

温暖化がダンダラテントウの分布北上と鞘翅斑紋多型頻度の地理的・経時的変動に与える影響

河上 康子

大阪市立自然史博物館外来研究員

1. はじめに

近年の気候温暖化は、さまざまな生物の生活の様式や分布している地域の変化に大きな影響を与えている。なかでもとくに注目されていることは、生物の分布地域が北方に拡大してゆくことである。日本でも昆虫類を中心に多くの生物の分布地域の北上が報告されている。しかしこのような分布地域の北上には、たんなる気候温暖化の影響のみならずそれに伴う多くの要因が関わることが考えられる。たとえば、餌となる植物の人為的な移動や、生物の生理的な形質が寒冷な気候に適応すれば、気候の温暖化がなくとも分布域を北上させることが可能である。そのような背景をふまえて、本研究ではテントウムシ類の斑紋型の多型の割合に注目した。テントウムシ類には、同じ種の中に明るいタイプから暗いタイプまでいろいろな斑紋型(多型)が存在するものがある。代表的なフタモンテントウ *Adalia bipunctata* では古くから、いろいろな地域でさまざまな斑紋型の割合が、地理的にあるいは経年的に変化することが報告されてきた。このような変異をもたらす要因として、工業地帯では煤煙の影響下で捕食者に見つかりにくい黒い型が増えること(工業暗化説)や、寒い地域では太陽熱を有利に利用できる黒い型が多いこと(気候適応説)など、多くの仮説について議論がおこなわれてきた。しかし、これらの仮説に反する例も多くあり、このような変異がどのような環境に対する応答にもとづき形成されて、さらに維持されているのか詳細は明らかにされていない。そこで本論文では上翅に明るい型から暗い型の連続的な多型(図1)をもつダンダラテントウ *Cheilomenes sexmaculatus* を研究材料として、標本調査と野外調査から斑紋型の割合(頻度)の地理的な変異のなりたちと経時的な変動に対して、気候温暖化がどのように影響しているかの検証を試みた。

2. ダンダラテントウの斑紋型多型の地理的変異

本種はアジアの赤道付近から日本の本州中部まで広く生息する広域分布種である。まず、本種の斑紋型の割合の地理的な変異を調べるために、

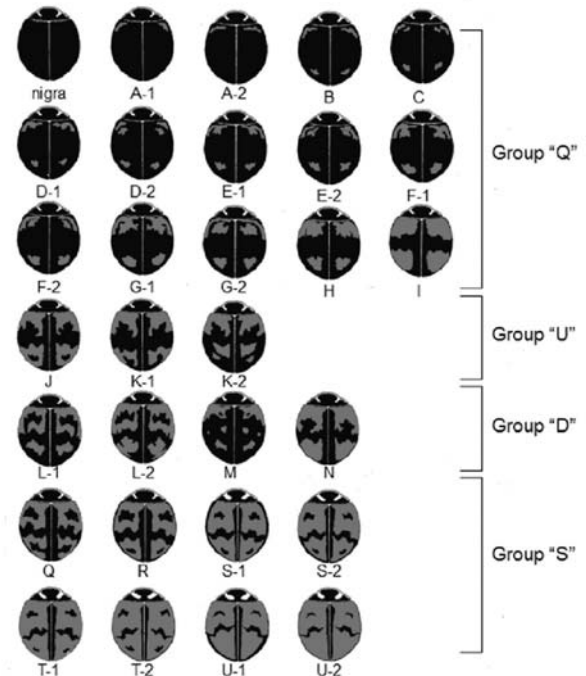


図1. ダンダラテントウの斑紋型 (nigraからU) と遺伝子型および表現型の4タイプ。

1932年から2005年の期間にインドネシア、インド、フィリピン、タイ、ラオス、中国、台湾、日本から採集された1549個体の標本の斑紋型を調べ、図1の斑紋型に分類して集計した。調査には日本各地の博物館や大学に収蔵された標本と、個人収蔵の標本を用いた。その結果、本種の斑紋型は北にゆくほど赤いタイプの割合が低く、黒いタイプの割合が高くなるなだらかな地理的変異(クライン)をしめすことがわかった(図2; Kawakami et al., 2013)。この変異は、緯度の高い地域ほど黒い型

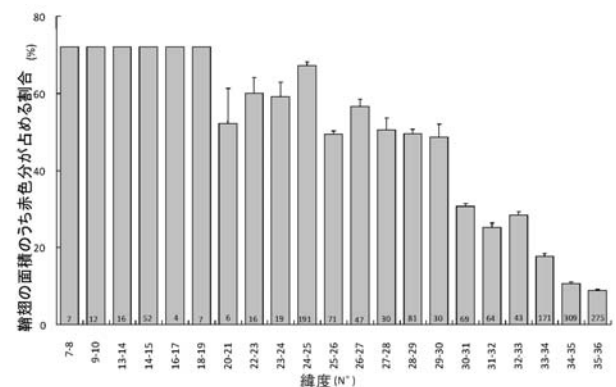


図2. ダンダラテントウの標本産地の緯度別地域(北緯7°から36°)における上翅の赤い部分の割合。エラーバーは標準誤差(SE)。カラム内の数字は調査個体数。

が有利に太陽熱を吸収できることへの適応である可能性が考えられた。

3. ダンダラテントウの分布北上とその要因および、北上にともなう形質の変化

本種の分布地域に経時的な変化があるかどうか、またその変化は気候要因と関係があるかどうかを調べた。さらに、分布地域の変化にともない形質の変化があったかどうかを、斑紋型の割合の変化、体サイズの変化、活動時期の変化に着目して調査した。

まず、上述の標本調査で得られた標本ラベルの採集日時の記載を、30の都県と9の島嶼別に分けて、それぞれの地域で最も早く採集された年を調査した。さらに各都県の環境調査報告書などの文献調査も行った。その結果、1910年代から1990年代にかけて本種の分布域は日本の北緯33度から北緯36度に北上していた (Kawakami et al., 2014)。この分布北上は過去100年に、年平均気温15°Cの等温線が北上した状況とよく一致し、気候温暖化が分布拡大の要因のひとつである可能性が考えられた (Kawakami et al., 2014)。

次に、標本調査で計測した成虫の斑紋型と体サイズ (体長) を、分布が拡大した前後の3期間 (1949-1959年、1960-1989年、1990-2005年) に分けて集計した。集計には1949年から2005年の期間に北緯34°-36° から採集された440個体の標本の記録を用いた。その結果、本種は分布北上にともない成虫の体サイズが小さくなり、黒い型の割合が増加していた (図3; Kawakami et al., 2015)。す

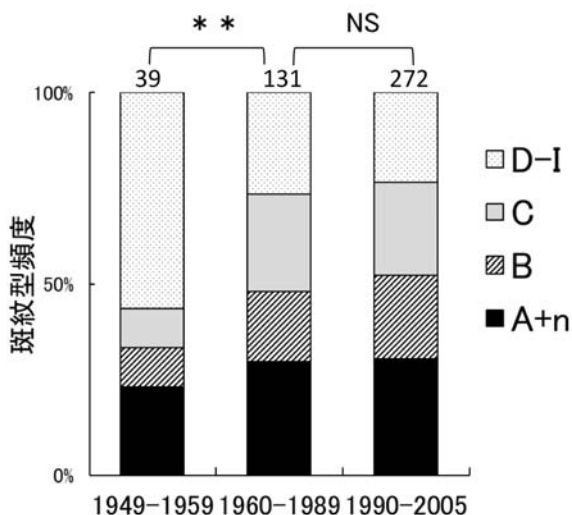


図3. 北緯34°-36°の地域において3つの期間 (分布拡大期間; 1949-1959年, 1960-1989年, 分布停滞期間; 1990-2005年) に採集されたダンダラテントウの斑紋型頻度。斑紋型 (nigraからI) の詳細は図1を参照。カラム上の数字は調査個体数。**P < 0.01, ns: 有意差なし、Bonferroni補正したカイ二乗検定。

なわち黒く小さな個体が、日照時間のより少ない高緯度へと分布を拡大する際に有利であったことが推察された。

さらに、分布拡大ののちに本種が定着した近畿地方での、活動季節の変化を調査した。調査には上述の標本調査の記録のうち、1949年から2005年の期間に近畿地方 (兵庫県、大阪府、京都府、滋賀県、和歌山県、奈良県) で採集された265個体を用いた。採集年を3つの期間 (1949-1979年、1980-1999年、2000-2004年) にわけ、さらに採集月を4つの期間 (3月-6月、7月、8月、9月-11月) にわけて集計した。その結果、1949-1999年の期間には夏季の7-8月にも採集されているが、2000年以降夏季には採集されていないことがわかった (Kawakami & Yamazaki 2017)。本種の活動は、おもな餌資源であるアブラムシ類の存在に影響される。アブラムシ類は涼しい気候で活動するため、近畿地方では夏季の気温の上昇とともに、餌となるアブラムシ類が不足したことが考えられる。それにともないダンダラテントウが夏季の活動を休止したと思われる。さらに、大阪市内における2003-2011年の本種の活動調査でも、夏季にアブラムシ類と本種の成虫は記録されなかった (Kawakami et al., 2016)。すなわち、本種は経時的な夏季の気温上昇とともに、成虫の夏季の活動が制限されるという、生活史の形質の変化があったことがわかった (Kawakami & Yamazaki 2017)。

4. ダンダラテントウの斑紋型頻度の季節変異とその要因

本種の斑紋型頻度の地理的な変異がクラインをしめす要因のひとつをさぐるために、大阪個体群の斑紋型頻度の世代による変異を9年間にわたり野外調査した。調査は大阪市長居公園において、2003年3月10日から2011年12月10日の期間、5回-7回/月の間隔で行った。植栽の多い約30haを調査地区に選び、晴天もしくは曇りの日の10:00-13:00の時間帯に1-2時間行った。調査時にアブラムシの発生している低木と草本植物の上で本種を探した。幼虫、成虫、交尾個体の数を視認で数えて30分あたりの観察個体数を記録した。本種を確認した植物と発生していたアブラムシの種名もあわせて記録した。確認した成虫はすべて捕獲して実験室に持ち帰り、雌雄、斑紋型、体サイズ (体幅)、体重を計測したのちに捕獲場所に放した。その結果、大阪市において本種は成虫で越冬したのちに、夏までに1もしくは2世代、秋に1世代の年2-3世代をおくることがわかった

(Kawakami et al., 2016)。真夏をのぞく春から秋までの期間、8種の植物に寄生する5種のアブラムシを、餌種として順次つなぎながら利用していた (Kawakami et al., 2016)。

次に、斑紋型の世代による頻度の違いを調べるために、明らかになった世代 (越冬世代、春世代、夏世代、越夏世代、秋世代) ごとに斑紋型の割合を集計した。その結果、秋世代の成虫が越冬した後に出現する越冬世代には黒い型 (二紋型; nigra-A型、図1) が増加するが、次の春世代には赤い型 (四紋型; B-I型、図1) が増加することを毎年繰り返し、通年の斑紋型の割合が保たれていることがわかった (Kawakami et al., 2019)。2003-2011年の期間の斑紋型頻度を5つの世代ごとにまとめて調べた。その結果、越冬直後に黒い型が増加する理由として、越冬には日射を有効に利用できる黒い型が赤い型よりも有利であるために、多く生き残ることが考えられた (Kawakami et al., 2019)。

次に春世代で赤い型が増加する要因をさぐるために、雌成虫の産卵数、産下した卵の孵化率、世代による体サイズ (体重) の違い、体サイズと斑紋型による交尾頻度の違いを調査した。本種の斑紋型の発現は遺伝的に決まる (Kawakami et al., 2018) ため、たとえば赤い型の雌の産卵数や孵化率が黒い型よりも高ければ、次の世代で赤い型が増えることが予想される。雌成虫が産卵をする3世代 (越冬世代、春世代、越秋世代) について、2006-2011年の期間、野外の雌を捕獲し室温で24時間以内に産下した産卵数とその孵化率を調査した。その結果、越冬世代の産卵数は黒い型 (二紋型) と赤い型 (四紋型) で差がなかったが、孵化率は赤い型が高かった (Kawakami et al., 2019)。孵化率の違いがおこる要因をさぐるため、雌親の斑紋型による体重差と交尾率の違いを調べた。その結果、統計的な有意差はないものの、越冬世代の雌親では赤い型が黒い型よりも大きい傾向があり、また交尾個体は非交尾個体よりも有意に体重が重かった (Kawakami et al., 2019)。すなわち、越冬世代では赤い型の雌の平均体重が重いために、次世代で赤い型が増えた可能性がある。黒い型と比較して越冬に不利な赤い型は減少するが、生き残った赤い型の雌は黒い型よりも平均体重が重いために、配偶で有利になる傾向があり、そのため産下した卵が高い孵化率を示した可能性がある。赤い型は越冬には不利で割合が低下したが、越冬後には逆に有利となり割合が増えた。このようなバランスのとれた選択がはたらくことにより、本種大阪個

体群の斑紋型頻度が安定的に維持されていると推察された。

今後さまざまな地域において、斑紋型多型の頻度が維持されている要因をさぐることは、気候条件の影響を強くうけていると思われる、多型の地理的クラインの成立と維持についての、考察を深める手段として有効であろう。

引用文献

- Kawakami Y, Yamazaki K, Ohashi K (2013) Geographical variations of elytral color polymorphism in *Cheilomenes sexmaculata* (Fabricius) (Coleoptera: Coccinellidae). *Entomol Sci* 16: 235-242
- Kawakami Y, Yamazaki K, Ohashi K (2014) Northward expansion and climatic factors affecting the distribution limits of *Cheilomenes sexmaculata* (Coleoptera: Coccinellidae) in Japan. *Appl Entomol Zool* 49: 59-66
- Kawakami Y, Yamazaki K, Ohashi K (2015) Increase in dark morph types and decrease in body size of *Cheilomenes sexmaculata* (Coleoptera: Coccinellidae) during a range expansion. *Eur J Entomol* 112: 289-294
- Kawakami Y, Yamazaki K, Ohashi K (2016) Population dynamics, seasonality and aphid prey of *Cheilomenes sexmaculata* (Coleoptera: Coccinellidae) in an urban park in central Japan. *Eur J Entomol* 113: 192-199
- Kawakami Y, Yamazaki K (2017) Disappearance of summer collection records in *Menochilus sexmaculatus* (Coleoptera: Coccinellidae) during climate warming. *J Nat His* 51: 1015-1020
- Kawakami Y, Yamazaki K, Ohashi K (2018) Effects of temperature on the expression of elytral colour polymorphism in the ladybird beetle, *Menochilus sexmaculatus* (Coleoptera: Coccinellidae). *J Asia-Pac Entomol* 21: 663-666
- Kawakami Y, Yamazaki K, Ohashi K (2019) Intergenerational fluctuations in colour-morph frequencies may maintain elytral polymorphisms in the ladybird beetle *Cheilomenes sexmaculata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Biol J Linnean Soc* (in press)