

## 論文

## 北海道における地球温暖化によるヤツバキクイムシの世代数変化予測

尾崎研一<sup>1</sup>・上田明良<sup>2</sup>・澤野真治<sup>3</sup>

## 1. はじめに

地球温暖化は昆虫の分布、発育、個体群動態に大きく影響する(桐谷・湯川 2010)。その結果、昆虫による森林被害が拡大する可能性がある(Kiritani 2013; 尾崎 2012)。例えば、北米大陸の西部では数種のクイムシによる針葉樹の枯損被害が生じているが、この原因として温暖化が挙げられている(Raffa *et al.* 2008)。そのうち、*Dendroctonus rufipennis*による被害は夏の高温により世代数が増加したことが原因の1つと考えられている(Berg *et al.* 2006)。そのため、温暖化によって被害が拡大するかどうかを知るには、温暖化による世代数の増加を予測することが重要である。

ヤツバキクイムシ(*Ips typographus*)はトウヒ類(エゾマツ、アカエゾマツなど)の穿孔性昆虫であり、ヨーロッパからアジアに及ぶユーラシア全域の亜寒帯性針葉樹林の代表的な森林害虫である。本種は台風等による風倒や、伐採によるかく乱が生じた後に大発生し、生立木を枯死させる。北海道では1954年の洞爺丸台風による風倒の後に約260万m<sup>2</sup>の枯損が発生した(吉田 1986)。また、最近では2004年の台風18号による風倒の後に被害が生じている(上田・井口 2010)。

本種の札幌市付近での生活史は以下のようである(吉田 1986)。まず、越冬は成虫が樹皮下または土中で行う。成虫以外で越冬した場合の死亡率は、ほぼ100%である(Wermelinger and Seifert 1999)。越冬した成虫は年によって変動はあるが、おおむね5月下旬に飛翔を開始し、寄生木に穿入した後、交尾、産卵を行う。産卵数は約50卵である。成虫は産卵後、いったん寄生木から出て、再び別の場所に穿入し繁殖することがある。これを再寄生と言う。ふ

化幼虫(第1世代)は内樹皮を食べ、約25日で蛹化する(写真-1)。蛹は約1週間で羽化し、羽化成虫は内樹皮を後食して成熟した後、樹皮に孔をあけて脱出する。脱出した成虫は新たな木に穿入して、越冬成虫と同様の繁殖を行う。成虫は短日条件により生殖休眠に入り、繁殖せずに越冬する。通常、年2世代であるが、夏の気温が低い場合は年1世代で終わることもある。

ヨーロッパでは本種の温度反応等にもとづいて季節消長を推定するフェノロジーモデル(phenology model)が作成されており(Baier *et al.* 2007; Jonsson *et al.* 2007)、このモデルを用いて温暖化による世代数の変化が予測されている(Berec *et al.* 2013; Jonsson *et al.* 2009, 2011)。しかし、日本を含むアジア地域では、このようなフェノロジーモデルは作成されておらず、温暖化によるヤツバキクイムシの世代数の予測は行われていない。

そこで本研究では、主に北海道における本種の発育と温度の関係をもとに、季節消長や世代数を推定



写真-1 寄生木内のヤツバキクイムシ

するフェノロジーモデルを作成した。そして作成したモデルを用いて、過去のフェロモントラップの捕獲消長を推定できるかどうかを検討することにより、モデルを検証した。その結果、世代数をおおむね推定できたので、気候変化シナリオによる温暖化後の気温データを用いて、北海道における将来の世代数を予測した。

## 2. 方法

### (1)フェノロジーモデルの作成

本種の温度反応等にもとづいて以下のフェノロジーモデルを作成した。まず、成虫の飛翔には20℃以上の気温が数時間続く必要がある(福山・吉田1982)。つまり、春先の気温が短時間だけ20℃を超えた日には成虫は飛翔しない。そこで、その年に2度目に最高気温が20℃を超えた日に越冬成虫が飛翔を開始すると仮定した。産卵前期間と産卵期間(半数の卵を産むまでの日数)は温度に依存し、両期間の合計は温度が15℃以下の場合6日、20℃以上の場合3日である(Wermelinger and Seifert 1999)。そこで産卵前期間と産卵期間の合計は越冬成虫で6日、第1世代以降では3日とした。産卵から羽化までと、成虫の後食期間の温度反応は上田・尾崎(2012)により、発育ゼロ点と有効積算温度がそれぞれ5℃、412日度と、-24℃、652日度を用いた。成虫の後食期間は発育ゼロ点が-24℃と低いため、気温が20℃以上の場合には約15日で一定となる(上田・尾崎 2012)。そして後食が完了した後、最初に最高気温が20℃を超えた日に第1世代成虫が寄生木から脱出し、飛翔するとした。ただし、この日が後述する生殖休眠に入る日以降の場合は、次世代を生産せずに休眠に入るとした。成虫が生殖休眠に入らない場合は、同様の手順で産卵前期間と産卵期間、次世代の発育期間を計算し、これを成虫が休眠に入るまでくり返すことで年間の世代数を算出した。このモデルでは春先に最初に飛翔する個体の発育を計算するため、その年の世代数の最大値を推定することになる。なお、再寄生は最初の寄生に比べると個体群動態に及ぼす影響が小さいため(Wermelinger and

Seifert 1999)、今回は考慮しなかった。

### (2)フェノロジーモデルの検証

モデルの検証には北海道内の4カ所(図-1)における合計20年分のフェロモントラップの捕獲データを用いた。フェロモントラップの捕獲データからトラップ設置日、越冬成虫と第1世代成虫の捕獲開始日を調べ、モデルから推定した越冬成虫と第1世代成虫の飛翔開始日と比較した。モデルの計算には、フェロモントラップ設置地点の最寄りのアメダス地点の日平均気温と日最高気温を用いた(気象庁2013)。フェロモントラップ設置地点とアメダス地点の標高の違いは、気温の低減率(100mで0.6℃低下)により補正した。

### (3)気候シナリオデータ

気候変化がヤツバキクイムシの世代数に及ぼす影響の解析には、大気海洋結合気候モデルの一つであるMIROC3.2-HIRES(K-1 model developers 2004)の、温室効果ガス排出シナリオA1Bによる予測結果を用いた。A1Bシナリオでは100年後に日本の夏の気温が約4℃上昇すると予測されている(IPCC 2001)。MIROC3.2-HIRESの水平分解能は120km相当



図-1 北海道内のフェロモントラップ設置地点

であり、一般的な大気大循環モデルと比べると高い水平分解能を有するが、本研究の解析対象領域である北海道と比べると粗い。また、公開されているデータは月別値であるが、本研究では日別値を必要とする。そこで日本を含む領域について、アメダスメッシュ化データ（農業環境技術研究所）の1980-1999年までの期間平均値を用いてバイアス補正と水平解像度の詳細化（120km→1 km）を行った。次に、ウェザージェネレータであるWXGEN (Sharpley and Williams 1990) を用いて日最高気温と日最低気温を生成した。最後に北海道地方のデータを標準地域メッシュの2次メッシュ(水平解像度10km相当)へと集計した。

解析には2001~2010年, 2041~2050年, 2091~2100年の3期間分のデータを用いた。この内の2001~2010年はバイアス補正の効果を調べる目的で用い、北海道内の21カ所のアメダス地点の日別気温との比較を行った。

### 3. 結果

#### (1)フェノロジーモデルの検証

表-1にフェロモントラップの捕獲消長と、モデルによる推定値を示した。フェロモントラップの回収間隔は2~16日であったため、実測値にはそれくらいの幅がある。定山溪ではトラップの設置日が5月下旬と遅かったため、越冬成虫の捕獲開始日は示さなかった。定山溪を除いたトラップの設置日は4月24日~6月20日であった。トラップの設置日が、モデルによる越冬成虫の推定飛翔開始日より遅い場合は、飛翔開始日の検証ができなかった。これには千歳の2005年, 2006年, 富良野の1983年, 1984年, 1987年, 1998年, 大雪山の1994年があたる。これ以外の8年分のデータでは、千歳の2007年を除いて、推定飛翔開始日は実際の捕獲開始日に一致していた。しかし、この場合でもトラップの設置以前に成虫が飛翔した可能性がある。ただし、富良野の1988年はトラップの設置が捕獲開始より2週間も早いために、

表-1 ヤツバキクイムシの季節消長のフェロモントラップによる実測値とフェノロジーモデルによる推定値

場所	年	フェロモントラップによる実測値			モデルによる推定値			出典	
		設置日	越冬成虫捕獲開始日	第1世代成虫捕獲開始日	世代数	越冬成虫飛翔開始日	第1世代成虫飛翔開始日		世代数
定山溪	1985	5月下旬		7/27-8/3	2	5/11	7/28	2	小泉ら 1990
	1986	5月下旬		7/18-7/26	2	5/9	8/3	2	小泉ら 1990
	1987	5月下旬		7/24-8/1	2	5/1	7/19	2	小泉ら 1990
	1988	5月下旬		7/18-7/26	2	5/18	7/30	2	小泉ら 1990
	1989	5月下旬		7/20-7/28	2	5/21	8/3	2	小泉ら 1990
千歳	2005	6/20	6/20-6/22	不明	2	5/28	7/30	2	上田明良 未発表
	2006	5/19	5/19-5/26	7/22-7/28	2	5/16	7/26	2	上田明良 未発表
	2007	5/18	5/18-5/23	7/23-7/31	2	5/30	7/27	2	上田明良 未発表
富良野	1983	5/17	5/17-6/2		1	5/13	8/8	1	古田ら 1985
	1984	5/25	5/25-6/8	7/6-7/23	2	5/21	7/22	2	古田ら 1986
	1987	5/19	5/19-6/2	7/14-7/30	2	5/8	7/20	2	中山ら 1991
	1988	5/12	5/27-6/9	8/4-8/18	2	6/1	8/5	1	中山ら 1991
	1989	5/20	5/20-6/5	7/17-7/31	2	5/23	8/2	2	中山ら 1991
	1991	5/15	5/15-5/29	7/24-8/7	2	5/15	7/20	2	井口ら 1996
	1992	5/21	5/21-6/4		1	5/30	8/4	1	井口ら 1996
	1993	5/27	5/27-6/10		1	5/31	8/12	1	井口ら 1996
	1994	5/17	5/17-5/31		1	5/24	7/29	2	井口ら 1996
大雪山	1993	6/2	6/2-6/16		1	6/2	8/20	1	竹田ら 1995
	1994	6/16	6/16-7/1		1	5/25	8/5	1	竹田ら 1995

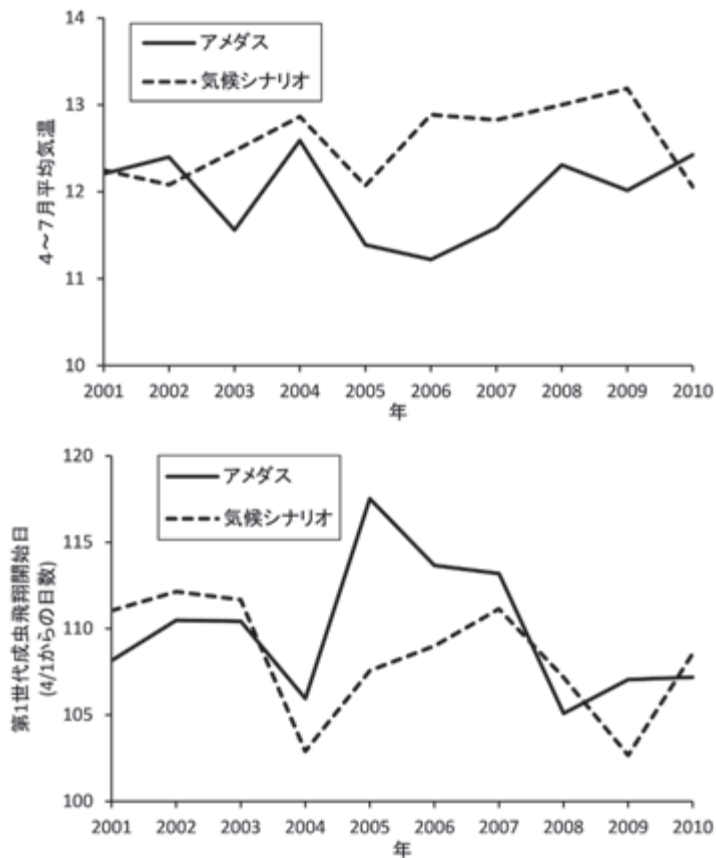


図-2 アメダスと気候シナリオデータによる北海道内21地点における4~7月の日平均気温の平均値(上図)と、第1世代成虫の飛翔開始日(下図)

実際の飛翔開始日が特定できたと考えられるが、この年にも推定飛翔開始日は実際の捕獲開始日に一致していた。一方、千歳の2007年の推定飛翔開始日は、実際の捕獲開始日より約10日遅かった。

第1世代成虫の捕獲開始日は年2世代の場合に示した(表-1)。ただし、千歳の2005年はトラップによって捕獲消長が異なっていたため、捕獲開始日を特定することができなかった。これを除く12年分のデータの内、定山溪の1985年、千歳の2006年、2007年、富良野の1984年、1987年、1988年で推定飛翔開始日は実際の捕獲開始日に一致していた。一方、定山溪の1987年と富良野の1991年では推定飛翔開始日は実際の捕獲開始日より4~5日早く、定山溪の1986年、1988年、1989年と富良野の1989年では推定飛翔開始日は実際の捕獲開始日より2~8日遅かった。このように、場所や年によりばらつきはあるも

の、第1世代成虫の推定飛翔開始日は実際の捕獲開始日におおむね一致していた。

次に、生殖休眠に入る日を推定するために、実際の世代数と、モデルによる第1世代成虫の推定飛翔開始日を比較した。実際の世代数は、定山溪と千歳は年2世代、富良野は年によって1~2世代、大雪山は年1世代であった(表-1)。推定飛翔開始日は、年2世代である定山溪と千歳では8月3日以前で、年1世代である大雪山では8月5日以降であった。そこで、8月4日を生殖休眠に入る日とし、この日以降に飛翔した個体は次世代を生産しないとされた。その結果、富良野での推定世代数は1988年、1994年、1995年の3年を除いて実際の世代数に一致した。

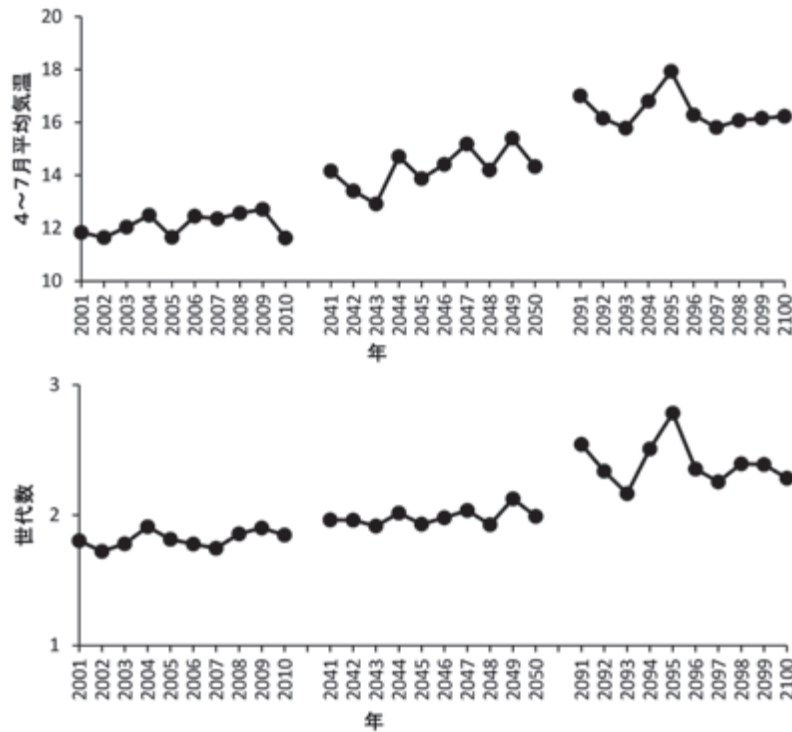


図-3 北海道全域の2次メッシュにおける気候シナリオデータによる4~7月の日平均気温の平均値(上図)と、ヤツバキクイムシ世代数(下図)の変化予測

(2)気候シナリオデータを用いた温暖化予測

以上の結果から、フェノロジーモデルを用いることで実際の世代数を推定可能だと考えられたので、次に気候シナリオデータを用いた計算を行った。まず、北海道内21地点での2001~2010年の気温を、アメダスの実測値と比較した。フェノロジーモデルの計算に用いる4~7月の日平均気温は気候シナリオデータとアメダスで異なる年変動を示した(図-2)。その平均値は気候シナリオデータの方が高い年が多く、10年間の平均で0.6℃の差があった。この違いを反映して、第1世代成虫の飛翔開始日はアメダスの気温から計算した値よりも、気候シナリオデータからの値の方が早い年が多くなり、10年間を平均するとアメダスよりも気候シナリオデータの方が1.4日早かった。そこで以下の世代数予測では、気候シナリオデータから計算した飛翔開始日に、この差を加えて補正した。

次に、気候シナリオデータを用いて2001~2010年、2041~2050年、2091~2100年の北海道内全域の996の

2次メッシュの平均気温と世代数を計算した(図-3)。日平均気温の4~7月の平均値は2001~2010年には約12℃だったのが、2041~2050年には約14℃、2091~2100年には約16℃と2℃ずつ上昇した。この気温の上昇にともなって、平均世代数も2001~2010年には1.8であったのが2041~2050年には2.0に、そして2091~2100年には2.4に増加した。気温の上昇は2℃ずつであったが、世代数は2001~2010年から2041~2050年に0.2増加したのに対して、2041~2050年から2091~2100年には0.4世代と2倍の増加であった。

予測世代数の北海道内での分布をみると、現状(2001~2010年)では85%のメッシュが年2世代であり、高標高地と海岸部の一部が年1世代であった(図-4)。現在、ほとんどの地域が年2世代であるという結果は、これまでの生活史の知見と一致する(吉田 1986)。それが2041~2050年になると年2世代のメッシュが96%に拡大する一方、年1世代のメッシュは3%に減少した。そして新たに年3世

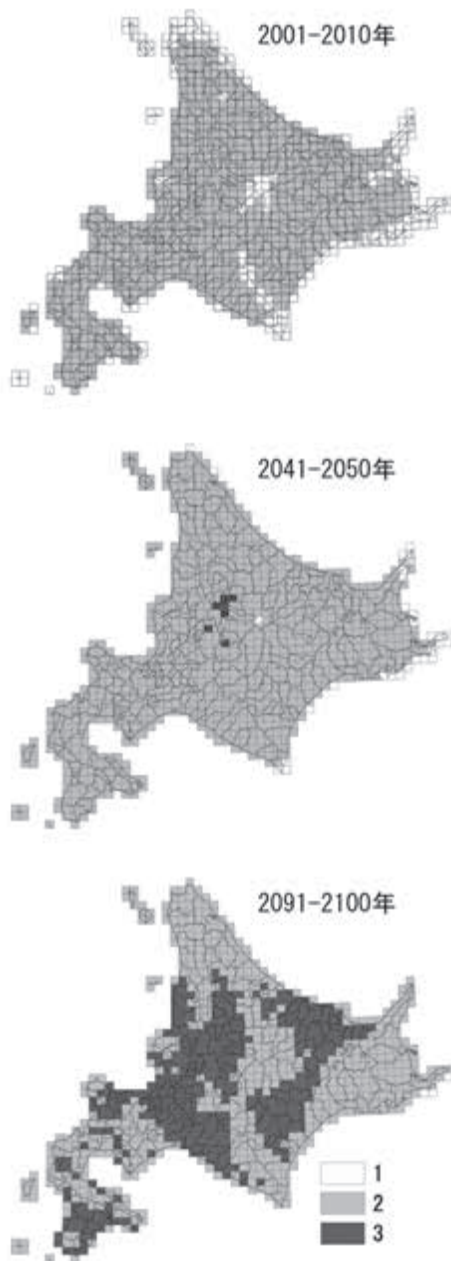


図-4 気候シナリオデータを用いたヤツバキクイムシ世代数の変化予測  
各期間の平均世代数を示す。

代のメッシュが道央付近に7メッシュだけ出現した。2091～2100年には年3世代のメッシュが39%に拡大した。これらのメッシュは道南、道央、道東、網走地域の平野部に分布していた。それ以外は年2世代となり、年1世代は道東の3メッシュだけとなった。以上から、2091～2100年には現状では存在しない年

3世代の地域が広範囲に生じると予測された。

#### 4. 考察

##### (1)フェノロジーモデルについて

本稿では、主に北海道におけるヤツバキクイムシの生活史や温度反応についての知見にもとづいてフェノロジーモデルを作成した。その結果、モデルによって推定された越冬成虫の飛翔開始日はフェロモントラップの消長とほぼ一致した。しかし第1世代成虫の推定飛翔開始日は、一部の年でフェロモントラップによる実測値と合わなかった。これは寄生木に穿入している間の発育期間が正しく推定できなかったためと考えられる。その原因としては寄生木内での発育は、樹皮下の温度に依存することが考えられる。樹皮下の温度は気温だけでなく日射や樹皮の厚さ、樹皮の水分含有量に影響される (Jonsson *et al.* 2007)。そのためオーストリアで開発されたフェノロジーモデル (PHENIPS) では、地形データから日射量を計算し、それと気温を用いて樹皮下の温度を推定し、寄生木内での発育を計算している (Baier *et al.* 2007)。

温度反応だけでなく、生殖休眠に入る臨界日長も世代数の予想には重要な要因である。今回のモデルでは、第1世代成虫の飛翔開始日と実際の世代数の関係から、8月4日以降に飛翔する成虫は生殖休眠に入るとした。富良野市におけるエゾマツ伐倒木での繁殖調査では、7月18～24日に羽化した成虫は繁殖せずに休眠した (井口 1999)。成虫の後食期間は約15日なので、これらの個体は8月2～8日に飛翔することになり、今回の結果と一致する。また、千歳市で採集した個体の飼育実験では、休眠の臨界日長は22℃で10Lと15Lの間であった (上田・尾崎 2012)。休眠刺激の感応期は終齢幼虫から後食中の成虫なので (Dolezal and Sehnal 2007)、8月4日に飛翔する成虫の感応期は7月中旬から8月4日の間となる。この間の札幌の日長は14時間20分～15時間なので、上述の臨界日長と矛盾しない。このように、これまでの北海道での研究結果からみると、休眠に入る日の設定は妥当だと考えられる。

しかし、実際には臨界日長は気温によって変化し、気温が高いほど臨界日長は短くなる (Dolezal and Sehnal 2007)。つまり、千歳や定山溪のような気温が高い場所では休眠に入る日が遅く、大雪山のように気温が低い場所では休眠に入る日が早いと考えられる。さらに、日長反応は越冬のための季節適応だと考えられ、温暖化後には適切な時期に越冬ステージを生産するように臨界日長が変化する可能性がある。Jonsson *et al.* (2011) は、休眠に入る日以降の温量が次世代の生産に最適化されていると仮定し、過去の気温データとフェロモントラップの捕獲消長を用いて計算を行った。その結果、過去30年間で最も気温の低い年の温量で、次世代の発育が完了できるように臨界日長が決められているとした。そして、このような条件で温暖化後の世代数を予測すると、臨界日長が変化しないと仮定した場合に比べて、世代数がより増加することを示した。このような臨界日長の変化を考慮すると、今回予測した温暖化後の世代数は過小推定となる。

一方、温暖化後の高温はヤツバキクイムシの発育を抑制する可能性がある。本種は35℃以上で発育が阻害され、40℃以上だと発育しない (Wermelinger and Seifert 1998)。直射日光があたる樹皮下の温度は気温よりもずっと高温になるため、高温障害が起きやすいと考えられる。温暖化に伴って高温障害が発生すれば、今回予測した世代数は過大推定となる。

このような気象条件以外に、餌の量も世代数に影響する可能性がある (井口 1999)。富良野の1994年の夏は猛暑であり、フェノロジーモデルでは年2世代と推定されたが、実際には第1世代成虫の飛翔はみられなかった (表-1)。このことは、気温が高いだけでは年2世代にならないことを示唆している (井口ら 1996)。また、風倒翌年には年2世代になることが多い (山口 1963)。この原因として、風倒跡地は日射を受けやすく、樹皮下の温度が高くなることがある。しかし第1世代の発生時期が同じでも年1世代の場合と2世代の場合がある (井口 1999)。新鮮な風倒木が豊富にある場合は、餌としての質が悪化する前にこれらを利用できるように、世代数を

増加させるのかもしれない。

## (2)温暖化影響の予測

今回のフェノロジーモデルには以上のような問題があるため、温暖化後の世代数予測はまだ試行段階と言える。特に各メッシュの予測値については、今後の検討が必要である。しかし、2090年代には年3世代の地域が出現するという予測は重要だと考えられる。ヨーロッパでも温暖化後にヨーロッパ中部で年3世代の地域が出現すると予想されている (Jonsson *et al.* 2011)。北イタリアでは夏の高温と少雨がヤツバキクイムシの大発生を引き起こすため、温暖化による枯損被害の拡大が懸念されている (Marini *et al.* 2012)。この地域は現在は年2世代であり、3世代目は休眠の日長反応により抑制されている (Faccoli 2009)。そのため将来、臨界日長が変化すれば年3世代に増加すると予想される。

温暖化は世代数以外にも、天敵、餌、木の抵抗性などへの影響が考えられる (Jonsson *et al.* 2007)。天敵については、現状では天敵はヤツバキクイムシの重要な死亡要因ではないが (Lawson *et al.* 1997)、温暖化後の影響は不明である。また本種の随伴菌であり、木を枯死させる原因である青変菌に対する温暖化影響も分かっていない。温暖化によって台風等の極端な気象現象が増加すると考えられているが、それにより本種の好適な餌である風倒木が増加すると、ヤツバキクイムシが繁殖し生息密度が高くなる。特に世代数が増えると、餌資源の増加によって急速に増殖することが可能になる。また、温暖化による高温と乾燥は成木の枯死率を上昇させると考えられる (Allen *et al.* 2010)。特にトウヒ類は浅根性なので、高温や乾燥によって抵抗性が低下しやすい (Schlyter *et al.* 2006)。このような木に、生息密度が増加したヤツバキクイムシが穿入すると被害が拡大するであろう。現在、北海道では天然林だけでなく、アカエゾマツ人工林でも除間伐後にヤツバキクイムシの被害が起きている (原・林 2002)。これらの被害が今後、拡大するかどうかをモニタリングするとともに、被害が生じた場合には原 (2002) など

を参考に早期に対応することが重要である。

本研究は農林水産技術会議プロジェクト「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」の助成を受けた。また、気候シナリオデータは農業環境技術研究所大気環境研究領域より提供を受けた。ここに感謝する。

## 引用文献

- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, Kitzberger T, Rigling A, Breshears DD, Hogg EH, Gonzalez P, Fensham R, Zhang Z, Castro J, Demidova N, Lim JH, Allard G, Running SW, Semerci A, Cobb N (2010) A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For Ecol Manage* 259: 660 ~ 684
- Baier P, Pennerstorfer J, Schopf A (2007) PHENIPS - A comprehensive phenology model of *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytinae) as a tool for hazard rating of bark beetle infestation. *For Ecol Manage* 249: 171 ~ 186
- Berec L, Dolezal P, Hais M (2013) Population dynamics of *Ips typographus* in the Bohemian Forest (Czech Republic) : Validation of the phenology model PHENIPS and impacts of climate change. *For Ecol Manage* 292: 1 ~ 9
- Berg EE, Henry JD, Fastie CL, De Volder AD, Matsuoka SM (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, Sehnal F (2007) Effects of photoperiod and temperature on the development and diapause of the bark beetle *Ips typographus*. *J Appl Entomol* 131: 165 ~ 173
- Faccoli M (2009) Effect of weather on *Ips typographus* (Coleoptera Curculionidae) phenology, voltinism, and associated spruce mortality in the Southeastern Alps. *Environ Entomol* 38: 307 ~ 316
- 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
- 古田公人・森 秀樹・寺崎幸夫・高橋郁雄 (1986) フェロモントラップによるヤツバキクイムシ防除試験. *日林誌* 68: 75 ~ 77
- 古田公人・高橋郁雄・安藤祥一・井上真 (1985) ヤツバキクイムシの風害後の繁殖と大量誘殺による枯損防止. *東大農学部演習林報告* 74: 39 ~ 65
- 原 秀穂 (2002) ヤツバキクイムシの被害対策Ⅱ - 被害の予防 -. *光珠内季報* 127: 9 ~ 13
- 原 秀穂・林 直孝 (2002) 若いアカエゾマツ人工林における除間伐後のヤツバキクイムシ被害の発生状況. *北海道林試研報* 39: 69 ~ 74
- 井口和信 (1999) 北海道中央部におけるヤツバキクイムシ繁殖状況. *日林北支論* 47: 64 ~ 66
- 井口和信・木村徳志・岩本進一・坂口敏雄・伊原重男・福士憲司 (1996) エゾマツ天然林の伐採にともなうヤツバキクイムシ成虫個体群の動態—4年間の定点トラップによる誘殺効果—. *平成7年度技術官等試験研究・研修会議報告*, pp.25 ~ 35, 東京大学農学部付属演習林
- IPCC (2001) *Climate Change 2001: The Scientific Basis*. Cambridge University Press, Cambridge
- Jonsson AM, Appelberg G, Harding S, Barring L (2009) Spatio-temporal impact of climate change on the activity and voltinism of the spruce bark beetle, *Ips typographus*. *Glob Chang Biol* 15: 486 ~ 499
- Jonsson AM, Harding S, Barring L, Ravn HP (2007) Impact of climate change on the population dynamics of *Ips typographus* in southern Sweden. *Agric For Meteorol* 146: 70 ~ 81
- Jonsson AM, Harding S, Krokene P, Lange H, Lindelow A, Okland B, Ravn HP, Schroeder LM



- (2011) Modelling the potential impact of global warming on *Ips typographus* voltinism and reproductive diapause. *Clim Change* 109: 695 ~ 718
- Kiritani K (2013) Different effects of climate change on the population dynamics of insects. *Appl Entomol Zool* 48: 97 ~ 104
- K-1 model developers (2004) K-1 coupled GCM (MIROC) description. In: K-1 Technical Report 1 (ed. By Hasumi H and Emori S) , pp.1 ~ 34. Center for Climate System Research, University of Tokyo, Tokyo
- 桐谷圭治・湯川淳一編 (2010) 地球温暖化と昆虫. 全国農村教育協会, 東京
- 気象庁 (2013) 気象統計情報. 気象庁ホームページ (<http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/index.php>), 2013.2.26ダウンロード
- 小泉 力・秋田米治・前藤 薫・尾崎研一・吉田成章 (1990) 天然林択伐に伴う生立木枯損防止のためのフェロモンによる誘殺試験. 平成元年度国有林野事業特別会計技術開発試験成績報告書. 森林総合研究所.
- Lawson SA, Furuta K, Katagiri K (1997) Effect of natural enemy exclusion on mortality of *Ips typographus japonicus* Nijima (Col., Scolytidae) in Hokkaido, Japan. *J Appl Entomol* 121: 89 ~ 98
- Marini L, Ayres MP, Battisti A, Faccoli M (2012) Climate affects severity and altitudinal distribution of outbreaks in an eruptive bark beetle. *Clim Change* 115: 327 ~ 341
- 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. 東大農学部演習林報告 84 : 39 ~ 52
- 尾崎研一 (2012) 地球温暖化によるトドマツオオアブラムシの世代数増加と被害拡大の予測. 森林防疫 61 : 64 ~ 69
- Raffa KF, Aukema BH, Bentz BJ, Carroll AL, Hicke JA, Turner MG, Romme WH (2008) Cross-scale drivers of natural disturbances prone to anthropogenic amplification: the dynamics of bark beetle eruptions. *Bioscience* 58: 501 ~ 517
- Schlyter P, Stjernquist I, Barring L, Jonsson AM, Nilsson C (2006) Assessment of the impacts of climate change and weather extremes on boreal forests in northern Europe, focusing on Norway spruce. *Clim Res* 31: 75 ~ 84
- Sharpley AN, Williams JR (1990) EPIC-erosion/productivity impact calculator: 1. Model documentation. US Department of Agriculture Technical Bulletin No. 1768, Washington D.C.
- 竹田繁義・尾崎研一・福山研二 (1995) 森林施業はヤツバキクイムシの個体数にどんな影響を与えるのか. 日林論106 : 397 ~ 400
- 上田明良・井口和信 (2010) 樽前山山麓2004年18号台風風倒地における2009年度ヤツバキクイムシ類被害状況. 日林北支論 58 : 125 ~ 128
- 上田明良・尾崎研一 (2012) ヤツバキクイムシの発育への温度と日長の影響. 森林総研報 11 : 43 ~ 50
- Wermelinger B, 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, 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 (1963) 北海道の風倒地における穿孔虫の発生分散機構 (第2報) 風害翌年 (1955年) における風倒挫折木での穿孔虫の増殖. 林試研報 51 : 53 ~ 73
- 吉田成章 (1986) 森林害虫各論シリーズ19 ヤツバキクイムシ. 林業と薬剤 94 : 1 ~ 9  
(2014.3.13受付, 2014.4.7掲載決定)