

特集：温暖化による害虫への影響

## 植食性昆虫の出現期と寄主植物のフェノロジーとの同時性

—タマバエの野外調査から見えた同時性のずれとその影響—

九州大学 湯川淳一

## はじめに

多くの植食性昆虫では、ふ化幼虫は寄主植物の新芽や新葉、新梢、花蕾などを摂食するため、若齢幼虫期が寄主植物の芽の伸長や展葉、開花期等に合致する必要がある。特に、成虫期や卵期の短い昆虫では、産卵時期や若齢幼虫期が寄主植物の柔らかい組織が存在する期間とずれると、やむを得ず質の悪い餌を食べることになり、その後の生存率や増殖率に悪い影響が及ぶ（例えば、KERSLAKE and HARTLEY, 1997; YUKAWA, 2000）。このような観点から、様々な植食性昆虫を対象に、寄主フェノロジーとの同時性のずれが昆虫個体群に及ぼす影響が研究されてきた。古くは、ヨーロッパバナナやリンゴを寄主とするフユシヤクの1種 *Operophtera brumata* Linnaeus (シヤクガ科) の個体群密度が、幼虫の分散と展葉のタイミングによって、大きな影響を受けるという報告がある (HOLLIDAY, 1977)。イスノキの葉に虫えいを作るヤノイスアブラムシ *Neothoracaphis yanonis* (Matsumura) やイスノアキアブラムシ *Dinipponaphis autumnata* Monzen (アブラムシ科) では、幹母の出現期と展葉期との同時性のずれの程度によって、虫えいのできる葉位が決められ、それによって葉当たり虫えい数や、その後の世代の増殖率が変化する (NGAKAN and YUKAWA, 1996; 1997)。寄主植物との同時性に関する研究は、アメリカスズカケノキを寄主とする *Drepanosiphum platanoidis* Schrank (アブラムシ科) (DIXON, 1976) や、コナラ属を寄主とするマイマイガ *Lymantria dispar* Linnaeus (ドクガ科) (HUNTER, 1993)、モミヤトウヒ等を寄主とするトウヒノシントメハマキ *Choristoneura fumiferana* (Clemens) (ハマキガ科) (NEALIS and REGNIERE, 2004)、マダケやモウソウチク等を寄主とするモウソウタマコバチ *Aiolomorpha rhopaloides* Walker (カタビロコバチ科) (SHIBATA, 2001) 等でも研究されている。

このような植食性昆虫は、毎年、寄主植物のフェノロ

ジーとうまくシンクロナイズしているのか？ 温暖化は植食性昆虫の出現期や植物のフェノロジーにどのような影響を及ぼすのか？ 同時性がずれると、植食性昆虫はどのような運命をたどるのか？ 植食性昆虫の中でも、野外データが比較的多く蓄積されているハエ目のタマバエ類を取り上げてこれらの問題を考えたい。

## I タマバエの食性と化性

タマバエ科は世界で約 600 属 5,400 種が記録されており (GAGNÉ, 2004)、日本では約 200 種に種名が与えられている (湯川・榊田, 1996)。幼虫は植食性や腐食性、菌食性、捕食性、寄生性等が知られており、植食者の大部分は植物に種特異的な形の虫えいを形成する。虫えい形成者の一部には、複数の科を寄主とする広食性や、同一科内の複数属を寄主とする広義の狭食性の種もいるが、ほとんどの種は同一属内の複数種を寄主とする狭義の狭食性か、単一種を寄主とする単食性である (YUKAWA and ROHFRTSCH, 2005)。

虫えいは、幼虫が摂食時に口から出す化学物質に植物が生長途上で反応して形成されるため、早は新芽や新梢、新葉、蕾、幼果等細胞分裂の盛んなところに産卵する必要がある。また、多くの虫えい形成性タマバエの成虫の口器はほとんど退化していて餌をとらないため、通常、成虫の寿命は1~2日と短く、長いものでも数日である。そのために、タマバエが虫えいを作るには、成虫の羽化・産卵期が寄主植物の新芽の伸長や展葉、開花期等にシンクロナイズする必要がある。その結果、樹木を寄主とするタマバエの多くは年1化性である。一方、春から秋まで新葉が展開する草本を寄主とするタマバエは多化性であるが、越冬明けの春先は羽化期と展葉期がシンクロナイズする必要がある。

## II 昆虫と寄主植物は、毎年、うまくシンクロナイズしているか？

クスノキ科のシロダモの葉に虫えい (口絵A) を作るシロダモタマバエ *Pseudasphondylia neolitsea* Yukawa (タマバエ科) は、年1化性で南九州では3月下旬~4月下旬に羽化する (YUKAWA, 1974)。虫えいから羽化し

Synchronization between the Appearance of Herbivorous Insects and their Host Plant Phenology. By Junichi YUKAWA

(キーワード：タマバエ, 出現期, 寄主植物, フェノロジー, 同時性)

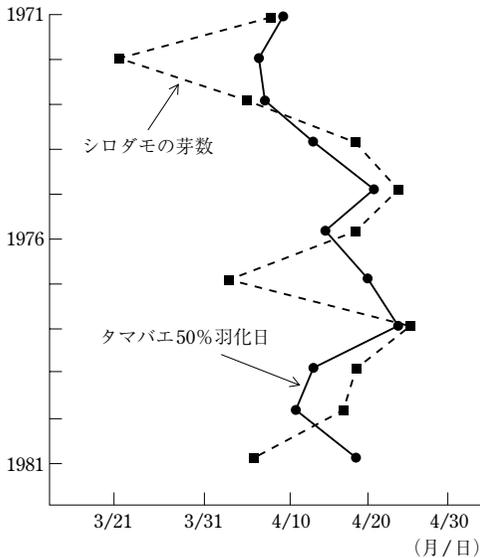


図-1 シロダモタマバエの50%羽化日と産卵に適したシロダモの芽数が最大となる日の年次変動（鹿児島市, 1971～81）（湯川, 2010）

た成虫はその日のうちに交尾し、♀は22～38mmに伸びたシロダモの新芽に産卵し（口絵B）、その日のうちに死んでしまう（YUKAWA et al, 1976）。そのため、毎日、新しい羽化成虫数や産卵に飛来した♀数を記録することができる。図-1は、11年間のシロダモタマバエの50%羽化日と、最も多くのシロダモの新芽が産卵に好適な長さになった日をつなぎ合わせたもので、両方の折れ線グラフが年次によって前後に変動している様子がわかる。1972年や77年、81年には、タマバエの羽化に比べて新芽がかなり早い時期に伸長したが、74～76年や79～80年には、逆に、タマバエの羽化より新芽の伸長が少し遅れた。羽化時期と新芽の伸長時期がほぼ合致していたのは、1971年と73年、78年の3回だけだった。このように、シロダモタマバエの羽化とシロダモの芽の伸長は、毎年、きちっとシンクロナイズしているのではなく、それぞれ、後になり先になり変動していた。実際には、多くの植食性昆虫と寄主フェノロジーの関係でも、このようにかなりルーズなものかもしれない。

### III 昆虫の出現期と植物のフェノロジーを決定する機構が異なる

シロダモタマバエの例でも明らかのように、成虫の出現時期と寄主フェノロジーは、毎年シンクロナイズしているとは限らない。どうしてこのようなことになるのだろうか？ 例えば、サクラの開花の早晩は開花までの気

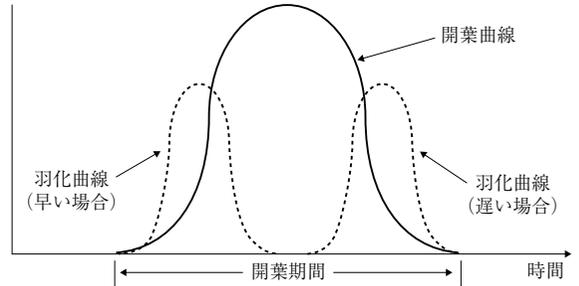


図-2 昆虫の羽化と植物の開業との同時性：従来のパターン（湯川, 2010）

年によって、羽化時期には早晩があるが、通常、多くの個体は開業期に羽化する。開業時期も年によって早晩があるが、ここではわかりやすいように固定してある。

温に左右されるが、冬の寒さも重要である。サクラの開花日は、1960年代以降、全国的に1～11日早期化しているが、鹿児島のようにかなり温暖化しているにもかかわらず、開花日がそれほど早くなっていない場合もある（紙谷, 2010）。モモやナシ等の落葉果樹でも、1℃の上昇で休眠覚醒が遅れ、出芽期や開花日が5～6日程度遅れる（杉浦, 2001；本條, 2002）。植物にとって冬の寒さが芽の伸長や展葉、開花期を早める要因の一つだとすれば、温暖化で展葉や開花期が遅延する可能性が高くなる。

一方、温暖化は昆虫の出現期を早める方向に作用する。例えば、モモアカアブラムシ *Myzus persicae* (Sulzer) では、1, 2月の平均気温が1℃高いと、春の出現日が約2週間早まる（HARRINGTON et al., 1995）。また、アオキミタマバエ *Asphondylia aucubae* Yukawa and Ohsaki の50%羽化日は、越冬明けの1月以降の発育有効積算温度（発育ゼロ点は14℃）でうまく予測できる（大谷ら, 1983）。

このように、植物と昆虫では温度を感じる時期や感じ方に違いがあるため、毎年、植物のフェノロジーと昆虫の出現期が変動し、必ずしも両者がシンクロナイズしていない（図-2）。

### IV 昆虫と寄主フェノロジーの早晩における種内変異

温暖化が顕在化する前は、植物のフェノロジーと昆虫の出現期にずれが生じていても、それは許容範囲内だったので、その昆虫は生き延びてきた。同じ昆虫の個体群の中に、発育有効積算温度  $K$  に変異が見られることが知られている（例えば、桐谷, 1997）。 $K$ の量が個体群の平均値よりわずかに少ないために早く出現する個体や、逆

に、わずかに多いために遅く出現する個体が混在していることが想像できる。寄主フェノロジーとの同時性が、早いほうにずれた年は、Kの小さい個体が比較的多くの子孫を残すことができ、逆に、遅いほうにずれたときは、Kの大きい個体がより多くの子孫を残すことになる。このような同時性のずれの年次変動によって、個体群内の変異幅が保たれている。Kの変異に加えて、植物体上の固着位置（タマバエの場合は虫えいが形成される位置）の微環境によって、それぞれの場所で積算される発育有効温度の量が微妙に異なり、それが出現期の早晩に影響を与え、変異幅を増幅している可能性がある。このような要因によって出現期の早晩における多様性が保持されているため、多少のずれがあっても生き延びてきたのだろう。

一方、植物でも同じように、個体によって、あるいは樹冠や下枝等の部位によってフェノロジーの早晩に変異があり、生育場所の微環境によって変異幅が増幅される。いつも早く展葉する個体は、毎年、同じように早い。また、シロダモでは、下枝の越冬芽のほうが樹冠のものより早く展葉する（徳田・湯川，2010）。

## V 昆虫の羽化曲線と寄主の展葉曲線の組合せによる四つのパターン

羽化期間が長期間ならだらと続く昆虫が見られる一方で、短期間に一斉に羽化する種が存在する。植物の場合も、展葉期間が、長期間ならだらと続く植物が見られる一方で、比較的短期間に一斉に展葉する種が存在する。そこで、成虫の羽化曲線と展葉曲線を組合せると次の四つのパターンになる（湯川，2010）：①羽化期間も植物の展葉期間も比較的長期にわたる場合、②展葉期間より羽化期間のほうが短い場合、③羽化期間より展葉期間が短い場合、④羽化期間も展葉期間も短い場合である。しかし、①と③の例は、タマバエでは知られていない。一方、最も多くの例が見られるのは②である。先に述べたシロダモタマバエの羽化期間とシロダモの展葉期間の関係もこれに含まれる。④のような例は、北方に分布するタマバエの羽化時期と寄主フェノロジーの関係で、より多く見られる可能性がある。なぜなら、北に行くほど、植物の展葉や開花が短い期間に一斉に起こることがよく知られているからである。

## VI 温暖化が進んだときの同時性のずれの影響

温暖化が進めば、昆虫のほうは発育有効積算温度が増えることにより、出現期が早まる可能性があるが、植物のほうは寒さに遭遇する機会が減り、展葉や開花が遅れる可能性が生じる（図-3）。特に、昆虫の出現期間も植

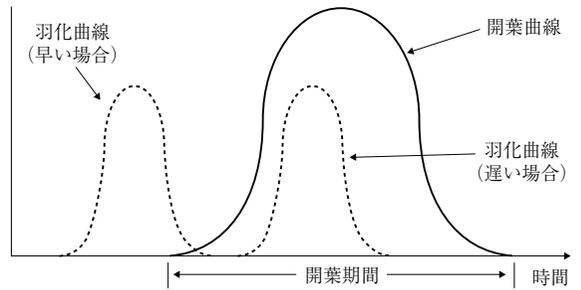


図-3 昆虫の羽化と植物の開葉との同時性：温暖化した場合のパターン（湯川，2010）

温暖化は、開葉より羽化を早める可能性があるため、特に、羽化時期の早い年には、多くの個体は開葉時期とシンクロナイズできないことになる。

物の展葉や開花期間も短い場合は、温暖化で同時性のずれの可能性は大きくなる（湯川，2010）。

温暖化によって同時性がずれた場合、シロダモタマバエのような単食性のタマバエでは、展葉の遅い樹冠から展葉の早い下枝に利用部位を変えてずれを緩和することができる（徳田・湯川，2010）。しかし、それにも限度があり、南の暖かい地方の個体群は下枝の展葉よりもさらに早く羽化してしまい、局地的な絶滅が生じる。その結果、分布南限が北に後退するという事態も考えられる。一方、分布を北方や高地に拡大できれば、個体群の羽化期がそれほど早期化しないため寄主との同時性が保たれる。しかし、この場合は寄主そのものが北方や高地に生育していることが条件で、そこに生育していなければ、あるいは温暖化による寄主の北上が間に合わなければ絶滅の一途をたどることになる。

狭食性のタマバエは、同時性がずれても、展葉や開花期の異なる同属別種の植物を利用して生き延びられる可能性がある。もちろん、同属別種の植物が同所的に分布していることが条件である。ただし、北方では同属別種の植物間でも、展葉や開花期の幅が狭くなっているため、狭食性のタマバエといえども同属別種の植物に寄主範囲を広げても同時性のずれを緩和することができない。しかし、南の地域に比べて北のほうでは、温暖化が進んでも冬の温度が一举に上がることはないために、植物の展葉や開花期が遅くなる恐れは少なく、同時性のずれが生じる心配は少ないかも知れない。ただし、北方では、もともと、短い夏に適応した短期出現型の組合せが多いと考えられるので、同時性のぐくわずかなずれでも大きな脅威となるかも知れない。

広食性の種では同時性のずれはあまり問題にならない。しかし、タマバエには、同じ広食性でも季節によつ

て寄主交代するものが世界で4種知られている。ダイズサヤタマバエ *Asphondylia yushimai* Yukawa and Uechi は晩秋から初夏にかけてはバクチノキやヒイラギの実を虫食い化し、その他の季節はダイズなどマメ科の莢を虫食い化する害虫である (YUKAWA et al., 2003; UECHI et al., 2005)。ノブドウミタマバエ *Asphondylia baca* Monzen は晩秋から初夏にかけてウツギ類の芽を、その他の季節はノブドウやブガラシの実を利用する (UECHI et al., 2004)。このような寄主交代をするタマバエは1年に2回の同時性のずれを経験することになる。

温暖化が進むことにより、植食性昆虫と寄主植物との同時性のずれが現状よりもさらに大きくなる可能性があることを、タマバエのデータを通して考えてきた。同時性のずれに加えて考慮しなければならないのは、植物資源量の年次変動である (YUKAWA and AKIMOTO, 2006)。資源量の少ない年に同時性がずれると、その影響はさらに増大する。温暖化による同時性のずれによって、一部の種は寄主範囲や分布範囲の拡大、植物の利用部位の転換等によって生き延びることができるかもしれないが、残りの種は局地的に、あるいは、全域で絶滅する恐れもある (図-4)。

ゴール形成昆虫と寄主植物、それに介在するゴールをめぐる節足動物群集は極めて多様で、それらの相互作用も非常に複雑である (MANI, 1964)。例えば、シロダモとシロダモタマバエ、ゴールをめぐる群集では、*Gastrancistrus* sp. (ゴガネコバチ科) や *Bracon tamabae* Maeto (コマユバチ科) 等の寄生蜂、成虫を捕食する11種のクモ類、幼虫をゴールから運び出すヒメアリ *Monomorium intrudens* F. Smith (アリ科)、空になったゴールを利用するヤドカリタマバエ *Lasioptera yadokariae* Yukawa やトビムシ類、ダニ類、シロダモの新梢に穿孔するヒメリンゴカミキリ *Oberea hebescens* Bates (カミキリムシ科)、シロダモの葉を摂食するアオスジアゲハ *Graphium sarpedon* Linnaeus (アゲハチョウ科) 等、

様々なチョウ目の幼虫とそれらの寄生蜂などが群集の主要な構成種である (YUKAWA, 1983)。これらの構成種とシロダモの展葉や芽の伸長の同時性のずれも、それぞれの種間の直接的、間接的相互作用を通して、構成種の生存、ひいては、生物多様性の変化に影響を及ぼすことになる。

以上のような事例を見ると、害虫と果樹等の永年作物をめぐる節足動物群集の場合も、同時性のずれを通じて、温暖化が群集構造や生物多様性に重大な影響を及ぼす可能性が高いことが推測できる。

#### 引用文献

- 1) DIXON, A. F. G. (1976): *J. Anim. Ecol.* **45**: 593 ~ 603.
- 2) GAGNÉ, R. J. (2004): *Mem. Entomol. Soc. Wash.* **25**: 1 ~ 408.
- 3) HARRINGTON, R. et al. (1995): Aphids in a changing climate, In *Insects in a Changing Environment* (Harrington R. and N. E. Stork eds.), Academic Press, London, p. 125 ~ 155.
- 4) HOLLIDAY, N. J. (1977): *J. Appl. Ecol.* **14**: 803 ~ 813.
- 5) 本條 均 (2002): 平成13年度寒冷地果樹研究会シンポジウム要旨, 果樹研, つくば, p. 9 ~ 16.
- 6) HUNTER, A. F. (1993): *Oikos* **68**: 531 ~ 538.
- 7) 紙谷聡志 (2010): 初見日と初鳴日, 地球温暖化と昆虫 (桐谷圭治・湯川淳一編), 全農教, 東京, p. 108 ~ 120.
- 8) KERSLAKE, J. E. and S. E. HARTLEY (1997): *J. Anim. Ecol.* **66**: 375 ~ 385.
- 9) 桐谷圭治 (1997): 農環研資料 **21**: 1 ~ 72.
- 10) MANI, M. S. (1964): *Ecology of plant galls*, Dr. Walter Junk, The Hague, The Netherlands, 434 pp.
- 11) NGAKAN, P. O. and J. YUKAWA (1996): *Appl. Entomol. Zool.* **31**: 299 ~ 310.
- 12) ——— (1997): *Appl. Entomol. Zool.* **32**: 81 ~ 90.
- 13) NEALIS, V. G. and J. REGNIERE (2004): *Canad. J. Forest Research- Revue* **34**: 1870 ~ 1882.
- 14) 大谷俊夫ら (1983): 九病虫研究会報 **29**: 118 ~ 121.
- 15) SHIBATA, E. (2001): *Environ. Entomol.* **30**: 1098 ~ 1102.
- 16) 杉浦俊彦 (2001): 日本学術会議農学研究連絡委員会シンポジウム, 日本学術会議, 東京, p. 13 ~ 16.
- 17) 徳田 誠・湯川淳一 (2010): 樹冠から下枝へ, 生活舞台の移動, 地球温暖化と昆虫 (桐谷圭治・湯川淳一編), 全農教, 東京, p. 140 ~ 150.
- 18) UECHI, N. et al. (2004): Host alternation by gall midges of the genus *Asphondylia* (Diptera: Cecidomyiidae), In *Contributions to the Systematics and Evolution of Diptera* (Evenhuis, N. L. and K. Y. Kaneshiro eds.), D. Elmo Hardy Memorial Volume of Bishop Museum Bulletin in Entomology, Honolulu 12, p. 53 ~ 66.
- 19) ——— et al. (2005): *Appl. Entomol. Zool.* **40**: 597 ~ 607.
- 20) YUKAWA, J. (1974): *Kontyû* **42**: 293 ~ 304.
- 21) ——— et al. (1976): *Kontyû* **44**: 358 ~ 365.
- 22) ——— (1983): *Mem. Fac. Agric. Kagoshima Univ.* **19**: 97 ~ 108.
- 23) ——— (2000): *Popul. Ecol.* **42**: 105 ~ 113.
- 24) ——— et al. (2003): *Bull. Entomol. Res.* **93**: 73 ~ 86.
- 25) ——— · O. ROHFERTSCH (2005): *Biology and ecology of gall-inducing Cecidomyiidae (Diptera)*, In *Biology, Ecology, and Evolution of Gall-inducing Arthropods* (Raman, A. C. W. Schaefer and T. M. Withers eds.), Science Publishers, Inc. Enfield, New Hampshire, USA and Plymouth, UK, p. 273 ~ 304.
- 26) ——— · K. AKIMOTO (2006): *Popul. Ecol.* **48**: 13 ~ 21.
- 27) 湯川淳一・榎田 長 (1996): 日本原色虫食い図鑑, 全農教, 東京, 826 pp.
- 28) ——— (2010): 昆虫と寄主植物のフェノロジーとの同時性, 地球温暖化と昆虫 (桐谷圭治・湯川淳一編), 全農教, 東京, p. 121 ~ 139.

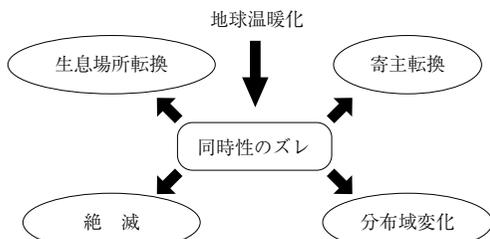


図-4 温暖化が進み、寄主植物との同時性が大幅にずれたときに予想される植食性昆虫の応答 (湯川, 2010)