

植物防疫基礎講座：

昆虫やダニの「内的な発育最適温度」の理論と実際

(1) 内的な発育最適温度とは何か

帝京大学医学部微生物学講座 ^{いけ}池 ^{もと}本 ^{たか}孝 ^や哉

はじめに

地球温暖化が騒がれるずっと以前から、昆虫やダニなど変温動物と温度の関係は重要なテーマであり続けている。われわれにとって身近な学術誌の中にこれに関係した論文が掲載されない号を見つけるのが困難なほどである。それは対象生物を知る基本的な情報であるとともに、害虫防除など応用的な場面に不可欠な情報でもあるからに違いない。

我が国では、線型モデルである有効積算温度法則に基づき、多くの人たちによって有効積算温度定数や発育ゼロ点が精力的に測定され、実際の場面や昆虫生活史の基礎的な解析に用いられてきた。このような実績の積み重ねは、昆虫学の進歩に輝かしい足跡を刻んでいる。

ところで、このような実験データを測定したとき、高温部や低温部の発育速度は有効積算温度法則で示される直線にはのらず、全体としてS字的な曲線になる。どちらかというところでは温度範囲を少し大きくとり、非線型モデルを使った解析が優勢であるように筆者は感じている。しかし、曲線を扱うことの煩雑さとそれから得られる情報の質から考えると、シンプルな線型モデルは非線型モデルに勝るとも劣らない状況にある。

この状況をステップアップするものとして、物理学という熱力学の法則に基づいた非線型理論モデルが開発されている。このモデルを使うと「内的な発育最適温度」というこれまでにない概念に基づいた温度定数が推定できる。この定数の意味するところは何か、どうすれば推定できるのかを2回に分けて解説したい。

I 経験的非線型モデルの限界

なじみの深い有効積算温度法則については割愛し、これまで一般に使われてきた非線型モデルでは、どのような温度定数が定義されているのかをまず簡単に紹介する。

What is the Intrinsic Optimum Temperature for Development of Insects and Mites? (1) The Theory and Some Tentative Assumptions. By Takaya IKEMOTO

(キーワード：内的な発育最適温度，SSI モデル，熱力学モデル，非線型モデル，線型モデル，温度，発育速度)

Briere, Lactin, Logan, Taylor, Janisch 等開発者の名を冠したモデルと、それらから派生したものまで含めるとおそらく 20 を下らないモデルがある。理論的モデルが開発された現在ではこれらをいちいち詳細に紹介することはあまり意味がない。

これら経験的モデルの開発者が目をつけた温度点は、低温部発育停止温度（略称 T_{min} ）、発育速度最高温度（同， T_{opt} ）、高温部発育停止温度（同， T_{max} ）の三つである。

T_{min} は線型モデルの発育ゼロ点と同じ考え方であるが、同じデータを当てはめてもモデルによってその温度は異なり、温度軸に漸近させているものもあるが、多くは温度軸に衝突して停止する。

T_{max} は定義としては高温により発育が停止してしまう温度であり、 T_{min} と同じく実際には測定できない温度である。モデルの利用者の中には、40℃にもなればすべての供試虫が死亡するので、これが T_{max} だとしているものもあるが、生存率ゼロと発育速度ゼロを混同しているので、生物学上全くの誤りである。しかし中温部のデータポイントから外挿して推定できる T_{min} とは異なり、高温部の発育速度はほとんど測定不可能であるので外挿が難しく、このようにでも取り扱わないと曲線フィッティングが不可能になる。

T_{min} だけ考えれば直線モデルによる推定で十分であり、 T_{max} は不確かな推定値しか得られないのに対し、唯一意味がありそうなのが T_{opt} である。最適 (optimal) 温度と定義されているから、発育速度がピークに達する温度がその昆虫にとって最適であると考えられたものであろう。

最近の車は無理してぶっ飛ばせば最高時速 200 km くらいは出せるかも知れない。しかしそんな速度で走り続けて 30 分もすれば過熱してエンストする。悪くすればタイヤがパンクし車軸が折れてしまう恐れもある。せいぜい 100 km くらいがほどほどだろう。このように考えたのが発端で、これから紹介する「内的な発育最適温度 Intrinsic optimum temperature for development, T_{ϕ} 」の概念に行き着いた。この温度 T_{ϕ} は T_{opt} と T_{min} の中間あたりに位置し、そのときの発育速度もほどほどである。

T_ϕ にわざわざ「内的な」とつけたのは、これまで最適温度と考えられてきた発育速度がピークとなる温度 T_{opt} (添え字は optimal を意味する) と明確に区別するためである。さらに、温度と発育速度の関係曲線を描いただけでは特徴点として表面に現れないものの、曲線の内容を分析すればはっきり特徴点としてとらえることができる、昆虫など変温動物に本来備わっている温度点であるという意味を含めている。

II 熱力学理論モデルの開発史

発育は細胞の分化、分裂、増殖により進行する。細胞生物学の教科書には、細胞周期、すなわち 1 個の細胞が 2 個に分裂する周期の図が必ず出てくる。元の細胞の中ではまず DNA の複製が行われ、細胞が十分大きくなると次いで有糸分裂により細胞が分裂する。DNA の複製が行われる S 期には、S 期サイクリンと酵素 cdk の複合体がはたらいて複製が進行し、やがてこのサイクリンが分解されて停止する。これと同じように細胞分裂が行われる M 期には有糸分裂サイクリンと酵素 cdk (Cyclin-dependent kinase) の複合体がはたらいて進行し、やがて停止する。つまり発育とは酵素が関与する化学反応であるといえよう。

化学反応は一般に、温度が上昇すると指数関数的にその速度が高まるが、タンパク質である酵素の活性にはある最適な温度があり、これより低温や高温では活性が著しく低下する。温度と発育速度の関係はこの両者が複合されたものである。

1 S モデル

低、中、高それぞれの温度域間における熱力学遷移状態理論 (Eyring, 1935) をもとに、SHARP and DeMICHELE (1977) は発育速度 (r) を従属変数、絶対温度 (T) を独立変数とする数学モデルを構築した (筆頭開発者の頭文字から S モデルと略称する)。

$$r(T) = \frac{T_{\exp} \left[\frac{1}{R} \left(\phi - \frac{\Delta H_A}{T} \right) \right]}{1 + \exp \left[\frac{1}{R} \left(\Delta S_L - \frac{\Delta H_L}{T} \right) \right] + \exp \left[\frac{1}{R} \left(\Delta S_H - \frac{\Delta H_H}{T} \right) \right]} \quad (1)$$

彼らはこのモデル構築に際し、(a) 生物個体は多種の酵素群をもっているに違いないが、発育速度はこれら酵素群を統括するただ一つのコントロール酵素によって制御される。(b) コントロール酵素の活性変化は、遷移状態理論に則り温度による可逆的エネルギー状態の変化によってもたらされる、と仮定した。定数部分の詳しい

説明は原著にゆずるとして、エントロピー (ΔS) とエンタルピー (ΔH) で書かれており、温度に関する定数がないことが、次に紹介するモデルとの相違である。

2 SS モデル

SCHOOLFIELD et al. (1981) はこのモデル式の改造と修正を行い、二代目となる次のようなモデル式を発表した。

$$r(T) = \frac{\rho^{(25^\circ\text{C})} \frac{T}{298} \exp \left[\frac{\Delta H_A}{R} \left(\frac{1}{298} - \frac{1}{T} \right) \right]}{1 + \exp \left[\frac{\Delta H_L}{R} \left(\frac{1}{T_L} - \frac{1}{T} \right) \right] + \exp \left[\frac{\Delta H_H}{R} \left(\frac{1}{T_H} - \frac{1}{T} \right) \right]} \quad (2)$$

細部やモデルの構造については、次項で詳しく解説するが、この二代目モデルになって昆虫研究者の間でも使用者が出はじめた。S モデルとは異なり、エントロピー (ΔS) が消えて温度定数に置き換えられている。さらにこのモデルには参照温度 reference temperature が登場する。いわゆる S 字カーブの力学的な「臍」となるような温度のことで、「変温生物種によってそれぞれ違うであろうが測定のしようがないので、25℃に固定しておく」と宣言している。モデル式の中に 25℃の絶対温度 298 K を表す数値がそのまま書かれている特徴がある。 $\rho^{(25^\circ\text{C})}$ はこの温度における発育速度値である。

3 SSI モデル

三代目となる IKEMOTO (2005) のモデルでは、この固定されて既知定数となっているところを未知定数化したところが前者と異なる。この定数 T_ϕ は高温や低温の悪影響が極小となる温度であり、その意味から内的な発育最適温度と名付けたのである。単に SS モデル式を修正しただけでは不十分であり、モデルの定数間に一定の関係が必要であることを見出し、モデル第 2 式を付け加えた。

III SSI モデル式の構造

SSI モデルは次のモデル第 1 式

$$r(T) = \frac{\rho_\phi \frac{T}{T_\phi} \exp \left[\frac{\Delta H_A}{R} \left(\frac{1}{T_\phi} - \frac{1}{T} \right) \right]}{1 + \exp \left[\frac{\Delta H_L}{R} \left(\frac{1}{T_L} - \frac{1}{T} \right) \right] + \exp \left[\frac{\Delta H_H}{R} \left(\frac{1}{T_H} - \frac{1}{T} \right) \right]} \quad (3)$$

と、次の第 2 式

$$T_\phi = \frac{\Delta H_L - \Delta H_H}{R \ln \left(-\frac{\Delta H_L}{\Delta H_H} \right) + \frac{\Delta H_L}{T_L} - \frac{\Delta H_H}{T_H}} \quad (4)$$

と合わせて構成されている。数学的に(4)式は、環境温度 T が T_ϕ に等しいとき、分母全体の値が極小となる場合に必要のパラメータ定数の相互関係を表している。個々のパラメータ定数についての詳しい定義は表-1を参照していただくとして、大枠だけ説明しよう。 r が発育速度であり絶対温度 T の関数である。 T_ϕ は内的な発育最適温度、 ρ_ϕ がこの温度での発育速度、 R は気体定数で 1.987、添え字のついた ΔH はエンタルピー、添え字のついた T はそれぞれ温度定数である。

さて(3)式をみると、独立変数 T が四つあり、それぞれの部分は独立性のある(3)式のパーツと考えることができ、パーツごとに関数グラフも描ける。そこで

$$f_\rho(T) = \rho_\phi \frac{T}{T_\phi} \quad (3-1)$$

$$f_A(T) = \exp\left[\frac{\Delta H_A}{R} \left(\frac{1}{T_\phi} - \frac{1}{T}\right)\right] \quad (3-2)$$

$$f_L(T) = \exp\left[\frac{\Delta H_L}{R} \left(\frac{1}{T_L} - \frac{1}{T}\right)\right] \quad (3-3)$$

$$f_H(T) = \exp\left[\frac{\Delta H_H}{R} \left(\frac{1}{T_H} - \frac{1}{T}\right)\right] \quad (3-4)$$

と置くと(3)式は

$$r(T) = \frac{f_\rho(T) \cdot f_A(T)}{1 + f_L(T) + f_H(T)} \quad (3-5)$$

に簡略化することもできる。

(3-1) 式には温度 T_ϕ における発育速度 ρ_ϕ があり、環境温度 T と T_ϕ の比によって補正されるが、温度は絶対温度なので、われわれが普通取り扱う温度範囲では補正量のごく少ない。したがってグラフにするとわずかに右上がりの水平に近い直線となる。モデル曲線の全体的な高さ(速度レベル)を決めているととらえることができる。

前後するが(3-3)式は低温により、(3-4)式は高温によりそれぞれ酵素が不活性になるエネルギー状態を表している。 $f_L(T)$ は高温側では温度軸に、 $f_H(T)$ は低温側で温度軸にそれぞれ漸近するので、両者と分母第1項の1を加え、すべて足し合わせた曲線は下に凸の曲線になり、 T_ϕ で1に近いがそれより少し大きい極小値をとる(図-1B)。したがって(3)式の方母の部分は各温度における低温・高温の悪影響の程度を表している。しかし熱力学的には正確な表現と言えないようで、(3)式右辺から分母の部分だけを右方向へ移動分離させ、これを $P_2(T)$ とすると、

$$P_2(T) = \frac{1}{1 + f_L(T) + f_H(T)} \quad (3-6)$$

となる。 $P_2(T)$ は分母値の逆数であり、各温度における酵素活性の相対的な割合を示している。 T_ϕ で極大値をとり、1にごく近いが少しそれより小さい値である(図1-C)。正確には「活性状態にある酵素の平衡存在確率 Probability of enzyme being in the active state」と呼称される。

したがって(3)式の分子の部分に $P_2(T)$ を掛け合わせたものが、全体のモデル曲線とも言える。

表-1 SSI モデルの変数と定数

変数	
r	温度 T における平均発育速度 (1/day または 1/hour 等, 従属変数)
T	温度 (絶対温度 (K), $0^\circ\text{C} = 273.15 \text{ K}$, 独立変数)
既定定数	
R	気体定数 (1.987 cal/deg/mol)
未知定数	
T_ϕ	活性状態にある酵素の存在確率が極大となる内的な発育最適温度 (K),
ρ_ϕ	T_ϕ における発育速度 (1/日または 1/時間等)
ΔH_A	酵素による反応が活性化されるエンタルピー (cal/mol)
ΔH_L	低温不活性と関係するエンタルピーの変化 (cal/mol)
ΔH_H	高温不活性と関係するエンタルピーの変化 (cal/mol)
T_L	酵素が半分活性, 半分低温不活性である温度 (K)
T_H	酵素が半分活性, 半分高温不活性である温度 (K)

論文によっては国際物理学会の勧告に従って cal 単位を使わず、ジュール (J) を使っているものがある。1 (cal) = 4.2 (J), 1 (J) = 0.24 (cal) で換算する。

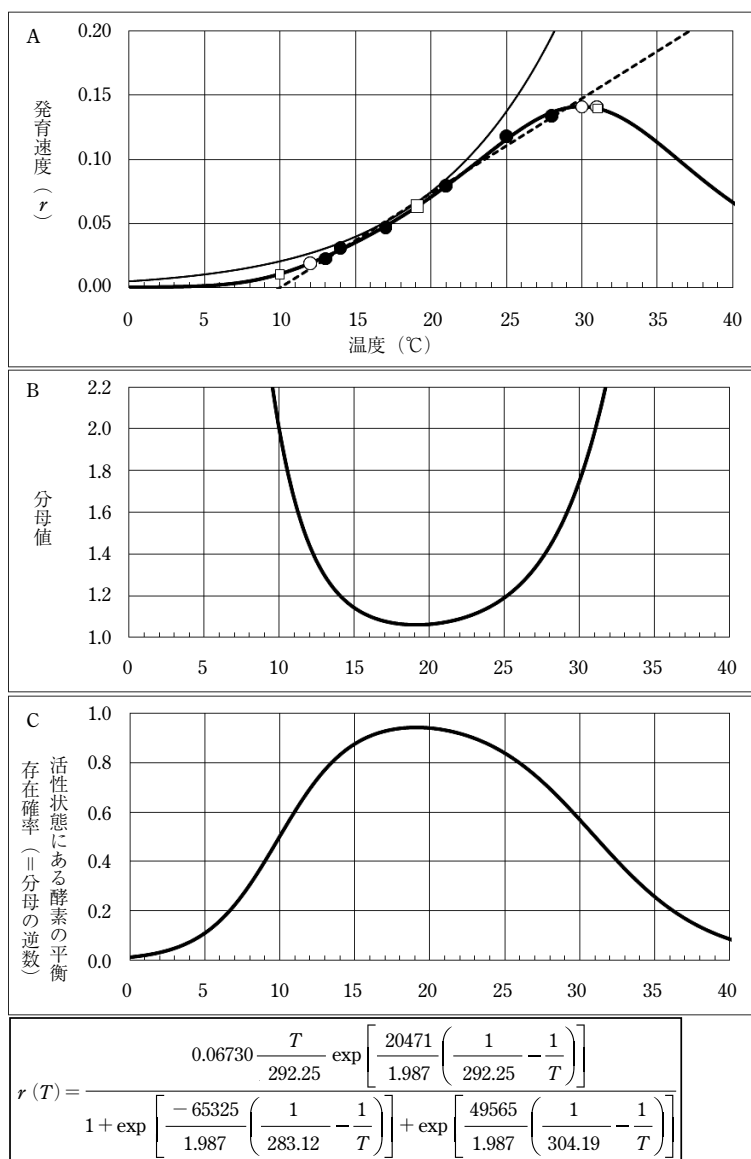


図-1 SSIモデルによるキイロシヨウジョウバエの温度と発育速度の関係例

A: 太線がモデル曲線 $r(T)$ を示す。細い曲線はモデル式の分子の部分のみによる描画、点線は9データ点のうち6黒丸だけ選んでフィッティングした直線モデル。19.1 $^{\circ}\text{C}$ にある□印が推定された (T_{ϕ}, ρ_{ϕ}) 点, 9.97 $^{\circ}\text{C}$ と31.04 $^{\circ}\text{C}$ にある小さな□印はそれぞれ T_L と T_H を表す。

B: モデル式の分母の部分のみにより描いた曲線。 T_{ϕ} において最小値を示す。この値が極小値をとる温度が T_{ϕ} , 2をとる温度が T_L と T_H となる。

C: $P_2(T)$ 曲線。分母の逆数をとって描いた曲線で活性状態にある酵素の平衡存在確率を表す。この値が極大値をとる温度が T_{ϕ} , 0.5をとる温度が T_L と T_H となる。下部に推定された各定数を入れた SSI モデル式を表示した。モデル式はすべて絶対温度 K で計算するが、グラフはすべて摂氏温度 $^{\circ}\text{C}$ で示してある (273.15 K = 0 $^{\circ}\text{C}$) (HAVE and JONG, 1996)。

後回しになったが、(3)式の分子部分のみを取り出ししてみるとどうなるのだろうか。すでに説明が終わったように低温・高温の悪影響が全くない場合であり、逆に言えば活性状態にある酵素の存在確率が温度にかかわらず高い値で一定値を取る場合。さらに突き詰めると酵素が関係しない化学反応そのものの温度と速度の関係を表していることになる(図-1A内の単調増加曲線)。

なお、 T_L と T_H は、モデル曲線の値が分子の部分だけで描いた曲線の速度値がちょうど半分になる温度をそれぞれ示している。

以上の考察により、SSIモデルは温度-発育速度関係のデータを、酵素熱力学的な化学反応の法則により構築された理論的モデルであることがわかりいただけたと思う。

IV SSIモデルから導かれた新しい概念

1 真の最適温度 T_ϕ

一般の化学反応の速さを変える条件には基質濃度とともに温度がかかわっている。温度によらない反応固有の部分と温度に依存する部分があり、全体として速度定数の値は温度に依存する。さらに生物体内の反応には化学反応の触媒としてはたらく酵素が重要な役割を担っており、タンパクである酵素のはたらくにはある温度に最適値をもつ形の温度依存性がある。恒温動物はそのような最適温度に保つ能力を自ら備えており、変温動物は環境温度と一致したときに生理的に最適状態が達成される。SSIモデルにはこれら二つの温度依存性が、モデルのパーツとしては明確に分離されながらもモデル全体としては統合されている。

内的な発育最適温度と命名した T_ϕ は昆虫など変温動物の発育に関係する、これまでになかった、まったく新しい温度指標である。

2 偽りの最適温度 T_{opt}

発育速度が最高値を示すときの温度 T_{opt} は、一つの観察値としてはそれなりに意味がある。しかし、SSIモデルによれば、 T_{opt} という概念そのものが明確に存在しない。SSIモデルではパラメータ定数で示されることもなく、モデル式の分子部分と分母部分の競合により単に発育速度が増加から減少に転じる温度であって、それ以上の意味はもたない。経験的モデルで T_{opt} として定義されてきた「最も速いことはいいことだ」という考え方がSSIモデルでは否定されたのである。

3 存在しない T_{max}

経験的非線型モデルでは高温部発育停止温度 T_{max} がよく登場する。高温の悪影響により発育が停止するのみ

ならず、死亡に至る温度と混用される場合がしばしばである。死に至るのであるから発育速度もゼロになるといわれれば、ついそのように考えがちである。しかし殺虫剤の濃度をいろいろ変えて行う効力試験を思い起こしていただきたい。100%の個体が致死する濃度を定義しないで、 LC_{50} とか LC_{99} が測定表示される。これは濃度-死亡率の関係を物理学的に正しく曲線として取り扱っているからにはほかならない。ほぼ全個体が死に至る濃度は、濃度軸に漸近するがクロスしない。

SSIモデルにおいてはもちろん温度軸に漸近的だが、あまり温度が高くなると死亡個体が増加して、発育所要日数が測定不可能になるから、発育速度が漸近的になる実際の様子は観察できない。しかし、「決して死なない虫」を使って実験をやってみたらどうであろうか。ヤシオサゾウムシから抽出された酵素のうち β -galactosidaseによる反応の活性速度が、いろいろな温度条件下にある試験管内で測定されたデータ(YAPI et al., 2007)にSSIモデルを当てはめてみよう。この酵素は37.5℃に T_ϕ があるという高温に適応した特殊な酵素らしいが、80℃までの測定値がある。80℃では相対速度が6%まで低下し、それより高い温度では温度軸に見事に漸近する曲線が得られている(図-2)。

4 T_{min} は存在するか

T_{max} とまったく同じように考えられる低温部発育停止温度 T_{min} についてはどのようになるだろうか。経験的非線型モデルの半数くらいは T_{max} と同じように温度軸に衝突停止させている。実のところ T_{min} は有効積算温度法則の発育ゼロ点と同じ考えに基づくもので、非線型モデルの構築に際し、多分にこの法則を意識したものらしい。 T_{max} の場合と同じく非線型モデルとしては不適当な考えが導入されてしまっていると言えるだろう。

こうした考えの延長として発育ゼロ点の存在意義を考えてみると、この場合はまったく問題がない。その理由としては、有効積算温度法則は簡潔明瞭な線型モデルで表現されるものであるから衝突停止点があっても当然であること、実在しない仮想的な指標点であるものの、各地の気温条件の下で実現可能な世代数を推測したり、羽化日を予測するのに大変重要な指標であること等があげられる。もちろんSSIモデルでもそれは可能であり、有効積算温度法則を用いるより少し正確な予測ができるかも知れない。しかし計算の手間を考えると単純なモデルである有効積算温度法則にもこの方面における実用価値は残るだろう。発育ゼロ点は、あたかも実在するかのようには非線型モデルにむりやり組み込まれた T_{min} とは似て非なる指標なのである。

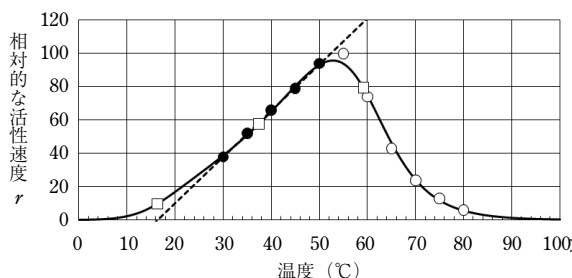


図-2 ヤシオサザウムシ体内から抽出された酵素 (β -galactosidase) による反応の相対活性速度と温度の関係

SSI モデルでは低温域、高温域とも漸近線になる (YAPI et al., 2007)。

5 直線モデルとの関係

S モデルの開発者達は「このモデル曲線は中間的な温度部分において直線モデルとよく合致する」と自慢げに書き記している。実際に SSI モデル曲線の (T_ϕ , ρ_ϕ) 点を通る接線と、直線に並ぶデータ点に対してラインフィッティングした直線、これら二つはほぼ一致する。これら二つのモデルは相補的に用いることができる相性のよいコンビである。(なお、接線の方程式は複雑で膨大であるのでここでは割愛した。SHI et al., 2011 を見られたい)

V 生活史戦略、進化、地理的分布と T_ϕ

チチュウカイミバエの卵は、14～34℃で80%以上の

ふ化率であり、その外側の温度では急激に下がる (MESSENGER and FILTTERS 1958)。こうした現象は他の昆虫種でもよく見られるが、SSI モデルで解析すると、 T_ϕ 値は 21.15℃であり、この温度から高低離れるに従い急激に酵素活性度が低下してゼロに近づいてゆく (3-6 式の $P_2(T)$ 曲線)。 T_ϕ 値はこのミバエにとって他のどのような要素と結びついているのだろうか。一方、昆虫種によってはある温度で生存率がピークとなる例も多い。マラリアにおいては、熱帯熱マラリア原虫を媒介するハマダラカの生存率と原虫の蚊体内での有性生殖とそれに続く無性的分裂増殖が、ともに推定された $T_\phi = 23^\circ\text{C}$ 付近で最も効率よく行われる。したがって熱帯地では比較的涼しい季節にマラリア患者が多く発生する事例をよく説明している (IKEMOTO, 2008; 池本, 2010)。

これまでのところ、 T_ϕ において産卵数が見事に最大となる例などが見つかっているが、実証的なデータの収集はこれからの課題である。適応度を最大にする温度や生活史戦略を最適にするという観点でひろくデータが蓄積され、 T_ϕ と一致する要素がどんどん見つかることを期待したい。これまでの常識からは考えも及ばないものも含め、おそらくその内容は種、分類群、個体群によって多様なものと予見される。

進化の舞台における気温と原産地や類縁関係、さらには現実の気温勾配と地理的な分布にも T_ϕ が深くかかわっているに違いない。それらの解明はこれからの楽しみな課題となろう。

今回は T_ϕ 推定法の実際を紹介し、文献リストもまとめる予定である。

(団体日より 67 ページからの続き)

開 会：10:15～10:30 理事長挨拶

講 演：10:30～11:10

種苗検疫の現状と課題

農林水産省横浜植物防疫所 古澤幹士氏

11:10～11:50

種苗生産・流通における病害虫管理

(株)サカタのタネ 加来久敏氏

13:00～13:30

ウメ輪紋ウイルスの発生と防除

法政大学生命科学部 西尾 健氏

13:30～14:00

カンキツグリーニング病の発生と防除

(独)農研機構 果樹研究所 岩波 徹氏

14:00～14:30

ウリ類退緑黄化病の発生と防除

熊本県農業研究センター 行徳 裕氏

14:30～15:00

ウリ類果実汚斑細菌病の特徴と防除体系

(独)農研機構 野菜茶業研究所 白川 隆氏

参加費：一般 2,000 円、学生 1,000 円

申込み：参加をご希望の方は下記連絡先まで E メールまたは FAX で所属・連絡先と氏名をお知らせ下さい。当日、参加費と引き替えにテキストをお渡し致します。

連絡先：財団法人 報農会 事務局 正垣 優、渡辺敦子

〒187-0011 東京都小平市鈴木町 2-846-105

サンウッド花小金井 101 号室

TEL/FAX: 042-381-5455

E-mail: khono511@car.ocn.ne.jp