

特集：温暖化による害虫への影響

昆虫の温度反応と分布域の変化

桐 谷 圭 治

はじめに

最後の氷河期から1万年の間に地球は約5℃暖かくなったのに比べ、現在の温暖化はその10～100倍の早さで進行している。産業革命以来現在までにCO₂濃度は270～280 ppmから364 ppmまで32%増えた。さらに少なくとも数十年以内に2倍になることは間違いない。過去100年間(1906～2005)に世界の平均気温が長期的に0.74(0.56～0.92)℃上昇し、最近50年間の平均気温の上昇の長期傾向は、過去100年のほぼ2倍の速さで進み、今世紀末までにさらに1.8～4℃(低い確率では6.4℃)上昇すると予測されている。日本では同じ期間に1.3～4.7℃上昇すると環境省は予測している。

IPCCが設立された1988年に、日本気象研究会は「日本における気候影響。利用研究の課題」というタイトルの特集号を企画した。そのとき筆者が書いた「昆虫相への気候変化の影響」が、日本での最初の「地球温暖化と昆虫」に関する論文となった。この論文の科学的ベースは昆虫の発育ゼロ点と有効積算温度であった(桐谷, 1988)。2010年には「地球温暖化と昆虫」(桐谷・湯川編, 2010)が上梓され、我が国でのこの分野の研究が総括されるまでになった。

日本政府が策定した第3次生物多様性戦略でも、生物多様性を脅かすものとして、①人間活動や開発による危機、②里地里山などにおける人間活動の縮小による危機、③人間によりもち込まれたものによる危機、そして第4の危機として地球温暖化が上げられるに至った(環境省, 2007)。

CO₂の分布は地域差もなく偏りはないが、それによる気候変動は一樣でなく地域差も大きい。またその影響が、対象によってすぐ現れるものや、数百年かかるものもある(Shaver et al., 2000)。地球の温暖化は大気中のCO₂濃度の上昇による。したがって昆虫への影響は、①CO₂濃度上昇が植物への影響を通して与える間接的影響で、その直接的影響は無視できる。②温度上昇の直

接的影響としては、分布圏の北への拡大、越冬生存率の上昇、春の出現期の早期化、年間世代数の増加等が考えられる。間接的影響としては、昆虫と寄主植物や天敵との生活史の同時性のずれや、競争種との力関係の変化をもたらす。これらの種間関係の変化によって時には大発生したり絶滅したりすることも予想される。したがって植物—植食性昆虫—肉食性昆虫(天敵)と、食物連鎖を一段上るごとにその動向の予測はますます困難になる(桐谷, 2001)。

変温動物である昆虫は温度の変化に極めて敏感である。環境変化が許容範囲を超える場合、「その場所での適応・進化」、「生息できる場所への移動」のいずれかで対応ができなければ、「絶滅」することになる。温度に対する反応は、一樣ではなく、種特異的とすら言える。また高CO₂がもたらす食物(植物)の質的变化、昇温に伴う降雨量の変化や干ばつ、これらに基づく生物間の相互関係の変化等が加わるため、地球温暖化の影響の評価は決して容易ではない。そのため我々は個々のケーススタディを通じて、少しでも評価の普遍性を高めたいと努力しているのである。

今回の特集号では、藤崎氏には、現在ナガサキアゲハとともに北進が顕著なミナミアオカメムシが温暖化で直面する高温障害を、湯川氏には植物と昆虫の温度反応の違いがもたらす両者の生活史の同時性のずれの問題を、森本氏には温暖化とともに生物多様性を脅かすもう一つの駆動要因、害虫の侵入と温暖化の問題を、五味氏には分布拡大や昇温に伴う有効量量の増加に、世代数や休眠誘導の光周反応の変化を通じて適応する侵入昆虫を扱っていただいた。榊原氏には、ウイルス病の重要ベクターのアブラムシへの高温・高CO₂の一筋縄ではない影響を総覧していただいた。そして最後に宮井氏にアブラムシを中心とした虫媒性ウイルスの伝播機構を温度との関連で分析し、その将来展望を語ってもらった。

I 分布域の変化

1℃の上昇は緯度で100 km、高度で150 mの違いで、2100年末に予想される4℃の上昇は、400 km(高度で600 m)の移動に相当する。北半球では過去50年間に動植物は、北へ6.1 km/10年、高度は6.1 m/10年、生

Global Warming and Insect Pests : Thermal Responses and Range Expansions. By Keizi Kiritani

(キーワード：高温障害、発育ゼロ点、CO₂ガス、有効積算温度、寄生性天敵)

物現象は 2.3 ~ 5.1 日/10 年早くなっているという (PARMESAN and YOHE, 2003 ; ROOT et al., 2003 ; THUILLER, 2007)。

日本のカメムシ類では、ミナミアオカメムシ *Nezara viridula*, ツヤアオカメムシ *Glaucias subpunctatus*, キマダラカメムシ *Erthesina fullo*, シロヘリクチブトカメムシ *Andrallus spinidens*, ミナミトゲヘリカメムシ *Paradasynus spinosus*, ヨコヅナサシガメ *Agriosphodrus dohrni* 等々, 熱帯, 亜熱帯起源だと考えられるカメムシの北上が見られている (友国雅章, 私信)。事実, 私の住む東伊豆でもシロヘリクチブトカメムシとミナミアオカメムシ以外は見られる。ミナミアオカメムシは既に関東圏にまで分布が及んでいる。

南西諸島ではツمامラサキマダラ *Euploea mulciber*, 九州ではタテハモドキ *Junonia almana*, 中国と近畿ではミカドアゲハ *Graphium doson*, 東北地方南部ではウラギンシジミ *Curetis acuta* とムラサキシジミ *Narathura japonica* が北進あるいは東進している。また関西地方以南に分布していたナガサキアゲハ *Papilio memnon* やムラサキツバメ *Narathura bazalus*, ツマグロヒョウモン *Argyreus hyperbius* 等が最近関東地方に進出した。また秋田県あたりを北限にしていたクロアゲハ *Papilio pro-*

tenor とヤマトシジミ *Zizeeria maha* が青森でも見られるようになった (石井, 2006)。

日本と欧米での昆虫の水平, 垂直移動と出現日の変化については, 表-1 に示した。種, 地形, 期間によって同じ種, もしくは分類群でも影響が異なることが読み取れる。昆虫はその生存を植物に依存している。ところが自然植生の移動速度は温暖化の速度についていけない。そのため昆虫の北進も寄主植物の分布によって制限される。チョウも北上するに従って, 北上スピードの遅い寄主植物の分布限界に近づき, 新たな寄主への転換ができなければ, 寄主植物の存否が北上分布の限界を決めるだろう。しかし作物の場合はその移動は人に頼っているの で温暖化速度とのギャップはない。自然の昆虫と作物の害虫を扱う場合の相違点である。

温暖化に伴う昆虫の分布域の変化には, 分布域の北への拡大の場合と, 分布域全体の北への転移がある。後者の場合は分布南限も北上する。高地に生息する種ではこのパターンの分布域の変化が見られる場合が多い。

II 昆虫の積算温度法則と高温障害

個々の種ごとに温暖化の影響を見る研究は不可欠であるが, このようなボトムアップの研究だけに頼っていて

表-1 温暖化による昆虫の 10 年単位の移動距離と出現日の早まり

移動	種類	変化/10 年	調査年数	報告者	
水平北方向	ヒョウモンモドキの 1 種	9.2 km	100	PARMESAN, 1996	USA
	キマダラジャノメ	1.6 ~ 27.1 km	55	HILL et al., 1999	UK
	22 種非移動性チョウ	3.5 ~ 24 km	100	PARMESAN et al., 1999	EU
	シャチホコガの 1 種	27.2 km	32	BATTISTI et al., 2005	イタリア
	4 種チョウ	36.8 ~ 52.6 km	19	FRANCO et al., 2006	UK
	ナガサキアゲハ	11.7 km	60	北原, 2008	日本
	ナガサキアゲハ	245.9 km	最近 17 年間では	北原, 2008	日本
	ミナミアオカメムシ	29.8 km (東九州)	47	YUKAWA et al., 2007	日本
	ミナミアオカメムシ	17.9 km (西九州)	37	YUKAWA et al., 2007	日本
ミナミアオカメムシ	18.9 km (近畿)	37	MUSOLIN, 2007	日本	
垂直高所へ	ヒョウモンモドキの 1 種	12.4 m	100	PARMESAN, 1996	USA
	シャチホコガの 1 種	34.3 ~ 71.9 m	32	BATTISTI et al., 2005	イタリア
	4 種チョウ	68.4 ~ 78.9 m	19	FRANCO et al., 2006	UK
	高山チョウ類	57.1 m	35	MARRIS, 2007	スペイン
出現の早期化	5 種アブラムシ	1.2 ~ 2.4 日	25	FLEMING and TATCHELL, 1995	UK
	37 種トンボ, カゲロウ	0.8 日	40	HASSALL et al., 2006	UK
	ゲンジボタル	18 日	11	紙谷, 2010	日本
	ミンミンゼミ*	6 日	17	紙谷, 2010	日本
	23 種チョウ	7.7 日	31	MATTHEW et al., 2003	USA
	チョウ類	1.7 日	20	MALLIS and WAAY, 2006	オランダ
	104 種小ガ類	6.4 日	18	KUCHLEIN and ELLIS, 1997	オランダ

*ニイニイゼミ, クマゼミ, アブラゼミ, ヒグラシ, シオカラトンボ, モンシロチョウの初見日は変わらず (桐谷・湯川編 (2010) より)。

は種数の多い昆虫では、温暖化の進行スピードについていけない。昆虫の発育ゼロ点 (T_o) と有効積算温度 (K) は、昆虫の世代数や出現期等の予測に欠かせないパラメータである。桐谷 (1997) が「日本産昆虫・ダニ・線虫の発育零点と有効積算温度」を農環研資料として公開してから 10 年余を経過した。現在、種数で 570 種、同種についての複数の報告数値 (卵, 幼虫, 蛹別, 報告者, 産地等) を数えると 2,400 に達する*。イネの害虫ニカメイガ, *Chilo suppressalis* では 8 編の研究論文が, 30 件の T_o 値を報告している。一つの種についての T_o と K を知るためには、少なくとも五つの異なる温度設定、昆虫 (寄生者では寄主も) の飼育と発育の連日観察、生存率や産卵数の測定、結果の集計、計算等の経費を考えるとかなりの予算が必要である。1 種につき 2 年, 50 万円/年としても決して過大な見積もりではない。仮に $50 \text{ 万} \times 570 \text{ 種} \times 2 = 5 \text{ 億} 7,000 \text{ 万円}$ となり, これだけの情報がせいぜい発生予察に用いられた程度で, 大部分は眠っている。そこで, 本格的な出番がなかった研究資料を利用してトップダウン的アプローチを試みた。

昆虫と温度の関係は, 最も基本的な生理現象である。それにもかかわらず, いまだに不明なことも多い。有効積算温度法則は (T_o を上回る有効温度) $\times$ (発育日数) = 一定 (K) という前提のもと, 温度と発育速度 ($1/\text{発育日数}$) の関係の回帰直線を外挿して T_o を求める。直線回帰から外れる高温域のポイントを無視するか, 加えるかによって, 回帰直線の傾きが変わり, 通常, 省くと T_o は高く, 加えると低くなる。上式の関係から T_o と K は相補的に動くため, T_o を低く推定しても K が大きくなるだけで, 世代数の推定やおよその発生日の予測には大きな支障は起こらない。実際, 同一種についての T_o , K の値が報告者によって異なるのは普通で, 減多に同じ数値が示されることはない。ここでは, 発育段階, 性, 産地, 餌の種類を無視して, すべての T_o の値を種別にまとめて, その平均値を用いることにした。

T_o を求める過程では, 高温域で直線回帰から外れる点を高温障害として除く。しかし発育速度が低下しだす温度 (最短発育温度) (桐谷・湯川編, 2010) より低い温度で産卵数の減少や, 生存率の低下等が見られる場合も多い。ここで言う高温障害は, 報告者の主観的判断によっている。また研究事例では発育阻害を避ける温度を採用しているのが普通である。したがって採用温度段階が 25, 30, 35℃とした場合, 31℃で障害が出て 35℃と

報告される。

昆虫の大きな目であるカメムシ, チョウ, ハチ目を取り上げて, その T_o と高温障害温度の比較を行った (表-2 a)。 T_o は 3 目とも 10℃を中心に 7 ~ 14℃の範囲にある。高温障害は平均 30 ~ 31℃で 28 ~ 34℃の範囲を示す。したがってこの 3 目の間には, T_o と高温障害に関しては, 違いが認められなかった。ハチ目は捕食寄生性が大部分を占め, チョウ目やカメムシ目に寄生している。寄主と捕食寄生者の T_o の間には密接な関係がある (図-1)。したがってハチ目は寄主の T_o の変異に依存していると考えられる。

目には生活史の違う分類群が含まれているので, カメムシ目を異翅類 (カメムシ・アメンボ) と同翅類に分け, 同翅類をさらにアブラムシ類とウンカ・ヨコバイ・キジラミ類に分けて, T_o と高温障害温度を調べてみた (表-2 b)。 T_o はアブラムシ類 5.3℃, ウンカ・ヨコバイ類 11.2℃, カメムシ類 13.1℃と, 分類群によって大きく異なることがわかった。それに対し, 高温障害温度はいずれも 30℃前後で違いはなかった。

地球温暖化の昆虫への影響を見る場合, 世代数や出現期への影響は, 分類群や種群によって T_o と K が異なることを考慮に入れる必要があるのに対し, 高温に基づく影響は分類群にかかわらず一般化して考えることが可能なことを示している。

表-2 a カメムシ, ハチ, チョウ目の発育ゼロ点 (T_o) と高温障害 (HS) の温度

	N (T_o)	$T_o \pm \text{SD}$	N (HS)	HS $\pm \text{SD}$
カメムシ目	91	10.8 $\pm$ 3.8	38	30.4 $\pm$ 2.5
ハチ目	87	10.2 $\pm$ 2.6	26	31.5 $\pm$ 2.4
チョウ目	102	10.2 $\pm$ 2.3	33	30.9 $\pm$ 2.6

N は使用種数。

表-2 b カメムシ目の下位分類群別に見た発育ゼロ点 (T_o) と高温障害 (HS) 温度

	N (T_o)	$T_o \pm \text{SD}$	N (HS)	HS $\pm \text{SD}$
カメムシ目	91	10.8 $\pm$ 3.8	38	30.4 $\pm$ 2.5
同翅類	50	9.0 $\pm$ 3.9	21	30.0 $\pm$ 2.6
Aphidoidea	19	5.3 $\pm$ 2.6	8	29.8 $\pm$ 3.6
ヨコバイ・カイ	31	11.2 $\pm$ 2.6	13	30.2 $\pm$ 2.0
ガラムシ・キジラミ等				
異翅類				
カメムシ・アメンボ	41	13.1 $\pm$ 2.1	17	30.8 $\pm$ 2.2

N は使用種数。

* しかるべき資金の見通しが得られれば, この資料は公開し一般の利用を図りたい。

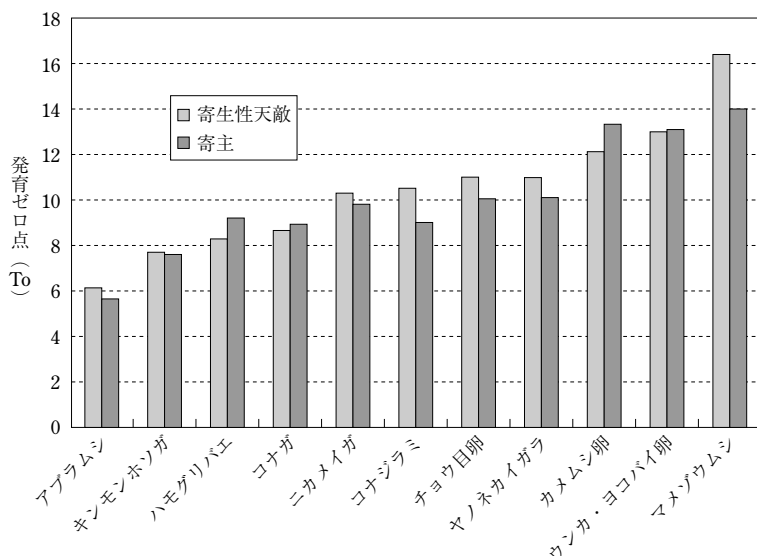


図-1 捕食寄生性天敵と寄主の発育ゼロ点の比較 (桐谷, 2004 より作図)

III 発育ゼロ点と有効積算温度の利用

1 春の出現期

1998 年は鹿児島市でも年間を通じて平年より平均気温が約 2.1℃高かった。そこで発生予察事業対象 (オオタバコガを除き 14 ~ 38 年間調査されている) の 8 種の害虫について、春の出現期の早晩を調べた (表-3)。これまでは春が高温であれば、昆虫の発生も早いと単純に信じられてきた。しかし、8 種のうち 2 種、ハスモンヨトウとオオタバコガ *Helicoverpa armigera* は変わらなかった。その理由は、非休眠状態で越冬するにもかかわらず、2 種とも他の 6 種に比べ T_o が高いためであった。 T_o が高いと春先の 2℃程度の昇温は発育開始をもたらすには不足だと思われる。他の種では発育ゼロ点の低い種ほど出現日が早まっていた。

2 年間の世代数の増加

温帯圏に分布する昆虫の多くは、冬季は休眠状態で越冬する。休眠は温度とは別に光周期反応によってその生起が支配されている。非休眠昆虫については、温暖化に伴う世代数の増加は YAMAMURA and KIRITANI (1998) によって提案された推定式が適用できる。すなわち

$$\Delta N = \Delta T [206.7 + 12.46 (m - T_o)] / K \quad (1)$$

ここに ΔN は、年平均気温 (m) が ΔT ℃上がったときの昆虫類の予想増加世代数である。この関係から一般的に言えることは、増加世代数は、①温度上昇が大きいほど、②年平均気温が高いところほど、③昆虫の T_o が

表-3 1998 年 (鹿児島県) における各種害虫の春の出現期と発育ゼロ点 (T_o) の関係 (山口ら, 2001)

害虫種名	越冬態	T_o	春の出現期の早期化 (日)
ハスモンヨトウ	幼虫	11.0	変わらず
オオタバコガ	蛹	12.1	変わらず
チャハマキ	幼虫	9.8	5
チャノコカクモンハマキ	幼虫	9.3	10
チャノキイロアザミウマ	成虫	9.1	15
クワシロカイガラムシ	♀成虫	6.9	15
モモアカアブラムシ	胎生♀	3.1	15
カンザワハダニ	成虫	7.8	40

低いほど、④昆虫の世代完了に必要な K が小さいほど大きくなることである。年平均気温が高いところほど増加世代数が多いのは、冬の気温が低いところではわずかの温度上昇では T_o を超えないからである。 K の値の小さいアブラムシ類、ハダニ類、アザミウマ類、ハチ類 (大部分が寄生蜂) 等体の小さい分類群が比較的低温への反応が大きい。また温暖化にかかわらず、分布圏が南下している種がある。同じ程度の昇温でも年間平均気温が低い北部では、世代数の増加が見られないのに、高い南部では世代数が増加しているため、見掛け上の南下が見られる場合がある。

3 水田の昆虫群集への影響

水田に生息する害虫、天敵、ただの虫を含む 68 種の節足動物を 24 のグループに分け、グループ別に T_o 、卵

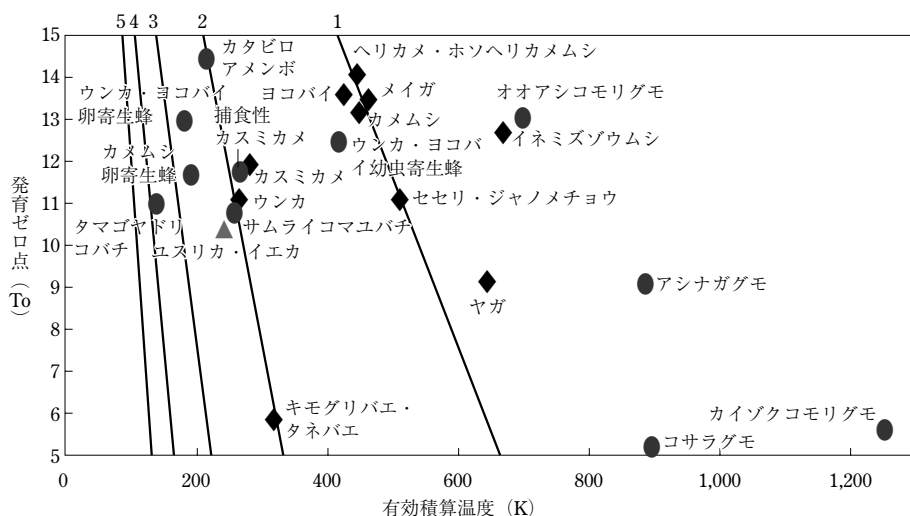


図-2 年平均気温 15℃の地点で気温が2℃上昇した場合に予想される水田の節足動物群の世代数増加

上辺の数字は増加世代数。●は天敵、◆は害虫、▲はただの虫を示す (KIRITANI, 1999 を改変)。

から成虫羽化までの K の値を求め、平均気温 15℃の地点で 2℃上昇時の増加世代数を検討した (図-2)。

K の値が昆虫類に比べて大きいクモ類では、世代数の増加は見られない。他方、クモ以外の天敵類では、2～3 世代の増加が予想される。これに対して、現在重要視されている各種の害虫は、0.5～1 世代の増加が見込まれるだけで相対的に比重が小さくなる。現在農業に依存している水稻害虫の防除も、天敵による自然抑圧の比重が高まってくるものと思われる。しかしヒメトビウンカ *Laodelphax striatella* と海外から飛来するトビイロウンカ *Nilaparvata lugens*、セジロウンカ *Sogatella furcifera* の 3 種のウンカでは、害虫の中でも世代数の増加の可能性が 2 世代弱と最も多い。ウンカの将来は、これを中国大陸から日本に運ぶ低層ジェット気流の挙動と発生源での密度によるところが大きい。また土着のヒメトビウンカが媒介する縞葉枯病など、地球温暖化はウンカ・ヨコバイ類による虫媒性ウイルス病の再燃をもたらし危険性がある。

この手法によれば天敵と害虫の種間関係の予測が重要なことを示している。水田ではウンカ、ヨコバイの有力な捕食性天敵のクモ類の働きが相対的に低下するが、天敵昆虫の働きは現在よりも増加することが期待できる。その働きを助長し、かつクモ類の密度を高く維持するためにも、選択性殺虫剤や抵抗性品種の利用、代替餌となる「ただの虫」の管理を含めた総合的害虫管理の積極的な活用がますます必要になってくるであろう。

IV 生命表から明らかになった高温障害

地球温暖化を模した飼育条件下でミナミアオカメムシに各種の高温障害が見られることは、本特集の藤崎氏の記事に詳しい。

藤崎氏らが示した室内実験の結果は、先述の昆虫の高温障害 (表-2 a, b) とともに実際に野外でも起こっている可能性を示している。1961～63 年にかけて、毎年、野外または大形野外網室 (床面積 21.6 m² × 高さ 2.3 m) で 3 世代にわたって、全部で約 56,000 卵を使って 14 枚の生命表を作った。また、成虫の解剖や個体識別をしたりして、♀成虫の個体数や寿命、産卵数を調べた。得られた生命表を世代ごとにまとめ、平均値を示した (表-4)。

第二世代の幼虫や成虫は 7～9 月の 1 年で一番高温の時期に生育する。発育期間は、前後の第一世代や第三世代と比べて 3 週間近くも短縮するにもかかわらず、幼虫期の死亡率が相対的に高い値を示している。羽化成虫の体重も軽く、寿命も短い。また産卵前期間も第一世代より 1 週間も長く、外見は変わらないのに♀成虫の 30% が不妊と推定された。産卵した♀は、羽化個体の 32% と推定された。

以上のことから、温帯原産のアブラムシのような To の低い昆虫群に限らず、熱帯原産の昆虫類でも、真夏日が多くなる季節には、野外の自然条件下でも高温障害が起こっている可能性が大きいことが示された。

表-4 1961～63年に作成したミナミアオカメムシの14枚の生命表の総括表（桐谷・湯川編（2010）より）

	第一世代	第二世代	第三世代
使用生命表数（1961～63）	6	4	4
観察卵数	7,845	37,822	9,912
幼虫生存率（%）	17.7	7.7	6.5
幼虫発育期間（日）	43.7	27.6	50
繁殖関連形質			
羽化♀成虫の体重（mg）	154	97.4	102.1
♀成虫の寿命（日）	18.4	20.1	28.9
産卵前期間（週）	3	4	8～9*
不妊♀の割合（%）	20.6	31.8	1.0*
産卵数/産卵♀	181.3	84.3	128.1*
成虫発生期	6月下旬～8月中旬	8月上旬～9月下旬	9月中旬～翌7月中旬
産卵期間	7月中旬～8月中旬	9月初旬～9月下旬	5月初旬～6月中旬

*越冬後の雌成虫の生殖関連値。

お わ り に

ミナミアオカメムシは冬季1月の平均気温5℃がその分布北限になっている。温暖化に伴いこの等温線が北上し、それに伴って分布を拡大し、現在では関東地域にまで進出している。またその過程で、先住種のアオクサカメムシを種間交尾による繁殖干渉によって絶滅に追いやうっている。これについては桐谷・湯川編（2010）に詳しく解説されているので、ここでは繰り返さない。ミナミアオカメムシは年3（一部は4）世代を繰り返すのに対し、アオクサカメムシは夏を夏眠によってしのいでいる。その代償として世代数は2世代である。温暖化の進行程度によっては、どちらの種が有利になるかわからない。

これまでは高温障害は、実験室に限られた異常現象として受け取られてきた。しかし温度反応から見ても、広く自然条件でも昆虫で見られる可能性が示唆されてい

る。今後、高温障害に焦点を絞った研究が活発化することを期待したい。

引 用 文 献

- 1) 石井 実 (2006) : 生活と環境 10 : 29～35.
- 2) 環境省 (2007) : 第三次生物多様性国家戦略第1部, 環境省, 東京, 72 pp.
- 3) 桐谷圭治 (1988) : 気象研究ノート 162 : 137～141.
- 4) ——— (1997) : 農業環境技術研究所資料 21 : 1～72.
- 5) ——— (2001) : 昆虫と気象, 成山堂書店, 東京, 170 pp.
- 6) ——— (2004) : 「ただの虫」を無視しない農業：生物多様性管理, 築地書館, 東京, 192 pp.
- 7) ———・湯川淳一編 (2010) : 地球温暖化と昆虫, 全農教, 東京, 347 pp.
- 8) KIRITANI, K. (1999) : Integrated Pest Management in Rice-based Ecosystem, Editorial Department of Journal of Zhongshan University, Guangzhou, China, p. 235～244.
- 9) PARMESAN, C. and G. YOHE (2003) : Nature 421 : 37～42.
- 10) ROOT, T. L. et al. (2003) : ibid. 442 : 57～60.
- 11) SHAVER, G. R. et al. (2000) : BioScience 50 : 872～882.
- 12) THULLER, W. (2007) : Nature 448 : 550～552.
- 13) 山口卓宏ら (2001) : 応動昆 45 : 1～7.
- 14) YAMAMURA, K. and K. KIRITANI (1998) : Appl. Entomol. Zool. 33 : 289～298.