

チャノコカクモンハマキの殺虫剤抵抗性に関する研究*

Studies on Insecticide Resistance of the Smaller Tea Tortrix,
Adoxophyes honmai Yasuda (Lepidoptera: Tortricidae)

内山 徹
Toru UCHIYAMA

*岐阜大学大学院連合農学研究科審査論文 2015年（平成27年）

目 次

第1章 緒 言	1
第2章 静岡県における殺虫剤感受性の実態	3
第1節 牧之原地域の個体群	3
1. 材料及び方法	3
2. 結 果	4
第2節 県内各地の個体群	7
1. 材料及び方法	7
2. 結 果	8
第3節 考 察	12
第3章 IGR系殺虫剤及びジアミド系殺虫剤に対する抵抗性発達の経過	16
第1節 IGR系殺虫剤	16
1. 材料及び方法	16
2. 結 果	17
第2節 ジアミド系殺虫剤	21
1. 材料及び方法	21
2. 結 果	21
第3節 考 察	24
第4章 IGR系殺虫剤及びジアミド系殺虫剤に対する抵抗性の遺伝様式	27
第1節 IGR系殺虫剤(テブフェノジド剤)	27
1. 材料及び方法	27
2. 結 果	28
第2節 ジアミド系殺虫剤(フルベンジアミド剤及びクロラントラニリプロール剤)	30
1. 材料及び方法	30
2. 結 果	31
第3節 考 察	34
第5章 総合考察	36
摘 要	44
Summary	46
謝 辞	48
引用文献	49

第1章 緒言

常緑の永年性作物であるチャの害虫は、我が国において 126 種が知られているが（日本応用動物昆虫学会, 2006）, 一般的な栽培管理がなされるチャ園で防除対象となる害虫は 10 種程度である. このうち通常, 年間の殺虫剤散布が複数回に及ぶ害虫は, チャノミドリヒメヨコバイ *Empoasca onukii* Matsuda (カメムシ目: ヨコバイ科), チャノキイロアザミウマ *Scirtothrips dorsalis* Hood (アザミウマ目: アザミウマ科), チャノコカクモンハマキ *Adoxophyes honmai* Yasuda (チョウ目: ハマキガ科), 及びチャハマキ *Homona magnanima* Diakonoff (チョウ目: ハマキガ科) 等の数種に限られる. 特に, 近年では, 静岡県においてチャノコカクモンハマキの多発生傾向が続いており, 本種の重要度が高まっている.

チャの重要害虫であるチャノコカクモンハマキは, 幼虫が葉をつづり合わせて巻葉をつくり, その中で葉を加害する (南川・刑部, 1979). 本種は光合成の母葉となる成葉のみならず収穫物となる新葉にも寄生し, 多発生時には新芽の生育遅延や収量の低下などの深刻な被害をもたらす. 本種の寄主植物は 30 科 54 種以上 (本間, 1972; 南川・刑部, 1979) とともに 90 種以上 (梅谷・岡田, 2003) とともに報告されており, 食性は極めて広い. この中には, ブドウなどの果樹類, ミカンなどのカンキツ類, キクなどの花き類, キュウリなどの野菜類が含まれており (本間, 1972; 南川・刑部, 1979), 農業上の重要種となっている. チャノコカクモンハマキの分布は, 主に本州の関東以西, 四国, 九州, 対馬, 伊豆諸島, 屋久島, 及び琉球列島, 海外では韓国で確認されているほか (Tamaki, 1991; 井上ら, 1982; 梅谷・岡田, 2003), 詳細な分布は不明だが中国をはじめアジアにも生息すると考えられている (Lee et al., 2005). 本種は, 静岡県において通常, 年に 4 世代を経過する. すなわち, 成虫の発生時期は, 4 月上旬~6 月上旬, 6 月上旬~7 月下旬, 7 月中旬~8 月下旬, 8 月下旬~11 月上旬とされ, 休眠せず幼虫態で越冬する (南川・刑部, 1979).

近年, 静岡県内の代表的なチャ産地である牧之原地域を中心として, チャノコカクモンハマキの多発生傾向が続いている. 例えば, 静岡県では本種に関して, 2014 年までの 10 年間に計 4 回の発生予察注意報が発令されている (静岡県病害虫防除所, 2015). 現在, 静岡県のチャ園における本種の防除では, 通常年 4 回の幼虫の発生時期にジアシルヒドラジン系 (以下, DAH 系) 昆虫成長制

御剤 (以下, IGR 剤) やジアミド系殺虫剤を基幹剤として, 年数回の殺虫剤防除が行われている.

DAH 系 IGR 剤は脱皮ホルモン受容体アゴニストとしてチョウ目害虫に特異的な殺虫活性を示す選択性殺虫剤であり, これまでにテブフェノジド剤, メトキシフェノジド剤, 及びクロマフェノジド剤が上市されている (Dhadialla et al., 1998). また, ジアミド系殺虫剤は筋小胞体のリアノジン受容体に作用して異常な筋収縮を引き起こし, 主にチョウ目に殺虫活性を示す選択性殺虫剤であり, これまでにフルベンジアミド剤及びクロラントラニリプロール剤が上市されている (Lahm et al., 2007; Tohnishi et al., 2005; Cordova et al., 2006; Ebbinghaus-Kintscher et al., 2006; 正木, 2014). これらの IGR 系殺虫剤やジアミド系殺虫剤は, 土着天敵の保護が可能な選択性殺虫剤であるとともに残効期間も長い (内山, 2012), ハマキガ類をはじめとしたチョウ目害虫の防除に欠かせない殺虫剤である. しかしながら, DAH 系 IGR 剤のチャノコカクモンハマキに対する防除効果の低下が, 2004 年頃より牧之原地域の茶生産者から指摘され始め, その一因として殺虫剤抵抗性の発達が考えられた.

現在までに, 殺虫剤抵抗性を発達させた害虫は, 全世界において 586 種, 抵抗性が確認された殺虫剤数は 325 に達している (Sparks and Nauen, 2015). 我が国で殺虫剤抵抗性を発達させた害虫は, 約 50 種が知られている (浜, 1996). 全世界で殺虫剤抵抗性を発達させた農業害虫は, ナミハダニ *Tetranychus urticae* Koch (ダニ目: ハダニ科), コナガ *Plutella xylostella* Linnaeus (チョウ目: コナガ科), モモアブラムシ *Myzus persicae* (Sulzer) (カメムシ目: アブラムシ科) の順に事例数が多い (Sparks and Nauen, 2015). これらの世界的に殺虫剤抵抗性が問題となっている害虫については, 抵抗性メカニズムの解明等の研究が精力的に進められている. しかしながら, チャノコカクモンハマキの殺虫剤抵抗性に関する研究は少なく, 不明な点が多い.

チャノコカクモンハマキの殺虫剤感受性低下については, 静岡県の一部チャ産地で, 1986 年にカーバメート剤 (白井ら, 1988), 1997 年に有機リン剤とピレスロイド剤に対する感受性の低下と, ベンズイル尿素系 (以下, BU 系) 及び DAH 系 IGR 剤についても, 感受性の低下を示唆する結果が報告されている (小杉, 1999). しかし, 1997 年以降, DAH 系の後発剤や, ハマキガ類防除の

基幹剤として広く使用されているジアミド系殺虫剤などの新剤が上市される中、本種の殺虫剤感受性の実態に関する調査は行われておらず、その詳細は不明であった。また、本種における一連の殺虫剤抵抗性についても、そのメカニズムは解明されないまま今日に至っていた。

上述したように、チャノコカクモンハマキでは、1980年代から次々と殺虫剤抵抗性が問題になっている（白井ら、1988；小杉，1999）。これまでこの問題は新剤の登場により一時的に沈静化してきたが、その使用回数の増加に伴って新たな抵抗性が顕在化し、現在でもこの悪循環は続いている。今後は農薬の開発・登録に要するコストの増大と農薬の規制強化に伴い、既存剤だけでなく新規剤の登録数も伸び悩むことが想定され（鈴木，2012a；山本，2012），悪循環に拍車がかかる可能性がある。このような殺虫剤抵抗性の問題は、害虫全般に共通する農業生産上極めて重要な課題である。悪循環から脱却するためには、各害虫におけるそれぞれの殺虫剤抵抗性を詳細に解明することが必要不可欠であり、チャノコカクモンハマキについても同様である。さらに、既存及び新規殺虫剤に対する抵抗性の発達を抑制するための抵抗性管理（Comins，1977；Taylor and Georghiou，1979；Georghiou，1983；鈴木，2012a；鈴木，2012b；山本，2012）に繋げることも求められている。

そこで、本研究では、静岡県におけるチャノコカクモンハマキの殺虫剤抵抗性の実態を明らかにするために、県内各地から採集した本種個体群の殺虫剤感受性を検定した（第2章）。感受性の低下が顕著であった IGR 系殺虫剤及びジアミド系殺虫剤については、抵抗性発達の経過を明らかにするとともに（第3章）、抵抗性の遺伝様式を明らかにした（第4章）。第5章では、得られた知見をもとに、チャノコカクモンハマキの殺虫剤抵抗性の特徴を解析するとともに、牧之原地域の本種個体群が急速かつ複合的な抵抗性を発達させている原因を考察した。

本研究の主要な結果は、内山ら（2013）、Uchiyama and Ozawa（2014）及び内山・小澤（2015）において発表している。

第2章 静岡県における殺虫剤感受性の実態

近年、静岡県牧之原地域を中心として、チャノココクモンハマキの多発生傾向が続いている。静岡県のチャ園における本種の防除では、通常年4回の幼虫の発生時期にDAH系IGR剤やジアミド系殺虫剤を基幹剤として、年数回の殺虫剤散布が行われている。しかし、これら殺虫剤のうちDAH系IGR剤の本種に対する防除効果の低下が、2004年頃より牧之原地域の茶生産者から指摘され始め、その一因として、殺虫剤感受性の低下が疑われた。

チャノココクモンハマキの殺虫剤感受性低下は、これまでに海外では報告されていない。我が国においては、静岡県の一部チャ産地で、カーバメート剤（白井ら、1988）、有機リン剤、ピレスロイド剤及びBU系とDAH系IGR剤（小杉、1999）に対する感受性の低下を示唆する結果が報告されている。しかし、近年、DAH系の後発剤やジアミド系殺虫剤など数種の新剤が上市される中、本種の殺虫剤感受性の実態に関する詳細な調査は行われていない。そこで本章では、本種の多発生傾向が特に顕著で、生産現場からもDAH系IGR剤に対する防除効果の低下が指摘されている牧之原地域のチャノココクモンハマキ個体群について、2004年～08年にかけてDAH系IGR剤を中心に殺虫剤感受性の実態を調査した。さらに、2009年～11年にかけては、県内各地の個体群について同様に殺虫剤感受性の実態を調査した。

第1節 牧之原地域の個体群

ここでは、2004年～08年にかけて、牧之原地域の同一箇所からチャノココクモンハマキ個体群を採集し、チャの登録殺虫剤の中から本種に適用のあるIGR系殺虫剤、ジアミド系殺虫剤及びその他各種殺虫剤の合計16剤について、常用濃度とその4倍希釈濃度における殺虫剤感受性を調査した。

1. 材料及び方法

(1) 供試個体群

静岡県牧之原地域の現地採集個体群として、2004年～08年の毎年6月下旬に、島田市湯日の現地チャ園（以下、湯日系統）より、チャノココクモンハマキ雌成虫（P）約30～100頭を採集した。採卵後、野口（1991）の方法に従って累代飼育した。殺虫剤感受性検定には、後代（F2またはF3）の2～3齢幼虫を供試した。対照個体群

として、1960年代に農研機構・野菜茶業研究所金谷茶業研究拠点のチャ園で採集・累代飼育され、1980年代に静岡県農林技術研究所茶業研究センターに分譲された後、累代飼育した殺虫剤感受性系統（金谷系統）の2～3齢幼虫を供試した。いずれの系統も、人工飼料（インセクタLFS、日本農産工業（株）製）を餌として用いた。

(2) 供試殺虫剤

チャの登録殺虫剤の中からチャノココクモンハマキに適用のある殺虫剤16種を供試した（Table 1）。これらの殺虫剤について、水道水を用いて希釈した常用濃度とその4倍希釈液の2濃度を作成した。対照は、無処理とした。なお、すべての殺虫剤名の表記については、以下、剤型名は省略する。また、殺虫剤の系統については、Insecticide Resistance Action Committee（IRAC）の分類（Sparks and Nauen, 2015）に従った。

(3) 殺虫剤感受性検定

殺虫剤感受性検定は、小杉（1998）の方法に準じて、静岡県農林技術研究所茶業研究センター内の農薬無散布チャ園から採集した新鮮なチャの成葉を用いたチャ葉浸漬法により実施した。チャ葉を所定の薬液に10秒間浸漬して風乾後、濾紙を敷いた丸型スチロール製容器（内径78mm、深さ44mm）に6～7枚入れ、2～3齢の供試虫を10頭ずつ放した。チャ葉の乾燥を防ぐために通気性のない蓋で閉じ、恒温室（25℃、16L-8D）に静置した。これを各処理に3反復ずつ行った（合計30頭）。IGR系殺虫剤及びジアミド系殺虫剤については、処理3～6日後のいずれか1日と8日及び10日後の3回、生死を調査した。これらの殺虫剤は、チャノココクモンハマキに対して遅効的な殺虫効果を示し、処理8日後にも苦悶虫が観察されたため、最終的な生死の判定は調査3回目の処理10日後とした。なお、フルベンジアミド剤については、検定を開始した2005年と06年については、上述したように生死の判定に10日を要することが判明していなかったため、処理7日後に最終的な生死の判定を行った。また、その他の殺虫剤では処理2日及び7日後の2回生死を調査し、最終的な生死の判定は調査2回目の処理7日後とした。なお、苦悶虫は死虫として扱った。各殺虫剤、各濃度での死虫率はAbbott（1925）により補正した。

Table 1. Sixteen insecticides used for susceptibility examination

Classification ^a	Formulation ^b	%AI	Manufacturer
Insecticides			
Diacylhydrazines (DAH)			
Tebufenozide	F	20	Nihon Nohyaku Co., Ltd., Japan
Chromafenozide	F	10	Mitsui Chemicals Agro, Inc., Japan
Methoxyfenozide	F	20	Dow Chemical Japan, Ltd., Japan
Benzoylureas (BU)			
Lufenuron	E	5	Syngenta Japan K. K., Japan
Flufenoxuron	E	10	BASF Japan, Ltd., Japan
Diamides			
Flubendiamide	WDG	20	Nihon Nohyaku Co., Ltd., Japan
Chlorantraniliprole	F	10	DuPont Co., Ltd., Japan
Organophosphates			
Chlorpyrifos	E	40	Dow Chemical Japan, Ltd., Japan
Acephate	W	50	Arysta LifeScience, Ltd., Japan
Methidathion	E	40	Syngenta Japan K. K., Japan
Profenofos	E	40	Syngenta Japan K. K., Japan
Pyrroles			
Chlorfenapyr	F	10	Nippon Soda Co., Ltd., Japan
Carbamates			
Methomyl	W	45	DuPont Co., Ltd., Japan
Spinosyns			
Spinosad	F	20	Dow Chemical Japan, Ltd., Japan
Avermectins, Milbemycins			
Emamectin benzoate	E	1	Syngenta Japan K. K., Japan
Pyrethroids			
Bifenthrin	W	2	Ishihara Sangyo Kaisha, Ltd., Japan

^a The IRAC mode of action classification (Sparks and Nauen, 2015).

^b E: Emulsifiable concentrate, F: Flowable. W: Wettable powder, WDG: Water-dispersible granule.

2. 結果

(1) IGR 系殺虫剤

Table 2 に、湯日系統及び金谷系統における IGR 系殺虫剤 5 種に対する常用濃度とその 4 倍希釈液における補正死虫率（以下、死虫率）を示した。金谷系統の IGR 系殺虫剤 5 種に対する常用濃度とその 4 倍希釈液における処理 10 日後の死虫率は、すべて 100%となり感受性が高かった。湯日系統のテブフェノジド剤に対する常用濃度における処理 10 日後の死虫率は、2004 年の 96.6%から 2008 年には 7.14%に大きく低下した。湯日系統のクロマフェノジド剤に対する常用濃度における処理 10 日後の死虫率は、2004 年の 93.1%から 2005 年には 25.1%に大きく低下した。湯日系統のメトキシフェノジド剤に対する常用濃度における処理 10 日後の死虫率は、2004 年の 100%から 2008 年には 82.1%に低下したが、テブフェノジド剤及びクロマフェノジド剤に比べて感受性低下の程度は小さかつ

た。一方、湯日系統のルフエヌロン剤に対する常用濃度における処理 10 日後の死虫率は、2004 年の 100%に対して 2008 年は 96.4%であった。湯日系統のフルフェノクスロン剤に対する常用濃度における処理 10 日後の死虫率は、2004 年の 100%に対して 2007 年は 96.0%であった。これら BU 系の 2 剤では、明らかな感受性の低下はみられなかった。

(2) ジアミド系殺虫剤

Table 3 に、湯日系統及び金谷系統におけるジアミド系殺虫剤 2 種に対する常用濃度とその 4 倍希釈液における補正死虫率を示した。金谷系統のフルベンジアミド剤及びクロラントラニプロール剤に対する常用濃度とその 4 倍希釈液における処理 8 日及び 10 日後の死虫率は、すべて 100%となり感受性が高かった。湯日系統のフルベンジアミド剤に対する常用濃度における処理 7 日後（2005 年及び 06 年）または 8 日後の死虫率は、2005 年の 86.2%か

Table 2. Effects of IGRs on *Adoxophyes honmai* populations collected from tea fields of Shimada-Yui in the Makinohara area of Shizuoka Prefecture

Insecticides (Formulation ^a , %AI)	Dilution ^b	Days after treatment	Corrected mortality ^c [%] (N ^d)										
			Shimada-Yui strain										Susceptible strain (Kanaya)
			2004	2005	2006	2007	2008						
Tebufenozide (F, 20)	1,000	8	93.1 (30)	41.4 (30)	13.2 (30)	33.4 (30)	7.14 (28)	100 (28)					
		10	96.6	66.7	19.4	37.1	3.69	100					
	4,000	8	79.3 (30)	13.8 (30)	0 (30)	25.0 (30)	3.70 (27)	100 (30)					
		10	82.8	17.3	0	25.0	0	100					
Chromafenozide (F, 10)	1,000	8	93.1 (30)	13.8 (30)	— ^e	—	—	100 (31)					
		10	93.1	25.1	—	—	—	100					
	4,000	8	65.5 (30)	6.93 (30)	—	—	—	100 (32)					
		10	72.4	14.3	—	—	—	100					
Methoxyfenozide (F, 20)	4,000	8	100 (30)	79.3 (30)	—	96.3 (30)	82.1 (28)	100 (32)					
		10	100	88.9	—	96.3	88.5	100					
	16,000	8	86.2 (30)	27.6 (30)	75.9 (30)	65.5 (30)	31.0 (29)	100 (30)					
		10	93.1	29.6	75.2	75.8	52.0	100					
Lufenuron (E, 5)	2,000	8	100 (30)	96.5 (30)	93.8 (30)	85.7 (30)	96.7 (30)	100 (28)					
		10	100	100	100	85.7	96.4	100					
	8,000	8	93.1 (30)	65.5 (30)	69.0 (30)	67.9 (30)	64.3 (28)	82.5 (24)					
		10	96.6	85.7	100	82.1	65.6	100					
Flufenoxuron (E, 10)	4,000	8	100 (30)	93.1 (30)	—	84.1 (30)	—	100 (28)					
		10	100	100	—	96.0	—	100					
	16,000	8	75.9 (30)	69.0 (30)	—	62.0 (30)	—	100 (29)					
		10	89.7	85.7	—	79.3	—	100					

^a E: Emulsifiable concentrate, F: Flowable.

^b Upper numerals are ordinary dose of each insecticide.

^c Corrected mortality by method of Abbott (1925).

^d Number of larvae tested.

^e No data.

Table 3. Effects of diamide insecticides on *Adoxophyes honmai* populations collected from tea fields of Shimada-Yui in the Makinohara area of Shizuoka Prefecture

Insecticides (Formulation ^a , %AI)	Dilution ^b	Days after treatment	Corrected mortality ^c [%] (N ^d)										
			Shimada-Yui strain										Susceptible strain (Kanaya)
			2005	2006	2007	2008							
Flubendiamide (WDG, 20)	2,000	8	86.2 ^e (30)	90.0 ^e (30)	90.3 (30)	73.5 (26)	100 (30)						
		10	— ^f	—	96.8	85.2	100						
	8,000	8	10.3 ^e (30)	86.7 ^e (30)	45.2 (30)	14.8 (28)	100 (29)						
		10	—	—	51.6	26.2	100						
Chlorantraniliprole (F, 10)	2,000	8	—	—	—	—	100 (30)						
		10	—	—	—	—	100						
	8,000	8	—	—	—	—	100 (30)						
		10	—	—	—	—	100						

^a WDG: Water-dispersible granule, F: Flowable.

^b 2000 dilution is ordinary concentration of each insecticide.

^c Mortality corrected using the method of Abbott (1925).

^d Number of larvae tested.

^e These data are from 7 days after treatment.

^f No data.

ら 2008 年には 73.5%に低下した。また、湯日系統のフルベンジアミド剤に対する常用濃度における処理 10 日後の死虫率は、2007 年の 96.8%から 2008 年には 85.2%に低下し、4 倍希釈液における同死虫率は、2007 年の 51.6%から 26.2%に大きく低下した。なお、クロラントラニリプロ

ル剤は 2009 年にチャにおいて登録されたため、湯日系統では検定を実施していない。

(3) その他各種殺虫剤

Table 4 に、湯日系統及び金谷系統における、その他各種殺虫剤 9 種に対する常用濃度とその 4 倍希釈液にお

る補正死虫率を示した。金谷系統では、常用濃度の処理7日後における死虫率が、アセフェート剤及びクロロルフェ

ナピル剤を除いた7剤で100%となり感受性が高かった。なお、金谷系統の常用濃度の処理7日後におけるアセフ

Table 4. Effects of various insecticides on *Adoxophyes honmai* populations collected from tea fields of Shimada-Yui in the Makinohara area of Shizuoka Prefecture

Insecticides (Formulation ^a , %AI)	Dilution ^b	Days after treatment	Corrected mortality ^c [%] (N ^d)					
			Shimada-Yui strain			Susceptible strain (Kanaya)		
			2004		2005			
Chlorpyrifos (E, 40)	1,000	2	100	(30)	100	(30)	100	(29)
		7	100		100		100	
	4,000	2	96.4	(30)	44.4	(30)	100	(28)
		7	96.3		55.6		100	
Acephate (W, 50)	1,000	2	37.1	(28)	— ^e		75.6	(30)
		7	80.8		—		96.7	
	4,000	2	3.57	(29)	—		6.70	(28)
		7	7.40		—		25.0	
Methidathion (E, 40)	1,000	2	31.0	(30)	—		96.7	(30)
		7	46.3		—		100	
	4,000	2	11.8	(27)	—		49.5	(27)
		7	20.4		—		71.0	
Profenofos (E, 40)	1,000	2	96.4	(29)	—		100	(29)
		7	100		—		100	
	4,000	2	92.6	(28)	—		96.3	(29)
		7	96.2		—		100	
Chlorfenapyr (F, 10)	2,000	2	100	(30)	70.4	(30)	76.7	(30)
		7	100		96.3		96.7	
	8,000	2	3.57	(30)	29.6	(30)	21.1	(27)
		7	14.8		55.6		39.8	
Methomyl (W, 45)	1,000	2	92.6	(30)	81.5	(30)	93.0	(27)
		7	100		96.3		100	
	4,000	2	39.3	(30)	77.8	(30)	76.3	(29)
		7	44.4		81.5		86.7	
Spinosad (F, 20)	2,000	2	55.1	(30)	—		73.9	(28)
		7	100		—		100	
	8,000	2	32.1	(29)	51.9	(30)	22.8	(27)
		7	100		100		100	
Enamectin benzoate (E, 1)	2,000	2	100	(29)	100	(30)	100	(29)
		7	100		100		100	
	8,000	2	100	(27)	81.5	(30)	100	(29)
		7	100		100		100	
Bifenthrin (W, 2)	1,000	2	51.9	(28)	—		100	(28)
		7	92.3		—		100	
	4,000	2	37.1	(28)	—		87.0	(31)
		7	77.0		—		100	

^a E: Emulsifiable concentrate, F: Flowable, W: Wettable powder.

^b Upper numerals are ordinary dose of each insecticide.

^c Corrected mortality by method of Abbott (1925).

^d Number of larvae tested.

^e No data.

エート剤及びクロルフェナピル剤に対する死虫率は、いずれも 96.7%を示し感受性は高かった。湯日系統の常用濃度における 2004 年と 05 年の死虫率が 90%以上を示したのは、クロルピリホス剤、プロフェノホス剤、クロルフェナピル剤、メソミル剤、スピノサド剤、エマメクチン安息香酸塩剤及びビフェントリン剤の 7 剤であった。また、湯日系統の常用濃度における死虫率が 90%を下回ったのは、アセフェート剤及びメチダチオン剤の 2 剤であった。

第 2 節 県内各地の個体群

第 1 節では、2004 年～08 年にかけて、静岡県牧之原地域の湯日系統における殺虫剤感受性を調査した。ここでは、2009 年～11 年にかけて、県内各地からチャノココクモンハマキ個体群を採集し、IGR 系殺虫剤、ジアミド系殺虫剤及びその他各種殺虫剤の合計 12 剤について、常用濃度とその 4 倍希釈濃度における殺虫剤感受性を調査した。

1. 材料及び方法

(1) 供試個体群

静岡県の各チャ産地における現地採集個体群として、次の 9 系統 16 個体群を供試した。2009 年～11 年の 6 月から 9 月にかけて、静岡市葵区内牧（以下、内牧系統。2010 年の 1 回採集）、川根本町地名（以下、地名系統。2010 年の 1 回採集）、島田市船木（以下、船木系統。2009 年及び 11 年の計 2 回採集）、島田市湯日（以下、湯日系統。2009 年、10 年、11 年 6 月及び 8 月の計 4 回採集）、菊川市倉沢の静岡県農林技術研究所茶業研究センター（以下、倉沢系統。2009 年及び 11 年の計 2 回採集）、牧之原市布引原（以下、布引原系統。2009 年、11 年 6 月及び 8 月の計 3 回採集）、掛川市上内田（以下、上内田系統。2009 年の 1 回採集）、磐田市笠梅（以下、笠梅系統。2009 年の 1 回採集）及び浜松市天竜区横山（以下、横山系統。2010 年の 1 回採集）の現地チャ園より、チャノココクモンハマキ雌成虫 (P) をそれぞれ 20 頭以上採集した。採卵後、野口 (1991) の方法に従って累代飼育した。殺虫剤感受性検定には、後代 (F2 または F3) の 2～3 齢幼虫を供試した。対照個体群として、金谷系統の 2

Table 5. Twelve insecticides used for susceptibility examination

Classification ^a	Formulation ^b	%AI	Manufacturer
Insecticides			
Diacylhydrazines (DAH)			
Tebufenozide	F	20	Nihon Nohyaku Co., Ltd., Japan
Methoxyfenozide	F	20	Dow Chemical Japan, Ltd., Japan
Benzoylureas (BU)			
Lufenuron	E	5	Syngenta Japan K. K., Japan
Flufenoxuron	E	10	BASF Japan, Ltd., Japan
Diamides			
Flubendiamide	WDG	20	Nihon Nohyaku Co., Ltd., Japan
Chlorantraniliprole	F	10	DuPont Co., Ltd., Japan
Organophosphates			
Chlorpyrifos	E	40	Dow Chemical Japan, Ltd., Japan
Profenofos	E	40	Syngenta Japan K. K., Japan
Spinosyns			
Spinosad	F	20	Dow Chemical Japan, Ltd., Japan
Spinetoram	SC	11.7	Sumitomo Chemical Co., Ltd., Japan
Avermectins, Milbemycins			
Emamectin benzoate	E	1	Syngenta Japan K. K., Japan
Pyrethroids			
Bifenthrin	W	2	Ishihara Sangyo Kaisha, Ltd., Japan

^a The IRAC mode of action classification (Sparks and Nauen, 2015).

^b E: Emulsifiable concentrate, F: Flowable. SC: Suspension concentrate, W: Wettable powder, WDG: Water-dispersible granule.

～3 齢幼虫を供試した。いずれの系統も、人工飼料（インセクタ LFS、日本農産工業（株）製）を餌として用いた。

(2) 供試殺虫剤

チャの登録殺虫剤の中からチャノコカクモンハマキに適用のある殺虫剤 12 種を供試した (Table 5)。これらの殺虫剤について、水道水を用いて希釈した常用濃度とその 4 倍希釈液の 2 濃度を作成した。対照は、無処理とした。

(3) 殺虫剤感受性検定

殺虫剤感受性検定は、小杉 (1998) の方法に準じたチャ葉浸漬法により、本章第 1 節と同様に実施した。

2. 結果

(1) IGR 系殺虫剤

Table 6 に、県内各地の個体群及び金谷系統の IGR 系殺虫剤 4 種に対する常用濃度とその 4 倍希釈液における補正死虫率を示した。金谷系統の IGR 系殺虫剤 4 種に対する常用濃度の死虫率は、いずれも 100% となり感受性が高かった。現地採集系統については、テブフェノジド剤に対する常用濃度における死虫率が 100～290% を示し、系統間で感受性が大きく異なった。現地採集系統のうち、本剤の常用濃度に対する死虫率が 90% を下回った (複数年のデータがある系統は最新年のデータを参照した。以下同様。) のは地名系統、船木系統、湯日系統、倉沢系統、布引原系統、上内田系統及び笠梅系統の 7 系統であった。本剤に対しては、牧之原地域 (船木、湯日、倉沢及び布引原が該当) を中心として、多くの系統で感受性が低下していた。また、複数年のデータがある船木系統、湯日系統、倉沢系統及び布引原系統では、年次の経過に従って死虫率が低下する傾向がみられた。現地採集系統のうち、メトキシフェノジド剤に対する常用濃度における死虫率は 100～49.4% を示し、系統間で感受性が異なったがテブフェノジド剤ほど顕著ではなかった。現地採集系統のうち、メトキシフェノジド剤の常用濃度に対する死虫率が 90% を下回ったのは船木系統及び湯日系統の 2 系統であった。また、複数年のデータがある 4 系統のうち、船木及び湯日系統では年次の経過に従って死虫率が 10% 以上低下したものの、倉沢系統及び布引原系統では死虫率の明らかな低下はみられなかった。以上のように、DAH 系の 2 剤については、テブフェノジド剤がメトキシフェノジド剤に比べて多くの系統で感受性低下の程度が大きかった。また、テブフェノジド剤に対して著しく感受性が低下していた湯日系統及び布引原系統では、メトキシフェノジド剤に対する感受性が両系統で異

なった。すなわち、湯日系統では DAH 系 2 剤ともに大きく感受性が低下していたのに対し、布引原系統ではテブフェノジド剤で著しく感受性が低下している一方、メトキシフェノジド剤では明らかな感受性の低下はみられなかった。

現地採集系統では、ルフェヌロン剤に対する常用濃度における死虫率が 100～82.0% を示し、DAH 系の 2 剤のように系統間で感受性に大きな違いはなかった。現地採集系統のうち、本剤の常用濃度に対する死虫率が 90% を下回った系統はみられなかったが、湯日系統の 2009 年及び 2011 年 6 月においては 90% を下回った。また、複数年のデータがある 4 系統では、年次の経過に従って死虫率が低下する傾向はみられなかった。現地採集系統では、フルフェノクスロン剤に対する常用濃度における死虫率が 96.0～20.3% を示し、系統間で感受性が異なった。また、現地採集系統すべてにおいて、本剤の常用濃度に対する死虫率が 90% を下回った。複数年のデータがある 4 系統では、年次の経過に従って本剤に対する死虫率が低下する傾向にあった。以上のように、BU 系の 2 剤については、フルフェノクスロン剤がルフェヌロン剤に比べて多くの系統で感受性が低下していた。また、フルフェノクスロン剤に対する感受性が低下している系統においてルフェヌロン剤も感受性が低下している傾向はみられなかった。

(2) ジアミド系殺虫剤

Table 7 に、県内各地の個体群及び金谷系統のジアミド系殺虫剤 2 種に対する常用濃度とその 4 倍希釈液における補正死虫率を示した。金谷系統のフルベンジアミド剤及びクロラントラニプロール剤に対する常用濃度とその 4 倍希釈液における死虫率は、いずれも 100% となり感受性が高かった。現地採集系統において、フルベンジアミド剤に対する常用濃度における死虫率は 100～15.9% を示し、系統間で感受性が異なった。現地採集系統のうち、本剤の常用濃度に対する死虫率が 90% を下回った (複数年のデータがある系統は最新年のデータを参照した。以下同様。) のは船木系統、湯日系統及び布引原系統の 3 系統であり、すべて牧之原地域から採集した系統であった。また、複数年のデータがある船木系統、湯日系統、倉沢系統及び布引原系統のうち死亡率の低下がみられなかった倉沢系統を除く 3 系統では、年次の経過に従って死虫率が低下する傾向がみられた。現地採集系統において、クロラントラニプロール剤に対する常用濃度における死虫率は 100～21.9% を示し、系統間で感受性が異なった。現地採集系統のうち、本剤の常用濃度に対する死虫率が 90% を下回ったのは船木系統、湯日系統、

Table 6. Effects of IGRs at 10 days after treatment on *Adoxophyes honmai* populations collected in tea fields of various area in Shizuoka Prefecture

Insecticides (Formulation ^a , %AI)	Dilution ^b	Corrected mortality ^c [%] (<i>N</i> ^d)							
		Shizuoka-Uchimaki strain		Kawanehoncho-Jina strain		Shimada-Funaki strain			
		2010		2010		2009	2011		
Tebufenozide (F, 20)	1,000	93.1	(29)	85.8	(29)	42.5	(29)	17.7	(28)
	4,000	60.2	(31)	55.4	(27)	8.80	(32)	0	(27)
Methoxyfenozide (F, 20)	4,000	100	(30)	100	(30)	100	(31)	88.8	(29)
	16,000	93.1	(29)	96.5	(29)	44.4	(28)	18.8	(31)
Lufenuron (E, 5)	2,000	100	(27)	100	(32)	96.2	(25)	91.3	(26)
	8,000	96.6	(28)	100	(28)	88.9	(27)	59.9	(24)
Flufenoxuron (E, 10)	4,000	61.7	(26)	38.5	(30)	81.0	(27)	70.4	(28)
	16,000	41.0	(28)	25.4	(29)	75.5	(29)	(93.3) ^g	(29)
Insecticides (Formulation ^a , %AI)	Dilution ^b	Corrected mortality ^c [%] (<i>N</i> ^d)							
		Shimada-Yui strain							
		2009		2010		Jun-2011	Aug-2011		
Tebufenozide (F, 20)	1,000	49.6	(30)	18.4	(28)	10.5	(29)	2.90	(30)
	4,000	8.80	(32)	4.20	(28)	3.70	(32)	— ^e	
Methoxyfenozide (F, 20)	4,000	71.4	(30)	72.2	(33)	76.3	(29)	49.4	(28)
	16,000	21.4	(30)	7.70	(28)	28.2	(25)	0	(27)
Lufenuron (E, 5)	2,000	82.0	(30)	100	(27)	89.6	(28)	92.8	(30)
	8,000	82.0	(30)	73.2	(37)	87.6	(30)	58.9	(31)
Flufenoxuron (E, 10)	4,000	96.0	(26)	88.9	(28)	(93.3) ^f	(30)	(70.5) ^f	(29)
	16,000	81.2	(29)	88.9	(27)	(85.9) ^g	(29)	(85.7) ^g	(31)
Insecticides (Formulation ^a , %AI)	Dilution ^b	Corrected mortality ^c [%] (<i>N</i> ^d)							
		Kikugawa-Kurasawa strain			Makinohara-Nunohikihara strain				
		2009		2011	2009		Jun-2011		
Tebufenozide (F, 20)	1,000	65.5	(27)	53.6	(29)	14.4	(30)	26.7	(24)
	4,000	24.0	(30)	18.0	(29)	8.70	(29)	0	(31)
Methoxyfenozide (F, 20)	4,000	100	(29)	91.6	(27)	85.7	(29)	84.9	(27)
	16,000	85.8	(27)	23.4	(27)	33.7	(29)	10.4	(30)
Lufenuron (E, 5)	2,000	100	(27)	100	(26)	90.3	(33)	100	(27)
	8,000	96.9	(31)	88.0	(25)	92.1	(28)	81.9	(29)
Flufenoxuron (E, 10)	4,000	61.7	(27)	40.2	(29)	52.4	(27)	28.8	(25)
	16,000	75.9	(25)	35.6	(26)	55.4	(24)	(21.2) ^g	(29)
Insecticides (Formulation ^a , %AI)	Dilution ^b	Corrected mortality ^c [%] (<i>N</i> ^d)							
		Makinohara-Nunohikihara strain		Kakegawa-Kamiuchida strain		Iwata-Kasaume strain	Hamamatsu-Yokoyama strain		
		Aug-2011		2009		2009	2010		
Tebufenozide (F, 20)	1,000	7.30	(29)	48.8	(28)	48.5	(32)	100	(27)
	4,000	—		10.9	(28)	10.6	(31)	89.7	(22)
Methoxyfenozide (F, 20)	4,000	92.7	(29)	100	(27)	100	(27)	100	(26)
	16,000	11.3	(27)	72.9	(27)	55.4	(29)	100	(29)
Lufenuron (E, 5)	2,000	100	(27)	100	(28)	100	(26)	100	(28)
	8,000	81.9	(29)	100	(27)	88.2	(27)	100	(29)
Flufenoxuron (E, 10)	4,000	20.3	(29)	58.2	(25)	51.5	(29)	36.1	(25)
	16,000	0	(25)	20.3	(27)	71.2	(29)	17.4	(24)

Table 6. continued

Insecticides (Formulation ^a , %AI)	Dilution ^b	Corrected mortality ^c [%] (<i>N</i> ^d)	
		Susceptible strain (Kanaya)	
Tebufenozide	1,000	100	(28)
(F, 20)	4,000	100	(30)
Methoxyfenozide	4,000	100	(32)
(F, 20)	16,000	100	(30)
Lufenuron	2,000	100	(28)
(E, 5)	8,000	82.5	(24)
Flufenoxuron	4,000	100	(28)
(E, 10)	16,000	100	(29)

^a E: Emulsifiable concentrate, F: Flowable.

^b Upper numerals are ordinary dose of each insecticide.

^c Corrected mortality by method of Abbott (1925).

^d Number of larvae tested.

^e No data.

^f These data based on 2,000 dilution.

^g These data based on 8,000 dilution.

Table 7. Effects of diamide insecticides at 10 days after treatment on *Adoxophyes honmai* populations collected from tea fields of various area in Shizuoka Prefecture

Insecticides (Formulation ^a , %AI)	Dilution ^b	Corrected mortality ^c [%] (<i>N</i> ^d)							
		Shizuoka-Uchimaki strain		Kawanehoncho-Jina strain		Shimada-Funaki strain			
		2010		2010		2009		2011	
Flubendiamide (WDG, 20) ^f	2,000	100	(30)	96.9	(31)	96.6	(27)	15.9	(26)
	8,000	100	(27)	85.0	(28)	53.0	(26)	11.5	(28)
Chlorantraniliprole (F, 10)	2,000	100	(30)	93.1	(29)	— ^e		32.8	(27)
	8,000	50.2	(25)	33.1	(28)	—		30.0	(28)

Insecticides (Formulation ^a , %AI)	Dilution ^b	Corrected mortality ^c [%] (<i>N</i> ^d)							
		Shimada-Yui strain							
		2009		2010		Jun-2011		Aug-2011	
Flubendiamide (WDG, 20) ^f	2,000	92.7	(30)	52.5	(31)	34.1	(27)	32.0	(30)
	8,000	46.0	(30)	15.3	(27)	7.40	(26)	0	(29)
Chlorantraniliprole (F, 10)	2,000	—		72.0	(29)	45.6	(29)	21.9	(27)
	8,000	—		27.1	(30)	10.4	(30)	0	(29)

Insecticides (Formulation ^a , %AI)	Dilution ^b	Corrected mortality ^c [%] (<i>N</i> ^d)							
		Kikugawa-Kurasawa strain				Makinohara-Nunohikihara strain			
		2009		2011		2009		Jun-2011	
Flubendiamide (WDG, 20) ^f	2,000	100	(28)	100	(26)	96.0	(29)	41.8	(25)
	8,000	60.9	(29)	38.7	(27)	50.0	(28)	10.0	(30)
Chlorantraniliprole (F, 10)	2,000	—		73.1	(27)	100	(32)	63.8	(29)
	8,000	—		20.5	(26)	63.4	(30)	10.4	(29)

Insecticides (Formulation ^a , %AI)	Dilution ^b	Corrected mortality ^c [%] (<i>N</i> ^d)							
		Makinohara-Nunohikihara strain		Kakegawa-Kamiuchida strain		Iwata-Kasaume strain		Hamamatsu-Yokoyama strain	
		Aug-2011		2009		2009		2010	
Flubendiamide (WDG, 20) ^f	2,000	34.6	(27)	100	(30)	100	(30)	100	(29)
	8,000	10.4	(29)	80.8	(28)	78.8	(27)	95.8	(28)
Chlorantraniliprole (F, 10)	2,000	62.3	(28)	—		—		—	
	8,000	8.80	(25)	—		—		—	

Insecticides (Formulation ^a , %AI)	Dilution ^b	Corrected mortality ^c [%] (<i>N</i> ^d)			
		Susceptible strain (Kanaya)			
		2009		2010	
Flubendiamide (WDG, 20) ^f	2,000	100	(30)	100	(30)
	8,000	100	(29)	100	(30)
Chlorantraniliprole (F, 10)	2,000	100	(30)	100	(30)
	8,000	100	(30)	100	(30)

^a WDG: Water-dispersible granule, F: Flowable.

^b Upper numerals are ordinary dose of each insecticide.

^c Corrected mortality by method of Abbott (1925).

^d Number of larvae tested.

^e No data.

^f Formulation of flubendiamide in 2011 is 18% flowable because the formulation was changed. 18% flowable represents an equivalent dose of insecticide.

倉沢系統及び布引原系統の4系統であり、すべて牧之原地域から採集した系統であった。また、複数年のデータがある湯日系統及び布引原系統ともに、年次の経過に従って死虫率が低下する傾向がみられた。以上のように、両ジアミド系殺虫剤ともに、牧之原地域の系統に限って感受性の低下がみられた。また、フルベンジアミド剤に対して感受性が低下していた系統では、クロラントラニリプロール剤でも同様に感受性が低下している傾向がみられた。

(3) その他各種殺虫剤

Table 8 に、県内各地の個体群及び金谷系統のその他各種殺虫剤6種に対する常用濃度とその4倍希釈液における補正死虫率を示した。金谷系統の常用濃度における死虫率は、供試した6剤でいずれも100%となり感受性が高かった。すべての現地採集系統において、常用濃度における死虫率が90%以上を示したのは、プロフェノホス剤、スピノサド剤、スピネトラム及びエマメクチン安息香酸塩剤の4剤であった。一方、現地採集系統のうち、常用濃度における死虫率が90%を下回ったのは、クロルピリホス剤では湯日系統(2011年8月採集)のみ、ピフェントリン剤では船木系統、湯日系統、布引原系統及び笠梅系統の4系統であった。現地採集系統において、ピフェントリン剤に対する常用濃度における死虫率は100~12.0%を示し、系統間で感受性が異なった。以上のように、現地採集系統では、ピフェントリン剤に対して複数の系統で感受性が低下していることが判明した。

第3節 考察

第1節では、牧之原地域の茶生産者からチャノコカクモンハマキにおいてDAH系IGR剤に対する防除効果が低下しているとの指摘を受けて、本種防除の基幹剤であるDAH系IGR剤及びジアミド系殺虫剤を含む各種殺虫剤に対する湯日系統の感受性を調査した。DAH系IGR剤の防除効果の低下が指摘され始めたのは2004年頃であったが、調査を開始した2004年以降、湯日系統ではテブフェノジド剤及びクロマフェノジド剤に対する感受性の低下が顕著だった。したがって、牧之原地域の生産者から指摘された本種に対する防除効果の低下は、DAH系IGR剤に対する感受性の低下も一因であることが明らかになった。

本種のIGR系殺虫剤感受性については、本研究で検定した湯日系統と同一地域の個体群において、1997年~98年にテブフェノジド剤に対する感受性の低下を示唆する結果が報告されている(小杉, 1999)。しかし、小杉

(1999)がテブフェノジド剤の殺虫剤感受性検定を実施した時点は、本剤が上市され、現場で使用されるようになってから1~2年しか経っていない。本研究は2004年~11年まで調査を行っており、テブフェノジド剤の現場での使用から8~15年が経過し、本剤の淘汰圧が上昇し、その後防除効果の低下により使用が中止されつつある状況下での検定となった。このような状況において、湯日系統ではテブフェノジド剤に対する感受性が2004年以降急激に低下している実態が明確になった。さらに第2節では、県内各地の個体群がテブフェノジド剤に対して感受性を低下させている実態も明らかになった。これまでに牧之原地域においては本種の殺虫剤感受性が調査されていた(白井ら, 1988; 小杉, 1999)ものの、県内各地の個体群については感受性の実態が不明であった。本研究は、県内各地のチャノコカクモンハマキ個体群について殺虫剤感受性の実態を明らかにした初めての報告となる。同時に、我が国及び海外においても、本種の各地個体群について殺虫剤感受性を詳細に明らかにした初めての事例となる。

ルフェスロン剤は、第1節及び第2節のチャノコカクモンハマキの各系統における検定結果においても明確な感受性の低下はみられなかった。一方、フルフェノクスロン剤では、多くの系統で感受性の低下が確認された。これまでに本種のBU系IGR剤に対する感受性については小杉(1999)が報告しており、島田市の個体群でフルフェノクスロン剤に対する感受性の低下を指摘している。また、静岡県のチャ園で本種と混発するチャハマキでは、1990年代にクロルフルアズロン剤(BU系)及びフルフェノクスロン剤に対する感受性の低下が確認された(打土井ら, 1994)こともあり、それ以後、ハマキ剤としてBU系IGR剤の使用は敬遠されてきた。これが一因となり、チャノコカクモンハマキではルフェスロン剤に対する感受性の低下が進まなかった可能性がある。一方、フルフェノクスロン剤はハマキ以外の他害虫の防除剤として広く使用されてきたため、多くの系統で本剤に対する感受性が低下したのかもしれない。

次に、IGR系殺虫剤の交差抵抗性について考察する。一般的には、殺虫剤の系統(Sparks and Nauen, 2015)が同一の場合、その作用点が共通であるため、同系統の殺虫剤は交差抵抗性の関係にあると考えられている。すなわち、DAH系においては、一般的にテブフェノジド剤、クロマフェノジド剤及びメトキシフェノジド剤の3剤の抵抗性が交差関係にあると考えられ、テブフェノジド剤で感受性が低下すれば、他の2剤でも同様の傾向がみられるということになる。しかし、本章の結果からは、DAH

Table 8. Effects of various insecticides at 7 days after treatment on *Adoxophyes honmai* populations collected from tea fields of various area in Shizuoka Prefecture

Insecticides (Formulation ^a , %AI)	Dilution ^b	Corrected mortality ^c [%] (<i>N</i> ^d)							
		Shizuoka-Uchimaki strain				Kawanehoncho-Jina strain			
		2010		2010		2009		2011	
Chlorpyrifos (E, 40)	1,000	100	(28)	100	(29)	100	(30)	96.0	(28)
	4,000	100	(29)	100	(30)	54.0	(29)	87.6	(27)
Profenofos (E, 40)	1,000	100	(29)	100	(30)	96.6	(30)	100	(31)
	4,000	100	(25)	100	(30)	100	(30)	96.0	(29)
Spinosad (F, 20)	2,000	100	(30)	100	(29)	96.6	(30)	100	(28)
	8,000	100	(29)	100	(27)	64.0	(29)	67.8	(34)
Spinetoram (SC, 11.7)	2,500	— ^e		—		—		100	(26)
	10,000	—		—		—		96.4	(26)
Emamectin benzoate (E, 1)	1,000	100	(27)	100	(31)	100	(30)	100	(30)
	4,000	100	(32)	100	(30)	96.6	(30)	100	(31)
Bifenthrin (F, 7.2)	3,000	100	(25)	100	(28)	73.9	(29)	35.2	(27)
	12,000	96.9	(27)	100	(30)	24.9	(28)	11.5	(29)

Insecticides (Formulation ^a , %AI)	Dilution ^b	Corrected mortality ^c [%] (<i>N</i> ^d)							
		Shimada-Yui strain							
		2009		2010		Jun-2011		Aug-2011	
Chlorpyrifos (E, 40)	1,000	100	(29)	100	(30)	100	(27)	88.1	(28)
	4,000	93.3	(30)	100	(29)	97.0	(29)	79.2	(26)
Profenofos (E, 40)	1,000	100	(30)	100	(29)	100	(33)	96.0	(29)
	4,000	100	(30)	100	(30)	95.8	(27)	96.4	(31)
Spinosad (F, 20)	2,000	100	(27)	100	(29)	100	(29)	100	(27)
	8,000	96.7	(30)	93.3	(30)	96.3	(28)	94.9	(23)
Spinetoram (SC, 11.7)	2,500	—		—		100	(27)	100	(29)
	10,000	—		—		72.1	(25)	100	(25)
Emamectin benzoate (E, 1)	1,000	100	(30)	100	(30)	100	(29)	100	(29)
	4,000	100	(30)	96.3	(29)	100	(29)	100	(28)
Bifenthrin (F, 7.2)	3,000	47.3	(24)	48.1	(29)	55.7	(25)	12.0	(27)
	12,000	18.5	(28)	27.1	(29)	16.2	(25)	10.6	(29)

Insecticides (Formulation ^a , %AI)	Dilution ^b	Corrected mortality ^c [%] (<i>N</i> ^d)							
		Kikugawa-Kurasawa strain				Makinohara-Nunohikihara strain			
		2009		2011		2009		2011	
Chlorpyrifos (E, 40)	1,000	100	(30)	100	(29)	100	(29)	100	(27)
	4,000	90.0	(30)	100	(28)	100	(30)	82.1	(26)
Profenofos (E, 40)	1,000	100	(29)	100	(29)	100	(31)	100	(26)
	4,000	100	(30)	100	(27)	100	(30)	100	(27)
Spinosad (F, 20)	2,000	100	(30)	100	(29)	100	(32)	100	(28)
	8,000	100	(28)	100	(29)	93.1	(28)	100	(27)
Spinetoram (SC, 11.7)	2,500	—		100	(32)	—		100	(31)
	10,000	—		100	(30)	—		100	(31)
Emamectin benzoate (E, 1)	1,000	100	(30)	100	(27)	100	(30)	100	(27)
	4,000	100	(29)	100	(28)	100	(29)	100	(31)
Bifenthrin (F, 7.2)	3,000	93.3	(28)	96.2	(29)	34.5	(30)	100	(31)
	12,000	75.9	(29)	92.6	(29)	18.1	(36)	31.3	(28)

Table 8. continued

Insecticides (Formulation ^a , %AI)	Dilution ^b	Corrected mortality ^c [%] (<i>N</i> ^d)							
		Kakegawa- Kamiuchida strain		Iwata-Kasaume strain		Hamamatsu- Yokoyama strain		Susceptible strain (Kanaya)	
		2009	2009	2009	2009	2010	2010		
Chlorpyrifos (E, 40)	1,000 4,000	100 (30) 100 (30)	100 (30) 100 (30)	100 (30) 100 (29)	100 (29) 100 (29)	100 (29) 100 (29)	100 (29) 100 (29)	100 (28) 100 (28)	100 (28) 100 (28)
Profenofos (E, 40)	1,000 4,000	100 (29) 100 (30)	100 (29) 100 (30)	100 (29) 100 (30)	100 (29) 100 (30)	100 (30) 100 (30)	100 (30) 100 (30)	100 (29) 100 (29)	100 (29) 100 (29)
Spinosad (F, 20)	2,000 8,000	100 (30) 100 (29)	100 (30) 100 (29)	100 (28) 100 (28)	100 (28) 100 (28)	100 (31) 100 (29)	100 (31) 100 (29)	100 (28) 100 (27)	100 (28) 100 (27)
Spinetoram (SC, 11.7)	2,500 10,000	— —	— —	— —	— —	— —	— —	100 (30) 96.3 (28)	100 (30) 96.3 (28)
Emamectin benzoate (E, 1)	1,000 4,000	100 (28) 100 (30)	100 (28) 100 (30)	100 (30) 100 (29)	100 (30) 100 (29)	100 (30) 100 (29)	100 (30) 100 (29)	100 (29) 100 (29)	100 (29) 100 (29)
Bifenthrin (F, 7.2)	3,000 12,000	100 (27) 89.6 (29)	100 (27) 89.6 (29)	82.1 (30) 35.1 (24)	82.1 (30) 35.1 (24)	100 (30) 100 (28)	100 (30) 100 (28)	100 (28) 100 (31)	100 (28) 100 (31)

^a E: Emulsifiable concentrate, F: Flowable, SC: Suspension concentrate.

^b Upper numerals are ordinary dose of each insecticide.

^c Corrected mortality by method of Abbott (1925).

^d Number of larvae tested.

^e No data.

系 3 剤に対する感受性の低下が同調するような明確なデータは得られなかった。同様にルフェヌロン剤及びフルフェノクスロン剤についても、これら BU 系 2 剤に対する感受性の低下が同調するような明確なデータは得られなかった。むしろ、第 2 節の結果では、多くの個体群でフルフェノクスロン剤に対して著しい感受性の低下がみられた一方、ルフェヌロン剤では明確な感受性の低下はみられなかった。したがって、DAH 系 3 剤及び BU 系 2 剤については、同系統殺虫剤間の交差抵抗性の有無を明らかにすることはできなかった。これについては、第 3 章の結果を受けて再度考察する。

我が国の害虫では、牧之原地域のチャノコカクモンハマキがジアミド系殺虫剤に対して感受性の低下を確認した初めての事例となった (Uchiyama and Ozawa, 2014)。ジアミド系殺虫剤は、チョウ目害虫に卓効を示す選択性殺虫剤として登録され、チャにおいてはフルベンジアミド剤が 2008 年から、クロラントラニプロール剤は 2010 年から現場で使用され始めた。本章では、ジアミド系殺虫剤 2 種ともに牧之原地域の複数系統で感受性の低下が確認された。湯日系統では、フルベンジアミド剤で 2008 年に常用濃度における死虫率が 90% を下回り、クロラントラニプロール剤では同様に 2010 年に 90% を下回った。両剤ともに現場での使用が始まった当年で既に感受性の低下がみられていることから、ジアミド系殺虫剤に対する感受性の低下には他剤との交差抵抗性の関与が疑

われる。なお、本種におけるジアミド系殺虫剤に対する感受性低下の原因については、第 3 章の結果を受けて考察する。

その他各種殺虫剤について、高い死虫率を示したのは、プロフェノホス剤、メソミル剤、スピノサド剤、スピネトラム及びエマメクチン安息香酸塩剤の 5 剤であった。これらは生産現場におけるチャノコカクモンハマキの防除剤の候補と考えられる。一方、本種はクロルピリホス剤及びビフェントリン剤に対して感受性を低下させていた。これまでに、1986 年に静岡県島田市でメソミル剤 (白井ら, 1988)、1997 年に同市でクロルピリホス剤に関して感受性低下の報告がある (小杉, 1999)。メソミル剤について牧之原地域の個体群の LC₅₀ 値を比較すると、1986 年には 742~805ppm (処理 2 日後) であった (白井ら, 1988) のに対し、2004 年~05 年には 7.72~35.9ppm (同 2 日後) を示した (内山ら, 2013) ことから、本剤に対する感受性の回復が示唆された。同様にクロルピリホス剤について牧之原地域の個体群の LC₅₀ 値を比較すると、1997 年~98 年には 63.4~148ppm (処理 2 日後) であった (小杉, 1999) のに対し、2004 年~05 年には 7.72~35.9ppm (同 2 日後) を示した (内山ら, 2013) ことから、クロルピリホス剤でも感受性の回復が示唆された。メソミル剤及びクロルピリホス剤は、同地域における感受性の低下や、非選択性殺虫剤による天敵への悪影響を理由に、近年ではほとんど使用されておらず、このことが感

受性の回復に関与している可能性がある。なお、我が国では、果樹類に寄生するリンゴココクモンハマキで、1992年及び2002年時点でクロルピリホス剤に対する感受性の低下が報告されている（舟山・高橋，1995；村上・功刀，2005）。舟山・高橋（1995）によると、1992年時点におけるリンゴココクモンハマキのクロルピリホス剤に対する LC_{50} 値が250ppm程度（処理2日後）であったのに対し、牧之原地域のチャノココクモンハマキでは2004年～05年時点における値が7.72～35.9ppm（同2日後）を示し（内山ら，2013），チャノココクモンハマキの方がリンゴココクモンハマキよりも、感受性低下の程度が小さかった。近年、果樹類では、チャと同様にIGR系殺虫剤やジアミド系殺虫剤の登録が進んでいることから、リンゴココクモンハマキにおいても使用殺虫剤の変化に伴う本剤に対する感受性の回復が起こっているか、興味深い。

第2節では、県内各地の個体群について殺虫剤感受性の実態を明らかにした。これまでは、牧之原地域のみで殺虫剤感受性の調査が行われていたため（白井ら，1988；小杉，1999），他の産地では牧之原地域の殺虫剤感受性データをもとに、ハマキ剤を選定する必要があった。本研究で明らかにした各地の個体群の殺虫剤感受性は、本種の防除剤の選定に際して、重要な情報として活用できる。ただし、本研究において、静岡県東部の富士山麓地域では、チャノココクモンハマキの発生量が少なかつたために殺虫剤感受性を調査できなかった。最近では、この地域でもチャノココクモンハマキの発生量が増加していると現場から指摘を受けており、牧之原地域で確認されているような殺虫剤感受性の低下も想定されることから、今後調査が必要である。

以上のように、本章では、静岡県各地のチャノココクモンハマキ個体群について殺虫剤感受性の実態を詳細に調査し、特にDAH系IGR剤及びジアミド系殺虫剤に対する感受性の低下が顕著であることを明らかにした。

第3章 IGR系殺虫剤及びジアミド系殺虫剤に対する抵抗性発達の経過

第2章では、静岡県各地のチャノコカクモンハマキ個体群について殺虫剤感受性の実態を詳細に調査し、特にDAH系IGR剤及びジアミド系殺虫剤で感受性の低下が顕著であることを明らかにした。これまでに、ハマキガ科害虫におけるIGR系殺虫剤に対する抵抗性については、我が国のチャノコカクモンハマキ(小杉, 1999)及びチャハマキ(打土井ら, 1994; 小杉・太田, 2001)、海外のコドリガ *Cydia pomonella* Linnaeus (Sauphanor and Bouvier, 1995; Mota-Sanchez et al., 2008; Rodriguez et al., 2008)及びハスオビハマキ *Choristoneura rosaceana* (Harris) (チョウ目: ハマキガ科) (Dunley et al., 2006)で報告されている。また、これまでにハマキガ科害虫のジアミド系殺虫剤に対する抵抗性の発達は報告されていない。海外では、殺虫剤抵抗性の発達が顕著な害虫として知られるコナガのジアミド系殺虫剤に対する高度抵抗性の発達が報告されている (Trocza et al., 2012; Wang and Wu, 2012)。しかしながら、これらのIGR系殺虫剤及びジアミド系殺虫剤に対する抵抗性の報告はいずれも断片的であり、複数年に渡った継続的な調査はなされておらず、殺虫剤抵抗性の経時的な発達状況については不明であった。そこで本章では、感受性低下が顕著であったIGR系殺虫剤及びジアミド系殺虫剤(第2章)について、牧之原地域の同一箇所から2004年~11年にかけて本種個体群を毎年採集し、これらの殺虫剤に対する抵抗性発達の経過を調査した。

第1節 IGR系殺虫剤

ここでは、2004年~11年の8年に渡って、牧之原地域の同一箇所からチャノコカクモンハマキ個体群を毎年採

集し、IGR系殺虫剤5種に対する殺虫剤感受性をLC₅₀値の算出により調査した。

1. 材料及び方法

(1) 供試個体群

静岡県牧之原地域の現地採集個体群として、2004年~11年の6月から9月にかけて、島田市湯日の現地チャ園(以下、湯日系統)より、チャノコカクモンハマキ雌成虫(P)をそれぞれ20頭以上採集した。採卵後、野口(1991)の方法に従って累代飼育した。殺虫剤感受性検定には、後代(F2またはF3)の2~3齢幼虫を供試した。対照個体群として、金谷系統の2~3齢幼虫を供試した。いずれの系統も、人工飼料(インセクタLFS, 日本農産工業(株)製)を餌として用いた。

(2) 供試殺虫剤

チャの登録殺虫剤の中からチャノコカクモンハマキに適用のあるIGR系殺虫剤5種を供試した(Table 9)。対照は、無処理とした。

(3) 殺虫剤感受性検定

殺虫剤感受性検定は、小杉(1998)の方法に準じて、静岡県農林技術研究所茶業研究センター内の農薬無散布チャ園から採集した新鮮なチャの成葉を用いたチャ葉浸漬法により実施した。殺虫剤は、LC₅₀値(成分濃度)を求めるために、水道水を用いて4~6段階に希釈して用いた。チャ葉を所定の薬液に10秒間浸漬して風乾後、濾紙を敷いた丸型スチロール製容器(内径78mm, 深さ44mm)に6~7枚入れ、2~3齢の供試虫を10頭ずつ放した。チャ葉の乾燥を防ぐために通気性のない蓋で閉じ、恒温室(25°C, 16L-8D)に静置した。これを各処理に3反

Table 9. Five IGRs used for susceptibility examination

Classification ^a	Formulation ^b	%AI	Manufacturer
Insecticides			
Diacylhydrazines (DAH)			
Tebufenozide	F	20	Nihon Nohyaku Co., Ltd., Japan
Chromafenozide	F	10	Mitsui Chemicals Agro, Inc., Japan
Methoxyfenozide	F	20	Dow Chemical Japan, Ltd., Japan
Benzoylureas (BU)			
Lufenuron	E	5	Syngenta Japan K. K., Japan
Flufenoxuron	E	10	BASF Japan, Ltd., Japan

^a The IRAC mode of action classification (Sparks and Nauen, 2015).

^b E: Emulsifiable concentrate, F: Flowable. W: Wettable powder, WDG: Water-dispersible granule.

復ずつ行い（合計 30 頭），処理 3～6 日後のいずれか 1 日と 8 日及び 10 日後の 3 回生死を調査した。IGR 系殺虫剤はチャノコカクモンハマキに対して遅効的な殺虫効果を示し，処理 8 日後にも苦悶虫が観察されたため，最終的な生死の判定は調査 3 回目の処理 10 日後とし，死虫率は 10 日後の生死をもとに算出した。なお，苦悶虫は死虫として扱った。各殺虫剤・各濃度における死虫率は，Abbott (1925) により補正した。LC₅₀ 値は，Polo Plus version 2.0 (LeOra Software, 2002) を用いて，プロビット法 (Bliss, 1953) により算出した。さらに，得られた LC₅₀ 値をもとに，抵抗性比（各 LC₅₀ 値/金谷系統の LC₅₀ 値）を求めた。

2. 結果

Table 10 に，湯日系統及び金谷系統における IGR 系殺虫剤 5 種に対する LC₅₀ 値及び抵抗性比を示した。金谷系統における LC₅₀ 値は，テブフェノジド剤，クロマフェノジド剤及びメトキシフェノジド剤に対して 0.415ppm（処理 10 日後），0.846ppm（同 10 日後）及び 0.180ppm（同 8 日後）を示し，ルフェヌロン剤及びフルフェノクスロン剤に対して 0.067ppm 及び 0.072ppm を示した。テブフェノジド剤に対する処理 10 日後の LC₅₀ 値（以下，カッコ内は抵抗性比）は，2004 年に 23.9ppm (57.7) となり，以後，年次が経過するに従って急激に上昇した。2011 年 8 月には 1,429ppm (3,443) に達し，常用濃度 200ppm を大きく上回った。したがって，本剤では実用上問題のあるレベルで抵抗性が発達していることが判明した。クロマフェノジド剤に対する処理 10 日後の LC₅₀ 値は，2004 年に 10.7ppm (12.7) を示したが，2005 年には 1,841ppm (2,177) に急上昇し，常用濃度 50～100ppm を大きく上回った。したがって，本剤では実用上問題のあるレベルで抵抗性が発達していることが判明した。メトキシフェノジド剤に対する処理 10 日後の LC₅₀ 値は，2004 年に 1.84ppm (10.2) を示し，その後上昇傾向となった。2011 年 8 月には 52.9ppm (294) に達し，常用濃度 25～50ppm を上回った。したがって，本剤では実用上問題のあるレベルで抵抗性が発達していることが判明した。以上より，湯日系統では，DAH 系の 3 剤すべてに対して年々抵抗性を発達させ，最終調査年次には実用上問題のあるレベルに達していることが明らかになった。なお，これら 3 剤の抵抗性の発達程度については，テブフェノジド剤及びクロマフェノジド剤においては最終調査年次に抵抗性比がそれぞれ 3,443 倍及び 2,177 倍を示したのに対し，メトキシフェノジド剤においては同様に抵抗性比が 294 倍を示し，メトキシフェノジド剤が他の 2 剤に比べて小さかった。

ルフェヌロン剤に対する処理 10 日後の LC₅₀ 値は，2004 年に 0.673ppm (10.0) を示し，その後増減を経ながら値は上昇した。しかし，DAH 系 3 剤と比較すると，その上昇程度は小さかった。2011 年 8 月には 3.90ppm (58.2) に達したが，常用濃度 16.7～25ppm は下回った。したがって，本剤では現状においては実用上問題のない抵抗性レベルにとどまっていることが判明した。フルフェノクスロン剤に対する処理 10 日後の LC₅₀ 値は，2004 年に 0.551ppm (7.65) を示し，その後増減を経ながら値はやや上昇した。しかし，DAH 系 3 剤と比較すると，ルフェヌロン剤と同様にその上昇程度は小さかった。2011 年 8 月には 1.58ppm (21.9) に達したが，常用濃度 25ppm は下回った。したがって，本剤では現状においては実用上問題のない抵抗性レベルにとどまっていることが判明した。

湯日系統において IGR 系殺虫剤に対する抵抗性程度の経年変化をわかりやすくするため，2004 年～11 年までの 8 年間における，IGR 系殺虫剤 5 種に関する抵抗性比の推移を Fig 1 に示した。クロマフェノジド剤については，調査開始 2 年目の 2005 年には，他剤に比べて抵抗性比が急激に上昇し，信頼性のある LC₅₀ 値の計算が困難となったため，2006 年以降は調査を行わなかった。テブフェノジド剤及びメトキシフェノジド剤については，年を経る毎に抵抗性比が指数関数的な上昇傾向を示した。そこで，抵抗性比を対数変換した値を用いると，経過年数（2004 年を 1 とした）と抵抗性比は，テブフェノジド剤及びメトキシフェノジド剤では有意な正の相関 ($p < 0.05$) を示し，回帰直線に良く適合した。回帰直線の傾きは，テブフェノジド剤，メトキシフェノジド剤，ルフェヌロン剤及びフルフェノクスロン剤でそれぞれ 0.172, 0.174, 0.0877 及び -0.0039 となり，DAH 系の 2 剤が BU 系の 2 剤よりも傾きが大きい傾向を認めた（共分散分析の結果，殺虫剤と年次の交互作用が有意： $p < 0.001$ であり，回帰直線の平行性が否定された）。なお，回帰直線の傾きに基づくと，テブフェノジド剤では 1 年経過するごとに 1.48 倍，メトキシフェノジド剤では 1.49 倍，ルフェヌロン剤では 1.22 倍，フルフェノクスロン剤では 0.99 倍に抵抗性が発達していた。

Table 10. Susceptibility of *Adoxophyes honmai* populations collected from tea fields of Shimada-Yui in the Makinohara area of Shizuoka Prefecture to IGRs between 2004 and 2011

Insecticides (Formulation ^a , %AI, Registration concentration [ppm])	Days after release	Shimada-Yui strain							
		2004				2005			
		N ^b	LC ₅₀ ^c [ppm] (95% CI)	Slope	RR ^d	N	LC ₅₀ [ppm] (95% CI)	Slope	RR
Tebufenozide (F, 20, 200)	8	150	33.6 (25.7-42.5)	2.29	34.5	150	313 (182-1632)	1.62	321
	10	150	23.9 (17.4-30.7)	2.27	57.7	150	167 (128-257)	2.54	402
Chromafenozide (F, 10, 50-100)	8	150	16.7 (12.8-21.2)	2.31	17.8	150	3908 (153- —)	0.502	4166
	10	150	10.7 (6.66-14.8)	1.71	12.7	150	1841 (110- —)	0.462	2177
Methoxyfenozide (F, 20, 25-50)	8	150	3.28 (1.54-4.71)	1.89	18.2	150	16.1 (11.8-22.9)	1.64	89.2
	10	150	1.84 (0.310-3.21)	1.66	10.2 ^e	150	8.59 (5.85-12.0)	1.76	47.7 ^g
Lufenuron (E, 5, 16.7-25)	8	150	0.878 (0.035-1.53)	1.85	5.85	150	2.28 (1.03-3.48)	1.31	15.2
	10	150	0.673 (0.004-1.28)	2.18	10.0	150	1.20 (0.223-2.06)	1.38	17.9
Flufenoxuron (E, 10, 25)	8	150	0.920 (0.000-2.66)	0.984	7.36	150	2.28 (0.984-3.54)	1.24	18.2
	10	150	0.551 (0.000-1.96)	1.13	7.65	150	1.12 (0.175-1.97)	1.36	15.6
Insecticides (Formulation ^a , %AI, Registration concentration [ppm])	Days after release	Shimada-Yui strain							
		2006				2007			
		N	LC ₅₀ [ppm] (95% CI)	Slope	RR	N	LC ₅₀ [ppm] (95% CI)	Slope	RR
Tebufenozide (F, 20, 200)	8	150	524 (257->10000)	0.931	538	117	499 (224-5175)	0.833	513
	10	150	282 (145->10000)	0.797	679	117	414 (195-2983)	0.842	997
Chromafenozide (F, 10, 50-100)	8	— ^f	—	—	—	— ^f	—	—	—
	10	— ^f	—	—	—	— ^f	—	—	—
Methoxyfenozide (F, 20, 25-50)	8	150	9.27 (7.47-11.5)	2.89	51.5	117	20.7 (15.2-30.2)	2.15	115
	10	150	7.60 (5.80-9.74)	2.38	42.2 ^g	117	18.6 (13.2-28.8)	1.78	103 ^g
Lufenuron (E, 5, 16.7-25)	8	120	2.64 (1.09-3.90)	2.03	17.6	117	2.39 (1.55-3.41)	1.76	15.9
	10	120	<3.13 (—)	—	<44.6	117	0.826 (0.241-1.48)	1.29	12.3
Flufenoxuron (E, 10, 25)	8	— ^f	—	—	—	— ^f	—	—	—
	10	— ^f	—	—	—	— ^f	—	—	—

Table 10. continued

Insecticides (Formulation ^a , %AI, Registration concentration [ppm])	Days after release	Shimada-Yui strain							
		2008				2009			
		N	LC ₅₀ [ppm] (95% CI)	Slope	RR	N	LC ₅₀ [ppm] (95% CI)	Slope	RR
Tebufenozide (F, 20, 200)	8	113	2016 (616->10000)	1.28	2070	150	426 (334-597)	1.79	437
	10	113	634 (411-2485)	2.47	1528	150	196 (171-228)	2.35	472
Chromafenozide (F, 10, 50-100)	8	— ^f	—	—	—	— ^f	—	—	—
	10	— ^f	—	—	—	— ^f	—	—	—
Methoxyfenozide (F, 20, 25-50)	8	112	21.3 (16.8-27.5)	2.77	119	150	32.9 (26.9-42.4)	1.66	183
	10	112	16.1 (12.7-20.2)	2.81	89.5 ^g	150	27.0 (22.6-33.3)	1.78	150 ^g
Lufenuron (E, 5, 16.7-25)	8	114	4.37 (2.95-5.66)	2.53	29.1	150	1.94 (0.617-3.38)	0.585	12.9
	10	114	3.44 (1.97-4.66)	2.37	51.3	150	0.553 (0.029-1.44)	0.506	8.25
Flufenoxuron (E, 10, 25)	8	— ^f	—	—	—	150	0.603 (0.175-1.09)	0.997	4.82
	10	— ^f	—	—	—	150	0.397 (0.060-0.861)	0.865	5.51
Insecticides (Formulation ^a , %AI, Registration concentration [ppm])	Days after release	Shimada-Yui strain							
		2010				Jun-2011			
		N	LC ₅₀ [ppm] (95% CI)	Slope	RR	N	LC ₅₀ [ppm] (95% CI)	Slope	RR
Tebufenozide (F, 20, 200)	8	180	977 (697-1631)	1.50	1003	150	2834 (1422-14317)	0.983	2910
	10	180	475 (387-605)	1.98	1145	150	733 (586-995)	1.75	1766 ^e
Chromafenozide (F, 10, 50-100)	8	— ^f	—	—	—	— ^f	—	—	—
	10	— ^f	—	—	—	— ^f	—	—	—
Methoxyfenozide (F, 20, 25-50)	8	180	55.1 (50.9-60.1)	4.31	306	150	46.2 (39.9-54.4)	2.09	257
	10	180	30.8 (27.5-34.1)	3.49	171 ^g	150	25.3 (22.4-28.6)	2.59	141 ^g
Lufenuron (E, 5, 16.7-25)	8	180	3.27 (2.55-4.13)	1.33	21.8 ^h	150	9.61 (7.10-13.3)	1.28	64.1
	10	180	3.36 (2.52-4.36)	1.75	50.1	150	1.43 (1.16-1.81)	1.57	21.3
Flufenoxuron (E, 10, 25)	8	180	0.512 (0.372-0.680)	1.05	4.10 ^h	150	4.57 (3.43-6.00)	1.17	36.6
	10	180	0.302 (0.205-0.419)	0.976	4.19 ^h	150	1.63 (1.11-2.22)	1.14	22.6

Table 10. continued

Insecticides (Formulation ^a , %AI, Registration concentration [ppm])	Days after release	Shimada-Yui strain				Susceptible strain (Kanaya)		
		Aug-2011				N	LC ₅₀ [ppm] (95% CI)	Slope
		N	LC ₅₀ [ppm] (95% CI)	Slope	RR			
Tebufenozide (F, 20, 200)	8	150	(3500 (2213-8382))	1.34	3593 ^h	150	0.974 (0.502-1.37)	1.83
	10	150	1429 (1103-2032)	1.73	3443	150	0.415 (0.061-0.742)	1.74
Chromafenozide (F, 10, 50-100)	8	— ^f	—	—	—	150	0.938 (0.772-1.13)	3.56
	10	— ^f	—	—	—	150	0.846 (0.695-1.01)	3.87
Methoxyfenozide (F, 20, 25-50)	8	150	61.6 (56.3-67.8)	4.49	342	150	0.180 (0.085-0.243)	2.67
	10	150	52.9 (48.0-58.3)	4.06	294 ^g	150	<0.195 (—)	—
Lufenuron (E, 5, 16.7-25)	8	150	6.22 (5.10-7.67)	1.80	41.5	150	0.150 (0.072-0.279)	0.848
	10	150	3.90 (3.16-4.83)	1.69	58.2	150	0.067 (0.026-0.129)	0.827
Flufenoxuron (E, 10, 25)	8	150	(3.94 (2.86-5.49))	0.866	31.5 ^h	150	0.125 (0.076-0.167)	1.96
	10	150	1.58 (1.20-2.08)	1.17	21.9	150	0.072 (0.024-0.111)	1.77

^a E: Emulsifiable concentrate, F: Flowable.

^b Number of larvae tested.

^c LC₅₀ values were calculated by probit analysis.

^d Resistance ratio: LC₅₀ of each data point/LC₅₀ of susceptible strain.

^e RR of methoxyfenozide on 10 days are calculated by LC₅₀ of susceptible strain on 8 days.

^f No data.

^g RR of methoxyfenozide on 10 days are calculated by LC₅₀ of susceptible strain on 8 days.

^h Numerals in the parentheses are reference data, because of no significance by chi-square test ($p > 0.05$).

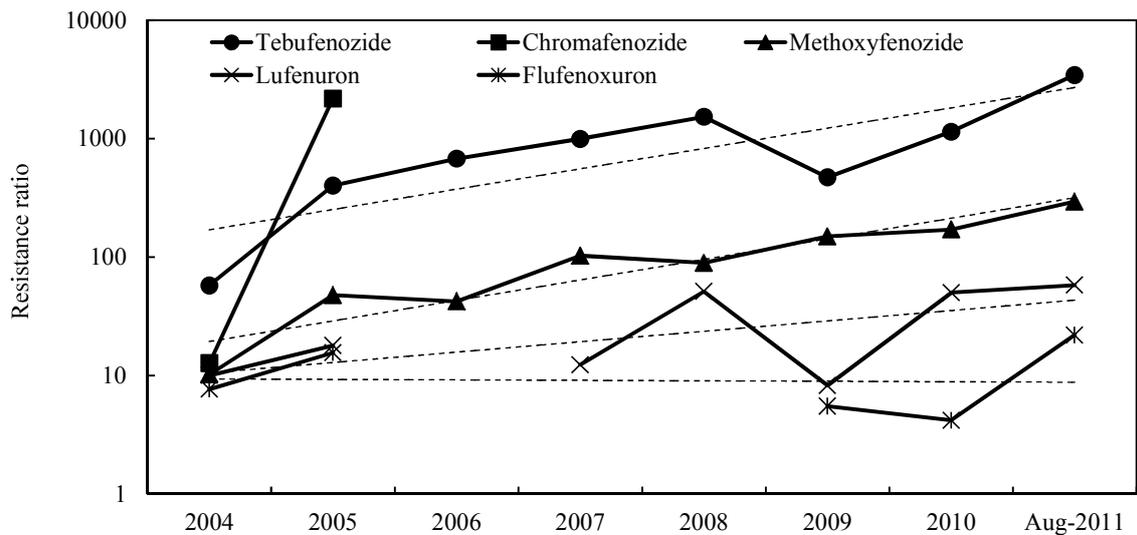


Fig. 1. Annual changes in resistance ratio at LC₅₀ of *Adoxophyes honmai* to IGR insecticides. Tested populations were collected from tea fields at Shimada-Yui in Shizuoka Prefecture, Japan each year. Resistance ratio was calculated on the basis of LC₅₀ of 10 days in Table 10. Dotted lines indicate regression lines.

第2節 ジアミド系殺虫剤

ここでは、2006年～11年の6年に渡って、牧之原地域の同一箇所からチャノコカクモンハマキ個体群を毎年採集し、ジアミド系殺虫剤2種に対する殺虫剤感受性を LC_{50} 値の算出により調査した。

1. 材料及び方法

(1) 供試個体群

本章第1節と同様に、チャノコカクモンハマキの湯日系統及び金谷系統を供試した。

(2) 供試殺虫剤

チャの登録殺虫剤の中からチャノコカクモンハマキに適用のあるジアミド系殺虫剤2種を供試した (Table 11)。対照は、無処理とした。

(3) 殺虫剤感受性検定

殺虫剤感受性検定は、小杉 (1998) の方法に準じチャ葉浸漬法により、本章第1節と同様に実施した。生死の調査は、処理3～6日後のいずれか1日と8日及び10日後の3回実施した。ジアミド系殺虫剤は、チャノコカクモンハマキに対して遅効的な殺虫効果を示し、処理8日後にも苦悶虫が観察されたため、最終的な生死の判定は調査3回目の処理10日後とし、死虫率は10日後の生死をもとに算出した。なお、フルベンジアミド剤については、検定を開始した2006年については、上述したように生死の判定に10日を要することが判明していなかったため、処理7日後に最終的な生死の判定を行った。苦悶虫は死虫として扱い、各殺虫剤・各濃度における死虫率は、Abbott (1925) により補正した。 LC_{50} 値は、Polo Plus version 2.0 (LeOra Software, 2002) を用いて、プロビット法 (Bliss, 1953) により算出した。さらに、得られた LC_{50} 値をもとに抵抗性比 (各 LC_{50} 値/金谷系統の LC_{50} 値) を求めた。

2. 結果

Table 12 に、湯日系統及び金谷系統におけるジアミド系殺虫剤2種に対する LC_{50} 値及び抵抗性比を示した。金谷系統における処理10日後の LC_{50} 値は、フルベンジアミド剤に対して1.54ppm、クロラントラニプロール剤に対して1.28ppmを示した。湯日系統におけるフルベンジアミド剤に対する処理10日後の LC_{50} 値 (以下、カッコ内は抵抗性比) は、2007年に16.2ppm (10.5) となり、その後上昇傾向となった。2010年には110ppm (71.4) に達して常用濃度100ppmを上回り、2011年8月には161ppm (105) に上昇した。したがって、本剤では実用上問題のあるレベ

ルで抵抗性が発達していることが判明した。湯日系統におけるクロラントラニプロール剤に対する処理10日後の LC_{50} 値は、2010年に25.3ppm (19.8) となり、その後値は上昇した。2011年6月には50.0ppm (39.1) を示して常用濃度50ppmに達し、2011年8月には98.8ppm (77.2) に上昇した。したがって、本剤では実用上問題のあるレベルで抵抗性が発達していることが判明した。以上より、湯日系統では両ジアミド系殺虫剤に対して抵抗性を発達させ、最終調査年次には実用上問題のあるレベルに達していることが明らかになった。ジアミド系殺虫剤の使用開始年から LC_{50} 値が常用濃度を上回るまでの期間は、フルベンジアミド剤 (2007年使用開始) では4年、クロラントラニプロール剤 (2010年使用開始) では2年となり、非常に短かった。

湯日系統においてジアミド系殺虫剤に対する抵抗性程度の経年変化をわかりやすくするため、2006年～11年までの6年間における、ジアミド系殺虫剤2種に関する抵抗性比の推移をFig. 2に示した。フルベンジアミド剤については、年を経る毎に、抵抗性比は指数関数的な上昇傾向を示した。そこで、抵抗性比を対数変換した値を用いると、経過年数 (2006年を1とした) と抵抗性比は、有意な正の相関 ($p < 0.05$) を示し、回帰直線に良く適合した (クロラントラニプロール剤については2ヶ年のみのデータであるため省略)。回帰直線の傾きは、フルベンジアミド剤で0.242を示した。なお、回帰直線の傾きに基づくと、フルベンジアミド剤では1年経過するごとに1.75倍に抵抗性が発達していた。

Table 11. Two diamide insecticides used for susceptibility examination

Classification ^a	Formulation ^b	%AI	Manufacturer
Insecticides			
Diamides			
Flubendiamide	WDG ^c	20	Nihon Nohyaku Co., Ltd., Japan
Chlorantraniliprole	F	10	DuPont Co., Ltd., Japan

^a The IRAC mode of action classification (Sparks and Nauen, 2015).

^b E: Emulsifiable concentrate, F: Flowable. SC: Suspension concentrate, W: Wettable powder, WDG: Water-dispersible granule.

^c Formulation of flubendiamide in June and August 2011 is 18% flowable because the formulation was changed. 18% flowable represents an equivalent dose of insecticide.

Table 12. Susceptibility of *Adoxophyes honmai* populations collected from tea fields of Shimada-Yui in the Makinohara area of Shizuoka Prefecture to diamide insecticides between 2006 and 2011

Insecticides (Formulation ^a , %AI, Registration concentration [ppm])	Days after treatment	Shimada-Yui strain							
		2006				2007			
		N ^b	LC ₅₀ ^c [ppm] (95% CI ^d)	Slope	RR ^e	N	LC ₅₀ [ppm] (95% CI)	Slope	RR
Flubendiamide (WDG, 20, 100) ^f	8	120	6.92 ^g (0.693–13.1)	1.41	3.95 ^h	120	13.6 (10.6–17.2)	2.70	7.77
	10	— ⁱ	— (—)	—	—	120	16.2 (12.9–20.6)	2.78	10.5
Chlorantraniliprole (F, 10, 50)	8	— ⁱ	— (—)	—	—	— ⁱ	— (—)	—	—
	10	— ⁱ	— (—)	—	—	— ⁱ	— (—)	—	—
Insecticides (Formulation ^a , %AI, Registration concentration [ppm])	Days after treatment	Shimada-Yui strain							
		2008				2009			
		N	LC ₅₀ [ppm] (95% CI)	Slope	RR	N	LC ₅₀ [ppm] (95% CI)	Slope	RR
Flubendiamide (WDG, 20, 100) ^f	8	120	55.5 (49.1–63.7)	2.79	31.7	180	35.2 (30.1–42.0)	2.24	20.1
	10	120	41.8 (37.1–47.2)	2.81	27.1	180	24.4 (21.4–28.0)	2.16	15.8
Chlorantraniliprole (F, 10, 50)	8	— ⁱ	— (—)	—	—	— ⁱ	— (—)	—	—
	10	— ⁱ	— (—)	—	—	— ⁱ	— (—)	—	—
Insecticides (Formulation ^a , %AI, Registration concentration [ppm])	Days after treatment	Shimada-Yui strain							
		2010				Jun-2011 ^j			
		N	LC ₅₀ [ppm] (95% CI)	Slope	RR	N	LC ₅₀ [ppm] (95% CI)	Slope	RR
Flubendiamide (WDG, 20, 100) ^f	8	180	>100 ^k (—)	—	—	150	1,174 (454–>10,000)	0.927	671
	10	180	110 (80.8–173)	1.30	71.4	150	141 (119–176)	2.04	91.5
Chlorantraniliprole (F, 10, 50)	8	180	26.3 (21.2–33.8)	1.80	16.8	150	64.6 (55.4–78.0)	2.24	41.1
	10	180	25.3 (20.7–31.9)	1.96	19.8	150	50.0 (43.2–59.0)	2.16	39.1

Table 12. continued

Insecticides (Formulation, %AI, Registration concentration [ppm])	Days after treatment	Shimada-Yui strain				Susceptible strain (Kanaya)		
		Aug-2011 ^j				N	LC ₅₀ [ppm] (95% CI)	Slope
		N	LC ₅₀ [ppm] (95% CI)	Slope	RR			
Flubendiamide (WDG, 20, 100) ^f	8	150	196 (175–221)	3.03	112	145	1.75 (1.36–2.23)	2.76
	10	150	161 (144–181)	3.11	105	150	1.54 (1.03–1.97)	2.92
Chlorantraniliprole (F, 10, 50)	8	150	114 (101–132)	2.79	72.6	180	1.57 (1.36–1.79)	2.48
	10	150	98.8 (86.7–114)	2.48	77.2	180	1.28 (1.10–1.47)	2.55

^a W: Water-dispersible granule, F: Flowable.

^b Number of larvae tested.

^c LC₅₀ values were calculated by probit analysis.

^d Confidence interval.

^e Resistance ratio: LC₅₀ of each data point/LC₅₀ of susceptible strain.

^f Formulation of flubendiamide in June and August 2011 is 18% flowable because the formulation was changed. 18% flowable represents an equivalent dose of insecticide.

^g These data are from 7 days after treatment.

^h RR is calculated by LC₅₀ of susceptible strain at 8 days.

ⁱ No data.

^j Shimada-Yui strain was collected twice in June and August 2011.

^k Could not be calculated.

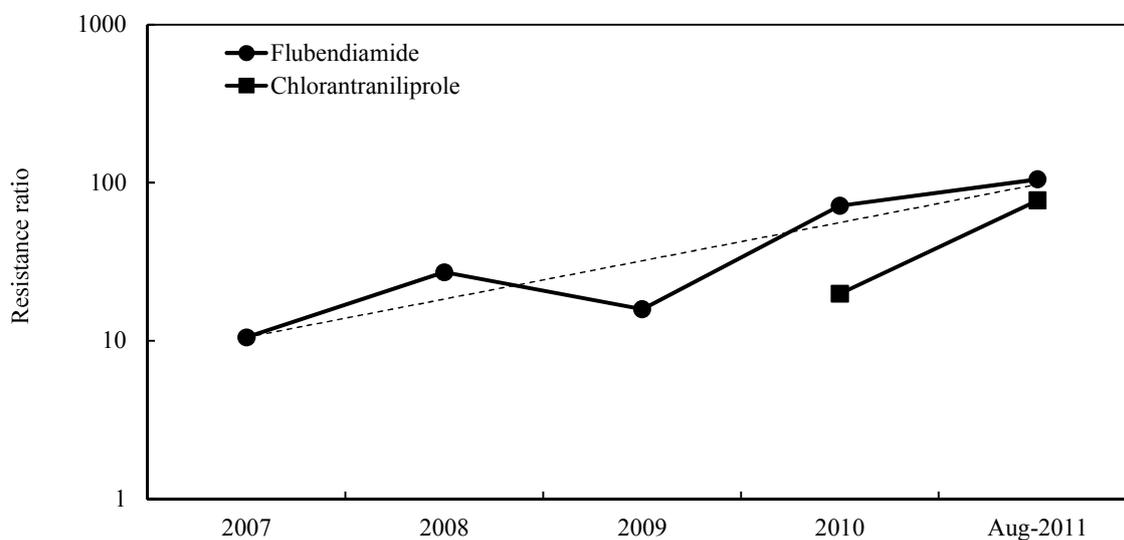


Fig. 2. Annual changes in resistance ratio at LC₅₀ of *Adoxophyes honmai* to diamide insecticides. Tested populations were collected from tea fields at Shimada-Yui in Shizuoka Prefecture, Japan each year. Resistance ratio was calculated on the basis of LC₅₀ of 10 days in Table 12. Dotted lines indicate regression lines.

第3節 考察

本章では、チャノコカクモンハマキにおいて感受性の低下が顕著な IGR 系殺虫剤及びジアミド系殺虫剤について、牧之原地域の同一箇所から複数年に渡って個体群を毎年採集し、これらの殺虫剤に対する抵抗性発達の経過を調査した。

テブフェノジド剤については生産現場での使用から 8~15 年が経過して本剤の淘汰圧が上昇し、その後、防除効果の低下により使用が中止されつつある状況下で、8 年に渡って殺虫剤感受性検定を実施した。また、ジアミド系殺虫剤のフルベンジアミド剤については生産現場で使用される前年から、クロラントラニリプロール剤については現場で使用された当年から検定を開始した。そして、生産現場におけるジアミド系殺虫剤の淘汰圧が上昇しつつある状況下で、6 年に渡って検定を実施した。

これまでに、IGR 系殺虫剤に対する抵抗性についてはハマキガ科害虫で数例報告されており（小杉, 1999; 打土井ら, 1994; 小杉・太田, 2001 Sauphanor and Bouvier, 1995; Mota-Sanchez et al., 2008; Rodriguez et al., 2008; Dunley et al., 2006）、ジアミド系殺虫剤に対する抵抗性については海外のコナガで報告されている（Troczka et al., 2012; Wang and Wu, 2012）。しかしながら、これらの調査はいずれも断片的であり、継続的な調査はなされていなかった。本研究は、チャノコカクモンハマキの IGR 系殺虫剤及びジアミド系殺虫剤に対する抵抗性発達の経過を、複数年に渡って詳細かつ継続的に調査した重要な知見となる。

はじめに、IGR 系殺虫剤に対する抵抗性について考察する。小杉（1999）によると、本種のテブフェノジド剤に対する処理 7 日後の LC_{50} 値は、1997 年時点で 47.9ppm（抵抗性比 8.25）を示し、常用濃度 100ppm は下回っていた。それに対して本研究では、2011 年 8 月時点での本剤に対する LC_{50} 値（処理 8 日後）は、3,500ppm（抵抗性比 3,593）に達していた。したがって、1997 年~2011 年の間に、本剤に対して高度の抵抗性を発達させたと考えられる。

我が国におけるハマキガ科害虫の IGR 系殺虫剤に対する抵抗性事例として、チャハマキのクロルフルアズロン剤及びフルフェノクスロン剤に対する感受性低下の報告がある（土井打ら, 1994; 小杉・太田, 2001）。静岡県島田市のチャハマキでフルフェノクスロン剤に対する LC_{50} 値は、1993 年時点で 0.92~11.8ppm（殺虫剤処理 7~9 日後）であった（打土井ら, 1994）のに対し、今回の結果では、同市のチャノコカクモンハマキで 0.603~4.57ppm

（同 8 日後）を示し、1993 年時点のチャハマキの方が感受性低下の程度は大きかった。近年、フルフェノクスロン剤を含めてチャハマキの殺虫剤感受性は不明であり、両ハマキガの殺虫剤感受性を比較するためにも今後の詳細な調査が必要である。また、海外におけるハマキガ科害虫の IGR 系殺虫剤に対する抵抗性については、コドリリングにおいて、フランスでジフルベンズロン剤（BU 系）及びテブフェノジド剤（Sauphanor and Bouvier, 1995）、アメリカでメトキシフェノジド剤（Mota-Sanchez et al., 2008）、スペインでフルフェノクスロン剤（Rodriguez et al., 2011）に関する報告がある。また、アメリカにおいて果樹類に寄生するハスオビハマキが、テブフェノジド剤及びメトキシフェノジド剤に抵抗性を発達させているとの報告がある（Dunley et al., 2006）。今回の調査と殺虫剤感受性検定の方法が類似しているアメリカのハスオビハマキの事例（Dunley et al., 2006）について LC_{50} 値を比較すると、ハスオビハマキではテブフェノジド剤の LC_{50} 値（処理 7 日後）が 31.6~34.0ppm（抵抗性比 2.5~2.7）、メトキシフェノジド剤は 9.7~16.0ppm（抵抗性比 5.0~8.2）を示したのに対し、今回の結果（同 8 日後）では前者が 33.6~3,500ppm（抵抗性比 34.5~3,593）、後者は 3.28~61.6ppm（抵抗性比 18.2~342）を示した。よって、チャノコカクモンハマキの方がハスオビハマキよりも抵抗性の発達程度が遥かに高かった。このことは、ハスオビハマキが抵抗性の発達途上にある可能性や、チャノコカクモンハマキの殺虫剤淘汰圧がハスオビハマキより高いことを示唆している。

これまでに、DAH 系及び BU 系の両 IGR 系殺虫剤間の交差抵抗性については、コドリリングのテブフェノジド剤及びジフルベンズロン剤で唯一報告されている（Sauphanor and Bouvier, 1995）。チャノコカクモンハマキの IGR 系殺虫剤に対する感受性については、BU 系よりも DAH 系で抵抗性の発達が発著であり、これらの抵抗性レベルは明らかに異なった。したがって、本研究の結果からは DAH 系及び BU 系の抵抗性が交差しているとは考えにくい。また、カナダやアメリカのハスオビハマキでは、DAH 系 2 剤（テブフェノジド剤及びメトキシフェノジド剤）とアジンホスメチル剤（有機リン系）に対する抵抗性の交差が報告されている（Smirle et al., 2002; Dunley et al., 2006）。本研究では、チャノコカクモンハマキ湯日系統において、テブフェノジド剤及びメトキシフェノジド剤に対する抵抗性の発達が確認されたが、同系統においてはクロルピリホス剤（有機リン系）に対する感受性低下はみられていない（第 2 章）。したがって、DAH 系

2 剤及びクロロピリホス剤の抵抗性が交差しているとは考えにくい。

DAH 系 3 剤間の交差抵抗性について考察する。湯日系統では、DAH 系の 3 剤すべてに対して、2011 年までに実用上問題のあるレベルで抵抗性が発達していたが、その程度はテブフェノジド剤及びクロマフェノジド剤の 2 剤に比べて、メトキシフェノジド剤で小さかった。また、内山ら (2013) は、湯日系統とは別のチャノコカクモンハマキ個体群において、テブフェノジド剤及びクロマフェノジド剤の 2 剤に比べて、メトキシフェノジド剤の抵抗性発達程度が大きいことを報告している。すなわち、本研究及び内山ら (2013) の両個体群では、テブフェノジド剤及びクロマフェノジド剤の 2 剤とメトキシフェノジド剤でまったく逆の感受性を示したことになる。したがって、テブフェノジド剤及びクロマフェノジド剤の 2 剤については抵抗性が交差している可能性があり、メトキシフェノジド剤のみ他の DAH 系 2 剤とは抵抗性に交差関係がないか弱い可能性がある。

次に、ジアミド系殺虫剤に対する抵抗性について考察する。我が国の害虫では、牧之原地域のチャノコカクモンハマキがジアミド系殺虫剤に対する高度抵抗性の初確認事例となった (Uchiyama and Ozawa, 2014)。海外におけるジアミド系殺虫剤の高度抵抗性については、コナガで確認されており、中国の南部 (Wang and Wu, 2012) やフィリピンとタイ (Troczka et al, 2012) のいずれもアブラナ科野菜において報告されている。これらコナガのジアミド系殺虫剤に対する抵抗性については、同剤の連用が抵抗性発達の原因とされている (Troczka et al, 2012; Wang and Wu, 2012)。牧之原地域のチャノコカクモンハマキにおけるジアミド系殺虫剤に対する感受性の低下については、本剤の連用が原因だとは考えにくい。というのも、牧之原地域のチャノコカクモンハマキは、複数系統の殺虫剤に対して相次いで抵抗性を発達させてきた (白井ら, 1988; 小杉, 1999; 内山ら, 2013; Uchiyama and Ozawa, 2014) ことから、2000 年代以降、生産現場では抵抗性の発達を抑制するためのローテーション防除が実施されているからである。本種におけるジアミド系殺虫剤に対する抵抗性の発達については、以下の 4 つの可能性によって説明することができる。

1 つ目の可能性としては、チャノコカクモンハマキ湯日系統は、ジアミド系殺虫剤に対する抵抗性遺伝子の初期頻度が、本剤が上市された当初から既に高かったということが考えられる。Georghiou and Taylor (1977a) は、抵抗性遺伝子の初期頻度が高いと、抵抗性の発達速度も速くなることを指摘している。第 2 章の結果から、湯日系統

については、フルベンジアミド剤及びクロラントラニリプロール剤の常用濃度 2000 倍における死虫率が、それぞれ 96.8% (上市当初の 2007 年) 及び 72.0% (上市当初の 2010 年) であり、すべての個体が死亡する状況にはなかったことも判明しており、抵抗性遺伝子の初期頻度が既に高かったことを裏付けている。さらに、湯日系統における両ジアミド系殺虫剤に対する LC_{50} 値とそれぞれの常用濃度との間に十分な余裕がなかった (Table 12) ことも、抵抗性遺伝子の初期頻度が高かった可能性を支持している。

2 つ目としては、ジアミド系殺虫剤における交差抵抗性の可能性が考えられる。中国のコナガでは、クロラントラニリプロール剤に対する高度抵抗性を獲得した現地採集系統が、フルベンジアミド剤に対して強い交差抵抗性の関係にあり (Wang et al, 2013)、ジアミド系殺虫剤及び他系統の殺虫剤に対する抵抗性は交差関係にないことを報告している (Wang et al, 2010; Wang and Wu, 2012)。本章の結果より、チャノコカクモンハマキでは、2010 年にはフルベンジアミド剤 (2007 年に生産現場で使用開始) に対する LC_{50} 値が 110ppm (抵抗性比 71.4) を示して常用濃度を上回り、同時にクロラントラニリプロール剤に対する値は 25.3ppm (抵抗性比 19.8) を示した。つまり、チャノコカクモンハマキではクロラントラニリプロール剤 (2010 年に使用開始) に対して使用開始当年で既に抵抗性を発達させていたことになる。したがって、フルベンジアミド剤及びクロラントラニリプロール剤は、交差抵抗性の関係にあることが示唆された。また、フルベンジアミド剤の使用開始当年に、湯日系統における抵抗性比は既に 10.5 倍に達していたことから、ジアミド系殺虫剤と他系統の殺虫剤の抵抗性が交差している可能性も考えられた。静岡県各地のチャノコカクモンハマキ個体群では、ジアミド系殺虫剤及び DAH 系 IGR 剤に対する感受性の低下が同調する傾向もみられている (第 2 章)。さらに本章の結果から、湯日系統はジアミド系殺虫剤及び DAH 系 IGR 剤に対する複合抵抗性を獲得していることも明らかになった。したがって、ジアミド系殺虫剤及び DAH 系 IGR 剤の抵抗性が交差している可能性も考えられた。

3 つ目としては、ジアミド系殺虫剤がチャノコカクモンハマキに対して長期の残効性を有する (内山, 2012) ことから、本剤は他系統の殺虫剤よりも抵抗性を発達させやすい可能性がある。もし、ある殺虫剤がチャノコカクモンハマキに対して長期の残効を示すとすれば、本種は、その殺虫剤による選抜を長期間受け続けることになる。ジアミド系殺虫剤の散布回数が少な

くても、1回の散布でチャノコカクモンハマキが長期間の淘汰を受けることになり、結果的に他系統の殺虫剤よりも抵抗性が急激に発達した可能性がある。DAH系IGR剤もジアミド系殺虫剤と同様に、本種に対して長期の残効性を有することがわかっており（内山，2012），同じ理由で抵抗性の発達他剤よりも速い可能性がある。

4つ目としては、ジアミド系殺虫剤に対する抵抗性が、優性寄りの遺伝様式を示している可能性である。抵抗性の発達速度は、優性が劣性よりも速いとされている（Georghiou and Taylor, 1977a ; Taylor and Georghiou, 1979）。本種におけるジアミド系殺虫剤に対する抵抗性の遺伝様式については、IGR系殺虫剤に対する抵抗性の遺伝様式も含めて、第4章で詳細に検討する。

最後に、IGR系殺虫剤及びジアミド系殺虫剤に対する抵抗性の発達速度について考察する。IGR系殺虫剤については、2004年～11年の8年間で1年経過するごとにテブフェノジド剤及びメトキシフェノジド剤は1.48倍及び1.49倍、ルフェヌロン剤及びフルフェノクスロン剤は1.22倍及び0.99倍に抵抗性が発達し、DAH系2剤がBU系2剤よりも発達速度が速いことが明らかになった。内山ら（2013）は、今回の調査と同一の湯日系統において2004年～08年の5年間におけるIGR系殺虫剤に対する抵抗性の発達速度を算出しており、テブフェノジド剤、メトキシフェノジド剤及びルフェヌロン剤のそれぞれで1年経過するごとに、2.3倍、1.5倍及び1.4倍の速度であったことを報告している。テブフェノジド剤では2004年～11年よりも2004年～08年の速度が速かったが、これは2004年～08年までは抵抗性が発達途上の時期にあった可能性、及び2008年～11年にかけては抵抗性の発達が頭打ちとなったために速度が低下した可能性を示唆している。最近では生産現場においてテブフェノジド剤の防除効果の低下に伴い使用が中止されつつあり、このことが抵抗性発達の速度低下に影響しているかもしれない。また、上述した2つの期間において、メトキシフェノジド剤では抵抗性の発達速度は変わらず、ルフェヌロン剤では2008年以降に速度がやや低下していた。以上のように、IGR系殺虫剤及びジアミド系殺虫剤に対する抵抗性発達の速度が推定されたが、これをもとにして今後の抵抗性の発達を予測すると次のようになる。テブフェノジド剤（年に1.48倍の速度）、メトキシフェノジド剤（同1.49倍）、ルフェヌロン剤（同1.22倍）、フルフェノクスロン剤（同0.99倍）及びフルベンジアミド剤（同1.75倍）においては、5年経過するとそれぞれ7.21倍、7.38倍、2.74倍、0.96倍及び16.2倍、10年経過するとそれぞれ52.0倍、54.5倍、7.35倍、0.91倍及び264倍に抵抗性が発達すると予測

される。これにもとづくると、2011年以後はそれぞれの抵抗性比が、テブフェノジド剤では2～3年で10,000倍を超え、メトキシフェノジド剤では3～4年で1,000倍を超え、ルフェヌロン剤では2～3年で100倍を超え、フルフェノクスロン剤は抵抗性が発達せず、フルベンジアミド剤では4～5年で1,000倍を超える可能性がある。なお、フルフェノクスロン剤については抵抗性が発達しない可能性が考えられたが、本剤の抵抗性発達が頭打ちになっているのかもしれない。以上のように、IGR系殺虫剤及びジアミド系殺虫剤に対する抵抗性の発達速度は、フルベンジアミド剤が最も速く、DAH系の2剤、ルフェヌロン剤がそれに続いている。抵抗性の発達速度が速いことが判明したジアミド系殺虫剤及びDAH系IGR剤については、今後も殺虫剤感受性を注意深く監視する必要がある。

第4章 IGR系殺虫剤及びジアミド系殺虫剤に対する抵抗性の遺伝様式

第2章ならびに第3章では、チャノコカクモンハマキがDAH系IGR剤及びジアミド系殺虫剤に対して抵抗性を発達させている実態を明らかにした。DAH系IGR剤は脱皮ホルモン受容体アゴニストとしてチョウ目害虫に特異的な殺虫活性を示す選択性殺虫剤であり、これまでにテブフェノジド剤、メトキシフェノジド剤及びクロマフェノジド剤が上市されている(Dhadialla et al., 1998)。ジアミド系殺虫剤は筋小胞体のリアノジン受容体に作用して異常な筋収縮を引き起こし、主にチョウ目に殺虫活性を示す選択性殺虫剤であり、これまでにフルベンジアミド剤及びクロラントラニプロール剤が上市されている(Lahm et al., 2007; Tohnishi et al., 2005; Cordova et al., 2006; Ebbinghaus-Kintscher et al., 2006; 正木, 2014)。これらの殺虫剤に対する抵抗性メカニズムについては、コナガのジアミド系殺虫剤に対する抵抗性が、標的のリアノジン受容体の変異により起こるとされている(Trocza et al., 2012; Guo et al., 2014b)ものの、未だ不明な点が多い。また、チャノコカクモンハマキのDAH系IGR剤及びジアミド系殺虫剤に対する抵抗性についても、そのメカニズムは解明されていない。

殺虫剤抵抗性の遺伝様式を知ることは、抵抗性発達の速度を予測する際に重要な情報となる(Roush and Croft, 1986)。ハマキガ科害虫の殺虫剤抵抗性の遺伝様式については、これまでに、コドリングのピレスロイド剤に対する抵抗性が常染色体性で不完全劣性の遺伝様式を示すと報告されている(Bouvier et al., 2001)。我が国においては、リンゴコカクモンハマキの有機リン剤に対する抵抗性の遺伝様式が調査されているが、その詳細な解明には至っていない(舟山・高橋, 1995)。チャノコカクモンハマキでは、交信攪乱フェロモン剤に対する抵抗性の遺伝様式について報告されている(Tabata et al., 2007)ものの、殺虫剤抵抗性の遺伝様式は明らかにされていない。そこで本章では、チャノコカクモンハマキにおいて殺虫剤抵抗性の発達が顕著であったIGR系殺虫剤(テブフェノジド剤)及びジアミド系殺虫剤(フルベンジアミド剤及びクロラントラニプロール剤)(第3章)について、それらの抵抗性の遺伝様式を交配試験によって調査した。

第1節 IGR系殺虫剤(テブフェノジド剤)

ここでは、チャノコカクモンハマキのテブフェノジド剤に対する抵抗性(第3章)について、その遺伝様式を交配試験によって調査した。

1. 材料及び方法

(1) 供試虫

テブフェノジド剤に対する抵抗性系統(以下、R系統)は、2009年5月に静岡県牧之原市布引原の現地チャ園からチャノコカクモンハマキ雌成虫20頭以上を採集し、採卵後、野口(1991)の方法に従って累代飼育した系統を供試した。テブフェノジド剤に対する感受性系統(以下、S系統)は、金谷系統を供試した。両系統とも、人工飼料(インセクタLFS, 日本農産工業(株)製)を餌として累代飼育し、試験に使用した。

(2) 交配

チャノコカクモンハマキ各系統の成虫の交配は、プラスチックケース(22×16×4.3cm)を用いて行った。本ケース内に成虫の給水用として水道水で湿らせた脱脂綿を入れ、羽化直後～3日以内の未交尾成虫を雄25頭、雌20頭の割合で放し、ケース上部にグラシン紙を挟み込んで蓋をし、恒温室に静置した。各系統について、この採卵容器を4～6個セットし、殺虫剤感受性検定に必要な供試幼虫数を確保した。なお、グラシン紙に付着した卵塊はすべて切り出し、複数の採卵容器から得られた卵塊をひとまとめにした後、インセクタLFSを餌として集団飼育した。

Fig. 3に、R及びS系統をもとに交配試験により得た系統名を示した。R及びS系統の正逆交配によって得られたF₁及びF₁'系統の殺虫剤感受性検定を行い、後述の

(4) データ解析で示した手法により、テブフェノジド剤に対する抵抗性の優性度D(Stone(1968))及び伴性遺伝か否かを確認した。また、F₁及びF₁'系統からはF₂及びF₂'系統を得た。さらに、F₁及びF₁'系統にR系統を戻し交配してBR1, BR2, BR3及びBR4の4系統を作出し、F₁及びF₁'系統にS系統を戻し交配してBS1, BS2, BS3及びBS4の4系統を作出した。F₂及びF₂'系統、戻し交配による8系統について殺虫剤感受性検定を行い、後述の

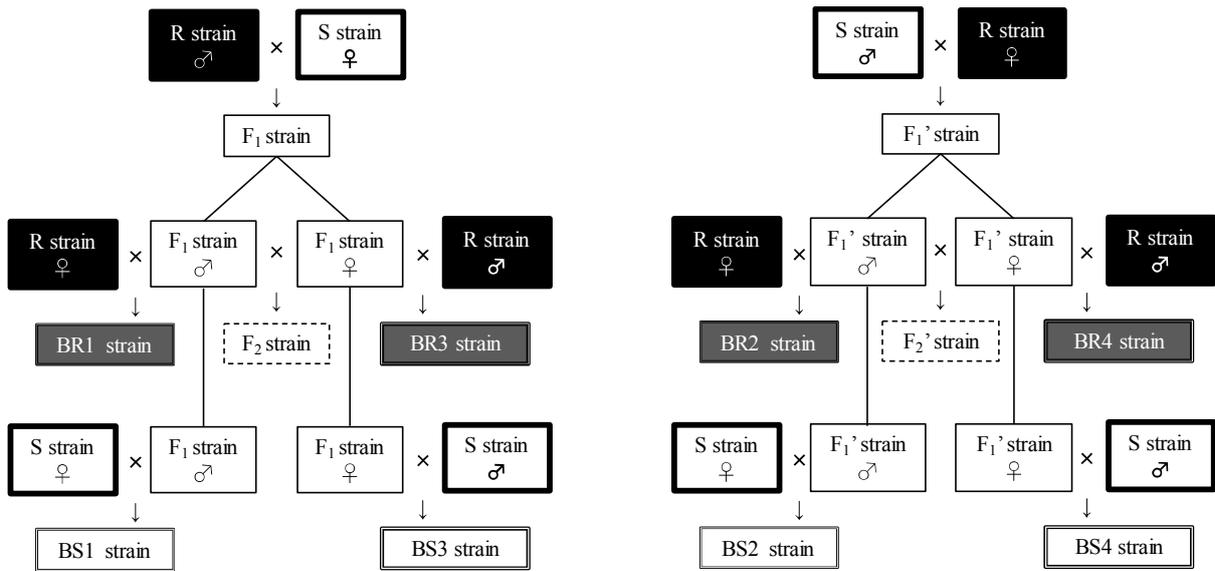


Fig. 3. The strains of *Adoxophyes honmai* used for crossing experiment for tebufenozide.

(4) データ解析で示した手法によりテブフェノジド剤抵抗性遺伝子が単一か否かを確認した。

(3) 供試殺虫剤と殺虫剤感受性検定

試験にはテブフェノジド水和剤（有効成分 20%，日本農薬（株）製）を供試した。殺虫剤感受性検定は、小杉（1998）の方法に準じて、静岡県農林技術研究所茶業研究センター内の農薬無散布チャ園から採集した新鮮なチャの成葉を用いたチャ葉浸漬法により実施した。殺虫剤は、 LC_{50} 値（成分濃度）を求めするために、水道水を用いて 250~90,000 倍の 8~13 段階に希釈して用いた。チャ成葉を所定の薬液に 10 秒間浸漬して風乾後、濾紙を敷いた丸型スチロール製容器（内径 78mm，深さ 44mm）に 6 枚入れ、2~3 齢の供試虫を 10 頭ずつ放した。チャ葉の乾燥を防ぐために通気性のない蓋で閉じ、恒温室（25℃，16L-8D）に静置した。これを各処理に 3 反復ずつ行い（合計 30 頭），処理 3~6 日後のいずれか 1 日と 8 日及び 10 日後の 3 回生死を調査した。テブフェノジド剤はチャノコカクモンハマキに対して遅効的な殺虫効果を示し，処理 8 日後にも苦悶虫が観察されたため，最終的な生死の判定は調査 3 回目の処理 10 日後とし，死虫率は 10 日後の生死をもとに算出した。なお，苦悶虫は死虫として扱った。

(4) データ解析

各処理における供試虫の死虫率は，Abbott（1925）により補正した。 LC_{50} 値は，Polo Plus version 2.0（LeOra Software, 2002）を用いて，プロビット法（Bliss, 1953）により算出した。さらに，得られた LC_{50} 値をもとに抵抗性比（各 LC_{50} 値/S 系統の LC_{50} 値）を求めた。

F_1 または F_1' 系統における優性度 D は，Stone（1968）の次式により算出した。

$$D = (2X_2 - X_1 - X_3) / (X_1 - X_3)$$

ここでは， $X_1 = \log_{10}$ (R 系統の LC_{50} 値)， $X_2 = \log_{10}$ (F_1 または F_1' 系統の LC_{50} 値)， $X_3 = \log_{10}$ (S 系統の LC_{50} 値)を示す。なお， $D = 1$ の場合は完全優性， $0 < D < 1$ の場合は不完全優性， $-1 < D < 0$ の場合は不完全劣性， $D = -1$ の場合は完全劣性と判断される。

テブフェノジド剤抵抗性が単一因子に支配されているか否かの判断は，Tsukamoto（1963）に従った。すなわち，抵抗性が単一因子により支配されている場合， F_1 及び F_1' 系統に R 及び S 系統を戻し交配した 8 系統のテブフェノジド剤濃度—プロビット死虫率の曲線において，50%プロビット死虫率（プロビット値 5.0）の位置にプラトーが検出される。また，同様に単一因子により支配されている場合， F_2 及び F_2' 系統の曲線において，25%及び 75%プロビット死虫率（プロビット値 4.3 及び 5.7）の位置にプラトーが検出される。

2. 結果

(1) R 及び S 系統の殺虫剤感受性

Table 13 に，R 及び S 系統と，これらをもとに交配試験により作出した各系統のテブフェノジド剤に対する殺虫剤感受性を示した。R 及び S 系統の LC_{50} 値は，それぞれ 595ppm 及び 4.46ppm であった。R 系統の抵抗性比は 133 倍であり，S 系統と比較して高度に抵抗性が発達していた。

Fig. 4 には，R 及び S 系統のテブフェノジド剤濃度—プロ

Table 13. Susceptibility of 2nd and 3rd instar larvae of *Adoxophyes honmai* to tebufenozide

Strain (cross) ^a	LC ₅₀ (ppm)	(95% CI) ^b	Slope ± SE	RR ^c	n ^d	df ^e	χ ²
R	595	(522–711)	4.57 ± 0.73	133	182	13	12.5
S	4.46	(3.59–5.40)	5.73 ± 1.09	1.00	145	10	10.5
F ₁ (R × S)	83.3	(67.0–108)	3.41 ± 0.38	18.7	259	22	46.1
F ₁ ' (S × R)	88.0	(62.4–113)	2.86 ± 0.57	19.7	256	22	26.3
F ₂ (F ₁ × F ₁)	78.7	(58.2–100)	1.91 ± 0.22	17.6	403	37	35.8
F ₂ ' (F ₁ ' × F ₁ ')	103	(74.8–132)	1.96 ± 0.27	23.1	374	37	30.6
Backcross							
BR1 (F ₁ × R)	223	(160–286)	2.67 ± 0.45	50.0	227	19	20.2
BR2 (F ₁ ' × R)	191	(150–233)	2.71 ± 0.36	42.8	292	25	22.1
BR3 (R × F ₁)	178	(136–223)	2.70 ± 0.36	39.9	240	22	24.8
BR4 (R × F ₁ ')	173	(134–220)	2.69 ± 0.49	38.8	189	16	16.3
BS1 (F ₁ × S)	32.3	(15.0–52.7)	1.84 ± 0.38	7.24	181	16	37.7
BS2 (F ₁ ' × S)	24.2	(18.6–31.0)	2.00 ± 0.22	5.43	280	25	31.3
BS3 (S × F ₁)	28.2	(21.6–35.3)	2.27 ± 0.26	6.32	276	25	31.3
BS4 (S × F ₁ ')	25.9	(20.9–31.9)	2.04 ± 0.22	5.81	277	25	21.1

^a The strains used for crossing (male × female of a strain).

^b Confidence interval.

^c Resistance ratio: LC₅₀ of each data point/LC₅₀ of S strain.

^d Number of larvae tested; including controls.

^e Degree of freedom.

ビット死虫率の関係を示した。R 系統におけるプロビット回帰直線の傾きは 4.57, 同様に S 系統の傾きは 5.73 となり (Table 13), 交配で得られた他の系統 (F₁ 系統: 3.41; F₁' 系統: 2.86) と比較して, R 及び S 系統ともに傾きが大きかった。

(2) F₁ 及び F₁' 系統の殺虫剤感受性

F₁ 及び F₁' 系統の LC₅₀ 値は, それぞれ 83.3ppm 及び 88.0ppm を示した (Table 13)。また, 共分散分析の結果, 両系統のプロビット回帰直線において, その傾きの平行性に有意差は認められなかった ($P>0.05$) (Fig. 4)。よって, チャノコカクモンハマキのテブフェノジド剤抵抗性は伴性遺伝ではなく, 常染色体性の遺伝であることが示唆された。また, F₁ 及び F₁' 系統のプロビット回帰直線は, R 系統と S 系統の直線の間に位置した (Fig. 4)。F₁ 及び F₁' 系統の優性度 D は, それぞれ 0.196 及び 0.219 を示し, 両系統とも $0 < D < 1$ の値であったことから, チャノコカクモンハマキのテブフェノジド剤抵抗性は不完全優性の遺伝様式であることが示唆された。

(3) F₂ 及び F₂' 系統, 戻し交配による 8 系統の殺虫剤感受性

F₂ 及び F₂' 系統の LC₅₀ 値は, それぞれ 78.7ppm 及び 103ppm を示した (Table 13)。また, 両系統について, テブフェノジド剤濃度–プロビット死虫率の関係を Fig. 5 に示した。25%及び 75%プロビット死虫率 (プロビット値 4.3 及び 5.7) の位置にプラトーは検出されなかった。

BR1, BR2, BR3 及び BR4 の 4 系統の LC₅₀ 値は, 順に 223ppm, 191ppm, 178ppm 及び 173ppm であった (Table 13)。また, テブフェノジド剤濃度–プロビット死虫率のプロットは, これらの 4 系統すべてで R 系統と F₁ 及び F₁' 系統のプロビット回帰直線の間に位置したが, 50%プロビット死虫率 (プロビット値 5.0) の位置にプラトーは検出されなかった (Fig. 6)。BS1, BS2, BS3 及び BS4 の 4 系統の LC₅₀ 値は, 順に 32.3ppm, 24.2ppm, 28.2ppm 及び 25.9ppm を示した (Table 13)。また, テブフェノジド剤濃度–プロビット死虫率のプロットは, これらの 4 系統すべてで, S 系統と F₁ 及び F₁' 系統のプロビット回帰直線の

間に位置したが、50%プロビット死虫率（プロビット値 5.0）の位置にプラトーは検出されなかった（Fig 6）。

F_2 及び F_2 系統，戻し交配による8系統の殺虫剤感受性検定の結果より，チャノコカクモンハマキのテブフェノジド剤に対する抵抗性は，複数因子により支配されていることが示唆された。

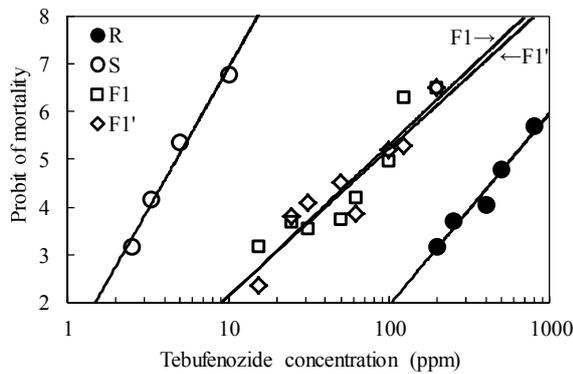


Fig. 4. Dose responses of *Adoxophyes honmai* R, S, F_1 , and F_1' strains to tebufenozide.

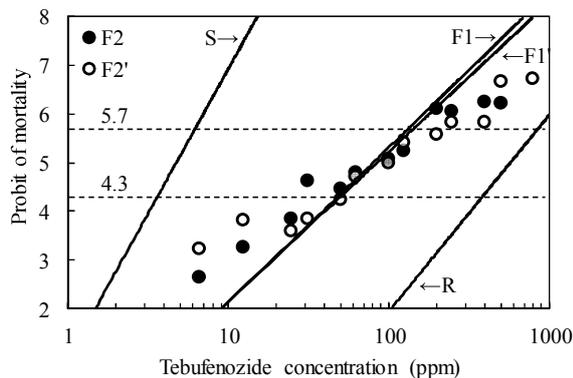


Fig. 5. Dose responses of *Adoxophyes honmai* F_2 and F_2' strains to tebufenozide.

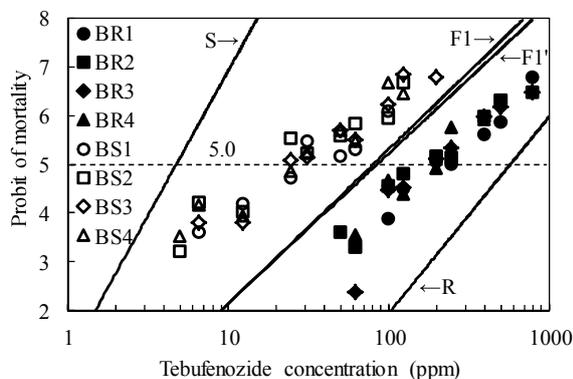


Fig. 6. Dose responses of *Adoxophyes honmai* backcross strains to tebufenozide.

第2節 ジアミド系殺虫剤（フルベンジアミド剤及びクロラントラニプロール剤）

ここでは，チャノコカクモンハマキの2種ジアミド系殺虫剤（フルベンジアミド剤及びクロラントラニプロール剤）に対する抵抗性（第3章）について，その遺伝様式を交配試験によって調査した。

1. 材料及び方法

(1) 供試虫

フルベンジアミド剤及びクロラントラニプロール剤に対する抵抗性系統（以下，R系統）は，両ジアミド系殺虫剤に対する複合抵抗性系統を供試した。すなわち，2011年8月に静岡県島田市湯日の現地チャ園から，チャノコカクモンハマキを雌成虫で20頭以上採集し，採卵後，野口（1991）の方法に従って累代飼育したものを供試した。2種ジアミド系殺虫剤に対する感受性系統（以下，S系統）は，金谷系統を供試した。両系統とも，人工飼料（インセクタ LFS，日本農産工業（株）製）を餌として累代飼育し，試験に使用した。

(2) 交配

チャノコカクモンハマキ各系統の成虫の交配は，本章第1節と同様の方法で実施した。Fig 7には，R及びS系統をもとに交配試験により得た系統名を示した。フルベンジアミド剤及びクロラントラニプロール剤ともに，R及びS系統の正逆交配によって得られた F_1 及び F_1' 系統の殺虫剤感受性検定を行い，本章第1節（4）データ解析で示した手法により，両ジアミド系殺虫剤に対する抵抗性の優性度 D (Stone, 1968) 及び伴性遺伝か否かをそれぞれ確認した。また， F_1 及び F_1' 系統からは F_2 及び F_2' 系統を得た。さらに， F_1 及び F_1' 系統にR系統を戻し交配してBR及びBR'の2系統を作出し， F_1 及び F_1' 系統にS系統を戻し交配してBS及びBS'の2系統を作出した。 F_2 及び F_2' 系統，戻し交配による4系統について殺虫剤感受性検定を行い，本章第1節（4）データ解析で示した手法によりフルベンジアミド剤及びクロラントラニプロール剤抵抗性遺伝子が，それぞれ単一か否かを確認した。

(3) 供試殺虫剤と殺虫剤感受性検定

試験には，フルベンジアミド水和剤（有効成分18%，日本農薬（株）製）及びクロラントラニプロール水和剤（有効成分10%，デュボン（株）製）を供試した。殺虫剤感受性検定は，小杉（1998）の方法に準じて，セン

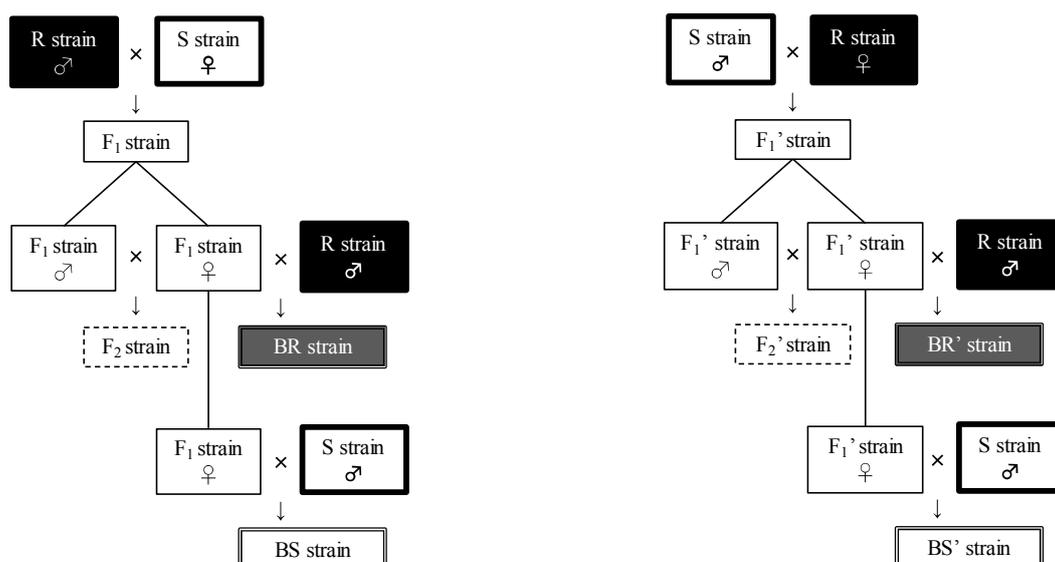


Fig. 7. The strains of *Adoxophyes honmai* used for crossing experiment for flubendiamide and chlorantraniliprole.

ター内の農薬無散布チャ園から採集した新鮮なチャの成葉を用いたチャ葉浸漬法により実施した。LC₅₀ 値を求めするために、フルベンジアミド剤は水道水を用いて 250～640,000 倍の 6～8 段階に、クロラントラニリプロール剤は同様に 250～256,000 倍の 6～8 段階に希釈して用いた。チャ成葉を所定の薬液に 10 秒間浸漬して風乾後、濾紙を敷いた丸型スチロール製容器 (内径 78mm, 深さ 44mm) に 6 枚入れ、2～3 齢の供試虫を 10 頭ずつ放した。チャ葉の乾燥を防ぐために通気性のない蓋で閉じ、恒温室 (25°C, 16L-8D) に静置した。これを各処理に 3 反復ずつ行い (合計 30 頭)、処理 3～6 日後のいずれか 1 日と 8 日及び 10 日後の 3 回生死を調査した。両ジアミド系殺虫剤ともに、チャノコカクモンハマキに対して遅効的な殺虫効果を示し、処理 8 日後にも苦悶虫が観察されたため、最終的な生死の判定は調査 3 回目の処理 10 日後とし、死虫率は 10 日後の生死をもとに算出した。なお、苦悶虫は死虫として扱った。

(4) データ解析

本章第 1 節と同様に、データを解析した。

2. 結果

(1) フルベンジアミド剤

1) R 及び S 系統の殺虫剤感受性

Table 14 に、R 及び S 系統と、これらをもとに交配により作出した各系統のフルベンジアミド剤に対する殺虫剤感受性を示した。R 及び S 系統の LC₅₀ 値は、それぞれ 129ppm 及び 326ppm であった。R 系統の LC₅₀ 値は本剤の

常用濃度 100ppm を上回り、実用上問題となるレベルで抵抗性が発達していた。なお、R 系統の抵抗性比は 39.6 倍であった。Fig. 8 には、R 及び S 系統のフルベンジアミド剤濃度－プロビット死虫率の関係を示した。R 系統におけるプロビット回帰直線の傾きは 2.34、同様に S 系統の傾きは 2.95 であった (Table 14)。

2) F1 及び F1' 系統の殺虫剤感受性

F₁ 及び F₁' 系統の LC₅₀ 値は、それぞれ 32.4ppm 及び 33.5ppm を示した (Table 14)。また、共分散分析の結果、両系統のプロビット回帰直線において、その傾きの平行性に有意差は認められなかった (P>0.05) (Fig. 8)。よって、チャノコカクモンハマキのフルベンジアミド剤に対する抵抗性は伴性遺伝ではなく、常染色体性の遺伝であることが示唆された。また、F₁ 及び F₁' 系統のプロビット回帰直線は、R 及び S 系統の直線の間に位置した (Fig. 8)。F₁ 及び F₁' 系統の優性度 D は、それぞれ 0.249 及び 0.267 を示し、両系統とも 0 < D < 1 の値であったことから、チャノコカクモンハマキのフルベンジアミド剤に対する抵抗性は不完全優性の遺伝様式であることが示唆された。

3) F2 及び F2' 系統、戻し交配による 4 系統の殺虫剤感受性

F₂ 及び F₂' 系統の LC₅₀ 値は、それぞれ 10.8ppm 及び 13.3ppm を示し、これらの値は F₁ 及び F₁' 系統の値よりも小さかった (Table 14)。また、両系統について、フルベンジアミド剤濃度－プロビット死虫率の関係を Fig. 9 に示した。フルベンジアミド剤濃度－プロビット死虫率のプ

Table 14. Susceptibility of 2nd and 3rd instar larvae of *Adoxophyes honmai* to flubendiamide

Strain (cross) ^a	LC ₅₀ (ppm)	(95% CI) ^b	Slope ± SE	RR ^c	n ^d	df ^e	χ ²
R	129	(96.7–168)	2.34 ± 0.43	39.6	135	10	6.43
S	3.26	(2.59–4.42)	2.95 ± 0.52	1.00	141	10	8.15
F ₁ (R × S)	32.4	(24.0–43.3)	2.68 ± 0.45	9.94	147	10	11.4
F ₁ ' (S × R)	33.5	(24.4–41.3)	4.16 ± 0.90	10.3	139	10	8.80
F ₂ (F ₁ × F ₁)	10.8	(7.74–14.3)	1.87 ± 0.27	3.31	191	16	12.0
F ₂ ' (F ₁ ' × F ₁ ')	13.3	(9.72–17.8)	1.79 ± 0.25	4.08	188	16	13.1
Backcross							
BR (R × F ₁)	42.0	(30.0–60.0)	2.26 ± 0.24	12.9	251	22	38.3
BR' (R × F ₁ ')	36.6	(25.1–50.9)	2.02 ± 0.26	11.2	242	22	26.4
BS (S × F ₁)	6.30	(4.80–8.27)	1.91 ± 0.23	1.93	220	19	11.6
BS' (S × F ₁ ')	8.58	(5.56–11.7)	2.45 ± 0.42	2.63	224	19	21.8

^a The strains used for crossing (male × female of a strain).

^b Confidence interval.

^c Resistance ratio: LC₅₀ of each data point/LC₅₀ of S strain.

^d Number of larvae tested; including controls.

^e Degree of freedom.

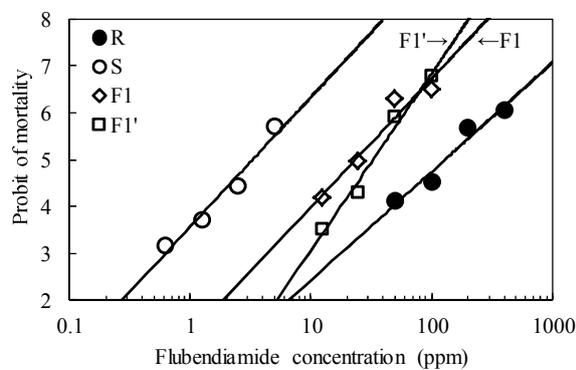


Fig. 8. Dose responses of *Adoxophyes honmai* R, S, F₁, and F₁' strains to flubendiamide.

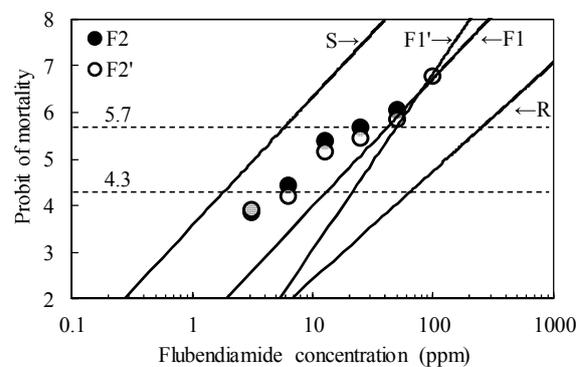


Fig. 9. Dose responses of *Adoxophyes honmai* F₂ and F₂' strains to flubendiamide.

ロットは、F₁及びF₁'系統の回帰直線からややS系統寄りに位置した (Fig. 9) . また、25%及び75%プロビット死虫率 (プロビット値4.3及び5.7) の位置にプラトーは検出されなかった (Fig. 9) .

BR及びBR'系統のLC₅₀値は、42.0 ppm及び36.6 ppmであった (Table 14) . フルベンジアミド剤濃度-プロビット死虫率のプロットは、R系統とF₁系統のプロビット回帰直線の間位置したが、F₁'系統のプロビット回帰直線に対しては、ややS系統寄りに位置するプロットも認め

られた (Fig. 10) . また、50%プロビット死虫率 (プロビット値5.0) の位置にプラトーは検出されなかった (Fig. 10) . BS及びBS'系統のLC₅₀値は、6.30 ppm及び8.58 ppmを示した (Table 14) . フルベンジアミド剤濃度-プロビット死虫率のプロットは、S系統とF₁及びF₁'系統のプロビット回帰直線の間位置した (Fig. 10) . また、50%プロビット死虫率 (プロビット値5.0) の位置にプラトーは検出されなかった (Fig. 10) .

F₂及びF₂'系統, 戻し交配による4系統の殺虫剤感受性検定の結果より, チャノコカクモンハマキのフルベンジアミド剤に対する抵抗性は, 複数因子により支配されていることが示唆された。

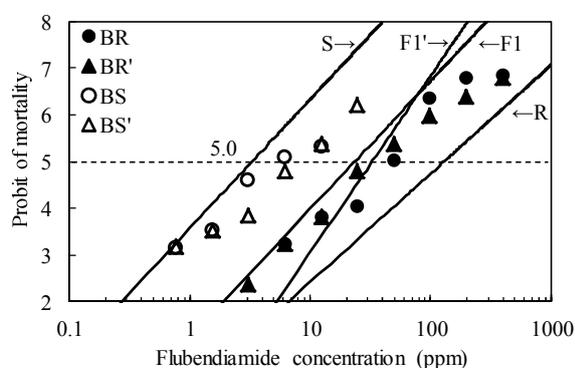


Fig. 10. Dose responses of *Adoxophyes honmai* backcross strains to flubendiamide.

(2) クロラントラニプロール剤

1) R 及び S 系統の殺虫剤感受性

Table 15 に, R 及び S 系統と, これらをもとに交配により作出した各系統のクロラントラニプロール剤に対する殺虫剤感受性を示した. R 及び S 系統の LC₅₀ 値は, そ

れぞれ 48.2ppm 及び 1.33ppm であった. R 系統の LC₅₀ 値は本剤の常用濃度 50ppm に近い値を示し, 実用上問題となるレベルで抵抗性が発達していた. なお, R 系統の抵抗性比は 36.2 倍であった. Fig. 11 には, R 及び S 系統のクロラントラニプロール剤濃度-プロビット死虫率の関係を示した. R 系統におけるプロビット回帰直線の傾きは 1.53, 同様に S 系統の傾きは 1.99 であった (Table 15).

2) F₁ 及び F₁' 系統の殺虫剤感受性

F₁ 及び F₁' 系統の LC₅₀ 値は, それぞれ 11.6ppm 及び 9.82ppm を示した (Table 15). また, 共分散分析の結果, 両系統のプロビット回帰直線において, その傾きの平行性に有意差は認められなかった ($P > 0.05$) (Fig. 11). よって, チャノコカクモンハマキのクロラントラニプロール剤に対する抵抗性は伴性遺伝ではなく, 常染色体性の遺伝であることが示唆された. また, F₁ 及び F₁' 系統のプロビット回帰直線は, R 系統と S 系統の直線の間に位置した (Fig. 11). F₁ 及び F₁' 系統の優性度 D は, それぞれ 0.207 及び 0.114 を示し, 両系統とも $0 < D < 1$ の値であったことから, チャノコカクモンハマキのクロラントラニプロール剤に対する抵抗性は不完全優性の遺伝様式であることが示唆された。

Table 15. Susceptibility of 2nd and 3rd instar larvae of *Adoxophyes honmai* to chlorantraniliprole

Strain (cross) ^a	LC ₅₀ (ppm)	(95% CI) ^b	Slope ± SE	RR ^c	n ^d	df ^e	χ ²
R	48.2	(31.5–73.5)	1.53 ± 0.28	36.2	159	13	13.3
S	1.33	(0.864–1.79)	1.99 ± 0.41	1.00	146	10	8.92
F ₁ (R × S)	11.6	(9.12–14.7)	3.30 ± 0.45	8.72	168	13	14.4
F ₁ ' (S × R)	9.82	(7.15–12.8)	2.82 ± 0.55	7.38	140	10	7.89
F ₂ (F ₁ × F ₁)	12.9	(9.80–17.1)	2.07 ± 0.24	9.70	219	19	19.4
F ₂ ' (F ₁ ' × F ₁ ')	10.4	(8.06–13.4)	2.13 ± 0.25	7.82	225	19	16.1
Backcross							
BR (R × F ₁)	28.2	(14.9–68.0)	1.63 ± 0.21	21.2	220	19	68.6
BR' (R × F ₁ ')	15.9	(11.7–20.7)	2.86 ± 0.40	12.0	197	16	18.2
BS (S × F ₁)	4.93	(3.63–6.72)	2.08 ± 0.22	3.71	255	22	29.1
BS' (S × F ₁ ')	4.83	(3.24–6.57)	2.02 ± 0.35	3.63	230	19	12.5

^a The strains used for crossing (male × female of a strain).

^b Confidence interval.

^c Resistance ratio: LC₅₀ of each data point/LC₅₀ of S strain.

^d Number of larvae tested; including controls.

^e Degree of freedom.

3) F₂ 及び F₂' 系統, 戻し交配による 4 系統の殺虫剤感受性

F₂ 及び F₂' 系統の LC₅₀ 値は, それぞれ 12.9ppm 及び 10.4ppm を示した (Table 15). また, 両系統について, クロラントラニプロール剤濃度-プロビット死虫率の関係を Fig. 12 に示したが, 25% 及び 75% プロビット死虫率 (プロビット値 4.3 及び 5.7) の位置にプラトーは検出されなかった.

BR 及び BR' 系統の LC₅₀ 値は, 282 ppm 及び 15.9ppm であった (Table 15). クロラントラニプロール剤濃度-プロビット死虫率のプロットは, R 系統と F₁ 及び F₁' 系統のプロビット回帰直線の間位置したが, F₁ 及び F₁' 系統のプロビット回帰直線に対してやや S 系統寄りに位置するプロットも認められた (Fig. 13). また, 50% プロビット死虫率 (プロビット値 5.0) の位置にプラトーは検出されなかった (Fig. 13). BS 及び BS' 系統の LC₅₀ 値は, 4.93ppm 及び 4.83ppm を示した (Table 15). また, クロラントラニプロール剤濃度-プロビット死虫率のプロットは, S 系統と F₁ 及び F₁' 系統のプロビット回帰直線の間位置したが, 50% プロビット死虫率 (プロビット値 5.0) の位置にプラトーは検出されなかった (Fig. 13).

F₂ 及び F₂' 系統, 戻し交配による 4 系統の殺虫剤感受性検定の結果より, チャノコカクモンハマキのクロラントラニプロール剤に対する抵抗性は, 複数因子により支配されていることが示唆された.

第3節 考察

本章では, チャノコカクモンハマキのテブフェノジド剤及び 2 種ジアミド系殺虫剤に対する抵抗性について, R 及び S 系統をもとにした交配試験を行い, 抵抗性の遺伝様式を解明した. 交配親としたテブフェノジド剤及び 2 種ジアミド系殺虫剤に対する R 系統は, 牧之原地域の現地チャ園から採集した系統を供試した. テブフェノジド剤に対する R 系統は, LC₅₀ 値が本剤の常用濃度 200ppm を大きく上回っていた (Table 13). また, テブフェノジド剤に対する R 系統におけるプロビット回帰直線の傾きは, 交配で得られた他系統と比較しても大きかった (Table 13, Fig. 4~6). 一般に, 殺虫剤抵抗性の発達に伴って集団内でのホモ接合体 RR が増加し, 薬液濃度-死虫率回帰直線の傾きが大きくなることが知られており, カンザワハダニ *Tetranychus kanzawai* Kishida (ダニ目: ハダニ科) の殺虫剤淘汰試験でもこのことは確認されている (桑原, 1977). したがって, テブフェノジド剤に対する R 系統は, 高度に抵抗性が発達し, 集団内がホモ接合

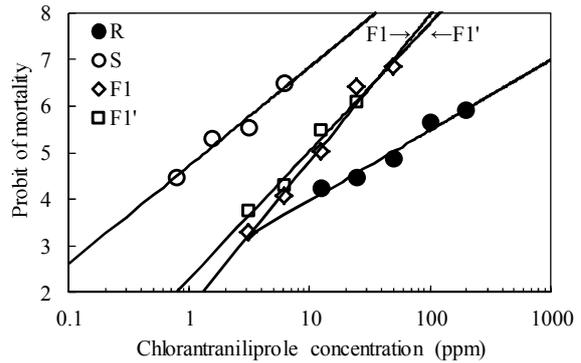


Fig. 11. Dose responses of *Adoxophyes honmai* R, S, F₁, and F₁' strains to chlorantraniliprole.

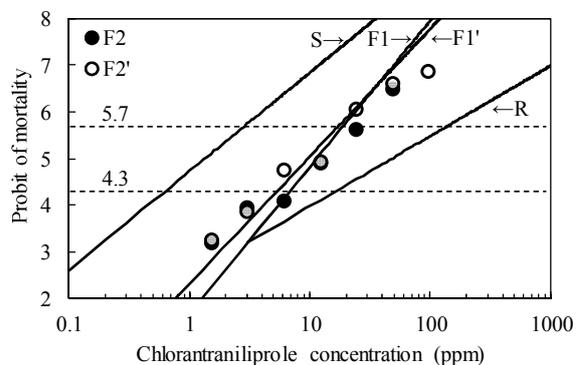


Fig. 12. Dose responses of *Adoxophyes honmai* F₂ and F₂' strains to chlorantraniliprole.

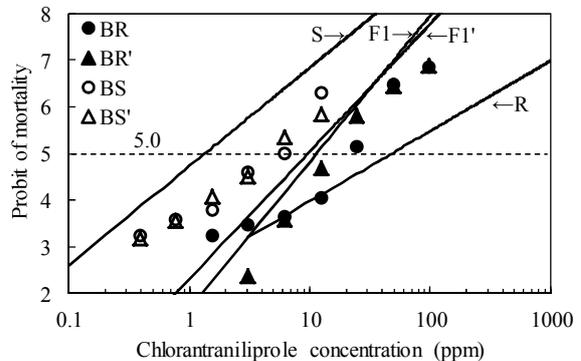


Fig. 13. Dose responses of *Adoxophyes honmai* backcross strains to chlorantraniliprole.

体 RR で純系化されていたと推察される. 一方, 2 種ジアミド系殺虫剤に対する R 系統は, フルベンジアミド剤に対する LC₅₀ 値が本剤の常用濃度 100ppm をやや上回り, クロラントラニプロール剤に対しては同様に常用濃度 50ppm を若干下回った. フルベンジアミド剤に対する R 系統における回帰直線の傾きは, 交配で得られた他系統と比較して同程度または小さく (Table 14, Fig. 8~10), 同様にクロラントラニプロール剤に対する R 系統にお

ける回帰直線の傾きも同程度または小さかった (Table 15, Fig. 11~13) . また, フルベンジアミド剤における F_2 及び F_2 系統の葉液濃度-死亡率のプロットは, S 系統寄りに位置していた (Fig. 9) . したがって, 両ジアミド系殺虫剤に対する R 系統は, 抵抗性の発達途上にあり, 集団内がホモ接合体 RR のみならず一部ながらヘテロ接合体 RS 及びホモ接合体 SS も含まれていたと推察される.

本章において, チャノコカクモンハマキのテブフェノジド剤及び 2 種ジアミド系殺虫剤に対する抵抗性は, ともに常染色体性の複数因子による不完全優性の遺伝様式を示すことが示唆された. チャノコカクモンハマキにおける殺虫剤抵抗性の遺伝様式については, 本研究が初めての報告となる. ハマキガ科害虫の殺虫剤抵抗性について, 遺伝様式が明確にされている唯一の事例として, コドリンガのピレスロイド剤抵抗性が挙げられ, 常染色体性の複数因子による不完全劣性の遺伝様式を示すことが示唆されている (Bouvier et al., 2001) . また, テブフェノジド剤に対する抵抗性については, シロイチモジヨトウ *Spodoptera exigua* (Hübner) (チョウ目: ヤガ科) で唯一の報告があり, 常染色体性の複数因子による不完全劣性の遺伝様式を示すことが示唆されている (Jia et al., 2009) . ジアミド系殺虫剤に対する抵抗性については, 中国のコナガにおいてクロラントラニプロール剤に対する抵抗性が常染色体性で不完全劣性の遺伝様式を示すことが示唆されている (Guo et al., 2014b) . 我が国では, 本研究のチャノコカクモンハマキに続いて, コナガのジアミド系殺虫剤に対する感受性の低下が最近になって報告されたが (福田・林川, 2014; 清水ら, 2014) , 我が国におけるコナガのフルベンジアミド剤に対する抵抗性の遺伝様式は完全劣性に近いという (西松, 私信) . これらの事例と, チャノコカクモンハマキのテブフェノジド剤及び 2 種ジアミド系殺虫剤に対する抵抗性は, 常染色体性の複数因子であるという点は一致しているが, チャノコカクモンハマキのみ不完全優性の遺伝様式を示すという点で異なっている.

第 2 章及び第 3 章では, チャノコカクモンハマキが DAH 系 IGR 剤やジアミド系殺虫剤に対して抵抗性を発達させている実態を明らかにした. 殺虫剤抵抗性の発達シミュレーションでは, 抵抗性遺伝子が低頻度である場合, その発達速度は劣性であれば優性の場合よりも遅延し, その遅延効果は個体の移出入によってさらに高まることが示唆されている (Georghiou and Taylor, 1977a; Taylor and Georghiou, 1979) . この考えに基づくと, 不完全優性を示したチャノコカクモンハマキのテブフェノジド剤及び 2 種ジアミド系殺虫剤抵抗性は, 不完全劣性を示した

他のチョウ目害虫 (例えば, コドリンガのピレスロイド剤抵抗性 (Bouvier et al., 2001) , シロイチモジヨトウのテブフェノジド剤抵抗性 (Jia et al., 2009) , コナガのクロラントラニプロール剤抵抗性 (Guo et al., 2014b)) に比べて, 抵抗性の発達が速いことが示唆される.

我が国におけるジアミド系殺虫剤に対する抵抗性は, 上述したようにチャノコカクモンハマキとコナガ (福田・林川, 2014; 清水ら, 2014) で確認されている. チャノコカクモンハマキ湯日系統では, フルベンジアミド剤及びクロラントラニプロール剤に対して, 2010 年及び 2011 年にそれぞれの LC_{50} 値が常用濃度を上回り, 現場での使用からそれぞれ 4 年及び 2 年で抵抗性が実用上問題のあるレベルに達した. 一方, コナガでは千葉県及び鹿児島県の個体群で, いずれも 2013 年に感受性低下が確認されている (福田・林川, 2014; 清水ら, 2014) . したがって, ジアミド系殺虫剤に対する抵抗性が顕在化した時期は, チャノコカクモンハマキがコナガよりも早いことになる. これには, 両種のジアミド系殺虫剤に対する抵抗性の遺伝様式の違いが関与している可能性もある. すなわち, チャノコカクモンハマキは不完全優性, コナガは完全劣性に近い遺伝様式を示しており (西松, 私信) , 優性の方が劣性よりも抵抗性発達速度が速い (Georghiou and Taylor, 1977a; Taylor and Georghiou, 1979) ことから, チャノコカクモンハマキで早い時期に抵抗性が顕在化した可能性がある.

一般的に, 複数因子よりも単一因子により抵抗性が支配されている方が, 抵抗性遺伝子が拡散しやすいと考えられている. このことは, 殺ダニ剤抵抗性 (Roush and McKenzie, 1987) や, 捕食性ダニ *Metaseiulus occidentalis* (Nesbitt) (ダニ目: カブリダニ科) のピレスロイド剤及びカーバメート剤抵抗性 (Hoy et al., 1980; Roush and Hoy, 1981) に関する研究により支持されている. チャノコカクモンハマキのテブフェノジド剤及び 2 種ジアミド系殺虫剤に対する抵抗性は, 複数因子によって支配されていることが示唆されたことから, 抵抗性遺伝子が拡散しにくく, 牧之原地域のような特定の地域で急速に抵抗性が発達した可能性が考えられる. なお, テブフェノジド剤及び 2 種ジアミド系殺虫剤に対する抵抗性に関与する遺伝子数は不明であるが, Lande (1981) は遺伝子数の解析方法を提案しており, 今後は解析の余地がある.

第5章 総合考察

これまでに、チャノコカクモンハマキの殺虫剤抵抗性については、海外を含めてほとんど調査されていないが、静岡県では過去に数例の感受性低下に関する報告がある。すなわち、1980年代、県内各地のチャハマキで抵抗性の発達が明らかになっていたメソミル剤（カーバメート系）（尾崎・竹島，1984）について、牧之原地域のチャノコカクモンハマキ個体群でも感受性の低下が報告された（白井ら，1988）。1990年代になると、牧之原地域のチャノコカクモンハマキ個体群では、クロルピリホス剤（有機リン系）やフェンプロパトリン剤（ピレスロイド系）など旧来の殺虫剤のみならず、テブフェノジド剤やクロルフルアズロン剤など当時の新規殺虫剤に対しても感受性が低下しつつあることが報告された（小杉，1999）。しかしながら、これらの知見はいずれも断片的であり、本種の殺虫剤抵抗性の全体像は不明のまま今日に至っていた。本研究では、牧之原地域の本種個体群が、典型的な複合抵抗性に陥っており、それまで本種に卓効を示し基幹防除剤として使用されてきた IGR 系殺虫剤及びジアミド系殺虫剤に対しても高度の抵抗性を発達させている実態を明らかにした（第2章及び第3章）。チャノコカクモンハマキの DAH 系 IGR 剤及びジアミド系殺虫剤に対する抵抗性の発達は、本研究によって初めて明らかにされた。次に、本種の抵抗性の発達が顕著であったテブフェノジド剤と2種ジアミド系殺虫剤（第3章）について、その抵抗性の遺伝様式を詳細に検討したところ、いずれも複数因子による不完全優性の遺伝様式を示すことを突き止めた（第4章）。チョウ目害虫の殺虫剤抵抗性について、本種と同様の遺伝様式を示す事例は、コナガのフェントエート剤（有機リン系）に対する抵抗性（宮田，1989）しか知られていないことから、チャノコカクモンハマキの殺虫剤抵抗性の遺伝様式は特異的であることが判明した。本章では、本研究で得られた知見を多面的に考察し、チャノコカクモンハマキの殺虫剤抵抗性の特徴を解析するとともに、牧之原地域の本種個体群が急速かつ複合的な抵抗性を発達させている原因を探りたい。

第2章では、チャノコカクモンハマキに使用されている主要殺虫剤を網羅的に供試して、それらに対する感受性を調査した結果、テブフェノジド剤（DAH系）やフルフェノクスロン剤（BU系）をはじめとする IGR 系殺虫剤に対して、県内各地の個体群が感受性を低下させている

実態が判明した。同時に、牧之原地域の個体群ではピレスロイド剤に対する感受性の低下、さらにはジアミド系のフルベンジアミド剤及びクロラントラニプロール剤に対する感受性の低下も確認された。本研究において、感受性の低下が疑われた殺虫剤数は11に及び、過去の報告（尾崎・竹島，1984；小杉，1999）も含めると15剤に及ぶ。こうしたことから、本種は典型的な複合抵抗性に陥っていると考えられる。ハマキガ科害虫のコードリング（抵抗性を獲得した殺虫剤数：22）やハスオビハマキ（同：9）（APRD，2015）と比較すると、チャノコカクモンハマキの複合抵抗性は世界的な大害虫のコードリングに匹敵し、際立っている。ちなみに、ジアミド系殺虫剤に対する抵抗性発達の確認は、チャノコカクモンハマキが我が国では初めてであり、世界ではコナガに次いで2番目となった（第3章）。同様に、DAH系 IGR 剤に対する抵抗性発達の確認は、チャノコカクモンハマキが我が国で初めての事例となった（第3章）。

殺虫剤抵抗性の発達は、野外の害虫個体群の中にもともと存在している抵抗性遺伝子をもった少数の個体が、殺虫剤による感受性個体の除去を通じて個体群の中に蓄積するプロセスである（Crow，1957）。一般に、殺虫剤抵抗性の発達には、①抵抗性遺伝子の優性度及び頻度等の遺伝的要因、②殺虫剤の常用濃度や残効性等の防除的要因、③害虫の世代数や移動分散等の生物的要因など三つの要因が関わっている（Georghiou and Taylor，1976；Georghiou and Taylor，1977a；Georghiou and Taylor，1977b；浜，1996；FAO，2012；山本，2012）。Table 16 は、FAO（2012）が「薬剤抵抗性管理に関するガイドライン」に示した「薬剤抵抗性の発達に関与する遺伝的、防除的及び生物的要因とその抵抗性発達の可能性」を取りまとめたものである。これらの三つの要因を中心に、チャノコカクモンハマキの殺虫剤抵抗性の特徴を考察したい。

第一の「薬剤抵抗性の発達に関与する遺伝的要因」について、チョウ目害虫における殺虫剤抵抗性の遺伝様式は殺虫剤の種類によって異なるものの、多くは劣性遺伝することが知られている。例えば、コナガの殺虫剤抵抗性の遺伝様式（Table 17）は、多くの場合、劣性である（園田，2015）。また、ハマキガ科害虫で唯一遺伝様式が明らかになっているコードリングの場合も、ピレスロイド剤に対する抵抗性は複数因子による不完全劣性である（Bouvier et al.，2001）。これに対し、チャノコカクモンハ

Table 16. Genetic, operational, and biological factors for resistance development (based on FAO, 2012)

Factor	Potential for resistance development	
	Lower	Higher
Genetic factors		
Occurrence of resistance gene	Absent	Present
Number of resistance mechanisms	One	Several
Gene frequency	Low	High
Dominance of resistance	Recessive	Dominant
Fitness of "R" individuals	Poor	Good
Cross resistance	Negative or none	Positive
Past selection	None	Significant
Modifying genes	Absent	Present
Operational factors		
Activity spectrum of the pesticide	Narrow spectrum	Broad spectrum
Pesticide application rate	Lable rate; heterozygotes killed (If R gene is incompletely dominant)	Less than label rate; heterozygotes survive, More than label rate; only some homozygous resistant individuals survive and reproduce (especially if there is little immigration)
Application coverage	Good	Poor
Systemicity		Effect of factor is variable; may increase of decrease risk of resistance
Treatment frequency	Low	High
Presence of secondary pests	Absent (only the target pest is treated)	Present (not targeted (potential) pests are also treated)
Life stages treated with related pesticides	Single	Multiple
Proportion of population treated		Effect of factor is variable; may increase of decrease risk of resistance
Persistence	Short	Long
Number of crops treated	One	Many
Crop sequence	Crops separated by time or geography	Crops inter-planted; no break between planting; continuous
Pest control tactics	Multiple control tactics (chemical, biological, cultural)	Continuous use of single method or compound
Non target effects	Selective activity, no effect on natural enemies	Non selective, natural enemies also killed
Biological factors		
Population size	Small	Large
Reproductive potential	Low	High
Generation turnover	One or less generations per year	Many generations per year
Type of reproduction	Sexual	Asexual
Dispersal	Little	Much
Seed bank	Large	Small or none
Pesticide metabolism	Difficult	Easy
Number of target sites of the pesticide	Multiple sites	Single, specific
Pest host range	Narrow	Wide

Table 17. Inheritance of resistance to various insecticides in *Plutella xylostella* (based on Sonoda, 2015)

Insecticides	Classification ^a	Inheritance		Reference
		Number of R gene	Dominance	
Phenthoate	Organophosphates	Poly	Incompletely dominant	Miyata, 1989
Fipronil	Phenylpyrazoles	Single	Incompletely recessive	Sayed and Wright, 2001
Permethrin, cypermethrin, decamethrin, fenbalerate	Pyrethroids, Pyrethrins	More than single	Incompletely recessive	Liu et al., 1981
Deltamethrin	Pyrethroids, Pyrethrins	Poly	Incompletely dominant	Bslasubramani et al., 2008
Spinosad	Spinosyns	Single	Incompletely recessive	Zhao et al., 2002; Sayyed et al., 2008
Abamectin	Avermectins, Milbemycins	Single	Incompletely dominant	Sayyed et al., 2004
BT toxin	<i>Bacillus thuringiensis</i> and the insecticidal proteins they produce	Poly	Incompletely recessive	Liang et al., 2003
Teflubenzuron	Benzoylureas (BU)	Single	Incompletely recessive	Tabashnik et al., 1994; Hama et al., 1992
Fufenozide	Diacylhydrazines (DAH)	Poly	Incompletely dominant	Sayed and Wright, 2001
Indoxacarb	Indoxacarb	Single	Recessive	Talekar and Shelton, 1993
Chlorantraniliprole	Diamides	—	Incompletely recessive	Sun et al., 2010
		—	Nearly completely recessive	Sayed and Wright, 2006
		—	Incompletely recessive	Guo et al., 2014
		—	Nearly completely recessive	Nishimatsu, personal communication

^a The IRAC mode of action classification (Sparks and Nauen, 2015).

マキのテブフェノジド剤及びジアミド系殺虫剤に対する抵抗性の遺伝様式は、ともに常染色体性の複数因子による不完全優性であった(第4章)。このように、本種における殺虫剤抵抗性の遺伝様式は、他のチョウ目害虫とは異なっているようである。ただし、コナガで知られているように(Table 17)、殺虫剤の種類によっては抵抗性の遺伝様式が異なる可能性もある。抵抗性遺伝子の優性度については、優性は劣性より抵抗性が発達しやすいとされていることから(Table 16)、チャノコカクモンハマキはコナガやコドリリングよりも抵抗性を発達させやすいと考えられる。例えば、我が国におけるコナガのジアミド系殺虫剤に対する抵抗性は完全劣性遺伝とされ(西松, 私信)、使用を開始してから7年後に明らかな感受性低下が生じているが(福田・林川, 2014; 清水ら, 2014)、チャノコカクモンハマキのジアミド系殺虫剤抵抗性は、フルベンジアミド剤の場合、使用開始後わずか4年(年1回の使用で累積4回)で、クロラントラニプロール剤の場合は使用開始後わずか2年(年1回の使用で累積2回)で確認された(Table 12)。

また、殺虫剤抵抗性に関与する遺伝子が複数存在するより単一である方が抵抗性の面的な拡散は早いと考えられている(Roush and McKenzie, 1987; Hoy et al., 1980; Roush and Hoy, 1981)。例えば、コナガの殺虫剤抵抗性に関与する遺伝子数は、殺虫剤の種類によりさまざまであり(Table 17)、一定の傾向を見いだすことはできない。チャノコカクモンハマキのIGR系殺虫剤及びジアミド系殺虫剤に対する抵抗性は、ともに複数遺伝子に支配されていることから(第4章)、本種の両剤に対する抵抗性は拡散しにくいと考えられる。このことが、両剤に対するチャノコカクモンハマキの抵抗性が牧之原地域などに限定されていた(Table 6, Table 7)原因のひとつかもしれない。

抵抗性遺伝子頻度は抵抗性の発達速度に深く関与しており、初期の頻度が高いほど抵抗性発達の速度は速くなる(Georghiou and Taylor, 1997a)。第3章でも考察したが、チャノコカクモンハマキのジアミド系殺虫剤に対する抵抗性が短期間に発達したのは(Table 12)、抵抗性遺伝子の初期頻度が高かった可能性がある。このことは、フルベンジアミド剤の上市当年(2007年)、牧之原地域から採集した個体群の中に感受性低下が疑われる個体が観察されたことからもうかがえる(Table 3)。

殺虫剤抵抗性発達のメカニズムは、①皮膚透過性の低下、②作用点における殺虫剤感受性の低下、③解毒分解酵素活性の増大、の3つに整理されるが(Brattsten et al., 1986; Scott, 1990)、主要なメカニズムは作用点における

殺虫剤感受性の低下と解毒分解酵素活性の増大のいずれかあるいは両方が関与するとされる(園田, 2012)。チョウ目害虫のIGR系殺虫剤に対する抵抗性発達のメカニズムについては、解毒分解酵素活性の増大が関与するといういくつかの報告がある。殺虫剤の解毒分解に関わる主な酵素としては、チトクローム P450、カルボキシエステラーゼ、グルタチオン転移酵素が知られている(園田, 2012)。シロイチモジトウのDAH系IGR剤(テブフェノジド剤またはメトキシフェノジド剤)(Smagghe et al., 1998; Waldstein and Reissig, 2000; Smagghe et al., 2003; Jia et al., 2009)及びコドリリングのテブフェノジド剤に対する抵抗性(Reyes et al., 2004; Ioriatti et al., 2007)にはいずれもチトクローム P450 が関与し、ハスオビハマキのテブフェノジド剤に対する抵抗性にはカルボキシエステラーゼとグルタチオン転移酵素が関与すると報告されている(Ahmad et al., 2002; Ahmad and Hollingworth, 2004)。このように、チョウ目害虫ではDAH系IGR剤に対する抵抗性発達にはチトクローム P450 をはじめとする解毒分解酵素活性の増大が関与する可能性が高く、チャノコカクモンハマキのIGR系殺虫剤に対する抵抗性(第3章)についても解毒分解酵素活性の増大が関与している可能性がある。一方、コナガのジアミド系殺虫剤に対する抵抗性発達のメカニズムについては、作用点のリアノジン受容体の変異による殺虫剤感受性の低下が関与するという(Trocza et al., 2012; Guo et al., 2014a; Guo et al., 2014b)。しかしながら、最近ではリアノジン受容体遺伝子の発現レベルの低下(Lin et al., 2013; Gong et al., 2014)あるいは増大(Sun et al., 2012)が関与しているという報告もあり、未だ不明な点が多い(園田, 2015)。このように、チャノコカクモンハマキのジアミド系殺虫剤に対する抵抗性(第3章)には作用点の殺虫剤感受性の低下が関与している可能性も考えられる。

殺虫剤の交差抵抗性には、抵抗性発達のメカニズムが密接に関わっている。すなわち、同系統の殺虫剤の作用点は共通する場合が多く、また共通の解毒酵素が働くことが多いことから、しばしば同系統の殺虫剤間で交差抵抗性を示とともに、異系統の殺虫剤間で共通の解毒酵素が働いて交差抵抗性を示すことがある(田付・河野, 2009)。第3章では、チャノコカクモンハマキのDAH系IGR剤及びジアミド系殺虫剤のそれぞれについて、同系統殺虫剤間の交差抵抗性の可能性が考えられた。このような同系統の殺虫剤間の交差抵抗性については、コナガのテブフェノジド剤及びメトキシフェノジド剤(いずれもDAH系IGR剤)(Cao and Han, 2006)や同種のクロラントラニプロール剤及びフルベンジアミド剤(いずれ

もジアミド系殺虫剤 (Wang et al., 2013) でも報告されている。前述したように、チャノコカクモンハマキの IGR 系殺虫剤及びジアミド系殺虫剤に対する抵抗性には、それぞれ解毒分解酵素活性の増大及び作用点の殺虫剤感受性低下が関与する可能性が考えられることから、抵抗性発達のメカニズムが共通する同系統の殺虫剤間で交差抵抗性が生じる可能性がある。また、第3章ではチャノコカクモンハマキのジアミド系殺虫剤と他系統の殺虫剤間で抵抗性が交差している可能性も考えられたが、これについてはジアミド系殺虫剤に対する抵抗性への作用点の感受性低下の関与だけで説明することは難しい。したがって、本種のジアミド系殺虫剤に対する抵抗性には、作用点の感受性低下のみならず解毒分解酵素活性の増大も関与する可能性がある。いずれにしても、本種のジアミド系殺虫剤や IGR 系殺虫剤に対する抵抗性発達のメカニズムについては今後の詳細な解明が必要である。具体的には、次世代シーケンサーによる殺虫剤抵抗性原因遺伝子の探索などが挙げられる。

ところで、殺虫剤抵抗性に交差抵抗性が関与すると、抵抗性は発達しやすいとされている (Table 16)。上述したように、チャノコカクモンハマキの IGR 系殺虫剤及びジアミド系殺虫剤に対する抵抗性には交差抵抗性の関与が疑われることから、本種の殺虫剤抵抗性の発達を助長している可能性がある。

第二の「薬剤抵抗性の発達に関与する防除的要因」について、はじめに、薬剤処理濃度と抵抗性発達の関係について考察する。High dose/refuge strategy (高薬量/保護区戦略) (Gould, 1998; FAO, 2012; 鈴木, 2012a; 鈴木, 2012b) の考え方に基づくと、殺虫剤抵抗性遺伝子が不完全優性で、なおかつ抵抗性遺伝子をヘテロでもつ RS 個体が常用濃度の処理ですべて死亡する場合は、抵抗性が発達しにくく (Table 16)、一方、RS 個体が常用濃度の処理で生存する場合は抵抗性が発達しやすいとされる (Table 16)。チャノコカクモンハマキのテブフェノジド剤及び2種ジアミド剤抵抗性について、抵抗性ホモ RR 個体、RS 個体及び感受性ホモ SS 個体の薬剤濃度-死虫率の関係 (Fig. 4, Fig. 8, Fig. 11) から推察すると、テブフェノジド剤、フルベンジアミド剤及びクロラントラニプロロール剤の常用濃度 (それぞれ 200ppm, 100ppm 及び 50ppm) では、RS 個体を完全に除去できないことがわかる (Fig. 4, Fig. 8, Fig. 11)。このことは、チャノコカクモンハマキがテブフェノジド剤及び2種ジアミド剤に対する抵抗性を発達させやすいことを示している。

二次害虫 (当該害虫のみならず薬剤処理を要する他害虫) の存在の有無も殺虫剤抵抗性の発達に密接に関連し

ており、二次害虫が存在する場合は短期間のうちに抵抗性が発達すると言われている (Table 16)。チャ栽培ではチャノコカクモンハマキの二次害虫としてチャハマキが存在する。静岡県の場合、地域により優占種が異なるものの、両種は混在し、その発生はほぼ同調することから (南川・刑部, 1979)、同一殺虫剤で両種を同時に防除するのが一般的である。このため、チャノコカクモンハマキの発生量が少なくてもチャハマキが多発生した場合は、結果的にチャノコカクモンハマキも殺虫剤による淘汰を受けることになる。チャノコカクモンハマキと同様に牧之原地域のチャハマキでも DAH 系 IGR 剤に対する感受性が低下しつつあることがわかっており (小澤・内山, 2013)、二次害虫のチャハマキを対象として殺虫剤散布回数が増加している可能性もある。こうしたチャ栽培に特有な要因もチャノコカクモンハマキの殺虫剤抵抗性の発達を助長している可能性がある。

害虫に対する残効期間が長い殺虫剤ほど、抵抗性が発達しやすいとされている (Table 16)。チャノコカクモンハマキ防除の基幹剤として使用されてきた IGR 系殺虫剤やジアミド系殺虫剤は、従来の殺虫剤よりも残効期間が長い (内山, 2012)、抵抗性が発達しやすいと言える。事実、チャノコカクモンハマキでは、IGR 系殺虫剤及びジアミド系殺虫剤に対して他剤よりも著しく感受性が低下し (第2章)、高度の抵抗性も発達している (第3章)。さらに、本種の DAH 系 IGR 剤 (テブフェノジド剤とメトキシフェノジド剤) 及びジアミド系殺虫剤 (フルベンジアミド剤) に対する抵抗性発達の速度は、他の殺虫剤よりも速いことが判明しており (第3章)、こうしたことから、これらの殺虫剤では抵抗性が発達しやすいと言える。

農作物の栽培が、長期間にわたり集団で行われるほど、また殺虫剤の散布むらができやすいほど、殺虫剤抵抗性は発達しやすいとされている (Table 16)。チャ栽培はこうした条件にあてはまる。すなわち、チャは常緑の永年性作物で広大な土地で栽培されることが多いことから、虫の世代は途切れることなく連続しており、長期にわたる殺虫剤による連続淘汰がかけられることになる。また、チャ栽培は、我が国においては通常、チャ樹の葉層を 10cm 程度確保していることから葉が重なり合っており (岡野, 2008)、散布むらができやすい。こうした散布むらは殺虫剤の濃度勾配を生むことに繋がり、殺虫剤が十分にかからなかった低薬量の部位では、抵抗性個体が選抜されやすくなる。以上のようなチャ栽培の特殊性も、チャノコカクモンハマキの殺虫剤抵抗性の発達に拍車をかけている可能性がある。

第三の「薬剤抵抗性の発達に関与する生物的要因」について、チャノコカクモンハマキに特徴的と思われる要因は少ない (Table 16) が、個体群サイズの大きさは本種の特徴のひとつである。例えば、本種において IGR 系殺虫剤及びジアミド系殺虫剤に対する抵抗性の発達が顕著であった牧之原地域は、約 7000ha という大規模でまとまった画一的なチャの栽培が行われているとともに、チャノコカクモンハマキ成虫は一晩に 5km 以上飛翔して移動分散する能力を有している (Shirai and Kosugi, 2000) ことから、大きな個体群を形成している可能性が高い。本種の個体群サイズが大きいということは、個体群内の遺伝的多様性が保たれているということでもある。すなわち、チャノコカクモンハマキは特に牧之原地域で巨大な遺伝子プールを形成している可能性があり、こうしたことから、殺虫剤抵抗性遺伝子が出現しやすい可能性がある。

その他の生物的要因のうち、寄主範囲の広さは本種の特徴のひとつである。典型的な複合抵抗性に陥っているチョウ目害虫のうち、コナガはアブラナ科植物に寄生し (Talekar and Shelton, 1993)、コドリガは主にリンゴやナシ等の果樹類に寄生する (van der Geest and Evenhuis, 1991)。それに対して、チャノコカクモンハマキの寄主範囲は、30 科 54 種以上 (本間, 1972; 南川・刑部, 1979) とともに 90 種以上 (梅谷・岡田, 2003) とともに報告されており、食性は極めて広い。寄主範囲が広いほど殺虫剤抵抗性が発達しやすいことから (Table 16)、本種の食性の広さが殺虫剤抵抗性をさらに助長している可能性がある。

チャノコカクモンハマキにおける殺虫剤抵抗性管理 (Comins, 1977; Taylor and Georghiou, 1979; Georghiou, 1983; 鈴木, 2012a; 鈴木, 2012b; 山本, 2012) についても触れておきたい。殺虫剤抵抗性対策のひとつとして、感受性の回復後に殺虫剤を再使用する手法がある。既に殺虫剤抵抗性が発達している場合、その感受性を回復させるには、①感受性個体群の移入があること、または感受性個体の保護区があること、②抵抗性個体の適応度が感受性個体よりも低いこと、③抵抗性が劣性遺伝すること、の三つの条件が重要であるという (Tabashnik et al., 2003; 山本, 2012)。第 2 章において、チャノコカクモンハマキのカーバメート剤及び有機リン剤に対する感受性は、1980 年代～90 年代と比較して回復していることが示唆された。前述したが、チャ栽培は殺虫剤の散布むらができやすいことから、殺虫剤が到達しない部位が感受性個体の保護区として機能していると考えられる。チョウ目害虫ではコナガをはじめシロイチモジヨトウや

Spodoptera littoralis (Boisduval) (チョウ目：ヤガ科) において、抵抗性個体の適応度は感受性個体よりも低いことがわかっている (Gao and Han, 2006; Jia et al., 2009; Smagghe and Degheele, 1997)。また、ナシヒメシクイ *Grapholita molesta* (Busck) (チョウ目：ハマキガ科) のカーバメート剤に対する抵抗性は不完全劣性である (Kanga et al., 2001)。こうしたことから、チャノコカクモンハマキのカーバメート剤や有機リン剤に対する感受性回復 (第 2 章) には、上記の三つの条件が関与している可能性が考えられる。一方、本種の IGR 系殺虫剤 (テブフェノジド剤) 及びジアミド系殺虫剤 (フルベンジアミド剤及びブクロラントラニプロロール剤) に対する抵抗性の遺伝様式は、いずれも不完全優性であったことから (第 4 章)、感受性の回復は期待できないかもしれない。ただし、コナガではジアミド系殺虫剤に対する感受性の回復も報告されている (Wang et al., 2012) ことから、チャノコカクモンハマキにおいて IGR 系殺虫剤及びジアミド系殺虫剤に対して感受性が回復する可能性も残されている。今後は、チャノコカクモンハマキにおいて、これら殺虫剤に対する抵抗性個体の適応度についても調査する必要がある。

以上のように、チャノコカクモンハマキの殺虫剤抵抗性を、抵抗性の発達に関与する遺伝的、防除的及び生物的要因の三つの要因を中心に多面的に考察した。本研究からは、本種の殺虫剤抵抗性の発達に深く関与すると考えられる遺伝的要素としてその遺伝様式や交差抵抗性、防除的要素として殺虫剤の処理濃度、二次害虫 (チャハマキ) の存在、殺虫剤の残効期間、及びチャ栽培の特殊性、生物的要素として本種の個体群サイズの大きさ等の各要素が挙げられた。Table 18 には、チャノコカクモンハマキ及びコナガにおいて IGR 系及びジアミド系殺虫剤を使用した場合の抵抗性発達の可能性を、遺伝的、防除的及び生物的要素 (Table 16; FAO, 2012) のそれぞれについて評価した結果を示した。チャノコカクモンハマキでは抵抗性発達の可能性を判断できた 21 要因のうち、そのほとんどである 14～16 要因が「抵抗性発達の可能性が高い」に該当した。殺虫剤抵抗性が世界的に問題となっているコナガ (APRD, 2015) では 10 要因が「抵抗性発達の可能性が高い」に該当したことから、チャノコカクモンハマキはコナガに匹敵するかそれ以上に殺虫剤抵抗性が発達しやすい害虫だと考えられる。

抵抗性の発達に関与する遺伝的、防除的及び生物的要素のうち、なぜ牧之原地域のチャノコカクモンハマキが急速かつ複合的な抵抗性を発達させているのか、他害虫、他地域、及び他作物ではみられない牧之原地域のチ

Table 18. Potential for resistance development in *Adoxophyes honmai* and *Plutella xylostella* assumes the case of using the IGR and diamide insecticides. (based on FAO, 2012)

Factor	Potential for resistance development	
	<i>Adoxophyes honmai</i>	<i>Plutella xylostella</i>
Genetic factors		
Occurrence of resistance gene	Higher	Higher
Number of resistance mechanisms	Higher	Higher
Gene frequency	Higher	Unknown
Dominance of resistance	Higher	Lower
Fitness of "R" individuals	Unknown	Various
Cross resistance	Higher	Higher
Past selection	Higher	Higher
Modifying genes	Unknown	Unknown
Operational factors		
Activity spectrum of the pesticide	Lower	Lower
Pesticide application rate	Higher	Lower
Application coverage	Higher	Various
Systemicity	Unable to be judged	Unable to be judged
Treatment frequency	Higher	Higher
Presence of secondary pests	Higher	Higher
Life stages treated with related pesticides	Various	Various
Proportion of population treated	Unable to be judged	Unable to be judged
Persistence	Higher	Higher
Number of crops treated	Lower	Lower
Crop sequence	Various (Higher in the Makinohara area)	Various
Pest control tactics	Higher	Higher
Non target effects	Lower	Lower
Biological factors		
Population size	Various (Higher in the Makinohara area)	Various
Reproductive potential	Unable to be judged	Unable to be judged
Generation turnover	Higher	Higher
Type of reproduction	Lower	Lower
Dispersal	Unknown	Higher
Seed bank	Unknown	Unknown
Pesticide metabolism	Unknown	Unknown
Number of target sites of the pesticide	Unknown	Unknown
Pest host range	Higher	Lower
Total number of factors corresponding to "Higher"	14 to 16	10

ヤノコカクモンハマキに特有の要因について以下に整理しておきたい。まず、チャノコカクモンハマキの IGR 系殺虫剤及びジアミド系殺虫剤抵抗性の遺伝様式（いずれも不完全優性（第4章））は、コナガやコドリガなどの他害虫にはみられない特有の要因である。チャは永年性の常緑樹であるとともに牧之原地域では大規模で面的に連続してチャが作付けられていることから、害虫が大きな個体群を形成する中でその世代はリセットされることなく長期にわたって連続した殺虫剤淘汰が実施されることになる。こうした牧之原地域におけるチャ栽培の特

殊性は、他地域及び他作物ではみられない特有の要因である。また、牧之原地域は静岡県及び他府県のチャ産地と比べても以前から殺虫剤散布回数が多いことで知られており、このような高頻度の殺虫剤散布は他地域でみられない特有の要因である。さらに、チャノコカクモンハマキと同調して発生する二次害虫（チャハマキ）の存在は、他害虫及び他作物ではみられない特有の要因である。以上のように、牧之原地域のチャノコカクモンハマキに特有の急速かつ複合的な抵抗性発達には、希有な遺伝様式のほか、チャ栽培の特殊性や高頻度の殺虫剤散布

などが複合的に関与していると考えられた。なお、牧之原地域のチャノコカクモンハマキ個体群の特異性については、同地域の複数のチャ害虫個体群において、他地域ではみられない殺虫剤抵抗性の発達が確認されている事実からも裏付けられる。例えば牧之原地域では、カンザワハダニ *Tetranychus kanzawai* Kishida の複合抵抗性 (刑部, 1973 ; 浜村, 1985) や、天敵における抵抗性の発達としても希な事例であるケナガカブリダニ *Amblyseius longispinosus* (Evans) (浜村, 1986 ; 望月, 1990) , チャ寄生のチャノミドリヒメヨコバイでは初確認されたネオニコチノイド系殺虫剤抵抗性 (小澤, 2009) , 世界初確認事例となったクワシロカイガラムシ *Pseudaulacaspis pentagona* (Targioni) の殺虫剤抵抗性 (小澤, 2010) など、他地域ではみられていない多くの殺虫剤抵抗性の発達が確認されている。

IGR 系殺虫剤及びジアミド系殺虫剤は、土着天敵の保護が可能な選択性殺虫剤であるとともに残効期間も長い (内山, 2012) , 今後もハマキガ類をはじめとしたチョウ目害虫の防除対策において基幹的な役割を担うと予想される。こうしたなか、チャノコカクモンハマキは既に両剤に対して高度抵抗性を発達させている実態が明らかになった。特にジアミド系殺虫剤に対する感受性の低下は、海外のみならず我が国のコナガでも報告されていることから (Troczka et al., 2012 ; Wang and Wu, 2012 ; 福田・林川, 2014 ; 清水ら, 2014) , 今後、同様の抵抗性発達はさまざまな害虫において急速に顕在化し、世界的な問題となる可能性がある。本研究で得られた知見は、チャノコカクモンハマキにとどまらず他害虫の殺虫剤抵抗性対策につながる重要な情報として広く活用できると考えられる。

摘 要

チャの重要害虫であるチャノコカクモンハマキ *Adoxophyes honmai* Yasuda (チョウ目：ハマキガ科) は、幼虫が葉をつづり合わせて巻葉をつくり、多発生時には新芽の生育遅延や収量の低下などの深刻な被害をもたらす。近年、静岡県内の代表的なチャ産地である牧之原地域を中心として、本種が多発生する傾向にあり、その一因として殺虫剤抵抗性の発達が考えられた。そこで、本研究では、静岡県における本種の殺虫剤抵抗性の実態を明らかにするために、県内各地から採集した本種個体群の殺虫剤感受性を検定した。感受性の低下が顕著であった IGR 系殺虫剤及びジアミド系殺虫剤については、抵抗性発達の経過を明らかにするとともに、抵抗性の遺伝様式を明らかにした。そして、得られた知見をもとに、本種の殺虫剤抵抗性の特徴を解析するとともに、牧之原地域の本種個体群が急速かつ複合的な抵抗性を発達させている原因を考察した。

1. 静岡県における殺虫剤感受性の実態

(1) 牧之原地域の個体群

2004 年～08 年にかけて、静岡県牧之原地域の同一箇所からチャノコカクモンハマキ個体群（島田市湯日系統）を採集し、チャの登録殺虫剤の中から本種に適用のある IGR 系殺虫剤、ジアミド系殺虫剤及びその他各種殺虫剤の合計 16 剤について、常用濃度とその 4 倍希釈濃度における殺虫剤感受性を調査した。ジアシルヒドラジン (DAH) 系 IGR 剤のテブフェノジド剤、クロマフェノジド剤及びメトキシフェノジド剤の 3 剤に対する補正死虫率は、2004 年から 2008 年にかけていずれも低くなり、感受性が低下していた。ベンゾイル尿素 (BU) 系 IGR 剤のルフェヌロン剤及びフルフェノクスロン剤では、明らかな感受性の低下はみられなかった。ジアミド系殺虫剤のフルベンジアミド剤に対する死虫率は、2005 年から 2008 年にかけて低くなり、感受性が低下していた。その他各種殺虫剤について、常用濃度における 2004 年と 05 年の死虫率が 90%以上を示したのは、クロルピリホス剤、プロフェノホス剤、クロルフェナビル剤、メソミル剤、スピノサド剤、エマメクチン安息香酸塩剤及びピフェントリン剤の 7 剤であった。また、常用濃度における死虫率が 90%を下回ったのは、アセフェート剤、メチダチオン剤の 2 剤であった。

(2) 県内各地の個体群

2009 年～11 年にかけて、県内各地からチャノコカクモンハマキを合計 9 系統 16 個体群採集し、IGR 系殺虫剤、ジアミド系殺虫剤及びその他各種殺虫剤の合計 12 剤について、常用濃度とその 4 倍希釈濃度における殺虫剤感受性を調査した。テブフェノジド剤及びメトキシフェノジド剤はともに、多くの系統で感受性が低下していたが、その低下程度はテブフェノジド剤で大きかった。一方、フルフェノクスロン剤では多くの系統で感受性が低下していたのに対し、ルフェヌロン剤では感受性が低下した系統はみられなかった。フルベンジアミド剤及びクロラントラニプロール剤については、牧之原地域の個体群のみで感受性の低下がみられた。その他各種殺虫剤 6 種については、ピフェントリン剤に対して、複数の系統で感受性が低下していることが判明した。

2. IGR 系殺虫剤及びジアミド系殺虫剤に対する抵抗性発達の経過

(1) IGR 系殺虫剤

2004 年～11 年の 8 年に渡って、チャノコカクモンハマキ島田市湯日系統の IGR 系殺虫剤 5 種に対する殺虫剤感受性を LC_{50} 値の算出により調査した。湯日系統は、テブフェノジド剤、クロマフェノジド剤及びメトキシフェノジド剤の 3 剤すべてに対して年々抵抗性を発達させ、最終調査年次には LC_{50} 値がそれぞれの常用濃度を上回って実用上問題となる抵抗性レベルに達していることが判明した。なお、これら 3 剤の抵抗性の発達程度については、テブフェノジド剤及びクロマフェノジド剤においては最終調査年次に抵抗性比がそれぞれ 3,443 倍及び 2,177 倍を示したのに対し、メトキシフェノジド剤においては同様に抵抗性比が 294 倍を示し、メトキシフェノジド剤が他の 2 剤に比べて小さかった。ルフェヌロン剤及びフルフェノクスロン剤は、 LC_{50} 値が常用濃度を下回っており、現状では実用上問題のない抵抗性レベルにとどまっていることが判明した。IGR 系殺虫剤抵抗性の発達速度は、テブフェノジド剤では 1 年経過するごとに 1.48 倍、メトキシフェノジド剤では 1.49 倍、ルフェヌロン剤では 1.22 倍、フルフェノクスロン剤では 0.99 倍と推定された。

(2) ジアミド系殺虫剤

2006 年～11 年の 6 年に渡って、チャノコカクモンハマキ島田市湯日系統のジアミド系殺虫剤 2 種に対する殺虫剤感受性を LC_{50} 値の算出により調査した。湯日系統は、

フルベンジアミド剤及びクロラントラニリプロール剤に対して抵抗性を発達させ、最終調査年次には LC_{50} 値がそれぞれの常用濃度を上回って実用上問題となる抵抗性レベルに達していることが判明した。ジアミド系殺虫剤の使用開始年から LC_{50} 値が常用濃度を上回るまでの期間は、フルベンジアミド剤（2007年使用開始）では4年（年1回の使用で累積4回）、クロラントラニリプロール剤（2010年使用開始）では2年（年1回の使用で累積2回）となり、非常に短かった。フルベンジアミド剤抵抗性の発達速度は、1年経過するごとに1.75倍と推定された。

3. IGR系殺虫剤及びジアミド系殺虫剤に対する抵抗性の遺伝様式

(1) IGR系殺虫剤（テブフェノジド剤）

チャノココクモンハマキにおいて殺虫剤抵抗性の発達が顕著であったテブフェノジド剤について、抵抗性の遺伝様式を交配試験によって調査した。テブフェノジド剤に対する LC_{50} 値がそれぞれ 595ppm, 446ppm の抵抗性系統と感受性系統を用いた交配試験の結果、本種のテブフェノジド剤抵抗性は常染色体性の不完全優性の遺伝様式を示すことが示唆された。また、戻し交配試験により、本剤抵抗性は複数因子によって支配されていることが示唆された。

(2) ジアミド系殺虫剤（フルベンジアミド剤及びクロラントラニリプロール剤）

チャノココクモンハマキにおいて殺虫剤抵抗性の発達が顕著であった2種ジアミド系殺虫剤について、抵抗性の遺伝様式を交配試験によって調査した。フルベンジアミド剤に対する LC_{50} 値がそれぞれ 129ppm, 326ppm の抵抗性系統と感受性系統、同様にクロラントラニリプロール剤に対して 48.2ppm, 133ppm の抵抗性系統と感受性系統を用いた交配試験の結果、本種における2種ジアミド系殺虫剤抵抗性はともに常染色体性の不完全優性の遺伝様式を示すことが示唆された。また、戻し交配試験により、2種ジアミド系殺虫剤抵抗性はともに複数因子によって支配されていることが示唆された。

本研究では、チャノココクモンハマキが IGR 系殺虫剤及びジアミド系殺虫剤に対して高度抵抗性を発達させている実態を初めて明らかにするとともに（第2章及び第3章）、その抵抗性の遺伝様式を初めて明らかにした（第4章）。そして、本研究で得られた知見を踏まえて、チャノココクモンハマキの殺虫剤抵抗性を、抵抗性の発達に関与する遺伝的、防除的、生物的要因の三つの要因を中

心に多面的に考察した。本種の殺虫剤抵抗性の発達に関与する遺伝的要因としてその遺伝様式や交差抵抗性、防除的要因として殺虫剤の処理濃度、二次害虫（チャハマキ）の存在、殺虫剤の残効期間、及びチャ栽培の特殊性、生物的要因として本種の寄主範囲の広さ等の各要因が考えられた。さらに、牧之原地域のチャノココクモンハマキに特有の急速かつ複合的な抵抗性発達には、希少な遺伝様式のほか、チャ栽培の特殊性や高頻度の殺虫剤散布などが複合的に関与していると考えられた。本研究で得られた知見は、チャノココクモンハマキにとどまらず他害虫の殺虫剤抵抗性対策につながる重要な情報として広く活用できると考えられる。

Summary

Studies on insecticide resistance of the smaller tea tortrix, *Adoxophyes honmai* Yasuda (Lepidoptera: Tortricidae)

UCHIYAMA, Toru

The smaller tea tortrix, *Adoxophyes honmai* Yasuda (Lepidoptera: Tortricidae), is one of the most destructive lepidopteran pests of tea. The damage caused by the larvae of this species delays the growth of new leaves and reduces yields during an outbreak. For several years, frequent occurrences of *A. honmai* have emerged as a serious problem, particularly in the Makinohara area of Shizuoka Prefecture. Development of resistance to insecticides is generally considered to be the cause of the frequent outbreaks. In this study, I investigated the insecticide susceptibility of *A. honmai* populations collected from tea fields in the Makinohara area of Shizuoka Prefecture and from various other tea-producing areas of Shizuoka Prefecture. I clarified that the development of resistance to insect growth regulators (IGRs) and diamide insecticides caused a remarkable decline in the susceptibility to these insecticides in *A. honmai* collected from Makinohara. Furthermore, I investigated the inheritance of resistance to tebufenozide and two diamides in *A. honmai* by performing crossing experiments between resistant (R) and susceptible (S) strains of *A. honmai* obtained from Shizuoka Prefecture. Finally, I analyzed the characteristic of insecticide resistance in *A. honmai* on the basis of the information obtained in this study and considered the causes why this species of the Makinohara area developed rapid and multiple resistance.

1. Susceptibility of *A. honmai* to various insecticides in Shizuoka Prefecture

(1) *A. honmai* populations collected from Makinohara

Between 2004 and 2008, I investigated the susceptibility of *A. honmai* populations (Shimada-Yui strains) collected from the fields of Shimada-Yui in Makinohara to 16 IGRs, diamides, and other insecticides applied on *A. honmai* of tea plants at registered concentrations and four-times-diluted concentrations. In the Shimada-Yui strains, the corrected mortalities for each of the three diacylhydrazine (DAH) analog IGRs—tebufenozide, methoxyfenozide, and chromafenozide—were lower in 2008 than in 2004. A decline in susceptibility to the three DAH analogs was observed. In the case of benzoylurea (BU) analog IGRs, lufenuron and flufenoxuron, no clear decline of susceptibility was observed between 2004 and 2008. Mortalities of the Shimada-Yui strains due to the two diamides flubendiamide and chlorantraniliprole were lower in 2008 than in 2005. A decline in susceptibility to the two diamides was observed. For the other seven insecticides, chlorpyrifos, profenofos, chlorfenapyr, methomyl, spinosad, emamectin benzoate, and bifenthrin, mortalities of the Shimada-Yui strains for the registered concentrations were more than 90% in 2004 and 2005. In addition, mortalities of the Shimada-Yui strains for registered concentrations of methidathion and acephate were less than 90% in 2004 and 2005.

(2) *A. honmai* populations collected from various tea-producing areas of Shizuoka Prefecture

Between 2009 and 2011, I investigated the susceptibility of *A. honmai* populations (a total of nine strains and 16 populations) collected from various tea-producing areas of Shizuoka Prefecture to 12 IGRs, diamides, and the other insecticides at registered concentrations and four-times-diluted concentrations. In many of the *A. honmai* strains, susceptibility to both tebufenozide and methoxyfenozide decreased, and the degree of decline was higher for tebufenozide. Although the susceptibility of many *A. honmai* strains to flufenoxuron decreased, no strain showed a decrease in susceptibility to lufenuron. Susceptibility to flubendiamide and chlorantraniliprole decreased in only *A. honmai* populations collected from Makinohara. With respect to the other six insecticides, susceptibility to bifenthrin decreased in several *A. honmai* strains.

2. Development of resistance to IGRs and diamides

(1) IGRs

Between 2004 and 2011, I investigated the susceptibility of the Shimada-Yui strains to five IGRs by calculating lethal concentration 50 (LC_{50}). LC_{50} values for all three DAH analogs—tebufenozide, chromafenozide, and methoxyfenozide—showed an annual increase, exceeding each registered concentration in the last investigation year. In addition, the resistance ratio showed a 3,443-fold increase for tebufenozide, a 2,177-fold increase for chromafenozide, and a 294-fold increase for methoxyfenozide. The LC_{50} value for methoxyfenozide was lower than those for the other two insecticides. In contrast, LC_{50} values for the two BU analogs, lufenuron and flufenoxuron, was maintained at a level lower than the registered concentrations. The development rate of resistance to IGRs was estimated to increase by 1.48-, 1.49-, 1.22-, and 0.99-fold per year for tebufenozide, methoxyfenozide, lufenuron, and flufenoxuron, respectively.

(2) Diamides

Between 2006 and 2011, I investigated the susceptibility of the Shimada-Yui strains to two diamides by calculating LC_{50} values. LC_{50} values for both flubendiamide and chlorantraniliprole showed an annual increase, exceeding each registered concentration in the last investigation year. Only four and two years were required for the LC_{50} values of flubendiamide and chlorantraniliprole to exceed the registered concentrations of the diamides in the tea fields, respectively. The development rate of resistance to flubendiamide was estimated to increase by 1.75-fold per year.

3. Inheritance of resistance to an IGR and diamides

(1) IGR (tebufenozide)

I investigated the inheritance of tebufenozide resistance in *A. honmai* by performing crossing experiments between R and S strains obtained from Shizuoka Prefecture. LC_{50} values (ppm) of tebufenozide in the R and S strains were 595 and 4.46, respectively. The results of F_1 and F_1' strains suggested that resistance to tebufenozide was inherited as an autosomal and incompletely dominant trait. Furthermore, the results of F_2 , F_2' , and backcrossed strains showed that the resistance was controlled by polygenic factors.

(2) Diamides (flubendiamide and chlorantraniliprole)

I investigated the inheritance of resistance to diamides in *A. honmai* by performing crossing experiments between R and S strains obtained from Shizuoka Prefecture. LC_{50} values (ppm) for flubendiamide in the R and S strains were 129 and 3.26, respectively. LC_{50} values for chlorantraniliprole in the R and S strains were 48.2 and 1.33, respectively. The results of F_1 and F_1' strains suggested that the resistance to the two diamides was also inherited as an autosomal and incompletely dominant trait. Furthermore, the results of F_2 , F_2' , and backcrossed strains showed that the resistance to the two diamides was controlled by polygenic factors.

In this study, I clarified for the first time not only the high level of resistance to IGRs (Chapter 2 and 3) and diamides but also inheritance of resistance to these insecticides (Chapter 4) in *A. honmai*. I multilaterally considered the insecticide resistance mechanism in *A. honmai* with respect to three factors—genetic, operational, and biological—involved in the development of resistance on the basis of the information obtained in this study. Each factor is considered to play a role in resistance in *A. honmai*. Genetic factors include the inheritance and cross-resistance between insecticides; operational factors include the registered concentrations of the insecticides, presence of secondary pest (*Homona magnanima* Diakonoff), residual activity of the insecticides, and the particularity of tea cultivation; and biological factors include the wide host range. The causes why *A. honmai* of the Makinohara area developed the rapid and multiple resistance was considered to be involved multiply in the rare inheritance, the peculiarity of the tea cultivation, the high-frequency insecticides application, and the other factors. These studies will be able to be used worldwide as important information that leads to insecticide resistance management in other pests not only *A. honmai*.

謝 辞

本論文の取りまとめに際して、懇切な御校閲、御指導及び審査を賜りました静岡大学農学部教授西東 力博士に厚く深謝の意を表します。本研究の遂行にあたり、静岡県農林技術研究所茶業研究センター小澤朗人博士には終始丁寧な御指導と御助言を賜りました。また、静岡大学農学部教授澤田 均博士、岐阜大学応用生物科学部教授土田浩治博士には本論文の審査を賜りました。あわせて心より深謝の意を表します。

本論文の取りまとめにあたり、静岡県農林技術研究所茶業研究センター外側正之博士、同果樹研究センター片山晴喜博士、増井伸一博士には丁寧な御助言と激励を賜りました。あわせて厚く感謝の意を表します。

農研機構中央農業研究センター日本典秀博士には有益な御助言や文献等の貴重な情報をいただきました。また、依頼研究員として同センターで研修させていただいた際には、元同センター本多健一郎博士をはじめ同センターの皆様には多くの御指導と激励をいただきました。ならびに同センターで依頼研究員として研修生活をともにした皆様には普段より激励の言葉をいただきました。あわせて厚く感謝申し上げます。

農研機構果樹茶業研究部門佐藤安志氏にはチャノココクモンハマキ殺虫剤感受性系統を分譲いただくとともに御助言を賜りました。京都府農林水産技術センター農林センター徳丸 晋博士、鹿児島県農業開発総合センター茶業部上室 剛氏にはチャノココクモンハマキの殺虫剤感受性に関する情報や御助言をいただきました。農研機構中央農業研究センター後藤千枝博士には害虫の殺虫剤抵抗性全般に関する貴重な情報や御助言をいただきました。同センター上杉龍士博士には本研究における遺伝様式の解析について御指導いただくとともに御助言を賜りました。京都大学大学院農学研究科准教授刑部正博博士、岡山大学資源植物科学研究所（現宇都宮大学農学部）准教授園田昌司博士、農研機構九州沖縄農業研究センター松村正哉博士、真田幸代博士、奈良県病害虫防除所國本佳範博士、元熊本県農業研究センター生産環境研究所樋口聡志氏、元茨城県農業総合センター園芸研究所横山朋也氏、日本曹達株式会社山本敦司博士には、本研究の遂行にあたり、適切な御助言や励ましの言葉をいただきました。また、農研機構生物機能利用研究部門篠田徹郎博士をはじめ同研究所の皆様には研究遂行の御助言をいただきました。各農薬メーカーの皆様には殺虫剤サ

ンプルの提供や貴重な情報をいただきました。あわせて厚く感謝申し上げます。

元静岡県柑橘試験場長古橋嘉一博士、元同県農業試験場病害虫部長太田光輝博士、同県農林技術研究所茶業研究センター後藤 正博士、鈴木利和博士、勝野 剛博士には温かく励ましていただきました。静岡県病害虫関係の皆様をはじめ同県職員の皆様には普段より本研究の遂行を支えていただきました。あわせて厚く御礼申し上げます。また、本研究において供試虫の採集や交配、殺虫剤感受性検定等、普段から多大な御協力をいただいた静岡県植物防疫協会住川純子氏、故鬼窪多津子氏、株式会社粧源雪緑茶研究所劉 主博士をはじめ研修生諸氏及び静岡県立農林大学校茶業分校の学生諸氏に深く感謝の意を表します。

なお、本研究の成果の一部は農林水産省委託研究プロジェクト「ゲノム情報を活用した農産物の次世代生産基盤技術の開発」のうち「ゲノム情報等を活用した殺虫剤抵抗性管理技術の開発(PRM02)」により実施しました。

最後に、本論文は日頃陰から支えてくれた妻の内山裕美をはじめ家族の協力なくしては作成できなかった。ここに改めて深謝の意を表する。

引用文献

- Abbott, W. S. (1925) A method of computing the effectiveness of an insecticide. *Journal of Economic Entomology* 18: 265–267.
- Ahmad, M. and R. M. Hollingworth (2004) Synergism of insecticides provides evidence of metabolic mechanisms of resistance in the obliquebanded leafroller *Choristoneura rosaceana* (Lepidoptera: Tortricidae). *Pest Management Science* 60: 465–473.
- Ahmad, M., R. M. Hollingworth and J. C. Wise (2002) Broad-spectrum insecticide resistance in obliquebanded leafroller *Choristoneura rosaceana* (Lepidoptera: Tortricidae) from Michigan. *Pest Management Science* 58: 834–838.
- APRD (2015) *Arthropod Pesticide Resistance Database*. Michigan State University. <<http://www.pesticideresistance.com/>> (accessed 2015.05.21)
- Balasubramani, V., A. H. Sayyed and N. Crickmore (2008) Genetic characterization of resistance to deltamethrin in *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) from India. *Journal of Economic Entomology* 101: 1911–1918.
- Bliss, C. I. (1935) The calculation of the dosage-mortality curve. *Annals of Applied Biology* 22: 134–167.
- Bouvier, J. C., R. Buès, T. Boivin, L. Boudinhon, D. Beslay and B. Sauphanor (2001) Deltamethrin resistance in the codling moth (Lepidoptera: Tortricidae): inheritance and number of genes involved. *Heredity* 87: 456–462.
- Brattsten, L. B., C. W. Holyoko, J. R. Leeper and K. F. Raffa (1986) insecticide resistance: challenge to pest management and basic research. *Science* 231: 1255–1260.
- Cao, G. and Z. Han (2006) Tebufenozide resistance selected in *Plutella xylostella* and its cross-resistance and fitness cost. *Pest Management Science* 62: 746–751.
- Comins, H. N. (1977) The management of pesticide resistance. *Journal of Theoretical Biology* 64: 177–197.
- Cordova, D., E. A. Benner, M. D. Sacher, J. J. Rauh, J. S. Sopa, G. P. Lahm, T. P. Selby, T. M. Stevenson, L. Flexner, S. Gutteridge, D. F. Rhoades, L. Wu, R. M. Smith and Y. Tao (2006) Anthranilic diamides: A new class of insecticides with a novel mode of action, ryanodine receptor activation. *Pesticide Biochemistry and Physiology* 84: 196–214.
- Crow, J. F. (1957) Genetics of insect resistance to chemicals. *Annual Review of Entomology* 2: 227–246.
- Dhadialla, T. S., G. R. Carlson and D. P. Le (1998) New insecticides with ecdysteroidal and juvenile hormone activity. *Annual Review of Entomology* 43: 545–569.
- Dunley, J. E., J. F. Brunner, M. D. Doerr and E. H. Beers (2006) Resistance and cross-resistance in populations of the leafrollers, *Choristoneura rosaceana* and *Pandemis pyrusana*, in Washington apples. *Journal of Insect Science* 6: 1–7.
- Ebbinghaus-Kintscher U, P. Luemmen, N. Lobitz, T. Schulte, C. Funke, R. Fischer, T. Masaki, N. Yasokawa and M. Tohnishi (2006) Phthalic acid diamides activate ryanodine-sensitive Ca²⁺ release channels in insects. *Cell Calcium* 39: 21–33.
- FAO (2012) *Guidelines on prevention and management of pesticide resistance*. 55 pp.
- 福田 健・林川修二 (2014) 鹿児島県内におけるコナガのジアミド系殺虫剤に対する感受性低下. 九州病害虫研究会報 60: 75–78. [Fukuda, T. and S. Hayashikawa (2014) Decline in susceptibility to diamide insecticides of the diamondback moth, *Plutella xylostella* L. (Lepidoptera), collected in Kagoshima Prefecture. *Kyushu Plant Protection Research* 60: 75–78.]
- 舟山 健・高橋佑治 (1995) 秋田県におけるリンゴコカクモンハマキのクロルピリホス剤に対する抵抗性. 日本応用動物昆虫学会誌 39: 81–83. [Funayama, K. and Y. Takahashi (1995) Development of Chlorpyrifos resistance in a leafroller moth, *Adoxophyes orana fasciata* Walsingham (Lepidoptera: Tortricidae) in southern Akita Prefecture. *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology* 39: 81–83.]
- Gao, G. C. and Z. J. Han (2006) Tebufenozide resistance selected in *Plutella xylostella* and its cross-resistance and fitness cost. *Pest Management Science* 62: 746–751.
- Georghiou, G. P. (1983) *Pest resistance to pesticides* (Georghiou, G. P. and T. Saito, ed.). Plenum Press, New York, pp 769–792.
- Georghiou, G. P. and C. E. Taylor (1976) *Proceedings 15th International Congress of Entomology*, Washington, D. C., pp 759–785.
- Georghiou, G. P. and C. E. Taylor (1977a) Genetic and biological influences in the evolution of insecticide resistance. *Journal of Economic Entomology* 70: 319–323.
- Georghiou, G. P. and C. E. Taylor (1977b) Operational influences in the evolution of insecticide resistance. *Journal of Economic Entomology* 70: 653–658.

- Gong, W., H. Yan, L. Gao, Y. Guo and C. Xue (2014) Chlorantraniliprole resistance in the diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae). *Journal of Economic Entomology* 107: 806–814.
- Gould, F. (1998) Sustainability of transgenic insecticidal cultivars: integrating pest genetics and ecology. *Annual Review of Entomology* 43: 701–726.
- Guo, L., W. Wang, X. Zhou, Z. Li, S. Liu, P. Liang and X. Gao (2014a) Functional analysis of a point mutation in the ryanodine receptor of *Plutella xylostella* (L.) associated with resistance to chlorantraniliprole. *Pest Management Science* 70: 1083–1089.
- Guo, L., P. Liang and X. Gao (2014b) Novel mutations and mutation combinations of ryanodine receptor in a chlorantraniliprole resistant population of *Plutella xylostella* (L.). *Scientific Reports* 4: 6924
- 浜 弘司 (1996) 殺虫剤抵抗性問題の現状と抵抗性管理. 研究ジャーナル 19: 25–30.
- Hama, H., K. Suzuki and H. Tanaka (1992) Inheritance and stability of resistance to *Bacillus thuringiensis* formulations of the diamondback moth, *Plutella xylostella* (LINNAEUS) (Lepidoptera: Yponomeutidae). *Applied Entomology and Zoology* 27: 355–362.
- 浜村徹三 (1985) チャに寄生するカンザワハダニの水酸化トリシクロヘキシルスズ剤 (プリクトラン) に対する抵抗性発達の地域差. 茶業研究報告 62: 46–51.
- 浜村徹三 (1986) 薬剤抵抗性ケナガカブリダニによる茶園のカンザワハダニの生物的防除に関する研究. 茶業試験場研究報告 21: 121–201.
- 本間健平 (1972) コカクモンハマキの 2 型に関する研究. 盛岡園芸試験場報告 7: 1–31.
- Hoy, M. A., N. F. Knop and J. L. Joos (1980) Pyrethroid resistance persists in spider mite predator. *California Agriculture* 34: 11–12.
- 井上 寛・杉 繁郎・黒子 浩・森内 茂・川辺 湛 (1982) 日本産蛾類大図鑑 第 1 巻: 解説編. 講談社, 東京, 966 pp.
- Ioriatti, C., M. Tasin, P. J. Charmillot, M. Reyes and B. Sauphanor (2007) Early detection of resistance to tebufenozide in field populations of *Cydia pomonella* L.: methods and mechanisms. *Journal of Applied Entomology* 131: 453–459.
- Jia, B., Y. Liu, Y. C. Zhu, X. Liu, C. Gao and J. Shen (2009) Inheritance, fitness cost and mechanism of resistance to tebufenozide in *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). *Pest Management Science* 65: 996–1002.
- Kanga, L. H. B., D. J. Pree, F. W. Plapp Jr. and J. L. van Lier (2001) Sex-linked altered acetylcholinesterase resistance to carbamate insecticides in adults of the oriental fruit moth, *Grapholita molesta* (Lepidoptera: Tortricidae). *Pesticide Biochemistry and Physiology* 71: 29–39.
- 小杉由紀夫 (1998) 農業害虫の薬剤感受性検定マニュアル (17) 茶害虫: チャノコカクモンハマキ, チャハマキ. 植物防疫 52: 48–50. [Kosugi, Y. (1998) Methods for measurement of susceptibility of agricultural insect pests to insecticides (17). The smaller tea tortrix *Adoxophyes honmai* and the oriental tea tortrix *Homona magnanima*. *Plant Protection* 52: 48–50.]
- 小杉由紀夫 (1999) 静岡県島田市におけるチャノコカクモンハマキの薬剤感受性低下. 関東東山病害虫研究会報 46: 123–126. [Kosugi, Y. (1999) Decline in the susceptibility of smaller tea tortrix, *Adoxophyes honmai* to some insecticides in Shimada city, Shizuoka Prefecture. *Annual Report of the Kanto-Tosan Plant Protection Society* 35: 189–190.]
- 小杉由紀夫・太田 充 (2001) クロルフルアズロン剤抵抗性チャハマキに関する研究 (1) 静岡県における抵抗性の実態. 静岡県茶業試験場研究報告 23: 1–6. [Kosugi, Y. and M. Oota (2001) Resistance of oriental tea tortrix, *Homona magnanima* Diakonoff to chlorofluazuron in Shizuoka Prefecture. *Bulletin of the Shizuoka Tea Experiment Station* 23: 1–6.]
- 桑原雅彦 (1977) クロルジメホルム, ジコホル及びフェントエートで淘汰したカンザワハダニの薬剤抵抗性の発達と遺伝様式. 日本応用動物昆虫学会誌 21: 163–168. [Kuwabara, K. (1977) The development and inheritance of resistance in the Kanzawa spider mite, *Tetranychus kanzawai* Kishida, selected with chlordimeform, diclfol and phenthoate. *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology* 21: 163–168.]
- Lande, R. (1981) The number of genes contributing to quantitative variation between and within populations. *Genetics* 99: 541–553.
- Lahm, G. P., T. M. Stevenson, T. P. Selby, J. H. Freudenberger, D. Cordova, L. Flexner, C. A. Bellin, C. M. Dubas, B. K. Smith, K. A. Hughes, J. G. Hollingshaus, C. E. Clark and E. A. Benner (2007) Rynaxypyr™: a new insecticidal anthranilic diamide that acts as a potent and selective ryanodine receptor activator. *Bioorganic & Medicinal Chemistry Letters* 17: 6274–6279.
- Lee, S. Y., H. Park, K. S. Boo, K.-T. Park and S. Cho (2005) Molecular identification of *Adoxophyes honmai* (Yasuda) (Lepidoptera: Tortricidae) based on mitochondrial COI gene sequences. *Molecules and cells* 19: 391–397.
- LeOra Software (2002) *Polo Plus version 2.0*. LeOra Software, Petaluma.

- Liang, P., X.-W. Gao and B.-Z. Zheng (2003) Genetic basis of resistance and studies on cross-resistance in a population of diamondback moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae). *Pest Management Science* 59: 1232–31236.
- Lin, Q., F. Jin, Z. Hu, H. Chen, F. Yin, Z. Li, X. Dong, D. Zhang, S. Ren and X. Feng (2013) Transcriptome analysis of chlorantraniliprole resistance development in the diamondback moth *Plutella xylostella*. *PLOS ONE* 8: e72314.
- 正木隆男 (2014) ジアミド系殺虫剤の作用機構研究. 日本農薬学会誌 39: 161–166. [Masaki, T. (2014) Study for mode of action on diamide insecticides. *Japanese Journal of Pesticide Science*. 39: 161–166.]
- 南川仁博・刑部 勝 (1979) 茶樹の害虫. 日本植物防疫協会, 東京. 322 pp. [Minamikawa, J. and M. Osakabe (1979) *Insect Pests of Tea Plant*. Japan Plant Protection Association, Tokyo. 322 pp.]
- 宮田 正 (1987) コナガの殺虫剤抵抗性発達—現状と対策. 北日本病害虫研究会報 40: 1–5. [Miyata, T. (1987) Development of resistance to insecticides in the diamondback moth—Current status and countermeasures. *Annual Report of the Society of Plant Protection of North Japan* 40: 1–5.]
- 望月雅俊 (1990) チャ園から発見された, ケナガカブリダニの permethrin 抵抗性系統. 日本応用動物昆虫学会誌 34: 171–174. [Mochizuki, M. (1990) A strain of the predatory mite *Amblyseius longispinosus* (Evans) resistant to Permethrin, developing in the tea plantation of Shizuoka Prefecture (Acarina: Phytoseiidae). *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology* 34: 171–174.]
- Mota-Sanchez, D., Wise, J. C., Poppen, R. V. Gut, L. J. and Hollingworth, R. M. (2008) Resistance of codling moth, *Cydia pomonella* (L.) (Lepidoptera: Tortricidae), larvae in Michigan to insecticides with different modes of action and the impact on field residual activity. *Pest. Management Science* 64: 881–890.
- 日本応用動物昆虫学会 (2006) 農林有害動物・昆虫名鑑 増補改訂版. 日本植物防疫協会, 東京. 387 pp.
- 村上芳照・功刀幸博 (2005) 山梨県におけるモモのリンゴコカクモンハマキの交信攪乱剤及び有機リン剤に対する感受性. 関東東山病害虫研究会報 52: 111–114. [Murakami, Y. and Y. Kunugi (2005) Susceptibility of *Adoxophyes orana fasciata* to a mating disruptant and organophosphate insecticides in Yamanashi Prefecture. *Annual Report of the Kanto-Tosan Plant Protection Society* 52: 111–114.]
- 野口 浩 (1998) 昆虫の飼育法 (湯嶋 健ら 編). 日本植物防疫協会, 東京. pp 91–96. [Noguchi, H. (1998) *Rearing method of insects* (Yushima Takeshi et al., ed.). Japan Plant Protection Association, Tokyo, pp 91–96.]
- 岡野邦夫 (2008) 茶大百科 II. 農文協, 東京. pp 19–22.
- 刑部 勝 (1973) カンザワハダニの薬剤抵抗性に関する研究. 茶業試験場研究報告 8: 1–95.
- 尾崎 丞・竹島節夫 (1984) 静岡県中部地域におけるチャハマキのランネート感受性低下と薬剤の防除効果について. 関東東山病害虫研究会報 31: 171–172. [Ozaki, S. and S. Takeshima (1994) Decline in the susceptibility of *Homona magnanima* to methomyl and its chemical control in the middle part of Shizuoka Prefecture. *Annual Report of the Kanto-Tosan Plant Protection Society* 31: 171–172.]
- 小澤朗人 (2009) 茶園のチャノミドリヒメヨコバイに対するネオニコチノイド系殺虫剤の防除効果の低下. 関東東山病害虫研究会報 56: 107–109. [Ozawa, A. (2009) Decline of control effects of neonicotinoid insecticides against tea green leafhopper, *Empoasca onukii* Matsuda, in tea fields. *Annual Report of the Kanto-Tosan Plant Protection Society* 56: 107–109.]
- 小澤朗人 (2010) チャ寄生クワシロカイガラムシの薬剤感受性. 日本応用動物昆虫学会誌 54: 205–207. [Ozawa, A. (2010) Insecticide susceptibility of the white peach scale, *Pseudaulacaspis pentagona* (Targioni) (Homoptera: Diaspididae), infesting tea trees. *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology* 54: 205–207.]
- 小澤朗人・内山 徹 (2013) 静岡県の茶園から 2004 年～2008 年に採集されたチャハマキの薬剤感受性. 関東東山病害虫研究会報 60: 139–142. [Ozawa, A. and T. Uchiyama (2013) Susceptibility to 12 Insecticides in the Oriental Tea Tortrix, *Homona magnanima* Diakonoff (Lepidoptera: Tortricidae), Collected at Tea Fields in Shizuoka Prefecture, Japan from 2004 to 2008. *Annual Report of the Kanto-Tosan Plant Protection Society* 60: 139–142.]
- Reyes, M., J. C. Bouvier, T. Boivin, B. Sauphanor and E. Fuentes-Contreras (2004) Susceptibilidad a insecticidas y actividad enzimática en *Cydia pomonella* L. (Lepidoptera: Tortricidae) proveniente de tres huertos de manzano de la region del Maule, Chile. *Agricultura Técnica* 64: 229–237.
- Rodríguez, M., T. Marques, D. Bosch and J. Avilla (2011) Assessment of insecticide resistance in eggs and neonate larvae of *Cydia pomonella* (Lepidoptera: Tortricidae). *Pesticide Biochemistry and Physiology* 100: 151–159.
- Roush, R. T. and B. A. Croft (1986) Experimental population genetics and ecological studies of pesticide resistance in insects and mites. In: *Pesticide resistance: strategies and tactics for*

- management. National Academy Press, Washington, D.C., pp 257–270.
- Roush, R. T. and J. A. McKenzie (1987) Ecological genetics of insecticide and acaricide resistance. *Annual Review of Entomology* 32: 361–380.
- Sauphanor, B. and J. C. Bouvier (1995) Cross-resistance between benzoylureas and benzoylhydrazines in codling moth, *Cydia pomonella* L. *Pesticide Science* 45: 369–375.
- Sayyed, A. H. and D. J. Wright (2001) Cross-resistance and inheritance of resistance to *Bacillus thuringiensis* toxin Cry1Ac in diamondback moth (*Plutella xylostella* L.) from lowland Malaysia. *Pest Management Science* 57: 413–421.
- Sayyed, A. H., D. Omar and D. J. Wright (2004) Genetics of spinosad resistance in a multi-resistant field-selected population of *Plutella xylostella*. *Pest Management Science* 60: 827–832.
- Sayyed, A. H. and D. J. Wright (2004) Fipronil Resistance in the Diamondback Moth (Lepidoptera: Plutellidae): Inheritance and Number of Genes Involved. *Journal of Economic Entomology* 97: 2043–2050.
- Sayyed, A. H. and D. J. Wright (2006) Genetics and evidence for an esterase-associated mechanism of resistance to indoxacarb in a field population of diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae). *Pest Management Science* 62: 1045–1051.
- Sayyed, A. H., S. Saeed, M. Noor-ul-ane and N. Crickmore (2008) Genetic, Biochemical, and Physiological Characterization of Spinosad Resistance in *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae). *Journal of Economic Entomology* 101: 1658–1666.
- Scott, J. G. (1990) Investigating mechanisms of insecticide resistance: methods, strategies, and pitfalls. In: *Pesticide resistance in arthropods*. (R. T. Roush and B. E. Tabashnik eds.) New York: Chapman and Hall, pp 39–57.
- Sun, J., P. Liang and X. Gao (2010) Inheritance of resistance to a new non-steroidal ecdysone agonist, fufenozide, in the diamondback moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae). *Pest Management Science* 66: 406–411.
- Sun, L., D. Yang, C. Rui, L. Cui and H. Yuan (2012) The effect of chlorantraniliprole to the mRNA expression of ryanodine receptor gene in diamondback moth. *Chinese Journal of Pesticide Science* 14: 110–116.
- 清水 健・大谷 徹・河名利幸・遠藤正樹 (2014) 千葉県産コナガ個体群のジアミド系殺虫剤に対する感受性. 関東東山病害虫研究会報 61: 137–140. [Shimizu, K., T. Ootani, T. Kawana and M. Endo (2014) Susceptibility to diamide insecticides in four local populations of the diamondback moth, *Plutella xylostella* in Chiba Prefecture. *Annual Report of the Kanto-Tosan Plant Protection Society* 61: 137–140.]
- 白井 満・小林久俊・伊藤善文・堀田 柏・竹島節夫 (1988) 静岡県におけるチャハマキに対するランネートの感受性低下について. 関東東山病害虫研究会報 35: 189–190. [Shirai, M., H. Kobayashi, H. Ito, K. Hotta and S. Takeshima (1988) Decline in the susceptibility of *Homona magnanima* Diaknoff to methomyl in Shizuoka Prefecture. *Annual Report of the Kanto-Tosan Plant Protection Society* 35: 189–190.]
- Shirai, Y. and Y. Kosugi (2000) Flight activity of the smaller tea tortrix, *Adoxophyes honmai* (Lepidoptera: Tortricidae). *Applied Entomology and Zoology* 35: 459–466.
- 静岡県病害虫防除所 (2015) 病害虫発生注意報・警報一覧 (～平成27年5月). <http://www.agri-exp.pref.shizuoka.jp/boujo/boujohp/tyuuihouitiran.pdf>. 2015年6月20日閲覧.
- Smaghe, G. and D. Degheele (1997) Comparative toxicity and tolerance for the ecdysteroid mimic tebufenozide in a laboratory and field strain of the cotton leafworm. *Journal of Economic Entomology* 90: 278–282.
- Smaghe, G., T. S. Dhadialla, S. Derycke, L. Tirry and D. Degheele (1998) Action of ecdysteroid agonist tebufenozide in susceptible and artificially selected beet armyworm. *Pesticide Science* 54: 27–34.
- Smaghe, G., S. Pineta, B. Carton, P. Del Estal, F. Budia and E. Viñuela. (2003) Toxicity and kinetics of methoxyfenozide in greenhouse-selected *Spodoptera esigua* (Lepidoptera: Noctuidae). *Pest Management Science* 59: 1203–1209.
- Smirle, M. J., D. T. Lowery and C. L. Zurowski (2002) Resistance and cross-resistance to four insecticides in populations of obliquebanded leafroller (Lepidoptera: Tortricidae). *Journal of Economic Entomology* 95: 820–825.
- 園田昌司 (2012) 殺虫剤抵抗性機構の解析と今後の課題. *植物防疫* 66: 162–167.
- 園田昌司 (2015) アブラナ科作物の害虫コナガの殺虫剤抵抗性—海外の事例を中心に—. *農業及び園芸* 90: 446–455.
- Sparks, T. C. and R. Nauen (2015) IRAC: Mode of action classification and insecticide resistance management. *Pesticide Biochemistry and Physiology* 121: 122–128.
- Stone, B. F. (1968) A formula for determining degree of dominance in cases of mono factorial inheritance of resistance to chemicals. *Bulletin of the World Health Organization* 38: 325–326.

- 鈴木芳人 (2012a) 殺虫剤抵抗性管理の原理. 植物防疫 66: 380–384. [Shimizu, Y. (2012a) Principles of insecticide resistance management. *Plant Protection* 66: 380–384.]
- 鈴木芳人 (2012b) 殺虫剤抵抗性の発達をどう制御するか. 日本農薬学会誌 37: 405–408. [Suzuki, Y. (2012b) How to manage insecticide resistance. *Japanese Journal of Pesticide Science*. 37: 405–408.]
- Tabashnik, B. E., N. Finson, F. R. Groeters, W. J. Moar, M. W. Johnson, K. Luo and M. J. Adang (1994) Reversal of resistance to *Bacillus thuringiensis* in *Plutella xylostella*. *Proceedings of the National Academy of the United States of America* 91: 4120–4124.
- Tabashnik, B. E., Y. Carière, T. J. Dennehy, S. Morin, M. S. Sisterson, R. T. Roush, A. M. Shelton and J.-Z. Zhao (2003) Insect resistance to transgenic Bt crops: lessons from the laboratory and field. *Journal of Economic Entomology* 96: 1031–1038.
- Tabata, J., H. Noguchi, Y. Kainoh, F. Mochizuki and H. Sugie (2007) Behavioral response to sex pheromone-component blends in the mating disruption-resistant strain of the smaller tea tortrix, *Adoxophyes honmai* Yasuda (Lepidoptera: Tortricidae), and its mode of inheritance. *Applied Entomology and Zoology* 42: 675–683.
- Talekar, N. S. and A. M. Shelton (1993) Biology, ecology, and management of the diamondback moth. *Annual Review of Entomology* 38: 275–301.
- Tamaki, Y (1991) Tortricid in tea. In *Tortricid Pests: Their Biology, Natural Enemies and Control* (L.P.S. van der Geest and H.H. Evenhuis eds.). Elsevier, Amsterdam, pp 541–551.
- 田付貞洋・河野義明 編者 (2009) 最新応用昆虫学. 朝倉書店, 東京. 253 pp.
- Taylor, C. E. and G. P. Georghiou (1979) Suppression of insecticide resistance by alteration of gene dominance and migration. *Journal of Economic Entomology* 72: 105–109.
- Tohnishi, M., H. Nakao, T. Furuya, A. Seo, H. Kodama, K. Tsubata, S. Fujioka, H. Komada, T. Hirooka and T. Nishimatsu (2005) Flubendiamide, a novel insecticide highly active against lepidopterous insect pests. *Journal of Pesticide Science* 30: 354–360.
- Trocza, B., C. T. Zimmer, J. Elias, C. Schorn, C. Bass, T. G. Davies, L. M. Field, M. S. Williamson, R. Slater and R. Nauen (2012) Resistance to diamide insecticides in diamondback moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) is associated with a mutation in the membrane-spanning domain of the ryanodine receptor. *Insect Biochemistry and Mol Biocellular Biology* 42: 873–880.
- Tsukamoto, M. (1963) The log dosage-probit mortality curve in genetic researches of insect resistance to insecticide. *Botyu-Kagaku*. 28: 91–98.
- 打土井利春・森 雄三・朝比奈一也 (1994) 静岡県におけるチャハマキのベンゾイルフェニル尿素系殺虫剤に対する感受性低下. 関東東山病虫害研究会報 41: 261–263. [Uchidoi, T., Y. Mori and K. Asahina (1994) Decline in the susceptibility of oriental tea tortrix to benzoyl phenyl urea insecticides in Shizuoka Prefecture. *Annual Report of the Kanto-Tosan Plant Protection Society* 41: 261–263.]
- 内山 徹 (2012) 各種薬剤のチャノココクモンハマキに対する残効期間. 関西病虫研報 54:151–154. [Uchiyama, T. (2012) Residual activity of various insecticides against the smaller tea tortrix, *Adoxophyes honmai* Yasuda. *Annu. Rep. Kansai Plant Prot.* 54:151–154.]
- 内山 徹・小澤朗人・劉 主 (2013) 静岡県のチャ園に生息するチャノココクモンハマキの薬剤感受性とジアシルヒドラジン系 IGR 剤に対する薬剤抵抗性. 日本応用動物昆虫学会誌 57: 85–93. [Uchiyama, T., A. Ozawa and J. Yoo (2013) Susceptibility and resistance to diacylhydrazine analog insect growth regulator insecticides in the smaller tea tortrix, *Adoxophyes honmai* Yasuda (Lepidoptera: Tortricidae), collected in tea fields in Shizuoka Prefecture, Japan. *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology* 57: 85–93.]
- Uchiyama, T. and A. Ozawa (2014) Rapid development of resistance to diamide insecticides in the smaller tea tortrix, *Adoxophyes honmai* (Lepidoptera: Tortricidae), in the tea fields of Shizuoka Prefecture, Japan. *Applied Entomology and Zoology* 49: 529–534.
- 内山 徹・小澤朗人 (2015) チャノココクモンハマキ (チョウ目: ハマキガ科) におけるテブフェノジド剤抵抗性の遺伝様式. 日本応用動物昆虫学会誌 59: 127–131. [Uchiyama, T. and A. Ozawa (2015) Inheritance of tebufenozide resistance in the smaller tea tortrix, *Adoxophyes honmai* (Lepidoptera: Tortricidae). *Applied Entomology and Zoology* 59: 127–131]
- 梅谷献二・岡田利承 編集 (2003) 日本農業害虫大辞典. 全国農村教育教会, 東京. 1203 pp.
- van der Geest, L. P. S. and H. H. Evenhuis (eds.) (1991) *Tortricid pests: their biology, natural enemies and control*. World crop pests 5. Elsevier, Amsterdam. 808 pp.
- Waldstein, D. E. and W. H. Reissig (2000) Synergism of tebufenozide in resistant and susceptible strains of obliquebanded leafroller

- (Lepidoptera: Tortricidae) and resistance to new insecticides. *Journal of Economic Entomology* 93: 1768–1772.
- Wang, X. L., X. Y. Li, A. D. Shen and Y. D. Wu (2010) Baseline susceptibility of the diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae) to chlorantraniliprole in China. *Journal of Economic Entomology* 103: 843–848.
- Wang, X. L. and Y. D. Wu (2012) High levels of resistance to chlorantraniliprole evolved in field populations of *Plutella xylostella*. *Journal of Economic Entomology* 105: 1019–1023.
- Wang, X. L., S. Wu, Y. Yang and Y. D. Wu (2012) Molecular cloning characterization and mRNA expression of a ryanodine receptor gene from diamondback moth, *Plutella xylostella*. *Pesticide Biochemistry and Physiology* 102: 204–212.
- Wang, X. L., S. K. Khakame, C. Ye, Y. Yang and Y. D. Wu (2013) Characterisation of field-evolved resistance to chlorantraniliprole in the diamondback moth, *Plutella xylostella*, from China. *Pest Management Science* 69: 661–665.
- 山本敦司 (2012) 持続的な害虫制御に向けた殺虫剤抵抗性マネジメントの課題. 日本農薬学会誌 37: 392–398. [Yamamoto, A. (2012) Problems of the insecticide resistance management for sustained insect pest control. *Japanese Journal of Pesticide Science*. 37: 392–398.]
- Zhao, J.-Z., Y.-X. H. L. Collins, L. Gusukuma-Minuto, R. F. L. Mau, G. D. Thompson and A. M. Shelton (2002) Monitoring of characterization of diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae) resistance to spinosad. *Journal of Economic Entomology* 95: 430–436.

静岡県農林技術研究所 〒438-0803 静岡県磐田市富丘 678-1
電話(0538) 35-7211

茶業研究センター 〒439-0002 菊川市倉沢 1706-11
電話(0548) 27-2880

果樹研究センター 〒424-0101 静岡市清水区茂畑
電話(054) 376-6150

伊豆農業研究センター 〒413-0411 賀茂郡東伊豆町稲取 3012
電話(0557) 95-2341

森林・林業研究センター 〒434-0016 浜松市浜北区根堅 2542-8
電話(053) 583-3121

平成 29 年 3 月 9 日 印刷
平成 29 年 3 月 31 日 発行

〒438-0803 静岡県磐田市富丘 678-1

編集兼
発行者

静岡県農林技術研究所

電話(0538) 35-7211

住所 袋井市新屋 4 丁目 5-2

印刷所

名称 松本印刷株式会社 袋井営業所

電話 (0538) 43-6300