ヨモギハムシの地理的個体群間における発育零点, 有効積算温度, 生存率の比較

藤山静雄・原田健一¹⁾

信州大学理学部生物学教室

Comparison of Effects of Temperature on the Development of Six Geographic Populations of *Chrysolina aurichalcea* (MANNERHEIM) (Coleoptera: Chrysomelidae). Shizuo FUJYAMA and Ken'ichi HARADA² (Department of Biology, Faculty of Science, Shinshu University, Matsumoto 390, Japan). *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* **40**: 217-226 (1996)

Six geographic populations of *Chrysolina aurichalcea* were reared at seven constant temperatures to analyze the species wide distribution range. The developmental zero was about 7°C for all populations. It is rather lower than that of general insects in temperate regions, reflecting the active life-cycle in the cold season. The thermal constant was split into two groups (467-490 and 524-538 degree-days). The former group includes Yakushima, Mikkabi, Matsumoto and Sanjiro (southern populations); the latter group includes Utsukushigahara and Sapporo (northern and alpine populations). The groups also seem to correspond to the 31 and 41 male chromosome numbers, respectively. Body weight decreased with increasing temperature for Yakushima and Sanjiro. The survival rate was highest from 15°C to 26°C, quite high even at 13°C or 10°C, but at 30°C, most individuals from the fourth instar to pupa died. These characteristics suggest that the species or a closely-related ancient species originated from the northern temperate zone and that it has adapted to different environments by shifting its seasonal cycle to maintain its active stages in the cooler season.

Key words: *Chrysolina aurichalcea*, developmental velocity, geographic variation, life history, Chrysomelidae

はじめに

ヨモギハムシ *Chrysolina aurichalcea* (MANNERHEIM) は日本列島を含む旧北区, 東洋区に広く生息している (中根ら, 1963)。主な食草はヨモギ *Artemisia princeps* であるが, キクの害虫としても知られる (日本応用動物昆虫学会, 1980)。飛翔個体の発見がされている (SUZUKI, 1978) ものの, 一般的には飛翔能力はないと考えられている。また本種にはアオグロ (青黒) 型とドウガネ (銅金) 型の色彩型が存在することが古くから知られており, その色彩 2 型の日本列島における分布 (大野, 1964; SUZUKI and SAKURAI, 1979; SUZUKI, 1986; 馬場・加藤, 1978), 標高との関連性 (FUJIYAMA, 1979), 遺伝様式の関係 (FUJIYAMA et al., 1987) などが明らかにされている。また, SUZUKI et al. (1976) や前述の馬場・加藤, FUJIYAMA et al. 等は, 近距離で色彩型の頻度が急変する地域を報

告しており, 地域個体群間の移動交流は少ないと考えられている。さらに, 最近 FUJIYAMA (1989) は, 日本のヨモギハムシには染色体数の異なる 2 つの系統 (または種) があり, それらのいずれにも前述の色彩 2 型があることを報告している。

一方, 上記のように広い分布域を持つことは, 極端な違いのある気候の下でも十分生存し得るわけで, 本種の異なった環境への適応能力が大きいことを示唆している。ところが, これまで本種の生活史に関する報告は少なく (大野, 1937; 木元, 1957; 藤山ら, 1981; 藤山, 1986), およその生活史が明らかになっているに過ぎない。そのため, このような広い分布域への適応の実態はほとんど分かっていない。

藤山 (1986) によれば, 本種は日本列島では全て年一化であり, 卵及び成虫期に休眠が存在する。また, 藤山ら (1981) は中部地方の 4 つの個体群についてシュンギク

1) 現在 兵庫県伊丹市伊丹北高校

2) Present address: Itamikita High School, 1 Kounoike-nishiike, Itami, Hyogo 664, Japan.

1995 年 9 月 25 日受領 (Received 25 September 1995)

1996 年 1 月 18 日登載決定 (Accepted 18 January 1996)

を餌に幼虫、蛹期の有効積算温度を求めた結果、地域個体群によって有効積算温度が異なる可能性があることを指摘している。しかし、本種は自然状態ではほとんどヨモギに寄生しており、昆虫は普通、餌の種類によって成長速度が異なることから、自然状態での生活史を高い精度で予測するにはこの結果では適当でない。そこで本研究では野外で主な食草となっているヨモギを餌に日本列島の環境の大きく異なる6個体群を用いて幼虫及び蛹の有効積算温度、発育零点を求め、個体群間での比較を行った。そして、この結果やこれまで得られた情報をもとに、広い地理的分布を持つ本種の環境適応の背景を評価することを目的とした。

本文に先立ち、研究にご協力頂いた信州大学高地生物学研究室的の皆さんに御礼申し上げる。

材料と方法

使用したヨモギハムシ個体群は、Fig. 1に示したように南から屋久島、三ヶ日、松本、三城、美ヶ原*、札幌*の6地域のものである。以後、各地域個体群の名前を上記地域名で呼ぶ。秋季に成虫を採集し、次世代の幼虫を実験に用いた。しかし、一部の個体群は室内で数世代飼育してきたものを使用した。

卵休眠が存在するため、それぞれの個体群ごとに3°Cで休眠覚醒に十分な期間(60日以上)処理し、孵化が一斉に起こるようにした。処理後の卵を15°Cに加温し、24時間以内に孵化した幼虫を上径10 cm、下径8 cm、高さ4.5 cmのプラスチック容器内で飼育した。なお、容器には針で空気孔を開けた。1つの容器には幼虫を2頭ずつ入れ、餌として切り口を湿した脱脂綿で巻いたヨモギを入れた。ヨモギの質は発育に対して大きな影響を与えるので、若いヨモギを使うよう配慮し、約3日に1回の割合で交換した。野外での蛹化は通常土中で行われるが、ここでは4齢の末期より、上記の容器に水酸化ナトリウムで煮沸してあくぬきをした木材粉を入れ、その中で蛹化させた。飼育は、10、13、15、20、23、26、30°Cの7つの一定温度で行ったが、個体群によりいくつか温度条件が欠けた。温度の正確さを期すため、恒温室と恒温器の温度を毎日測定し、温度を確認するとともに記録し、有効積算温度の計算にはこれらの値を用いた(但し、条件の呼称には上記の温度を用いる)。また次の場合を除き、16時間明期、8時間暗期(以後16L-

Fig. 1. Map showing localities where adult populations of *C. aurichalcea* collected. The altitudes of the locality are shown in parenthesis only when higher than 100 m.

8Dと記す)の日長で飼育した。松本、屋久島については日長が発育速度に大きく影響しないことを確認するため、15°C 11L-13Dでの飼育も行った。湿度は調節しなかったが、餌であるヨモギに水を含ませた脱脂綿が巻いてあるので容器内が乾燥することはなかった。供試虫数は各個体群、各温度区とも約60頭ずつである。観察は毎日行い、脱皮・蛹化・羽化・死亡を記録した。ただし、10°Cでの蛹化・羽化については2日に1度観察した。羽化後1~2日して外骨格が硬化し、雌雄の判別が可能になった時点で成虫の体重を測定した。

結 果

1. 発育零点及び有効積算温度

いろいろな一定温度下で幼虫及び蛹の各発育段階を経過するのに要した日数をTable 1に示した。この計算で、明らかに異常な日数を要したものや奇形であったものについてはその値を省いた。

どの個体群もほとんどの発育段階で温度の増加にともなって発育所要日数が短くなった。しかし、30°Cにおいては26°Cより発育期間が短くない場合がかなりあっただけでなく、後述するように4齢以降の発育期間を測定できた個体数が非常に少なく、死亡率が高かった。これは、高温による発育障害が生じたためと思われる。したがって、次に述べる有効積算温度法則への適用からは、これらの発育遅延や発育異常の見られた点を除いた。他の温度条件下での生存率は、美ヶ原が一部の温度

* FUJYAMA and OKAMOTO (1996) は両個体群が他の個体群と染色体数において異なっていることを報告している(考案参照)。

Table 1. Duration of each developmental stage of six geographic populations in *C. aurichalcea* of various constant temperatures with 16L-8D

Population	Temp. (°C)	Larva				Pupa	Total
		1st instar	2nd instar	3rd instar	4th instar		
Yakushima	30.1	3.5±0.8 (49) ^{a)}	2.6±0.7 (40)	2.8±0.6 (32)	13.3±1.8 (4)	6	26 (1)
	26.3	3.6±0.6 (50)	2.6±0.6 (51)	2.7±0.5 (49)	11.9±2.3 (42)	6.8±0.8 (37)	27.8±3.0 (37)
	23.4	4.4±0.6 (57)	3.2±0.6 (56)	3.3±0.8 (56)	12.5±1.5 (50)	7.8±0.6 (48)	30.5±1.5 (44)
	20.6	4.6±0.7 (58)	3.6±0.6 (58)	4.0±0.7 (56)	14.5±1.5 (45)	9.2±0.4 (42)	36.0±1.8 (42)
	15.4	8.4±0.7 (58)	6.9±0.7 (56)	6.8±0.6 (56)	22.9±2.0 (47)	14.4±0.8 (38)	58.7±2.0 (38)
	13.1	12.5±1.5 (55)	8.2±0.7 (49)	8.7±0.5 (44)	32.8±3.2 (35)	22.7±0.8 (29)	84.2±4.5 (29)
	10.1	19.0±2.3 (51)	19.6±2.7 (43)	21.7±1.8 (37)	74.8±7.0 (17)	34.3±1.3 (11)	170.0±6.0 (11)
	15.2 ^{b)}	8.9±0.7 (58)	6.3±0.5 (57)	7.2±0.5 (56)	22.6±2.8 (47)	15.3±0.6 (46)	60.1±2.9 (46)
Mikkabi	30.0	2.7±0.4 (59)	2.0±0.5 (59)	2.5±0.7 (59)	11.2±1.4 (27)	7.1±0.5 (12)	25.5±1.6 (12)
	26.3	3.3±0.6 (51)	2.9±0.8 (50)	3.1±0.6 (48)	11.0±1.2 (29)	6.4±0.5 (34)	26.3±1.4 (28)
	23.3	3.9±0.4 (58)	2.7±0.6 (58)	3.1±0.4 (57)	11.5±1.5 (49)	7.4±0.5 (47)	28.6±1.4 (47)
	20.6	4.8±0.8 (55)	3.8±0.6 (54)	4.2±0.7 (51)	14.1±1.7 (40)	9.1±0.5 (37)	35.6±1.5 (36)
	15.4	7.9±0.8 (58)	6.4±0.8 (60)	7.3±0.7 (59)	21.8±2.1 (56)	14.1±0.6 (56)	57.6±2.7 (56)
	13.1	10.8±0.8 (60)	7.7±0.6 (59)	8.4±0.5 (56)	30.3±2.1 (43)	21.1±0.5 (42)	78.3±2.5 (42)
	10.1	21.5±2.6 (60)	18.4±2.0 (37)	22.9±2.0 (39)	69.5±9.4 (14)	32.1±0.8 (7)	164.4±6.0 (7)
Matsumoto	30.0	2.7±0.5 (52)	2.5±0.6 (45)	2.5±1.0 (39)	15.3±3.3 (4)	— — (0)	— —
	23.3	4.0±0.4 (54)	2.5±0.6 (49)	3.4±0.6 (49)	11.8±1.7 (37)	7.5±0.6 (37)	28.9±1.8 (35)
	20.4	4.9±0.7 (57)	3.3±0.4 (47)	4.0±0.6 (49)	14.0±1.4 (39)	9.3±0.5 (36)	35.2±1.3 (33)
	14.9	8.0±0.7 (15)	6.0±0.5 (16)	7.5±0.6 (16)	21.4±1.9 (14)	16.0±0.8 (12)	59.1±3.0 (12)
	13.1	10.9±0.9 (46)	7.8±0.6 (44)	8.6±0.5 (44)	29.3±2.7 (27)	20.0±0.5 (25)	76.5±3.3 (25)
	15.2 ^{b)}	7.5±0.5 (50)	6.0±0.6 (40)	6.6±0.8 (34)	21.6±2.4 (29)	15.7±0.5 (29)	57.5±2.0 (28)
Sanjiro	30.2	3.3±0.5 (57)	2.7±0.9 (51)	3.0±0.6 (45)	15.0±4.0 (4)	— — (0)	— —
	23.1	4.3±0.5 (59)	3.2±0.6 (57)	3.6±0.6 (56)	11.7±1.7 (49)	7.7±0.7 (47)	30.4±2.1 (46)
	20.0	5.4±0.7 (59)	4.3±0.7 (58)	4.6±0.8 (58)	14.1±1.9 (56)	9.1±0.6 (54)	37.0±1.8 (52)
	15.0	9.8±0.7 (56)	7.2±0.6 (57)	8.6±0.9 (59)	22.1±1.7 (42)	16.6±0.6 (41)	63.6±2.5 (41)
Utsukushigahara	30.0	3.1±0.6 (52)	2.4±0.6 (41)	2.9±0.7 (36)	— — (0)	— —	— —
	26.3	4.3±1.2 (3)	6.5±3.5 (2)	4 (1)	27 (1)	8 (1)	45 (1)
	23.4	4.4±0.6 (55)	3.2±0.5 (53)	3.7±0.7 (50)	14.3±1.8 (32)	7.7±0.5 (29)	33.1±2.0 (27)
	20.6	5.2±0.5 (31)	4.1±0.5 (31)	4.7±0.8 (30)	14.8±2.0 (26)	9.2±0.5 (22)	37.6±2.3 (22)
	15.4	8.6±0.6 (29)	7.7±0.7 (33)	7.4±0.8 (32)	21.8±1.4 (19)	13.9±0.7 (14)	59.8±2.0 (14)
	13.1	11.1±0.9 (54)	9.2±0.7 (53)	9.5±0.5 (37)	30.0±2.6 (21)	21.0±0.7 (12)	81.4±4.1 (12)
	10.1	22.7±2.5 (29)	22.9±2.2 (11)	21.6±2.0 (5)	58 (1)	33 (1)	155 (1)
Sapporo	30.0	3.8±0.9 (51)	2.6±0.8 (44)	3.0±0.5 (43)	12.7±1.2 (6)	7 (1)	30 (1)
	26.3	4.1±0.8 (20)	3.6±0.7 (19)	3.1±0.7 (20)	12.1±1.3 (15)	6.8±0.6 (19)	30.4±3.0 (19)
	23.4	4.6±0.7 (55)	3.6±1.0 (52)	3.8±0.9 (49)	12.2±1.8 (39)	7.8±0.6 (38)	31.9±3.0 (38)
	20.6	5.4±0.8 (47)	4.5±0.9 (45)	5.2±1.0 (45)	14.0±1.4 (45)	9.4±0.6 (41)	38.6±2.3 (42)
	15.4	10.0±1.3 (49)	8.1±1.6 (47)	8.3±1.0 (41)	21.8±2.3 (34)	14.6±0.8 (34)	62.0±3.4 (31)
	13.1	11.9±0.8 (42)	9.2±0.7 (39)	9.3±0.6 (31)	29.5±2.0 (21)	22.2±0.6 (19)	81.8±2.7 (19)

^{a)} The values refer to the mean duration in days with S.D. and number of individuals in parentheses.^{b)} Results at 11L-13D.

でやや低かったものの、発育に異常があるとは判断されなかった。また、屋久島と松本の 15°C の 16L-8D と 11L-13D の発育期間には、いずれの場合も差は見られなかった。したがって、発育が日長効果によって大きく遅延されたり、促進されたりすることはないと判断した。

そこでこれらの値を有効積算温度法則に当てはめるため、得られた日数 (D) の逆数 ($1/D$: 発育速度と定義) と温度との関係を求めた。この例を屋久島について Fig. 2

に示した。その結果、発育速度の実測値と飼育温度との間には強い正の相関が見られた。なお、回帰直線の計算の際、実測値がグラフ上で回帰直線からずれていると判断された場合にはこれらの値を計算から除外した。各個体群で計算に用いた測定値、得られた回帰直線及びその相関係数を Table 2 に、 T_0 (発育零点)、 K (有効積算温度) を Table 3 に示した。測定値より求められた回帰直線への適合度は非常に高く、最低でも相関係数 (r^2) は 0.97 であった (Table 2)。

Fig. 2. Relationship between velocity of development ($1/D$) and temperature of Yakushima populations of *C. aurichalcea*.

Table 3に示したように回帰直線より求められた発育零点の値は、各個体群で発育段階により若干異なっていた。全個体群を平均して比較すると、1 齢, 2 齢, 3 齢が順に 7.3°C , 8.0°C , 7.7°C であったのに対し 4 齢, 蛹が 6.2°C , 6.9°C で、若干低かった。

以上述べた発育段階別の有効積算温度や発育零点は、それぞれの齢期間の日数が小さい値のため、やや精度が低い。そのため、個体群間の比較をする場合、これらの値では発育段階により傾向がかなり異なって現れることがあり、評価が困難になる。それに対し全発育期間の完了に要した日数は値が大きいので、これから求めた有効積算温度は、有効数字も多くなり精度が高まると思われる。但し、発育段階ごとに異なる発育零点を持つ場合、それを無視するという問題点を持つが、この違いが小さい場合にはほとんど問題にならない。今回の結果はそれに該当すると考えられるので、温度と全発育期間の日数との関係から得られた回帰直線の値を用いて個体群間の比較を行った。

6つの個体群間で発育零点が最も高かったのは三城の 7.6°C 、低かったのは美ヶ原及び札幌の 6.7°C であった (Table 3)。これらの差は 1°C にも満たず、有意な差ではなかった。

有効積算温度は札幌で最も多く 537.6 日度、そのあと美ヶ原、屋久島、松本、三城、三ヶ日の順で減少し、三ヶ日では 467.3 日度であった。これらの値は同一の条

件下で飼育され得られたものである。各個体群の違いを反映している。この値から、実験した 6 個体群を、値の大きい札幌、美ヶ原の 2 個体群と、値の小さい三ヶ日、三城、松本、屋久島の 4 個体群の 2 つのグループに分けることができる。この 2 グループ間の差は最少でも 33 日度あり、これは Table 2 に示したように回帰係数に有意差があった。しかし、それぞれのグループ内の差は温量にして 14 日度または 23 日度で有意ではなかった。

2. 生存率

地理的個体群間の生存率を比較するために、各個体群の生存曲線と齢別死亡率を各温度条件ごとにまとめて Fig. 3 に示した。これより美ヶ原個体群を例外として見ると、全体の傾向として 15°C から 26°C で生存率が最も高く、高温の 30°C や低温の 10°C や 13°C で低いことが分かる。また、発育段階別にみると全体に 4 齢期に死亡率が高いことがわかる。これは藤山ら (1981) の結果と一致するものである。また低温の 10°C や 13°C においても 4 齢期の死亡率が高い。しかし、 15°C では生存率は美ヶ原を除きかなり高い。一方、高温側では 30°C は 4 齢になるまではどの個体群も 60% 以上が生存しているが、4 齢期、特に前蛹の時期にほとんどの個体が死亡してしまった。また蛹期も死亡率が高いだけでなく、成虫までわずかに生き残った個体もほとんどが奇形になっていた (Table 4 参照)。しかし、それは蛹期での影

Table 2. Regression equation of velocity of development (V) at each stage to temperature (T) for *C. aurichalcea*, temperatures, and correlation coefficients

Population	Stage	Regression equation	Temperature (°C)	Correlation coefficient (r^2)
Yakushima	1st instar	$V=0.0143T-0.0977$	10, 13, 15, 20, 23, 26	0.984
	2nd instar	$V=0.0204T-0.155$	10, 13, 15, 20, 23, 26	0.993
	3rd instar	$V=0.0195T-0.149$	10, 13, 15, 20, 23, 26	0.998
	4th instar	$V=0.00502T-0.0355$	10, 13, 15, 20, 23	0.996
	Pupa	$V=0.00752T-0.0488$	10, 13, 15, 20, 23, 26	0.995
	Total	$V=0.00204T-0.0147^a$	10, 13, 15, 20, 23	0.999
Mikkabi	1st instar	$V=0.0161T-0.119$	10, 13, 15, 20, 23, 26, 30	0.999
	2nd instar	$V=0.0220T-0.172$	10, 13, 15, 20, 30	0.994
	3rd instar	$V=0.0199T-0.157$	10, 13, 15, 20, 23	0.983
	4th instar	$V=0.00534T-0.0380$	10, 13, 15, 20, 23	0.998
	Pupa	$V=0.00791T-0.0517$	10, 13, 15, 20, 23, 26	0.997
	Total	$V=0.00214T-0.0155^a$	10, 13, 15, 20, 23	0.999
Matsumoto	1st instar	$V=0.0152T-0.106$	13, 15, 20, 23	0.999
	2nd instar	$V=0.0263T-0.223$	13, 15, 20, 23	0.995
	3rd instar	$V=0.0183T-0.130$	13, 15, 20, 23	0.992
	4th instar	$V=0.00484T-0.0275$	13, 15, 20, 23	0.995
	Pupa	$V=0.00818T-0.0583$	13, 15, 20, 23	0.999
	Total	$V=0.00210T-0.0145^a$	13, 15, 20, 23	1.000
Sanjiro	1st instar	$V=0.0162T-0.141$	15, 20, 23	1.000
	2nd instar	$V=0.0213T-0.183$	15, 20, 23	0.995
	3rd instar	$V=0.0200T-0.184$	15, 20, 23	1.000
	4th instar	$V=0.00499T-0.0295$	15, 20, 23	0.999
	Pupa	$V=0.00874T-0.0693$	15, 20, 23	0.989
	Total	$V=0.00213T-0.0161^a$	15, 20, 23	0.998
Utsukushigahara	1st instar	$V=0.0139T-0.0956$	10, 13, 15, 20, 23, 30	0.999
	2nd instar	$V=0.0191T-0.148$	10, 13, 15, 20, 23, 30	0.994
	3rd instar	$V=0.0162T-0.114$	10, 13, 15, 20, 23	0.996
	4th instar	$V=0.00451T-0.0248$	13, 15, 20	0.995
	Pupa	$V=0.00781T-0.0519$	13, 15, 20, 23	0.995
	Total	$V=0.00191T-0.0127^b$	13, 15, 20	1.000
Sapporo	1st instar	$V=0.0129T-0.0883$	13, 15, 20, 23, 26	0.988
	2nd instar	$V=0.0170T-0.125$	13, 15, 20, 23, 30	0.993
	3rd instar	$V=0.0166T-0.126$	13, 15, 20, 23, 26	0.968
	4th instar	$V=0.00471T-0.0271$	13, 15, 20, 23	0.997
	Pupa	$V=0.00764T-0.0521$	13, 15, 20, 23, 26	0.997
	Total	$V=0.00186T-0.0124^b$	13, 15, 20, 23	1.000

^{a,b} Different characters indicate a significant difference (t -test: $p<0.01$) in the value of the regression line coefficient.

Table 3. Comparison of thermal constant (K : degree-days) and developmental zero (T_0 : °C) of six geographic populations of *C. aurichalcea*

Stage	Yakushima		Mikkabi		Matsumoto		Sanjiro		Utsukushigahara		Sapporo	
	T_0	K	T_0	K	T_0	K	T_0	K	T_0	K	T_0	K
1st instar	6.8	69.8	7.4	62.1	7.0	65.6	8.7	61.7	6.9	71.9	6.9	77.7
2nd instar	7.6	49.0	7.8	45.5	8.5	38.0	8.6	47.0	7.8	52.5	7.4	58.8
3rd instar	7.6	51.2	7.9	50.2	7.1	54.6	9.2	50.0	7.0	61.6	7.6	60.4
4th instar	7.1	199.4	7.1	187.2	5.7	206.8	5.9	200.4	5.5	222.0	5.8	212.3
Pupa	6.5	132.9	6.5	126.5	7.1	122.2	7.9	114.4	6.6	128.0	6.8	130.8
Total	7.2	490.2	7.2	467.3	6.9	476.2	7.6	469.5	6.7	523.6	6.7	537.6

響以外に、前蛹期での高温の悪影響が加わった可能性が考えられた。この点を確認するため、30°C で死亡率の

著しく高かった美ヶ原個体群を用いて蛹化までを 20°C から 23°C で飼育し、蛹化と同時に 30°C に移す補足的

Fig. 3. Effects of temperature on survival rate of six geographic populations of *C. aurichalcea*. Solid lines indicate cumulative survival rate (lx) and dotted lines, mortality in each stage (qx). The population names are abbreviated by locality: Yakushima=▲; Mikkabi=△; Matsumoto=●; Sanjiro=□; Utsukushigahara=■; Sapporo=○. 1L, 2L, 3L and 4L indicate first, second, third and fourth instars; P indicates pupa.

な実験を行った。その結果、大部分の個体は正常に羽化できたが、翅鞘に異常のあるものが一部に見られた。また、发育速度は積算温度法則に基づく直線にのり、死亡率も 10% 程度で低かった。このことから蛹期そのものは 30°C 一定のもとでも生存・发育はできるが、羽化の段階で少し異常をきたすものがあると言える。した

がって、本実験で 30°C で蛹期の死亡率が高かった主な原因は、前蛹期での高温による悪影響が加わったことが大きいと判断した。

個体群間で比較した場合、美ヶ原が 13°C を除き、他より生存率がやや低い傾向があったが、この原因については後で述べる。

Table 4. Comparison of adult body weight (mg with S.D.) of six geographic populations of *C. aurichalcea* reared at various constant temperatures

Population		Temperature (°C)						
		10	13	15	20	23	26	30
Yakushima	Male	48.0±10.0 (2) ^a	52.7±3.6 (14)	48.1±3.9 (19)	47.5±4.3 (18)	46.1±4.3 (21)	44.0±3.6 (16)	— (0)
	Female	52.5±2.1 (4)	65.7±3.4 (14)	64.2±5.5 (19)	60.6±7.2 (25)	58.7±5.2 (24)	59.3±7.8 (19)	55.0 (1) ^c
Mikkabi	Male	29 (1)	41.8±3.9 (19)	45.2±4.5 (32)	42.5±4.3 (19)	43.2±5.3 (19)	38.5±4.6 (13)	41.5±2.5 (2) ^c
	Female	46.3±3.4 (3)	52.6±5.7 (22)	56.4±5.3 (24)	51.4±6.8 (16)	60.6±4.4 (28)	52.8±7.5 (18)	52.4±1.8 (7) ^c
Matsumoto	Male	^b	44.9±3.7 (12)	43.3±6.0 (4)	46.9±3.7 (14)	42.2±3.6 (20)	—	— (0)
	Female	—	59.0±4.5 (13)	52.4±4.7 (8)	57.5±6.4 (22)	52.3±3.4 (16)	—	— (0)
Sanjiro	Male	—	—	47.4±3.5 (12)	45.1±5.5 (21)	44.0±5.3 (22)	—	— (0)
	Female	—	—	61.4±7.6 (28)	59.0±7.5 (32)	57.5±5.7 (22)	—	— (0)
Utsukushigahara	Male	26.0 (1) ^c	39.7±7.7 (6)	46.3±5.4 (6)	43.6±4.4 (14)	38.4±5.2 (14)	— (0)	— (0)
	Female	— (0)	57.7±5.3 (6)	54.3±7.7 (6)	57.6±8.5 (7)	49.9±4.5 (10)	— (0)	— (0)
Sapporo	Male	—	44.3±4.7 (12)	40.8±4.7 (19)	40.4±3.9 (18)	41.7±3.6 (12)	42.9±5.2 (9)	32.0 (1) ^c
	Female	—	50.1±4.8 (7)	52.1±6.9 (15)	55.8±6.0 (22)	55.5±5.2 (21)	52.6±6.4 (5)	— (0)

^a Number of individuals measured.^b No experiments.^c All individuals except a 44-mg male at 30°C in the Mikkabi population were malformed.

3. 成虫体重

それぞれの温度条件下で羽化した成虫の体重を雌雄別に Table 4 に示した。いずれの個体群においても常に雌が雄より 20～30% 重い。この値をシュンギクを餌とした藤山ら (1981) の結果と比較すると、同じ松本について見た場合、今回の結果がどの温度でも 6～27% 重くなっている。個体群間の比較では、屋久島は 23°C の雌で三ヶ日と比べ軽くなっている以外は、常に他個体群より重く、大形であると言える。これ以外の個体群では一定の傾向は見られなかった。個体群内での比較では、成虫数の少ない 10°C を除くと、屋久島、三城では飼育温度と体重に強い負の相関が見られるが、他個体群では相関は見られなかった。

考 察

ヨモギハムシの幼虫と蛹の合計の発育期間について 6 つの地理的個体群で求められた発育零点は、最低と最高で 1°C の範囲に収まり、個体群間で有意差は無かつ

た。これらの平均は 7.05°C なので、本種の発育零点は 7°C と言って良いであろう。この温度は、前回筆者ら (藤山ら, 1981) が、シュンギクを餌にして得た結果と比較すると、例えば松本では前回が 6.1°C で今回は 6.9°C なので、違いは 1°C 以内に収まっている。餌が異なることなどを考えると違いは誤差の範囲内と言って良いであろう。また、有効積算温度について同様に松本で比較すると、前回の方が 87.4 日度大きく、さらに得られた成虫の体重は今回の方が重い。これはシュンギクが本種の加害植物ではあるが、主な餌植物であるヨモギほど餌として適していないためと考えられる。

有効積算温度は一般には緯度、標高を異にする個体群間では異なっている場合が多い (正木, 1974; 岸野, 1974; CAMPBELL et al., 1974; TAUBER and TAUBER, 1978) が、そうでない場合も見られる (野田, 1989; 榊原, 1995)。今回の結果では、美ヶ原と札幌のものが 525 日度から 537 日度であるのに対し、他は 464 日度から 489 日度で有意差が見られた。これについては、2 つの説明

が可能である。その1は山岳や北方の寒冷地の個体群の方が有効積算温度が大きいことを示すというものである。その2は両者が別系統または別種に由来するため、とするものである。坂上・藤山(1987)は美ヶ原や稚内の個体群が屋久島や松本などの個体群と、遺伝的距離は0.058と小さいものの、前者にしか見られない遺伝子座が存在するなど遺伝的に異なっていることを示している。また、FUJIYAMA(1989)は本種には複数の種が含まれている可能性があることを指摘し、FUJIYAMA and OKAMOTO(1996)は美ヶ原と稚内が所属する個体群が染色体数 $2n=41$ (♂), 42(♀)で他の個体群が染色体数 $2n=31$ (♂), 32(♀)で異なる系統(または種)に属することを報告している。さらに、美ヶ原とごく近く、しかし標高が650 m, 1,400 m異なる三城と松本が、有効積算温度で順に美ヶ原より54日度、47日度少なく、美ヶ原、札幌を除いた4個体群では、有効積算温度に緯度との関係は見られなかった。これらは、第2の考えを支持する有力な証拠である。したがって、有効積算温度の違いは系統または種の違いと関連した差異である可能性が十分考えられる。もし系統または種が違うためとした場合には、発育零点が美ヶ原、札幌で6.7°Cであるのに対し、他の平均が7.2°Cで、差がわずか0.5°Cしかないのは興味深い。一方、染色体数の異なる2系統は地理的には互いに複雑に分布していると考えられる(藤山, 未発表)ので、先の傾向がこれら全体に当てはまるかはまだ明らかでない。したがって、現時点では2つの説明のうち、後者の可能性が高いと考えられるものの、そう結論するにはまだ資料が不十分であると言えよう。

成虫体重は、屋久島の個体群が他の個体群よりも全体的に重かったが、他の個体群間でははっきりした傾向は認められなかった。正木(1974)によれば、1化性のエンマコオロギでは、低緯度の個体群は高緯度のものより成長により多くの有効温量を使い、大形になっているとされるが、本種ではそのような傾向は見られない。北半球では、南に行けば北に比べ利用可能な有効温量は多くなる。しかし、本種の南の個体群では、その多くの期間を成虫の夏眠期に使っており、また孵化を寄主植物の芽生えに同調させるため(HAYASHI et al., 1994)、発育期をより真冬に近づけている(藤山, 1986)。したがって、発育期の気温も必ずしも南で高いとは言えず、またそれに多くの温量を使っているとも言えない。つまり、実際に発育に使っている温量には南北のクラインはないので、札幌、美ヶ原を除く、4個体群間では有効積算温度に差が見られない可能性が高い。

一般に温帯に生息する昆虫の発育零点が10°Cくらいである(内田, 1957)のに、本種の発育零点は約7°Cであり、温帯ではやや低い方に属する。事実、本種の成虫や若齢幼虫は、例えば東海地方では真冬にも摂食や産卵しているのが見られ、低温下での活動が目立つ。実際にこの実験でも10°Cでは、後述する美ヶ原を例外とすれば、三ヶ日、屋久島の個体群では生存率は比較的高かった。逆に、30°Cではほとんどの個体が4齢を完了できなかった。したがって、本種は高温に弱く、低温にかなり適応した性質を持っていると言えよう。

前述のように、本種は通常晩秋から冬季のかなり低温下で活動し、産卵している。そして冬季にヨモギの芽生えが始まる屋久島や九州南部の個体群においても、芽生えには産卵せず枯れ葉に産卵し、ヨモギが冬季に枯死する北方の地域に適した性質を保っている(藤山・坂上, 1996)。また、生殖活動の開始に際して、屋久島や奄美大島など南の個体群ではヨモギの生葉があるにもかかわらず、長い夏眠を行って気温の下がった11月頃から生殖を始め、2月まで続く(藤山, 1986)。このように、低温下で活動するという性質は、単に、日本の一部の地域の個体群だけが持つ性質ではなく種内で共通したものと言えよう。

ところで、低温下での活動に適しているからと言って、非常に寒冷地に適しているわけではない。本種の北方の個体群の卵は深い休眠を持つが、長径1.4 mm、短径0.7 mm前後と小形で、卵の水分が消失しやすく乾燥などにあまり強くない。そのため、卵期間が7か月以上にも及ぶ美ヶ原など亜寒帯に相当する環境は、卵が生存していくには必ずしも適した環境とは言えない。これと関連して、美ヶ原の生存率が全体に他個体群に比べやや低いのは、使われた卵が5か月に及ぶ長期の低温保存をしたため、若干悪かった可能性が高い。また亜寒帯では卵から羽化までに必要な500日度前後の温量を得るには、3か月弱を要する。そのため、例えば美ヶ原では繁殖期は8月中旬から9月末と短期間になっており、南の個体群が3か月前後の繁殖期を持っているのに対し、これに十分な時間をとれなくなっている。このように、旧北区に広い分布域を持つものの、生理生態的性質の一部にはそれほど北方には適さない点も見られる。

以上述べた地域の異なる6個体群の発育等に見られた温度に対する反応は、あまり暖地には適したものではなく、温帯北部に適したものと言って良い。それは、本種あるいはそのごく近い祖先種が温帯のやや北部に起源を持ち、現在も生活史の骨格部分でその性質を維持し続け

ているためと考えられる。このような制約の下、本種は広い分布域に適応する手段として緯度や高度の変化に対して1化性を維持しつつ、活動期を比較的冷涼な季節に同調させるように生活環を大きくシフトさせることによってうまく対応していると言えよう。

摘 要

本研究では日本列島の6つの地理的個体群のヨモギハムシ *Chrysolina aurichalcea* (MANNERHEIM) を用い、10°C から 30°C の7つの一定温度下で飼育し、幼虫期間及び蛹期の発育に及ぼす温度の影響を調べた。

1. 日長は発育に全く影響を及ぼすことなく、どの個体群も発育は有効積算温度法則にしたがった。

2. 発育零点は全ての個体群で約 7°C で個体群間の差は見い出されなかった。

3. 有効積算温度は美ヶ原、札幌とそれ以外の個体群間で異なっていた。この違いの原因については、美ヶ原と札幌の個体群が、他の個体群と染色体数が異なるため、両者が別種または別系統であるためとする考えと、寒冷地個体群とそうでない個体群の違いによるとする2つが考えられた。現状では前者の可能性が高いと考えられた。

4. 生存率は、どの個体群でも 15°C から 26°C の中間温度で高かったが、その場合も4齢では少し低くなった。一方、30°C の高温ではとりわけ4齢で死亡率が高く、大多数が羽化できなかった。10°C や 13°C の低温でも生存率はやや下がったが、なお比較的高かった。

5. 成虫の体重は屋久島、三城個体群では低い温度ほど重くなった。また、屋久島個体群では他の個体群に比べ大きな個体が羽化した。残り5個体群間では差異は明確でなかった。

6. これらの性質は、本種あるいは近縁の祖先種が温帯のやや北部に起源を持つことを示していると考えられた。そして、本種はそれぞれの生息地の気候に応じて活動相を冷涼な季節に大きくシフトさせ、広い分布域に生活環をうまく対応させていると結論された。

引 用 文 献

馬場金太郎・加藤直人 (1978) 新潟県のヨモギハムシに関する研究. 越佐昆虫同好会会報 **48**: 2-21.
 CAMPBELL, A., B.D. FRAZER, N. GILBERT, A.P. GUTIERREZ and M. MACKAUER (1974) Temperature requirements of some aphids and their parasites. *J. Appl. Ecol.* **11**: 431-438.
 FUJUYAMA, S. (1979) On the colour polymorphism in *Chrysolina*

aurichalcea (Coleoptera: Chrysomelidae) collected from four mountain districts. *J. Fac. Sci. Shinshu Univ.* **14**: 99-106.
 藤山静雄 (1986) ヨモギハムシの色彩2型. 日本の昆虫地理学 (木元新作 編著), 東京: 東海大学出版会, pp. 116-126.
 FUJUYAMA, S. (1989) Species problems in *Chrysolina aurichalcea* (MANNERHEIM) with special reference to chromosome numbers (Coleoptera). *Entomography* **6**: 443-452.
 FUJUYAMA, S. and K. OKAMOTO (1996) Two new karyotypes in the *Chrysolina aurichalcea* (MANNERHEIM) complex (Coleoptera: Chrysomelidae), their relationship and distribution in the Japanese Archipelago. *Appl. Entomol. Zool.* **31**: 203-209.
 藤山静雄・坂上清一 (1996) ヨモギハムシの産卵場所選択, 特に地理的個体群間の比較. *New Entomol.* **45**: 17-22.
 藤山静雄・有本欽治・野田隆志 (1981) ヨモギハムシの発育と生存に及ぼす温度の影響, 特に採集地の異なる3系統の比較. *New Entomol.* **30**: 16-24.
 FUJUYAMA, S., K. ARIMOTO and M. TANABE (1987) The genetics of two colour forms of *Chrysolina aurichalcea* (MANNERHEIM) (Coleoptera: Chrysomelidae) and these gene frequencies around the Utsukushigahara Heights, central Honshu, Japan. *J. Fac. Sci. Shinshu Univ.* **22**: 83-97.
 HAYASHI, Y., S. FUJUYAMA and J. SUEKUNI (1994) Life-cycle synchronization in *Chrysolina aurichalcea* (Coleoptera: Chrysomelidae) to its host *Artemisia princeps*: effects of host-leaf age on survival. *Appl. Entomol. Zool.* **29**: 149-155.
 木元新作 (1957) 日本産ハムシ亜科の若齢幼虫に関する生態学的研究 (ハムシに関する研究, 1), 九州大農学芸雑誌 **8**: 6-13.
 岸野賢一 (1974) ニカメイガ生活環の地理的変異に関する生態学的研究. 東北農試研報 **47**: 13-114.
 正木進三 (1974) 昆虫の生活史と進化. 東京: 中央公論社, 208 p.
 中根猛彦・小林一夫・野村 鎮・黒沢良明 (1963) 原色昆虫大図鑑 II (甲虫編). 東京: 北隆館, 443 p.
 日本応用動物昆虫学会 監修 (1980) 農林害虫名鑑. 東京: 日本植物防疫協会, 307 p.
 野田博明 (1989) イネウンカ3種の発育零点と有効積算温度. 応動昆 **23**: 263-266.
 大野幸一 (1937) ヨモギハムシに就いて. 昆虫世界 **41**: 298-301.
 大野正男 (1964) 沓岐のハムシ類. 北九州の昆虫 **11**: 25-33.
 坂上清一・藤山静雄 (1987) ヨモギハムシの地理的個体群間のアロザイム変異. 昆虫 **55**: 437-449.
 榊原充隆 (1995) キボシカミキリの卵期間. 応動昆 **39**: 59-64.
 SUZUKI, K. (1978) Discovery of a flying population in *Chrysolina aurichalcea* (MANNERHEIM) (Coleoptera: Chrysomelidae). *Kontyu, Tokyo* **46**: 549-551.

- SUZUKI, K. (1986) Geographical distribution of two color forms of *Chrysolina aurichalcea* (MANNERHEIM) (Coleoptera, Chrysomelidae) in the Island of Kyushu, southwest Japan. *J. Coll. Lib. Arts, Toyama Univ. (Nat. Sci.)* **19**: 1-14.
- SUZUKI, K. and K. SAKURAI (1979) Geographical distribution of two color forms of *Chrysolina aurichalcea* (MANNERHEIM) (Coleoptera, Chrysomelidae) in the Island of Shikoku, Japan. *Annot. Zool. Japon.* **52**: 277-288.
- SUZUKI, K., K. YAMADA and M. KABATA (1976) Geographical distribution of two color forms of *Chrysolina aurichalcea* (MANNERHEIM) (Coleoptera, Chrysomelidae) in Noto Peninsula, Ishikawa Prefecture, Honshu district, Honshu, Japan. *New Entomol.* **25**: 61-65.
- TAUBER, M.J. and C.A. TAUBER (1978) Evolution of phenological strategies in insects: A comparative approach with ecophysiological and genetic considerations. In: *Evolution of Insect Migration and Diapause*. (H. DINGLE ed.), New York: Springer-Verlag, pp. 53-71.
- 内田俊郎 (1957) 昆虫の発育零点. 応動昆 **1**: 46-53.
-