

特集：温暖化による害虫への影響

アメリカシロヒトリ：生活史の適応

広島県立広島大学生命環境学部 五味 正 志

はじめに

近年、急速に地球温暖化が進行しており、既に多くの生物において、その影響が顕在化してきている。温暖化に対する生物の反応タイプは大きく二つに分けられる (BRADSHAW and HOLZAPFEL, 2006)。一つは、遺伝的な変化を伴わずに起こる場合で、表現型可塑性 (phenotypic plasticity) により、環境条件の変化に応じて個体の行動や生理的反応が変化する。この反応タイプには、多くの生物で報告されている分布域の変化や生物季節現象 (phenology) の変化等が含まれ、日本のナガサキアゲハ *Papilio memnon thunbergii* Siebold の分布拡大 (吉尾・石井, 2010) やイギリスのチョウ類に見られる春の出現日の早期化 (ROY and SPARKS, 2000) 等がその例である。もう一つは、反応の変化が遺伝的な変化を伴う場合で、環境条件の変化に対して自然選択が作用し、個体群の遺伝子頻度が変化することで様々な形質変化が現れる。この反応タイプには、生活史形質の変化などが含まれ、北米のウツボカズラカ *Wyeomyia smithii* (Coquillett) で報告された休眠誘導の光周反応における臨界日長の変化 (BRADSHAW and HOLZAPFEL, 2001) などがその例である。

これまで表現型可塑性による反応タイプは数多く報告されており、変化パターンの解明がかなり進んできている。しかし、遺伝的な変化を伴う反応タイプについては報告例があまり多くないことから、その理解についてはまだ不十分であると考えられる。ここでは、温暖化に対する後者の反応タイプの例として、アメリカシロヒトリ *Hyphantria cunea* (Drury) の生活史の変化とそれに伴う生活史形質の変化について紹介する。

I アメリカシロヒトリの侵入・分布拡大と生活史の変化

アメリカシロヒトリは、チョウ目ヒトリガ科に属する食葉性の侵入害虫で、幼虫は非常に広範囲の樹木を加害

することが報告されている (WARREN and TADIC, 1970)。成虫は白色であるが、翅に黒斑がある個体も見られる (図-1)。幼虫は、若齢の間は寄主植物の葉や枝先に糸を吐いて巣網を張り、その中で葉を摂食する。中齢になると巣網を作らなくなり、分散して単独で生活する。老熟した幼虫は寄主植物を離れて、建造物の隙間などに薄い繭を作って蛹化する。羽化した成虫は、数日のうちに交尾して産卵する。通常、メスは数百卵からなる卵塊を一つだけ寄主植物の葉に産卵する。本種は蛹で休眠して越冬する。

アメリカシロヒトリは、1940年ころまでは北米大陸だけに分布していたが、その後中央ヨーロッパや東アジアに侵入して分布を拡大した (伊藤 (編), 1972)。繭が付着した物資などがもち込まれたことにより、侵入したと考えられている。日本では1945年に東京で最初に発見され、その後分布域は徐々に拡大していき、現在では日本のほとんどの都道府県で発生が認められるようになっている。本種の発生は、現在のところ都市部やその近郊、農村部等に限られており、森林地帯での発生は確認されていない。日本に侵入したアメリカシロヒトリは遺伝的な変異が非常に少ないことから、侵入は1回だけであった可能性が高いと推定されている (GOMI et al.,



図-1 交尾中のアメリカシロヒトリの成虫
頭部が上向きの個体がメス、下向きの個体がオス。

Adaptation of Life Cycles to Climate Change: a Case Study on the Fall Webworm *Hyphantria cunea* (Drury) in Japan. By Tadashi GOMI

(キーワード：化性、休眠、光周反応、侵入種、有効積算温度、臨界日長)

2004)。

本種は侵入後およそ30年間、日本の分布域全般において2化性の生活史であった(伊藤(編), 1972)。しかし、1970年代後半になると関東地方以西の日本の南西部において、個体群の一部が年に3世代を経過している例が報告されるようになった。1990年代半ばの時点では、北緯36度付近より北東部では2化性の生活史が維持されていたが、南西部では3化性の生活史が主流になっていた(GOMI and TAKEDA, 1996)。つまり、侵入後の分布拡大により、アメリカシロヒトリの生活史は、温暖な日本の南西部で2化性から3化性に变化したのである。そして、この生活史の変化には、生活史形質の変化も伴っていたことが明らかになっている(GOMI, 2007)。

昆虫が生活史を組み立てるうえで、休眠に入るタイミングはとても重要な要因の一つで、温帯に生息する昆虫の多くは、休眠の決定に光周期を利用している(TAUBER et al., 1986)。アメリカシロヒトリでも、幼虫期の前半に経験する光周期によって休眠が決定される。侵入からそれほど時間が経過していない時期に調査された本種の休眠誘導の臨界日長は、25℃では14時間35分で、横浜市と大曲市の個体群の間でほとんど差がなかったことが報告されていた(MASAKI et al., 1968)。しかし、筆者が1980年代末から90年代半ばにかけて行った調査で、生活史の変化に伴って臨界日長に地理的変異が生じていることが明らかになった(図-2)。2化性個体群の25℃における臨界日長は14時間20~40分で、侵入時からあまり変化していなかったが、3化性個体群は13時間40~50分で、侵入時より明らかに短縮していた。また、

北緯36度に位置するつくば市の個体群では、両方の生活史が混在しており、臨界日長は2化性個体群と3化性個体群の間であった(GOMI, 1996)。

アメリカシロヒトリの休眠誘導の光周反応は、他の昆虫でも報告されているように、複数の遺伝子が関与する量的遺伝によって支配されていると考えられる(GOMI, 1997)。日本の南西部では3世代を完了できる温量があるため、気温の年次変動を考慮しても、第三世代の幼虫が休眠ステージの蛹まで発育を完了できないというリスクは少ない。一般に、1年当たりの世代数が多くなれば平均世代時間が短くなるので、内的自然増加率は高くなる。そのため、3世代の経過が可能な温量のある地域では、日長の短い第三世代で休眠が誘導される性質は、第二世代で休眠が誘導される性質よりも適応度が高くなると考えられる。したがって、温暖な地域に生息する個体群では、自然選択によって休眠誘導に関与する遺伝子の頻度が変化することにより、臨界日長が短縮して3化性の生活史に変化したと考えられる。

II 温暖化による生活史の変化

福井市(36°04'N)では、1995年時点においてアメリカシロヒトリは2化性の生活史を維持しており、休眠誘導の臨界日長は25℃で14時間24分であった(図-2)。しかし、2002~05年にかけて9月下旬に第三世代幼虫の発生状況を調査した結果、福井市では第三世代の発生がすべての年で確認された(GOMI et al., 2007)。また、2002年に福井市個体群の臨界日長を調査すると25℃で14時間10分となり、1995年から14分短縮していた(図-3)。さらに、2004年に野外個体群で第二世代の蛹の休眠率を調査した結果、休眠を回避する個体が確認された。以上の調査結果および光温図表による解析から、福井市個体群の第二世代ではかなりの割合の個体が休眠を回避していると推定された。

福井市個体群で起こった生活史の変化は、温暖化による温量の増加が原因と考えられる。本種は、福井市では1974年に発生の初記録がある(中田, 1995)。福井市個体群の発育ゼロ点(10.6℃)以上の年間積算温量を、福井市の1975年以降の各年について気象庁の気温データ(<http://www.jma.go.jp/jma/index.html>)を用いて計算した結果、温量は有意に増加傾向にあった(図-4)。福井市個体群が1世代を完了するために必要な有効積算温度定数は約725日度であることから、2,200日度以上の温量があれば3世代を経過することが可能であると推定される。この図から、1990年代半ば以前はほとんどの年で年間積算温量は2,200日度を下回っているが、それ

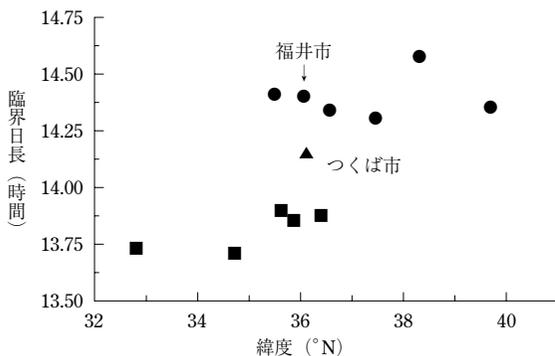


図-2 アメリカシロヒトリの25℃における臨界日長の地理的変異(1993~95年)

各個体群の50%の個体で休眠が誘導される日長が臨界日長。各個体群の生息地の緯度に対して臨界日長を示してある。2化性個体群(●)、混在個体群(▲)、3化性個体群(■)。

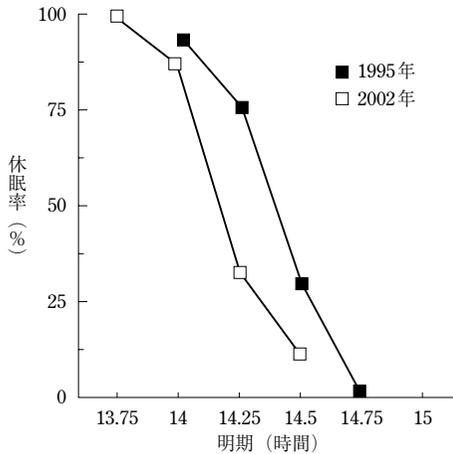


図-3 アメリカシロヒトリ福井市個体群の25℃における休眠誘導の光周反応
臨界日長は、1995年(■)が14時間24分、2002年(□)が14時間10分。

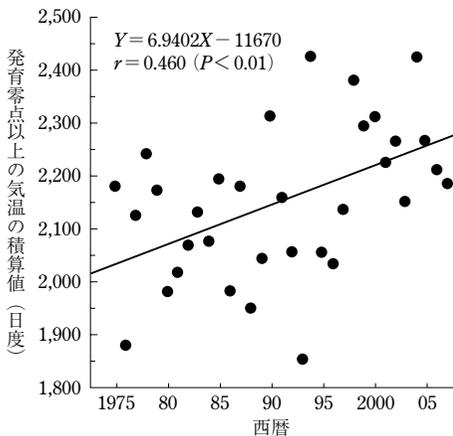


図-4 福井市におけるアメリカシロヒトリの発育ゼロ点以上の温量の年次変動(日度の年間積算値)
発育ゼロ点には福井市個体群の値(10.6℃)を用いた。温量の変化は有意な正の相関を示すことから、温暖化していることがわかる。

以降では多くの年がこの温量を超えていたことがわかる。この解析結果は、温暖化による年間積算温量の増加が、福井市個体群の2化性から3化性への生活史変化の原因であることを強く示唆している。つまり、かつて分布拡大に伴って起こった生活史変化と同様の現象が、温暖化によって年間の積算温量が増加したことにより、福井市個体群でも起こったと考えられるのである。

アメリカシロヒトリの福井市個体群では、1995～

2002年までの間に急速に2化性から3化性に生活史が変化し、休眠誘導の臨界日長が短縮した。「はじめに」で述べた北米のウツボカズラカでも、臨界日長の変化は5年以内に起こったことが報告されている(BRADSHAW and HOLZAPFEL, 2001)。しかし、温暖化が生活史に影響を与えたという報告例はまだ少なく、他の昆虫においてもこれらの種のように数年という期間で、生活史や生活史形質の変化が起こるのかどうか、今後さらに情報を蓄積していく必要がある。

III 日本海側における3化性地域の北限

アメリカシロヒトリ3化性地域の日本海側の北限は、1990年代半ばまでは京都市(35°01'N)と福井市の間に存在していたと推定される(Gomi et al., 2009)。しかし、近年、前章で述べたように福井市では3化性の生活史が主流になっている。それでは、現時点で本州の日本海側の3化性地域の北限はどこまで北上しているのだろうか。

筆者らは、2006～08年にかけて福井市より少し高緯度に位置する高岡市(36°45'N)と金沢市(36°34'N)の個体群について、休眠誘導の光周反応や発育速度等の生活史形質を調査した。その結果、高岡市個体群の休眠誘導の臨界日長は25℃で14時間34分となり、侵入時の個体群とほとんど差がなかった(図-5)。また、発育ゼロ点は11.2℃で、1世代に必要な有効積算温度定数は約675日度であった。高岡市では、1998～2007年までの10年間における発育ゼロ点以上の年間積算温量の平均値は1,937日度で、3世代を経過するには不十分である。また、光温図表による解析により、第二世代で休眠が誘導されると推定されるため、現在も2化性の生活史を維持していると考えられる。そして、金沢市個体群では臨界日長が14時間28分、発育ゼロ点は11.3℃、有効積算温度定数は約680日度で、高岡市個体群とそれほど大きな違いはなかった。しかし、金沢市の発育ゼロ点以上の年間積算温量は10年間の平均で2,125日度あり、なんとか3世代を経過することが可能ではないかと推定される。また、光温図表による解析では、第二世代の幼虫期の前半に自然日長と臨界日長が交差するので、個体群の一部が第二世代で休眠を回避している可能性がある。筆者は、金沢市で実際に第三世代の幼虫の発生を観察しているが、蛹化するまで発育できたかどうかは確認していない。

以上の結果を総合すると、現在、福井市では3化性が主流で一部は2化性、金沢市では2化性が主流で一部は3化性、高岡市では2化性と考えられる。したがって、

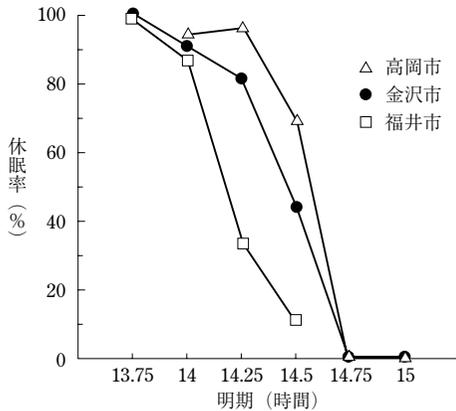


図-5 北陸地方のアメリカシロヒトリ個体群の25℃の休眠誘導の光周期反応 (2006～08年)

臨界日長は、高岡市個体群 (△) が14時間34分、金沢市個体群 (●) が14時間28分、福井市個体群 (□) の光周期反応曲線は、図-3の2002年のデータを使用した。

現在の3化性地域の日本海側の北限は福井市周辺と推定される。

おわりに

地球温暖化は今後も進行を続けると予測されている。したがって、将来的にアメリカシロヒトリの3化性地域の北限は、さらに北方へ拡大していくと考えられる。ここでは、本州の日本海側の個体群に対する温暖化の影響について述べたが、太平洋側においても同様の生活史変化が起こっているようなので、今後、調査する予定であ

る。また、北海道では2000年ころに函館市で数年間にわたって本種が継続的に発生していたことが確認されており、温暖化の進行によって発生可能な地域が拡大すると考えられる。また、北米では5化性個体群が生息しているので、日本でも南方において4化性個体群が出現してくるかもしれない。しかし、温暖化が昆虫の生活史に与える影響については、これまでに十分な研究がなされているとは言い難い。特に、生活史や生活史形質の変化に要する時間については十分な情報が得られておらず、将来の予測が困難な部分はまだ多く残されている。本研究が、昆虫に与える温暖化の影響を解明するために貢献できれば幸いである。

引用文献

- BRADSHAW, W. E. and C. M. HOLZAPFEL (2001): Proc. Natl. Acad. Sci. USA **98**: 14509 ~ 14511.
- (2006): Science **312**: 1477 ~ 1478.
- GOMI, T. (1996): Experientia **52**: 273 ~ 276
- and M. TAKEDA (1996): Funct. Ecol. **10**: 384 ~ 389.
- (1997): Oecologia **111**: 160 ~ 165.
- et al. (2004): Entomol. Sci. **7**: 183 ~ 188.
- (2007): Ecol. Res. **22**: 855 ~ 861.
- et al. (2007): Entomol. Exp. Appl. **125**: 179 ~ 184.
- et al. (2009): Appl. Entomol. Zool. **44**: 357 ~ 362.
- 伊藤嘉昭 (編) (1972): アメリカシロヒトリ, 中央公論社, 東京, 185 pp.
- MASAKI, S. et al. (1968): Appl. Entomol. Zool. **3**: 55 ~ 66.
- 中田正彦 (1995): 米国から侵入したアメリカシロヒトリの防除事業の経過, 植物防疫資料館史料9, 日本植物防疫協会植物防疫資料館, 東京, 93 pp.
- ROY, D. B. and T. H. SPARKS (2000): Global Change Biol. **6**: 407 ~ 416.
- TAUBER, M. J. et al. (1986): Seasonal Adaptations of Insects, Oxford University Press, New York, 411 pp.
- WARREN, L. O. and M. TADIC (1970): Ark. Agric. Expt. Sta. Bull. **759**: 1 ~ 106.
- 吉尾政信・石井 実 (2010): 気候温暖化とナガサキアゲハの分布拡大, 地球温暖化と昆虫, 全農教, 東京, 54 ~ 71 pp.

農林水産省プレスリリース (22.5.16 ~ 22.6.15)

農林水産省プレスリリースから、病害虫関連の情報を紹介します。

<http://www.maff.go.jp/j/press/syouan> の後にそれぞれ該当のアドレスを追加してご覧下さい。

◆ 平成22年度病害虫発生予報第2号の発表について (5/20)
/syokubo/100520.html

◆ 「農業危害防止運動」の実施について (5/28)
/nouyaku/100528.html