ムラサキアツバ (チョウ目: ヤガ科) の配偶行動, 成虫の生存日数, および産卵数

北島 博*

森林総合研究所

Mating Behavior, Adult Longevity and Number of Eggs Oviposited by the Mushroom Pest-moth, *Diomea cremata* (Lepidoptera: Noctuidae). Hiroshi KITAJIMA* Forestry and Forest Products Research Institute; 1 Matsunosato, Tsukuba, Ibaraki 305–8687, Japan. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 65: 21–27 (2021)

Abstract: I explored the mating behavior, adult longevity, and number of eggs oviposited in *Diomea cremata* (Butler) (Lepidoptera: Noctuidae) under laboratory conditions. Calling and mating behaviors were observed at 24°C under a 16:8-h light:dark regimen. Calling and mating were evident in the scotophase. Calling activities were observed in 59–89% of 0–6-day-old female adults and did not differ by age. The mating duration was 93.6 ± 3.7 (mean $\pm$ SE) min. Most males did not copulate on the day of emergence, but females did. Adult longevity and ovipositing were investigated at 24°C under a 16:8-h light:dark regimen. The adult longevity (mean $\pm$ SE) was 8.8 ± 0.7 days for males and 11.5 ± 1.3 days for females. The proportion of ovipositing females increased at 3 days after adult emergence. On average, 160.2 ± 29.7 eggs were oviposited; this number was significantly correlated with adult survival. These results suggest that *D. cremata* has a reproductive strategy to exploit fruiting bodies whose numbers were unpredictable over time and space, i.e. female adults copulate soon after emergence, after that they search for fruiting bodies which are adequate to their larval food and lay eggs throughout their lifetime.

Key words: Calling; fungivore; insect pest; *Lentinula edodes*; *Diomea cremata*

緒 言

シイタケ *Lentinula edodes* (Berk.) Pegler (ハラタケ目: キシメジ科) は日本において主要な栽培きのこであり, 2019 年のきのこ類全体の生産額 (2,460 億円) に占める割合は約 32.1% (790 億円) にもなる (特産情報編集部, 2019). シイタケの生産方法には原木栽培と菌床栽培があるが, 近年は菌床栽培の割合が増加し, 2019 年には生シイタケ生産額 (681 億円) の約 91.5% (623 億円) が菌床栽培で生産されている (特産情報編集部, 2019).

ムラサキアツバ *Diomea cremata* (Butler) (チョウ目: ヤガ科) は, 幼虫が菌食性のガである (中村, 1950). 食用きのこからは未発見であったが菌類を食するガ (古川・野淵, 1996) として注視されていたところ, 近年の菌床シイタケ栽培の普及に伴い菌床表面の褐色皮膜や子実体の食害が報告された (吉松・仲田, 2003). 菌床栽培では菌床表面を露出させるため, 常時餌があることとなり, 被害が発生しやすくなったと考えられる. また, 幼虫が商品に異物と

して混入する危険性も指摘されている (岩澤・石谷, 2005; 杉本・井上, 2006, 2009; 石谷, 2009; 川島ら, 2010; 坂田ら, 2012a, b). 幼虫を早期に捕殺することで被害の拡大を抑えることができるとされているが (岩澤・石谷, 2005), 現状では栽培施設内で 3–4 世代を経過することで個体数が増加して, 被害が激化している (北島ら, 2016).

本種成虫は, 乳酸発酵液を誘引源としたトラップで捕殺できるが (川島ら, 2010; 坂田ら, 2012a, b), 捕殺効率や防除効果等が検討されていないばかりか, 成虫の生存日数, 産卵数, および産卵消長のような基礎的な生態も解明されていない. また, フェロモンの同定と, それを用いた捕殺や交信攪乱なども未検討である. 農業害虫とされている多くのガ類のほかに, 原木シイタケ栽培の害虫であるシイタケオオヒロズコガ *Morophagoides ussuriensis* Caradja でも, 性フェロモンを利用した防除技術を考えるために, 配偶行動および産卵に関する基礎的調査が行われている (後藤ら, 1988: ただし, 後藤ら (1988) でシイタケオオヒロズコガとされた種は, Osada et al. (2015) によれば *M. moriutii*

*E-mail: kitajima@affrc.go.jp

2020 年 4 月 28 日受領 (Received 28 April 2020)

2020 年 10 月 12 日登載決定 (Accepted 12 October 2020)

DOI: 10.1303/jjaez.2021.21

Robinson とされている). このようなことから, ムラサキアツバにおいても配偶行動および産卵に関する基礎知見の解明として, コーリング行動や交尾における時刻や成虫の日齢との関係, および生存日数や産卵数を調べた.

本文に先立ち, 供試虫の採集にご協力いただいた群馬県林業試験場の國友幸夫と坂田春生の両氏(当時), および群馬県の菌床シイタケ栽培者の皆様にお礼申し上げる.

材料および方法

1. 供試虫

群馬県富岡市の菌床シイタケ生産者の栽培施設から, 2011 年 6 月に本種幼虫を採集し, 森林総合研究所(茨城県つくば市)において, インセクタ LFM(日本農産工業(株)製)に乾シイタケ粉末を添加した人工飼料(詳細は北島(2013)を参照)を用いて, 20~25°C 16 時間明 8 時間暗条件下(以下, 16L:8D と表記する)で 4 回以上継代飼育した個体を用いた. 25°C 16L:8D で飼育して得られた蛹の雌雄を判別した後, 蒸留水で湿らせたティッシュペーパーを敷いたポリカップ小(径 6.5 cm×高さ 3.5 cm)に 1 個体ずつ収めて, 24°C 16L:8D に置いた. 毎日, 暗期開始 2 時間前に羽化を観察し, 羽化個体において, この日を羽化当日とし, 0 日齢と定義した. ポリカップ中(直径 8.5 cm×高さ 3.3 cm)に 10% 砂糖水で湿らせたろ紙(アドバンテック製, No. 2, 直径 7 cm に切り抜いたもの)を入れ, そこに成虫を収めた. 羽化後の日齢の異なる成虫を得るために, ポリカップ内のろ紙が乾燥しないように注水しながら, 24°C 16L:8D で保管した.

2. コーリング行動と雌成虫の日齢との関係

予備観察において, コーリング行動として, 暗期に雌成虫が産卵管を出し入れする行動, および産卵管の出し入れに伴う腹部後方背面の上下動が見られた. このため, これらの行動の両方, あるいは一方が見られた時にコーリング行動を行っているとは判断した.

コーリング行動の観察には, 0~6 日齢の 62 個体の未交尾雌成虫を用いた. 雌成虫が交尾を行うまで, もしくは観察に耐えられないほど衰弱したと思われるまで供試した結果, 観察日数は個体により 1~3 日となり, 観察機会の総数は 128 回となった. 成虫の入ったポリカップ中を 24°C 16L:8D に置き, 暗期開始の 1 時間前から暗期終了まで 30 分毎に, 1 個体あたり 10 秒以内で観察し, コーリング行動の有無を記録した. 暗期中は, ポリカップの上方 50 cm の位置に赤色白熱電球を 0.5 lux の明るさで点灯するとともに, 観察時には, 赤色セロハンを 4 重にして張り付けた LED ヘッドランプ(National BF-268)を用いた.

3. 交尾における日齢と時刻の関係および交尾持続時間

雌成虫では 0~4 日齢, 雄成虫では 0~3 日齢の, 雌雄 219 個体ずつを用いた. 雌雄成虫 1 ペアを, 10% 砂糖水で

湿らせたろ紙(アドバンテック製, No. 2, 直径 11 cm)を入れたポリカップ大(直径 12.5 cm×高さ 5.5 cm)に収め, 24°C 16L:8D に置いた. 暗転後から暗期終了まで 15 分毎に, 1 ペアあたり 10 秒以内で観察し, 交尾の有無を記録した. 成虫の腹側から見た時に, 雌雄成虫の腹部末端が接触している状態を交尾中とみなした. 成虫がポリカップ大の底面で静止している時はポリカップ大を持ち上げて観察したが, この操作が交尾に影響を与えた様子は観察できなかった. 交尾が観察された時刻から交尾の終了が観察された時刻までを, 交尾の持続時間とした.

4. 成虫の生存日数と産卵数

ポリカップ大の底に蒸留水で湿らせたろ紙(アドバンテック製, No. 2, 直径 11 cm)を敷き, 0 日齢の雌雄成虫 1 ペアを入れた. 成虫の餌として 10% 砂糖水を脱脂綿に含ませて与えた. これを 25°C 16L:8D に置き, 雌雄成虫の生死と産卵数を毎日調べた. 卵は, ポリカップの内壁やろ紙上に産下された. このため, 産卵が確認されたポリカップとろ紙をその都度新しいものと交換した. 雌成虫死亡後に, 前翅長をノギスで測定した. 実験には 36 ペア供試したが, 卵がふ化した, あるいは雌成虫の死亡後に解剖して精包を確認できた 23 ペアを解析に用いた.

5. 統計解析

コーリング行動が見られた個体数割合と雌成虫の日齢との関係については, χ^2 検定を行った. 交尾率と成虫の日齢との関係については, 説明変数を雌雄成虫の日齢, 目的変数を交尾の有無として行ったロジスティック回帰の結果を用いて分散分析を行い, 有意差が認められた説明変数には Tukey の方法により多重比較を行った. 成虫の生存日数の雌雄差については, Mann-Whitney の U 検定を行った. 計算には R version 3.6.3 (R Core Team, 2020), およびパッケージとして car を用いた.

結 果

1. コーリング行動と雌成虫の日齢との関係

Fig. 1 に, 雌成虫の日齢とコーリング行動が見られた個

Fig. 1. Relationship between calling behavior and adult age (days) in *Diomea cremata* female adults under 24°C, 16L:8D condition.

Fig. 2. Diel rhythm of calling behavior for 0- to 6-day-old *D. cremata* females under 24°C, 16L:8D condition.

体数割合との関係を示す。各日齢においてコーリング行動が見られた雌成虫の割合は59~89%であり、日齢間で有意差は認められなかった (χ^2 検定, $\chi^2=8.05$, $df=6$, $p=0.23$)。

Fig. 2 に、暗転後の時間経過とコーリング行動が見られた個体数割合との関係を、雌成虫の日齢毎に示す。コーリング行動は、日齢にかかわらず暗転してから30分~1時間後の間に始まり、4時間30分後までに終了した。ただし、コーリング行動が見られた雌成虫の割合は、雌成虫の日齢の増加に伴い暗転後1.5時間以降の時間帯で減少した。

2. 交尾における日齢と時刻の関係および交尾持続時間

Table 1 に、成虫の日齢と交尾率との関係を示す。交尾は219ペアのうち、97ペアで観察された。交尾率は、雄が0日齢の時にだけ、雌の日齢にかかわらず小さくなった。ロジスティック回帰後の分散分析では、交尾の有無は雄の日齢とだけ有意な関係が認められ ($p<0.05$)、雌の日齢 ($p=0.81$) と雌雄日齢の交互作用 ($p=0.79$) には有意差は認められなかった。雄の日齢では、0日齢と1, 2, および3日齢との間にだけ統計的な有意差が認められた (Tukeyの方法, $p<0.05$)。

Fig. 3 に、暗転後の時間経過と交尾開始ペア数との関係を示す。暗転から15分後には交尾を開始したペアが観察された。交尾開始が最も多かったのは、暗転から30分後

Table 1. Relationship between adult age and proportion of mating in *D. cremata* under 24°C, 16L:8D conditions

Age of females (days)	Proportion of mating (%) ^a			
	Age of males (days)			
	0	1	2	3
0	0.0 (0/15)	66.7 (10/15)	80.0 (8/10)	60.0 (3/5)
1	0.0 (0/16)	60.0 (12/20)	60.0 (6/10)	40.0 (2/5)
2	0.0 (0/15)	52.9 (9/17)	60.0 (6/10)	80.0 (8/10)
3	5.9 (1/17)	66.7 (10/15)	60.0 (6/10)	75.0 (6/8)
4	0.0 (0/5)	60.0 (3/5)	40.0 (2/5)	83.3 (5/6)

^aRepresents number of females mated/tested in parentheses.

Fig. 3. Onset time of mating of *D. cremata* under 24°C, 16L:8D condition.

Fig. 4. Duration of mating of *D. cremata* under 24°C, 16L:8D condition.

であった。その後は、暗転から3時間後まで交尾を開始するペアが観察された。

Fig. 4 に、交尾が行われたペアの持続時間の頻度分布を示す。交尾の持続時間としては、60分間~315分間まで観察されたが、75分間~90分間のペアが最も多く、全ペアの約72%を占めた。交尾の持続時間(平均値±標準誤差(最小値-最大値))は、 93.6 ± 3.7 (60-315)分間であった。

3. 成虫の生存日数と産卵数

成虫の平均生存日数(平均値±標準誤差(最小値-最大値))は、雄で 8.8 ± 0.7 (4-18)日、雌で 11.5 ± 1.3 (4-25)日であり、雌雄間で統計上有意差は認められなかった。

Fig. 5. Changes of female adults surviving (upper), ovipositing (middle), and mean ($\pm$ SE) number of eggs oviposited (lower) after adult emergence in *D. cremata* under 25°C, 16L:8D condition.

Fig. 6. Relationship between female survival duration and number of eggs oviposited in *D. cremata* under 25°C, 16L:8D condition.

(Mann-Whitney の U 検定, $U=209.5$, $p=0.22$). 平均産卵数 (平均値 $\pm$ 標準誤差 (最小値–最大値)) は, 160.2 ± 29.7 (5–477) 卵であった。

Fig. 5 に, 雌成虫の生存率, 産卵していた雌成虫 (以下, 産卵雌と表記する) の割合, および日平均産卵数 (日総産卵数/生存雌数) の推移を示す。雌成虫の死亡は羽化後 5 日目から始まり, 生存率は徐々に低下していった。産卵雌の割合は羽化後 3 日目から多くなり, 5 日目に最大となった後, 生存率と同様に徐々に低下していった。雌成虫の産卵開始日は, 羽化後 2, 3, 4, 5, 6, および 7 日目に, それぞれ 1, 9, 6, 6, 0, および 1 個体であり, 91% の雌成虫が羽化後 3~5 日目に産卵を開始した。日平均産卵数は, 産卵雌数の増加とともに増えていったが, 産卵雌数の減少に比べると緩やかに低下していった。

Fig. 6 に, 雌成虫の生存日数と産卵数との関係を示す。

雌成虫の生存日数が長いほど産卵数が多くなり, 両者の間には有意な相関が認められた ($y=35.2x-149.1$, $r^2=0.651$, $p<0.05$)。一方, 雌成虫の前翅長と産卵数との間には, 有意な相関は認められなかった ($r^2=0.113$, $p=0.12$)。

考 察

ガ類では一般に, 羽化当日にはフェロモンの蓄積量が少ないため, 雌雄成虫の交尾に伴う活動は羽化日から 2 または 3 日後の暗期に活発になる (Groot, 2014)。今回, ムラサキアツバ雌成虫のコーリング行動は, 羽化当日 (0 日齢) の暗期から見られ (Fig. 1), コーリング行動が見られた雌成虫の割合には日齢による差は見られなかった。また, 交尾は, 雌成虫では羽化当日 (0 日齢) の暗期から行われたが, 雄成虫のほとんどは羽化翌日 (1 日齢) からであった (Table 1)。これらのことは, ムラサキアツバでは雌成虫は羽化当日には交尾できる状態まで发育しているが, 雄成虫が交尾を行うまでに成熟するのは羽化後 1 日の経過が必要であることを示す。ガ類では, オオタバコガ *Helocoverpa armigera* (Hübner) (Chen et al., 2014), ハスモンヨトウ *Spodoptera litura* (Fabricius) (Li et al., 2014), コナガ *Plutella xylostella* (Linnaeus) (植松・森川, 1997) などで, 雌成虫の发育が雄成虫より早い雌性先熟が報告されている。雌の羽化時期をオスのそれよりわずかも早めるという雌性先熟は, 近親交配を回避するという効果をもつと考えられている (植松・森川, 1997)。これまで, ムラサキアツバでは, 雌雄の卵から羽化までの发育日数に差がないことから, 雌性先熟はないと考えられていた (北島ら, 2016)。しかし, 今回の結果では, ムラサキアツバの交尾活動開始は雌の方が雄より早く (Table 1), これにより近親交配を避ける効果が生じる可能性がある。すなわち, 卵から羽化までの发育期間と羽化から交尾活動開始までの期間を合わせて検討することで, ムラサキアツバは雌性先熟である可能性が示された。

ムラサキアツバの交尾は, 暗転から 15 分後で確認された (Fig. 3)。今回の実験ではコーリング行動の観察は暗転から 30 分後から行い, 行動も確認できたが (Fig. 2), 実際にはコーリング行動も暗転から 15 分後には行われていたと考えられる。暗転直後からのコーリング行動と交尾は, ツマジロクサヨトウのトウモロコシ型 *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith)-corn (Pashley et al., 1992; Schöfl et al., 2009), エジプトヨトウ *S. littoralis* (Boisduval) (Dunkelblum et al., 1987), ニカメイチュウ *Chilo suppressalis* (Walker) (Kanno, 1979) でも報告されている。コーリング行動や交尾の時刻は種によって異なり, その原因としては同所的に生息する他種とのフェロモン成分の重なり, 捕食者や捕食寄生者からの回避などがあげられている (Groot, 2014)。菌床シイタケ栽培におけるガ類の害虫としては, ムラサキ

アツバ以外にもナミグルマアツバ *Anatatha lignea* (Butler) (Yoshimatsu and Nakata, 2006) やヨコハマセニジモンアツバ *Paragona multisignata* (Christoph) (吉松・川島, 2016) などが知られている。ムラサキアツバ (杉本・井上, 2006, 2009; 川島ら, 2010; 坂田ら, 2012a, b) やナミグルマアツバ (Yoshimatsu and Nakata, 2006; 吉松ら, 2014) では生産施設内での生態解明が進んできているが、野外での生態や生物間相互作用に関してはこれら3種すべてにおいて未解明な部分が多い。今後、フェロモンおよび捕食者や捕食寄生者との相互作用などを利用した防除法開発のためにも、これら害虫の野外での生態の解明が重要となる。

ムラサキアツバのコーリング行動と交尾は、暗転後すみやかにに行われたことから (Fig. 2, 3), フェロモンも暗転後すみやかに放出されていると考えられた。このことから、雌性フェロモンを虫体から収集するには、暗転後すみやかに行うことが望ましいと考えられた。また、コーリング行動は、日齢が増えるにつれて終了時刻が早くなる傾向が見られた (Fig. 2)。ナシカワホソガ *Spulerina astaurota* (Meyrick) (大林ら, 2013) や *Heterolocha jinyinhuphaga* Chu (Xiang et al., 2018) などと同様に、日齢が経過して性フェロモンの分泌量が減るのを補うため、日齢の若い雌と競争するために、コーリングの時間帯を早めている可能性がある。

交尾の持続時間は、75~90分間のペアが全体の72%を占めた (Fig. 4)。チョウ目の交尾の持続時間は1~3時間が平均的で、一部のグループでは24時間に達するとされる (Drummond, 1984)。本種も平均的な交尾の持続時間をもつと考えられたが、一方では最長315分間のペアも見られた (Fig. 4)。交尾の持続時間が長くなる理由として、雄による雌の交尾後ガードがあげられている (Alock, 1994)。しかし、本種の場合、0日齢の雌成虫から交尾するが (Table 1)、産卵は羽化後3日目からで (Fig. 5)、その間交尾が持続するわけではない。このため、本種が交尾後ガードを行っているとは考えにくい。また、チチュウカイミバエ *Ceratitis capitata* (Wiedemann) では交尾の持続時間は成虫の日齢の影響を受けることが報告されているが (Field et al., 1999)、今回の実験では日齢によってはサンプル数が少なく、日齢と交尾の持続期間との関係の統計的な解析はできなかった。

今回の実験では、ムラサキアツバの産卵雌数の割合は、羽化後3日目から多くなり5日目に最大となった (Fig. 5)。交尾日は確認しなかったが、雌雄とも0日齢の成虫を供試したことから、羽化後1日目以降に交尾が行われたと推測できる (Table 1)。これらのことから、多くの雌成虫は交尾後数日経過してから産卵を開始したことが推測される。すなわち、雌成虫は羽化後ただちに交尾できるものの、産卵可能なまでに成熟するには羽化後数日の経過が必要であると考えられた。一方、雌成虫の生存率と産卵雌数の減少

は羽化後5日目頃から同じような傾向を見せたが、これらに比べて日平均産卵数の減少は緩やかであった (Fig. 5)。また、産卵数は生存日数と高い正の相関があった (Fig. 6)。これらのことから、ムラサキアツバの雌成虫は生存期間中は産卵を継続していたと考えられた。きのこ食の昆虫は、発生の時期や量が不安定な子実体という餌資源を利用しなければならない (Hanski, 1989)。シイタケオオヒロズコガでは、雌雄成虫とも羽化当日から交尾が可能で、雌成虫の平均生存日数は7.8日 (3~15日) とムラサキアツバより短く、交尾後3日目までに総産卵数の66.7%を産下する (後藤ら, 1988)。これに対し、ムラサキアツバは、雌成虫だけが羽化当日に交尾可能で、雌成虫の平均生存日数は11.5日 (4~25日) であり、生存期間中は産卵を続けると考えられた (Fig. 5, 6)。シイタケオオヒロズコガの幼虫は、菌糸が蔓延した木材であるシイタケほだ木を餌資源として利用できるため、成虫は羽化場所の近傍で、羽化後短期間に産卵することで次世代を再生産できるのだろう。これに対して、ムラサキアツバの幼虫は自然環境下では発生の時期や量が不安定な子実体を摂食する。このため、雌成虫は羽化後ただちに交尾を行い、交尾後に幼虫に適した餌資源となる子実体を探索し、生涯にわたって産卵するという繁殖戦略をもつのではないかと考えられた。

摘 要

シイタケ害虫ムラサキアツバ (チョウ目: ヤガ科) の成虫のコーリング行動や交尾における時刻や日齢との関係、および生存日数や産卵数を調べた。コーリング行動と交尾を、24°C 16L:8Dの室内条件下で観察した。コーリング行動と交尾は、暗転後すみやかにに行われた。コーリング行動は、羽化当日から羽化後6日目までの雌成虫において59~89%の割合で見られ、日齢による違いはなかった。交尾の持続時間 (平均値±標準誤差) は、93.6±3.7分間であった。羽化当日の雄成虫はほとんど交尾しなかったが、雌成虫は羽化当日でも交尾した。生存日数と産卵数を、25°C 16L:8Dの室内条件下で調べた。平均生存日数 (平均値±標準誤差) は、雄で8.8±0.7日、雌で11.5±1.3日であった。産卵している雌成虫の割合は、羽化後3日目から増加した。平均産卵数 (平均値±標準誤差) は160.2±29.7個で、生存日数と正の相関関係が見られた。これらのことから、ムラサキアツバの雌成虫は時間的、空間的に発生が予測できない子実体を利用するために、羽化後ただちに交尾を行い、交尾後に幼虫に適した餌資源となる子実体を探索し、生涯にわたって産卵するという繁殖戦略をもつのではないかと考えられた。

引 用 文 献

Alock, J. (1994) Postinsemination associations between males and

- females in insects: the mate-guarding hypothesis. *Ann. Rev. Entomol.* 39: 1–21.
- Chen, C., Q.-W. Xial, H.-J. Xiaolc, L. Xiaold and F.-S. Xue (2014) A comparison of the life-history traits between diapause and direct development individuals in the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera*. *J. Insect Sci.* 14: 19. <https://doi.org/10.1093/jis/14.1.19>
- Drummond, B. A. (1984) Multiple mating and sperm competition in the Lepidoptera. In *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems* (R. L. Smith, ed). Elsevier, Philadelphia, pp. 291–371.
- Dunkelblum, E., M. Kehat, W. Harel and D. Gordon (1987) Sexual behaviour and pheromone titre of the *Spodoptera littoralis* female moth. *Entomol. Exp. Appl.* 44: 241–247.
- Field, S. A., P. W. Taylor and B. Yuval (1999) Sources of variability in copula duration of Mediterranean fruit flies. *Entomol. Exp. Appl.* 92: 271–276.
- 古川久彦・野淵 輝 (1996) 栽培きのご害菌・害虫ハンドブック増補・改訂版. 全国林業改良普及協会, 東京. 282 pp. [Furukawa, H. and A. Nobuchi (1996) *Mushroom: Handbook of Disease and Insect Pest*. Enlarged and revised ed. National Forestry Extension Association in Japan, Tokyo. 282 pp.]
- 後藤忠男・大谷英児・西村鳩子・中島忠一・池田俊哉 (1988) シイタケオオヒロズコガの羽化, 配偶行動および産卵. 日林誌 70: 213–219. [Goto, T., E. Ohya, H. Nishimura, T. Nakashima and T. Ikeda (1988) Emergence, mating behavior and oviposition of the tineid moth, *Morphogoides ussuriensis* Caradja (Lepidoptera, Tineidae). *J. Jpn. For. Soc.* 70: 213–219.]
- Groot, A. T. (2014) Circadian rhythms of sexual activities in moths: a review. *Front. Ecol. Evol.* 2014. <https://doi.org/10.3389/fevo.2014.00043>
- Hanski, I. (1989) Fungivory: fungi, insects and ecology. In *Insect Fungus Interactions: 14th Symposium of the Royal Entomological Society of London in Collaboration with the British Mycological Society* (N. Wilding, N. M. Collins, P. M. Hammond and J. F. Webber, eds.). Academic Press, London, pp. 25–68.
- 石谷栄次 (2009) 千葉県における菌床シイタケの栽培形態と確認されたきのご害虫. 関東森林研究 60: 231–232. [Ishitani, E. (2009) Cultivation style and pest of shiitake (*Lentinula edodes*) saw-dust cultivation in Chiba prefecture. *Kanto J. For. Res.* 60: 231–232.]
- 岩澤勝巳・石谷栄次 (2005) 千葉県で発生したきのご害虫と防除法の検討 (続). 森林防疫 54: 213–219. [Iwasawa, M. and E. Ishitani (2005) “Mushroom insect pests and control in Chiba prefecture.” *Forest Pests* 54: 213–219.]
- Kanno, H. (1979) Effects of age on calling behavior of the rice stem borer, *Chilo suppressalis* (Walker) (Lepidoptera, Pyralidae). *Bull. Entomol. Res.* 69: 331–335.
- 川島祐介・國友幸夫・北島 博・大谷英児 (2010) 群馬県における菌床シイタケ害虫ムラサキアツバの発生消長. 関東森林研究 61: 269–270. [Kawashima, Y., S. Kunitomo, H. Kitajima and E. Ohya (2010) Seasonal fluctuations of *Diomea cremata* Butler which is a harmful fungus gnat in *Lentinula edodes* sawdust-based cultivation in Gunma Prefecture. *Kanto J. For. Res.* 61: 269–270.]
- 北島 博 (2013) ムラサキアツバ幼虫の人工飼料による飼育. 応動昆 57: 192–194. [Kitajima, H. (2013) Rearing larvae of the fungivorous Moth *Diomea cremata* on artificial diets. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 57: 192–194.]
- 北島 博・坂田春生・國友幸夫・川島祐介 (2016) ムラサキアツバ (チョウ目: ヤガ科) の發育に及ぼす温度の影響. 応動昆 60: 205–209. [Kitajima, H., H. Sakata, S. Kunitomo and Y. Kawashima (2016) Effects of temperature on the development of *Diomea cremata* (Lepidoptera, Noctuidae). *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 60: 205–209.]
- Li, Y.-Y., J.-F. Yu, Q. Lu, J. Xu and H. Ye (2014) Development and emergence patterns of the tobacco cutworm *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae). *GSTF J. BioSci.* 3 (1). https://pdfs.semanticscholar.org/143e/0c4961190f1ba037f1b5384c47f957b76286.pdf?_ga=2.218902618.211755780.1584348093-1946879476.1559106710
- 中村正直 (1950) 本邦における食草性夜蛾, ムラサキアツバ *Diomea cremata* (Butler) に就いて. 菌茸生態昆虫 3: 37–42+pl.3. [Nakamura, M. (1950) Morphological and biological notes on a fungivorous Hypenid-moth, *Diomea cremata* (Butler) in Japan. (Lepidoptera, Noctuidae). *Ecol. Mag. Insect* 3: 37–42+pl.3.]
- 大林華菜子・Nguyen Duc Do・中田 健・安藤 哲・中 秀司 (2013) ナシカワホソガの性フェロモンを介した配偶行動の観察. 応動昆 57: 159–166. [Ohbayashi, K., N. D. Do, K. Nakada, T. Ando and H. Naka (2013) Observation of courtship behaviors mediated by a female sex pheromone in the pear barkminer moth, *Spulerina astaurota* (Meyrick) (Lepidoptera: Gracillariidae). *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 57: 159–166.]
- Osada, Y., M. Sakai and T. Hirowatari (2015) A revision of the genus *Morphogoides* Petersen (Lepidoptera, Tineidae) from Japan. *Zootaxa* 3973: 351–368.
- Pashley, D. P., A. M. Hammond and T. N. Hardy (1992) Reproductive isolating mechanisms in fall armyworm host strains (Lepidoptera: Noctuidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 85: 400–405.
- R Core Team (2020) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- 坂田春生・川島祐介・國友幸夫 (2012a) 菌床シイタケ栽培施設における害虫の発生消長. 群馬林試研報 17: 25–36. [Sakata, H., Y. Kawashima and S. Kunitomo (2012a) Seasonal occurrence of harmful insects in production facilities of *Lentinula edodes* sawdust-based cultivation. *Bull. Gunma Pref. For. Exp. Stn.* 17: 25–36.]
- 坂田春生・川島祐介・國友幸夫 (2012b) 菌床シイタケ栽培施設における害虫ムラサキアツバの発生消長. 関東森林研究 63: 167–170. [Sakata, H., Y. Kawashima and S. Kunitomo (2012b) Seasonal occurrence of harmful insect ‘*Diomea cremata* Butler’ in production facilities for sawdust-based cultivation of *Lentinula edodes*. *Kanto J. For. Res.* 63: 167–170.]
- Schöfl, G., D. G. Heckel and T. Groot (2009) Time-shifted reproductive behaviours among fall armyworm (Noctuidae: *Spodoptera frugiperda*) host strains: evidence for differing modes of inheritance. *J. Evol. Biol.* 22: 1447–1459.
- 杉本博之・井上祐一 (2006) シイタケ菌床栽培施設に発生したムラサキアツバの生態. 森林防疫 55: 92–95. [Sugimoto, H.

- and Y. Inoue (2006) Biological notes on *Diomea cremata* Butler (Lepidoptera, Noctuidae) in sawdust cultivation of the shiitake mushroom, *Lentinula edodes*. *Forest Pests* 55: 92–95.]
- 杉本博之・井上祐一 (2009) 菌床シイタケ害虫ムラサキアツバの防除. 山口林試セ試験報告 24: 1–6. [Sugimoto, H. and Y. Inoue (2009) Removal method on *Diomea cremata* Butler (Lepidoptera: Noctuidae) in sawdust cultivation of the shiitake mushroom, *Lentinula edodes*. *Bull. Yamaguchi Pref. For. Guid. Inst.* 24: 1–6.]
- 特産情報編集部 (2019) 特集 2018 年 (平成 30 年) の特産林産物生産動向 (きのこ編). 特産情報 484: 8–15. [Tokusan-kyohohensyubu (2019) “Special issue: Productivity trends in special forest products in 2018 (mushroom).” *Tokusan-kyohohensyubu* 484: 8–15.]
- 植松秀男・森川亮一 (1997) コナガ *Plutella xylostella* における雌性先熟. 応動昆 41: 217–223. [Uematsu, H. and R. Morikawa (1997) Protogyny in diamondback moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Yponomeutidae). *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 41: 217–223.]
- Xiang, Y.-Y., X.-W. Zhang and G.-M. Xu (2018) The timing of calling and mating in *Heterolocha jinyinhuaephaga* and the influence of environmental determinants. *J. Insect Behav.* 31: 334–346.
- 吉松慎一・川島祐介 (2016) シイタケの新害虫ヨコハマセニジモンアツバ (チョウ目: ヤガ科). 応動昆 60: 49–53. [Yoshimatsu, S. and Y. Kawashima (2016) *Paragona multisignata* (Lepidoptera: Noctuidae) as a new pest of the cultivated shiitake mushroom, *Lentinula edodes*. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 60: 49–53.]
- 吉松慎一・仲田幸樹 (2003) シイタケの害虫としてのムラサキアツバ (鱗翅目: ヤガ科). 昆虫 (ニューシリーズ) 6: 101–102. [Yoshimatsu, S. and Y. Nakata (2003) *Diomea cremata* (Lepidoptera: Noctuidae) as a pest of shiitake mushroom, *Lentinula edodes* (Agaricaceae). *Jpn. J. Entomol. (N.S.)* 6: 101–102.]
- Yoshimatsu, S. and Y. Nakata (2006) Fungivory of *Anatatha lignea*, an interesting habit in Noctuidae (Lepidoptera). *Entomol. Sci.* 9: 319–325.
- 吉松慎一・村上康明・前田由美 (2014) アラゲキクラゲを食害する 2 種のヤガ. 蝶と蛾 65: 26–29. [Yoshimatsu, S., Y. Murakami and Y. Maeda (2014) Two noctuid moths (Lepidoptera) feeding on cultivated ear fungus, *Auricularia polytricha* (Montagne) Saccardo. *Lepid. Sci.* 65: 26–29.]