

論文 (Original article)

ヤツバキクイムシの発育への温度と日長の影響

上田 明良^{1)*}、尾崎 研一¹⁾

Influence of temperature and photoperiod on the development of *Ips typographus japonicus* (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae)

Akira UEDA^{1)*} and Kenichi OZAKI¹⁾

Abstract

To evaluate the effects of temperature and photoperiod on the developmental of *Ips typographus japonicus* (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae), we reared individuals in bolts of *Picea jezoensis* upon which eggs had been laid in the field in June 2010. Bolts were placed in the laboratory under six temperature regimes (16, 18, 20, 22, 24, 26°C) and with a photoperiod of 15:9 L:D (LD) and at 22°C with a photoperiod of 10:14 L:D (SD). We recorded the date of adult eclosion and emergence for the first generation. The developmental zero and the effective cumulative temperatures under the LD regime estimated using 'Ikemoto and Takai method', were 5.1°C and 412.1 degree days from egg deposition to adult eclosion, 12.7°C and 141.0 degree days from adult eclosion to adult emergence from the bolts, and 9.8°C and 481.9 degree days for the whole developmental period (egg deposition to adult emergence). The developmental rates of the insects reared under 22°C were same between LD and SD, indicating that photoperiod has no effect on the developmental period of the insects during the first generation. Next, adults that had eclosed from the bolts at 22°C and under the two photoperiod regimes were allowed to deposit eggs on new bolts so that we could assess development of the second generation reared under the same conditions as those from the first generation. The developmental rates of the insects reared under LD regime did not differ between the first and second generation. Of those reared under the SD regime, only 2 second-generation adults eclosed and none emerged, suggesting that adults from the first generation had entered reproductive diapause and laid fewer eggs than those reared under the LD regime.

Key words : Diapause, Photoperiod, Developmental rate, Developmental zero, *Ips typographus japonicus*, Effective cumulative temperature

要旨

ヤツバキクイムシ (*Ips typographus japonicus*) の発育に対する温度と日長の効果を調べるために、2010年6月に野外でヤツバキクイムシをエゾマツ丸太に産卵させ、飼育した。丸太を6温度条件(16、18、20、22、24、26°C)下の長日(15:9 L:D)、および22°C短日(10:14 L:D)に置いて、第1世代の羽化日と脱出日を記録した。第1世代の長日下における産卵から羽化まで、および羽化から脱出までの期間のIkemoto and Takai法による発育ゼロ点と有効積算温度は、それぞれ5.1°C、412.1日度と12.7°C、141.0日度で、全発育全期間(産卵から脱出)では9.8°C、481.9日度であった。22°C下で飼育では、発育速度が長日と短日で同じであったことから、日長は第1世代の発育期間に影響しないと考えられた。次に、22°C長日と短日で羽化した第1世代成虫を、それぞれ発育したのと同じ条件下で新しい丸太に産卵させ、第2世代の発育を観察した。長日下の飼育では、発育速度に第1世代と第2世代の間の違いはなかった。短日下の飼育では、2個体が羽化しただけで、脱出はみられなかったことから、22°C短日下で羽化した第1世代は生殖休眠していて、長日下よりも産卵数が少なかったと考えられた。

キーワード：休眠、日長、発育速度、発育ゼロ点、ヤツバキクイムシ、有効積算温度

1. はじめに

地球温暖化(以下温暖化と略す)は、昆虫の分布、発育、個体群密度、寄主—昆虫—寄生者間の相互作用等に大きく影響する(桐谷・湯川, 2010)。たとえば、1990年以降の北米大陸西部ではクイムシ類(甲虫目ゾウムシ科クイムシ亜科: Coleoptera,

Curculionidae, Scolytinae)の大発生による針葉樹枯死被害が生じているが、その原因のひとつに温暖化が挙げられている(Raffa et al., 2008)。そのうち、アラスカとこれに隣接するカナダ北西部での *Dendroctonus ruffipennis* によるトウヒ類の被害は、伐採や火事の減少による木の肥大および温暖化が主要因と考えられて

原稿受付:平成23年11月28日 Received 28 November 2011 原稿受理:平成24年2月24日 Accepted 24 February 2012

1) 森林総合研究所北海道支所 Hokkaido Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute (FFPRI)

* 現住所: 森林総合研究所九州支所 〒860-0862 熊本市黒髪4-11-16, present address: Kyushu Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute, 4-11-16 Kurokami, Kumamoto 860-0862, Japan; e-mail: akira@ffpri.affrc.go.jp

いる (Berg et al., 2006)。すなわち、木のサイズが大きくなり *D. ruffipennis* の加害に適した木の密度が高まったことと (Berg et al., 2006)、温暖化により、従来は2年1化だったものが1年1化へと変わり、増殖速度と分散速度が2倍になったことが原因と考えられている (Hansen and Bentz, 2003; Berg et al., 2006)。また、高温と乾燥による寄主の感受性増加も、被害拡大に影響していると考えられている (Barber et al., 2000)。

一方、我が国ではキクイムシ亜科による最も大きな針葉樹枯死被害は、ヤツバキクイムシ (*Ips typographus japonicus*) とカラマツヤツバキクイムシ (*Ips subelongatus*) によるもので、前者がトウヒ類 (エゾマツ、アカエゾマツなど)、後者がカラマツ類 (カラマツ、グイマツなど) を枯死させる (山口ら, 1963; 小泉, 1977, 1990; 吉田, 1986; 中山ら, 1991; 上田, 2006 など)。ヤツバキクイムシは年1~2化、カラマツヤツバキクイムシは年1~3化で、1年の世代数は気温の影響をうけると考えられている (吉田, 1986; 小泉, 1990)。このことから、今後、温暖化によって世代数が増加することで、被害の急速な拡大が懸念される。これを予測するには、ヤツバキクイムシとカラマツヤツバキクイムシの飼育実験をおとした発育ゼロ点と有効積算温度の推定が必要となる (桐谷・湯川, 2010)。

これら2種の産卵から成虫の羽化までの発育ゼロ点と有効積算温度について、ヤツバキクイムシのユーラシア大陸亜種であるタイリクヤツバキクイムシ (*Ips typographus typographus*) とカラマツヤツバキクイムシにおいて、直線回帰による解析が行われている (Wermelinger and Seifert, 1998; 鈴木・今田, 1993)。しかし、ヤツバキクイムシ、タイリクヤツバキクイムシとカラマツヤツバキクイムシは、いずれも羽化後しばらくの間樹木内に留まって摂食を行ったのち脱出するため、年間世代数の推定には、後食期間 (羽化成虫が樹木から脱出するまでの期間) を含めた全発育期間の発育ゼロ点と有効積算温度のデータが必要となる。ところが、これらの後食期間については、タイリクヤツバキクイムシの20°Cと25°Cにおけるデータしかないため (Wermelinger and Seifert, 1998: この論文では発育障害が生じた30°Cのデータが除外されている)、後食期間および全発育期間の発育ゼロ点と有効積算温度は不明である。

一方、発育ゼロ点と有効積算温度以外にも、日長が関与する休眠の発現は、年間世代数に大きく影響する (桐谷・湯川, 2010)。タイリクヤツバキクイムシを短日条件下で飼育した場合、ほとんどの個体が成虫になっても産卵をしないで休眠に入ることが知られている (Schopf, 1989)。このことから、我が国のヤツバキクイムシとカラマツヤツバキクイムシも、短日下では生殖休眠する可能性がある。そこで、本研究では、ヤツ

バキクイムシを様々な温度条件下で飼育し、産卵から脱出までの期間 (=全発育期間) の発育ゼロ点と有効積算温度をもとめた。また、ヤツバキクイムシを22°C長日と短日条件下で累代飼育し、生殖休眠するかどうかを確かめた。

2. 方法

2.1 越冬世代成虫の捕獲

ヤツバキクイムシの飼育には、野外で産卵させた丸太を用いた。2010年6月14日に森林総合研究所北海道支所実験林内のエゾマツを伐採して、中央直径7.2~10.7cm、長さ約42cmの丸太を作成し、乾燥を防ぐために両木口をパラフィンで覆った。翌6月15日、北海道森林管理局石狩森林管理署管内の千歳風景林5267林班に丸太を運び、13時20分に井桁状に積み上げた (Fig. 1)。井桁最上段の丸太に、集合フェロモン1袋をガンタッカーで固定した。集合フェロモンには、4cm角の脱脂綿を入れた0.06mm厚のチャック付きポリプロピレン製袋に、(S)-cis-verbenol (純度97%, Bedoukian Research Inc., Danbury, USA) と2-methyl-3-buten-2-ol (純度98%, Alfa Aesar, Ward Hill, USA) の1対100混合液を1cc注いだのち、チャックと熱線で密封したものをを用いた。10分間隔で外気温の変化を測定するために、2器のデータロガー (KNラボラトリーズ、ハイグロクロン) を発泡スチロール製どんぶり型容器にアルミ箔を貼り付けた屋根の下にそれぞれつるし、丸太設置場所近くの2本の枝に、データロガーの高さが1.2mになるようにそれぞれくくりつけた。その後、6月21日13時に丸太とデータロガーを回収した。



Fig. 1. ヤツバキクイムシの侵入を導くために6月15日に設置した丸太

最上段の丸太に集合フェロモンの入ったポーチを固定した。2010年6月21日に丸太を、様々な温度・日長条件下の恒温器に移した。

Bolts set on 15 June to induce the attack of the beetles

A pheromone pouch was attached on the uppermost bolt. All bolts were moved to the laboratory on 21 June 2010 and placed into the incubators with various temperatures and photoperiods.

2.2 第1世代の飼育と観察

回収した丸太には野外の越冬世代成虫が穿入しており、これを飼育容器に移し、飼育容器を様々な温度・日長の恒温器に設置して、ヤツバキクイムシを飼育した。飼育容器には、46×31×12cmの透明プラスチック容器を用い、フタには換気用に約8×6cmの窓をあけ、0.5mmメッシュの金網を窓に貼った。容器底には湿らせた水苔を約1cm厚に敷き、その上に丸太3本を並べた。恒温器にはSANYO Growth Cabinet HYS-3500を用いた。この恒温器は横4面のうち3面がガラス張りになっていて、ガラス張り面は37W直管蛍光灯を供えた扉で覆われている。明期には37W直管蛍光灯を3方向から1本ずつ(計3本)照射した。日長は、長日(15:9 L:D)、短日(10:14 L:D)とし、温度は、長日16、18、20、22、24、26℃、短日22℃とした。短日を22℃だけにしたのは、今回は休眠の有無を調べることが目的であることから、多数の温度設定が不要であり、タイリクヤツバキクイムシの飼育適温である20～25℃(Wermelinger and Seifert, 1998)のほぼ中央値を用いたことによる。なお、飼育に用いた丸太数は、各区3本(飼育容器1個分)である。

ヤツバキクイムシはオスが樹皮下に穿った短い坑道へメスが入って交尾したのち、メスが樹皮下に直線状の母孔を掘り進みながら産卵し、孵化した幼虫が母孔と垂直方向に幼虫孔を掘り進みながら内樹皮を摂食する(上田, 2007など)。すなわち、穿入孔に近いほど早くに産卵されるため、発育が最も進んでいる。そこで、7月11日にカッターナイフを用いて各穿入孔近くの樹皮を丁寧に、樹皮が剥げ落ちないように剥ぎ、第1世代の発育状況を観察した。そして観察後すぐに、すき間があかないように樹皮を元に戻した。観察は、各恒温器で最初の羽化(新成虫)が観察されるまで毎日行い、その日を羽化日とした。羽化日以降は、脱出孔(飛孔)数を記録した。後食期間を求めるには、最初に羽化した個体の脱出日を観察する必要があったが、羽化成虫は様々な方向に内樹皮を掘り進みながら摂食するため坑道が錯綜し、各個体の脱出孔を特定するのは困難であった。また、一旦丸太から出ても坑道に戻る個体があるため、脱出孔があっても脱出個体が観察されないことが多く、実際の脱出が行われたかを判断するのが困難であった。その上、脱出して歩行している成虫のなかには再寄生のために脱出した越冬世代(親世代)が混じっていた。20℃以上の温度条件下で飼育した場合、脱出孔数が10以下の日が3～8日続いた後、多数の脱出孔が短期間に集中して形成され、歩行中の新成虫(暗褐色個体)も同時に観察された。また、16℃と18℃では多数の脱出孔が集中して形成される日はなかったが、脱出孔数が10以上になった日に歩行中の新成虫を初めて観察したことから、本研究では、脱出孔数が10以上になった日を脱出日とした。

2.3 第2世代の飼育と観察

22℃長日と短日で羽化した第1世代成虫を親に用い、第1世代と同様な方法で第2世代の飼育を行った。まず、2010年8月5日に両木口をパラフィンで覆ったエゾマツ丸太6本を用意した。翌8月6日には22℃長日と短日下での第1世代が発育した丸太の樹皮を剥ぎ、樹皮下の成虫を取り出した。取り出した成虫のうち、確実に第1世代成虫と判断できる暗褐色成虫20個体ずつを性別不明のまま、湿らせた水苔を敷き、用意した丸太を3本入れた第1世代用と同じ飼育容器に放した。そして、22℃長日からの成虫を放した容器は第1世代と同じ22℃長日に制御した恒温器に、22℃短日からの成虫を放した容器は22℃短日に制御した恒温器に設置した。8月29日以降、第1世代と同じ方法で第2世代の発育状況と脱出孔数を毎日観察し、羽化日と脱出日を記録した。放虫から101日目の11月15日に全ての丸太の樹皮を剥ぎ、樹皮下の成虫を死亡個体も含めて数えた。また、丸太から脱出し、飼育容器内で死亡していた成虫も数えた。生存個体を全て解剖し、生殖腺の形態から雌雄を判別した。但し、割材時に傷がついた個体の一部は性別判定ができなかった。

2.4 発育ゼロ点と有効積算温度の算出

発育ゼロ点と有効積算温度の算出には、従来行われている発育速度(発育日数の逆数)と温度の関係を直線回帰する方法と、Ikemoto and Takai法(Ikemoto and Takai, 2000, 以下Ikemoto法と略す)を用いた。Ikemoto法は発育日数と温度の積をY軸変数に、発育日数をX軸変数にとり、両者の間の直線関係を不偏長軸法で推定するものである。この方法では、①分散の不均一性による低温部のデータの過小評価と、②X軸変数に誤差があるデータに回帰分析を行う、という従来の方法の問題点が解消されている。また、発育速度と温度が直線関係にないデータについては、全データだけでなく、直線関係を示す部分についても発育ゼロ点と有効積算温度の推定を行った。

3. 結果

3.1 産卵日の推定

野外に丸太を放置していた期間の気温の変化をFig. 2に示した。丸太放置後数日は曇りまたは雨で、6月17日まではほとんど20℃以下で推移した。6月18日は晴天で気温が上がり、8時間連続して20℃を超えた。翌6月19日も晴天で10時間連続して20℃を超えた。続く6月20・21日は気温が上がらず、両日をとおした平均気温はデータロガー1で16.0℃、ロガー2で15.6℃であった。ヤツバキクイムシの飛翔は20℃を超えた状態が一定時間以上継続すると生じる(福山・吉田, 1982)。このことから、6月18日に、最初のオスの穿入が生じ、6月19日に、最初のメスの穿入・

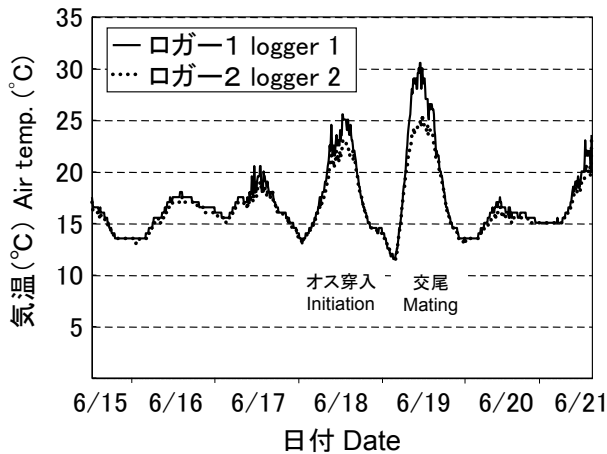


Fig. 2. 野外に丸太を放置した期間の気温変化
Changes in air temperature while the bolts were set in the field

交尾が生じたと判断した。タイリクヤツバキクイムシのメスの穿入後産卵を開始するまでの期間は、15℃下では 2.1 日、20℃下では 1.0 日、25℃下では 1.3 日である (Wermelinger and Seifert, 1999)。このことから、最初の産卵は 6 月 19 日から 2 日後の 6 月 21 日に生じたと判断した。

第 2 世代については、22℃恒温状態であることから、放虫日がオスの穿入、翌日がメスの穿入・交尾、その翌日を最初の産卵日とした。

3.2 ヤツバキクイムシの発育

長日下での第 1 世代の産卵から羽化までの期間は、温度の上昇にともなってほぼ直線的に短くなり、低温下での著しい発育遅延はみられなかった (Fig. 3 左上)。そのため発育速度と温度の間に直線関係がみられた (Fig. 3 左下)。直線回帰による発育ゼロ点は 4.6℃、有効積算温度は 424.4 日度、Ikemoto 法による発育ゼロ点は 5.1℃、有効積算温度は 412.1 日度であった (Table 1)。22℃における産卵から羽化までの期間は、世代、長日と短日に関わりなく、全て同じであった (Fig. 3 左上)。

長日下での第 1 世代の後食期間は、18℃以下で著しい遅延がみられたが、20℃以上では温度による違いがほとんどなかった (Fig. 3 中央上)。そのため、発育速度と温度の間に直線関係がみられなかった (Fig. 3 中央下)。直線回帰による発育ゼロ点は 9.7℃、有効積算温度は 193.2 日度、Ikemoto 法による発育ゼロ点は 12.7℃、有効積算温度は 141.0 日度であった (Table 1)。しかし、著しい発育遅延がみられた 16、18℃のデータを除いた場合には、いずれの方法でも発育ゼロ点はマイナスになり、有効積算温度は大幅に増加した (Table 1)。22℃長日と短日における後食期間は、脱出がみられなかった第 2 世代の短日条件を除くと、日長間、世代間にほとんど違いはなかった (Fig. 3 中央

上)。

第 1 世代長日下の全発育期間は、後食期間と同様に 18℃以下で発育遅延がみられたため (Fig. 3 右上)、発育速度と温度の関係が明確な直線にはならなかった (Fig. 3 右下)。長日条件下の直線回帰による発育ゼロ点は 7.8℃、有効積算温度は 572.7 日度、Ikemoto 法による発育ゼロ点は 9.8℃、有効積算温度は 481.9 日度であった (Table 1)。しかし、16、18℃のデータを除いた場合には、後食期間と同様に、いずれの方法でも発育ゼロ点はマイナスになり、有効積算温度は大幅に増加した (Table 1)。脱出がみられなかった第 2 世代の短日条件以外の 22℃長日と短日における全発育期間に、ほとんど違いはなかった (Fig. 3 右上)。

第 1 世代成虫の放虫後 101 日目の総成虫数は、長日では 178 個体、短日では 22 個体であった (Table 2)。このうち長日、短日のそれぞれ 20 個体は放虫した第 1 世代であることから、長日では第 2 世代成虫が 158 個体生産されたのに対し、短日では 2 個体だけであった。性判別できた個体による性比は、ほぼ 1 : 1 であった (Table 2)。長日では、死亡個体が樹皮下で 52 個体、丸太外で 19 個体、合計 71 個体であったのに対し、短日では丸太外に 1 個体みられただけであった (Table 2)。短日では、ほとんどの個体が越冬孔と思われる不規則な坑道内に生息していた。

4. 考察

まず、産卵から羽化までの発育ゼロ点と有効積算温度についてみてみると、タイリクヤツバキクイムシでは、樹皮をアクリル板で挟んだ飼育容器を用いて、各個体の発育を直接観察することで、直線回帰による発育ゼロ点と有効積算温度が、それぞれ 8.3℃、334.2 日度と算出されている (Wermelinger and Seifert, 1998)。同じ飼育方法でカラマツヤツバキクイムシを直接観察した研究では、11.3℃と 243.3 日度であった (鈴木・今田, 1993)。今回のヤツバキクイムシの同じ期間の発育ゼロ点はこれらよりも低く、有効積算温度は高くなった (4.6℃と 424.4 日度)。発育速度をみてみると、タイリクヤツバキクイムシは、15℃で 0.021、20℃で 0.035、25℃で 0.051 (Wermelinger and Seifert, 1998)、カラマツヤツバキクイムシでは 16℃で 0.021、19℃で 0.024、22℃で 0.043、25℃で 0.044 (鈴木・今田, 1993)、今回のヤツバキクイムシでは 16℃で 0.027、18℃で 0.030、20℃で 0.037、22℃で 0.042、24℃で 0.045、26℃で 0.050 であった。これらの結果をみると、20℃以上ではタイリクヤツバキクイムシ、カラマツヤツバキクイムシと今回のヤツバキクイムシの間で発育速度に大きな差はないが、20℃未満の低温域では今回のヤツバキクイムシの発育速度が速いことがわかる。一般に、昆虫の発育は低温域の方が高温域よりも期間のばらつきが大きい (池本・高井, 2001)。そのた

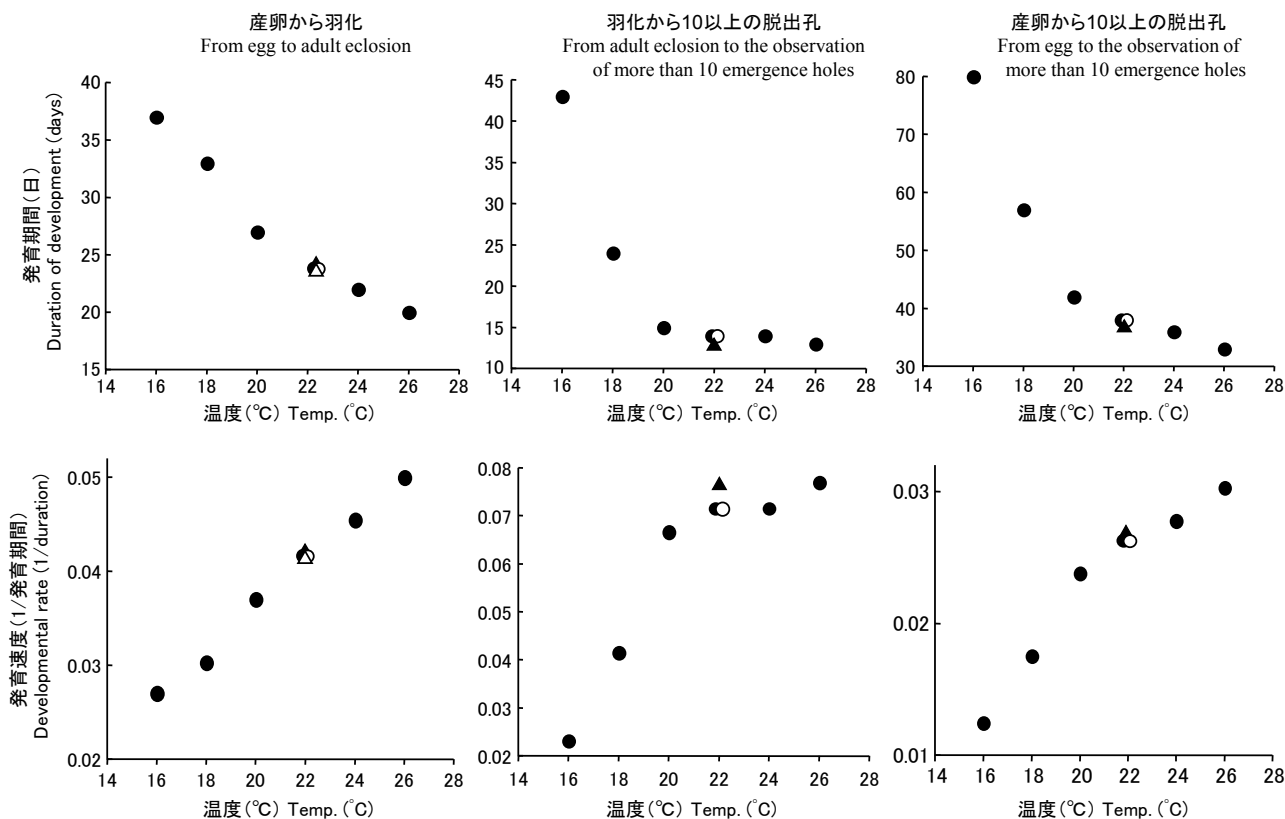


Fig. 3. 飼育温度と発育にかかった日数（上段図）および発育速度（下段図）の関係
 黒丸：第1世代長日（15:9 L:D）、白丸：第1世代短日（10:14 L:D）、黒三角：第2世代長日、白三角：第2世代短日。第2世代短日下では脱出がなかった。
 Relationships between temperature and duration of development (upper figures) and developmental rate (lower figures)
 Black circles: the first generation at LD (15:9 L:D); open circle: the first generation at SD (10:14 L:D); black triangle: the second generation at LD; and open triangle: the second generation at SD. No adults of the second generation emerged from bolts at SD.

Table 1 長日下第1世代の発育ゼロ点 (T0) と有効積算温度 (K)
 Developmental zero (T0) and effective cummulative temperature (K) of the first generation at LD

期間 Stage	直線回帰 linear regression			Ikemoto and Takai 法 Ikemoto and Takai method		
	T0 (°C)	K (日度) (degree days)	R ²	T0 (°C)	K (日度) (degree days)	R ²
産卵～羽化 Egg - adult eclosion	4.63	424.37	0.99	5.09	412.08	0.92
後食（羽化～脱出） Adult eclosion - adult emergence						
全データ All data	9.69	193.17	0.83	12.65	140.97	0.98
16, 18°Cを除く Exclude data at 16 and 18°C	-23.55	650.00	0.90	-23.70	652.24	0.64
全期間（産卵～脱出） Egg - adult emergence						
全データ All data	7.80	572.72	0.94	9.83	481.92	0.95
16, 18°Cを除く Exclude data at 16 and 18°C	-2.83	955.00	0.99	-3.60	983.72	0.51

Table 2 第2世代用飼育丸太割材時の成虫数
Number of adults in- and outside of bolts for the second generation

	長日 LD	短日 SD
樹皮下* under bark*		
オス male	46	10
メス female	55	11
性別不明 sex unknown	6	0
死亡 dead	52	0
丸太外死亡 dead outside of bolts	19	1
計** total**	178	22

*脱出後再侵入した個体があると考えられる。

**放虫した第1世代の成虫20個体が含まれる。

*Beetles reentered into bolts might be included.

**Including 20 released beetles of the first generation.

め、最も発育が早い個体の値を用いた今回のヤツバキクイムシでは、20℃未満の低温域であるほど平均値から離れたデータを用いていたと考えられ、これが平均値を用いたタイリクヤツバキクイムシとカラマツヤツバキクイムシよりも発育ゼロ点を低くし、有効積算温度を高くしたと考えられる。

次に、後食期間と全発育期間についてみると、今回、産卵から羽化までの期間ではみられなかった低温域での発育遅延が後食期間のみでみられ、これに呼応して全発育期間でも低温域での発育遅延が表れた (Fig. 3)。ヤツバキクイムシと同属で北米に産する *Ips calligraphus* では、オスの穿入から次世代脱出までの期間が調べられていて、今回と同様な低温域での発育遅延が観察されている (Wagner et al., 1987)。このような低温域での発育遅延が生じた16℃と18℃のデータを除外して、後食期間および全発育期間の発育ゼロ点を求めると、今回直線回帰と Ikemoto 法ともにマイナスとなった (Table 1)。日本産の昆虫、ダニ、線虫の発育ゼロ点に関する約600例の報告をまとめた桐谷 (1997) によると、発育ゼロ点がマイナスになる例はハエ、アブラムシ、ダニのうちのそれぞれ1例だけで、甲虫では例がない。また、これらマイナスの発育ゼロ点は、それぞれ -2.4℃、-0.4℃、-0.8℃であったのに対し (桐谷, 1997)、今回の直線回帰と Ikemoto 法による後食期間の発育ゼロ点はそれぞれ -23.6℃と -23.7℃、全発育期間の発育ゼロ点はそれぞれ -2.8℃と -3.6℃ (Table 1) と、これまで報告された値より著しく低かった。16℃と18℃のデータを除外した場合、発育ゼロ点がこのような低温になったのは、20℃から26℃の間の後食期間の差がわずか2日であったことに起因する (Fig. 3)。タイリクヤツバキクイムシでは、オスは精子を、メスは3~5個の卵黄卵を形成するまで生殖

腺を成熟させた段階で脱出する (Dolezal and Sehnal, 2007)。ヤツバキクイムシにおいて20℃以上で後食期間がほぼ同一であったのは、生殖腺成熟の速度が、20℃以上であれば温度の影響を受けないことを示唆する。

一方、直線回帰と Ikemoto 法の違いに目を向けると、低温域で発育遅延がみられた後食期間と全発育期間について、16℃と18℃のデータを除外した解析による回帰係数 (R2) は、直線回帰ではそれぞれ0.90と0.99であったが、Ikemoto 法ではそれぞれ0.64と0.51となり、直線回帰よりも Ikemoto 法の方が低かった (Table 1)。これに対し、全ての飼育温度の値を含むデータについて得られた回帰係数は、直線回帰で0.83と0.94、Ikemoto 法で0.98と0.95となり、Ikemoto 法の方が高くなった (Table 1)。Ikemoto 法は低温部の発育データ点を入れた解析に優れている (池本・高井, 2001) ことから、発育遅延がみられる場合の全データを用いた解析では Ikemoto 法の方が回帰係数が高くなったと考えられる。

次に、日長条件や世代の違いと発育についてみると、日長が産卵から羽化までの期間に影響しないことがタイリクヤツバキクイムシで知られている (Dolezal and Sehnal, 2007)。これは、今回のヤツバキクイムシも同じであった (Fig. 3 左上)。その上に、産卵から羽化までの期間には世代間においても差がないことが、今回初めて明らかとなった (Fig. 3 左上)。また、後食期間も日長と世代の両方の影響を受けないことが、今回初めて明らかとなった (Fig. 3 中央上)。但し、第2世代短日では脱出がみられなかったため、後食期間のデータはない。全発育期間については、タイリクヤツバキクイムシでは、短日下で継続飼育した場合、約10%の個体しか脱出しないが、それら10%の個体の脱出時期は長日下と同じであることが知られている (Dolezal and Sehnal, 2007)。これは、ヤツバキクイムシ第1世代の全発育期間が、長日下と短日下で同じであったという結果 (Fig. 3 右上) と一致する。

最後に、生殖休眠についてみると、Schopf (1989) や Dolezal and Sehnal (2007) は、短日下でタイリクヤツバキクイムシを飼育すると、約90%が脱出せず、脱出個体の飛翔も観察されなかったことから、生殖休眠していると判断した。これについて、今回のヤツバキクイムシでも22℃で第1世代を飼育した丸太の割材時に、短日下の丸太で長日下の丸太よりも脱出孔数が少なく、樹皮下にいる個体が多い傾向が観察されたが、長日下の丸太では樹皮の一部が剥げ落ちていて、脱出孔数を数えられなかったため短日下と比較可能なデータを得ることができなかった。また、第2世代の短日下では、成虫になったのはわずか2個体で、脱出孔が形成されず、羽化個体が樹皮下で生殖休眠していたと考えられる (Table 2)。このように、今回は短日条件下での脱出状況の観察による休眠の有無を調査でき

なかったが、短日下で発育した第1世代を丸太に穿入させて繁殖するかを観察することで、ほとんどの個体が休眠状態にあったことを明らかにできた。すなわち、第2世代の剖材調査で短日での成虫数が長日に比べ著しく少なかった (Table 2) のは、短日下で発育したのち短日下に放された成虫は、丸太に穿入しても越冬孔のような坑道を掘るだけで、ほとんどの個体が繁殖行動に至らなかったことに起因し、生殖休眠していたと考えられる。また、短日下の方が長日下よりも死亡個体数が少なかったのは、放された成虫と羽化成虫のどちらもが樹皮下で静止しており、繁殖活動をしないため、消耗が少なく、生残できたと考えられる。

タイリクヤツバキクイムシでは、生殖休眠の臨界日長が調べられている。Schopf (1989) は、オーストリアの個体群を 20℃下で飼育し、12L から 16L の間に臨界日長があると示した。Dolezal and Sehna (2007) はさらにくわしく調査し、チェコの個体群では 20℃下の臨界日長が 14.7L であることを示した。また、23℃以上では 12L であっても休眠しないことや、平均気温が 20℃であっても 26℃と 13℃の変温条件下では 13L でも休眠しないことを示し、臨界日長は気温によって変化することを明らかにした (Dolezal and Sehna, 2007)。その上、スウェーデンの個体群では、20℃ 18L でも休眠することを示し、緯度も臨界日長に影響することを明らかにした (Dolezal and Sehna, 2007)。また、感応期は 3 齢幼虫から後食中の成虫の期間にあるが、蛹期に 6 日間短日に置いただけでは休眠しない (Dolezal and Sehna, 2007)。今回、北海道のヤツバキクイムシでは、22℃下で 10L と 15L の間に臨界日長があることがわかった。今後、温暖化による世代数変化を予想するには、休眠誘導についてのより正確な臨界日長や、臨界日長への気温・緯度の影響、および日長の感応期を調べる必要がある。

謝辞

試験地を提供していただいた北海道森林管理局石狩森林管理署に深謝する。英文校閲を引き受けていただいた Atlantic Forestry Center, Canadian Forest Service の Dr. Robert Johns に深謝する。なお、本研究は農林水産技術会議委託プロジェクト「農林水産分野における地球温暖化対策のための緩和及び適応技術の開発」の助成を受けて行った。

引用文献

Barber, V. A., Juday, G. P., and Finney, B. P. (2000) Reduced growth of Alaskan white spruce in the twentieth century from temperature-induced drought stress, *Nature*, 405, 668-673.

- Berg, E. E., Henry, J. D., Fastie, C. L., Volder, A. D. D., and Matsuoka, S. M. (2006) Spruce beetle outbreaks on the Kenai Peninsula, Alaska, and Kluane National Park and Reserve, Yukon Territory: Relationship to summer temperatures and regional differences in disturbance regimes, *For. Ecol. Manage.*, 227, 219-232.
- Dolezal, P. and Sehna, F. (2007) Effects of photoperiod and temperature on the development and diapause of the bark beetle *Ips typographus*, *J. Appl. Entomol.*, 131, 165-173.
- 福山研二・吉田成章 (1982) ヤツバキクイムシの飛しょうと温度の関係, 日林北支講, 31, 146-148.
- Hansen, E. M. and Bentz, B. J. (2003) Comparison of reproductive capacity among univoltine, semivoltine, and re-emerged parent spruce beetles (Coleoptera: Scolytidae), *Can. Ent.*, 135, 697-712.
- Ikemoto, T. and Takai, K. (2000) A new linearized formula for the law of total effective temperature and the evaluation of line-fitting methods with both variables subject to error, *Environ. Entomol.*, 29, 671-682.
- 池本孝哉・高井憲治 (2001) 有効積算温度法則パラメータの新しい推定法, 植物防疫, 55, 311-315.
- 桐谷圭治 (1997) 日本産昆虫, ダニ, 線虫の発育零点と有効積算温度, 農環研資料, 21, 1-72.
- 桐谷圭治・湯川淳一 (2010) 地球温暖化と昆虫, 全国農村教育協会, 347pp, 東京.
- 小泉 力 (1977) 北海道における針葉樹天然林の伐採にともなう穿孔虫の被害, 林試研報, 297, 1-34.
- 小泉 力 (1990) カラマツヤツバキクイムシ, 林業と薬剤, 111, 1-10.
- 中山 基・古田公人・高橋郁雄・佐藤義弘・井口和信 (1991) エゾマツ天然林の伐採後の虫害枯損とヤツバキクイムシ成虫の動態, 東大農演習林報, 84, 39-52.
- Raffa, K. F., Aukema, B. H., Bentz, B. J., Carrol, A. L. Hicke, J. A., Turner, M. G., and Romme, W. H. (2008) Cross-scale drives of natural disturbances prone to anthropogenic amplification: The dynamics of bark beetle eruptions, *BioScience*, 58, 501-517.
- Schopf, V. A. (1989) Die Wirkung der Photoperiode auf die Induktion der Imaginaldiapause von *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytidae), *J. Appl. Entomol.*, 107, 275-288.
- 鈴木重孝・今田秀樹 (1993) カラマツヤツバキクイムシの発育期間に及ぼす温度の影響, 日林誌, 75, 538-540.

- 上田明良 (2006) 大規模風倒後のヤツバキクイムシ類による生立木被害とその予防法－2004年18号台風とこれまでの台風の比較－, 日林北支論, 54, 156-159.
- 上田明良 (2007) ヤツバキクイムシとカラマツヤツバキクイムシの生態, 森林保護, 306, 14-16.
- Wagner, T. L., Flamm, R. O., Wu, H.-I, Fargo, W. S., and Coulson, R. N. (1987) Temperature-dependent model of life cycle development of *Ips calligraphus* (Coleoptera: Scolytidae), Environ. Entomol., 16, 497-502.
- Wermelinger, B. and Seifert, M. (1998) Analysis of the temperature dependent development of the spruce bark beetle *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytidae), J. Appl. Entomol., 122, 185-191.
- Wermelinger, B. and Seifert, M. (1999) Temperature-dependent reproduction of the spruce bark beetle *Ips typographus*, and analysis of the potential population growth, Ecol. Entomol., 24, 103-110.
- 山口博昭・平佐忠雄・小泉 力・高井正利・井上元則・小杉孝蔵・野淵 輝 (1963) 北海道の風倒地における穿孔虫の発生分散機構 (第3報) 立木被害の発生推移 (1956～1958年), 林試研報, 151, 75-135.
- 吉田成章 (1986) ヤツバキクイムシ, 林業と薬剤, 94, 1-9.