに生息するようになった (Christenson and Foote, 1960)。アフリカ・タンザニアでは、*B. dorsalis* の侵入後、農園の害虫であった *C. capitata*、*C. cosyra*、*C. quilicii* は調査寄主植物からほとんど出現しなくなった (Duyck et al., 2008)。また、同国にはウリ科食のウリミバエ *Z. cucurbitae* も侵入しており、*Dacus ciliatus* Loew, 1862 も以前に利用していたウリ科の寄主植物から出現しなくなった。インド洋上のレユニオン島では、在来種の *C. catoirii* Guerin-Meneville, 1843 は *C. capitata* の侵入後に寄主植物からの出現率が急速に低下し、*C. quilicii* の侵入後はほとんど寄主植物から出現しなくなった (Duyck et al., 2006)。これと併せて、*C. capitata* も寄主植物からの出現率が低下している (Duyck et al., 2006)。*Bactrocera zonata* の侵入後には *C. catoirii* と *C. capitata* はもちろん、*C. quilicii* でさえ寄主植物から出現数は減少した (Duyck et al., 2006)。近年になってこの島には *B. dorsalis* も侵入し、*B. zonata* も寄主植物からの出現数が減少している (Moquet, et al., 2021)。Vargas et al. (2011) が報告したハワイ諸島における寄主植物利用の経年変化をみると、*B. dorsalis* の侵入後に、クイーンズランドミバエ *Bactrocera tryoni* (Froggatt, 1897) や *Bactrocera kirki* (Froggatt, 1910) は世代を追って急速にマンゴーから排除された。さらに、マンゴー以外の寄主でも *B. tryoni* や *B.*

kirki の出現頻度は減少していた。同様に、アフリカのベナンでは *B. dorsalis* の侵入後、在来種である *Ceratitis quinaria* (Bezzi, 1918) と *Ceratitis silvestrii* Bezzi, 1912 は調査した寄主植物から出現しなくなり、*C. cosyra* も急速に駆逐されたことが示唆されている (Vayssières et al., 2005)。 *Bactrocera dorsalis* や *B. carambolae* と同所的に存在している *B. albistrigata* はローズアップルを主要な寄主植物としているが、ローズアップルで近縁の *B. dorsalis* および *B. carambolae* の発育パフォーマンスは良くないため (藤井ほか, 2016)、おそらく *B. albistrigata* の発育もよくないだろう。 *Bactrocera albistrigata* の配偶時間帯は午前中であり、日没直前が配偶時間帯である *B. dorsalis* や *B. carambolae* と大きく異なっている。そのため、*B. albistrigata* は寄主植物と配偶時間帯の両方が *B. dorsalis* および *B. carambolae* と異なることで、*B. dorsalis* や *B. carambolae* と共存できると解釈できる。類似した例は、オーストラリアに分布する *B. tryoni* とパーキンスミバエ *Bactrocera neohumeralis* (Hardy, 1951) でも報告されている。この2種は同所的に分布し (Vargas et al., 2015)、寄主範囲は大幅に重複しているが (Hancock et al., 2000)、*B. tryoni* は夕方に配偶活動を行い、一方、*B. neohumeralis* は午前中に配偶活動を行うことが知られている (Pike and Meats, 2002; Ekanayake et al., 2017)。以上の例とは対照的に、寄主植物と配偶時間帯がともに重複するが、自然分布域が重複しない *B. dorsalis* や *B. tryoni*、*C. capitata* などは、侵入先で共存することはなく、*B. dorsalis* が他種を駆逐する形で種の置き換わりが生じる (Duyck et al., 2004)。

以上のように、いずれの場合であっても、寄主植物と配偶時間帯が重複する場合には一方の種がもう一方の種を駆逐し、寄主植物と配偶時間帯の両方、あるいは一方しか重複しない場合には共存が可能になっている。これらのパターンは、種の組み合わせによって結果が一意的に決まることがミバエ類で繰り返し観察されており (Honma et al., 2018)、普遍性が高いと考えられる。このような近縁種間の排除は繁殖干渉によって生じやすいことが理論的に示されている (Kuno, 1992) が、それをミバエ類で実証的に検証した例は Kitano et al. (2018) を除いてまだない。ミバエ類における近縁種間の駆逐メカニズムを理解するうえで、繁殖干渉を実証していくことは今後の喫緊の課題であると考えられる。

性的対立と繁殖干渉

繁殖干渉は異種間の不完全な種認識によって生じる負の相互作用である (Gröning and Hochkirch, 2008)。しかし、同種内の個体群間にも、繁殖干渉と類似した現象は起こりうるだろう。種間で生じる繁殖干渉の一部は、種内の雌雄間に存在する性的対立に起因している (本間ほか, 2012)。性的対立は、同種の雌雄間で配偶をめぐる利益が異なるために引き起こされ、あらゆる配偶形質に影響を及ぼす可能性がある (Arnqvist and Rowe, 2005)。たとえば、交尾回数 (Arnqvist and Nilsson, 2000; Maklakov et al., 2005) や交尾行動 (Arnqvist and Nilsson, 2000; Sakurai and Kasuya, 2008)、子育て (Smith and

Hårdling, 2000; Barta et al., 2002) などを巡って性的対立が生じている。性的対立は配偶集団内における雌雄間の負の相互作用であるため、多数の地域個体群が存在する種の場合、個体群により性的対立の様相が異なる可能性がある。たとえば、アオオサムシでは地域個体群によってオスの交尾器の長さが異なり、交尾器が長いほどメスが産む未受精卵が多くなることが報告されている (Takami et al., 2018)。この種では交尾器が長いオスとそれに対する対抗形質が小さいメスの地域個体群ほど個体群サイズが小さくなり、雌雄間の性的対立が野外の個体群に負の影響をもたらしていることを示唆している (Takami et al., 2018)。

本研究では、*B. latifrons* の行動観察によりハプロタイプ A を示す与那国個体群とハプロタイプ B を示す沖縄個体群では雌雄間にはたらく性的対立の強度が違う可能性が示された (第 7 章)。どのような形質、行動が性的対立の非対称性をもたらしているのかは不明であるが、沖縄個体群のオスは密度が高いときには、与那国個体群のメスだけでなく沖縄個体群のメスの産卵成功も低下させることから、性的対立の程度は沖縄個体群でより強いことが示唆された (第 7 章)。この両個体群の性的対立の非対称性により、沖縄県における現在の *B. latifrons* の分布がある程度説明できる。すなわち、過去にハプロタイプ A が沖縄島にも生息していたが今は見られないこと、与那国島以外でハプロタイプ A をもつ個体群が広がらないことなどは、性的対立のより大きな沖縄個体群が性的対立のより小さな与那国個体群を排除したことで合理的に説明でき

る。ある地域個体群が、別の地域個体群から遺伝子浸透を受けることや駆逐されることは多く報告されている (e.g., Gozlan et al., 2010; Kitanishi et al., 2016; 森ほか, 2016)。

しかしながら、個体群間雑種の適応度が低下しない場合に、なぜ浸透交雑によって一方の個体群が他方の個体群を駆逐するのかはよく分かっていない。第7章の結果から、個体群間に生じる駆逐には、雌雄間の性的対立が大きく関係しているのではないかと考えられる。ミバエ類では侵入種による先住種の排除が数多く報告されているが (Duyck et al., 2004)、地域個体群間の駆逐など、地域個体群の動態に関する知見はほとんどない。しかし、ミバエ種の他地域への侵入例が多数あること (e.g., Vargas et al., 2015; Trombik, et al., 2022) から地域個体群間の侵入も頻繁に生じていることが推測できる。地域個体群間で生じる侵入に、非対称的な性的対立が関与すると、侵入個体群による地域個体群の駆逐や、逆に侵入個体群の排除などが速やかに生じるであろう。

いずれの場合であっても、駆逐や排除が急速に生じることにより、野外で生じる駆逐や排除をリアルタイムで検出することは難しいだろう。今後、同種の個体群間で性的対立の程度とメスの適応度に対する影響を定量的に評価すること、および個体群間の遺伝的な関係を組み合わせることで、過去に生じた個体群間の関係を理解することが可能になると考えている。

属を超えた繁殖干渉の可能性

ミバエ類間には同属近縁種のみではなく、属レベルを超えた種間相互作用の影響が垣間見られる。いくつかの報告は、*Anastrepha* 属, *Bactrocera* 属, *Ceratitis* 属に属するミバエ類および, *Dacus* 属, *Zeugodacus* 属に属するミバエ類は、お互いに負の種間相互作用を与えあうことが示唆される (Duyck et al., 2004; Mwatawala et al., 2009)。同属近縁種以外で属レベルを超えた排除をもたらすような強力な種間相互作用が生じた報告例 (e.g. Tsurui-Sato et al., 2019) はあまりない。しかし、ミバエ類の場合、以下の2つの理由によってそのような相互作用が生じやすくなっていると考えられる。第一の理由は、ミバエ類の求愛や交尾に関する特徴が一般的に広く似通っていることである (Fletcher, 1987)。ミバエ類の多くはレックと呼ばれる配偶システムを持ち、特定の場所に雌雄が集合して配偶を行うものと考えられている (Boake et al., 1996, 2014; Benelli 2014)。ミバエ類のレックは主に寄主植物上の様々な部位、または寄主植物から少し離れた場所で生じるとされている (Benelli, 2014)。実際、*B. dorsalis* は寄主植物の葉の上でレックを形成することが観察された (Shelly and Kaneshiro, 1991)。また、レック形成の場所だけでなく、ミバエ類のレック形成に必要と考えられるフェロモンを合成する化学物質も組成が似通っている (Tan et al., 2014)。第二の理由は、ミバエ類の主要寄主植物が大幅に重複していることである。この傾向は、原産地が地理的に隔離されている場合に、とりわけ強くなる。たとえば、原産地の異なる *B. dorsalis* や *B. tryoni*、*C. capitata* などはマンゴー

を中心とした熱帯果樹が主要寄主である (Allwood et al., 1999; Hancock et al., 2000)。これらのミバエの原産地をみると *B. dorsalis* は東南アジアを中心としたユーラシア大陸の広範囲にまたがって分布し、*B. tryoni* はオーストラリア大陸を中心に分布している (Vargas et al., 2015)。*Ceratitis capitata* はサハラ以南の広い範囲を原産地としている (Hagen et al., 1981)。これに加え、マンゴーを中心とした熱帯果樹を主要寄主とするのは、メキシコ周辺の中米では *Anastrepha ludens* (Loew, 1873)、メキシコ以南では *Anastrepha obliqua* (Macquart, 1835)、カリブ海周辺では *Anastrepha suspensa* (Loew, 1862)、南米では *Anastrepha fraterculus* Wiedemann, 1830 である (White and Elson-Harris, 1992)。いずれの種も広い寄主範囲を持っており (Allwood et al., 1999; Hancock et al., 2000)、二次的に出会った侵入地では在来種の排除例も多く報告されている (Duyck et al., 2004)。このようなミバエ類の分布様式や種間の排除は理論的に繁殖干渉によって生じやすいことが示されている (Kuno, 1992; Nishida et al., 2015)。以上のように、配偶に関する形質や潜在的に主要寄主植物が類似していることが、ミバエ類において、同属近縁種だけでなく、異なる属間で強烈な負の種間相互作用を引き起こし易くしているのではないだろうか。属を超えた負の種間相互作用については、ほとんど研究例がないので、今後、研究の進展に伴って、実態が解明されるであろう。

繁殖干渉を利用したミバエ類の防除について

本研究によって得られた知見は、*B. carambolae* や *B. dorsalis* の侵入地における被害拡大の要因の解明や新たな防除法の開発につながる可能性がある。Honma et al. (2018) は Kitano et al. (2018) の結果を受け、*B. carambolae* の防除には *B. dorsalis* の不妊虫放飼が適用できることを提唱した。また、ミバエ類間に生じる種間相互作用の主要因が繁殖干渉である場合、繁殖干渉に優位な 1 種の不妊虫放飼で複数種のミバエも同時に根絶できる可能性も示した (Honma et al., 2018)。この不妊虫干渉 (sterile interference) の原理に基づくと、*B. dorsalis* の不妊虫で *B. tryoni* や *B. kirki* などの検疫害虫も併せて防除できるというのである (Honma et al., 2019)。Honma et al. (2019) が *B. dorsalis* に注目しているのは本種が報告されたミバエ類の中で最も排除性が強く、Duyck et al. (2004) では、2 属 6 種のミバエ類を駆逐したことが報告されているからである。また、ラ・レユニオン島やタンザニアでも *B. dorsalis* による *C. cosyra*、*C. capitata*、*C. quilicii*、*B. zonata* などの駆逐例が報告されており (Mwatawala et al., 2009; Moquet et al., 2021)、現時点においては *B. dorsalis* の不妊虫が最も効率的にミバエ防除に利用できると考えられる。

以上の推論に基づいて、世界的な大害虫のひとつである *C. capitata* の分布について考察する。*Ceratitidis capitata* はアフリカに広く分布しており、人の移動に伴ってヨーロッパ、エジプト、中東、マダガスカル、オーストラリア西部、アメリカ大陸などに侵入、定着したと考えられている (White and Elson-Harris, 1992)。本種は世界的に分布を

拡大し、*Ceratitis* 属の中で最も深刻な害虫であると考えられている (White and Elson-Harris, 1992)。一方で、アジアやオーストラリア東部での定着は確認されていない (Smith and Charles, 1998)。*Ceratitis capitata* の侵入地と未侵入地にある大きな違いとして広食性の *Bactrocera* 属ミバエが先住しているという点が注目できる。このことに関連して *C. capitata* が先住していた地に *Bactrocera* 属のミバエが侵入し、*C. capitata* が排除されたことが報告されている (Duyck et al., 2004; Duyck et al., 2006; Ekesi et al., 2009; Moquet et al., 2020)。例えば、ハワイでは *C. capitata* が寄主植物である熱帯果樹の豊富な平地で蔓延していたが、*B. dorsalis* が侵入した後は、高山地帯のコーヒー農園でのみ出現するようになった (Christenson and Foote, 1960)。また、ラ・レユニオン島では *B. zonata* の侵入後、*C. capitata* は平地の寄主植物から出現することはほとんどなくなった (Duyck et al., 2006)。タンザニアでも *B. dorsalis* による *C. capitata* の駆逐が報告されている (Mwatawala et al., 2009)。このように *C. capitata* は広食性の *Bactrocera* 属との間に強烈な負の種間相互作用がはたらいていることが推測できる。現在未定着のアジア地域には *C. capitata* と寄主植物が大きく重複する *B. carambolae* や *B. correcta*、*B. dorsalis*、*B. zonata* などが生息しており、東オーストラリアには *B. neohumeralis* や *B. tryoni* が生息している (Vargas et al., 2015)。逆に *C. capitata* の侵入先であるアメリカ大陸では *Anastrepha* 属のミバエが先住種であるが、*Anastrepha* 属のミバエが *C. capitata* に排除されたことも報告されている (Duyck et al., 2004)。これらの現象が生じている要

因として、強烈な負の種間相互作用が予想され、実際、幼虫間の資源競争を中心とした説明が試みられているが、解明にはいたっていない (Duyck et al., 2004; Duyck et al., 2006; Ekesi et al., 2009)。もし、これらの現象に繁殖干渉がかかわっているとすれば、説明が可能となる。すなわち、*C. capitata* は広食性の *Bactrocera* 属に対して繁殖干渉に劣位であり、*Anastrepha* 属に対しては優位であると考えられる。アジアや東オーストラリアでは *C. capitata* が侵入しても *Bactrocera* 属が繁殖干渉を媒介として駆逐し、アメリカ大陸では *C. capitata* が先住の *Anastrepha* 属を駆逐し、定着したのだと考えられる。この可能性について、今後検証する必要がある。この可能性が正しければ、不妊虫干渉を利用した害虫防除法の実現に大きく貢献すると考えられる。なお、不妊虫放飼法に繁殖干渉を組み込んだ有効性に関しては Honma et al. (2018) および Honma and Ikegawa, (2019) で述べられているが、どの種を不妊虫に用いるかなどは寄主植物の存在割合、種間競争 (繁殖干渉を含む) の関係などを考慮にいれて行う必要があると考えられる。

植食性昆虫と寄主利用

これまで多くの植食性昆虫がなぜ特定の植物種しか利用しないのかは生態学的、進化的な大きな謎となっていた。このような現状に至った理由として、多くの研究で繁殖干渉の存在が見落とされてきたことが指摘できる (鈴木, 2018)。繁殖干渉は種間の間違

った性的な相互作用に伴うものであり、雑種の産出のような非常にまれな現象が生じない限り、直接の証拠は残らない (本間ほか, 2012)。さらに、繁殖干渉の導く帰結が、寄主植物、生息場所あるいは分布の速やかな隔離であるため、繁殖干渉が実際に生じている現場に出会うことは難しい。また、繁殖干渉は、資源競争、寄主植物の栄養的な質、天敵圧、生息場所の好適さなどの要因と同時に働き、それらの要因の効果を著しく強める形で決着する (Nishida et al., 2015) ので、結果からみると、あたかもそれらの要因が寄主範囲を決める要因のように誤認されるだろう。今後、これらの副次的な要因を取り込んで、総合的に寄主範囲、寄主への特殊化や一般化について検証を進める必要があるだろう。

本研究では植食性昆虫ミバエ類を対象として、植食性昆虫の寄主利用について、検証・議論してきた。植食性昆虫にはスペシャリストとジェネラリストが存在しており、その寄主利用は制限されている場合が多い。昆虫は生理的にすべての植物を利用できるわけではないので、寄主利用は、植物と昆虫の共進化や系統によりある程度制限されていると考えられる。実際、ウリ科スペシャリストとされる *Z. cucurbitae* は熱帯果樹を利用する時の発育パフォーマンスは低いことが報告されている (Hafsi et al., 2016)。熱帯果樹を利用する *B. zonata* や *C. capitata* もメロンやカボチャを除くウリ科植物を加害した時の発育パフォーマンスは良くない (Hafsi et al., 2016)。そのため、植食性昆虫は、自身が生理的に利用可能な寄主植物の範囲内で、寄主を選択せざるを得ない。この時、寄主の栄

養的な質だけでなく、天敵や資源競争、繁殖干渉などといった種間相互作用の影響を受けることが予測できる。天敵は植食性昆虫の寄主植物ごとに異なる天敵圧をかけるため (Jeffries and Lawton, 1984; Bernays and Graham, 1988; Ohsaki and Sato, 1994; Ohsaki et al., 2020)、その高低という形で寄主植物の質に関わってくると考えられる。本研究でもミバエ類の天敵である寄生蜂は寄主植物の質に大きく関わっており、*B. carambolae* と *B. dorsalis* に対するグアバとスターフルーツの果実の質を大きく低下させていた (第3章)。繁殖干渉の影響については、優位な種ほど寄主利用範囲が広く好適な寄主を利用し、逆に劣位な種は優位な種を避けて寄主植物を選ぶためより寄主範囲が狭く好適でない寄主を利用せざるをえないと予想され (Nishida et al., 2015)、モンシロチョウ属の2種を用いた研究で実証された (Ohsaki et al., 2020)。一方で、資源競争の寄主利用への影響は小さいと考えられた。野外では、寄主植物は大半が消費されず残るため、競争はめったに生じないことが指摘されている (Strong et al., 1984)。実際、*B. carambolae* と *B. dorsalis* の最適寄主であるマンゴーは (第3章)、大半が両種ともに利用されていない状態であった (藤井ほか, 2016)。また、この2種に関しては密度を変えた資源競争実験を行ったが、寄主利用に影響を与えるほどの強い影響は認められなかった (第4章)。以上のことから植食性昆虫の寄主利用に対する影響は、繁殖干渉、天敵、寄主植物の栄養的な質の順に強い制限がかかっていると考えられた。これらの影響を受けながら、母親の適応度が最大になるように植食性昆虫の寄主利用が決まるのだろう。

最後に、繁殖干渉以外の要因で、近縁種群に広食性種と狭食性種が存在することや、植食性昆虫の寄主への特殊化や一般化が生じることの説明が難しい理由について、広い文脈で考察する。近縁種は、遺伝的背景の多くを共有しており、実際、ニッチや生活史などの基本的な生態特性は、系統関係から推定されるよりもさらに類似していることが分かっており、この現象はニッチ保守性 (niche conservatism) と呼ばれる (Wiens and Graham, 2005; Wiens et al., 2010)。このニッチ保守性に基づけば、近縁種の寄主利用能力は類似しているはずであり、実際、近縁な植食性昆虫の生理的な寄主利用能力や発育パフォーマンスは、よく似ている例が知られている (Ohsaki and Sato, 1994)。実際、ミバエでも *B. dorsalis* と *B. carambolae* の寄主植物による発育パフォーマンスはよく似ていた (藤井, 2016)。つまり、系統によって寄主利用を合理的に説明することは困難である。植食性昆虫の寄主利用を説明する上で最も有力視されてきた仮説は、植物と昆虫の敵対的共進化説 (Ehrlich and Raven, 1964) である。この敵対的共進化説も部分的にしか妥当でないことが明らかになってきている。なぜならば、複数の寄主植物を利用する能力にはトレードオフがない (Wiklund, 1975) ので寄主への特殊化と一般化は矛盾しないこと、さらに敵対的な共進化から予測される成虫の寄主植物選好性と幼虫の発育パフォーマンスの一致 (Jaenike, 1978) が認められない例が多数あるからである (Mayhew, 1997)。寄主植物に特異的な天敵の効果については、部分的に支持する研究もある (Ohsaki and Sato, 1994; Wiklund and Friberg, 2008)。しかし、近縁な

食植性昆虫は、天敵に対する防衛能力も類似していることが多いこと (Keese, 1997)、天敵の移動範囲は、寄主植物を超えて広いのが普通なので、寄主特異的な天敵の効果は一般的でないこと (Jemmy, 1988) などの理由で、普遍性は低いとみなされている (鈴木, 2018)。以上をまとめると、繁殖干渉以外の要因で、寄主植物への特殊化や一般化、寄主植物に対する選好性、および寄主植物での発育パフォーマンスなどを統一的に説明することは非常に困難と結論づけることができる。

本研究では上記の 4 つの仮説: 敵対的共進化説、天敵説、資源競争説、繁殖干渉説を検証し、それらを総合的に評価することにより、植食性昆虫ミバエ類の寄主決定要因の解明を試みた。結果はシンプルで、繁殖干渉が寄主利用の鍵要因となり、他の要因は繁殖干渉の効果を強めたり、弱めたりすることで効果を発揮していた。栄養生理的に利用できるにもかかわらず、多くの植食性昆虫がなぜ特定の植物種しか利用しないのかは、繁殖干渉が中心となり、それに併せて植物との共進化や天敵からの影響がともに働くことで生じた結果だと考えられた。

謝辞

本研究を行うに当たって、多くの方々のご協力を賜りました。滋賀県立大学環境科学部の西田隆義名誉教授には、本研究の研究計画から本論文の執筆まで全般に渡って熱心かつ丁寧にご指導していただきました。時にはインドネシア・Bogor、長野県、沖縄県といった遠い場所へも足を運んでいただきました。また、調査も手伝っていただき、調査道具もご提供いただきました。学部3回生の後期から博士後期課程2回生の時まで指導教員としての6年間、ご退職された後の1年間の計7年間といった長い年月、本当にありがとうございました。滋賀県立大学環境科学部の高倉耕一教授には、本論文の執筆に大きなサポートを頂きました。西田隆義名誉教授がご退職された時に研究室に受け入れていただき、主指導・主査も引き受けて下さいました。また、様々な実験機器や留学時に必要なものをご提供下さいました。研究に関するご意見、データ解析と解釈に関するご助言も多く頂きました。滋賀県立大学環境科学部の浦部美佐子教授には本論文の副査を引き受けて下さいました。また、研究に関するご意見も頂きました。滋賀県立大学環境科学部の吉山浩平准教授は本論文の副査を引き受けて下さいました。また、丁寧にご指導いただき、研究に関するご意見も頂きました。

琉球産経株式会社の本間淳博士にはミバエの観察方法や飼育方法などミバエの研究に必要なことを幅広くご教授いただきました。また、沖縄県農業研究センター、沖縄県病害虫防除技術センターでの研究を円滑に進めるために手配いただき、沖縄県病害虫防除技術センターの研究では研究のご指導をいただきました。加えて、本論文の執筆だけでなく、学会発表、投稿論文の執筆にもご助力いただきました。また、一度留学中にインドネシアを訪れていただき、様々なご意見を頂きました。琉球大学熱帯生物圏研究センターの松浦優助教は、ナスミバエの系統解析に関わる分子実験を熱心かつ丁寧にご指導していただき、ナスミバエの行動観察等にもご助力いただきました。また、共同研究者として琉球大学への受け入れにもご助力くださいました。本論文の執筆だけでなく、学会発表、投稿論文の執筆にもご助力いただきました。また、沖縄県での生活面でもサポートいただきました。本間博士と松浦助教には新型コロナウイルス感染症の世界的流行 (COVID-19 pandemic) により、博士課程後期での研究が大きく滞っていた時に研究のアイデアをご提供下さりました。お二人のご協力がなければ本研究は完遂できませんでした。

沖縄県農業研究センターの松山隆志博士には、同センターでの研究を全面的にサポートいただいただけでなく、学会発表、投稿論文の執筆などにもご助力いただきました。琉球大学熱帯生物圏研究センターの関根麗子氏には同センターでの研究を全面的にサポートいただきました。また、分子実験も熱心かつ丁寧にご指導していただきました。また、沖縄県での生活面でもサポートいただきました。元滋賀県立大学の犬見智之氏には新型コロナ

ウイルス感染症の世界的流行により、博士課程後期での研究が大きく滞っていた時に、ミバエの生息情報を提供いただきました。また、寄主植物調査に全面的にご協力いただき、研究に関するご意見も頂きました。IPB University (ボゴール農科大学) の Sugeng Santoso 博士には IPB University での研究留学を受け入れていただいただけでなく、インドネシアでの研究生活やビザ取得など幅広くご協力いただきました。滋賀県立大学環境科学部の沢田裕一名誉教授にはインドネシアで行われた研究データをご提供いただき、また、データをまとめるにあたり様々な情報やご意見を頂きました。IPB University への留学時にも様々なアドバイスを頂きました。滋賀県立大学の北野大輔氏にはミバエに関する様々なご意見やインドネシアでの暮らしについてのアドバイス、また、出国後の事務手続きなど全般にわたって研究のサポートをしていただきました。

名古屋大学の西田佐知子准教授、吉野奈津子氏、国立環境研究所の中西康介博士、茨城県霞ヶ浦環境科学センターの古川真莉子博士、元滋賀県立大学の岩澤美穂氏、佐々木謙昌氏、琵琶湖博物館の大塚泰介博士、沖縄県病害虫防除技術センターの原口大氏、楠本みさき氏にはミバエの寄主植物の採集または調査にご協力いただきました。また、沖縄県農業研究センターの職員のみなさま、沖縄県病害虫防除技術センターの職員のみなさまには実験の準備にご協力いただきました。2017 年から 2022 年の間に滋賀県立大学環境科学部の陸圏ゼミに出席されていたみなさま、2022 年から 2023 年の間に高倉研究室に参加されていたみなさま、および、沖縄県病害虫防除技術センターの清水優子氏、国立環境研究所の森井清仁博士、植物防疫所の濱村太一氏には研究に関するご意見、助言を頂きました。森井博士には研究に関する全般的なことを、濱村氏にはミバエに関する知見を、滋賀県立大学の山本悠奨氏、佐々木氏には解析に関するご意見を多く頂きました。また、岩澤氏、佐々木氏、滋賀県立大学の畠中美伽氏、沖縄県農業研究センターの職員のみなさま、沖縄県病害虫防除技術センターの職員のみなさまには、ミバエの飼育もお手伝いいただきました。

琉球大学熱帯生物研究センターの徳田岳教授をはじめとする同大学のみなさま、沖縄県病害虫防除技術センターの原口大氏をはじめとする同センターのみなさま、沖縄県農業研究センターの松山隆志博士をはじめとする同センターのみなさまには、新型コロナウイルス感染症の世界的流行という大変な時期に研究者の受け入れをして下さいました。また、IPB University の Sugeng Santoso 博士をはじめとする同大学のみなさまには、留学生として研究室に受け入れていただきました。同大学留学時には、滋賀県立大学の前田正志氏、島田和久准教授をはじめとする国際化推進室のみなさまにはトビタテ！留学 JAPAN の申請から留学帰国まで多くのサポートを頂きました。また、インドネシアでの暮らしや研究では Wawan Yunandi 氏、F. Ariffatchur 氏、D. Wakhid 博士、M. Zainal 博士をはじめとした IPB University のみなさまにサポートいただきました。また、ビザの取得、延長には Iskandar Z. Siregar 教授や Uceu Nurmalia 氏にご協力いただきました。

なお、本研究の一部は琉球大学熱帯生物圏研究センターとの一般共同研究として実施されました。また、本研究で利用した *B. carambolae* および *B. dorsalis* の累代飼育虫は BBPOPT に、*B. latifrons* の累代飼育虫は沖縄県農業研究センター、沖縄県病害虫防除技術センターおよび琉球大学熱帯生物圏研究センターにご提供していただきました。*Bactrocera latifrons* の生体・乾燥・液浸標本は沖縄県病害虫防除技術センター、沖縄県農業研究センターおよび琉球大学熱帯生物圏研究センターにご提供していただきました。また、予算的には、日本学術振興会の特別研究員奨励費 JSPS 20J23739、科研費 JSPS 18K19217 およびトビタテ！留学 JAPAN の助成を頂きました。

みなさま、誠にありがとうございました。みなさまのご支援により本稿を完成させることができました。ここに記して深くお礼申し上げます。

引用文献

- Allwood, A. J. (1997) Biology and ecology: prerequisites for understanding and managing fruit flies (Diptera: tephritidae). In: Management of fruit flies in the Pacific. A Regional Symposium, Nadi, Fiji 28–31 October 1996 (Allwood, A. J., Drew, R. A. I. (eds)), pp. 95–101, Australian Centre for International Agricultural Research, Canberra.
- Allwood, A. J., Chinajariyawong, A., Kristaneepaiboon, S., Drew, R. A. I., Hamacek, E. L., Hancock, D. L., Hengsawad, C., Jinpanin, J. C., Jirasurat, M., Krong, C. K., Leong, C. T. S., Vijaysegaran, S. (1999). Host plant records for fruit flies (Diptera: Tephritidae) in southeast Asia. The Raffles Bulletin of Zoology Supplement, 7: 1–92.
- Antonovics, J., Levin, D. A. (1980). The ecological and genetic consequences of density-dependent regulation in plants. Annual Review of Ecology and Systematics, 11: 411–452. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.11.110180.002211>
- Arnqvist, G., Rowe, L. (2005) Sexual Conflict. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- 馬場 興市 (1990) ミスジミバエの生態－なかまどうしの殺し合い－. 日本の生物, 4: 78–79.
- Barr, N., Ruiz-Arce, R., Armstrong, K. (2014) Using Molecules to Identify the Source of Fruit Fly Invasions. In: Trapping and the Detection, Control, and Regulation of Tephritid Fruit Flies (Shelly, T., Epsky, N., Jang, E., Reyes-Flores, J., Vargas, R. I. (eds)), pp. 321–378, Springer, New York.
- Barta, Z. N., Houston, A. L., Mc Namara, J. M., Szekely, T. (2002) Sexual conflict about parental care: the role of reserves. The American Naturalist, 159: 687–705. <https://doi.org/10.1086/339995>
- Bateman, A. J. (1948) Intrasexual selection in *Drosophila*. Heredity, 2: 349–368. <https://doi.org/10.1038/hdy.1948.21>
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., Christensen, R. H. B., Singmann, H., Dai, B., Scheipl, F., Grothendieck, G. (2022) lme4: Linear mixed-effects models using 'Eigen' and S4. The Comprehensive R Archive Network, Vienna. <https://cran.r-project.org/web/packages/lme4/index.html>
- Benelli, G. (2015) Aggression in Tephritidae flies: Where, when, why? Future directions for research in integrated pest management. Insects, 6: 38–53. <https://doi.org/10.3390/insects6010038>
- Benelli, G., Daane, K. M., Canale, A., Niu, C.-Y., Messing, R. H., Vargas, R. I. (2014) Sexual communication and related behaviours in Tephritidae: Current knowledge and potential applications for integrated pest management. Journal of Pest Science, 87: 385–405. <https://doi.org/10.1007/s10340-014-0577-3>
- Bernays, E., Graham, M. (1988) On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. Ecology, 69: 886–892. <https://doi.org/10.2307/19412>

- Birch, L. C. (1957) The meanings of competition. *The American Naturalist*, 91: 5–18.
<https://doi.org/10.1086/281957>
- Bo, W., Ahmad, S., Dammalage, T., Sto Tomas U., Wornoyaporn, V., Ul-Haq, I., Cáceres, C., Vreysen, M. J. B., Hendrichs, J., Schutze, M. K. (2014) Mating compatibility between *Bactrocera invadens* and *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae). *Journal of Economic Entomology*, 107: 623–629.
<https://doi.org/10.1603/EC13514>
- Boake, C. R. B., Shelly, T. E., Kaneshiro, K. Y. (1996) Sexual selection in relation to pest-management strategies. *Annual Review of Entomology*, 41: 211–229.
<https://doi.org/10.1146/annurev.en.41.010196.001235>
- Bronstöm, G., Jin, J., Holmberg, m H. (2022) glmmML: Generalized Linear Models with Clustering. Comprehensive R Archive Network, Vienna. <https://cran.r-project.org/web/packages/glmmML/index.html>
- Carmichael, A. E., Wharton, R. A., Clarke, A. R. (2005). Opiine parasitoids (Hymenoptera: Braconidae) of tropical fruit flies (Diptera: Tephritidae) of the Australian and South Pacific region. *Bulletin of Entomological Research*, 95: 545–569. <https://doi.org/10.1079/BER2005383>
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31: 343–366. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343>
- Chinajariyawong, A., Clarke, A. R., Jirasurat, M., Kritsaneepiboon, S., Lahey, H. A., Vijaysegaran S., Walter G. H. (2000) Survey of opiine parasitoids of fruit flies (Diptera: Tephritidae) in Thailand and Malaysia. *The Raffles Bulletin of Zoology*, 48: 71–101.
- Christenson, L. D., Foote R. H. (1960) Biology of fruit flies. *Annals Review of Entomology*, 5: 171–192. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.05.010160.001131>
- Clarke, A. R. (2017) Why so many polyphagous fruit flies (Diptera: Tephritidae)? A further contribution to the ‘generalism’ debate. *Biological Journal of the Linnean Society*, 120: 245–257. <https://doi.org/10.1111/bij.12880>
- Clarke, A. R., Armstrong, K. F., Carmichael, A. E., Milne, J. R., Raghu, S., Roderick, G. K., Yeates, D. K. (2005) Invasive phytophagous pests arising through a recent tropical evolutionary radiation: The *Bactrocera dorsalis* complex of fruit flies. *Annual Review of Entomology*, 50: 293–319. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.50.071803.130428>
- Clarke, A. R., Powell, K. S., Weldon, C. W., Taylor, P. W. (2010) The ecology of *Bactrocera tryoni* (Diptera: Tephritidae): what do we know to assist pest management? *The Annals of Applied Biology*, 158: 26–54. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2010.00448.x>
- Colwell, R. K. (1986) Community biology and sexual selection: lessons from hummingbird flower mites. In: *Community Ecology* (Diamond, J. M., Case T. J. (eds)), pp. 406–424. Harper and Row, New York.
- Darriba, D., Posada, D., Kozlov, A. M., Stamatakis, A., Morel, B., Flouri, T. (2020) ModelTest-NG: a

- new and scalable tool for the selection of DNA and protein evolutionary models. *Molecular Biology and Evolution*, 37: 291–294. <https://doi.org/10.1093/molbev/msz189>
- De Meyer, M. (2007) Alert! New invasive *Bactrocera* species in Africa: *Bactrocera latifrons*. *Insect Pest Control Newsletter*, (68): 29.
- De Meyer M., Delatte, H., Mwatawala, M., Quilici, S., Vayssières, J. F., Virgilio, M. (2015) A review of the current knowledge on *Zeugodacus cucurbitae* (Coquillett) (Diptera: Tephritidae) in Africa, with a list of species included in *Zeugodacus*. *ZooKeys* 540: 539–557. <https://doi.org/10.3897/zookeys.540.10046>
- Doorenweerd, C., Leblanc, L., Norrbom, A. L., Jose, M. S., Rubinoff, D. (2018) A global checklist of the 932 fruit fly species in the tribe Dacini (Diptera, Tephritidae). *Zookeys*, 730: 19–56. <https://doi.org/10.3897/zookeys.730.21786>
- Drew, R. A. I. (1987) Reduction in fruit fly (Tephritidae: Dacinae) population in their endemic rainforest habitat by frugivorous vertebrates. *Australian Journal of Zoology*, 35: 283–288. <https://doi.org/10.1071/ZO9870283>
- Drew, R. A. I. (1988) Amino acid increases in fruit infested by fruit flies of the family Tephritidae. *Zoological Journal of the Linnaean Society*, 93: 107–112. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1988.tb01529.x>
- Drew, R. A. I., Hancock, D. L. (1994) The *Bactrocera dorsalis* complex of fruit flies (Diptera: Tephritidae: Dacinae) in Asia. *Bulletin of Entomological Research, Supplement Series*, 2: 1–68. <https://doi.org/10.1017/S1367426900000278>
- Duyck, P.-F., David, P., Quilici, S. (2004) A review of relationships between interspecific competition and invasions in fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Ecological Entomology*, 29, 511–520. <https://doi.org/10.1111/j.0307-6946.2004.00638.x>
- Duyck, P.-F., David, P., Quilici, S. (2006) Climatic niche partitioning following successive invasions by fruit flies in La Réunion. *Journal of Animal Ecology*, 75: 518–526. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01072.x>
- Duyck P.-F., David, P., Pavoine, S., Quilici, S. (2008) Can host-range allow niche differentiation of invasive polyphagous fruit flies (Diptera: Tephritidae) in La Réunion? *Ecological Entomology*, 33: 439–452. doi: 10.1111/j.1365-2311.2008.00989.x
- Edgar, R. C. (2004) MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research*, 32: 1792–1797. <https://doi.org/10.1093/nar/gkh340>
- Ehrlich, P. R., Raven, H. (1964) Butterflies and plants: a study of coevolution. *Evolution*, 18: 586–608. <https://doi.org/10.2307/2406212>
- Eitam, A., Holler, T., Sivinski, J., Aluja, M. (2003) Use of host fruit chemical cues for laboratory rearing of *Doryctobracon areolatus* (Hymenoptera: Braconidae), a parasitoid of *Anastrepha* spp. (Diptera: Tephritidae). *Florida Entomologist*, 86: 211–216. <https://doi.org/10.1653/0015->

4040(2003)086[0211:UOHFCC]2.0.CO;2

- Ekanayake, W. M. T. D., Jayasundara, M. S. H., Peek, T., Clarke, A. R., Schutze, M. K. (2017) The mating system of the true fruit fly *Bactrocera tryoni* and its sister species, *Bactrocera neohumeralis*. *Insect Science*, 24: 478–490. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12337>
- Ekesi, S., Billah, M. K., Nderitu, P. W., Lux, S. A., Rwomushana, I. (2009) Evidence for competitive displacement of *Ceratitidis cosyra* by the invasive fruit fly *Bactrocera invadens* (Diptera: Tephritidae) on mango and mechanisms contributing to the displacement. *Journal of Economic Entomology*, 102: 981–991. <https://doi.org/10.1603/029.102.0317>
- Fletcher, B. S. (1987) The biology of dacine fruit flies. *Annual Review of Entomology*, 32: 115–144. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.32.010187.000555>
- Frías, D., Selivon, D., Hernández, V. (2008) Taxonomy of immature stages: new morphological characters for Tephritidae larvae identification. In: *Fruit Flies of Economic Importance: From Basic to Applied Knowledge Proceedings of the 7th International Symposium on Fruit Flies of Economic Importance 10-15 September 2006, Salvador, Brazil* (Sugayana, R., Zucchi, R. A., Ovruski, S., Sivinski, J. (eds)), pp. 29–44. Biofabrica Moscamed Brazil, Petrolina.
- Friberg, M., Olofsson, M., Berger, D., Karlsson, B., Wiklund, C. (2008) Habitat choice precedes host plant choice—niche separation in a species pair of a generalist and a specialist butterfly. *Oikos*, 117: 1337–1344. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16740.x>
- Friberg, M., Leimar, O., Wiklund, C. (2013) Heterospecific courtship, minority effects and niche separation between cryptic butterfly species. *Journal of Evolutionary Biology*, 26, 971–979. <https://doi.org/10.1111/jeb.12106>
- 藤井 暢之 (2016) インドネシア・ジャワ島における主要害虫ミバエ 2 種の寄主利用と成立要因の解明. 平成 27 年度滋賀県立大学大学院環境科学研究科修士論文.
- 藤井 暢之, Sujiono, 籠 洋, 日高 直哉, 高倉 耕一, 本間 淳, 塚田 森生, 沢田 裕一, 西田 隆義 (2016) 検疫害虫ミバエ類の同属近縁種 *Bactrocera carambolae* と *B. papayae* の原産地インドネシア・ジャワ島における寄主利用の比較. *環動昆*, 26: 133–141. <https://doi.org/10.11257/jjeez.26.133>
- 福ヶ迫 晃, 岡本 昌洋 (2012) 与那国島におけるナスミバエの根絶達成. *植物防疫*, 66: 13–17.
- Gozlan, R. E., Britton, J. R., Cowx, I. G., Copp, G. H. (2010) Current knowledge on non-native freshwater fish introductions. *Journal of Fish Biology*, 44: 751–786. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02566.x>
- Gröning, J., Hochkirch, A. (2008) Reproductive interference between animal species. *The Quarterly Review of Biology*, 83: 257–282. <https://doi.org/10.1086/590510>
- Hafsi, A., Facon, B., Ravigné, V., Chiroleu, F., Quilici, S., Chermiti, B., Duyck, P. F. (2016) Host plant range of a fruit fly community (Diptera: Tephritidae): does fruit composition influence larval

- performance? BMC Ecology, 16: 40. <https://doi.org/10.1186/s12898-016-0094-8>
- Hagen, K. S., William, W. W., Tassan R. L. (1981) Mediterranean fruit fly: the worst may be yet to come. California Agriculture, 35: 5–7.
- Hancock, D. L., Hamacek, E. L., Lloyd, A. C., Elson-Harris, M. M. (2000) The Distribution and Host Plants of Fruit Flies (Diptera: Tephritidae) in Australia. Queensland Department of Primary Industries, Brisbane, Queensland.
- Hereford, J. (2009) A quantitative survey of local adaptation and fitness trade-offs. The American Naturalist, 173:579–588. <https://doi.org/10.1086/597611>
- Hibino, Y., Iwahashi, O. (1988) Mating Receptivity of Wild Type Females for Wild Type Males and Mass-Reared Males in the Melon Fly, *Dacus cucurbitae* Coquillett (Diptera : Tephritidae). Applied Entomology and Zoology, 24: 152–154. <https://doi.org/10.1303/aez.24.152>
- Himuro, C., Fujisaki, K. (2008) Males of the seed bug *Togo hemipterus* (Heteroptera: Lygaeidae) use accessory gland substances to inhibit remating by females. Journal of Insect Physiology, 54: 1538–1542. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2008.09.002>
- Hisaoka, T., Honma, A., Matsuyama, T., Matsuura, Y., Nishida, T., Takakura, K.-I. (in press) Oviposition preference of solanum fruit fly *Bactrocera latifrons* (Diptera: Tephritidae) invaded Ryukyu Islands, Southwest Japan. Japanese Journal of Environmental Entomology and Zoology.
- Hochkirch, A., Groning, J., Bucker, A. (2007) Sympatry with the devil: reproductive interference could hamper species coexistence. Journal of Animal Ecology, 76: 633–642. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01241.x>
- Honma, A., Ikegawa, Y. (2019) Exploring cost-effective SIT: verification via simulation of an approach integrating reproductive interference with regular sterile insect release. In: Area-wide management of fruit fly pests (Pérez-Staples, D., Díaz-Fleischer, F., Montoya, P., Vera, M. T. (eds)), pp. 201–209. CRC Press, Boca Raton,
- 本間 淳, 岸 茂樹, 鈴木 紀之, 京極 大助 (2012) 特集にあたって: 繁殖干渉の歴史的な位置づけと行動生態学的な背景 (< 特集 2> いま種間競争を問いなおす: 繁殖干渉による挑戦). 日本生態学会誌, 62: 217–224. https://doi.org/10.18960/seitai.62.2_217
- Honma, A., Kumano, N., Noriyuki, S. (2018) Killing two bugs with one stone: a perspective for targeting multiple pest species by incorporating reproductive interference into sterile insect technique. Pest Management Science, 75: 571–577. <https://doi.org/10.1002/ps.5202>
- Ibrahim, A. G., Rahman, M. D. A. (1982). Laboratory studies of the effects of selected tropical fruits on the larvae of *Dacus dorsalis* Hendel. Pertanika, 5: 90–94.
- Iwaizumi, R. (2004) Species and host record of the *Bactrocera dorsalis* complex (Diptera: Tephritidae) detected by the plant quarantine of Japan. Applied Entomology and Zoology, 39: 327–333. <https://doi.org/10.1303/aez.2004.327>
- 巖佐 庸 (2010) 生態学・進化生物学における競争について. 組織科学, 43: 38–45.

- <https://doi.org/10.11207/soshikikagaku.20220820-52>
- Jackson, C. G., Long, J. P. (1997) Mating behavior of *Bactrocera latifrons* (Diptera: Tephritidae) in field cages. *Annals of the Entomological Society of America*, 90: 856–860. <https://doi.org/10.1093/aesa/90.6.856>
- Jaenike, J. (1978) On optimal oviposition behavior in phytophagous insects. *Theoretical Population Biology*, 14: 350–356. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(78\)90012-6](https://doi.org/10.1016/0040-5809(78)90012-6)
- Jaenike, J. (1990) Host selection in phytophagous insects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21: 243–273. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.21.110190.001331>
- Jeffries, M. J., Lawton J. H. (1984) Enemy free space and the structure of ecological communities. *Biological Journal of the Linnean Society*, 23: 269–286. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1984.tb00145.x>
- Jermey, T. (1988) Can predation lead to narrow food specialization in phytophagous insects? *Ecology*, 69: 902–904. <https://doi.org/10.2307/1941241>
- Kago, H., Sawada, H., Agus, S., Takakura, K.-I., Nishida, T., Tsukada, M. (2012) A simple criterion for distinguishing between sympatric fruit flies *Bactrocera carambolae* and *B. papayae* (Diptera: Tephritidae) notorious pests of diverse fruits on Java. *Japanese Journal of Environmental Entomology and Zoology*, 23: 143–149. <https://doi.org/10.11257/jjeez.23.143>
- 金田 昌士, 杉本 俊一郎, 石原 博一 (1985) *Dacus latifrons* 与那国で発見される. 那覇植物防疫情報, 59: 294.
- Keese, M. C. (1997) Does Escape to Enemy-Free Space Explain Host Specialization in Two Closely Related Leaf-Feeding Beetles (Coleoptera: Chrysomelidae)? *Oecologia*, 112: 81–86. <https://doi.org/10.1007/s004420050286>
- Keiser, I., Kobayashi, R. M., Miyashita, D. H., Harris, E. J., Schneider, E. J., Chambers, D. L. (1974) Suppression of Mediterranean fruit flies by Oriental fruit flies in mixed infestations in guava. *Journal of Economic Entomology*, 67: 355–360. <https://doi.org/10.1093/jee/67.3.355>
- Kiritani, K. (1998) Exotic insects in Japan. *Entomological Science*, 1: 291–298.
- 桐谷 圭治 (2000) 日本に毎日持ち込まれるミバエ. 保全生態学研究, 5: 187–189.
- Kishi, S., Nakazawa, T. (2013) Analysis of species coexistence co-mediated by resource competition and reproductive interference. *Population Ecology*, 55: 305–313. <https://doi.org/10.1007/s10144-013-0369-2>
- Kitanishi, S., Hayakawa, A., Takamura, K., Nakajima, J., Kawaguchi, Y., Onikura, N., Mukai, T. (2016) Phylogeography of *Opsariichthys platypus* in Japan based on mitochondrial DNA sequences. *Ichthyological Research*, 63: 506–518. <https://doi.org/10.1007/s10228-016-0522-y>
- Kitano, D., Fujii, N., Sujiono, Yamaue, S., Kitamura, T., Honma, A., Tsukada, M., Nishida, T., Sawada, H., Takakura, K.-I. (2018) Reproductive interference between two serious pests, oriental fruit flies *Bactrocera carambolae* and *B. dorsalis* (Diptera: Tephritidae), with very wide but partially

- overlapping host ranges. *Applied Entomology and Zoology* 53: 525–533.
<https://doi.org/10.1007/s13355-018-0584-6>
- 小濱 継雄 (2014) 沖縄島に侵入したナスミバエ: 発生経緯と防除対策および今後の課題. 沖縄県農業研究センター研究報告, 8: 1–18.
- Koyama, J., Teruya, T., Tanaka, K. (1984) Eradication of the oriental fruit fly (Diptera: Tephritidae) from the Okinawa Islands by a male annihilation method. *Journal of Economic Entomology*, 77: 468–472. <https://doi.org/10.1093/jee/77.2.468>
- Kozlov, A. M., Darriba, D., Flouri, T., Morel, D., Stamatakis, A. (2019) RAXML-NG: a fast, scalable and user-friendly tool for maximum likelihood phylogenetic inference. *Bioinformatics*, 35: 4453–4455. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btz305>
- Kubli, E. (2003) Sex-peptides: seminal peptides of the *Drosophila* male. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 60: 1689–1704. <https://doi.org/10.1007/s00018-003-3052>
- Kuno, E. (1992) Competitive exclusion through reproductive interference. *Researches on Population Ecology*, 34: 275 – 284. <https://doi.org/10.1007/BF02514797>
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P. B., Christensen, R H. B., Jensenet, S. P. (2022) lmerTest: Tests in Linear Mixed Effects Models. Comprehensive R Archive Network, Vienna. <https://cran.r-project.org/web/packages/lmerTest/index.html>
- Landolt, P. J., Heath, R. R. (1987) Role of female-produced sex pheromone in behavioral reproductive isolation between *Trichoplusia ni* (Hübner) and *Pseudoplusia includens* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae, plusiinae). *Journal of Chemical Ecology*, 13: 1005–1018. <https://doi.org/10.1007/BF01020534>
- Liquido, N. J., Harris, E. J., Dekker, L. A. (1994) Ecology of *Bactrocera latifrons* (Diptera: Tephritidae) Populations: host plants, natural enemies, distribution, and abundance. *Annals of the Entomological Society of America*, 87: 71–84. <https://doi.org/10.1093/aesa/87.1.71>
- Maklakov, A. A., Bilde, T., Lubin, Y. (2005) Sexual conflict in the wild: elevated mating rate reduces female lifetime reproductive success. *The American Naturalist*, 165: 38–45. <https://doi.org/10.1086/429351>
- Mayhew, P. J. (1997). Adaptive patterns of host plant selection by phytophagous insects. *Oikos*, 79: 417–428. <https://doi.org/10.2307/3546884>
- Mayhew, P. J. (2007) Why are there so many insect species? Perspectives from fossils and phylogenies. *Biological Reviews*, 82:425–454. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2007.00018.x>
- Miyatake, T. (1998) Genetic changes of life history and behavioral traits during mass-rearing in the melon Fly, *Bactrocera cucurbitae* (Diptera: Tephritidae). *Researches on Population Ecology*, 40: 301–310. <https://doi.org/10.1007/BF02763462>
- Moquet, L., Payet, J., Glenac, S., Delatte, H. (2021) Niche shift of tephritid species after the Oriental fruit fly (*Bactrocera dorsalis*) invasion in La Réunion. *Diversity and Distributions*, 27: 109–129.

- <https://doi.org/10.1111/ddi.13172>
- 森 誠一, 小北 智之, 松田 征也 (2016) 滋賀県ハリヨの危機. 魚類学雑誌, 63: 148–152.
<https://doi.org/10.11369/jji.63-148>
- Morimoto, N., K. Kiritani (1995) Fauna of exotic insects in Japan. Bulletin of National Institute for Agro-Environmental Sciences, 12: 87–120.
- Mwatawala, M., M. De Meyer, M., White, I. M., Maerere, A., Makundifly, R. H. (2007) Detection of the solanum fruit fly, *Bactrocera latifrons* (Hendel) in Tanzania (Dipt., Tephritidae). Journal of Applied Entomology, 131: 501–503. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2007.01156.x>
- Mwatawala, M., De Meyer, M., Makundi, R., Maerere, A. P. (2009) An overview of *Bactrocera* (Diptera: Tephritidae) invasions and their speculated dominancy over native fruit fly species in Tanzania. Journal of Entomology, 6: 18–27. <https://doi.org/10.3923/je.2009.18.27>
- Mziray, H. A., Makundi, R. H., Mwatawala, M. Maerere, A., De Meyer, M. (2010) Host use of *Bactrocera latifrons*, a new invasive tephritid species in Tanzania. Journal of Economic Entomology, 103: 70–76. <https://doi.org/10.1603/EC09212>
- Nakamori, H., Kakinohana, H., Yamagishi, M. (1992) Automated mass production system for fruit flies based on the melon fly, *Dacus cucurbitae* Coquillett (Diptera: Tephritidae). In: Advances in Insect Rearing for Research and Pest Management (Anderson, T. E., Leppla, N. C. (eds)), pp. 441–454, Westview Press, Boulder.
- Nicholson, A. J. (1954) An outline of the dynamics of animal populations. Australian Journal of Zoology, 2: 9–65. <https://doi.org/10.1071/ZO9540009>
- Nishida, T., Takakura, K.-I., Iwao, K. (2015) Host specialization by reproductive interference between closely related herbivorous insects. Population Ecology, 57: 273–281. <https://doi.org/10.1007/s10144-015-0490-5>
- 西川 潮, 米倉 竜次, 岩崎 敬二, 西田 睦, 河村 功一, 川井 浩史 (2009) 分子遺伝マーカーを用いて外来生物の侵入生態を探る : 生態系管理への適用可能性. 日本生態学会, 59: 161–166. https://doi.org/10.18960/seitai.59.2_161
- Noriyuki, S., Osawa, N., Nishida, T. (2012) Asymmetric reproductive interference between specialist and generalist predatory ladybirds. Journal of Animal Ecology, 81: 1077–1085. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2012.01984.x>
- 沼沢 健一, 土生 昶毅, 諸橋 公穂, 馬庭 昭一, 村垣 茂 (1985) 小笠原諸島におけるミカンコミバエの根絶の経過と駆除確認調査. 植物防疫, 39: 420–425.
- 大野 豪, 原口 大, 小濱 継雄 (2006) 南西日本におけるミスジミバエの寄主・分布新記録, および沖縄本島におけるキュウリ果実への寄生例. 昆虫. ニューシリーズ, 9: 7–9. https://doi.org/10.20848/kontyu.9.1_7
- Ohno, S., Tamura, Y. (2008) First detection of the fruit fly *Bactrocera synnepes* (Diptera: Tephritidae) on Iriomote Island, south-western Japan. Entomological Science, 11: 105–110.

<https://doi.org/10.1111/j.1479-8298.2007.00251.x>

- Ohno, S., Tamura, Y., Haraguchi, D., Matsuyama, T., Kohama, T. (2009) Re-invasions by *Bactrocera dorsalis* complex (Diptera: Tephritidae) occurred after its eradication in Okinawa, Japan, and local differences found in the frequency and temporal patterns of invasions. *Applied Entomology and Zoology*, 44: 643–654. <https://doi.org/10.1303/aez.2009.643>
- Ohsaki, N., Sato, Y. (1994) Food plant choice of *Pieris* butterflies as a trade-off between parasitoid avoidance and quality of plants. *Ecology*, 75: 59–68. <https://doi.org/10.2307/1939382>
- Ohsaki, N., Ohata, M., Sato, Y., Rausher, M. D. (2020) Host plant choice determined by reproductive interference between closely related butterflies. *The American Naturalist*, 196: 512–523. <https://doi.org/10.1086/710211>
- 大川 篤 (1985) 小笠原におけるミカンコミバエの発生とその根絶. ミバエの根絶 -理論と実際-(石井 象二郎, 桐谷 圭治, 古茶 武男, (編)), pp. 291–316. 社団法人農林水産航空協会, 東京.
- 沖縄県病害虫防除技術センター (2010) ミバエ類寄主植物調査ハンドブック. 沖縄県病害虫防除技術センター, 沖縄
- 沖縄県病害虫防除技術センター (2022) 侵入害虫ナスミバエ *Bactrocera latifrons* (Hendel) 防除ハンドブック. 沖縄県病害虫防除技術センター, 沖縄
- 大塚 彰, 松村 正哉, 中村 浩昭, 山口 卓宏 (2018) 鹿児島県奄美大島における 2015 年のミカンコミバエ種群 (ハエ目: ミバエ科) 再侵入の飛来解析. *日本応用動物昆虫学会*, 62: 79–86.
- Paladino, L. Z. C., Papeschi, A. G., Cladera J. L. (2009) Immature stages of development in the parasitoid wasp, *Diachasmimorpha longicaudata*. *Journal of Insect Science*, 10: 56. <https://doi.org/10.1673/031.010.5601>
- Parker, G. A. (1979) Sexual selection and sexual conflict. In: *Sexual selection and reproductive competition in insects* (Blum, M. S., Blum, N. A. (eds)), pp. 123–166. Academic, New York.
- Pérez-Staples, D., Abraham, S. (2023) Postcopulatory behavior of tephritid flies. *Annual Review of Entomology*, 68: 89–108. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120220-113618>
- Peters H. A. (2003). Neighbour-regulated mortality: the influence of positive and negative density dependence on tree populations in species-rich tropical forests. *Ecology Letters*, 6: 757–765. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00492.x>
- Pike, N., Meats A. (2002) Potential for mating between *Bactrocera tryoni* (Froggatt) and *Bactrocera neohumeralis* (hardy) (Diptera: Tephritidae). *Australian Journal of Entomology*, 41: 70–74. <http://dx.doi.org/https://doi.org/10.1046/j.1440-6055.2002.00256.x>
- Plant Health Australia. Title of Site: Fruit Fly Identification Australia. Available online: <https://www.fruitflyidentification.org.au/> (accessed on 15 March 2023)
- Prokopy, R. J., Roitberg, B. D. (1984) Resource partitioning. In: *Chemical Ecology of Insects* (Bell W,

- J. Carde, R. T. (eds)), pp. 301–330. Chapman and Hall, London.
- R Development Core Team (2022) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Rebeiro, J. M. C., Spielman, A. (1986) The satyr effect: a model predicting paraptry and species extinction. *The American Society of Naturalists*, 128: 513–528. <https://doi.org/10.1086/284584>
- Roininen, H., Tahvanainen, J. (1989) Host selection and larval performance of two willow-feeding sawflies. *Ecology*, 70: 129–136. <https://doi.org/10.2307/1938419>
- Rousse, P., Chiroleu, F., Veslot, J., Quilici, S. (2007) The host- and microhabitat olfactory location by *Fopius arisanus* suggests a broad potential host range. *Physiological Entomology*, 32: 313–321. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2007.00575.x>
- Sakurai, G., Kasuya, E. (2008) The costs of harassment in the adzuki bean beetle. *Animal Behaviour*, 75: 1367–1373. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.09.010>
- Schneider, G., Chicken, E., Becvarik, R. (2022) NSM3: Functions and Datasets to Accompany Hollander, Wolfe, and Chicken - Nonparametric Statistical Methods, Third Edition. Comprehensive R Archive Network, Vienna. <https://cran.r-project.org/web/packages/NSM3/index.html>
- Schutze, M. K., Jessup, A., Ul-Haq, I., Vreysen, M. J. B., Wornoayporn, V., Vera, M. T., Clarke A. R. (2013) Mating compatibility among four pest members of the *Bactrocera dorsalis* fruit fly species complex (Diptera: Tephritidae). *Journal of Economic Entomology*, 106: 695–707. <https://doi.org/10.1603/EC12409>
- Segura, D., Petit-Marty, N., Sciurano, R., Vera, T., Calcagno, G., Allinghi, A., Cendra, P. G., Cladera, J., Vilardi, J. (2007) Lekking behavior of *Anastrepha fraterculus* (Diptera: Tephritidae). *Florida Entomologist*, 90: 154–162. [https://doi.org/10.1653/0015-4040\(2007\)90\[154:LBOAFD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1653/0015-4040(2007)90[154:LBOAFD]2.0.CO;2)
- Shelly, T. E., and K. Y. Kaneshiro. (1991) Lek behavior of the oriental fruit fly, *Dacus dorsalis*, in Hawaii (Diptera: Tephritidae). *Journal of Insect Behavior*, 4: 235–241.
- Shimizu, Y., Kohama, T., Uesato, T., Matsuyama, T., Yamagishi, M. (2007) Invasion of solanum fruit fly *Bactrocera latifrons* (Diptera: Tephritidae) to Yonaguni Island, Okinawa Prefecture, Japan. *Applied Entomology and Zoology*, 42: 269–275. <https://doi.org/10.1303/aez.2007.269>
- Smith, H. G., Härdling, R. (2000) Clutch size evolution under sexual conflict enhances the stability of mating systems. *Proceedings of the Royal Society B*, 267: 2163–2170. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1264>
- Smith I., Charles L.M. (1998) Distribution Maps of Quarantine Pests for Europe. CABI, Wallingford.
- Strong, D. R., Lawton, J. H., Southwood, S. R. (1984) Insects on plants: community patterns and mechanisms. Massachusetts: Harvard University Press.
- 鈴木 紀之 (2018) 最近の研究の動向. 繁殖干渉 (高倉 耕一, 西田 隆義 (編)), pp. 251–286,

名古屋大学出版会, 愛知.

- Takami, Y., Fukuhara, T., Yokoyama, J., Kawata, M. (2018) Impact of sexually antagonistic genital morphologies on female reproduction and wild population demography. *Evolution*, 72: 2449–2461. <https://doi.org/10.1111/evo.13603>
- Tamura, K., Stecher, G., Kumar, S. (2021) MEGA11: molecular evolutionary genetics analysis version 11. *Molecular Biology and Evolution*, 38: 3022–3027. <https://doi.org/10.1093/molbev/msab120>
- Tan, K. H., Nishida, R. (1996) Sex pheromone and mating competition after methyl eugenol consumption in the *Bactrocera dorsalis* complex. In: *Fruit Fly Pests: A World Assessment of Their Biology and Management* (Mc Pheron, B. A., Steck, G. J. (eds)), pp. 147–153. St. Lucie Press, Delray Beach, Florida.
- Tan, K. H., Nishida, R., Jang, E. B., Shelly, T. E. (2014) Pheromones, male lures, and trapping of tephritid fruit flies. In: *Trapping and the Detection, Control, and Regulation of Tephritid Fruit Flies* (Shelly, T. E., Epsky, N., Jang, E. B., Flores-Reyes, J., Vargas, R. I., (eds)), pp. 15–74. Springer, New York. https://doi.org/10.1007/978-94-017-9193-9_2
- 谷口 昌弘, 佐渡山 安常, 河野 伸二 (2018) 沖縄県におけるナスミバエ *Bactrocera latifrons* (Diptera:Tephritidae) の被害回避のためのいくつかの知見. *植物防疫*, 72: 558–562.
- Thompson, J. N. (1988) Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 47: 3–14. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1988.tb02275.x>
- Thompson, J. N. (2005) *The Geographic Mosaic of Coevolution*. University of Chicago Press, Chicago.
- Tilman, D. (1977). Resource competition between plankton algae: an experimental and theoretical approach. *Ecology*, 58: 338–348. <https://doi.org/10.2307/1935608>
- Trivers, R. L. (1972) Parental investment and sexual selection. In: *Sexual selection and the descent of man* (Campbell, B., ed), pp 136–179. Aladine, Chicago.
- Trombik, J., Ward, S. F., Norrbom, A. L., Liebhold, A. M. (2022) Global drivers of historical true fruit fly (Diptera: Tephritidae) invasions. *Journal of Pest Science*, 96: 345–357. <https://doi.org/10.1007/s10340-022-01498-0>
- Tsurui-Sato, K., Fujimoto, S., Deki, O., Suzuki, T., Tatsuta, H., Tsuji K. (2019) Reproductive interference in live-bearing fish: the male guppy is a potential biological agent for eradicating invasive mosquitofish. *Scientific Reports*, 9: 5439. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-41858-y>
- Valero, A., Garcia, C. M., Magurran, A. E. (2008) Heterospecific harassment of native endangered fishes by invasive guppies in Mexico. *Animal Behaviour*, 4: 149–152. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0604>
- van Sauers-Muller, A. (2005) Host plants of the carambola fruit fly, *Bactrocera carambolae* Drew & Hancock (Diptera: Tephritidae), in Suriname, South America. *Neotropical Entomology*, 34: 203–

214. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2005000200008>

- Vargas, R. I., Leblanc, L., Harris, E. J., Manoukis, N. C. (2012a) Regional suppression of *Bactrocera* fruit flies (Diptera: Tephritidae) in the Pacific through biological control and prospects for future introductions into other areas of the world. *Insects*, 3: 727–742. <https://doi.org/10.3390/insects3030727>
- Vargas, R. I., Leblanc, L., Putoa, R., Piñero, J. C. (2012b) Population dynamics of three *Bactrocera* spp. fruit flies (Diptera: Tephritidae) and two introduced natural enemies, *Fopius arisanus* (Sonan) and *Diachasmimorpha longicaudata* (ashmead) (Hymenoptera: Braconidae), after an invasion by *Bactrocera dorsalis* (Hendel) in Tahiti. *Biological Control*, 60: 199–206. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2011.10.012>
- Vargas, R. I., Piñero, J. C., Leblanc, L. (2015) An Overview of Pest Species of *Bactrocera* Fruit Flies (Diptera: Tephritidae) and the Integration of Biopesticides with Other Biological Approaches for Their Management with a Focus on the Pacific Region. *Insects*, 6: 297–318. <https://doi.org/10.3390/insects6020297>
- Vayssières, J. F., Goergen, G., Lokossou, O., Dossa, P., Akponon, C. (2005) A new *Bactrocera* species in Benin among mango fruit fly (Diptera: Tephritidae) species. *Fruits*, 60: 371–377. <https://doi.org/10.1051/fruits:2005042>
- Vayssières, J. F., Wharton, R., Adandonon, A., Sinzogan, A. (2011) Preliminary inventory of parasitoids associated with fruit flies in mangoes, guavas, cashew pepper and wild fruit crops in Benin. *Journal of the International Organization for Biological Control*, 56: 35–43. <https://doi.org/10.1007/s10526-010-9313-y>
- Verschut, T.A., Farnier, K., Cunningham, J. P., Carlsson, M. A. (2018) Behavioral and physiological evidence for palp detection of the male-specific attractant cuelure in the Queensland fruit fly (*Bactrocera tryoni*). *Frontiers in Physiology*, 9: 990. <https://doi.org/10.3389/fphys.2018.00990>
- Webber, B. L., Woodrow, L. E. (2004) Cassowary frugivory, seed defleshing and fruit fly infestation influence the transition from seed to seedling in the rare Australian rainforest tree, *Ryparosa* sp. nov. 1 (Achariaceae). *Functional Plant Biology*, 31: 505–516. <https://doi.org/10.1071/FP03214>
- Wee, S.-L., Tan, K.-H. (2000) Sexual maturity and intraspecific mating success of two sibling species of the *Bactrocera dorsalis* complex. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 94: 133–139. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.2000.00613.x>
- Wee, S.-L., Tan, K.-H. (2005) Female sexual response to male rectal volatile constituents in the fruit fly, *Bactrocera carambolae* (Diptera: Tephritidae). *Applied Entomology and Zoology*, 40: 365–372. <https://doi.org/10.1303/aez.2005.365>
- Weems, H. V., Heppner, J. B., Nation, J. L., Fasulo, T. R. (2012) Oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Hendel) (Insecta: Diptera: Tephritidae). *DPI Entomology Circulars*, EENY-083. <https://edis.ifas.ufl.edu/in240>

- Wharton, R. A., Gilstrap, F. E. (1983) Key to and Status of Opiine Braconid (Hymenoptera) Parasitoids Used in Biological Control of *Ceratitis* and *Dacus s. l.* (Diptera: Tephritidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 76: 721–742. <https://doi.org/10.1093/aesa/76.4.721>
- Wharton, R. A., Yoder, M. J. Title of Site: Parasitoids of Fruit-Infesting Tephritidae. Available online: <http://paroffit.org> (accessed on 15 March 2023)
- White, I. M., Elson-Harris, M. M. (1992) *Fruit Flies of Economic Significance: Their Identification and Bionomics*. Wallingford.
- Wiens, J. J., Graham, C. H. (2005) Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36: 519–539. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431>
- Wiens, J. J., Ackerly, D. D., Allen, A. P., Anacker, B. L., Buckley, L. B., Cornell, H. V., Damschen, E. I., Jonathan, D. T., Grytnes, J.-A., Harrison, S. P., Hawkins, B. A., Holt, R. D., McCain, C. M., Stephens, P. R. (2010). Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, 13: 1310–1324. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01515.x>
- Wiklund, C. (1975) The evolutionary relationship between adult oviposition preferences and larval host plant range in *Papilio machaon* L.. *Oecologia*, 18: 185–197. <https://doi.org/10.1007/BF00345421>
- Wiklund, C., Friberg, M. (2008) Enemy-free space and habitat-specific host specialization in a butterfly. *Oecologia*, 157: 287–294. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1077-z>
- Wilson, A. J., Schutze, M. K., Elmoultie, D., Clarke, A. R. (2012) Are insect frugivores always plant pests? The impact of fruit fly (Diptera: Tephritidae) larvae on host plant fitness. *Arthropod-Plant Interactions*, 6: 635–647. <https://doi.org/10.1007/s11829-012-9205-4>
- Yamaguchi, R. and Iwasa, Y. (2015) Reproductive interference can promote recurrent speciation. *Population Ecology*, 57: 343–346. <https://doi.org/10.1007/s10144-015-0485-2>
- Yoshizawa, O. (1997) Successful eradication programs on fruit flies in Japan. *Research Bulletin of the Plant Protection Service Japan Supplement*, 33: 1–10.