

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 3 年 6 月 14 日現在

機関番号：82111

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2015～2019

課題番号：15H04613

研究課題名(和文)膨大な害虫発生予察調査データから読み解く昆虫の適応進化

研究課題名(英文)Elucidating the evidence of adaptive evolution from long-term pest monitoring records

研究代表者

山中 武彦(YAMANAKA, Takehiko)

国立研究開発法人農業・食品産業技術総合研究機構・農業環境変動研究センター・上級研究員

研究者番号：50354121

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 12,300,000円

研究成果の概要(和文)：全国15地点の長期モニタリングデータをウェーブレット解析したところ、冬期の到来のタイミングと強度は、チャノコカクモンハマキの周期性の変化にあまり影響せず、また、全国的に長期間、周期性に変化がなく成長速度についても差がなかったことから、生活史形質に変化を及ぼしてないと推察された。そこで、チャノコカクモンハマキの種内・種間の密度効果と外的な気象が個体群動態にどのような影響を及ぼすかさらに検討を行ったところ、チャノコカクモンハマキは、強力な種内密度競争によって極めてはっきりした世代分割を起こしており、冬期以外でも、梅雨などの外的気象条件によっても地域間の強い同調性を生み出すことが明らかになった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

明確に成虫と幼虫の生育期間が分かれて大発生を繰り返す「世代分割」の発生パターンを示すチャノコカクモンハマキについて、世代分割原因と年変動、地域差を研究した。その結果、埼玉県から鹿児島県に至る15地点で、その発生周期が極めて安定していることが判った。また世代分割は、室内長期飼育実験によっても再現することが出来た。チャノコカクモンハマキは、幼虫期の強力な種内密度競争によって極めてはっきりした世代分割を起こしていることが示唆された。この内的メカニズムによって規則正しい周期性が保存されていると想像される。多化性害虫の大発生は、幼虫期の競争条件を操作することで制御することが出来るかもしれない。

研究成果の概要(英文)：Wild populations of smaller tea tortix show clear generation separations, which is a key signature of intra-specific competition during the larval period. Long-term monitoring data of 15 stations across Japan were analyzed using wavelet transformation and we found that the cycle periods were fairly stable among stations and also for 30 years. Therefore, yearly fluctuations of winter onset did not show clear effects on the variations of generation cycles. Long-term rearing experiments in laboratory showed that the generation cycles of the moth were created by the strong intra-specific competition rather than inter-specific competition. In addition, we found that a subtle external perturbation, such as the rainy season other than winter onset, can synchronize cycles among regions.

研究分野：個体群生態学

キーワード：世代分割 病虫害発生予察データ チャノコカクモンハマキ チャハマキ ウェーブレット解析

1. 研究開始当初の背景

年間複数世代発生する害虫の中には、明確に成虫と幼虫の生育期間が分かれて大発生を繰り返す「世代分割」の発生パターンを示すものが多くある。申請者らは、50年にわたる鹿児島県のチャノコカクモンハマキ捕殺データを時系列統計解析することによって、こうした世代分割のパターンが種内密度競争によるものであること (Yamanaka et al. 2011) また種内競争の強度は、気温によって変化し、春から夏にかけての温度上昇が世代分割を促進させていること (Nelson, Bjørnstad, Yamanaka 2013) を明らかにしてきた。

一方で、年ごとの寒暖の差、特に冬期の気温低下が越冬幼虫の生存を妨げる効果については、これまで十分な解析がなされていない。冬が厳しく多くの越冬幼虫が死亡する場合、幼虫の種内競争が弱まり世代分割がはっきりしなくなることや、より耐寒性が高い老熟幼虫が選ばれることで、個体群の成長速度が加速する方向に進化し、世代期間が短くなることが予想される。本研究では、気温を含む外的諸要因や内的な密度制御要因が害虫個体群の成長や変動に及ぼす影響を総合的に解析することで、個体群の適応メカニズムを解明し、進化の方向性の検証を図る。気温の影響を解明するためには、気象条件の異なる複数地点での長期データの蓄積が不可欠である。本研究で使用する広い緯度勾配をまたがる複数県の長期データは理想的な材料と言える。

2. 研究の目的

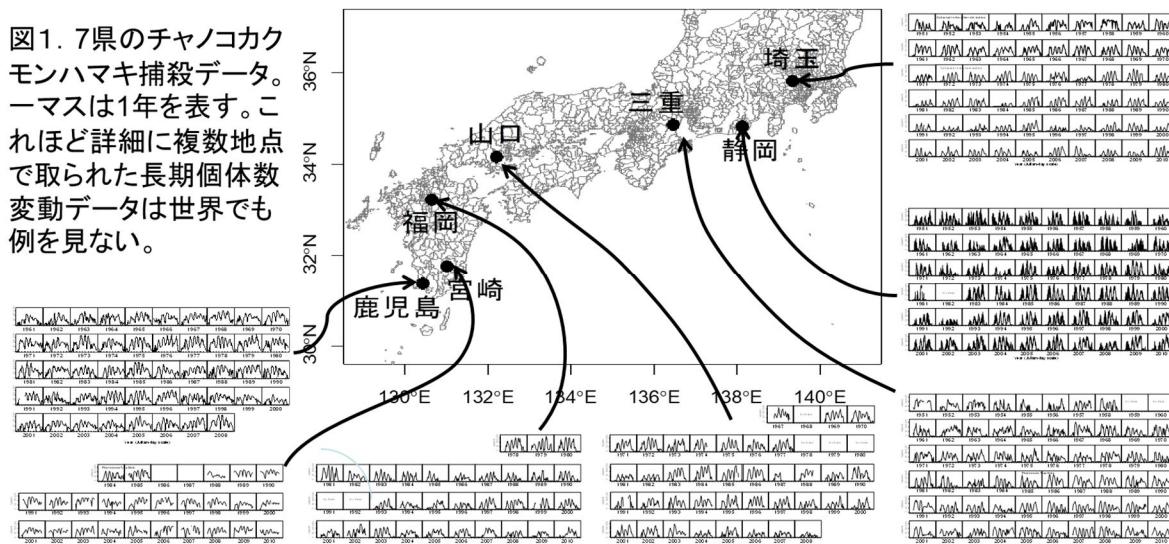
本研究では、鹿児島県のデータに加えて、埼玉県、静岡県、三重県、山口県、福岡県、宮崎県の全7県でのチャノコカクモンハマキの長期捕殺データ (図1) を時系列統計解析し、その結果を、生活史パラメタを組み込んだシミュレーションや生活史パラメタ等に係る成長速度・競争能力などの室内実測実験、野外における冬期の幼虫齢期別死亡要因解析等と相互に比較することにより、

(1) 個体群動態影響解析: 冬期の到来のタイミングと強度 (= 死亡率) が、次年度の発生パターンにどのような影響を及ぼすか

(2) 進化適応解析: 冬期の到来のタイミングと強度 (= 死亡率) が、長期的な個体群の成長速度や増殖率などの生活史形質に変化を及ぼすか

の2つを明らかにする。

図1. 7県のチャノコカクモンハマキ捕殺データ。一マスは1年を表す。これほど詳細に複数地点で取られた長期個体数変動データは世界でも例を見ない。



3. 研究の方法

(1) 15地点の超長期個体群動態の周期性解析

埼玉県、静岡県、三重県、山口県、福岡県、熊本県、宮崎県、鹿児島県の8県15地点 (24-38年5日間隔) でのチャノコカクモンハマキの誘蛾灯捕殺データを、ウェーブレット解析し、調査期間中の冬期到来時期の遅れや気温上昇が、世代分割と世代周期に与える影響を解析した。また成長速度を様々に変えて年齢構成モデルを使って各地の気温に合わせたシミュレーションを行い比較した。

(2) 冬期死亡率の測定

チャノコカクモンハマキは幼虫期に越冬するが、明確な自発的休眠ステージを持たないと言われている (Tamaki 1991)。実際に野外で冬期の到来がどのようにチャノコカクモンハマキの死亡に影響しているか、2016年から2019年にかけて、静岡県金谷の野外で室内個体群を様々

なタイミングで導入し、越冬態と翌年の羽化率を調べた。羽化するのに十分な人工飼料を入れた菅ピンの中に 50 匹前後の一齢幼虫を入れて紙栓をし、さらにファイルケースに入れて日の当たらない野外に放置した。原則として一週間に一回、菅ピン内の様子を確認し、蛹化、羽化等の状態を確認した。

(3) 野外網室における導入実験

野外の茶園を 1.8m×4m×2 うねずつに仕切った網室 16 棟をメッシュで仕切って設置し(図 2) 各部屋に導入タイミングと期間を変えてチャノコカクモンハマキを放飼し、世代分割の現れ方を観察した。それぞれ 4 棟ずつを処理 a、処理 b、処理 c、処理 d、とし、処理 a、b は 8 0 0 0 匹の一齢幼虫を 1 回で投入し、処理 c、d は 8 0 0 匹を 4 日間隔で 1 0 回放飼した。処理 a、c は 2 0 1 9 年 5 月 6 日に放飼を開始し、処理 b、d は世代周期の半分に当たる 2 0 日後、5 月 2 6 日に放飼を開始した。各網室内にはフェロモントラップを各 1 個設置し、毎日オス成虫の捕獲数をカウントして、生存している個体はリリースした。

網室茶園から 2 . 5 km 離れた殺虫剤散布および摘採や整枝剪定の影響が少ないと考えられる放棄茶園にフェロモントラップを 3 台設置し、毎日雄成虫捕獲数をカウントして、網室実験の結果と比較した。



図 2. 金谷野外網室での導入実験

(4) 室内長期飼育実験

チャノコカクモンハマキの地域個体群間に成長速度の差がないことが明らかになった。また、冬期低温条件到来によって世代時間が変化しないことが観察された。そこで茶葉を同所的に加害する他種チャハマキがチャノコカクモンハマキの周期性にどのように影響するか、室内長期飼育実験を行った。16L:8D 明暗条件、22.5 度恒温条件で、チャノコカクモンハマキ単独飼育、チャノコカクモンハマキ+チャハマキの混合飼育を行った。初期条件として一齢幼虫 20 匹(混合の場合は 10 匹ずつ)を 2 日間隔で一世代の間、飼育用の透明タッパーウェア(8L)に導入し、一世代経過後は、飼育成虫同士が交尾・産卵した全ての子孫をタッパーウェアに戻した。餌は 2 日間隔で極少量 1g の人工飼料を定期的に導入し、強力な競争条件を作り出した。

4. 研究成果

(1) 15 地点の超長期個体群動態の周期性解析

カレンダー時間を昆虫生理時間(日度に相当)に変換してウェーブレット解析を行った結果、各地で約 30 年の間に 0.5 度~1.0 度程度、平均気温が上昇しているにもかかわらず、全く世代時間(=32.8)に変化が見られず、また埼玉県から鹿児島県に至るまで驚くほど地域差がないことが判った(図 3)。これは冬期到来のタイミングによって成長速度の違う個体が選抜されることはなく、また成長スピードに関して全国的に遺伝的多様性を持たないことを示している。

また、静岡県金谷の個体群の成長パラメータを入れて年齢構成モデルを構築し、各地点の実際の気温データを入力してシミュレーションを行ったところ、実際のデータとかなり一致した結果になり、世代周期も 32.8 ± 1 と安定し

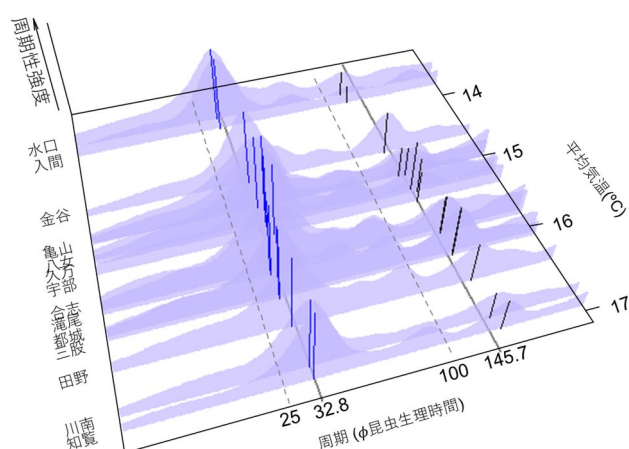


図 3. 15 モニタリング地点のペリオドグラムを各地点の年平均気温に沿ってプロットした

ていた。

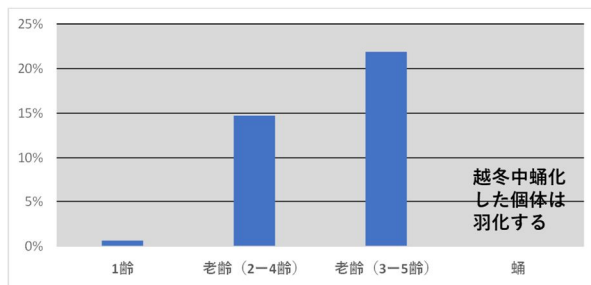
また埼玉、静岡、鹿児島 の 個 体 群 を 用 い て 温 度 勾 配 飼 育 に よ っ て 成 長 速 度 を 測 定 し た と ころ 個 体 群 間 の 成 長 速 度 の 間 に 差 が な い こ と が 判 っ た 。 こ れ ら の 結 果 か ら 、 研 究 計 画 当 初 想 定 し て い た 冬 期 の 到 来 の タイ ミ ン グ と 強 度 が 進 化 適 応 を 引 き 起 こ し て い る と い う 仮 説 の 検 証 は 困 難 で あ る こ と が 判 っ た 。 そ の た め 、 チ ャ ノ コ カ ク モ ン ハ マ キ の 種 内 種 間 の 密 度 効 果 と 外 的 な 気 象 が 個 体 群 動 態 に ど の よ う な 影 響 を 及 ぼ す か に 絞 っ て 研 究 を 継 続 す る こ と と し た 。

(2) 冬期死亡率の測定

菅ピン内で人工飼料に穿孔する個体の齢期を非破壊観察や低温下での蛹の生死判別が困難であったため、死亡時期の正確な判定ができない場合があった。10月下旬以後に孵化した個体が越冬して翌春に羽化できたが、羽化率(越冬期生存率)は孵化時期により大きくことなつた。越冬期の生存率は年により異なるものに、10月下旬から11月下旬に孵化した個体のおよそ4.2~28.8%の個体が越冬して翌春羽化できたが、孵化直後の低温が続くと1齢幼虫の定着できずに越冬率が低下することがあった。また、12月から2月頃にかけても同じ理由で1齢幼虫の定着率が低下し、生残率が低くなる場合が多かった(図4右)。また、年内に蛹化した個体は殆どが越冬中に死亡し、同じく年内に前前までに到達した個体は殆どが正常な蛹化が行えず、健全虫が羽化してくることはなかった。本結果は、これまでチャノコカクモンハマキは2齢~3齢の中齢幼虫が越冬に最も適していると考えられてきたこと(Tamaki 1991)を支持する結果となつたが、暖冬年では老齢幼虫や蛹が越冬して2月に羽化するなどの事例も観察され、今後気候温暖化の進行や暖地によっては、本種の越冬態が変化する可能性が考えられた。

なお、本種の成虫期や卵期についても冬休眠の仕組みがないことが知られる。このため、仮に交尾や産卵が気温が高くなる昼間帯にシフトし、昼間帯の温量を使って卵が発育したとしても、12月から2月頃にかけての孵化幼虫の極めて低い生存率から、ここで世代が断絶する可能性が高いと考えられる。

越冬中の齢と翌年羽化数



導入タイミングと翌年羽化数

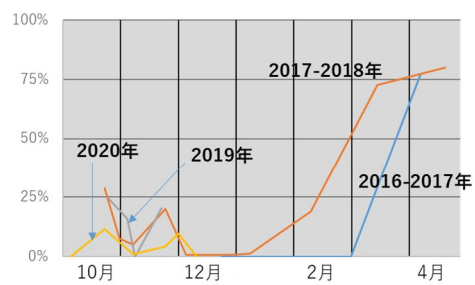


図4. チャノコカクモンハマキの越冬態と羽化率(左)、導入タイミングと羽化率(右)

(3) 野外網室における導入実験

処理 a, b, c, d の それ ぞ れ 4 つ の 反 復 は 非 常 に よ く 似 た ト レ ン ド を 示 し た 。 さ ら に 、 一 つ 一 つ の 網 室 の 捕 獲 数 は 少 な く 、 解 析 に か け る こ と が 難 し か っ た た め 、 処 理 ご と に 合 計 値 を 計 算 し た 。

1 回 投 入 し た a, b で は 、 最 初 の 2 ~ 3 世 代 は 導 入 の ず れ を 引 き ず っ て い る よ う に 見 え る が 、 3 世 代 目 の 途 中 (9 月 上 旬) に は ほぼ 同 調 し た 。 1 0 回 投 入 し た c, d で は 、 同 調 は も と と 早 く 、 2 世 代 目 の 途 中 (8 月 上 旬) に は ほぼ 同 調 し た 。

放棄茶園に設置した3台のフェロモントラップの捕獲消長もそのすべてではっきりした世代サイクルが見られた。特記すべきことに、放棄茶園の世代サイクルは、網室のそれと特に9月以降(導入後3世代経過後)同調していた。

なぜ完全に隔離され導入期間やタイミングの違う網室間で世代サイクルが同調するのか、2.5 km離れた放棄茶園のサイクルとも同調するのか、地域全体で共有する天候の影響、例えば梅雨の期間の交尾率低下や幼虫死亡率の増加が、引き金になっているのではないかと考え、年齢構成モデルを使ったシミュレーションを行った。2つの反同調する行き来のない個体群を設定し、一定期間以上の外的影響を同時にそれぞれの個体群に加えた。様々な年齢や交尾率パラメータに対する影響を変化させて

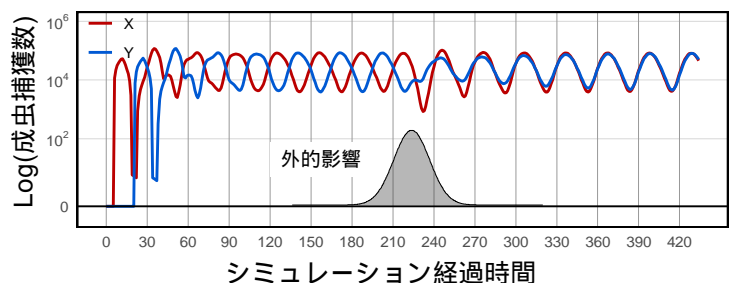


図5. 2つの隔離された仮想個体群に同時に外的影響(幼虫死亡率)を加えるシミュレーション

シミュレーションした結果、それが死亡率であっても交尾率低下であっても、2つの個体群を同調させる効果を持つことが示された(図5)。

(4) 室内長期飼育実験

実験は単独飼育が3反復、混合飼育が2反復行った。チャノコカクモンハマキを単独で長期室内飼育すると、3反復ともすべてはっきりした世代サイクルが観察されたが、チャハマキと混合飼育した場合、2反復とも世代サイクルが乱れ周期が観察されなかった。同時に投入したチャハマキは、2世代待たずに絶滅した。これらのことから、チャノコカクモンハマキの周期性は、種間競争によるものではなく、種内密度競争によるものであることが示唆された。

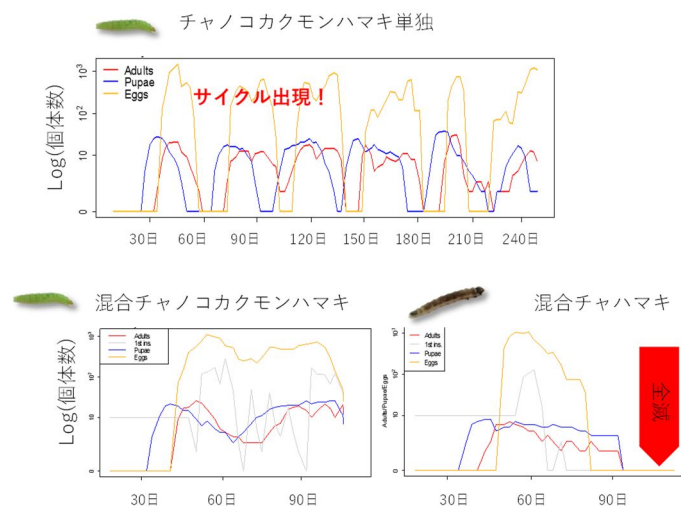


図6. チャノコカクモンハマキを単独で長期室内飼育するとはっきりした世代サイクルが観察されるが、チャハマキと混合飼育すると世代サイクルが乱れ、チャハマキは直ぐに絶滅した

これらの実験と解析から、冬期の到来のタイミングと強度は、チャノコカクモンハマキの周期性の変化にあまり影響せず、また、全国的に長期間、周期性に変化がなく成長速度についても差がなかったことから、生活史形質に変化を及ぼしていないと推察された。

そのため、冬期影響に対する進化適応についてさらに追及することが出来なかったが、チャノコカクモンハマキの種内 種間の密度効果と外的な気象が個体群動態にどのような影響を及ぼすかさらに検討を行った。その結果、チャノコカクモンハマキは、強力な種内密度競争によって極めてはっきりした世代分割を起こしており、冬期以外でも、梅雨などの外的気象条件によっても地域間の強い同調性を生み出すことが明らかになった。

< 引用文献 >

- Nelson WA, Bjørnstad ON, Yamanaka T (2013) Recurrent insect outbreaks caused by temperature-driven changes in system stability. *Science* 341:796-799.
- Tamaki Y (1991) Tortricid in tea. In: van-der-Geest LPS, Evenhuis HH (eds) *Tortricid pests: their biology, natural enemies, and control*. Elsevier, Amsterdam, pp 541-551
- Yamanaka T, Nelson WA, Uchimura K, Bjørnstad ON (2012) Generation separation in simple structured life-cycles: Models and 48 years of field data on a tea tortrix moth. *Am Nat* 179:95-109.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計1件（うち査読付論文 1件/うち国際共著 1件/うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Kawatsu Kazutaka, Yamanaka Takehiko, Patoeka Jan, Liebhold Andrew M.	4. 巻 62
2. 論文標題 Nonlinear time series analysis unravels underlying mechanisms of interspecific synchrony among foliage feeding forest Lepidoptera species	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Population Ecology	6. 最初と最後の頁 5~14
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1002/1438-390X.12025	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 該当する

〔学会発表〕 計5件（うち招待講演 0件/うち国際学会 2件）

1. 発表者名 山中武彦・佐藤安志・田端純
2. 発表標題 室内実験によるハマキ類の世代分割の検証
3. 学会等名 第34回個体群生態学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Takehiko Yamanaka, Ottar N. Bjornstad, William A. Nelson, Jun Tabata, Yasushi Sato
2. 発表標題 Remarkable generation separation by temperature destabilization appears in a tortrix pest all across Japan
3. 学会等名 The Ecological Society of America Annual Meeting (Portland, WA, USA) (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 山中武彦・佐藤安志・田端純
2. 発表標題 チャノコカクモンハマキはなぜ明確な世代分割を示すのか？
3. 学会等名 第62回日本応用動物昆虫学会大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 山中武彦、Ottar N. Bjørnstad、William A. Nelson、田端純、佐藤安志
2. 発表標題 Remarkable generation separation appears in extra-ordinary long-term surveillance records of a moth pest all across Japan
3. 学会等名 XXV International Congress of Entomology (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 山中武彦・佐藤安志・田端純
2. 発表標題 室内実験・放棄茶園・隔離網室実験で再現したチャノココクモンハマキの世代分割
3. 学会等名 環境DNA学会第3回大会 第36回個体群生態学会 合同大会
4. 発表年 2020年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究分担者	佐藤 安志 (Sato Yasushi) (80355619)	国立研究開発法人農業・食品産業技術総合研究機構・果樹茶業研究部門・ユニット長 (82111)	
研究分担者	田端 純 (Tabata Jun) (20391211)	国立研究開発法人農業・食品産業技術総合研究機構・中央農業研究センター・主任研究員 (82111)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8 . 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------