

飼育温度とカブトムシの成長 パート8. 高温による羽化ずれを再考する

土浦日本大学中等教育学校 3年 池田拓実



研究の動機

カブトムシ (*Trypoxylus dichotomus*) はコガネムシ科カブトムシ属の昆虫であり、寿命はおよそ1年で、そのうち11ヶ月は幼虫として土の中で過ごす (図1)。3齢幼虫中に休眠して越冬することが知られている (山中・藤山 1994、小島 2019)。

小学1年生の時に、カブトムシの幼虫を近くの公園で見つけ、家に持ち帰り、場所を変えて飼育したところ、寒い部屋よりも暖かい部屋で飼育した幼虫の方が早く羽化した。この結果がおもしろかったので、飼育温度とカブトムシ幼虫の発育の関係に興味を持ち、パネルヒーターや冷蔵庫を使って飼育温度を変える実験を始めて8年目になる。その結果、**高温 (およそ25℃) で幼虫を飼育すると、オスよりメスの方が早く羽化する「羽化ずれ」が起こる**ことが分かった。羽化ずれは最大で2ヶ月にも及んだため、温暖化が進むとオスとメスが出会えなくなる可能性があると考え、一昨年より、この羽化ずれが起こる仕組みを解明する研究に取り組んでいる。

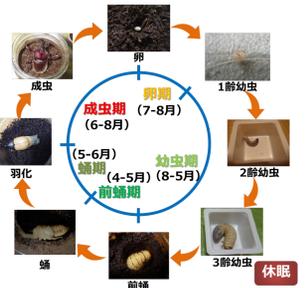


図1. カブトムシの一生

目的

昨年は、高温による羽化ずれを説明する仮説として、①有効積算温度の雌雄差が原因とする「有効積算温度仮説」、②休眠解除日の雌雄差が原因とする「休眠の誤作動仮説」を考えた (図2)。これらの仮説を検証した結果、有効積算温度仮説が支持された。しかし、有効積算温度仮説では休眠解除日に雌雄差がないことが前提となるが、昨年は休眠期間を体重の変化で判断したため、休眠解除日が正確には分からなかった。そのため、**高温で飼育した時の休眠解除日に雌雄差がないことを確認**することが課題として残された。

そこで今年は、休眠が解除されたことが分かる方法で飼育実験を行い、有効積算温度と休眠解除日を明らかにし、**高温による羽化ずれを説明する「有効積算温度仮説」と「休眠の誤作動仮説」を再検証**することを目的とした。そのために、次のような研究を行った。

- 研究1: 休眠解除後の休止の確認
- 研究2: 昇温実験による有効積算温度の推定
- 研究3: 昇温区における休眠解除日の推定

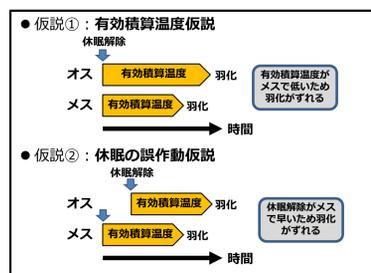


図2. 高温による羽化ずれを説明する仮説

用語説明

①休眠

休眠は成長や活動の一時的な停止であり、多くの動植物に見られる (藤佐ほか 2013)。休眠によって動植物は、冬期など成長や活動に適さない季節を耐えぬく。昆虫の休眠には広い意味の休眠と狭い意味の休眠があり、広い意味の休眠は狭い意味の休眠と休止を含む (図3)。**本研究では、狭い意味の休眠を「休眠」と呼び、「休止」と区別する。**

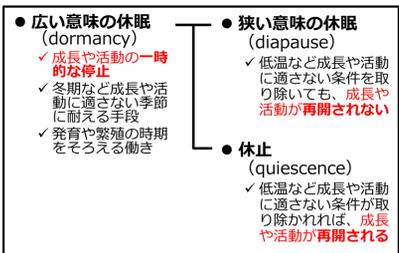


図3. 休眠の概念図

②有効積算温度

有効積算温度は、発育に必要な温度の合計値である。発育が停止する温度を発育ゼロ点 (T0) と言い、このT0と実際の温度の差が有効温度で、有効温度の期間合計値が有効積算温度と呼ばれる (図4)。昆虫などの外温動物では、発育に必要な有効積算温度が一定の値になることが知られており、**有効積算温度の法則**と呼ばれる (桐谷 2012)。飼育温度が一定の場合、この法則は次の式で表される。

$$D(t-T_0) = K \quad \dots \text{式1}$$

ここで、D: 温度tにおける発育日数 (日)、t: 飼育温度 (℃)、T0: 発育ゼロ点 (℃)、K: 有効積算温度定数 (℃・日)。

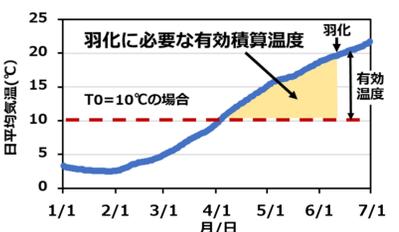


図4. 有効積算温度の概念図。青線が飼育温度 (日平均気温)、発育ゼロ点T0が10℃の場合、羽化に必要な有効積算温度はクリーム色の部分の面積で表される。

研究1: 休眠解除後の休止の確認

(1) 目的

昨年は体重変化が停止している期間を休眠期間と見なした。しかし、「休眠」が解除された後も、環境条件が悪ければ発育を停止し続ける「休止」が起こることが知られている (藤佐ほか 2013)。休眠中でも休止中でも体重変化は見られないため、昨年は休止を確認することができなかった。そこで、今年は冷蔵庫を使用して幼虫を強制的に休眠させ、低温条件では**休眠解除後に休止することを確かめる**。

(2) 方法

昨年の自由研究で得られた幼虫をPETカップ (直径13cm×高さ6cm) に飼育マットとともに1匹ずつ入れ、室温で飼育し、2021年の10月10日と11月21日にオス、メス3匹ずつを冷蔵庫に入れ、それぞれ10週後に室温に戻した。また、比較のため、別のオス、メス3匹ずつを冷蔵庫に入らずに常に室温で飼育した (室温区)。幼虫の体重を1回1電子天秤で測定し、気温を1時間ごとに自動記録した。

(3) 予想

冷蔵処理によって休眠するが、10週間の間に休眠は解除され、休止に入る。室温に戻しても、冬期で温度が低いため、休止を継続し、体重は増加しない。

(4) 結果と考察

冷蔵庫 (5~10℃) に入ると、幼虫の体重は減少した (図5 a,b)。冷蔵庫から室温 (1月~2月は約13℃) に戻すと、1月~2月の低温期でも摂食して体重が増えた。したがって、**10℃以下で10週間飼育すると休眠は解除され、休止に入る**と考えられる。

どの温度条件でも、幼虫体重はオスで約30g、メスで約20gを超すと体重増加が停止した (図5 a,b,c)。したがって、**幼虫には摂食活動の目標体重が存在し、目標体重はオスよりメスの方が低い**と考えられた。

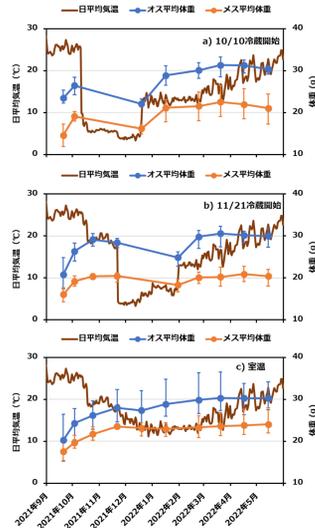


図5. 冷蔵処理による日平均気温と幼虫体重の変化。a) 10月10日冷蔵開始、b) 11月21日冷蔵開始、c) 室温。エラーバー (I) は最大値と最小値。

研究3: 昇温区における休眠解除日の推定

(1) 目的

研究2では10月~12月に25℃に昇温するとメスの方がオスより早く前蛹化した。この発育のずれは有効積算温度仮説では説明されなかった。研究2では休眠解除日に雌雄差が見られなかったが、それは室温区の休眠解除日であり、昇温区の休眠解除日は不明である。そこで、研究2で推定した有効積算温度を用いて研究2の昇温区の休眠解除日を計算し、**高温による羽化ずれを説明する「休眠の誤作動仮説」 (図2の②) を検証**する。

(2) 方法

昨年の研究では休眠解除と同時に温度積算を開始すると考えられたので、休眠解除日は温度積算開始日から推定した。研究2で推定した発育ゼロ点T0と有効積算温度定数Kがあれば、前蛹化日からさかのぼって温度を積算することで温度積算開始日を推定することができる。そこで、研究2の各昇温区別の温度データを使用して、前蛹化日の前日からさかのぼって、日平均気温からT0を差し引いた値を積算し、温度積算値がKを初めて超えた日を温度積算開始日とした。

(3) 予想

発育の雌雄差が見られた10月~12月の昇温区では、発育日数 (温度積算開始日~前蛹化日) に雌雄差がなく、発育の雌雄差は休眠解除日の雌雄差で説明される (図2の②)。

(4) 結果と考察

発育日数は、発育のずれが見られた10月~12月の昇温区だけでなく、全ての昇温区で雌雄差が見られなかった (図11)。研究2において、前蛹化に必要な有効積算温度はオスよりメスの方が高かったが、**発育ゼロ点はオスよりメスの方が低かったため、昇温区では発育日数 (温度積算日数) に雌雄差がなくなった**と考えられた。

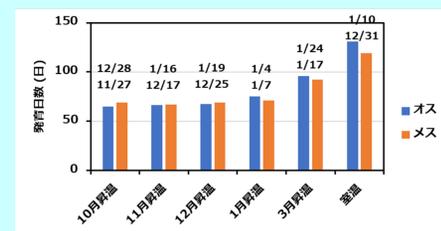


図11. 各昇温区における発育日数 (温度積算開始~前蛹化)。図中の数字は、上段がオス、下段がメスの温度積算開始日 (月/日) を表す。

昇温区では発育日数に雌雄差がなかったため、**前蛹化日に雌雄差が見られた10月~12月の昇温区では温度積算開始日にも同程度の雌雄差が見られた** (図11)。したがって、**高温による発育の雌雄差を休眠解除日 (= 温度積算開始日) の雌雄差で説明する「休眠の誤作動仮説」が支持された**。

とくに前蛹化が早かった10月昇温区では、オスで12月、メスで11月に温度積算を開始したと推定された (図11)。この時期は秋から冬にかけての体重増加が停止する時期 (= 休眠開始期) とほぼ一致していた (図7a)。したがって、10月昇温区では休眠をほとんどしていないと考えられる。10月昇温区の温度条件は、昨年までの研究で「高温区」と呼んでいた条件と等しく (図6)、**高温区 (25℃以上) では幼虫休眠が起こっていない可能性が高い**。したがって、**高温区での幼虫休眠を前提とした昨年の有効積算温度の推定は誤り**であると考えられた。

研究2: 昇温実験による有効積算温度の推定

(1) 目的

昨年は、**温度を積算する期間に休眠期間を含めると有効積算温度が正しく推定されない**ことを明らかにした。室温区は低温であるため、休眠解除後も休止すると考えられるが、体温変化では休眠と休止を分けられなかったため、休眠期間が分からなかった。そこで、高温区と室温区の休眠期間が同じ日数であると仮定して推定した休眠解除日から温度を積算して有効積算温度を計算した。休眠と休止は活動に不向きな条件が改善されたときの反応が異なり、休眠している場合は活動を再開しないのに対し、休止している場合は急速に活動を再開する (図3)。この性質を利用すれば、休眠期間が分かるはずである。そこで、「活動に不向きな条件」として冬の低温を考え、**低温から高温 (約25℃) に昇温する時期を変えたときの発育の変化で休眠の解除を確認**する。さらに休眠期間を含まないデータを使って発育に必要な有効積算温度を推定し、**高温による羽化ずれを説明する「有効積算温度仮説」 (図2の①) を検証**する。

(2) 方法

昨年の自由研究で得られた幼虫を使い、ガラスビン (475mL) に飼育マットと幼虫を1匹ずつ入れ、オス、メスそれぞれ3匹を発泡スチロール製の飼育箱 (35cm×27cm×23cm) に置いた。飼育箱は室温から始め、2021年の10月17日、11月14日、12月12日、2022年の1月10日、2月6日、3月6日、4月3日にそれぞれパネルヒーターのスイッチを入れて昇温させ、幼虫の発育を記録した。パネルヒーターを使用しない室温区もつくり、同様に観察した。幼虫の体重は1日1回測定し、飼育箱の気温は1時間ごとに自動記録した。昇温してから前蛹化するまでの発育日数の変化から休眠解除日を推定した。また、各昇温日以降に昇温した実験区のデータを使用して、昇温日別に昇温日から前蛹化するまでの発育日数の逆数 (発育速度) と飼育温度 (日平均気温) の回帰式から発育ゼロ点T0と有効積算温度定数Kを推定した (桐谷 2012)。

(3) 予想

休眠はオス、メスともに同じ日に解除され、発育に必要な有効積算温度はオスよりメスの方が低い (図2の①)。これにより、高温による発育の雌雄差は、有効積算温度の雌雄差で説明される。

(4) 結果と考察

日平均気温は、室温条件では1-2月が最も低く12℃まで下がったが、3月以降に上昇した。その結果、**10月~12月昇温区は実験期間を通してほぼ25℃であり、昨年までの研究の高温区と同じ温度条件と見せた** (図6)。1月以降の昇温区は日平均気温の範囲が低温の方向に広がっていき、平均値も徐々に低下した。

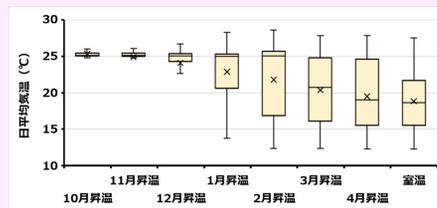


図6. 各昇温区の実験期間における日平均気温の箱ひげ図。図中のxは平均値を表す。

メスの幼虫体重は、ほとんどの温度条件で11月以降の増加が停止したが、オスの幼虫体重は12月以降の増加がそれ以前より緩やかになった (図7)。

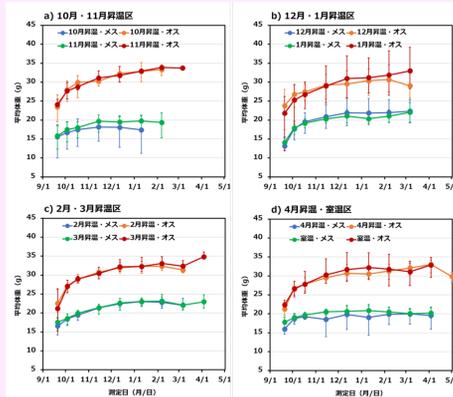


図7. 各昇温区における幼虫の体重変化。エラーバー (I) は最大値と最小値を表す。

まとめ

今年の自由研究では、昨年と同様、カブトムシの幼虫を高温 (25℃) で飼育したときに見られる羽化ずれの原因を解明するため、冷蔵庫を使用して休眠させたり、冬期に室温から25℃に昇温する実験を行い、休眠の性質を調べるとともに有効積算温度仮説と休眠の誤作動仮説を再検証した結果、次のことが分かった。

- ①低温 (5~10℃) では**休眠解除後に休止**することが確認された。
- ②幼虫には**摂食活動の目標体重があり、オスで約30g、メスで約20gを超えると体重増加が停止**と考えられた。
- ③室温条件では、**オス、メスともに1月に休眠が解除**されると推定された。
- ④休眠が解除される1月以降に昇温した実験区データのデータを使って有効積算温度を推定したところ、前蛹化に必要な有効積算温度はオスよりメスの方が高かったため、羽化ずれの原因が有効積算温度の雌雄差 (オス>メス) であるとする「有効積算温度仮説」は支持されなかった。

今後の課題

- (1) 休眠の意義を明らかにする。
- (2) 飼育温度が休眠に及ぼす影響を明らかにする。
- (3) 温暖化が幼虫の発育に及ぼす影響を明らかにする。

謝辞

土浦日本大学中等教育学校の宇佐神楽先生には、昨年に引き続き、本研究のご指導をいただきました。心より感謝いたします。ありがとうございました。

前蛹化日は、オス、メスともに早く昇温するほど早くなった (図8)。10月~12月に昇温させた区ではオスよりメスの方が早く前蛹化した。1月以降は雌雄差が小さくなった。このことは、**1月以降に高温で飼育しても羽化ずれが起きにくくなる**ことを意味している。

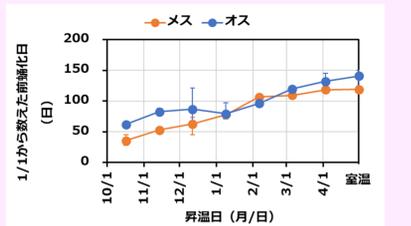


図8. 各昇温区における前蛹化日の変化。エラーバー (I) は最大値と最小値を表す。

昇温してから前蛹化するまでの日数は、オス、メスともに遅くなる傾向を示した (図9)。しかし、1月昇温区と2月昇温区の日数にはオス、メスともにほとんど差がなく、室温条件では**1月に休眠が解除**されたと考えられた。したがって、予想通り、休眠解除日に雌雄差は見られなかった。

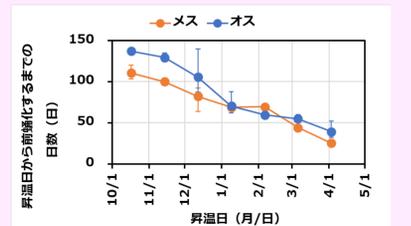


図9. 各昇温区における昇温してから前蛹化するまでの日数。エラーバー (I) は最大値と最小値を表す。

発育ゼロ点も有効積算温度も、昇温開始日によって大きく異なっていた (図10)。昇温開始日が遅いほど、オスの発育ゼロ点は高くなったが、オスの有効積算温度は低くなった。10月~12月昇温区では有効積算温度はオスよりメスの方が低かったが、1月以降の昇温区ではオスよりメスの方が高くなった。

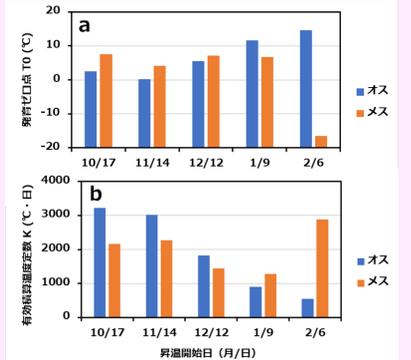


図10. 昇温開始日から前蛹化するまでの発育ゼロ点T0 (a) と有効積算温度K (b)。各昇温開始日のT0とKは、各昇温開始日以降に昇温した実験区を含むデータで計算した。

休眠期間を含まないデータとして、休眠の解除が確認された1月以降に昇温したデータで計算した発育ゼロ点はオスで12℃、メスで7℃、有効積算温度はオスで902℃・日、メスで1274℃・日となった (図10)。したがって、**前蛹化に必要な有効積算温度はオスよりメスの方が高く、オスよりメスの方が低い**とした予想と異なり、**有効積算温度仮説は支持されなかった**。この点は、昨年とまったく異なる結果となった。

⑤前蛹化に関する発育ゼロ点T0はオスよりメスの方が低く、どの昇温区でも**温度を積算する発育日数に雌雄差は見られなかった**。そのため、10月~12月昇温区で見られた発育の雌雄差は、休眠解除日 (温度積算開始日) の雌雄差と一致した。したがって、羽化ずれの原因が休眠解除日の雌雄差であるとする「**休眠の誤作動仮説**」が支持された。

⑥10月昇温区では、**ほとんど休眠していない**と推定された。本研究の10月昇温区は昨年と同様の高温区と同じ温度条件なので、**高温区の幼虫休眠を前提とした昨年の有効積算温度の推定は誤り**であると考えられた。

以上より、**幼虫は高温 (25℃) ではほとんど休眠せず、目標体重の低いメスの方がオスより早く目標体重に達して温度を積算し始める。温度を積算する発育日数に雌雄差はないため、温度積算開始日の雌雄差がそのまま発育の雌雄差となる**。これが、高温によって羽化ずれが起こる仕組みであると考えられた。

参考文献

- 1) 藤佐庸・倉谷滋・斎藤成也・塚谷裕一 編 (2013) 岩波生物学辞典 第5版。岩波書店。
- 2) 桐谷圭治 (2012) 日本産昆虫、ダニの発育零点と有効積算温度定数: 第2版。農業環境技術研究所報告, 31, 1-74。
- 3) 小島渉 (2019) 不思議だらけカブトムシ図鑑。彩図社。
- 4) 山中幹夫・藤山静雄 (1994) カブトムシには幼虫休眠が存在する? New Entomologist, 43, 60-64。