

昆虫の生活史と地球温暖化

原田哲夫[✉]

高知大学 大学院総合人間自然科学研究科 環境生理学教室

地球温暖化は様々な気候調査でほぼ確視される現象と言える。昆虫の生活史への影響については、毎年10報を超える新しい知見が付加されている。「時間生物学」は主に循環系の生命現象、すなわち、体内時計を扱う学問分野である。しかし、生長、老化など、非可逆的時間軸に沿った、生命現象を扱うものまた、時間生物学と言えよう。この立場で考えれば、ここ20–30年ほどの地球温暖化に伴う、生命現象の変化を追うことも、時間生物学の範疇に入るのかも知れない。本稿では、昆虫の生活史と地球温暖化に関する最近の知見をまとめたあと、著者が30年にわたって行ってきた、ナミアメンボ調査研究を地球温暖化の視点でまとめてみたので報告する。尚、ナミアメンボを温暖化研究のモデルとして取り上げた理由は2つある。

- 1) 流水から止水間で生息する普通種で、水面という2次元に住むので、比較的アクセス可能な水面を設定すれば、容易に調査できる。
- 2) ユーラシア大陸や大英帝国、日本列島と広い範囲に生息する本種¹は、環境変動に対する遺伝的柔軟性を持っている可能性があり、温暖化への速やかな変化・適応が期待できる。

1. 昆虫の生活史における地球温暖化への反応

昆虫の地球温暖化への反応として、4つがある²⁻⁵。

- A. 昆虫分布の高緯度帯（または高度帯）への移動。
- B. 活動期の延長とそれに伴う化性数（1シーズンに何世代か）の増加。
- C. 食植昆虫と植物または天敵の関係が温度変化への反応の違いによって破綻を起こす。
- D. マラリアなどの病原体に対して、ハマダラカなどの宿主が温暖化に伴う高緯度帯（または高度帯）への移動を通じて病原体の分布拡大をもたらす。

これらの4つのうち、Forrest⁶は最近の総説で、上記のA–Cについて触れ、特にAに関して、昆虫の季節適応の温暖化に伴う変動について述べている。そこには、温暖化による雨量の変動や、休眠誘導のメカニズム、寿命とサイズの温暖化との関連について述べられているが、具体的に踏み込んだ記述は見られない。

1.1. 昆虫分布の北上

温暖化による昆虫分布の北上という現象は多くの種で見られる。典型的な例として、エデイスヒョウモンモドキというチョウのメキシコから北アメリカにかけての分布の北上がある⁷。1992年から1996年までの調査で、その前20–30年の時点の調査で個体群が認められた地点で再度認められるか調べた結果、カナダ国境付近の緯度では、75%で個体群が維持されていたが、南下するにつれて、個体群確認率が下がり、メキシコ国境付近では、20%しか認められず多くの個体群が絶滅しており、分布の北上が認められた。

日本では、アオクサカメムシの温帯分布域にミナミアオカメムシが北上進出して競合状態となっている。地球温暖化の影響で北上した（亜熱帯性の）ミナミアオカメムシは、アオカメムシに比較して、強い高温耐性と夏休眠の採用によって、進出した新生息地で既存のアオカメムシ（高温耐性を獲得していないと考えられる）に勝って生息する可能性がある⁸。

ヒマラヤに生息する2種のショウジョウバエ (*Drosophila*) の仲間が西ヒマラヤの標高219–1440mで採集された。この地域では、1960–2010年にかけての平均気温が11.6°Cから12.4°Cまで上昇している。

ショウジョウバエの1種、*D. nepalensis*は活動性、産卵量、孵化率いずれも、21°C、25°Cよりも17°Cに高い適応度を示すのに対し、別のショウジョウバ

✉haratets@kochi-u.ac.jp

エ種、*D. ananassae*は25°Cに高い適応度を示した。これらと合致して、1960年、1980年、2008年に上記の標高で定点での個体群生存率は、*D. nepalensis*で70%から5%に急激に減少しているのに対し、*D. ananassae*はほぼ0%から15%に上昇しており、温暖化の影響によって、高温に得意な*D. ananassae*も生存可能になってきており、温暖化による亜熱帯種の高度域への進出を示す⁹。

Alpine (山岳) 種であるガロアムシ=コオロギモドキ (*Grylloblatta*) は-3.5-5°Cの低温生存限界温度と27-28°Cの高温生存限界温度を持つが、今後の地球温暖化の進行によって、積雪量の変化も間接的に関与し、その分布域を変化させるであろう¹⁰。

Walther et al.¹¹ は、地球温暖化によって、これまでの温度環境より上昇した時、ある種が生育や生殖にその生息地が生存に不適切になり、より南や低地に生息していた新しい種が、Alien speciesとして、北や高地へ進出することを指摘している。

1-2. 活動期の延長とそれに伴う化性数の増加、

Boggs¹²は最近の総説で、ここ20年の温暖化と昆虫の個体群の変動についての論文を分析している。昆虫個体群は、気温の平均や変動幅の変化にตอบสนองし、気候の混乱に対応しながら、化性などを変化させている。しかし、これまでの生理学的な仕組みが新しい、温暖化した気候に合わず、例えば、休眠に入る季節が早すぎて、(エネルギー不足などで) 越冬時の生存率が低下してしまう可能性も指摘している。

1-3. 病原体の北上と高度移動

人の北や高度地への移動は、感染(細)菌の伝搬を意味するし、温暖化による作物の不作が間接的に、人の免疫力を低下させ、感染(細)菌の伝搬を促す可能性がある。マラリア、デング熱、様々なウイルス性疾患など人を媒介者とする感染症のより高緯度地方や高度地域への伝搬の現状を常に把握し、変動する状況に対処し続ける必要がある¹³。

人のウイルス感染症が、温暖化の影響で、北に広がっていることは、理論的には疑いがないことであるが、証明例は少ない。この温暖化とウイルス感染症の広がりについては、社会的経済的側面を考慮に入れた間接的な部分も考慮されるべきである¹⁴。

1-4. 害虫やその防除と温暖化

温暖化に伴って、北アメリカ大陸やヨーロッパ大

陸では、ブナ科コナラ属植物を優占種とする森林の減少が地球温暖化、乾燥、根のダメージ、害虫や感染微生物の影響などによって複合的にもたらされている¹⁵。

温暖化によって、害虫の農薬による防除に何らかの変化は起こるであろうか。水生昆虫の1種であるイトアメンボ類 (*Ischnura elegans*) では、chlorpyrifosという農薬に晒すと、本種の高温耐性は下がるが、24°Cで温度順化させると20°Cの順化時より、農薬による低下が抑えられる¹⁶。このように、温暖化による高温順化による高温耐性の強化は農薬曝露時に見られる。この事は害虫が温暖化によって、農薬耐性を高める可能性を暗示している。

別の水生昆虫 (*Ishunura eregans*: Odonata, Coenagrionidae) では、冬の温度を4°Cにした場合より、8°Cの方が生存率や幼虫成長率は高まったが、同時に農薬を利かせると温度によるダメージに変化はなかった。越冬時については、温暖化による水温の上昇で農薬環境汚染の観点からは、影響が緩和されるのかも知れない¹⁷。

1-5. 温暖化による植物-食植昆虫-天敵間の関係性の乱れ、及びフェロモン交信の不調

植物食の昆虫の場合、食物となる植物への飛翔による移動のタイミングが温暖化によって、変化し、餌としての適切なタイミング(例えば開花・結実など)がずれてしまう可能性がある¹⁸。温暖化への反能が植物-食植昆虫で異なる(生育スピードや生殖)場合、生活史のずれからの不具合が生じる場合もある。植物-食植昆虫-天敵のそれぞれに地球温暖化の影響が及ぼされ、それが、3者の相互関係に変化をもたらす。例えば、植物の栄養状態が温暖化で悪化すれば、それを食べる昆虫や天敵までもその生殖成功に影響を及ぼす。

地球温暖化によって、種内におけるフェロモンによるコミュニケーションが温度上昇やそれに伴うCO₂やO₂ガスの濃度変化によって、分泌量や感度が変化し、特に長い距離の交信が不調に終わる可能性がある¹⁹。例えば、あるアリマキ (*Acyrtosiphon pisum*) による個体間の警報フェロモンによる交信が温暖化に伴うCO₂濃度の上昇によって、分泌頻度が下がり、仲間に警報が届かなくなる危険性が生じる。

1-6. 温暖化と高温順化及び高温回避行動

温帯に生息するある種のアリ (*Iridomyrmex*

purpureus) は、低温側で-10-14°C、高温側45-47°Cの生存限界温度を示す。冬採集の個体を高温順応させると、高温側と低温側の両方へ耐性が高まるが、高温順応を夏採集個体で行うとその効果が見られなかった。地球温暖化において、少なくとも冬個体の気候変動への柔軟な対応が期待されるが、夏個体の高温順応によって、高温に強くなるという単純な系は認められなかった²⁰。

2種類のアリマキ（冬小麦で栽培されていた株、*Sitobion avenae*, *Rhopalosiphum padi*）は高温回避転換行動（heat-escape behavior）が見られ、高温危険場所を回避して生存を確保する生態的意義を持つ²¹。本行動は、ある歩道に中間温から高温度へグラデーションを付け、そこを高温度側へ向けて強制的に歩かせ、途中で反転した地点の温度を回避誘導閾値とした。順化温度を10°C, 15°C, 20°C, 25°C, 30°C, 35°Cにそれぞれ設定し、その後、高温回避転換行動を調べた結果、両種とも20°Cの順化温度付近に41-42°Cの回避温度ピークを示すが、それより、高温度側でも低温度側の順化温度でも、回避温度は低下し、35°Cの順化温度では、平均閾値は約39.5°Cであった。このように、温暖化で環境温が高くなった場合、ホメオスタティックな反応として、より低温度を求め生存を確保しようとする。

2. 温暖化に伴う昆虫の生理的变化

昆虫の地球温暖化への適応において、雨量や乾燥への反応として、体液中の水分不足への耐性や、水分喪失阻止に向けた皮膚機能の変化が考えられる²²。湿度感受性の発達と乾燥した場所を避ける行動、水分喪失を減少させる皮膚の構造、体液水分濃度の低下への耐性などの機能の存在が研究されてきた。低湿度下での2時間の順応が水分乾燥への耐性を種によっては高めたり、皮膚からの水分蒸発を抑えたりすることが報告されている。

冬季などの昆虫にとって不適な環境を乗り切るには、「休眠」という戦略を多くの昆虫は採用している。休眠は環境条件のうち季節の時点をも最も正確に表す日長によってその導入、発育、終了（diapause induction, diapause development, diapause completion）が制御されていることが多い²³。休眠には遺伝的要素やメカニズムとして、幼若ホルモンなどの分泌系が介在している。また、日長を計測するしくみとして、概日時計遺伝子である *per* の関与が認められる。それは、ショウジョウバエ（*Drosophila melanogaster*）でこの遺伝子を欠

損している系統では、光周期反能を示さなくなり²³、ホソヘリカメムシ（*Riptortus clavatus*）では、mRNA干渉法（mRNA-interference）によって *per* 遺伝子の翻訳を抑制すると、光周期反能を示さなくなることを根拠とする²⁴。温暖化に伴って、上記のような複雑な関連生理学的機能のうち、変化した温度環境に合致した（それまで少数派であった）遺伝的集団が多数派となるか、遺伝的突然変異を遂げたもののうち適応度の高い機能を得たものが選択されるなどのメカニズムが働いていると考えられる。

温暖化による昆虫の高緯度地方への移動に伴って、もし、秋分を過ぎてからの短日に反応して、休眠現象が誘導される場合、これまでの臨界日長が維持されたとしたら、折角温暖化によって北上したのに、必要以上に早めに休眠してしまう恐れがある。高緯度地方に移動することに伴って、臨界日長もそれに合わせて短縮することが考えられるが、この仮説を証明する実験を行った例はまだない。

3. ナミアメンボをモデルとした温暖化研究²⁻⁵

3-1. 高知市個体群の化性数変化

我々は温暖化への速やかな変化・適応が期待でき、水面という調査しやすい場所で生息するナミアメンボを高知県高知市において長年調査している。高知市のナミアメンボは、直径30cmの柄（1m）付き網を40分、100回に渡り振るといという単純な Timed-catching sampling法 を1987-2015年（2007年からは継続的、それまでは断続的）に行って来た結果、1987-1995までは、年3化性（1年に3回世代を繰り返す、成虫期に越冬）を示した。2007年には年4化かそれ以上に化性数が増えた。2010-2011年には、5化に達した。1995年までは、11月以降に5齢（終齢）幼虫がフィールドに見られることはなかったが、2010-2011年には、11-12月でさえ、採取されるようになった。2012年には、11月から12月にかけての強力な寒波襲来によって、一旦、化性数は4に減じたが、2013-2015年には、再度5を記録した。化性数の計測は、以下のように行った。5齢幼虫が出現し、その数が減じたタイミングを新世代出現と判定した²⁴。

3-2. 夏休眠の出現

1987-1995年には、成虫に明白な夏季休眠は認められず、30%を超えて、卵成熟を行わない休眠雌個体も、精子合成を行わない雄個体も存在しなかった。2008年になり、精子合成をほとんど行わず、精

巢の極端に小さい雄個体や休眠雌個体が夏季に有意に出現した。小さい精巣を持つ夏個体は2009-2012年にいずれも出現したが、2012, 2015年には休眠雌個体は夏季に全く出現しなかった。2013-2014年には休眠雌個体が30-50%の割合で夏季に存在した。

このように、温暖化に伴う、夏季休眠の採用は高知個体群では、一部のものにとどまっていると推察できる。

3-3. 越冬前後の分散放棄

1995年では、越冬前個体は発達した間接縦走飛翔筋を約60%の個体が保持しており、陸の水面から離れた越冬場所まで分散し、寒い冬を暖かい林床の落ち葉の下などで、過ごしたあと、春先再び飛翔によって、水面まで飛来し、飛翔筋を溶解してその栄養を春の産卵に向けるという生活史を示した³。しかし、飛翔筋保有率は、2012-2014年には34.5-

8.5%に減り、2015年度には0%にまで落ち込んだ。このように、温暖化により、水面から離れた陸の越冬場所まで危険を冒して移動する個体よりも、岸辺で越冬する個体の方が、温暖化によって春帰還する成功率が増えたものと考えられる。

3-4. 新しい翅型 “モザイク型”の出現

それまで2つの翅型タイプのみ（長翅型、短翅型）を示していたが、2009-2011年に、前翅は長翅型タイプで後翅は短翅型タイプを持った、いわば“モザイク型”個体が多く出現するようになった。越冬個体の場合、岸辺で越冬する場合でも、黒色の前翅が発達する方が、直射日光に対し、吸熱効果が期待され、後翅を短くしてコストダウンするという戦略の意味が考えられる。しかし、主に雄で“モザイク型”が見られ（20-60%）、夏季にも見られる。それらの生態学的意義は不明である。

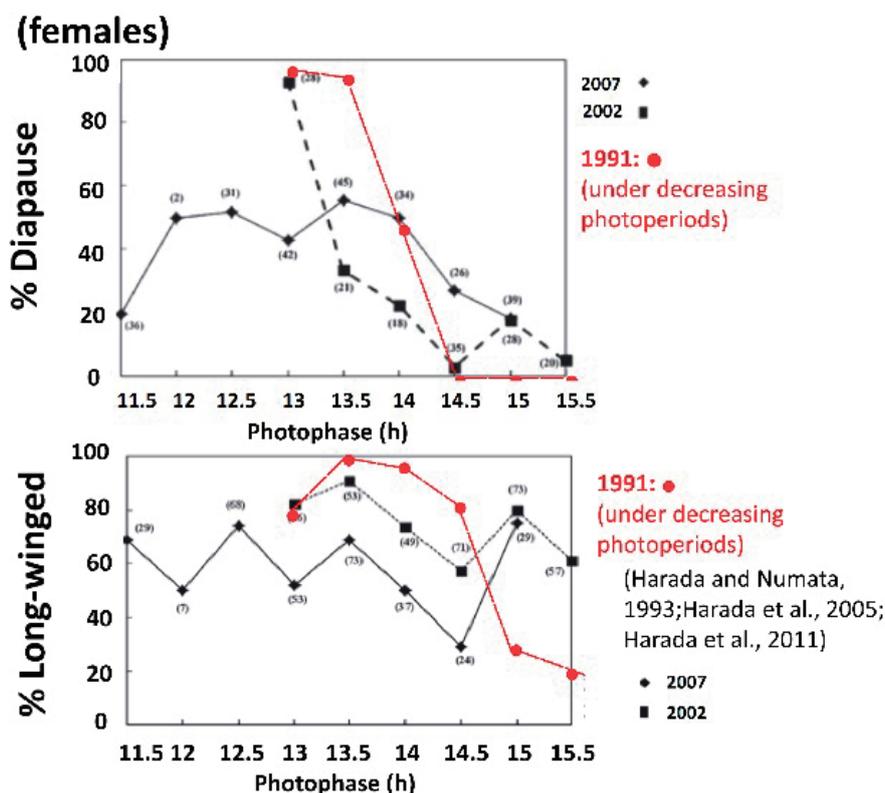


Figure 1 1995-2007の高知市ナミアメンボ個体群の休眠誘導と翅型決定に関する光周期反応の移り変わり。1991年個体群では、幼虫期の長日条件は、休眠率0%長翅型は約20%だったのに対し、短日条件では、休眠率は100%、長翅率は80-100%であり、明確な光周期反応が見られた。休眠率の臨界日長は（徐々に短縮する日長下で）14時間明-10時間暗(14L-10D)であり、翅型率の臨界値は（同じく徐々に短縮する日長下で）14.75L-9.25Dだった。2002年になると、休眠率の臨界値は13.25L-10.75Dに短縮した。翅型の光周期反応は不明瞭となり、日長に関わらず60%以上が長翅型となった。2007年には、休眠率の光周期反応も不明瞭になり、50%と0%の間の緩やかな反応となり、日長に関わらず50%以上が非休眠となった。翅型も殆ど光周期反応を見せなくなり、日長に関わらず50-80%が長翅型となった。このように臨界日長の短縮で、夏のタイプの期間が秋遅くまで長くなったり、非休眠や長翅型が年中出現することは、温暖化への対応として、年中分散して生殖を行うという意味で、温暖化への適応の1つと説明できる。

Sampling stations

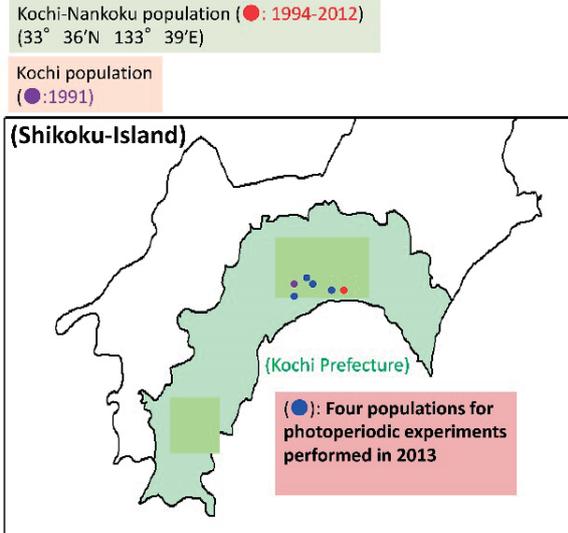


Figure 2 光周期反応実験に用いられた個体群の採集場所

3-5. 光周期反応の変化

3-5-1. 1991-2012年度までの変遷 (Figure 1)^{2,3}

1991年のナミアメンボ高知個体群を幼虫期に短日条件下で生育すれば、主に休眠と長翅型が誘導され、長日条件下で、生殖と短翅型が誘導された²⁵。その臨界日長は（徐々に短縮する秋の日長下で）休眠誘導について14時間明-10時間暗（14L-10D）で、翅型決定については（14.75L-9.25D）であった。2002年個体では、生殖についての臨界日長は約1時間短縮され、秋遅くまで、生殖を行うような温暖化への対応が見られた。2007年個体群では、日長に関わらず少なくとも半数が生殖を行うようになり、温暖化の影響が更に進んだものと考えられる。翅型については、2002-2007年個体群で、日長への反応幅が小さくなり、日長に関係なく半数以上の個体が長翅を形成し、夏季でも高温による干上がりによる生息場所の消失に対応できた。2012年個体群では、生殖と翅型の臨界値がいずれも12L-12D-12.5L-11.5Dにまで短縮し、温暖化への適応が進んだ（Harada et al., unpublished）。温暖化による、休眠誘導の臨界日長が短縮した結果、活動期間が延長された例は、Gomi et al.²⁶によって別の昆虫でも報告されている。

光周期反応以外に温度への反応（生育スピードや生殖誘発に最適な温度域が高温度域にシフトしている？ 生育の低温限界値が低くなっている？）については、調べられていない。これらの生理質は、過去を振り返って調べることはできないが、今後これらについても調べていきたい。

一部の個体群とは言え、このように、僅か20年の

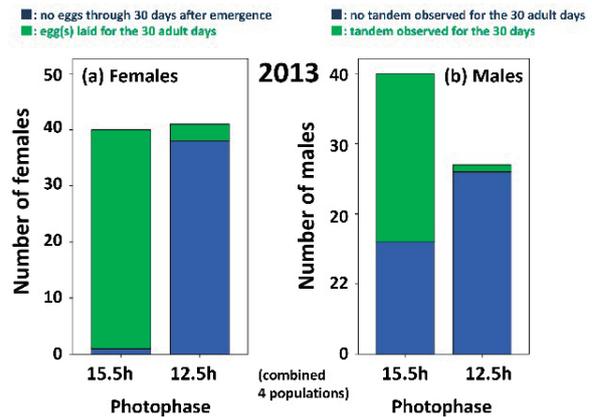


Figure 3 2013年採集の高知個体群4つの集合飼育の第1世代を用いた光周期反応実験-1 (Harada et al., unpublished)

長日条件(15.5L-8.5D)及び短日条件(12.5L-11.5D)で飼育した時、羽化後30日間で卵を産んだ雌と産まなかった雌の個体数 (χ^2 -test: χ^2 -value=65.957, df=1, $p<0.001$) (a) 及び、羽化後30日間でタンDEM（日中10分のみ餌交換時に毎日観察）が（1回でも）観察された雄と全く観察されなかった雄の個体数 (χ^2 -test: χ^2 -value=21.841, df=1, $p<0.001$) (b)。

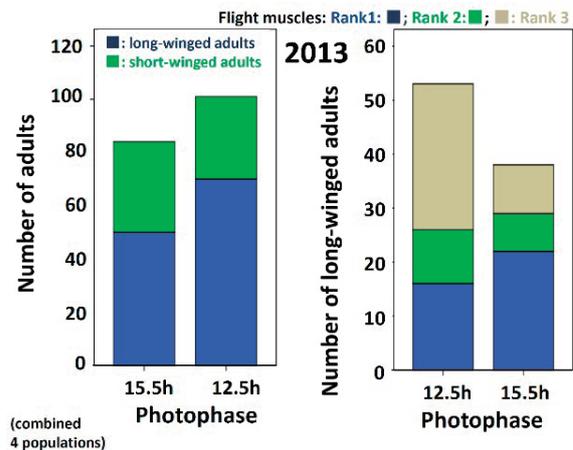


Figure 4 2013年採集の高知個体群4つの集合飼育の第1世代を用いた光周期反応実験-2 (Harada et al., unpublished)

長日条件(15.5L-8.5D)及び短日条件(12.5L-11.5D)で飼育した時の羽化時の翅型出現数 (χ^2 -test: χ^2 -value=1.625, df=1, $p=0.165$) と30日後の飛翔筋ランク (1: 未発達または完全溶解、2: 発達途中または溶解途中、3: 発達、3のみ飛翔可能) (χ^2 -test: χ^2 -value=21.631, df=2, $p<0.001$)。

間に光周期反応が劇的に変化し、その反応の減衰が見られたことは特筆すべきである。光周期反応に概日時計が使われているかどうかは、RNA干渉法などの手法で調べることができるが、まだ行われていない。いずれにしても、ユーラシア大陸や大英帝国、日本列島と広い範囲に生息する本種の、生殖や

分散形質を制御する光周期反応や温度制御についての生理学的形質には、大変広い多様性があり、温暖化に伴って、適応度の高くなったそれまでマイナーであった集団が急速に個体群を形成していると想像できるかもしれない。

3-5-2. 2013年度4個体群 (Harada et al., unpublished)

急速な温暖化の影響と思われる、光周期への反応が見られたが、1個体群での結果を一般化することは出来ない。そこで、Figure 2に示すように、高知市内の4つの個体群から2013年夏季に10ペアずつ採取し、15.5L-8.5D, 20°C下で混合飼育し、自由交配させ、産卵された卵から孵化した1齢幼虫の光周期反応を調べた。生殖についての光周期反応は明瞭に示され、15.5L-8.5D下では70–95%の個体が生殖を行い、12.5L-11.5D下では90%が休眠を雄・雌共に示した (Figure 3)。一方で、翅型については、両日長下共、70%程長翅型が占め、日長の影響は見られなかったが、長日下では羽化後飛翔筋の溶解が80%を占めたが、短日下では40%に留まった (Figure 4)。高知市全体の個体群の推定では、翅型決定が光周期に反応せず、夏季でも長翅型を維持するようになっている一方で、生殖や飛翔筋溶解に対しては、強い日長への反応を維持し、冬は休眠し、春から秋に生殖を行って飛翔筋を溶かして栄養を生殖に回す戦略を変えていないと考えられる。このように、様々な個体群の光周期能力には大きな変異が見られ、全体的な判断には、多くの個体群へアプローチが必要である。

4. 結語

昆虫の生活史に及ぼす地球温暖化の影響を機械的に予測することは、微細環境や対象昆虫の生理生態学的情報 (生育や生殖など)、それらの関係性についての情報が明確になっている範囲においてのみ可能である。また、対象昆虫の進化的過程も考慮出来るかもしれない²⁷。

昆虫の生活史に及ぼす温暖化の影響を議論する場合、次の4点に留意することを提案する。

1. 長期にわたる、微細環境及び生息地環境と昆虫の生活史の双方の継続的調査
2. ある範囲の生息地に住む個体群の生活史形質 (含: 環境応答性) の多様性の評価
3. 光周期反応・概日時計をセットに捉えた遺伝的性質の変遷
4. 環境因子 (日長、温度、雨量など)、対象昆虫、

捕食する生物、捕食される生物など複合的視点に立って、温暖化の影響を評価する。

ナミアメンボは、東は日本列島、西はイングランド、南はインド、北は南シベリアまで広範囲に生息する種1であり、温暖化に柔軟に対応する潜在能力が予測される。また、高知は暖温帯と亜熱帯の境界域に位置し、温暖化の影響が顕在化しやすい。今後も調査・研究をモデル生物として継続したい。

引用文献

1. Andersen, N. M. Phylogeny and taxonomy of water striders, genus *Aquarius* Schellenberg (Insecta, Hemiptera, Gerridae), with a new species from Australia. *Steenstrupia* **16**, 37–81 (1990).
2. Harada, T., Nitta, S. & Ito, K. Photoperiodism changes according to global warming in wing-form determination and diapause induction of a water strider, *Aquarius paludum* (Heteroptera: Gerridae). *Appl. Entomol. Zool.* **40**, 461–466 (2005).
3. Harada, T., Takenaka, S., Maihara, S., Ito, K. & Tamura, T. Changes in life-history traits of the water strider *Aquarius paludum* in accordance with global warming. *Physiol. Entomol.* **36**, 309–316 (2011).
4. Harada, T. *et al.* Change in reproductive and dispersal traits in the water strider, *Aquarius paludum* (Fabricius) and global warming. *Nat. Sci.* **5**, 156–162 (2013).
5. Fujita, H. *et al.* Global warming and changes in life history traits from 1995 to 2015 in the water strider *Aquarius paludum* (Fabricius). *Trends Entomol.* **13**, 13–23 (2017).
6. Forrest, J. R. K. Complex responses of insect phenology to climate change. *Curr. Opin. Insect Sci.* **17**, 49–54 (2016).
7. Parmesan, C. Climate and species' range. *Nature* **382**, 765 (1996).
8. Kiritani, K. Impacts of global warming on *Nezara viridula* and its native congeneric species. *J. Asia-Pac. Entomol.* **14**, 221–226 (2011).
9. Parkash, R., Ramniwas, S. & Kajla, B. Climate warming mediates range shift of two

- differentially adapted stenothermal *Drosophila* species in the Western Himalayas. *J. Asia-Pac. Entomol.* **16**, 147–153 (2013).
10. Schoville, S. D., Slatyer, R. A., Bergdahl, J. C. & Valdez, G. A. Conserved and narrow temperature limits in alpine insects: Thermal tolerance and supercooling points of the ice-crawlers, *Grylloblatta* (Insecta: Grylloblattodea: Grylloblattidae). *J. Insect Physiol.* **78**, 55–61 (2015).
 11. Walther, G.R. *et al.* Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends Ecol. Evol.* **24**, 686–693 (2009).
 12. Boggs, C. L. The fingerprints of global climate change on insect populations. *Curr. Opin. Insect Sci.* **17**, 69–73 (2016).
 13. Khasnis, A. A. & Nettleman, M. D. Global warming and infectious disease. *Arch. Med. Res.* **36**, 689–696 (2017).
 14. Zell, R., Krumbholz, A. & Wutzler, P. Impact of global warming on viral diseases: what is the evidence? *Curr. Opin. Biotechnol.* **19**, 652–660 (2008).
 15. Haavik, L. J., Billings, S. A., Guldin, J. M. & Stephen, F. M. Emergent insects, pathogens and drought shape changing patterns in oak decline in North America and Europe. *Forest Ecol. Manag.* **354**, 190–205 (2015).
 16. Op de Beeck, L., Verheyen, J. & Stoks, R. Integrating both interaction pathways between warming and pesticide exposure on upper thermal tolerance in high- and low-latitude populations of an aquatic insect. *Environ. Pollut.* **224**, 714–721 (2017).
 17. Arambourou, H. & Robby, S. Warmer winters modulate life history and energy storage but do not affect sensitivity to a widespread pesticide in an aquatic insect. *Aquat. Toxicol.* **167**, 38–45 (2015).
 18. Netherer, S. & Schopf, A. Potential effects of climate change on insect herbivores in European forests-General aspects and the pine processionary moth as specific example. *Forest Ecol. Manag.* **259**, 831–838 (2010).
 19. Boullis, A., Detrain, C., Francis, F. & Verheggen, F. J. Will climate change affect insect pheromonal communication? *Curr. Opin. Insect Sci.* **17**, 87–91 (2016).
 20. Andrew, N. R., Hart, R. A., Jung, M. P., Hemmings, Z. & Terblanche, J. S. Can temperate insects take the heat? A case study of the physiological and behavioural responses in a common ant, *Iridomyrmex purpureus* (Formicidae), with potential climate change. *J. Insect Physiol.* **59**, 870–880 (2013).
 21. Ma, G. & Ma, C. S. Effect of acclimation on heat-escape temperatures of two aphid species: Implications for estimating behavioral response of insects to climate warming. *J. Insect Physiol.* **58**, 303–309 (2012).
 22. Chown, S.L., Sørensen, J. G. & Terblanche, J. S. Water loss in insects: An environmental change perspective. *J. Insect Physiol.* **57**, 1070–1084 (2011).
 23. Emerson, K. J., Bradshaw, W. E. & Holzapfel, C. M. Complications of complexity: integrating environmental, genetic and hormonal control of insect diapause. *Trends Genet.* **25**, 217–225 (2009).
 24. Ikeno, T., Ishikawa, K., Numata, H. & Goto, S. G. Circadian clock gene *Clock* is involved in the photoperiodic response of the bean bug *Riptortus pedestris*. *Physiol. Entomol.* **38**, 157–162 (2013).
 25. Harada, T. & Numata, H. Two critical day lengths for the determination of wing forms and the induction of adult diapause in the water strider, *Aquarius paludum*. *Naturwissenschaften* **80**, 430–432 (1993).
 26. Gomi, T., Nagasaka, M., Fukuda, T. & Hagihara, H. Shifting of the life cycle and life-history traits of the fall webworm in relation to climate change. *Entomol. Exp. Appl.* **125**, 179–184 (2007).
 27. Maino, J. L., Kong, J. D., Hoffmann, A. A., Barton, M. G. & Kearney, M. R. Mechanistic models for predicting insect responses to climate change. *Curr. Opin. Insect Sci.* **17**, 81–86 (2016).