

原著論文

果樹カメムシの卵に寄生する *Trissolcus plautiae* の
発育と繁殖能力に対する温度の影響

外山晶敏・三代浩二

独立行政法人 農業・食品産業技術総合研究機構
果樹研究所果樹害虫研究チーム
305-8605 茨城県つくば市藤本2-1

Effect of Temperature on the Life *History*
of *Trissolcus plautiae* (Hymenoptera: Scelionidae),
an Egg-parasitoid Wasp of the Fruit-piercing
Stink Bugs (Heteroptera: Pentatomidae)

Masatoshi TOYAMA, Koji MISHIRO

Entomology Research Team, National Institute of
Fruit Tree Science, National Agriculture and Food
Research Organization
Tsukuba, Ibaraki 305-8605, Japan

Summary

The effects of 7 constant temperatures, ranging from 15 to 32°C, on the development and fecundity of *Trissolcus plautiae*, were determined. The fruit-piercing stink bug, *Plautia stali* was used as the host. At 15°C, progenies completed their development to adulthood, but few adults succeeded in emerging from the host eggshells. Males and females successfully developed and emerged over the temperature range 18 to 32°C. The developmental zero temperatures and effective cumulative temperatures estimated in this favorable range were 12.3°C and 145.7 degree-days for males and 12.4°C and 171.8 degree-days for females. These values indicate that the parasitoid has the potential to produce 9-10 generations annually. The developmental rate of the ovary increased with increasing temperature, but no effect of temperature was found on fecundity. A simple method for estimating the impact of global warming predicts that the number of generation would increase by 1.4 annually with each rise of 1°C in average annual temperature. These results suggest that global warming might be advantageous for this parasitoid.

Key words: Scelionidae, *Trissolcus plautiae*, *Plautia stali*, *Halyomorpha halys*, development, temperature, global warming

緒 言

果実を吸汁加害するカメムシの記録は45種に及ぶが(日本応用動物昆虫学会, 2006), 特にチャバネアオカメムシ *Plautia stali* は発生量も多く, 西日本を中心にたびたび甚大な被害を出してきた(志賀, 1980).

チャバネアオカメムシは主に山林で増殖し, 不定期かつ断続的に果樹園に飛来する. このため, 発生源における根本的な防除は難しく, 予察に基づく園レベルでの化学薬剤散布が防除対策の中心となる. しかし, 度重なる薬剤散布は生産者にとっても環境にとっても負担が大きくなり, 散布量の削減が課題とされてきた.

こうしたなか, カメムシ密度を制御する方法や, よりの確かな予察システムの開発を目標に, 多発生のメカニズムや果樹園への飛来背景について研究が進められてきた(高木, 1997). 特に, 本種の個体群動態に関しては, スギやヒノキなど餌となる針葉樹球果の結実量と発生量との間に強い相関が検出されるなど, 球果量が本種の生息密度を決定する最も重要な因子であることが明らかになりつつある(小田ら, 1982; 山田ら, 1991; 堤, 2001).

一方, 天敵類の活動にも注意が払われてきた(高木, 1997). なかでも, チャバネタマゴクロバチ *Trissolcus plautiae* (Watanabe) は最重要天敵として早くから注目されてきた(Ohno, 1987). 本種はチャバネアオカメムシやクサギカメムシの卵を寄主とする単寄生性卵寄生蜂で, 寄生率は時に90%を超えるなど(山田・宮原, 1979; 小田ら, 1980), カメムシ個体群の重要な制御因子として, 生物的防除資材としての利用も期待されている(後藤・足立, 2004).

天敵類の機能特性評価に際しては, 発生経過や個体群動態の様相解明の観点から, 関連する生活史形質について温度との関係を明らかにしておく必要がある. また, 害虫の発生回数や発生量の増加, 発生消長の変化など地球温暖化の影響が懸念されるなか, 天敵類の温度に対する反応も間接作用として評価する必要がある(Kiritani, 2006).

しかし, 果樹カメムシ類の卵寄生蜂は, 分類学上の混乱を含む同定の難しさに加え(Austin et al., 2005), 寄主の安定供給など飼育・実験上の困難もあり, 本種についても生活史や寄生活動の実態は十分に解明されていない. そこで, 本研究では, 寄主の安定供給を確立し, 飼育方法等を改善することにより, チャバネタマゴクロバチの発育や繁殖に対する温度の影響を明らかにし, 本種の潜在的世代数を推定するとともに, 気候温暖化の影響

を検討した.

本文に入るに先立ち, 本種の同定に際してご指導いただいた九州大学広瀬義躬名誉教授, また寄主を安定的に供給していただいた海老原久美子氏に深謝する. なお, 本研究は(独)農業・食品産業技術総合研究機構運営交付金プロジェクト研究「農業生産における中期的視点に立った温暖化適応基盤技術の開発」の助成により行われた.

材料および方法

1. 供試虫

実験に用いたチャバネタマゴクロバチ(以下, ハチと略す)は, 果樹研究所(茨城県つくば市: 36.02°N, 140.05°E)で累代飼育されている系統より得た. これらは2004年から2008年に果樹研究所でチャバネアオカメムシやクサギカメムシの卵塊から採集した個体をもとに, 1匹の雌を創始に確立した系統で, チャバネアオカメムシ卵を寄主に, 23°C, 16L8Dで維持されている. 実験には, このうち10系統からランダムに選んだ虫を供試した.

なお, 実験に際して寄主に用いたチャバネアオカメムシ(以下, カメムシと略す)卵は, 果樹研究所で採集し, 累代飼育されている系統より得た.

2. 発育に対する温度の影響

15, 18, 21, 24, 27, 30, 32°C(いずれも16L8D)の各恒温条件下において, ハチの発育日数と羽化率を調べた.

実験に用いた被寄生卵は, 羽化後(寄主卵から脱出後)5~7日齢のハチ雌成虫にカメムシ卵塊を23°C全明条件で4時間与えることにより得た. 本種は未受精卵が雄に, 受精卵が雌に分化する性決定機構を持ち, 既交尾雌に由来する子の性比は大きく雌に偏るため(大野, 1987), 雌は既交尾雌に産卵させた被寄生卵から, 雄は既交尾雌と未交尾雌に産卵させた被寄生卵から得た.

雌バチを除去したカメムシ卵塊は, 上述の温度条件に設定した各恒温器内に卵塊単位で収容した. 飼育には蓋に換気用の小穴を開けた2mlマイクロチューブ(内径10mm, 長さ40mm)を使用した. 卵塊を入れたチューブは水を入れた容器と一緒にシリコンパッキン付きの箱(24.5×17×8cm)内に置き, 箱の底に穴を開けることにより湿度を50~70%に維持した. また, 箱内には温湿度計を設置し, 実験期間中の平均温度が設定温度より0.5°Cを超えて変動した場合には, 全ての卵塊

を分析対象から除外した。

各温度区において卵から脱出したハチ成虫数を毎日記録した。ハチの羽化脱出のピークから2週間を過ぎてカメムシ幼虫もハチ成虫の脱出もみられなかった卵については、解剖のうえ卵殻内で死亡しているハチ成虫（以下、死ごもり成虫）を記録した。一方、ハチの卵あるいは幼虫段階での死亡を完全に把握することは困難であり、ハチ成虫あるいはカメムシ幼虫が確認されなかった卵は、全て羽化前死亡とみなした。また、カメムシ幼虫が認められた卵は未寄生卵とみなし、それらを含む卵塊は全て分析対象から除外した。これらの処理により、羽化率は（死ごもり成虫を含む羽化個体数／カメムシ幼虫が確認された卵を除く総数）×100として算出されたが、その母数には寄生以外の要因で死亡した卵が多少なりとも含まれ、羽化率はやや過小評価となった可能性がある。なお、羽化に失敗した個体の一部は性の特定が出来なかったため、雌雄をまとめて羽化率を求めた。

発育零点および有効積算温度の算出にあたっては、飼育温度の誤差の影響を受けにくい Ikemoto and Takai (2000) の手法に従い、発育日数(D)と温度(T)の積(DT)について発育日数(D)を説明変数に単回帰分析を行った。

3. 繁殖能力に対する温度の影響

18, 24, 30°C（いずれも16L8D）で発育したハチ雌成虫について、羽化後の卵巣発育と産卵数を調べた。

実験には既述の実験で得られた雌成虫の一部を用い、羽化後、それぞれが発育した温度条件下において蜂蜜原液を塗布したマイクロチューブで個体飼育した。羽化後2日齢、6日齢、10日齢で各10匹を解剖し、メチレンブルーで染色した後、卵巣内の成熟卵を計数した。また、

各温度区の雌について、羽化後7～13日齢まで毎日カメムシ卵を1卵塊（10～15卵）、14日齢以降は1日間隔で死亡するまで1卵塊を供与した。その後、25°Cで20日以上を経た後、これらの卵で確認したハチの個体数（蛹、死ごもり成虫を含む）をもとに各雌の産卵数を推定した。なお、ハチもカメムシ幼虫も確認出来なかった卵は、産卵の有無を判断することが出来ないため、計数の対象から除外した。

結 果

1. 発育に対する温度の影響

各温度下でのハチの羽化率をTable 1に示した。いずれの温度条件下でも羽化率自体は80%以上と高かったが、15°Cでは羽化個体の約90%が死ごもり成虫だった。21°Cと30°Cにおいても死ごもり成虫がやや多く観察されたが、原因は特定出来なかった。一方、32°Cでは死ごもり成虫はほとんどみられず、高温による障害を認めるには至らなかった。

ハチの羽化が認められなかった卵については、いずれの温度下でも前蛹、蛹の段階での死亡が数匹確認されたが、大半については死亡個体を確認することが出来なかった。

各温度条件下で雌雄が羽化までに要した発育日数をTable 2に示した。これら発育日数(D)と温度(T)の積(DT)について発育日数(D)との関係を障害がみられた15°Cを除く18°C～32°Cの間で単回帰分析し、発育零点および有効積算温度を推定した(Table 3)。決定係数(r^2)は、雌雄いずれについても0.99以上で極めて高かった。

Table 1. Percentages of emerged adults, dead adults inside host eggshells, and failures to develop to adulthood of *T. plautiae* reared at various temperatures in eggs of *P. stali*

Temperature (°C)	N	% Emerged adults	% Dead adults inside eggshells	% failures to develop
15	171	9.4 (16) ^z	87.1 (149)	3.5 (6)
18	359	85.8 (308)	1.9 (7)	12.3 (44)
21	140	70.7 (99)	17.1 (24)	12.1 (17)
24	308	87.7 (270)	1.3 (4)	11.0 (34)
27	282	95.4 (269)	0.7 (2)	3.9 (11)
30	249	68.7 (171)	13.3 (33)	18.1 (45)
32	252	83.7 (211)	0.3 (1)	15.9 (40)

^z Actual numbers are shown in parentheses.

Table 2. Developmental periods (oviposition to adult emergence) of *T. plautiae* reared at various temperatures in eggs of *P. stali*

Temperature (°C)	Male		Female	
	N	Mean ± SD (days)	N	Mean ± SD (days)
15		—		—
18	47	25.94 ± 1.43	127	30.33 ± 1.05
21	67	16.70 ± 1.76	40	20.33 ± 1.31
24	184	12.42 ± 0.68	98	14.36 ± 0.71
27	102	9.50 ± 0.67	167	11.23 ± 0.69
30	58	8.50 ± 0.66	108	9.82 ± 0.64
32	31	7.55 ± 0.51	180	9.01 ± 0.58

2. 繁殖能力に対する温度の影響

各温度で发育した雌成虫の羽化後における卵巣の发育様相を Table 4 に示した。卵巣内の平均成熟卵数に対し二元配置分散分析を実施したところ (df=8, $F=22.94$, $p<0.001$), 温度 (df=2, $F=26.14$, $p<0.001$) と日齢 (df=2, $F=63.25$, $p<0.001$) に有意な効果が認められ, 交互作用については有意な効果は認められなかった (df=4, $F=0.37$, NS)。各日齢において温度間で多重比較 (Tukey-Kramer の HSD 検定, 5%水準) を行ったところ, 2日目時点で 30°C に 24°C, 18°C との間にそれぞれ有意差が検出された。同様に, 6日目では 30°C と 18°C, 10日目では 30°C に, 24°C, 18°C との間で有意差が検出された。これらの結果から, 卵巣内の成熟卵数は温度と日齢に依存して増加することが明らかになった。

1雌当り平均総産卵数は, いずれの温度区でも 100卵を超えた (Table 4)。これら総産卵数に対して温度を要因に分散分析を行ったところ, 温度の影響は認められなかった (df=2, $F=0.5$, NS)。

考 察

チャバネタマゴクロバチの发育は, 15°C で死ごもり成虫の発生率が著しく高くなったことから, 実質的な下限温度が 15 ~ 18°C にあると推察される。卵寄生蜂では发育に必要な温度と卵殻から脱出する温度が異なる場合があり, 他の Scelionidae 科のタマゴクロバチでも同様な現象が報告されている (Yeorgan, 1980)。羽化率には顕著な低下がみられなかったことから, 原因としては, 寄主の卵殻を破るための十分な活動性を得られないなど, 羽化後に低温による支障があった可能性が高い。

一方, 高温の影響については, 数種のタマゴクロバ

チで 30°C 以上での羽化率低下や发育遅延が報告されている (例えば, Yeorgan, 1980; James and Warren, 1991)。しかし, 本種では 30°C でやや死ごもり成虫率が高くなったものの, 32°C では羽化・脱出率も高く, 发育遅延も認められなかったことから, 32°C まで高温による发育障害はないものと推察される。

なお, 21°C と 30°C で死ごもり成虫率が 10%を超え, やや高くなったが, いずれも前後の温度区では目立った障害がなく, 原因は不明だった。卵塊により発生率が大きく異なるなど, 寄主や親などの影響も考えられ, 増殖技術の開発の観点からも, 原因解明が求められる。

本種の发育零点と有効積算温度について, クサギカメムシを寄主とした Arakawa and Namura (2002) による報告では, 发育期間がかなり長く (27.5°C で雌 20.4 ± 1.2), 温度に対する发育速度の上昇も緩やかである。そのため, 发育零点は雄で 9.8°C, 雌で 10.8°C, 有効積算温度が雄で 230.0 日度, 雌で 237.4 日度と, 今回の算出値 (Table 3) との間に大きな隔たりがみられる。

この理由として, ひとつに寄主の違いが挙げられる。我々の研究でも, 同じ系統を使って发育に対する寄主の影響を調べたところ, クサギカメムシ卵を寄主とした場合に发育期間がやや長くなることが確認されている (外山, 未発表)。彼らのデータでも死ごもり成虫率 (蛹での死亡を含む) がかなり高め (29.2 ~ 62.8%) であるように, 本種におけるクサギカメムシの寄主適性はチャバネアオカメムシに比してやや劣らしく, こうした適性の違いが发育期間にも反映している可能性がある。今後, 本種の寄生特性を明らかにする上でも, クサギカメムシへの寄生性について, チャバネアオカメムシと対比しつつ, 詳細を明らかにしていく必要がある。

大野 (1987) は, 羽化直後の雌は成熟卵を保有しておらず, 本種の卵巣发育様式は逐次成熟型であると考察

している。今回の実験結果は、こうした卵の成熟速度に温度が影響することを示している。一方、総産卵数については温度の影響は認められなかった。大野は同論文で、寄主卵を与え始める日齢や卵を与える間隔などにより総産卵数が変わることも指摘しているが、このことは造卵速度（造卵能力と卵発育速度）と寄主との遭遇頻度（寄生機会）とのバランスに総産卵数が左右されることを意味する。今回の実験では、温度上昇により造卵速度が上がるにもかかわらず、それに応じた産卵数増加はみられなかったわけだが、日当たり1卵塊から2日に1卵塊の供給では、潜在する最大産卵能力を評価するには不十分だったのかもしれない。自由に産卵できる環境で十分な寄主卵を供給すれば、温度上昇とともに総産卵数が増加する可能性もある。しかし、実際の環境では、最も好適な寄主で密度も高いチャバネアオカメムシやクサギカメムシの産卵盛期である夏の一時期を除けば、寄主範囲も狭い本種の寄生機会は非常に限られており、その産卵能力が温度にともなう形で十分に発揮されることはまずないと推察される。

今回得られた雌の発育零点と有効積算温度から、茨城県つくば市における本種の年間世代数を発育可能な5～10月の気温（1586日度）で推定すると、9～10世代となる。実際の世代数は季節変動の大きいカメムシ卵

密度に強く影響されるため、あくまで潜在的に可能な世代数として考えるべきだが、年1～2世代とされる果樹カメムシ類に比べてかなり多い。また、1雌が産み得る卵数も100以上であり、天敵としての潜在能力の高さがうかがえる。今後、さらに生活史および個体群動態に関する詳細なデータの蓄積と解析が必要である。

ところで、近年問題となっている地球温暖化は、昆虫類の発生生態にも多大な影響を及ぼすと考えられている（Kiritani, 2006）。こうした影響の簡便な評価方法として、Yamamura and Kiritani（1998）は、発育零点と有効積算温度を使った増加世代数の簡易推定式を提案している。本種にこの式を適用すると、現在の年平均気温15°Cが1°C上昇するごとに、年あたり約1.4世代の世代数増加が見込まれる。また、32°Cでも高温障害が認められたことから、発育と繁殖の両面で気候の温暖化は本寄生蜂の増殖にプラスに働くことが予想される。

これに対し、温暖化が果樹カメムシ類に与える影響については現在調査中であるが、既に報告があるイネを加害するPentatomidae科のカメムシ類を参考にすると、1°Cで約0.5世代程度の増加が予想される（Kiritani, 2006）。このことから、世代数の増加の観点からは、地球温暖化は生物的制御に相対的に有利に働くものと予想される。

Table 3. Linear regression equations, developmental zero temperatures (t), and effective cumulative temperatures (k) for *T. plautiae* reared in eggs of *P. stali*

Sex	Linear regression equation ^z	p	r^2	t (°C)	k (degree-days)
Female	DT=171.80+12.35D	$p<0.001$	$r^2=0.997$	12.35	171.80
Male	DT=145.73+12.34D	$p<0.001$	$r^2=0.998$	12.34	145.73

^z Linear regression analyses were applied to developmental data in the range 18 to 32°C. D: developmental period; T: temperature.

Table 4. Matured eggs in ovary and the total number of laid eggs of *T. plautiae* reared at various temperatures in eggs of *P. stali*

Temperature(°C)	Matured eggs in ovary			Total of laid eggs
	Day 2 ^{zy}	Day 6 ^{zy}	Day 10 ^{zy}	
18	22.2 ± 1.6(n=10) a	33.6 ± 1.9(10) a	35.9 ± 2.1(8) a	108.0 ± 8.1(11)
24	23.4 ± 1.6(9) a	37.9 ± 1.9(10) ab	40.4 ± 1.8(10) a	112.2 ± 8.1(11)
30	31.4 ± 1.6(10) b	43.5 ± 1.9(10) b	48.1 ± 1.8(10) b	100.8 ± 7.8(12)

^z Days after adult emergence.

^y Values followed by different letters are significantly different (Tukey-Kramer HSD test).

しかしながら、温暖化の影響は発育や繁殖のほか、寿命、冬季死亡率、移動・分散などの行動形質、さらには餌や近縁種との関係を介した間接的影響も考えられる。増殖速度のみをもって気候温暖化の影響に結論を出すのは早計だろう。各要因の個体群動態に対する実質的な影響については、個々の形質に対する影響を明らかにするとともに、形質間の関係を含めた総合的な考察が必要不可欠である。

摘 要

チャバネアオカメムシの卵寄生蜂チャバネタマゴクロバチについて、発育および繁殖能力に対する温度の影響を15°Cから32°Cの範囲で調べた。いずれの温度下でも羽化率自体は80%以上と高かったが、15°Cではその約90%が寄主卵殻内で死亡する死ごもりで、低温の強い影響が認められた。一方、32°Cの高温条件下においては、羽化率低下や発育遅延はみられず、高温障害は認められなかった。また、21°Cと30°Cでも10%を超える死ごもりが観察されたが、原因は特定できなかった。18°Cから32°Cのデータで推定した産卵から羽化までの発育零点および有効積算温度は、雌で12.35°Cと171.80日度、雄で12.34°Cと145.73日度であった。繁殖能力に対しては、温度が高くなると卵巣の発育速度が早くなることが示されたが、総産卵数については温度の影響は検出されなかった。雌の発育零点と有効積算温度から、5～10月の気温で本種の世代数を推定したところ、茨城県つくば市においては年に9～10世代を経過する可能性が示された。また、発育零点と有効積算温度を使った簡易式をもって温暖化の影響を検討したところ、気温が1°C上昇するごとに本種の世代増加は年あたり約1.4世代になると推定された。

引用文献

- 1) Arakawa, R. and Y. Namura. 2002. Effects of temperature on development of three *Trissolcus* spp. (Hymenoptera: Scelionidae), egg parasitoids of the brown marmorated stink bug, *Halyomorpha halys* (Hemiptera: Pentatomidae). *Entomol. Sci.* 5: 215-218.
- 2) Austin, A. D., N. F. Johnson and M. Dowton. 2005. Systematics, evolution, and biology of Scelionid and Platygastriid wasps. *Annu. Rev. Entomol.* 50: 553-582.
- 3) 後藤弘・足立礎. 2004. チャバネクロタマゴバチ *Trissolcus plautiae* のチャバネアオカメムシ (*Plautia crossota stali*) 卵内における発育. *応動昆.* 48: 213-218.
- 4) Ikemoto, T. and K. Takai. 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.
- 5) James, D. G. and C. N. Warren, 1991. Effect of temperature on development, survival, longevity and fecundity of *Trissolcus oenone* Dodd (Hymenoptera: Scelionidae). *J. Aust. Ent. Soc.* 30: 303-306.
- 6) Kiritani, K. 2006. Predicting impacts of global warming on population dynamics and distribution of arthropods in Japan. *Popul. Ecol.* 48: 5-12.
- 7) 日本応用動物昆虫学会. 2006. 農林有害動物・昆虫名鑑増補改訂版. p.163-192. 日本応用動物昆虫学会, 東京.
- 8) 小田道宏・杉浦哲也・中西嘉徳・上住 泰. 1980. 果樹を加害するカメムシ類の生態に関する調査 (第1報) 予察灯での発消長と野外観察による果樹およびクワでの発消長. *奈良農試研報.* 11: 53-61.
- 9) 小田道宏・中西嘉徳・上住 泰. 1982. 果樹を加害するカメムシ類の生態に関する調査 (第4報). クサギカメムシ越冬成虫の個体数変動と越冬後成虫の発生の推移. *奈良農試研報.* 13: 66-73.
- 10) 大野和朗. 1987. チャバネアオカメムシの卵寄生蜂チャバネクロタマゴバチの産卵戦略と攻撃性の機能的意義. 九州大学学位論文. 163pp.
- 11) Ohno, K. 1987. Effect of host age on parasitism by *Trissolcus plautiae* (Watanabe) (Hymenoptera: Scelionidae), an egg parasitoid of *Plautia stali* Scott (Heteroptera: Pentatomidae). *Appl. Entomol. Zool.* 22: 646-648.
- 12) 志賀正和. 1980. 果樹果実を加害するカメムシ類をめぐる諸問題. *植物防疫.* 34: 19-24.
- 13) 高木一夫. 1997. チャバネアオカメムシの防除戦略. *植物防疫.* 51: 8-12.
- 14) 堤 隆文. 2001. ヒノキ球果における果樹カメムシ類の吸汁調査法. *植物防疫.* 55: 20-22.
- 15) 山田健一・宮原 実. 1979. 果樹を加害するカメムシ類の生態と防除に関する研究. *九病虫研会報.* 25: 147-150.

- 16) 山田健一・堤 隆文・津留嘉成・才田英雄・篠倉正住. 1991. 福岡県における 1990 年の果樹を加害するカメムシ類の異常発生とその要因. 九病虫研会報. 37: 183-187.
- 17) Yamamura, K. and K. Kiritani, 1998. A simple method to estimate the potential increase in the number of generations under global warming in temperate zones. Appl. Entomol. Zool. 33: 289-298.
- 18) Yeargan, K. V. 1980. Effects of temperature on developmental rate of *Telenomus podisi* (Hymenoptera: Scelionidae). Ann. Entomol. Soc. Am. 73: 339-342.