

特集：温暖化による害虫への影響

ミナミアオカメムシの高温障害

京都大学大学院農学研究科昆虫生態学研究室 藤 崎 憲 治

はじめに

一般に気温の上昇は、変温動物である昆虫において、発育速度や発生回数の増大等、プラスの効果をもたらす、害虫であればその被害の増大を招くというようにみなされることが多い。確かに、そのことが事実であるケースも多いだろう。しかし、生物である昆虫において、気温は高ければよいというものではない。いかなる昆虫においても適温というものがあり、それを超える温度では発育遅延などのいわゆる高温障害が起こることは自明の理である。発育積算温度や発育限界温度を求めるために、低温から高温までの様々な温度で昆虫を飼育したことのある研究者なら、そのことに気づいている人は多いに違いない。本稿では、気候温暖化の昆虫に対する影響を、発育促進などのポジティブな側面からだけでなく、高温障害というネガティブな側面からも見ることを目的としている。

現在あるいは将来の温暖化がどのように昆虫の分布域や発生世代数を変化させていくのかを予測する手法としては、昆虫の発育を記述するモデルに基づく、コンピュータシミュレーションがある (MORIMOTO et al., 1998; 井村, 1999)。私たちが採用した手法はこれとは異なり、将来の気温上昇をシミュレートした飼育装置を用いて、ミナミアオカメムシ *Nezara viridula* (Linnaeus) という実際の昆虫を飼育して得られた生活史形質データから推測するという、仮想実験の手法であった。本稿では、このような手法を用いた私たちの研究 (MUSOLIN et al., 2010) について紹介する。

世界的な重要害虫である本種は、北半球と南半球の両方において、その分布を熱帯や亜熱帯から温帯に向けて着実に拡大させているが、その過程においては気候変化が重要な役割を果たしているとみなされている (YUKAWA et al., 2007; TOUGOU et al., 2009)。また、本種は飼育も比較的平易である。そのため、このような実験における最適なモデル材料の一つであると考えられる。

Deleterious Effect of High Temperature in the Southern Green Stink Bug, *Nezara viridula*. By Kenji FUJISAKI

(キーワード：気候温暖化, 高温障害, 発育遅延, ミナミアオカメムシ, 共生細菌, 生物多様性)

I 温暖化シミュレーション装置とそれをを用いた飼育法

温暖化シミュレーション装置 (野外よりも2℃高い温度で変動するようプログラミングされたインキュベータ) (図-1) を用いて卵から飼育 (以下, 温暖化区) する一方, 隣接して外気温条件下でも並行して飼育 (以下, 非温暖化区) し, その両者を比較する実験を, 2006 ~ 07年にかけて京都大学の北部構内にある圃場において実施した。2℃の気温上昇というのは, 2100年時点で予測される気温上昇である1.1 ~ 6.4℃ (IPCC, 2007) をやや控えめにシミュレートしたものとして設定した。実現された実際の温度は, 約+2.5℃と設定より少し高い温度になったが, 問題になるほどのものではなかった。日長は自然日長になるよう, インキュベータの外壁は透明なガラスとした。

飼育実験は, 2006年の6 ~ 8月にかけてと07年の5月に高知から採集してきた雌成虫が産下した卵塊を2分割したものをそれぞれを温暖化区と非温暖化区の出発点とした。ふ化幼虫には大豆と落花生, および水 (ポトルキャップに詰め込んだ脱脂綿に, sodium L-ascorbate 0.05%とL-cystein 0.025%を添加した蒸留水を浸したものを) 与えて行った (図-2)。飼育開始 (卵塊設置) 日は, 2006年においては8 ~ 11月にかけての各月の1日



図-1 温暖化シミュレーション装置 (右側のインキュベータ)

直射日光が当たらないようにテントの下に設置されている。

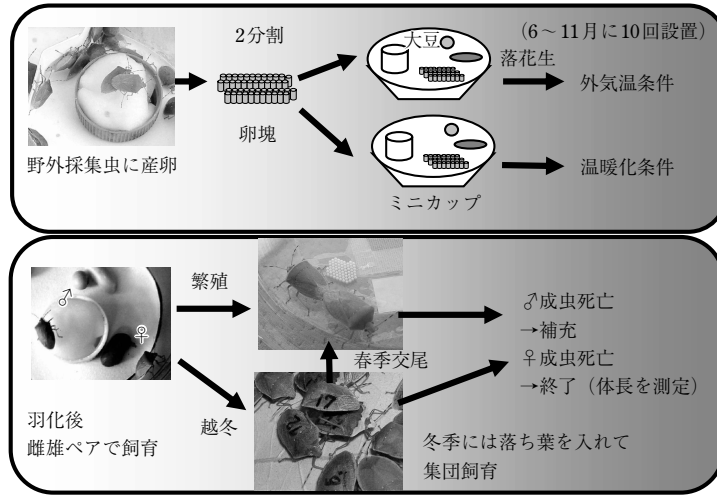


図-2 飼育実験の方法と流れ

と15日、07年においては6月1日、7月1日の計10回とした。ただし2006年の10～11月にかけて設置した卵塊からは羽化成虫が得られなかったため、それらの卵塊設置時期に関するものは、以後省略することとする。羽化成虫は雌雄1匹ずつのペアにして飼育し、生存と繁殖(交尾と産卵)について観察した。死亡した場合、雄成虫は補充したが、雌成虫の場合は体長を測定して終了とした。冬季には樹木の落ち葉を入れ、背中に油性マジックで個体識別の番号を施して集団飼育した。本飼育実験は実に15か月に及んだ。

なお、本実験で比較した形質は、幼虫発育期間、体長、成虫の発消長、成虫体色の変化(緑色、褐色、およびその中間色)、冬季生存率、越冬後の繁殖開始時期等であった。紙数の関係で、ここでは主に幼虫発育と冬季生存率に焦点を当てることにする。繁殖も含めたより詳細な結果に関しては、藤崎(2010)を参照されたい。

II 温暖化の幼虫発育に対する影響

昆虫は変温動物であるため、温度が高くなるとそれだけ発育速度が増し、羽化成虫の体サイズは小さくなるのが知られている(PARTRIDGE et al., 1994; ATKINSON, 1994; NUHOUT, 2003)。本実験においても、同様であったのであろうか。

様々な時期に設置した卵塊について、図-3は幼虫発育期間を、図-4は羽化成虫の体サイズを示したものである。6月1日という初夏に卵塊を設置した場合は、幼虫発育期間は温暖化区のほうでやや短くなった。しかし、羽化成虫の体サイズはほとんど変わらなかった。

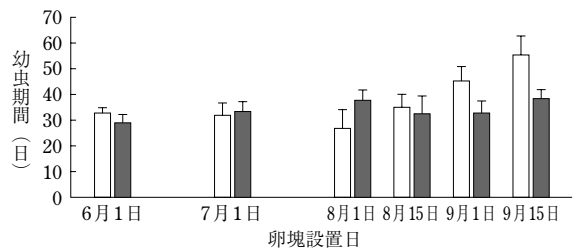


図-3 卵塊設置日の異なるシリーズにおける雌の幼虫期間(平均+標準偏差) 白のヒストグラムが非温暖化区、黒色のヒストグラムは温暖化区。(MUSOLIN et al., 2010を改変)

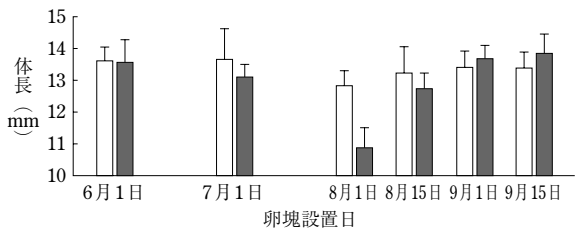


図-4 卵塊設置日の異なるシリーズにおける羽化雌成虫の体サイズ(平均+標準偏差) 白のヒストグラムが非温暖化区、黒色のヒストグラムは温暖化区。(MUSOLIN et al., 2010を改変)

7月1日に設置されたものでは、幼虫発育期間はほとんど変わらなかったものの、体サイズは温暖化区のほうでやや小さくなった。いずれにしても、この季節では大きな差は見られなかった。

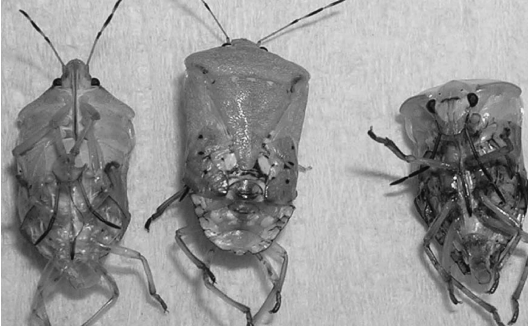


図-5 温暖化区で観察された羽化失敗個体

しかし、8月1日という盛夏に設置した卵塊では様相が一変した。非温暖化区では予想されたとおり発育が速まり、羽化成虫の体サイズも小さくなった。しかし、温暖化区では、逆に発育が大きく遅延し、成虫への脱皮に失敗する個体(図-5)が増え、かつ羽化成虫の体サイズも小さくなった。これらの結果は、将来の温暖化状況は、真夏において顕著な高温障害をもたらし、発育に不利に作用することを示している。温帯と言っても日本の夏はかなりの高温になる。温暖化によりさらに高温化した苛酷な盛夏においては、熱帯や亜熱帯性の昆虫であっても、顕著な高温障害を起こすことが実験的に証明されたものと言える。驚くべきことに、ミナミアオカメムシにおける夏場のこのような高温障害は、既に1960年代に作成された生命表からも伺い知ることができると言う(桐谷, 2010)。

さて、高温障害のメカニズムとしては、①共生細菌の死滅、②酵素の不活性化、③高温ストレスによる免疫系の崩壊、等が考えられる。私たちは、ミナミアオカメムシにも共生細菌が存在すること(Prado et al., 2006; 2009)から、とりあえず①の共生細菌説を検証してみた。まず、前述と同じ仮想温暖化装置内で本種を卵塊から飼育することを試みた。具体的には、大阪産の成虫が産下した卵塊を6~9月の間に合計4回設置し、設置した卵塊のふ化時期、ふ化から成虫到達までの発育日数、得られた成虫の体長・頭幅を記録した後、産業技術総合研究所の深津武馬博士の研究グループの協力のもと定量PCR法で共生細菌量を調べた。コントロールとして、隣接した野外条件において同様の飼育実験を行った。

仮想温暖化装置を用いたミナミアオカメムシの飼育実験では、前述の飼育実験と同様、やはり盛夏には、生存率の低下、発育日数の増大、体サイズの小型化が見られた。これと同時に共生細菌量の著しい減少が観察されたのである(未発表)。これらの結果は、本種における夏

季の高温障害が共生細菌の減少によって引き起こされる可能性を示唆している。しかし、高温による酵素の不活性化や高温ストレスによる免疫系の崩壊等の生理的メカニズムが関与している可能性もある。このような生理的メカニズムによりカメムシの生理的状態が悪化した結果として、細菌が死滅した可能性も否定できず、今後の研究の進展が望まれる。

さて、高温障害を受けて羽化した成虫は、その後どうなったのであろうか。越冬前に繁殖するにはしたが、生存率は低く、産卵数も少なかった。高温障害は幼虫期だけでなく、羽化後も後遺症として残ったのである。

それでは、9月1日や9月15日といった晩夏あるいは初秋に設置された卵塊では幼虫発育はどうなったのであろうか。それらの幼虫は9~10月にかけて発育したことになる。ここでも奇妙なことが起こった。温暖化区のほうで発育が速まったことは予想どおりであったが、この場合体サイズも大きくなったのである。このことは、温暖化が進行すれば、日本の秋はミナミアオカメムシにとって極めて好適な発育環境を提供するようになることを示している。ただし、羽化個体の繁殖は当年にはほとんど全くなされず、翌年にもち越された。

ちなみに、既に述べたように、10月以降に卵塊を設置したシリーズでは、いずれの場合も羽化することはできなかった。急速に寒くなっていく時期に発育せざるを得なかった幼虫たちは、温暖化条件と言えども、発育を全うできずに死亡してしまったのである。

III 温暖化の越冬成功に対する影響

熱帯性や亜熱帯性の害虫にとって温帯などの高緯度地帯に分布を拡大する際に最も重要なネックとなるのは、越冬である。9月1日とか9月15日といった晩夏あるいは初秋に設置した卵からふ化した幼虫たちは、外気温条件であろうと温暖化条件であろうと、越冬前に繁殖はせずに越冬後に繁殖したことは既に述べたとおりであるが、越冬生存率は温暖化区のほうではるかに高かった。なぜであろうか。このことを導いた要因は二つあるものと考えられる。一つは、この季節に温暖化条件下で発育したほうが羽化成虫の体サイズが有意に大きくなったこと(図-4参照)、もう一つは同条件下で羽化した成虫のほうで褐色個体の割合がずっと高かったことである。それではなぜこれらのことが越冬生存率を高めることにつながったのであろうか。

まず体サイズを体長13.5 mm以下のものと以上のものに分けて、越冬生存率(4月1日まで生存していた個体の割合)を比較した(図-6)。その結果、非温暖化区

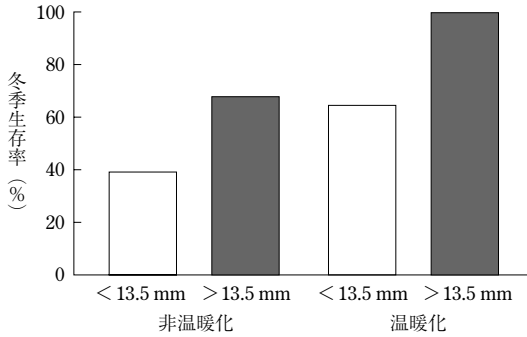


図-6 温暖化区と非温暖化区における相対的に大きな個体と小さな個体のグループでの冬季生存率の比較 (MUSOLIN et al., 2010 を改変)

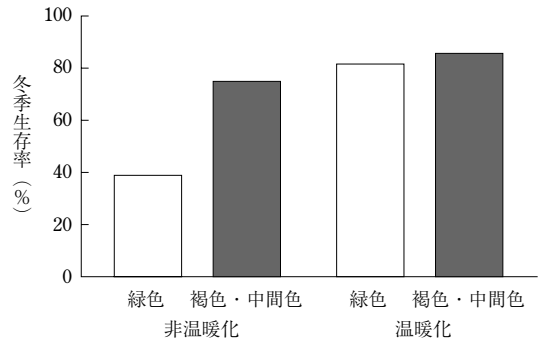


図-7 温暖化区と非温暖化区における体色間の冬季生存率の比較 (MUSOLIN et al., 2010 を改変)

でも温暖化区でも、小さい個体より大きい個体ではかに高い生存率を示すことがわかった。また、それぞれの体サイズグループにおいて、非温暖化区と温暖化区との比較を行うと、後者のほうで生存率ははるかに高くなることもわかった。大きな個体は脂肪体の蓄積が多く、そのことが生存率の向上に有利に働いたものと考えられる。このような事実は、もし温暖化が進行すれば、大きな個体だけでなく小さな個体も越冬に成功するようになり、ますます本種の個体群密度が増加していくことを示唆している。

一方、体色であるが、緑色と褐色（中間色も含む）の二つのグループに分けて、越冬生存率の比較を体色間で行ったところ、興味深い結果が得られた（図-7）。越冬生存率に関しては、体色間の比較も非温暖化区と温暖化区それぞれにおいて行った。非温暖化区では、褐色個体のほうで75%程度の高い値を示したが、緑色個体では約40%という低い値を示した。褐色化は本種では休眠が誘導されているという生理状態を示す指標であると考えられているので、褐色個体が多かった温暖化区で越冬生存率が高まったのは休眠誘導がしっかりなされた個体が多かったためであるに違いない。しかし、それだけではなかった。温暖化区の場合で体色間の比較をしたところ、褐色個体の越冬生存率は80%を超えたのみならず、緑色個体でも80%程度まで向上したのである。このことは将来の温暖化状況下では、冬が訪れる前に十分に休眠が誘導されていない個体であっても冬季の生存が十分に可能になることを示している。おそらく、このような事柄は、本種にのみ限られた特殊なことではなく、多くの種に適用可能な、温暖化のポジティブな効果であるものと考えられる。

IV 熱帯性昆虫にとって温暖化は果たして有利なのか

温暖化は、越冬生存率の増加、繁殖開始時期の早期化、生存期間の長期化、越冬後繁殖個体割合の増加等、ミナミアオカメムシの増殖において極めて有利に作用することが多いことが、温暖化シミュレーション装置を用いた実験により示された。このことは、温暖化が進行するにつれ、本種の個体数が増大し、害虫として重要化していくことを示唆している。そのことはまた、本種が今後さらに北方へと分布拡大を図っていくことも示唆している。

しかし、今後のシナリオはそう単純ではないかもしれない。既に述べたように、8月といった盛夏において発育を余儀なくされた個体は、温暖化条件において、死亡率の増大、脱皮失敗、発育の遅延、体サイズの小型化、産卵前期間の延長といった、明白な高温障害を起こすものが多かったからである。ここで、ミナミアオカメムシにおいて発生量の増加に貢献すると思われる世代数が温暖化状況でどう変化するかを考えてみよう。今回の飼育実験で卵を設置した6月1日、7月1日、8月1日、および9月1日の4シリーズを京都における4世代を反映するものとみなした。確かに、今回シミュレートされたような温暖化状況では、後述するような越冬後における産卵開始の早期化、6月1日と9月1日のシリーズにおける幼虫期間の短縮、6月1日のシリーズにおける産卵前期間の短縮により、合計約31日間の生活史の短縮が見込まれた。しかし、その一方で、7月1日と8月1日のシリーズにおける幼虫期間の延長と7月1日のシリーズにおける産卵前期間の延長により、合計約24日の生活史の延長が推定され、差し引きするとわずかに1週間程

度の生活史の短縮にしかならなかった。これでは、とても世代数の増加は達成できないことになる。このように気候温暖化は温帯に侵入した熱帯性や亜熱帯性の昆虫において夏季の高温障害をもたらすとすれば、「温暖化は南方性の昆虫にとって有利である」とする“常識”は、少なくとも年間世代数の増加という観点からは、必ずしも当てはまらない。

アオクサカメムシで同様な実験をやっていないので、直接比較することはできないが、この種では夏眠を行うことが知られている (NODA, 1984; NUMATA and NAKAMURA, 2002) ので、そもそも暑い夏は繁殖を行わずにやり過ごすという適応を図っている。したがって、皮肉なことに、温暖化に伴ってますます過酷になるとされる暑い夏をどうやり過ごすかということは、温帯性のアオクサカメムシよりも南方性のミナミアオカメムシのほうでより深刻な問題になるだろう。ただし、今回の実験結果はもちろん、狭い飼育容器という移動の制限された閉鎖空間で得られたものである。飛翔や歩行により自由に移動し、より好適な微生物場所を選択することができる野外では、気温上昇の有害な効果はある程度緩和されるのかもしれない。また、長期的には、本種もアオクサカメムシのように、夏眠という生活戦略の進化を起こす可能性とて否定はできないだろう。これらのことも今後の重要な課題である。

気候温暖化が生物にとって有害な効果をもたらすことは、様々な生物で知られる。例えば、イギリスにおける穀類のアブラムシは、温暖化による気温と降雨の変化のために、今世紀の末までに個体数が激減するだろうと考えられている (NEWMAN, 2005)。また、ある山地性のハムシでは、気温の上昇は生理的ストレスを高め、繁殖成功を減少させる (DAHLHOFF et al., 2008)。温暖化は、植物においても、イネの収量の低下 (SATAKE and YOSHIDA, 1978; PENG et al., 2004) や温帯と熱帯の樹木の成長の減退 (FEELY et al., 2007) をもたらすことがわかっている。

近年、カリフォルニア大の研究チームは、熱帯のような低緯度地域に生息する変温動物、とりわけ昆虫類は温度適応の幅が狭く、それゆえ気温上昇につれて適応度が減少しやすく、絶滅リスクが高いことを警告した (DEUTSCH et al., 2008)。気温の変動が小さく安定した環境に生息する彼らは、気温の変動に対して弱いのである。

寒地適応性の昆虫が温暖化とともに高緯度地帯や高標高地帯に追いやられ、絶滅の危機に瀕するであろうことが心配されている。しかし、その対極にある熱帯性の昆

虫のほうむしろ絶滅リスクが高いというのは驚きである。最も生物多様性の高い熱帯において、その多様性の根幹をなす昆虫をはじめとした変温動物の気候温暖化による絶滅リスクが高いとすれば、それは地球の生物多様性の著しい低下という深刻な事態を招くことを意味している。

おわりに

温暖化シミュレーション装置を用いたミナミアオカメムシの飼育実験により、夏季において発育阻害などの顕著な高温障害が起こることが実証された。そのことは、熱帯性あるいは亜熱帯性の昆虫にとっても、温暖化は必ずしも有利ではないことを明白に示している。すなわち、温暖化がもたらす結果は単純ではなく、メリットとデメリットの両側面があり、それらを総合的に踏まえたうえで害虫の発生予測を行う必要があることを示している。このことはミナミアオカメムシという特定の害虫にとどまらず、広く害虫一般においても当てはまる可能性が強い。そのような観点はまた、害虫防除のみならず、生物多様性の保全という場面でも、すこぶる重要であるに違いない。

引用文献

- 1) ATKINSON, D. (1994): *Adv. Ecol. Re.* **25**: 1 ~ 58.
- 2) DAHLHOFF, E. P. et al. (2008): *Physiol. Biochem. Zool.* **81**: 718 ~ 732.
- 3) DEUTSCH, C. A. et al. (2008): *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **105**: 6668 ~ 6672.
- 4) FEELEY, K. J. et al. (2007): *Ecol. Lett.* **10**: 461 ~ 469.
- 5) 藤崎憲治 (2010): 地球温暖化と昆虫, 全農教, 東京, p. 285 ~ 299.
- 6) 井村 治 (1999): 環境変動と生物集団, 海遊舎, 東京, p. 147 ~ 167.
- 7) IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2007) <http://www.ipcc.ch/SPM2feb07.pdf>
- 8) 桐谷圭治 (2010): 地球温暖化と昆虫, 全農教, 東京, p. 300 ~ 308.
- 9) MORIMOTO, N. et al. (1998): *Appl. Entomol. Zool.* **33**: 147 ~ 155.
- 10) MUSOLIN, D. L. et al. (2010): *Global Change Biol.* **16**: 73 ~ 87.
- 11) NEWMAN, J. A. (2005): *Global Change Biology* **11**: 940 ~ 944.
- 12) NIJHOUT, H. F. (2003): *Devel. Biol.* **261**: 1 ~ 9.
- 13) NODA, T. (1984): *Appl. Entomol. Zool.* **19**: 119 ~ 120.
- 14) NUMATA, H. and K. NAKAMURA (2002): *Eur. J. Entomol.* **99**: 155 ~ 161.
- 15) PARTRIDGE, L. et al. (1994): *Evolution* **48**: 1269 ~ 1276.
- 16) PENG, S. et al. (2004): *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **101**: 9971 ~ 9975.
- 17) PRADO, S. S. et al. (2006): *Ann. Entomol. Soc. Am.* **99**: 577 ~ 585.
- 18) ——— et al. (2009): *Environ. Entomol.* **38**: 103 ~ 109.
- 19) SATAKE, T. and S. YOSHIDA (1978): *Japan. J. Crp. Sci.* **47**: 6 ~ 10.
- 20) TOUGOU, D. et al. (2009): *Entomol. Exp. Appl.* **130**: 249 ~ 258.
- 21) YUKAWA, J. et al. (2007): *Appl. Entomol. Zool.* **42**: 205 ~ 215.