コナガの交尾・産卵時刻の季節的变化

植松 秀男・好川 勝也

宮崎大学農学部

Seasonal Changes in Copulation and Oviposition Time of the Diamondback Moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae). Hideo Uematsu and Katsuya Yoshikawa (Faculty of Agriculture, Miyazaki University, Miyazaki 889-2192, Japan). *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 46: 81-87 (2002)

Abstract: The daily patterns of reproductive activity in the diamondback moth were studied outdoors in Miyazaki, Japan, between June 1998 and January 1999. Mating primarily began within one or two hours after sunset, although it also occurred during the daytime in the winter. Mating time was longer in cool seasons than in warm seasons. In June to October, oviposition occurred mainly at night with a peak at one or two hours after sunset. In November, however, some eggs were laid during the daytime. Daytime oviposition was observed more frequently in colder seasons. It is suggested that a low nighttime temperature suppresses the normal behavior of the diamondback moth, and changes the nocturnal oviposition pattern to a diurnal one. The daily rhythm of mating behavior coincided most closely with that of egg-laying behavior.

Key words: *Plutella xylostella*, diamondback moth, mating behavior, oviposition, daily rhythm

緒 言

多くの昆虫では、ある一つの行動たとえば交尾とか産卵は1日のうちのある決まった時間帯においてのみ見られる (Brady, 1974)。この時間帯は種ごとにほぼ決まっており、コナガ *Plutella xylostella* ではその産卵は夕暮れから夜間とされている (Harcourt, 1957)。コナガは亜熱帯から寒冷地まで広く分布し、かつ世界的なアブラナ科作物の害虫であり (Talekar and Shelton, 1993)、その産卵日周性に関しては多くの報告がある (坂之下・柳田, 1972; 大平, 1979; 山田, 1979; 山田・腰原, 1980; Goodwin and Danthanarayana, 1984; Tabashnik and Mau, 1986; Pivnick et al., 1990)。しかし、昆虫の日周活動リズムは種固有の内因的要因のほか、光や温湿度など外因的要因にも支配されるのであり (ソーネダース, 1976)、自然環境下におけるコナガの日周活動リズムに関しては不明な点が多い。とくに、気温の低い冬季のコナガの日周活動リズムについてはほとんど調べられていない。

宮崎地方の沿岸部は本邦西南暖地に位置しており、冬季でも気温が氷点下に下がることは少ない。このため、同地方では、寄主植物がほとんど絶える夏を除いて、一年中コナガの発生が見られる。筆者らは同地方におけるコナガの生活環を明らかにする目的で、1998年~1999年に屋外の容器内でコナガの産卵行動を観察した。本稿では、コナガ

の産卵日周活動リズムが季節によって変化することを記述し、その変化を引き起こす要因について若干の考察を試みる。

本文に入るに先立ち、宮崎大学構内における気象データを提供していただいた宮崎大学山村善洋博士に厚く御礼申し上げる。

材料及び方法

コナガ成虫: 6月~10月の実験では室内で飼育したコナガを供した。宮崎大学周辺のキャベツ畑でコナガの蛹を採集し、室内で羽化させた。雌雄成虫を容器内に放し、キャベツの葉に産卵させた。孵化した幼虫を数匹ずつキャベツの葉を入れたシャーレに移し、20°C, 14L (7:00~21:00)-10D (21:00~7:00) の恒温器内で飼育した。蛹化後、1個体ずつ試験管に移し、24時間毎に羽化虫を回収した。11月~1月の実験ではキャベツ又はダイコンの圃場で大量にコナガの蛹を採集し、1頭ずつ試験管に入れ、25°C, 14L (7:00~21:00)-10D (21:00~7:00) の恒温器内で羽化させ、24時間毎に羽化虫を回収し実験に供した。

観察時期と方法: 多くの場合コナガは昼間 (13時~17時) に羽化し、その日の夜間に交尾し、翌日の夜から産卵を始める (坂之下・柳田, 1972)。また、産卵のピークは交尾後2~3日以内に認められるので (植松ら, 1998)、本種の産卵日周活動リズムを調べるためには、羽化した成虫

2001年 9月28日受領 (Received 28 September 2001)

2001年 12月25日登載決定 (Accepted 25 December 2001)

を数日間継続して観察すればよいのだが、この方法は昼夜連続の観察が不可欠であり、労力的に困難であった。このため、本研究では昼間と夜間の産卵行動を以下のように分離して観察した。また、単位時間当たりの産卵数の大小を産卵活動の大きさの指標とした。

観察は1998年6月、9～10月、10月、11月、12月、及び1999年1月の合計6回（シリーズ）行った。各シリーズの最初の3日間（前半）は昼間（6時又は7時から17時～19時まで）のみ、次の3日間（後半）は夜間（17時～19時から6時又は7時まで）のみ、それぞれ1時間毎にコナガの状態（交尾中であるか否か）を観察し、そのあと産下卵を計数した。すなわち、1日あたり1時間毎の観察を10数回連続して行ったわけであるが、前半3日間におけるそれぞれの日の最初の観察値（6時又は7時の観察値）は前夜から朝までに産下された卵の累積値であり、また、後半3日間におけるそれぞれの日の最初の観察値（17時、18時、あるいは19時の観察値）は当日の日中に産下された卵の累積値である。従って、この方法により、昼間（前半3日間）と夜間（後半3日間）の1時間毎の産卵数の消長と、6日間の日毎の昼間と夜間の産下卵数を知ることができた。

前半（昼間）の実験では、観察開始日の前日の夕刻にキャベツ（涼嶺41号、サカタ交配）の葉片を入れた試験

管（口径30mm、長さ200mm）に供試虫（羽化後24時間以内の雌成虫1頭と雄2頭）を入れ、屋外に置き、一夜明けた朝から1時間毎の3日間に及ぶ昼間の観察を行った。一方、後半（夜間）の実験では、観察開始日の昼に羽化後24時間以内の供試虫を試験管に入れ、当日の夜から1時間毎の3日間に及ぶ夜間の観察を行った。なお、1998年12月の後半の実験では夜間の観察を22時に打ち切った。また、1999年1月の実験では1日目は17時より、2日目以降は7時から観察を開始し、夜間の観察は22時に打ち切った。

試験管に入れたキャベツの葉片は、キャベツ葉面上へのコナガの産卵を促進するため、葉表面のワックス・ブルームを中性洗剤で洗い落とした（Uematsu and Sakanoshita, 1989）。葉に産下された卵数が多く、試験管の外側からそのままの状態では計数が困難な場合には葉片を取り出し、新しいものに取り替えた。また、夜間の1時間毎の観察には赤色のセロファンで光量を抑えた懐中電灯を使用した。実験期間中、供試虫には希釈した蜂蜜を餌として与えた。試験管はトレイに並べて宮崎大学構内の圃場網室に置いた。試験管への日光の直射を防ぐため簡単な被いを作り、その下にトレイを置いた。

Fig. 1. Mating period of *Plutella xylostella* in June (left) and in late September to early October (right), 1998. Numerals in parentheses are the number of females tested. Solid arrows indicate sunrise (up) and sunset (down). Open arrows indicate the start of observation time.

Fig. 2. Mating period of *Plutella xylostella* in January 1999. See Fig. 1 for explanation of numerals in parentheses and the arrows.

結 果

1. 交尾時刻

交尾時刻に関する6シリーズのデータの中から、季節の異なる代表例として6月、9月、及び1月の観察結果を示した (Fig. 1, 2). 6月~12月では、交尾個体は夜間でのみ観察された (Fig. 1; 10月、11月及び12月の結果については省略した). 日没が遅い6月6日 (日の入り、19:18) では、20時まで交尾中の個体は全く認められなかったが、21時には半数以上の個体が交尾中であつた (Fig. 1 左上). 一方、日没が早い9月30日 (日の入り、18:00) では、日没時刻の18時にコナガは交尾を始め、そのピークは19時で、6月のそれより2時間早かつた (Fig. 1 右上). 1月では、交尾個体は夜間だけでなく、昼間にも観察された (Fig. 2).

2. 交尾時間

1時間に1回の定時観察で、交尾中の状態が1回だけ観察された場合の交尾時間を2時間未満、2回連続して観察された場合のそれを1~3時間、3回連続して観察された場

Fig. 3. Duration spent on copulation by *Plutella xylostella* in June, September, October, November, December, and January. Females were individually confined with two males in a test tube placed outdoors. (N: number of females tested, M: total number of copulations observed, a: mean temperature during test period.)

合のそれを2~4時間、4回連続して観察された場合のそれを3~5時間、5回連続して観察された場合のそれを4時間以上とみなして、各シリーズ別に観察された雌の交尾時間を分類した (Fig. 3). 6月と9月における頻度分布の形はほとんど同じで、総観察事例の半数は2時間未満であつた. 一方、1月の調査は22時で打ち切つたにも係わらず、交尾時間は2~4時間と3~5時間の頻度が最も高かつた. 他方、10~12月の交尾時間は両者のほぼ中間であつた.

3. 産卵日周リズムの季節的变化

コナガは夜間のみでなく昼間にも産卵することが判明したので、気温の高い季節 (6月と9月) と低い季節 (12月と1月) の間で昼間に産下された卵の割合を比較した (Table 1). 前者では大部分の卵が夜間に産下されたが、後者では昼間に産下される卵の割合が増加し、昼夜の産卵頻度に差が認められなかった (2試料 χ^2 検定: $p < 0.0001$).

産卵日周リズムの季節变化の典型的な例として、6月、

9月、及び調査期間中夜間の気温が最も低かった12月の結果を以下に示す。

6月の産卵日周リズム (Fig. 4): コナガの産卵行動は日中にもわずかに認められたが、日没2時間前の17時頃から活発化しはじめ日没1時間後の20時~21時にピークに達した。その後、産卵行動は夜明けの5時頃まで継続して認められた。ただし、6月6日(後半の実験開始日)のコナガは21時以降に交尾を始め (Fig. 1 左上)、そのあと産卵行動に移ったため、同日の産卵行動は23時まで認められなかった。

9月末~10月の産卵日周リズム (Fig. 5): コナガの産卵行動の日周リズムは6月のそれとほとんど類似した。ただ

し、9月30日(後半の観察開始日)における産卵行動のピークは21時、10月1日と10月2日では日没1時間後の19時であり、それぞれ6月に比べ約1~2時間早かった。

12月の産卵日周リズム (Fig. 6): 前半(12月10日~12日)の調査では昼間の産卵数が夜間のそれを大きく上回った。10日では12時~16時に産卵数の大きなピークが認められた。11日では明瞭なピークは認められなかったが、12日では14時を中心に産卵のピークが認められた。後半(12月13日~15日)の調査は22時に打ち切ったが、13日では21時頃、14日では日没直後にやや活発な産卵行動が認められた。

考 察

コナガの交尾行動は1月を除きすべて日没後に認められた。Pivnick et al. (1990) は、16L8Dにおいてコナガのコーリングが暗期開始直後に始まることを報告している。また、大平(1979)も同じような条件下でコナガを観察し、交尾が暗期開始直後に始まり、ピークはその1時間後であると述べている。これらの報告や今回筆者らが得た結果はコナガの交尾行動が本質的に照度の支配を強く受けていることを示す。

6~12月にコナガは例外なく日没後に交尾したが、それは日没後の決まった時間帯に限定されていたわけではない。処女雌(観察第1日目の雌)が交尾した時間帯のピークは

Fig. 4. Timing of oviposition during the day by *Plutella xylostella* moths in June 1998. Open arrows indicate the start of observation time. Solid arrows indicate sunrise (up) and sunset (down).

Fig. 5. Timing of oviposition during the day by *Plutella xylostella* moths in late September to early October 1998. See Fig. 4 for explanation of the arrows.

Fig. 6. Timing of oviposition during the day by *Plutella xylostella* moths in December 1998. See Fig. 4 for explanation of the arrows.

6月(日没19:18)では21時(日没約2時間後),9月(日没18:00)では19時(日没1時間後)であった。すなわち,日没時刻を基点にすると,9月のピークは6月のそれ

より約1時間早いことになる。一方,1月では日中にも交尾個体が観察された。これらの現象はコナガの交尾行動が照度だけでなく他の要因の影響もまた強く受けていることを示唆する。山田・腰原(1980)はコナガの雄が性フェロモントラップに誘引される時間帯のピークが,夏季は23~24時頃,秋季は19~20時頃,冬季は14時頃であることを認め,雄成虫の飛翔活動が明るさとは別に気温の影響を強く受けると報告している。日周活動リズムが照度の他に気温の影響を受ける例はヤマトヤブカ *Aedes japonicus* やアカイエカ *Culex pipiens* (Chiba, 1967) など蚊の仲間をはじめ多数の昆虫で知られており(Beck, 1983),本研究で認められたコナガの交尾日周活動リズムの季節変化は気温の季節変化と関連したものであろう。

コナガの交尾時間は6月と9月では2時間未満のグループと1~3時間のグループの総数が90%を占めた。しかし,10月以降では,季節が進むにつれて交尾時間が少しずつ長くなり,1月では3時間以上のグループが50%以上を占めた(Fig. 3)。一方,この間,平均気温は9月の20.5°Cから1月の6.3°Cまで徐々に低下しており,気温の低下と交尾時間の延長が並行して進んでいるように見える。更に,交尾時間の頻度分布の形が互いに類似していた6月と9月の平均気温にほとんど差がないことや,25~30°Cのもとでの交尾時間の最頻値が60分未満であったという山田(1979)

の報告も気温が交尾時間の長さに強く影響することを示唆するが、この点に関しては今後の研究に待ちたい。

コナガが活発に産卵した時間帯は季節により明らかに変化した。コナガの6~10月における産卵日周性はこれまで発表された多数の報告例と大きな違いはない (Harcourt, 1957; Tabashnik and Mau, 1986; Pivnick et al., 1990; Talekar et al., 1994)。すなわち、コナガの産卵は日没2時間前から少しずつ始まり、日没直後~日没後2~3時間後にピークに達した。しかし、11月以降では日中での産卵が多く見られるようになり、12月では昼間の産卵数が夜間のそれを上回り、産卵時刻が不完全ではあるが夜間から昼間へと移行した。これは、日没後の気温が、コナガの活動可能な低温限界温度ないしはそれ以下にまで低下し、コナガの通常の産卵行動が抑制されたために生じた現象であろう。この推察の根拠としては、1) 12月10日は昼間の産卵数が最大の観察日であったが、その前日、すなわち、12月9日の日没から10日朝にかけての気温は6.9°Cから0.8°Cへと推移し、夜間の気温が最も低かったこと、2) 当夜はほとんど産卵されなかったが、翌日昼に大量に産卵されたこと (Fig. 6 左上) などが考えられる。一方、コナガの飛翔活動を抑制する低温限界温度は7°Cと報告されており (Goodwin and Danthanarayana, 1984)、産卵行動を抑制する低温限界温度もその付近にあるように思われる。

本研究では夜間のみ又は昼間のみ、同一個体について3日間の連続観察を行った。その結果、観察開始日とその翌日の行動様式にはっきりした違いを認めることができた。すなわち、第1日目のコナガは日没後まず交尾し、その後産卵行動に移ったが、第2日目のコナガは日没後すぐに産卵行動を開始した (Fig. 4, 5)。この日齢の違いあるいは交尾の有無に基づく行動様式の変化は、個体群レベルで見るとき、コナガの交尾と産卵の時間帯がそれぞれ独立したものではなく、互いに重なることを意味する。これは1日目の交尾のピーク (Fig. 1 右上段の19時) と2日目の産卵のピーク (Fig. 5 右中段の19時) によって良く示されている。Talekar et al. (1994) も交尾行動に関連した雄の飛翔のピークが雌の産卵のピークと重なることを報告しており、コナガの交尾と産卵の日周活動リズムは本質的に独立したものではないように思われる。

摘 要

宮崎市学園木花台、宮崎大学構内園場で1998年6月~1999年1月まで6回に亘ってコナガの繁殖行動の日周リズムを調べた。コナガの交尾行動は、通常、日没1~2時間後に最も多く観察されたが1月では日中にも観察された。交尾継続時間は気温が低いほど長くなる傾向が認められた。6~10月では産卵行動は日没前から少しずつ始められ、その活動のピークは日没1~2時間後であった。11月以降で

は日中での産卵がだんだん多く見られるようになり、12月~1月ではほぼ半数の卵が昼間に産下され、産卵時刻が不完全ではあるが夜間から昼間へと移行した。この移行は夜間の低温がコナガの正常な産卵行動を抑制したためと考えられた。コナガの交尾と産卵の活動ピークはほぼ完全に重なっていた。

引 用 文 献

- Beck, S.D. (1983) Insect thermoperiodism. *Ann. Rev. Entomol.* 28: 91-108.
- Brady, J. (1974) The physiology of insect circadian rhythms. *Adv. Insect Physiol.* 10: 1-115.
- Chiba, Y. (1967) Activity of mosquitoes, *Culex pipiens pallens* and *Aedes japonicus* under a step-wise decrease of light intensity. *Sci. Rep. Tohoku Univ. IV (Biol.)* 33: 7-13.
- Goodwin, S. and W. Danthanarayana (1984) Flight activity of *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Yponomeutidae). *J. Aust. Ent. Soc.* 23: 235-240.
- Harcourt, D. G. (1957) Biology of the diamondback moth, *Plutella maculipennis* (Curt.) (Lepidoptera: Plutellidae), in Eastern Ontario, II. Life-history, behavior, and host relationships. *Can. Entomol.* 89: 554-564.
- 大平喜男 (1979) コナガの交尾行動と卵成熟. 九病虫研会報 25: 104-106. [Ohira, Y. (1979) Mating behavior and egg maturation of the diamondback moth *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Plutellidae). *Proc. Assoc. Pl. Prot. Kyushu* 25: 104-106.]
- Pivnick, K. A., B. J. Jarvis, C. Gillott, G. P. Slater and E. W. Underhill (1990) Daily patterns of reproductive activity and the influence of adult density and exposure to host plants on reproduction in the diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae). *Environ. Entomol.* 19: 587-593.
- 坂之下旭・柳田義文 (1972) コナガの生殖に関する基礎的調査 1. 羽化・交尾・産卵と環境条件. 九病虫研会報 18: 11-12. [Sakanoshita, A. and Y. Yanagita (1972) Fundamental studies on the reproduction of diamondback moths, *Plutella maculipennis* Curtis (I). Effects of environmental factors on emergence, copulation, and oviposition. *Proc. Assoc. Pl. Prot. Kyushu* 18: 11-12.]
- ソーングース, デイ・エス (1976) [正木進三 訳, 1981] 昆虫時計. サイエンス社, 東京. 387 pp. [Saunders, D. S. (1976) [Masaki, S. Japanese translation, 1981] *Insect Clocks*. Saiensusha, Tokyo. 387 pp.]
- Tabashnik, B. E. and R. F. L. Mau (1986) Suppression of diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae) oviposition by overhead irrigation. *J. Econ. Entomol.* 79: 189-191.
- Talekar, N. S., S.-H. Liu, C.-L. Chen and Y.-F. Yiin (1994) Characteristics of oviposition of diamondback moth (Lepidoptera: Yponomeutidae) on cabbage. *Zoological Studies* 33: 72-77.
- Talekar, N. S. and A. M. Shelton (1993) Biology, ecology, and management of the diamondback moth. *Annu. Rev. Entomol.* 38: 275-301.
- 植松秀男・野見山淳・橋爪政彦 (1998) コナガにおける産卵能力の決定要因. 応動昆 42: 201-208. [Uematsu, H., A. Nomiyama and M. Hashizume (1998) Factors affecting fecundity of diamond-

- back moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Yponomeutidae). *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 42: 201–208.]
- Uematsu, H. and A. Sakanoshita (1989) Possible role of cabbage leaf wax bloom in suppressing diamondback moth *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Yponomeutidae) oviposition. *Appl. Entomol. Zool.* 24: 253–257.
- 山田偉雄 (1979) コナガ成虫の交尾習性 . 応動昆 23: 43–45 . [Yamada, H. (1979) Mating habits of the diamondback moths, *Plutella xylostella* (L.). *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 23: 43–45.]
- 山田偉雄・腰原達雄 (1980) 誘が灯および性フェロモントラップへのコナガ雄成虫の飛来時刻 . 応動昆 24: 30–32. [Yamada, H. and T. Koshihara (1980) Flying time of diamondback moths, *Plutella xylostella* (L.) to light trap and sex-pheromone trap. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 24: 30–32.]
-