センノカミキリの光周反応

日長の変更が幼虫休眠の誘起に及ぼす影響

本多健一郎¹⁾

東京農工大学農学部害虫学研究室

阿久津喜作・新井 茂

東京都農業試験場

Photoperiodic Response of *Acalolepta luxuriosa* BATES (Coleoptera: Cerambycidae): Effect of Photoperiodic Change for Induction of Larval Diapause. Ken-ichirô HONDA²⁾ (Laboratory of Applied Entomology, Faculty of Agriculture, Tokyo University of Agriculture and Technology, Fuchu, Tokyo 183, Japan), Kisaku AKUTSU and Shigeru ARAI (Tokyo-to Agricultural Experiment Station, Tachikawa, Tokyo 190, Japan). *Jap. J. appl. Ent. Zool.* **25**: 108-112 (1981)

Mature larvae of *A. luxuriosa* entered diapause under both long (14L:10D) and short (8L:16D) photoperiods. When the photoperiod was changed from a short day to a long day on certain days between the 5th and the 55th day after egg-hatching, diapause was not induced and adult emergence took place remarkably earlier than in the case of constant photoperiod. The period from egg-hatching to adult emergence was shortest when the photoperiod was changed on the 10th or the 30th day after egg-hatching. When the photoperiod was changed on the 55th day, the rate of emergence was highest and emergence took place practically at the same time. When the photoperiod was changed from long day to short day on the 40th day after egg-hatching, the duration of the diapause was longer than under constant photoperiod and most of the larvae did not pupate until the 350th day after egg-hatching. The change in day length and its trend were considered to be more effective in the induction of diapause than the photoperiod itself.

緒 言

センノカミキリ *Acalolepta luxuriosa* BATES は、タラ、ウコギ、ヤツデなどのウコギ科植物を加害する昆虫で、近年東京近郊では本種によるウド畑への加害が増大し、大きな問題となっている (新井・阿久津, 1978; 新井ら, 1979)。

新井・阿久津 (1978), 新井ら (1979) によると本種は年1世代で、成虫は6月から8月にかけて羽化・交尾・産卵し、ふ化した幼虫は夏から秋にかけてウドの茎内で発育したのち老熟幼虫で越冬する。翌年春幼虫は蛹化し、再び成虫となってウド畑に飛来する。

しかし、他のカミキリムシ類と同様、センノカミキリも幼虫が植物体内に穿孔して生活するため、室内での詳

細な観察や実験が難しく、その幼虫期の生態や発育過程には不明な点が多い。

阿久津ら (1980) は、センノカミキリ幼虫期の観察・実験を容易にするために、ウドの葉の粉末を主成分とした人工飼料による本種幼虫の大量飼育法を開発した。その際に、本種の幼虫期間や羽化時期が日長条件によって大きく異なり、成虫を短期間で一斉に羽化させるには、幼虫期の途中で短日から長日への日長の切り換えが必要であることが明らかになった。

昆虫の休眠が日長条件によって誘起あるいは覚醒されることは、古くから知られている (LEES, 1955; ダニレフスキー, 1961; BECK, 1980 など)。しかし、これまでの研究の大部分は一定に保たれた日長条件に対する反応を調べたものであり、自然界の季節的に変化する日長条

1) 現在 名古屋大学農学部害虫学教室

2) Present address: Laboratory of Applied Entomology and Nematology, School of Agriculture, Nagoya University, Chikusa, Nagoya, Aichi 464, Japan.

1981年1月28日受領 (Received January 28, 1981)

件を考慮に入れた研究は比較的少ない (TAUBER and TAUBER, 1973)。

この報告では、日長の変化が本種の幼虫の発育および成虫の羽化時期に対しておよぼす影響を明らかにし、合わせて生活環におけるその意義について考察してみたい。

本文に入るに先立ち、研究中種々の御助言を賜った東京農工大学農学部害虫学研究室 一瀬太良教授、そして原稿の校閲をしていただいた名古屋大学農学部害虫学教室 伊藤嘉昭助教授、椿宜高助手に感謝の意を表する。

材料および方法

1978 年夏に東京都小平市の農家からセンノカミキリが加害したウドの根株を持ち帰り、成虫を羽化させた。この成虫にウドまたはヤツデの葉柄を与えて産卵させ、得られた卵からふ化した幼虫を供試虫とした。餌としては Table 1 に示した組成の人工飼料 (阿久津ら, 1980) を用いた。

ふ化した幼虫は、共食いを避けるために直径 1.5 cm, 長さ 15 cm の試験管内で 1 匹ずつ飼育した。1 本の試験管には細長く切った人工飼料 (0.5×0.5×10 cm) を 4~5 本入れ、ふ化した幼虫を接種した。飼育は 25°C の恒温室内で行い、人工飼料は幼虫が老熟して摂食をやめるまで、10 日おきに新鮮なものと取り換えた。

日長条件は次のように設定した。まず、明期 14 時間・暗期 10 時間 (14L : 10D) と明期 8 時間・暗期 16 時間 (8L : 16D) の 2 種類の日長条件を設定し、それぞれ長日区 (L 区)、短日区 (S 区) とした。両区の日長条件は、幼虫の発育期間を通じて一定とした。

これとは別に、発育の途中で日長を短日 (8L) から長日 (14L) へ切り換えた区と、逆に長日から短日へ切り換えた区を設定した。

長日への転換は、ふ化後 5, 10, 30, 55 日目のいずれかに行い、それぞれ I, II, III, IV 区とした。いっぽう短

日への転換はふ化後 40 日目に行い、V 区とした。どちらの変化も 1 回で行ったもので、何日もかけて徐々に変化させたわけではない。

供試個体数は 1 区につき 20~40 頭とし、発育状況の調査は人工飼料を交換する際に合わせて 10 日おきに行った。幼虫が老熟してからは、試験管のガラスを通じて外から見えるものはそのまま観察し、飼料の中にもぐっているものは幼虫に傷をつけぬように外へ取り出して、10 日おきに観察した。調査は、I~IV 区ではふ化後 250 日目まで、L, S, V 区ではふ化後 350 日目まで行った。

結 果

それぞれの日長条件における幼虫・蛹の発育日数を Table 2 に示した。どの日長条件においても、幼虫はふ化後 70~80 日 (4 齢もしくは 5 齢) で摂食をやめ、蛹化するまでのあいた活動を休止した。このような休止状態の幼虫を摂食中の幼虫と区別して老熟幼虫と呼び、幼虫が摂食をやめてから脱皮して蛹になるまでの期間を老熟幼虫期間と呼ぶことにする。老熟幼虫と摂食中の幼虫とは、消化管内の食物の有無で外見上容易に区別できた。Table 2 で示したように、幼虫の摂食期間は各日長条件のあいだであり差はなかった。また蛹の期間も、日長に関係なくほぼ一定であった。

いっぽう老熟幼虫期間、ふ化から羽化するまでの期間 (Table 2) と羽化曲線 (Fig. 1) は、日長条件によって大きく異なった。まず、日長条件を一定にした L 区と S 区を比較する。L 区では 3 個体だけ著しく老熟幼虫期間の短い個体が生じたが、これを除けば L 区の平均は 105 日、S 区のそれは 132 日だった。これに対して発育の途中で短日から長日への転換を行った区 (I~IV 区) では、老熟幼虫期間が著しく短縮し、I 区と IV 区ではそれぞれ平均 50 日と 56 日、II 区と III 区ではさらに短くそれぞれ 25 日と 27 日であった。長日から短日への転換を行った区では、幼虫の老熟した日を記録しなかったため、老熟幼虫期間は求められなかった。

成虫の羽化時期は、老熟幼虫期間の差をそのまま反映したものとなった (Table 2, Fig. 1)。すなわち、日長を一定にした L 区と S 区では羽化が遅く、ふ化から羽化までの期間は L 区が平均 206 日 (羽化の著しく早い 3 個体を除く)、S 区が 217 日であった。両区の羽化曲線を比較すると、羽化が生じた時期は両区ともほぼ同じであることがわかる。ただし、羽化率は S 区より L 区の方が高く、それぞれ 41% と 88% であった。長日への転換

Table 1. Artificial Diet of *A. luxuriosa*

Components	Weight (g)
Leaf powder of Udo plant (<i>Aralia cordata</i>)	180
Cellulose	90
Agar	45
Yeast powder	20
L-Ascorbic acid	3
Potassium sorbate	3
Methyl <i>p</i> -hydroxybenzoate	3
Distilled water	1,000

Table 2. Effect of Photoperiodic Conditions on Durations of Larval and Pupal Periods of *A. luxuriosa* (mean $\pm$ SD)

Photoperiodic conditions ^a (n)	Date of change	Larval period (days)		Pupal period (days)	Total period (days)	Emergence rate (%)
		Feeding	Mature ^b			
L (42) 14L : 10D		86.6 $\pm$ 15.7	97.4 $\pm$ 36.2 ^e (105.1 $\pm$ 26.5) ^{c,e}	11.1 $\pm$ 2.51	197.0 $\pm$ 40.1 ^h (206.1 $\pm$ 26.5) ^{c,h}	88.1
S (27) 8L : 16D		76.9 $\pm$ 7.67	131.7 $\pm$ 32.3 ^e	11.7 $\pm$ 1.50	217.3 $\pm$ 31.7 ^h	40.7
I (35)	S—L	82.9 $\pm$ 16.2	50.3 $\pm$ 36.6 ^f	11.7 $\pm$ 2.12	151.2 $\pm$ 37.9	77.1
II (34)		83.4 $\pm$ 13.9	25.4 $\pm$ 25.7 ^g	12.4 $\pm$ 1.84	117.8 $\pm$ 28.7	88.2
III (33)		81.9 $\pm$ 16.0	27.0 $\pm$ 24.9 ^g	12.7 $\pm$ 1.77	118.9 $\pm$ 18.8	97.0
IV (32)		69.3 $\pm$ 9.91	55.9 $\pm$ 19.1 ^f	12.0 $\pm$ 1.54	136.7 $\pm$ 13.0	100
V (20) L—S	40	257 $\pm$ 28.6 ^d		10.2 $\pm$ 2.59	267.4 $\pm$ 26.3 ⁱ	25.0

- a. L : Long day (14L). S : Short day (8L). I—IV : Photoperiod was changed from S to L on the 5th day after hatching in I; the 10th day after hatching in II; the 30th day after hatching in III; the 55th day after hatching in IV. V : Photoperiod was changed from L to S on the 40th day after hatching.
- b. Duration from the completion of feeding to larval-pupal ecdysis.
- c. Three individuals, which emerged before the 100th day after hatching (non-diapausing), were excluded from the calculation of mean value.
- d. Date of the completion of feeding was not recorded.
- e. f. g. Significantly different at 0.1% level (Mann-Whitney U test).
- h. i. Significantly different at 5% level (Mann-Whitney U test).

Fig. 1. Emergence curves of *A. luxuriosa* under different photoperiodic conditions. For symbols (L, S, I, etc.), see Table 2.

を行うと、羽化時期はどちらの日長一定の場合よりも早くなり、羽化も斉一となった。ふ化から羽化までの平均期間は、ふ化後 10 日目と 30 日目に長日への転換を行った区が最も短くなったが、羽化率はふ化後 55 日目に転換を行った区で最も高く、羽化時期のばらつきもこれが最も少なかった。逆にふ化後 40 日目に短日への転換を行うと、羽化時期は日長を一定にした場合よりもさらに遅れ、羽化率は全ての日長条件の中で最低となった。

いずれの日長条件でも、羽化しなかった個体は、老熟幼虫のままで調査期間の終り (I—IV 区ではふ化後 250 日目, L, S, V 区ではふ化後 350 日目) まで生き続けた。また、羽化した成虫のあいだには、日長条件の違いによる形態や大きさの差異は見出されなかった。

考 察

昆虫の活動には、一定の季節性が見出される。活動期と活動期のあいだに存在する非活動期は、不適な環境条件を回避するという意義に加えて、发育段階のずれを調節し羽化の同期化をはかるという点で、昆虫の生活環において、大きな意味を持っている (正木, 1967)。このような生活環の調節は、温帯では普通休眠によって行われ、休眠の誘起は多くの場合外界の日長条件に対する光周反応によって支配されている。したがって、ある昆虫の光周反応の性質を明らかにすることは、その昆虫の生活環を知るうえで非常に重要である。

センノカミキリの老熟幼虫は、長いものでは200日以上発育を休止したまま生存し、その後蛹化した。このような長期間の発育休止は、一種の休眠現象とみなすことができる。この休眠は、日長条件を一定にした区（L区、S区）では長日か短日かにかかわらず、ほとんど全ての幼虫で誘起されたが、幼虫の発育途中で日長条件を短日から長日へと変えると、休眠が誘起されないことがわかった。

一度休眠に入った幼虫は、長日条件下（14L）では88%が、短日条件下（8L）では41%がそれぞれ一定の期間を経たあとで覚醒し、成虫となった。しかし、ふ化後40日間長日条件下で飼育した幼虫を短日条件下においたところ、大部分の個体は休眠を続け、ふ化後350日に至っても羽化しなかった。また羽化した場合でも、ふ化から羽化までの期間は日長が一定の場合よりもさらに延長された。したがって、成長期における日長の短日への変化が、深い休眠を誘起する可能性がある。

以上のことから、センノカミキリの光周反応は、キボシカミキリ *Psacotha hilaris* PASCOE (江森, 1976, 1979) や他の多くの昆虫で報告されているような日長そのものに対する反応ではなく、むしろ日長の変化に対する反応ではないかと考えられる。

日長の長日への転換が非休眠をもたらし、短日への転換が休眠の延長を引き起こすという反応は、アカトビバッタ *Nomadacris septemfasciata* SERV (NORRIS, 1965) やクサカゲロウの一種 *Chrysopa carnea* STEPHENS (TAUBER and TAUBER, 1970), エゾスズ *Pteronemobius nitidus* BOLIVAR (TANAKA, 1978) などでも知られている。さらに、アカトビバッタとエゾスズでは、日長条件を一度に切り換えても長い期間かけて徐々に変化させても同じ効果が得られることが報告されている。

センノカミキリの場合は、日長を一時に変化させた点が自然界の日長変化とは事情が異なるが、これも上述のアカトビバッタやエゾスズの場合と同じように徐々に日長を変化させたのと同じ効果を持つと仮定して、生活環境における日長変化の役割について考えてみたい。

日長の短日化による休眠の延長は、幼虫がその年の秋のうちに蛹化し、成虫となってしまうのを防ぐ効果があると考えられる。いっぽう、長日化が休眠の誘起をさまたげる反応は、この虫の生活環境において実際上意味がないように思われる。なぜなら、本州でセンノカミキリの幼虫が発育する夏から秋の時期には野外で長日化はありえないし、本種はその分布圏を通じて年1世代と思われるからである。では、このような一見無意味とも思われ

る反応は、いったいいかなる理由で存在するのであろうか。

TAUBER and TAUBER (1976 a, b) は、クサカゲロウの一種 *Chrysopa downesi* BANKS について研究を行い、次のような結果を得た。*C. downesi* は、アメリカ合衆国東北部で年1世代の生活環を持っており、日長の長日への転換によって成虫は非休眠となる。さらに一度誘起された休眠も、休眠期の日長が短日から長日へ転換されることによって覚醒される。この虫は成虫で越冬し、春に交尾、産卵を行う。ふ化した幼虫は春から夏にかけて発育する。しかし、幼虫が日長の変化に反応するようになる6月には、野外の長日化が既に終了している。その結果、夏に羽化する成虫は休眠に入り、夏、秋、冬と経過して翌年冬から春にかけての日長の長日化により、はじめて休眠を覚醒され、繁殖・産卵を開始するのである。

センノカミキリも、*C. downesi* と良く似た生活環を持っている。そして、長日化が本州の野外で生じるのは、本種の幼虫の休眠が覚醒されるべき冬から春にかけての時期である。長日化は、センノカミキリにおいて、一度生じた休眠を適当な時期に覚醒させる上で、むしろ重要な役割を果たしている可能性があると考えられる。

摘 要

センノカミキリの老熟幼虫は、長日（14L : 10D）、短日（8L : 16D）のいずれの日長条件でも休眠に入った。

ふ化後5日目から55日目までのあいだに日長を短日から長日へ切り換えると、休眠が誘起されずに老熟幼虫期間が大幅に短縮し、成虫の羽化時期が斉一となった。卵のふ化から成虫の羽化までの期間は、ふ化後10日目もしくは30日目に長日への転換を行ったとき、最も短くなった。しかし、成虫の羽化率は転換をふ化後55日目に行ったときに最も高く、羽化も極めて斉一であった。

ふ化後40日目に日長を、上とは逆に長日から短日へ切り換えると、休眠期間は日長を一定にしたときよりさらに長くなり、大部分の個体は休眠したままふ化後350日目まで蛹化しなかった。

したがって、センノカミキリでは日長の長さそのものよりも日長の変化とその方向が、休眠の誘起に大きな影響をおよぼすと考えられた。

引 用 文 献

阿久津喜作・本多健一郎・新井 茂 (1980) 人工飼料によるセンノカミキリの大量飼育。応動昆 24 : 119—121.

- 新井 茂・阿久津喜作 (1978) ウドを加害するセンノカミキリ. 植物防疫 **32**: 19—24.
- 新井 茂・阿久津喜作・本多健一郎 (1979) センノカミキリの生態および防除に関する研究 第1報: 羽化後の脱出および産卵について. 東京都農業試験場研究報告 **12**: 25—32.
- BECK, S. D. (1980) *Insect Photoperiodism*. 2nd ed., New York: Academic Press, 387p.
- ダニレフスキー, ア・エス (1961) [日高敏隆・正木進三 訳, 1966] 昆虫の光周性. 東京: 東大出版会, 293p.
- 江森 京 (1976) キボシカミキリの発生に関する生態学的研究 I. キボシカミキリの発育におよぼす温度と日長の影響. 応動昆 **20**: 129—132.
- 江森 京 (1979) キボシカミキリの発生に関する生態学的研究 II. 幼虫の蛹化におよぼす日長条件. 応動昆 **23**: 170—172.
- LEES, A. D. (1955) *The Physiology of Diapause in Arthropods*. Cambridge: Cambridge University Press, 151 p.
- 正木進三 (1967) 生活史の適応. 昆虫 **35**: 205—220.
- NORRIS, M. J. (1965) The influence of constant and changing photoperiods on imaginal diapause in the red locust (*Nomadacris septemfasciata* SERV.). J. Insect Physiol. **11**: 1105—1119.
- TANAKA, S. (1978) Effects of changing photoperiod on nymphal development in *Pteronemobius nitidus* BO-LIVAR (Orthoptera, Gryllidae). Kontyû **46**: 135—151.
- TAUBER, M. J. and C. A. TAUBER (1970) Photoperiodic induction and termination of diapause in an insect: response to changing day lengths. Science **167**: 170.
- TAUBER, M. J. and C. A. TAUBER (1973) Insect phenology: Criteria for analyzing dormancy and for forecasting postdiapause development and reproduction in the field. Search(Agriculture) Cornell Univ. Agric. Exp. Sta. **3**: 1—16.
- TAUBER, M. J. and C. A. TAUBER (1976a) Developmental requirements of the univoltine species *Chrysopa dorvenesi*: Photoperiodic stimuli and sensitive stages. J. Insect Physiol. **22**: 331—335.
- TAUBER, M. J. and C. A. TAUBER (1976b) Environmental control of univoltinism and its evolution in an insect species. Can. J. Zool. **54**: 260—265.
-