マイマイヒラタヒメバチの光周反応と生活環

安原 昭江・桃井 節也

神戸大学農学部

Photoperiodic Response and Life Cycle of *Coccygomimus luctuosus* SMITH (Hymenoptera : Ichneumonidae). Akie YASUHARA and Setsuya MOMOI (Laboratory of Insect Science, Kobe University, Rokkodai, Kobe 657, Japan). *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* **41** : 133-139 (1997)

The photoperiodic response of two populations of *Coccygomimus luctuosus* SMITH, a polyphagous internal parasitoid was investigated. In the Hokkaido strain (43°N), diapause was induced in about 90% of individuals at the final larval instar under LD12:12 at both 17 and 20°C, whereas the diapause rate was much lower at photoperiods longer or shorter than LD12:12. Although the diapause rate was slightly higher at 17 than at 20°C, the shape of the photoperiodic response curve was not altered by temperature. In the Hyogo (35°N) population, neither short nor long photoperiods induced noticeable developmental arrest at 20°C, while short photoperiods at 17°C induced diapause in a significant number of individuals. Larvae at the penultimate instar were most sensitive to diapause inducing stimuli. Diapause development continued under short photoperiods and the rate of diapause termination depended on photoperiod but not temperature. The difference in temperature-dependent photoperiodic response between the two populations might be related to the habitat climate conditions (severe north vs mild south). The result clearly indicates that the regulation of life cycle in *C. luctuosus* depends on environmental cues, suggesting 3-4 generations are produced annually in Hokkaido, and 7-8 generations in Hyogo.

Key words: *Coccygomimus luctuosus*, diapause, life cycle, photoperiodism

緒 言

内部寄生蜂の生活史は一般に寄主の生活史と同調しているものが多いと考えられているが (LEES, 1955; ダニレフスキー, 1961; WYLIE, 1982), 広食性で蛹に内部寄生する種ではどのような生活史を展開しているのだろうか。フランス産 *Coccygomimus instigator* FABRICIUS では休眠におよぼす日長と温度を調査した報告がなされているが (CLARET, 1973, 1978) 生活史に関しては、日本産の若干のヒラタヒメバチ族の種を簡単に考察したものが報告されているにすぎない (桃井, 1993)。地域により温度や日長に違いがみられるわが国で、このような広食性ヒメバチがどのように季節に適応し、生活史を展開しているのかはほとんどわかっていない。そこで本研究では、典型的な広食性ヒメバチとしてマイマイヒラタヒメバチ *Coccygomimus luctuosus* SMITH をとりあげ、産地の異なった個体群として北海道と兵庫県の個体群を材料に、それらが温度や日長にどのように反応し、それぞれの環境にどのように適応しているかを比較調査した。さらにどのよ

うな要因で休眠が誘導され、覚醒されるかを調査し、この寄生蜂の生活環の成り立ちを考察した。マイマイヒラタヒメバチは鱗翅目昆虫の蛹に寄生する広食性の内部寄生蜂で、その分布は日本全域、台湾、中国、樺太、千島に達し、極東地域に広く分布している (TOWNES et al., 1965)。日本では春から夏にかけて山野のいたる所でみられ、鱗翅目の害虫の天敵として知られている (安松・渡辺, 1965)。

本研究を進めるにあたり、協力頂いた上条一昭博士をはじめ北海道林業試験場昆虫研究室の方々、神戸大学農学部昆虫科学研究室の方々に感謝する。

材料および方法

1. 供試虫

兵庫県 (神戸付近, 35°N) と北海道 (美唄付近, 43°N) で採集したマイマイヒラタヒメバチ雌成虫に、寄主としてハチノスツヅリガ *Galleria mellonella* LINNE の蛹を与え、寄生された蛹から羽化してきた成虫を雌雄1組にしてプラスチックカップ (12×12×6 cm) に入れ、20°C、

LD16:8 の恒温室内で次世代および数世代飼育したものを用いた。餌として 30% のハチミツ液をキムワイプにしみ込ませて与えた。寄主ハチノスツリガは人工飼料(蜂蜜, グリセリン, フスマ, イースト, 水, 蜜蝋=12:10:16:5:5:2 重量比)を与え, 30°C, LD16:8 の条件下で飼育した。

2. 発育と温度

雌雄 1 組を入れたそれぞれのカップに寄主の蛹を与えて, 蜂の産卵を確認した後, 寄生された蛹を取り出し, 25°C, 20°C, 17°C, 15°C, LD16:8 の条件下で飼育し, 産卵から羽化までの発育期間を調べた。

3. 光周反応

上述の方法で得た被寄生蛹を以下の条件に設定した光周箱に置き, 産卵から羽化までの発育期間を調べた。

- 20°C; LD16:8, 13:11 (北海道個体群のみ), 12:12, 11:13, 10:14
- 17°C; LD16:8, 13:11 (北海道個体群のみ), 12:12, 11:13, 10:14
- 15°C (兵庫個体群のみ); LD16:8, 12:12, 11:13

それぞれの温度条件下で LD16:8 で求めた平均発育日数の 3 倍以上の日数 (20°C で 80 日, 17°C で 100 日, 15°C で 120 日) を経ても羽化してこない被寄生蛹を解剖して蜂の発育ステージを調べ, その時の生存個体を休眠個体として休眠率を求めた。

4. 光周期を感じる発育段階

蜂の卵から成虫に至る各発育段階で長日 (LD16:8) から短日 (兵庫個体群の場合 LD10:14, 北海道個体群の場合 LD12:12), 短日から長日, 短日から長日再び短日へ移し替え, 上述の方法で休眠率を調べた。温度条件は最も休眠率の高かった兵庫個体群 17°C, 北海道個体群 20°C とした。

5. 休眠覚醒

17°C (兵庫, 北海道個体群), 20°C (北海道個体群) の短日条件 (LD10:14 および LD12:12) で 60 日間休眠している終齢幼虫を以下の条件に移し替えて, 羽化の有無を調べた。

- 1) 温度は変えずに日長を長日に変えた場合
兵庫 個体群 17°C LD10:14→17°C LD16:8
北海道個体群 20°C LD12:12→20°C LD16:8
- 2) 日長は変えずに温度を変えた場合
兵庫 個体群 17°C LD10:14→20°C LD10:14
北海道個体群 17°C LD12:12→20°C LD12:12
LD12:12→25°C LD12:12

第 1 表 *C. lactuosus* の長日条件下 (LD16:8) における産卵から羽化までの温度別発育日数 (平均値±S.D.)

	温 度 (°C)	発育日数		t 検定
		兵庫個体群 (n)	北海道個体群 (n)	
雌	25	20.4±0.6 (31)	20.6±0.8 (18)	NS
	20	27.4±0.6 (31)	26.4±0.4 (25)	NS
	17	35.4±0.5 (38)	35.5±0.6 (23)	NS
	15	46.5±0.7 (42)	42.2±0.7 (33)	NS
雄	25	17.9±0.2 (84)	18.5±0.4 (27)	NS
	20	24.5±0.3 (49)	24.2±0.3 (35)	NS
	17	31.3±0.6 (26)	31.3±0.7 (28)	NS
	15	45.4±0.6 (26)	41.8±0.8 (26)	NS

NS, $p>0.05$.

3) 温度と日長を共に変えた場合

- 兵庫 個体群 17°C LD10:14→20°C LD16:8
- 北海道個体群 17°C LD12:12→20°C LD16:8

4) 低温処理した場合

- 兵庫 個体群 17°C LD10:14→5°C 暗黒, 8 週間→20°C LD16:8
- 北海道個体群 17°C LD12:12→5°C 暗黒, 8 週間→20°C LD16:8
- 北海道個体群 17°C LD12:12→5°C 暗黒, 13 週間→20°C LD16:8

結 果

1. 発育と温度

兵庫と北海道の両個体群の産卵から羽化までの平均発育日数を第 1 表に示した。平均発育日数は雌雄共に両個体群間に統計的に有意な差がみられなかった。第 1 表の結果から各温度別の発育速度を求め, 回帰直線によって両個体群の雌雄別の発育零点と産卵から羽化までの有効積算温度を推定した。発育速度と温度との間には強い正の相関がみられた。兵庫個体群の発育零点は♀7.2°C, ♂8.2°C, 有効積算温度は♀約 339 日度, ♂約 294 日度であった。北海道個体群の発育零点は♀5.9°C, ♂7.0°C, 有効積算温度は♀約 365 日度, ♂327 日度であった。

2. 光周反応

兵庫個体群では 20°C では長日, 短日共に産卵から羽化までの発育日数はかわらなかった (第 1 図 A)。17°C では日長が 11 時間以下に, 15°C では 12 時間以下の光周期で発育がばらつく個体があらわれ, その比率は光周期の減少にともない高くなった。この散発的な羽化はやがて止まり, 残りは終齢幼虫でそのまま深い休眠に入ることがあきらかになった (第 1 図 B・C)。北海道個体群

第1図 *C. luctuosus* の兵庫個体群の累積羽化率に及ぼす日長と温度の影響。A: 飼育温度 20°C, 日長条件 ●: LD 16:8, ○: LD 12:12, △: LD 10:14。B: 飼育温度 17°C, 日長条件 ●: LD 16:8, ○: LD 12:12, ▲: LD 11:13, △: LD 10:14。C: 飼育温度 15°C, 日長条件 ●: LD 16:8, ○: LD 12:12, ▲: LD 11:13。

では散発的な羽化がほとんどみられず, 20°C, LD12:12 で約 90% の個体が深い休眠に入って发育を停止した。しかし, LD13:11, 11:13, 10:14 ではその割合は 15% 前後に減少した (第2図 A)。17°C では LD12:12, 11:13 で約 90%, LD13:11, 10:14 で約 35% の休眠率を示した (第2図 B)。

3. 光周期を感受する发育段階

マイマイヒラタヒメバチは 20°C, 長日で飼育すると 1~2 日で孵化し, 6 日前後で終齢幼虫 (5 齢), 13 日目ごろから前蛹, 蛹になり, 20 日目以後に羽化してくる (安原・桃井, 未発表)。孵化後 4, 5, 6, 8 日目まで長日にさらし, それ以後短日条件に切り替えると休眠率は

第 2 図 *C. luctuosus* の北海道個体群の累積羽化率に及ぼす日長と温度の影響。A: 飼育温度 20°C, 日長条件 ●: LD 16:8, □: LD 13:11, ○: LD 12:12, ▲: LD 11:13, △: LD 10:14。B: 飼育温度 17°C, 日長条件 ●: LD 16:8, □: LD 13:11, ○: LD 12:12, ▲: LD 11:13, △: LD 10:14。

第 2 表 *C. luctuosus* の北海道個体群の発育段階における日長に対する感受性 (20°C)

处理区	発 育 日 数					休眠幼虫 ^a (%)	供試数 (n)
	終齡	前蛹, 蛹		羽化			
	5 ↓	10 ↓	15	20 ↓	25		
①						89.5	33
②						58.6	51
③						40.0	24
④						0	17
⑤						100	6
⑥						0	18
⑦						0	22

..... LD 16:8, — LD 12:12.
^a 飼育 80 日後の生存虫を休眠幼虫とした。

89.5%, 58.6%, 40%, 0% と段階的に下がった (第 2 表 ①～④)。7 日まで短日, 8 日から 12 日まで長日, 13 日以後再び短日にもどすと休眠率は 100% になった (第 2 表 ⑤)。7 日まで短日, 8 日から 14 日まで長日, 15 日以後再び短日条件にもどすと休眠率は 0% となり, 13 日まで短日, それ以後長日条件に切り替えた場合も休眠率は 0% になった (第 2 表 ⑥, ⑦)。終齢の一齢前 (4 齢) で短日にさらされると休眠が誘導されその条件が継続することにより休眠が維持された。休眠状態でもその後長日にさらすと覚醒する性質がみられた。ただし, 発育を再開するのに 20°C で 5 日の長日では発育の再開はみられず, 7 日間の長日で休眠が覚醒した。同様の

実験を兵庫個体群を用いて 17°C で行った。17°C, 長日で飼育すると 3 日目で孵化し, 8 日目ごろ終齢幼虫になり, 15 日目ごろから前蛹, 蛹になり 30 日目以後に羽化する (安原・桃井, 未発表)。兵庫個体群は北海道個体群に比べて各処理区の休眠率は低かったが, 4 齢で短日を受容すると休眠が誘導され, その条件が継続することにより休眠が維持される点については同様の結果を示した (第 3 表)。

4. 休眠覚醒

休眠個体を長日条件に移し替えた場合, 高温 (20°C) と長日に移し替えた場合, 8 週間の低温処理後, 高温長日に移し替えた場合, いずれの場合でも休眠が覚醒され

第3表 *C. luctuosus* の兵庫個体群の発育段階における日長に対する感受性 (17°C)

处理区	発 育 日 数					休眠幼虫 ^a (%)	供試数 (n)
	終 齢		前蛹, 蛹				
	5	↓ 10	15 ↓	20	25		
①						83.8	24
②						71.4	21
③						12.5	41
④						0	31
⑤						15.0	33
⑥						0	24

..... LD 16:8, —— LD 10:14.

^a 飼育 100 日後の生存虫を休眠幼虫とした。第4表 *C. luctuosus* の休眠覚醒および発育に及ぼす光周期と温度の影響 (平均値±S.D.)

処理区	処理後羽化までの発育日数 ^a		t 検定 ^b
	兵庫個体群 (n)	北海道個体群 (n)	
①	23.6±0.8 ^c (27)	19.4±0.8 a (20)	—
②	16.6±0.4 a (36)	17.9±0.6 a (29)	NS
③	15.3±0.5 b (29)	17.8±0.5 a (32)	*
④		8.2±0.5 b (54)	

処理区: ① 休眠幼虫を温度を変えずに長日 (LD 16:8) に移し替えた場合, ② 休眠幼虫を高温長日 (20°C LD 16:8) に移し替えた場合, ③ 休眠幼虫を低温処理 (5°C 暗黒, 8 週間) し, 20°C, LD 16:8 に移し替えた場合, ④ 休眠幼虫を低温処理 (5°C 暗黒, 13 週間) し, 20°C, LD 16:8 に移し替えた場合。

^a 同一英小文字はそれぞれの個体群内で有意差のないことを示す (t 検定, $p > 0.05$)。

^b 個体群間での有意差を示す (t 検定): NS, $p > 0.05$; *, $p < 0.05$ 。

^c 温度条件が異なるため検定はしなかった。

パージの発現が直接目で見られる発育再開の最初の兆候となる。5°C に 8 週間さらした時点ではガット・パージはみられず, 5°C に 13 週間さらした時点で 75% の個体にガット・パージがみられた。

考 察

以上述べた実験結果から, 兵庫個体群における日長効果は温度の低下と日長の短縮による発育遅延現象であり, 一方, 北海道個体群は 20°C, 17°C の温度条件下で特定の日長に反応して一斉に休眠に入る。このように両個体群間で, 温度条件における光周反応に明瞭な違いがみられたが休眠誘導, 休眠覚醒には光周期と温度条件が関与する点では両者に違いがみられなかった。

兵庫個体群では, 産卵から羽化までの発育日数は 20°C では長日と短日で差がみられなかったが, 温度の低下と日長が短くなるに従って発育がばらつき, 発育停止個体の割合が増加したので温度と日長が相補的に働いていると考えられる。また, 休眠発現に関して個体間のばらつきが大きいことから, 秋の誘起時の温度, 日長に反応してどのような割合で, どの時期に休眠に入るかという決定に可塑性が存在すると考えられる。この性質はわれわれが調査した 5 種のヒラタヒメバチ類の西南日本の個体群において共通の特徴であるが (安原・桃井, 未発表), これはその地方での秋から冬にかけての温暖な気候と年による気候の変動を裏付けていると考えられる。一方, 北海道個体群では, 秋の急速な温度低下と秋から冬にかけての厳しい寒さを反映し, 17°C から 20°C の範囲では休眠誘導に温度の影響がみられなかった。このように北海道個体群では, 秋の初めの特定の日長に一斉に反応し休眠に入ることができると考えられる。しかし, この場合, 全個体が休眠に入るのではなく休眠個体の累代飼育を重ねても常に 10% 前後の非休眠個体が生じる (安原・桃井, 未発表) ことは興味深い。この非休眠

た (第4表)。ただし, 休眠個体を 8 週間の低温処理後, 高温長日に移し替えた場合には, 処理開始から羽化までの平均発育日数は北海道個体群の方が有意に長かった。また, 兵庫個体群の休眠個体を低温処理すると, 低温処理をせず高温長日に移し替えた場合よりも羽化までの平均発育日数は有意に短くなった。ただし, 兵庫個体群では温度を一定にして長日条件に移し替えた場合, 温度条件が異なるため各処理区での羽化までの平均発育日数を比較することはできなかった。高温条件 (20°C, 25°C) にのみ移し替えた場合, 羽化する個体はなかったが 50 日以上経て解剖するとほとんどの個体は終齢幼虫のまま生存していた。したがって, 本種の休眠覚醒には必ずしも低温を必要とせず, 長日条件に放置すると覚醒した。また, 17°C から 20°C, あるいは 25°C への温度の変化のみでは覚醒しなかった。ただし, 5°C, 13 週間の低温にさらすと, 羽化が早まった。この寄生蜂は終齢幼虫でガット・パージをしないまま休眠に入り, ガット・

個体の出現の機構や適応的意義はわかっていない。このことはすでに MASAKI (1996) によってコオロギの一種でも指摘されているが今後更に詳しく検討する必要がある。南北 2 つの個体群でみられるそれぞれの気候条件に適応したとおもえる上に述べた光周反応の明瞭な違いはその中間地帯ではどのようなになっているのであろうか。休眠性が地理的に連続しているのか、または、地理的境界線が存在しうのか、という点については現在研究を続行中である。内部寄生蜂は発育の制御を寄主の生理的条件に委ね、寄主と生活史を同調しているものが多いが、一方、寄主とは独立して、外界の環境条件の変化に基づいて行っている例も報告されている (ダニレフスキー, 1961)。広食性で蛹に寄生するマイマイヒラタヒメバチの場合は、寄主の休眠、非休眠に関わらず独自の光周反応を示し (安原・桃井, 未発表), 温度と日長に直接反応して発育の制御を行い地理的条件に対する独自の適応がみられた。本寄生蜂の季節的同調性は寄主の生活史への同調ではなく季節のものへの同調が特色だといえる。この寄生蜂は終齢幼虫の直前の発育段階 (4 齢) の日長を感じ、終齢幼虫で寄主からの栄養摂取が終了した後、つまり、寄主を必要としなくなった段階で休眠に入る。このことからこの寄生蜂の寄主の季節的同調が寄主の生活環との一致を意味するものではないことがうかがえる。

先に述べた実験結果からこの寄生蜂の生活環のパターンを類推すると以下になる。兵庫個体群では、秋, 10 月いっぱいまでに産みこまれた卵からかえった幼虫はゆっくり成長し 10 月下旬から 11 月 (神戸地方での平均気温 $17^{\circ}\text{C} \sim 15^{\circ}\text{C}$, LD10.5:13.5) にかけて発育が停滞し始め、温度の低下と日長の短縮にともない摂食を終了した終齢幼虫で発育を停止し休眠する。3 月下旬ごろから雌雄平均発育零点 7.7°C を上回り、日が長くなるにつれて羽化してくる。春や秋には産卵されてから約 1 か月余りで、夏では約 3 週間で成虫になる。雌の寿命は 20°C では約 4~5 週間、羽化後まもなく産卵を始めるので、世代は重なっているに違いない。産卵から羽化までの有効積算温度は約 340 日度であり、神戸だと発育可能な 1 年間の温量は約 2,600 日度あるので春から秋にかけて 7~8 世代を繰り返すと推定される。北海道個体群では、夏の終わりに産みこまれた卵からかえった幼虫は 9 月中旬ごろの日長 (札幌地方での LD12.5:11.5) を感受しほとんどの個体が発育を停止し摂食を終了した終齢幼虫で休眠に入る。4 月上旬ごろ発育可能な日長に達するが低温のため発育は抑えられている。4 月下旬ごろ

気温が発育零点を上回るところから発育を再開する。約 1 か月余りを経て 6 月ごろ羽化してくる。有効積算温度約 365 日度と活動期の発育可能な温量約 1,400 日度 (札幌地方) から年間世代数は 3~4 世代と推定される。

摘 要

マイマイヒラタヒメバチ *Coccygominus luctuosus* SMITH を用いて、休眠に及ぼす日長と温度の影響を分析し、兵庫、北海道地域での生活史の展開について基礎的な資料を得るため本研究を行った。

1. 広食性で蛹に寄生するマイマイヒラタヒメバチは、温度と日長に直接反応して発育の制御を行い、地理的条件に対する独自の適応がみられた。

2. 兵庫個体群では、 20°C では産卵から羽化までの発育日数は日長にかかわりなくほぼ一定であるが、温度の低下、日長の短縮にともなって発育がばらつき、遅れて終齢幼虫で発育停滞がみられた。一方、北海道個体群は、 20°C , LD12:12 の条件下で 90% が終齢幼虫で休眠し、それより長い日長、または、短い日長でも休眠率は低下した。

3. 両個体群とも、4 齢幼虫で短日を感じし休眠が誘導され、その条件が継続することにより休眠が維持された。

4. 両個体群とも、休眠覚醒には必ずしも低温を必要とせず、短日から長日条件に切り替えると覚醒し、 17°C から 20°C あるいは 25°C の温度変化のみでは覚醒しなかった。

引 用 文 献

- CLARET, J. (1973) La diapause facultative de *Pimpla instigator*: I Rôle de la photoperiode. *Entomophaga* **18**: 409-418.
- CLARET, J. (1978) La diapause facultative de *Pimpla instigator*: II Rôle de la température. *Entomophaga* **23**: 411-415.
- 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, pp. 205-206.
- LEES, A.D. (1955) *The Physiology of Diapause in Arthropods*. London: Cambridge Univ. Press, 151 p.
- MASAKI, S. (1996) Geographical variation of life cycle in crickets (Ensifera: Gryllodea). *Eur. J. Entomol.* **93**: 281-302.
- 桃井節也 (1993) 寄生蜂の生活史—その季節適応と生活史戦略 (広食性ヒラタヒメバチの場合). 昆虫の季節適応と休眠 (竹田真木生・田中誠二 編), 東京: 文一総合出版, pp. 214-225.
- TOWNES, H., S. MOMOI and M. TOWNES (1965) A catalogue and reclassification of the eastern palaearctic ichneumonida. *Mem.*

American Entomol. Inst. **5**: 52.

WYLLIE, H.G. (1982) An effect of parasitism by *Microctonus vittatae* (Hymenoptera: Braconidae) on emergence of *Phyllotreta cruciferae* and *Phyllotreta striolata* (Coleoptera: Chrysomelidae)

from overwintering sites. *Can. Entomol.* **114**: 727-732.

安松京三・渡辺千尚 編 (1965) 日本産害虫の天敵目録. 第 1 編 天敵・害虫目録. 福岡:九州大学農学部昆虫学教室, 166 p.